

Collection Acridologie Opérationnelle n° 8

LES ENNEMIS NATURELS DES CRIQUETS DU SAHEL

GREATHEAD D. J., KOOYMAN C.,

LAUNOIS-LUONG M. H. & POPOV G. B.

Comité permanent Inter-Etats de Lutte contre la Sécheresse au Sahel (CILSS).

Centre AGRHYMET. Département de Formation en Protection des Végétaux (DFPV). Volet Information.

Financement : Pays-Bas.

Réalisation : PRIFAS. Acridologie Opérationnelle - Ecoforce® Internationale. Département GERDAT.
Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD).

D. J. GREATHEAD

Centre for Population Biology
Imperial College, Silwood Park, Ascot, Berks SL5 7PY – ROYAUME-UNI

C. KOOYMAN

DFPV-CILSS
B.P. 12625, Niamey – NIGER

M. H. LAUNOIS-LUONG

CIRAD-GERDAT-PRIFAS
2477, av. du Val de Montferrand, BP 5035, 34032 Montpellier cedex 1 – FRANCE

G. B. POPOV

129 A Hammersmith Grove, London W6 ONJ – ROYAUME-UNI

Tous droits d'adaptation, de traduction et de reproduction par tous procédés, y compris la photocopie et le microfilm, réservés pour tous pays.

© Ministère des Affaires étrangères des Pays-Bas et CIRAD-GERDAT-PRIFAS (France) - 1994.
ISBN : 2 - 87614 - 159 - 0

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES ILLUSTRATIONS	5
FIGURES	5
TABLEAUX	6
AVERTISSEMENT	7
INTRODUCTION GÉNÉRALE	9
1. LES PARASITES ET LES PRÉDATEURS	11
1.1. Les parasitoïdes des œufs	11
1.2. Les prédateurs des œufs	14
1.2.1. Les diptères	15
1.2.1.1. <i>Bombyliidae</i>	15
1.2.1.2. <i>Curtonotidae</i>	18
1.2.1.3. <i>Calliphoridae</i>	19
1.2.2. Les coléoptères	21
1.2.2.1. <i>Carabidae</i>	21
1.2.2.2. <i>Histeridae</i>	22
1.2.2.3. <i>Tenebrionidae</i>	23
1.2.2.4. <i>Trogidae</i>	23
1.2.2.5. <i>Meloidae</i>	25
1.2.3. Les mammifères prédateurs	25
1.3. Les parasitoïdes des larves et des imagos	26
1.3.1. <i>Nemestrinidae</i>	27
1.3.2. <i>Sarcophagidae</i>	28
1.3.3. <i>Tachinidae</i>	30
1.4. Les prédateurs des larves et des imagos	31
1.4.1. Arachnides et autres	31
1.4.2. Insectes	31
1.4.2.1. Diptères <i>Asilidae</i>	31
1.4.2.2. Hyménoptères <i>Sphécidae</i>	32
1.4.3. Vertébrés	33
1.5. Les parasites des larves et des imagos	34
1.5.1. Les principales familles de nématodes	36
1.5.1.1. <i>Mermithidae</i>	36
1.5.1.2. <i>Steinernematidae</i> et <i>Heterorhabditidae</i>	37
1.5.2. Isolement, culture et conservation des nématodes	37
2. LES AGENTS PATHOGÈNES	39
2.1. Les virus	39
2.1.1. Les principaux virus infectieux des acridiens	42
2.1.1.1. <i>Poxviridae</i>	42
2.1.1.2. <i>Baculoviridae</i>	44
2.1.1.3. <i>Parvoviridae</i> et <i>Picornaviridae</i>	45
2.1.2. Isolement, culture et conservation des virus	46

2.2. Les bactéries	47
2.2.1. Les bactéries infectieuses des acridiens	47
2.2.1.1. <i>Bacillaceae</i>	47
2.2.1.2. <i>Enterobacteriaceae</i>	49
2.2.1.2.1. <i>Serratia</i>	49
2.2.1.2.2. <i>Xenorhabdus</i>	50
2.2.1.3. <i>Pseudomonadaceae</i>	50
2.2.2. Isolement, culture et conservation des bactéries	51
2.3. Les champignons	51
2.3.1. Les champignons acridopathogènes	52
2.3.1.1. <i>Entomophthoraceae</i>	52
2.3.1.2. <i>Clavicipitaceae</i>	54
2.3.1.3. <i>Deuteromycotina</i>	54
2.3.1.3.1. <i>Metarhizium</i>	57
2.3.1.3.2. <i>Beauveria</i>	58
2.3.1.3.3. <i>Aspergillus</i>	58
2.3.1.3.4. <i>Sorospora</i>	59
2.3.2. Isolement, culture et conservation des champignons	60
2.4. Les protozoaires	60
2.4.1. Les protozoaires acridopathogènes	61
2.4.1.1. <i>Amoebidae</i>	61
2.4.1.2. <i>Nosematidae</i>	62
2.4.1.3. <i>Neogregarinidae</i> et <i>Eugregarinidae</i>	63
2.4.2. Isolement, culture et conservation des protozoaires	64
3. DISCUSSION : ENSEIGNEMENTS PRATIQUES ET RETOMBÉES OPÉRATIONNELLES	65
CONCLUSION	69
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	71
INDEX DES ESPÈCES CITÉES	79
GLOSSAIRE	81

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURES

Figure 1. –	Vente de criquets au marché de Niamey, Niger	8
Figure 2. –	Cannibalisme chez <i>Cataloipus cymbiferus</i>	8
Figure 3. –	<i>Gastrimargus africanus</i> capturé par un chalarodon	8
Figure 4. –	Adulte (A) et larve de 1 ^{er} stade (B) de <i>Scelio fulgidus</i>	12
Figure 5. –	Dispositif pour recueillir des <i>Scelio</i> ailés d'une oothèque de criquet parasitée	12
Figure 6. –	<i>Systoechus</i> sp., bombyle prédateur du Criquet sénégalais au Mali	15
Figure 7. –	<i>Systoechus somali</i>	15
Figure 8. –	Larves de diptère parasitant une oothèque de Criquet sénégalais	17
Figure 9. –	Larve (A) et imago (B) de <i>Xeramoeba oophaga</i> , diptère prédateur d'œufs d'acridiens	17
Figure 10. –	Imago de <i>Curtonotum cuthbertsoni</i>	17
Figure 11. –	Larve de 3 ^e stade de <i>Curtonotum cuthbertsoni</i>	18
Figure 12a. –	Imago de <i>Stomorhina lunata</i>	19
Figure 12b. –	<i>Stomorhina lunata</i> dans un champ de ponte de Criquet pèlerin	19
Figure 13. –	Larve de 3 ^e stade de <i>Stomorhina lunata</i>	20
Figure 14. –	Pupes de <i>Stomorhina lunata</i> dans une oothèque de Criquet pèlerin	20
Figure 15. –	Larve de <i>Chlaenius transversalis</i>	21
Figure 16. –	Imago de <i>Chlaenius transversalis</i>	21
Figure 17. –	<i>Trox procerus</i> en train de consommer un Criquet pèlerin mort	23
Figure 18. –	Larve et imago de <i>Trox procerus</i>	24
Figure 19. –	Larve âgée de ténébrionide	24
Figure 20. –	Femelle de mylabre en train de pondre	24
Figure 21. –	Oothèques de <i>Cataloipus cymbiferus</i> (A) et de <i>Sherifuria haningtoni</i> (B) parasitées par des larves de méloïdes	24
Figure 22. –	Stades de développement de <i>Mylabris variabilis</i>	26
Figure 23. –	Larves de mylabre dans une oothèque de Criquet pèlerin	26
Figure 24. –	Imago de <i>Trichopsidea costata</i>	27
Figure 25. –	Larve de <i>Trichopsidea costata</i>	28
Figure 26. –	Larves de <i>Blaesoxipha filipjevi</i>	29
Figure 27a. –	Imagos mâle et femelle de <i>Blaesoxipha filipjevi</i>	29
Figure 27b. –	Criquet pèlerin attaqué par <i>Blaesoxipha filipjevi</i>	29
Figure 28. –	Asilide tuant un Criquet migrateur	32
Figure 29. –	<i>Pryonix</i> sp. attaquant un Criquet arboricole	33
Figure 30. –	Buse des sauterelles, <i>Bustatur rufipennis</i> , prédateur du Criquet sénégalais	33
Figure 31. –	<i>Mermis nigrescens</i>	35
Figure 32. –	<i>Kraussaria angulifera</i> tué par <i>Metarhizium</i> sp.	42
Figure 33. –	Collecte, conservation et envoi de criquets malades ou morts pour identification de l'agent pathogène	42
Figure 34. –	Différents types de virions de virus occlus infectant les insectes	44
Figure 35. –	Virus non occlus infectant les insectes	46
Figure 36. –	Posture caractéristique d'un acridien (<i>Aiolopus thalassinus</i>) tué par <i>Entomophaga</i> sp.	53
Figure 37. –	Spores d' <i>Entomophaga</i> sp.	53
Figure 38. –	<i>Tropidacris</i> sp., acridien d'Amérique du Sud, attaqué par <i>Cordyceps</i> sp.	54
Figure 39. –	Différents types de conidiophores et de conidies de quelques deutéromycètes	55
Figure 40. –	Conidies de <i>Metarhizium flavoviride</i>	57
Figure 41. –	Criquet pèlerin infecté par <i>Metarhizium flavoviride</i>	57
Figure 42. –	Criquet pèlerin infecté par <i>Metarhizium anisopliae</i>	58
Figure 43. –	Conidies de <i>Beauveria bassiana</i>	59
Figure 44. –	Criquet pèlerin infecté par <i>Beauveria bassiana</i>	59

Figure 45. –	<i>Cataloipus fuscocoeruleipes</i> attaqué par <i>Sorospora</i> sp.	59
Figure 46. –	Spores de <i>Nosema locustae</i>	63
Figure 47. –	Cycle de <i>Gregarina garnhami</i>	63

TABLEAUX

TABLEAU I :	Les espèces de <i>Scelio</i> prélevées sur des acridiens d’Afrique	10
TABLEAU II :	Bombyles, <i>Systoechus</i> (S) et <i>Xeramoeba</i> (X) trouvés dans les pontes des acridiens d’Afrique	14
TABLEAU III :	Les <i>Blaesoxipha</i> spp., parasitoïdes des acridiens d’Afrique	28
TABLEAU IV :	Classement des groupes de nématodes	35
TABLEAU V :	Principaux groupes de virus comportant des espèces entomopathogènes	43
TABLEAU VI :	Aperçu taxonomique des bactéries	48
TABLEAU VII :	Aperçu taxonomique des champignons	52
TABLEAU VIII :	Aperçu taxonomique des protozoaires	61

AVERTISSEMENT

Aborder la possibilité d'utiliser les ennemis naturels des criquets du Sahel comme agents de lutte biologique pour contrôler les pullulations acridiennes présentant un danger pour les cultures suppose une bonne connaissance préalable des parasites, prédateurs et agents pathogènes les plus actifs dans le contexte sahélien.

Dans ce domaine, il est difficile d'aller au-delà d'une certaine simplification sans courir le risque d'induire des idées fausses dont les conséquences pourraient être dangereuses pour les écosystèmes à protéger. En conséquence, les auteurs ont choisi de dresser un bilan aussi complet que possible des connaissances actuelles sans occulter les nombreuses inconnues ou incertitudes qui subsistent, y compris dans les domaines, de nos jours, les plus porteurs d'espoirs. Ainsi conçu, cet ouvrage constitue non seulement le 8^e support de formation s'intégrant dans la collection " **ACRIDOLOGIE OPÉRATIONNELLE** " mais aussi un ouvrage de référence pour les techniciens supérieurs de la lutte anti-acridienne, les enseignants, les instructeurs, les praticiens de terrain en protection des végétaux et même les chercheurs acridologues non encore spécialisés dans ce domaine.



Figure 1. – Vente de criquets au marché de Niamey, Niger.



Figure 2. – Cannibalisme chez *Catantopus cymbiferus*.



Figure 3. – *Gastrimargus africanus* capturé par un chalarodon.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les interactions entre l'homme et les acridiens sont nombreuses et complexes. Bien que ces insectes provoquent des dégâts aux cultures et aux pâturages, ils constituent aussi une source de nourriture conjoncturelle pour les populations humaines dans de nombreux pays comme le Cameroun, le Tchad, le Niger (Fig. 1) ou le Nigeria. De fait, bien que victime, l'homme est parfois aussi prédateur¹ des acridiens. Dans les maigres pâturages du Sahel ou du Sahara, le bétail peut entrer en compétition avec les criquets au point de limiter leur multiplication. Par ailleurs, des cas de cannibalisme sont connus chez les acridiens (Fig. 2). Les larves âgées de Criquet pèlerin attaquent les éclosions et les jeunes larves de leur propre espèce, notamment lorsque la végétation se raréfie.

Les acridiens sont aussi la proie d'un grand nombre d'ennemis naturels vertébrés (Fig. 3) et invertébrés : prédateurs, **parasitoïdes**, parasites, agents pathogènes (champignons, bactéries, protozoaires, virus). Beaucoup d'entre eux entraînent la mort de la victime. Il est donc intéressant de mieux les observer et de mieux les connaître afin d'évaluer leur impact réel sur la dynamique des populations acridiennes et d'améliorer la stratégie de lutte anti-acridienne. Des études quantitatives effectuées un peu partout dans le monde ont démontré, dans certaines circonstances, l'utilité des ennemis naturels et leur rôle dans l'effondrement de pullulations acridiennes (GREATHEAD, 1963a, 1992b) bien qu'ils ne constituent pas, très généralement, un facteur susceptible d'empêcher ces mêmes pullulations. Il est cependant possible qu'ils puissent gêner localement la grégarisation des locustes. Sur les côtes de la mer Rouge où l'on trouve le Criquet pèlerin quasiment en permanence, la mortalité par l'action des ennemis naturels serait telle qu'un départ d'invasion ne pourrait se réaliser qu'avec l'apport massif de populations allochtones, apport qui finirait par diluer l'impact des ennemis naturels comme cela a été observé en 1967 (FAO, 1985). Les sauteriaux semblent plus vulnérables que les locustes en raison de leur relative sédentarité qui permet aux ennemis naturels de se multiplier sur place sans interruption.

Malheureusement, il n'existe que peu d'études quantitatives rigoureuses sur la dynamique des populations de locustes ou de sauteriaux. Celles qui existent concernent surtout les locustes d'importance économique, comme le Criquet pèlerin. Ces travaux fragmentaires, particulièrement ceux qui se sont déroulés en Afrique, ont été examinés au cours de l'atelier de Cotonou (Bénin) (LOMER & PRIOR, 1992 ; ASHALL & ELLIS, 1962 ; ROFFEY, 1983). Il en ressort que, malgré l'utilité reconnue des parasites et des prédateurs, ces derniers ne peuvent être employés comme agents de lutte biologique. Pourtant, ils méritent d'être protégés, notamment au cours des campagnes de lutte anti-acridienne car ils aident à réduire l'importance des pullulations. Les agents pathogènes semblent offrir les meilleures perspectives en lutte biologique, en particulier ceux qui peuvent être multipliés et formulés pour être épandus comme biopesticides. Ces micro-organismes ont l'avantage sur la plupart des substances chimiques d'être généralement spécifiques aux acridiens, sans nuire aux autres ennemis naturels. Les organismes les plus prometteurs sont des champignons susceptibles d'être cultivés sur milieux artificiels sans qu'il soit nécessaire de recourir à des hôtes biologiques. Ces champignons appartiennent aux genres *Beauveria* et *Metarhizium*. Ils font l'objet de recherches intensives dont celles du programme liant l'Institut International de Lutte Biologique (IIBC) au Royaume-Uni, l'Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA) au Bénin et le Département de Formation en Protection des Végétaux (DFPV) au Niger. Ce programme est financé par le Canada, les Pays-Bas, le Royaume-Uni et les États-Unis d'Amérique. D'autres recherches sur les agents pathogènes sont conduites à l'Institut International sur la Physiologie et l'Écologie des Insectes (ICIPE) du Kenya sur fonds des programmes des Nations Unies pour le Développement (PNUD), à l'Université d'État du Montana, dans diverses institutions européennes et dans des programmes nationaux de recherche, financés par le PNUD ou la Commission Européenne.

Les ennemis naturels des acridiens sont observés et étudiés depuis un siècle (GREATHEAD, 1963a, 1992b). Les travaux résultants constituent une base importante de connaissance, surtout sur la biologie de quelques ennemis naturels majeurs et leur impact sur les populations acridiennes. Cependant,

¹ Un glossaire placé en fin de volume regroupe les définitions des principaux termes techniques soulignés dans le texte.

les recherches doivent être poursuivies, particulièrement au Sahel où elles sont encore rares. Les travaux traitent, principalement, de la mortalité embryonnaire chez le Criquet migrateur dans son aire grégarigène du delta central du Niger au Mali (POPOV, 1959) et chez le Criquet sénégalais au Niger et au Mali (CHEKE, FISHPOOL & RITCHIE, 1980 ; POPOV, 1980). On dispose aussi de données sur la dynamique des populations du Criquet puant au Nigeria (CHAPMAN & PAGE, 1979). En raison de la rareté des informations au Sahel, nous incluons dans le présent ouvrage des données sur le Criquet pèlerin étudié sur les côtes de la mer Rouge, en Erythrée (STOWER, POPOV & GREATHEAD, 1958 ; STOWER & GREATHEAD, 1969). Les références à ces travaux se trouvent dans l'article sur les ennemis naturels des acridiens de GREATHEAD (in LOMER & PRIOR, 1992) où sont successivement présentés tous les parasitoïdes connus des acridiens (GREATHEAD, 1963a) ainsi que dans le *Locust and Grasshopper Agricultural Manual* (COPR, 1982) qui récapitule les données les plus récentes sur les ennemis naturels des criquets ravageurs.

Les méthodes et techniques pour rechercher les oothèques et pour évaluer l'impact des ennemis naturels sont traitées dans l'ouvrage n° 7 de la présente collection (POPOV, LAUNOIS-LUONG & VAN DER WEEL, 1990). Par contre, il n'existe rien de semblable pour les larves et les imagos, plus difficiles à étudier en raison de leur mobilité et de leur développement rapide qui laissent peu de temps à l'observation. Le taux de parasitisme peut être estimé en disséquant des échantillons capturés dans la nature et complété par l'étude d'autres échantillons placés en cage jusqu'à l'émergence des parasitoïdes. On traite de même les agents pathogènes. Par contre, l'action des prédateurs est bien plus difficile à estimer quantitativement. Une indication sur les espèces prédatrices en un lieu donné se fait en utilisant le piégeage, l'appâtage pour les mammifères et le piège d'interception pour les petits invertébrés (voir paragraphe suivant). Les échantillons capturés la nuit, à l'aide d'un récipient profondément enfoncé dans le sol servant de piège), donnent des indications sur les activités des prédateurs **géophiles** nocturnes comme les scorpions et les petits mammifères. En ce qui concerne les prédateurs diurnes, on peut les observer directement et le taux de prédation est estimé par comptage horaire. Une idée de la capacité maximale de prédation est obtenue en mettant en cage ensemble prédateurs et criquets. Cependant, les résultats ne peuvent pas être directement extrapolés sur le terrain car, en liberté, les prédateurs disposent d'autres proies et consacrent plus de temps à rechercher les acridiens.

TABLEAU I : Les espèces de *Scelio* prélevées sur des acridiens d'Afrique.

Sp. <i>Scelio</i>	Région	Acridiens hôtes
<i>S. africanus</i>	Afrique Est et Sud	<i>Acorypha glaucopsis</i> , <i>Locusta migratoria</i>
<i>S. chapmani</i>	Tanzanie	Espèce indéterminée
<i>S. cheops</i>	Sahel	<i>Eyprepocnemis plorans</i> *
<i>S. corion</i>	Sahel, Oman	<i>Acrotylus spp.</i> , <i>Sherifuria haningtoni</i>
<i>S. gaudens</i>	Sahel	<i>Chrotogonus sp.*</i> , <i>Eyprepocnemis plorans</i> *, <i>Trilophidia sp.*</i>
<i>S. howardi</i>	Sahel, Afrique Est et Sud	<i>Acrida sp.</i> , <i>Diabolocantops axillaris</i> , <i>Kraussaria angulifera</i> *, <i>Locusta migratoria</i> *, <i>Nomadacris septemfasciata</i>
<i>S. mauritanicus</i>	Sahel, Afrique Est et Nord-Est	<i>Diabolocantops axillaris</i> , <i>Eyprepocnemis plorans</i> *, <i>Ochrilidia gracilis</i> *, <i>Pyrgomorpha sp.</i>
<i>S. princeps</i>	Éthiopie, Oman	<i>Acrotylus longipes</i> , <i>Diabolocantops axillaris</i> , <i>Heteracris littoralis</i> , <i>Ochrilidia gracilis</i>
<i>S. remaudieri</i>	Sahel, Afrique Est et Sud	<i>Acrida turrita</i> *, <i>Aiolopus thalassinus</i> *, <i>Duronia chloronota</i> *, <i>Locusta migratoria</i> *
<i>S. sudanensis</i>	Sahel, Afrique Nord-Est	<i>Aiolopus thalassinus</i> *, <i>Eyprepocnemis plorans</i> , <i>Nomadacris septemfasciata</i> , <i>Schistocerca gregaria</i> *, <i>Locusta migratoria</i> *

* Provenant du Sahel.

Ce huitième ouvrage de la Collection " Acridologie opérationnelle " se compose de deux parties. La première traite des organismes parasites ou prédateurs qui peuvent entraîner une mortalité significative des acridiens et qui méritent à ce titre d'être conservés comme moyens auxiliaires pour les combattre et réduire les pertes aux cultures et aux pâturages. La seconde fait le point sur les principaux agents

pathogènes, en particulier ceux qui offrent les meilleurs espoirs d'être utilisés en lutte biologique contre les acridiens.

1. LES PARASITES ET LES PRÉDATEURS

Pour faciliter la présentation, les parasites et les prédateurs des acridiens sont regroupés en fonction du stade phénologique attaqué : les œufs, les larves ou les imagos. Ce sont principalement des parasitoïdes qui appartiennent à divers ordres d'insectes. Les ennemis naturels sont qualifiés de parasites lorsqu'ils se développent au détriment de l'hôte sans pour autant le tuer ou de prédateurs quand ils tuent la proie pour s'en nourrir.

1.1. Les parasitoïdes des œufs

Parmi les parasitoïdes d'œufs d'acridiens, les hyménoptères scélionides sont les seuls connus, parasitoïdes vrais d'embryons de locustes et de sauteriaux.

HYMENOPTERA Scelionidae

Le genre *Scelio* comprend de nombreuses espèces. Toutes sont des parasitoïdes d'œufs d'acridiens. Vingt-trois espèces d'Afrique ont été décrites et huit ont pu être élevées avec succès (Tableau I).

Les *Scelio* sont de petites guêpes noires (Fig. 4) dont la longueur peut atteindre 6 mm. Elles ont une forme élancée, avec parfois une teinte métallique brillante. Les ailes antérieures sont brunâtres, avec une seule nervure submarginale aboutissant à un stigma et recouvertes de poils très fins rangés en bandes. L'identification est souvent délicate. Elle doit se faire sous microscope à l'aide de la clé des scélionides d'Afrique de NIXON (1958). Il est prudent de faire vérifier l'identification par un spécialiste.

• Cycle biologique

Les scélionides adultes sont rares, sauf à proximité des champs de ponte des criquets où on peut les trouver se traînant au sol parmi les criquets en train de pondre. Certaines espèces sont **phorétiques** (les femelles se font transporter, accrochées par leurs mandibules au corps de l'hôte). Il a aussi été démontré que les scélionides pouvaient être emportés par les courants aériens vers les champs de ponte des acridiens (FARROW, 1981). La femelle pénètre dans l'oothèque en creusant le bouchon spumeux ou en perçant la paroi latérale. Les œufs d'acridiens sont souvent parasités sitôt qu'ils sont pondus mais ceux qui sont plus âgés peuvent l'être aussi. La femelle de scélionide peut produire une centaine d'œufs. Chaque larve de scélionide parasite normalement un seul œuf-hôte de sorte que, très fréquemment, toute la ponte du criquet est atteinte. Le développement s'effectue très discrètement dans l'œuf-hôte. Il comprend trois stades larvaires suivis de la **pupaison**. L'adulte émerge en perçant un trou dans le chorion de l'œuf du criquet.

Le premier stade larvaire a une forme caractéristique (Fig. 4) que l'on peut voir sous microscope en écrasant un œuf fraîchement parasité sur une lame histologique. On aperçoit les robustes mandibules de la larve qui lui servent à tuer éventuellement d'autres larves parasites, de sorte qu'un seul adulte émergera de l'œuf-hôte. À cause de ses mouvements, la larve parasite détruit les organes embryonnaires de l'acridien et empêche ainsi tout développement de l'hôte. Les deux stades suivants sont typiques des guêpes parasites ressemblant à des larves d'abeille. Leur développement peut être retardé. L'émergence des adultes est synchronisée avec la présence des criquets en ponte. Les hôtes ne seraient pas détectés directement par le parasitoïde. Les conditions météorologiques déterminent à la fois le moment de l'émergence du scélionide et la période de ponte des hôtes, ces deux événements coïncidant généralement.

Il ne semble pas qu'il y ait de véritable spécificité parasitoïde-hôte au niveau de l'espèce. La guêpe s'attaque à toute oothèque d'acridien de taille convenable se trouvant dans son biotope. Néanmoins, une espèce donnée peut se développer plus fréquemment sur certains acridiens que sur d'autres, les facteurs déterminant le choix de l'hôte concernant les sites de ponte ou la taille des oothèques. Bizarrement, des scélionides qui ont été trouvés sur des pontes de Criquet pèlerin solitaire n'ont jamais été signalés sur des champs de ponte de grégaire. Le taux de parasitisme peut être ponctuellement élevé mais la moyenne générale varie entre 10 % et 15 % (POPOV, 1959 ; GREATHEAD, 1963a ; SIDDIQUI, IRSHAD & MOHYUDDIN, 1986).

• Collecte et mise en élevage

On peut observer les guêpes adultes autour des sites de ponte des acridiens et les capturer avec un aspirateur à bouche. Plus généralement, les spécimens sont obtenus par élevage à partir d'oothèques parasitées récoltées sur le terrain. Ils se conservent soit dans l'alcool, soit collés sur de petits cartons (paillette) montés sur épingle.

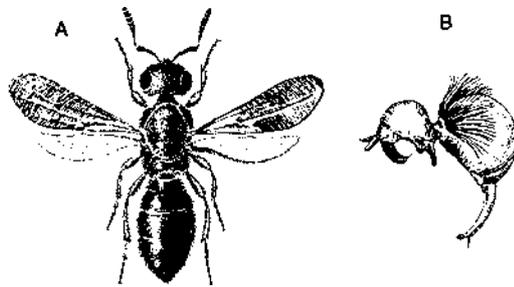


Figure 4. – Adulte (A) et larve de 1^{er} stade (B) de *Scelio fulgidus*. D'après NOBLE, 1935 modifié

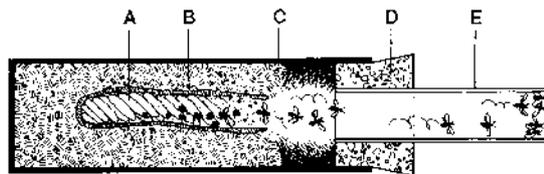


Figure 5. – Dispositif pour recueillir des *Scelio* ailés d'une oothèque de criquet parasitée.

A : oothèque parasitée par des *Scelio* ; **B** : sable humidifié ; **C** : tube opacifié, par du papier noir par exemple ; **D** : bouchon perforé ; **E** : tube en verre ou en plastique transparent.

À l'émergence, les *Scelio* quittent le milieu obscur pour rechercher la lumière. Ils sont alors facilement collectés dans le tube transparent **E** qu'il faut retirer et boucher aussitôt. **A** et **B** peuvent aussi être des œufs parasités placés sur un papier ou un tissu absorbant froissé et humidifié.

Les oothèques parasitées par les scélionides se repèrent par les trous que font les femelles au moment de la ponte. Les œufs d'acridiens parasités sont plus opaques et plus foncés que les œufs sains à cause de la larve du parasite qui s'y développe. On peut obtenir des scélionides adultes en élevage, en plaçant une oothèque parasitée dans un tube opaque fermé par un bout de tissu à larges mailles (gaze) ou mieux, par un bouchon en liège dans lequel on a introduit un petit tube en verre ; à l'émergence, la guêpe adulte, attirée par la lumière, passe dans le petit tube en verre d'où elle peut s'extraire sans difficulté (Fig. 5). Pour empêcher que les œufs ne se dessèchent, il faut les garder dans leur milieu normal d'incubation ou sur un papier humide.

COLLECTE ET CONSERVATION DES ÉCHANTILLONS D'INSECTES

Les insectes volants sont capturés au filet et les insectes rampants sont ramassés à la main ou avec des pièges d'interception. Ces pièges, composés de boîtes de conserve ou de bocaux, sont enterrés au ras du sol. Ils sont remplis avec un peu d'eau et quelques gouttes de détergent. Pour tuer les insectes, on utilise un flacon contenant un petit matelas de papier trempé dans de l'acétate d'éthyle ou bien du cyanure de potassium dans une couche de plâtre moulée. Le cyanure est un poison très dangereux qu'il ne faut pas manipuler à mains nues ; il est utile pour tuer les mouches et les papillons, qui ne doivent pas entrer en contact avec un liquide. L'intérieur du flacon doit être maintenu sec à l'aide de papier absorbant chiffonné pour éponger l'humidité tout en protégeant les échantillons fragiles. Pour certaines familles comme les hyménoptères (guêpes) et les coléoptères (scarabées), hormis l'acétate d'éthyle qui est toujours recommandé, on peut utiliser de l'alcool à 70 % pour les tuer et les conserver.

Une fois morts, les insectes peuvent être épinglés. Il est en particulier conseillé de le faire pour les mouches qui s'abîment très facilement et deviennent alors difficilement identifiables. On dépose ensuite les échantillons dans une boîte à l'abri des fourmis. Une couche de liège ou de matière plastique est collée au fond de la boîte (on peut aussi utiliser le polystyrène ou le polyuréthane). Les guêpes et les scarabées de grosse taille peuvent être conservés tels quels, sans être épinglés, entre des couches de coton ou de papier et gardés dans de petites boîtes. Quant aux petits échantillons, ils peuvent être stockés dans des tubes d'alcool à 70 %.

Les larves d'insectes se décolorent facilement si elles ne sont pas préparées avec soin. Le mieux est de les plonger quelques minutes dans de l'eau très chaude, presque bouillante, puis de les garder dans une solution alcoolisée à 70 %. Il faut piquer les grosses larves de coléoptères une fois qu'elles sont dans l'alcool pour accélérer la pénétration du liquide conservateur dans les tissus. On peut aussi remplacer l'alcool par du formaldéhyde. Les tubes contenant des échantillons conservés dans un liquide doivent être fermés par un bouchon hermétique pour empêcher l'évaporation ou plus simplement la perte de l'échantillon et les fuites.

La conservation des échantillons à sec demande aussi des soins particuliers. Il faut d'abord s'assurer que le matériel biologique est bien desséché pour empêcher qu'il ne s'abîme et ensuite le placer dans des boîtes à l'abri des fourmis. Ces boîtes sont en carton ou en bois. Il vaut mieux éviter les boîtes en métal, à moins que les échantillons ne soient complètement déshydratés. On peut faciliter l'assèchement en plaçant des cristaux de silicagel au fond de la boîte ou dans un sac de gaze. Il est également utile d'y mettre quelques boules de naphthaline ou toute autre substance insecticide pour éloigner les fourmis, les nécrophages et les détritivores s'attaquant aux cadavres stockés.

Il est indispensable d'étiqueter tous les échantillons dès qu'ils sont mis de côté. Les étiquettes doivent mentionner le lieu de capture, la date et/ou celle de l'émergence, le nom de la proie ou celui de l'hôte puis celui du captureur. Des indications sur le type de milieu et sur le comportement de l'échantillon sont également utiles à connaître. Il faut employer du papier de bonne qualité pour les étiquettes et de l'encre de Chine ou un crayon à mine de graphite pour écrire. Avec les pointes billes et les stylos à encre ou les stylos feutres, les inscriptions s'effacent avec le temps ou sont dissoutes dans l'alcool. Leur usage est donc fortement déconseillé.

Pour l'expédition des insectes afin de procéder à leur détermination, il faut penser à placer la boîte contenant les échantillons dans une autre boîte beaucoup plus grande que l'on calera ensuite avec du polystyrène expansé, de la sciure de bois, du papier journal froissé ou du coton pour amortir les chocs.

L'identification de la plupart des insectes se fait par observation des **généralias** mâles qu'il convient donc de disséquer. Les pièces génitales sont traitées dans une solution de potasse. Les parties sclérifiées ainsi révélées ont une valeur diagnostique particulière. Elles sont examinées sous microscope dans une goutte de glycérine. Une bonne documentation est nécessaire car il n'existe pas encore de monographies exhaustives pour de nombreux groupes d'insectes et encore moins de guides illustrés fiables d'utilisation facile. Il est fréquent de devoir recourir à un taxonomiste pour les identifications.

Il existe, à l'Institut International d'Entomologie (IIE), un Service d'identification des insectes d'importance économique au 56 Queen's Gate, London, SW7 5JR, Royaume-Uni. Les déterminations sont gratuites pour les membres appartenant à des services d'État, payantes pour les autres. Aussi est-il prudent de s'informer au préalable des conditions avant d'envoyer les échantillons. Le laboratoire de Faunistique du CIRAD-CA, le CIRAD-GERDAT-PRIFAS et le DFPV peuvent aussi aider à réaliser les identifications. Les spécimens peuvent également être envoyés à des spécialistes ou à des muséums d'histoire naturelle où travaillent des taxonomistes connus, après s'être enquis de leur intérêt pour le sujet.

Rappelons que la capture et la conservation des criquets sont traitées dans le n° 2 de cette collection (LECOQ & MESTRE, 1988). Le lecteur trouvera des informations sur la façon d'élever certains groupes de parasitoïdes dans les chapitres suivants.

TABEAU II : Bombyles, *Systoechus* (S) et *Xeramoeba* (X) trouvés dans les pontes des acridiens d'Afrique.

Espèces	Région	Hôtes
<i>S. aurifacies</i>	Sahel, Oman	<i>Acrotylus sp.</i> , <i>Schistocerca gregaria</i>
<i>S. littoralis</i>	Afrique de l'Ouest	Sauteriaux
<i>S. marshalli</i>	Afrique de l'Ouest	<i>Acrotylus deustus</i>
<i>S. melampogon*</i>	Afrique de l'Ouest	<i>Oedaleus senegalensis</i>
<i>S. pallidulus</i>	Afrique de l'Ouest	<i>Locusta migratoria</i> , <i>Sherifuria haningtoni</i>
<i>S. somali</i>	Afrique du Nord-Est	<i>Schistocerca gregaria</i>
<i>S. waltoni</i>	Afrique du Sud	<i>Locustana pardalina</i>
<i>S. xerophilus</i>	Afrique du Sud	<i>Locustana pardalina</i>
<i>X. oophaga</i>	Sahel, Asie Centrale	<i>Oedaleus senegalensis</i> et <i>Oedaleus spp.</i>

* Elevé par G. B. POPOV pour la première fois à partir de pontes d'*Oedaleus senegalensis* provenant du Mali. Bien que *S. melampogon* ait été décrite à partir d'échantillons récoltés au Sud du Nigeria et soit déjà connue sur la zone côtière du Ghana, ce qui la fait considérer comme une espèce du littoral (BOWDEN, 1964), l'échantillon malien obtenu par élevage est identique à la série type et à la description de Bezzi.

1.2. Les prédateurs des œufs

Les oothèques d'acridiens constituent une source de nourriture pour de nombreux insectes dont les larves prédatrices se développent dans le sol ; ainsi, beaucoup d'espèces peuvent être trouvées au cours des campagnes de recherche d'oothèques. Cet ouvrage ne traite que des espèces dont la prédation est à la fois importante et régulière sur les oothèques de criquets. Des taux aussi élevés que 50 à 80 % sont parfois enregistrés au Sahel mais la répartition est très variable. Ces cas sont rares quand on les

replaces dans la gamme de mortalité embryonnaire par prédation qui va de 0 à 100 % (POPOV, 1959, 1980 ; GREATHEAD, 1963a), sans qu'on puisse établir une moyenne qui ait quelque signification écologique globale.

1.2.1. Les diptères

Les principaux diptères prédateurs sont des bombyles, des curtonotides et des calliphorides. En plus des espèces étudiées ci-après, d'autres larves de diptères peuvent occasionnellement se développer grâce aux œufs d'acridiens, comme les asilides prédateurs, des nécrophages (*Sarcophagidae*) ou des saprophages (*Phoridae*). Mais l'impact biologique est insignifiant car ces espèces ne sont attirées que par des pontes déjà endommagées et souvent en décomposition.

1.2.1.1. *Bombyliidae*

Plusieurs bombyles sont des prédateurs d'œufs d'acridiens un peu partout dans le monde. Au cours des récoltes d'oothèques en Afrique de l'Ouest, on trouve des larves de *Systoechus* et de *Xeramoeba oophaga* (Tableau II), dont l'élevage est difficile ; cela complique leur identification qui ne peut se faire actuellement que sur les imagos.

Les *Systoechus* (Fig. 6-7) sont de taille petite à moyenne (5 à 10 mm de long) avec un corps arrondi, facilement reconnaissable à un long **proboscis** situé sur la face frontale de la tête. Le corps est recouvert de longs poils bruns, jaunes ou ocres. Quelques espèces présentent aussi des rangées de poils raides insérées au niveau des tergites abdominaux. Les ailes sont transparentes ou teintées de brun à la base. Les *Systoechus* se remarquent à leur vol rapide, voltigeant ou se posant sur les fleurs dont ils se nourrissent.



Figure 6. – *Systoechus* sp., bombyle prédateur du Criquet sénégalais au Mali.

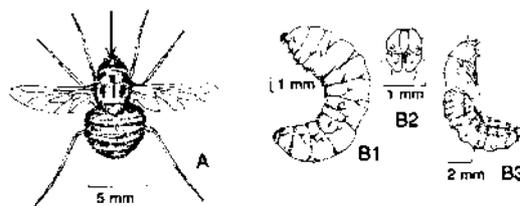


Figure 7. – *Systoechus somali*. D'après GREATHEAD, 1958a et 1963a modifié.

A : adulte ; B1 : larve L3 ; B2 : détail de la tête ; B3 : pupe.

Xeramoeba oophaga (Fig. 9) possède un corps plus allongé (8 à 10 mm de long), un proboscis court et qui ne se projette pas vers l'avant. Le corps est recouvert d'écaillés et de poils raides et courts. Les ailes brunâtres sont tachetées de brun dans le tiers basal. On peut voir des *Xeramoeba* sur les fleurs mais elles sont plus fréquemment posées au sol où elles se chauffent au soleil.

Les bombyles prédateurs d'œufs d'acridiens n'ont pas d'hôtes spécifiques et s'attaquent à tous les hôtes présents au moment de la ponte qui a lieu aussi bien en début qu'en fin de saison des pluies. La sélection se fait donc au niveau des biotopes qu'ils fréquentent et le choix se fait selon les espèces acridiennes disponibles et selon la structure de leurs oothèques, notamment en fonction de la paroi, durcie ou non. Les espèces de bombyles obtenues à partir d'oothèques de criquets prélevées en début d'hivernage sont différentes de celles élevées à partir d'oothèques de fin d'hivernage en diapause. Cette différence tiendrait au fait que la paroi des oothèques pondues juste avant la saison sèche est généralement plus dure.

L'identification de ces prédateurs est l'affaire de spécialistes car il n'existe pas encore de clé exhaustive pour les *Bombyliidae* du Sahel. Cependant, si l'on dispose de spécimens déjà décrits pour une région donnée, on peut tenter de faire une identification préalable en se basant sur la taille, la couleur et la répartition des poils (GREATHEAD, 1980, 1988).

• Cycle biologique

Les bombyles apparaissent après les pluies. Ils sont souvent extrêmement communs dans les formations herbeuses au moment de la floraison. Les œufs sont lâchés en vol, avec un petit mouvement sec, dans des trous ou des anfractuosités du sol. Chaque femelle pond un grand nombre d'œufs collants, de très petite taille et qui s'enrobent de sable dès qu'ils sont lâchés, ce qui les rend presque invisibles. À la naissance, les larves de premier stade partent à la recherche d'oothèques d'acridiens, y pénètrent et commencent à se nourrir en perçant le chorion et en suçant le contenu de l'œuf. Le développement larvaire se fait en trois stades. Le premier est tout petit et recouvert de longs poils. Le deuxième est blanchâtre et fusiforme. Quant au troisième, que l'on trouve le plus fréquemment en déterrants les oothèques de criquets, il est globuleux et de couleur crème (Fig. 7-8). Les larves de *Systoechus* sont recourbées en forme de croissant tandis que celles de *Xeramoeba oophaga* ne le sont que légèrement. Toutes ont une tête pigmentée avec une paire de larges mandibules **spatulées** (Fig. 9). Les attaques sont typiques car les œufs sont sucés et vidés. Les restes sont tassés au fond de l'oothèque. Une fois repues, les larves de *X. oophaga* restent en place dans l'oothèque de l'hôte. Par contre, les larves de *Systoechus* peuvent divaguer sous terre ou s'immobiliser dans une petite cellule à proximité de l'hôte. Les larves arrêtent leur développement tant que la pupaison n'est pas déclenchée par une augmentation de l'humidité du sol avec l'arrivée des pluies. Pupaison et émergence peuvent être échelonnées dans le temps, ce qui fait qu'une partie seulement des larves s'empuie après chaque période humide. Dans les régions soumises à un régime de pluies **erratiques**, ce mécanisme permet aux mouches d'être là au moment des pluies, en toutes circonstances, lorsque certains criquets commencent à pondre. Exceptionnellement, il arrive que des larves de *X. oophaga* s'empuient et émergent à l'entrée de la saison sèche, pour constituer une seconde génération.

Les pupes sont de couleur brun pâle. Elles se déplacent grâce à de longs poils raides et à des bandes de crochets caractéristiques, disposées sur les segments abdominaux comme une couronne de robustes épines, pour se frayer un chemin vers la surface du sol d'où l'imago émergera. La pupaison dure environ deux semaines. La mortalité embryonnaire est localement élevée chez l'hôte (jusqu'à 30 %), alors que les larves de bombyles sont dispersées dans le champ de ponte (GREATHEAD, 1958a, 1963a ; POPOV, 1980 ; CHEKE, FISHPOOL & RITCHIE, 1980).

• Collecte et mise en élevage

Des larves peuvent être récoltées au cours des recherches d'oothèques de criquets. Il faut ensuite placer ces larves dans de petits bocalux contenant de la terre avec quelques oothèques pour les nourrir. Les bocalux doivent être réhumidifiés au moment où l'on observe la sortie des mouches dans la nature pour déclencher la pupaison puis l'émergence des imagos en captivité. Comme les jeunes mouches n'ont pas encore durci leur tégument ni acquis une couleur définitive lors de l'émergence, il est bon de les maintenir vivantes deux ou trois jours avant de les tuer et de les épingler.



Figure 8. – Larves de diptère parasitant une oothèque de Criquet sénégalais.

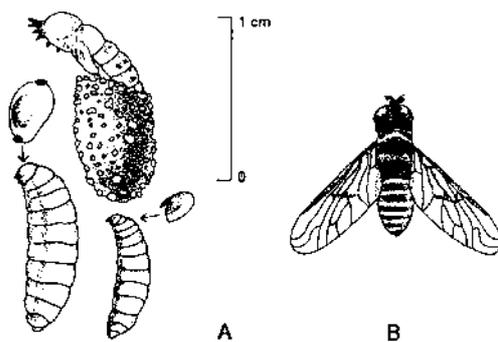


Figure 9. – Larve (A) et imago (B) de *Xeramoeba oophaga*, diptère prédateur d'œufs d'acridiens. D'après POPOV, LAUNOIS-LUONG & VAN DER WEEL, 1990.

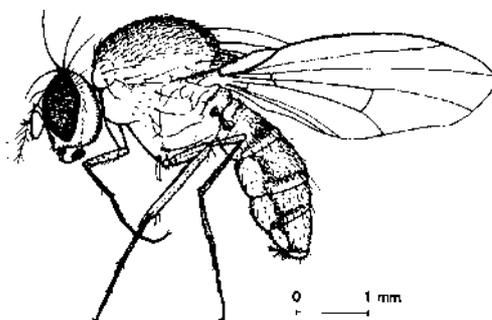


Figure 10. – Imago de *Curtonotum cuthbertsoni*. Dessin de GREATHEAD, 1993.

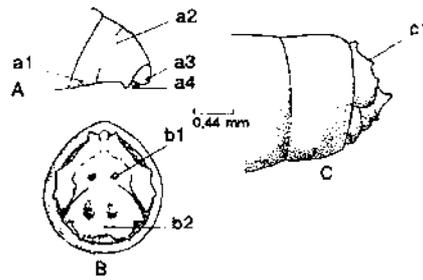


Figure 11. – Larve de 3^e stade de *Curtonotum cuthbertsoni*.
D'après GREATHEAD, 1958b modifié.

A : extrémité antérieure ; **a1** : épines thoraciques ; **a2** : spiracle antérieur ; **a3** : antenne ; **a4** : crochet buccal.
B : extrémité postérieure ; **b1** : spiracles postérieurs ; **b2** : papille minuscule portant des épines.
C : extrémité postérieure en vue latérale ; **c1** : spiracle postérieur.

1.2.1.2. *Curtonotidae*

Le curtonotum est une petite mouche brune, assez banale et ressemblant aux drosophiles (Fig. 10). On peut en observer au sol, près des sites de ponte des acridiens sur des oothèques déterrées, sur des bouses ou sur un sol humidifié par l'urine de bétail.

Le curtonotum, autrefois classé parmi les *Drosophilidae* (petites mouches des fruits ou du vinaigre), est maintenant rangé dans une famille séparée, les *Curtonotidae* (TSACAS, 1977). Les larves des espèces du genre *Curtonotum* ont été élevées dans des terriers sur des cadavres de petits mammifères et sur des excréments mais elles peuvent être des prédateurs d'oothèques car leur présence, surtout secondaire, est habituellement associée aux dégâts faits par *Stomorphina lunata* ou d'autres prédateurs d'oothèques. On dispose de données sur *C. sahelensis* Tsacas élevé sur des pontes du Criquet migrateur au Mali. Un curtonotum, autrefois identifié comme étant *C. cuthbertsoni*, a été élevé sans problème à partir d'oothèques du Criquet pèlerin provenant des côtes de la mer Rouge. Il s'agit peut-être, au vu de la distribution, de *C. sahelensis* mais on ne peut pas le vérifier car les échantillons trouvés sur les côtes de la mer Rouge ont été perdus.

• Cycle biologique

Aucune observation de femelle en ponte n'a été faite chez ces mouches ; seules des larves repues ont été étudiées. Elles sont très nombreuses sur la partie supérieure des oothèques déjà endommagées. La phase d'alimentation ne dure probablement que 3 jours ; ensuite, la larve entre en pupaison dans une sorte de masse en bouillie là où elle s'est alimentée. La pupe, brun-jaunâtre, est protégée par une paroi fine que le jeune imago déchire pour émerger par son pôle antérieur. La larve est un asticot typique des muscoïdes. On le reconnaît par un petit groupe d'épines sur la face inférieure du premier segment visible et par le cercle de courtes papilles charnues autour des spiracles à son extrémité postérieure (Fig. 11). Parmi les oothèques parasitées, le taux d'infestation imputé aux curtonotum est généralement inférieur à 4 %. Les dommages, minimes, viennent s'ajouter aux attaques dues à d'autres prédateurs (GREATHEAD, 1958a).

1.2.1.3. Calliphoridae

Stomorhina lunata est l'un des ennemis naturels les plus importants du Criquet pèlerin et d'autres locustes d'Afrique du Nord et de l'Est, du Sud de l'Arabie et de l'Asie du Sud-Ouest. Etant donné sa vaste distribution et sa capacité de migration évidente qui le fait arriver en grand nombre au moment où les essaims commencent à pondre, il est curieux que *S. lunata* n'ait pas été trouvé en Afrique tropicale à l'Ouest du Soudan. Cette mouche, commune sur les fleurs, n'a pas pu être élevée sur les œufs de sauteriaux ou de locustes solitaires. Bien que *S. lunata* n'ait pas jusqu'alors été détectée au Sahel, son étude a été retenue dans cet ouvrage à cause de sa présence et de son abondance un peu partout ailleurs.

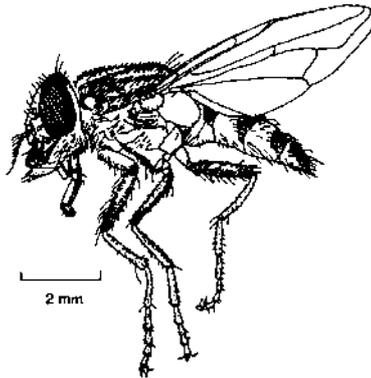


Figure 12a. – Imago de *Stomorhina lunata*. D'après GREATHEAD, 1963a modifié.



Figure 12b. – *Stomorhina lunata* dans un champ de ponte de Criquet pèlerin.

L'adulte (Fig. 12) ressemble à la mouche domestique mais avec une trompe (proboscis) proéminente très caractéristique et un abdomen strié de bandes jaunes et noires bien visibles. Alors qu'il existe de nombreuses espèces de *Stomorhina* dont 12 en Afrique, seule une espèce de Nouvelle Guinée a pu être élevée sur une oothèque de sauteriau (ZUMPT, 1958 ; GREATHEAD, 1963b).

• Cycle biologique

Les mouches peuvent être très abondantes sur les fleurs, près des champs de ponte des essaims de Criquet pèlerin. Au moment où les acridiens pondent, les mouches émergent. Les imagos de *Stomorhina* se nourrissent de nectar et le pollen est nécessaire aux femelles pour effectuer leur maturation sexuelle et pondre. Les œufs sont déposés sitôt après la ponte de l'hôte. On peut observer des femelles posées au sol, attendant que le criquet ait fini de pondre pour se rapprocher. Une dizaine d'œufs de

Stomorhina sont déposés dans le bouchon spumeux fraîchement émis et encore souple. Le lendemain, les larves du parasitoïde éclosent et descendent vers les œufs de l'hôte.

Quelques larves suffisent pour détruire toute une oothèque de Criquet pèlerin, soit indirectement en se déplaçant entre les œufs, soit directement en attaquant les œufs. Elles permettent aux bactéries et aux champignons de se développer jusqu'à infecter l'ensemble de l'oothèque. Une mortalité embryonnaire de 90 % a pu être notée dans certains champs de ponte de *Schistocerca gregaria* en Afrique de l'Est, durant les invasions de 1949-1963 (GREATHEAD, 1963b).

Les larves se développent en 3 stades. Au premier stade, ce sont des asticots muscoïdes typiques,

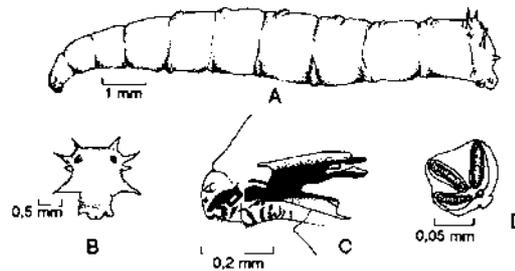


Figure 13. – Larve de 3^e stade de *Stomorhina lunata*. D'après GREATHEAD, 1963a modifié.

A : larve ; **B** : extrémité postérieure ; **C** : tête et pièces buccales ; **D** : spiracle postérieur gauche.

reconnaissables à un anneau de longues papilles entourant le spiracle postérieur (Fig. 13). Des pupes



Figure 14. – Pupes de *Stomorhina lunata* dans une oothèque de Criquet pèlerin.

noires et luisantes (Fig. 14) sont retrouvées dans ce qui reste de l'oothèque. La mouche émerge peu après l'éclosion des œufs de criquets. La jeune mouche, dont la cuticule est encore molle, utilise le **ptilinum** pour percer l'enveloppe de la pupa et se frayer une voie jusqu'à la surface du sol. À l'émergence, les mouches peuvent être si abondantes qu'elles attirent les bergeronnettes (*Motacilla spp.*) et d'autres petits oiseaux insectivores qui se gorgent de mouches et de jeunes criquets. Quelques preuves de la synchronisation de la migration des *Stomorhina* avec l'arrivée des essaims de criquets en ponte ont été établies. Par contre, il n'est pas évident que ces diptères aient une diapause imaginale (GREATHEAD, 1963b).

• Collecte et mise en élevage

On peut facilement élever les larves de *Stomorhina*. Il suffit de placer les oothèques parasitées dans un tube avec un peu de terre et de le fermer avec une gaze. À l'émergence, les mouches sont nourries de fleurs, de préférence des Asteracées (ex. Composées). En moins de deux semaines, la maturation sexuelle puis la ponte ont lieu, si l'on a pris soin de fournir une oothèque d'acridien fraîchement pondue ou simplement du jaune d'œuf de poule.

1.2.2. Les coléoptères

Au cours des campagnes de recherche d'oothèques d'acridiens, on trouve très souvent dans le sol des larves de coléoptères se nourrissant parfois de ces oothèques. La plupart sont des nécrophages. Les dégâts occasionnés aux oothèques sont minimes et peu fréquents, bien qu'ils puissent parfois être localement importants. Seules les espèces régulièrement trouvées dans les oothèques au Sahel seront traitées ici.

• Collecte et mise en élevage

Les coléoptères adultes sont capturés à la main et tués en les plaçant dans un flacon contenant de l'insecticide. Ils sont ensuite épinglés ou stockés dans des couches en papier mises dans des boîtes en carton. Il est important de les laisser sécher complètement au préalable pour éviter qu'ils ne pourrissent, ce qui détruirait l'échantillon. Les larves sont plongées dans de l'eau bouillante puis dans de l'alcool à 70° pour conserver leurs couleurs.

Les larves de coléoptères sont élevées en les plaçant avec des oothèques dans un flacon contenant de la terre légèrement humidifiée et fermé avec un morceau de gaze. Ces larves sont étonnamment fragiles. Leur cuticule est facilement érodée, c'est pourquoi il est recommandé de ne pas trop bouger les flacons. Il convient d'être patient et soigneux : de nombreuses larves prennent plusieurs mois pour entrer en pupaison même si la terre est humide et les adultes peuvent ne pas émerger.

1.2.2.1. *Carabidae*

Les larves des genres *Abacetus* et *Harpaglossus* sont connues comme étant des prédateurs d'œufs d'acridiens au Sahel. Elles sont généralement peu nombreuses. Leur action est sans conséquence notable sur les populations acridiennes. Par contre, *Homalolachnus* spp. et *Chlaenius* spp. ont été identifiés comme étant la cause majeure de la mortalité embryonnaire du Criquet migrateur dans la plaine d'inondation du fleuve Niger au Mali (POPOV, 1959). Les dégâts sur les oothèques d'acridiens par les larves de ces coléoptères sont typiques car les œufs sont mâchés et il ne subsiste de la ponte que des restes irréguliers (BOOTH, COX & MADGE, 1990).

Les larves sont typiques des carabides, avec des pattes bien développées et de larges mandibules saillantes. Comparativement à d'autres larves de carabides, les larves de *Chlaenius* spp. sont aplaties et peu mobiles. Les sclérites sont bruns et les parties membraneuses intersegmentaires jaunâtres (Fig. 15). Les nymphes, de couleur jaune pâle, se trouvent dans des loges en terre à proximité des oothèques.

Adultes, ces coléoptères sont noirs ou décorés de couleurs métalliques. Ils sont pourvus de longues pattes et sont très actifs. Les *Chlaenius* spp. sont verts avec des pattes de couleur brun-jaunâtre (Fig. 16). On peut également trouver ces prédateurs au sol ou dans des touffes d'herbes, cherchant des criquets ou de petites proies.

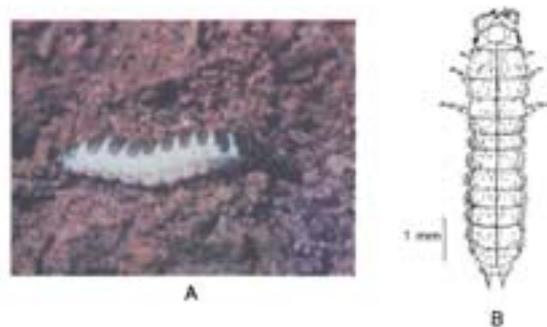


Figure 15. – Larve de *Chlaenius transversalis*. Dessin d'après GREATHEAD, 1963a modifié.

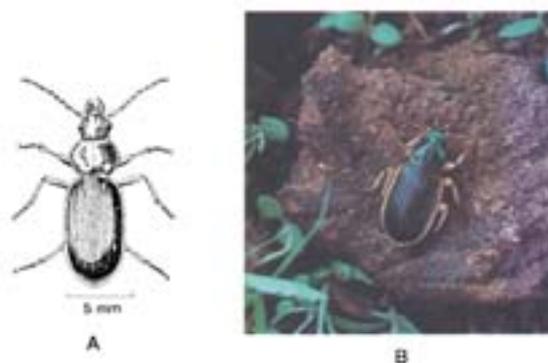


Figure 16. – Imago de *Chlaenius transversalis*. Dessin d'après GREATHEAD, 1963a modifié.

- Cycle biologique

On connaît mal le cycle biologique de ces coléoptères car ils ne sont reconnus que lorsque des larves sont en train de consommer des oothèques. Cependant, selon les observations de POPOV faites au Mali (1959), le développement larvaire est rapide (1 semaine) et la nymphose dure de 3 à 5 semaines selon les saisons.

1.2.2.2. Histeridae

Les histérides sont des prédateurs et des nécrophages, pour la plupart opportunistes. Cependant, les larves de plusieurs espèces du genre *Saprinus* ont été observées dans les oothèques du Criquet pèlerin. Il est possible qu'ils ne soient pas des prédateurs primaires mais qu'ils aient été attirés par la présence de larves de prédateurs d'œufs de diptères dont ils se nourrissent principalement. Toutefois, POPOV a noté, en Arabie, que des adultes de *Saprinus ornatus* étaient attirés par les femelles du Criquet pèlerin en train de pondre. Ces histérides consomment ensuite les œufs et pondent à leur tour à proximité.

Les imagos de *Saprinus* sont courts et larges avec des élytres qui n'atteignent pas l'extrémité du corps. Ils sont généralement sombres ou noirs. Ce sont des prédateurs géophiles actifs qui se cachent de la lumière.

1.2.2.3. Tenebrionidae

Les larves de ténébrionides se rencontrent fréquemment dans le sol, parfois en train de consommer des oothèques (Fig. 19), en particulier *Pimelia senegalensis* sur les œufs d'acridiens du Sahel. Sur le Criquet sénégalais, la mortalité embryonnaire due à l'attaque des ténébrionides peut atteindre localement 40 % de la population échantillonnée (POPOV, 1980).

Pimelia est un coléoptère noir, lisse, de taille moyenne et de forme ronde. On le voit souvent courir sur le sol nu. Les larves sont jaunâtres, longues, résistantes. Le corps a une section cylindrique un peu écrasée, la tête est de couleur sombre, fortement sclérotinisée, les pattes sont courtes. Les *Pimelia* sont assez actifs. Ils creusent de longs tunnels sous terre. De ce fait, une larve peut attaquer plusieurs oothèques et endommager la ponte entière, y compris les parois et les bouchons spumeux (POPOV, c.p.).

1.2.2.4. Trogidae

Cette petite famille de coléoptères est proche des scarabéides coprophages. Les trogides sont ronds, noirs, à carapace dure, bombée et fortement sculptée. Ils se déplacent lentement sur des pattes dont la partie antérieure sert visiblement à creuser (Fig. 17). Les adultes sont nécrophages. Ils se nourrissent de criquets morts ou de charogne, y compris de fragments de peau et autres restes desséchés de cadavres. On observe régulièrement dans le monde quelques espèces associées aux locustes et dont les larves se nourrissent d'oothèques (HAAF, 1954).

Trox procerus est bien connu sur les côtes de la mer Rouge comme étant un prédateur du Criquet pèlerin (ROFFEY, 1958). Il est également signalé sur les oothèques de cet acridien au Mali où des dégâts importants ont été enregistrés en août 1959 dans un champ de ponte, au nord de Gao. POPOV a vu à cette occasion de nombreux *Trox* adultes se rassembler autour d'un essaim en ponte, s'enfouir dans le sol, se nourrir des œufs et pondre à proximité. Au Sénégal, RISBEC (1946) signale des adultes de *Trox squalidus* s'attaquant aux imagos du Criquet pèlerin. À cause de la taille relativement grande et de l'activité qui caractérisent ce genre, chaque individu peut abîmer plusieurs oothèques et détruire presque tout un champ de ponte de Criquet pèlerin comme cela a été observé en Arabie Saoudite. En Éthiopie, le taux de mortalité embryonnaire le plus souvent observé était de 10 % sauf une fois, où il a atteint localement 80 % (ROFFEY, 1958).



Figure 17. – *Trox procerus* en train de consommer un Criquet pèlerin mort.

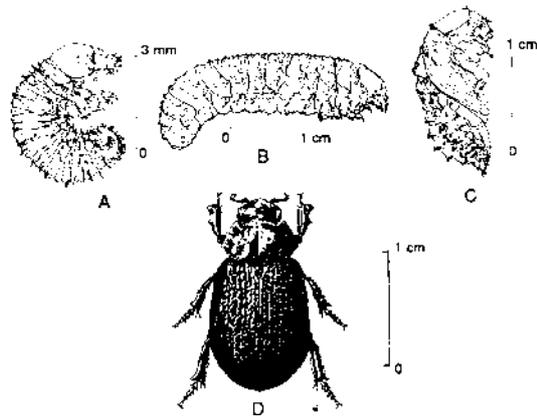


Figure 18. – Larve et imago de *Trox procerus*. D'après ROFFEY, 1958 modifié.

A : larve de 1^{er} stade ; B : larve de 3^e stade ; C : nymphe ;
D : imago.

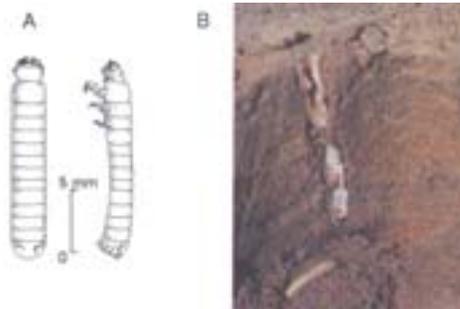


Figure 19. – Larve âgée de ténébrionide.

A : dessin d'après POPOV, LAUNOIS-LUONG & VAN DER WEEL, 1990 ; B : Oothèque attaquée par *Acorypha*.



Figure 20. – Femelle de mylabre en train de pondre.



Figure 21. – Oothèques de *Cataloipus cymbiferus* (A) et de *Sherifuria haningtoni* (B) parasitées par des larves de méloïdes.

- **Cycle biologique**

Les adultes de *Trox procerus* creusent des tunnels dans le sol en rejetant à la surface de petits monticules de sable. Les œufs, qui sont déposés par paquets de 5 à proximité des oothèques de criquets, sont de grande taille (2,5 à 3 mm), de forme sub-cylindrique, avec des parois fines. Les larves sont typiquement scaraboïdes avec une grosse tête sclérotinisée et un corps blanc et recourbé (Fig. 18). On peut les distinguer des autres vers blancs scaraboïdes car ils ne présentent pas d'extrémité abdominale enflée. D'autre part, les segments du corps, divisés en trois plis, portent une rangée de poils rigides sur une carène sclérotinisée. Les larves creusent sous la terre et s'attaquent à toutes les oothèques qu'elles rencontrent. Elles laissent un sol retourné, ce qui complique l'estimation du niveau des dégâts car les oothèques peuvent être complètement détruites sans laisser beaucoup de traces de leur présence. Une fois repues après une phase d'alimentation de trois semaines, les larves descendent à 50 cm sous terre et se nymphosent dans une loge, deux à trois semaines plus tard. La nymphose dure trois à quatre semaines.

1.2.2.5. Meloidae

Les méloïdes, nommés à tort cantharides en Afrique de l'Ouest, sont des coléoptères de couleurs vives. Ce sont parfois des ravageurs très abondants des fleurs du mil, du haricot et d'autres cultures. Les larves de méloïdes qui ont pu être élevées sont des prédateurs de nids de guêpes, d'abeilles ou d'œuf d'acridiens.

Le cycle biologique n'est connu que pour quelques espèces d'Afrique car elles sont difficiles à élever. Les larves, bien que fréquentes dans les oothèques, ont rarement été mises en élevage ou identifiées. Au Sahel, *Mylabris pallipes* a été élevé sur les oothèques de *Sherifuria haningtoni*, *M. vicinalis* sur celles d'*Acorypha glaucopsis* et *Psalydolytta pilipes* et *P. fusca* sur *Cataloipus sp.* (POPOV, c.p.). Ces méloïdes sont de forme allongée, de couleur noire avec des taches ou des bandes jaunes ou rouges sur les élytres (Fig. 20). Ce sont parfois des ravageurs très importants des cultures du Sahel, particulièrement *Psalydolytta spp.* mais ils sont aussi utiles à l'homme car leurs larves s'attaquent aux œufs d'acridiens. Dans les deux cas, il n'y a pas eu d'évaluation ou d'examen critique de leur impact.

- **Cycle biologique**

Le cycle biologique, établi à partir d'études effectuées en Europe (Fig. 22) (PAOLI, 1938), est complexe. Les œufs, minuscules, sont pondus en très grand nombre dans des dépressions du sol. Ils donnent naissance à de toutes petites larves très actives, les **triungulins**, qui partent à la recherche d'oothèques d'acridiens. Certaines espèces ont des triungulins vagabonds qui atteignent leur proie par leurs propres moyens, alors que d'autres ont des triungulins passifs qui se laissent transporter par un hôte intermédiaire, généralement un coléoptère, jusqu'aux pontes (PAULIAN, 1988). Les larves des 3 stades suivants, qui se nourrissent de l'oothèque-hôte tout en la détruisant complètement, sont de couleur jaune vif, molles et peu mobiles (Fig. 23). Comme elles ressemblent aux larves des carabides, elles sont appelées "caraboïdes". Les larves de stade 4 sont qualifiées de "scaraboïdes". Au stade suivant, c'est une larve **coarctate** de couleur orange sombre, semblable à une nymphe, qui reste immobile jusqu'à ce que le sol soit réhumidifié par les pluies. Ensuite, elle se transforme au cours d'une mue en une larve "scolytoïde" qui se déplace dans le sol pour fabriquer une cellule dans laquelle elle se nymphosera. La période d'alimentation ne dure que deux semaines, alors que le cycle entier se déroule sur au moins 1 an.

Généralement, l'abondance des larves dans les oothèques parasitées (de 5 % à 10 %) (Fig. 21) semble insuffisante pour rendre compte du nombre d'adultes que l'on trouve sur les fleurs. D'autres sites de développement n'ont, semble-t-il, pas encore été détectés (GREATHEAD, 1992b).

1.2.3. Les mammifères prédateurs

Des écureuils (*Xerus spp.*) et quelques autres rongeurs, ainsi que des renards (*Vulpes spp.*) et des Oryctéropes (*Orycteropus afer*) ont été observés dans le Sahel en train de déterrer des oothèques de

criquets. Bien que l'on n'ait pas quantifié l'importance de tels prédateurs, elle est très vraisemblablement

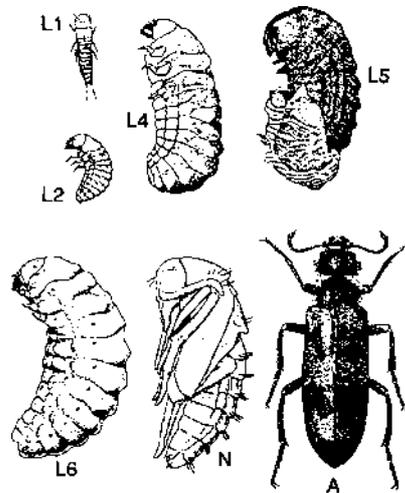


Figure 22. – Stades de développement de *Mylabris variabilis*. D'après PAOLI, 1937 modifié.

L1 : triungulin ; **L2** : caraboïde ; **L4** : scaraboïde ; **L5** : coarctate ; **L6** : scolytoïde ; **N** : nymphe ; **A** : adulte.



Figure 23. – Larves de mylabre dans une oothèque de Criquet pèlerin.

insignifiante.

1.3. Les parasitoïdes des larves et des imagos

Les larves et les imagos des acridiens sont parasités par des mouches des familles suivantes : *Nemestrinidae*, *Sarcophagidae* et *Tachinidae*. Ils sont curieusement épargnés par les hyménoptères parasitoïdes. En Eurasie comme en Amérique du Nord, ils sont aussi parasités par des *Muscidae* (*Acridomyia* spp.), ce qui n'est pas le cas dans les régions tropicales. Tout comme ces véritables parasitoïdes, d'autres diptères peuvent se rencontrer sur des criquets morts ou qui viennent de mourir. Ces nécrophages sont des *Sarcophagidae* (*Sarcophaga* ou *Wohlfartia*) ou des *Phoridae*.

• Collecte et mise en élevage

Pour élever des parasitoïdes, il faut mettre en cage des criquets vivants et parasités pour récolter les larves qui vont émerger après leur phase d'alimentation. Les cages, placées en insectarium, doivent

être bien isolées par un écran pour éviter une éventuelle contamination par des nécrophages. Spécialement conçues, elles comportent un faux plancher recouvert d'un grillage permettant aux asticots de tomber dans le double fond sans risque d'être écrasés. Le ramassage des larves est alors facile tout en évitant la fuite des criquets. Les parasitoïdes qui vont s'empurger doivent être placés dans des tubes ou dans des bocaux contenant du sable légèrement humidifié. Une brindille ou du papier entortillé aident les jeunes mouches à s'accrocher. Il faut généralement 24 h pour que la mouche acquiert ses couleurs définitives et durcisse sa cuticule.

1.3.1. *Nemestrinidae*

La sous-famille des *Trichopsidiinae* regroupe des genres parasites d'acridiens. Ces mouches, qui ressemblent à des abeilles, possèdent une nervation alaire caractéristique avec une nervure diagonale droite et une tendance à avoir de nombreuses petites cellules fermées à l'extrémité de l'aile (Fig. 24).

Une seule espèce, *Trichopsidea costata* (autrefois appelée *Symmictus costatus*), a été observée en Afrique. Cependant il doit être possible d'en trouver d'autres, puisque des criquets capturés au Sénégal étaient parasités par des asticots ressemblant à ceux des *Nemestrinidae* mais cependant différents des espèces connues (GREATHEAD, 1958c). Les mouches mesurent environ 1 cm de long. Elles sont dépourvues de pièces buccales fonctionnelles et vivent donc très peu de temps. Dans tous les cas, les *Nemestrinidae* ont rarement été observés et il y en a très peu en collection. Ce sont de grandes mouches qui se déplacent rapidement. Leur corps est rayé de jaune-verdâtre et dépourvu de poils. Les ailes sont transparentes avec une nervation caractéristique.

• Cycle biologique

La femelle pond de nombreux œufs de très petite taille dans les trous des arbres, des supports en bois etc. Ces œufs donnent naissance à de petites larves très actives et portant de longs poils. Les larves de premier stade partent à la recherche de leur hôte et y pénètrent en perçant la cuticule, généralement au niveau des membranes intersegmentaires de l'abdomen. La larve parasitoïde commence alors à se nourrir de l'hémolymphe mais sans apparemment endommager les tissus de l'acridien et à s'attacher à l'hôte par un tube respiratoire brun, chitinisé, épaissi, en spirale caractéristique des *Nemestrinidae* (Fig. 25). On pense que la larve perce le corps de l'hôte, souvent au niveau de l'abdomen et que le tube se développe comme une réponse à la blessure infligée à l'hôte.

Trois autres stades larvaires se succèdent dans le corps de l'hôte. Les deuxième et troisième stades sont fusiformes, le quatrième et dernier stade s'élargit et s'aplatit. Vers la fin du développement larvaire, des papilles en forme de verrue apparaissent sur la face ventrale. La tête, partiellement sclérotinisée, est aplatie et enfoncée dans le thorax, ne laissant paraître que les mandibules (Fig. 25). Au dernier stade, ces mandibules, larges, plates et en forme de feuille, servent à percer un trou dans la membrane intersegmentaire du cou ou du thorax de l'hôte qui meurt, probablement de déshydratation. La larve parasitoïde s'enterre pour entrer en quiescence. La pupaison, qui a lieu en début de saison des pluies, peut s'échelonner comme pour *Systoechus* spp. Elle dure 2 à 3 semaines (GREATHEAD, 1958c).



Figure 24. – Imago de *Trichopsidea costata*. Dessin d'après GREATHEAD, 1963 modifié.

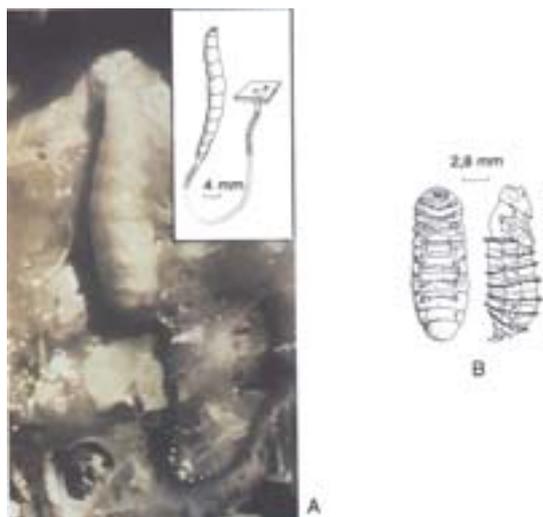


Figure 25. – Larve de *Trichopsidea costata*. Dessin d'après GREATHEAD, 1958c modifié.

On a enregistré jusqu'à 30 % de Criquet pèlerin et de *Sauracris* spp. (*Catantopinae*) parasités sur les côtes de la mer Rouge, en Somalie et en Erythrée. À notre connaissance, il n'existe pas de données concernant le Sahel mais comme *T. costata* est largement distribuée depuis le sud de l'Afrique et jusqu'en France, il est probable qu'elle s'y trouve également (LÉONIDE, 1969).

1.3.2. Sarcophagidae

Si beaucoup de *Sarcophagidae* sont des saprophages et des nécrophages qui se nourrissent de cadavres, par contre, les *Blaesoxipha* spp. sont des parasitoïdes spécifiques des acridiens. Quant aux *Wohlfahrtia* spp., ils seraient des parasitoïdes facultatifs. Une clé des sarcophagides d'Afrique est fournie par ZUMPT (1972).

TABLEAU III : Les *Blaesoxipha* spp., parasitoïdes des acridiens d'Afrique.

Espèces <i>Blaesoxipha</i>	Région	Hôtes
<i>B. agrestis</i> (= <i>B. lineata</i>)	Sahel, Afrique du Nord-Est, Eurasie	<i>Anacridium melanorhodon</i> , <i>Locusta migratoria</i> , <i>Schistocerca gregaria</i>
<i>B. anceps</i>	Afrique de l'Est et du Nord-Est	<i>Acrotylus</i> spp., <i>Aiolopus simulatrix</i> , <i>Cataloipus oberthuri</i> , <i>Diabolocatantops axillaris</i> , <i>Locusta migratoria</i> , <i>Lobosceliana femoralis</i> , <i>Phymateus viridipes</i>
<i>B. filipjevi</i>	Afrique, Eurasie	<i>Acanthacris ruficornis</i> , <i>Anacridium</i> spp., <i>Cyrtacanthacris tatarica</i> , <i>Diabolocatantops axillaris</i> , <i>Homoxyrhepes punctipennis</i> , <i>Kraussaria angulifera</i> , <i>Locusta migratoria</i> , <i>Oedaleus senegalensis</i> , <i>Phymateus morbillosus</i> , <i>Schistocerca gregaria</i> , <i>Zonocerus elegans</i> , <i>Zonocerus variegatus</i>
<i>B. migratoriae</i>	Sahel, Asie Centrale	<i>Locusta migratoria</i>

Blaesoxipha spp.

On connaît en Afrique 6 espèces de *Blaesoxipha*, dont 4 élevées à partir d'*Acridoidea* parmi lesquelles 3 sont d'Afrique de l'Ouest (Tableau III).

Ce sont de petites mouches grises mesurant jusqu'à 1 cm de long et qui ressemblent à *Sarcophaga spp.*, en particulier les mâles qui sont recouverts de poils rigides avec un dessin en damier noir et clair contrasté sur l'abdomen (Fig. 26). Les femelles sont moins velues, de couleur gris terne, sans dessin très remarquable. Il est difficile d'identifier les espèces sans examiner les génitalia des mâles. Si les femelles de *B. filipjevi* ont tendance à avoir des pattes rouges, les autres espèces ont des pattes noires mais ce caractère n'est pas très fiable. Les identifications doivent toujours être vérifiées par un spécialiste.

Les larves sont des asticots typiques, sans tête distincte mais avec des pièces buccales sclérotinées (Fig. 27). Les premiers stades présentent quelques différences dans le détail entre les espèces. Ces différences sont utilisées pour leur identification en Amérique du Nord. Il serait donc possible d'en faire autant pour les espèces africaines. Une dissection minutieuse de criquets parasités peut révéler l'exuvie du premier stade larvaire que l'on peut ensuite étaler et examiner sous microscope pour identifier l'espèce, même lorsque la larve a déjà quitté l'hôte.

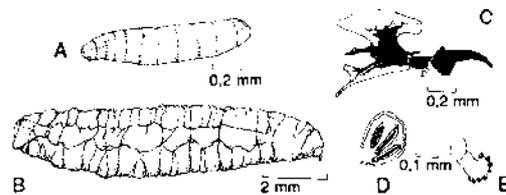


Figure 26. – Larves de *Blaesoxipha filipjevi*. D'après GREATHEAD, 1963a modifié.

A : larve L1 ; B : larve L3 ; C : pièces buccales ; D : spiracle postérieur droit de L3 ; E : spiracle antérieur de L3.

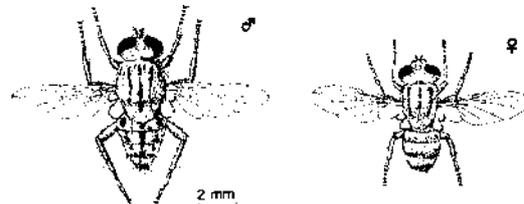


Figure 27a. – Imagos mâle et femelle de *Blaesoxipha filipjevi*. Dessins d'après GREATHEAD, 1963a modifié.



Figure 27b. – Criquet pèlerin attaqué par *Blaesoxipha filipjevi*.

Les larves de *Blaesoxipha* se reconnaissent des autres larves parasites internes d'*Acridoidea* par leurs spiracles postérieurs rétrécis et enfoncés dans une dépression à l'extrémité du corps. Ce caractère est également visible à la surface de la puppe.

• Cycle biologique

On peut voir des mouches de *Blaesoxipha filipjevi* voler ou au repos à proximité des criquets. Ces mouches sont **larvipares**, c'est-à-dire que les œufs éclosent directement dans le corps de la femelle. Les larves nouveau-nées, déposées sur l'hôte, y pénètrent au niveau de la membrane intersegmentaire. Trois stades larvaires se développent et se nourrissent librement dans l'hémolymphe. Le nombre de larves parasites dépend de la taille de l'hôte. On peut en compter jusqu'à dix. Une fois repue, la larve quitte l'hôte en perçant la membrane intersegmentaire, ce qui entraîne rapidement la mort du criquet (Fig. 27). La larve s'enterre ensuite pour s'empurger dans ce qui était l'enveloppe cuticulaire mais durcie du troisième stade larvaire. L'adulte s'en échappera en forçant le long de lignes de moindre résistance à l'arrière de la tête grâce à son **ptilinum** placé sur la tête et lui servant à ouvrir l'enveloppe pupale et à se propulser à la surface du sol. À mesure que la cuticule durcit, le ptilinum se réduit et se rétracte dans la tête de la mouche.

Ces espèces de parasitoïdes sont généralement spécifiques. *Blaesoxipha agrestis* (= *B. lineata*) est attiré par des hôtes qui volent ou qui sautent, aussi l'élève-t-on souvent sur des criquets adultes, alors que *B. filipjevi*, qui attaque des hôtes rampants, est élevé sur des larves. Les très petits stades ne semblent pas être parasités : sur des centaines de larves de Criquet pèlerin de premier stade placées en élevage, aucun cas d'attaque par *Blaesoxipha* spp. n'a été observé (GREATHEAD, 1966).

• Collecte et mise en élevage

Les *Blaesoxipha* sont faciles à élever en captivité, ce qui n'est pas toujours le cas des autres ennemis naturels des acridiens. Les mouches, nourries de fleurs et d'extraits de levure, s'accouplent spontanément. Il faut disséquer les femelles qui sont prêtes à pondre, quand leur abdomen est légèrement distendu, pour libérer les larves bloquées dans l'oviducte. Les petits asticots sont alors doucement recueillis à la pointe d'un petit pinceau puis déposés sur un bout de patte amputée de criquet. Les larves qui vont y pénétrer pourront ensuite être élevées en cage comme cela a été décrit plus haut.

Wohlfahrtia spp.

Les *Wohlfahrtia* sont des saprophages mais de nombreuses espèces ont été élevées sur des criquets ou sur leurs oothèques. En Afrique du Sud, *Wohlfahrtia pachytyli* (= *W. euvittata*) a été notée autrefois par erreur comme étant un véritable parasitoïde alors qu'elle n'est que facultative sur le Criquet brun, *Locustana pardalina*, si ce dernier vient de muer ou s'il est blessé. Par conséquent, si des *Wohlfahrtia* sont obtenues en élevage, il faut s'assurer auparavant que ce sont bien de véritables parasitoïdes en faisant confirmer l'identité par des spécialistes.

À première vue, les *Wohlfahrtia* ressemblent beaucoup aux *Sarcophaga* spp. mais des taches noires sur l'abdomen remplacent les dessins en forme de damier que l'on voit sur la plupart des *Sarcophagidae*.

1.3.3. Tachinidae

Tous les tachinaires sont des parasitoïdes de plusieurs familles d'insectes. Plusieurs genres de la tribu des *Acemyini* parasitent les acridiens dans différentes régions du monde. Aucun n'a encore été élevé sur des criquets du Sahel. Toutefois, *Metacemyia calloti* (= *Ceracia nomadacris*), qui se rencontre depuis le nord du Zimbabwe jusqu'au sud de l'Europe, est connue (CHAPMAN, 1962) comme étant un parasitoïde du Criquet nomade, *Nomadacris septemfasciata*. Il se pourrait que cette espèce ou d'autres *Acemyini* d'Afrique puissent être élevées sur des criquets du Sahel.

Les *Acemyini* sont de petites mouches grises et velues, comme les mâles de *Blaesoxipha* spp. Cependant, avec une loupe à main à fort grossissement ou sous microscope, on s'aperçoit qu'elles ont une rangée de longs poils sur le sclérite mésothoracique. Ce caractère est typique des tachinaires et les distingue des mouches muscoïdes. Les larves sont des asticots ayant de particulier une seule paire de spiracles fortement sclérotinisés à l'extrémité de l'abdomen (LÉONIDE, 1969).

- **Cycle biologique**

Des œufs de grande taille (macrotypes) sont déposés sur le corps de l'hôte et y adhèrent, ce qui indique qu'il y a parasitisme. À l'éclosion, la larve perce le pôle postérieur de l'œuf et pénètre dans le corps de l'hôte. Le premier des trois stades larvaires évolue librement à l'intérieur de l'hôte mais le second insère avec force son spiracle postérieur durci sur une trachée de l'hôte. Ce dernier réagit en formant un petit tunnel brun et sclérotinisé autour de la partie postérieure de la larve. Ce tube respiratoire, court et de forme conique, manque chez les *Nemestrinidae*. Une fois repue, la larve, qui se nourrit de l'hémolymphe, se détache du tube respiratoire. Elle quitte alors son hôte en perçant un trou dans la membrane intersegmentaire puis tombe au sol pour s'empurger de la même façon que les larves de *Blaesoxipha* spp.

1.4. Les prédateurs des larves et des imagos

Les acridiens, en particulier les locustes grégaires, constituent une source attrayante de nourriture pour les prédateurs non spécialisés, vertébrés et invertébrés. À la longue, ces prédateurs peuvent devenir des causes importantes de mortalité et même éliminer des bandes de jeunes larves. Nous ne traiterons ici que des groupes de prédateurs les plus fréquents.

1.4.1. Arachnides et autres

Les locustes comme les sauteriaux sont la proie de scorpions, d'araignées et de galéodes. Cependant aucun de ces prédateurs n'est suffisamment abondant pour avoir vraiment un impact sur les acridiens. Les larves rouges d'acariens *Trombididae* qui apparaissent après les pluies, connues en Arabie sous le nom de "bint al matar" (filles de la pluie), se nourrissent d'insectes. Comme les tiques, elles sont parfois si nombreuses sur le corps de l'hôte qu'elles l'empêchent de se mouvoir. Cependant, la gêne n'est que temporaire et ne concerne jamais que quelques hôtes.

1.4.2. Insectes

Des insectes prédateurs non spécifiques peuvent s'attaquer aux criquets. Comme pour les arachnides, cela n'entraîne jamais une mortalité très importante. On trouve des mantes, des punaises *Reduviidae*, des mouches *Asilidae* et de nombreuses guêpes. Il arrive que certains diptères asilides et certaines guêpes *Sphécidae* chassent ensemble les criquets.

1.4.2.1. Diptères *Asilidae*

Plus de 1 100 espèces d'asilides d'Afrique ont été décrites (OLROYD, 1970). La majorité d'entre elles choisit et capture sa proie, qu'il s'agisse ou non de criquets. Il serait donc difficile de dresser une liste d'espèces prédatrices spécifiques d'acridiens.

Les larves sont des prédateurs dans le sol. On les trouve parfois dans les oothèques mais aucun asilide ne semble être spécialiste des acridiens. Cependant, un certain nombre de larves d'une espèce indéterminée de *Scylaticus* ont été trouvées dans des oothèques de Criquet pèlerin sur les côtes de la mer

Rouge, en Érythrée. Il ne semble pas qu'il s'agisse seulement d'un hasard. S'il n'y pas eu d'étude quantitative précise sur la prédation des asilides adultes, on constate cependant que pour certaines espèces, les criquets constituent plus de la moitié de leurs proies.

Les asilides sont des mouches robustes, de forme allongée, velues ou avec de longs poils (vibrisses) et une tête mobile. Certains sont de très grande taille. Ils peuvent capturer des larves de dernier stade de Criquet pèlerin ou même des imagos de Criquet migrateur comme cela a été observé à Madagascar (DURANTON, 1972, c.p.). Ils se perchent sur une plante et effectuent des vols de reconnaissance en flèche pour capturer des proies mobiles. Les asilides tuent les criquets en les transperçant avec leurs pièces buccales robustes et pointues. Ils sucent ensuite leur proie après y avoir injecté des salives dont les enzymes digèrent les tissus (Fig. 28) (GREATHEAD, 1963a).

1.4.2.2. Hyménoptères *Sphecidae*

La plupart des grosses guêpes n'attaquent que fortuitement les criquets. Cependant, quelques genres et espèces de la familles des *Sphecidae*, en particulier les *Prionyx* (*Sphecinae*), *Tachysphex*, *Tachytes* (*Larrinae*) et *Stizus* (*Nyssoninae*) approvisionnent en totalité ou en grande partie leurs nids en acridiens. Les sphex chassent n'importe quelle espèce, pourvu que la taille de la proie leur convienne. Le cas de *Prionyx crudelis* (= *Sphex aegyptius*) est probablement une exception : on a vu un grand nombre d'individus de cette espèce se rassembler autour des essaims de Criquet pèlerin et peut-être aussi les suivre (HASKELL, 1955). Récemment, *Prionyx crudelis* et *P. nigropectinatus* ont été observés dans le Tamesna nigérien chassant de grosses larves de Criquet pèlerin et même de jeunes imagos (DURANTON, 1989). G. B. POPOV a observé des adultes de *Prionyx* sp. se regroupant autour des pullulations d'*Aiolopus simulatrix* dans la vallée du Tilemsi au Mali. C. KOOYMAN en a vu à Maïné Soroa au Niger capturant un adulte d'*Anacridium melanorhodon* (Fig. 29). En Afrique du Sud, *Prionyx subfuscatus* se révèle être un prédateur du Criquet brun, *Locustana pardalina*, en se regroupant autour des essaims tout comme *P. crudelis*. *Prionyx subfuscatus*, déjà recensé en Afrique du Nord, en région méditerranéenne et en Asie, semble s'être répandu sur le continent africain au cours du XX^e siècle. On l'a vu en Éthiopie s'attaquer à de nombreux acridiens, y compris le Criquet pèlerin. Il est très probable qu'on puisse aussi le trouver parmi les acridiens du Sahel.

Les *Sphecidae* sont des guêpes de grande taille, robustes, avec au niveau de l'abdomen un **gaster** pétiolé. Elles sont pour la plupart noires ou de couleur métallique avec parfois des taches jaunes et oranges (BOHART & MENKE, 1976 ; GUICHARD, 1989). Après capture de la proie et injection d'un venin destiné à la paralyser, la guêpe traîne le criquet au sol, creuse un terrier, y introduit la proie et pond un œuf à la superficie de ce corps de cette dernière. Le trou est ensuite refermé et la jeune larve de *Sphecidae* se développe toute seule. Les différentes phases de capture de la proie, de la façon de creuser le trou et du choix de l'endroit où l'œuf est placé sont caractéristiques des genres et des espèces. Cependant, presque toutes celles qui s'attaquent aux acridiens présentent le comportement décrit ci-dessus.

L'impact de ces prédateurs sur les populations acridiennes n'a pas été estimé mais il n'est probablement pas négligeable pour des espèces comme *Prionyx crudelis*, qui concentrent leurs attaques sur une même espèce acridienne.



Figure 28. – Asilide tuant un Criquet migrateur.



Figure 29. – *Prionyx* sp. attaquant un Criquet arboricole.



Figure 30. – Buse des sauterelles, *Bustatur rufipennis*, prédateur du Criquet sénégalais.

1.4.3. Vertébrés

Des reptiles, des oiseaux et des mammifères s'attaquent aux acridiens. Certains se regroupent autour des bandes et des essaims. Il arrive que de petites populations acridiennes soient décimées. Les rares survivants se dispersent avant d'être exterminés. Dans certains cas, le bétail entre en compétition avec les acridiens dans les pâturages désertiques et subdésertiques. Il peut se produire alors une mortalité et une dispersion des bandes par simple **déprédation**.

La plupart des serpents et des lézards prédateurs d'acridiens sont trop petits ou trop peu abondants pour avoir vraiment un impact significatif. Il en est de même pour les mammifères qui sont des prédateurs occasionnels. Cependant, une étude des singes verts (*Cercopithecus aethiops*) dans la vallée du fleuve Sénégal révèle que les insectes – dont les criquets – constituent 15 % de leur régime alimentaire (GALAT & GALAT-LUONG, 1978). Ce pourcentage s'accroît a fortiori lors des périodes de pullulations. Une lionne a été vue attrapant et consommant du Criquet pèlerin au nord du Kenya et une autre en Somalie. En Libye, les pullulations régulières du Criquet migrateur provoquées par l'introduction de cultures irriguées dans le désert du Sarir ont entraîné une augmentation des populations de fennecs (*Fennecus zerda*), très friands de criquets (RACHADI, c.p.). Dans la vallée du fleuve Sénégal, des phacochères (*Phacochoerus aethiopicus*) ont été observés consommant des quantités de Criquet pèlerin lors des périodes de pullulation massive de la fin 1993-début 1994 (TRECA, c.p.).

Les oiseaux sont très probablement les prédateurs vertébrés les plus importants des populations acridiennes grégaires car ils peuvent exploiter cette source de nourriture sur de grandes surfaces et suivre les criquets dans leurs déplacements. En cas de pullulation acridienne, beaucoup d'oiseaux dont le comportement alimentaire est souvent opportuniste, se nourrissent partiellement ou uniquement d'acridiens. En Afrique de l'Est, 100 espèces de 34 familles différentes consomment des criquets (ELLIOT, 1962). Lors de l'invasion du Criquet pèlerin en Arabie en 1988, SYMENS (1989) note que 64 % des espèces (soit 32 espèces), régulièrement observées sur une zone près de Taïf, se nourrissaient de criquets. Même les espèces réputées granivores comme les tourterelles ou les alouettes ont été observées en train de consommer des larves de criquets (BALANÇA & de VISSCHER, 1989). Les oiseaux insectivores, comme les étourneaux métalliques (*Lamprotornis* sp.), les bergeronnettes (*Motacilla* spp.), les pipits (*Anthus* spp.), les traquets (*Oenanthe* spp.), les calaos (*Tockus* spp.), les huppés fasciés (*Upupa epops*), les rolliers (*Coracias* spp.) et les guépiers (*Merops* spp.), peuvent se rassembler en grand nombre pour s'attaquer à des bandes larvaires ou à des essaims. La prédation sur les populations de Criquet migrateur dans le delta du Niger par les Guépiers écarlates (*Merops nubicus*) est parfois très importante. G. B. POPOV a vu une

opération de marquage et de recapture de Criquet migrateur, menée par l'OICMA, fortement perturbée par ces guêpiers accompagnés de rolliers. Ces oiseaux chassaient systématiquement tous les criquets marqués à mesure qu'ils étaient relâchés. De même DUHART & DESCAMPS (1963) notent que la distribution saisonnière des populations de Guêpiers écarlates suit celle des criquets migrants dans la zone du delta.

Le cas des rapaces est parfois très spectaculaire avec des rassemblements de dizaines d'oiseaux sur des essaims de Criquet pèlerin ou de pullulations de sauteriaux (Fig. 30). Les prospecteurs connaissent bien ce phénomène car ils s'en servent pour repérer les essaims et les bandes larvaires. Lors des invasions de Criquet pèlerin, des bandes de plusieurs dizaines ou parfois de centaines de Faucons crécerelletes (*Falco naumanni*) ont été vus en train de chasser sur des essaims en Arabie (SYMENS, 1989) et au Sénégal (TRECA, c.p.) sur des sites où cette espèce est réputée rare les autres années. Récemment, des rassemblements de dizaines de Nauciers (*Chelictinia riocourii*) en migration ont été signalés au Niger autour des pullulations de sauteriaux (*Ornithacris cavroisi*) (MULLIÉ, BROUWER & ALBERT, 1992). Les oiseaux migrants paléarctiques, comme le Busard cendré (*Circus pygargus*) cité par BAILLON & CORMIER (1993), exploitent largement cette profusion de nourriture tandis que certaines espèces sédentaires font une nichée supplémentaire (cas de la Chouette effraie, *Tyto alba*, en Arabie, SYMENS, 1989). Une étude des mouvements des populations de rapaces en Afrique de l'Ouest montre une concordance remarquable entre l'époque de présence des migrants et le maximum d'abondance des orthoptères (THIOLLAY, 1978). D'autres espèces suivent les déplacements de criquets parfois bien en dehors de leur aire de distribution normale. Des oiseaux marins ont ainsi été vus en Arabie loin à l'intérieur des terres en compagnie d'essaims de Criquet pèlerin (SYMENS, 1989). Les cigognes, les marabouts, les Hérons garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) ou les outardes sont aussi de remarquables consommateurs de criquets. Un Marabout africain peut ainsi ingurgiter un millier d'individus en un seul repas (SMITH & POPOV, 1953) tandis que les Hérons garde-bœufs ou les outardes peuvent adopter un mode de chasse tout à fait particulier contre les essaims posés de Criquet pèlerin. Les Hérons garde-bœufs balancent lentement la tête au-dessus de leur proie avant de s'en saisir (TRECA, c.p.). En Arabie, les Outardes houbara (*Chlamydotis undulata*) s'organisaient pour chasser collectivement les imagos de Criquet pèlerin (SYMENS, 1989).

Les acridiens constituent donc une proportion non négligeable de la nourriture des oiseaux, en particulier lors des périodes de pullulation. Reste à déterminer l'importance de ce groupe de vertébrés sur la régulation des populations acridiennes. De façon générale, il ne semble pas qu'un prédateur vertébré soit capable à lui seul de juguler une explosion démographique d'un insecte phytophage. En Afrique de l'Est, une étude a montré que les oiseaux n'étaient capables que d'éliminer de 2,5 à 6 % d'une infestation de criquets dont les densités sont "normales" ou de pullulations limitées ou encore d'accélérer le phénomène de dégrégation. Dans une savane de Côte d'Ivoire, THIOLLAY (1976) a calculé que les rolliers et les rapaces consommaient **environ** 1 000 g/ha/an d'acridiens dont la biomasse moyenne est de 941 g/ha avec une production annuelle de jeunes de 2 111 g/ha pour la seule strate herbacée. Aux États-Unis, une expérience de plusieurs années a démontré que la densité de criquets dans une prairie était de 2,2 fois plus élevée dans les parcelles protégées de l'attaque des oiseaux (BOCK C. E., BOCK J. H. & GRANT, 1992). De même des passereaux qui se rassemblent pour exploiter une bande larvaire peuvent y demeurer jusqu'à l'élimination complète des criquets (HUDDLESTON, 1958).

1.5. Les parasites des larves et des imagos

Les parasites des larves et des imagos d'acridiens ayant un impact sur la physiologie et la survie de l'hôte sont surtout des nématodes. Certains d'entre eux sont des vecteurs d'agents pathogènes, ce qui suscite un intérêt dans la recherche de leur utilisation en lutte biologique.

Les nématodes sont des métazoaires de forme cylindrique, filiforme ou fusiforme, recouverts d'une cuticule solide. Le corps peut porter une annélation superficielle, c'est pourquoi ils peuvent être confondus avec les vers du type *taenia* ou avec les vers de terre (*Annelida*), bien que ces derniers aient le corps segmenté. La longueur de ces espèces varie de moins de 1 mm à plus d'1 m. Les adultes des espèces

entomopathogènes dépassent 1 mm de long (certains peuvent atteindre 70 cm) et sont donc bien visibles à l'œil nu. Les juvéniles sont beaucoup plus petits.

TABLEAU IV : Classement des groupes de nématodes (d'après POINAR & THOMAS, 1984).

Classes	Ordres	Familles	Genres	
<i>Adenophorea</i>	<i>Mermithida</i>	<i>Mermithidae</i>	<i>Mermis</i> *	
		<i>Tetradonematidae</i>	<i>Agamermis</i>	
<i>Secernentea</i>	<i>Rhabditida</i>	<i>Diplogasteridae</i>	<i>Steinernema</i> *	
		<i>Rhabditidae</i>		
		<i>Steinernematidae</i>		
	<i>Tylenchida</i>	<i>Heterorhabditidae</i>		<i>Heterorhabditis</i> *
		<i>Neotylenchidae</i>		
		<i>Allantonematidae</i>		
		<i>Sphaerulariidae</i>		
	<i>Aphelenchida</i>	<i>Aphelenchoididae</i>		
		<i>Entaphelenchidae</i>		
		<i>Strongylida</i>		
<i>Ascaridida</i>				
<i>Spirurida</i>				
<i>Oxyurida</i>				

* Genres dont les espèces sont traitées dans le texte.

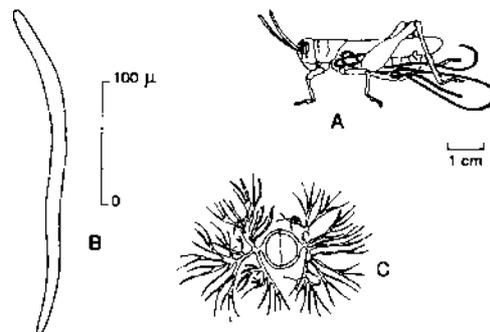


Figure 31. – *Mermis nigrescens*. D'après NICKLE, 1972 modifié.

A : acridien parasité ; **B :** larve préparasitaire ; **C :** œuf.

En général, le cycle biologique comprend l'œuf, 4 stades larvaires et l'adulte. Dans la plupart des cas, ce sont les juvéniles qui infectent l'hôte ; parfois, il s'agit de la femelle mature ou de l'œuf. L'entrée se fait à travers les orifices naturels (bouche, anus, spiracles) ou à travers la cuticule. Hormis les *Oxyurida* qui se développent uniquement dans l'intestin, les juvéniles entrent dans l'hémocoèle et y effectuent leur maturation. Chez les *Mermithidae*, les juvéniles ne se développent pas jusqu'à l'état adulte mais s'arrêtent au quatrième stade et quittent l'hôte. Chez les autres groupes, une ou plusieurs générations se développent dans l'hôte pour le quitter à l'état juvénile, adulte ou embryonnaire selon l'espèce. Il y a souvent une alternance entre des générations bisexuées et des générations parthénogénétiques.

1.5.1. Les principales familles de nématodes

Le phylum *Nematoda* est divisé en deux classes : les *Adenophorea* et les *Secernentea*. Les *Adenophorea* vivent pour la plupart librement dans l'eau en se nourrissant de microbes mais l'ordre *Mermithidea* contient des espèces entomopathogènes. Dans la classe *Secernentea* se trouve beaucoup de groupes entomopathogènes dont les ordres *Rhabditida*, *Tylenchida* et *Oxyurida* sont les plus importants. Les seuls nématodes pathogènes de criquets appartiennent à la famille des *Mermithidae* (Tableau IV).

1.5.1.1. *Mermithidae*

Les *Mermithidae* sont des nématodes longs et minces. Le juvénile de quatrième stade que l'on observe généralement dans l'hôte est très long et blanchâtre (Fig. 31). Vers les années 1970, DENNER a montré que 16 à 17 % des acridiens sont infectés par des *Mermithidae* chaque année. L'identité des espèces africaines est très mal connue, c'est pourquoi la biologie de deux espèces nord-américaines, *Mermis nigrescens* et *Agamermis decaudata* est présentée ici comme exemple.

Le cycle biologique de *M. nigrescens* est le suivant. La femelle vit dans le sol. Elle grimpe dans la végétation quand l'humidité est élevée pour pondre sur les feuilles. Les œufs, qui sont ingérés par les criquets en même temps que la végétation, éclosent dans l'intestin. Les juvéniles pénètrent alors dans l'hémocoèle où ils se développent jusqu'au quatrième stade. Ils quittent ensuite l'hôte en perforant une membrane intersegmentaire ce qui provoque généralement la mort de l'acridien.

Chez le Criquet pèlerin, *M. nigrescens* entraîne un retard de la synthèse des protéines du corps gras, inhibant le processus de mue larvaire (CRAIG & WEBSTER, 1974).

Le cycle biologique d'*Agamermis decaudata* est plus typique. Après l'éclosion dans le sol, les juvéniles localisent leur hôte et pénètrent à travers leur cuticule en quelques minutes. Seule la partie antérieure du nématode (environ 20 % du total) est insérée, le reste est rejeté à l'extérieur par autotomie. Les juvéniles se développent ensuite à l'intérieur de l'hôte comme *M. nigrescens*.

• Symptômes

Si les *Mermithidae* peuvent provoquer, chez les insectes sociaux, des effets évidents (**castration**, **intersexués** et **intercastes**), on n'observe rien de tel chez des criquets infectés, sauf peut-être un affaiblissement général, dû probablement à une forte réduction du corps gras. Les nématodes stimulent le catabolisme et/ou suppriment l'anabolisme protéinique des corps gras qui est une source d'acides aminés pour l'hémolymphe (GORDON, WEBSTER & HISLOP, 1973). En élevage, les femelles atteintes ne pondent pas car leurs ovaires sont atrophiés par épuisement des fractions protéiniques du vitellus. Si la vitellogénèse est déjà amorcée, elle n'aboutit pas. Le plus souvent, on ne remarque les nématodes que lorsqu'ils sortent du corps de l'hôte ou lors de la dissection.

• Identification

Les espèces africaines n'étant pas décrites, on ne dispose pas de clé d'identification. Il est cependant possible que *Mermis nigrescens* existe en Afrique car il est largement répandu dans le monde (Amérique du Nord et Europe). Pour l'identifier, il serait nécessaire de garder les juvéniles qui sortent de l'hôte sur du sable humide pour leur permettre d'achever leur développement. Cela peut prendre des mois. Les nématodes meurent souvent avant de muer car les conditions d'élevage sont mal connues. Si on arrive à obtenir des adultes, il faut les conserver pour les envoyer à un spécialiste.

1.5.1.2. *Steinernematidae* et *Heterorhabditidae*

Avec ces deux familles, qui vivent en symbiose avec des bactéries du genre *Xenorhabdus*, un nouveau type de relations avec l'hôte est illustré : celui de vecteurs d'agents pathogènes, ajouté à celui de parasites de larves et d'imagos d'acridiens.

Le cycle biologique est le suivant. Des juvéniles de troisième stade, qui restent dans le sol et sont invaginés dans la cuticule du deuxième stade, recherchent l'hôte et pénètrent par les orifices naturels (les hétérorhabditides peuvent aussi traverser la cuticule de l'hôte). À l'intérieur de l'hôte, ils s'évaginent et libèrent les bactéries qui tuent l'hôte en 2 jours par septicémie. Les nématodes juvéniles commencent alors à se développer en se nourrissant des tissus en décomposition. Deux ou trois générations de vers se succèdent dans le cadavre. Quand les ressources nutritives sont épuisées, des juvéniles infectieux (renfermant des bactéries) se développent. Ces derniers peuvent survivre longtemps dans le sol, c'est pourquoi on les appelle des "dauer" (dérivé d'un mot allemand qui signifie "durer"). Les steinernématides sont toujours bisexués alors que les juvéniles infectieux des hétérorhabditides sont hermaphrodites. Il se développe ensuite une génération bisexuée qui produit à nouveau des juvéniles infectieux.

Compte tenu de l'état actuel des connaissances, il semble que beaucoup d'espèces appartenant aux genres *Steinernema* (syn. : *Neoaplectana*) et *Heterorhabditis* présentent le même cycle biologique. Elles infectent toute une gamme d'insectes, souvent économiquement importants. Comme ces nématodes tuent très rapidement leurs hôtes par l'intermédiaire des bactéries et que de bonnes méthodes de cultures sont connues, ils suscitent beaucoup d'intérêt comme agents de lutte biologique. Jusqu'à présent, on n'en a pas encore trouvé chez les criquets mais comme un *Steinernema* a été découvert chez les courtilières, il y a de bonnes raisons pour continuer les recherches.

• Symptômes

Les bactéries libérées par les nématodes tuent l'hôte en 2 jours. Celui-ci change de couleur et devient crème ou gris dans le cas de *Steinernema* et rougeâtre dans le cas d'*Heterorhabditis*. Les bactéries abritées par les *Heterorhabditis* provoquent aussi l'émission d'une lumière visible dans l'obscurité.

• Identification

Ces nématodes sont assez petits : les mâles mesurent 1 à 2 mm et les femelles 1,5 à 6,2 mm. Il existe dans le genre *Steinernema* des femelles géantes de 10 à 13 mm de long. Les femelles de *Steinernema* se distinguent par une queue arrondie avec une petite pointe, tandis que celles de *Heterorhabditis* ont la queue pointue. Les mâles de *Steinernema* possèdent des spicules courbés et ils sont dépourvus de bourse copulatrice, tandis que ceux de *Heterorhabditis* ont des spicules droits et possèdent une bourse.

1.5.2. Isolement, culture et conservation des nématodes

Du fait de leur grande taille, les nématodes sont faciles à isoler. Pour les petites espèces, il suffit d'avoir un stéréo microscope et un instrument fin (aiguille, soie de brosse, gros poil) pour isoler chaque nématode. Pour examiner un nématode sous microscope, on peut le fixer de la manière suivante : le placer dans une goutte d'eau stérile, sur une lame, puis chauffer doucement pendant 4 à 6 secondes. On peut également mettre quelques individus dans un petit bocal où l'on aura ajouté du liquide physiologique à 60°C. On incorpore ensuite un fixateur (formol à 3 % ou alcool à 70 %). Le nématode est finalement transféré sur une lame concave contenant de la glycérine ou du lactophénol préchauffé. Quant aux méthodes de culture, pour les *Mermis*, elles sont inconnues mais on pourrait essayer sur leurs hôtes naturels. Il est possible de garder dans un sol humide les stades qui vivent librement ; les conditions de survie sont cependant mal connues.

Les steinernématides et les hétérorhabditides peuvent être cultivés plus facilement dans leurs hôtes car il n'y a pas de stade de vie libre. Les "dauer" peuvent être mis en contact avec des insectes frais. L'infection ne pose normalement pas de problème. Une autre possibilité est de les cultiver sur un broyat de foie. Il existe actuellement des méthodes industrielles pour produire ces nématodes en masse et les utiliser en lutte biologique contre d'autres cibles que les acridiens.

Comme les nématodes ne forment pas d'états de résistance tels que les spores ou les kystes, ils ne peuvent pas être conservés très longtemps. Les mermithides femelles peuvent être gardées plus de 6 mois à environ 10°C et leurs œufs plus d'un an entre 5 et 10°C. Chez les steinernématides et les hétérorhabditides, ce sont les "dauer", relativement résistants, qui se conservent plusieurs mois à basse température.

2. LES AGENTS PATHOGÈNES

Les agents pathogènes sont des organismes qui provoquent des maladies. Ceux qui infectent les insectes sont souvent appelés entomopathogènes. On pourrait aussi les qualifier d'(endo)parasites pour les distinguer des parasitoïdes. Les groupes les plus importants des entomopathogènes sont les virus, les bactéries, les champignons et les protozoaires. Certains d'entre eux sont véhiculés par des nématodes (§ 1.5.2.) qualifiés alors de parasites vecteurs d'agents pathogènes. La présence de champignons ou de nématodes dans un hôte est assez facile à vérifier à l'œil nu ou avec une simple loupe. Pour les autres groupes, il est nécessaire de disposer au moins d'un microscope optique ou d'un microscope à contraste de phases ou mieux, d'un microscope électronique. Quelques techniques de laboratoire permettent d'identifier un microorganisme mais rarement jusqu'à l'espèce. Il est donc conseillé d'avoir recours à des spécialistes pour s'assurer de l'identité d'un agent pathogène.

2.1. Les virus

Les virus sont des organismes extrêmement petits, de l'ordre de quelques dizaines de nanomètres soit 10^{-6} mm, non cellulaires, essentiellement composés d'acides nucléiques et de protéines. Leur identification s'effectue d'après les symptômes macroscopiques observés sur l'organisme-hôte. Il est recommandé de confirmer la présence d'un virus déterminé par observation sous microscope électronique ou par diffraction aux rayons X ou aux neutrons.

Chaque espèce de virus est caractérisée par un type de **virion** dont la structure et la composition sont spécifiques. Le virion est constitué d'une membrane protéique, la **capside**, renfermant une molécule unique d'acide nucléique (ADN ou ARN). L'ensemble forme la **nucléocapside**. Chez quelques groupes de virus, il existe une enveloppe lipoprotéique qui contient une ou plusieurs nucléocapsides.

Les virus sont des parasites obligatoires des cellules animales ou des cellules végétales car ils s'en servent pour se multiplier. Dans la plupart des cas, les virus des insectes pénètrent dans leurs hôtes par la bouche. Les virions sont libérés après la dégradation du corpuscule d'inclusion par les sucs intestinaux de l'hôte ; ils sont alors adsorbés aux cellules de l'épithélium et passent à l'intérieur, soit par **pinocytose**, soit par fusion des membranes du virion et de la cellule. Les nucléocapsides entrent dans le noyau ou restent dans le cytoplasme. L'acide nucléique est libéré par un processus qui est encore mal connu. Il se forme ensuite une structure, le **stroma virogène**, au sein de laquelle de nouvelles nucléocapsides sont assemblées. Ces dernières s'échappent des cellules par rupture de la membrane cellulaire ou par bourgeonnement et formation d'une enveloppe dérivée de la membrane cellulaire. Les virions ainsi libérés infectent ensuite d'autres cellules saines.

OÙ ENVOYER LES ÉCHANTILLONS D'AGENTS PATHOGÈNES POUR LES FAIRE DÉTERMINER ?

CILBA

Complexe international de lutte biologique Agropolis
BP 7309 - 34184 Montpellier Cedex 4 – FRANCE
Télécopie : +33 / 04 67 03 10 21

Institut Pasteur

28, rue du Docteur Roux 75724 Paris Cedex 15 – FRANCE
Télécopie : +33 / 01 43 06 98 35

INRA

Institut National de Recherche Agronomique
Station de Recherche de lutte biologique
La Minière - 78280 Guyancourt – FRANCE
Télécopie : +33 / 01 30 43 80 97

IIBC

International Institute of Biological Control
Silwood Park, Buckhurst Road
Ascot, Berks. SL5 7TA – ROYAUME-UNI
Télécopie : +44 / 344 875 007

IITA

International Institute of Tropical Agriculture
Plant Health Management Division
B.P. 08 - 0932 - Cotonou – BÉNIN
Télécopie : +229 / 30 14 66

IMI

International Mycological Institute
Bakeham Lane
Egham, Surrey TW20 9TY – ROYAUME-UNI
Télécopie : +44 / 784 470 909

COLLECTE, DIAGNOSE ET CONSERVATION DE CRICQUETS MALADES OU MORTS

On reconnaît souvent les criquets malades à leur comportement anormal : perte d'appétit, manque de coordination au niveau des mouvements des appendices entraînant des mouvements saccadés ou spasmodiques, nettoyage excessif des antennes et des pièces buccales, perte du sens de l'orientation ou de l'équilibre. Selon la maladie dont ils sont atteints, les criquets vont se percher à l'extrémité des tiges et y mourir ou se cacher dans la végétation. Il est difficile de distinguer les symptômes dus à un empoisonnement par insecticide de ceux causés par une maladie, surtout si la dose est sub-létale. Il est bon de savoir que les insecticides qui bloquent la cholinestérase augmentent l'excitabilité du criquet et provoquent des mouvements incontrôlés. Les pyréthriinoïdes, même à des doses assez faibles, peuvent faire passer l'acridien pour mort alors qu'il peut se rétablir assez rapidement. Ainsi, quand on trouve dans la nature des insectes au comportement aberrant, surtout s'ils sont nombreux, il est nécessaire de s'assurer qu'il n'y a pas eu de traitement chimique avant la période d'observation.

Un criquet mort, accroché ou collé à la végétation a presque toujours succombé à une maladie (Fig. 32), surtout si le cadavre est recouvert de spores de champignon ou que des spores sont visibles à l'intérieur du corps. Dans ce dernier cas, le cadavre est toujours sec. Sous l'effet de certaines maladies, des caractéristiques corporelles peuvent évoluer : couleur du corps devenant plus pâle ou rougeâtre, perte de tonus, putréfaction complète.

Les insectes malades sont ramassés puis conservés dans des récipients stériles, en verre ou en plastique, de préférence et gardés jusqu'à leur mort. S'ils ne pourrissent pas, il peut s'agir d'un champignon. Dans ce cas, il faut placer quelques criquets dans une atmosphère humide pour favoriser la sporulation mais en gardant au sec des individus de référence. Ceux qui semblent pourrir doivent être examinés tout de suite car les agents pathogènes ne peuvent pas être conservés longtemps. Il est conseillé d'envoyer les échantillons à des spécialistes pour s'assurer de l'identité de l'agent pathogène. Les criquets doivent être mis à sécher à l'air (et non au four), tout en évitant l'insolation directe qui peut tuer les agents pathogènes. Une fois secs, les cadavres doivent être emballés dans du papier absorbant ou dans du coton et être placés dans une boîte solide. Si le récipient est en métal, il faut le percer de trous pour créer une aération (Fig. 33).

Chaque échantillon doit porter les indications suivantes : date de la collecte, lieu de la collecte, en précisant les coordonnées géographiques ou les repères de localités, nom du collecteur, plante-hôte (culture) sur laquelle le criquet a été trouvé, position du corps (à terre, au bout d'une tige ou caché dans les feuilles ou dans des crevasses).

Il est toujours prudent de garder quelques échantillons de remplacement au cas où l'envoi serait perdu. Sur l'emballage, on portera la mention "Échantillon biologique sans valeur marchande" pour simplifier les formalités de douane. Selon la législation phytosanitaire du pays, il est possible qu'une autorisation de sortie de matériel biologique et une attestation d'entrée soient nécessaires pour certifier que l'échantillon ne constitue pas un danger pour la santé publique. Dans tous les cas, il faut s'informer des règlements en cours et des procédures à suivre auprès des services de protection des végétaux.



Figure 32. – *Kraussaria angulifera* tué par *Metarhizium* sp.

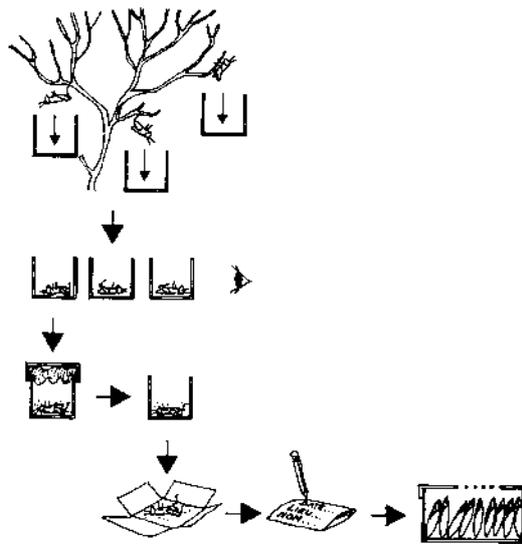


Figure 33. – Collecte, conservation et envoi de criquets malades ou morts pour identification de l'agent pathogène.

2.1.1. Les principaux virus infectieux des acridiens

La plupart des virus isolés à partir de criquets malades appartiennent à la famille des *Poxviridae*, plus particulièrement des virus entomopox (*Entomopoxvirinae*). D'autres familles de virus ont été trouvées chez les orthoptères. Elles appartiennent aux *Baculoviridae*, aux *Iridoviridae*, aux *Parvoviridae* et aux *Picornaviridae* (Tableau V).

2.1.1.1. *Poxviridae*

Les virus entomopox se présentent sous forme de corpuscules sphéroïdaux d'inclusion, chacun étant constitué d'une matrice protéique contenant un grand nombre de virions ; c'est pourquoi ces **virus** sont dits "**occlus**". La prise en compte de la morphologie de ces corpuscules est capitale pour l'identification du virus. Après ingestion par le criquet, la matrice protéique des sphéroïdes est dissoute dans le tube digestif, ce qui libère les virions. Ces derniers infectent d'abord les cellules de l'épithélium de l'intestin et des autres tissus puis envahissent l'hémolymphe. Le virus entomopox infecte surtout les corps gras (MEYNADIER *et al.*, 1992). La réplication de l'ADN viral se passe dans le cytoplasme des cellules-hôtes (STREETT & McGUIRE, 1990).

Jusqu'à présent, neuf espèces de *Poxviridae* ont été isolées dans le monde à partir de sauteriaux, dont quatre en Afrique. Les virus sont habituellement nommés d'après le premier hôte sur lequel ils ont été isolés. Ainsi, les espèces africaines sont appelées Virus Entomopox d'*Oedaleus* (OEV), Virus Entomopox de *Cataloipus* (CEV), Virus Entomopox d'*Heteracris* (HEV) (HENRY *et al.*, 1985) et Virus Entomopox de *Locusta* (LEV) (PURRINI, KOHRING & SEGUNI, 1988). Au Yémen, un Virus Entomopox (SEV) a été isolé de *Schistocerca gregaria* (PURRINI & RHODE, 1988).

• Symptômes

Les virus entomopox semblent infecter surtout les larves qui, une fois malades, deviennent souvent pâles, à cause d'une accumulation de corpuscules d'inclusion dans les tissus. Les criquets sont léthargiques, leur développement est ralenti, ce qui allonge considérablement les durées des stades larvaires. Il n'y a pas véritablement de signes externes d'infection (PURRINI, 1989). La mort survient par suite d'une rupture de la cuticule ou de l'intestin.

TABLEAU V : Principaux groupes de virus comportant des espèces entomopathogènes (d'après FUXA & TANADA, 1987).

Groupe	Acide nucléique	Forme du virion	Forme du corpuscule d'inclusion
<i>Baculoviridae</i> * – Sous-groupe A (polyédrique nucléaire, NPV) – Sous-groupe B (granulaire, GV) – Sous-groupe C (<i>Oryctes</i>) – Sous-groupe D (<i>Calyx</i>)	ADNdb	Bacilliforme	Polyédrique Capsules en forme de cigare
<i>Reoviridae</i> Polyédrique cytoplasmique (CPV)	ARNdb	Isométrique	Polyédrique
<i>Poxviridae</i> * <i>Entomopoxvirinae</i> (EPV)	ADNdb	Ovoïdale ou en forme de brique	Sphéroïdale
<i>Iridoviridae</i> Virus "iridescent"	ADNdb	Isométrique	Non occlus
<i>Parvoviridae</i> * <i>Densovirus</i> <i>Polydnavirus</i> <i>Ascovirus</i>	ADNsb ADNdb ADNdb	Isométrique Ovoïdale Allantoïdale	Non occlus Non occlus Non occlus
<i>Picornaviridae</i> * Groupe <i>Nudaurelia</i> □□ Groupe <i>Nodamura</i> <i>Calicivirus</i>	ARNsb	Isométrique	Non occlus
<i>Rhadboviridae</i> <i>Sigmavirus</i>	ARNsb	Hélicoïdale	Non occlus

* Groupes dont les espèces sont traitées dans le texte.

• Identification

Un examen des tissus du criquet infecté révèle des corpuscules d'inclusion. Ils sont ovoïdes ou sphéroïdaux avec un diamètre de 2 à 20 μm (jusqu'à 12 μm chez les espèces africaines). Ils sont de couleur blanc brillant sous le microscope en illumination directe ou en contraste de phases. Les corpuscules sont faciles à découvrir dans les tissus des insectes fortement infectés mais il ne faut pas les confondre avec des globules de graisse. Pour s'assurer qu'il s'agit de corpuscules d'inclusion d'origine

virale, il faut ajouter un peu de soude normale (NaOH 1N) pour provoquer un gonflement des corpuscules qui triplent alors leur taille initiale ; les globules de graisse se colorent en rouge avec du Sudan III, ce qui n'est pas le cas des corpuscules d'inclusion.

Très généralement, les corpuscules des différentes espèces de *Poxviridae* sont difficiles à distinguer les uns des autres. Il est donc nécessaire d'envoyer des échantillons à des spécialistes qui utilisent des sondes d'ADN. Les virions d'entomopox sont ovoïdes et mesurent 350 x 250 nm ; leur noyau est cylindrique avec deux corps latéraux et ils contiennent un double brin d'ADN (Fig. 34).

2.1.1.2. *Baculoviridae*

Il y a plusieurs groupes de *Baculoviridae* : les virus polyédriques nucléaires (NPV), les virus granulaires (GV), les virus du type *Baculovirus d'Oryctes* (OBV) et les virus du type "Calyx". Les virus des deux premiers groupes sont occlus comme les *Poxviridae* mais les autres ne le sont pas. Jusqu'à présent, on ne connaît qu'un seul cas d'infection d'un acridien par un virus du type OBV.

L'absence de virus polyédriques nucléaires et de virus granulaires chez les orthoptères peut s'expliquer par l'environnement acide qui règne dans leur intestin. En effet, ces virus étant occlus, ils ne peuvent infecter leurs hôtes qu'après dissolution des corpuscules d'inclusion, dissolution difficile quand le pH est bas. Pour le moment, les *Baculoviridae* occlus, prometteurs dans la lutte biologique contre des ravageurs d'autres ordres, comme les lépidoptères et les diptères, ne peuvent donc être utilisés contre les orthoptères.

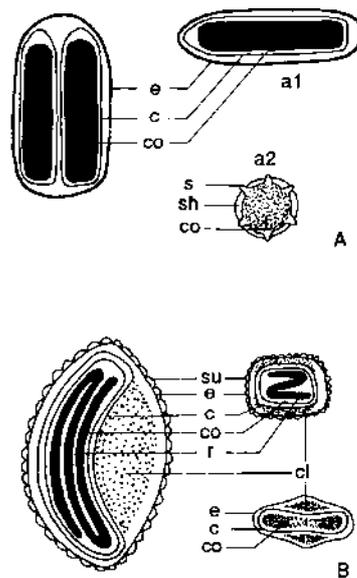


Figure 34. – Différents types de virions de virus occlus infectant les insectes. D'après POINAR & THOMAS, 1984 modifié.

A : virus polyédrique nucléaire à plusieurs nucléocapsides ;
a1 : virus granulaire, virus polyédrique à nucléocapside unique ; **a2** : virus polyédrique cytoplasmique.

B : entomopoxvirus.

c : capsid ; **co** : coeur ; **e** : enveloppe ; **cl** : corps latéral ; **r** : structure enroulée ; **s** : pointe ; **sh** : coque ; **su** : surface.

- **Symptômes**

Les virus polyédriques nucléaires (NPV) et les virus granulaires (GV) modifient souvent le comportement de leurs hôtes. Ces derniers deviennent plus agités et grimpent à l'extrémité des tiges ou des branches pour mourir. Leurs corps deviennent ensuite flasques et noirs et se liquéfient littéralement. On peut trouver des insectes accrochés par leurs pattes antérieures ou collés à la végétation, un fluide blanc suintant du cadavre.

Les virus du type OBV atteignent surtout les tissus adipeux chez les larves. Lorsque les tissus se désintègrent, l'abdomen gonfle à cause d'une énorme augmentation de la quantité d'hémolymphe jusqu'à en devenir transparent. Chez les imagos, l'infection se limite souvent aux cellules de l'intestin moyen. Un grand nombre de virions est excrété lors du transit intestinal.

- **Identification**

Sous microscope, les corpuscules d'inclusion des NPV sont faciles à reconnaître à cause de leur forme polyédrique. Ils apparaissent de couleur blanc brillant en contraste de phases. Leur taille est assez grande : 0,5-1,5 μm . Les corpuscules des GV sont, par contre, ovoïdes et plus petits : 0,2-0,5 μm . Ils apparaissent sombres en contraste de phases.

Comme les virus du type OBV n'ont pas de corpuscules d'inclusion et sont donc très petits, on ne peut pas les voir sous un microscope optique. D'après les symptômes de la maladie, on peut établir une identification probable, qu'il est toujours nécessaire de faire confirmer par des spécialistes en leur envoyant des échantillons d'insectes bien préparés.

Les virions des *Baculoviridae* ont un "noyau" cylindrique (capside) enveloppé d'une couche lipoprotéique. Cette enveloppe peut contenir une ou plusieurs capsides, chaque capside renfermant un double brin d'ADN. Les virions du type OBV portent un flagelle.

2.1.1.3. *Parvoviridae* et *Picornaviridae*

Les virus appartenant à ces deux familles ne forment pas de corpuscules d'inclusion. Ils sont par conséquent difficiles à détecter dans les tissus des insectes infectés à cause de leur très petite taille. À ce jour, un seul représentant des *Parvoviridae* et deux des *Picornaviridae* sont connus chez les orthoptères. Le virus de la denso-nucléose (DNV ; *Parvoviridae*) est surtout commun chez les cafards. Le virus de la paralysie du grillon (Cricket Paralysis Virus ou CrPV), qui appartient aux *Picornaviridae*, est très commun. Néanmoins, il n'a pas encore été trouvé en Afrique. Un autre virus de la même famille a été isolé chez des sauteriaux des États-Unis ; il était considéré comme un agent potentiel intéressant en lutte biologique. Il s'agit du virus à étalage cristallin (Crystalline Array Virus ou CAV). Cependant, on a découvert que ce virus ressemblait à des *Picornaviridae* des mammifères et il a donc été jugé prudent d'abandonner les expériences.

- **Symptômes**

Les symptômes dus à ces virus sont peu connus. Les trois espèces mentionnées infectent souvent les tissus musculaires et provoquent alors une paralysie des pattes, surtout postérieures. D'autres tissus peuvent être atteints. La plupart des virus de ces deux familles semblent se restreindre aux cellules de l'épithélium de l'intestin. Le criquet meurt habituellement dans la semaine qui suit l'infection.

- **Identification**

Ces virus, difficiles à repérer sous microscope optique, peuvent parfois se présenter sous forme de petits points noirs dans des noyaux anormalement gonflés des cellules atteintes. Le CAV se reconnaît à sa forme de cristal en baguettes de 2 à 10 μm de longueur. Les virions des deux familles sont sphéroïdaux. Ceux des *Parvoviridae* sont parmi les plus petits virus (Fig. 35). Ils mesurent 19 à 24 μm de diamètre et contiennent un simple brin d'ADN. Dans des capsides différentes, on peut trouver deux types de brins

d'acides nucléiques complémentaires ; une fois dans la cellule-hôte, ces deux types se combinent entre eux.

Les virions des *Picornaviridae* mesurent 27 à 32 nm de diamètre et contiennent un simple brin d'ARN. Il y a peu d'information sur la structure de cet ARN. On suppose qu'il se duplique dans les cellules-hôtes pour donner un brin double.

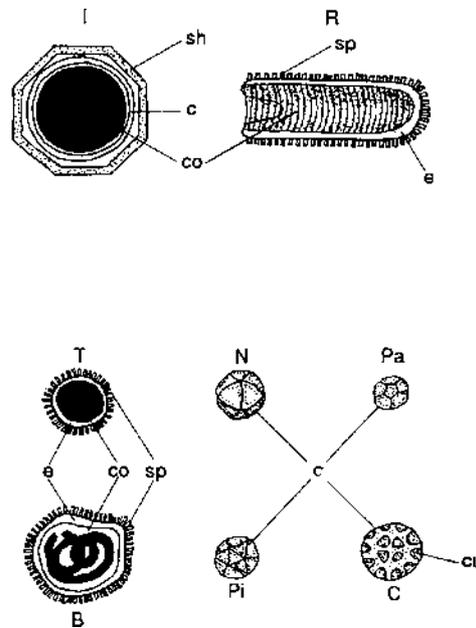


Figure 35. – Virus non occlus infectant les insectes. D'après POINAR & THOMAS, 1984 modifié.

I : Iridoviridae ; R : Rhabdoviridae ; T : Togaviridae ; N : Nudavirelia ; Pa : Parvoviridae ; B : Bunyaviridae ; Pi : Picornaviridae ; C : Caliciviridae.
c : capsid ; co : coeur ; cu : creux ; e : enveloppe ; sh : coque ; sp : saillies.

2.1.2. Isolement, culture et conservation des virus

Pour isoler un virus, l'insecte infecté est d'abord broyé puis mis en suspension dans l'eau. La suspension est ensuite centrifugée différenciellement pour se débarrasser de la fraction de matériel non désiré. Il y a une technique simple pour obtenir une suspension assez pure de virus occlus : l'insecte, encore vivant, est mis dans un tube de culture avec de l'eau distillée et stérilisée. Après quelques jours, on peut recueillir des corpuscules d'inclusion accumulés au fond du tube. La purification s'obtient ensuite par centrifugation différencielle. On peut vérifier la **pathogénicité** du virus en injectant une solution partiellement purifiée dans la bouche d'un criquet sain pour voir s'il en meurt rapidement.

Les virus ne peuvent pas être cultivés sur des milieux artificiels car ils ont besoin de cellules vivantes pour se reproduire ; on doit donc utiliser des hôtes vivants. Des cadavres ou des tissus contenant des virus peuvent être conservés quelques années au réfrigérateur. Pour les garder plus longtemps, il est prudent de lyophiliser le matériel et de le mettre dans un congélateur ou même dans de l'azote liquide.

2.2. Les bactéries

Les bactéries sont des **procaryotes** unicellulaires, très petits, dont la taille est de l'ordre du micron, ce qui permet de voir leurs contours sous microscope optique. Les cellules bactériennes sont de formes variées : sphériques, en forme de bâtonnets ou de vrilles. Elles peuvent se présenter isolées, assemblées en paire, en grappes ou en courtes chaînes. Chaque bactérie est constituée d'un cytoplasme dans lequel baignent librement une molécule d'ADN et de nombreux organites. Une membrane cytoplasmique, doublée d'une paroi rigide, limite la cellule bactérienne.

Les bactéries se multiplient par une croissance de tous leurs constituants et par une synthèse continue de la molécule d'ADN. Lorsque la bactérie a doublé de volume, elle s'étrangle en son milieu pour former deux cellules-filles. Au niveau d'une population de bactéries, la croissance s'effectue de manière exponentielle. Leur nombre peut doubler toutes les demi-heures, jusqu'à épuisement du milieu. Ensuite, la plupart des individus meurent. Ceux qui survivent sporulent et attendent un nouvel apport d'aliments, à moins qu'on ne les transporte sur un autre milieu nutritif.

Certaines bactéries peuvent augmenter leur chance de survie en formant des **endospores**, sphérules cytoplasmiques très denses renfermant la molécule d'ADN et entourée d'une coque épaisse. C'est la rupture de la paroi bactérienne qui libère l'endospore, compacte et extrêmement résistante. Celle-ci peut rester vivante des milliers d'années. Lorsque les conditions redeviennent favorables, l'endospore "germe", perd sa coque et reconstitue une cellule bactérienne normale (VAN GANSEN, 1989).

Des communautés de bactéries se développent partout, dans notre environnement comme dans notre corps. Certaines sont inoffensives, voire bénéfiques, d'autres sont pathogènes et déclenchent des maladies plus ou moins graves. On trouve toujours des bactéries dans les insectes morts. Dans la plupart des cas, il s'agit de saprophages qui se développent dans le cadavre mais certaines bactéries peuvent tuer des insectes déjà affaiblis.

Normalement les bactéries entomopathogènes entrent dans leurs hôtes par la bouche, parfois par les blessures ou encore sont libérées dans l'hémocoèle par les nématodes avec lesquels elles vivent en symbiose comme c'est le cas pour les bactéries du genre *Xenorhabdus*. En règle générale, lorsqu'on examine un criquet malade, il faut prendre soin de ne pas rompre le tube digestif qui contient beaucoup de bactéries non pathogènes. Si la maladie est d'origine bactérienne, on peut trouver les bactéries parasites dans l'hémocoèle.

2.2.1. Les bactéries infectieuses des acridiens

Il y a peu de bactéries qui provoquent des maladies chez les insectes sains. Les plus importantes sont quelques espèces du genre *Bacillus*. D'autres bactéries n'infectent que des insectes blessés ou affaiblis pour d'autres raisons.

Les espèces entomopathogènes appartiennent aux familles des *Bacillaceae*, *Pseudomonadaceae* et *Enterobacteriaceae* (Tableau VI). On peut tenter d'identifier certaines bactéries avec des méthodes assez simples mais l'identification par des spécialistes reste conseillée.

2.2.1.1. *Bacillaceae*

Cette famille comprend des bactéries Gram positives (Gram⁺), rarement Gram négatives (Gram⁻), en forme de baguettes et possédant des flagelles répartis tout autour de la cellule (péritriches). Elles produisent souvent des endospores. Les bactéries sont dites Gram⁺ ou Gram⁻ selon leur réaction à une coloration mise au point par GRAM.

On trouve parmi les *Bacillaceae* deux espèces très bien connues en lutte biologique : *Bacillus thuringiensis* et *B. sphaericus*. Ces deux bactéries entrent dans la composition de bio-insecticides destinés à tuer des chenilles et des larves de moustiques et de coléoptères. Malheureusement, on ne connaît pas encore de souche qui infecte les orthoptères, probablement parce que la toxine de ces bactéries, incluse dans un cristal, doit être dissoute dans l'intestin de l'hôte pour pouvoir agir sur l'organisme. Le problème est que les formes connues de cette toxine ne peuvent être dissoutes que dans un milieu alcalin, alors que le milieu intestinal des criquets est acide.

Une troisième espèce, *B. popilliae*, provoque la maladie laiteuse des larves de certains coléoptères. Cette bactérie ne tue pas l'insecte malade par l'intermédiaire d'une toxine mais en se développant dans son corps. La mort de l'insecte résulte d'une inanition physiologique.

Comme on espère toujours trouver des souches de *Bacillus* qui puissent infecter les criquets, le mode d'action des trois espèces mentionnées est décrit ci-après.

TABLEAU VI : Aperçu taxonomique des bactéries (d'après BERGEY, 1984).

Divisions	Classes	Familles	Exemples de genres
Gracilicutes	Scotobacteria	<i>Spirochaetaceae</i>	Treponema
		<i>Leptospiraceae</i>	Leptospira
		<i>Spirillaceae</i>	Spirillum
		<i>Spirosomaceae</i>	
		<i>Pseudomonadaceae</i>	Pseudomonas*
		<i>Azotobacteraceae</i>	Azotobacter
		<i>Rhizobiaceae</i>	Rhizobium
		<i>Methylococcaceae</i>	Methylococcus
		<i>Halobacteriaceae</i>	Halobacterium
		<i>Acetobacteraceae</i>	Acetobacter
		<i>Legionellaceae</i>	Legionella
		<i>Neisseriaceae</i>	Neisseria
		<i>Enterobacteriaceae</i>	Escherichia
			Salmonella
Proteus			
Serratia*			
Xenorhabdus*			
Vibrio			
Pasteurella			
<i>Vibrionaceae</i>			
	<i>Pasteurellaceae</i>		
	<i>Bacteroidaceae</i>		
	<i>Veillonellaceae</i>		
	<i>Rickettsiaceae</i>	Rickettsia Coxiella	
<i>Bartonellaceae</i>			
	<i>Anaplasmataceae</i>		
	<i>Chlamydiaceae</i>	Chlamydia	
Firmicutes	Anoxyphotobacteria		
	Oxyphotobacteria		
	Firmibacteria	<i>Bacillaceae</i>	Bacillus* Clostridium
<i>Lactobacillaceae</i>			
<i>Micrococcaceae</i>			
	<i>Corynebacteriaceae</i>	Corynebacterium	
	<i>Proactinomycetes</i>	Actinomyces	
Thallobacteria	<i>Euactinomycetes</i>	Streptomyces	
Tenericutes	"Mycoplasmes"		
Mendosicutes	"Archaeobactéries"		

* Genres dont les espèces sont traitées dans le texte.

• Symptômes

Les symptômes de la maladie laiteuse sont assez clairs. Deux à trois semaines après l'infection, le corps de l'insecte gonfle, prend une couleur crème et la mort survient peu après. Les symptômes pour les autres espèces de *Bacillus* ne sont pas spécifiques, sauf peut-être que l'hôte meurt très vite, quelques heures après le début de l'infection.

• Identification

L'observation d'une goutte d'hémolymphe sous un microscope en contraste de phases révèle de petites baguettes avec souvent une spore, parfois accompagnée d'un cristal bipyramidal. Les *Bacillaceae* sont Gram⁺. Pour identifier les espèces, il faut cultiver la souche sur agar ; on les distingue par les caractères suivants :

- *B. thuringiensis* se multiplie bien sur agar nutritif, catalase⁺, spores ovales, présence d'un cristal ;
- *B. popilliae* se multiplie mal sur agar nutritif, catalase⁻, spores ovales, cristal pas toujours présent ;
- *B. sphaericus* se multiplie bien sur agar nutritif, spores presque sphéroïdales, cristal souvent absent.

2.2.1.2. Enterobacteriaceae

Cette famille comprend des bactéries Gram⁻ qui ne produisent pas de spore. On y compte plusieurs espèces entomopathogènes, dont les plus importantes appartiennent aux genres *Serratia* et *Xenorhabdus*. Certaines ont été isolées à partir d'acridiens. Quelques espèces du genre *Proteus* ont également été trouvées chez les criquets mais leur pathogénicité est insignifiante.

2.2.1.2.1. Serratia

Deux espèces ont été isolées à partir d'acridiens : *Serratia marcescens* et *S.* (= *Enterobacter liquefasciens*). *S. marcescens* provoque souvent des maladies dans les élevages de criquets, rarement dans les populations naturelles. Expérimenté sur des bandes larvaires de Criquet pèlerin, *S. marcescens* n'a pas donné de résultats concluants (STEVENSON, 1959).

• Symptômes

Les symptômes ne sont pas spécifiques. Les criquets mangent moins et deviennent léthargiques.

• Identification

Les *Serratia*, en forme de baguette, sont Gram⁻. Elles peuvent être cultivées sur agar nutritif. Les colonies de *S. marcescens* sont souvent rouges, tandis que celles de *S. liquefasciens* sont blanches ou parfois roses. D'autres caractères les séparent :

- *S. marcescens* ne fermente pas le lactose et le raffinose, forme acide faible du xylose et de l'arabinose, faiblement uréase⁺ ;
- *S. liquefasciens* fermente fortement le xylose, l'arabinose et le raffinose, faiblement le lactose, uréase⁻.

2.2.1.2.2. *Xenorhabdus*

Ces bactéries sont toutes entomopathogènes. Elles se trouvent dans le sol, associées à certains nématodes des genres *Steinernema* et *Heterorhabditis*. Les bactéries tuent leurs hôtes au profit de leurs nématodes commensaux qui se nourrissent des tissus en décomposition. Jusqu'à récemment, deux espèces étaient reconnues : la bactérie *Xenorhabdus nematophilus* associée au nématode *Steinernema* et la bactérie *X. luminescens* associée au nématode *Heterorhabditis*. Ces dernières années, d'autres espèces ont été décrites ; chacune est associée à une ou plusieurs espèces de nématodes. Leur identification reste délicate et doit être confiée à des spécialistes.

Après la pénétration de l'hôte par les nématodes, les bactéries, contenues dans une petite "bourse", sont libérées et envahissent l'hémocoèle de l'hôte. Ordinairement, le criquet meurt au bout de deux jours puis les nématodes développent deux à trois générations dans les tissus en décomposition. Finalement, des nématodes juvéniles quittent les restes du cadavre avec des bactéries dans leurs "bourses".

- **Symptômes**

L'insecte infecté par ces bactéries change souvent de couleur. Il devient crème ou gris dans le cas de *Xenorhabdus nematophilus* et rougeâtre dans le cas de *X. luminescens*. La mort survient un à deux jours après la pénétration du nématode et *X. luminescens* provoque chez l'hôte l'émission d'une lumière visible dans l'obscurité.

- **Identification**

La présence simultanée de nématodes et d'une grande quantité de bactéries est suffisante pour confirmer le genre *Xenorhabdus*. Les cellules sont en forme de baguette et portent des flagelles péritriches assez longs. Ces bactéries sont Gram⁻ et peuvent être cultivées sur agar nutritif. Les colonies ont une couleur spécifique qui rappelle celle d'un insecte infecté : crème à jaune pour *X. nematophilus* et brun-rouge à rouge brique pour *X. luminescens*. Cette dernière espèce a la particularité d'être luminescente ; particularité qui est souvent perdue en culture in vitro.

2.2.1.3. *Pseudomonadaceae*

Cette famille comprend des bactéries Gram⁻ en forme de baguette avec des flagelles sur un seul côté (flagelles polaires). Une seule espèce est connue comme pouvant provoquer de temps en temps des maladies chez les criquets, surtout en élevage. Il s'agit de *Pseudomonas aeruginosa*.

- **Symptômes**

Les symptômes ne sont pas spécifiques. Les criquets atteints mangent moins et deviennent léthargiques.

- **Identification**

Les *Pseudomonas* sont strictement aérobies. L'oxygène est nécessaire à la respiration et à la dégradation complète des molécules organiques. Ces bactéries peuvent être cultivées sur des milieux simples. Elles utilisent des nitrates comme source d'azote (dénitrification). Les espèces pathogènes sont catalases⁺, protéolytiques et lipolytiques. Elles produisent un pigment jaune-vert et fluorescent. *P. aeruginosa* fabrique aussi un pigment bleu, la pyocyanine, surtout sur agar de Sabouraud avec maltose. L'espèce arrive encore à se développer à 41°C. Elle se reconnaît par ailleurs à son unique flagelle.

2.2.2. Isolement, culture et conservation des bactéries

Quand on recherche des bactéries, il est essentiel de les isoler avant ou sitôt après la mort du criquet afin d'éviter la contamination par d'autres bactéries non pathogènes. S'il y a dans l'échantillon des bactéries de taille et de forme différentes, il est préférable d'en prendre un autre.

Avant de procéder à l'isolement des bactéries, le criquet doit être stérilisé par trempage pendant quelques secondes dans de l'éthanol à 70-95 %, puis pendant 3 à 4 minutes dans une solution d'hypochlorite de sodium à 5 %. Ensuite, il faut effectuer 3 rinçages successifs dans de l'eau distillée. Le criquet est prêt à être disséqué. Une boucle métallique stérile permettra d'étaler un peu du contenu du corps (excepté le tube digestif) sur de l'agar nutritif. La préparation est ensuite mise à incuber à 30°C pendant 24 heures.

La plupart des bactéries entomopathogènes peuvent être cultivées sur agar nutritif mais certaines, comme *Bacillus popilliae*, se multiplient mieux sur des milieux plus complexes. La pathogénicité de la souche doit être vérifiée de temps en temps en l'inoculant à des insectes-hôtes sains puis en isolant à nouveau la bactérie. Les espèces du genre *Xenorhabdus* ne restent pas stables sur agar. Elles doivent donc être cultivées avec les nématodes symbiontes.

Les spores des espèces du genre *Bacillus* sont extrêmement résistantes. Elles peuvent être conservées longtemps dans un endroit frais et sec. Les autres espèces, plus difficiles à conserver, peuvent être gardées au réfrigérateur pendant des mois (la durée dépend de la souche), de préférence dans des milieux peu nourrissants. Cependant, il faut transférer de temps en temps les bactéries sur des milieux nutritifs frais pour les garder dans de bonnes conditions.

2.3. Les champignons

Les champignons sont des eucaryotes avec des noyaux, des organites bien définis et une paroi cellulaire chitineuse. Ils se présentent parfois sous forme de cellules individuelles, comme les levures mais le plus souvent sous forme de filaments (hyphes) constituant le mycélium et dans lesquels sont rangées les cellules. Leur reproduction se fait par formation de spores sexuées ou asexuées.

Presque tous les champignons infectent leurs hôtes en pénétrant par la cuticule grâce à divers enzymes libérées pendant la germination des spores. Dans l'hémocoèle, le champignon se multiplie rapidement par bourgeonnement ou scission des hyphes ce qui produit des cellules de type levure, disséminées dans tout le corps de l'insecte. L'hôte est tué par asphyxie ou par inanition, lorsque le mycélium a colonisé la plupart des organes. Parfois, l'hôte est tué par des toxines et, dans ce cas, le mycélium se développe dans le cadavre (saprophyte). Les hyphes, qui poussent très rapidement, absorbent des substances nutritives et de l'eau, ce qui déshydrate complètement l'insecte et le momifie.

Chez la plupart des espèces de champignons, les hyphes ne pénètrent la cuticule qu'après la mort de l'hôte, si l'humidité de l'air ambiant est assez élevée. Des structures sporogènes, dont la complexité varie avec le taxon, sont formées. Des spores sont libérées passivement ou par éjection active. Si l'humidité ambiante est faible, la sporulation peut avoir lieu à l'intérieur de l'insecte et les spores ne sont disséminées qu'après la désintégration du cadavre.

On examine les champignons en montant un peu de mycélium avec des spores sur une lame que l'on observe sous microscope optique avec une illumination directe ou sous contraste de phases. Le bleu coton ou bleu de méthyle améliore le contraste sous illumination directe et facilite l'observation du champignon.

2.3.1. Les champignons acridopathogènes

Les champignons entomopathogènes appartiennent aux sous-divisions *Mastigomycotina*, *Zygomycotina* (Entomophthorales), *Ascomycotina* (Clavicipitales) et *Deuteromycotina* (Hyphomycètes). Les espèces qui infectent les criquets font partie des 3 dernières sous-divisions (Tableau VII).

TABLEAU VII : Aperçu taxonomique des champignons (d'après AINSWORTH *et al.*, 1983).

Sous-divisions	Ordres	Familles	Genres
<i>Mastigomycotina</i> <i>Zygomycotina</i>	<i>Endogonales</i> <i>Entomophthorales</i>	<i>Basidiobolaceae</i> <i>Entomophthoraceae</i> <i>Zoopagaceae</i>	<i>Entomophaga</i>
<i>Ascomycotina</i>	<i>Mucorales</i> <i>Zoopagales</i> <i>Arthoniales</i> <i>Caliciales</i> <i>Clavicipitales</i>	<i>Acrospermataceae</i> <i>Clavicipitaceae</i> <i>Hypomycetaceae</i>	<i>Cordyceps*</i>
<i>Basidiomycotina</i> <i>Deuteromycotina</i>	<i>Dothideales</i> <i>Graphidales</i> <i>Helotiales</i> <i>Hypocreales</i> <i>Laboulbeniales</i> <i>Lecanorales</i> <i>Opegraphales</i> <i>Peltigerales</i> <i>Pezizales</i> <i>Pyrenulales</i> <i>Sphaeriales</i>		
(pas de classification formelle)	<i>Hyphomycètes</i> <i>Coelomycètes</i>		<i>Aspergillus*</i> <i>Beauveria*</i> <i>Metarhizium*</i> <i>Sorospora*</i>

* Genres dont les espèces sont traitées dans le texte.

2.3.1.1. *Entomophthoraceae*

Les champignons de la sous-division *Zygomycotina* ont des hyphes sans paroi entre les noyaux (coenocytique). On regroupe dans l'ordre des Entomophthorales les espèces qui projettent leurs spores avec force. La famille *Entomophthoraceae* contient uniquement des espèces entomopathogènes dont *Entomophaga grylli*, qui attaque les criquets. Ce champignon, très largement réparti dans le monde, est étudié depuis longtemps (SKAIFE, 1925 ; UVAROV, 1928 ; LEPESME, 1938 ; CHAPMAN & PAGE, 1979 ; etc.). Une révision récente subdivise cette espèce en différentes sous-espèces mais, dans ce texte, *E. grylli* sera traitée comme une seule espèce considérée *sensu lato*.

On n'a pas encore trouvé de bonne méthode de culture pour ce champignon, c'est pourquoi il ne peut pas être retenu comme agent de lutte biologique en épandage massif, bien qu'il réduise souvent significativement les populations de criquets dans la nature. La seule possibilité serait une introduction de souches allochtones (lutte biologique classique), comme cela a été fait avec *Entomophaga praxibuli*, souche d'origine australienne très virulente, pour lutter contre les acridiens nord-américains (CARRUTHERS, 1993).



Figure 36. – Posture caractéristique d'un acridien (*Aiolopus thalassinus*) tué par *Entomophaga* sp.



Figure 37. – Spores d'*Entomophaga* sp.

- **Symptômes**

Entomophaga grylli provoque la fameuse "maladie du sommet" (*summit disease* en anglais) : les criquets infectés grimpent aux extrémités des tiges pour y mourir (Fig. 36). On les retrouve accrochés à la plante après leur mort, les hyphes du champignon sortant par les orifices du corps et l'attachant plus solidement encore au support. Le cadavre du criquet prend une couleur claire. Les membranes intersegmentaires sont souvent couvertes de spores de conservation (*resting spores* en anglais) dormantes et noires. Ces spores semblent exiger une dormance prolongée avant de pouvoir germer (KRUEGER & RAMOSKA, 1985 ; TILLOTSON & MARGOLIES, 1990).

- **Identification**

La mort d'un criquet qui semble couvert de sable blanc très fin, peut avoir été provoquée par *Entomophaga grylli*. Les grains sont les spores, sphéroïdales ou piriformes (en forme de poire) (Fig. 37). Ces spores sont éjectées avec force pour augmenter la dispersion. On peut aussi trouver des spores dormantes noires, de forme sphéroïdale et à paroi épaisse ; elles peuvent survivre à des conditions adverses pendant très longtemps.

2.3.1.2. *Clavicipitaceae*

Tous les champignons *Ascomycotina* forment leurs spores sexuées dans de petits sacs appelés asques. Dans la famille *Clavicipitaceae*, les asques sont portés sur des structures de fructification ; celles-ci consistent le plus souvent en une longue tige étroite dont l'extrémité plus épaisse, voire en forme de massue, contient les asques. La plupart des champignons pathogènes de cette famille appartiennent au genre *Cordyceps*, genre non encore trouvé sur les acridiens d'Afrique (Fig. 38).



Figure 38. – *Tropidacris* sp., acridien d'Amérique du Sud, attaqué par *Cordyceps* sp.

• Symptômes

Cordyceps infecte aussi bien des insectes à mode de vie hypogée qu'épigée. Les symptômes sont une perte du sens de l'orientation et une fiébrilité. Avant de mourir, certaines espèces de criquets se cachent sous la litière, sous l'écorce des arbres ou encore s'accrochent à la végétation comme dans la "maladie du sommet". Les structures de fructification ou **clavae**, apparaissent des semaines, voire des mois après la mort du criquet.

• Identification

Chez les *Cordyceps*, les *clavae* sont souvent vivement colorées, surtout la partie épaisse qui contient les asques. L'examen au microscope d'une coupe de cette partie révèle de petites cavités (périthèces enfoncés) contenant des asques portant des ascospores. Parmi la centaine d'espèces décrites, la plupart parasitent des insectes. Leur identification est délicate et demande à être confiée à un spécialiste.

2.3.1.3. *Deuteromycotina*

La sous-division des *Deuteromycotina* regroupe les champignons dont on ne connaît pas la reproduction sexuée (*fungi imperfecti* ou champignons imparfaits) et les formes asexuées (**anamorphes**) des *Ascomycotina* et des *Basidiomycotina* (les formes sexuées sont appelées **téléomorphes**).

Les deux genres les mieux connus qui infectent des criquets sont *Metarhizium* et *Beauveria*. Des souches de ces deux genres sont déjà utilisées en lutte biologique contre des insectes autres que des orthoptères, parfois à grande échelle comme par exemple *Metarhizium anisopliae* au Brésil contre une punaise de la canne à sucre, *Mahanarva posticata* (MENDONÇA, 1992). Quelques souches font maintenant l'objet de programmes de recherches pour évaluer leur efficacité contre les criquets. Signalons qu'un autre genre, *Sorospora*, a été récemment découvert sur des criquets sahéliens dans le cadre du Programme IIBC/IITA/DFPV de lutte biologique contre les locustes et les sauteriaux.

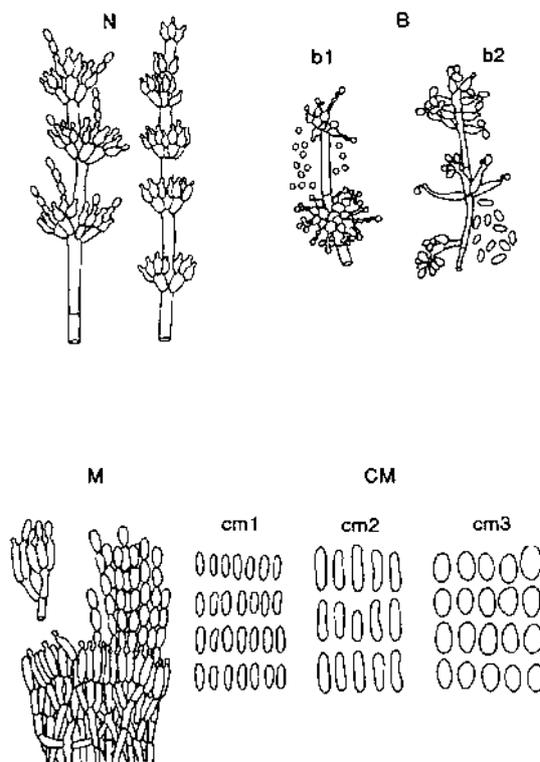


Figure 39. – Différents types de conidiophores et de conidies de quelques deutéromycètes. D'après SAMSON, 1981 modifié.

N : *Nomurea rileyi* ; **B** : *Beauveria* ; **b1** : *Beauveria bassiana* ; **b2** : *Beauveria brongniartii* ; **M** : *Metarhizium anisopliae* ; **CM** : Conidies de *Metarhizium* ; **cm1** : *M. anisopliae* var. *anisopliae* ; **cm2** : *M. anisopliae* var. *majus* ; **cm3** : *M. flavoviride*.

On rencontre souvent d'autres genres sur des cadavres de criquets mais il s'agit presque toujours de champignons saprophytiques, comme les *Penicillium*. Cependant, quelques espèces peuvent parfois être pathogènes, peut-être quand les criquets sont affaiblis ; les plus importantes sont *Aspergillus flavus* et *Fusarium spp.*

Parmi les genres entomopathogènes communs tels que *Nomuraea*, *Verticillium* et *Hirsutella* (anamorphe de *Cordyceps*), dont les espèces sont déjà utilisées en lutte biologique contre des chenilles, des pucerons, des cochenilles et des acariens, aucun n'a été trouvé jusqu'à présent sur les acridiens.

• Symptômes

La plupart de ces champignons ne provoquent pas de symptômes nets avant la mort. Les criquets atteints perdent l'appétit et deviennent de moins en moins actifs. Ils peuvent grimper dans la végétation comme ceux touchés par *Entomophaga grylli*. Leur couleur devient parfois rougeâtre. Après la mort, si l'humidité ambiante est suffisamment élevée, le mycélium perce la cuticule, surtout au niveau des membranes intersegmentaires et commence à sporuler. Peu après, le cadavre se couvre d'une couche poudreuse de spores. S'il fait sec, la sporulation se passe à l'intérieur du corps, ce que l'on peut constater en cassant le cadavre qui reste extérieurement intact et sec.

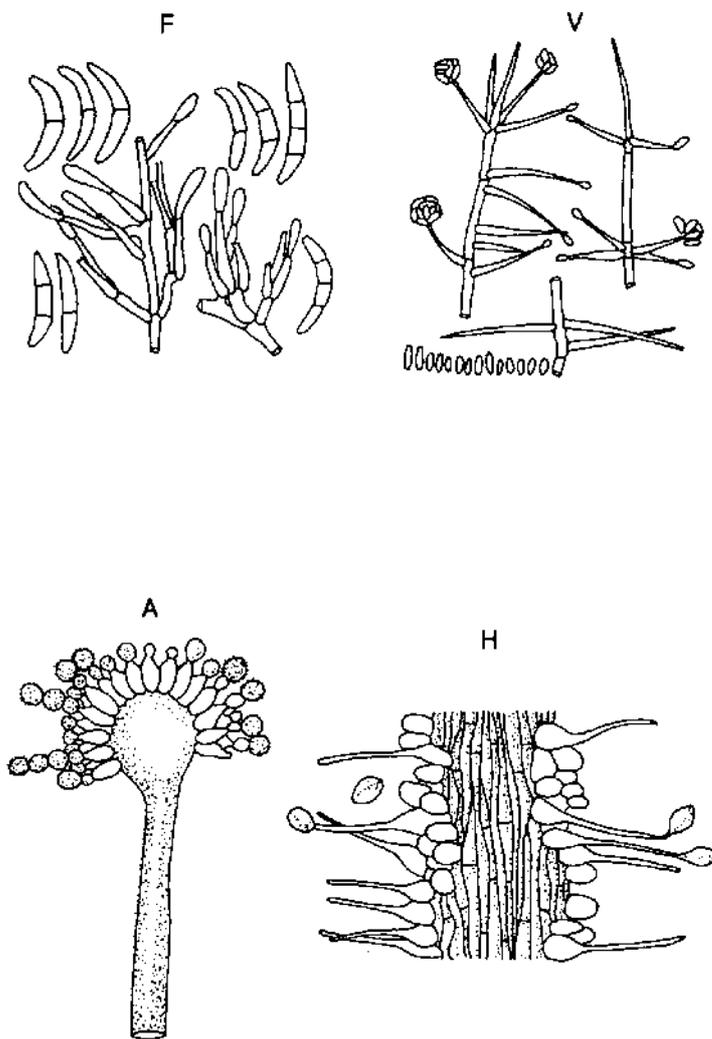


Figure 39. – Suite et fin.

F : *Fusarium larvarum* ; V : *Verticillium lecanii* ; A : *Aspergillus parasiticus* ; H : *Hirsutella citriformis*.

• Identification

La couleur des spores est une première indication sur l'identité du champignon mais il faut se rappeler que sur agar la couleur dépend des ingrédients. Les genres *Metarhizium*, *Nomuraea*, *Penicillium* et même parfois *Aspergillus* produisent des spores vertes. Les spores d'*Aspergillus flavus* sont normalement jaune-vert, jaunes ou brunâtres, celles de *Beauveria* sont blanches et celles de *Fusarium* sont blanches ou parfois roses. Un cadavre portant des spores rouges est certainement infecté par *Sorosporella*. Les spores de ce dernier ne sont pas des conidies mais des spores dormantes.

La détermination de l'espèce se fait en examinant la forme des **spores** et des **conidiophores** (Fig. 39). Dans le genre *Beauveria*, les spores se forment une à une le long de cellules sporogènes en forme de zigzag. Quelques genres, comme *Hirsutella*, *Fusarium* et *Verticillium*, produisent des spores couvertes d'une substance visqueuse. *Hirsutella* forme des structures de fructification (*synnemata*) ressemblant un peu à celles de *Cordyceps* et porteuses de cellules sporogènes. Ces dernières sont gonflées à la base avec un long col étroit et une seule spore au sommet. *Fusarium* a deux types de spores : les macrospores allongées, multicellulaires et en forme de banane et les microspores unicellulaires, ovoïdes ou oblongues. Chez *Verticillium*, les cellules sporogènes sont allongées et placées

irrégulièrement ou dans des verticilles peu denses le long des conidiophores. Les spores sont ovoïdes et rassemblées en petits amas.

Quant aux spores des autres genres, elles sont formées dans de longues chaînes. Chez *Aspergillus*, les extrémités des conidiophores sont gonflées et portent de nombreuses cellules sporogènes avec des chaînes de spores (ressemblant aux fleurs de Composées). Par contre, les conidiophores de *Metarhizium* sont relativement courts, irrégulièrement ramifiés ou non et arrangés en groupes compacts formant une masse de spores. Chez *Penicillium*, les conidiophores sont plus longs et ramifiés vers l'apex avec des verticilles apicaux de cellules sporogènes en forme de petits pinceaux. Chez *Nomuraea*, les cellules sporogènes sont gonflées et rangées dans des verticilles denses le long des conidiophores.

2.3.1.3.1. *Metarhizium*

Ce genre infecte une large gamme d'insectes et provoque la maladie de la "muscardine verte". L'espèce la plus souvent mentionnée dans la littérature est *Metarhizium anisopliae* (Fig. 42). Cependant, les descriptions de *M. anisophae* infectant les criquets la rapprochent plutôt de *M. flavoviride*, espèce très virulente pour la plupart des acridiens, y compris le Criquet pèlerin et le Criquet migrateur (Fig. 41).

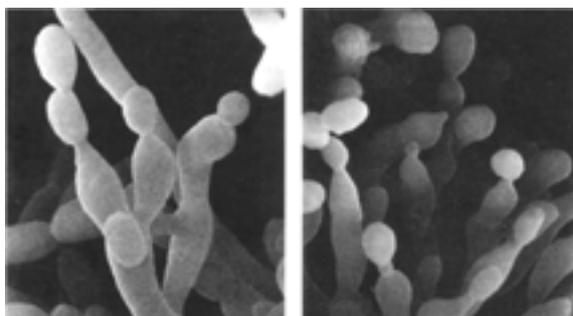


Figure 40. – Conidies de *Metarhizium flavoviride*.



Figure 41. – Criquet pèlerin infecté par *Metarhizium flavoviride*.

En octobre 1988, lors d'une session de formation en acridologie organisée par le DFPV à Niamey, des chercheurs du PRIFAS (LECOQ & LAUNOIS-LUONG) et du DFPV (VAN DER WEEL) ont été surpris par la quantité exceptionnelle de cadavres d'*Ornithacris cavroisi* découverts au sol et sur la végétation herbacée dans la station ICRISAT de Sadoré, proche de Niamey. Des cadavres ramassés, quatre champignons, deux bactéries et une levure furent isolés. Parmi les champignons, une souche de *Metarhizium flavoviride*, enregistrée sous le numéro IMI 330 189 à l'Institut international de Mycologie, a fait l'objet de très nombreux tests sur des locustes et des sauteriaux en Afrique, en Amérique du Nord et du Sud et en Australie en raison de sa pathogénicité élevée contre les acridiens.

C'est ainsi que des essais en laboratoire, menés dans le cadre du programme IIBC/IITA/DFPV, ont démontré qu'une dose de $3,75 \times 10^4$ spores/g de poids vif de cette souche produit une mortalité de 100 % au bout de 4 à 7 jours selon l'espèce acridienne. En 1992 et en 1993, des essais sur le terrain ont été effectués au Niger, au Bénin et au Mali, à la dose de 5×10^{12} spores/ha. Le taux de mortalité des sauteriaux dans les parcelles était difficile à évaluer à cause du délai de mortalité et de la mobilité des insectes. Parmi les échantillons capturés quelques jours après le début des traitements et placés en cage sur le terrain, la mortalité s'élevait à 80 % voire 95 % après 10 à 15 jours. Lors de ces essais, il a été découvert qu'après une semaine, la végétation traitée pouvait encore tuer 40 % des acridiens. Les expériences en plein champ vont continuer car de sérieux espoirs sont fondés sur ce champignon afin de l'utiliser comme agent de lutte biologique contre les acridiens.

On distingue *Metarhizium anisopliae* et *M. flavoviride* par la forme des spores. Celles de *M. anisopliae* sont allongées avec des côtés parallèles, celles de *M. flavoviride* sont ovales (Fig. 40). Elles mesurent $6 \mu\text{m}$ de longueur pour 2 à $3 \mu\text{m}$ de diamètre.



Figure 42. – Criquet pèlerin infecté par *Metarhizium anisopliae*.

2.3.1.3.2. *Beauveria*

Beauveria bassiana est connu depuis longtemps comme responsable de la maladie de la "muscardine blanche" chez les vers à soie et d'autres insectes. L'individu infecté est recouvert d'une importante couche de mycélium blanc, évoquant de la neige (Fig. 43-44). Il existe des souches infectant des criquets et qui peuvent être très efficaces, surtout en régions tempérées. Des épandages de conidies de *B. bassiana* en solution huileuse, effectués au Mali sur un mélange de jeunes larves de *Kraussella amabile*, de *Cataloipus cymbiferus* et de *Hieroglyphus daganensis*, ont permis d'obtenir une mortalité globale de 72 % au bout de 2 semaines (JOHNSON *et al.*, 1992). Une autre espèce, *B. brongniartii*, a été identifiée sur le Criquet migrateur mais elle semble infecter plus souvent des larves de lépidoptères et de coléoptères.

Ces deux sous-espèces peuvent être reconnues à la forme de leurs spores ; celles de *B. bassiana* sont globulaires et celles de *B. brongniartii* ovales. De plus, les conidiophores de la première sont arrangés en groupes denses, tandis que ceux de la seconde sont plus éparés (Fig. 39).

2.3.1.3.3. *Aspergillus*

Le genre *Aspergillus* est répandu partout dans le monde et les espèces se développent sur une vaste gamme de substrats, surtout en présence de protéines. Plusieurs espèces peuvent être entomopathogènes, comme *A. flavus*, *A. parasiticus* et *A. ochraceus*. Elles tuent leurs hôtes par les toxines

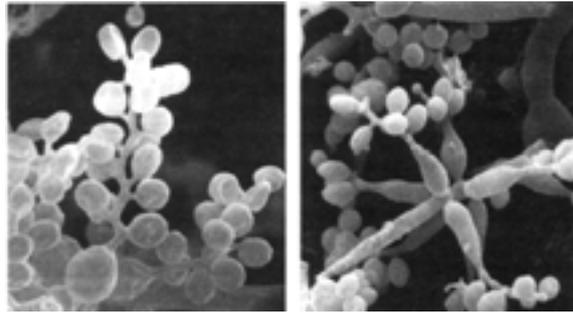


Figure 43. – Conidies de *Beauveria bassiana*.



Figure 44. – Criquet pèlerin infecté par *Beauveria bassiana*.

qu'elles produisent. Cependant, la présence de ces champignons sur des cadavres ne prouve pas qu'ils aient causé la mort car ils peuvent se développer de manière saprophytique.

L'aflatoxine, toxine produite par *Aspergillus flavus*, est aussi dangereuse pour les organismes autres que les insectes. Elle pourrait même être cancérogène. L'aspergillose affecte les poumons, les yeux, la peau etc. chez l'homme et les animaux domestiques, surtout la volaille. C'est pourquoi il est déconseillé d'utiliser *A. flavus* en lutte biologique.

2.3.1.3.4. *Sorosporella*

Ce genre est peu connu. Originellement trouvé sur des larves de lépidoptères, *Sorosporella* a



Figure 45. – *Cataloipus fuscocoeruleipes* attaqué par *Sorosporella* sp.

récemment été identifié sur des criquets au Bénin, à Madagascar, au Mali, au Niger et au Tchad. On ne sait pas encore s'il s'agit d'une ou de plusieurs espèces (Fig. 45).

2.3.2. Isolement, culture et conservation des champignons

Si le cadavre d'un criquet est couvert de spores, l'isolement du champignon est assez simple. Cependant, il faut travailler avec grand soin, en conditions aussi stériles que possible pour éviter la prolifération des bactéries et des champignons saprophytes. Pour empêcher ces derniers de polluer le milieu, il faudrait utiliser des milieux sélectifs aux champignons pathogènes, comme le milieu de Veen. On transfère quelques spores sur le milieu de culture qui sera mis à incuber à une température de 25 à 30°C.

Quand le champignon se trouve à l'intérieur du cadavre, il faut stériliser l'extérieur du criquet en le trempant pendant 3 à 4 minutes dans une solution d'hypochlorite de sodium à 5 %. Ensuite, l'insecte est rincé trois fois dans de l'eau distillée et stérilisé en changeant l'eau à chaque fois. La dissection du criquet se fait avec des instruments stériles. Un peu du contenu du corps est étalé avec une boucle métallique sur un milieu sélectif et mis à incuber entre 25 et 30°C.

Les cultures doivent être examinées tous les jours. Les colonies individuelles sont transférées sur un milieu nutritif comme le milieu de Molisch. Cette procédure doit être répétée en cas de contamination car les colonies de saprophytes, comme les *Penicillium* et les *Aspergillus*, se développent très vite et peuvent remplir une boîte de Pétri en quelques jours. Quand on a obtenu une culture pure, on prépare des milieux en pente dans de petites bouteilles qui peuvent être fermées hermétiquement et on yensemence un peu de champignon.

La plupart des Hyphomycètes entomopathogènes peuvent facilement être cultivés sur des milieux simples, comme du riz cuit ou même dans un milieu liquide contenant du sucre et de la levure de brasserie. Dans ce dernier cas, on obtient la sporulation après avoir versé la suspension contenant le champignon sur un milieu solide ou après en avoir imbibé un morceau de tissu grossier (JENKINS & LOMER, 1993). Des méthodes simples de production en masse de spores sont basées sur ces principes. Les spores de nombreux champignons peuvent provoquer chez l'homme et les mammifères des réactions allergiques par contact dermique ou par inhalation. Cela pose un problème en particulier quand de grandes quantités de spores sont inhalées. Les personnes qui travaillent dans la production de masse de spores de *Metarhizium*, de *Beauveria* et d'autres champignons doivent prendre des précautions pour s'en protéger.

Les cultures de champignons peuvent être maintenues en les transférant de temps en temps sur des milieux fraîchement préparés. Cependant, selon les souches, les champignons entomopathogènes perdent leur pathogénicité après un certain nombre de transferts. Il est donc conseillé d'isoler à nouveau une souche après deux ou trois transferts si on l'utilise pour des expériences. Sinon, on peut prolonger sa survie à 1 an en cultivant la souche sur un milieu peu nutritif (agar avec pomme de terre et carotte ou agar avec pomme de terre et dextrose dilué à un cinquième du normal) dans des bouteilles fermées hermétiquement. Une submersion dans l'huile de paraffine (qualité médicale) prolonge même la survie à 5 ans. Pour une conservation de plus longue durée, on a recours à la lyophilisation et à l'azote liquide.

2.4. Les protozoaires

Les protozoaires sont des eucaryotes unicellulaires. Ce sont des êtres vivants inférieurs, organisés, dont l'information génétique est portée par plusieurs molécules d'ADN ; celles-ci sont renfermées dans des chromosomes situés dans le noyau et séparés du reste de la cellule par une enveloppe membranaire.

Les protozoaires se présentent sous plusieurs aspects : cellules irrégulières à forme instable ou cellules de forme sphéroïdale, ovoïde, piriforme, allongée etc., avec ou sans cils ou flagelles. Certaines espèces ont un squelette, externe ou interne, calcaire ou siliceux. La plupart des protozoaires peuvent se déplacer librement, à l'exception de ceux qui sont pourvus de pédoncule et restent attachés à un substrat.

La multiplication asexuée se fait par scission binaire ou multiple de la cellule (schizogonie). De temps en temps, cette multiplication est remplacée par la reproduction sexuée, la fusion de deux gamètes donnant naissance à un zygote ou œuf. Ce dernier, en se divisant plusieurs fois, produit souvent un grand nombre de spores isolées ou au contraire regroupées dans des membranes épaisses pour former des kystes. Ce sont généralement ces kystes qui infectent les hôtes par la bouche. La transmission transovarienne du protozoaire par le biais des ovocytes de la génération parentale à la génération fille est possible dans certains cas. Le mécanisme de l'infection après ingestion est peu connu pour la plupart des espèces. On suppose que l'épithélium du tube digestif est d'abord infecté et qu'ensuite l'hémolymphe est envahie par l'agent pathogène. Certaines espèces attaquent plus particulièrement certains tissus (épithélium intestinal, tubes de Malpighi, corps adipeux ou hémolymphe). L'infection est souvent de nature chronique, sans symptôme particulier. Quand l'insecte meurt, c'est généralement par inanition physiologique ou à cause d'une surinfection facilitée par son affaiblissement.

La transmission de l'infection se fait soit par l'élimination des spores formées dans le tube digestif ou dans l'épithélium intestinal en même temps que les fèces, soit par cannibalisme, quand les spores sont formées dans l'hémolymphe ou dans le corps adipeux. La transmission peut aussi se faire par l'intermédiaire des parasitoïdes ou, en dernier ressort, après la mort de l'hôte, quand le cadavre se désintègre.

2.4.1. Les protozoaires acridopathogènes

L'ancien phylum des *Protozoa* correspond maintenant à sept phylums, dont quatre contiennent des espèces entomopathogènes : les *Ciliophora*, les *Sarcomastigophora*, les *Microspora* et les *Apicomplexa*. Les représentants les mieux connus sont traités ici (Tableau VIII).

TABLEAU VIII : Aperçu taxonomique des protozoaires.

Phylums	Classes	Ordres	Familles
<i>Ciliophora</i> <i>Sarcomastigophora</i>	<i>Amoebina</i>	<i>Gymnamoebina</i>	<i>Amoebidae</i> *
<i>Microspora</i> <i>Apicomplexa</i>		<i>Testacea</i> <i>Microsporidia</i> <i>Neogregarinida</i> <i>Eugregarinida</i> * <i>Coccidia</i>	<i>Nosematidae</i> *

* Ordres et familles dont les espèces sont traitées dans le texte.

2.4.1.1. *Amoebidae*

Parmi les *Sarcomastigophora*, se trouvent les amibes et autres espèces apparentées. Les *Amoebidae* regroupent quelques espèces entomopathogènes dont *Malamoeba locustae* qui infecte des criquets et des grillons. Les kystes (spores) de *M. locustae* ingérés éclosent. Les trophozoïtes émergents envahissent l'épithélium des caecums et du mésenteron de l'hôte. Des trophozoïtes secondaires colonisent d'autres parties du tube digestif et l'hémocoèle pour finalement se retrouver dans les tubes de Malpighi où ils s'enkystent (HARRY & FINLAYSON, 1976). Les kystes sont ensuite évacués à l'extérieur avec les fèces du criquet.

• Symptômes

Les symptômes ne sont pas spécifiques. Si l'infection est sévère, les criquets deviennent lents. En élevage, on a observé une baisse de la fécondité des femelles et de la viabilité des œufs. Certains criquets très parasités finissent par succomber (KING & TAYLOR, 1936 ; EVANS & ELIAS, 1970).

- **Identification**

Un criquet contaminé par des protozoaires révèle sous la loupe binoculaire des tubes de Malpighi gonflés par un grand nombre de kystes. Au microscope, les kystes se présentent sous forme ellipsoïdale, avec une paroi épaisse bien visible. Ils mesurent environ 12,5 μm de longueur et 7,8 μm de diamètre. Les trophozdites deviennent plus visibles après coloration selon la méthode de Giemsa ou lorsqu'on utilise un microscope à contraste de phase. Ils sont généralement sphéroïdaux, parfois de forme irrégulière et mesurent 4 à 12 μm .

2.4.1.2. Nosematidae

Les *Microspora* forment le groupe le plus important de protozoaires entomopathogènes. Trois espèces ont été isolées à partir de criquets : *Nosema locustae*, *N. acridophagus* et *N. cuneatum*.

Après ingestion, les spores produisent le filament polaire caractéristique des microsporidiens. Il s'agit d'un long tube au travers duquel passe le jeune protozoaire. Cette extrusion se fait avec une telle force que souvent l'épithélium intestinal de l'hôte est endommagé si bien que le protozoaire passe directement dans une cellule. Ensuite il se divise plusieurs fois par schizogonie, puis des spores sont formées. Pendant ce processus, le corps adipeux est envahi. La transmission des spores se fait surtout par cannibalisme, rarement par voie transovarienne. Parfois, si l'infection est très sévère, les spores sont disséminées avec les fèces de l'acridien.

- **Symptômes**

Comme pour la plupart des infections graves causées par des protozoaires, les insectes deviennent lents et leur développement est retardé (SCHAALJE, JOHNSON & VAN DER VAART, 1992). *Nosema acridophagus* et *N. cuneatum* semblent avoir un effet plus néfaste sur leurs hôtes que *N. locustae* car ils sont capables de les tuer (HENRY & OMA, 1974a). Avant de mourir, les criquets restent couchés à terre, agités de mouvements désordonnés.

- **Identification**

Un criquet infecté par *N. locustae* présente un corps adipeux hypertrophié, blanc ou gris au lieu d'être normalement jaune. Avec *N. acridophagus* et *N. cuneatum*, les infections gagnent la paroi de l'intestin, les gonades, le péricarde, les tissus nerveux et les trachées (ONSAGER, 1988). Les kystes, qui peuvent être pigmentés (mélanisés), se présentent comme de petites grosseurs ressemblant à des tumeurs au sein du corps adipeux. Sous le microscope, on observe les petites spores qui réfractent la lumière ; elles peuvent être confondues avec des spores de champignons mais ces dernières ne se trouveraient pas dans les tissus. Une autre confusion pourrait se faire avec les corpuscules d'inclusion des virus occlus mais ceux-ci gonflent si on ajoute de la soude (NaOH).

Les spores de *N. locustae* sont plutôt allongées, ellipsoïdales ou subcylindriques et mesurent 2,8 x 5,2 μm (Fig. 46). Des mégaspores sont assez communes chez cette espèce ; elles sont cylindriques et atteignent 8 μm . Les spores de *N. acridophagus* sont plus courtes, ellipsoïdales et mesurent 2,6 x 4,1 μm . Celles de *N. cuneatum* sont plutôt ovoïdes et d'une dimension de 3,4 x 4,8 μm ; on trouve communément des mégaspores de 5 x 6,5 μm . Parfois, le filament polaire est sorti, ce qui fait perdre à la spore sa réfringence à la lumière.

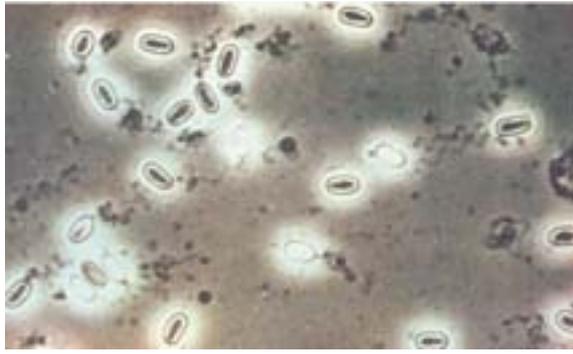


Figure 46. – Spores de *Nosema locustae*.

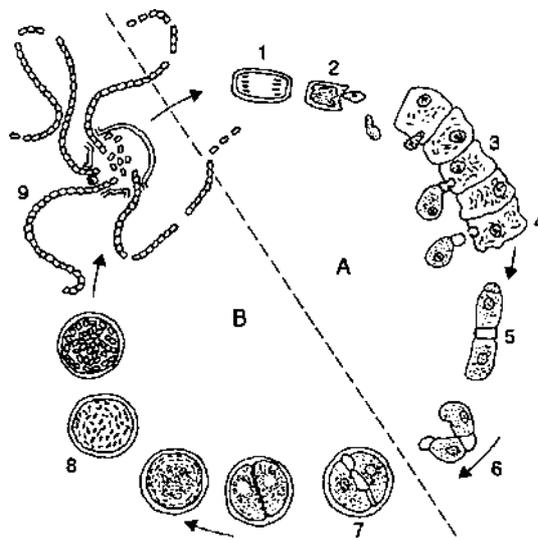


Figure 47. – Cycle de *Gregarina garnhami*. D'après STEINHAUSE, 1949 modifié dans CHICOIS & GRALLIEN, 1992 modifié.

A : Phase parasitaire dans l'hôte ; **B** : Reproduction dans le sol ;

1 : ingestion par le criquet de spores infectieuses ; **2** : émission de sporozoïtes haploïdes ; **3** : fixation d'un sporozoïte puis différenciation en trophozoïte haploïde ; **4** : gamonte haploïde libre ; **5** : gamontes en syzygie ; **6** : gamontes en début d'enkystement ; **7** : kyste expulsé dans les fèces ; **8** : fusion des gamètes haploïdes ; **9** : sporulation et libération des spores de résistance haploïdes.

2.4.1.3. Neogregarinidae et Eugregarinidae

Les représentants des Apicomplexa ne provoquent presque jamais de maladies mais quelques uns sont fréquents dans les intestins de certains ordres d'insectes. Les grégarines (ordre *Eugregarinidae*) et les néogrégarines (ordre *Neogregarinidae*) sont assez communes chez les orthoptères.

La différence entre les deux ordres intervient au niveau du cycle biologique. Chez les *Eugregarinidae* (Fig. 47), les spores produisent des sporozoïtes qui entrent dans les cellules de l'épithélium

intestinal. Il se forme ensuite le céphalont qui s'insère partiellement dans une cellule de l'épithélium tout en adsorbant des matières nutritives dans la lumière de l'intestin. Après quoi, les céphalonts se dégagent et s'enkystent par paire. Chaque kyste forme un œuf ou zygote, qui se divise et produit finalement des milliers de spores. Les kystes sont disséminés par le criquet en même temps que les fèces.

Chez les *Neogregarinidae*, le cycle est essentiellement intracellulaire. Les sporozoïtes se divisent par schizogonie et forment finalement des gamétocytes. Chaque kyste contient 8 spores. D'après KRALL & KNAUSENBERGER (1992), le protozoaire ne se transmet pas par voie transovarienne à la descendance chez *Oedaleus senegalensis* car les spores ne franchissent pas les cellules épithéliales folliculaires entourant les ovocytes.

- **Symptômes**

Les grégarines n'ont presque pas d'effet sur leurs hôtes. Si l'infection est sévère, le tube digestif peut être bloqué. Sur le Criquet pèlerin, HARRY (1970) montre qu'il s'agit surtout d'un phénomène physique car la pullulation de grégarines gêne l'absorption de nutriments par les cellules épithéliales de l'intestin. Parfois, les kystes sont visibles dans les fèces. Jusqu'à présent, on n'a pas décelé de symptômes dus spécifiquement aux néogregarines.

- **Identification**

Par leur grande taille, les céphalonts, les sporonts et les kystes des grégarines sont facilement visibles à la loupe dans une préparation du tube digestif à faible agrandissement ; on peut même voir les kystes à l'œil nu. Les kystes des néogregarines qui sont beaucoup plus petits ($\leq 10 \mu\text{m}$) doivent être cherchés dans les tissus épithéliaux de l'intestin, des caecums et des tubes de Malpighi. Agrandies 500 fois, les 8 spores des kystes sont bien visibles.

2.4.2. Isolement, culture et conservation des protozoaires

L'isolement et la culture de protozoaires entomopathogènes sur des milieux artificiels sont pratiquement impossibles. On peut seulement maintenir des souches en transférant les spores dans des hôtes frais. Les spores et surtout les kystes peuvent être conservés au froid. Stockés à -10°C en solution aqueuse, les spores de *N. locustae* restent vivantes 5 ans. L'utilisation de spores fraîches reste préférable car un taux de mortalité plus important est alors assuré (HENRY & OMA, 1974b).

3. DISCUSSION : ENSEIGNEMENTS PRATIQUES ET RETOMBÉES OPÉRATIONNELLES

Durant ces dernières années, des chercheurs ont travaillé pour mettre des biopesticides à la disposition des pays ; ils ont transféré une technologie expérimentale pour l'adapter au contexte local et permettre ainsi de lutter efficacement et de façon plus autonome contre les fléaux acridiens.

L'inventaire des ennemis naturels des acridiens a mis en évidence la grande diversité des taxons impliqués, leurs modes d'action et leurs impacts sur les acridiens. Ils agissent sur la mortalité immédiate (prédateurs, bactéries) ou différée (parasitoïdes, champignons pathogènes, virus), la fécondité des femelles (nématodes), le temps de développement, les capacités de vol, les activités alimentaires de l'acridien (champignons) etc. Les conséquences sur la dynamique des populations acridiennes dépendent de la présence simultanée, dans l'espace et dans le temps, de ces deux groupes d'organismes, les acridiens et leurs ennemis naturels, de leurs abondances réciproques et des conditions écologiques influant sur leurs développements. Cela suppose aussi que l'on connaisse bien les conditions et les états de vulnérabilité des espèces-cibles. C'est ainsi que la sédentarisation de certaines espèces acridiennes, le regroupement en nombre de femelles en ponte ou l'accroissement des effectifs en un lieu constituent autant de situations de vulnérabilité accrue des cibles qui peuvent être exploitées par leurs ennemis naturels. Cependant l'augmentation de mortalité due aux agents pathogènes dans les populations acridiennes n'est pas proportionnelle à leurs densités ; en effet, il a été démontré qu'au-delà d'un certain seuil densitaire, les rendements de capture des larves de Criquet pèlerin tant par des prospecteurs que par des lézards prédateurs faiblissent considérablement (GILLET, HOGARTH & NOBLE, 1979). La contamination par des agents pathogènes est facilitée par la promiscuité des individus vivant en foule ou par l'exposition, à de nouveaux complexes d'ennemis naturels, des populations pionnières, arrivées exceptionnellement aux confins de leur aire de distribution.

Actuellement, la principale perspective réaliste d'utilisation des ennemis naturels dans la lutte contre les pullulations acridiennes réside dans la mise au point d'un biopesticide.

Étapes du développement de biopesticides en lutte anti-acridienne

La mise au point de nouveaux biopesticides est un processus long, hasardeux et coûteux, qui passe par une succession d'étapes obligées, depuis la découverte de souches pathogènes jusqu'à l'épandage sur le terrain (MOORE & PRIOR, 1993). L'enjeu est de taille, tant par le souci de réduire la pollution sur les surfaces énormes traitées en période d'invasion [10 millions d'hectares en 1988 au Sahel et en Afrique du Nord (GREATHEAD, 1992a)], que par l'importance des intérêts commerciaux en jeu (selon SKAF, POPOV & ROFFEY, 1990, 13 millions de litres d'insecticides concentrés épandus en une seule année).

- **Exploration et découverte des organismes potentiels**

La valeur d'un organisme en tant que candidat en lutte biologique se mesure par son degré de virulence (taux de mortalité et délai d'action), son spectre d'hôtes (spécificité), son innocuité vis-à-vis des organismes non-cibles en général et de l'homme en particulier, la possibilité de le multiplier en masse *in vitro* par des procédés simples et peu coûteux, de le formuler pour être utilisable en épandage UBV (ultra-bas volume) avec des appareils d'épandage courants, de sa capacité de survie et des facilités de stockage.

Des tests et essais réalisés dans les années 1990, il ressort que ce sont les micro-organismes qui répondent le mieux à ces critères. Les insectes parasites ou prédateurs sont certes des auxiliaires précieux et très efficaces en période de pullulation acridienne mais le plus souvent localement et fortuitement ; néanmoins ils méritent d'être protégés (GREATHEAD, 1992b), d'autant que les traitements antiacridiens actuels peuvent parfois leur infliger de lourdes pertes. Les diverses études récentes menées sur la faune

non-cible illustrent la gamme des sensibilités de ces insectes. Des observations suivies de l'impact du fénitrothion ont été réalisées sur *Pimelia senegalensis*, coléoptère dont les larves sont prédatrices des oothèques de sauteriaux ; le mode de vie hypogé de celles-ci les mettent à l'abri des effets des insecticides. Dans un tel cas, les traitements ont plus d'incidence sur les ennemis des prédateurs d'oothèques que sur les prédateurs eux-mêmes (NIASSY, BEYE & VAN DER VALK, 1993). De leur côté, de VISSCHER & BALANÇA (1993) ont constaté une réduction significative et immédiate des populations d'arthropodes épigés non-cibles soumis à des épandages de malathion. Plus un traitement est effectué vers la fin de la campagne (ou le début de la saison sèche), plus le nombre de taxons apparemment touchés par le malathion augmente et plus le taux de recolonisation est faible. Cette constatation peut aussi s'expliquer par le calage du cycle biologique des espèces sur la saison des pluies.

Si la découverte de nouveaux agents pathogènes est aléatoire, le rendement des recherches de nouveaux pathogènes dépend des moyens mis en oeuvre. Ainsi, en 1993, dans le cadre du projet MSU/MYCOTECH/IITA/INIDA, une vingtaine d'isolats de *Beauveria* et de *Metarhizium* ont été trouvés à Madagascar sur des acridiens et des lépidoptères en un mois de prospection. De même, de 1990 à 1992, dans le cadre du projet IIBC/IITA/DFPV, une collection de 150 isolats de champignons entomopathogènes a pu être constituée avec l'aide d'un réseau de correspondants (SHAH & KOOYMAN, en préparation). La découverte de nouvelles souches est constante, aussi les lecteurs peuvent-ils coopérer utilement et en connaissance de cause pour le bénéfice de la collectivité, en joignant leurs efforts à ceux des chercheurs dans la collecte des échantillons. L'identification et la caractérisation des agents pathogènes sont ensuite effectuées par des spécialistes.

• Évaluation des candidats en tant qu'éléments actifs des biopesticides

En laboratoire comme sur le terrain, la validité de la candidature d'un agent pathogène peut être appréciée selon deux critères, l'un de virulence et l'autre de stabilité de la souche. Un bon acridicide doit être capable de tuer rapidement une proportion importante d'individus dans une pullulation de sauteriaux et mieux encore de locustes ; dans ce cas, l'effet recherché est d'empêcher que la transformation phasaire ne se produise dans les foyers de grégarisation. Les tests en laboratoire servent à mesurer la pathogénicité, la virulence et la survie du micro-organisme, confirmées ensuite par des essais sur le terrain simulant les conditions opérationnelles d'épandage. En zones sahélienne et péri-saharienne, l'exposition aux fortes radiations solaires (chaleur, aridité et ultraviolets abondants) peut être une condition limitant l'efficacité des biopesticides. Les virus et les nématodes ne peuvent donc pas être retenus comme candidats possibles à cause de leur vulnérabilité aux conditions environnementales d'utilisation, de la mortalité trop différée dans le temps des acridiens-cibles et du coût élevé de leur production (CABI, 1988 ; PRIOR & GREATHEAD, 1989). Depuis une dizaine d'années, des protozoaires tels que *Nosema* sont utilisés avec quelques succès en Amérique contre les acridiens. L'application par voie orale d'un mélange de malathion et de *N. locustae* sur *Melanoplus sanguinipes* n'empêche pas chaque produit d'agir et il y a cumul de mortalité (MUSSNUG & HENRY, 1979). Testée aux Iles du Cap-Vert par épandage aérien à des doses de $2,5 \times 10^9$ ou 5×10^9 spores/ha, *Nosema locustae* n'a pas provoqué de baisse significative sur les populations d'*Oedaleus senegalensis*. Les contrôles de densité ont continué 6 semaines après l'épandage. Les causes de cet échec semblent être la rapidité de développement de l'acridien qui aurait entravé le déroulement normal de la maladie, la grande mobilité des populations de Criquet sénégalais et la période de sécheresse qui est intervenue au cours de l'expérimentation. À ces raisons, s'ajoutent la forte insolation, l'évapotranspiration et les vents constants dans les îles. Il ressort que sous ces conditions, *N. locustae* ne constitue pas un moyen de lutte efficace à court terme contre *Oedaleus senegalensis*.

Les bactéries qui infectent les criquets jouent un rôle peu important sur le terrain. Les *Serratia* sont surtout détectées dans les élevages. Quant aux bactéries les plus connues, comme *Bacillus thuringiensis*, elles sont éliminées par suite de l'inactivation des toxines due à l'acidité intestinale des acridiens. Cependant, comme de nouvelles souches sont constamment découvertes, on garde l'espoir de trouver des bactéries pathogènes spécifiques aux acridiens. Reste l'immense ordre des champignons où l'on ne cesse de découvrir de nouvelles souches et sur lequel presque tous les efforts de recherche sont actuellement concentrés.

• Écologie des populations acridiennes en tant que cibles pour la lutte biologique

Au Sahel (*sensu lato*), la gamme des conditions écoclimatiques est très vaste et très contrastée allant du sahélo-saharien au sahélo-soudanien. Les acridiens ravageurs qui y vivent déploient des stratégies de survie et de multiplication différentes. Ce sont quelques locustes (*Schistocerca gregaria*, *Locusta migratoria*), des sauteriaux à pullulations fréquentes et régulières, capables de se déplacer sur de longues distances (*Oedaleus senegalensis*) ou se multipliant localement près des cultures ou dans les formations herbeuses (*Kraussaria angulifera*, *Kraussella amabile*, *Hieroglyphus daganensis*, *Zonocerus variegatus*...). Les conditions d'intervention antiacridienne sont de ce, fait bien distinctes selon les espèces incriminées.

Dans l'idéal, les traitements contre le Criquet pèlerin dans les foyers de grégarisation situés dans des zones très reculées et désertiques devraient être entrepris aussi tôt que possible, principalement au cours de la formation des bandes larvaires et des essaims primaires sur des populations en voie de multiplication et de grégarisation, avant la dispersion des effectifs. L'acridicide doit donc provoquer un effet de choc pour limiter la propagation du fléau et tuer le maximum d'individus afin d'empêcher le processus de la transformation phasaire. Un climat très aride, riche en rayons ultra-violet et des sites d'opération difficiles d'accès contraignent à choisir des produits biologiques résistant à la chaleur et de longue rémanence pour limiter la répétition des interventions.

Pour lutter contre les sauteriaux sahéliens, on peut utiliser des acridicides dont les qualités sont moins contraignantes que celles exigées pour le Criquet pèlerin ; en effet, le climat est relativement plus clément et l'humidité atmosphérique plus élevée. De plus, les interventions se font souvent à proximité des zones urbaines ou dans des endroits accessibles et, de façon régulière, en début et en fin de saison des pluies ; elles sont effectuées dans les cultures, parfois dans les pâturages, sur des insectes mobiles (*Oedaleus senegalensis*) ou plus sédentaires (*Kraussaria angulifera*, *Zonocerus variegatus*...). Normalement, ce sont les agents de la protection des végétaux, des paysans-pilotes (brigades villageoises) ou parfois les agriculteurs eux-mêmes qui réalisent les épandages.

• Formulation UBV des biopesticides et conditions de stockage

L'un des grands progrès réalisés au cours des vingt dernières années dans les techniques d'épandage a été la mise au point de matériels utilisant des formulations à ultra-bas volume (< 5 l/ha), efficaces et économiques. Ce type de formulation est réalisable avec *Beauveria* ou *Metarhizium* grâce à la petite taille des conidies, ce qui permet d'utiliser le matériel d'épandage classique en UBV (BATEMAN, 1994). En 1993, SWEARINGEN démontre qu'il est possible d'épandre du *Beauveria* en solution aqueuse avec de la poudre d'argile (procédé moins coûteux qu'en solution huileuse) sur *Oedaleus senegalensis* et d'obtenir un résultat similaire. Cependant, les formulations huileuses sont préférables car elles adhèrent mieux à la cuticule lipophile des insectes, ce que ne font pas les solutions aqueuses et permettent de réduire la dose utile (BATEMAN, 1994). Toutefois, l'utilisation de formulations moins coûteuses que les UBV, telles que les appâts, les poudres et les formulations aqueuses pourraient être plus adéquates en milieu rural.

La durée et les conditions de stockage des biopesticides ne sont pas sans conséquence sur la stabilité des formulations huileuses. Récemment, MOORE *et al.*, étudiant *Metarhizium flavoviride*, ont trouvé que les conidies restent vivantes et virulentes pendant 18 mois à une température comprise entre 8°C et 17°C. Des recherches effectuées en Afrique de l'Ouest ont démontré l'importance capitale de la déshydratation des conidies avant leur formulation sur leur capacité de survie. En effet, lorsque les conidies ont été préalablement desséchées (< 5 % de la teneur en eau), elles peuvent résister 40 jours à un stockage à 40°C (McLATCHIE, MOORE & PRIOR, 1993). La portée de ce progrès reste toutefois relative et demande à être améliorée quand on sait qu'en Afrique, dans la plupart des cas, les fûts contenant les pesticides sont à l'air libre ou, au mieux, dans des abris sous des toits en tôle à une température atteignant 50° à 60°C.

En conclusion, il apparaît qu'en adaptant les modes de production des conidies et en les formulant dans des huiles, on peut espérer obtenir des préparations de *M. flavoviride* utilisables même dans les conditions climatiques extrêmes rencontrées dans les biotopes de *Schistocerca gregaria*.

- **Applications et essais sur terrain**

A ce jour, d'énormes progrès ont été réalisés dans la mise au point de mycopesticides, compte tenu des contraintes d'utilisation contre le Criquet pèlerin. Des essais avec *M. flavoviride* sur *Schistocerca gregaria* se sont avérés très positifs en laboratoire et en cage sur le terrain. Formulées dans des huiles végétales ou minérales, les conidies lipophiles de *M. flavoviride* sont hautement virulentes à 30°C avec seulement 35 % d'humidité relative (BATEMAN *et al.*, 1994). Le champignon agit comme un pesticide de contact et, lors d'un essai en Mauritanie (octobre 1993), le taux de mortalité des criquets traités était supérieur à 90 % après 14 jours (KOOYMAN & GODONOU, en préparation). La mort est précédée d'une baisse de l'activité alimentaire et d'une réduction des capacités déambulatoires. Le champignon agit donc de manière différée et locale car les possibilités de diffusion de la maladie à partir du point de lâcher sont quasiment nulles.

Les mycopesticides qui répondent en grande partie aux exigences d'utilisation en zone désertique sont aussi valables en zone sahélienne. Les taux et les délais de mortalité dépendent de l'espèce acridienne et du milieu colonisé. Avec *M. flavoviride*, plus de 90 % des *Oedaleus senegalensis* élevés en cage sont éliminés et plus de 80 % des *Hieroglyphus daganensis* sont tués en 14 jours après application en plein champ. Sur les communautés de sauteriaux dans des rizières ou des champs de sorgho, la moitié des individus meurt en 7 jours et 85 % en 14 jours (BATEMAN *et al.*, 1994 ; LOMER, en préparation).

Sur le terrain au Bénin, THOMAS & LOMER (c.p.) ont constaté un effet résiduel sur les populations sédentaires de sauteriaux. En conditions arides, les spores se forment dans le corps des criquets tués. Elles sont ensuite libérées quand elles percent le cadavre et deviennent alors disponibles pour infester d'autres criquets ; de ce fait, une contamination peut être détectée 80 jours après l'épandage du biopesticide. Par ailleurs, une contamination pourrait également se produire à partir de gouttelettes déposées sur la végétation, à l'abri des rayons solaires.

Beauveria bassiana élimine 98 % des larves et des imagos d'*Oedaleus senegalensis* au bout de 7 jours sur des parcelles expérimentales. Au cours de tests préliminaires effectués en 1993 dans le cadre du projet MSU/MYCOTECH/INIDA, des souches de *Metharizium anisopliae* récoltées à Madagascar se sont révélées encore plus virulentes que *Beauveria bassiana*.

À présent, il convient de tester les produits directement dans les cultures, les pâturages, les formations de *Schouwia thebaica*, c'est-à-dire dans tous les types de milieux représentatifs des habitats des différentes communautés acridiennes pour tenir compte du maximum d'interactions entre les facteurs biologiques et écologiques et des aléas possibles qui existent dans la réalité. Il n'en reste pas moins que les meilleurs biopesticides ne répondent encore que partiellement aux qualités requises pour être de bons acridicides en raison du délai de mortalité qui est au moins d'une semaine. Si l'effet de choc est recherché, il pourrait être obtenu par un mélange avec un pyréthrinide mais le bénéfice économique reste à prouver.

- **Production en masse des conidies**

Les quantités moyennes efficaces et commercialement rentables de conidies épandues sont de l'ordre de $2,5 \times 10^{13}$ par hectare pour *Beauveria bassiana*. Il est essentiel de pouvoir en produire en très grande quantité, de façon la moins coûteuse possible. Dans le programme IIBC/IITA/DFPV, des doses de 5×10^{12} et 1×10^{13} conidies/ha de *Metarhizium* sont utilisées. Cette production peut s'envisager en Europe ou aux États-Unis avec acheminement ultérieur à la demande ou mieux, dans les pays utilisateurs. En effet, JENKINS & LOMER (1993) ont mis au point une technique simple de multiplication de *M. flavoviride* en milieu liquide, suivie du développement des conidies sur les deux faces d'un linge employé comme support. Pour l'heure, ces résultats expérimentaux ne sont pas encore utilisables pour la production. En Chine et au Brésil, on récolte déjà des conidies en utilisant comme substrat de culture des graines de céréales mises dans des sacs en plastique ou sur des plateaux (MENDONÇA, 1992 in LOMER & PRIOR). Cette technique pourrait être adaptée au contexte africain. À terme, des unités de production pourraient être bâties au Sahel et permettraient une autonomie des pays dans la production des conidies non loin des lieux de leur épandage. Les pays pourraient alors moins dépendre de la fourniture de pesticides provenant de l'étranger.

- **Commercialisation**

La commercialisation d'un nouveau produit est subordonnée à des études préalables de rentabilité du point de vue du producteur et du consommateur, comparée au choix des produits existants. Actuellement le coût de production de *Metarhizium* n'est pas encore connu. Le prix de revient d'un traitement dépend du prix du produit et du nombre et du coût des opérations nécessaires pour réduire la population de ravageurs, en d'autres termes des qualités acridicides du biopesticide. Par ailleurs, les conditions de stockage et la stabilité du produit au cours du temps peuvent impliquer la mise en place de réseaux spéciaux de diffusion, induisant des frais qui se répercutent sur le prix de vente.

- **Sécurité de l'emploi**

Du fait de l'énorme quantité de pesticides épandus en protection des cultures, des études d'écotoxicologie accompagnent de plus en plus les programmes de recherches sur les nouveaux acridicides (GOETTEL & JOHNSON, 1992). Comparativement aux pesticides chimiques, les précautions à prendre avec les mycopesticides seraient bien moindres car les souches de champignons sélectionnés tendent à être très spécifiques et présentent peu de danger pour l'homme et l'environnement (GREATHEAD & PRIOR, 1990). Rappelons cependant que le personnel impliqué dans la production en masse des spores doit être bien protégé des contacts par voie dermiques ou par inhalation qui peuvent provoquer des réactions allergiques. La FAO (1990), avec le "Code international de conduite pour la distribution et l'utilisation des pesticides", s'attache, dans une démarche volontaire et concertée des pays membres, à réduire au minimum les risques pour la santé et l'environnement résultant des manipulations de pesticides. L'OMS (1993) tente de son côté d'ériger les règles du bon usage des agents pathogènes dans la lutte contre les ravageurs afin de garantir la santé publique.

CONCLUSION

Lutter contre les acridiens en utilisant leurs ennemis naturels devient envisageable à grande échelle dans un délai raisonnable grâce aux progrès de la recherche, alliant des travaux de laboratoire et de terrain dans une optique opérationnelle. Les agents pathogènes les mieux placés sont actuellement les champignons pathogènes qui répondent à la plupart des contraintes d'utilisation contre les locustes et les sauteriaux en Afrique de l'Ouest par exemple. Les qualités d'efficacité acridicide, de relative spécificité, de biodégradabilité des mycopesticides les font considérer à terme comme une alternative très intéressante aux pesticides chimiques classiques. Cependant, le délai de réponse des acridiens aux mycopesticides exclut encore la possibilité d'exploiter un effet de choc sur les populations de criquets ravageurs, à moins de les associer à une matière active chimique comme un pyréthrinolide.

Malgré les difficultés qui restent à surmonter, la lutte biologique contre les acridiens nuisibles semble pouvoir être considérée avant l'an 2000 comme une composante importante dans la panoplie des moyens d'intervention en relais ou en complémentarité des pesticides chimiques, selon les caractéristiques du problème acridien à résoudre, en conciliant des objectifs à court terme et des conséquences à moyen et long termes. L'une des voies les plus prometteuses de l'utilisation raisonnée des mycopathogènes se situe au niveau de la lutte préventive, c'est-à-dire avant les explosions démographiques acridiennes. Dans le cas des locustes, comme le Criquet pèlerin notamment, l'utilisation judicieuse de biopesticides pourrait permettre le maintien des populations à un niveau inférieur au seuil de grégarisation et empêcher aussi la formation de bandes et d'essaims primaires. Il est essentiel de continuer à acquérir une bonne connaissance de la bio-écologie des espèces-cibles et de maintenir les moyens classiques (prospections) et modernes (biomodélisation, télédétection) d'investigation pour établir une veille acridienne permanente dans les zones à haut risque. À cette condition, la lutte biologique, alliée ou non à la lutte chimique, pourrait devenir l'un des éléments importants d'une stratégie de contrôle intégré des populations acridiennes susceptibles de provoquer des dégâts aux cultures et aux pâturages.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AINSWORTH *et al.*, 1983. – *Dictionary of the Fungi* (7th edition). – Commonwealth Mycological Institute : Surrey (UK). – 445 p.
- ASHALL C. & ELLIS P.E., 1962. – Studies on numbers and mortality in field populations of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). – *Anti-Locust Bulletin*, **38** : p. 59.
- BAILLON F. & CORMIER J.-P., 1993. – Variation d'abondance de *Circus pygargus* (L.) dans quelques sites du Sénégal entre les hivers 1988-1989 et 1989-1990. – *L'oiseau et la RFO*, **63**(1) : 66-70.
- BALANÇA G. & de VISSCHER M.-N., 1989. – *Les invasions de Criquets pèlerins dans les chaînes alimentaires. Analyses des résultats de l'enquête-concours de janvier 1989.* – **D.332**, CIRAD-PRIFAS : Montpellier (France). – 26 p.
- BATEMAN R.P. *et al.*, 1994. – Progress with the development of *Metarhizium flavoviride* for control of locusts and grasshoppers. – **IN** : SMITS P.H (Ed. Sc). – *Microbial control of pests, 4th European Meeting.* – Bulletin OILB/SROP : 222-225.
- BATEMAN R.P., 1994. – Physical properties and atomisation of ULV formulations of myco-insecticides. – **IN** : SMITS P.H (Ed. Sc). – *Microbial control of pests, 4th European Meeting.* – Bulletin OILB/SROP : 189-192.
- BERGEY, 1984. – *Manual of systematic bacteriology.* – Tome 1, William & Wilkins : Londres (UK). – 964 p.
- BOCK C.E., BOCK J.H. & GRANT M.C., 1992. – Effects of birds predation on grasshopper densities in an arizona grassland. – *Ecology*, **73**(5) : 1706-1717.
- BOHART R.M. & MENKE A.S., 1976. – *Sphecid wasps of the world. A generic revision.* – University of California Press : Berkeley (UK). – 695 p.
- BOOTH R.G., COX M.L. & MADGE R.B., 1990. – *IIE guides to insects of importance to Man. 3. Coleoptera.* – CAB International : Wallington (UK). – 695 p.
- BOWDEN J., 1964. – *The Bombyliidae of Ghana.* – *Memoirs of the Entomological Society of Southern Africa*, **8**. – 159 p.
- CABI, 1988. – *Lutte biologique contre les criquets : possibilité d'utiliser les organismes pathogènes et recherches proposées.* – International Institute of Biological Control : Berks (UK). – 6 p.
- CARRUTHERS R.I., 1993. – A perspective on the use of exotic natural enemies for biological control of pest grasshoppers (*Orthoptera* : *Acrididae*). – *Environmental Entomology*, **22** : 1-19.
- CHAPMAN R.F., 1962. – *Ceracia nomadacris* van Emden (*Diptera* : *Tachinidae*) parasiting *Nomadacris septemfasciata* (Serville) (*Orthoptera* : *Acrididae*). – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, **37**(A) : 69-71.
- CHAPMAN R.F. & PAGE W.W., 1979. – Factors affecting the mortality of the grasshopper *Zonocerus variegatus* in southern Nigeria. – *J. Anim. Ecol.*, **48** : 271-288.
- CHEKE R.A., FISHPOOL L.D.C. & RITCHIE J.M., 1980. – An ecological study of the egg-pods of *Oedaleus senegalensis* (Krauss) (*Orthoptera* : *Acrididae*). – *Journal of National History*, **14** : 363-371.

- CHICOIS S. & GRALLIEN E.G., 1992. – *Gregarina garnhami* (Canning, 1956) protozoaire parasite d'acridiens (*Orthoptera, Acrididae*). – *Rev. Insecte*, **87** : p. 3.
- COPR, 1982. – *The locust and grasshopper agricultural manual*. – Centre for Overseas Pest Research : London (UK). – 690 p.
- CRAIG S.M. & WEBSTER J.M., 1974. – Inhibition of moulting of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria*, by the nematode parasite *Mermis nigrescens*. – *Canadian journal of Zoology*, **52**(12) :1535-1539.
- DEKEYSER & DERIVOT, 1966. – *Les oiseaux de l'Ouest Africain*. – IFAN : Dakar (Sénégal). – 507 p.
- DELVARE G. & ABERLENC H. P., 1989. – *Les Insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles*. – CIRAD-GERDAT : Montpellier (France). – 302 p.
- DENNER M.W., 1970. – Some biological aspects of *Mermis subnigrescens* Cobb (*Nematoda*). – *Proceedings of the Indiana Academy of Sciences for 1970*, **80** : 501-504.
- DUHART F. & DESCAMPS M., 1963. – Notes sur l'avifaune du delta central nigérien et régions avoisinantes. – *L'oiseau et la RFO*, **33** : 1-107.
- DURANTON J.-F., 1989. – *Situation acridienne au Niger en novembre 1988, diagnostic, pronostic, suggestions (2 au 27 novembre 1988)*. – **D. 324**, Ministère de la Coopération et du Développement : Paris / CIRAD-PRIFAS : Montpellier (France). – 77 p.
- ELLIOT H.F.I., 1962. – Birds as locusts predator. – *Ibis*, **104**, p. 444.
- EVANS W.A. & ELIAS R.G., 1970. – The life cycle of *Malameba locustae* (King & Taylor) in *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). – *Acta Protozool.*, **7** : 229-241.
- EVERTS J. W. (Ed. Sc.), 1990. – *Environmental effects of chemical locust and grasshopper control – A pilot study*. – **ECLO/SEN/003/NET**, FAO : Rome (Italie). – 277 p.
- FAO, 1985. – *Rapport de la consultation sur la prévision des invasions de Criquets pèlerin dans la région centrale*. – FAO : Rome (Italie). – 19 p.
- FAO, 1990. – *Code international de conduite pour la distribution et l'utilisation des pesticides (version amendée)*. – FAO : Rome (Italie). – 39 p.
- FARROW R.A., 1981. – Aerial dispersal of *Scelio fulgidus* (Hym. : *Scelionidae*), parasite of eggs of locusts and grasshoppers (*Orth. : Acrididae*). – *Entomophaga*, **26** : 349-355.
- FUXA J.R. & TANADA Y., 1987. – *Epizootiology of insect diseases*. – John Wiley & Sons : New York (USA). – 555 p.
- GALAT G. & GALAT-LUONG A.T., 1978. – Diet of Green Monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*) in Senegal. – **IN** : *Recent advances in Primate behaviour. Proceedings of the 6th Congress of International Primate Society*. – New York Academic Press : Cambridge : 257-258.
- GILLET S., HOGARTH P.J. & NOBLE F.E., 1979. – The response of predators to varying densities of *gregaria* locust nymphs. – *Anim. Behav.*, **27** : 592-596.
- GOETTEL M.S. & JOHNSON D.L., 1992. – Environmental impact and safety of fungal biocontrol agents. – **IN** : LOMER C.J. & PRIOR C. (Ed. Sc.). – *Biological control of locusts and grasshoppers, Proceedings of a Workshop held at the International Institute of Tropical Agriculture, Cotonou, Benin, April 29-May 1st, 1991*. – CAB International : Oxon (UK): 356-361.

- GORDON R., WEBSTER J.M. & HISLOP T.G., 1973. – Mermethid parasitism, protein turn over and vitellogenesis in the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* Forskål. – *Comp. Biochem. Physiol.*, **46**(B) : 575-593.
- GREATHEAD D.J., 1958a. – Observations on two species of *Systoechus* (Diptera : Bombyliidae) preying on the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål) in eastern Africa. – *Entomophaga*, **3** : 1-22.
- GREATHEAD D.J., 1958b. – Notes on the larvae and life history of *Curtonotum cuthbertsoni* (Diptera : Drosophilidae), a fly associated with the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forskål). – *Entomologist's Monthly Magazine*, **94** : 36-37.
- GREATHEAD D.J., 1958c. – Notes on the life history of *Symmictus flavopilosus* Bigot (Diptera : Nemestrinidae) as a parasite of *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera : Acrididae). – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, **33**(A) : 107-119.
- GREATHEAD D.J., 1963a. – A review of the insect enemies of Acridoidea (Orthoptera). – *Trans. Roy. Ent. Soc.*, **114** : 437-517.
- GREATHEAD D.J., 1963b. – The biology of *Stomorhina lunata* (Fabricius) (Diptera : Calliphoridae), predator of the eggs of Acrididae. – *Proceedings of the Zoological Society of London*, **139** : 139-180.
- GREATHEAD D.J., 1966. – Notes on *Blaesoxipha* spp. (Diptera : Calliphoridae) parasitising Acridoidea in Eastern Africa. – *Commonwealth Institute of Biological Control Technical Bulletin*, **7** : 91-100.
- GREATHEAD D.J., 1980. – Insects of Saudi Arabia. Diptera Fam. Bombyliidae. – *Fauna of Saudi Arabia*, **2** : 291-337.
- GREATHEAD D.J., 1988. – Insects of Saudi Arabia (Part 2). Diptera : Fam. Bombyliidae. – *Fauna of Saudi Arabia*, **9** : 90-113.
- GREATHEAD D.J., 1992a. – Keynote adress : biological control as a potential tool for locust and grasshopper control. – **IN** : LOMER C.J. & PRIOR C. (Ed. Sc.). – *Biological control of locusts and grasshoppers, Proceedings of a Workshop held at the International Institute of Tropical Agriculture, Cotonou, Benin, April 29-May 1st, 1991*. – CAB International : Oxon (UK) : 4-7.
- GREATHEAD D.J., 1992b. – Natural enemies of tropical locusts and grasshoppers : their impact and potential as biological control agents. – **IN** : LOMER C.J. & PRIOR C. (Ed. Sc.). – *Biological control of locusts and grasshoppers, Proceedings of a Workshop held at the International Institute of Tropical Agriculture, Cotonou, Benin, April 29-May 1st, 1991*. – CAB International : Oxon (UK) : 105-121.
- GREATHEAD D.J. & PRIOR C., 1990. – The regulation of pathogens for biological control, with special reference to locust control. – **IN** : SOMME L. & BIE S.W. (Ed. Sc.). – *Proceedings of the workshop on health and environmental impact of alternative control agents for Desert Locust control, Oslo, Norway, January 14-17, 1990*. – NORAGRIC Occasional Papers, ser. C : Development and Environment, **5** : 67-80.
- GUICHARD K.M., 1989. – The genus *Stizus* and *Stizoides* (Hymenoptera : Sphecidae) in Arabia. – *Fauna of Saudi Arabia*, **10** : 152-159.
- HAAF E., 1954. – Die afrikanischen und orientalischen Arten der Gattung *Trox* (Col. Scarab.). 2. Beitrag zur Kenntnis der sub-fam. Troginae. – *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey*, **5** : 326-393.
- HARRY O.G., 1970. – Gregarines, their effect on growth of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). – *Nature*, **225** : 964-966.

- HARRY O.G. & FINLAYSON L.H., 1976. – The life-cycle, ultrastructure and mode of feeding of the locust *Malpighamoeba locustae*. – *Parasitology*, **72** : 127-135.
- HASKELL P.T., 1955. – Further observations on the occurrence of *Sphex aegyptius* Lep. (Hym., Sphecidae) with swarms of the Desert Locust. – *Entomologist's Monthly Magazine*, **91** : 284-285.
- HENRY J.E. *et al.*, 1985. – Pathogenic micro-organisms isolated from West African grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). – *Tropical Pest Management*, **31** : 192-195.
- HENRY J.E. & OMA E.A., 1974a. – Effects of infections by *Nosema locustae* Canning, *Nosema acridophagus* Henry and *Nosema cuneatum* Henry (Microspora : Nosematidae) in *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera : Acrididae). – *Acrida*, **3** : 223-231.
- HENRY J.E. & OMA E.A., 1974b. – Effects of prolonged storage of spores on field applications of *Nosema locustae* (Microsporidia : Nosematidae) against grasshoppers. – *Journal of Invertebrate Pathology*, **23** : 371-377.
- HUDDLESTON J.A., 1958. – Some notes on the effect of bird predation on hopper bands of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). – *Entomologist's Monthly Magazine*, **94** : 210-214.
- JENKINS N. & LOMER C.J., 1993. – Development of a new procedure for the mass production of conidia of *Metarhizium flavoviride*. – Proc. IOBC/WPRS meeting Zurich : Zurich. – (sous presse).
- JOHNSON D.L. *et al.*, 1992. – Field trials with *Beauveria bassiana* in Mali. – **IN** : LOMER C.J. & PRIOR C. (Ed. Sc.). – *Biological control of locusts and grasshoppers, Proceedings of a workshop held at the International Institute of Tropical Agriculture, Cotonou, Benin, April 29-May 1st, 1991*. – CAB International : Oxon (UK) : 296-310.
- KING R.L. & TAYLOR A.B., 1936. – *Malpighamoeba locustae* n. sp. (Amoebidae), a protozoan parasitic in the malpighian tubes of grasshoppers. – *Trans. Amer. Micro. Soc.*, **55** : 6-10.
- KRALL S. & KNAUSENBERGER W., 1992. – *Efficacy and environmental impact for biological control of Nosema locustae on grasshoppers in Cape Verde : a synthesis report*. – Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) : Eschborn (Germany). – 16 p.
- KRÜGER S.R. & RAMOSKA W.A., 1985. – Purification and infectivity of *Entomophaga grylli* (Fresenius) Batko pathotype 2 against *Melanoplus differentialis* (Thomas) (Orth. : Locustidae). – *Entomophaga*, **30** : 293-302.
- McLATCHIE, MOORE D. & PRIOR C., 1993. – Temperature effects on the viability of conidia of *Metarhizium flavoviride* in oil formulations. – *Abstract Soc. Inv. Path.* : (sous presse).
- LECOQ M. & MESTRE J., 1988. – *La surveillance des sauteriaux du Sahel*. – Coll. : Acridologie opérationnelle, n° 2, CILSS-DFPV : Niamey (Niger). – 62 p.
- LÉONIDE J.C., 1969. – Recherches sur la biologie de divers diptères endoparasites d'orthoptères. – *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (nouvelle série), série A, Zoologie*, **LIII**.
- LEPESME P., 1938. – Recherches sur une aspergillose des acridiens. – *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, **29** : 372-384.
- LOMER C.J. *et al.*, 1993. – Field infection of *Zonocerus variegatus* following application of an oil-based formulation of *Metarhizium flavoviride* conidia. – *Biocontrol, Science and Technology*, **3** : 337-346.

- LOMER C.J. & PRIOR C. (Ed. Sc.), 1992. – *Biological control of locusts and grasshoppers. Proceedings of a workshop held at the International Institute of Tropical Agriculture, Cotonou, Benin, April 29-May 1st, 1991.* – CAB International : Oxon (UK). – 394 p.
- MENDONÇA A.F., 1992. – Mass production, application and formulation of *Metarhizium anisopliae* for control of sugarcane froghopper, *Mahanarva posticata*, in Brazil. – **IN** : LOMER C.J. & PRIOR C. (Ed. Sc.). – *Biological control of locusts and grasshoppers. Proceedings of a workshop held at the International Institute of Tropical Agriculture, Cotonou, Benin, April 29-May 1st, 1991.* – CAB International : Oxon (UK): 239-244.
- MEYNADIER G. *et al.*, 1992. – Une entomopoxvirose chez l'orthoptère *Anacridium aegyptium*. – *Entomophaga*, **37**(3) :453-464.
- MOORE D. & PRIOR C., 1993. – The potential of mycoinsecticides. – *Biocontrol news and information*, **14**(2) : 31-40.
- MULLIÉ W.C., BROUWER J. & ALBERT C., 1992. – Gregarious behaviour of African Swallow-tailed kite *Chelictina riocourii* in response to high grasshopper densities near Ouallam, Western Niger. – *Malimbus*, **14** : 19-21.
- MUSSGNUM G.L. & HENRY J.E., 1979. – Compatibility of malathion and *Nosema locustae* Canning in *Melanoplus sanguinipes* (F.). – *Acrida*, **8** : 77-81.
- NIASSY A., BEYE A. & VAN DER VALK H., 1993. – Impact des applications de fénitrothion sur la mortalité naturelle des oothèques de sauteriaux au Sénégal (traitements de 1991). – **ECLO/SEN/003/NET**, Projet FAO LOCUSTOX : Dakar (Sénégal). – 20 p.
- NICKLE W.R., 1972. – Contribution to our knowledge of the *Mermithidae* (Nematoda). – *Journal of Nematology*, **4**(2) :113-146.
- NIXON G.E.J., 1958. – A synopsis of the African species of *Scelio* Latreille (Hymenoptera. *Proctotrupoidea*, *Scelionidae*). – *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **110** : 303-318.
- NOBLE N.S., 1935. – An egg parasite of the plague grasshopper. – *Agric. Gaz. N. S. W.*, **46** : 513-518.
- OLROYD H., 1970. – Studies of African *Asilidae* (Diptera). 1. *Asilidae* of the Congo Basin. – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*, **24** : 209-334.
- OMS, 1993. – Report of the informal consultation on the safety of microbial pest control agents, WHO, Geneva, June 23-26, 1993. International Programme on Chemical Safety. – **WHO/PCS/93.47**, WHO : Geneva (Switzerland). – 66 p.
- ONSAGER J.A., 1988. – Assessing effectiveness of *Nosema locustae* for grasshopper control. – *Montana Ag. Research*, **5**(3) : 12-16.
- PAOLI G., 1937. – Studi sulle cavallette di Foggia (*Doclostaurus maroccanus* Thnb.) e sui loro oofagi (Ditteri, *Bombiliidi* e *Coleotteri Meloidi*) ed acari ectofagi (*Eritreidi* e *Trombidiidi*). – *Redia*, **23** : 27-206.
- PAOLI G., 1938. – Note sulla biologica e sulla filogenesi dei *Meloidi* (Coleoptera). – *Mem. Soc. ent. ital.*, **16** : 71-96.
- PAULIAN R., 1988. – *La biologie des coléoptères.* – Lechevalier : Paris (France) – 719 p.
- POINAR G.O. & THOMAS G.M., 1984. – *Laboratory guide to insect pathogens and parasites.* – Plenum Press : New York/London. – 392 p.

- POPOV G.B., 1959. – Ecological studies on oviposition by *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.) in its outbreak area in the French Sudan. – *Locusta*, **6** : 3-64.
- POPOV G.B., 1980. – *Studies on oviposition, egg development and mortality on Oedaleus senegalensis* (Krauss), (Orthoptera, Acridoidea) in the Sahel. – Centre for Overseas Pest Research, Miscellaneous Report. – 48 p.
- POPOV G.B., LAUNOIS-LUONG M.H. & VAN DER WEEL J.J., 1990. – *Les oothèques des criquets du Sahel*. – Coll. Acridologie opérationnelle, n° 7, CILSS-DFPV : Niamey (Niger). – 153 p.
- PRIOR C. & GREATHEAD D.J., 1989. – Biological control of locusts : the potential for the exploitation of pathogens. – *FAO, Plant Protection Bulletin*, **37** : 37-48.
- PURRINI K., 1989. – Studies on a new isolate of an entomopoxvirus possessing two types of occlusion bodies found in the locust *Catantopus fuscocoeruleipes*. – *J. Inver. Path.*, **54** : 242-247.
- PURRINI K., KOHRING G.W. & SEGUNI Z., 1988. – Studies on a new disease in a natural population of migratory locust, *Locusta migratoria*, caused by an entomopoxvirus. – *J. Inver. Path.*, **51** : 281-283.
- PURRINI K. & ROHDE M., 1988. – Light and electron microscope studies on two new diseases in natural populations of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria*, and Grassland Locust, *Chortipes* sp., caused by two entomopoxviruses. – *J. Inver. Path.*, **51** : 284-286.
- RISBEC J., 1946. – Action de prédateurs et parasites sur *Schistocerca gregaria* au Sénégal. – *Bulletin semestriel de l'Office national anti-acridien*, **2**(2) : 5-16.
- ROFFEY J., 1958. – Observations on the biology of *Trox procerus* Har. (Coleoptera, Trogidae), a predator of eggs of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål). – *Bulletin of Entomological Research*, **49** : 445-469.
- ROFFEY J., 1983. – *Numerical changes in the Desert Locust Schistocerca gregaria* (Forskål), in a seasonal breeding area with special reference to ecology and behaviour. – **AGP/DOTS/24**, FAO : Rome (Italie). – 79 p.
- SAMSON R.A., 1981. – Identification : entomopathogenic deuteromycetes. – **IN** : BURGESS H.D. (Ed. Sc.). – *Microbial control of pests and plant diseases 1970-80*. – Academic Press : London : 93-106.
- SCHAALJE G.B., JOHNSON D.L. & VAN DER VAART H.R., 1992. – Application of competing risks theory to the analysis of effects of *Nosema locustae* and *N. cuneatum* on development and mortality of Migratory Locusts. – *Environ. Entomol.*, **21**(5) : 939-948.
- SIDDIQUI R.K., IRSHAD M. & MOHYUDDIN A.I., 1986. – Digest : *Scelio* spp. as biocontrol agents of acridids. – *Biocontrol News and Information*, **7** : 69-76.
- SKAF R., POPOV G.B. & ROFFEY J., 1990. – The Desert Locust : an international challenge. – *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B(328)** : 525-538.
- SKAIFE S.H., 1925. – The locust fungus, *Empusa grylli*, and its effects on its hosts. – *S. Afr. J. Sc.*, **22** : 298-308.
- SMITH K.D. & POPOV G.B., 1953. – On birds attacking desert locust swarms in Eritrea. – *Entomologist*, **86** : 3-7.
- STEVENSON J.P., 1959. – Epizootiology of a disease of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forskål), caused by nonchromogenic strains of *Serratia marcescens* Bizio. – *Journal of Insect Pathology*, **1** : 232-244.

- STOWER W.J. & GREATHEAD D.J., 1969. – Numerical changes in a population of the Desert Locust, with special reference to factors responsible for mortality. – *Journal of Applied Ecology*, **6** : 203-235.
- STOWER W.J., POPOV G.B. & GREATHEAD D.J., 1958. – Oviposition behaviour and egg mortality of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) on the coast of Eritrea. – *Anti-Locust Bulletin*, **30** : p. 33.
- STREET D. & GUIRE Mc., 1990. – Pathogenic diseases of grasshoppers. – **IN** : CHAPMAN R.F. & JOERN A. (Ed. Sc.). – *Biology of grasshoppers*. – John Wiley & Sons : New York : 484-516.
- SYMENS P., 1989. – Influence of the mass migration of Desert Locust (*Schistocerca gregaria*) on birds in the Taif aera. – *Nat. Wild Res. Center Quarterly Report*, Winter 1988-89.
- THIOLLAY J.M., 1976. – Besoins alimentaires quantitatifs de quelques oiseaux tropicaux. – *Terre et Vie*, **30** : 229-245.
- THIOLLAY J.M., 1978. – Les migrations des rapaces en Afrique occidentale : adaptations écologiques aux fluctuations saisonnières de production des écosystèmes. – *Terre et Vie*, **32** : 89-133.
- TILLOTSON D.K. & MARGOLIES D.C., 1990. – Effects of cadaver age on production of infective stages of *Entomophaga grylli* Pathotype 2 in infected *Melanoplus differentialis*. – *Journal of Invertebrate Pathology*, **55** : 202-206.
- TSACAS L., 1977. – Les *Curtonotidae* (Diptera) de l'Afrique. I. Le genre *Curtonotum* Macquart. – *Annals of the Natal Museum*, **23** : 145-171.
- UVAROV B.P., 1928. – *Locusts and grasshoppers : a handbook for their study and control*. – Imperial Bureau of Entomology : London (UK). – 352 p.
- VAN GANSEN P., 1989. – *Biologie générale* (2^e édition). – Masson : Paris (France). – 415 p.
- de VISSCHER M.-N. & BALANÇA G., 1993. – *Les effets sur l'environnement des traitements insecticides contre les criquets ravageurs. Rapport annuel sur la première campagne de relevés (Burkina Faso, mai 1992 à février 1993)*. – **D. 469**, CIRAD-GERDAT-PRIFAS : Montpellier (France). – 92 p.
- ZUMPT F., 1958. – Calliphoridae (Diptera Cyclorrapha). *Part II* : Rhinini. *Exploration du Parc National Albert, Mission G.F. Witte (1933-1935)*. – **92**, p. 207.
- ZUMPT F., 1972. – Calliphoridae (Diptera Cyclorrapha). *Part IV* : Sarcophagidae. *Exploration du Parc National des Virunga, Mission G. F. Witte (1933-1935)*. – **101**, p. 264.

INDEX DES ESPÈCES CITÉES

Acridiens, *Acrididae*

<i>Acanthacris ruficornis</i>	28
<i>Acorypha glaucopsis</i>	10, 25
<i>Acrida turrata</i>	10
<i>Acrotylus deustus</i>	14
<i>Acrotylus longipes</i>	10
<i>Aiolopus simulatrix</i>	28, 32
<i>Aiolopus thalassinus</i>	10, 53
<i>Anacridium melanorhodon</i>	28, 32
<i>Cataloipus cymbiferus</i>	8, 24, 58
<i>Cataloipus fuscocoeruleipes</i>	59
<i>Cataloipus oberthuri</i>	28
<i>Cyrtacanthacris tatarica</i>	28
<i>Diabolocatantops axillaris</i>	10, 28
<i>Duronia chloronota</i>	10
<i>Eyprepocnemis plorans</i>	10
<i>Gastrimargus africanus</i>	8
<i>Heteracris littoralis</i>	10
<i>Hieroglyphus daganensis</i>	58, 67, 68
<i>Homoxyrhepes punctipennis</i>	28
<i>Kraussaria angulifera</i>	10, 28, 42, 67
<i>Kraussella amabile</i>	58, 67
<i>Locusta migratoria</i>	10, 14, 28, 67
<i>Locustana pardalina</i>	14, 30, 32
<i>Melanoplus sanguinipes</i>	66
<i>Nomadacris septemfasciata</i>	10, 30
<i>Ochridia gracilis</i>	10
<i>Oedaleus senegalensis</i>	14, 28, 64, 66-68
<i>Ornithacris cavroisi</i>	34, 57
<i>Schistocerca gregaria</i>	10, 14, 20, 28, 43, 67, 68
<i>Sherifuria haningtoni</i>	10, 14, 24, 25

Acridiens, *Pamphagidae*

<i>Lobosceliana femoralis</i>	28
---	----

Acridiens, *Pygomorphidae*

<i>Phymateus morbillosus</i>	28
<i>Phymateus viridipes</i>	28
<i>Zonocerus elegans</i>	28
<i>Zonocerus variegatus</i>	28, 67

Bactéries, *Bacillaceae*

<i>Bacillus popilliae</i>	48, 49, 51
<i>Bacillus sphaericus</i>	48, 49
<i>Bacillus thuringiensis</i>	48, 49, 66

Bactéries, *Enterobacteriaceae*

<i>Serratia liquefaciens</i>	49
<i>Serratia marcescens</i>	49
<i>Xenorhabdus luminescens</i>	50
<i>Xenorhabdus nematophilus</i>	50

Bactéries, *Pseudomonaceae*

<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	50
---	----

Champignons, *Deuteromycotina*

<i>Aspergillus flavus</i>	55, 56, 58, 59
<i>Aspergillus ochraceus</i>	58
<i>Aspergillus parasiticus</i>	56, 58
<i>Beauveria bassiana</i>	55, 58, 59, 68
<i>Beauveria brongniartii</i>	55, 58
<i>Fusarium larvarum</i>	56
<i>Hirsutella citrififormis</i>	56
<i>Metarhizium anisopliae</i>	54, 55, 57, 58, 68
<i>Metarhizium anisopliae</i> var. <i>anisopliae</i>	55
<i>Metarhizium anisopliae</i> var. <i>majus</i>	55
<i>Metarhizium flavoviride</i>	55, 57, 58, 67, 68
<i>Nomurea rileyi</i>	55
<i>Verticillium lecanii</i>	56

Champignons, *Entomophthoraceae*

<i>Entomophaga grylli</i>	52, 53, 55
<i>Entomophaga praxibuli</i>	52

Coléoptères, *Carabidae*

<i>Chlaenius transversalis</i>	21
--	----

Coléoptères, *Histeridae*

<i>Saprinus ornatus</i>	22
-----------------------------------	----

Coléoptères, *Meloidae*

<i>Mylabris pallipes</i>	25
<i>Mylabris variabilis</i>	26
<i>Mylabris vicinalis</i>	25
<i>Psalydolytta fusca</i>	25
<i>Psalydolytta pilipes</i>	25

Coléoptères, *Tenebrionidae*

<i>Pimelia senegalensis</i>	23, 66
---------------------------------------	--------

Coléoptères, *Trogidae*

<i>Trox procerus</i>	23-25
<i>Trox squalidus</i>	23

Dicotylédones, *Brassicaceae*

<i>Schouwia thebaica</i>	68
------------------------------------	----

Diptères, *Bombyliidae*

<i>Systoechus aurifacies</i>	14
<i>Systoechus littoralis</i>	14
<i>Systoechus marshalli</i>	14
<i>Systoechus melampogon</i>	14
<i>Systoechus pallidulus</i>	14
<i>Systoechus somali</i>	14, 15
<i>Systoechus waltoni</i>	14
<i>Systoechus xerophilus</i>	14
<i>Xeramoeba oophaga</i>	14-17

Diptères, *Calliphoridae*

<i>Stomorphina lunata</i>	18-20
-------------------------------------	-------

Diptères, Curtonotidae	
<i>Curtonotum cuthbertsoni</i>	17, 18
<i>Curtonotum sahelensis</i>	18
Diptères, Nemestrinidae	
<i>Symmictus costatus</i>	27
<i>Trichopsidea costata</i>	27, 28
Diptères, Sarcophagidae	
<i>Blaesoxipha agrestis</i>	28, 30
<i>Blaesoxipha anceps</i>	28
<i>Blaesoxipha filipjevi</i>	28-30
<i>Blaesoxipha lineata</i>	28, 30
<i>Blaesoxipha migratoria</i>	28
<i>Wohlfahrtia euvittata</i>	30
<i>Wohlfahrtia pachytyli</i>	30
Diptères, Tachinidae	
<i>Ceracia nomadacris</i>	30
<i>Metacemyia calloti</i>	30
Homoptères, Cercopidae	
<i>Mahanarva posticata</i>	54
Hyménoptères, Scelionidae	
<i>Scelio africanus</i>	10
<i>Scelio chapmani</i>	10
<i>Scelio cheops</i>	10
<i>Scelio corion</i>	10
<i>Scelio fulgidus</i>	12
<i>Scelio gaudens</i>	10
<i>Scelio howardi</i>	10
<i>Scelio mauritanicus</i>	10
<i>Scelio princeps</i>	10
<i>Scelio remaudieri</i>	10
<i>Scelio sudanensis</i>	10
Hyménoptères, Sphécidae	
<i>Prionyx crudelis</i>	32
<i>Prionyx nigropectinatus</i>	32
<i>Prionyx subfuscatus</i>	32
<i>Sphex aegyptius</i>	32
Mammifères, Canidae	
<i>Fennecus zerda</i>	33
Mammifères, Orycteropodidae	
<i>Orycteropus afer</i>	25
Mammifères, Suidae	
<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	33
Nématodes, Mermithidae	
<i>Agamermis decaudata</i>	36
<i>Mermis nigrescens</i>	35, 36
Oiseaux, Accipitridae	
<i>Bustatur rufipennis</i>	33
<i>Chelictinia riocourii</i>	34
<i>Circus pygargus</i>	34
Oiseaux, Ardeidae	
<i>Bubulcus ibis</i>	34
Oiseaux, Falconidae	
<i>Falco naumanni</i>	34
Oiseaux, Meropidae	
<i>Merops nubicus</i>	33
Oiseaux, Otididae	
<i>Chlamydotis undulata</i>	34
Oiseaux, Tytonidae	
<i>Tyto alba</i>	34
Oiseaux, Upupidae	
<i>Upupa epops</i>	33
Primates, Cercopithecidae	
<i>Cercopithecus aethiops</i>	33
Protozoaires, Amoebidae	
<i>Malamoeba locustae</i>	61
Protozoaires, Eugregarinidae	
<i>Gregarina garnhami</i>	63
Protozoaires, Nosematidae	
<i>Nosema acridophagus</i>	62
<i>Nosema cuneatum</i>	62
<i>Nosema locustae</i>	62-64, 66

GLOSSAIRE

- Aérobie** : se dit d'un organisme se développant exclusivement dans un milieu oxygéné.
- Ascospore** : spore haploïde se trouvant dans les asques.
- Asque** : chez certains champignons, structure en forme de petits sacs microscopiques où sont formées les spores sexuées (haploïdes).
- Anaérobie** : se dit d'un organisme qui se développe en absence d'oxygène.
- Anamorphe** : forme asexuée des champignons (exemple chez les *Ascomycotina* et les *Basidiomycotina*).
- Agents pathogènes** :
organismes qui provoquent des maladies.
- Capside** : chez les virus, structure constituée d'une membrane protéique renfermant une molécule d'acide nucléique (ADN ou ARN).
- Castration** (castration parasitaire) :
non-développement ou atrophie des organes sexuels par action d'un parasite sur le métabolisme de son hôte.
- Clavae** : structure particulière de fructification contenant des asques.
- Coarctate** : larve de 5^e stade des coléoptères méloïdes.
- Coenocytique** : masse protoplasmique multinucléaire. Chez les champignons, ce terme désigne un hyphe sans paroi entre les noyaux (ex. : Entomophthorales).
- Conidie** : élément asexué issu de la fragmentation puis de la désarticulation de mycéliums spécialisés (les conidiophores) de certains champignons.
- Conidiophore** : filament portant des conidies.
- Coprophage** : qui se nourrit d'excréments.
- Diapause** : arrêt obligatoire de développement induit par un facteur particulier et levé par l'action d'un autre facteur, endogène ou exogène.
- Déprédationisme** : action d'un organisme qui détruit sans consommer.
- Eucaryote** : cellule où l'information génétique est portée par plusieurs molécules d'ADN du noyau.
- Endospore** : élément de résistance des bactéries se présentant sous forme d'une sphérule cytoplasmique dense entourée d'une coque épaisse.
- Entomopathogène** :
agent pathogène infectant les insectes.
- Erratiques** (pluies) :
qui ne sont fixées ni dans le temps ni dans l'espace.
- Exuvie** : ancienne cuticule abandonnée par l'insecte au moment de la mue.

- Formulation** : préparation d'un insecticide contenant la matière active, le solvant, des émulsifiants et divers additifs.
- Galéode** : arachnide encore appelé solifuge, ressemblant à une araignée à grosses chélicères (pseudo-mandibules).
- Gaster** : chez les hyménoptères, partie postérieure de l'abdomen.
- Genitalia** : organes génitaux externes.
- Géophile** : organisme qui passe tout ou la plupart de son temps à la surface du sol.
- Haploïde** : se dit d'une cellule à garniture chromosomique simple (n chromosomes).
- Hyphe** : chez les champignons, ensemble de filaments constituant le mycélium.
- Hyphomycète** : champignons imparfaits très diversifiés dont le mode de reproduction sexuée n'est pas connu ou semble être perdu.
- Hermaphrodite** : organisme présentant des organes des deux sexes.
- Histolyse** : destruction des tissus.
- Intercaste** : chez les insectes sociaux, individus anormaux alliant les caractères de plusieurs castes.
- Intersexué** : organisme élaborant des produits mâles et femelles mais ne pouvant les utiliser. État intermédiaire entre les états mâle et femelle.
- Kyste (spore)** : structure cellulaire de repos, entourée d'une paroi épaisse et résistante.
- Larvipare** : se dit des espèces dont les œufs éclosent directement dans le corps de la reproductrice.
- Mycélium** : appareil végétatif d'un champignon, composé de fins filaments.
- Nécrophage** : qui consomme des cadavres.
- Nucléocapside** : chez les virus, ensemble formé par l'acide nucléique et la capside.
- Parasite** : organisme se développant au détriment de son hôte tout en lui permettant la survie, au moins temporaire.
- Parasitoïde** : insecte dont le développement larvaire et parfois nymphal s'effectue dans le corps d'autres insectes.
- Pathogénicité** : capacité d'un organisme à causer une maladie.
- Périthèce** : organe de fructification de type réceptacle de certains champignons ascomycètes.
- Phorétique** : espèce dont la dispersion est assurée par transport par l'intermédiaire d'un hôte.
- Pinocytose** : processus d'ingestion d'une substance étrangère par invagination de la membrane cellulaire, suivie d'une constriction conduisant à la formation d'infimes gouttelettes.
- Prédateur** : organisme se nourrissant de proies qu'il tue pour s'alimenter.
- Proboscis** : organe de succion en forme de trompe chez les diptères.

- Procaryote** (ou **protocaryote**) : cellule où l'information génétique est portée par une seule molécule d'ADN non contenue dans un noyau (bactéries et algues bleues).
- Ptilinum** : chez les diptères, sorte de petite poche sur le devant de la tête se résorbant après le durcissement de la cuticule.
- Pupaison** : stade nymphal inactif bien différencié, intermédiaire entre la larve et l'imago chez les diptères.
- Quiescence** : arrêt non obligatoire de développement sous l'effet direct ou indirect d'un ou de plusieurs facteurs défavorables.
- Rémanence** : période pendant laquelle un pesticide reste efficace sur la végétation et sur sa cible après application.
- Spatulée** (mandibule) : à extrémité en forme de petite pelle aplatie.
- Stigma** : chez les hyménoptères, nervure s'écartant du bord costal de l'aile et épaissie en bouton à son extrémité.
- Stroma virogène** : structure dans le cytoplasme ou le noyau dans laquelle sont fabriquées les nouvelles nucléocapsides virales.
- Saprophyte** : organisme se développant sur des matières organiques en décomposition.
- Schizogonie** : multiplication asexuée résultant de la division par deux (ou plus) de la cellule.
- Sessile** : dépourvu de pédoncule ou de pétiole, directement attaché au substrat.
- Septicémie** : infection généralisée par des bactéries dans le sang (hémolymphe chez les insectes).
- Symbiose** : association étroite à bénéfice réciproque de différents organismes.
- Sonde d'ADN** : petit morceau d'ADN avec une séquence connue de bases pour chercher une séquence complémentaire de bases dans les cellules d'un organisme afin de le caractériser.
- Spore** : en mycologie, structure reproductive, sexuée ou asexuée, normalement unicellulaire mais pouvant être multicellulaire chez certains champignons.
- Sporozoïte** : chez les protozoaires, stade haploïde le plus souvent contenu dans une spore en nombre variable selon les espèces. Dans ce cas, les sporozoïtes sont libérés sous l'action des sucs digestifs dans l'intestin de l'hôte.
- Téléomorphe** : forme sexuée des champignons ascomycètes et basidiomycètes.
- Transovarienne** : mode de transmission d'une génération à la suivante par le biais des ovocytes.
- Triungulin** : larve de 1^{er} stade des coléoptères méloïdes.
- Trophozoïte** : chez les protozoaires, stade adulte du sporozoïte atteint par croissance et différenciation sans division cellulaire.
- Verticille** : ensemble d'organes disposés en cercle autour d'un axe ou d'un point central.

- Virion** : forme infectieuse d'un virus dont la structure géométrique et la composition sont spécifiques à ce virus.
- Virulence** : mesure la capacité d'un organisme pathogène à causer une infection (quantitatif).
- Virus "occlus"** : virus se présentant sous forme de corpuscules d'inclusion constitués d'une enveloppe protéique contenant de nombreux virions.
- Zygote** : œuf résultant de l'union de deux gamètes (cellules sexuelles).

PHOTOGRAPHIES

Avec l'aimable autorisation des auteurs.

G. BALANÇA, CIRAD	Fig. 30
R. BATEMAN, IIBC CAB	Fig. 21 Fig. 37
J.-F. DURANTON, CIRAD	Fig. 3-28
EVANS, IIBC	Fig. 38
A. FOUCART, CIRAD	Fig. 20-24-36
G. GODWIN, IMI	Fig. 40-44
D. J. GREATHEAD, IIBC	Fig. 12-14-17-23-25-41-45
M. LAUNOIS, CIRAD	Fig. 2
M. H. LAUNOIS-LUONG, CIRAD	Fig. 8-21
M. LECOQ, CIRAD	Fig. 1
C. LOMER, IITA	Fig. 43
G. O. POINAR & G. M. THOMAS	Fig. 46
G. B. POPOV	Fig. 15-16-19-27-32
C. PRIOR, IIBC	Fig. 6-42

MAQUETTE DE COUVERTURE ET DESSINS AU TRAIT

T. M. LUONG

IMPRESSION

IMPRIMERIE PUBLICEP – Montpellier
Dépôt légal : 3^e trimestre 1994

Disponible sur demande au DFPV
DÉPARTEMENT DE FORMATION EN PROTECTION DES VÉGÉTAUX
BP 12625
NIAMEY
NIGER
ISBN : 2 - 87614 - 159 - 0