

Observations sur la biologie préimaginale du moustique prédateur *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera, Culicidae)

Gaston PICHON (*)
François RIVIÈRE (*)

RÉSUMÉ

De nouvelles observations biologiques sur *T. amboinensis* sont présentées sur l'éclosion et la répartition des œufs, sur l'évolution du comportement larvaire et du cannibalisme, et sur le stade tueur. Bien que cette espèce ait longtemps été confondue avec *T. splendens*, elle s'en distingue notablement sur ces divers points.

MOTS-CLÉS : Culicidae - Œufs - Larves - Biologie - Élevage.

ABSTRACT

BIOLOGICAL OBSERVATIONS ON BIOLOGY OF PREDATOR *TOXORHYNCHITES AMBOINENSIS* (DIPTERA, CULICIDAE).

Biological observations of *Toxorhynchites amboinensis* are presented, dealing with the hatching of the egg, the evolution of larval behaviour, and the killing stage. Some observations greatly contrast with studies made on other *Toxorhynchites*, including the closely related *T. splendens*.

KEY WORDS : Culicidae - Eggs - Larvae - Biology - Laboratory-Breeding.

Récolté début 1975 aux Samoa Américaines (Pichon *et al.*, 1975) le moustique prédateur *Toxorhynchites amboinensis* (Doleschall) s'est bien implanté dans les îles de l'Archipel de la Société où nous l'avons relâché, Tahiti et Moorea. Cependant, son impact sur les densités d'*Aedes polynesiensis* Marks et d'*Ae. aegypti* L. est insuffisant pour enrayer la transmission de la filariose ou de la dengue (Rivière *et al.*, 1978). Comme Trpis (1973) l'a démontré, cet effet limité provient principalement de l'absence d'œufs durables, et de la longueur du cycle larvaire de ce prédateur, facteurs qui entraînent un important décalage dans la croissance de sa population par rapport à celle des proies. Pour compenser ce handicap, il a été envisagé de procéder à des lâchers massifs d'adultes élevés en laboratoire. En vue d'intensifier la production de *T. amboinensis*, dont une technique rationnelle d'élevage a été proposée (Rivière et Pichon, 1978), quelques observations supplémentaires sur la vie aquatique de cette espèce ont été effectuées.

ŒUFS

Ils sont analogues aux œufs de *T. splendens* (Wiedemann), redécrits récemment par Furumizo et Rudnick (1978) : en forme de ballon de rugby, ils sont recouverts de petits tubercules. Ceux-ci, probablement lipidiques, sont très hydrofuges et confèrent à l'œuf une grande flottabilité. Mais au moindre frottement, ils peuvent se détacher et l'œuf risque alors de couler et de se noyer. Pour transporter les œufs, il est donc préférable de les disposer sur un papier filtre imbibé d'eau plutôt que dans un flacon.

Ce caractère hydrofuge distingue fondamentalement *T. amboinensis*, *T. splendens* et *T. rutilus* (Coq.) de *T. brevipalpis* (Theobald), dont les œufs en forme de tonnelet, sont placés verticalement en dessous de la surface de l'eau. Le fait d'être placé au-dessus ou au-dessous de l'interface est favorable ou défavorable suivant les circonstances.

* Entomologistes médicaux ORSTOM, Unité d'Entomologie médicale, Institut de Recherches Médicales « Louis Malaré » (IRMLM), B. P. 30, Papeete, Tahiti (Polynésie Française).

Les œufs hydrofuges risquent d'être éjectés du gîte par le vent ou par des gouttes de pluie qui agitent la surface. Du côté air de l'interface, ils sont protégés au moins en partie contre les prédateurs aquatiques, ne serait-ce que parce qu'ils sont, sous certains angles, invisibles (réfraction).

Ce caractère est également important pour la conduite d'élevage de masse. En effet, il implique que les œufs ont tendance à être agglomérés ensemble, d'où des risques de cannibalisme précoce plus grands que chez *T. brevipalpis*, dont la répartition des œufs est beaucoup plus homogène.

Les œufs de *Toxorhynchites* ne supportent pas, contrairement aux œufs d'*Aedes*, la dessiccation, même lorsque l'embryogénèse est terminée. Muspratt (1951) observe cependant que, chez *T. brevipalpis*, si les œufs sont maintenus dans une atmosphère saturée d'humidité, l'éclosion se déroule normalement, mais les larves ne sortent pas du chorion entrouvert. Elles peuvent rester ainsi viables pendant quatre ou cinq jours. Ce phénomène pouvant être utilisé pour limiter le cannibalisme précoce en élevage de masse, nous avons réalisé chez *T. amboinensis* un essai dans les mêmes conditions. Il ne semble pas que l'éclosion incomplète existe chez cette espèce : la larve se dégage immédiatement après la rupture du chorion, se met à ramper sur le papier filtre humide et ne peut pas survivre dans ces conditions plus de 24 à 48 heures.

L'éclosion a lieu 48 h environ après la ponte. Contrairement à *T. splendens*, dont les œufs sont fendus longitudinalement (Furumizo & Rudnick, 1978) ceux de *T. amboinensis* sont fendus transversalement, les deux moitiés d'enveloppe restant fréquemment rattachées par un mince lambeau de chorion.

LARVES

Comme celles de *T. splendens* (Furumizo et Rudnick, 1978), les jeunes larves de *T. amboinensis* sont très sensibles à la privation de nourriture, et ne peuvent pas jeûner pendant plus d'un jour ou deux. Dès une heure après son éclosion, la larve néonate est capable de consommer la première proie, qui peut être une congénère.

Au cours de leur développement, les larves de *T. amboinensis* présentent deux types de comportement diamétralement opposés. Le premier correspond aux deux premiers stades larvaires et au début du 3^e stade, ce qui équivaut à peu près aux 6 premiers jours de vie larvaire. Après une période transitoire correspondant à la fin du 3^e stade, on observe le second type de comportement lors du 4^e stade larvaire, qui dure une semaine environ au minimum.

Les jeunes larves de *T. amboinensis* restent collées à la surface presque en permanence, à la manière des larves

d'Anophèles. Leur répartition est extrêmement homogène, contrairement aux larves-proies habituelles, du genre *Aedes*, qui sont lucifuges et ont tendance à se concentrer dans la partie la plus sombre du récipient. En fait, nous avons constaté que les jeunes larves de prédateur ne montrent aucune sensibilité aux variations brutales d'intensité lumineuse. Elles semblent aveugles. Comme le suggère l'hypertrophie de leurs soies, il semble que le stimulus qui les oriente vers leurs proies soit essentiellement tactile. L'information leur est normalement transmise par l'onde résultant d'un léger impact sur l'interface air-liquide, qui est habituellement créé par la remontée d'une larve-proie venant respirer à la surface. Si l'on approche un petit objet opaque de la larve, sans toucher la surface, on n'obtient aucune réaction. Par contre, lorsque l'on perce légèrement la surface à l'aide d'une fine aiguille à une distance pouvant aller jusqu'à 2 ou 3 cm, la larve pivote immédiatement autour de son siphon et s'oriente avec précision vers le point d'impact, puis elle s'avance lentement vers l'origine du choc, en « glissant », c'est-à-dire en maintenant son corps collé contre l'interface. Au moindre contact avec un objet en mouvement, son réflexe de préhension se déclenche : elle actionne ses brosses buccales transformées en crochets, qui rabattent la proie vers les mandibules. Celles-ci sont dentées et la poussent dans le tube digestif.

Une fois ce processus enclenché, la larve est apparemment incapable de rejeter sa proie, même si celle-ci est aussi grande qu'elle. Cette phase de déglutition est une phase d'extrême vulnérabilité pour la larve prédatrice ; en particulier, on peut alors la manipuler très facilement. Elle court à ce moment le plus gros risque d'être victime de cannibalisme, car sa proie, en se débattant, transmet à la surface des vibrations qui attirent les larves prédatrices voisines. A ce stade, celles-ci sont apparemment incapables de faire la discrimination entre les larves de l'espèce-proie et celles de leur propre espèce.

Il semble donc que la régularité dans la répartition des jeunes larves de *T. amboinensis* soit la résultante de leur cannibalisme, et que celui-ci soit la conséquence de leur cécité. Cette observation justifie le choix de larves de *C. p. fatigans* pour les nourrir en production intensive, car elles sont également réparties d'une manière assez homogène en surface. D'autre part, il est préférable d'utiliser des petites larves-proies, car elles sont ingérées plus rapidement ; leurs prédateurs sont donc moins exposés au cannibalisme.

Il semble qu'on limiterait considérablement le cannibalisme, cause principale de mortalité larvaire, en homogénéisant la répartition des œufs à la surface, en synchronisant leur éclosion, puis en cherchant à réduire les probabilités de rencontre entre jeunes larves, soit en modifiant la tension superficielle du liquide d'élevage, soit par tout autre moyen qui perturberait ou limiterait la propagation des ondes de surface. Dans la nature, on peut se demander si l'impact des gouttes de pluie sur la surface

d'un gîte n'est pas également susceptible d'accroître le cannibalisme des jeunes larves de *T. amboinensis*. Nous n'avons pas observé chez *T. amboinensis* le « dandinement » des larves de 2^e, 3^e stades qui marque leur confrontation chez *T. splendens*, et qui paraît limiter leur cannibalisme (Furumizo et Rudnick, 1978).

Le troisième stade représente une transition : les larves ont tendance à se concentrer davantage dans la partie la plus ombragée du récipient. Peut-être en rapport avec le développement du sens de la vue, la mue entre le 3^e et le 4^e stade est marquée par une nette modification de la forme céphalique qui devient beaucoup plus large et massive.

Par leur répartition dans un récipient inégalement éclairé, les larves âgées de *T. amboinensis* montrent, comme celles d'*Aedes*, un très net phototropisme négatif. D'autre part, elles sont extrêmement sensibles aux variations brutales d'intensité lumineuse, surtout dans le sens lumière-obscurité. Ce réflexe de fuite pourrait être une adaptation de défense contre les prédateurs (lézards, oiseaux). Enfin, elles semblent alors faire une parfaite discrimination entre les larves-proies et leurs congénères, du moins celles qui ont à peu près le même âge qu'elles. Même laissées sans nourriture elles peuvent coexister plusieurs jours les unes contre les autres dans un coin du récipient sans s'entredévorer. Ceci distingue nettement *T. amboinensis* de *T. splendens*, chez qui le cannibalisme semble plus prononcé aux 3^e - 4^e stades, même en présence d'un excès de larves-proies (Furumizo et Rudnick, 1978). Chez l'espèce américaine *T. rutilus*, le cannibalisme semble restreint, comme chez *T. amboinensis*, aux stades précoces (Focks et Boston, 1979).

La capture de la proie peut avoir lieu en surface, mais plus généralement la larve prédatrice se tient au fond du récipient, immobile comme à l'affût. Ceci se produit plus fréquemment vers la fin de l'après-midi. La nuit et le matin, elle reste pratiquement immobile à la surface, le corps généralement incliné à 45°.

La larve prédatrice ne poursuit pas sa proie, même si celle-ci ne passe pas très loin de ses pièces buccales, mais elle paraît la suivre du regard, car sa tête s'oriente vers une proie proche et accompagne ses évolutions. Même lorsque la capture a lieu en surface, la larve-proie est généralement saisie avant qu'elle ait touché la surface avec son siphon respiratoire. D'autre part, un léger impact avec un objet transparent sur ou sous l'interface ne provoque aucune réaction sur la larve âgée de *T. amboinensis*.

Le stade « tueur »

Lorsqu'elles sont proches de la nymphose, les larves de *Toxorhynchites* tuent habituellement leurs larves proies sans les manger. Ce « killing stage » a été observé pour la première fois par Van Someren (1948) chez *T. ruwenzori*

(Van Someren). Ce comportement, observé chez les espèces du Nouveau Monde et de l'Ancien Monde, est considéré comme une adaptation pour protéger la nymphe, fragile et vulnérable. Chez *T. amboinensis*, l'approche de la nymphose se caractérise également par l'élimination de toutes les larves vivantes, et par la présence de cadavres de larves-proies, sur le fond des plateaux d'élevage.

Comme Hartberg *et al.*, (1978) chez *T. brevivalpis*, nous avons isolé chez *T. amboinensis* une mutation « larve blanche », récessive, dont le pigment rouge-acajou n'est pas formé. Chez celles-ci il est aisé de suivre, par transparence, le transit des proies dans le tube digestif. On peut observer sous la loupe l'absorption consécutive de plusieurs larves d'*Aedes*-proies du même stade larvaire. La proie est avalée en entier, à la manière du boa. Dès le début de la déglutition, les caecums thoraciques se mettent à se contracter. On voit que chaque nouvelle proie pousse la précédente vers l'intérieur. Au bout de quelques ingestions, on observe la déjection de larves-proies, dont il ne reste plus que la cuticule, sous la forme d'une exuvie en parfait état.

Quand on effectue la même observation chez des larves pré-nymphales de *T. amboinensis*, on constate que celles-ci continuent à absorber des larves-proies, qui dans ce cas restent pratiquement intactes dans le tractus digestif. Lorsque la larve prédatrice est repue, elle défèque des cadavres de larves-proies. En général les larves prédatrices ne sont apparemment pas capables de saisir une proie sans l'absorber. Dans la mesure où on le définit comme l'exécution de proies sans absorption, le stade tueur n'existe pas chez les larves pré-nymphales de *T. amboinensis*. A ce stade correspond seulement un défaut de digestion des proies. Dans la mesure où toutes les larves-proies sont éliminées, ce comportement est équivalent au stade tueur, et paraît en constituer une forme primitive.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM le 27 novembre 1979.

BIBLIOGRAPHIE

- FOCKS (D. A.), BOSTON (M. D.), 1979. — A quantified mass-rearing technique for *Toxorhynchites rutilus rutilus*. *Mosquito News*, 39, 3 : 616-619.
- FURUMIZO (R. T.), RUDNICK (A.), 1978. — Laboratory studies of *Toxorhynchites splendens* (Diptera : Culicidae) : Biological observations. *Ann. entomol. Soc. Am.*, 71 : 670-673.
- HARTBERG (W. K.), GERBERG (E. J.), HOPKINS (T. M.), 1978. — White larva, a mutant in the mosquito *Toxorhynchites brevivalpis*. *Mosquito News*, 38, 4 : 563-565.
- MUSPRATT (J.), 1951. — The bionomics of an African *Megarhinus* (Diptera : Culicidae) and its possible use in biological control. *Bull. ent. Res.*, 42 : 355-370.

- PICHON (G.), RIVIÈRE (F.), THIREL (R.), 1976. - Projet *Toxorhynchites* : récolte intensive de *Toxorhynchites* dans l'île de Tutuila (Samoa américaines). Notes sur les gîtes larvaires des différents *Culicidae*. *Multigr. IRMLM*, n° 440/IRM/J.5, 26 p.
- RIVIÈRE (F.), PICHON (G.), DUVAL (J.), THIREL (R.), TOUDIC (A.), 1978. - Introduction de *Toxorhynchites amboinensis* (Doleschall, 1857) (*Diptera* : *Culicidae*) en Polynésie Française. *Multigr. IRMLM*, n° 824/IRM/J.5 du 27 octobre : 24 p.
- RIVIÈRE (F.), PICHON (G.), 1978. - Laboratory and field studies of *Toxorhynchites amboinensis* as a biological control agent in Tahiti. *Multigr. IRMLM*, WHO seminar on subperiodic filariasis, Apia, 1-4 May 1978, 8 p.
- SOMEREN (E. C. C. Van), 1948. - Ethiopian *Culicidae* : some new mosquitoes from Uganda. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B)*, 17 : 128-132.
- TRPIS (M.), 1973. - Interaction between the predator *Toxorhynchites brevipalpis* and its prey *Aedes aegypti*. *Bull. Org. mond. Santé*, 49 : 359-65.