MÉCANISME D'ÉCLOSION DES MOUSTIQUES

Par E. BRUMPT

HISTORIQUE. — Les nymphes de culicidés doivent la légèreté qui leur permet de se tenir sans effort à la surface de l'eau où elles peuvent respirer, ou encore entre deux eaux, à une grosse bulle d'air qu'elles présentent sur leur thorax, entre les étuis alaires. Le savant danois Meinert (1886) est, à notre connaissance, le premier entomologiste qui ait signalé la présence de cette bulle d'air chez les nymphes de culicidés. Il observe son existence chez les *Culex* et voici ce qu'il écrit en décrivant la nymphose de *Chaoborus crystallinus* (= *Corethra plumicornis* auct.) :

« Les trachées et les sacs à air de la larve avec l'air qu'ils contiennent se détachent également, de sorte que la nymphe est d'abord vide d'air. L'air expulsé ne s'échappe pas, mais, sauf la petite quantité qui reste dans les sacs à air et les trachées, se rassemble en une grosse bulle qu'entourent le dessous du thorax et les étuis des ailes, et fonctionne comme un flotteur qui supporte la nymphe et lui permet de rester dans l'eau. »

Cet auteur observe, d'autre part, la présence d'air entre la peau de la nymphe et l'insecte parfait qu'elle renferme et qui se prépare à éclore chez *Chaoborus crystallinus*, *Mochlonyx culiciformis*, *Chironomus venustus*, ainsi que chez le moustique *Aedes nemorosus*.

De savants observateurs comme Réaumur (1740), de Geer (1776), qui avaient si bien décrit les métamorphoses de ces insectes némato-cères, n'avaient pas signalé ces faits qui présentent une importance capitale en ce qui concerne le mécanisme d'éclosion de l'insecte parfait.

Après Meigen, Hurst (1890) a observé la bulle d'air des *Culex* et il admet que cet air est en communication avec les trachées de la nymphe par l'intermédiaire d'un stigmate qui existerait sur le premier segment abdominal. Or, les seuls orifices respiratoires de la nymphe étant placés à l'extrémité des trompettes, l'origine donnée par Hurst à l'air qui assure l'équilibre de la nymphe est certainement erronée.

Dans la belle monographie qu'ils ont consacrée à l'*Anopheles macu-*

ANNALES DE PARASITOLOGIE, T. XVIII, N° 1-2-3. — 1941, p. 75-94.

lipennis, Nuttall et Shipley (1901) ne mentionnent pas la bulle d'air externe mais décrivent exactement les points où l'air se rencontre sous la peau de la nymphe peu avant l'éclosion, sans émettre d'ailleurs aucune hypothèse sur son origine. Ils ne parlent pas de l'air ingéré par ce moustique pour faciliter son éclosion ainsi que nous le signalons ci-dessous.

C'est à Eysell (1905) que nous devons les documents les plus intéressants sur le mécanisme d'éclosion d'un culiciné dont cet auteur ne donne pas le nom spécifique. Après avoir décrit l'éclosion classique,

FIG. 1. — Nymphe de *Stegomyia fasciata* venant d'éclore et montrant l'appareil trachéen, beaucoup plus réduit que chez la larve adulte (fig. 2), aboutissant aux trompettes; la bulle d'air hydrostatique B, formée aux dépens de l'air trachéen larvaire, occupe sa position normale entre les étuis alaires.

bien connue depuis les travaux de Réaumur et observé comme ses prédécesseurs l'apparition d'une couche d'air, peu de temps avant l'éclosion, entre la peau nymphale et l'insecte adulte qu'elle renferme, il constate un phénomène ignoré de tous avant lui, dans le cas des culicidés tout au moins, à savoir l'ingestion d'air par l'insecte. Cet air, qui ballonne le corps, facilite l'issue de l'insecte parfait hors de la pupée.

Nous avons néanmoins relevé dans le travail d'Eysell quelques points que nous considérons comme inexacts. En premier lieu, Eysell admet que l'air présent sous la cuticule de la nymphe a été évacué des trachées par les stigmates de l'adulte et que c'est lui qui donnerait à la pupée un aspect argenté. Cet air produirait une pression suffisante pour fendre la mue sur la face dorsale, au point de moindre résistance, et romprait en même temps les connections entre l'appareil trachéen de

l'imago et les trompettes nymphales. Or, nous verrons plus loin que, selon nos observations confirmant celles de Mac Gregor, l'air sous-cuticulaire qui est injecté en quelques minutes, arrive au moment où la peau nymphale avec les trompettes se sépare du thorax du moustique, ce qui permet à l'air extérieur de pénétrer et de faciliter le décollement de l'insecte parfait de la mue qui l'enveloppe (1).

Un second point sur lequel nous ne sommes pas d'accord avec Eysell concerne le lieu d'accumulation de l'air ingéré; Eysell le situe dans les diverticules œsophagiens, ce qui est contestable, au moment de l'éclo-

FIG. 2. — A gauche, extrémité antérieure ventrale d'une larve de *Stegomyia fasciata* sur le point de nymphoser; à droite, larve de *Culex pipiens* au même stade, vues par la face ventrale. TR, trompettes nymphales sous-cuticulaires.

sion tout au moins, puisque d'après Marshall et Staley d'une part, et nos observations de l'autre, l'air se localise exclusivement dans l'estomac.

Dans un second travail publié en 1911, Eysell n'apporte aucun élément nouveau à son premier et très important mémoire.

Brocher (1913), qui a suivi avec soin les métamorphoses de divers insectes aquatiques, note la présence d'air sur la cuticule nymphale des *Culex*, au moment de l'éclosion de l'adulte.

Dans un travail sur la biologie et en particulier sur la ponte du moustique *Stegomyia albopicta*, S. K. Sen (1924) signale simplement

(1) Chez certains insectes, il se produit entre la mue nymphale et l'insecte qui va éclore, un liquide particulier dont l'absorption ultérieure provoquerait l'accumulation d'air sous la peau nymphale. Nous estimons que ce n'est pas le cas chez les moustiques, car, d'une part, l'arrivée de l'air sous-cuticulaire se fait avec une très grande rapidité, et, d'autre part, l'insecte parfait sort absolument sec de sa mue.

la présence de nombreuses bulles d'air dans les diverticules, et parfois dans le tube digestif de moustiques disséqués aussitôt leur éclosion ou après les repas.

En 1927, dans son livre sur les enquêtes antipaludiques, Mac Gregor donne (p. 68) une bonne description de la nymphe au moment où le moustique va éclore. Il signale qu'après avoir pris une position horizontale, la nymphe montre, sous la cuticule du thorax, des taches et des lignes argentées dues à la présence d'air interposé entre l'insecte parfait et les téguments de la nymphe. Cet air, venu de l'extérieur, serait introduit par les trompettes respiratoires et passerait ensuite par les stigmates thoraciques et abdominaux dans le corps du moustique. D'après l'auteur, ce serait la pression produite par l'air sous-cuticulaire de la puppe et les contractions musculaires du moustique qui détermineraient la rupture longitudinale thoracique et l'éclosion de l'insecte.

En 1932, Marshall et Staley constatent comme Eysell que le moustique adulte remplit son corps d'air au moment de l'éclosion, mais, après de nombreuses dissections, ils concluent que cet air s'accumule dans l'estomac; c'est donc l'air distendant cet organe qui permet au moustique d'éclore, ce que nos observations nous autorisent à confirmer.

Toutefois, nous ne partageons pas l'opinion de Marshall et Staley, ni de Marshall (1938), en ce qui concerne l'origine de l'air sous-cuticulaire, ces auteurs signalent que la présence de cet air a été mentionnée pour la première fois par Hurst en 1890, puis par Nuttall et Shipley en 1901. Mais Hurst ne parle pas d'air sous-cuticulaire; il observe simplement, comme nous l'avons déjà dit, après Meinert (1886), une grosse bulle d'air située entre les étuis des ailes de la nymphe et qu'il présume évacuée par un stigmate placé sur le premier anneau de l'abdomen de la nymphe; cet air aurait un rôle important pour l'équilibre de l'animal dans l'eau. La description de Hurst permet d'affirmer par conséquent que cette *bulle est extérieure*. Donc, il ne s'agit point d'air sous-cuticulaire.

Dans leur description de l'éclosion d'un moustique, Marshall et Staley admettent que c'est cette bulle d'air qui fournit la couche sous-cuticulaire, ce qui est matériellement impossible puisqu'il n'y a jamais de communication entre la nymphe et la bulle d'air qu'elle tient entre ses étuis alaires.

P. Sen (1935) qui a étudié l'éclosion de milliers de nymphes de sept espèces d'*Anopheles* du Bengale ne semble pas s'être intéressé au mécanisme qui permet à l'insecte parfait de se libérer de sa dépouille nymphale.

RECHERCHES PERSONNELLES

Matériel. — Pendant l'été de l'année 1940, à la Station de Parasitologie expérimentale de Richelieu, nous avons eu l'occasion d'assister à l'éclosion, ainsi qu'à la ponte de divers diptères nématocères, de culicidés en particulier. Ces derniers appartenaient aux espèces suivantes : *Anopheles maculipennis*, *A. bifurcatus*, *Culex pipiens*, *Culex hortensis*, *Stegomyia fasciata* et *S. albopicta*, *Theobaldia annulata* et *T. longiareolata*. Ces divers moustiques provenaient d'élevages que nous entretenons à notre laboratoire de la Faculté de Médecine de Paris, avec la collaboration de notre assistant M. Dao Van Ty, ou de larves et de nymphes capturées dans la nature (1).

Technique. — L'éclosion des moustiques adultes (*Anopheles maculipennis atroparvus*, *Theobaldia annulata*, *Culex pipiens*, *Stegomyia fasciata*, *S. albopicta*) semble un peu plus fréquente la nuit que le jour, mais cette fréquence est conditionnelle et dépend beaucoup plus de la température que de la lumière.

Si la température descend à 4 ou 5° C., l'éclosion ne se produit généralement plus ou est fortement ralentie, tandis qu'elle reprend dès que la température se relève. Nous avons utilisé cette observation pour mieux étudier le phénomène de l'éclosion pendant la journée : c'est ainsi que, parmi un lot de 100 nymphes mûres de *Theobaldia annulata* (Exp. 235/XXX), nous avons constaté que de rares éclosions se produisaient au frigidaire à 5° C. Or, dès que ces pupes étaient soumises à la température du laboratoire, les éclosions devenaient fréquentes quand la température atteignait 15° C, et ceci à peine une heure après la sortie de la glacière. Les mêmes faits ont été observés avec les nymphes des autres culicidés mises en diapause forcée.

Nous n'avons pas réussi à provoquer l'éclosion plus rapide de nymphes soumises à des chocs violents ; ce genre de traumatisme exerce une action très nette sur la ponte des Nématocères, comme Shute (1933) l'a démontré dans le cas des moustiques, fait que nous avons confirmé chez ces mêmes insectes. Ajoutons seulement que nous avons obtenu des résultats plus rapides encore et plus efficaces, en endormant à l'éther, pendant quelques minutes, divers culicidés (*Theobaldia annulata*, *C. pipiens*) et *Chaoborus crystallinus*.

(1) Nous adressons nos sincères remerciements à notre dessinatrice, M^{lle} A. Lapasset, pour le précieux matériel qu'elle a récolté à notre intention aux environs de Paris.

L'éclosion des moustiques était suivie, soit à la loupe de poche, soit, ce qui est infiniment préférable, à la loupe binoculaire. Les insectes étaient ensuite disséqués dans l'eau physiologique ou dans le lactophénol, après avoir été tués dans les vapeurs d'éther.

L'étude de la bulle d'air hydrostatique est très facile. Il suffit d'anesthésier la nymphe ou encore de l'immerger dans l'alcool, de la mettre ensuite sur le dos et de séparer sous l'eau ou l'alcool les étuis alaires pour apercevoir la bulle d'air, souvent divisée en plusieurs bulles secondaires au moment de la dissection, quitter les creux des ailes, les espaces placés entre les pattes et la trompe, et venir éclater à la surface.

Quand un stade d'éclosion semble intéressant et digne d'être conservé, il suffit de plonger l'insecte dans l'alcool fort ou dans la vapeur d'éther, puis, après une imprégnation sur lame avec du lactophénol dont l'usage si précieux en entomologie est dû à M. Langeron (1905), de monter définitivement l'animal dans la gomme au chloral.

Nymphose. — Ce phénomène dure peu de temps et, pour l'observer, il est indispensable d'avoir devant les yeux, dans un cristalliseur, un grand nombre de larves mûres présentant déjà sous leur cuticule la nymphe prête à éclore dont les deux trompettes peuvent se voir assez facilement à un faible grossissement microscopique (fig. 2 et 3). Quand la mue se produit, on constate que la larve qui était plus lourde que l'eau et ne pouvait se tenir à la surface que grâce à l'appareil hydrofuge terminant le siphon respiratoire, a donné naissance à une nymphe plus légère que l'eau. En disséquant immédiatement ces nymphes encore blanches, on observe entre les étuis des ailes et la face ventrale du thorax, la bulle d'air hydrostatique qui les rend légères. Cette bulle ne peut provenir que de l'air renfermé dans une partie des trachées de la larve.

Si, à l'aide d'une trompe à eau ou d'une machine à faire le vide, adaptées à un récipient contenant des nymphes de moustiques, on fait disparaître la bulle d'air hydrostatique, les nymphes devenues plus lourdes, ne peuvent, malgré tous leurs efforts, quand le vide a cessé, demeurer assez longtemps à la surface de l'eau pour y respirer, et elles finissent par rester au fond du récipient où elles meurent.

Éclosion. — Quand la nymphe est sur le point de donner naissance à l'adulte, ce qui se produit en un ou deux jours ou en plusieurs semaines suivant la température, elle se reconnaît facilement à sa couleur beaucoup plus foncée que celle des nymphes jeunes de la même espèce. Sa façon de fuir quand on l'irrite est un peu particulière car

elle quitte moins volontiers la surface de l'eau quand on agite le récipient où elle se trouve et dès qu'elle l'a quittée, elle revient rapidement reprendre son équilibre habituel.

Une observation attentive montre que certains points du thorax prennent un aspect argenté ou mordoré qui indique un début d'infil-

FIG. 3. — Larve adulte, vue par la face ventrale, de *Stegomyia fasciata*, sur le point de se transformer en nymphe. TR, trompettes nymphales sous-cuticulaires. L'appareil trachéen abdominal est beaucoup plus développé que celui de la nymphe (fig. 1). Au moment de la nymphose, l'excès d'air se loge entre les étuis alaires de la nymphe et constitue la bulle hydrostatique.

tration d'air entre la peau nymphale et l'insecte parfait qu'elle recouvre. C'est alors que l'animal étend son abdomen parallèlement à la surface de l'eau et que, assez brusquement, en quelques minutes, l'air apparaît non seulement dans tout le thorax, mais aussi dans les anneaux de l'abdomen.

Si l'on examine une nymphe à ce stade, on peut voir que l'insecte adulte, facile à reconnaître à ses écailles et aux organes génitaux, est tout à fait formé et séparé de la cuticule nymphale, souvent même les

deux derniers anneaux abdominaux du moustique ont déjà quitté l'extrémité du corps de la nymphe.

D'où vient cet air sous-cuticulaire alors que la peau de la nymphe est encore rigoureusement intacte? Pour Marshall et Staley, il émane de la bulle d'air hydrostatique que ces auteurs considèrent à tort comme interne, alors qu'elle est externe, ainsi que nous l'avons signalé dans les pages précédentes.

Notre opinion, conforme à celle de Mac Gregor (1927), est que l'air qui se glisse entre l'insecte parfait et la mue nymphale provient de

FIG. 4. — Nympe de *Culex pipiens* sur le point d'éclore examinée dans le lactophénol. L'air sous-cuticulaire s'est rassemblé en plusieurs bulles (AC) et a été évacué en partie par la trompette gauche. La bulle hydrostatique interalaire est toujours en place; elle est indiquée par une ligne pointillée; sous la pression de la lamelle, elle a expulsé quelques bulles secondaires.

l'extérieur et qu'il pénètre par les deux trompettes respiratoires, au moment où celles-ci se détachent de l'insecte en laissant à leur place le stigmate thoracique antérieur. Ce qui nous fait admettre ce mécanisme, c'est que les premières taches d'air visibles sur la nymphe se trouvent précisément à la base de ces appareils respiratoires d'où l'air se répand ensuite dans tout le reste du corps. D'autre part, la communication entre les trompettes et la couche d'air sous-cuticulaire est facile à mettre en évidence en disposant entre lame et lamelle, dans de l'eau pure ou du lactophénol, une nymphe sur le point d'éclore, puis, en appuyant légèrement sur la lamelle. Dans les deux cas, on peut voir sortir par l'orifice des trompettes une bulle d'air plus ou moins volumineuse (fig. 4) provenant de la couche gazeuse sous-cuticulaire thoracique qui disparaît totalement quand le corps de l'animal est tout à fait éclairci par le chloral-lactophénol. On ne peut pas attribuer ce gaz à l'action de ce dernier réactif, car il ne se produit

rien quand on traite de la même façon des nymphes jeunes chez lesquelles existe seule la bulle d'air thoracique hydrostatique, toujours externe.

Si l'air sous-cuticulaire se produisait très lentement, on pourrait admettre qu'il provient, comme dans le cas des nymphes de *Chironomus* et de certaines larves acéphales de brachycères aquatiques (*Melanocheilia*, *Hydrellia*, etc.) dont le système trachéen est réduit et clos, d'éléments gazeux extraits de l'eau et ayant traversé des téguments perméables (1), mais, dans le cas des moustiques, une telle hypothèse est inadmissible.

Quand l'air est bien réparti dans l'abdomen devenu horizontal de la nymphe, et que la température est favorable, si le soleil, en particulier, vient frapper l'insecte, on assiste rapidement à l'éclosion qui est, à peu de chose près, identique chez les huit espèces que nous avons étudiées.

L'abdomen de la nymphe se meut latéralement de la droite vers la gauche, et présente des mouvements de contraction qui semblent avoir pour résultat de libérer l'abdomen de l'insecte parfait. Le thorax de ce dernier présente également des mouvements qui entraînent un léger déplacement des taches d'air sous-cuticulaires, mais qui, cependant, ne doivent pas permettre à cet air de retourner dans le milieu extérieur par les trompettes, aux orifices internes desquelles le thorax de l'insecte doit s'appuyer. C'est alors que l'on voit apparaître entre les deux trompettes, au niveau où le thorax de la nymphe affleure l'eau, une petite fente longitudinale médiane; chez trois espèces de moustiques au moins, cette fente laisse émerger d'abord une touffe de poils dressés, paraissant fixés sur la ligne médiane dorsale du moustique mais qui, en réalité, se trouveront de chaque côté de cette ligne quand le thorax de l'imago se sera dilaté et que le sillon médian qu'il présente à l'éclosion aura disparu (fig. 5).

Nous considérons ce faisceau de poils, issu le premier de la nymphe, comme un véritable *appareil d'éclosion* dont la forme est identique chez *Theobaldia annulata* et *Culex pipiens* chez lesquels les poils se réunissant au sommet constituent une tonnelle; chez *Stegomyia fasciata*, la présentation est un peu différente, tous les poils étant disposés dans un plan sagittal.

La fente dorsale s'allonge rapidement en avant et en arrière puis deux fentes perpendiculaires se produisent en avant et le thorax bombé et déplié sort presque en entier. C'est à ce moment que

(1) La peau des larves de nématocères (Culicidés, Chironomidés, *Chaoborus*) se laisse pénétrer par l'oxygène naissant produit par certaines algues ou par l'eau oxygénée. Il se forme un météorisme souvent mortel que nous étudierons dans un prochain travail.

l'abdomen de l'imago se retire complètement de celui de la nymphe qui se remplit d'air extérieur et sert de nacelle, ainsi que Réaumur l'a si bien décrit. Dès lors, et grâce aux mouvements péristaltiques et de

FIG. 5. — A. Nymphe de *Stegomyia fasciata* au début de l'éclosion; face ventrale. L'abdomen de l'adulte a déjà abandonné les trois derniers anneaux de la nymphe qui se sont remplis d'air sous-cuticulaire dont quelques bulles isolées se voient plus haut; BV, bulle hydrostatique placée entre les ailes et n'ayant aucun rapport avec l'air sous-cuticulaire.
B. *Theobaldia annulata* sortant de la mue nymphale. T, touffe de poils agissant probablement comme appareil d'éclosion.
C. *Stegomyia fasciata* mâle sortant de la mue nymphale et montrant en T la touffe de poils facilitant probablement l'éclosion.

reptation des anneaux de l'abdomen, le corps du moustique sort vertical ou légèrement oblique de la mue nymphale. Pendant toute cette période d'éclosion, le moustique ingère de l'air (1) et il est aisé de

(1) Il est facile d'étudier l'ingestion de l'air en mettant une nymphe en train d'éclore sur une lame où le processus se poursuit normalement. On aperçoit alors par transparence le fonctionnement très actif de la pompe pharyngienne et les bulles d'air qui passent derrière elle dans l'œsophage.

voir par transparence l'estomac distendu atteindre l'extrémité du 6^e segment abdominal et déterminer un allongement supérieur d'un tiers environ, de cet abdomen à l'état normal. Cet accroissement progressif de l'abdomen, accompagné d'une incurvation à concavité dorsale, permet au moustique, appuyé par son intermédiaire sur le fond thoracique de la mue nymphale, de se dresser verticalement avec une

FIG. 6. — *Stegomyia fasciata* femelle pendant l'éclosion. Les diverticules latéro-dorsaux (2) et le diverticule ventral (1) sont vides, tandis que l'estomac (4) est rempli d'air qui refoule, en (5), le méconium. Les ailes semblent beaucoup plus courtes que l'abdomen dont elles atteignent le 5^e anneau. La pointe de l'abdomen est arc-boutée au fond du thorax de la nymphe et facilite l'éclosion de l'insecte qui continue à ingérer de l'air.

grande rapidité et de dégager successivement sa tête, puis ses antennes, les palpes et la trompe qui sont logés dans des étuis chitineux spéciaux ; les ailes sortent de leurs gaines et prennent aussitôt leur aspect définitif après quelques frémissements. La tête et ses appendices sont encore incurvés vers le bas ; mais dès que les pattes antérieures, qui par des mouvements progressifs se dégagent de leur gaine, sont libérées, la tête se redresse vivement et prend son attitude normale. Pendant que la première paire de pattes se pose sur l'eau, les deux autres se dégagent par petites secousses de leurs gaines respectives

et, en peu de temps, se posent également sur l'eau, tandis que les trois derniers anneaux de l'abdomen conservent comme point d'appui l'extrémité du thorax de la mue nymphale (1). C'est alors que l'insecte s'évade, après avoir effectué une série d'opérations qui ne durent que quelques minutes quand la température est favorable. A ce moment, l'abdomen incurvé dépasse les ailes qui n'atteignent que le cinquième et plus rarement le sixième anneau abdominal. Une heure ou deux plus tard, l'abdomen a pris des dimensions plus réduites, les ailes le recouvrent entièrement. Les changements d'aspect de l'abdomen sont dus à l'air ingéré dont nous allons étudier maintenant la répartition chez l'insecte parfait.

Distribution de l'air. — Nos dissections nous ont permis de confirmer les localisations primitives de l'air dans le tube digestif, et secondaires dans les diverticules œsophagiens, localisations décrites pour la première fois par Marshall et Staley en 1932.

Nous rapportons ci-dessous nos observations sur ce sujet dans le cas de *Stegomyia fasciata*, *Theobaldia annulata*, *Culex pipiens* et *Anopheles maculipennis atroparvus* (2).

a) *Stegomyia fasciata*.

1. **Aussitôt après l'éclosion.** — Six insectes, dont trois mâles et trois femelles, présentent un estomac très distendu par l'air refoulant le méconium; une bulle d'air a été vue une fois dans le cardia; rien dans les diverticules œsophagiens.

2. **Une heure après l'éclosion.** — Six insectes, dont quatre mâles et deux femelles, présentent encore de l'air dans l'estomac, mais en quantité moindre; trois seulement en présentent un peu dans les diverticules.

3. **Vingt-quatre heures après l'éclosion.** — Six moustiques non nourris présentent de l'air dans les diverticules, le diverticule ventral s'avancant dans l'abdomen jusqu'au quatrième anneau; rien dans le tube digestif, sauf un peu de méconium.

4. **Quarante-huit heures après l'éclosion.** — Même aspect qu'après vingt-quatre heures chez quatre insectes examinés.

(1) Dans le cas de *Stegomyia fasciata*, les trois paires de pattes se dégagent très vite et presque simultanément, puis, sans qu'elles aient touché l'eau, l'insecte est prêt à s'envoler.

(2) Les anophèles étudiés appartiennent à trois souches françaises dont nous avons obtenu plusieurs générations au laboratoire en collaboration avec M. Dao Van Ty.

5. Chez les *Stegomyia* âgés et nourris de sang, l'estomac ne renferme plus jamais d'air; celui-ci est localisé dans les trois diverticules quand ils ne renferment pas de jus sucré.

b) *Theobaldia annulata*.

1. **Nymphe sans air sous-cuticulaire avant l'éclosion.** — Quatre exemplaires disséqués ne présentent d'air ni dans le tube digestif, ni dans les diverticules.

2. **Nymphe avec air sous-cuticulaire.** — Quatre insectes disséqués. Tous ont de grosses bulles d'air dans l'estomac; deux ont des diverticules vides; l'un a une bulle d'air dans le ventricule ventral et le dernier une petite bulle dans le diverticule ventral et une autre dans l'un des deux diverticules dorso-latéraux.

3. **Nymphe dont la peau dorsale vient de se fendre.** — Dix exemplaires disséqués ont parfois beaucoup d'air dans l'estomac, mais rien dans les jabots, sauf dans un cas où le diverticule ventral présentait une petite bulle.

4. **Adultes pendant l'éclosion quand la tête vient de se dégager.** — Six exemplaires ont l'estomac rempli d'air, rien dans les diverticules.

5. **Une demi-heure ou une heure après l'éclosion.** — Douze exemplaires ont l'estomac rempli d'air qui refoule le méconium près du pylore; rien dans les diverticules, à l'exception d'un exemplaire qui présente quelques petites bulles dans le jabot ventral.

6. **Entre la deuxième et la douzième heure.** — Neuf exemplaires présentent de l'air en abondance dans l'estomac et trois d'entre eux dans les trois jabots. Un dixième moustique avait quelques bulles peu volumineuses dans l'estomac et avait le jabot ventral rendu turgescant par l'air, s'étendant dans l'abdomen jusqu'au sixième anneau.

7. **De la douzième à la vingt-quatrième heure après l'éclosion.** — Estomac renfermant du méconium, mais pas d'air. Les trois diverticules ont de nombreuses petites bulles dans les six exemplaires disséqués.

8. **Troisième jour après l'éclosion.** — Six exemplaires mâles présentent un estomac vide d'air et de méconium, et de l'air dans les jabots. Le jabot ventral s'étend jusqu'au sixième anneau abdominal.

9. Les *Theobaldia* âgés et nourris de sang ou de sucs de fruits ne renferment jamais d'air dans l'estomac et en présentent plus ou moins dans les ventricules. Quand le jabot ventral est vide de sucs de fruits ou de sirop de sucre, on aperçoit de nombreuses bulles d'air, s'étendant jusqu'au milieu de l'abdomen, et parfois même plus loin, chez les mâles, et de volume plus réduit chez les femelles gravides.

c) *Culex pipiens*.

1. **Pendant l'éclosion.** — Dix exemplaires dont les ailes n'atteignent que le sixième anneau, ont l'estomac rempli d'air, mais n'en présentent ni dans le jabot ni dans le reste du tube digestif. Un autre exemplaire présente au moment de l'éclosion quelques petites bulles dans le cardia, l'œsophage et dans un des jabots, probablement le ventral.

2. **Vingt-quatre heures après l'éclosion.** — L'estomac ne renferme plus que de petites bulles d'air, ainsi que les diverticules ; le méconium n'a pas encore été évacué chez quatre exemplaires disséqués.

3. **Quarante-huit heures après l'éclosion.** — L'estomac renferme encore de nombreuses petites bulles, mais pas de méconium. Les jabots renferment de l'air, le jabot ventral s'étend jusqu'au milieu de l'abdomen chez trois moustiques étudiés.

4. **Plus de quarante-huit heures après l'éclosion.** — Comme chez tous les culicidés adultes que nous avons étudiés, les animaux âgés de plus de quarante-huit heures, à jeun ou nourris de sang, ne présentent plus d'air dans leur tube digestif. Par contre, les trois diverticules sont remplis de petites bulles et le diverticule ventral s'étend plus ou moins loin dans l'abdomen au-dessous de l'estomac.

d) *Anopheles maculipennis* var. *atroparvus*.

1. **Avant l'éclosion**, quand la nymphe est horizontale et présente de l'air sous-cuticulaire. Deux exemplaires disséqués ne montrent d'air ni dans le tube digestif, ni dans les diverticules œsophagiens.

2. **Au moment où la fente d'éclosion se produit sur la face dorsale du thorax.** Deux exemplaires disséqués ne présentent d'air ni dans le tube digestif ni dans les diverticules.

3. **Pendant l'éclosion**, au moment où les pattes antérieures cherchent à se dégager. Un exemplaire disséqué a l'estomac distendu par l'air ingéré qui refoule le méconium ; un diverticule dorsal présente, seul, une petite bulle d'air.

4. **Deux minutes après l'éclosion**, trois exemplaires montrent leur intestin distendu par l'air et ne présentent rien dans les trois diverticules.

5. **Une heure après l'éclosion**, deux mâles ont l'intestin rempli d'air ; les diverticules latéraux n'ont rien, et l'un de ces mâles présente une petite bulle d'air dans le diverticule ventral. Trois femelles ont le tube digestif distendu par de l'air, absent dans les diverticules ; l'une d'elles néanmoins présente une bulle d'air dans un des petits diverticules.

6. **Vingt-quatre heures après l'éclosion**, quatre mâles ont le tube digestif vide d'air, sauf l'un d'eux qui possède une petite bulle dans le cardia ; les diverticules sont remplis de nombreuses petites bulles d'air. Une femelle a de l'air dans ses trois diverticules, mais n'en présente point dans l'intestin.

Comment l'air est-il évacué de l'estomac ? — Nous avons vu qu'au moment de l'éclosion de l'insecte adulte, l'estomac renferme une masse d'air assez considérable qui distend l'abdomen à tel point que ce dernier dépasse les ailes d'une longueur de trois anneaux, les anneaux VI, VII et VIII étant presque toujours découverts. Or, en moins de deux heures, l'estomac ne contient plus que la moitié à peine de l'air primitif et les diverticules présentent des bulles d'air assez nombreuses, mais dont le volume est certainement inférieur à celui de la masse perdue par l'estomac.

Pour Marshall et Staley, l'air stomacal est régurgité et entre dans les diverticules. Si cette hypothèse est exacte, ce qui est possible, bien que la structure de la valve du proventricule semble s'opposer au passage de l'air en sens inverse de celui de sa pénétration dans l'estomac, une certaine quantité de cet air doit être éliminée par éructation. Nos observations nous permettent de croire qu'une partie de l'air stomacal peut être éliminé par l'anus bien que, en dépit de nos recherches, nous n'ayons jamais aperçu d'air dans l'intestin postérieur des moustiques.

Dans le cas où les valvules du proventricule s'opposeraient au retour de l'air vers l'œsophage, il est possible également que tout l'air stomacal soit expulsé par l'anus et que l'air des diverticules soit nouvellement aspiré par l'insecte pour permettre à ces organes de remplir leurs multiples fonctions physiologiques.

DISCUSSION. — Les curieux phénomènes que nous venons de signaler, s'ils sont nouveaux dans le cas des moustiques et de divers diptères nématocères, viennent s'ajouter à d'autres faits du même ordre observés chez d'autres insectes.

C'est Réaumur (1738) qui, en décrivant les métamorphoses de la mouche bleue de la viande, semble avoir été le premier auteur à signaler le rôle de l'air dans l'éclosion des insectes. Voici d'ailleurs ce qu'il écrit à ce sujet :

« Nous avons déjà parlé de ce phénomène à l'occasion des mouches de vers mangeurs de pucerons ; nous en avons expliqué la cause, qui est la même qui donne un accroissement si subit au volume du corps de toutes les mouches nouvellement nées ; l'air qu'elles commencent à respirer et qu'elles

respirent en grande quantité est ici le principal agent ; l'air qui s'introduit dans la capacité du corps, le gonfle. J'en ai eu des preuves toutes les fois que je l'ai voulu ; sur-le-champ, j'ai rendu les corps de plusieurs de nos grosses mouches bleues, aussi petits qu'ils l'étoient une demi-heure auparavant, et cela en les perçant avec une épingle ; l'air en sortoit sur-le-champ avec bruit ».

Cependant ce savant observateur ne signala pas la présence d'air dans l'appareil intestinal de l'insecte. Cette dernière découverte est due à Monnier qui, en 1872, a essayé d'expliquer l'origine de l'air du tube digestif et son rôle physiologique, dans une courte note publiée à l'Académie des Sciences, que nous reproduisons ci-dessous *in extenso* :

« Après avoir admis la circulation du sang chez les larves aquatiques, mon but est de démontrer :

1^o Que les trachées n'interviennent pas dans l'acte respiratoire de ces larves, comme on a cru le reconnaître jusqu'à ce jour, mais que la respiration est, de tout point semblable à celle des autres animaux aquatiques ;

2^o Que les trachées, dont toutes les larves sont pourvues, ont pour but de répandre uniformément une couche d'air sous la peau de la nymphe, afin de rendre tout frottement impossible entre l'insecte et son enveloppe ;

3^o Que les organes respiratoires de la nymphe servent à accumuler une profusion d'air dans l'œsophage et le gésier, et que cet air, expulsé subitement par l'anus, projette mécaniquement l'insecte hors de son tégument compliqué, instantanément et sans lutte. »

Il faut arriver au travail fondamental de Jousset de Bellesme (1877), ignoré de la plupart des auteurs étrangers, pour bien comprendre le rôle de l'air ingéré dans l'éclosion et la formation de l'insecte parfait. L'attention de cet auteur s'était fixée sur l'évolution de la libellule déprimée dont la nymphe aquatique sort de l'eau et s'attache à des plantes ou à divers objets émergés. L'insecte adulte qui éclôt acquiert rapidement une longueur double de celle de sa dépouille nymphale ; or, cet accroissement somatique est obtenu par ingestion d'air qui force le liquide sanguin à se porter sur les organes périphériques et permet à l'insecte de prendre sa forme définitive. C'est ainsi que les yeux, qui étaient plissés, sont distendus par le sang et deviennent globuleux et saillants ; de même les ailes se déplissent et s'allongent de 3 centimètres en un quart d'heure. Tous ces phénomènes disparaissent si l'on vient à piquer le tube digestif et à le vider de l'air qu'il contient.

En 1884, Palmen, puis Fritze en 1888, et plus tard Sternfeld en 1907, ont mis en évidence l'importance du rôle de l'air ingéré par les éphémères : en effet, le tube digestif si actif chez les larves et les

nymphes perd ses fonctions de nutrition chez l'adulte, puisque ces animaux ne se nourrissent pas durant leur courte existence, et il devient uniquement un organe aérostatique. Fritze admet en outre que cet air facilite les fonctions des organes génitaux.

En ce qui concerne les insectes terrestres, c'est à Künkel d'Herculais que nous devons les premiers travaux sur le rôle de l'air ingéré, dans les mues, l'éclosion de l'adulte et la ponte. Cet auteur a étudié ces divers phénomènes chez les sauterelles ; il a constaté que pour éclore et muer, les animaux distendaient leur jabot avec de l'air qu'ils déglutissent, ce qui augmente la pression du sang dans le corps et permet au nouveau stade de se dégager de sa mue. Künkel d'Herculais a constaté qu'au moment de muer, les trachées de l'insecte sont à peu près vides d'air et qu'elles ne peuvent jouer aucun rôle

FIG. 7. — Divers aspects schématiques de l'abdomen de *Lucilia sericata*. 1, mouche venant d'éclore ; 2, 5 minutes après l'éclosion, abdomen distendu par l'intestin rempli d'air ; 3, 10 heures après l'éclosion, intestin vide d'air et sacs trachéens distendus ; 4, animal bien nourri, disséqué le 6^e jour, les ovaires (o) et le corps adipeux (c) sont bien développés et ont refoulé les sacs trachéens (s). D'après Evans, 1935.

mécanique. C'est donc l'air du jabot qui permet à la sauterelle d'augmenter sa pression intérieure et de refouler son sang, soit dans l'ampoule cervicale, soit dans différentes régions du corps, en particulier dans les ailes et les élytres.

En note, Künkel d'Herculais mentionne que le Professeur Balbiani lui a signalé que les jeunes d'un hémiptère homoptère, *Delphax (Conomelus) limbata*, Fab., remplissent leur tube digestif d'air avant de sortir de l'œuf qui est pondu dans les tiges de jonc.

Nous devons encore à cet auteur d'intéressantes observations sur la ponte des acridiens qui déposent leurs œufs profondément dans la terre. Grâce à l'air ingéré au moment de la ponte, le corps de l'animal s'allonge de plusieurs centimètres et les œufs peuvent être placés dans un endroit favorable.

Depuis ces publications, d'autres auteurs ont signalé que la seule fonction du tube digestif de certains lépidoptères qui ne se nourrissent pas à l'état adulte, est, comme chez la plupart des éphémères, de se remplir d'air, de faciliter la dernière mue et de jouer un rôle aérostatique plus ou moins important.

Dans le cas du *Bombyx mori*, le rôle de l'air ingéré a été bien décrit en 1885 par Maillot. Cet auteur signale qu'à sa sortie du cocon, le papillon est tout humide, ses téguments sont mous, ses ailes courtes, pendantes et épaisses, mais au bout d'un quart d'heure à peine, l'animal a pris un aspect normal grâce à l'air ingéré qui distend fortement le jabot et remplit tout l'appareil trachéen.

Dans le cas des diptères cycloraphes, une excellente étude d'Evans (1935) établit que l'animal mou et ridé qui sort de la puppe de *Lucilia sericata* et dont le tube digestif ne renferme pas d'air, prend, en cinq minutes, sa forme définitive par suite de l'air remplissant l'intestin moyen où il séjourne environ dix heures (fig. 7).

Chez divers insectes aquatiques, les mues sont favorisées par l'ingestion d'eau qui joue le même rôle que l'air en augmentant la pression intérieure de l'insecte.

RÉSUMÉ

1. Le mécanisme d'éclosion des moustiques a été étudié chez les espèces suivantes : *Anopheles maculipennis*, *A. bifurcatus*, *Culex pipiens*, *C. hortensis*, *Stegomyia fasciata*, *St. albopicta*, *Theobaldia annulata*, et *T. longiareolata*.

2. Eysell (1905), puis Marshall et Staley (1932) ont montré qu'au moment de l'éclosion, les moustiques ingèrent en grande quantité de l'air qui, d'après le premier auteur, irait s'accumuler dans les ventricules œsophagiens, alors que suivant les seconds, il irait directement dans l'estomac.

Nos nombreuses dissections nous ont permis de confirmer le travail de Marshall et Staley : l'air s'accumule toujours dans l'estomac dont il refoule le méconium.

3. En ce qui concerne l'origine de l'air sous-cuticulaire présenté par la nymphe au moment de l'éclosion, nous admettons, comme Mac Gregor, qu'il vient de l'extérieur et pénètre par les trompettes respiratoires libres après le décollement de l'insecte parfait de la peau nymphale. Cet air ne provient certainement pas de la bulle d'air hydrostatique comme l'admettent Marshall et Staley, car cette bulle est à l'extérieur du corps de la nymphe.

4. L'éclosion des nymphes des espèces étudiées ne se produit que rarement à la température de 5° C. Cependant, si les nymphes mûres sont mises au frigidaire en état de diapause conditionnelle, elles éclosent parfois moins d'une heure plus tard, dès que la température atteint 15° C. L'utilisation de cette technique permet d'étudier l'éclosion quand on le désire.

5. Lorsque la peau nymphale se fend, on voit émerger un faisceau de poils rigides qui, à notre avis, constituent un véritable *appareil d'éclosion* agissant sur le point de moindre résistance de la peau nymphale.

6. Durant l'éclosion, la curieuse attitude verticale du moustique est déterminée par la forme incurvée de l'abdomen rempli d'air, qui s'appuie sur le fond thoracique de la nacelle nymphale.

7. Après avoir étudié la répartition de l'air ingéré qui se trouve dans l'estomac au moment de l'éclosion, et dans les diverticules vingt-quatre heures plus tard, nous ne pouvons affirmer que la masse gazeuse qui gonfle ces diverticules provient de l'air de l'estomac, car la valvule du proventricule doit s'y opposer.

Comme le gaz stomacal sort parfois par l'anus, ainsi que nous l'avons constaté, il se peut que l'air des diverticules provienne d'une ingestion postérieure à l'éclosion, quand l'estomac, en grande partie vidé, n'exerce plus qu'une faible pression dans l'abdomen et permet aux diverticules de se remplir d'air et de jouer un rôle aérostatique.

8. Nous ajouterons que ces phénomènes, récemment découverts chez les moustiques, viennent se joindre à ceux déjà connus depuis les recherches de Jousset de Bellesme chez les libellules, de Künkel d'Herculais chez les acridiens, et d'autres auteurs chez les éphémères et certains lépidoptères.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUVIER (E. L.). — *Habitudes et métamorphoses des Insectes*. Bibliothèque de Philosophie scientifique. Flammarion, édit. Paris, 1921.
- BROCHER (F.). — *L'aquarium de chambre*. Payot, édit., Paris, 1913.
- EVANS (A. C.). — Some notes on the biology and physiology of the sheep blowfly, *Lucilia sericata* Meig. *Bull. Ent. Res.*, XXVI, 1935, p. 26.
- EYSELL (A.). — Die Stechmücken. *Mense Handbuch der Tropenkrankheiten*, II, 1905, pp. 44-94.
- Das Schlüpfen der Stechmücken. *Arch. f. Schiffs-und Trop.-Hyg.*, XV, 1911, pp. 273-282.
- FRITZE. — Ueber den Darmkanal der Ephemeriden. *Ber. Ger. Freiburg*, IV, 1888 (voir aussi *Journ. Roy. Micr. Soc.*, 1889, p. 206).
- GEER (C. DE). — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes*. VI, Esselberg, édit., Stockholm, 1776.

- HOWARD (L. O.), DYAR (H. G.) et KNAB (FR.). — *The mosquitoes of north and central America and the West Indies*. I, Carnegie Institution, 1913.
- HURST (C. H.). — *The pupal stage of Culex*. In-8° de 26 p., 1 pl. Manchester, 1890.
- JOUSSET DE BELLESME. — Phénomènes qui accompagnent la métamorphose chez la libellule déprimée. *C. R. Acad. Sc.*, LXXXV, 1877, p. 448.
- *Travaux originaux de Physiologie comparée*. T. I. Insectes, Digestion, Métamorphoses. Paris, Germ.-Baillière, édit., 1878.
- KÜNKEL D'HERCULAIS (J.). — Rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose, chez les insectes orthoptères de la famille des Acridiens. *C. R. Acad. Sc.*, CX, 1890, p. 807.
- Mécanisme physiologique de la ponte chez les insectes orthoptères de la famille des Acridiens. Rôle de l'air comme agent mécanique et fonctions multiples de l'armure génitale. *C. R. Acad. Sc.*, CXIX, 1894, p. 244.
- LANGERON (M.). — Emploi du lactophérol pour le montage des Nématodes. *C. R. Soc. Biol.*, LVIII, 1905, p. 750.
- MACGREGOR (M. E.). — *Mosquito Surveys*. A handbook for antimalarial and anti-mosquito field workers. Londres, 1927, pp. 66-67.
- MAILLOT (E.). — *Leçons sur le ver à soie du mûrier*. In-8°, Montpellier, 1885.
- MARSHALL (J. F.). — *The British Mosquitoes*. British Museum, édit., 1938.
- MARSHALL (J. F.) et STALEY (J.). — On the distribution of air in the œsophageal diverticula and intestine of mosquitoes. *Parasitology*, XXIV, 1932, p. 388.
- MEINERT (FR.). — De eucephale Myggelarver (Sur les larves eucéphales des Diptères. Leurs mœurs et leurs métamorphoses). *Vidensk. Selsk. Skr. 6 Raek. naturvidensk. og mathem. Afd.*, III, 4, 1886.
- MONNIER (M.). — Sur le rôle des organes respiratoires chez les larves aquatiques. *C. R. Acad. Sc.*, LXXIV, 1872, p. 235.
- NUTTALL (G.) et SHIPLEY (A. E.). — Studies in relation to malaria. II. The structure and biology of Anopheles. *The Journ. of Hygiene*, I, 1901, p. 454.
- PALMEN (J. A.). — *Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten*. In-8° de 108 pages, Helsingfors, 1884.
- RÉAUMUR (DE). — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes*. IV. Imprimerie royale, Paris, 1738, pp. 341 et 604.
- SEN (P.). — Observations on the emergence of Anophelines. *Rec. Malar. Surv. of India*, V, 1935, pp. 159-172.
- SEN (S. K.). — Observations on the bionomics of *Aedes (Stegomyia) albopicta* Skuse. *Rept. Proc. 5th Ent. Meet.*, Pusa, 1923. Calcutta, 1924, pp. 215-225, 1 pl.
- SHUTE (P. G.). — A simple method of obtaining eggs of mosquitoes. *Ann. Trop. Med. and Parasit.*, XXVII, 1933, pp. 469-470.
- STERNFELD (R.). — Die Verkummerung der Mundtheile und der Funktions Wechsel der Darm bei den Ephemeriden. *Zool. Jahrb. Anat.*, XXIV, 1907, pp. 415-430, 1 pl.
- WESENBERG-LUND (C.). — Contributions to the biology of the danish Culicidæ. *Kgl. Danske Vidensk. Skrifter, Naturv. og Math.*, VII, 1920-1921, pp. 1-205, 20 pl.
- WIGGLESWORTH (V. B.). — *Insect physiology*. Methuen et Co, édit., Londres, 1934.

*Institut de Parasitologie. Station Expérimentale de Richelieu (I.-et-L.)
et laboratoire de Recherches de la Faculté de Médecine de Paris
(Directeur : Professeur E. Brumpt).*