

Contribution à l'étude de la biologie des Diptères Acridiophages. (1)

Par Jean-Claude LEONIDE

(Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Marseille)

Résumé

L'Auteur rapporte les grandes lignes des cycles biologiques des Diptères acridiophages (Anthomyiidés, Tachinidés *Acemyiini* et *Ormiini*, Némestrinidés) étudiés dans une thèse de Doctorat d'Etat.

Pour chaque espèce sont analysés, par l'observation et l'expérimentation, les faits biologiques intéressant la vie imaginale, la vie préimaginale, les interactions dans les couples hôtes/parasites et la spécificité parasitaire.

La confrontation des différents modes de vie de ces entomophages laisse apparaître quelques caractéristiques du parasitisme protélien : diversité, signification, importance des différentes phases parasitaires, degrés d'influence de l'hôte et du parasite sur les modalités parasitaires, origines probables du parasitisme.

Summary

The author reports the outlines of the biological cycles of acridiophagous *Diptera* (*Anthomyiidae*, *Tachinidae Acemyiini* and *Ormiini*, *Nemestrinidae*), previously studied in his Doctor's degree thesis.

He gives, for every species, an analysis of the biology of these Insects during their imaginal and pre-imaginal life; he shows the interactions between hosts and parasites, and the manifestations of parasitic specificity.

Comparison between different ways of life reveals in these entomophagous some characteristics of protelian parasitism such as diversity, signification, importance of several parasitical phasis, degrees of influence of host and parasite on the modalities of parasitism, and probable origin of parasitism.

(1) Résumé de la thèse de Doctorat d'Etat déposée et enregistrée aux archives originales du C.N.R.S., sous le n° A.O. 1379.

L'étude des Diptères acridiophages n'était pas, lorsque je l'ai abordée il y a 7 à 8 ans, un sujet totalement « neuf ». Il existait déjà sur le plan diptérologique de nombreuses contributions taxinomiques, et sur le plan biologique de non moins nombreuses données émanant le plus souvent de praticiens. Mais j'ai envisagé ce sujet du point de vue tout différent du parasitologiste et naturaliste, c'est-à-dire avec le souci de porter la lumière sur tous les aspects de la biologie des Diptères rencontrés, qu'ils parasitent des Orthoptères économiquement importants ou non.

De ces préoccupations a résulté une méthode d'étude combinant toutes les possibilités du terrain et du laboratoire, de l'expérimentation, de la dissection et de l'élevage, ainsi que de la morphologie et de la biologie.

Une de mes intentions initiales fut de dresser l'inventaire des Diptères parasites d'Orthoptères de la faune qui m'était accessible. Ce but n'a pas été atteint (j'ai dû, après quelques recherches — Léonide 1961 *b, c* —, laisser de côté les Sarcophagidés, et il y a encore, même parmi les autres Diptères, des découvertes à faire, telle celle que je viens de réaliser de l'acridiophilie d'un Tachinide hébergé par des Tetrigidés et n'appartenant à aucune des tribus signalées comme ayant des représentants acridiophages).

Détourné par l'importance qualitative des faits observés les premiers, je me suis limité à l'étude de six espèces toutes singulières par leur nouveauté ou leur biologie.

Il s'agit de l'*Ormiini*, *Plesioestrus leonidei* Mesn., espèce nouvelle pour la Science et appartenant à une tribu (plus vraisemblablement une sous-famille), dont la présence était jusqu'alors insoupçonnée en Europe ;

— des *Acemyiina*, *Ceracia mucronifera* Rond., *Myiothyria benoisti* Mesn. et *Acemyia acuticornis* Meig., les deux premiers étant nouveaux pour la France ;

— de l'Antomyiide *Acyglossa pollinosa* Vill., seul représentant de la famille, signalé comme endoparasite d'Ensifères ;

— et du Némestrinide *Symmictus costatus* Loew.

La biologie de trois de ces espèces était totalement ignorée ; elle n'était pour les trois autres qu'à peine entrevue.

Ces Diptères appartiennent aux principaux groupes d'acridiophages obligatoires mentionnés jusqu'à ce jour dans le monde ; j'ai donc retrouvé, en France, des représentants de chacun d'eux, à l'exception des *Gynandromyiini*.

J'ai étudié, dans des conditions aussi précises que possible, le cycle biologique de ces parasites, et rassemblé une somme de faits inédits dont l'exposé, accompagné d'une revue critique des données antérieures, forme le premier travail d'ensemble de cette importance présenté sur les Diptères acridiophages.

La nécessité de déterminer les parasites à tous leurs stades m'a amené à décrire les œufs, les larves et les pupes. Cette description qui se justifie, en outre, par la valeur propre des stades préimaginaux, vu leur utilité dans la systématique et leur signification adaptative, constitue une importante contribution à la connaissance de la morphologie de ces Diptères (Léonide 1967).

Acyglossa pollinosa VILL., dont j'ai découvert l'acridiophilie (v. ma note préliminaire — 1963 c — dans laquelle cette espèce a été citée sous le nom d'*Acrostilpna* et Hennig, 1966 : 73-75), a été élevé de l'Ensifère, *Barbitistes fischeri* Yers. Le cycle a été suivi dans la nature et *in vitro* par propagation de ce parasite.

Ce Diptère, univoltin, se rencontre du début avril au début mai dans de nombreuses localités provençales du type « garrigues ». Les femelles volettent, dès 9 h du matin jusqu'au coucher du soleil, de branche en branche, à la découverte de l'hôte. Les individus des deux sexes sont floricoles et se rencontrent principalement sur les Euphorbes. Les femelles sont ovipares, leur fécondité est de 250 à 300 œufs.

La vie imaginaire se singularise par le comportement de ponte. La femelle introduit, à l'aide de son ovipositeur, une dizaine d'œufs à la fois (en moyenne) dans le corps de l'hôte, par un orifice qu'elle a préalablement pratiqué avec sa trompe buccale dont les labelles sont pourvus d'un système perforant. Juchée sur le dos de l'hôte, qui est encore à un stade larvaire, donc aptère, elle perce les membranes intersegmentaires de l'abdomen dans une région latéro-dorsale. Au cours de la perforation elle absorbe de l'hémolymphe qui suinte de la plaie.

Ce mode de nutrition, ici complémentaire de la floricolie, est bien connu parmi les Hyménoptères. Il est rare chez les Diptères et n'était signalé que chez les *Acridomyia*, autres Anthomyiides acridiophages dont le comportement imaginal est similaire de celui d'*Acyglossa pollinosa*. Chez les Hyménoptères l'orifice est pratiqué avec l'oviscapte et l'« host feeding » peut apparaître comme une déviation du comportement de ponte ; ici la ponte suit la perforation buccale et en est peut-être la conséquence.

Les femelles d'*Acyglossa pollinosa* acceptent de déposer leurs œufs dans des tronçons du corps de l'hôte, expérimentalement sectionnés. On voit volontiers dans la facilité avec laquelle on obtient, dans ces conditions, le dépôt des œufs — ceux-ci ne se développant pas dans ces fragments qui se décomposent rapidement — le comportement vestigial d'un saprophage.

Quoi qu'il en soit, j'ai utilisé cette opportunité pour soumettre le comportement d'infestation à une étude expérimentale.

J'ai précisé les éléments de la reconnaissance spécifique. Les pontes sur des hôtes sectionnés ont révélé que tous les tronçons ne sont pas également acceptés, ce qui démontre le rôle de la reconnaissance visuelle dans le déclenchement du comportement. En faisant varier les parties du corps sectionnées j'ai pu établir qu'aucune n'était absolument nécessaire, mais que la reconnaissance se faisait d'après la silhouette de l'hôte. J'ai pu confirmer ce résultat en obtenant la ponte sur des leurres mi-artificiels, mi-naturels, calquant l'allure générale de l'hôte. Mais, des femelles aux yeux vernis parvenant à pondre, il faut également reconnaître la participation de l'olfaction à la reconnaissance spécifique. En pratique, la reconnaissance de l'hôte est le résultat de l'action coordonnée des stimuli visuels et olfactifs.

L'orientation de la femelle par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'hôte — qui s'est révélée une phase constante du comportement de ponte — se fait également à partir d'une somme globale d'éléments morphologiques équivalant à une silhouette.

Par diverses expériences j'ai également précisé la nature des stimuli qui déclen-

chent quelques-uns des réflexes de la séquence du comportement d'infestation. Le contact de l'oviscapte avec l'hémolymphe suintant de la plaie faite avec la trompe permet normalement la découverte de la blessure. Ce stimulus n'est en revanche pas suffisant pour provoquer l'ovojection qui n'a lieu qu'après la stimulation conjointe due à l'introduction de l'oviscapte au sein de la plaie humide.

Le comportement de ponte d'*Acyglossa pollinosa* m'est apparu constitué par une série de phases (prise de possession de l'hôte, et de la posture de perforation, perforation buccale, retournement de 180°, recherche de l'orifice avec l'oviscapte, ovojection) se déroulant dans un ordre déterminé, mais dont certaines, telle la perforation buccale, peuvent être supprimées par suite de l'interférence expérimentale ou naturelle des stimuli. J'ai ainsi fréquemment observé l'ovojection directe, sans perforation buccale préalable, dans la section d'un hôte tronçonné, à la suite du contact accidentel de l'oviscapte avec la plaie. Lors d'attaques successives, la ponte peut également avoir lieu directement dans l'un des orifices pratiqués antérieurement, la perforation buccale est alors supprimée d'emblée. Cela conduit à reconnaître au parasite une certaine mémoire.

La vie préimaginale débute avec l'incubation des œufs qui a lieu dans l'hémocoèle de l'hôte.

Un phénomène curieux, et vérifié à maintes reprises, réside dans l'étalement du développement embryonnaire des divers œufs déposés lors d'une même ovojection. Ce fait qui a de multiples répercussions sur la vie larvaire est encore inexpliqué ; je n'ai pu en découvrir l'origine dans la physiologie de cette espèce et ne peut que le rapprocher des retards à l'éclosion signalés chez plusieurs Anthomyiides phytophages.

Les premières larves I apparaissent vers le onzième jour après l'infestation, mais j'en ai observé jusqu'au 36^e jour. Le régime des larves aux différents stades est, sans doute, hématophage ou hémato-stéatophage. Dans les conditions de mes observations, je n'ai pas noté de sarcophagie. On ne relève pas davantage de localisation stricte ou de fixation des larves qui se rencontrent dans toute la cavité générale de l'hôte. En revanche, le gréganisme larvaire est de règle, il résulte du comportement maternel de ponte et de l'absence de concurrence entre les larves comme l'atteste la faiblesse de leur taux de mortalité. Si l'on trouve rarement des larves à un même stade de croissance, cela est uniquement dû à l'échelonnement du développement embryonnaire. Celui-ci se répercute jusque dans la sortie des larves qui s'effectue à travers la membrane collaire. Plusieurs larves, en moyenne le tiers du nombre hébergé, parviennent à leur maturité et leur émergence s'étale de 1 à 18 jours. L'hôte finit par succomber, ce qui provoque la mort des parasites retardataires. Une fois libres, les larves ne tardent pas à se nymphoser et à entrer en diapause. Les puparia, qui constituent la forme de résistance, demeurent dans le sol tout l'hiver, et peut-être davantage.

La réaction de l'hôte au parasite est quasi nulle. Le parasite, en revanche, ralentit de deux à trois jours le développement de l'hôte. Ce dernier étant infesté à l'état préimaginal, l'action du parasite sur l'activité génitale est nulle. Il n'y a aucun effet sur la multiplication des gonocytes. Toutefois, lorsque l'infestation est tardive et l'action du parasite se prolonge suffisamment durant la vie imaginale et la période pré-pubertaire de l'activité ovarienne, l'on peut assister à un ralentissement de la croissance ovocytaire

et dans quelques cas à son arrêt. La spermatogénèse n'est pas perturbée. Les sorties répétées des larves provoquent la mort de 80 % des hôtes.

Acyglossa pollinosa apparaît comme un entomophage dont le comportement maternel est élaboré et intimement lié à l'hôte, alors que la vie larvaire endoparasitaire est des plus simples.

La biologie des *Acemyiina* n'était pas totalement ignorée, mais leur propagation *in vitro*, qui jusqu'ici avait échoué, m'a permis d'apporter une contribution inédite à leur connaissance.

Ceracia mucronifera ROND., élevée d'*Anacridium aegyptium* L. (cf. Léonide 1961 a), est une espèce plurivoltine (4 générations *in vitro*). La dernière génération passe l'hiver au stade I dans l'hôte.

Les données que j'ai réunies sur la vie imaginale sont toutes originales. Les mâles éclosent les premiers. L'accouplement se produit nécessairement dans les trois premiers jours qui suivent l'émergence des femelles. Les deux ovaires contiennent de 120 à 160 œufs, macrotypes, plan-convexes, tous mûrs dès l'imaginalisation. La descente des œufs dans l'utérus, déclenchée par le coït, s'effectue en un peu plus de huit heures ; la fécondation, qui intervient au fur et à mesure de la descente des œufs dans les voies génitales et de leur passage dans le récessus de fécondation, est achevée dans les mêmes délais. L'incubation a lieu dans l'utérus, où les œufs sont empilés en deux colonnes, et dure de quatre à cinq jours. Les œufs expulsés contiennent des larves prêtes à éclore. Le comportement de ponte est simple ; le parasite se précipite sur l'hôte, le frôle de son oviscapte et dépose plusieurs œufs à la fois (six à dix en moyenne), généralement alignés et collés sur les parties découvertes les plus diverses du corps de l'hôte et tout particulièrement les plus exposées (pronotum, tête, pattes, abdomen).

J'ai précisé la vie préimaginale sur de nombreux points. Les larves dès le dépôt des œufs commencent à forer le chorion et le tégument. sous-jacent ; l'éclosion et la pénétration ont lieu simultanément. Un collage correct de l'œuf et une irrigation convenable de la région du corps de l'hôte sous-jacente sont deux conditions indispensables à la pénétration. La larve I, qui séjourne sans localisation stricte dans la cavité générale de l'hôte, est obligée d'accomplir, avant d'y parvenir, lorsque l'œuf est déposé sur un appendice, un déplacement important. La larve II, après une phase libre, s'attache sur une trachée thoracique ou abdominale par l'intermédiaire d'un siphon respiratoire secondaire et cela que l'hôte soit larvaire ou adulte. Chez l'hôte larvaire, les trachées les plus utilisées sont celles issues des stigmates promésothoraciques, chez l'hôte adulte ce sont les trachées abdominales. Ces choix paraissent déterminés par l'accessibilité et la taille des trachées, variables avec le stade de l'hôte. Le siphon, normalement trachéen, peut, lorsque l'hôte est trop petit et par suite ses trachées trop étroites, devenir tégumentaire. Une particularité de la vie endoparasitaire des *Acemyiina*, que j'ai mise, en évidence, réside dans l'élimination progressive et continue d'excréments — qui débute dès le stade II et se poursuit jusqu'à la fin de la vie du stade suivant. Ces formations excrémentielles s'accumulent sur le pourtour du siphon en lisière duquel s'ouvre l'anus. La vie larvaire, qui s'achève par une phase de sarcophagie, dure de 10 à 25 jours. Du fait même des modalités de ponte plusieurs

larves infestent simultanément l'hôte et peuvent arriver au terme de leur développement ; cependant, certaines meurent des suites de cette cohabitation. Arrivées à maturité, elles sortent à travers des membranes intersegmentaires diverses et s'empouvent tout de suite en surface du sol. La période nymphale est de dix à douze jours.

Les réactions de l'hôte à la présence du parasite se manifestent, outre la siphonogénèse, par des phénomènes d'encapsulation qui affectent essentiellement les larves affaiblies par le superparasitisme. La brièveté du développement larvaire et la mort immédiate de l'hôte, consécutives aux lésions dues à la sarcophagie et à la sortie du parasite, ne m'ont pas permis de constater une réelle influence du parasite sur la croissance de l'hôte. En revanche, les larves de la génération hivernante déterminent une castration parasitaire des femelles en empêchant la vitellogénèse de débiter.

Ceracia mucronifera apparaît dans la nature comme un parasite monophage ; *in vitro*, il infeste divers Acridiens dans lesquels il se développe. La monophagie constatée sur le terrain résulte, sans doute, d'une coïncidence micro-spatiale (i.e. écologique) particulière entre le parasite et son hôte, mais je n'ai pu en apporter de preuve irréfutable.

La biologie d'*Acemyia acuticornis* MEIG. était partiellement connue ; ma contribution originale a notamment porté sur la vie imaginale. L'obtention de la ponte, au laboratoire, m'a permis de m'assurer que la biologie de cette espèce différerait peu de la précédente. Les œufs, mûrs dès l'imaginalisation, descendent dans l'utérus où à lieu l'incubation. Plan-convexes, macrotypes, ils sont déposés par la femelle complètement incubés et collés sur les diverses régions du corps de l'hôte, qui est généralement adulte, à l'exception des élytres. Le nombre d'œufs placés sur un hôte est plus faible que chez *C. mucronifera*.

La biologie larvaire est également voisine de celle de l'espèce précédente. Le grégarisme larvaire est toutefois plus réduit. *Acemyia acuticornis* est une espèce polyphage [j'ai signalé (Léonide 1967) dix hôtes nouveaux qui s'ajoutent aux seize déjà connus] et probablement plurivoltine.

La biologie de *Myiothyria benoisti* MESN., jusqu'alors totalement ignorée, a donné lieu à une note préliminaire (Léonide 1963 b). L'hôte principal est *Pyrgomorpha conica* Oliv. mais je l'ai également obtenue de *Chorthippus* sp. La vie imaginale n'est pas connue, la vie larvaire est similaire de celle des espèces précédentes. Seule la phénoménologie se singularise par un développement qui se déroule, au moins pour une génération, en hiver, dans l'hôte larvaire.

Les *Acemyiina* dont j'ai montré l'ovolarviparité ne peuvent être maintenus dans le « groupe parasitique I » de Pantel.

Les données sur la biologie de *Plesiooestrus leonidei* MESN., sont d'autant plus intéressantes que l'on ne connaissait jusqu'ici que la vie d'une seule espèce d'*Ormiini* et encore très sommairement. Les *Ormiini* constituent une tribu de Tachinidés singuliers et énigmatiques sous les rapports les plus divers : morphologiques, taxinomiques, biogéographiques et biologiques. La découverte de *P. leonidei* dans *Ephippiger ephippiger* Fiebig et quelques autres *Ensifera* provenant du massif de la Sainte-Baume (Léonide

1963 *b*) m'a permis de confirmer l'acridiophilie des *Ormiini* réellement connue seulement chez une espèce américaine.

La vie imaginale est ignorée, cependant l'existence de planidia cuirassés laisse supposer, comme chez les autres *Ormiini*, la larviparité. En revanche, j'ai observé des planidia en partie engagés à travers le tégument de l'hôte, ce qui constitue le premier fait étayant réellement l'hypothèse de la pénétration active.

La vie endoparasite présente plusieurs particularités. Les planidia, une fois parvenus dans la cavité générale, s'installent à l'intérieur des muscles du thorax et quelquefois de l'abdomen. Ils y demeurent jusqu'à la mue I-II inclusivement (les exuvies I se retrouvent dans les muscles) qui se produit après que les individus aient subi une croissance notable (ils quadruplent leur taille). Une telle localisation endomusculaire n'était pas connue chez les Diptères acridiophages. Les jeunes larves II, après une période de vie libre, ouvrent un pore respiratoire cutané à travers les membranes pleurales, voire les sternites de l'abdomen, ce qui induit en ce lieu la formation, chez l'hôte adulte aussi bien que larvaire, d'un siphon respiratoire secondaire complètement clos. Ce siphon, qui enferme totalement le parasite, est ultérieurement percé à son extrémité distale. La nutrition des larves est hémato-stéatophage avec sarcophagie finale qui s'accompagne du rejet dans l'hôte de volumineux cordons de déjection atteignant 10 cm de long. Les larves mûres sortent à travers les membranes pleurales de l'abdomen et s'empilent dans le sol.

Les réactions de l'hôte à la présence du parasite se traduisent, outre l'édification d'un siphon, par de fréquents phénomènes d'encapsulation dont j'ai vérifié l'origine hémocytaire. Les lésions internes dues à la sarcophagie sont importantes ; en revanche, la spermatogénèse se déroule normalement. L'hôte succombe à la sortie des larves.

Plesiooestrus leonidei, ainsi que les autres *Ormiini* signalés paraissent inféodés aux *Ensifera* et montrent une prédilection extrêmement nette pour les hôtes de sexe mâle. Mais je n'ai pu dégager les causes de cette spécificité liée au sexe.

Le Némestrinidé *Symmictus costatus* LOEW avait donné lieu à deux notes ; mais bon nombre de problèmes restaient à résoudre. Parmi ceux auxquels j'ai apporté une réponse, il convient de citer les modalités de la ponte, la pénétration des planidia, l'édification du pore, l'origine du tube respiratoire, les interactions dans le couple hôte/parasite, etc. (cf Léonide 1962 *a, b*, 1963 *a*, 1964 *a*).

Mes observations sur le terrain de la vie imaginale de *S. costatus* sont entièrement originales et ont contribué à préciser certains aspects de la biologie des Némestrinidés.

S. costatus a été élevé d'Acridiens, en particulier *Docioestaurus maroccanus*, dans la plaine désertique de Crau. Les imagos, très localisés dans le temps et dans l'espace, se rencontrent rassemblés dans de petites stations et volent du début juin au début juillet. J'ai recensé annuellement plusieurs centaines de femelles et quelques mâles. *Symmictus costatus* ne se nourrit pas et se déplace peu. Après l'émergence imaginale (l'accouplement n'est pas connu), les femelles vont passer leur existence, qui n'excède pas une semaine, à pondre ; elles placent leurs œufs non incubés sur des supports de l'aire de l'hôte et demeurent la nuit en ces lieux. Le matin, dès que le soleil paraît, elles vont rejoindre les mâles sur la végétation herbacée environnante, puis elles retournent

pondre, vers 10 h lorsque la température est suffisamment élevée. Elles restent alors de longues heures immobiles à déposer leurs œufs. La fécondité est énorme : 3000-4000 œufs. Les lieux de ponte, question d'importance très débattue chez les Némestrinidés, sont, chez *S. costatus*, incontestablement les petites cavités présentes sur des supports de bois (arbres morts, poteaux de clôture) ou de pierre (murs) et non celles de la végétation herbacée (chaumes de Graminées) pourtant abondante dans la localité. En Crau, j'ai démontré la réalité de l'attraction des femelles vers les supports élevés, sur lesquels elles se réunissent pour pondre.

L'incubation des œufs dure environ 10 jours, les jeunes planidia sont disséminés passivement (pesanteur, vent) et surtout activement (déplacements par sauts). La concentration des femelles sur les supports de ponte en nombre limité, la quantité considérable d'œufs déposés, aboutissent à l'accumulation d'un nombre encore plus élevé de germes infestant en des stations de surface réduite (500 m²) que j'ai pour ces raisons qualifiées de « foyers parasitogènes ».

La pénétration s'effectue à travers les membranes minces, voire par l'ouverture stigmatique.

De la vie préimaginale je rappellerai uniquement les faits les plus saillants.

Le planidium, après avoir pénétré dans la cavité générale, s'introduit dans une lumière trachéenne et y séjourne près d'une semaine. Puis il remonte vers l'atrium qu'il perce juste sous le tégument, afin d'aller y creuser un pore respiratoire. Ce comportement explique que les pores cutanés se situent toujours au voisinage d'un stigmate. A partir de là s'édifie un tube respiratoire, propre à tous les Némestrinidés acridiophages, remarquable par sa spiralisation et sa longueur (20 mm), et dont l'origine hémocytaire est des plus probables. Les pores de *Symmictus costatus* s'ouvrent essentiellement à travers la membrane tympanique, mais aussi à travers les membranes pro-mésothoraciques et les membranes pleurales abdominales, quelquefois directement sur les atriums trachéens, voire sur une ramification trachéenne éloignée. L'étude des variations des modalités d'édification du pore de *S. costatus* a permis d'entrevoir l'évolution phylogénétique des processus de fixation des Némestrinidés chez qui les pores apparaissent actuellement trachéens ou cutanés (Léonide 1967). Le tube respiratoire se forme aussi bien chez l'hôte adulte que larvaire ; chez ce dernier, au moment de la mue, le tube reste fonctionnel et subit un simple déplacement. Les quatre stades larvaires demeurent fixés et leurs exuvies se trouvent contre le tube respiratoire. Le régime, sans doute hématostéatophage, devient sarcophage à partir du stade IV. Il y a fréquemment surparasitisme, mais les larves de *S. costatus* montrent des mœurs solitaires et les individus surnuméraires sont éliminés par suite des traumatismes subis. La vie endoparasitaire dure de 30 à 40 jours.

Les larves mûres sortent à travers les membranes pleurales de l'abdomen, s'enterrent et entrent en diapause. Ce stade constitue la forme de résistance de cette espèce univoltine. La nymphose survient au bout d'un an et selon les circonstances de 2 ou 3 ans, peut-être davantage. La nymphe, qui se forme 20 à 30 jours avant l'émergence imaginale, libre et mobile, remonte en surface.

Les réactions de l'hôte à la présence du parasite sont nettes : outre la siphonogénèse, on assiste à de fréquents encapsulements ; dans certains cas c'est le tube respira-

toire lui-même qui évolue en capsule. L'action du parasite sur l'hôte est notable : lésions dues à la sarcophagie, castration des femelles qui sont infestées *grosso modo* à la période pré-pubertaire de leur activité ovarienne. On assiste à l'arrêt de la vitellogenèse et à la dégénérescence des ovocytes vitellins qui ont pu se constituer avant que l'influence du parasite se fasse sentir (période de latence). En revanche, la spermatogénèse n'est pas perturbée. L'action létale est importante.

Les planidia de *S. costatus* infestent divers *Acridoidea* qui n'offrent pas tous une « suitability » identique : chez *Oedaleus decorus* le parasite meurt dès sa pénétration.



La comparaison des différents aspects, systématiquement passés en revue, de la biologie des Diptères acridiophages connus d'après les données bibliographiques et les résultats de mes recherches, est riche d'enseignements (Léonide 1966).

Les Diptères acridiophages se rencontrent, inégalement d'ailleurs, dans six groupes taxinomiques très différents : Némestrinidés, Anthomyiidés, Sarcophagidés et Tachinidés *Acemyiina*, *Ormiini*, *Gynandromyiini*.

Les données sur la vie dans le milieu naturel sont et demeurent insuffisantes. Elles revêtent pourtant un intérêt particulier ; l'écologie, la chorologie, la phénologie, les comportements de nutrition et de relation étant les éléments indispensables, entre autres, à une bonne connaissance de la coïncidence spatio-temporelle des cycles hôtes-parasites et de l'« host discovery », facteurs de la spécificité parasitaire.

L'étude de la sexualité et des comportements d'infestation a été, en revanche, des plus instructives.

Certaines espèces (Némestrinidés, *Ormiini*) ont une fécondité très élevée, d'autres (Anthomyiidés, Sarcophagidés, *Acemyiina*) plus faible ; les uns déposent des œufs non embryonnés (Anthomyiidés, Némestrinidés), les autres incubés (*Acemyiina*, *Gynandromyiini*), voire des larves (Sarcophagidés, *Ormiini*). La nature des germes distribués est indépendante de leur nombre et du comportement d'infestation, mais est liée au degré d'incubation des œufs au moment de leur dépôt et par suite à la présence d'un utérus.

La vie imaginale de certains Diptères acridiophages s'écoule sans rapport avec le parasitisme alors que chez d'autres la femelle recherche l'hôte afin de lui confier sa descendance. Ainsi les Némestrinidés — peut-être les *Ormiini* — déposent leurs germes loin de l'hôte. Les autres Diptères acridiophages les placent sur, voire dans, le corps de l'hôte. Chez ceux-ci, les comportements d'infestation apparaissent d'autant plus complexes que s'accroît la dépendance entre l'Orthoptère et le Diptère. Chez les Anthomyiidés, où l'on rencontre les liens les plus étroits, la femelle utilise l'hôte pour déposer ses œufs, mais aussi pour se nourrir.

La vie préimaginale comporte trois phases de signification parasitologique différente.

La phase pré-parasitaire montre la plus grande diversité ; elle se déroule dans les voies génitales maternelles, le milieu extérieur et le milieu hôte. Tous les Diptères acridiophages ne passent pas forcément et également par ces trois milieux qui conditionnent la vie du parasite et imposent des adaptations morphologiques et physiologiques.

De ce point de vue, on peut opposer les espèces chez qui la phase pré-parasitaire est essentiellement proxénique libre, c'est-à-dire se déroule loin de l'hôte et celles où elle est paraxénique, c'est-à-dire se déroule sur l'hôte. L'existence de chacune de ces deux phases est déterminée par la physiologie de la fonction femelle et par le comportement maternel d'infestation.

La phase proxénique peut comporter une période utérine si les germes déposés sont incubés et une période libre lorsque les germes sont placés loin de l'hôte. Les larves, planidiformes, qui se trouvent alors dans le milieu extérieur sont appelées à y survivre, à se déplacer à la recherche de l'hôte et à pénétrer par leurs propres moyens. De telles larves sont résistantes ; elles peuvent être cuirassées (*Ormiini*) et posséder des soies locomotrices (*Némestrinidés*).

La phase paraxénique existe d'une manière relativement durable lorsque la femelle du parasite s'intéresse à l'hôte et expulse des germes sur son corps. Chez les Sarcophagidés, larvipares, la durée de cette phase apparaît d'autant plus brève que le comportement de larviposition est précis. La larve, projetée au hasard sur le corps de l'hôte, se montre capable de survivre plusieurs heures à l'extérieur, de rechercher le lieu convenable à la pénétration et de s'introduire dans l'hémocoel par ses propres moyens. Si elle est déposée avec précision au point même où elle doit s'introduire, la phase paraxénique se réduit à la pénétration et la survie dans le milieu extérieur n'excède pas quelques minutes. Chez les espèces ovipares (*Acemyiina*, *Gynandromyiini*), qui émettent des œufs complètement incubés sur le corps de l'hôte, la phase paraxénique se confond avec la durée de l'éclosion-pénétration. La larve n'a plus à supporter les conditions du milieu extérieur ni à rechercher l'emplacement favorable à la pénétration.

Les phénomènes biologiques, propres aux diverses phases de la vie pré-parasitaire, entraînent des comportements particuliers des larves néonates et des adaptations morphologiques et physiologiques des œufs et des larves. Les caractères de spécialisation marqués chez les *Némestrinidés* et les *Ormiini* s'affaiblissent au fur et à mesure que les rapports entre la femelle et l'hôte deviennent plus étroits et que les œufs et les larves I ont un rôle dont l'importance décroît (*Acemyiina*, Sarcophagidés). Ils disparaissent chez les *Anthomyiidés*, dont les femelles placent d'emblée les œufs dans le corps de l'hôte.

La phase endoparasitaire ou endoxénique est, par suite de la disparition de l'influence maternelle, beaucoup plus homogène que la phase précédente. Cependant l'influence du milieu intérieur de l'hôte ne supprime pas toutes les dissemblances de la vie endoparasitaire. Cette période est, en effet, marquée par l'existence de phénomènes biologiques nombreux et complexes.

La nutrition des larves est, sans doute, hématophage ou hémato-stéatophage, mais une sarcophagie finale est fréquente, elle manque semble-t-il chez les *Anthomyiidés*. Certaines larves se déplacent, d'autres sont localisées, parfois étroitement (stade I endomusculaire de *Plesiooestrus leonidei*, séjour des *planidia* des *Némestrinidés* dans les trachées). Plusieurs espèces ont des larves grégaires (*Anthomyiidés*, divers *Acemyiina*), d'autres solitaires (*Némestrinidés*). Certaines ouvrent des pores respiratoires et induisent la formation de siphons, qui peuvent être cutanés (*Ormiini*, *Glaurocarini*, *Gynandromyiini*, certains *Némestrinidés*), ou trachéens (*Acemyiina*, autres *Némestrinidés*), d'au-

tres ne forment pas de pore et ne provoquent jamais l'apparition d'un siphon (Anthomyiidés, Sarcophagidés).

Les différences dans les modalités de la vie endoparasitaire des Diptères acridiophages permettent d'opposer nettement : les Némestrinidés et les Tachinidés, d'une part, aux Anthomyiidés et aux Sarcophagidés, d'autre part. Chez les premiers, l'existence d'une localisation, parfois précoce, de l'ouverture d'un pore et de l'induction d'un siphon dénote des exigences physiologiques variées qui font défaut chez les seconds.

La phase post-parasitaire est la plus homogène ; les larves mûres quittent toutes l'hôte à travers des membranes intersegmentaires. La nymphose a lieu dans le sol, mais ne survient pas immédiatement chez les Sarcophagidés et les Némestrinidés dont les larves peuvent demeurer à l'état de vie ralentie ou de diapause pendant plusieurs mois, voire plusieurs années.

Des interactions dans les couples hôtes-parasites, il convient de retenir que les réactions de l'hôte à la présence d'un parasite habituel (siphonogénèse) ou inhabituel (encapsulation) apparaissent d'autant plus marquées que les exigences larvaires sont complexes : importantes en présence des Némestrinidés et des Tachinidés, elles sont faibles ou nulles avec les Anthomyiidés ou les Sarcophagidés.

En revanche, l'action du parasite, notamment l'action indirecte, paraît peu spécifique. La castration parasitaire des femelles par arrêt de la vitellogenèse ou dégénérescence vitelline est sensiblement indépendante de l'espèce parasite, mais est essentiellement fonction de l'instant auquel se situe l'infestation par rapport au stade d'évolution de l'activité ovarienne. La spermatogénèse n'est jamais perturbée.

La spécificité parasitaire des Diptères acridiophages ne révèle pas de caractère propre qui la distingue de celle des autres entomophages. Le « Wirtskreis » est variable en fonction de l'espèce. Toutefois les *Ormiini* paraissent inféodés aux *Ensifera*.

Les origines de la spécificité sont maternelles (« host discovery » et « host selection ») ou larvaires (« host suitability »).

*
**

Conclusion

De l'ensemble des remarques précédentes on peut dégager deux conclusions.

— 1° L'exploitation d'hôtes communs, les Orthoptères, n'a pas conféré à la biologie des divers Diptères parasites la moindre homogénéité que l'on puisse interpréter comme caractère propre aux acridiophages et ayant la valeur de phénomène de convergence. Tout au contraire, les caractères biologiques et parasitologiques enregistrés *sont propres à chaque groupe de parasites et ne dépendent pas de la nature taxinomique des hôtes.*

— 2° A travers la diversité biologique des Diptères acridiophages il est possible de distinguer trois catégories de parasites :

— des parasites aux comportements maternels rudimentaires, mais aux exigences larvaires multiples (Némestrinidés, *Ormiini* ?) ;

— des parasites aux comportements maternels complexes, mais aux exigences larvaires faibles (Anthomyiidés, Sarcophagidés) ;

— des parasites qui présentent à la fois des comportements maternels et larvaires fort élaborés (Tachinidés).

La considération de ces parasites aux modes de vie aussi diamétralement opposés conduit à penser que, chez les *Diptères acridiophages*, l'origine du parasitisme protélien est double :

— Pour ceux de la première catégorie, l'origine est larvaire ; chez les Némestrinidés ce sont, de toute évidence, les larves qui infestent l'hôte et se sont adaptées à la vie parasitaire.

— Pour ceux de la deuxième catégorie l'origine est maternelle ; le parasitisme larvaire est passif et résulte du comportement des femelles. Cela paraît nettement chez les Anthomyiidés où les œufs sont introduits dans le corps de l'hôte par le parasite et chez qui le développement larvaire, des plus simples, fait songer à celui des saprophages se développant dans un milieu organique. Cette origine maternelle paraît corroborée par la perforation buccale, utilisée d'abord pour la nutrition imaginale et ensuite pour la ponte. Elle est encore attestée par la facilité avec laquelle *Acyglossa pollinosa* dépose ses œufs dans des hôtes expérimentalement tronçonnés. Certes, les stades préimaginaux des Anthomyiidés ne sont plus saprophages. Ils ne peuvent se développer dans des matières organiques en décomposition et sont donc adaptés au parasitisme ; mais cette adaptation est faible, peut-être récente.

— Chez les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini*, qui sont parasites autant par leurs imagos que par leurs larves et qui apparaissent comme les acridiophages les plus spécialisés, l'origine du parasitisme, sans doute éloignée dans le temps, paraît difficile à préciser.

Bibliographie

- HENNIG (W.), 1966. — *Anthomyiidae*. In Lindner (E.), Die Fliegen der palaearktischen Region, 63 a, Stuttgart, p. 1-96 (en cours de publication).
- LÉONIDE (J.-C.), 1961 a. — Note préliminaire sur *Ceracia mucronifera* Rond. (*Dipt. Tachinidae*), parasite du Criquet égyptien (*Anacridium aegyptium* L.) en Provence. *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr.*, 40, n° 1, p. 31-42, pl. I-II, res. angl.
- , 1961 b. — A propos d'une méthode pour l'étude de certains Diptères à larves endoparasites d'Orthoptères. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 66, p. 83-89.
- , 1961 c. — Première note sur les parasites des Orthoptères en Provence et en particulier sur *Blaesoxipha laticornis* (Meigen) (*Diptera Sarcophagidae*). *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 31, p. 143-152, fig. 1-2.

- , 1962 a. — Sur la présence de *Symmictus costatus* Loew (Dipt. *Nemestrinidae*) et de larves de Némestrinidés parasites du Criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus* Thunb.) dans la plaine de Crau. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 67, p. 104-108.
- , 1962 b. — Formation du pore respiratoire et de la partie proximale du tube respiratoire de la larve de *Symmictus costatus* Loew (Diptera *Nemestrinidae*) selon les diverses régions du corps de l'hôte. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 87, n° 5-6, p. 550-558, fig. 1-4, pl. 1-2.
- , 1963 a. — Complément à l'étude de la biologie larvaire de *Symmictus costatus* Loew (Diptera *Nemestrinidae*) parasite d'Acridiens, et considérations générales sur la biologie des Némestrinidés. *Entomophaga*, 8, n° 1, p. 7-33, fig. 1-8, res. angl.
- , 1963 b. — Sur l'acridiophilie des larves de Tachinaires. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 256, p. 1591-1593.
- , 1963 c. — Note préliminaire sur le cycle biologique d'un Diptère Anthomyiidé du genre *Acrostilpna* Ringdahl endoparasite du *Barbitistes fischeri* (Yers.) (Orthoptera *Ensifera* : *Phaneropteridae*). *Ibid.*, 257, p. 1353-1356.
- , 1964 a. — Contribution à l'étude de la biologie du *Symmictus costatus* Loew Diptère, Némestrinidé acridiophage. IV. — La ponte et l'infestation de l'hôte. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 89, n° 2-3, p. 135-142, pl. 1-3.
- 1964 b. — Contribution à l'étude biologique du *Neorhynchocephalus tauscheri* (Fisch.) (Diptera *Nemestrinidae*) et commentaires sur la biologie imaginaire des Némestrinidés. *Ibid.*, p. 210-218, pl. I.
- , 1966. — Bilan sommaire de nos connaissances sur la biologie des Diptères endoparasites des Orthoptères. *Proc. of the first int. Congr. of Parasitology, (Rome 1964)*, 1, p. 615-616.
- , 1967. — Recherches sur la biologie de divers Diptères endoparasites d'Orthoptères. (Thèse de Doctorat ès-Sciences naturelles). *Archives originales du Centre de Documentation du C.N.R.S.*, n° A O 1379, environ 500 pages dactylographiées et *Mem. Mus. notion. Hist. nat., ser. A.*, t. 53 (sous presse).
-