Introduction

This CD-ROM contains the Ph.D. thesis of Dr. Joseph-Jean MUSSO.

All pages of the printed book are saved as “TIFF”-data files. Please use an image software to view the pages. You can also use **I_VIEW32.EXE** on the root directory of this CD-ROM.

Permission

Dr. MUSSO gave the permission to scan his dissertation and to save it on CD-ROM (pers. comm.: Dr. Jean-Michel MALDES (Montpellier) by email - March 16 2001).

Copyright: Dr. Joseph-Jean MUSSO
It is absolutely prohibited to use the offered data for commercial purposes.

Frankfurt, April 15 2001
Fritz Geller-Grimm

UNIVERSITÉ DE DROIT, D'ÉCONOMIE ET DES SCIENCES

D'AIX-MARSEILLE

THESE

présentée à la

FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES

de Saint-Jérôme

pour obtenir le

GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

par

Joseph-Jean MUSSO

RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT, LA NUTRITION ET L'ÉCOLOGIE DES *ASILIDAE (DIPTERA - BRACHYCERA)*

Soutenue le 24 juin 1978 devant la Commission d'Examen

MM. F. VAILLANT, L. TSACAS — Rapporteurs

J. GIUDICELLI

R. AMAR

A. GIRARDIE

UNIVERSITÉ DE DROIT, D'ÉCONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE

THESE

présentée à la
FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES
de Saint-Jérôme
pour obtenir le
GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

par

Joseph-Jean MUSSO

RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT, LA NUTRITION ET L'ÉCOLOGIE DES *ASILIDAE (DIPTERA - BRACHYCERA)*

Soutenue le 24 juin 1978 devant la Commission d'Examen

MM. F. VAILLANT, L. TSACAS — Rapporteurs
J. GIUDICELLI
R. AMAR
A. GIRARDIE

A la mémoire de mon fils.

AVANT-PROPOS

Avant d'exposer le résultat de mes recherches, je suis heureux de pouvoir remercier tous ceux qui m'ont accordé leur aide.

Je tiens avant tout à rappeler le souvenir de Monsieur le Professeur TIMON-DAVID. Il fut pour moi un Maître bienveillant et un guide sûr. Eminent Diptériste, il a été l'initiateur de mes recherches. Je voudrais apporter par le présent travail un fervent hommage à sa mémoire.

Monsieur le Professeur VAILLANT a suivi mes recherches depuis leur début. J'ai sollicité ses critiques en raison de sa haute compétence diptérologique. Je lui suis reconnaissant pour ses conseils, son aide et l'intérêt qu'il porte à ce travail en acceptant de le juger.

Monsieur TSACAS, Maître de recherches au C.N.R.S., m'a fait bénéficier de sa connaissance approfondie des Asilides et des Diptères en général. En dépit de lourdes charges scientifiques et administratives, il a suivi de très près la rédaction, la présentation et la mise au point définitive de cet ouvrage . Qu'il trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

Monsieur le Professeur GIUDICELLI m'a accepté dans son laboratoire en 1970 et m'a permis de disposer de tous les moyens matériels nécessaires. Il m'a fait bénéficier largement de ses vastes connaissances écologiques. Je lui exprime ma vive gratitude.

Monsieur le Professeur AMAR a accepté d'examiner, avec toute sa compétence et son dévouement, ce mémoire. Je l'en remercie bien vivement.

Toutes les expérimentations sur le venin des Asilides ont été réalisées sur des Criquets. Je remercie Monsieur le Professeur GIRARDIE pour avoir mis à ma disposition une grande partie de ses élevages et suis très heureux qu'il ait accepté de participer à ce jury.

Je désire par ailleurs remercier tout particulièrement Mesdames V. RICHTER de l'Université de Léningrad et M. WEINBERG du Muséum d'Histoire naturelle "Grigore Antipa" de Bucarest pour la détermination, souvent délicate, de certaines espèces paléarctiques.

Il m'est agréable d'associer à ces remerciements tous mes amis du Département de Zoologie ou d'ailleurs. Leur aide efficace et dévouée m'a été d'un grand secours et je leur dis à tous ma gratitude et ma sincère amitié :

Monsieur BIGOT, Maître de recherches au C.N.R.S., pour la détermination de la plupart des proies des Asilides et pour ses conseils toujours fort utiles,

Monsieur BUSCARLET, Ingénieur au C.E.N. de Cadarache (service de Radioagronomie), pour sa précieuse collaboration et l'environnement technique mis aimablement à ma disposition,

Messieurs CHAIX et DONADEY, Assistant et Maître-Assistant, pour leur aide dans tout ce qui concerne les techniques de microscopies photonique et électronique,

Messieurs GARNIER et HABAY, pour leur collaboration et leur dévouement sans limite manifestés au cours des sorties sur le terrain et du tri au labboratoire,

Monsieur LEGIER, Assistant, sans son concours et sa compétence le traitement mathématique des données et leur interprétation, en particulier pour l'écologie des larves d'Asilides, n'auraient pu être menés à bien,

Monsieur PREVOT, Maître-Assistant, a lu et critiqué chaque étape de cette recherche et n'a cessé de me prodiguer ses conseils et ses encouragements tout au long de ce travail.

Enfin, je remercie très sincèrement Monsieur GAUTIER pour le développement des photographies et Madame PASSEREL pour la présentation dactylographique de cette thèse.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

CHAPITRE I - DÉVELOPPEMENT DES *ASILIDAE* 3

INTRODUCTION 3

I - ETUDE COMPAREE DES STADES PREIMAGINAUX 4

1 - Ponte et oeufs 4

A - Lieux de ponte 4

B - Obtention des oeufs 5

a) Dans la nature 5

b) Au laboratoire 5

C - Principaux caractères différentiels 6

a) Oeufs pigmentés 6

b) Oeufs non pigmentés 7

c) Oeufs enveloppés de grains de sable 11

2 - Les larves 15

A - Les néonates 15

a) Caractères généraux 16

b) Capsule céphalique 16

c) Système trachéen 20

d) Tube digestif 20

e) Principaux caractères différentiels 20

f) Conclusion 24

B - Larves de stade II : Cas de *Machimus rusticus* 28

C - Larves de dernier stade 32

a) Caractères généraux 32

b) Principaux caractères différentiels 34

3 - Les nymphes 38

A - Caractères généraux 38

B - Principaux caractères différentiels 41

II - CYCLE BIOLOGIQUE DE *MACHIMUS RUSTICUS* 45

1 - Développement embryonnaire 46

2 - Développement larvaire 47

A - Rappel des observations antérieures 47

B - Développement larvaire de *Machimus rusticus* 47

a) Conditions expérimentales 47

b) Résultats 48

3 - Développement nymphal 54

4 - Discussion 54

5 - Conclusion 56

CONCLUSION 58

CHAPITRE II - NUTRITION CHEZ LES *ASILIDAE* 59

INTRODUCTION 59

I - ANALYSE ECOPHYSIOLOGIQUE DE LA NUTRITION DES LARVES 59

1 - Nutrition chez les larves des stades I et II de *Machimus rusticus* 60

A - Larves de stade I 60

Historique 60

a) Conditions expérimentales 60

b) Observations 61

c) Discussion 62

B - Larves de stade II 63

a) Observations 63

b) Discussion 65

2 - Nutrition chez les larves à partir du stade III 66

A - Expériences montrant l'absence de phytophagie 70

a) Protocole expérimental 70

b) Résultats 70

B - Mise en évidence du régime carnivore 71

a) Observations 71

b) Expérimentations 73

c) Résultats 74

C - Rôle de l'eau et des composés organiques et minéraux dans l'alimentation des larves d'Asilides 76

Expérience n° 1 76

a) Radioéléments et techniques de radiomarquage 76

b) Mesure de la radioactivité 79

c) Conditions expérimentales 79

d) Résultats expérimentaux 80

e) Conclusion 81

Expérience n° 2 82

a) Remarques préliminaires 82

b) Protocole expérimental 82

c) Méthodes de mesure de la radioactivité 85

d) Résultats 85

e) Discussion sur le métabolisme du ^{14}C chez les larves d'Asilides 87

Conclusion 89

II - ETHOLOGIE DE LA PREDATION ET DONNEES PHYSIOLOGIQUES SUR LA DIGESTION DES IMAGOS 90

Introduction 90

1 - Recherche de la proie 91

A - Comportement de recherche, à l'affût sur le sol 92

B - Comportement de recherche, à l'affût sur les supports végétaux 96

a) Comportement de recherche, à l'affût sur les souches et les troncs d'arbres morts abattus 96

b) Comportement de recherche, à l'affût sur la végétation arbustive et arborescente 99

c) Comportement de recherche, à l'affût sur la strate herbacée 100

2 - Les proies 103

A - Listes de proies 103

B - Relations prédateur-proie 104

3 - Capture et immobilisation des proies 109

Immobilisation mécanique 109

Immobilisation chimique : rôle des glandes salivaires 115

Historique 115

A - Les glandes thoraciques 116
a) Anatomie, histologie, ultrastructure 116
b) Etude expérimentale sur le rôle des glandes thoraciques . 126

B - Les glandes labiales 137

C - Discussion 148

4 - Ingestion des proies 149

Introduction 149

A - Processus d'absorption de la proie 150
a) Observations 150
b) Description des différentes phases d'absorption 151

B - Etude des mécanismes intervenant dans l'exodigestion 156
a) Cas des glandes labiales 156
b) Rôle des glandes thoraciques 156
c) Rôle des sécrétions stomacales 158

C - Discussion 161

Conclusion 164

CHAPITRE III - ECOLOGIE DES *ASILIDAE* 167

INTRODUCTION 167

I - GENERALITES SUR LA REPARTITION DES ASILIDES EN BASSE-PROVENCE 168

1 - Les troncs d'arbres morts 168

2 - Le sol 170

3 - Conclusion 173

II - PERIODES DE VOL 177

III - LONGEVITE IMAGINALE 179

IV - RYTHME DES ACTIVITES JOURNALIERES 183

V - MIGRATIONS 189

VI - ROLE ET IMPORTANCE DES ASILIDES DANS L'EQUILIBRE DES COMMUNAUTES ENTOMOLOGIQUES 196

1 - Description de la station 197

A - Caractères généraux 197

B - Physionomie détaillée des principaux biotopes 198

2 - Etude des adultes 202

A - Répartition spatiale 202

B - Compétition 207

C - Esquisses de chaînes alimentaires 215

D - Estimation de l'effectif de quelques populations d'Asilides et évaluation des proies capturées 217

a) Estimation de l'effectif de trois populations 217

b) Evaluation des proies capturées 222

3 - Etude des peuplements larvaires d'Asilides 224

A - Gîtes larvaires 224

B - Prélèvements 224

C - Aperçu sur la structure des communautés d'Arthropodes édaphiques de la station 225

a) Densité des peuplements 225

b) Abondance relative des divers peuplements 225

c) Diversité des peuplements 233

D - Répartition et structure des communautés larvaires d'Asilides 235

a) Abondance générale des espèces 235

b) Abondance relative 236

c) Relations biotopes-larves : cas des Asilides 240

d) Relations biotopes-larves : cas des autres prédateurs et des proies 245

e) Mode de répartition des larves d'Asilides 247

DISCUSSION 249

CONCLUSION 252

CONCLUSION GENERALE 255

ANNEXES 259

I - REPERTOIRE ANALYTIQUE DES *ASILIDAE* 261

II - LISTES DES PROIES 285

III - METHODES ET TECHNIQUES 295

BIBLIOGRAPHIE 301

INTRODUCTION GENERALE

Par le nombre d'espèces décrites (plus de 5000), la famille des *Asilidae* vient au quatrième rang dans l'ordre des Diptères faisant suite à celles des *Tipulidae*, des *Tachinidae* et des *Syrphidae*. Pourvus de pièces buccales vulnérantes, les représentants de cette famille se classent parmi les Insectes piqueurs, très nombreux chez les Diptères. Le régime alimentaire des Diptères piqueurs peut présenter de multiples variations : à côté des formes strictement hématophages sur les Vertébrés comme les *Simuliidae*, les *Culicidae* et les *Tabanidae*, on observe des familles où certaines espèces sont hématophages, d'autres zoophages (*Ceratopogonidae*, *Rhagionidae*) ou bien encore prédatrices ou floricoles (*Empididae*).

Si, chez les *Asilidae*, certaines espèces ont été accusées d'hématophagie, il apparaît aujourd'hui que ce comportement est accidentel et que toutes les espèces, sans exception, se nourrissent aux dépens d'autres Insectes qu'elles capturent au vol.

Cette uniformité est remarquable en ce qui concerne le régime trophique des imagos mais qu'en est-il chez les larves pour lesquelles on ne dispose que de rares observations faisant état de moeurs saprophages, phytophages ou carnivores ?

Compte tenu de l'état actuel de nos connaissances, je me suis alors plus particulièrement attaché à définir le régime alimentaire des larves d'Asilides et à étudier, chez les imagos, certains aspects du comportement prédateur, en particulier ceux liés à l'immobilisation et à l'ingestion des proies.

Cette étude éthologique et physiologique de la prédation sera complétée, pour une meilleure compréhension et une analyse plus détaillée du rôle prédateur des *Asilidae*, par une étude biologique et écologique apportant un certain nombre de données essentielles sur la durée de développement des stades immatures, sur la longévité des adultes, sur la densité et la répartition des populations d'Asilides tant aux stades larvaires qu'à l'état imaginal.

Les problèmes de systématique seront peu étudiés ici à l'exception de comparaisons établies entre divers types d'oeufs et entre quelques stades préimaginaux non encore décrits. En effet, durant les dernières années, de nombreux remaniements sont intervenus dans la systématique des *Asilidae* et plusieurs classifications ont été proposées concernant les 400 genres répartis dans le monde. Selon les auteurs (BROMLEY, 1946, HULL, 1962, MARTIN, 1968, OLDROYD, 1969, 1974, PAPAVERO, 1973), cet-

te famille de Diptères est divisée en 2, 3, 4, 5 ou 8 sous-familles. MARTIN (1968) propose même de séparer le genre *Leptogaster* des *Asilidae* et de créer une nouvelle famille : les *Leptogastridae* (the grass flies).

Selon KNUTSON (1976), il semblerait que les dernières tentatives de classification élaborées par PAPAVERO, 1973 (8 sous-familles d'*Asilidae*, *Leptogastrinae* non compris) et basées sur l'étude des relations phylogénétiques des *Asilidae* apportent quelques améliorations par rapport aux précédentes classifications.

Cependant, tous les auteurs ne partagent pas le même point de vue, en particulier le fait de conférer à la sous-famille des *Leptogastrinae* le statut de famille (JANSSENS, 1969). Il m'a donc semblé préférable, dans cette étude et dans le répertoire analytique exposé à la fin consacré uniquement à l'étude des espèces paléarctiques, de conserver la classification de HULL (1962), généralement admise par la plupart des auteurs et certainement la moins contestée à l'heure actuelle.

CHAPITRE I

DEVELOPPEMENT DES *ASILIDAE*

INTRODUCTION

Parmi les 5000 espèces que renferme la famille des *Asilidae*, KNUTSON (1972, 1976) estime que 2 pour cent seulement sont connus aux stades préimaginaux. Ces informations concernent généralement trois sous-familles : les *Asilinae*, les *Dasypogoninae*, les *Laphriinae*. Les observations ayant trait aux *Leptogastrinae* sont rares et un seul travail a été établi pour les *Megapodinae*, sous-famille néotropicale (KNUTSON, 1976).

J'ajouterai que la plupart de ces renseignements concernent les aspects morphologiques des nymphes et des larves de dernier stade et que les données biologiques et écologiques sont pratiquement inexistantes. Quant aux larves néonates, nos connaissances sont encore plus réduites puisqu'elles n'ont été signalées et décrites, en général très sommairement, que pour une quinzaine d'espèces.

Toutes ces raisons m'ont donc amené à orienter une partie de mes recherches vers l'étude des stades préimaginaux des *Asilidae*. Je me suis ainsi efforcé, dans la première partie de ce chapitre, d'apporter quelques données complémentaires et originales sur la morphologie et l'anatomie de quelques espèces au cours de leur développement et de dégager leurs principaux caractères différentiels*. La deuxième partie est consacrée à l'étude du développement des *Asilidae*, plus particulièrement au cycle biologique de *Machimus rusticus*, espèce appartenant à la sous-famille des *Asilinae*.

Les descriptions sont en totalité originales et concernent des espèces recueillies sur le terrain ou obtenues à partir d'oeufs pondus au laboratoire. Les espèces étudiées sont les suivantes :
1°) *Andrenosoma atra* (O, LI, N)**;2°) *A. bayardi* (O, Ld, N); 3°) *Antipalus varipes* (O, LI, N); 4°) *Dasypogon diadema* (Ld, N); 5°) *Dioctra bicincta* (Ld, N); 6°) *Dysmachus hamulatus* (N); 7°) *Epitriptus setosulus* (Ld, N); 8°) *Eutolmus kiesenwetteri* (O, LI, N); 9°) *Holopogon venustus* (Ld, N); 10°) *Machimus fimbriatus* (O, LI, Ld, N); 11°) *M. pili-*

---

* La description détaillée des espèces aux différents stades du développement fera l'objet de publications ultérieures.

** O : oeuf; LI : larve néonate; Ld : larve au dernier stade; N : nymphe.

pes (O, Ld, N); 12°) *M. rusticus* (O, LI, II - Ld, N); 13°) *Neomochtherus aquitanus* (Ld, N); 14°) *N. confusus* (Ld, N).

I - ETUDE COMPAREE DES STADES PREIMAGINAUX

1.- PONTE ET OEUFS

A - L i e u x d e p o n t e

Les Asilides pondent dans des milieux très variés :

- dans la strate arbustive : les femelles placent leurs oeufs sous les feuilles, à l'aisselle des tiges et des feuilles, dans les graines ou dans de simples recoins formés par la bifurcation des branches; c'est le cas de *Neoitamus cyanurus* (MELIN, 1923), de *Molobratia teutonus* (ADAMOVIC, 1972) et de *Machimus setibarbus* (observations personnelles).

- dans le bois mort : les oeufs sont pondus dans les fissures, les cassures et les craquelures du bois ou de l'écorce ou dans n'importe quelle excavation, grande ou petite. Un tel comportement de ponte caractérise tous les *Andrenosoma* et sans doute les *Choerades* et plus généralement tous les *Laphriinae*.

- dans la strate herbacée : les femelles pondent leurs oeufs dans les tiges et les épillets de Graminées, cas de nombreux *Asilinae* (ADAMOVIC, 1973); les tiges creuses et fissurées sont particulièrement recherchées par *Machimus rusticus* (Pl. I; 8, p. 9), *M. fimbriatus*, *Eutolmus kiesenwetteri* (Pl. VI ; 5, p. 101)

- sur le sol : les oeufs sont en général déposés à terre ou parmi les petits cailloux. Ce type de ponte a été observé chez *Dasypogon diadema*, *Antiphrisson trifarius* et caractérise probablement *Antipalus varipes*, comme nous le verrons dans les pages suivantes.

- dans le sol : la femelle enfonce dans le substrat son ovipositeur ainsi que les derniers segments abdominaux. Ce comportement a été signalé chez *Satanas gigas* Evers. par DEKHTIAREV (*in* SEGUY, 1950), chez *Stenopogon sabaudus* (ADAMOVIC, 1972); je l'ai également observé chez *Machimus pilipes* mais, dans ce dernier cas, seul l'ovipositeur pénètre en terre.

Dans tous les cas, y compris celui des espèces pondant dans le sol, les femelles recherchent, pour le dépôt de l'oeuf, les zones abritées du soleil où les conditions de température sont les plus favorables (cf. *Andrenosoma bayardi*, chap. III, p. 194)

B - Obtention des oeufs

a) dans la nature :

Mis à part les oeufs appartenant au genre *Mallophorina* : *M. guildiana* Will., *M. frustra* Prit., *M. pulchra* Prit. (LINSLEY, 1960; DENNIS et LAVIGNE, 1976) qui sont pondus en une seule fois et rassemblés en une masse compacte de 5 à 13 mm de long, renfermant jusqu'à 390 oeufs, les oeufs des autres espèces sont déposés isolément ou par petits groupes d'une dizaine, quelquefois moins, ce qui rend peu aisées leur recherche et leur récolte.

b) au laboratoire :

On obtient facilement, pour certaines espèces, un nombre d'oeufs assez élevé. Pour cela, on capture, dans la nature, soit des femelles gravides dont le comportement de ponte est en général très reconnaissable, soit des femelles accouplées. Les femelles sont ensuite transportées séparément dans des piluliers obturés par une gaze. En fonction des modalités de ponte de l'espèce, on introduit dans le pilulier soit une faible couche de terre ou de sable (pour *Machimus pilipes, Antipalus varipes*), soit quelques morceaux de bois (pour *Andrenosoma bayardi* et *A. atra*), soit quelques tiges de Graminées préalablement fendues (pour *Machimus rusticus, M. fimbriatus, Eutolmus kiesenwetteri*).

Les oeufs sont en général pondus dans les 48 heures et retrouvés sur les différents supports ou collés sur les parois de verre et les mailles de la gaze. Les adultes placés dans ces conditions ne survivent que très peu de temps, 2 ou 3 jours au maximum. Cette méthode s'est révélée totalement inefficace pour quelques espèces, en particulier *Stenopogon sabaudus* et *Dasypogon diadema*.

Le nombre d'oeufs récoltés varie considérablement d'un individu à l'autre. Ainsi, les pontes de 19 femelles de *Machimus rusticus* ont fourni les résultats suivants (Tabl. 1)

Etat des 19 femelles lors de la capture	Gravides (6 individus)						Accouplées (13 individus)											
Larves néonates récoltées ★	35	43	50	151	169	171	3	35	123	126	128	140	147	169	198	209	217	233	314

Tableau 1

★ Pour éviter de détériorer les oeufs lors de leur recherche dans les tiges de Graminées ou dans la terre, je me suis limité, dans la plupart des cas, au comptage des larves néonates.

Dans les mêmes conditions, j'ai pu récolter pour d'autres espèces :

Espèces	Femelles gravides	Femelles accouplées
1 *Machimus pilipes*		268 néonates
1 *Andrenosoma atra*		52 néonates
1 *Eutolmus kiesenwetteri*	38 néonates	
1 *Machimus fimbriatus*	30 néonates	
2 *Antipalus varipes*	10 et 75 oeufs	

Tableau 2

La fécondité des Asilides paraît donc variable d'une espèce à l'autre. Elle est importante dans le genre *Machimus* puisque les femelles de *M. rusticus* et *M. pilipes* sont susceptibles de pondre plus de 200 ou 300 oeufs en une seule journée. Une fécondité élevée est de règle chez les Diptères parasites qui déposent leurs oeufs loin de l'hôte. DU MERLE (1971) cite le cas de Diptères *Bombyliidae* (*Usia sp.*) qui pondent jusqu'à 400 oeufs par jour. LEONIDE (1969) signale chez certains *Nemestrinidae* des pontes supérieures à 4000 oeufs; des pontes considérables sont également indiquées par cet auteur chez les *Tachinidae* et les *Acroceridae*.

C - P r i n c i p a u x c a r a c t è r e s d i f f é r e n t i e l s

Trois types principaux d'oeufs peuvent être distingués :

a) des oeufs pigmentés
b) des oeufs non pigmentés
c) des oeufs dont le chorion est recouvert de sable

a) Oeufs pigmentés :

Ce type d'oeuf caractérise le genre *Andrenosoma* (*A. atra*, *A. bayardi*). Il n'a fait l'objet d'aucune description antérieure.

Les oeufs d'*A. atra* mesurent 800 à 900 µ de long et 350 à 400 µ dans leur plus grande largeur. Leur forme générale est ovale. Le chorion, relativement épais, de coloration brun rouge foncé, présente, au microscope électronique à balayage, une structure réticulée constituée de polygones irréguliers juxtaposés (Pl. I; 1).

Ces polygones sont limités par un relief sinueux très prononcé; leur plus grande longueur varie entre 15 et 20 µ. Aucune autre structure n'a été décelée à leur surface.

Des territoires hexagonaux à peu près semblables mais soulignés par des crêtes moins proéminentes sont également visibles chez *A. bayardi* (Pl. I; 2).

Une structure réticulée a été décrite par MELIN (1923) chez les oeufs de *Laphria* et de *Choerades* qui appartiennent, comme les *Andrenosoma*, à la sous-famille des *Laphriinae*. Il est possible qu'une certaine homogénéité puisse exister parmi les représentants de cette sous-famille.

b) Oeufs non pigmentés :

Ils sont généralement de couleur blanchâtre, quelquefois gris clair ou jaune très pâle. Ils se présentent suivant deux types :
- oeufs ornementés
- oeufs non ornementés

1/ Oeufs à surface pourvue d'ornementations.

Ils sont caractéristiques de *Machimus fimbriatus* et *Eutolmus kiesenwetteri*.

Cas des oeufs de *M. fimbriatus* :

Leurs dimensions varient de 1,4 à 1,5 mm de long à 0,5-0,6 mm dans leur plus grand diamètre. Ils sont de forme ovale, plus allongés et moins arrondis que ceux d'*Andrenosoma*. Le chorion est épais et présente une structure très particulière constituée de nombreux plis délimitant d'innombrables petites cavités de formes et de dimensions très variables : crevasses allongées, étroites, profondes, petits cratères circulaires ou évasés, etc... (Pl. I; 3, 4, 5).

De très nombreux orifices parsèment la surface externe du chorion (Pl. I; 4, 5). Les uns, de diamètre variable (0,5 à 1,7 µ), couvrent les parois ou le fond des cryptes creusant la couche superficielle de l'oeuf; ils sont relativement nombreux. Les autres, plus rares, de 1,7 à 1,8 µ de diamètre, sont situés au sommet de petits mamelons pointant çà et là parmi les plis du chorion.

Ces pores correspondent vraisemblablement aux aéropyles, zones spécialisées qui permettent avec les pseudomicropyles, les plastrons et autres structures, les échanges respiratoires à travers les enveloppes de l'oeuf. De telles formations communiquant avec des cavités aérifères situées en profondeur sont fréquentes chez les Insectes et ont été décrites par de nombreux auteurs*. Les oeufs de *M. fimbriatus* sont dépourvus de plastrons respiratoires tels qu'on les observe chez les oeufs d'Insectes aquatiques ou terrestres (HINTON, 1969) mais cela n'exclut pas leur présence à l'intérieur des couches plus profondes de l'oeuf. BARBIER et CHAUVIN (1974) si-

gnalent en effet que l'intérieur des aéropyles de l'oeuf de *Galleria mellonella* (Lépidoptère) est tapissé d'expansions filiformes rappelant la structure des microplastrons.

Cas des oeufs de *Eutolmus kiesenwetteri* :

Ovales comme ceux de *M. fimbriatus*, ils sont cependant plus petits (1 mm environ). Leur surface est homogène et recouverte d'innombrables petits mamelons de 1,5 µ de diamètre (Pl. I; 6, 7). Serrés et accolés les uns aux autres, ces tubercules sont réunis par leur base et constituent un réseau dense d'anastomoses délimitant ainsi de très nombreux orifices. Une telle structure semble correspondre aux microplastrons décrits par HINTON* chez certains Diptères terrestres.

Certains mamelons de plus grande taille sont creusés en cratères et perforés en leur centre (Pl. I; 7).

Ces structures particulières des oeufs de *M. fimbriatus* et *E. kiesenwetteri* n'ont jamais été signalées chez les *Asilidae*. DENNIS et LAVIGNE (1976), en effet, ne font état d'aucune structure fine particulière sur les oeufs de 10 espèces d'Asilides américains (4 *Asilinae* et 6 *Dasypogoninae*).

2/ Oeufs dépourvus d'ornementation.

Il faut classer dans cette catégorie les oeufs de *Machimus rusticus* et *M. pilipes* dont les tailles sont voisines de 1 mm. Aucune structure régulière n'apparaît au microscope à balayage**, seules quelques perforations (0,5 µ) sont visibles à la surface du chorion de *M. pilipes* (Pl. I; 9).

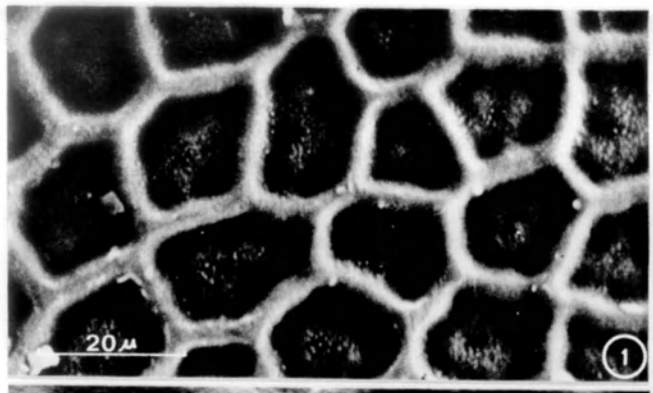
---

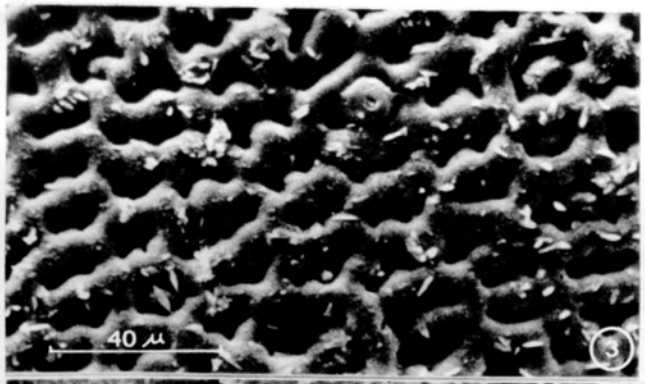
* On peut citer, entre autres, chez les Orthoptères (HARTLEY, 1971), les Hétéroptères (COBBEN, 1965; SALKED, 1972; CHAUVIN et al., 1973), les Diptères (HINTON, 1960, 1967 a et b, 1968, 1969, 1976), les Lépidoptères (HINTON, 1969; MATHENY et HEINRICHS, 1972, BARBIER et CHAUVIN, 1974).

** Quelques tubercules isolés sont visibles parfois à leur surface, dans certaines zones, mais il ne m'est pas possible, actuellement, de préciser s'il s'agit de structures spécifiques ou s'ils correspondent à des artéfacts.

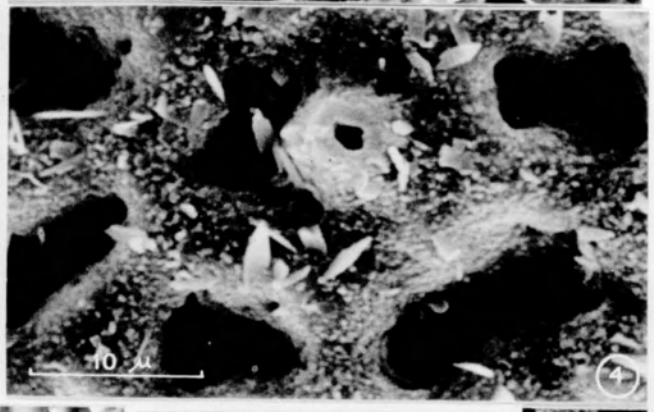
Planche I - Morphologie externe des oeufs →

1 : *Andrenosoma atra* - détails de la surface, observés au microscope à balayage, montrant la structure "en polygones"; 2 : *Andrenosoma bayardi* - idem (x 2400); 3-5 : *Machimus fimbriatus* - 3 : vue d'ensemble, 4-5 : détails de la surface montrant les crevasses, les mamelons et les orifices; 6-7 : *Eutolmus kiesenwetteri* - idem, 6 (x2400), 7 (x4800); 8 : *Machimus rusticus* - oeufs pondus à l'intérieur d'une tige de Graminée (x 4); 9 : *Machimus pilipes* - détails des orifices observés au microscope à balayage (x 5000); 10-11-12-13 : *Antipalus varipes* - 10-11 : oeufs pondus sur les parois de verre d'un pilulier - 10 : vue dorsale (x 6), 11 : vue ventrale (x 10); 12 : vue d'ensemble observée au microscope à balayage (x 50); 13 : détail du chorion au niveau de la zone de fixation; l'oeuf était fixé sur une tige de Graminée, les traces du végétal sont visibles à sa surface (flèche) (x 250).

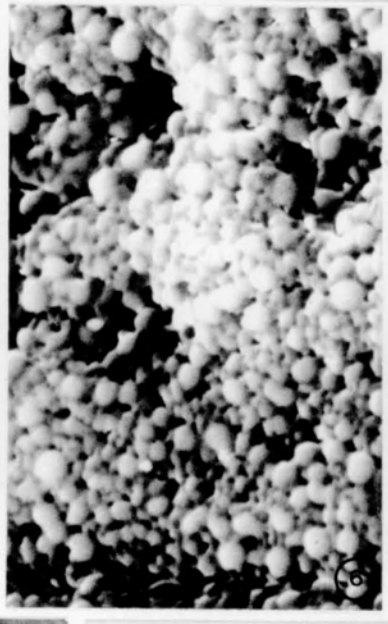

20 μ
1

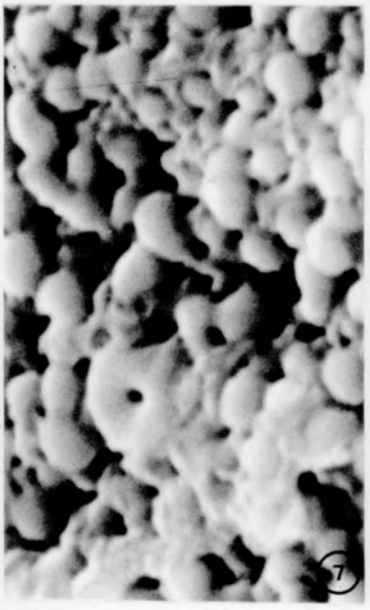

40 μ
3


2

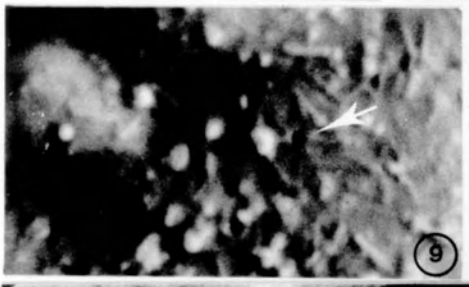

10 μ
4

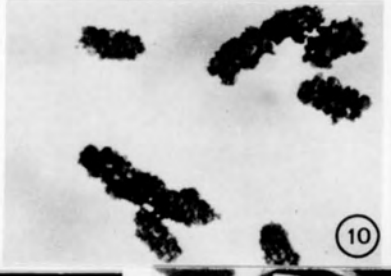

12 μ
5


6

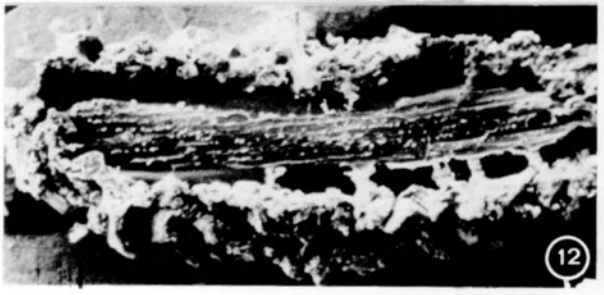

7

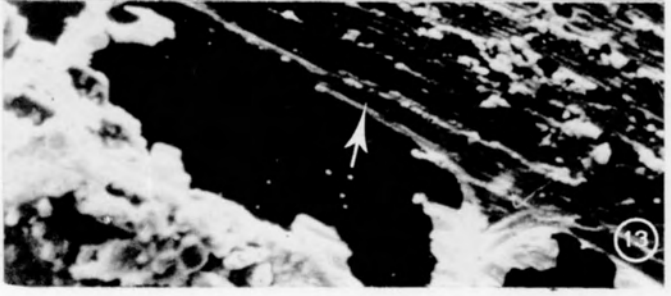

8


9


10


11


12


13

c) Oeufs enveloppés de grains de sable :

Cas des oeufs de *Antipalus varipes* :

1/ Description de l'oeuf.

L'oeuf présente, après la ponte, une structure très originale qui, à ma connaissance, n'a jamais été décrite pour une espèce donnée d'Asilide. Cet oeuf est, en effet, presque entièrement revêtu d'une fine pellicule de terre constituée de grains de sable très fins (Fig. 1; 1 - Pl. I; 10), de dimensions variables (10 à 150 µ), seule la portion qui adhère au support est lisse et dépourvue de sable (Pl.I; 11, 12).

L'oeuf est sans doute recouvert d'une substance adhésive sécrétée par des glandes annexées à l'appareil génital; en effet, toutes les particules de sable adhèrent fortement au chorion et l'oeuf colle parfaitement au support par la zone dépourvue de sable.

Dans la zone de fixation, l'enveloppe de l'oeuf est mince, de couleur blanchâtre et ne présente aucune perforation ni structure particulière (Pl. I; 13).

Cet aspect de l'oeuf, unique chez les *Asilidae*, est fréquent par contre chez les *Bombyliidae*, autre famille de Diptères, où plusieurs espèces sont caractérisées par des oeufs de ce type (BILIOTTI et al., 1965).

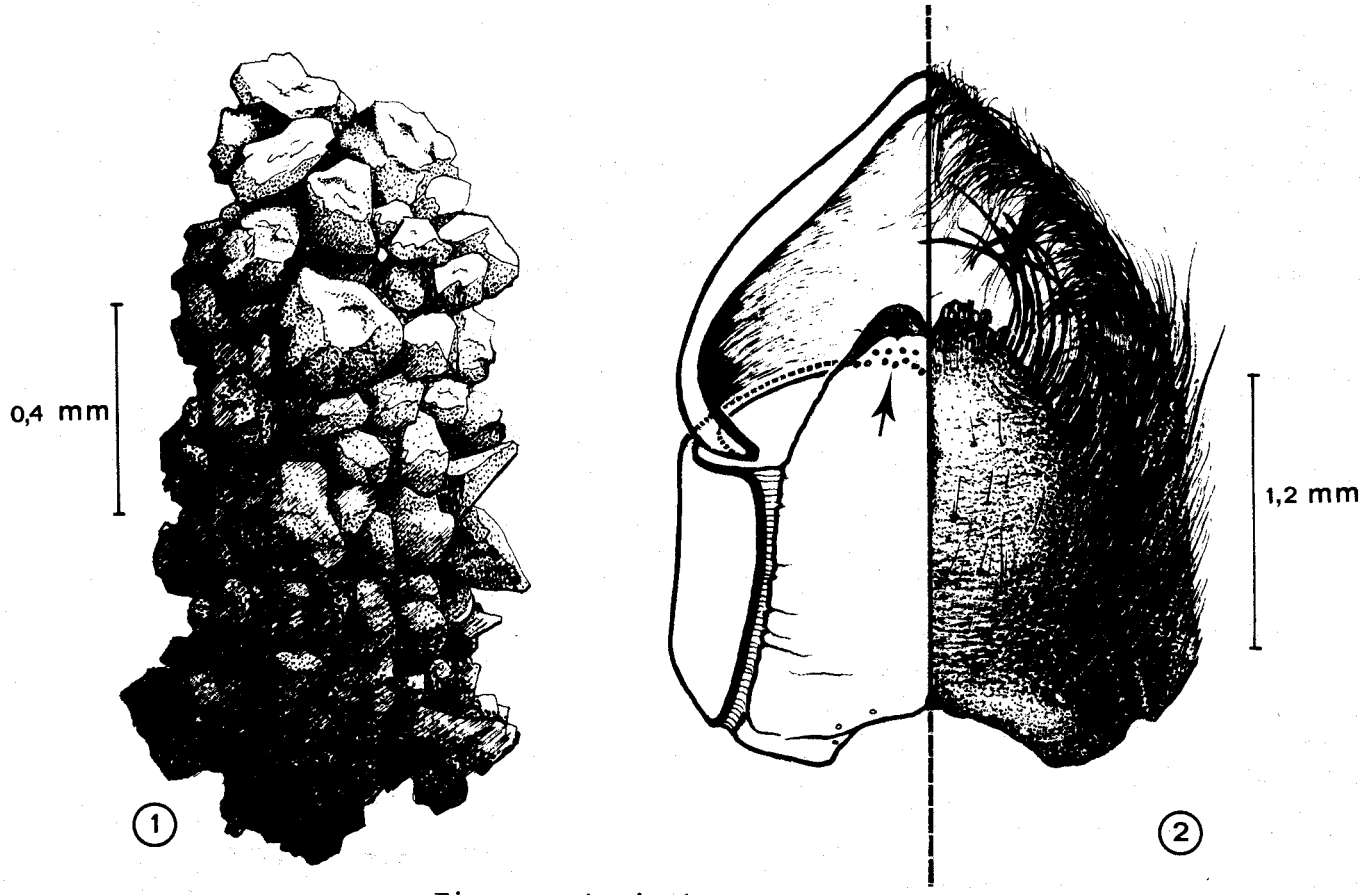


Fig. 1 - *Antipalus varipes*

1) Oeuf, vue dorsale; 2) Ovipositeur, vue ventrale. La partie gauche correspond à une représentation schématique, tous les poils et les soies ayant été retirés. La flèche situe l'emplacement des soies "en palette" (Dessins : P. LEGIER).

2/ Ovipositeur de la femelle*.

La structure particulière de l'oeuf de *A. varipes* est liée à la conformation de l'appareil génital de la femelle. Chez cette espèce, les derniers segments abdominaux constituent une véritable poche dont l'ouverture est située ventralement (Fig. 1; 2). Divers types de soies et de poils, situés sur le bord postérieur du dernier tergite et à l'extrémité apicale du dernier sternite, en obturent presque complètement l'entrée.

Chez les *Bombyliidae*, BILIOTTI et al. (1965) décrivent une poche "périvaginale" ayant de nombreuses similitudes avec celle de *A. varipes*.

3/ Comportement de ponte.

Chez les *Bombyliidae*, ce comportement peut se résumer ainsi (DU MERLE, 1964) : "dans un premier temps, la femelle se pose sur le sol et remplit de terre très fine la poche périvaginale; elle s'envole ensuite et les oeufs sont émis dans cette poche où ils vont se trouver entièrement enrobés d'une pellicule de terre avant d'être projetés avec précision, un à un, sur le sol".

Chez *A. varipes*, les observations que j'ai pu effectuer sur les modalités de ponte sont très réduites et ne concernent que les premières phases de ce comportement. La seule indication que j'ai pu recueillir, dans la nature, correspond à l'observation d'une femelle posée à terre dont l'abdomen, recourbé vers le sol, était animé de mouvements rapides d'arrière en avant; l'extrémité de l'abdomen frottait sur le sol à chaque mouvement et s'y enfonçait parfois légèrement. Interprétant cette agitation comme un comportement de ponte, j'ai recherché, en vain, le dépôt des oeufs. La femelle a été ensuite capturée puis ramenée au laboratoire dans un pilulier contenant une légère couche de sable et quelques morceaux de tiges de Graminées. Ce n'est que deux jours après que j'ai découvert, fixés sur les parois de verre, de nombreux petits amas de sable qui se sont révélés être les oeufs de cette espèce (Pl. I; 10,11).

Au regard des phénomènes décrits chez les *Bombyliidae* et des quelques observations que j'ai pu faire, il est possible d'expliquer le comportement de ponte de *A. varipes* de la manière suivante : la femelle remplit de terre la poche située à l'ex-

---

* La description et la morphologie détaillée de cet ovipositeur feront l'objet d'un travail ultérieur.

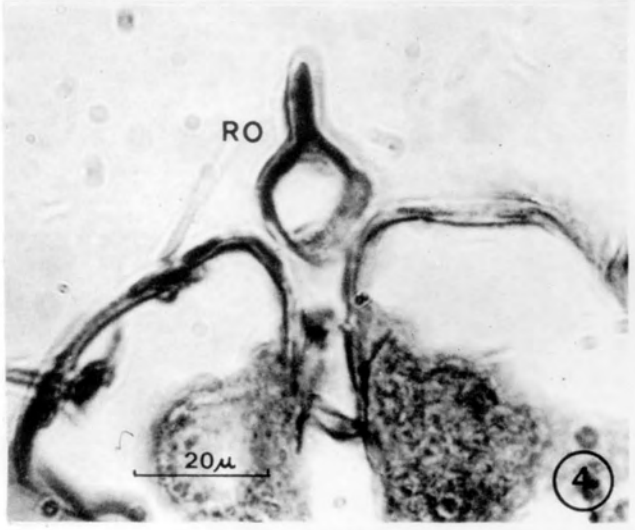
Planche II →

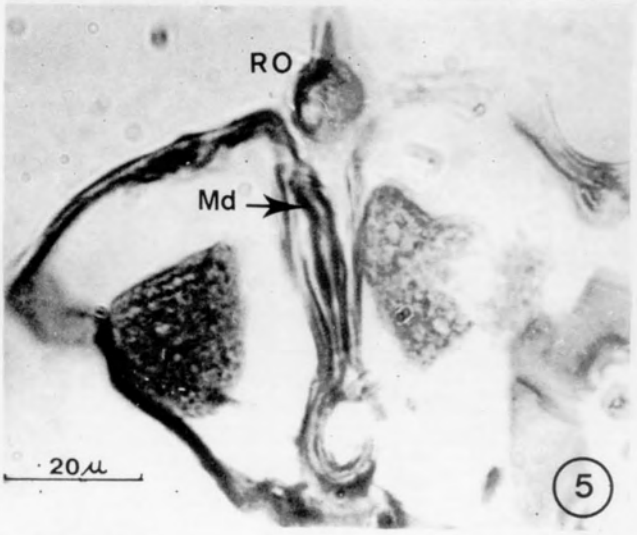
1-2 : *Antipalus varipes* - soies "en palette" fixées sur l'ovipositeur, à l'extrémité du dernier sternite; 3-7 : *Machimus rusticus* - 3 : épine (flèche) portée par les bourrelets locomoteurs ventraux de la larve de stade II; 4-5 : coupes transversales au niveau de la capsule céphalique de la larve néonate (Md : mandibule; RO : *ruptor ovi*); 6 : tégument de la larve de stade I; 7 : tégument de la larve de stade II.

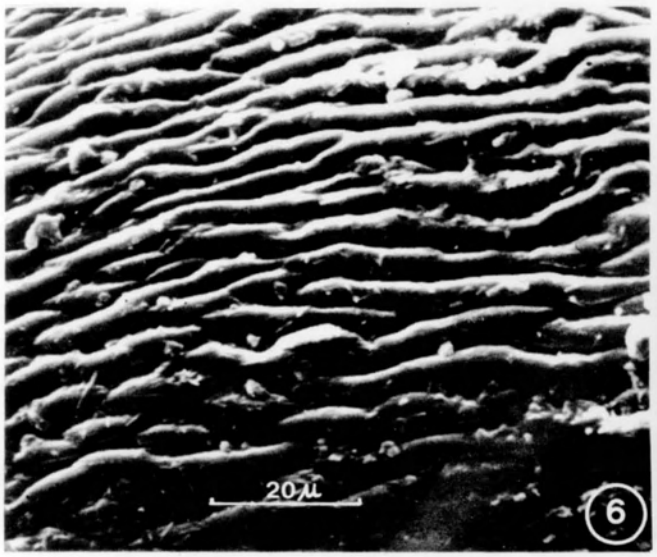

40μ
1

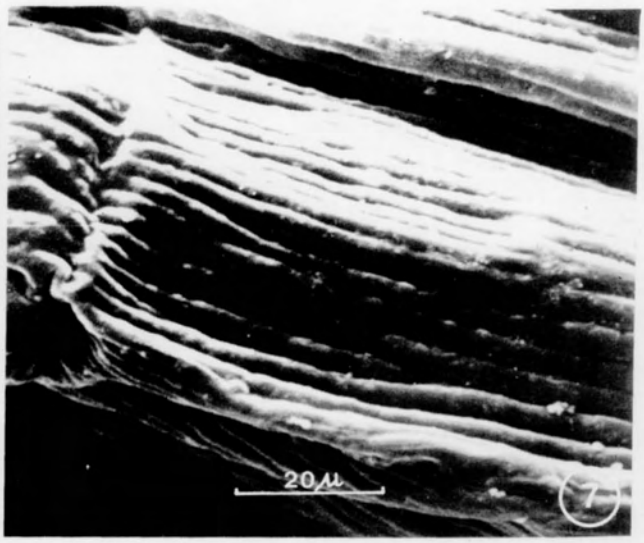

2


10μ
3


RO
20μ
4


RO
Md
20μ
5


20μ
6


20μ
7

trémité de l'abdomen; les soies, en forme de "palettes" allongées et recourbées à la façon d'une houe (Pl. II; 1, 2), situées à l'extrémité du dernier sternite, servent à gratter la terre, les soies fines et allongées qui bordent la poche la tamisent et empêchent la pénétration de grosses particules de sable. Un peu plus tard, les oeufs sont émis dans cette poche et enrobés d'une fine pellicule de sable. Ils sont ensuite pondus un à un sur le support où ils se collent fortement. Cette dernière phase du comportement diffère de la ponte des *Bombyliidae* où les oeufs, entièrement recouverts de sable, sont projetés sur le sol par la femelle en vol et n'adhèrent pas au substrat (DU MERLE, 1966).

Ce comportement de ponte très particulier, observé à la fois chez les *Bombyliidae* et chez *A. varipes*, constitue un phénomène de convergence remarquable.

Cette brève étude nous a montré quelques aspects particuliers de l'oeuf des *Asilidae* et souligné certains caractères génériques et spécifiques; ainsi, la structure en polygones semble un caractère propre aux *Andrenosoma*, les crevasses et mamelons paraissent être des caractères spécifiques de *Machimus fimbriatus* et de *Eutolmus kiesenwetteri*. Il est probable que l'extension de cette étude à un plus grand nombre d'espèces apportera des éléments nouveaux d'intérêt taxonomique.

2 - LES LARVES

A - Les néonates

Comme je l'ai mentionné dans l'introduction de ce chapitre, nos connaissances actuelles sur les premiers stades larvaires des Asilides sont extrêmement réduites : les néonates de 16 espèces seulement ont été décrites* mais, si l'on fait exception du travail le plus ancien, celui d'IRWIN-SMITH (1923) où la capsule céphalique de *Neoaratus hercules* Wied. est assez bien représentée, on ne dispose dans la plupart des cas que de quelques descriptions sommaires dont les illustrations sont généralement absentes.

Ainsi il me paraît utile, dans ce paragraphe, d'une part de donner un aperçu de la conformation générale du planidium en soulignant quelques dispositifs morphologiques et anatomiques particuliers à ce stade et d'autre part de définir les principaux caractères distinctifs des espèces que j'ai récoltées.

---

* *Neoaratus hercules* Wied. (IRWIN-SMITH, 1923), *Mallophora ruficauda* Wied. (COPELLO, 1927, 1942), *Erax aestuans* L. (REINHARD, 1939), *Promachus yesonicus* Bigot (KINOSCHITA, 1940), *Eremisca vernalis* Zin., *Astochia caspica* Herm., *Neomochtherus perplexus* Beck., *Echthistus rufinervis* Wied., *Machimus gonatipes* Zell., *Apoclea helvipes* Loew., *Polysarca ungulata* Pall., *Satanas gigas* Ev., *Leptogaster cylindrica* Deg. (ZINOVYEVA, 1959), *Dysmachus fuscipennis* Meig. (WEINBERG, 1968), *Mallophora media* Cl. et Ben. (CLEMENTS et BENNETT, 1969), *Mallophora sp.* (KNUTSON, 1972).

L'essentiel de mes observations a porté sur des larves vivantes, en général disposées entre lame et lamelle (lame à concavité) dans de la glycérine pure, milieu où elles survivent pendant 1 à 2 jours. Ces observations ont été complétées par des montages dans des milieux éclaircissants.

a) Caractères généraux (Fig. 2) :

Les larves néonates possèdent, en commun, un certain nombre de caractères. Elles sont apodes, vermiformes, en général de couleur blanchâtre ou jaunâtre. Elles montrent 12 segments distincts: une capsule céphalique petite et plus ou moins rétractile, dépourvue de taches oculaires, 3 segments thoraciques portant chacun une paire de soies latéro-ventrales, 8 segments abdominaux. Les segments 2 à 6 (parfois 7) sont ornés ventralement d'un bourrelet locomoteur (Bl) constitué de deux régions symétriques et présentant souvent des caractères génériques (bourrelets simples ou doubles, porteurs d'une épine (E) ou d'une soie). Selon les espèces,des bourrelets dorsaux (Bd) et latéraux (Bla) (ces derniers en forme de losange) existent aussi sur ces segments. Le segment terminal postérieur porte 4 paires de soies (1 dorsale, 1 ventrale, 2 latéro-ventrales), l'orifice anal (ventral) et 1 paire de stigmates dorsaux (Sti).

b) Capsule céphalique :

Je décrirai plus particulièrement celle de *Machimus rusticus* (Fig. 3) : elle est de forme circulaire, aplatie, de couleur brun jaunâtre et mesure 100 µ environ dans son plus grand diamètre . Elle comprend les éléments suivants :

1/ une plaque dorsale (Pdo) occupant la plus grande partie de la tête, portant différentes formations :

- une paire de soies, longues et effilées, dans la moitié postérieure (S1);
- une paire d'antennes (A) arrondies, volumineuses (17 µ environ), insérées aux angles latéro-antérieurs;
- plusieurs paires de petites dépressions circulaires, ornées ou non d'une courte soie; ces structures correspondent vraisemblablement à des sensilles (Se);
- une dent apicale (Da) placée sagittalement en avant de la plaque dorsale. De forme triangulaire, proéminente, pointue et très sclérotisée, elle se prolonge antérieurement par une structure impaire constituée d'une partie basale arrondie, surmontée d'une crête. Faiblement colorée, elle est cependant très sclérifiée (Pl. II; 4). Cette formation correspond probablement à un *ruptor ovi* (RO), organe existant chez certaines larves néonates d'Insectes. Parmi les larves de Diptères, il est présent, à ma connaissance, chez certains *Dolichopodidae* et *Tipulidae* (VAILLANT*), les *Blepharoceridae* (GIUDICELLI*), certains *Bombyliidae* (ZAKHVATKIN *in* DU MERLE, 1972), les *Limoniidae* (GERARD, 1968).

---

* Communications orales.

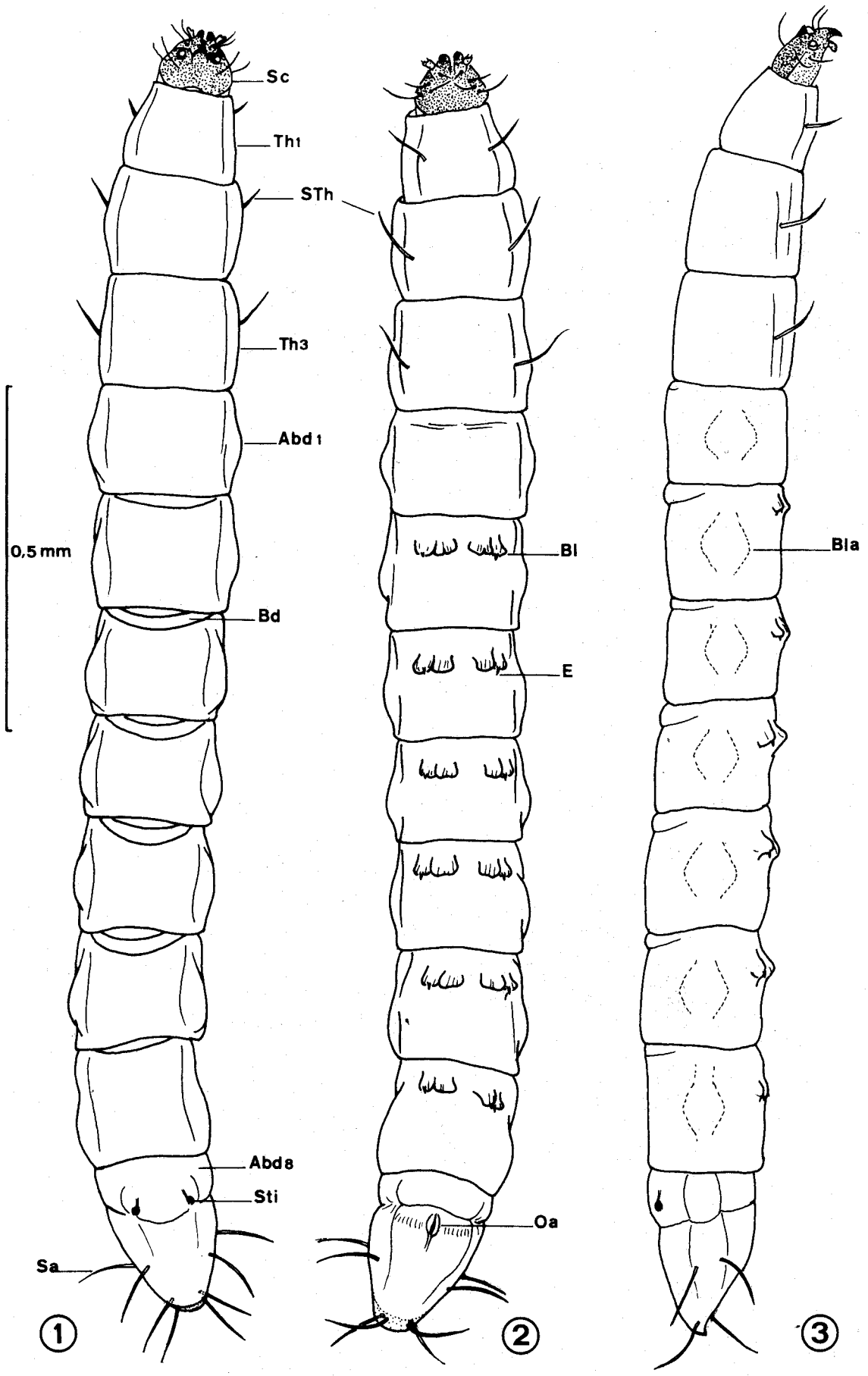


Fig. 2 - *Machimus rusticus* : morphologie externe de la larve néonate.

1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : vue latérale

Abd. 1-8 : segments abdominaux; Bd : bourrelet dorsal; Bl : bourrelet locomoteur; Bla : bourrelet latéral; Oa : Orifice anal; Th 1-3 : segments thoraciques; Sa : soie abdominale; Sc : segment céphalique; Sti : stigmate; STh : soie thoracique.

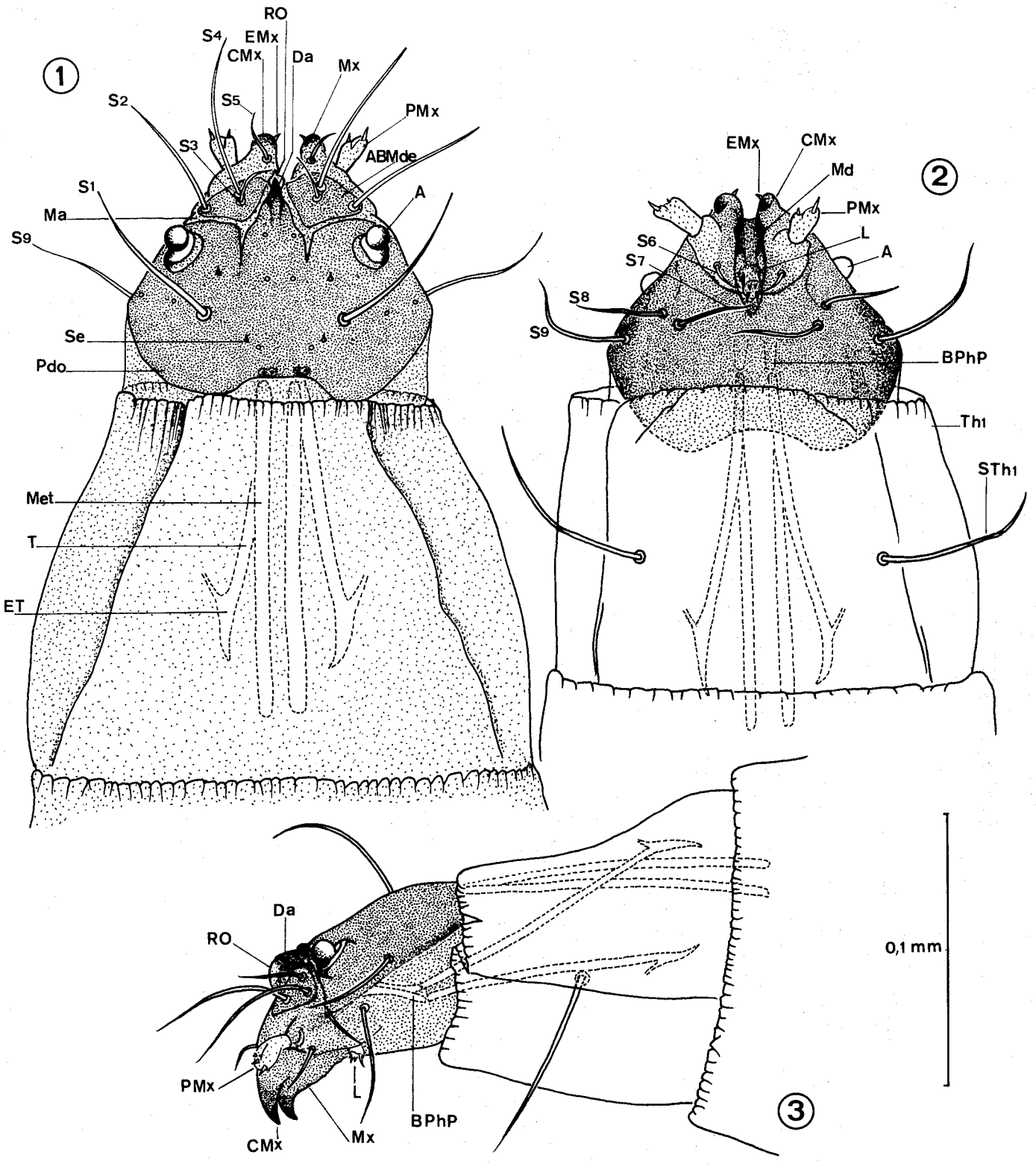


Fig. 3 - *Machimus rusticus* : extrémité céphalique de la larve néonate.

1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale (larve contractée); 3 : vue latérale

A : antenne; ABMde : article basal de la mandibule, volet externe; BPhP : base du phragme paraclypéal; CMx : crochet maxillaire; Da : dent apicale; ET : expansion tentorielle; EMx : épine maxillaire; L : labium; Ma : membrane articulaire; Md : mandibule; Met : baguette métacéphalique; Mx : maxille; Pdo : plaque dorsale; PMx : palpe maxillaire; RO : *ruptor ovi*; Se : sensille; STh1 : soie du premier segment thoracique; S1-9 : soies de la capsule céphalique; T : baguette tentorielle; Th1 : premier segment thoracique.

Cet ovirupteur, ainsi décrit, existe chez *Machimus fimbriatus, Eutolmus kiesenwetteri, Antipalus varipes* mais fait défaut chez *Andrenosoma atra.*

2/ deux baguettes métacéphaliques (Met) et deux baguettes tentorielles (T). Les baguettes tentorielles s'articulent en avant avec les extrémités postéro-ventrales des phragmes paraclypéaux (B PhP); elles se prolongent en arrière en s'écartant progressivement l'une de l'autre. Les baguettes métacéphaliques prennent naissance sur le bord postérieur de la plaque dorsale, elles s'éloignent parallèlement vers l'arrière.

Ces baguettes se terminent au niveau de la limite entre le premier et le deuxième segment thoracique lorsque la larve est contractée, dans la moitié postérieure du premier segment chez la larve en extension (Fig. 3; 1, 2).

3/ des pièces buccales.

Les dimensions réduites du planidium font que l'on ne peut identifier qu'avec difficulté les divers constituants de l'appareil buccal. Seules les maxilles (Mx) sont bien développées. Elles se composent chacune d'un crochet maxillaire (C Mx) fortement sclérotisé, arqué et pointu en forme de pioche - la partie dorsale et la face interne portant une soie (S 5) et une courte épine (E Mx) - et d'un palpe maxillaire (P Mx) allongé. Ce palpe est muni à son extrémité de plusieurs épines dont la fonction est probablement sensorielle; il prend naissance à la partie ventrale de la maxille et n'est pas rétractile.

Le labre fait défaut à ce stade. Il est, de plus, extrêmement difficile de mettre en évidence les mandibules (Md); seules deux formations étroites et allongées à contour très imprécis apparaissent, en vue ventrale, à la face interne des maxilles. Ces deux structures sont visibles sur les coupes histologiques (Pl. II; 5) et correspondent vraisemblablement aux mandibules mais leur taille est très réduite et leur développement n'est pas comparable à celui des mandibules des larves plus âgées. Par contre, les deux sclérites dorsaux, situés de part et d'autre de l'ovirupteur et qui correspondent, dans les autres stades larvaires, au volet externe de l'article basal de la mandibule (ABMde), sont bien représentés et portent 3 paires de soies très développées (S2-S3-S4).

Sur la face ventrale, j'interprète provisoirement comme se rapportant au labium une petite formation allongée peu sclérifiée portant 4 à 6 épines, visible surtout en vue latérale. Sans doute faut-il voir là le prémentum à moins qu'il ne s'agisse des palpes labiaux fusionnés en un organe impair. Cette formation rappelle celle décrite par DU MERLE (1972) chez le planidium de *Villa brunnea*, Diptère *Bombyliidae* et celle que l'on retrouve chez les larves âgées de certains *Rhagionidae* : *Vermileo vermileo* (TSACAS, 1962).

c) Système trachéen (Fig. 4 et 5) :

Le plan général de la trachéation larvaire est bien connu dans la plupart des familles de Diptères (WHITTEN, 1955; TREHEN, 1971; DU MERLE, 1972), sauf chez les *Asilidae* où, à ma connaissance, aucun travail n'a été réalisé jusqu'à présent. Je ne mentionnerai dans ce mémoire que l'organisation générale de ce système (observé chez *Machimus rusticus*) en énumérant ses caractères principaux. Parmi les plus importants de ces derniers, je citerai :

- 2 troncs trachéens longitudinaux latéro-dorsaux (ld).
- 10 commissures dorsales (d1-10) en forme de U ou de V, plus ou moins contournées, se détachant des troncs longitudinaux (ld) à l'intérieur de chacun des segments (Th2-Ab7).
- 2 troncs trachéens longitudinaux latéro-ventraux (lv).
- 8 paires de connectifs latéraux (f1-8), très courts, reliant lv à ld.
- 10 paires de trachées ganglionnaires : 3 thoraciques (t1-3) et 7 abdominales (a1-7); 3 courtes anastomoses transverses ventrales (at1-3) relient vers leur milieu les trachées d'une même paire.
- 4 trachées céphaliques latérales : 2 latéro-dorsales (cld), 2 latéro-ventrales (clv).
- 2 trachées mésothoraciques (md), reliées par une très courte anastomose transverse dorsale (amd).
- 2 stigmates abdominaux situés sur la face dorsale du dernier segment (Sta).

Les stigmates prothoraciques ne sont pas fonctionnels (Stpu), les planidiums de *Machimus rusticus* sont donc métapneustiques.

d) Tube digestif :

Très difficile à mettre en évidence à ce stade du développement. A l'oesophage fait suite un intestin moyen qui occupe la majeure partie de la cavité générale; il est rempli de globules vitellins de dimensions diverses qui lui confèrent une couleur jaune pâle.

Ces réserves de vitellus sont très importantes car c'est sans doute grâce à elles que la larve peut se maintenir en vie, sans se nourrir, pendant les 8 à 9 jours que dure le premier stade larvaire.

L'intestin postérieur grêle se termine en ampoule rectale.

L'appareil salivaire, sans doute très peu développé, n'a pu être mis en évidence.

e) Principaux caractères différentiels :

Ils sont indiqués de manière simplifiée sous forme d'une clé de détermination.

1 (2) Bourrelets locomoteurs ventraux très proéminents pourvus de longues soies arrondies à leurs extrémités (Fig. 6; 3); les soies sont portées par le mamelon interne ..... *Andrenosoma atra*
Autres caractères spécifiques (Fig. 7; 4, 5, 6) :
- Maxilles épaisses, pourvues d'un renflement latéral saillant. Palpes maxillaires dorsaux ornés d'épines développées. Absence de *ruptor ovi*.
Région antérieure prothoracique garnie de plusieurs rangées de callosités dorsales et latérales. Soies du dernier segment abdominal de différentes tailles, les soies latéro-ventrales particulièrement développées. Bourrelets locomoteurs constitués chacun de deux parties distinctes.
Données écologiques : larves vivant dans les troncs d'arbres morts, en Provence dans les troncs de Pins seuls.

2 (1) Bourrelets locomoteurs ventraux pourvus d'une épine courte portée par le mamelon externe* (Fig. 2; 2 - Fig. 6; 1, 2). Maxilles simples, sans renflement latéral, palpes maxillaires ventraux; présence d'un *ruptor ovi*. Pas de garniture sur le segment prothoracique; soies du dernier segment abdominal d'égales longueurs. Aplatissement plus ou moins marqué de l'extrémité postérieure du dernier segment abdominal; bourrelets locomoteurs simples ou doubles 3

3 (4) Bourrelets locomoteurs ventraux au nombre de 5 paires (Abd 2-6) (Fig. 6; 1) ..... *Antipalus varipes*
Autres caractères spécifiques (Fig. 7; 1, 2, 3) :
- La longueur des segments abdominaux augmente régulièrement de l'avant vers l'arrière. Bourrelets thoraciques dorsaux bien développés; bourrelets losangiques latéraux, peu visibles. Maxilles parfois divergentes à leurs extrémités. Palpes maxillaires munis d'épines courtes et nombreuses (5 au moins).
Données écologiques : larves exclusivement sabulicoles, prairies mésophiles.

4 (3) Bourrelets locomoteurs ventraux au nombre de 6 paires (Abd 2-7) (Fig. 2; 2 - Fig. 6; 2). Segments thoraciques et abdominaux à peu près d'égales longueurs, maxilles parallèles dans le plan sagittal, palpes maxillaires munis de 2 à 3 épines courtes 5

5 (6) Bourrelets locomoteurs ventraux constitués chacun de 2 parties distinctes; bourrelets thoraciques dorsaux bien développés; bourrelets losangiques laté-

---

* Cette épine a déjà été signalée par IRWIN-SMITH (1923) et CLEMENTS et BENNETT (1969), elle est présente également dans le stade II (Pl. II; 3).

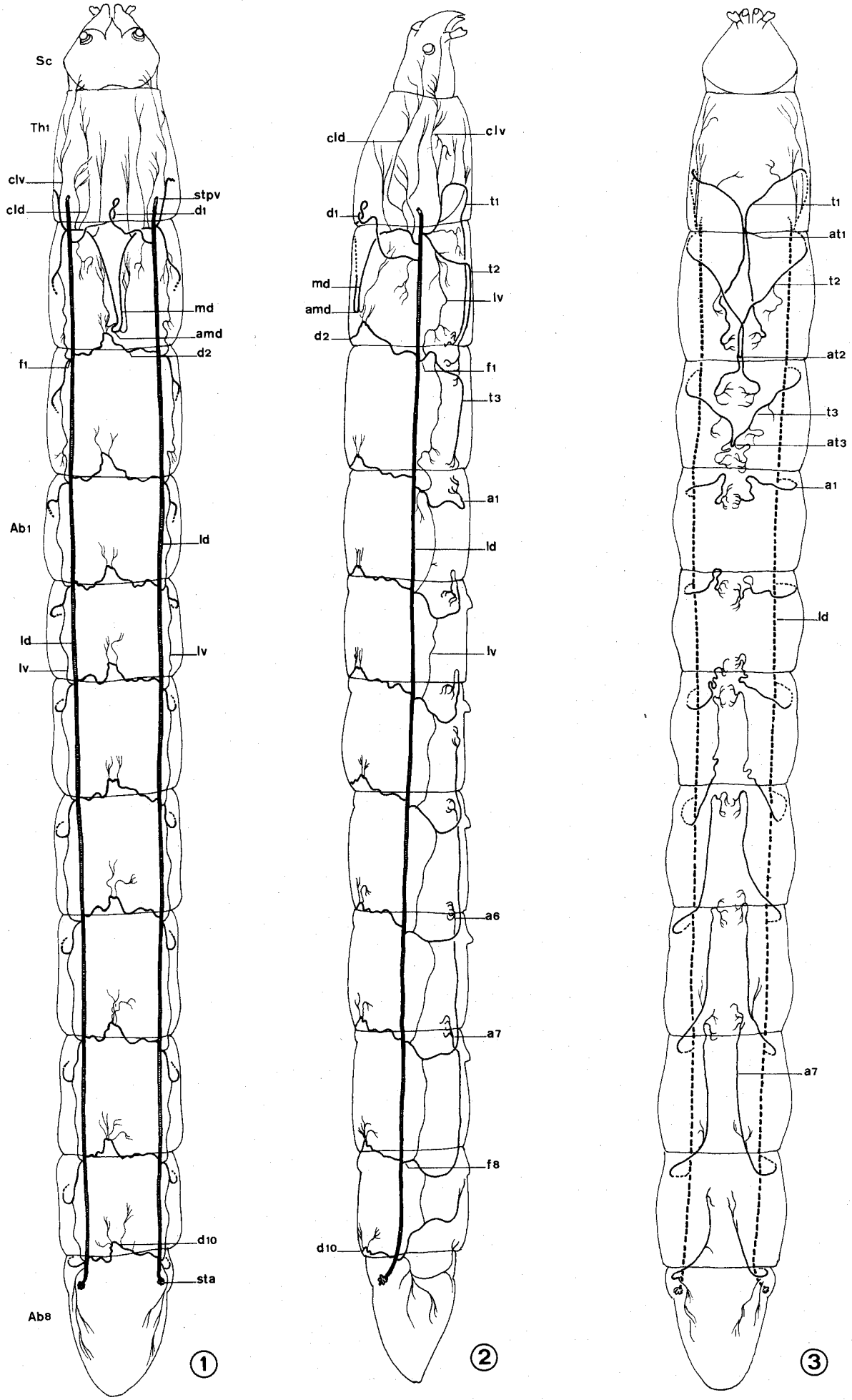


Fig. 4 - *Machimus rusticus* : système trachéen de la larve néonate.

1 : vue dorsale; 2 : vue latérale; 3 : vue ventrale

Les légendes sont indiquées avec celles de la figure 5 (ci-contre).

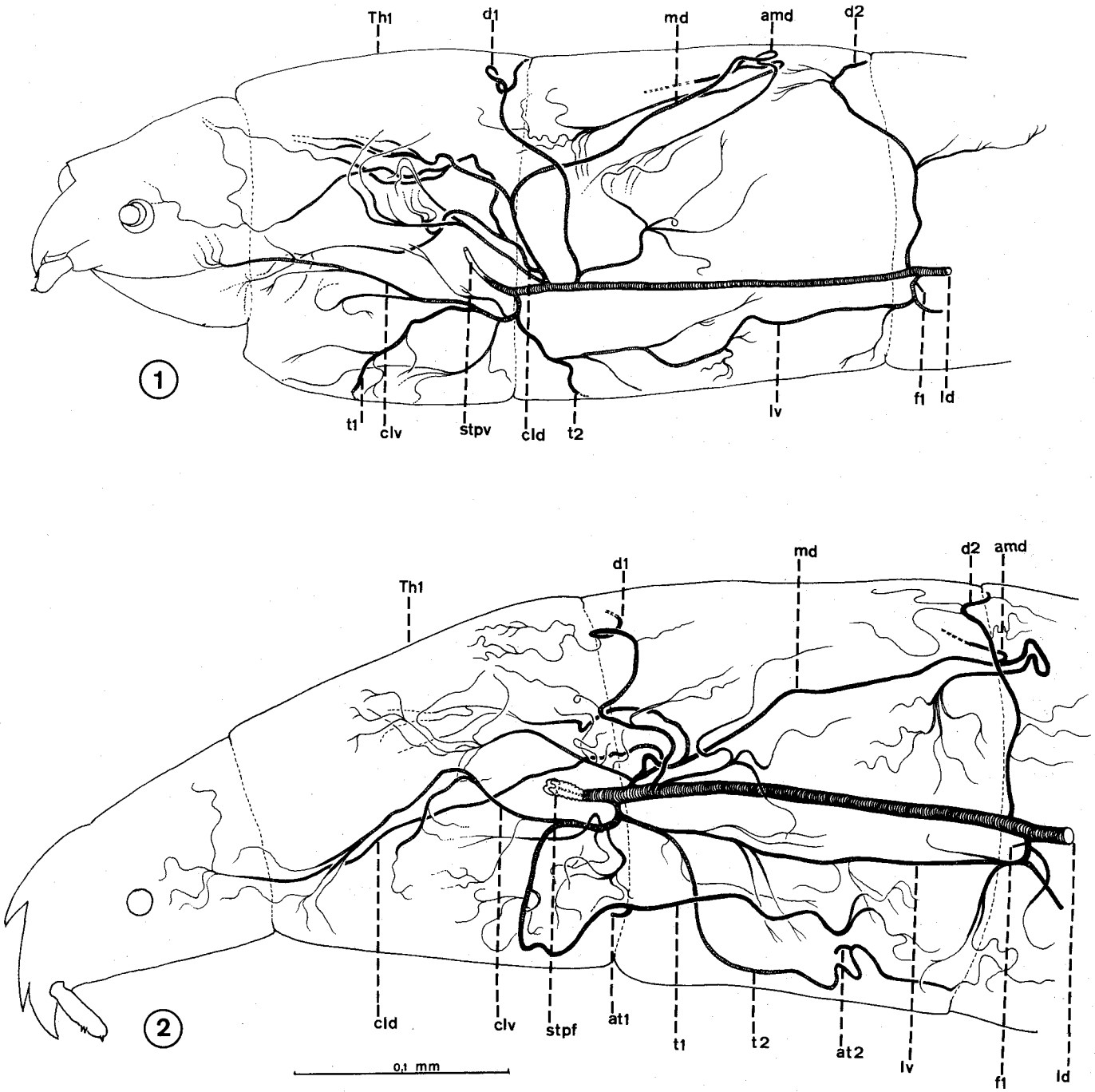


Fig. 5 - *Machimus rusticus* : détail de la trachéation céphalique (vue latérale). 1 : larve I; 2 : larve II

Ab1-8 : segments abdominaux; amd : anastomose mésothoracique dorsale; a1-7 : trachées ganglionnaires abdominales; at1-3 : anastomoses transverses des trachées ganglionnaires thoraciques; cld : trachée céphalique latéro-dorsale; clv : trachée céphalique latéro-ventrale; d1-10 : commissures dorsales; f1-8 : connectifs latéraux; ld : tronc trachéen latéro-dorsal; lv : tronc trachéen latéro-ventral; md : trachée mésothoracique dorsale; Sc : segment céphalique; sta : stigmate abdominal; stpf : stigmate prothoracique fonctionnel; stpv : stigmate prothoracique vestigial; t1-3 : trachées ganglionnaires thoraciques; th1-3 : segments thoraciques.

raux, apparents. Soies du dernier segment abdominal courtes (le 1/3 environ de ce segment). Aplatissement terminal postérieur bien marqué .... *Machimus rusticus, M. fimbriatus* (Fig. 8; 1, 2, 3)
La détermination spécifique s'avère plus délicate ici car les caractères distinctifs sont peu apparents; il faut noter cependant :
- couleur : les larves sont blanches chez *M. rusticus*, jaunâtres chez *M. fimbriatus*. Forme et dimensions de la capsule céphalique : 100 µ de large chez *M. rusticus*, 150 µ chez *M. fimbriatus*; bords postérieurs de la capsule plus élargis chez *M. fimbriatus*.
Données écologiques : les larves de *M. rusticus* sont exclusivement sabulicoles, prairies mésophiles, les larves de *M. fimbriatus* vivent dans des sols compacts xériques.

6 (5) Bourrelets locomoteurs ventraux plus ou moins coalescents et réunis chacun en un seul mamelon (Fig. 6; 4); l'épine est fixée dans la région centrale ou déportée légèrement vers l'extérieur.. *Eutolmus kiesenwetteri* (Fig. 8; 4, 5, 6)
Autres caractères spécifiques :
- Bourrelets dorsaux et latéraux très peu développés. Soies du dernier segment abdominal longues (la moitié du segment), aplatissement terminal postérieur faiblement prononcé.
Données écologiques : larves vivant dans des types de sol variés.

f) Conclusion :

Il ressort des précédentes descriptions que les larves néonates des *Asilidae* ont une certaine homogénéité de structure, en particulier en ce qui concerne le squelette céphalique. L'appareil buccal présente en effet des caractéristiques communes, à savoir : l'absence de labre, une réduction des mandibules, un labium simplifié, dépourvu d'appareils filtrants complexes fréquents chez les Diptères plus évolués (*Empidinae, Rhagionidae, Stratiomyiidae*). On observe par contre un grand développement des maxilles et des palpes maxillaires.

Cette simplification des pièces buccales ainsi que la réduction des glandes salivaires (non visibles sur les espèces étudiées) correspondent sans aucun doute à des exigences écologiques précises et à un comportement trophique particulier. Nous verrons en effet dans le chapitre II que les planidiums de *M. rusticus* atteignent le stade larvaire suivant sans utilisation de nourriture extérieure.

Une espèce, cependant, *Andrenosoma atra*, se différencie des 4 autres par quelques structures particulières qui constituent vraisemblablement une adaptation à la vie en milieu solide et compact, comme l'est celui des troncs d'arbres morts. Ain-

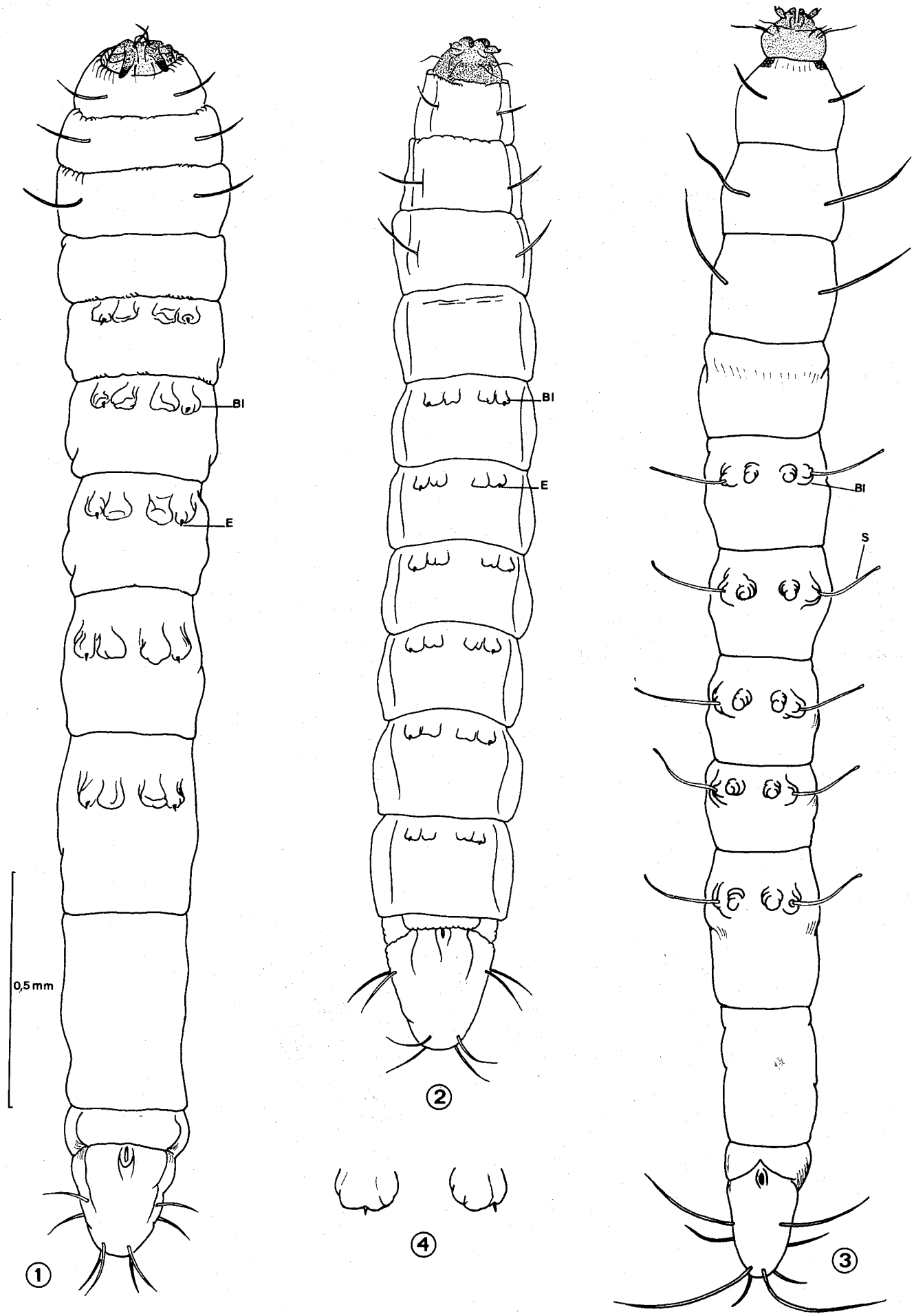


Fig. 6 - Morphologie externe des larves néonates (vue ventrale).

1 - *Antipalus varipes*; 2 : *Machimus fimbriatus*; 3 - *Andrenosoma atra*; 4 : *Eutolmus kiesenwetteri* : détails des bourrelets locomoteurs (grossis).

E : épine; Bl : bourrelet locomoteur; S : soie.

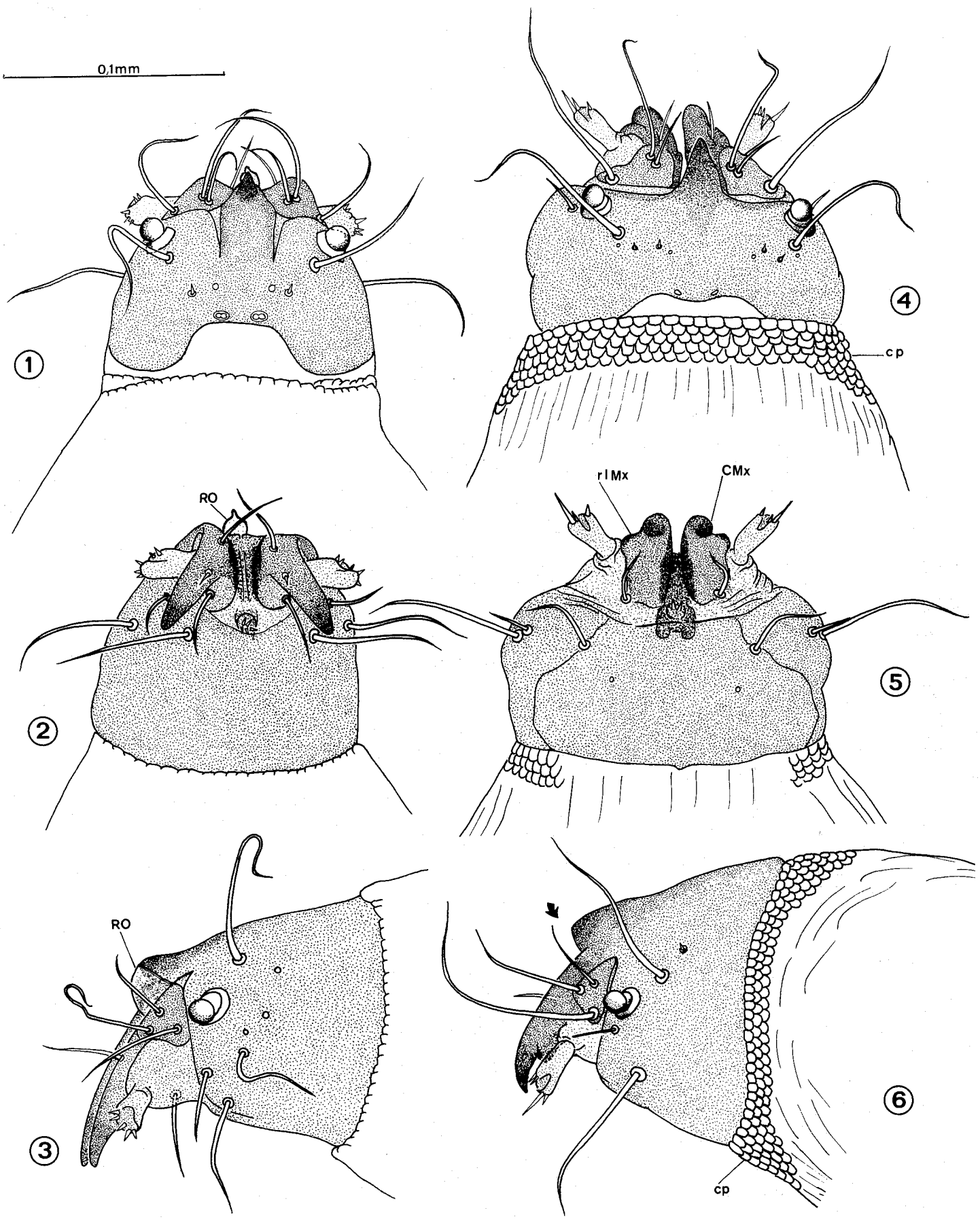


Fig. 7 - Capsules céphaliques des larves néonates.

Antipalus varipes - 1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : vue latérale

Andrenosoma atra - 4 : vue dorsale; 5 : vue ventrale; 6 : vue latérale (la flèche signale l'absence de *ruptor ovi*)

CMx : crochet maxillaire; cp : callosités prothoraciques; rlMx : renflement latéral de la maxille; RO : *ruptor ovi*.

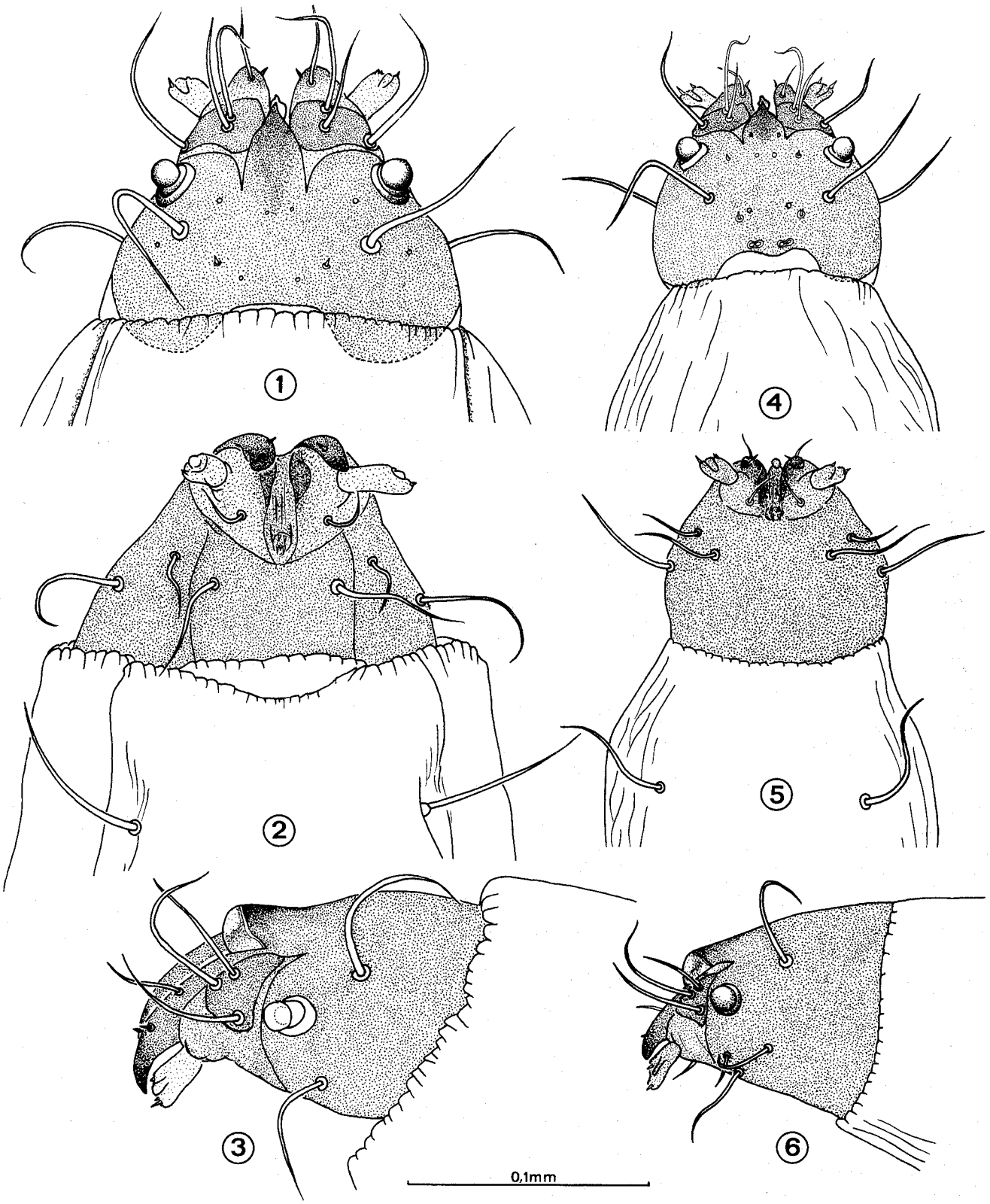


Fig. 8 - Capsules céphaliques des larves néonates.

Machimus fimbriatus - 1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : vue latéro-dorsale

Eutolmus kiesenwetteri - 1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : vue latérale

si, le *ruptor ovi* disparaît, seule la dent acérée et pointue, prolongeant la plaque dorsale, demeure. Cette formation très sclérotisée permet sans doute à la larve de creuser et de forer son passage à travers le bois. Elle n'est pas sans rappeler le "perforateur" des larves néonates de *Oncodidae* (MILLOT, 1938) et les dents situées sur la "crête labrale" des planidiums de *Bombyliidae* (DU MERLE, 1972) utilisées par ces Diptères parasites pour perforer la cuticule de l'hôte. Les maxilles de *A. atra* diffèrent également de celles des autres *Asilidae* et présentent un renflement latéral, caractère qui semble s'accentuer chez la larve de dernier stade (cas de *Andrenosoma bayardi*) et chez toutes les larves de *Laphria* et de *Choerades* qui vivent dans le bois mort. A ces caractères peuvent s'ajouter les callosités garnissant la région dorsale prothoracique qui favorisent probablement la progression de la larve à travers le bois. On peut homologuer cette ornementation aux "champs d'épines" décrits par TSACAS (1962) chez certaines larves édaphiques de *Rhagionidae* et de *Tabanidae* et qui semblent, d'après l'auteur, jouer un rôle important dans le cheminement de la larve dans le sol.

Ces larves néonates vont subir des modifications importantes au cours de la première mue larvaire. Nous allons les examiner en poursuivant l'étude des larves de *Machimus rusticus*.

B - L a r v e s d e s t a d e I I : Cas de *Machimus rusticus* (Fig. 9 et 10)

Caractères généraux

Les larves de stade II ont été décrites chez trois espèces d'*Asilidae* : *Promachus yesonicus* (KINOSCHITA, 1940), *Dysmachus fuscipennis* (WEINBERG, 1968), *Mallophora media* (CLEMENTS et BENNETT, 1969). Cependant, aucun de ces auteurs n'a souligné les différences importantes existant entre les larves de ce stade et les larves néonates. Or, des transformations fondamentales, tant du point de vue morphologique qu'anatomique, apparaissent au stade II et les caractères acquis lors de la première mue larvaire ne subiront que des modifications légères au cours des stades ultérieurs, phénomène également constaté chez d'autres familles de Diptères, telles que les *Empididae, Dolichopodidae* (VAILLANT, communication orale).

J'examinerai donc dans le tableau 3 les principaux caractères différentiels existant entre les larves néonates et les larves de stade II chez *M. rusticus*.

Parmi les principales modifications subies par la larve de *M. rusticus* lors de la première mue, il faut souligner :
- la disparition du *ruptor ovi* (il était déjà absent chez la larve néonate de *Andrenosoma atra*).

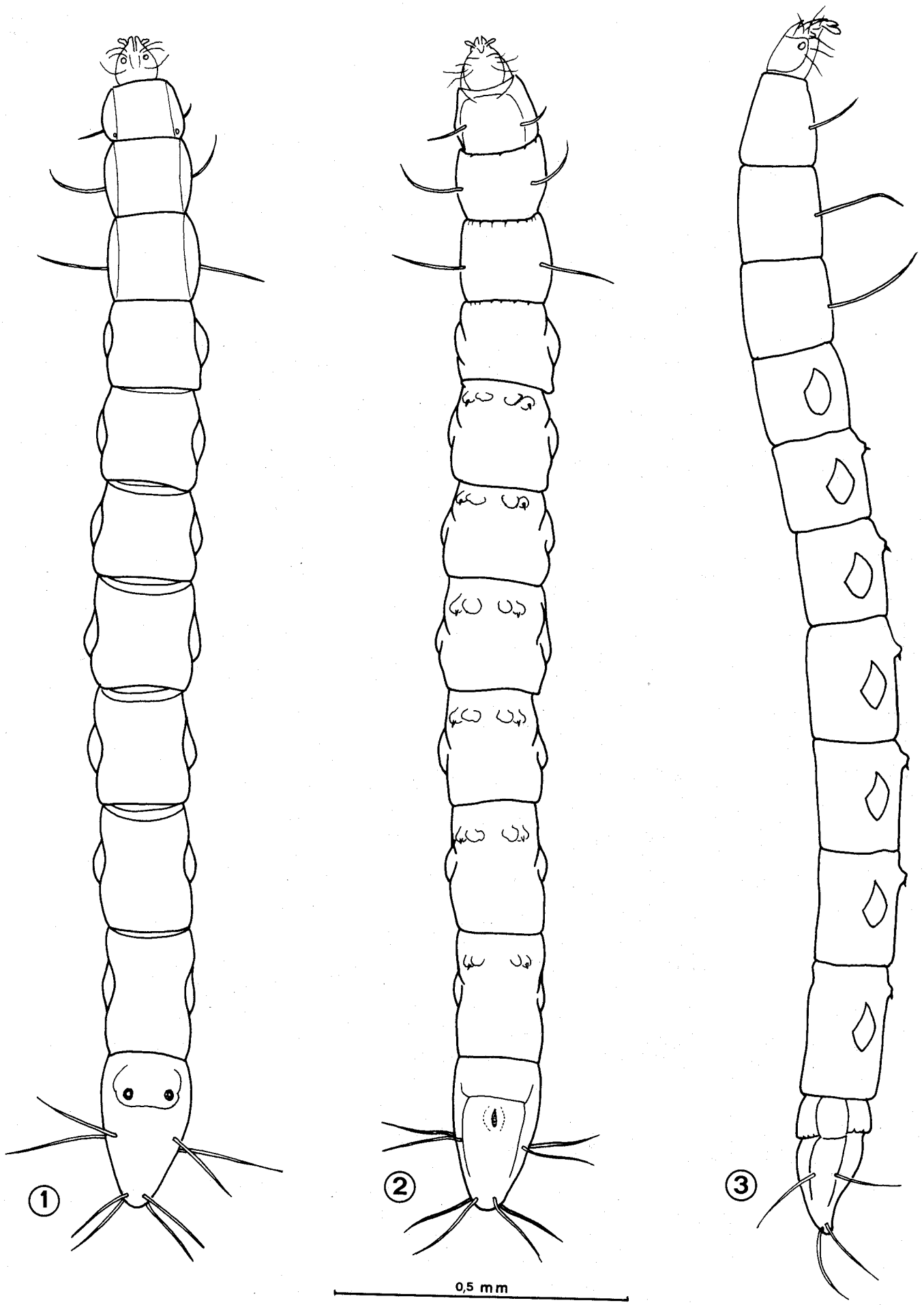


Fig. 9 - *Machimus rusticus* : larve de stade II.
1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : vue latérale

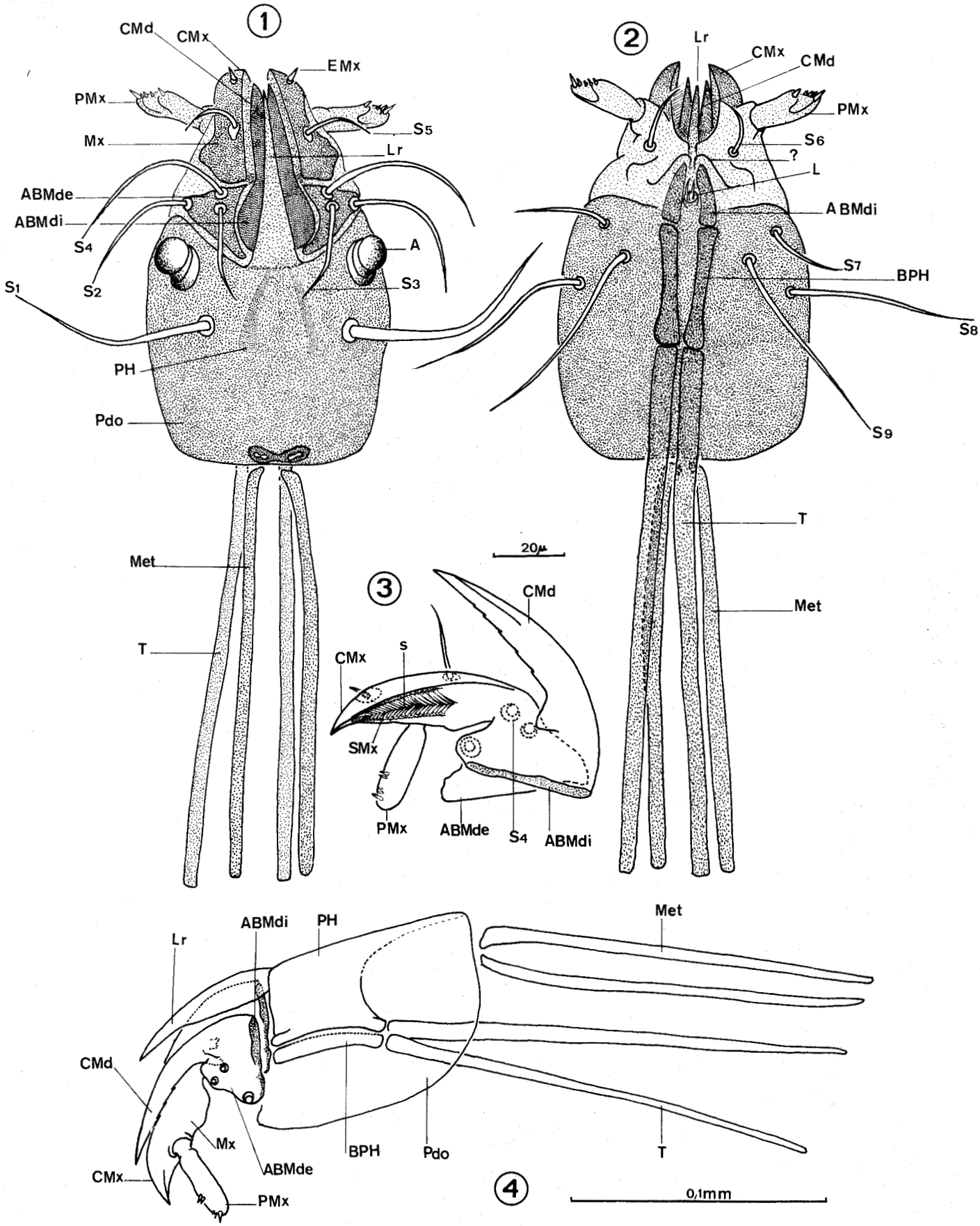


Fig. 10 - *Machimus rusticus* : capsule céphalique de la larve de stade II.

1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : détails du complexe mandibulo-maxillaire (la mandibule a été dégagée du sillon maxillaire; vue latérale interne); 4 : détails de certains éléments squelettiques.

ABMde : article basal de la mandibule, volet externe; ABMdi : article basal de la mandibule, volet interne; A : antenne; BPH : base du phragme paraclypéal; CMd : crochet mandibulaire; CMx : crochet maxillaire; EMx : épine maxillaire; L : labium; Lr : labre; Met : baguette métacéphalique; Mx : maxille; Pdo : plaque dorsale; PH : phragme paraclypéal; PMx : palpe maxillaire; s : soies maxillaires; SMx : sillon maxillaire; S1-9 : soies de la capsule céphalique; T : baguette tentorielle.

Caractères différentiels	Larve néonate (Pl. II) (Fig. 2 et 3)	Larve de stade II (Pl. II) (Fig. 9 et 10)
Conformation générale :		
Longueur du corps	1,95 ± 0,05 mm	2,24 ± 0,15 mm
Longueur des soies (céphaliques, thoraciques, abdominales)	50-70 µ	120-150 µ
Capsule céphalique	large et arrondie Longueur = 100 ± 5 µ	étroite et longue Longueur = 150 ± 7 µ
Ruptor ovi	Présent	Absent
Dent apicale	Présente	Absente
Pièces buccales : - Labre	Absent	Présent
- Mandibules	Très réduites	Très développées
- Labium	une simple papille, ornée d'épines	plus complexe; acquisition de lobes en avant de la papille (rôle ?)
Baguettes tentorielles	présence d'expansions tentorielles	simples
Soies des palpes maxillaires	au nombre de 2 ou 3	4 ou 5
Téguments (thorax et abdomen)	présence de sillons disposés longitudinalement, sinueux et anastomosés (Pl. II; 6)	sillons longitudinaux fins et parallèles (Pl. II; 7)
Anatomie interne :		
- glandes salivaires	non visibles	très développées
- système trachéen	larve métapneustique	larve amphipneustique
diamètre des trachées	4 µ environ	8 µ environ
- tube digestif	importante réserve vitelline	traces de vitellus

Tableau 3

- le profond remaniement des pièces buccales, avec l'acquisition du labre et d'un complexe mandibulo-maxillaire très développé. Le labre remplace la dent apicale; il est très effilé et pointu en avant (Fig. 10). Solidement attachée à la plaque dorsale, cette formation dure et résistante est absolument fixe. Les mandibules sont très nettement individualisées (Fig. 10; 3, 4). Elles sont biarticulées comme c'est la règle

chez les Brachycères Orthorraphes; l'article distal (CMd) est en forme de lame pointue dont l'arête interne présente de nombreuses denticulations, le basal est plus large (ABMdi); les deux articles forment un angle droit.

- le développement important des glandes salivaires; cet appareil est en effet constitué d'une paire de glandes volumineuses, situées au niveau des premiers segments abdominaux. Elles se prolongent en avant par deux canaux excréteurs se réunissant, dans le mésothorax, en un canal commun, incolore et large (diamètre : 20 µ).

L'acquisition de ces nouvelles structures va favoriser l'apparition d'un nouveau régime alimentaire. En effet, dès le stade II et jusqu'au dernier stade larvaire, les larves d' *Asilidae* vont se nourrir principalement de larves d'Insectes et le complexe mandibulo-maxillaire jouera un rôle capital, à la fois dans la préhension et dans la succion de la nourriture. Cette absorption des aliments sera aussi facilitée par le grand développement des glandes salivaires.

A partir du stade II, la larve de *M. rusticus* a donc définitivement acquis ses principaux caractères spécifiques qui vont successivement se développer au cours des stades ultérieurs du développement jusqu'à la larve âgée. Seules apparaissent parfois quelques modifications légères, liées principalement à la taille des organes et des structures sclérifiées. J'envisagerai donc, pour clore ce paragraphe consacré à la connaissance des stades larvaires, d'examiner rapidement la larve de dernier stade de *M. rusticus* et, pour comparaison, celles d'un certain nombre d'espèces.

C - L a r v e s d e d e r n i e r s t a d e

a) Caractères généraux (Fig. 11) :

Elles sont relativement bien connues en comparaison des larves plus jeunes. MELIN (1923) surtout et d'autres auteurs ont décrit un certain nombre d'espèces et défini pour chacune d'elles leurs principaux caractères.

Je résumerai ici très brièvement chez la larve de dernier stade de *Machimus rusticus* les principales différences constatées par rapport à la larve II. On observe :
- une réduction de la taille des antennes qui se présentent sous la forme de deux minuscules tubercules insérés aux angles latéro-antérieures de la plaque dorsale.
- une diminution de la longueur des palpes maxillaires.
- un raccourcissement de la longueur des soies thoraciques et abdominales par rapport à la taille de l'animal.
- la fusion des baguettes métacéphaliques en une plaque allongée, dorsale, en forme de toit.

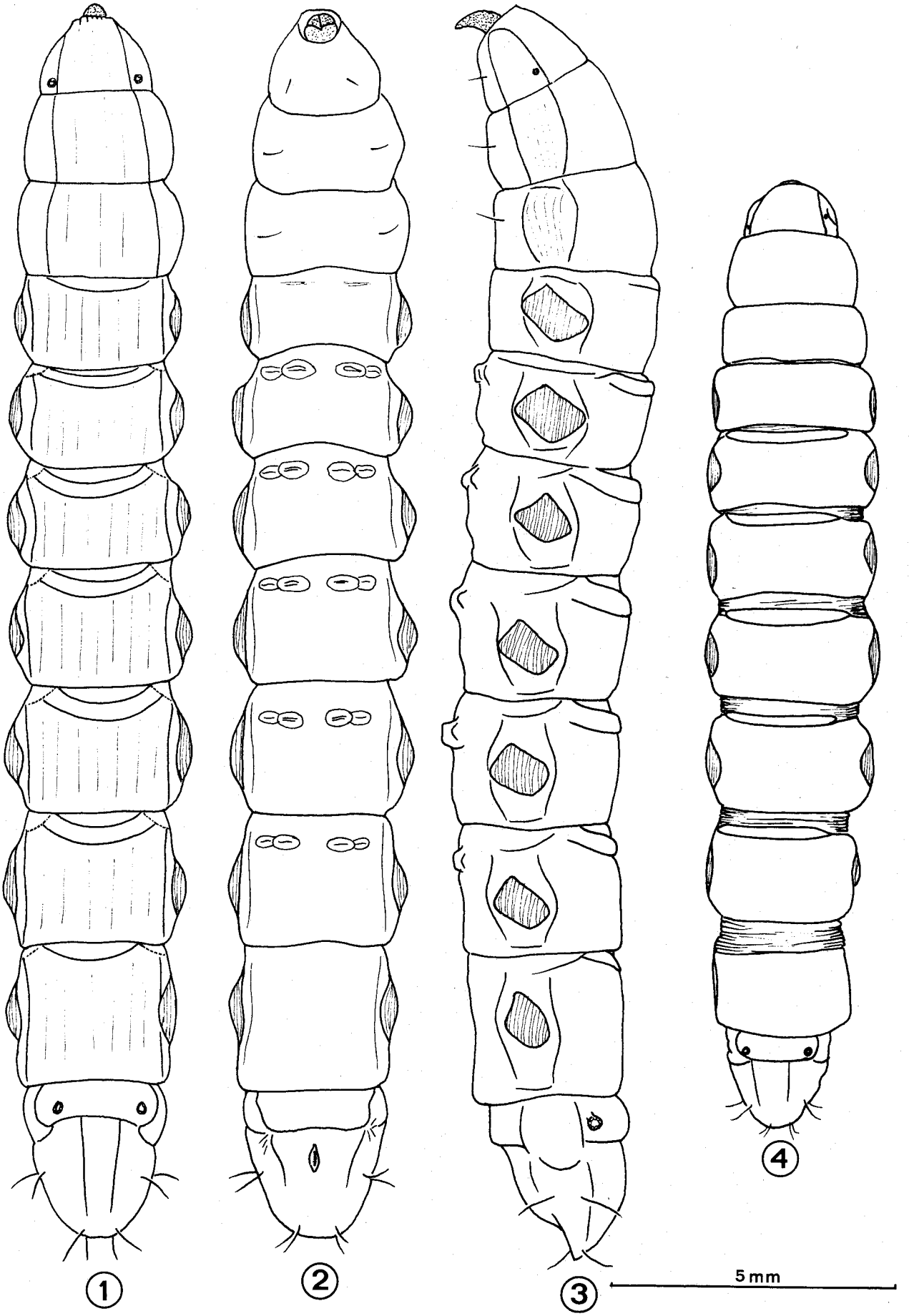


Fig. 11 - *Machimus rusticus* : larve de dernier stade (VII).

1 : vue dorsale; 2 : vue ventrale; 3 : vue latérale; 4 : larve au stade prénymphal, vue dorsale.

- la disparition des épines garnissant les bourrelets locomoteurs ventraux. Cette absence d'épines est un caractère commun à toutes les larves de dernier stade que j'ai étudiées. Il est possible, cependant, que ce caractère ne soit pas constant et varie selon les genres ou les espèces puisque TSACAS et al. (1970) signalent la présence de soies courtes et fines sur les six premiers segments abdominaux de la larve âgée de *Hyperechia bomboides* Loew.
- un développement plus important des bourrelets dorsaux et des bourrelets losangiques latéraux.

b) Principaux caractères différentiels :

Chez certaines espèces, les caractères morphologiques, en particulier l'ornementation tégumentaire du dernier segment abdominal et les structures sclérifiées de la capsule céphalique, présentent une valeur taxinomique certaine. Dans d'autres cas, des difficultés demeurent et il arrive souvent que l'espèce, voire le genre, ne puissent être atteints au moyen des caractères morphologiques. Il en est ainsi pour les représentants de la sous-famille des *Asilinae* qui constituent un ensemble très homogène. De ce fait, je n'ai pu, pour quatre espèces de cette sous-famille, mettre en évidence des détails morphologiques suffisants pour permettre leur distinction.

Les larves de dernier stade se caractérisent de la manière suivante :

1 (8) Palpes maxillaires insérés sur la face dorsale de la maxille 2

2 (3) Maxilles trilobées (Fig. 12; 4) :
sous-famille des *Laphriinae* ..... *Andrenosoma bayardi*
Toutes les *Laphria* et les *Choerades* (actuellement connues) sont pourvues d'une telle structure (MELIN, 1923).

3 (2) Maxilles simples..... sous-famille des *Dasypogoninae* . 4

4 (7) Maxilles plus ou moins pointues en avant 5

5 (6) Maxilles de forme triangulaire (Fig. 12; 1)..... *Dasypogon diadema*

6 (5) Maxilles de forme ovalaire (Fig. 12; 3) ..... *Holopogon venustus*

7 (4) Maxilles arrondies, en forme d'éventail (Fig. 12; 2)..... *Dioctria bicincta*

8 (1) Palpes maxillaires ventraux..... sous-famille des *Asilinae* (Fig. 13)
Toutes les larves de cette sous-famille se rapportent au même type morpholo-

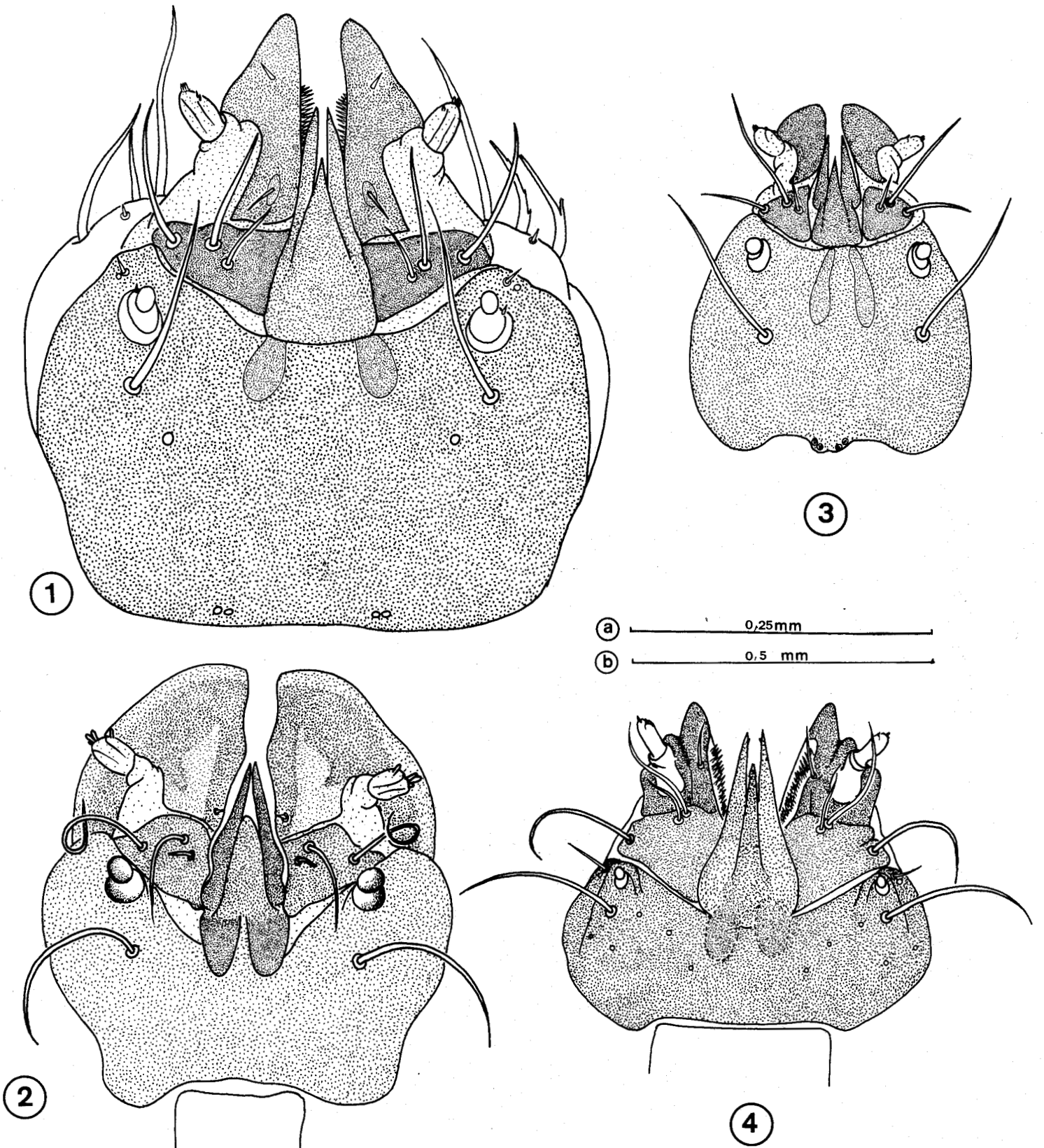


Fig. 12 - Capsules céphaliques des larves de dernier stade (vue dorsale).

1 : *Dasypogon diadema* (échelle a); 2 : *Dioctria bicincta*; 3 : *Holopogon venustus*; 4 : *Andrenosoma bayardi* (échelle b)

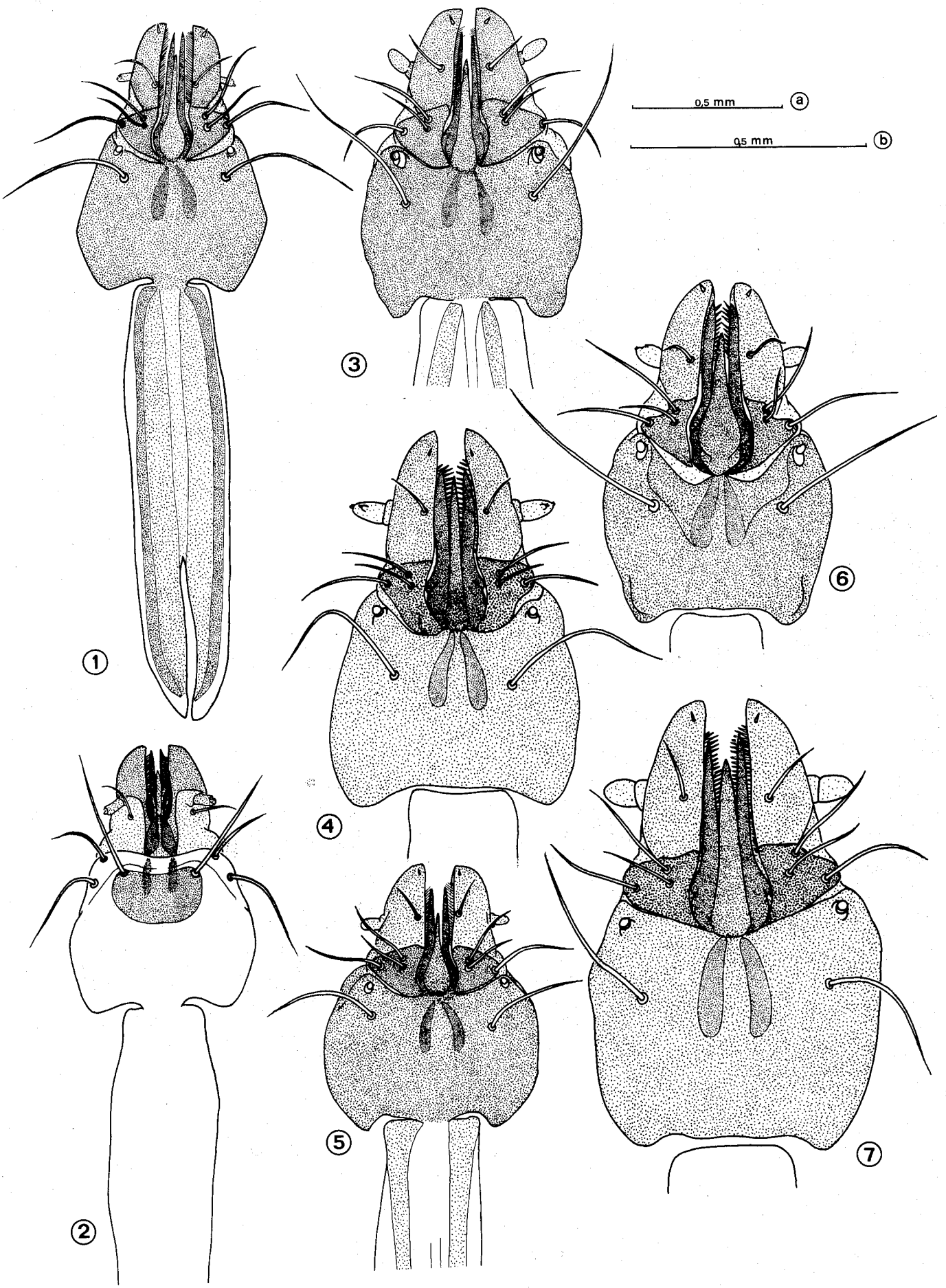


Fig. 13 - Capsules céphaliques des larves de dernier stade (*Asilinae*).

1 : *Machimus rusticus*, vue dorsale; 2 : idem, vue ventrale; 3 : *Machimus fimbriatus*; 4 : *Epitriptus setosulus*; 5 : *Machimus pilipes*; 6 : *Neomochtherus confusus*; 7 : *Neomochtherus aquitanus*, (vue dorsale).

1, 2, 3, 5 : échelle a; 4, 6, 7 : échelle b.

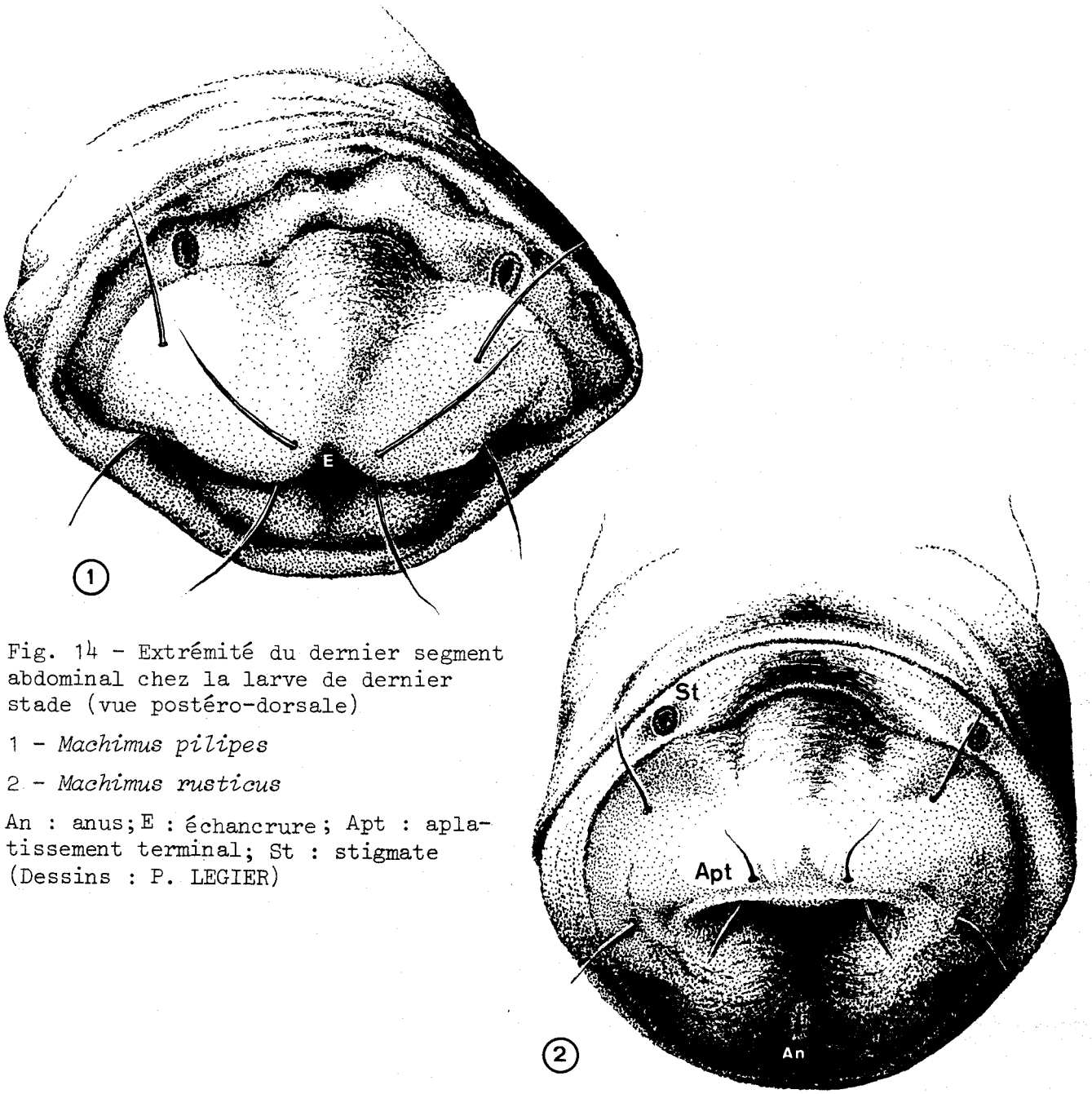


Fig. 14 - Extrémité du dernier segment abdominal chez la larve de dernier stade (vue postéro-dorsale)

1 - *Machimus pilipes*

2 - *Machimus rusticus*

An : anus; E : échancrure; Apt : aplatissement terminal; St : stigmate (Dessins : P. LEGIER)

gique : téguments pourvus de sillons longitudinaux parallèles, souvent très marqués; palpes ventraux, maxilles toujours allongées à bords plus ou moins parallèles. L'extrémité du dernier segment abdominal présente une forme en bec très caractéristique due à l'aplatissement des faces dorsales et ventrales (plus marqué sur la face ventrale). Larves très actives et vivaces. Tous les *Asilinae* décrits par MELIN (1923) se rattachent à ce type 9

9 (10) Segments abdominaux s'allongeant progressivement de l'avant vers l'arrière .. .. *Epitriptus setosulus*

10 (9) Segments abdominaux à peu près de même longueur 11

11 (12) Extrémité postérieure du dernier segment portant une échancrure (Fig. 14; 1)
..... *Machimus pilipes*

12 (11) Extrémité postérieure du dernier segment non échancrée (Fig. 14; 2) .....
Machimus rusticus, M. fimbriatus
Neomochtherus aquitanus, N. confusus

Aucune ornementation tégumentaire différentielle, ni aucune particularité de la capsule céphalique ne permettent véritablement de distinguer ces quatre espèces. J'ajouterai donc seulement quelques caractères d'ordre écologique : *M. rusticus* et *N. aquitanus* vivent en milieu sableux exclusivement, le premier dans les prairies mésophiles, le second plutôt dans les garrigues xériques. *M. fimbriatus* et *N. confusus* se rencontrent uniquement dans les sols compacts (dans le cas de larves de dernier stade, la taille permet de les différencier; celle de *M. fimbriatus* est presque le double de celle de *N. confusus*).

Une connaissance plus approfondie des exigences écologiques de ces espèces ainsi que l'utilisation du microscope électronique à balayage semblent les seuls moyens capables d'apporter des éléments nouveaux susceptibles de les différencier.

Le dernier stade larvaire des Asilides est suivi d'une phase nymphale qui s'effectue dans le même milieu. Des particularités morphologiques m'ont permis de classer les larves récoltées en trois groupes bien distincts, correspondant d'ailleurs à la subdivision actuelle des sous-familles. La diversité rencontrée chez les larves âgées apparaît-elle aussi chez les nymphes ? Une brève étude comparative permettra de répondre à cette question.

3 - LES NYMPHES

A - Caractères généraux (Fig. 15, 16, 17, 18)

Parmi de nombreuses descriptions, celles de MELIN (1923) et de DENNIS et LAVIGNE (1976) sont les plus complètes. Je rappellerai succinctement les caractères généraux : leur morphologie générale et le processus d'exuviation correspondent aux critères de définition des Ortorrhaphes. Deux régions distinctes sont visibles chez les nymphes de toutes les espèces décrites : d'une part la région céphalothoracique, d'autre part la région abdominale constituée de segments articulés.

Sur la tête, on distingue principalement une série de dents ou d'épines toujours paires qui, souvent, ont une valeur spécifique :
- dents antennaires (Fig. 15) : une antérieure longue et effilée (DAa) et un groupe de 3 ou 4 postérieures (DAp). Une soie peut être présente selon les espèces à la base des DAa (Fig. 16; 2 - Fig. 17; 2).

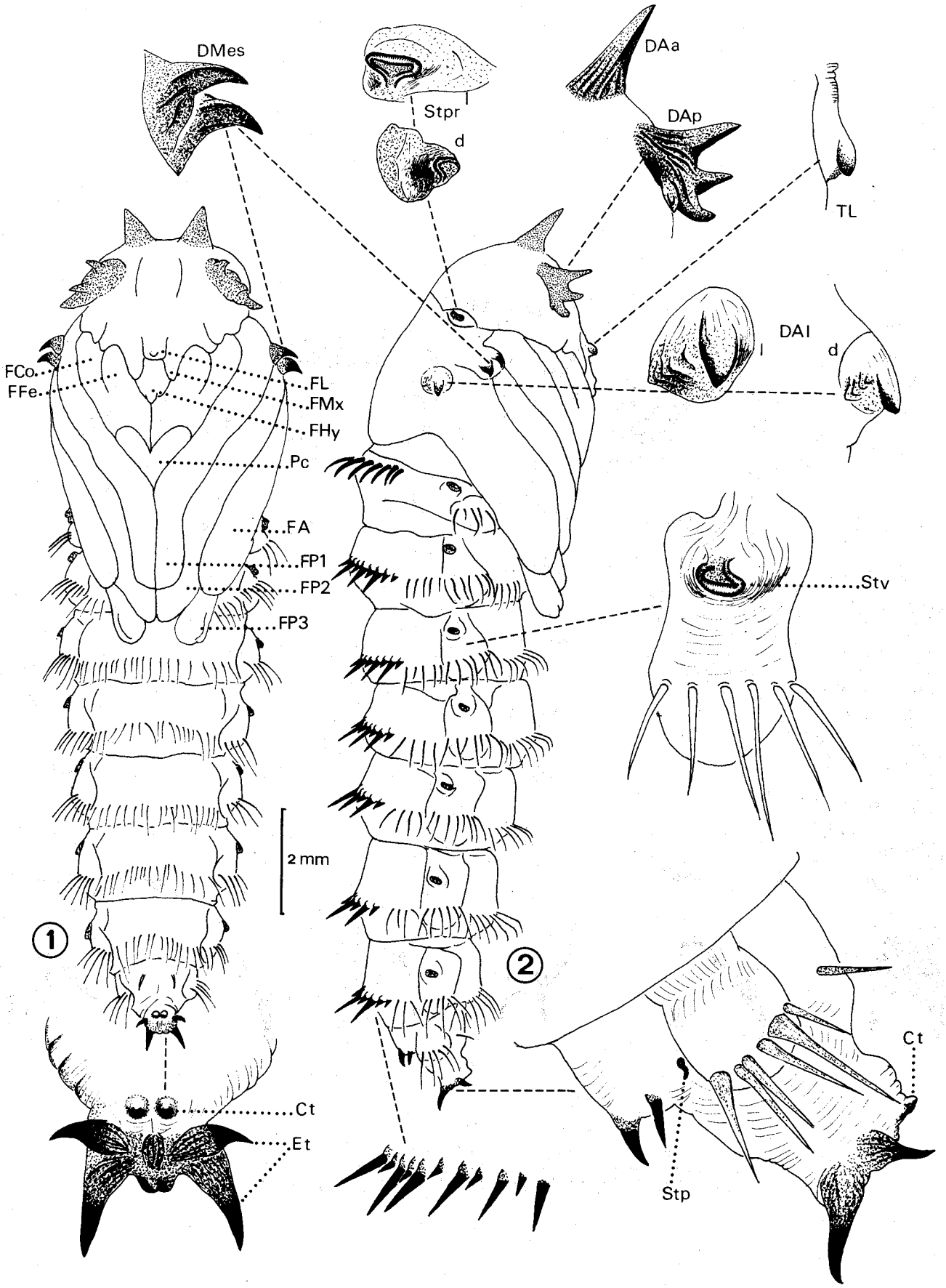


Fig. 15 - *Machimus rusticus* : Morphologie générale de la nymphe (1 : vue ventrale; 2 : vue latérale) et détails de quelques caractères particuliers.

Ct : callosités terminales; DAa : dent antennaire antérieure; DAp : dents antennaires postérieures; DAl : dent alaire (d : vue dorsale, l : vue latérale); DMes : dents mésothoraciques; Et : épines terminales; FA : fourreau alaire; FCo : fourreau du coxa antérieur; FFe : fourreau du fémur antérieur; FHy : fourreau de l'hypopharynx; FL : fourreau du labre; FMx : fourreau des maxilles; FP1-P3 : fourreaux des pattes; Pc : pièce cordiforme; Stp : stigmate postérieur; Stpr : stigmate prothoracique (d : vue dorsale, l : vue latérale); Stv : stigmate ventral; TL : tubercule du fourreau du labre.

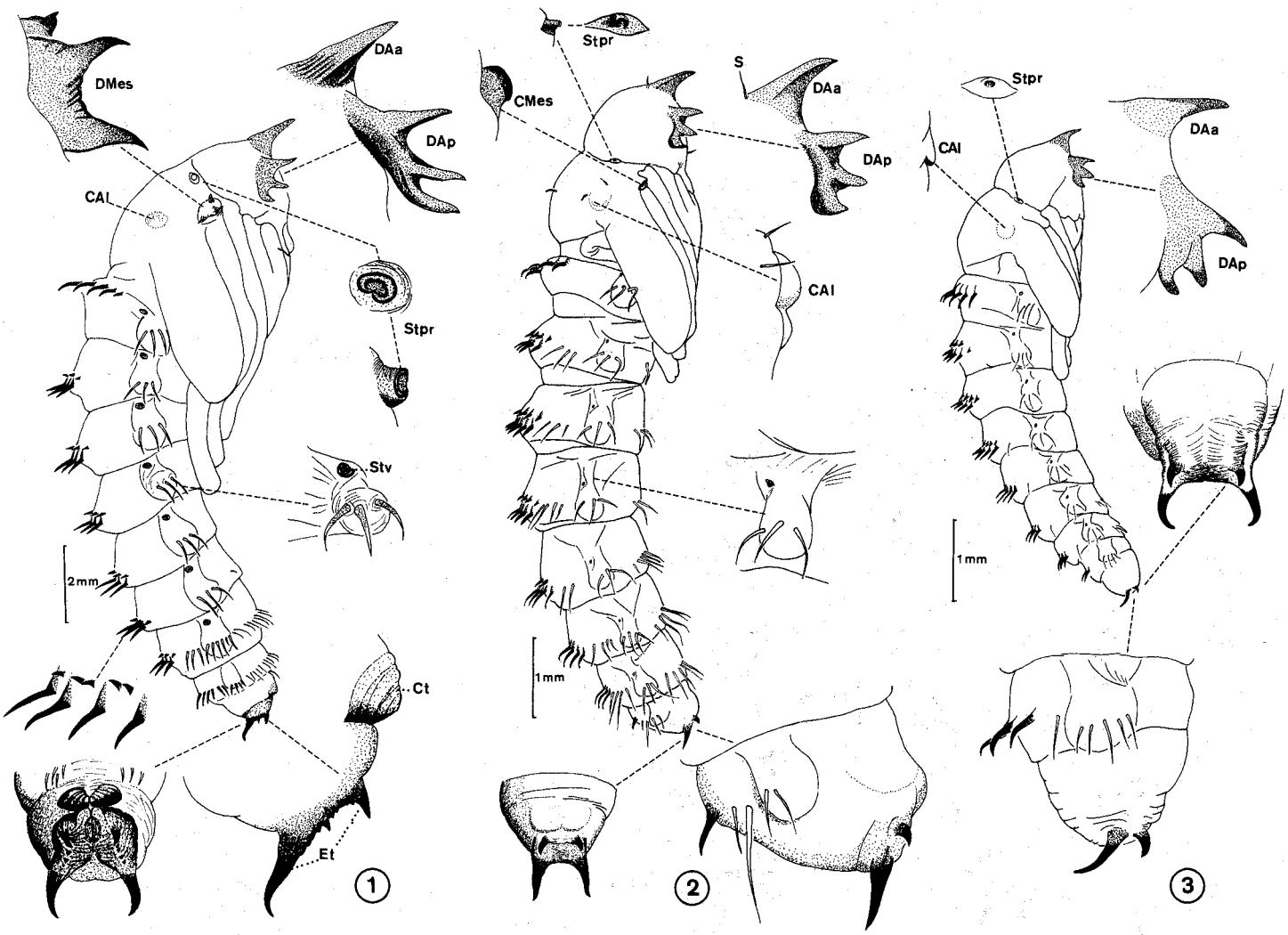


Fig. 16 – Nymphes de *Dasypogoninae*.

1 : *Dasypogon diadema*; 2 : *Dioctria bicincta*; 3 : *Holopogon venustus*

CAl : callosité alaire (vue dorsale pour 2, 3); CMes : crête mésothoracique (vue ventrale); Ct : callosités terminales; DAa : dent antennaire antérieure; DAp : dents antennaires postérieures; DMes : dent mésothoracique (vue ventrale); Et : épines terminales; S : soie; Stpr : stigmate prothoracique (vue latérale et dorsale); Stv : stigmate ventral.

- épines faciales (EF), présentes uniquement chez les *Laphriinae* (Fig. 17).
- dents des fourreaux maxillaires (DMx, Fig. 17) et du fourreau hypopharyngien.
- un petit tubercule orne parfois le fourreau du labre (TL, Fig. 15).

Une suture transverse sépare dorsalement la tête du thorax; sur celui-ci, et à son bord antérieur, s'ouvre un stigmate prothoracique plus ou moins développé (Stpr). Les fourreaux des pattes et des ailes sont bien individualisés sauf ceux de la troisième paire de pattes qui demeurent cachés par les fourreaux alaires; ils portent en général, à leur base, une ou plusieurs paires de dents (DMes, DAl).

La région abdominale comprend huit segments articulés dont l'ornementation tégumentaire est partiellement variable d'une sous-famille à une autre. L'ornementation des sternites se compose d'une ou deux rangées d'épines superposées, très développées. Les pleurites et les sternites comprennent une rangée de soies, longues sur les premiers, plus courtes sur les seconds. Un stigmate plus petit que le stigmate prothoracique apparaît à l'angle dorso-basal des pleures (Stv), il n'est pas toujours perceptible sur le dernier segment abdominal (Stp). Ce segment est très différent des précédents. Courbé postérieurement et grossièrement biparti, il se termine par quatre épines très proéminentes (Et) : "terminal processes" de MELIN (1923). Les épines dorsales présentent en général un plus grand développement. Un dimorphisme sexuel [présence de callosités ventrales chez les mâles (Ct)] est parfois décelable chez certaines espèces sur ce segment mais DENNIS et LAVIGNE (1976) signalent que certaines femelles (*Efferia benedicti* Bromley) présentent de tels tubercules et que, en conséquence, la détermination des sexes ne doit pas être basée uniquement sur ce caractère.

B - Principaux caractères différentiels

Des éléments caractéristiques nous ont permis de classer les nymphes d'Asilides en 3 groupes bien individualisés correspondant aux 3 principales sous-familles. Les caractères distinctifs sont indiqués sous forme de clé de détermination :

1 (4) Epines faciales présentes (Fig. 17)..... sous-famille des *Laphriinae* . 2

2 (3) 4 dents antennaires postérieures..... *Andrenosoma bayardi*

3 (2) 3 dents antennaires postérieures, la quatrième réduite à une pointe très peu visible (Fig. 17; 3a)..... *Andrenosoma atra* . 4

4 (1) Epines faciales absentes

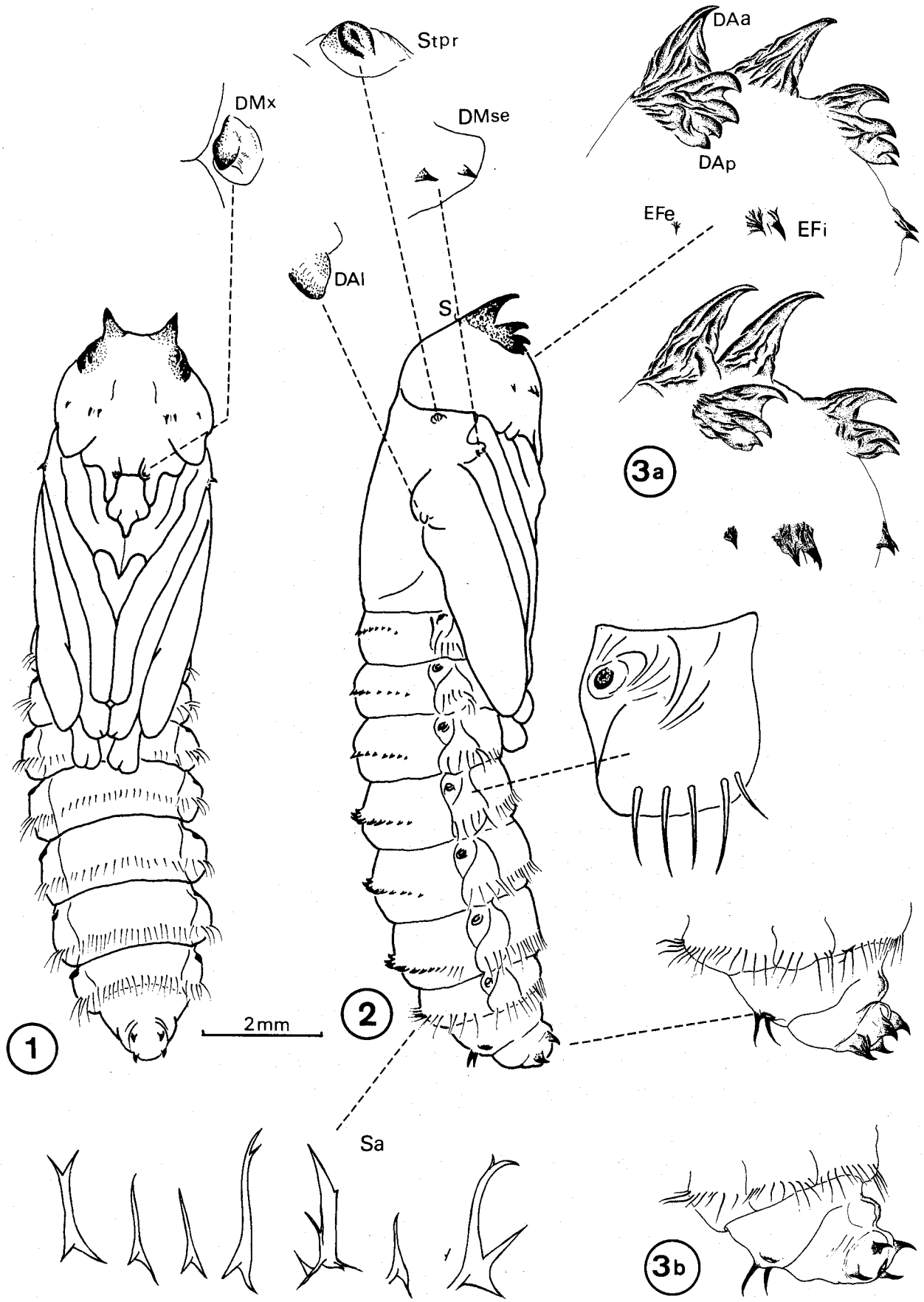


Fig. 17 - 1 et 2 : *Andrenosoma bayardi*, nymphe (vue ventrale et latérale); 3a et 3b : *Andrenosoma atra* - 3a : détails de l'extrémité céphalique, 3b : détails de l'extrémité postérieure.

DAa : dent antennaire antérieure; DAp : dents antennaires postérieures; DAl : dent alaire (vue latérale); DMse : dents mésothoraciques (vue latérale); DMx : dent du fourreau maxillaire (vue ventrale); EFe : épine faciale externe; EFi : épines faciales internes; S : soie antennaire; Sa : soie du dernier segment abdominal; Stpr : stigmate prothoracique.

5 (10) Pleures ornés de 3 soies seulement (Fig. 16).. sous-famille des *Dasypogoninae*
Absence de dents à la base du fourreau alaire, une simple callosité avec ou sans soie (CAL); tergites garnis en général de deux rangées de soies superposées (Fig. 16; 1)..... 6

6 (9) Dernier segment abdominal pourvu de deux épines simples non réunies par une crête denticulée (Fig. 16; 2, 3) 7

7 (8) Présence de soies céphalothoraciques (S) : base du fourreau alaire, région dorsale thoracique, base des DAa, région céphalique ventrale. Base du fourreau des pattes mésothoraciques munie d'un tubercule en forme de crête (CMes, Fig. 16; 2)..... *Dioctria bicincta*

8 (7) Soies céphalothoraciques absentes; base du fourreau des pattes mésothoraciques dépourvue de toute ornementation (Fig. 16; 3)..*Holopogon venustus* 9

9 (6) Dernier segment abdominal terminé par deux fortes épines réunies par une crête denticulée; absence de soies céphalothoraciques; callosité basale du fourreau des pattes mésothoraciques constituée par 3 épines robustes (Fig. 16; 1)..... *Dasypogon diadema* 10

10 (5) Pleures ornés de plus de 3 soies (4 à 8) (Fig. 15).. sous-famille des *Asilinae* 11

11 (12) 4 à 5 paires de soies dorsales sur le dernier segment abdominal (Fig. 18; 19). Stigmates très proéminents (Fig. 18; 8 et 9).. *Eutolmus kiesenwetteri*

12 (11) Dernier tergite abdominal avec généralement 2 paires de soies (plus rarement 3) (Fig. 15) 13

13 (16) Epines du fourreau des pattes mésothoraciques très réduites (Fig. 18; 14, 15) 14

14 (15) Epines du dernier segment abdominal courbées ventralement (Fig. 18; 17); extrémités des dents antennaires postérieures pointues (Fig. 18; 1), callosité du fourreau alaire peu marquée (Fig. 18; 11)... *Dysmachus hamulatus*

15 (14) Epines abdominales recourbées vers l'extérieur (Fig. 18; 16), callosité du fourreau alaire proéminente (Fig. 18; 10), 2 dents antennaires postérieures arrondies (Fig. 18; 2) ..... *Neomochtherus confusus* 16

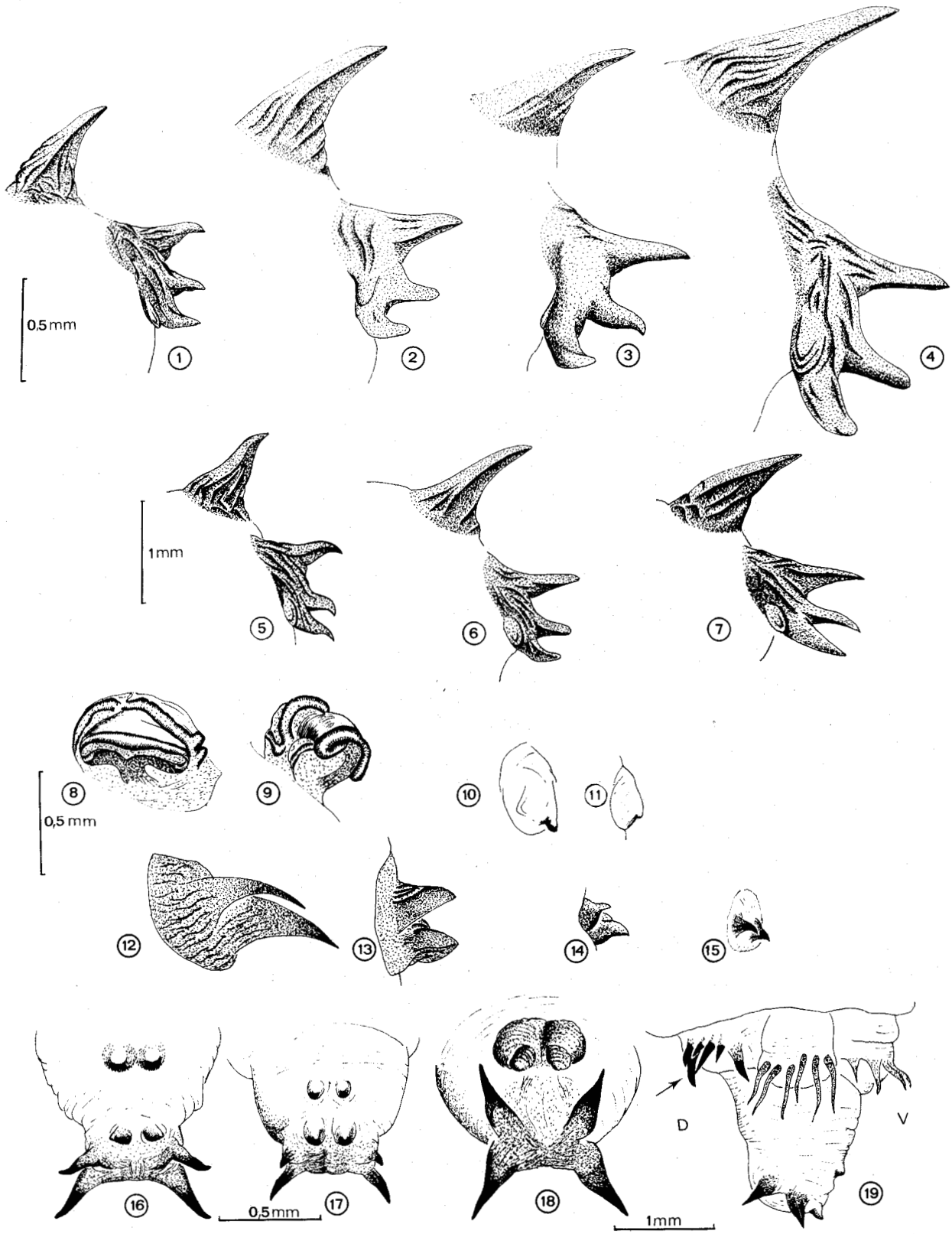


Fig. 18 - Eléments comparatifs des nymphes.

- 1-7 : dents antennaires antérieures et postérieures; 1 : *Dysmachus hamulatus*; 2 : *Neomochtherus confusus*; 3 : *Epitriptus setosulus*; 4 : *Neomochtherus aquitanus*; 5 : *Eutolmus kiesenwetteri*; 6 : *Machimus pilipes*; 7 : *Antipalus varipes*.
- 8-9 : stigmate prothoracique de *Eutolmus kiesenwetteri* (8 : vue latérale, 9 : vue dorsale).
- 10-11 : callosité du fourreau alaire; 10 : *Neomochtherus confusus*; 11 : *Dysmachus hamulatus* (vue dorsale).
- 12-15 : épines du fourreau des pattes mésothoraciques; 12 : *Antipalus varipes*; 13 : *Machimus pilipes*; 14 : *Neomochtherus confusus*; 15 : *Dysmachus hamulatus*.
- 16-19 : extrémités postérieures du dernier segment abdominal; 16 : *Neomochtherus confusus*; 17 : *Dysmachus hamulatus*; 18 : *Antipalus varipes* (vue ventrale); 19 : *Eutolmus kiesenwetteri* (vue latérale).

16 (13) Epines du fourreau des pattes mésothoraciques très développées (Fig. 18; 12, 13) 17

17 (18) Longues et très effilées (Fig. 18; 12) ..... *Antipalus varipes*

18 (17) Courtes et robustes (Fig. 18; 13) ... *Epitriptus setosulus, Machimus rusticus, M. pilipes, Neomochtherus aquitanus*

Aucun caractère déterminant ne m'a permis de séparer les nymphes de ces 4 espèces. Certes, quelques légères différences semblent apparaître si l'on compare les dents antennaires, les callosités du labre et du fourreau hypopharyngien, les dents des fourreaux alaires et les épines garnissant le dernier segment abdominal; mais tous ces caractères sont-ils suffisants pour permettre une détermination spécifique sûre ? Il sera nécessaire, avant de répondre, de comparer un plus grand nombre d'individus de chaque espèce.

J'ajouterai, pour chacune d'entre elles, quelques données complémentaires d'ordre écologique :

- *M. rusticus* : phase nymphale pendant le mois de mai et le début de juin; sol exclusivement sableux, prairies mésophiles.
- *E. setosulus* et *N. aquitanus* : phase nymphale dans la deuxième quinzaine de juin et la première de juillet; sol sableux, prairies humides pour le premier, fonds de vallons dans les garrigues pour le second.
- *M. pilipes* : phase nymphale dans la deuxième quinzaine d'août et la première de septembre; sol compact en milieu très xérique.

Ainsi, les difficultés de détermination rencontrées pour les larves des *Asilinae* apparaissent aussi pour les nymphes. D'autres critères, en particulier des caractères d'ordre bio-écologique, devront s'ajouter à ces études morphologiques pour parvenir à une bonne connaissance des espèces. Tel est, en partie, le but recherché dans le paragraphe suivant consacré à l'étude du cycle biologique de *Machimus rusticus*.

II - CYCLE BIOLOGIQUE DE *MACHIMUS RUSTICUS*

Les données concernant la biologie des *Asilidae* sont rares ou même inexistantes et se limitent le plus souvent à quelques indications sur le développement embryonnaire ou nymphal. Les stades larvaires, en particulier, ont été très peu étudiés

et la durée de cette phase de vie ainsi que le nombre de mues sont encore totalement inconnus pour les représentants des trois principales sous-familles : les *Dasypogoninae*, les *Laphriinae*, les *Leptogastrinae*. Nos seules connaissances actuelles sur le cycle biologique des *Asilidae* concernent trois espèces appartenant à la sous-famille des *Asilinae* : *Promachus yesonicus* (KINOSCHITA, 1940), *Mallophora ruficauda* (COPELLO, 1927, 1942) et *Mallophora media* (CLEMENTS et BENNETT, 1969). Le genre *Mallophora* est représenté dans la zone néarctique et s'épanouit dans la zone néotropicale d'où proviennent les espèces étudiées (*M. ruficauda* a été capturée en Argentine, *M. media* aux Antilles). *P. yesonicus* est cantonné au Japon.

Des observations effectuées dans la nature, plus particulièrement à la station du Caramy, au sud de Tourves (Var), et l'élevage de plusieurs individus au laboratoire me permettent de tracer les grandes lignes de la biologie préimaginale d'un autre *Asilinae* : *Machimus rusticus*. Un certain nombre d'observations plus ou moins fragmentaires portant sur d'autres espèces rendront possibles des comparaisons complétant cette étude.

1 - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

La durée en a été précisée pour de nombreuses espèces et se situe généralement entre 5 jours (*Promachus yesonicus* : KINOSCHITA, 1940) et 18 jours (*Dioctria rufipes* : MELIN, 1923).

Chez *Machimus rusticus*, la durée d'incubation est très rapide; à température constante (25°), les oeufs éclosent du quatrième au sixième jour après la ponte. Dans les mêmes conditions de température, j'ai noté pour d'autres espèces :

Machimus fimbriatus : 5 à 6 jours
Machimus pilipes : 6 à 7 jours
Eutolmus kiesenwetteri : 6 jours
Antipalus varipes : 7 à 8 jours
Andrenosoma atra : 50 à 56 jours

Andrenosoma atra semble donc faire exception parmi les Asilides. Dans le sud-est de la France, les adultes de cette espèce volent à deux périodes distinctes de l'année, au printemps et en automne; la durée de maturation, indiquée précédemment, correspond à une ponte automnale. Cette durée reste inconnue pour la génération de printemps, aucune femelle fécondée n'ayant pu être capturée.

Il ne m'a pas été possible de préciser, jusqu'à présent, les facteurs à l'origine de cette prolongation ou de cet arrêt de développement.

2 - DEVELOPPEMENT LARVAIRE

A - Rappel des observations antérieures

La lecture des publications anciennes : DUFOUR (1850 a), LUNDBECK (1908), KLEINE (1909), MALLOCH (1917), MELIN (1923), montre les multiples commentaires, souvent contradictoires, concernant la durée globale du développement larvaire. Cette phase de vie varie, selon les auteurs, de une à plusieurs années; elle n'a été étudiée que de façon fragmentaire, aucun élevage, de l'oeuf à l'imago, n'ayant été réalisé.

Des travaux plus récents peuvent être résumés ainsi :
- ceux de KINOSCHITA (1940) concernent le développement larvaire de *Promachus yesonicus*; celui-ci s'effectue sur une période de deux ans environ avec 5 stades larvaires. La durée du premier stade est de deux mois environ.
- les larves de *Mallophora ruficauda*, étudiées par COPELLO (1927, 1942), présentent un cycle de développement d'un an environ. La durée du stade I est particulièrement longue, 9 mois, au cours desquels on ne constate aucune augmentation de taille; la larve néonate se transforme ensuite rapidement (un mois) en larve âgée par trois mues successives.
- CLEMENTS ET BENNETT (1969) rapportent des observations à peu près similaires pour *Mallophora media* dont les adultes volent de février à mai. Deux larves de stade I, récoltées par les auteurs en octobre et décembre, ont donné naissance aux imagos l'année suivante au cours de la première quinzaine de mars. Comme pour *M. ruficauda*, le développement larvaire est très rapide à partir du stade II et la larve de dernier stade peut être obtenue dans un minimum de 12 jours, au cours de trois mues rapprochées.

Le genre *Mallophora* semble donc caractérisé par un développement larvaire plus court que celui de *Promachus* (un an au lieu de deux) et un nombre de mues larvaires inférieur (2 au lieu de 4).

B - Développement larvaire de *Machimus rusticus*

a) Conditions expérimentales :

1000 larves issues d'oeufs éclos au laboratoire (cf. le début de ce chapitre p. 5) ont été utilisées. Au début de l'expérimentation, les larves sont placées par groupe de 20 dans 50 piluliers en plastique contenant chacun 15 cm^3 de terre et 2 larves de Coléoptères *Scarabeidae (Triodonta aquila)* ou *Curculionidae*. Tous les cinq

jours, le milieu d'élevage est renouvelé*. A partir du stade III, les larves d'Asilides sont séparées et placées individuellement dans les piluliers.

Deux lots de piluliers sont à distinguer :

1/ J'ai essayé, pour le premier, de reconstituer très approximativement, au laboratoire, les conditions climatiques naturelles; pour celà, les larves sont maintenues :

- 4 mois (du 1er juillet à la fin octobre 1976) à la température ambiante du laboratoire (entre 25° et 22°);
- 1 mois (novembre) à l'étuve pendant lequel la température subit une baisse progressive de 22° à 6°;
- 2 mois (décembre et janvier 1977) à 6°, température enregistrée à la même période dans la station du Caramy, dans le sol, à 20 cm de profondeur.
- 1 mois (février) à l'étuve; au cours de cette période, la température est augmentée lentement de 6° à 25°;
- à 25° à partir du 9ème mois (mars).

2/ Le second lot est maintenu à la température du laboratoire (22-25°). Après 9 mois (fin mars 1977), les larves sont soumises accidentellement à une courte période de froid, 15 jours à 13° environ**. Après cette période, les larves retrouvent la température du laboratoire.

b) Résultats :

Ils sont présentés dans le tableau 4 et les figures 19, 20, 21, 22).

1/ Les mues.

Le développement postembryonnaire de *M. rusticus* s'accompagne d'un nombre relativement important de mues larvaires : 6 dans la plupart des cas mais ce nombre est susceptible de présenter quelques variations liées sans doute aux conditions d'élevage, d'alimentation ou à des accidents individuels de développement. Ainsi, des mues supplémentaires sont parfois constatées chez les larves parvenues au dernier stade sans qu'il y ait, pour autant, un changement de taille ou de poids.

2/ Les stades larvaires.

La répartition des larves de *M. rusticus* par ensembles de tailles différentes permet de mettre en évidence plusieurs sommets correspondant aux différents stades du développement (Fig. 19). Les larves d'un même stade ne sont cependant jamais rigou-

---

* Cf. annexes : méthodes d'élevages.

** Baisse de température provoquée par un arrêt de fonctionnement des installations de chauffage.

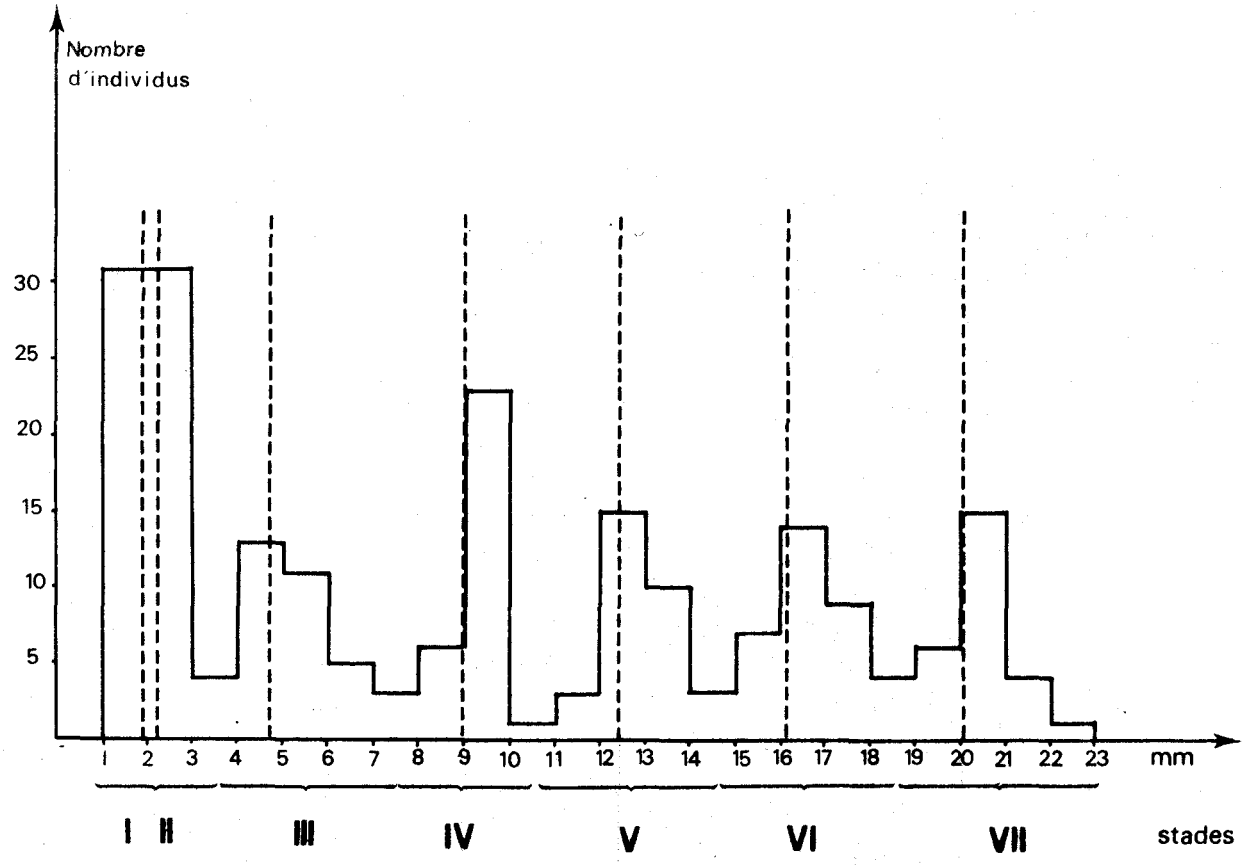


Figure 19 - Evolution de la taille d'une population de 32 larves de *Machimus rusticus** suivie de la larve néonate (I) jusqu'au dernier stade larvaire (VII)

Abscisses : longueur du corps exprimée en millimètres (ces longueurs sont groupées en classes de 0,9 mm)
Ordonnées : nombre d'individus dans chaque classe de taille.
Les traits verticaux interrompus indiquent la valeur moyenne de la longueur des larves pour chaque stade (cf. Tabl. 4).

reusement de la même taille et se répartissent, pour chaque stade, autour d'une valeur moyenne. Sur la figure 19, certains sommets sont bien individualisés, par contre les stades I et II sont confondus; nous avons vu cependant, au début de ce chapitre, que des différences morphologiques et anatomiques importantes permettaient de les différencier sans erreur possible.

La croissance larvaire de *M. rusticus* est donc caractérisée par 7 stades distincts.

3/ Croissance linéaire.

Les téguments des larves d'Asilides ne sont pas sclérifiés mais possèdent cependant une cuticule rigide et peu extensible. La longueur de l'animal ne subit

---

* N'ont été prises en compte dans l'établissement de ce diagramme que des larves ayant atteint le stade VI et VII, c'est-à-dire 32. Ce chiffre montre la mortalité très élevée qui existe chez les premiers stades larvaires, 1000 larves néonates avaient été, en effet, utilisées au début de l'expérimentation.

Stades larvaires	Durées des stades		Longueur moyenne des larves pour chaque stade (mm)	Poids moyen des larves pour chaque stade (mg)
	Durées minimales (jours)	Durées maximales		
I	8 à 9	-	1,825 (1,786 - 1,864)[x]	0,040*
II	4 à 5	20 à 30 jours	2,244 (2,179 - 2,309)	0,035*
III	4 à 5	1 mois	4,762 (4,436 - 5,088)	1,73 ± 0,38
IV	5 à 6	2 mois	8,950 (8,719 - 9,181)	8,84 ± 0,68
V	5 à 6	2 mois	12,629 (12,332 - 12,926)	26,84 ± 3,83
VI	12	9 mois	16,126 (15,563 - 16,689)	53,86 ± 6,47
VII	170 à 180	8 à 9 mois	20,093 (19,701 - 20,485)	118,95 ± 4,85

x: limites de confiance supérieures et inférieures

Tableau 4

donc, entre deux mues successives, que de très faibles accroissements pouvant être estimés chez les larves et selon les stades entre 0,5 et 1 mm.

On obtient ainsi, chez *M. rusticus*, une croissance linéaire très nettement discontinue, en "marches d'escalier", caractéristique de la plupart des Arthropodes (Fig. 20). Cependant, je n'ai pas mesuré individuellement la croissance de chaque larve au début et à la fin de chaque stade et je n'ai tenu compte, pour l'établissement de la courbe, que des valeurs moyennes de l'ensemble de la population à chaque stade. Dans ces conditions, il ne m'est pas possible de dire si ce type de croissance s'apparente plus au type de *Carausius morosus*, où ne se produit aucun changement de la longueur de l'animal entre deux mues successives, ou à celui de *Gerris lacustris* (exuviation suivie d'un télescopage des segments abdominaux), tous deux définis par JOLY (*in* GRASSÉ, 1977). Il est, de toute façon, différent de celui qui caractérise certaines larves d'Holométaboles, en particulier de Diptères ou d'Hyménoptères, dont les té-

* Ces deux valeurs ont été obtenues en effectuant la moyenne des poids de 100 individus. Pour les larves de stade II, la même opération a été effectuée 24h après la première mue larvaire, avant toute prise de nourriture.

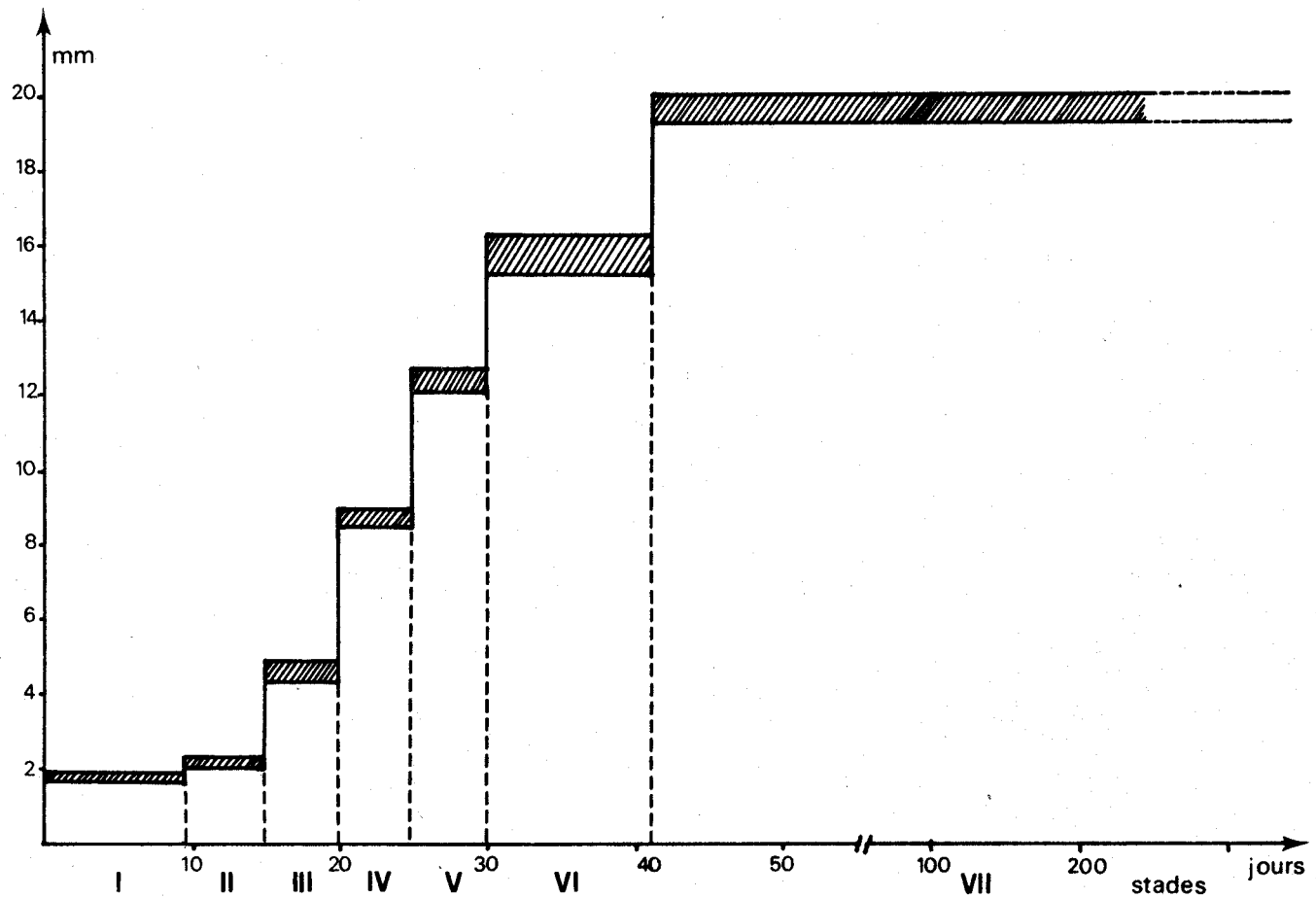


Fig. 20 - Croissance linéaire d'une population de larves de *Machimus rusticus*.
En traits épais, longueur de l'animal (en mm); les lignes verticales, en traits interrompus, correspondent aux mues. La zone hachurée correspond aux limites de confiance supérieures et inférieures de la moyenne des longueurs.

guments sont mous et élastiques, et qui montre une croissance linéaire continue.

La figure 21 montre que l'augmentation de taille s'effectue de façon régulière d'un stade à l'autre.

4/ Croissance pondérale.

Elle subit des variations plus importantes que la croissance linéaire. Comme on le constate souvent chez les Holométaboles, des baisses de poids apparaissent souvent au moment des mues; ainsi une diminution de poids (cf. Tableau 4) est observée entre les larves I et II. Des remarques identiques peuvent être faites à des stades ultérieurs du développement. Le rejet de l'exuvie, au moment de la mue, est sans doute, en partie, à l'origine de cette perte de poids.

La comparaison des courbes de croissances linéaire et pondérale (Fig. 21) permet les remarques suivantes :

- au début du développement (stades I, II, III), l'augmentation de taille est plus grande que l'augmentation de poids;
- les deux courbes sont plus ou moins parallèles pour les stades IV et V;
- pour le stade VI, l'augmentation de taille est plus faible que l'augmentation de poids.

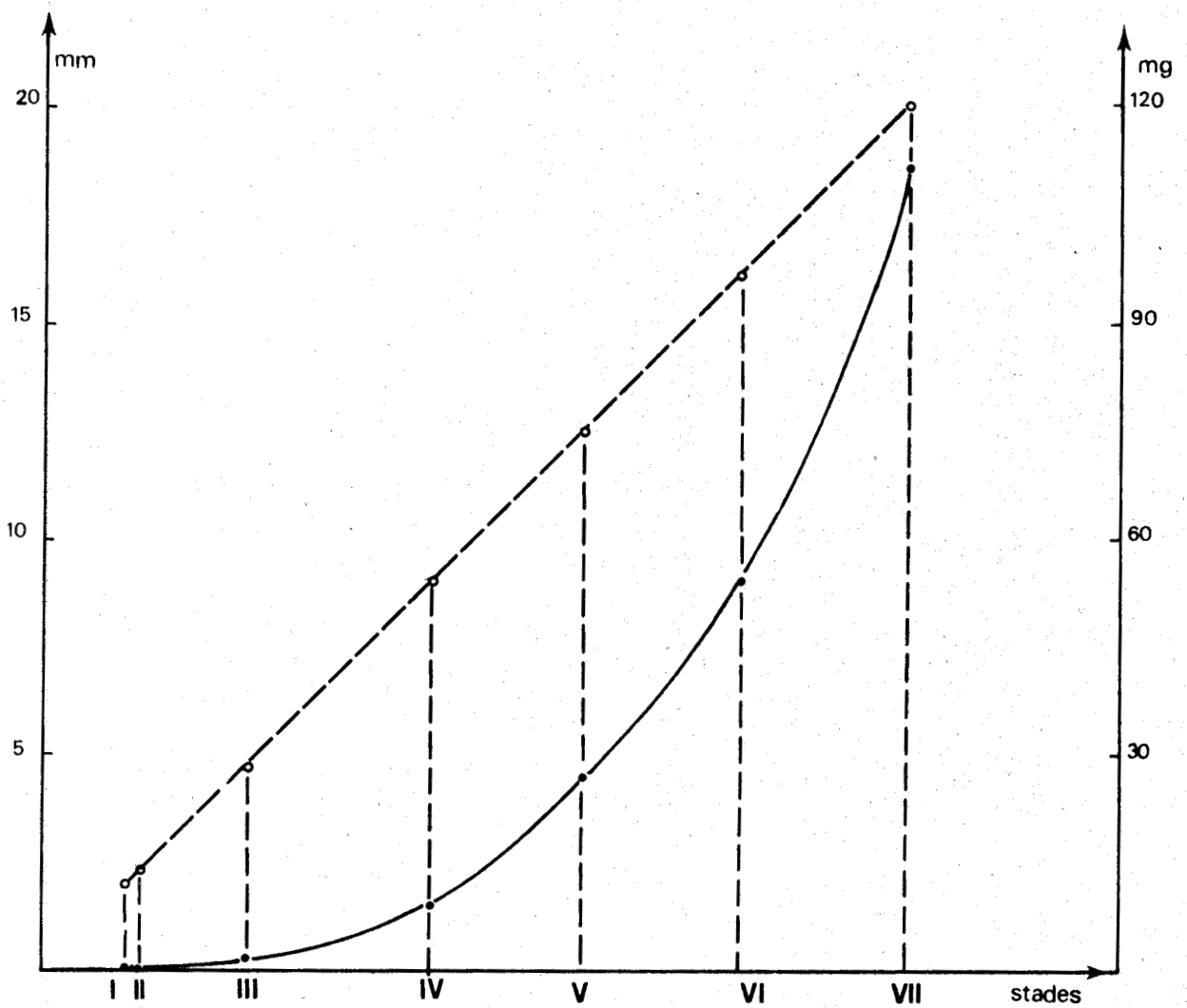


Fig. 21 - Courbes des croissances linéaire et pondérale des larves de *M. rusticus*, établies à partir des valeurs moyennes des longueurs et des poids.

- croissance linéaire : courbe en trait interrompu. Abscisses : stades; ordonnées : longueur (échelle de gauche).
- croissance pondérale : courbe en trait plein. Abscisses : stades; ordonnées : poids (échelle de droite).

5/ Durée des stades larvaires.

Elle est indiquée dans le tableau 4. On constate ainsi que, dans les conditions les plus favorables, le développement est très rapide jusqu'au stade VII exclu; la durée minimale de chacun des six premiers stades se situant entre 4 et 12 jours, l'ensemble correspond donc à 40 jours environ. On observe, en effet, dès le début du mois d'août (le 6 et le 8), l'apparition, dans le milieu d'élevage, des premières larves de stade VII (5 individus).

Pour des raisons que je n'ai pu définir avec précision, tous les individus ne suivent pas le même rythme de croissance et des larves de stade II à V peuvent avoir une durée plus longue d'un ou deux mois. Du fait de cette croissance irrégulière, la présence d'individus de tailles très différentes est fréquente au cours des premières phases du cycle larvaire. Cette hétérogénéité diminue par la suite au cours du développement; en effet, après 4 mois d'élevage (fin octobre), toutes les larves sont parvenues au stade VI ou VII.

J'ajouterai quelques remarques concernant ces deux derniers stades larvaires :

- larves VI : à température constante de 25°, la durée d'intermue peut être rapide, 12 jours environ, mais comme dans les stades précédents, des périodes plus longues, de l'ordre de plusieurs semaines, sont parfois observées chez certains individus. Placées à des températures plus basses (au début de novembre 1976, cf. p.48), ces larves* présentent un arrêt complet du développement qui va se poursuivre pendant plusieurs mois et qui n'est pas interrompu par l'élévation de la température (25°) au début de mars 1977.

- larves VII : toutes les larves manifestent à partir de ce stade un arrêt de développement prolongé. Ce comportement caractérise de la même façon les individus précoces apparus dès le mois d'août et ceux, plus tardifs, qui atteignent ce stade seulement en octobre ou novembre. Ces larves continuent à se déplacer mais cessent pratiquement de se nourrir. Le métabolisme est ralenti et des baisses sensibles de poids sont enregistrées chez les individus en fin de stade (VII). La mortalité est alors assez élevée et plusieurs individus meurent, soit parasités par des Nématodes, soit dévorés par les larves de *Scarabeidae* placées, comme nourriture, dans le milieu d'élevage**.

---

* Parmi ce deuxième lot de larves placées dans ces conditions, 4 seulement étaient encore au stade VI.

** Les conditions d'élevage, en particulier le faible volume de terre utilisée, sont peut-être la cause de cette mortalité.

Les larves de stade VII ayant survécu (au nombre de 8) présentent finalement dans la deuxième quinzaine d'avril 1977 les premiers signes de nymphose. La phase nymphale est en effet précédée d'une période d'inactivité et d'immobilité presque totale. Placées à la surface du substrat, les larves sont incapables d'y pénétrer. L'aspect extérieur se modifie, la larve se contracte et acquiert une forme trapue et arrondie très caractéristique (Fig. 11; 4). Ce changement de forme a déjà été signalé par MELIN (1923) : "during this period the larva often contracts itself so that it becomes more or less like a barrel".

Cette période de prénymphose est variable selon les espèces, d'une à deux semaines en général, elle atteint vingt jours chez *M. rusticus*.

3 - DEVELOPPEMENT NYMPHAL

Les données de la littérature concernant le développement nymphal indiquent une durée comprise entre 14 et 50 jours selon les espèces. Des variations, de l'ordre d'une à deux semaines, peuvent cependant apparaître chez une même espèce.

Chez *M. rusticus*, la durée du développement nymphal est de 14 à 16 jours pour des individus placés à 25°, de 30 à 32 jours pour des nymphes conservées à la température du laboratoire (20°). A 20-22°, j'ai également noté pour d'autres espèces :

Neomochtherus aquitanus : 25 jours
Neomochtherus confusus : 20-25 jours
Machimus pilipes : 19-26 jours
Holopogon venustus : 23 jours
Dasypogon diadema : 27 jours

Les éclosions imaginales de *M. rusticus* se sont échelonnées, pour les deux lots d'individus, du 29 avril au 31 mai 1977. Les périodes de vol de cette espèce, dans la station du Caramy, sont comprises pour l'année 1976 entre le 5 juin et le 15 juillet.

4 - DISCUSSION (Fig. 22)

Il apparaît qu'au laboratoire, le cycle de développement de *M. rusticus* peut s'établir sur une période de 10 à 11 mois, au moins pour une partie de la population. Nous avons vu, en effet, que toutes les larves de stade VI qui avaient survécu ont donné naissance à des adultes en mai 1977, seules quatre larves de stade VI ne sont pas arrivées à maturité.

On peut se demander, comme pour tous travaux réalisés en laboratoire, si les conditions expérimentales correspondent véritablement aux exigences écologiques naturelles. En effet, si j'ai essayé de conserver un milieu édaphique proche du milieu naturel et de recréer, en partie, les mêmes conditions de température, il est certain que l'apport d'une nourriture abondante et l'élimination des prédateurs ont modifié, dans une certaine mesure, l'environnement biotique de ces larves. Au laboratoire, un autre facteur semble plus particulièrement intervenir sur la durée du cycle de développement de cette espèce; il s'agit de l'arrêt de croissance plus ou moins prolongé des larves VI et VII, arrêt facultatif pour les premières, obligatoire pour les secondes.

Pour les larves de stade VI, cet arrêt peut s'expliquer de la manière suivante : ou bien les conditions de milieu sont favorables et les larves se transforment rapidement en larves VII, en deux à trois semaines (12 jours au moins) ou bien elles ne parviennent pas à muer avant la période de froid et leur développement se trouve alors bloqué au stade VI pour plusieurs mois (Fig. 22; 1). Ce fut le cas pour les 4 larves qui n'avaient pu muer avant novembre 1976, période à laquelle la température avait été abaissée, et qui étaient encore en vie au printemps et au début de l'été 1977, toujours au stade VI.

Il est vraisemblable que cet arrêt de croissance est dû en grande partie à une déficience alimentaire; en effet, j'ai pu constater pour ces quatre individus que les larves de Coléoptères utilisées normalement comme nourriture n'étaient pas dévorées.

Malheureusement, ces quatre larves sont mortes à la fin de l'été 1977 et il ne m'a pas été possible de savoir si leur évolution se serait poursuivie. Cependant, la récolte dans la station du Caramy (cf. chapitre III), au cours des mois d'hiver et de printemps, de larves de *M. rusticus* à plusieurs stades de croissance (stade VII principalement mais aussi stades IV, V et VI) me permet de conclure que les expérimentations réalisées au laboratoire correspondent, en partie, au cycle naturel de cette espèce. Ces récoltes indiquent également que, dans la nature, en plus des larves de stade VI, d'autres individus plus jeunes, stades IV et V, sont encore présents dans le sol après un premier hiver. En définitive, selon toute vraisemblance, la plupart des individus doivent achever leur croissance en un an tandis qu'une fraction de la population prolonge son développement d'une période complémentaire d'une année ou peut-être même davantage.

Si, chez les larves de stade VI, une nourriture insuffisante est la cause de l'arrêt momentané de la croissance, il n'est pas possible actuellement, pour les larves VII, de préciser les facteurs à l'origine de leur phase de repos prolongé. Par contre, il s'est avéré qu'une baisse de température (6°) est indispensable pour interrompre cette période. En effet, si nous considérons le premier lot de larves placées dans les

conditions semi-naturelles (Fig. 22; 1, 2), on remarque que la nymphose a eu lieu dans la deuxième quinzaine d'avril 1977, c'est-à-dire deux mois après la fin de la période de froid et l'élévation progressive de la température (fin février). Ce phénomène est encore plus significatif chez les larves du deuxième lot, soumises tardivement (fin mars, début avril) à une baisse de température et dont la nymphose est apparue presque aussitôt après (fin avril) (Fig. 22; 3). La durée de cette période de froid intervient aussi dans la durée du développement. On constate, en effet, chez les larves du premier lot, maintenues à basse température pendant deux à trois mois, que la phase nymphale est tardive et n'apparaît que deux mois après l'élévation de la température. La nymphose survient plus rapidement (trois semaines après) chez les individus du deuxième lot soumis à une très courte période de froid.

Il faut remarquer, en définitive, que les larves VII de *M. rusticus* semblent peu exigeantes vis-à-vis des conditions de température puisque, placées dans des conditions d'élevage très différentes (deux mois à 6° pour le premier lot, 15 jours à 13° pour le second), elles se sont néanmoins nymphosées à 15 jours d'intervalle seulement.

Les modalités du développement préimaginal de *M. rusticus* se retrouvent-elles chez d'autres *Asilidae* ? Les trois espèces précédemment signalées (cf. p. 47), bien qu'appartenant à la sous-famille des *Asilinae*, présentent un cycle très différent de celui de *M. rusticus*. Il semble probable que de telles différences existent également entre les espèces de la région étudiée.

En effet, j'ai essayé à plusieurs reprises, en élevant des larves de *Stenopogon sp.* à différentes températures, d'obtenir la dernière phase du développement larvaire ainsi que les mues nymphales et imaginales mais sans jamais y parvenir, des facteurs autres que la température intervenant selon toute vraisemblance. De même, nous verrons (cf. chapitre III) qu'*Andrenosoma atra* est caractérisée par deux périodes de vol annuel; il est donc probable que cette particularité est corrélative, au moins pour une partie de la population, d'un cycle de développement différent de celui de *M. rusticus*.

5 - CONCLUSION

Les Asilides sont répandus dans le monde entier et leurs larves occupent des milieux très variés : sol, arbres morts, tiges mortes de bambous (dans le genre *Hyperechia*). Ces particularités ont vraisemblablement des conséquences biologiques importantes et influent sur la durée du développement.

D'autres facteurs, en particulier des facteurs alimentaires, interviennent aussi au niveau de l'espèce et peuvent prolonger la croissance d'une ou plusieurs an-

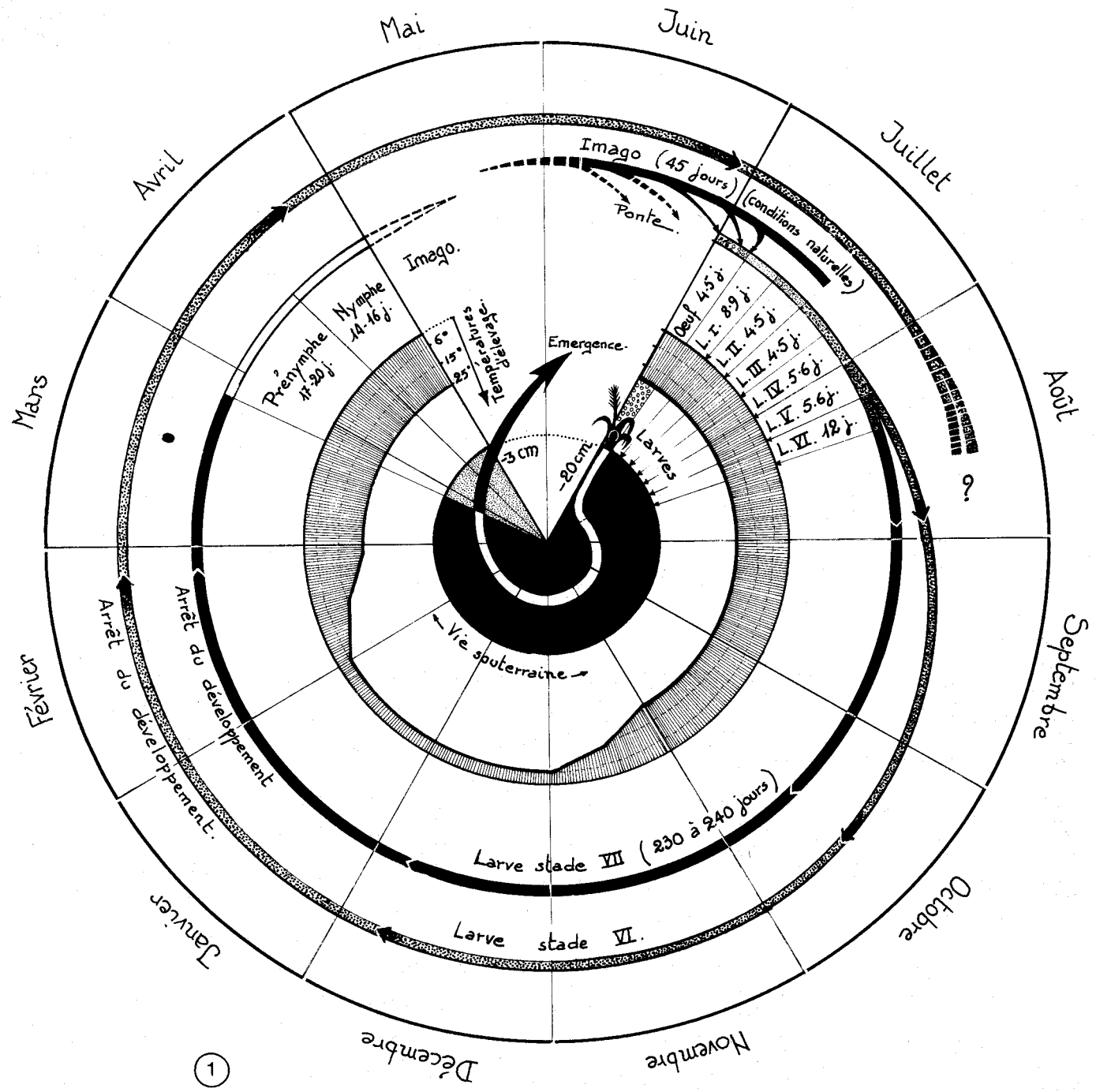


Fig. 22 - Cycle biologique de *Machimus rusticus*.

1 : Durée du cycle et évolution des différents stades.
2 et 3 : Représentation simplifiée de la durée des stades du développement; 2 : les larves sont placées dans des conditions d'élevage semi-naturelles (schéma correspondant à la figure 1) - 3 : les larves sont soumises à une courte période de froid (st : stade; M : mois; T : température).(Dessin : P. LEGIER).

nées (cas des larves de *M. rusticus* et de certaines larves de *Stenopogon sp.* conservées au laboratoire pendant trois ans et demi).L'importance de ce dernier facteur est grande et il pourrait être à l'origine des variations constatées parfois dans les populations d'Asilides. Ainsi, *Heteropogon manicatus*, rare en 1950, est devenue une espèce abondante en 1951 puis s'est raréfiée, disparaissant presque complètement en 1952 et 1953 (TIMON-DAVID, 1953).

Nos connaissances sur la biologie larvaire des *Asilidae* n'en restent pas moins très fragmentaires et de nouvelles recherches sont nécessaires pour avoir une idée d'ensemble sur leur développement.

CONCLUSION

Il apparaît que les trois sous-familles d'*Asilidae* étudiées restent bien individualisées aussi bien au stade larvaire que nymphal et celà, malgré la grande diversité morphologique observée chez les larves et les nymphes.

La diagnose spécifique n'est pas toujours possible au sein des sous-familles mais il est permis de penser, en raison des observations réalisées sur les 14 espèces citées dans ce chapitre, qu'une étude plus approfondie de certains stades préimaginaux, en particulier des larves néonates, permettra une meilleure reconnaissance des espèces.

Il importe aussi que les données morphologiques et anatomiques soient complétées par des études biologiques et écologiques. Les différences constatées dans la durée du développement, entre les larves de *Machimus rusticus*, *Stenopogon sp.*, *Promachus yesonicus* et les espèces du genre *Mallophora*, montrent qu'il n'y a pas un schéma de développement valable pour l'ensemble du groupe et font apparaître la nécessité de telles recherches.

CHAPITRE II

NUTRITION CHEZ LES *ASILIDAE*

INTRODUCTION

Les *Asilidae* à l'état adulte sont des prédateurs vivant aux dépens d'autres Insectes qu'ils capturent au vol. Leur voracité, la puissance de leurs attaques et les dommages qu'ls causent souvent à d'autres Insectes (aux Abeilles en particulier) ont depuis longtemps attiré l'attention de nombreux naturalistes. En fait, la plupart des données bibliographiques concernent les proies et leur diversité mais les observations relatives au comportement alimentaire des imagos et, à plus forte raison, à celui des larves demeurent très fragmentaires. C'est pourquoi une partie de mes recherches est orientée vers l'étude de leur comportement trophique.

Les moeurs alimentaires des larves sont étudiées dans la première partie de ce chapitre. Les observations que j'ai pu faire concernent les larves néonates ainsi que les autres stades préimaginaux.

La deuxième partie du chapitre est consacrée à l'étude de la prédation des imagos, plus particulièrement aux problèmes relatifs à l'immobilisation et à l'ingestion de la proie lors de la prise de nourriture.

I - ANALYSE ECOPHYSIOLOGIQUE DE LA NUTRITION DES LARVES

Si les imagos sont connus depuis longtemps pour leurs moeurs prédatrices, on constate, depuis les premières observations de FRISCH (1721), que l'unanimité est loin d'être faite sur le comportement trophique des stades immatures. Pour certains auteurs : MALLOCH (1917), DAVIS (1919), DANIELS (1966), CLEMENTS et BENNETT (1969), TSACAS et al. (1970), KNUTSON (1972), les larves d'Asilides font preuve indiscutablement d'instincts carnivores (KNUTSON donne une liste complète de ces dernières) mais ce comportement a été signalé chez des espèces africaines, australiennes ou américaines qui se nourrissent aux dépens de larves de Coléoptères (*Scarabeidae*) et d'Hyménoptères (*Xylocopa sp.*).

Pour les larves d'Asilides de la zone paléarctique, le mode de nutrition carnivore n'a pas été démontré avec certitude et les observations, bien que nombreuses (PERRIS, 1871; XAMBEU, 1903; VERRALL, 1909; KLEINE, 1909; ESIPENKO, 1967), demeurent incomplètes et ne concernent que quatre espèces isolées. Cependant, certains auteurs (DUFOUR, 1850 a; MELIN, 1923; HULL, 1962), mettent en doute l'existence d'un tel mode d'alimentation et attribuent aux larves des Asilides paléarctiques un régime phytophage, xylophage ou saprophage.

1 - NUTRITION CHEZ LES LARVES DES STADES I ET II DE *MACHIMUS RUSTICUS*

A - Larves de stade I

Historique :

En considérant l'ensemble des observations se rapportant à l'alimentation des larves d'Asilides, on remarque que la plupart d'entre elles concernent des larves matures. Le mode d'alimentation chez les larves des premiers stades et chez les néonates en particulier n'est connu que pour quatre espèces dont trois appartenant au même genre. Ces observations se réduisent aux travaux de COPELLO (1927, 1942) et de I.S. DE CROUZEL (1965) sur *Mallophora ruficauda*, de CLEMENTS et BENNETT (1969) sur *Mallophora media*, de KNUTSON (1972) sur *Mallophora sp.*, de KINOSCHITA (1940) à propos de *Promachus yesonicus*.

a) Conditions expérimentales :

Les observations sont réalisées sur les 1000 larves néonates de *M. rusticus* utilisées pour l'étude du développement larvaire (Chapitre I, p.47)

Trois séries de témoins complètent cette expérience :

1/ 1ère série (témoins t_1) : 10 piluliers identiques aux précédents, pourvus chacun de deux larves de Coléoptères.

2/ 2ème série (témoins t_2) : 10 piluliers placés dans les mêmes conditions mais contenant chacun 20 larves néonates de *Machimus* et dépourvus de larves de Coléoptères.

3/ 3ème série (témoins t_3) : 20 larves néonates d'Asilides sont placées séparément dans des piluliers dont la terre a été remplacée par quelques morceaux de papier légèrement humidifié, cette série ayant pour but de faciliter l'observation des larves et leur comportement.

Le tri de la terre et des larves est effectué tous les cinq jours.

b) Observations :

Les larves néonates montrent dès leur éclosion une grande activité et une extrême agilité; elles rampent le long des tiges de Graminées et atteignent très rapidement le substrat. Parfois, elles se détachent de leur support et tombent de 2 à 3 centimètres de hauteur (des chutes plus importantes, plusieurs centimètres à un mètre, n'occasionnent, semble-t-il, aucune lésion apparente). Dès leur contact avec le sol, elles recherchent activement le moyen de s'y introduire; dans le cas d'un terrain sablonneux, cinq à dix minutes seulement suffisent pour qu'elles disparaissent.

Dans la nature, les pontes s'effectuent dans les tiges et parmi les feuilles de Graminées, entre 30 et 40 cm au-dessus du sol; les larves doivent donc l'atteindre dans un délai très court.

L'expérience témoin (t_3) ne m'a pas permis de suivre l'évolution des larves néonates car, mis à part quelques individus qui rampaient le long des parois du piluliер, les autres se dissimulaient entre les couches de papier buvard se soustrayant ainsi à l'observation.

Cinq jours après le début de l'expérimentation, un premier examen des piluliers ne m'a apporté aucune indication nouvelle : les 100 larves de *Scarabeidae* sont aisément retrouvées et examinées à la loupe binoculaire. Certaines sont immobiles, d'autres au contraire très actives mais on ne décèle aucune larve d'Asilides fixée sur leur tégument. Dispersées dans la terre et mêlées aux particules de sable, ces larves sont très difficiles à localiser; elles ne présentent aucune particularité si ce n'est leur apparente immobilité qui contraste avec la grande activité qu'elles avaient manifestée au moment de leur éclosion.

Le comportement des larves témoins (t_2, t_3) est identique à celui des individus décrits précédemment.

Nous avons vu que les larves placées dans la série t_3 s'étaient dissimulées dès le premier jour parmi les feuilles de papier humide et n'avaient pas reparu. Or, au huitième jour, des larves apparemment de même taille réapparaissent dans les piluliers et rampent à nouveau sur les parois. L'examen minutieux des feuilles de papier buvard permet de découvrir des exuvies larvaires (100 µ environ) fichées dans le support. Les larves observées le huitième jour correspondent donc à un deuxième stade dont l'étude anatomique et morphologique, réalisée dans le chapitre I, a révélé les différences essentielles.

L'évolution des larves néonates de la série t_3 en individus de stade II s'est déroulée en atmosphère humide et sans aucune nourriture. Par conséquent, on peut considérer que les larves néonates de *M. rusticus* ne s'alimentent pas au cours de cette première phase de leur développement. Des réserves vitellines importantes,

visibles sur la larve vivante et sur les coupes, leur confèrent une couleur jaune pâle et occupent la plus grande partie du corps. Ces réserves paraissent suffisantes au planidium pour parvenir au stade ultérieur. Cette adaptation ne semble pas particulière aux Asilides. DU MERLE (1972) signale que les jeunes larves de *Villa brunnea* (Diptères, *Bombyliidae*) peuvent, avant de rencontrer leur hôte, survivre pendant une période très longue grâce à leurs globules vitellins.

c) Discussion :

Cette absence de nourriture d'origine externe constatée chez les larves néonates de *M. rusticus* n'a jamais été signalée chez les Asilides et aucune des observations relatives aux jeunes larves de *Mallophora* ni à celles de *P. yesonicus* ne fait état d'un cas semblable. Les larves de *Mallophora* sont en effet considérées comme ectoparasites de larves de Coléoptères *Scarabeidae*, celles de *P. yesonicus* comme prédatrices de petits *Scarabeidae*. Cependant, il est possible que les observations des auteurs américains réalisées sur les jeunes larves de *Mallophora sp.* correspondent en fait à des individus plus âgés de 2ème stade*. Des différences biologiques certaines existent, nous le verrons par la suite, entre ces espèces américaines et *M. rusticus* mais la durée de développement très brève qui caractérise les larves néonates de cette dernière espèce peut facilement passer inaperçue et il peut en être de même pour *Mallophora*. Si l'on ajoute que chez *M. rusticus* les larves des 1er et 2ème stades ont à peu près les mêmes dimensions et que leur détermination nécessite l'utilisation du microscope, il est possible qu'une observation superficielle ait entraîné chez les espèces américaines des confusions entre les deux larves. Pour *P. yesonicus*, l'absence de données précises sur le comportement trophique des larves I ne m'autorise pas les mêmes remarques. Quel peut être le rôle des larves néonates ? Chez certains Diptères, dont les larves sont considérées comme de véritables parasites (*Oncodidae, Sarcophagidae, Nemestrinidae, Bombyliidae*), cette première étape du développement qui peut atteindre plus d'un mois chez certains planidiums de *Bombyliidae* présente des similitudes avec *M. rusticus*, en particulier pour ce qui concerne la recherche de l'hôte indispensable à la survie de l'espèce. Chez *M. rusticus* il ne semble pas, a priori, que la présence d'un hôte soit nécessaire dans l'immédiat puisque cinq jours après leur éclosion, les larves sont toujours libres, immobiles et ne parasitent aucun des *Scarabeidae*, bien que déposées en début d'expérience à leur proximité immédiate (0,1 à 1 cm). J'ai par ailleurs placé à plusieurs reprises des larves de *Machimus* sur le tégument du Coléoptère mais l'Asilide ne s'y maintient pas et aucune fixation n'a été

* Aucun dessin des larves de 2ème stade ne figure dans les publications de COPELLO (1927, 1942). De même, le schéma de la larve néonate de *Mallophora media* illustré par CLEMENTS et BENNETT (1969) et les observations s'y rapportant sont insuffisants pour déterminer avec certitude de quel stade il s'agit.

constatée même après cinq ou six jours.

Il semble donc que chez *M. rusticus* le rôle essentiel que doivent remplir les larves néonates soit la recherche d'un abri dans un délai très bref. En effet, dans la plupart des cas, elles atteignent rapidement le sol et s'immobilisent entre 1 et 2 cm de la surface. Au laboratoire, j'ai également observé la sortie de quelques larves de 2ème stade à partir des tiges de Graminées à l'intérieur desquelles les femelles avaient déposé leur ponte, ces larves trouvant sans doute dans cet abri provisoire les conditions favorables à leur développement.

B - L a r v e s d e s t a d e I I

a) Observations :

L'expérience témoin t_3 ayant permis de définir avec assez d'exactitude la date d'apparition des larves de 2ème stade (8 à 9 jours), un deuxième tri des 50 piluliers est effectué au 10ème jour de l'expérience et chaque larve de *Scarabeidae* est à nouveau examinée. On remarque cette fois-ci que certaines d'entre elles (le tiers environ) présentent à leur voisinage une ou plusieurs larves d'Asilides dont l'aspect est celui des larves néonates mais qui correspondent en fait à des individus de stade II (cf. exp. t_3, p. 61)

Apparemment immobiles et fixées à la cuticule externe du Coléoptère, les larves d'Asilides sont en réalité libres sur le tégument et aucun point de fixation ne les rattache à l'hôte. Les localisations le plus souvent observées sont la face inférieure de l'abdomen (surtout lorsque celui-ci est replié), du thorax (particulièrement entre les pattes) ou le voisinage de la bouche (malgré la proximité des pièces buccales et des mandibules). Ces larves sont libres et réagissent immédiatement à la moindre stimulation : elles quittent avec rapidité la surface du corps de leur hôte, rampent parmi les soies et les poils et s'éloignent de quelques millimètres. Si la stimulation cesse, leur fuite est de courte durée et elles cherchent à nouveau leur proie avec vivacité; celle-ci est retrouvée dans 90 % des cas.

Les larves de *Scarabeidae* parasitées, au nombre de 31, se subdivisent en :
- 2 larves vivantes, très actives
- 6 larves mortes mais non décomposées
- 23 larves vivantes mais à un stade immobile (période précédant la mue ou phase prénymphale).

La plupart des larves de stade II (90 sur les 92 qui ont été retrouvées) s'attaquent donc à des proies peu mobiles et délaissent celles qui sont très actives : 50% des larves de *Scarabeidae* mortes ou immobiles sont "parasitées" alors que ce pour-

centage est très faible (5%) chez les autres larves (Tabl. 4 bis).

Etat des larves de Coléoptères 10 jours après le début de l'expérience		Décomposées	Mortes	Vivantes		Total
				Actives	Immobiles	
Nombre de larves de *Scarabeidae*		3	13	39	45	100
Larves de *Scarabeidae* "parasitées"	Nombre	0	6	2	23	31
	%		50	5	50	
Nombre de larves d'Asilides retrouvées au contact des Coléoptères		0	14	2	76	92

Tableau 4 bis - Relations entre l'état des larves de *Scarabeidae* et la présence des larves de stade II de *Machimus rusticus*

On constate également que la répartition des larves d'Asilides, à proximité immédiate des *Scarabeidae*, est très variable d'un individu à l'autre (Tabl. 5).

Etat des larves de *Scarabeidae*	Vivantes Actives		Mortes						Vivantes, immobiles																							Total
Nombre de larves de *Scarabeidae*	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	31
Nombre de larves d'Asilides	1	1	1	1	2	2	3	5	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	4	4	4	5	7	8	10	92

Tableau 5 - Répartition des Asilides à proximité de chaque larve de *Scarabeidae*

Si de nombreuses larves manifestent ainsi une certaine activité, d'autres au contraire demeurent immobiles à proximité ou à la surface du *Scarabeidae*. Mortes pour la plupart, elles restent "collées" à la cuticule de l'hôte soit par la région céphalique ou l'extrémité abdominale, soit par la face ventrale ou dorsale. Il est possible que les épines nombreuses qui hérissent le tégument du Coléoptère soient à l'origine de la mort de ces larves et que de nombreux individus périssent à ce stade.

Le comportement des larves d'Asilides de stade II tel qu'il vient d'être décrit s'est avéré identique pour tous les individus étudiés, à une exception près, celle d'une larve de *Triodonta*, découverte hors de terre et portant une larve d'Asilide de stade II fixée sur son tégument par les pièces buccales (Pl. III, 1, 2). Le Coléoptère s'est donc déplacé à la surface du sol en transportant son hôte. Cette larve d'Asilide étroitement fixée au *Scarabeidae* n'a pas survécu plus de 48 heures dans cette position.

b) Discussion :

Les observations précédentes ont montré que, dans certains cas, les larves d'Asilides de stade II évoluent déjà à proximité ou au contact des larves de *Scarabeidae* dès le deuxième jour après leur mue larvaire. Il est certain que le faible volume de terre utilisé dans les conditions expérimentales favorise la recherche et la rencontre plus ou moins immédiate de l'hôte. Il est possible également que les larves de Coléoptères rejettent dans le sol des excreta ou des substances diverses ayant un effet attractif sur les prédateurs ou les parasites.

Contrairement aux larves de *Mallophora* qui se fixent solidement au corps de leur hôte [COPELLO (1927) indique qu'elles ne peuvent être détachées qu'à l'aide de pinces], les larves de *M. rusticus* ne semblent pas se fixer de façon définitive. Il est possible que les larves de *Triodonta* que j'ai utilisées au cours de l'expérimentation ne correspondent pas aux proies habituelles de cet Asilide et que, pour une raison difficile à préciser (épaisseur du tégument ?), la fixation des larves de stade II n'ait pu se faire. Cette fixation peut cependant se réaliser dans certaines conditions (comme j'ai pu l'observer pour un individu); elle passerait alors inaperçue malgré le tri et les observations fréquentes. Dans cette hypothèse, ce comportement doit être temporaire, fugace et non définitif car le seul fait de soustraire le Coléoptère du sol et de l'observer à la loupe entraîne son abandon immédiat par les larves d'Asilides et celà, malgré toutes les précautions prises.

Il est vraisemblable que ces larves doivent se nourrir aussi des excreta et des exsudations recouvrant la cuticule de l'hôte car on les trouve fréquemment à la face inférieure de l'abdomen et près de l'orifice buccal du Coléoptère. J'ai également constaté que plusieurs larves d'Asilides peuvent se nourrir aux dépens du même hôte et parvenir à la mue suivante.

Les larves de Coléoptères se révèlent, de toute évidence, indispensables au développement des larves d'Asilides de stade II. La série témoin t_2 montre, en effet, que si plusieurs larves néonates ont pu muer et parvenir sans nourriture au stade II, aucune d'entre elles n'a poursuivi son développement au-delà de cette phase.

Nous avons vu (Chap. I) que, dans des conditions favorables, c'est-à-dire lorsque l'hôte est décelé rapidement, la durée du deuxième stade larvaire de *M. rusticus* est de 4 à 5 jours; ce caractère les oppose de manière radicale aux larves "néonates" de *Mallophora* qui peuvent rester fixées sur le même hôte pendant 9 mois.

On peut considérer ces dernières comme de véritables ectoparasites puisque l'hôte n'est pas tué immédiatement et peut même se maintenir en vie pendant plusieurs mois. L'ectoparasitisme n'est pas fréquent chez les larves de Diptères, exception faite de la famille des *Bombyliidae* où il est très répandu (DU MERLE, 1972, 1975)*.

Les larves de *Machimus rusticus* de stade II doivent-elles être considérées comme parasites ou prédatrices ? Etant donné que toutes les larves de *Scarabeidae*, placées comme nourriture dans les piluliers, n'ont pas survécu plus de 5 ou 6 jours au contact des larves d'Asilides, je considèrerai ces dernières comme des prédateurs malgré l'absence de lésions et de blessures apparentes sur leurs victimes. Les larves de *Scarabeidae* utilisées dans la série témoin t_1 pendant la même période conservent quant à elles leur vivacité et un comportement normal.

2 - NUTRITION CHEZ LES LARVES A PARTIR DU STADE III

Les larves de stade III sont libres dans le sol mais on les découvre aussi au contact des larves de *Scarabeidae* dès le douzième jour de l'expérimentation. Il s'agit dans ce cas d'un véritable phénomène de prédation. Les pièces buccales du pré-

---

* Trois autres cas d'ectoparasitisme par des larves de Diptères sont connus : celui de *Rhynchoestrus weissi (Rhynchoestrinae)* parasite de termite (HOLLANDE et VAILLANT, 1951), celui de *Trissocladius equitans* et de *Dactyocladius brevipalpis (Chironomidae)* parasites de nymphes d'Ephémères (CLAASSEN, 1922 et DORIER, 1938 *in* CLAUSEN, 1962).

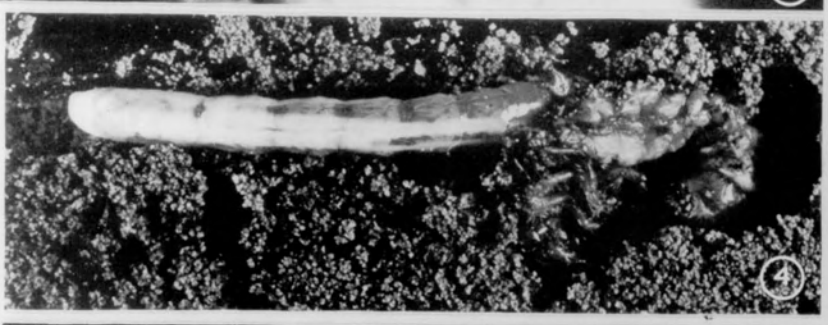
Planche III - Divers cas de prédation observés chez les larves d'*Asilidae* →

1 : larve de *Machimus rusticus* de stade II fixée sur une larve de *Triodonta aquila* (Coléoptère *Scarabeidae*) (x 5); 2 : idem, autre posture (x 10); 3 : larve de *M. rusticus* de stade III, en fin de "repas", suçant une larve de *Scarabeidae* (x 7); 4 : larve de *Stenopogon sp.* de dernier stade dévorant une larve de *Scarabeidae*, celle-ci est plus ou moins vidée de son contenu, le tube digestif de l'Asilide est très apparent (zones sombres) (x 3); 5 : idem, la proie correspond à une nymphe de Coléoptère; 6 : idem, la proie correspond à une petite larve de *Scarabeidae*; 7 : larve de *Dasypogon diadema* au stade prénymphal, dans une logette, la proie (larve de *Scarabeidae*) a été entièrement sucée (photo prise sur le terrain); 8 : cas de cannibalisme entre deux larves de *Stenopogon sp.*, le prédateur est situé à la partie supérieure.
Les photos 1-6 et 8 ont été réalisées au laboratoire.


1


2


3


4


5


6


7


8

dateur sont enfoncées dans le tégument de la proie et ses mouvements de succion sont bien visibles à travers la cuticule. A la fin du "repas", la larve du Coléoptère n'est que partiellement vidée de ses organes mais le tube digestif du prédateur apparaît nettement, teinté de marron clair (Pl. III, 3).

Après avoir observé le comportement des larves de stade III, il paraît difficile d'attribuer aux larves d'Asilides d'autres moeurs alimentaires qu'un régime carnivore, contrairement aux observations de MELIN (1923). Cependant, comme la plupart des constatations faites par cet auteur sur les régimes phytophages et saprophages se rapportaient à des larves matures, il m'est apparu indispensable de poursuivre mes recherches sur le mode d'alimentation à ces derniers stades. Une première expérimentation réalisée au laboratoire semblait accréditer en partie l'opinion de cet auteur. J'ai pu, en effet, conserver dans des conditions artificielles 5 larves d'Asilides au-delà d'une période de trois ans, en l'absence de toute nourriture animale, avec comme seule précaution le renouvellement et l'humidification du milieu de façon régulière.

Toutes les discussions et les divergences d'opinions sur le régime alimentaire des larves d'Asilides proviennent en fait de ce qu'il est très difficile d'observer ces animaux dans leur milieu naturel. Certains auteurs, comme DAVIS (1919), DANIELS (1966), CLEMENTS et BENNETT (1969), ont souvent découvert au cours de leurs prélèvements des larves d'Asilides fixées à leur proie; ce phénomène semble assez fréquent chez les espèces américaines. D'autres auteurs, comme MELIN (1923), ne signalent que très rarement des cas semblables (une vingtaine sur plus de 1000 larves récoltées). Pour ma part, je n'ai constaté que trois cas de prédation (dont un de cannibalisme) parmi les 1300 larves d'Asilides capturées.

L'absence, sur le terrain, de données précises m'a donc conduit à compléter mes recherches par des travaux de laboratoire. L'examen des contenus stomacaux, déjà réalisé par DUFOUR (1850 b) et MELIN (1923), ainsi qu'une étude histologique ne m'ayant apporté aucune indication complémentaire, j'ai donc été amené en plus de quelques observations (faites au laboratoire) à employer la méthode des radiotraceurs. L'utilisation des radioisotopes s'est, en effet, avérée la seule technique efficace pour déterminer le régime alimentaire des larves d'Asilides.

Trois types possibles d'alimentation ont été envisagés :

A - Le régime phytophage

B - Le régime carnivore

C - Le régime saprophage

Les larves utilisées pour cette expérimentation appartenaient à plusieurs espèces (*Stenopogon sp., Holopogon venustus, Machimus rusticus*) récoltées dans le sol. Pour ce travail, je n'ai pu me procurer, en nombre suffisant, des larves d'Asilides vivant dans les troncs d'arbres morts (*Andrenosoma bayardi* ou *A. atra*).

A - Expériences montrant l'absence de phytophagie.

a) Protocole expérimental :

L'expérience réalisée avec 20 individus a pour but de savoir si les larves d'Asilides peuvent se nourrir de débris végétaux contenus dans le sol.

Dans une phase préliminaire, on cultive du maïs[1] pendant trois semaines dans une cellule de culture en atmosphère artificielle en présence de CO_2 marqué (LESPINAT et al., 1976) : la teneur en CO_2 est de 330 ppm[2], celle du ^{14}C est de 108 µCi/g[3] de CO_2. Après ce délai, on sépare les racines du sol : celles-ci présentent une radioactivité égale à $2{,}68.10^4$ dpm[4] de ^{14}C/mg de racines.

Chaque larve est introduite dans un pot contenant 50 g de terre non radioactive et 20 mg de débris de racines marquées et placée ensuite pendant un mois environ dans une enceinte étanche à la température ambiante; l'humidité est maintenue à une valeur constante. A la fin de l'expérience, la larve est retirée, pesée et sa teneur en ^{14}C est déterminée[5].

b) Résultats :

Après quatre semaines de marquage, la quantité de ^{14}C chez les larves est comprise entre 20 et 30 dpm.

Etant donné que le bruit de fond de l'appareil, c'est-à-dire le nombre d'impulsions enregistrées en l'absence de source radioactive, est de 60 dpm, on peut

---

(1) variété $F_7 \times F_2$

(2) ppm = partie par million

(3) µCi = micro Curie

(4) dpm = désintégration par minute

(5) Chaque larve est disposée dans une capsule en polycarbonate (contenance 1 ml) et oxydée dans un appareil à combustion (type oxymat). L'échantillon est oxydé en présence d'un catalyseur, le CO_2 dégagé est piégé dans une amine quaternaire qui est ensuite mélangée à un liquide scintillant et recueillie dans une fiole de comptage. La mesure du ^{14}C contenu dans la fiole est effectuée dans un spectromètre béta à scintillation liquide (type CL 30). Les résultats du comptage sont exprimés en désintégration par minute (dpm).

admettre que la quantité de ^{14}C retrouvé dans l'ensemble des larves est insignifiante et peut être considérée comme négligeable.

L'absence de ^{14}C dans les larves indique donc que celles-ci ne s'attaquent pas directement aux débris végétaux et ne les utilisent pas dans leur nutrition.

Ce résultat est important car il permet d'éliminer, tout au moins en ce qui concerne les espèces étudiées, toutes les considérations et discussions portant sur le régime alimentaire phytophage de ces larves.

B - M i s e e n é v i d e n c e d u r é g i m e c a r n i v o r e .

Mes recherches concernant cet aspect de l'alimentation font appel à des observations de type "classique" et à l'usage de radioéléments qui m'ont permis de vérifier ces observations.

a) Observations :

J'ai utilisé pour l'étude des larves des boîtes transparentes de faible épaisseur (4 à 6 mm); les observations ont été réalisées sur 50 larves d'Asilides et sur plus de 150 cas de prédation.

Les proies fournies provenaient, pour la plupart, de larves d'Insectes humicoles, phytophages ou saprophages, non carnivores (Diptères, Coléoptères : *Scarabeidae, Curculionidae, Chrysomelidae*), prélevées sur les lieux de récolte des Asilides.

Placées sur le substrat, les larves d'Asilides s'enfoncent aussitôt et creusent en quelques jours de nombreuses galeries*. Le cheminement de la larve dans le sol l'amène plus ou moins rapidement au contact d'une proie. Il n'existe pas, semble-t-il, de véritable spécificité dans le choix des proies mais une préférence alimentaire vis-à-vis des Insectes mous, à cuticule fine, peu vivaces (constatation faite précédemment pour les larves de stade II) et dépourvus de moyen de défense.

Ce préférendum a pu être mis en évidence en présentant à chaque Asilide un lot de proies variées.

Il s'agit par ordre d'importance décroissante :

1/ des nymphes de Coléoptères vivantes (*Curculionidae, Chrysomelidae, Scarabeidae*) (Pl. III, 5, p.67), parfois les pupes de Diptères, avant le raffermissement du tégument.

---

* Ces réseaux de galeries, que façonnent tous les individus, doivent jouer un rôle non négligeable dans l'aération des sols, notamment en ce qui concerne les grosses espèces (25 à 30 mm).

2/ des larves et nymphes mortes non décomposées;

3/ des larves de Coléoptères et de Diptères lorsqu'elles sont à un stade immobile (avant la mue et la prénymphose) (Pl. III, 4, 6, 7, 8, p.67);

4/ des larves apodes de certains Coléoptères (*Curculionidae*);

5/ des larves de Diptères, en particulier les *Muscidae*;

6/ des larves de *Scarabeidae*. Plus mobiles et pourvues de pièces buccales plus développées, elles présentent le plus faible pourcentage de capture et la durée de vie la plus longue (Tabl. 6).

Proies / Proies	Nombre de proies placées dans le milieu d'élevage	Proies dévorées		Durée de vie moyenne des proies avant leur capture par les Asilides (jours)
		Nombre	Pourcentage	
Nymphes de Coléoptères	14	14	100	2,5
Larves ou nymphes mortes mais non décomposées	10	9	90	1,7
Larves de Coléoptères - *Curculionidae* - *Chrysomelidae*	77	63	82	6,5
Larves de Diptères	50	31	60	3,7
Larves de Coléoptères - *Scarabeidae*	53	22	42	13,5
Nymphes ou larves décomposées	10	1	10	

Tableau 6 - Préférendum alimentaire des larves d'*Asilidae*

Le comportement de la larve d'Asilide sera différent selon les réactions de la proie. Au contact d'un individu inerte et sans défense, l'Asilide presse sa tête contre le tégument et le perfore à l'aide de ses pièces buccales. Si, au contraire, les réactions sont vives et brutales, l'Asilide recule immédiatement et s'immobilise à peu de distance. L'attente, dans cette position, peut durer quelques heures ou plusieurs jours au cours desquels de nouvelles tentatives sont effectuées. Ces essais peuvent aboutir ou entraîner la fuite définitive de la proie. Certaines observations m'amènent à penser que les larves d'Asilides, en présence de proies trop vigoureuses, attendent avant de les attaquer qu'elles parviennent à un stade immobile consommable.

Je n'ai pas envisagé dans ce travail le problème de l'immobilisation des proies. Il est vrai que la salive de certaines larves de Diptères, en particulier des *Rhagionidae (Chrysopilus auratus, Vermileo vermileo* : TSACAS, 1962) et des *Tabanidae* (SCHREMMER *in* TSACAS, 1962), contient des propriétés toxiques, probablement paralysantes. Cela ne semble pas être le cas des larves prédatrices d'*Empididae* et de *Dolichopodidae* qui sucent et dévorent leurs victimes sans utiliser, apparemment, de substances venimeuses (VAILLANT, communication orale)(1).

Dans un cas de prédation, le "repas" commence immédiatement après la pénétration de la tête dans l'organisme de l'hôte. Le complexe mandibulo-maxillaire se meut dans un plan vertical et on observe un battement régulier et continu des maxilles et des mandibules (100 à 140 battements par minute). Cette action qui se poursuit pendant tout le repas constitue un processus de perforation très efficace; les graisses, les tissus et les organes internes de la proie sont déchirés, découpés et réduits en particules très fines facilement absorbables. L'ingestion de ces produits s'effectue au fur et à mesure de la dilacération; seuls les téguments et les parties dures, chitinisées, ne sont pas absorbés. La digestion est vraisemblablement de type extra-oral. A l'action mécanique des maxilles et des mandibules s'ajoute sans doute une émission des produits salivaires; aucun rejet de sucs stomacaux n'a pu être mis en évidence.

La durée des repas est très variable, de quelques heures à soixante heures. Il paraît peu probable qu'elle puisse s'étendre au-delà de cette période; la proie, plus ou moins décomposée, est alors abandonnée par le prédateur.

b) Expérimentations(2):

Deux larves d'Asilides (n° 1 et 2, Tabl. 7) sont placées chacune dans un pilulier contenant 20 cm^3 d'humus non radioactif pendant 15 jours en présence de larves de *Tenebrio molitor* (Coléoptères : *Tenebrionidae*) préalablement marquées au ^{65}Zn par ingestion de farine radioactive(3). Le milieu n'est pas humidifié.

Pour évaluer approximativement l'influence de la quantité de nourriture sur le comportement alimentaire des deux larves, celles-ci sont approvisionnées différem-

---

(1) Mes observations personnelles sur les larves d'Asilides se limitent à des individus ayant perforé les téguments d'hôtes immobiles. Aucune donnée relative à l'immobilisation des proies n'existant dans la littérature spécialisée, il ne m'est donc pas possible, actuellement, de fournir des indications complémentaires sur ce sujet.

(2) Cette expérience a fait l'objet d'une publication (MUSSO et GARCIN, 1975).

(3) Cette période est appelée phase de charge ou de marquage.

ment au début de l'expérimentation (les larves 1 et 2 reçoivent respectivement 10 et 20 *Tenebrio*).

Après une semaine de charge, le milieu d'élevage est renouvelé : l'humus est remplacé et 10 nouvelles larves de *Tenebrio* sont rajoutées aux Asilides dans chaque pilulier. Lors de la charge de décharge[1], une larve d'Asilide est placée sur de l'humus naturel, l'autre sur de l'humus enrichi avec 1°/oo de Zn stable[2].

Durée de l'expérience / Radioactivité des larves (IPM)[3]	Phase de charge (2 semaines)		Phase de décharge (4 semaines)			
	1° semaine	2° semaine	3° s.	4° s.	5° s.	6° s.
Larve 1	7216	8200	7810	7798	7787	7270
Larve 2	52558	56000	53140	52140	50480	48550

Tableau 7 - Evolution de la radioactivité chez deux larves d'Asilides placées au cours de la charge en présence de larves de *Tenebrio molitor* marquées au ^{65}Zn.

c) Résultats :

Après 15 jours au contact des larves de *Tenebrio*, les deux Asilides présentent une radioactivité respective de 8200 et 56000 IPM[3] (radioactivité d'une larve de *T. molitor* : 10000 à 12000 IPM).

Pour la première larve d'Asilide, la radioactivité correspond donc approximativement à la prédation d'une larve de *T. molitor* parmi les 20 individus présents dans le substrat; pour la larve n° 2, le marquage correspond à l'ingestion d'au moins 5 larves de *T. molitor* pour un total de 30 individus.

Cette expérience confirme les observations réalisées au laboratoire et met en évidence le régime carnivore des larves d'Asilides. En effet, la cinétique de dé-

(1) Au cours de cette période, les larves d'Asilides sont séparées des larves de *Tenebrio* et placées sur un humus non radioactif.

(2) L'enrichissement du milieu avec Na ou Zn stables provoque, par un mécanisme de régulation physiologique, le renouvellement plus rapide de ces ions dans l'organisme, comme le montrent FAIRBANKS et BURCH (1968) pour le sodium chez la Drosophile et les observations de BUSCARLET (communication orale) pour le zinc chez le Coléoptère *Sitophilus granaria*.

(3) Pour mesurer la radioactivité des larves, on les place dans un tube de 18 mm de diamètre, lui-même introduit dans un scintillateur à puits relié à un ensemble de comptage gamma Renatran. Les résultats du comptage sont exprimés en impulsion par minute (IPM).

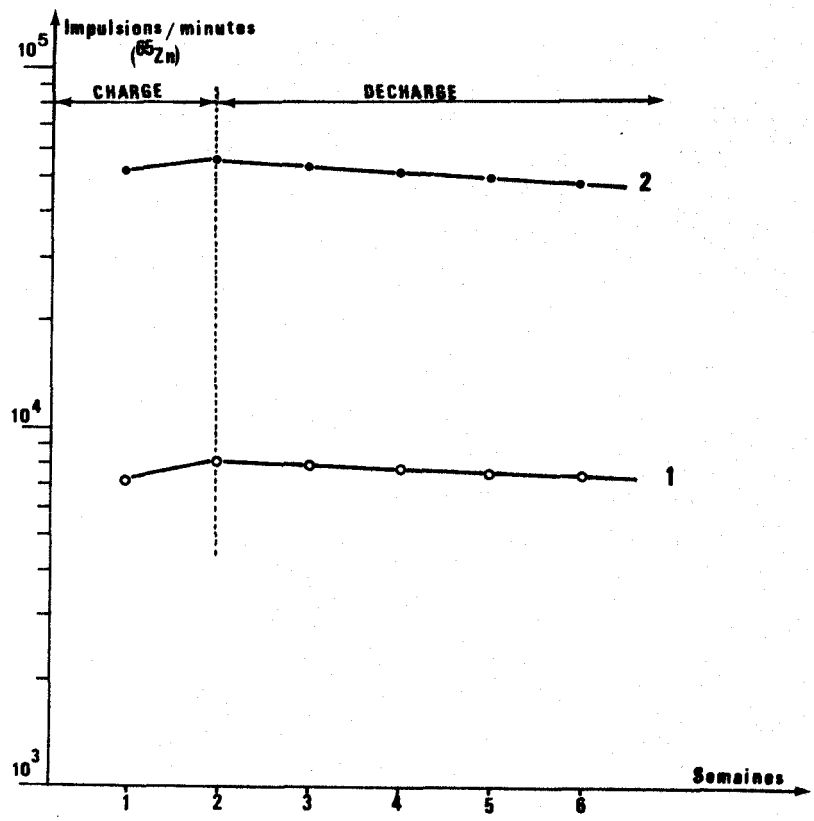


Fig. 23 - Cinétique de charge et de décharge chez 2 larves d'Asilides placées au cours de la charge en présence de larves de *Tenebrio molitor* marquées au ^{65}Zn. Au cours de la décharge, la larve 1 est placée sur humus naturel, la larve 2 sur humus enrichi avec 1°/oo de Zn.

croissance (Fig. 23) de la radioactivité montrant une vitesse de disparition lente du ^{65}Zn, quelle que soit la teneur en zinc de l'humus, indique d'une part que le ^{65}Zn provenant des tissus de la proie est parfaitement retenu dans l'organisme du prédateur et que d'autre part sa régulation n'est pas influencée par l'enrichissement en zinc du milieu.

Ces moeurs alimentaires que nous venons d'exposer caractérisent les larves de *Stenopogon sp.*, *Holopogon venustus*, *Machimus rusticus* et d'autres espèces non déterminées. Il semble que l'on puisse étendre ce mode de nutrition à un très grand nombre d'espèces (sinon à toutes) et ces remarques corroborent celles des auteurs ayant défini les larves d'Asilides comme des Insectes prédateurs. Mais comment expliquer alors, puisque nous avons démontré que ces larves n'étaient pas phytophages, qu'il soit possible de les conserver en activité pendant de très longues périodes (plus de trois ans pour 5 individus) sans aucune nourriture animale ?

C'est en essayant d'étudier leur régime saprophage éventuel que nous avons pu répondre à cette question.

C - Rôle de l'eau et des composés organiques et minéraux dans l'alimentation des larves d'Asilides.

Le fait de maintenir en vie des larves pendant plusieurs années sans aucune nourriture animale ou végétale suppose un autre mode d'alimentation et l'absorption d'éléments nutritifs sous une forme particulière. Les larves d'Asilides absorbent-elles de l'eau ? On constate en effet que les larves ayant subi une longue période de sècheresse et replacées brutalement dans un milieu très humide présentent en quelques jours une augmentation de poids très importante.

Or, la pénétration de l'eau dans l'organisme d'un Insecte peut s'effectuer selon plusieurs modalités : par voie cuticulaire (BEAMENT, 1961, 1964), par voie anale et rectale (NOBLE-NESBITT, 1970) ou par voie buccale (MELLAMBY et FRENCH, 1958); il était nécessaire, avant de plonger les larves dans des substrats contenant diverses solutions, de connaître le mécanisme de cette pénétration chez les larves d'Asilides. Dans ce but, un sol contenant 20 larves d'Asilides a été lentement déshydraté et amené au bout de 5 mois à un taux hygrométrique compris entre 0,80 et 1% Rh. Après cette période, on a obturé l'orifice buccal de dix individus à l'aide de baume de Canada, les dix autres larves n'étant pas opérées. L'ensemble des larves a été placé ensuite pendant 24 heures dans un sol mouillé (80% Rh).

Les résultats montrent (Fig. 24, Tabl. 8) que les 10 individus n'ayant subi aucun traitement dépassent ou atteignent approximativement leur poids d'origine contrairement aux larves opérées dont le poids est stationnaire ou même en légère diminution (Fig. 25, Tabl. 9).

On doit donc en conclure que la pénétration des substances liquides s'effectue essentiellement, sinon exclusivement, par voie buccale chez les Asilides.

Nous avons essayé, à l'aide de radioisotopes, de déterminer si la récupération pondérale observée correspond à une simple réhydratation ou si elle met au contraire en jeu l'absorption de substances minérales ou organiques.

Expérimentations.

Expérience n° 1 : Elle a pour but de montrer l'absorption par les larves des substances contenues dans le sol.

a) Radioéléments et techniques de radiomarquage :

Le marquage de l'humus naturel s'effectue par simple malaxage dans une solution radioactive. Cet humus est ensuite desséché à l'étuve puis refroidi. Deux types

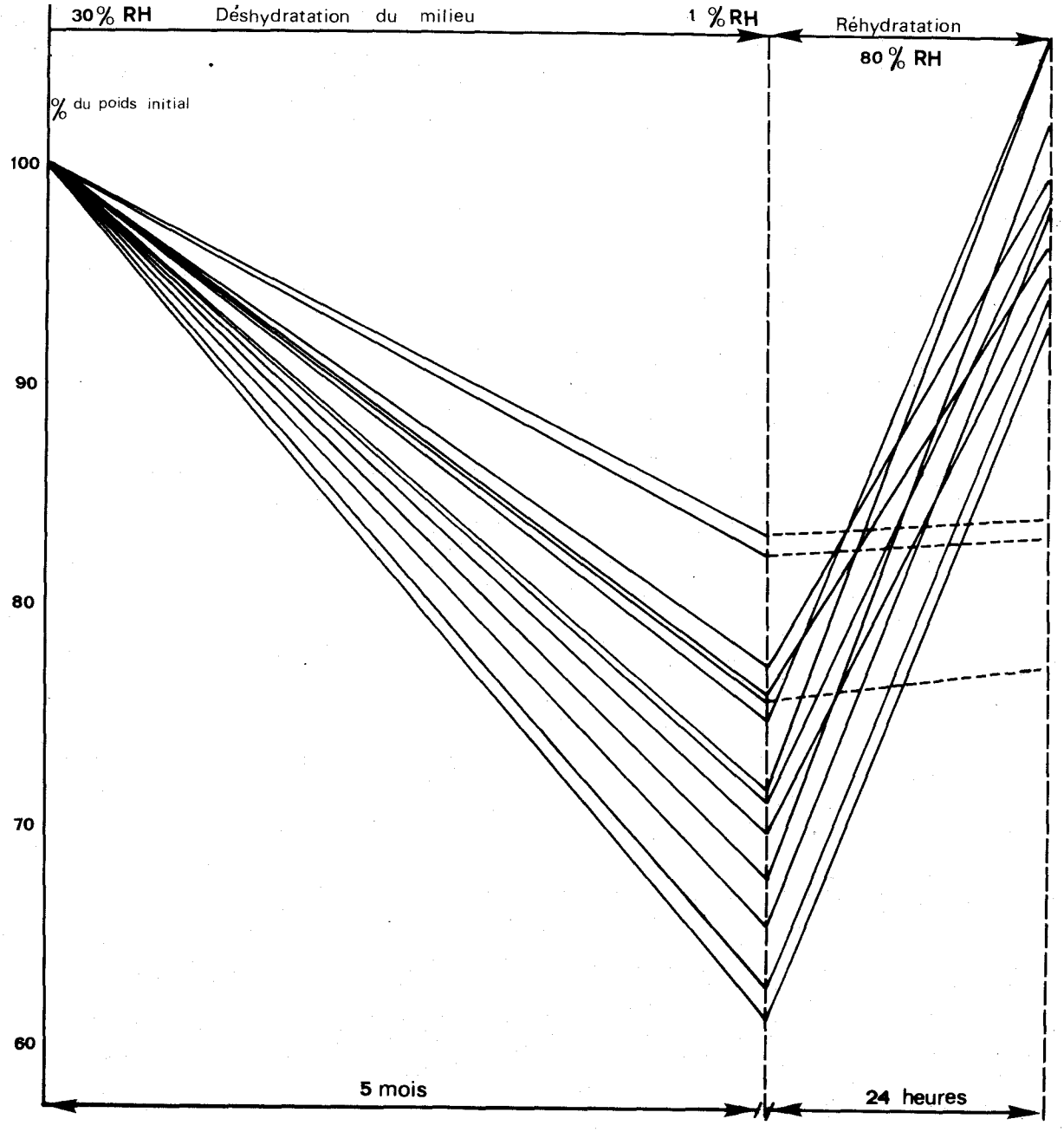


Fig. 24 - Variations pondérales observées chez les larves d'*Asilidae* placées dans différentes conditions d'élevage; les larves n'ont subi aucun traitement (en trait interrompu : individus trouvés morts après 24 heures dans le milieu réhydraté).

Larves	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Poids au moment de la capture (mg)	30,54	35,91	36,60	37,40	38,30	49,67	55,12	59,93	61,69	70,30	37,80	48,80	63,20
Poids après 5 mois dans un milieu non humidifié	22,93	23,66	27,90	26,25	27,58	38,56	37,50	36,84	44,09	44,05	31,08	40,60	48,00
Poids après 24 h. dans un milieu réhydraté	32,09	35,33	35,45	35,55	40,52	49,41	56,22	55,52	60,94	66,00	31,55	41,10	49,07

Tableau 8 - Même légende que la figure 24 (les individus 11,12, 13 ont été trouvés morts après 24 heures dans le milieu réhydraté).

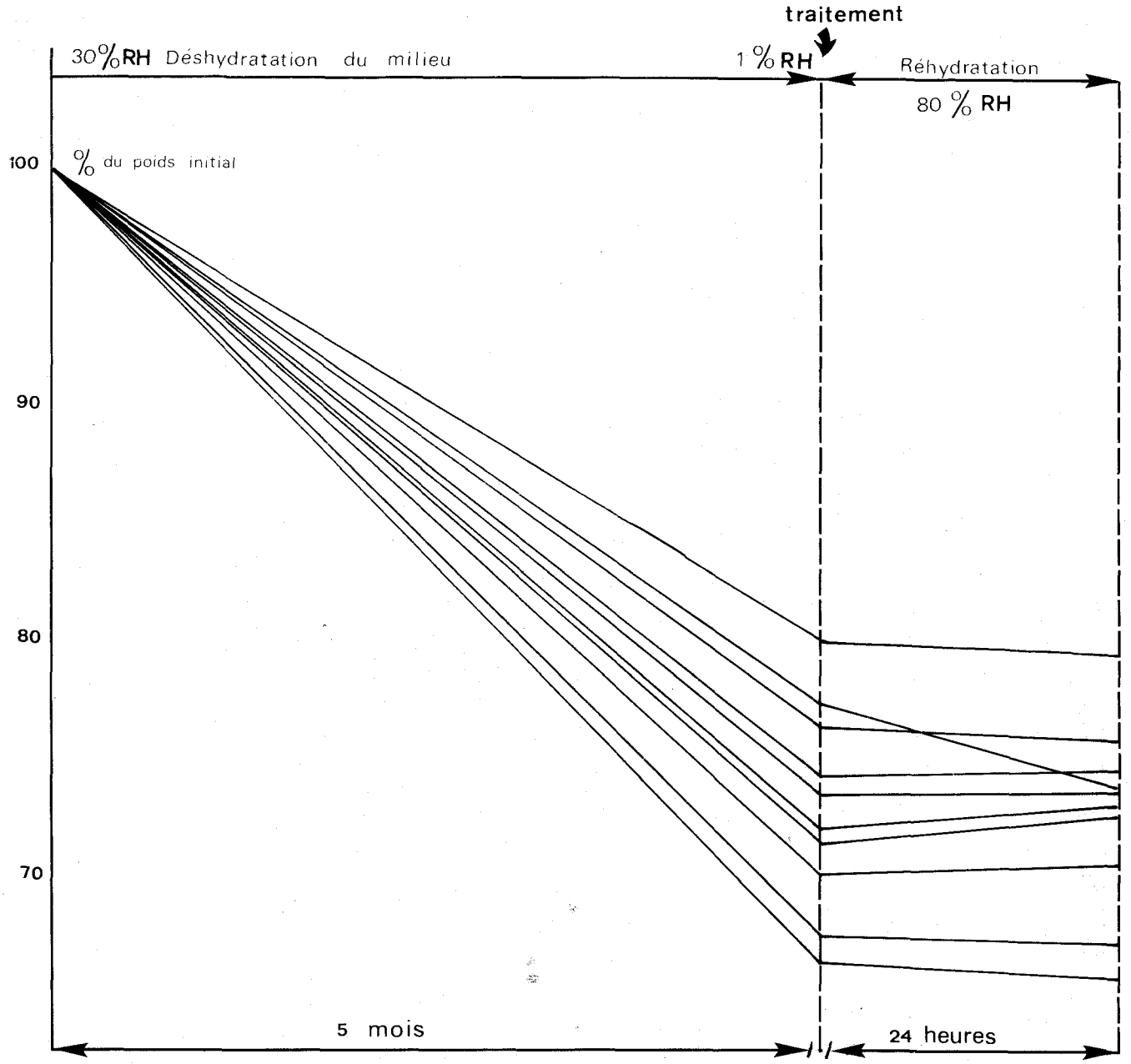


Fig. 25 - Variations pondérales observées chez les larves d'*Asilidae* placées dans différentes conditions d'élevage. L'orifice buccal des larves a été obturé avant la réhydratation (traitement).

Larves	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Poids au moment de la capture (mg)	13,92	15,08	23,10	24,34	39,50	69,75	75,18	78,00	91,52	98,32
Poids après 5 mois dans un milieu non humidifié	10,60	11,66	18,50	18,10	28,20	46,20	55,20	52,65	66,00	68,90
Poids après traitement et 24 heures de réhydratation	10,55	11,17	18,31	18,12	28,65	45,60	55,20	52,38	66,98	69,15

Tableau 9 - Même légende que la figure 25

de traceurs ayant des propriétés de fixation[1] différentes ont été utilisés : ^{22}Na et ^{65}Zn (émetteurs gamma de longue période).

b) Mesure de la radioactivité :

Identique à la méthode indiquée à la page 74 (note infrapaginale).

c) Conditions expérimentales :

Douze larves sont introduites séparément dans des piluliers contenant 30 cm^3 d'humus marqué avec ^{22}Na pour 6 d'entre eux et avec ^{65}Zn pour les 6 autres. Le milieu est maintenu à humidité constante. Six individus (3 marqués au ^{22}Na, 3 marqués au ^{65}Zn) sont prélevés au bout d'une semaine de charge et sacrifiés pour contrôler l'existence possible d'un phénomène de contamination externe[2]. Les six restants sont gardés dans les conditions expérimentales précédentes et utilisés pour contrôler le régime saprophage. La durée de l'expérimentation se répartit comme suit :

- 3 semaines de charge sur humus radioactif marqué au ^{22}Na pour les trois premières larves et sur humus marqué au ^{65}Zn pour les trois autres;
- 1 mois de décharge sur humus naturel, enrichi ou non en Na ou Zn stables.

---

(1) Les larves sont placées dans l'humus marqué et maintenues à humidité constante. L'expérimentation se poursuivant pendant plusieurs semaines, on peut alors se demander après ces apports répétés d'eau distillée si le traceur reste fixé aux particules d'humus ou s'il est déplacé et entraîné par l'eau capillaire. En effet, d'après DUCHAUFOUR (1970), tous les ions ne sont pas absorbés avec la même intensité par les composés humiques, les ions lourds polyvalents (Zn par exemple) sont absorbés de façon préférentielle par rapport aux ions monovalents (Na). Un essai de contrôle consistant à laver un peu d'humus avec de l'eau distillée pendant 5 minutes nous a montré que les fractions des traceurs retrouvées en solution sont respectivement de 52% pour ^{22}Na et 7,1% pour ^{65}Zn. Le choix de deux traceurs ayant des propriétés de fixation différentes se révélait donc intéressant dans cette expérience.

(2) Pour effectuer cette opération, on mesure la radioactivité des larves avant et après rinçage à l'eau distillée. La différence de radioactivité constatée est si faible qu'on peut la considérer comme négligeable. Par mesure de précaution, on fait subir à ces larves une série de bains dans des solutions détergentes plus efficaces (teepol, alcool) en ayant pris soin auparavant d'obturer à l'aide de baume de Canada la cavité buccale et l'orifice anal (pour éviter une régurgitation des substances absorbées ou une émission du contenu intestinal). Ce nouveau rinçage n'entraîne aucune diminution de la radioactivité. On peut donc admettre que la contamination externe des téguments est pratiquement nulle et qu'un simple lavage à l'eau distillée est suffisant pour en éliminer toute trace. Les résultats obtenus sont valables essentiellement pour les larves marquées au ^{22}Na, les individus marqués au ^{65}Zn ne présentant qu'une très faible radioactivité.

d) Résultats expérimentaux :

- Marquage avec le ^{22}Na (Tabl. 10, fig. 26).

On observe au bout de 21 jours chez les larves II et III environ 70000 IPM (activité de l'humus : 4400 à 5000 IPM par mg).

Larves	Poids (mg)	Radio-éléments	Radioactivité enregistrée pendant 7 semaines						
			Phase de charge			Phase de décharge			
			1° s.	2° s.	3° s.	4° s.	5° s.	6° s.	7° s.
n° I	14,3	^{22}Na	13123	139000	348200	280622	206480	152500	103400
n° II	28,7	^{22}Na	9423	40254	72682	72585	67590	64800	61700
n° III	20,9	^{22}Na	16025	45383	67653	67596	61781	+++	+++
n° IV	28,5	^{65}Zn	384	407	438	429	177	---	---
n° V	46,6	^{65}Zn	283	366	558	---	---	---	---
n° VI	15,8	^{65}Zn	415	309	606	---	---	---	---

Tableau 10 - Evolution de la radioactivité au cours des phénomènes de charge et de décharge chez trois larves d'Asilides marquées au ^{22}Na et trois autres marquées au ^{65}Zn (+++ : mort, --- : arrêt de l'expérience).

La disparition lente du traceur chez ces deux larves (Fig. 26) dans la phase de décharge (milieu non enrichi) indique que celui-ci est retenu dans l'organisme de la larve.

La larve I montre dans le même temps une radioactivité plus élevée : 348200 IPM. Cette augmentation du radiotraceur par rapport aux deux autres individus n'est pas due à une différence de poids et n'a pu être expliquée. La phase de décharge a été réalisée dans un humus enrichi avec 1°/oo de Na stable. Dans ce cas, le traceur s'élimine plus rapidement que dans l'essai précédent sous l'effet d'une régulation de l'animal.

- Marquage avec le ^{65}Zn (Tabl. 10).

Les larves n'ont retenu en 21 jours que 500 IPM en moyenne (activité de l'humus : 1700 IPM par mg, le tiers environ de l'humus marqué au ^{22}Na).

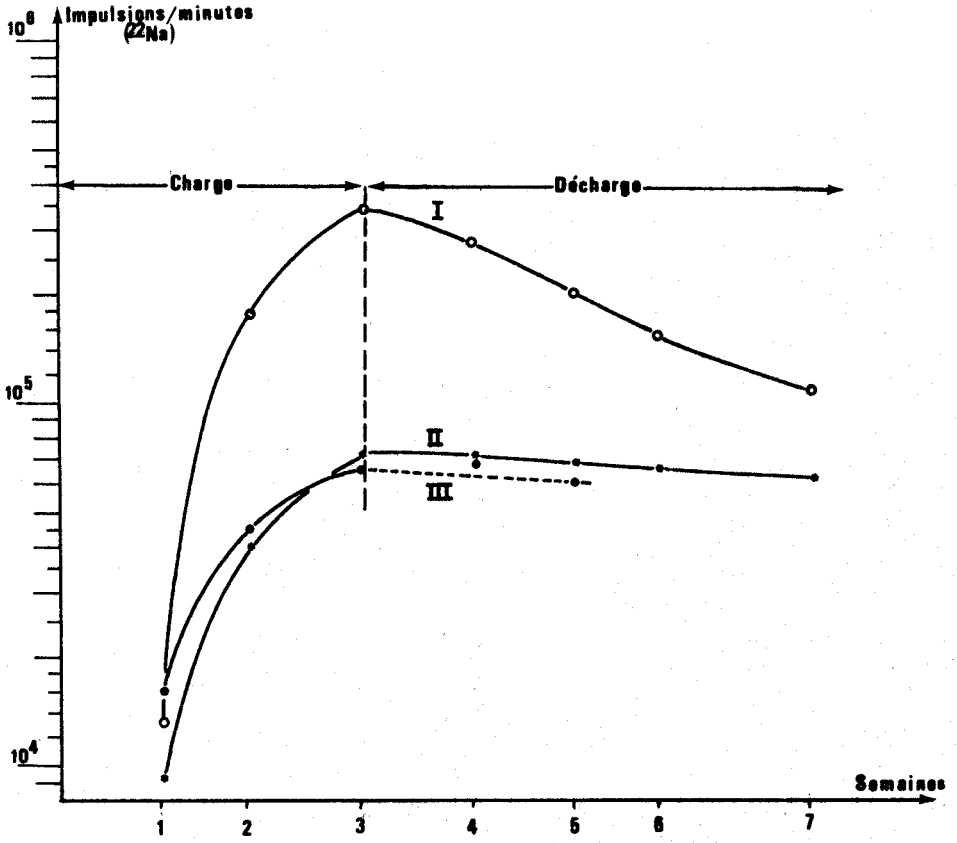


Fig. 26 - Cinétique de charge et de décharge chez trois larves d'Asilides marquées au ^{22}Na. Au cours de la décharge, les larves II et III sont placées sur humus naturel, la larve I sur humus enrichi avec $1°/_{oo}$ de Na.

En comparaison de la forte teneur en ^{22}Na enregistrée lors du marquage précédent (70000 à 340000) et compte tenu du bruit de fond du scintillateur (800 IPM), la radioactivité obtenue chez les sujets marqués au ^{65}Zn (400 à 600 IPM) peut être considérée comme négligeable (même si l'on tient compte du marquage plus faible de l'humus). En raison de cette faible radioactivité, le phénomène de décharge n'a pu être étudié.

e) Conclusion :

Cette première expérience montre que la radioactivité varie en fonction de l'indicateur nucléaire utilisé. Si nous ne considérons que les individus marqués au ^{22}Na, il est logique de penser, en raison de leur radioactivité élevée, que les larves d'Asilides peuvent utiliser l'humus comme nourriture. Cependant, la faible radioactivité observée chez les individus marqués au zinc nous permet d'affirmer que les particules d'humus ne sont pas ingérées ni métabolisées puisque le zinc qui leur est fortement attaché n'est pas lui-même absorbé par les larves*.

---

* Nous avons vu précédemment que le marquage de l'humus ayant été effectué par simple malaxage, les ions Na sont aisément entraînés dans la solution du sol par les apports répétés d'eau distillée, contrairement aux ions Zn fortement retenus aux particules d'humus.

En conséquence, la faible rétention du ^{65}Zn (500 IPM) par rapport au ^{22}Na (supérieur à 70000 IPM) nous permet d'établir que les larves d'Asilides, placées dans les conditions expérimentales décrites, n'utilisent que l'eau de capillarité diffusant à travers les éléments solides du sol sans cependant absorber ces particules solide. Il n'est donc pas possible de considérer les larves d'Asilides comme des Insectes véritablement saprophages.

Expérience n° 2 : Elle est destinée à l'étude de l'utilisation par les larves des substances organiques solubles ou en suspension dans le sol.

a) Remarques préliminaires :

Les résultats obtenus précédemment laissent supposer que les larves d'Asilides édaphiques sont susceptibles, en plus de leurs moeurs prédatrices, de prélever également dans le sol des substances en solutions ou en suspension. Le sol renferme de nombreux composés organiques dont la plupart des constituants (acide malique, citrique, etc...) se retrouvent, à quelques exceptions près, dans les types d'humus les plus divers (BRUCKERT, 1970).

Les biochimistes (CHESHIRE et al., 1976) ont montré que si on introduit dans le sol une solution marquée au ^{14}C tel que le glucose, celle-ci, après un temps plus ou moins long, est métabolisée par les microorganismes et le ^{14}C est retrouvé dans le CO_2 rejeté et dans les diverses molécules organiques du sol (acides organiques, sucres, polysaccharides). On se propose de suivre l'évolution qualitative et quantitative du ^{14}C apporté initialement dans le sol sous forme de glucose marqué de façon homogène et d'étudier corrélativement la fixation du traceur dans le corps des larves d'Asilides. On tiendra compte pour cela du volume de solution ingérée, déterminé à l'aide du ^{22}Na (ajouté au début de l'expérience avec le glucose ^{14}C).

b) Protocole expérimental :

L'humus, identique à celui utilisé dans les expériences précédentes, est marqué par addition d'une solution contenant 1,18 mg de glucose/ml, 0,25 µCi/ml de glucose ^{14}C uniformément marqué et 0,5 µCi/ml de ^{22}Na; la quantité de carbone ajoutée avec le glucose correspond à 8,8 °/oo du carbone total du sol (la teneur en carbone dans les horizons superficiels du sol, horizon A, varie de 2 à 10%).

L'expérience porte sur 16 larves. Chaque larve est placée dans un pot contenant 50 g de sol marqué, lui-même disposé dans une enceinte étanche laissée à la température ambiante du laboratoire. Les 16 larves (non déshydratées, prélevées 48 h avant dans leur milieu d'origine) sont réparties en 4 séries (de 4 individus) caractérisées par un temps différent de charge de 1, 2, 8 et 15 jours (Tabl. 11).

				1		2	3	4	5			
Larves				Quantité de ^{22}Na retenu (dpm)				^{14}C			Larves	
Séries	N°	Poids initial (mg)	Temps de charge (jours)	à la fin de la phase de charge	à la fin de la phase de décharge	Volume de solution (V) ingérée (µl)	Rétention du ^{14}C dans les larves à la fin de la période de charge (dpm)	Quantité théorique de ^{14}C ingéré (q'a) dans les sucres (dpm)	Quantité théorique de ^{14}C ingéré (q'b) dans les sucres + polysaccharides (dpm)	CO_2 rejeté	Poids final	Δµl
1	1	167	1	1734	1620	2,18	174	603	748		160	- 7
	2	138	-	1870	1710	2,36	198	651	810		138	0
	3	106	-	1145	960	1,44	95	400	494		110	4
	4	84	-	6800	6602	8,57	747	2379	2941		95	11
2	1	161	2	3750	3500	4,72	348	1090	1441		170	9
	2	128	-	2660	2490	3,35	morte					
	3	106	-	4980	4820	6,27	394	1410	1914		108	2
	4	80	-	2210	1920	2,78	335	624	848		89	9
3	1	139	8	33490	morte							
	2	111	-	8890	8800	11,20	751	1403	2437		117	6
	3	92	-	22800	22000	28,72	1490	3605	6249		104	12
	4	77	-	9700	9460	12,22	1227	1533	2659		79	2
4	1	138	15	52000	50400	65,51	4625	6600	12000	Voir détails dans le tableau 12	178	40
	2	111	-	35500	35300	44,72	3055	4505	8193		113	2
	3	87	-	34600	34700	43,59	3244	4383	7986		96	9
	4	76	-	24150	25800	30,42	1600	3065	5573		77	1

Tableau 11

Evolution pour les 4 séries de larves du poids et de la quantité de ^{22}Na (phase de chasse). Mesure du ^{14}C retenu en fin d'expérience (colonne 3). Détermination du volume de solution ingérée (par la mesure du ^{22}Na) et de la quantité de ^{14}C ingéré selon deux hypothèses de travail.

Mesures		1° jour 1	4° jour 2	8° jour 3	4
					Total
Quantité de CO_2 dégagé (ml)	larve 1	1,23	0,84	1,54	3,61
	larve 2	1	0,92	2	3,92
	larve 3	1,2	0,76	1,54	3,50
	larve 4	1,2	1	1,68	3,88
					Total
Radioactivité du CO_2 en ^{14}C (dpm)	larve 1	404	338	412	1154
	larve 2	528	508	1070	2106
	larve 3	505	184	454	1143
	larve 4	406	283	613	1206
					Moyenne
Radioactivité spécifique du CO_2 (dpm/ml de CO_2)	larve 1	328	402	267	319
	larve 2	528	552	537	537
	larve 3	420	242	294	326
	larve 4	327	304	306	312

Tableau 12 - Mesures du CO_2 dégagé par les 4 larves de la série 4 au cours de la phase de décharge (8 jours).

Larves de la série 4	^{14}C retrouvé en fin d'expérimentation (Tabl. 11, col. 3)	Quantité de ^{14}C rejeté dans le CO_2 (Tabl. 12, col. 4)	Total du ^{14}C absorbé	Quantité théorique de ^{14}C ingéré q'a	Quantité théorique de ^{14}C ingéré q'b	% de ^{14}C rejeté en tenant compte de l'absorption théorique q'b
Larve 1	4625	1154	5779	6600	12000	9,6
Larve 2	3055	2106	5161	4505	8193	25
Larve 3	3244	1143	4387	4383	7986	14
Larve 4	1600	1206	2806	3065	5573	21,6

Tableau 13

A la fin de la période de charge, on mesure la quantité de ^{22}Na retenu (Tabl. 11, colonne 1) et on place chaque larve sur un sol non marqué pendant 8 jours (pour éliminer les microorganismes du sol, celui-ci est passé à l'étuve à 100°). Chez les larves de la quatrième série (15 jours de charge), on mesure à trois reprises, au cours de cette deuxième phase, les quantités de CO_2 et de ^{14}C dégagés (Tabl. 12).

A la fin de l'expérience, chaque larve est pesée, séchée et sa teneur en ^{22}Na et en ^{14}C est mesurée. Les quatre lots de sol marqué utilisés pendant les différents temps de charge sont également analysés.

c) Méthodes de mesure de la radioactivité :

1/ Les larves.

- Mesure du ^{22}Na : comme pour le ^{65}Zn, à l'aide d'un compteur gamma Renatran (cf. p. 74 , note infrapaginale).
- Mesure du ^{14}C : emploi, pour la préparation des échantillons et la mesure du ^{14}C, de la technique déjà utilisée pour déterminer le régime phytophage (cf. p. 70 , note infrapaginale).
- Mesure du CO_2 et du ^{14}C dégagés : utilisation de la méthode décrite par BUSCARLET (1974)*.

2/ Le sol.

- Détermination de la teneur en ^{14}C du sol séché immédiatement après la phase de charge (techniques identiques à celles des larves).
- Détermination ensuite de la teneur en ^{14}C retrouvé dans les sucres simples après une première extraction à l'alcool et dans les polysaccharides après une deuxième extraction à l'acide sulfurique.

d) Résultats :

1/ Détermination du volume de solution absorbée à l'aide du ^{22}Na.

BUSCARLET (1974) et al. (1974) ont montré chez deux Insectes (*Locusta migratoria* et *Sytophylus granaria*) que l'élimination du ^{22}Na répond à un modèle à un seul

---

* La mesure du CO_2 dégagé pendant un temps donné s'effectue en reliant l'enceinte étanche qui renferme la larve à un analyseur par absorption infrarouge. Le CO_2 contenu dans le circuit de mesure est ensuite piégé par barbottage dans un mélange d'amine quaternaire contenant 1,25 ml d'éthanolamine et 3,75 ml d'éthylène glycol monométhyl éther. Le mélange est additionné de 10 ml de liquide scintillant et disposé dans une fiole à scintillation liquide.

compartiment en état dynamique stationnaire, c'est-à-dire que le taux de sodium corporel est stable et qu'il y a équilibre entre la quantité de sodium ingéré, qui est totalement assimilée, et la quantité de sodium excrété.

Chez les larves d'Asilides, le métabolisme du sodium répond à de telles caractéristiques. On a en effet observé précédemment (Fig. 26) que la quantité de ^{22}Na retenu par la larve I suit pratiquement une décroissance logarithmique linéaire lorsque la solution du sol est enrichie en sodium. Par contre, dans un sol non enrichi, naturellement pauvre en sodium, les larves II et III (Fig. 26) n'éliminent pas de traceur (ni, par conséquent, de sodium naturel). Dans ce cas particulier, on peut admettre que pendant la phase de charge la larve retient en totalité la quantité du traceur ingéré. Connaissant la teneur en ^{22}Na de la solution (1 ul de solution marquée contient 1260 IPM de ^{22}Na), on est en mesure de calculer le volume V de solution absorbée par la larve :

$$V = \frac{\text{radioactivité mesurée sur la larve}}{1260 \times 0{,}63} \text{ (cf. Tabl. 11, colonne 2)}$$

Ce volume est variable pour chaque série de larves et croît en moyenne en fonction du temps comme on pouvait s'y attendre.

Les résultats portés sur la tableau 11 (colonne 1) permettent de vérifier qu'à la fin de l'expérience (de 8 à 23 jours selon les séries, temps de charge et de chasse compris) les larves n'ont presque pas éliminé le ^{22}Na.

2/ Utilisation du ^{14}C par les larves.

L'examen du tableau 11 (colonne 3) montre qu'à la fin de l'expérience, les larves contiennent une certaine quantité de ^{14}C d'autant plus élevée que le temps de charge est plus long. On peut dire, en analysant les résultats obtenus avec les larves de la quatrième série (Tabl. 12), que le ^{14}C a été métabolisé et a pris part aux réactions de synthèse puisque une partie est retrouvée dans le CO_2 rejeté (de 1154 à 2106 dpm selon les larves, la radioactivité spécifique du CO_2 se situant en moyenne entre 312 et 537 dpm/ml de CO_2).

---

* La mesure en ^{22}Na effectuée pour les quatre séries de sol (après extraction de la solution sous vide) indique que la teneur est constante en fonction du temps et que la fraction du traceur retrouvée à la fin de l'expérimentation représente 63% de la teneur dans la solution placée initialement dans le sol, 37% est adsorbée sur le sol. Ces résultats plus précis diffèrent légèrement de ceux obtenus précédemment (p. 79) et qui indiquaient un taux de 52% pour le ^{22}Na mais les conditions de mesure sont, dans ce cas, un peu différentes.

e) Discussion sur le métabolisme du ^{14}C chez les larves d'Asilides :

Une étude plus détaillée de la nutrition des larves repose sur l'analyse comparée des deux hypothèses suivantes :

- dans la première, on envisage l'utilisation exclusive par les larves d'Asilides de molécules organiques simples telles que le glucose et d'autres sucres simples;
- dans la deuxième, on admet que les larves absorbent également des molécules plus complexes, métabolisées par les microorganismes, soit par absorption directe dans le sol, soit par un effet de symbiose au niveau de leur flore intestinale.

Pour essayer de répondre à ces questions, nous avons analysé la radioactivité en ^{14}C de chacun des deux substrats nutritifs contenus dans le sol (sucres simples ou polysaccharides) . Cette analyse s'effectue pour chaque série à la fin de la période de charge. L'évolution de cette radioactivité (qa et qb) peut être donnée avec une certaine approximation par les courbes a et b de la figure 27.

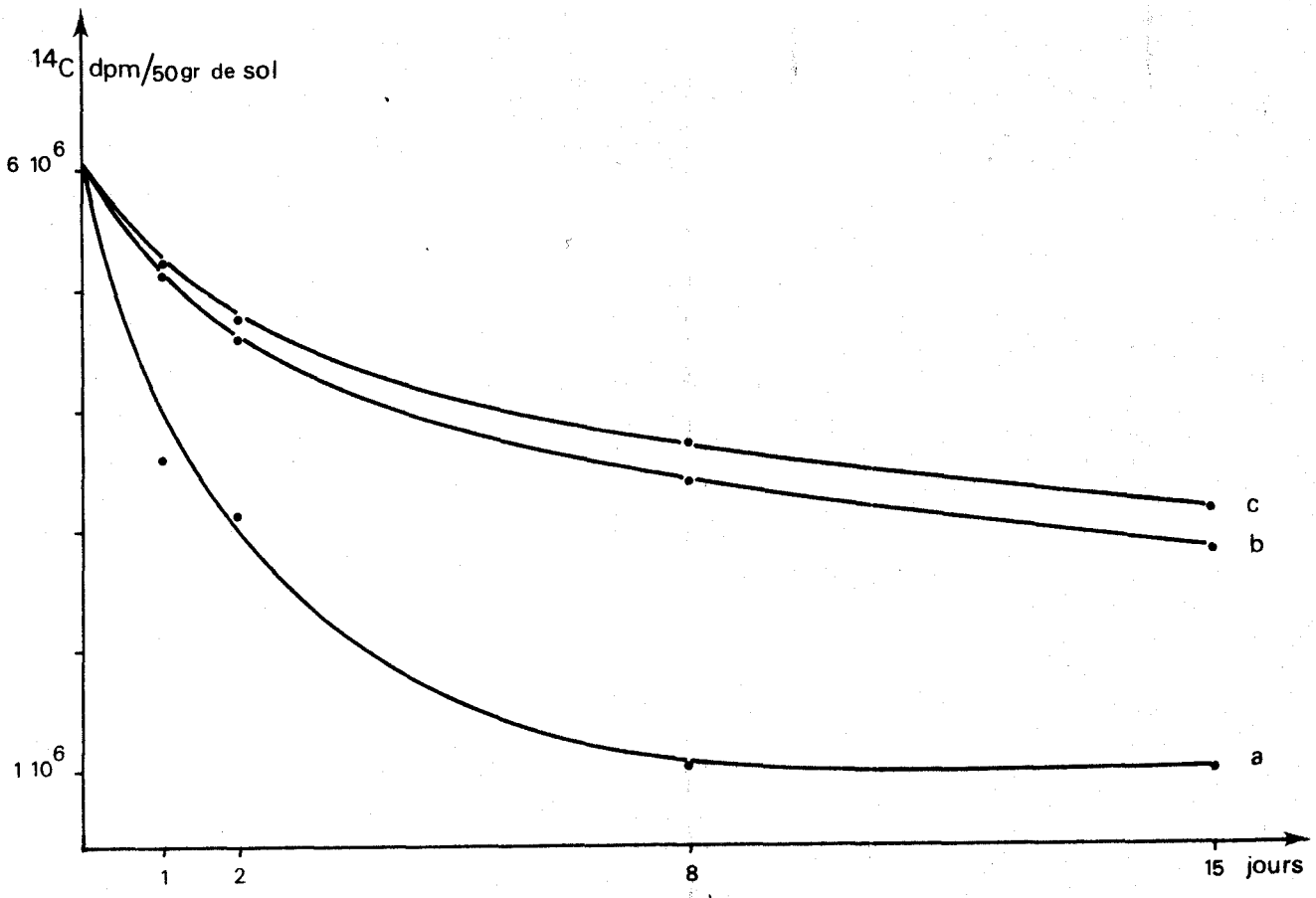


Fig. 27 - Evolution de la radioactivité en ^{14}C du sol (chaque point correspond à la moyenne de 4 mesures).

6.10^6 dpm = dose initiale en ^{14}C au début de l'expérimentation.
courbe a = quantité de ^{14}C retrouvé dans les sucres simples après extraction à l'alcool à partir du sol.
courbe b = quantité de ^{14}C retrouvé dans les polysaccharides après extraction à l'acide sulfurique à partir du sol.
courbe c = courbe représentant l'évolution du ^{14}C total présent dans le sol.
c-b = quantité de ^{14}C restant fixé aux particules du sol.

Dans la première hypothèse, le calcul de la quantité théorique de ^{14}C ingéré sous forme de sucres simples q'a s'effectue de la façon suivante :

En supposant que chaque larve prélève quotidiennement un volume constant de solution Δv, la quantité q'a de ^{14}C ingéré après le temps t est donnée par l'équation

$$q'a = \Sigma o^{t} \Delta v \times qa$$

qui peut s'écrire aussi puisque Δv est constant :

$$q'a = \Delta v \, \Sigma o^{t} \, qa$$

$$q'a = \frac{v}{t} \Sigma o^{t} \, qa$$

la quantité de ^{14}C ingéré par la larve est donc égale au produit de $\frac{v}{t}$ par l'aire délimitée par la courbe a*.

Les résultats obtenus pour chaque larve sont portés dans le tableau 11 (colonne 4).

En faisant le bilan du ^{14}C chez les larves de la quatrième série, on s'aperçoit que si on ajoute au ^{14}C retrouvé en fin d'expérimentation (Tabl. 11, col. 3 et tabl. 13) la quantité de ^{14}C dégagé dans le CO_2 (Tabl. 12, col. 4 et tabl. 13) pendant 8 jours de charge, cette somme dépasse pour deux des quatre individus (2 et 3) le taux de ^{14}C ingéré (q'a) dans l'hypothèse d'ingestion des sucres simples. Si on avait pu tenir compte du CO_2 dégagé pendant la phase de charge (de 15 jours), on aurait trouvé pour l'ensemble des individus que la quantité de ^{14}C utilisé (rétention, plus respiration) était supérieure à celle ingérée, ce qui est évidemment dépourvu de sens. On doit donc admettre que les larves absorbent autre chose que des sucres simples.

En revanche, si on considère, pour l'ensemble des larves, l'évolution de la rétention du ^{14}C en fonction de la quantité de ^{14}C ingéré q'b dans la deuxième hypothèse (Fig. 28), on obtient une droite de pente égale à 0,38 indiquant que 38% du ^{14}C ont été retenus et par différence 62% éliminés par la respiration et sans doute aussi par excrétion.

---

* Exemple de calcul pour la larve 1 de la première série :

$q'a = \frac{v}{t} \Sigma o^{t} \, qa$ — $v = 2{,}18$ µl ; t = temps de charge = 1 jour ; $\Sigma o^{t} \, qa$ = aire délimitée par la courbe a = 277 et estimée par planimétrie

$$q'a = \frac{2{,}18}{t} \times 277 = 603$$

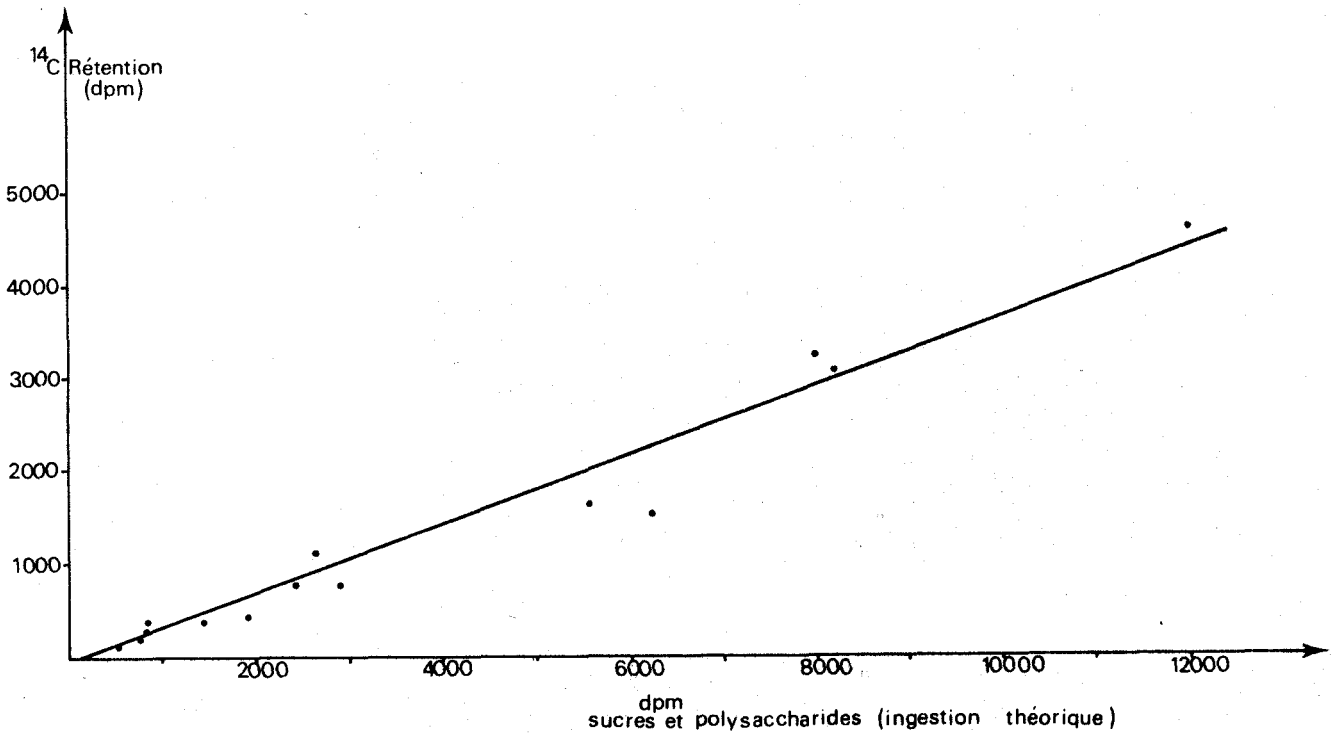


Fig. 28 - Courbe donnant le rapport de la rétention de ^{14}C par rapport à l'ingestion théorique q'b.

En examinant les larves de la quatrième série*, on constate qu'elles ont rejeté dans le CO_2 au cours d'une seule semaine de chasse (ou de décharge) 9,6 à 25% du ^{14}C ingéré (q'b); si l'on tient compte du fait qu'elles ont également respiré pendant les 15 jours de charge, le pourcentage de ^{14}C rejeté doit être multiplié par 3 (de l'ordre de 30 à 75% selon les larves). Cette quantité est compatible avec la quantité de 62% calculée précédemment et illustrée sur la figure 28.

On peut conclure d'après cette expérience que les larves d'Asilides peuvent absorber des molécules organiques complexes et les métaboliser. Des résultats similaires ont été rapportés par REYES et TIEDJE (1973) dans l'étude du métabolisme d'un Isopode terrestre à l'aide de levure marquée au ^{14}C. La flore bactérienne du sol joue très certainement un rôle de transformation et probablement de symbiose dans la nutrition de ces larves.

CONCLUSION

Les observations recueillies sur le genre *Mallophora*, *Promachus yesonicus* et les résultats obtenus chez *Machimus rusticus* semblent indiquer qu'il existe des différences importantes dans le comportement trophique des larves néonates des Asilides. Quant aux larves plus âgées, les observations et expériences réalisées dans ce travail

* Cf. tableau 13.

nous permettent dès à présent de préciser assez fidèlement leur profil alimentaire et d'étendre ce comportement à un grand nombre d'espèces, sinon à toutes.

Ces larves sont essentiellement carnivores et ne présentent aucun régime phytophage ni saprophage. Cependant, ces moeurs prédatrices peuvent être suppléées, en partie, par toutes les substances solubles que la larve trouve dans le sol en absorbant l'eau de capillarité. Nous avons vu, en effet, que des larves privées d'eau et de nourriture pendant plusieurs mois, soumises donc à des conditions extrêmes de sècheresse, peuvent en quelques heures recouvrer leur poids initial en absorbant l'eau par voie buccale. Mais nous avons mis également en évidence que même des larves non déshydratées peuvent absorber l'eau du sol avec tous ses composés solubles minéraux et organiques. Ces produits sont métabolisés par l'animal et utilisés pour leur survie. Ce dernier point est essentiel et permet de comprendre comment une larve habituellement carnassière peut se maintenir en vie pendant plusieurs années (3 ans et demi) en l'absence complète de nourriture.

II - ETHOLOGIE DE LA PREDATION ET DONNEES PHYSIOLOGIQUES SUR LA DIGESTION DES IMAGOS

Introduction

Si le régime alimentaire des larves d'Asilides a fait l'objet de nombreuses controverses de la part des chercheurs, ceux-ci n'en restent pas moins unanimes à reconnaître que tous les adultes ont des moeurs prédatrices. Ces Diptères, à l'état d'imagos, se nourrissent en effet aux dépens d'autres Insectes qu'ils capturent au vol.

Le nombre élevé d'espèces et l'importance écologique des Asilides ont amené de nombreuses recherches sur ces Insectes mais si certains travaux concernent les aspects éthologiques, parfois écologiques, de leur comportement alimentaire, la plupart se rapportent seulement à la "prise" et à l'énumération des proies. Or, le comportement alimentaire d'un Insecte prédateur décrit et analysé par l'éthologiste est loin de se réduire à cette seule activité ! Il se présente, au contraire, comme une suite organisée d'actes moteurs complexes dont CLOAREC (1972) rappelle l'enchaînement : « recherche de la proie potentielle → posture de "prise d'intérêt" → orientation vers une proie mobile → fixation avec ou sans déplacement → posture d'exploration sensorielle à distance → mouvement d'agrippement de la proie → exploration sensorielle au contact de la proie capturée → ingestion (mouvements particuliers des pièces buccales et du tube digestif) → régulation par le tube digestif de la quantité d'aliments ingérés et de la quantité de métabolites transférés dans le milieu intérieur → comportements post-alimentaires immédiats (toilette) ou lointains (rejet de déchets) ».

A partir des observations de CLOAREC, il m'apparaît que chez les Asilides, l'enchaînement typique des différentes phases du comportement prédateur peut être ainsi défini : position de repos → posture de "prise d'intérêt" → orientation → déplacement → saisie de la proie → piqûre de l'hypopharynx → émission de venin → ingestion → rejet de la dépouille.

En examinant les travaux réalisés sur les Asilides, on peut considérer que, mises à part les recherches récentes de LAVIGNE [LAVIGNE et HOLLAND (1969), ROGERS et LAVIGNE (1972), DENNIS et LAVIGNE (1975)] sur les premières séquences de cette série et celles de KAHAN (1964) sur les effets du venin, il n'existe encore aucune étude éthologique complète sur ce comportement prédateur. Dans mes recherches, je me suis plus particulièrement penché sur les problèmes liés à l'immobilisation de la proie et à son ingestion en analysant les dispositifs anatomiques et les mécanismes intervenant dans ces phases du comportement. J'ajouterai auparavant quelques précisions sur les moeurs carnassières et les proies de quelques espèces.

1 - RECHERCHE DE LA PROIE

Il est possible de regrouper dans ce paragraphe les quatre premières séquences de l'acte moteur de prédation, à savoir la position de repos, de prise d'intérêt, l'orientation et le déplacement.

LAVIGNE et HOLLAND (1969) considèrent, en fonction du substrat, deux types de comportement de recherche des proies ("foraging behavior") :
1/ un comportement de recherche, à l'affût sur le sol;
2/ un comportement de recherche, à l'affût sur la végétation.

Cette division, quoique justifiée, ne tient pas suffisamment compte des principales adaptations écologiques, caractéristiques souvent de certains genres ou sous-familles. Il m'a donc semblé nécessaire de répartir les Asilides vivant sur la végétation en trois classes écologiques distinctes :
- espèces vivant sur les souches et les troncs d'arbres morts;
- espèces vivant sur la végétation herbacée;
- espèces vivant sur la végétation arbustive et arborescente. *

* Ces indications sont consignées pour chaque Asilide dans le répertoire analytique (cf.annexes).

A - Comportement de recherche, à l'affût sur le sol.

Ce comportement caractérise beaucoup de *Dasypogoninae* (Pl. IV, 1) et la plupart des *Asilinae* (Pl. IV, 2 et 3). Les individus se posent à terre dans les endroits découverts, affectionnant en particulier les sentiers, les routes forestières, les terrains incultes, survolant sans s'arrêter les zones à végétation dense.

De nombreuses espèces ont fait l'objet d'observations et leur comportement a été décrit avec soin (MELIN, 1923; LAVIGNE*). Parmi les représentants de ces deux sous-familles, seules quelques observations originales seront apportées pour *Dasypogon diadema* dont le comportement d' agrippement et d'immobilisation des proies a retenu mon attention.

Chez cette espèce, les individus chassent à l'affût sur le sol, dressés sur leurs longues pattes; les proies sont capturées en plein vol puis fixées sur la trompe au moyen des tarses prothoraciques. Les pattes moyennes et postérieures permettent à l'Asilide de prendre appui sur le sol (Pl. IV, 1). Il arrive parfois que les trois paires de pattes soient utilisées simultanément pour retenir la proie; pour conserver son équilibre, l'Insecte doit alors prendre appui sur l'extrémité de l'abdomen et sur la pointe des ailes rabattues sur le sol et maintenues en position écartée (Fig. 29, 1). Cette posture, relativement stable sur un sol lisse, devient précaire dans une zone caillouteuse ou par jour de grand vent. Ainsi, en Crau où les *Dasypogon* se posent fréquemment sur les galets amoncelés le long des chemins et des bergeries, ces Diptères montrent un comportement extrêmement rare chez les Asilides. Agrippés à leur proie, ils glissent entre les pierres mais n'en continuent pas moins à s'alimenter dans les attitudes les plus variées, la tête en bas ou bloqués entre deux cailloux en position verticale (Fig. 29, 2). Dans la position indiquée précédemment (Fig. 29, 1) et sur un terrain sans végétation, ces Diptères sont souvent renversés par les rafales de vent mais poursuivent leur repas renversés sur le dos, les ailes étalées (Fig. 29, 3), les trois paires de pattes manipulant souvent la proie à la manière des Araignées. Cette posture est assez particulière car elle expose l'animal et le rend très vulnérable aux prédateurs; il se laisse en effet capturer avec une extrême facilité par l'observateur.

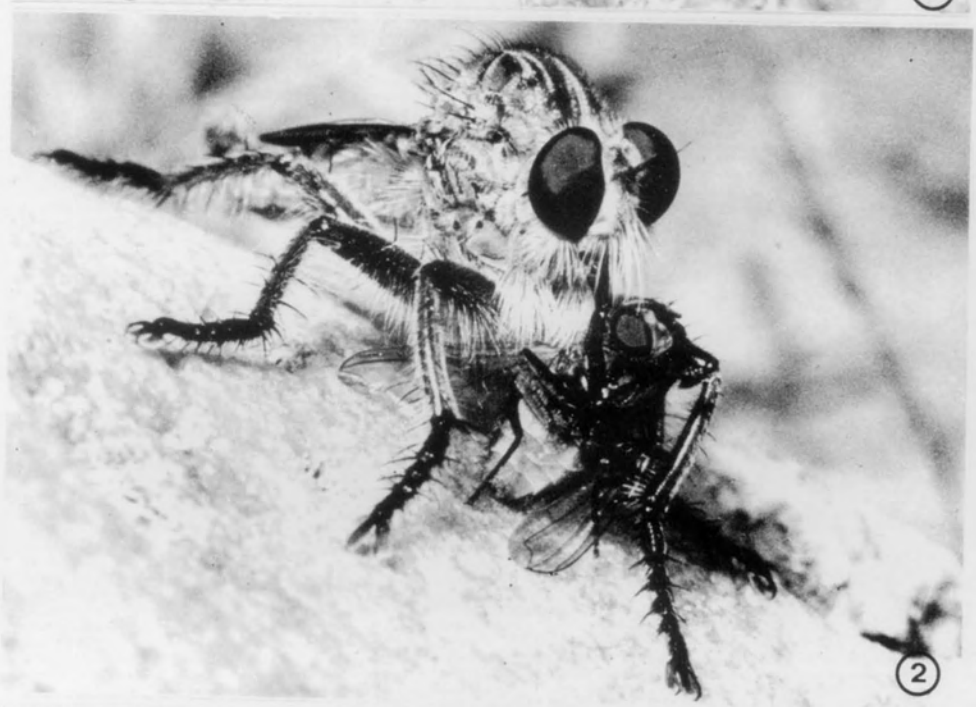
Planche IV →

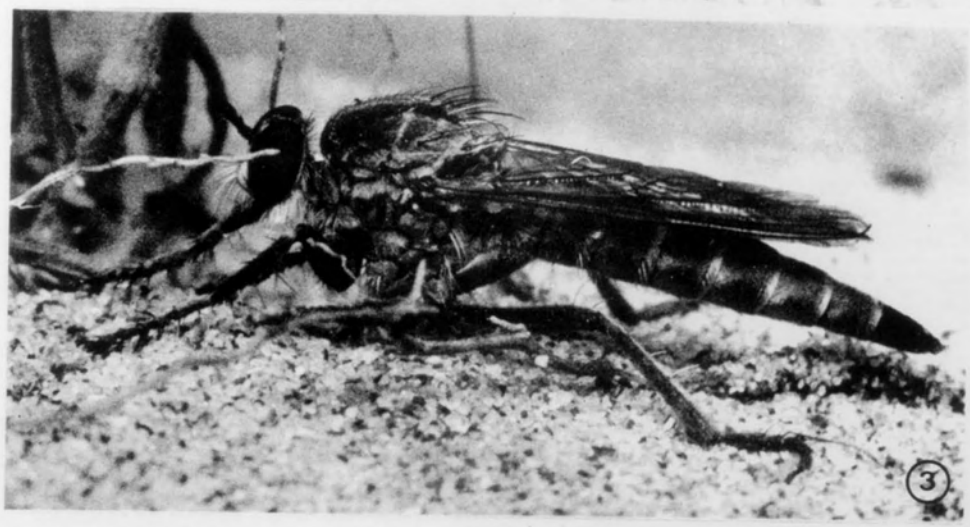
1 : *Dasypogon diadema* : cas de prédation, la proie (Diptère : *Muscidae*) est piquée dans la région postérieure de l'abdomen (x 5); 2 : *Machimus fimbriatus* avec un Diptère transpercé au niveau de la membrane collaire (x 5); 3 : *Philonicus albiceps*, posé sur le sable, caché parmi la végétation herbacée d'un haut de plage (x 5).

---

* (cf. les nombreuses références citées en bibliographie).


1


2


3

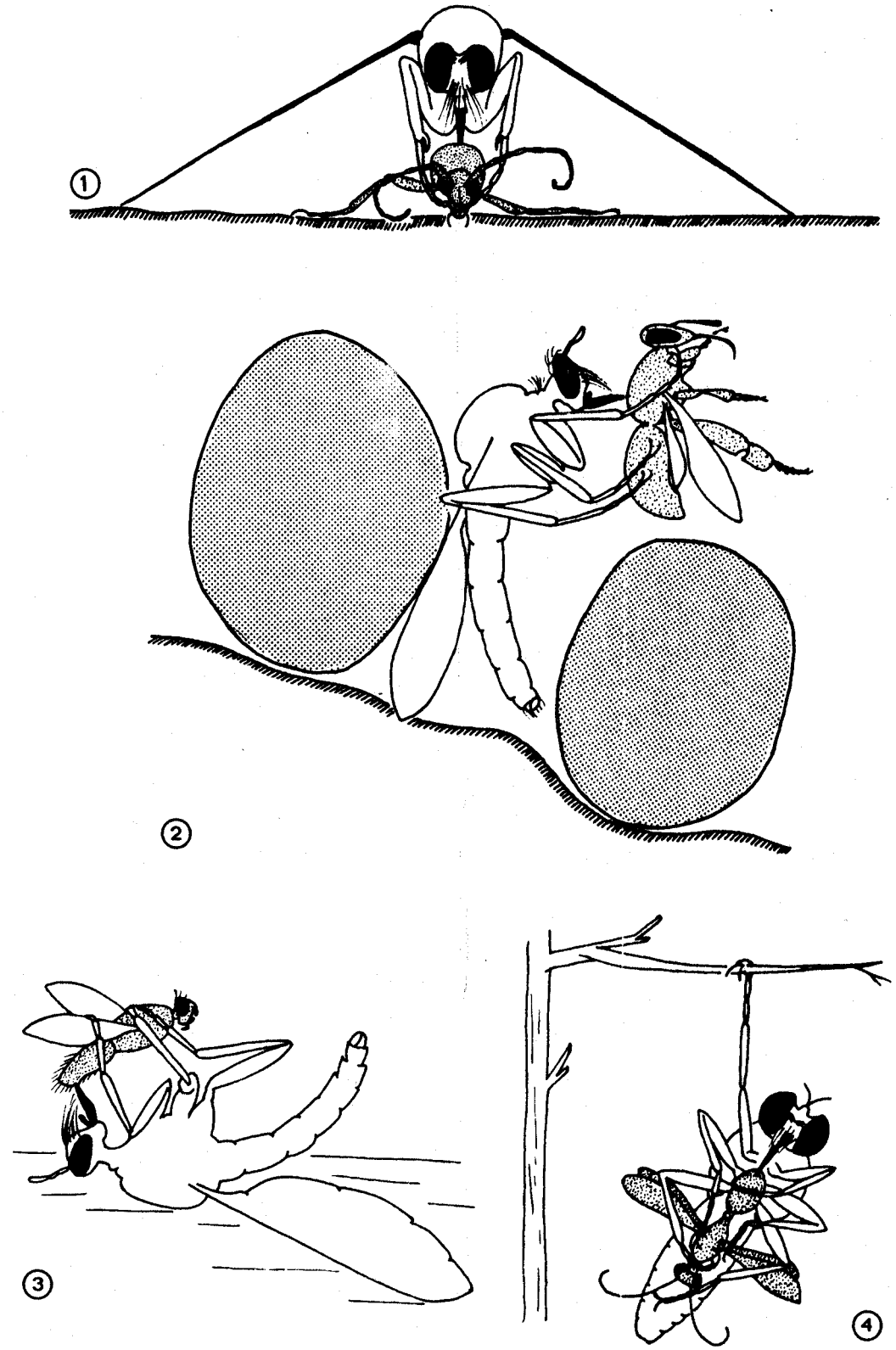


Figure 29 - Quelques postures observées chez les Asilides pendant l'absorption de la proie.

1, 2, 3 : *Dasypogon diadema*
4 : *Heteropogon timondavidi*

B - Comportement de recherche, à l'affût sur les supports végétaux.

a) Comportement de recherche, à l'affût sur les souches et les troncs d'arbres morts abattus :

On rencontre dans ce groupe la plupart des représentants de la sous-famille des *Laphriinae*. L'observation d'*Andrenosoma atra* et d'*A. bayardi* donne une image générale de ce comportement. Les individus se posent de préférence sur le côté ensoleillé des troncs abattus et évitent les amas de branches où leurs déplacements sont rendus difficiles. Les ailes enfumées, ils sont très visibles sur les troncs lisses et les écorces (Pl. V, 1) mais leur homochromie avec le milieu est parfaite lorsqu'ils sont posés sur les vieilles écorces ou les troncs noircis par le feu (Pl. V, 2). Au repos, aplatis contre le support, ils demeurent immobiles mais dès qu'un Insecte passe à proximité ils se redressent sur les pattes, prêts à bondir. Quand les conditions de température et de luminosité sont favorables (cf. Chap. III), ils sont très agités, la tête remue sans cesse et ils s'orientent à tout instant en direction des Insectes qui passent à proximité.

Les proies sont toujours attaquées dans l'air et immobilisées en vol; le prédateur, avec ou sans sa proie, revient ensuite à son point de départ (Pl. V, 5 et 6). Ces *Andrenosoma* sont très voraces et il n'est pas rare d'observer des individus s'élancer à la poursuite d'une nouvelle victime avec une proie encore fixée dans la trompe.

Chez ces *Andrenosoma*, la consommation de la proie, qui peut durer de quelques minutes à une heure, s'accompagne souvent d'activités copulatrices*. J'ai observé à plusieurs reprises des individus, *in copula*, en train de dévorer leur proie, que ce soit la femelle ou le mâle, parfois même les deux (Pl. V, 4). Une telle attitude du mâle au cours du repas n'a, à ma connaissance, été signalée qu'une fois chez les Asilides (MUSSO, 1968 a)

On n'observe pas chez ces espèces de danses prénuptiales ou de parades sexuelles contrairement à d'autres genres (*Heteropogon, Pycnopogon*) ou à d'autres familles de Diptères (*Empididae*, TREHEN, 1971). Chez *A. atra* ou *A. bayardi*, l'accouplement n'est précédé d'aucun préliminaire et survient très rapidement. Si le mâle, avec ou sans proie dans la trompe, perçoit une femelle au cours d'une phase de reconnaissance ou d'un vol de capture, il vole vers elle, ce qui implique une différenciation entre la femelle et la proie, et l'accouplement a lieu immédiatement. Les femelles peuvent

* Ce phénomène n'est pas exceptionnel et a été également observé chez *Machimus rusticus, Stenopogon sabaudus, Dysmachus sp.*

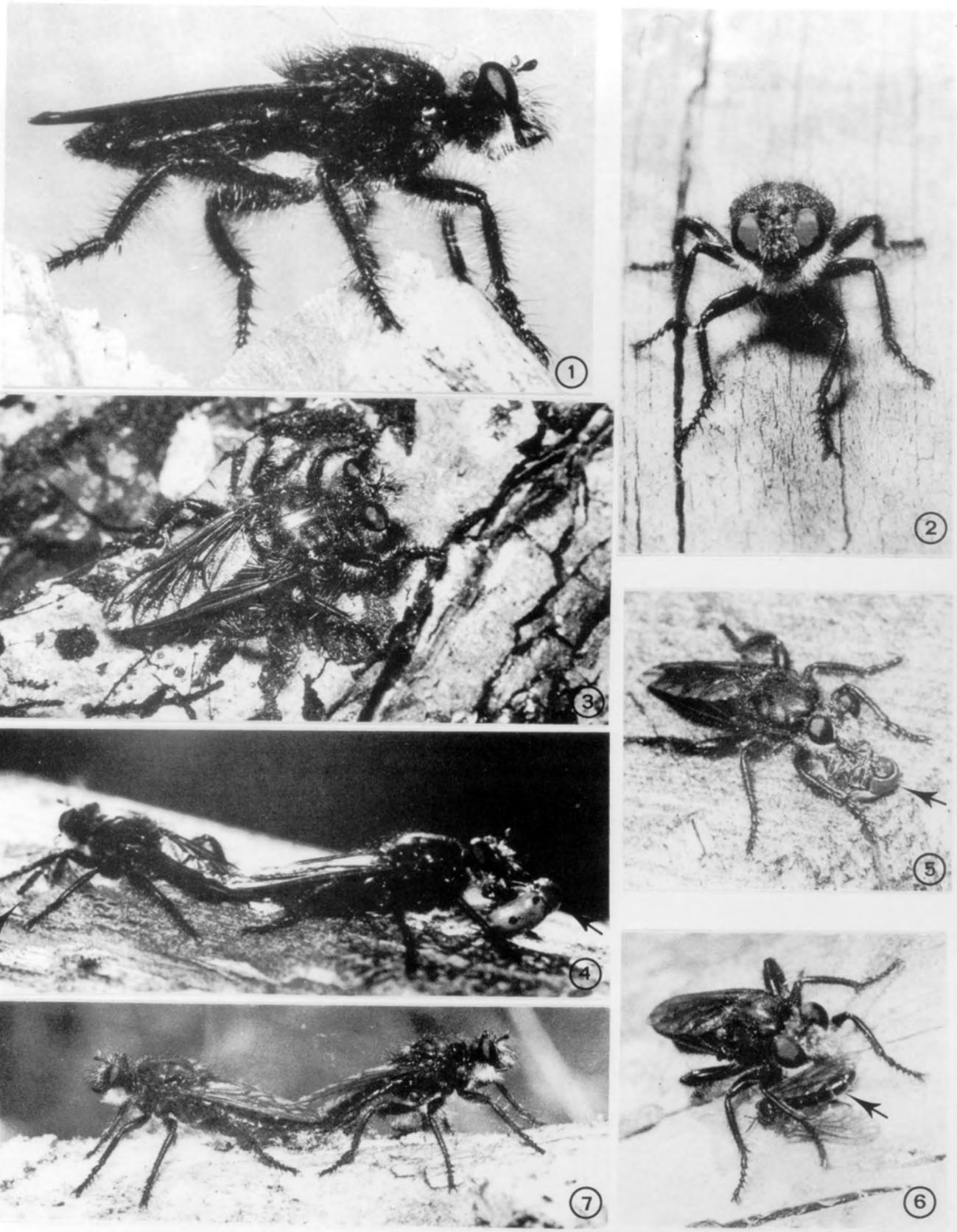


Planche V - *Andrenosoma bayardi*

1 : posture d'attaque chez une femelle posée sur un tronc écorcé, vue latérale (x5,5); 2 : idem, vue de face; 3 : individu posé sur des écorces de Pin noircies par le feu; 4 : Accouplement et nutrition simultanément chez le mâle et la femelle; 5 et 6 : deux cas de prédation chez cette espèce, dans la figure 6 la proie est un *Asilidae (Dioctria sp.)*; 7 : *Andrenosoma atra* : accouplement. Les proies sont signalées par des flèches.

être assaillies au cours de leurs activités les plus diverses : à l'affût, au repos, pendant la ponte ou lors de l'absorption d'une proie; dans ce dernier cas, elles poursuivent leur repas sans paraître incommodées par la présence *in copula* du mâle. Cette attitude n'est pas particulière aux Asilides, DU MERLE (1971) signale également que chez certains Diptères *Bombyliidae*, la femelle continue fréquemment à butiner au cours de la copulation.

Chez les *Andrenosoma*, les deux individus se séparent brutalement après l'accouplement sans qu'aucun acte de cannibalisme n'ait été constaté. L'opinion de certains auteurs (JAENNICKE, 1867; XAMBEU, 1903; POULTON, 1906) selon laquelle les Asilides mâles choisissent de préférence, pour s'accoupler, une femelle en possession d'une proie afin de ne pas être dévoré après l'acte sexuel m'apparaît fort improbable. Je n'ai jamais observé chez les espèces que j'ai étudiées un comportement semblable.

b) Comportement de recherche, à l'affût sur la végétation arbustive et arborescente :

Les Asilides se rattachant à ce groupe présentent pour la plupart un comportement très caractéristique. Ils se posent toujours à l'extrémité des rameaux morts et secs des buissons ou au sommet des branches mortes les plus hautes des arbres et arbustes. Il s'agit là d'un "acrotropisme"* remarquable que l'on retrouve chez d'autres Insectes, Odonates, Diptères *Anthomyiidae* (LEONIDE, 1969).

J'examinerai sommairement les moeurs prédatrices de trois espèces : *Holopogon venustus, Heteropogon timondavidi, Eutolmus kiesenwetteri.*

Holopogon venustus : perchés à l'extrémité des rameaux très fins (2 à 3 mm) ou posés sur la face supérieure des feuilles, ces minuscules Asilides passent souvent inaperçus (Pl. VI, 1). Très remuants et toujours en alerte, la phase de repos semble inexistante chez cette espèce et les différentes phases du comportement prédateur : prise d'intérêt, orientation, déplacement , se succèdent sans interruption. Constamment agités, ils tombent parfois de leur perchoir mais se raccrochent avec rapidité et retrouvent aussitôt leur équilibre. Toutes ces acrobaties s'effectuent souvent avec une proie fixée sur la trompe (Pl. VI, 2). Les vols correspondent soit à des phases de reconnaissance, soit à des raids de captures de proies; ils sont vifs, courts, rapides et le retour s'effectue en général sur le point même de l'envol.

Les proies, très petites (1 à 3 mm), sont agrippées en plein vol et piquées immédiatement sur la trompe; elles sont dévorées sur le support (Pl. VI, 2).

---

* Ce terme m'a été suggéré par TSACAS.

Cette espèce ne se rencontre jamais à terre et chasse le plus souvent entre 1,50 m et 2 m du sol (jusqu'à 2,50 m); je n'ai pu cependant vérifier si les territoires de chasse s'étendaient aux branches plus élevées.

Heteropogon timondavidi : ils fréquentent les mêmes biotopes qu'*Holopogon venustus*; comme chez celui-ci, "l'acrotropisme" est très marqué et les méthodes de chasse souvent identiques (Pl. VI, 3). Lors de vols de déplacements puissants et rapides, les proies sont happées en vol par l'ensemble des pattes; les petits Insectes à faible revêtement chitineux sont transpercés et fixés immédiatement sur la trompe (Pl. VI, 4), les proies plus volumineuses sont saisies au moyen des trois paires de pattes mais au retour sur le perchoir l'Asilide ne pourra se poser. En général, après plusieurs essais infructueux, une des pattes prothoraciques lâche la proie et agrippe un support après lequel le Diptère restera suspendu par un tarse. Il continuera son repas dans cette position (Fig. 29, 4). LAVIGNE et HOLLAND (1969) et LAVIGNE (1970) rapportent des observations analogues pour *Heteropogon wilcoxi* James et *H. maculinervis* James. Une position à peu près identique a été signalée par MELIN (1923) chez certains *Leptogaster*. La hauteur des perchoirs s'échelonne entre 1 et 3 mètres.

Eutolmus kiesenwetteri : cet Asilide de grande taille se tient lui aussi à la pointe des branches mortes (Pl. VI, 5) mais de préférence sur les plus élevées. Je l'ai souvent rencontré chassant à des hauteurs de 5 à 7 m mais il peut plonger jusqu'à terre à la poursuite de ses proies. Cette espèce se pose aussi sur le sol lorsque les proies capturées sont trop volumineuses ou parmi la végétation herbacée dans le cas des femelles à la recherche d'un lieu de ponte (Pl. VI, 6).

c) Comportement de recherche, à l'affût sur la strate herbacée :

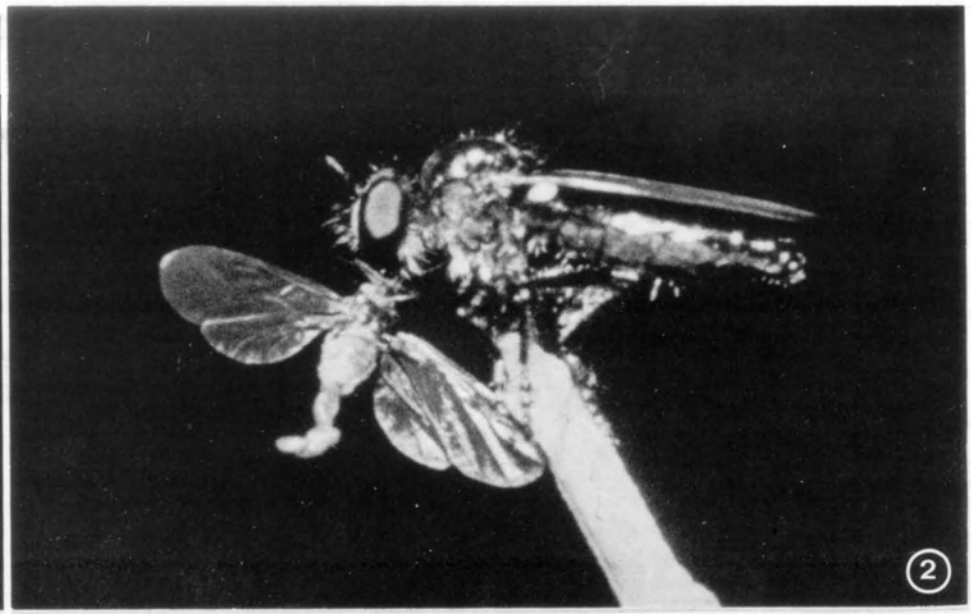
Les genres *Dioctria (Dasypogoninae)* et *Leptogaster (Leptogastrinae)* sont les plus représentatifs des Asilides du tapis herbacé. De taille réduite, ils se tiennent à l'affût le long des tiges et des feuilles.

Bien qu'ayant récolté de nombreux *Dioctria* et *Leptogaster* appartenant à plusieurs espèces, je n'ai pas d'observations personnelles à ajouter sur leur comportement qui a été décrit en détail par MELIN (1923).

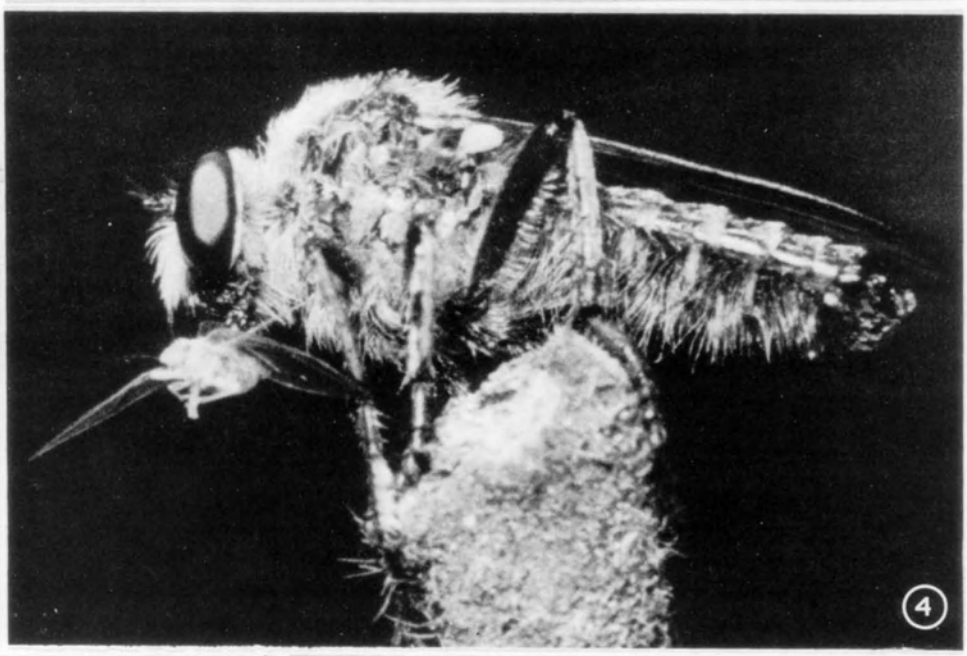
Planche VI - →

1 : *Holopogon venustus* perché à l'extrémité d'un rameau sec. Il observe les alentours tout en continuant son "repas" (x 2,5); 2 : le même Asilide avec une autre proie (*Aphididae*) (x 10); 3 : comme *H. venustus*, *Heteropogon timondavidi* se tient à l'affût au sommet d'un perchoir (x 2); 4 : la même espèce avec une proie (*Aphididae*) fixée à l'extrémité de la trompe (x 6); 5 : femelle d'*Eutolmus kiesenwetteri* à l'affût à la pointe d'un rameau de Pin (x 3); 6 : femelle d'*E. kiesenwetteri* déposant ses oeufs dans une tige de Graminée.


1


2


3


4


5


6

J'ai exposé au début de ce chapitre les séquences principales de l'acte moteur de prédation chez les Asilides. Certes, toutes les phases ne sont pas essentielles pour mener à bien une capture et une grande variabilité s'observe d'une espèce à l'autre dans les phases de repos, de prise d'intérêt, de déplacement, de capture, comme je l'ai indiqué dans les exemples précédents et comme le montrent clairement les observations de LAVIGNE et ses collaborateurs. Cependant, ce schéma s'applique à toutes les espèces que j'ai pu étudier et il me semble possible de l'étendre à tous les Asilides.

2 - LES PROIES

Le comportement alimentaire des Asilides, comme celui de tous les animaux, dépend de nombreux facteurs, internes ou externes; il faut retenir parmi ces derniers l'influence déterminante de la nature de la proie pour un Insecte prédateur. C'est sans doute ce fait qui est à l'origine des nombreuses publications se rapportant aux proies des Asilides*.

LAVIGNE et ses collaborateurs ont montré que si plusieurs caractères de la proie, à savoir la taille, la forme, la couleur, le vol, la densité, peuvent déclencher les réactions du prédateur, deux stimuli restent cependant prépondérants :

1/ La taille de la proie : les Insectes attaqués sont, en général, plus petits que le prédateur, de moitié ou du quart, et n'atteignent la même taille qu'exceptionnellement (Fig. 30).

2/ Le mouvement de la proie : de nombreuses observations relatives aux Insectes prédateurs ont montré (AUTRUM *in* CLOAREC, 1972) qu'il était nécessaire que l'image du stimulus soit en mouvement sur la couche rétinienne pour être perçue. Il semble qu'il en soit de même chez les Asilides. LAVIGNE remarque de plus que le comportement en vol de la proie et ses mouvements caractéristiques peuvent également provoquer des réactions préférentielles selon les Asilides.

A - L i s t e s d e p r o i e s .

Aucune liste exhaustive de proies n'a été jusqu'à ce jour réalisée pour les Asilides de la faune française, seules quelques références figurent dans les publications de SEGUY (1927) et J. TIMON-DAVID (1953). J'avais établi, dans un travail anté-

---

* J'indiquerai parmi les plus récentes : LEHR (1958 a et b, 1961 b, 1964), ADAMOVIC (1963 a et b, 1968, 1972), LAVIGNE et HOLLAND (1969), MUSSO (1970 c), WEINBERG (1972, 1973), ROGERS et LAVIGNE (1972), DENNIS et LAVIGNE (1975), LAVIGNE (1976 a et b).

rieur (MUSSO,1970c), une première liste de proies des Asilides de la région provençale. Je reprendrai ici cet inventaire en le complétant et en ajoutant à la liste de mes captures personnelles les relevés établis par J. TIMON-DAVID (1953) dans la même région* (Tabl. 13 bis).

B - R e l a t i o n s p r é d a t e u r - p r o i e .

LAVIGNE et HOLLAND (1969) partagent les Asilides en espèces sténophages qui s'attaquent à trois ordres d'Insectes,au plus,et euryphages dont les proies se répartissent au minimum dans quatre ordres d'Insectes. DENNIS et LAVIGNE (1975) mettent cependant en garde contre l'adoption d'une telle classification lorsqu'elle est établie à partir de proies prélevées seulement sur un an ou deux. En effet, ADAMOVIC (1963 a et b) a montré l'importance que peuvent jouer les proies "de rechange"; ainsi, trois espèces, *Dasypogon diadema, Machimus annulipes, Stenopogon sabaudus*, qui se nourrissaient habituellement d'Abeilles en 1957, ont modifié leur nourriture l'année suivante au détriment d'autres *Apidae*, Lépidoptères et Hétéroptères par suite de la disparition plus ou moins totale des Abeilles.

N'ayant pu effectuer des prélèvements annuels réguliers pour toutes les espèces étudiées, je me garderai donc de les classer en sténophages ou euryphages. Il est certain que ces Diptères ne font pas preuve d'une spécificité aussi prononcée que les Hyménoptères prédateurs mais il est cependant incontestable qu'ils accusent en général une nette préférence pour un groupe entomologique. L'examen du tableau 14 montre l'abondance, parmi les proies, des Hyménoptères (40%), des Diptères (29%), des Coléoptères (12%) et des Lépidoptères (9%). Ce classement correspond à celui de POULTON (1906), COLE et LOVETT (1921), MELIN (1923), BRUES (1946). On retrouve ces quatre ordres d'Insectes dans les observations de HOBBY (1931) et DENNIS et LAVIGNE (1975) mais avec quelques variations dans les pourcentages.

Pour certaines des espèces étudiées, l'échantillonnage des proies a été insuffisant pour me permettre de donner un aperçu de leur régime alimentaire. J'examinerai donc rapidement les autres espèces pour lesquelles mes renseignements sont plus complets.

Mis à part *Antiphrisson trifarius* qui se nourrit exclusivement de Diptères et qui peut être considéré comme sténophage, la plupart des espèces s'attaquent à plusieurs ordres d'Insectes mais avec une préférence marquée pour un ou deux groupes seulement. Ainsi, *Heteropogon timondavidi* et *Machimus pilipes* se nourrissent respective-

---

* Ces listes figurent en annexe.

Asilides	Proies								Total
	Hyménoptères	Diptères	Coléoptères	Lépidoptères	Hémiptères	Orthoptères	Odonates	Araignées	
LAPHRIINAE									
Andrenosoma bayardi	93	33	18		4				148
Andrenosoma atra	23	18	1						42
Choerades fuliginosa		1	3		2				6
Pogonosoma maroccanum	1	3	2						6
Laphria ephippium					2				2
Choerades dioctriaeformis			1						1
DASYPOGONINAE									
Stenopogon sabaudus	14	7	14	24	8	1	1		69
Dasypogon diadema	29	9	6	1					45
Heteropogon timondavidi	12	3	2		2			1	20
Heteropogon manicatus	7		4		4				15
Dioctria rufipes	4	4							8
Stenopogon junceus		1		4	2				7
Holopogon venustus		2			2				4
Lasiopogon sp.		3							3
Dioctria claripennis	3								3
Dasypogon diadema cylindricus	2								2
Dioctria hyalipennis	1								1
ASILINAE									
Machimus pilipes	2	16		2		3			23
Machimus rusticus	1	1	6	9			2		19
Antiphrisson trifarius		17							17
Eutolmus kiesenwetteri	1	4	2	2	2				11
Machimus lacinulatus	3	5		1					9
Pamponerus germanicus	1	2	1		2				6
Dysmachus sp.	2		2						4
Philonicus albiceps		3			1				4
Antipalus varipes	2				1				3
Epitriptus inconstans		2			1				3
Machimus setibarbus		2		1					3
Epitriptus setosulus		2							2
Machimus fimbriatus		2							2
Machimus atricapillus		2							2
Neomochtherus aquitanus		1							1
Neoitamus cyanurus		1							1
Dysmachus trigonus					1				1
Dysmachus picipes		1							1
Dysmachus cristatus			1						1
Asilus craboniformis		1							1
Total	201	146	63	44	34	4	3	1	496
Pourcentage	40,52	29,44	12,70	8,87	6,85	0,81	0,60	0,20	

Tableau 13 bis - Tableau récapitulatif des proies

ment d'Hyménoptères et de Diptères. *Andrenosoma atra* s'attaque surtout aux Diptères et aux Hyménoptères. *Machimus rusticus* montre une préférence marquée pour les Lépidoptères et les Coléoptères. Les proies d'*Andrenosoma bayardi* se répartissent dans quatre ordres d'Insectes mais avec une prédominance très nette pour les Hyménoptères (61%), en particulier pour les *Ichneumonidae*. *Stenopogon sabaudus* et *Dasypogon diadema* se nourrissent d'Insectes très divers (respectivement 7 et 4 ordres) mais sont connus surtout comme chasseurs d'Hyménoptères; le second, en particulier, s'attaque aux Abeilles, ce qui lui a valu une fâcheuse réputation de la part des apiculteurs (5 *Apis mellifica* ont été dénombrées au cours de mes captures personnelles pour *S. sabaudus* et 15 pour *D. diadema*). ROBINEAU DESVOIDY (1836) et POULTON (1906) signalaient déjà leurs dégâts. ADAMOVIC (1963 a et b) indique que certaines années, 70% des proies capturées par *D. diadema* sont représentées par des Abeilles domestiques. Ce type de prédation n'est pas spécial à *Dasypogon diadema* et *Stenopogon sabaudus*, *Echthistus rufinervis* Meig., *Machimus annulipes*, *Machimus fimbriatus*, *Dasypogon teutonus* s'ajoutent à la liste et sont incontestablement nuisibles. C'est cependant aux Etats-Unis que certains Asilides se montrent les plus sérieux ennemis des Abeilles. Plus de quarante espèces apivores ont été signalées; les plus redoutables semblent être *Saropogon dispar* C., *Diogmites symmachus* L. et *Promachus fichtii* O.S. (ce dernier ayant d'ailleurs reçu le nom vernaculaire de Nebraska bee-killer).

La question se pose de savoir dans quelle mesure il existe une certaine préférence dans le choix des proies. Certes, de nombreux facteurs interviennent dans cette sélection (taille, morphologie, puissance, adresse, acuité visuelle du prédateur, dimensions et comportement en vol des proies) mais la variété des niches écologiques occupées par les Asilides est sans doute déterminante. Les Asilides se nourrissent essentiellement des proies vivant dans le même milieu et dont les exigences écologiques sont plus ou moins identiques; divers exemples, parmi beaucoup d'autres, en témoignent.

Ainsi, dans le genre *Andrenosoma*, la nourriture principale est constituée d'Insectes dont les conditions de vie sont plus ou moins liées à la présence des troncs morts : *Ichneumonidae*, *Apidae*, petits Coléoptères xylophages et petits Insectes floricoles vivant dans l'environnement immédiat des troncs d'arbres.

La plupart des proies saisies par *Machimus pilipes* et *Antiphrisson trifarius* (Diptères *Sarcophagidae*, *Muscidae*, *Calliphoridae*, etc...) occupent la même synusie que leurs prédateurs : chemins et sentiers.

Dasypogon diadema, *Stenopogon sabaudus*, *Machimus rusticus*, qui évoluent au-dessus des champs et des prairies incultes, capturent des Insectes floricoles localisés dans la strate herbacée.

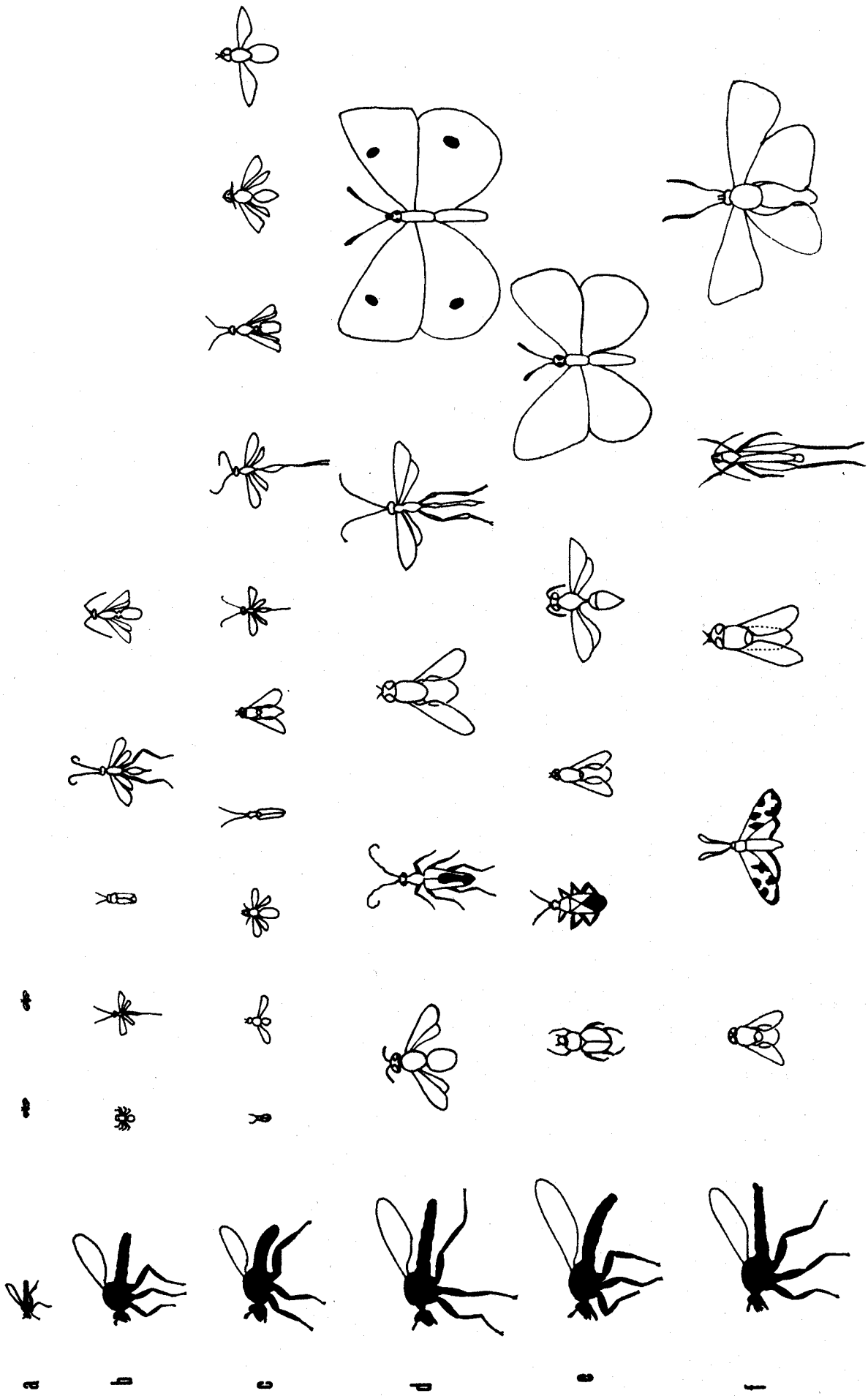


Figure 30 - Quelques Asilides avec leurs proies caractéristiques

a : *Holopogon venustus*; b : *Heteropogon timondavidi*; c : *Andrenosoma bayardi*; d : *Dasypogon diadema*; e : *Stenopogon sabaudus*; f : *Machimus pilipes* (proportions réelles).

Pour *Lasiopogon cinereus* Col. (LAVIGNE et HOLLAND, 1969) dont l'habitat est constitué par les pierres émergées des torrents, le pourcentage des proies se répartit comme suit : 5,4% de Trichoptères, 65,3% d'Ephémères et 29,3% de Diptères (*Chironomidae, Empididae, Tipulidae*).

Deux questions se posent encore concernant le comportement prédateur des Asilides :

1/ les femelles se nourrissent-elles plus que les mâles et sont-elles plus agressives que ces derniers, comme cela se constate chez certains Insectes prédateurs et hématophages ?

2/ Est-il possible d'établir une estimation du nombre de proies capturées par ces Diptères et évaluer ainsi leur importance écologique ?

Il est difficile de répondre à la première question en raison de la rareté des observations. Personnellement, je n'ai pas constaté chez *A. bayardi* de différences significatives dans le nombre de proies capturées par le mâle ou la femelle*. LEHR (1958 a) signale que sur 40 espèces étudiées et sur 1000 proies récoltées, le rapport des captures, effectuées par les femelles et par les mâles, est voisin de 3/2, ce qui indique une prédation légèrement supérieure pour les femelles.

On rencontre cependant au sein même de familles de Diptères véritablement hématophages comme les *Culicidae*, en particulier dans les genres *Culex* et *Aedes* (FAUCHEUX, 1973), des femelles qui peuvent pondre sans aucune prise de nourriture préalable (autogénèse).

Chez les Asilides où le mâle et la femelle sont tous deux prédateurs, il semble que des observations plus nombreuses soient nécessaires pour compléter l'étude de ce comportement.

En ce qui concerne les proies capturées journellement par un Asilide, il semble que leur nombre soit très variable d'une espèce à l'autre. J'ai obtenu 8 proies en moyenne pour *Andrenosoma bayardi*, LEHR (1964) signale 4 à 18 proies pour certaines espèces d'Asie centrale alors que les indications de DENNIS et LAVIGNE (1975), pour des espèces américaines, varient entre 5 et 35 Insectes. J'essaierai, dans le chapitre III, d'apporter quelques indications complémentaires relatives à ce sujet.

---

* Il en est de même chez les dix espèces étudiées par DENNIS et LAVIGNE (1975).

3 - CAPTURE ET IMMOBILISATION DES PROIES

J'ai souligné, dans les paragraphes précédents, certains aspects particuliers des premières séquences du comportement prédateur des Asilides et montré qu'elles aboutissent à une autre phase essentielle qui est la saisie de la proie, suivie plus ou moins rapidement de son immobilisation.

Cette immobilisation sera rendue possible par la mise en oeuvre successive de dispositifs mécaniques et de substances chimiques.

- Immobilisation mécanique :

Les pattes du prédateur jouent un rôle très important dans la capture et la préhension de la proie; cet aspect du comportement a été décrit en détail dans les publications de LAVIGNE et ses collaborateurs.

A l'action immobilisatrice des pattes s'ajoute presque immédiatement l'intervention des pièces buccales. Leur morphologie et leur fonctionnement ont fait l'objet de travaux anciens, en particulier ceux de HANSEN (1883), MELIN (1923) et WHITFIELD (1925), mais aucune étude récente n'a été réalisée. Je rappellerai très brièvement leur structure générale en illustrant, par la technique de microscopie électronique à balayage, leur rôle dans la perforation, l'immobilisation et l'absorption de la proie.

L'ensemble des pièces buccales des Asilides forme une trompe épaisse, de longueur variable selon les espèces, constituée par le labium qui renferme dans une gouttière dorsale deux pièces paires, les maxilles et une impaire, l'hypopharynx (Pl. VII, 1). L'ensemble labre-épipharynx apparaît comme une structure triangulaire fixée à la base de l'épistome et reposant sur le labium. Les mandibules sont absentes; FAUCHEUX (1974) remarque, à propos des mandibules de Diptères, que ces pièces vulnérantes n'existent que chez les espèces dont seules les femelles sont hématophages. Examinons plus précisément l'hypopharynx et les maxilles :

L'hypopharynx est un stylet impair, robuste, dont l'apex est perforant (Pl. VIII, 1, 2). En forme de gouttière étroite, plus ou moins refermée à sa partie supérieure sauf aux deux extrémités, ses parois constituent le canal alimentaire; sa paroi basale carénée est percée du canal salivaire. La portion terminale est recouverte dorsalement de plusieurs rangées de poils cuticulaires de tailles différentes, recourbés vers l'arrière (Pl. VIII, 3). L'hypopharynx représente l'appareil vulnérant de la trompe des Asilides et plusieurs fonctions peuvent lui être attribuées :
- perforer les téguments; en effet, seul l'hypopharynx fait saillie hors du labium et pénètre dans les tissus de la proie.

- constituer, grâce aux nombreux poils situés à son extrémité, un dispositif d'ancrage dans l'hôte pendant la prise de nourriture; ce dispositif est certainement très efficace puisqu'il permet parfois le maintien de la proie et son immobilisation à l'extrémité de la trompe, sans l'aide des pattes (Pl. VI, 2, 4, p.101). Ces poils denses et très serrés constituent également un appareil filtrant très perfectionné (Pl. VII, 2); ils sont moins développés chez certaines espèces, en particulier chez *Leptogaster cylindrica* (Pl. VIII, 2). Des poils filtrants de structure analogue et dont la fonction s'apparente à celle de l'hypopharynx des Asilides ornent les maxilles des Hémiptères aquatiques carnassiers (FAUCHEUX, 1975 a).

Les maxilles ont la forme d'une lame allongée, faiblement incurvée ventralement et toujours plus courte que l'hypopharynx; elles présentent vraisemblablement des variations intergénériques et interspécifiques comme j'ai pu le noter au cours de ces premières observations. L'apex surtout est très variable, pointu et acéré, arrondi ou tronqué (Pl. VII, 3, 4, 5; Pl. VIII, 4, 5); il porte, chez toutes les espèces, une série de soies et d'épines fixées sur les faces dorsales et les bords internes. Une dent proéminente existe quelquefois sur la bordure interne (Pl. VII, 3). De semblables ornementations sont fréquentes sur les mâchoires de nombreux Insectes, Diptères et Hémiptères (FAUCHEUX, 1975 a et b).

Le rôle des maxilles n'est pas clairement établi. Il est logique de penser, étant donné leur étroite association avec l'hypopharynx dont elles épousent la forme, que les maxilles assurent en s'appliquant sur la gouttière dorsale de l'hypopharynx, une meilleure étanchéité du canal alimentaire; les diverses ornementations qui les garnissent permettent une coaptation plus étroite entre elles et l'hypopharynx.

Ce bref aperçu sur les pièces buccales des Asilides montre le rôle prépondérant joué par l'hypopharynx au moment de la prise de nourriture et durant tout le repas.

Si les Asilides disposent de moyens mécaniques puissants et perfectionnés pour appréhender et maintenir leur proie, ces moyens sont malgré tout nettement insuffisants pour l'immobiliser de façon définitive. On constate en effet qu'à cette

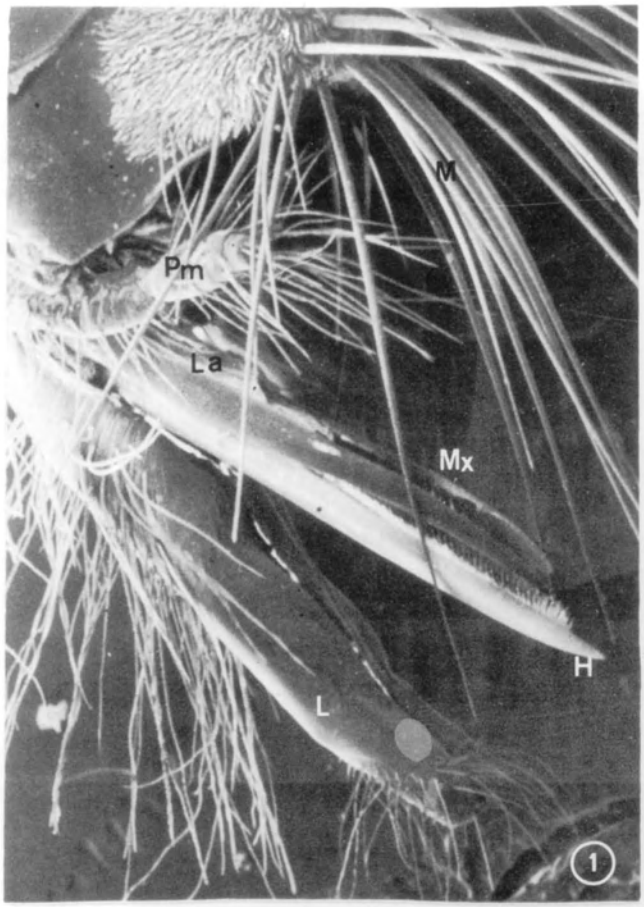
---

Planche VII - *Machimus rusticus* →

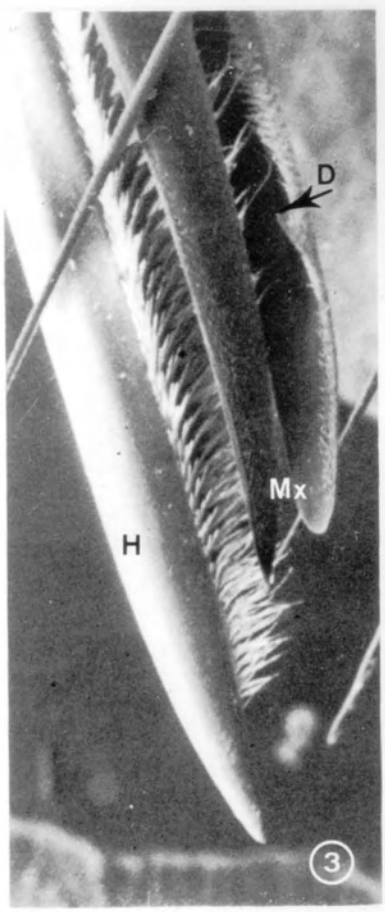
1 : vue d'ensemble des pièces buccales; H : hypopharynx, L : labium, La : labre, M : moustache, Mx : maxille, PMx : palpe maxillaire; 2 : hypopharynx, détails des poils cuticulaires; 3 : extrémités de l'hypopharynx et des maxilles, D : dent; 4 : maxille, vue externe; 5 : maxille, vue interne.

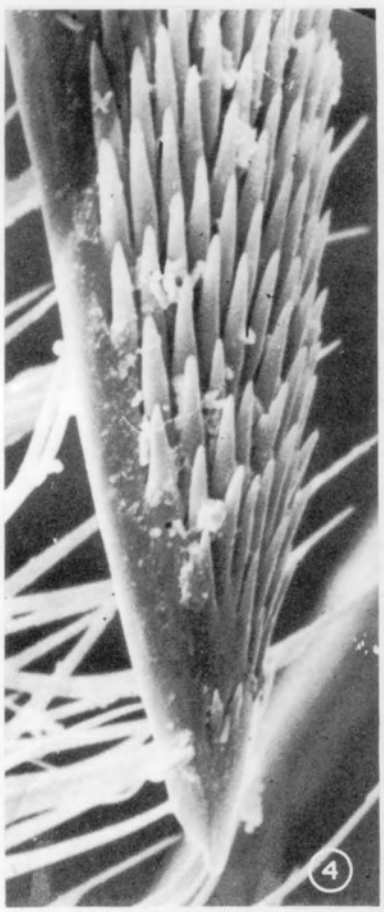
Planche VIII → Page 113

1 : *Machimus rusticus*, extrémité agrandie de l'hypopharynx; 2 : *Leptogaster cylindrica*, idem; 3 : *Machimus rusticus*, hypopharynx : vue d'ensemble des poils cuticulaires; 4 et 5 : *Andrenosoma bayardi*, maxille : partie antérieure et extrémité agrandie.

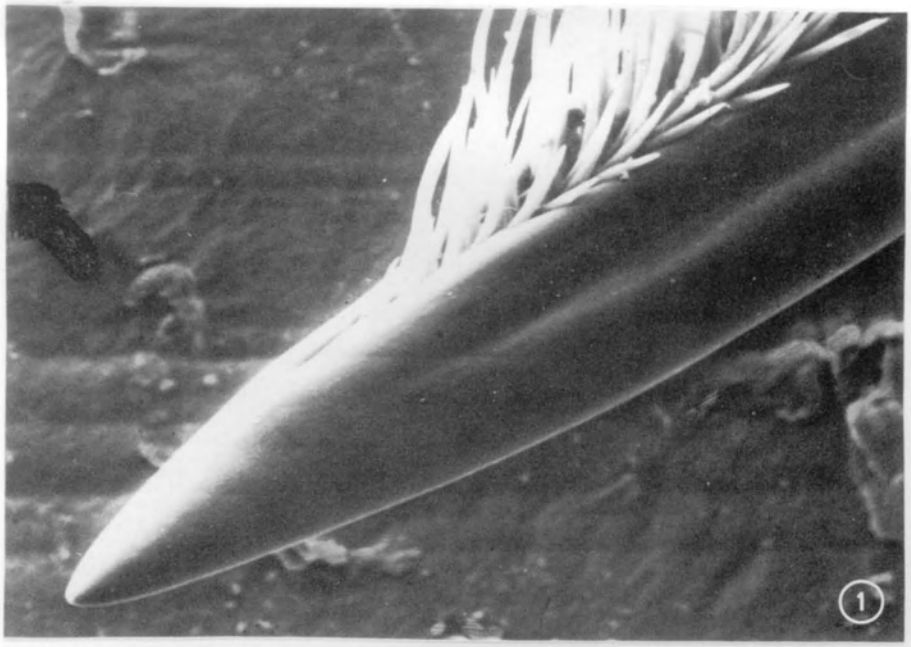

M
Pm
La
Mx
H
L
1

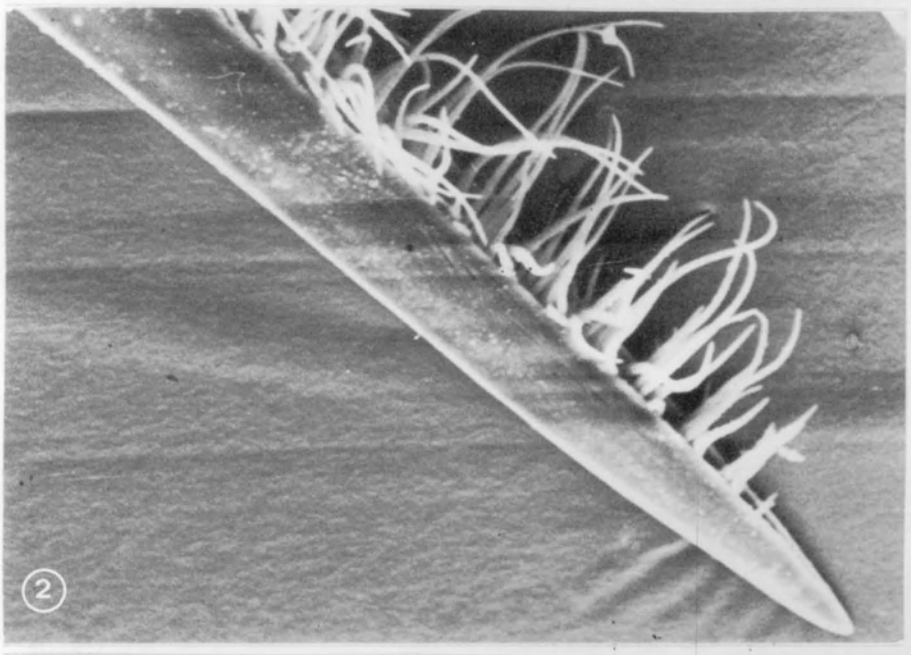

H
2

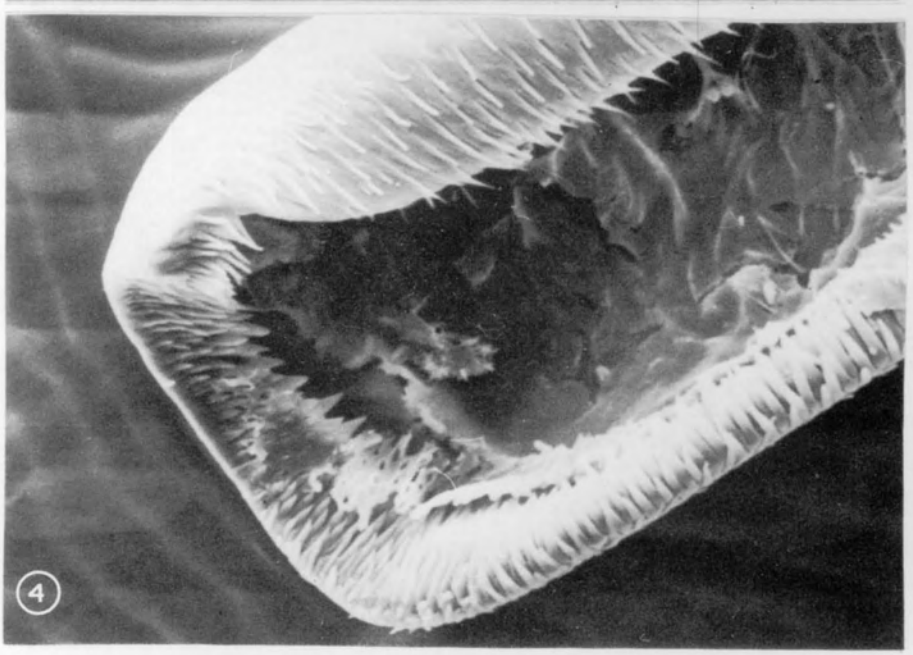

D
Mx
H
3

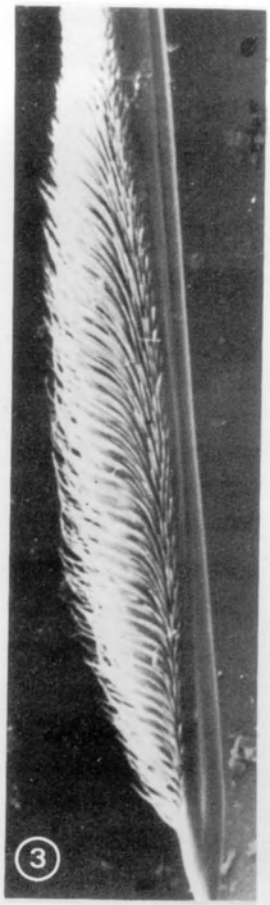

4

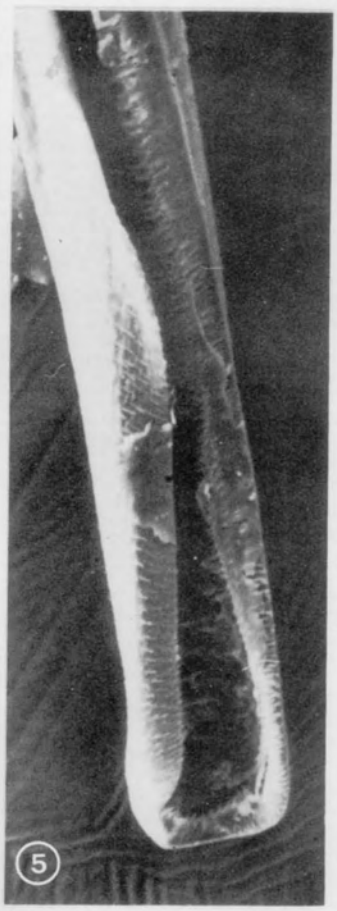

5











immobilisation mécanique va succéder très rapidement une immobilisation chimique très efficace. En effet, tous les chercheurs ont observé, lors de la capture d'une proie par un Asilide, qu'il y a paralysie et mort presque immédiate de celle-ci, et nous avons vu que même les espèces venimeuses (*Apidae, Vespidae*) ne sont pas épargnées. L'action d'un produit venimeux sécrété par ces Diptères a donc été soupçonnée pendant longtemps mais ce n'est qu'en 1964, avec les travaux de KAHAN, que cette hypothèse a pu être vérifiée après injection de broyats de glandes salivaires d'Asilides à des Insectes et des Vertébrés.

- Immobilisation chimique : rôle des glandes salivaires.

Je désignerai sous le terme très imprécis de glandes salivaires les glandes associées à l'appareil buccal. Elles sont composées de deux types glandulaires aussi dissemblables par leur anatomie et leur histologie que par leur localisation et leur rôle.

Dans ce paragraphe, j'envisagerai successivement l'anatomie, l'histologie et l'ultrastructure de ces glandes ainsi que leur rôle et leur action.

Les Asilides étudiés comprennent 14 espèces réparties en 12 genres appartenant à 3 sous-familles :

1° sous-famille des *Laphriinae*

Pogonosoma maroccanum, Choerades fuliginosa, Andrenosoma atra, A. bayardi

2° sous-famille des *Dasypogoninae*

Stenopogon sabaudus, Dasypogon diadema, Dioctria rufipes, Heteropogon timondavidi

3° sous-famille des *Asilinae*

Antipalus varipes, Eutolmus kiesenwetteri, Machimus pilipes, M. rusticus, Pamponerus germanicus, Philonicus albiceps

Historique

DUFOUR (1850 b) mit le premier en évidence des glandes situées dans le prothorax chez *Dasypogon teutonus, Asilus craboniformis, Laphria flava* L. et les appela glandes thoraciques. CHOLODKOVSKY (1900) découvrit chez une *Laphria* non déterminée une deuxième formation glandulaire située dans le labium (glandes labiales). WHITFIELD (1925) découvrit également ces dernières chez *Machimus atricapillus* , *Asilus craboniformis* et décrivit en détail le fonctionnement des pièces buccales et de la pompe salivaire et pharyngienne. Enfin, les recherches d'OWSLEY (1946) ont permis d'élargir nos connaissances sur l'anatomie et l'histologie de l'appareil digestif de quatre *Asi-*

linae américains : *Erax rufibarbis* M., *Asilus notatus* W., *Promachus bastardi* M., *Proctacanthus milbertii* M.

A - Les glandes thoraciques

a) Anatomie, histologie, ultrastructure :

Anatomie

Ces glandes, situées dans le prothorax, se présentent sous la forme de deux masses blanchâtres allongées (Pl. IX, 1). Maintenues par la musculature thoracique et étroitement liées aux caecums gastriques par de nombreux filaments trachéens, elles se prolongent antérieurement par un fin canal s'ouvrant dans le salivarium à la base de l'hypopharynx. Ce salivarium, qui agit comme une pompe, projette le liquide salivaire à l'extrémité de l'hypopharynx et à l'extérieur de la trompe, à travers le canal situé dans la région basale carénée de l'hypopharynx.

L'observation des différentes planches (Fig. 31, 32, 33) montre l'uniformité de cet organe qui se rapporte, chez la plupart des espèces, au schéma type décrit par DUFOUR (1850) et OWSLEY (1946). Des différences existent cependant mais elles sont minimes et n'affectent le plus souvent que la partie terminale de la glande; cette région est simple chez *D. rufipes* (Fig. 32, 2), *A. bayardi* (Fig. 31, 1), *P. maroccanum* (Fig. 31, 3), élargie chez *C. fuliginosa* (Fig. 31, 2), elle s'allonge et s'enroule chez *S. sabaudus* (Fig. 32, 4) et *D. diadema* (Fig. 32, 1).

Le stade de la sécrétion peut modifier dans une certaine mesure le volume et la forme de la glande mais elle conserve toujours, au sein d'une même espèce, une structure et un aspect analogues.

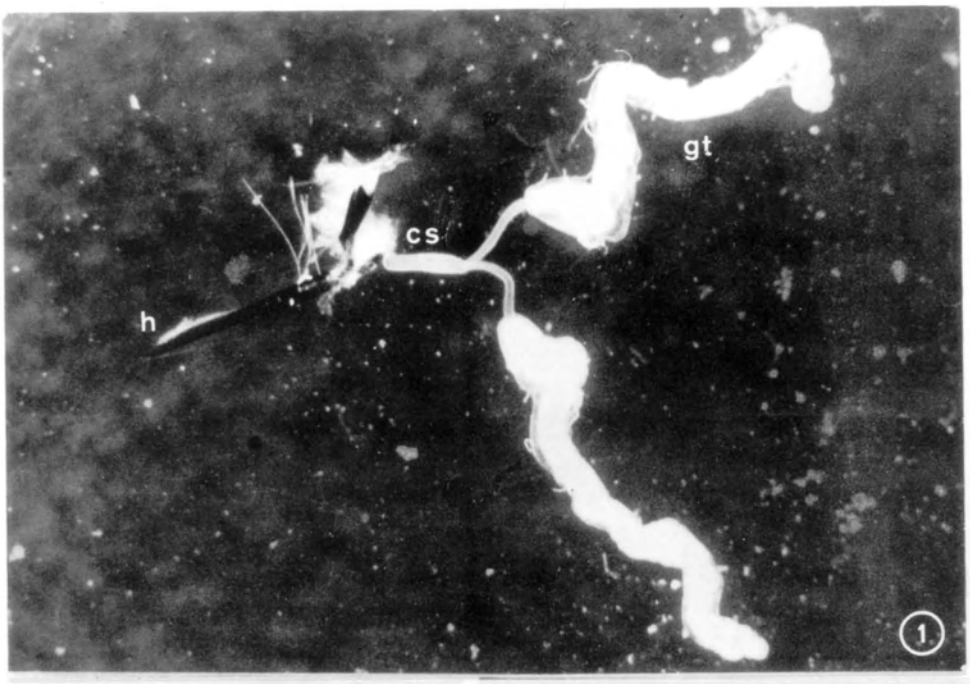
Histologie

Les glandes thoraciques sont formées par un épithélium glandulaire unistratifié présentant des cellules plus ou moins allongées à noyau central et à cytoplasme basophile (Pl. IX, 2, 3). Ces cellules sont de hauteur variable selon le stade du cy-

---

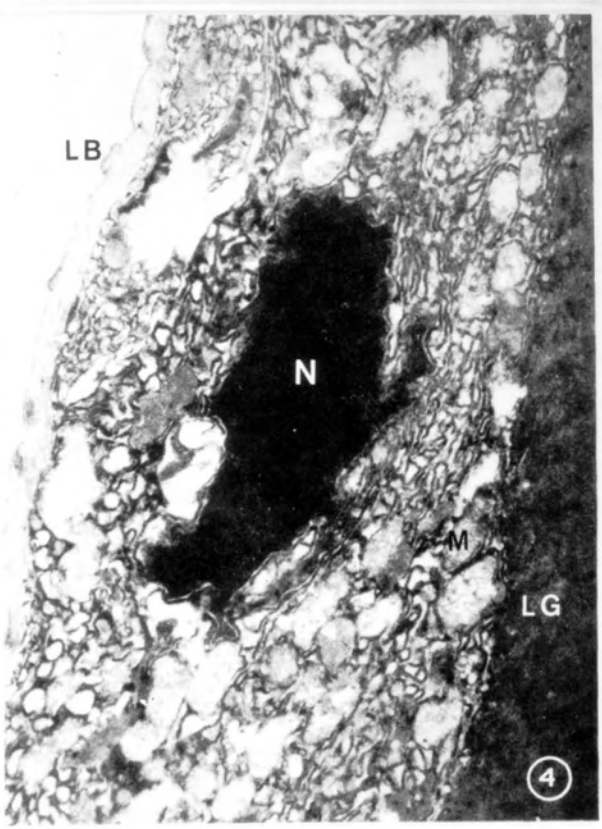
Planche IX →

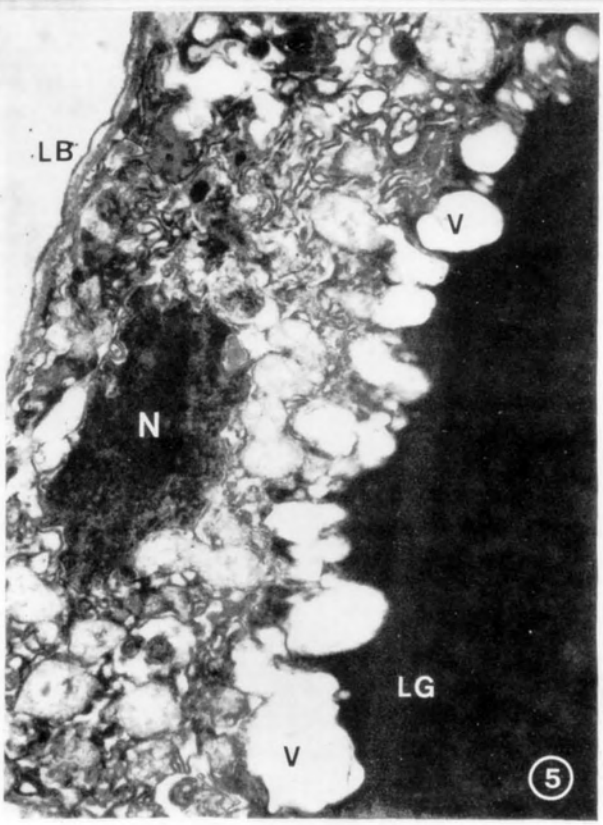
1 : *Machimus pilipes* : glandes thoraciques (g.t.) après extraction, les canaux salivaires (c.s.) et l'hypopharynx (h) sont encore en place; 2-5 : *Andrenosoma bayardi* : glandes thoraciques, 2 : coupe transversale de la glande, 3 : détail de l'épithélium glandulaire, 4 : cellule à noyau sombre (x 9000), 5 : cellule à noyau sombre où l'on distingue un stade d'extrusion du matériel de sécrétion vers la lumière glandulaire lors du cycle sécrétoire (x 9000). L.B. : lame basale, L.G. : lumière glandulaire occupée par le venin, M : mitochondrie, N : noyau, V : vacuole de sécrétion.


gt
cs
h
1


2


3


LB
N
M
LG
4


LB
V
N
LG
V
5

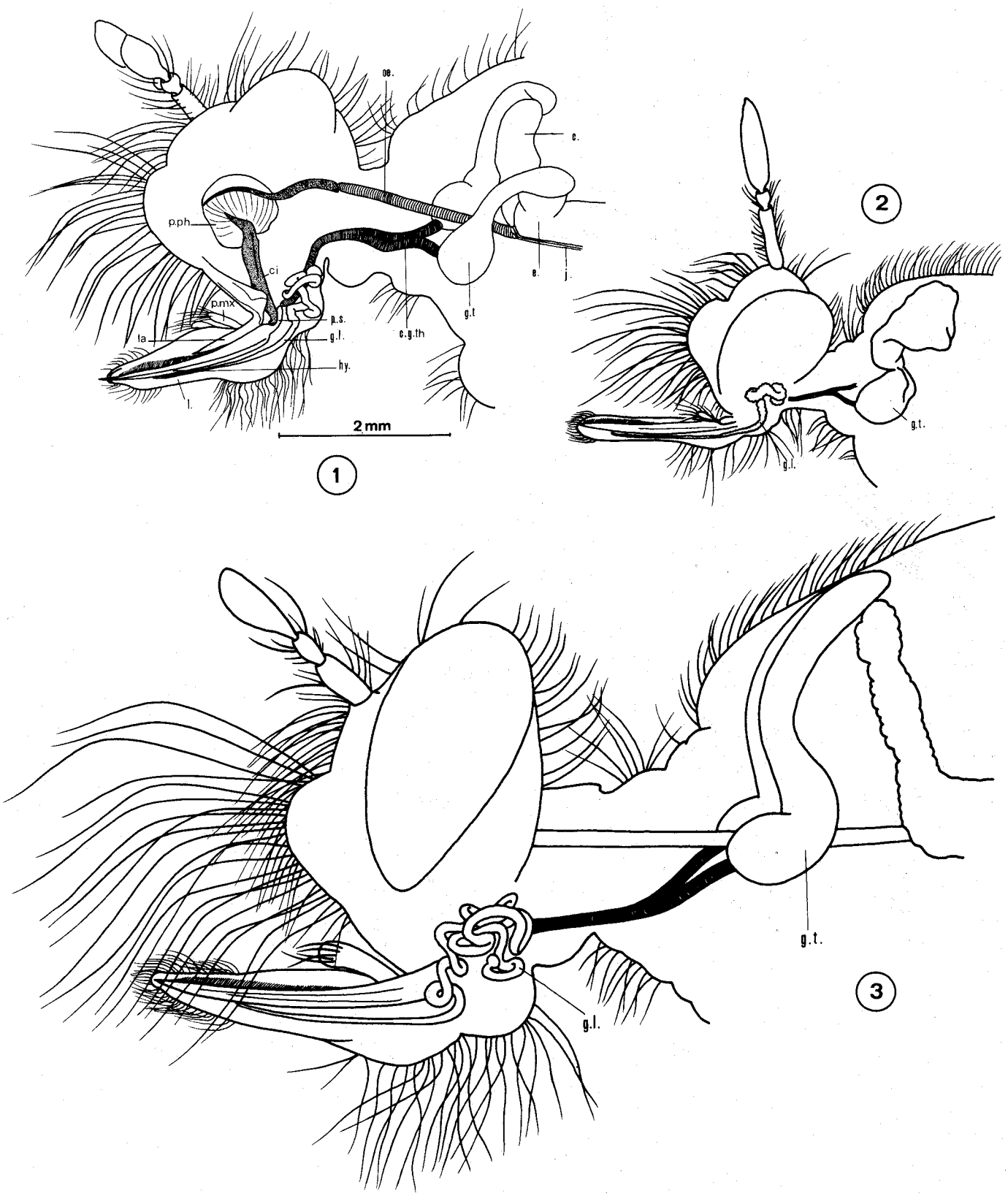


Fig. 31 - Sous-famille des *Laphriinae* : Coupes parasagittales de la tête et du prothorax montrant les glandes salivaires *in situ*

1 : *Andrenosoma bayardi* (c : caecum, c.g.th : canal des glandes thoraciques, ci : cibarium, e : estomac, g.l. : glande labiale, g.t. : glande thoracique, j : jabot, h : hypopharynx, l : labium, la : labre, oe : oesophage, p.mx : palpe maxillaire, p.ph : pompe pharyngienne, p.s. : pompe salivaire); 2 : *Choerades fuliginosa*; 3 : *Pogonosoma maroccanum*.

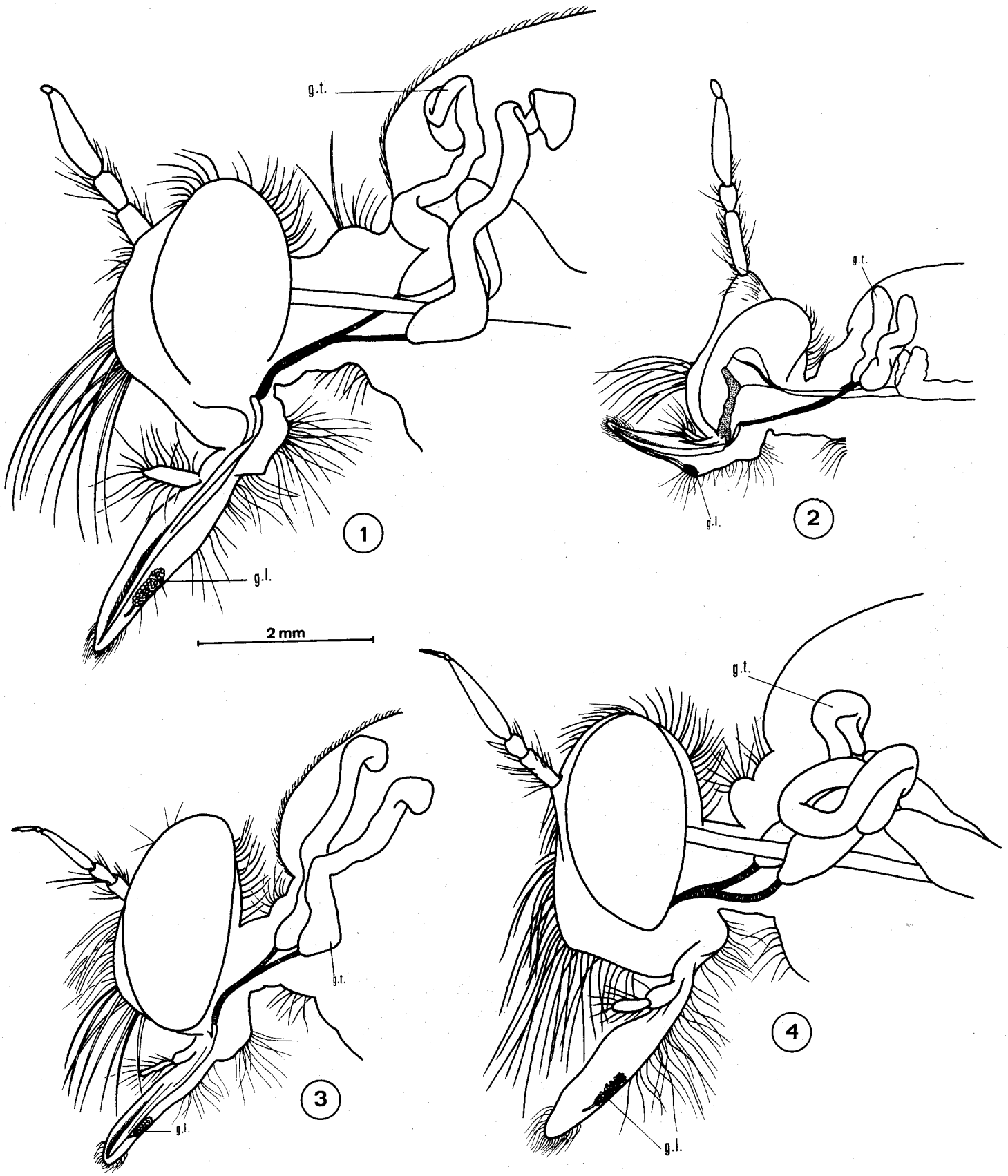


Fig. 32 - Sous-famille des *Dasypogoninae* : Coupes parasagittales de la tête et du thorax montrant les glandes salivaires *in situ*
1 : *Dasypogon diadema*; 2 : *Dioctria rufipes*; 3 : *Heteropogon timondavidi*; 4 : *Stenopogon sabaudus*.

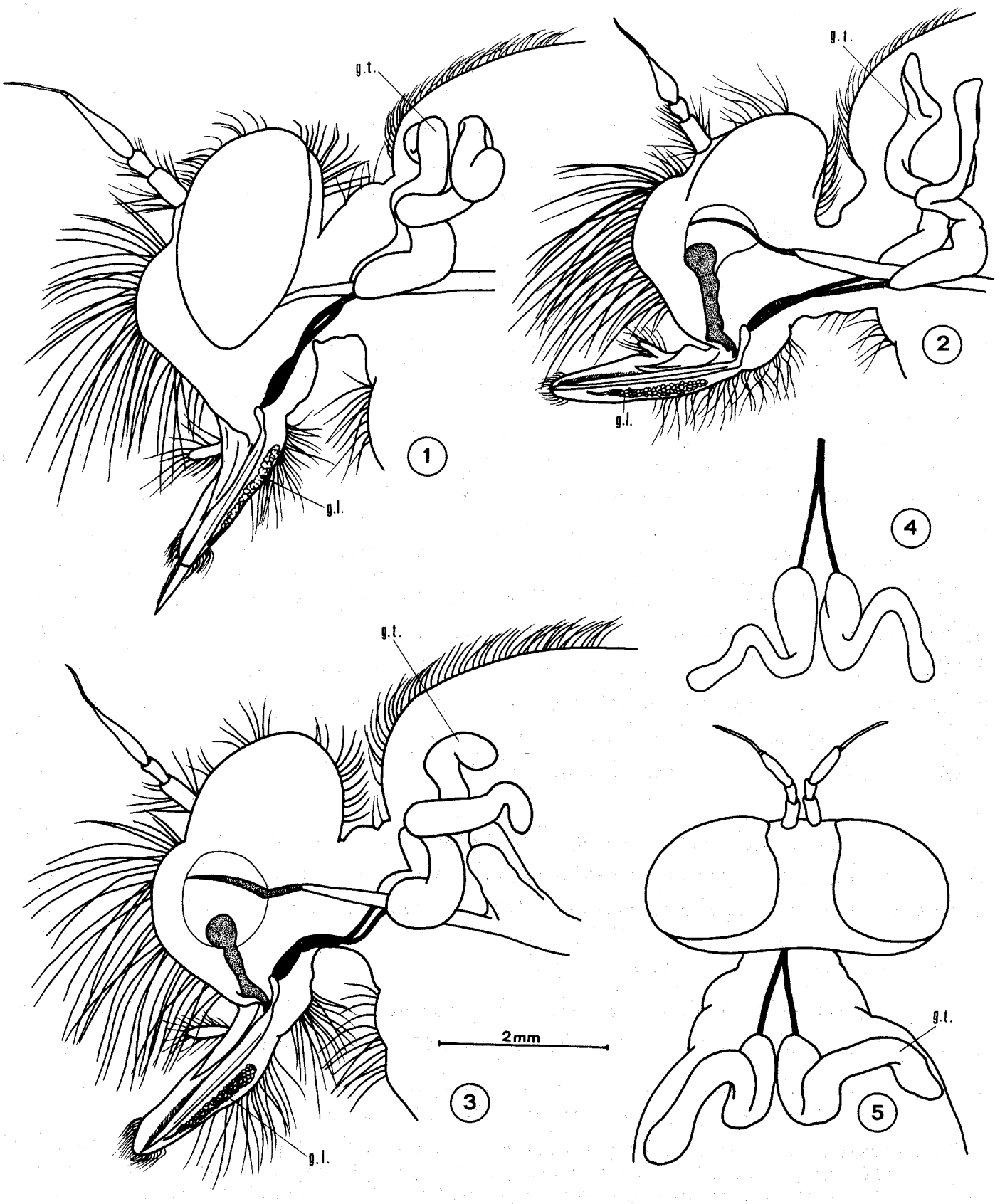


Fig. 33 - Sous-famille des *Asilinae* : Glandes salivaires.

1 : *Antipalus varipes*; 2 : *Pamponerus germanicus*; 3 : *Eutolmus kiesenwetteri*,(vue latérale); 4 : *Machimus rusticus*; 5 : *Machimus pilipes* (vue dorsale).

cle sécrétoire. Certaines sont peu épaisses et aplaties contre la lame basale, d'autres au contraire sont très allongées et présentent de larges vacuoles à l'apex cellulaire; ces vacuoles peuvent affecter une ou plusieurs cellules et font saillie dans la lumière. La sécrétion qu'elles renferment est de teinte claire et uniforme, sans aucune granulation apparente.

Trois stades principaux semblent se dégager de ces observations :
- un épithélium au repos,
- la formation d'une vésicule aux dépens d'un ou plusieurs éléments cellulaires,
- des cellules en fin de développement avec des vacuoles faisant saillie dans la lumière.

Les canaux pairs et impairs sont tapissés par un épithélium unicellulaire très mince dont la section apparaît constituée de 5 à 6 cellules seulement.

Ultrastructure : cette étude a été réalisée sur *Andrenosoma bayardi**.

On distingue apparemment au niveau de l'épithélium deux types cellulaires qui diffèrent surtout par la structure de certains de leurs organites et que nous appellerons cellules à noyaux sombres et cellules à noyaux clairs . Après l'examen de plusieurs coupes faites à différents endroits dans ces glandes, il n'apparaît pas de zones distinctes présentant tel ou tel type cellulaire; il en est de même au niveau d'une section et il semblerait que les deux types soient disposés suivant le hasard.

L'épithélium repose sur une lame basale d'environ 0,4 µ d'épaisseur qui apparaît, à fort grossissement, constituée par l'empilement de quelques saccules aplatis de différentes longueurs, entourés d'une substance finement granuleuse (Pl. X, 1).

1/ Les cellules à noyaux foncés.

Elles sont légèrement aplaties et mesurent 15 µ de hauteur sur 15 à 25 µ de largeur. Leurs faces latérales ne sont pas régulières et lorsque deux cellules de ty-

---

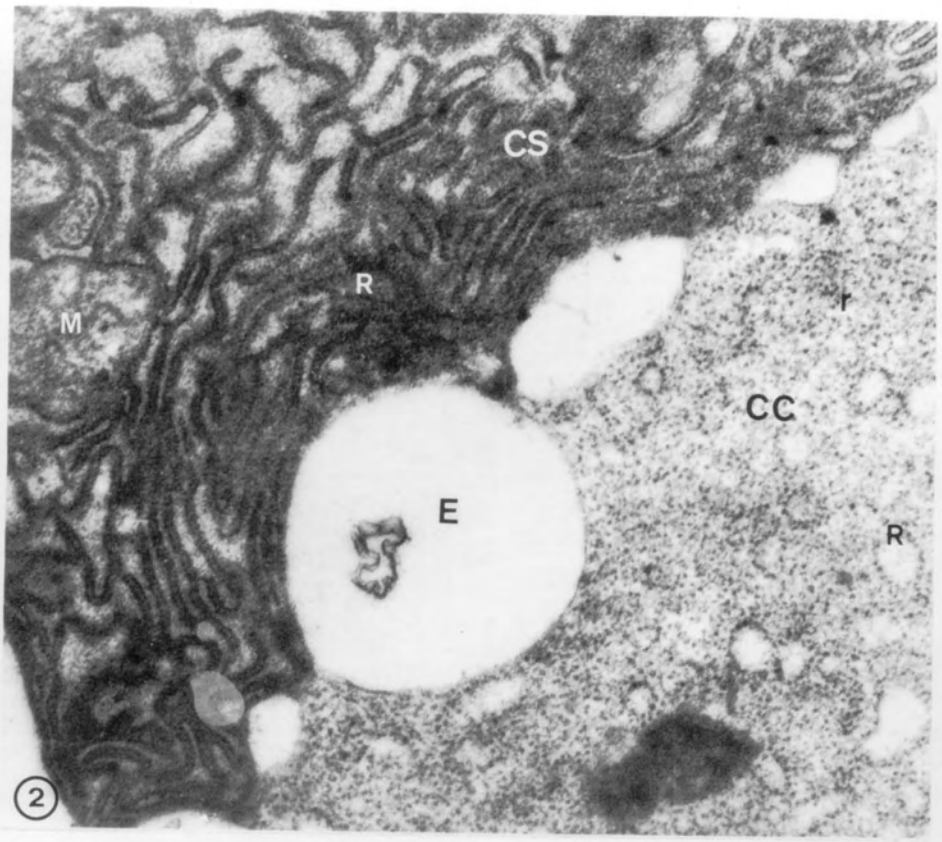
Planche X - *Andrenosoma bayardi* : glandes thoraciques →

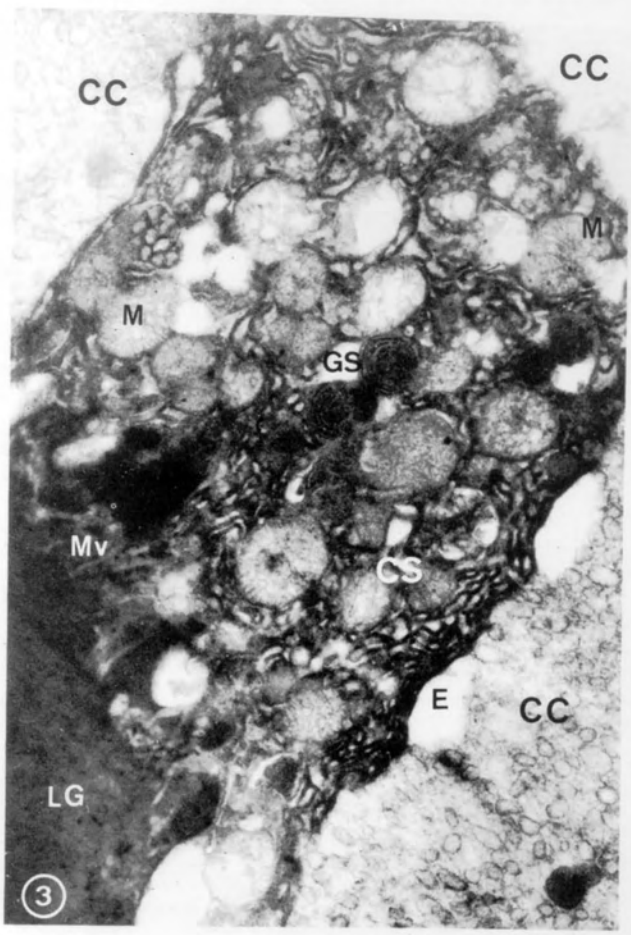
1 : lame basale de l'épithélium glandulaire (x 17000); 2 : les deux types cellulaires de l'épithélium glandulaire caractérisés par l'aspect du réticulum endoplasmique granuleux (x 31000); 3 : cellule à noyau sombre entourée par trois portions de cellules à noyau clair (x 11000); 4 : noyau d'une cellule à noyau clair (x 8000).
CC : cellule à noyau clair, CS : cellule à noyau sombre, E : espace intercellulaire élargi, GS : grain de sécrétion, LB : lame basale, LG : lumière glandulaire occupée par du venin, M : mitochondrie, Mv : microvillosités de la membrane plasmique, N : noyau, R : réticulum endoplasmique granuleux, r : ribosomes libres.

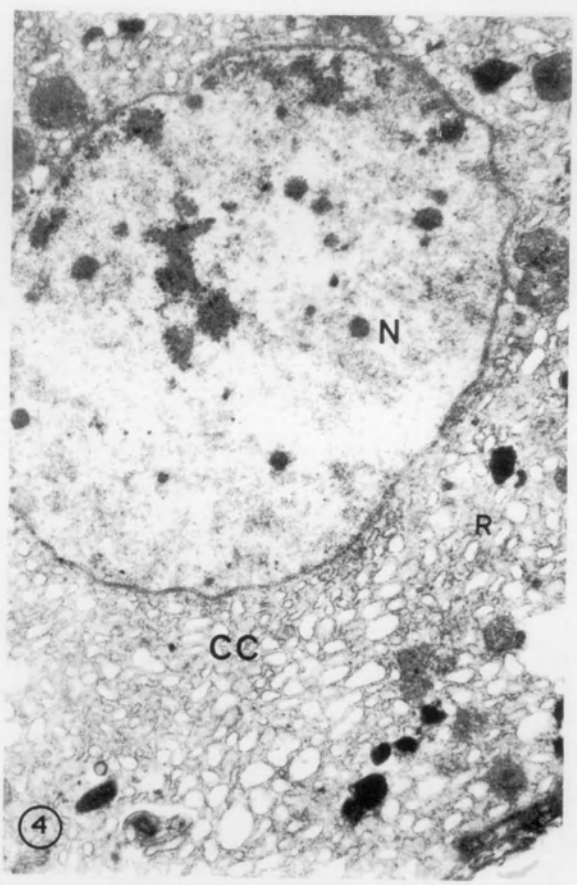
---

* cf. DONADEY et MUSSO, 1977.


LB
CS
1


CS
R
M
r
CC
E
R
2


CC
CC
M
M
GS
Mv
CS
E
CC
LG
3


N
R
CC
4

pes différents sont contigües, l'espace intercellulaire présente des élargissements plus ou moins volumineux en forme de chapelet (Pl. X, 2). Ces lacunes, de 0,4 µ à 3,8 µ de plus grand diamètre, paraissent vides ou occupées par des débris membranaires ou de fines granulations. Au niveau des pincements entre les membranes plasmiques, situés de part et d'autre des élargissements décrits, il n'apparaît pas de dispositif membranaire caractéristique de même que l'on n'a pas mis en évidence de dispositif d'obturation à l'apex des cellules. Vers la lumière glandulaire occupée par le venin, qui présente un aspect homogène et sombre, la membrane plasmique développe des microvillosités de 0,45 µ à 0,60 µ de hauteur, non décelables dans certaines cellules et très irrégulièrement disposées. On ne distingue pas, semble-t-il, à l'intérieur, de microfilaments axiaux. La lumière glandulaire est importante sur toute la longueur de la glande et mesure 450 µ de diamètre en son milieu. Le noyau, caractéristique de ce type cellulaire, est légèrement aplati (5 à 6 µ de plus grand diamètre), très osmiophile et présente un aspect homogène à l'intérieur duquel ne se décèlent sur les images obtenues, ni nucléole, ni chromatine; seule l'enveloppe nucléaire apparaît distinctement (Pl. IX, 4, 5). L'appareil de Golgi est rare et se caractérise par quelques petites vésicules groupées sans disposition particulière. Le réticulum endoplasmique granuleux est très développé et forme des lamelles assez longues bordées de ribosomes. Il s'observe aussi bien à proximité des membranes plasmiques latérales que vers l'apex cellulaire en contact avec la zone des microvilli, disposition qui se trouve également dans les cellules des glandes à venin de *Vipera palaestinae* (BEN-SHAUL et al., 1971). Les mitochondries abondantes et dispersées sont caractéristiques de ce type cellulaire. Elles sont assez volumineuses, avec une matrice plus ou moins claire aux électrons. Il existe des rapports étroits entre le réticulum endoplasmique granuleux et ces mitochondries et très souvent une lamelle de réticulum entoure une mitochondrie. La plupart des cellules renferment des inclusions semblables aux grains de sécrétion contenus dans les cellules de la glande à venin des Scorpions (KEEGAN et LOCKWOOD, 1971; MAZURKIEWICZ et BERTKE, 1972) ainsi que des petites plaques osmiophiles (Pl. X, 3).

Le mode d'extrusion des produits de sécrétion dans la lumière glandulaire, lors du cycle sécrétoire, se rapproche du type apocrine. En effet, on observe à la surface apicale de la cellule un alignement de vacuoles claires de différentes grandeurs, apparemment vides, entre lesquelles subsistent quelques microvilli (Pl. IX, 5).

2/ Les cellules à noyaux clairs.

Elles mesurent 40 µ environ de hauteur sur 15 à 20 µ de largeur. Comme pour les cellules à noyaux sombres, il n'apparaît pas de dispositif d'obturation à l'apex des cellules. Vers la lumière glandulaire, la membrane plasmique développe des microvilli qui sont un peu plus hauts que ceux décrits précédemment (de 0,9 à 1,3 µ) avec

la même structure et la même disposition (Pl. XI, 1). Au milieu du cytoplasme, le noyau sphérique est caractéristique de ce type cellulaire. Il est de plus grande taille, 9 à 10 µ de diamètre et présente un nucléole central et des amas de chromatine épars (Pl. X, 4). L'appareil de Golgi est peu répandu. Le réticulum endoplasmique granuleux est bien développé et caractéristique, se présentant sous la forme de petites vacuoles bordées de ribosomes; on note en outre un grand nombre de ribosomes libres. Les mitochondries qui caractérisent ce type cellulaire sont nombreuses avec une matrice plus ou moins dense et des crêtes minces. On distingue dans le cytoplasme ce qui semble être des grains de sécrétion identiques à ceux observés dans les cellules à noyaux sombres ainsi que des petites flaques osmiophiles.

Le mode de sécrétion est semblable à celui décrit précédemment bien qu'on observe, outre les vacuoles apparemment vides à l'apex de la cellule, de larges zones cytoplasmiques dépourvues d'organites et de microvilli, faisant saillies dans la lumière (Pl. XI, 1, 2).

Il ne semble pas qu'il y ait dans la glande thoracique une zone germinative ni, au sein de l'épithélium, de cellules de remplacement et il est impossible de préciser comment s'effectue le renouvellement cellulaire si ce dernier existe car les Asilides ont en général une brève longévité (deux mois environ pour *Andrenosoma bayardi* dans les conditions les plus favorables, cf. Chap. III).

b) Etude expérimentale sur le rôle des glandes thoraciques :

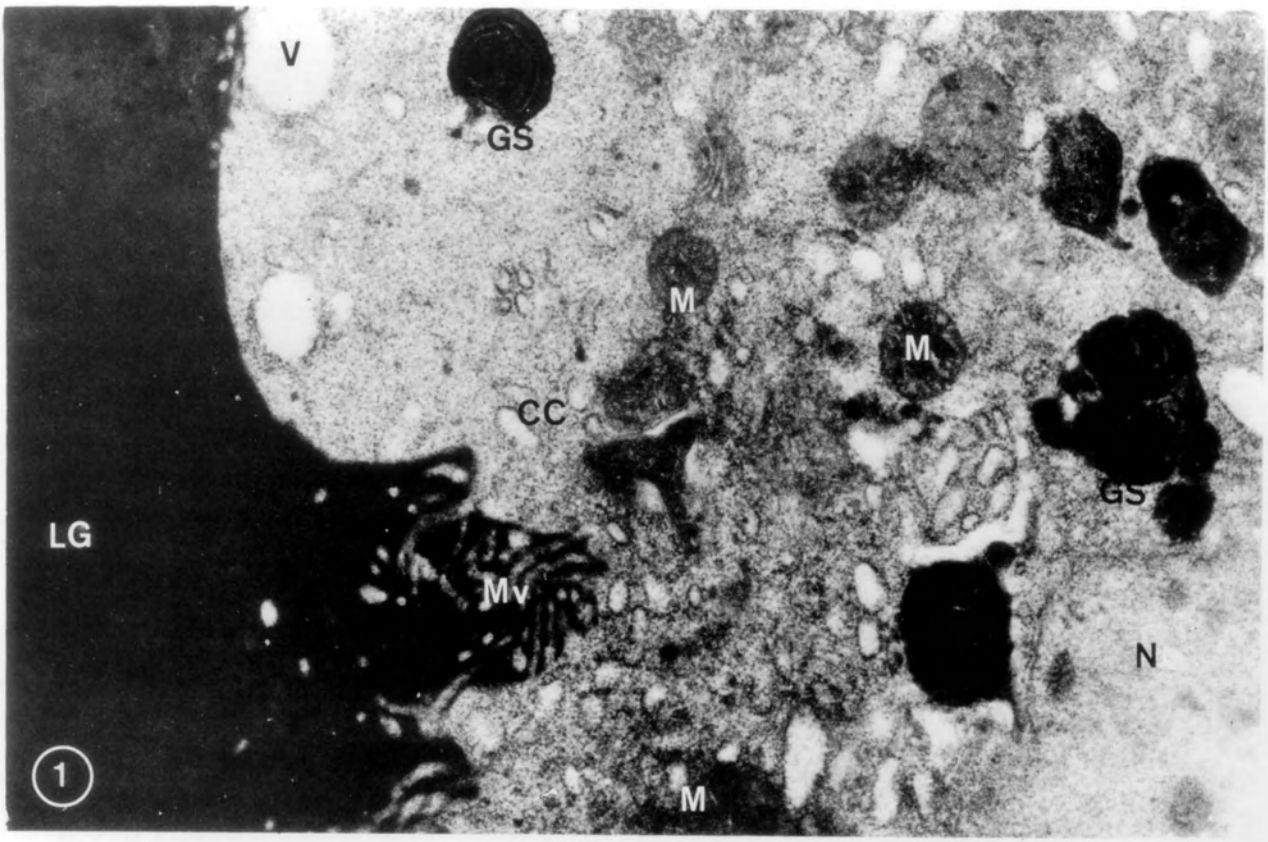
Les seuls travaux concernant le venin des Asilides ont été effectués par KAHAN (1964). L'essentiel des résultats obtenus par cet auteur peut être résumé ainsi :
- des broyats de glandes à venin (ou thoraciques) de divers Asilides du Proche Orient, placés dans un peu d'eau contenant des Paramécies, entraînent l'éclatement du Cilié en quelques minutes;
- l'injection d'une suspension de glandes à des Criquets provoque la mort de l'animal dans des délais variables selon la concentration du produit salivaire;
- l'injection est aussi efficace pour les Vertébrés puisque deux à quatre glandes de *Machimus rusticus* suffisent pour tuer une Souris en un ou deux jours.

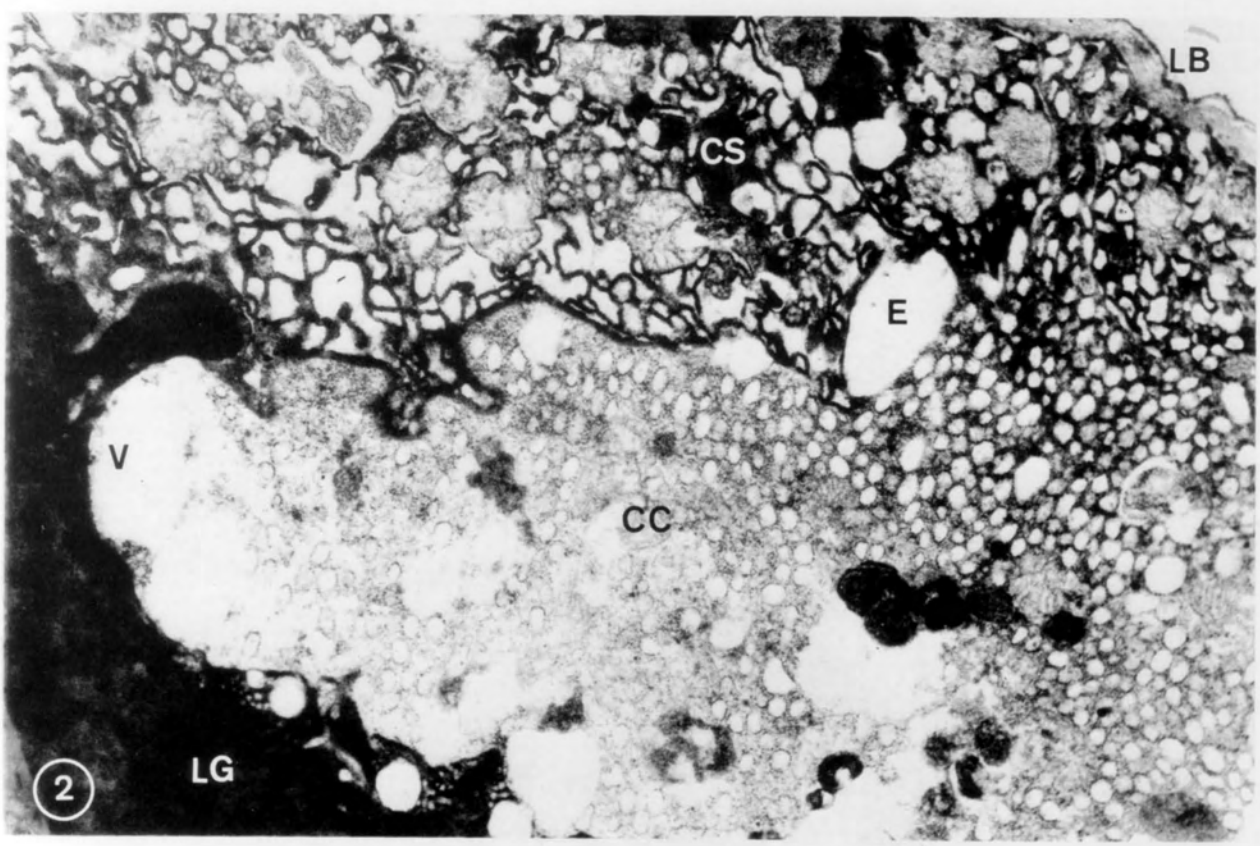
Pour étudier la toxicité des glandes à venin des Asilides, nous avons ef-

---

Planche XI - *Andrenosoma bayardi* : glandes thoraciques →

1 : partie apicale d'une cellule à noyau clair (x 30000); 2 : les deux types cellulaires de l'épithélium glandulaire, stade d'extrusion du matériel de sécrétion chez la cellule à noyau clair (x 12000).
CC : cellule à noyau clair; E : espace intercellulaire élargi; GS : grain de sécrétion; LB : lame basale; LG : lumière glandulaire; M : mitochondrie; Mv : microvillosités; N : noyau; V : vacuole de sécrétion.


V
GS
M
M
CC
GS
LG
Mv
N
M
1


LB
CS
E
V
CC
LG
2

fectué (MUSSO et al., 1978) trois séries d'expérimentations et certains de nos résultats ont été soumis à des tests statistiques.

Les trois séries d'expérimentations sont réalisées en vue d'étudier:

1°) L'action de différentes doses de broyats salivaires à des Criquets[1];
2°) L'action d'une même dose de broyats salivaires à des Criquets d'âges différents;
3°) L'influence du point d'inoculation du venin sur le comportement de la proie;

Les prélèvements de glandes thoraciques sont effectués sur les espèces suivantes numérotées de 1 à 8 : *Antipalus varipes (1), Choerades fuliginosa (2), Dasypogon diadema (3), Eutolmus kiesenwetteri (4), Heteropogon timondavidi (5), Machimus pilipes (6), Machimus rusticus (7), Stenopogon sabaudus (8).*

La taille des individus opérés varie de 10 mm pour *C. fuliginosa* à 25 mm pour *S. sabaudus*.

Techniques[2]

Les expériences sur la toxicité des venins s'effectuent en général à partir d'un venin pur ou d'un extrait glandulaire purifié (MIRANDA, 1964). Dans le cas des Asilides, cette méthode est matériellement impossible, plusieurs milliers d'individus de la même espèce seraient en effet nécessaires pour obtenir quelques grammes seulement de glandes fraîches (poids approximatif d'une glande : 1 mg). La dose mortelle ne pouvant être déterminée par les méthodes usuelles, le contenu d'une glande fraîche est donc pris comme une unité de venin. Bien que soumises à des variations certaines, ces expérimentations permettent d'établir quelques comparaisons sur la toxicité des espèces étudiées. Les glandes sont broyées dans 10 microlitres de liquide physiologique puis injectées immédiatement à des Criquets à l'aide d'une seringue graduée au microlitre.

Résultats

1°) Injection de différentes doses de broyats salivaires.

Les conditions expérimentales demeurent identiques pour tous les Asilides. On utilise pour chaque espèce 7 lots de 4 Criquets : 6 lots de 4 individus auxquels

(1) Tous les Criquets (*Locusta migratoria migratorioides* L.) proviennent du même élevage. Les larves néonates éclosent 12 jours après incubation des oeufs à température constante (27-28°) et 5 stades préimaginaux sont observés avant la phase imaginale. Les individus sont maintenus à cette température pendant toute la durée de leur développement. Seuls les stades 3, 4, 5 et les adultes font l'objet de nos expérimentations.

(2) La technique de prélèvement des glandes est décrite en annexe.

on injecte différentes doses de broyats salivaires (1 glande, 1/2, 1/4, 1/8, 1/16, 1/32) plus 1 lot de 4 témoins qui reçoivent 10 microlitres de liquide physiologique. L'injection est faite à travers la membrane pleurale au niveau du sixième segment abdominal.

- Effet de l'injection d'une dose létale :

Après quelques minutes, les premières réactions apparaissent. On observe un ralentissement des mouvements, puis un tremblement des pattes antérieures, suivi d'une paralysie progressive, les pattes postérieures ne sont pas encore atteintes et le Criquet est toujours capable de sauter. On assiste ensuite à une perte de l'équilibre, l'animal tombe sur le côté et s'immobilise. Les pattes, les antennes et les palpes réagissent encore au toucher. Un tremblement des tarses apparaît généralement peu avant la mort.

Lorsque de petites quantités de suspension glandulaire sont injectées, la réaction est retardée et la mort ne survient que quelques jours plus tard. Dans certains cas, après une réaction plus ou moins immédiate, l'effet du venin diminue, le Criquet retrouvant peu à peu sa vitalité.

- Effets de l'injection de doses différentes :

Le tableau 14 résume les effets de l'injection de différentes dilutions de broyats glandulaires de *Heteropogon timondavidi* à un lot de Criquets. Des réactions plus ou moins identiques sont observées chez les Criquets avec tous les Asilides étudiés (les résultats concernant les huit espèces sont exposés dans les tableaux 15 et 16).

La réceptivité des Criquets à l'injection d'une glande entière ou d'une demi-glande est très grande (90,6% des individus meurent après injection d'une glande et 75% après injection d'une demi-glande (Tabl. 15). Les effets du venin diminuent avec l'augmentation de la dilution (9,3% de morts seulement après dilution à 1/32). Parmi les 32 témoins, un seul individu a succombé.

L'administration d'une glande entraîne des réactions violentes et une mort rapide; 73% des Criquets meurent au cours des deux premiers jours. Pour les autres dilutions, les phénomènes sont plus espacés et la mort ne survient que plus tardivement (Tabl. 16).

Pour trois espèces (*Antipalus varipes, Eutolmus kiesenwetteri* et *Machimus pilipes*), une dilution à 1/32 provoque encore la mort d'un Criquet sur quatre. La dose létale peut donc correspondre à une dilution inférieure à 1/32.

Criquets expérimentés		Dose injectée	Nombre de Criquets tués pendant la durée de l'expérimentation					Total des morts par dilution	Survies
Poids (gr)	Nbre		1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour		
0,885 1,396 1,214 0,893	4	1 – – –		X X X			X	4	0
0,970 1,447 0,936 1,533	4	1/2 – – –		X X	X	X		4	0
1,360 1,351 0,668 0,728	4	1/4 – – –				X	X	2	2
1,345 1,408 1,277 1,118	4	1/8 – – –				X X		2	2
1,096 1,106 0,928 1,050	4	1/16 – – –				X	X	2	2
0,928 1,049 1,120 1,151	4	1/32 – – –						0	4
Total	24							14	10

Tableau 14 - Effets de l'injection de différentes dilutions des broyats salivaires d'*Heteropogon timondavidi* à des Criquets migrateurs adultes (X = Criquets morts), dose injectée : le chiffre 1 correspond à une glande, 1/2 correspond à une demi-glande, etc...

Nombre de Criquets expérimentés	Nombre de glande	Nombre de Criquets tués pour chaque Asilide								Total des Criquets morts pour chaque dilution	Pourcentage des morts
		Antipalus varipes	Choerades fuliginosa	Dasypogon diadema	Eutolmus kiesenwetteri	Heteropogon timondavidi	Machimus pilipes	Machimus rusticus	Stenopogon sabaudus		
32	1	4	2	4	3	4	4	4	4	29	90,6
32	1/2	4	2	2	4	4	3	3	2	24	75
32	1/4	2	2	1	1	2	2	2	3	15	46,8
32	1/8	2	0	1	3	2	0	3	3	14	43,7
32	1/16	2	0	1	1	2	1	2	1	10	31,2
32	1/32	1	0	0	1	0	1	0	0	3	9,3
Total 192		15	6	9	13	14	11	14	13	95	49

Tableau 15 - Comparaison de l'efficacité du venin des Asilides (cette toxicité s'exprime en nombre de Criquets tués).

Asilides (espèces)	Glande	Criquets	Nombre de Criquets tués pendant la durée de l'expérimentation					Survies
			1er jour (4, 8, 12, 16, 20, 24 h)	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour	
1	1	4		XX X X	X			3
2	-	-		X	X			
3	-	-		XX X	X			
4	-	-	X	X X				
5	-	-		X X X		X		
6	-	-		X X	X X			
7	-	-	XX	X	X			
8	-	-	XX	X X				
1	1/2	4	X	X XX	X X			8
2	-	-			X			
3	-	-			X	X		
4	-	-	X		XX	X		
5	-	-		X X X		X		
6	-	-			X		XX	
7	-	-		X	X	X		
8	-	-		X	X			
1	1/4	4			XX			17
2	-	-				X	X	
3	-	-					X	
4	-	-		X				
5	-	-				X	X	
6	-	-			X		X	
7	-	-					X	
8	-	-		XX		X		
1	1/8	4	X			X		18
2	-	-						
3	-	-				X		
4	-	-			X	X	X	
5	-	-				XX		
6	-	-						
7	-	-	X		X		X	
8	-	-			X X	X		
1	1/16	4					X X	22
2	-	-						
3	-	-					X	
4	-	-			X			
5	-	-	X			X	X	
6	-	-		X				
7	-	-				X		
8	-	-				X		
1	1/32	4					X	29
2	-	-						
3	-	-						
4	-	-					X	
5	-	-						
6	-	-		X				
7	-	-						
8	-	-						
		192	10	31	21	17	16	98

Tableau 16 - Résultats des injections de broyats salivaires d'Asilides (8 espèces) à des Criquets migrateurs adultes

X : Criquets tués, Espèce 1 : *A. varipes*, 2 : *C. fuliginosa*, 3 : *D. diadema*, 4 : *E. kiesenwetteri*, 5 : *H. timondavidi*, 6 : *M. pilipes*, 7 : *M. rusticus*, 8 : *S. sabaudus*.

Si l'on considère le nombre de Criquets tués pour chaque espèce (6 à 15), il ne semble pas y avoir, *Choerades fuliginosa* mis à part, de grandes différences entre le venin des autres espèces.

Nous avons utilisé le test de FRIEDMANN (*in* ELLIOT, 1971) à fin de comparaison. Ce test non paramétrique est d'un emploi simple et l'efficacité est aussi grande, sinon plus, que pour les tests paramétriques correspondants; elle est de 96% environ. Ce test nous a permis de conclure qu'il n'y a pas de différences significatives entre la toxicité des venins de chaque espèce mais que, par contre, il existe des différences de mortalité selon les dilutions.

Ce dernier résultat semble évident lorsqu'on compare les taux de mortalité observés après injection d'un broyat de glande entière (90,6%) et de glande diluée à 1/32 (9,3%); par contre, les différences sont beaucoup moins évidentes lorsqu'on compare deux séries successives de dilutions (1 et 1/2, 1/2 et 1/4, etc...) (Tabl. 15). Pour pouvoir comparer ces dilutions deux à deux, nous avons utilisé le test de MANN WHITNEY (*in* ELLIOT, 1971). Ce test non paramétrique permet de comparer deux échantillons avec une efficacité comprise entre 90 et 96%. Son utilisation nous a permis d'établir les résultats suivants :

- l'action d'une glande ou d'une demi-glande produit des effets semblables;
- il y a une différence d'action entre les dilutions 1/2 et 1/4 alors qu'on observe des effets identiques entre les dilutions 1/4 et 1/8; de même, aucune différence significative n'apparaît entre les dilutions 1/8 et 1/16.
- la dilution 1/32 est très nettement différente de la solution précédente.

2°) Injections d'un quart de glande de *Machimus pilipes* à des Criquets d'âges différents (Tabl. 17).

Nous avons utilisé 4 lots de 20 Criquets (stades 3, 4, 5 et adulte) et 1 lot de 24 témoins (6 pour chaque série). Comme dans l'expérience précédente, l'injection est effectuée dans l'abdomen au niveau du sixième segment abdominal.

Les réactions varient suivant l'âge des individus. Tous les Criquets appartenant au stade 3 (poids moyen égal à 0,116 $\pm$ 0,013 gr) réagissent instantanément à la piqûre et présentent les mêmes symptômes : perte de l'équilibre, paralysie immédiate et totale des trois paires de pattes; seuls les palpes et les antennes réagissent encore au toucher. La mort survient très rapidement, dès la première demi-heure pour quelques individus, mais cet état d'immobilité totale peut se maintenir pendant 2 ou 3 jours.

Pour les Criquets de stade 4 (poids moyen égal à 0,224 $\pm$ 0,022 gr), les pre-

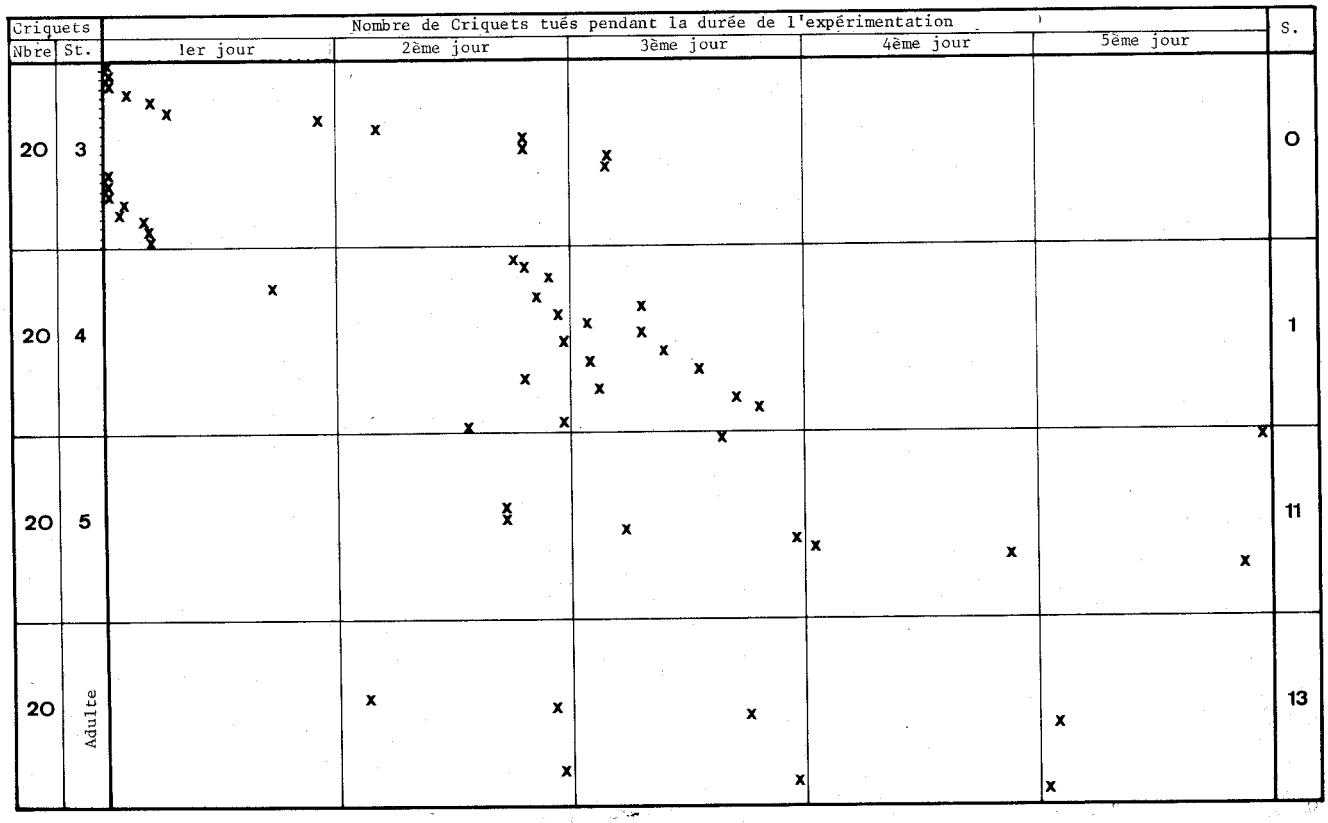


Tableau 17 - Effets d'une dose identique de venin (1/4 de glande de *Machimus pilipes* sur des Criquets d'âges différents (stades 3, 4, 5, adulte). S : Survies, St : stade.

Lieu de la piqûre	Asilides (espèce)	Nombre de Criquets	Nombre de Criquets tués pendant la durée de l'expérimentation : 1er jour	2ème jour	3ème jour	4ème jour	5ème jour	Nombre de Criquets tués	Survies	Nombre total des morts
Tête	1	6						5	1	13
	2	4						4	0	
	3	4						4	0	
Thorax	1	6						5	1	12
	2	4						3	1	
	3	4						4	0	
Abdomen	1	6						5	1	13
	2	4						4	0	
	3	4						4	0	

Tableau 18 - Effets du venin selon le lieu d'inoculation. La dose injectée à des Criquets adultes correspond à une glande. Asilide 1 : *M. pilipes*, 2 : *S. sabaudus*, 3 : *E. kiesenwetteri*.

mières réactions au venin apparaissent aussi très rapidement mais avec moins de brutalité. Les Criquets sont immobiles et plus ou moins paralysés mais ils se maintiennent en position normale et survivent généralement plus de 48 heures avant de mourir.

Les Criquets de stade 5 (poids = 0,665 ± 0,042 gr) et les adultes (1,227 ± 0,119 gr) semblent beaucoup plus résistants : 55 et 65% de survies.

En général, les réactions d'un organisme à l'injection d'un venin dépendent du poids et de la taille des individus. Pour une même dose, les symptômes sont plus violents chez les sujets de petite taille. C'est le cas, semble-t-il, chez les Criquets pour le venin de *Machimus pilipes*.

La toxicité du venin peut être mesurée par l'établissement de la DL_{50}, c'est-à-dire la dose probable susceptible de tuer la moitié des animaux d'un lot.

Pour les Criquets au stade 5, 1/4 de glande peut être considéré comme la DL_{50}.

Pour les Criquets au stade 3, cette dose correspond, en fait, à la DL_{100} (dose minimale tuant tous les animaux d'un lot). Il en est pratiquement de même, à une exception près, pour les individus du stade 4. La DL_{50}, pour ces stades, est donc inférieure à 1/4 de glande et voisine sans doute de 1/8 ou de 1/16 de glande. Si l'on examine les proies capturées dans les conditions naturelles par *Machimus pilipes*, on constate qu'elles correspondent en général aux Criquets des stades 3 et 4. Des expérimentations réalisées au laboratoire montrent, en effet, que des Criquets aux stades 3 et 4, piqués par un Asilide (Tabl. 19), ont un comportement identique à celui des individus auxquels on a injecté 1/4 de glande de *Machimus pilipes* (pour éviter l'action protéolytique des produits stomacaux, les Asilides sont séparés de leur proie dès l'apparition des premiers phénomènes de régurgitation (cf. Chap. III, le paragraphe concernant la digestion extra-intestinale).

Stades des Criquets	3	3	3	3	4	4	4	4
Durée de la piqûre (minutes)	2,30	2	4	4	2,15	2	3	3
Comportement après la piqûre	Paralysie totale							
Durée de vie (heures)	1/2	1/2	13	12	14	21	1	3

Tableau 19 - Effets d'une piqûre d'Asilide (*Machimus pilipes*) sur des Criquets migrateurs (stades 3 et 4)

3°) Influence du point d'inoculation du venin (Tabl. 18).

Dans la nature, les proies capturées par les Asilides sont transpercées puis sucées (le point de perforation pouvant se situer en tout point du corps de la proie). On peut se demander si l'action du venin est différente suivant le lieu d'inoculation.

Des broyats d'une glande à venin de *M. pilipes, S. sabaudus, E. kiesenwetteri* sont donc injectés à des Criquets adultes, successivement dans la tête (à travers la membrane collaire), les sternites thoraciques et l'abdomen (on a utilisé 3 lots de 14 Criquets et 3 lots de 6 témoins). Si l'on ne considère que les résultats, on constate que le nombre de morts est identique quelle que soit la zone de perforation. Toutefois, au niveau de la tête, l'action du venin est foudroyante et la paralysie presque immédiate, les Criquets meurent dans les deux premiers jours. Dans le thorax et l'abdomen, les effets du venin sont retardés et la durée de vie plus longue. Ceci semble mettre en évidence la plus grande sensibilité des centres nerveux aux substances toxiques.

En fait, les expériences ont été réalisées sur des Criquets adultes dont la taille est supérieure à celle des proies habituelles des Asilides. Sur des individus plus petits, au stade 3, qui correspondent à la taille normale des proies, et les expériences précédentes l'ont montré (cf. Tabl. 17 où les injections ont été faites au niveau de l'abdomen), il semble que le venin de ces Diptères soit suffisamment puissant pour agir dans n'importe quelle région du corps. Tous les Criquets de stade 3 sont morts au cours de cette expérimentation. Ce résultat confirme les observations effectuées dans la nature et montrent qu'il n'y a pas de région privilégiée pour la piqûre.

4°) Discussion.

L'utilisation des méthodes statistiques, et particulièrement des tests non paramétriques de FRIEDMANN et de MANN WHITNEY, nous a permis de comparer les effets du venin des Asilides et notamment des différentes dilutions d'extraits glandulaires. Il ressort que, *Choerades fuliginosa* mis à part (espèce de petite taille : 10-12 mm), il n'y a pas de différences significatives dans la toxicité du venin des espèces de grande taille et que les résultats obtenus sont très proches de ceux établis par KAHAN (1964) pour *Promachus leoninus* Loew, *P. griseiventris* Becker et *Philonicus dorsiger* Wied. Il est très difficile, comme le fait remarquer cet auteur, de comparer le venin des Asilides à celui d'autres espèces venimeuses mais il semble toutefois qu'on puisse assimiler sa toxicité à celle du venin d'Abeille puisque 2 à 4 glandes de *Machimus rusticus* ou 3 à 4 glandes d'Abeilles injectées à des Souris provoquent leur mort dans des délais et des conditions très semblables.

B - Les glandes labiales

Anatomie - Histologie - Ultrastructure

Anatomie

Elles sont logées dans la trompe. Le canal se détachant de chacune d'elles se continue antérieurement par un fin canalicule passant sous la gouttière chitineuse (*Fulcrum thecae*) au niveau du plancher du labium et s'ouvre à la base des paraglosses. Les produits de sécrétion se déversent à l'intérieur de la trompe, contrairement aux substances salivaires thoraciques qui sont injectées dans la proie par l'intermédiaire de l'hypopharynx.

L'étude que j'ai réalisée chez quelques représentants de la faune provençale fait apparaître des différences anatomiques importantes d'une sous-famille à l'autre.

Chez les *Laphriinae*, les glandes labiales sont constituées par deux longs cordons qui s'étendent bien au-delà de la base du labium et occupent une place importante dans la région céphalique inférieure (au niveau du tiers inférieur du basipharynx). L'extrémité postérieure de ces glandes s'enroule, les cordons glandulaires s'enchevêtrent et cet enroulement augmente avec la grosseur des espèces : peu accentué chez *C. fuliginosa* (Fig. 31, 2), ce phénomène s'amplifie chez les deux *Andrenosoma* (Fig. 31, 1; Fig. 34, 2) et atteint son intensité maximum chez *P. maroccanum* (Fig. 31, 3; Fig. 34, 1). Dans les deux derniers genres, l'extrémité des glandes est fréquemment bifide.

Chez les *Asilinae* (Fig. 33 et 34, 4, 6), les glandes labiales sont constituées par deux gros massifs cellulaires compacts logés à l'intérieur de la lèvre inférieure dont elles occupent en moyenne les deux tiers de la longueur (1,3 mm environ). Les glandes labiales des *Asilinae* nord-américains décrits par OWSLEY (1946) ont, par contre, une disposition très différente, rappelant celle des *Laphriinae* précédemment décrits : les éléments glandulaires prennent l'aspect de filaments allongés très enroulés, se prolongeant jusqu'au salivarium.

Chez les *Dasypogoninae* (Fig. 32 et 34, 3, 5), les cellules sécrétrices sont disposées en grappes de dimensions réduites (0,20-0,25 mm). Contrairement aux *Asilinae*, elles n'occupent que le 1/4 de la lèvre inférieure. Le canal est particulièrement allongé chez *D. rufipes* (Fig. 34, 5).

Peu développées chez *D. diadema* (0,7 mm), les glandes labiales une fois déroulées et étendues atteignent chez *P. maroccanum* une longueur non négligeable (10 mm). Ces différences apparaissent d'autant plus considérables que ces deux espèces ont approximativement la même taille (18-25 mm; 15-28 mm).

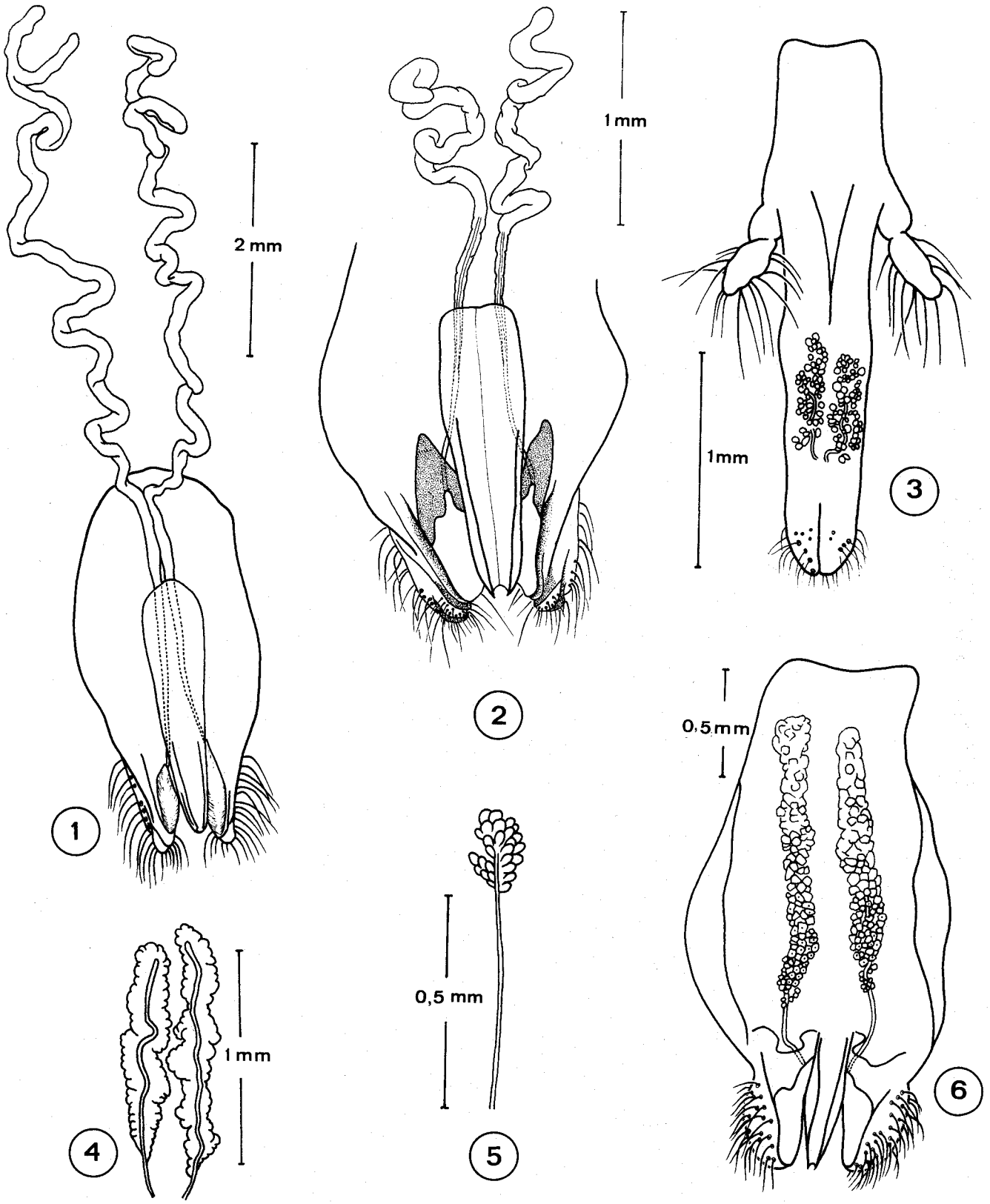


Fig. 34 - Anatomie comparée des glandes labiales

1 : *Pogonosoma maroccanum*; 2 : *Andrenosoma bayardi* (vue dorsale, les 2 lèvres du labium ont été écartées); 3 : *Stenopogon sabaudus* (vue dorsale, glandes *in situ*); 4 : *Philonicus albiceps*; 5 : *Dioctria rufipes* (une seule glande est représentée); 6 : *Pamponerus germanicus* (labium ouvert, vue dorsale).

Il ressort de cet aperçu anatomique que, contrairement aux glandes thoraciques, les glandes labiales présentent des différences très nettes d'une sous-famille à l'autre.

Histologie

Chez *A. bayardi*, on observe sur des coupes transversales de glandes un épithélium constitué de cinq à six cellules uninucléées (25 à 30 µ de hauteur sur 10 à 20 µ de largeur) délimitant une lumière glandulaire ou canal central réduit (6 à 13 µ de diamètre) (Pl. XII, 1). A l'intérieur du cytoplasme apparaissent des granulations et des petites flaques plus ou moins allongées, légèrement APS positives, colorées en bleu par l'Azan et le bleu alcian, et métachromatiques (métachromasie γ). Ces mêmes affinités tinctoriales apparaissent également dans un espace de 1 à 2 µ d'épaisseur compris entre l'apex des cellules et le canal central.

Ultrastructure : cette étude a été réalisée sur *Andrenosoma bayardi* *

L'épithélium des glandes labiales de cette espèce est bistratifié et repose sur une lame basale mince (de 0,05 à 0,1 µ d'épaisseur). Il est constitué par une couche de cellules uninucléées de grande taille que nous appellerons "cellules glandulaires" et par une couche de cellules de petite taille situées entre ces dernières et le canal central et que nous appellerons "cellules du canal" (Fig. 35).

1°) Les cellules glandulaires.

Les noyaux, assez volumineux (8 à 10 µ de diamètre), possèdent une chromatine granuleuse uniformément disposée, un ou deux nucléoles de type hétérogène et quelques petites inclusions renfermant un matériel fibrillaire (Pl. XII, 2).

Les dictyosomes de l'appareil de Golgi sont rares et n'ont pas de situation particulière. Le réticulum endoplasmique granuleux est très développé et se présente sous la forme de courts tubules remplis de matériel assez dense, quelquefois groupés en certains endroits de la cellule (Pl. XIV, 1). On observe des microtubules sous deux aspects différents, d'une part, des microtubules courts, dispersés, que l'on rencontre surtout autour des noyaux et qui jouent peut-être un rôle dans la direction des courants cytoplasmiques, d'autre part des microtubules groupés en faisceaux qui présentent une orientation suivant le sens longitudinal des cellules. Ces longs faisceaux, légèrement flexueux par endroits, sont en contact avec les membranes plasmiques aussi bien du côté basal que du côté apical. Ils jouent, selon toute vraisemblance, le rôle d'un cytosquelette pour ces cellules de taille relativement importante et qui reposent sur une lame basale mince, d'autant plus que nous n'observons pas de réseau neuromusculaire à la périphérie des glandes (Pl. XII, 3). De très rares trachéoles intracytoplasmiques sont situées dans la partie basale des cellules (Pl. XII, 4).

* cf. MUSSO et DONADEY, 1977

Ces cellules sont caractérisées par la présence de "vesicular organelle" ou "end apparatus" ou "secretory apparatus" ou "intracellular ductule", termes employés par les auteurs anglo-saxons pour désigner des cavités intracytoplasmiques de formes très irrégulières limitées par les apex de nombreuses microvillosités serrées les unes contre les autres (Pl. XIII, 1, 2). A ma connaissance, deux auteurs français ont dénommé ce dispositif spécialisé "canalicule" [MORICEAU HAY (1971) et LAUVERJAT (1973)], terme qui sera conservé par souci de simplification. Les microvillosités contiennent des microfilaments qui s'implantent dans le cytoplasme et c'est à leur base qu'on observe le plus souvent les mitochondries. Ces cavités se prolongent jusqu'à la lumière glandulaire par un conduit excréteur cuticulaire très sinueux (0,6 µ de diamètre) et contiennent deux sortes de matériel : un matériel dense aux électrons à l'apex des microvilli et un matériel finement granulaire. Il est à remarquer qu'on retrouve ce même matériel granulaire dans la partie basale de certaines cellules et parmi les microtubules groupés en faisceaux. Ces faisceaux pourraient jouer en outre un rôle dans le transport du matériel sécrété.

Les canalicules et les sections de conduit excréteur cuticulaire correspondent aux petites flaques et aux granulations APS légèrement positives, colorées en bleu par l'Azan et le bleu alcian en microscopie photonique; ce qui semble indiquer que le matériel sécrété par cet épithélium est de nature muqueuse. On observe aussi, mais en petit nombre, des corps denses en forme de croissant dont la partie concave présente un cytoplasme apparemment "vide" (Pl. XII, 5).

Planche XII - *Andrenosoma bayardi* : glandes labiales →

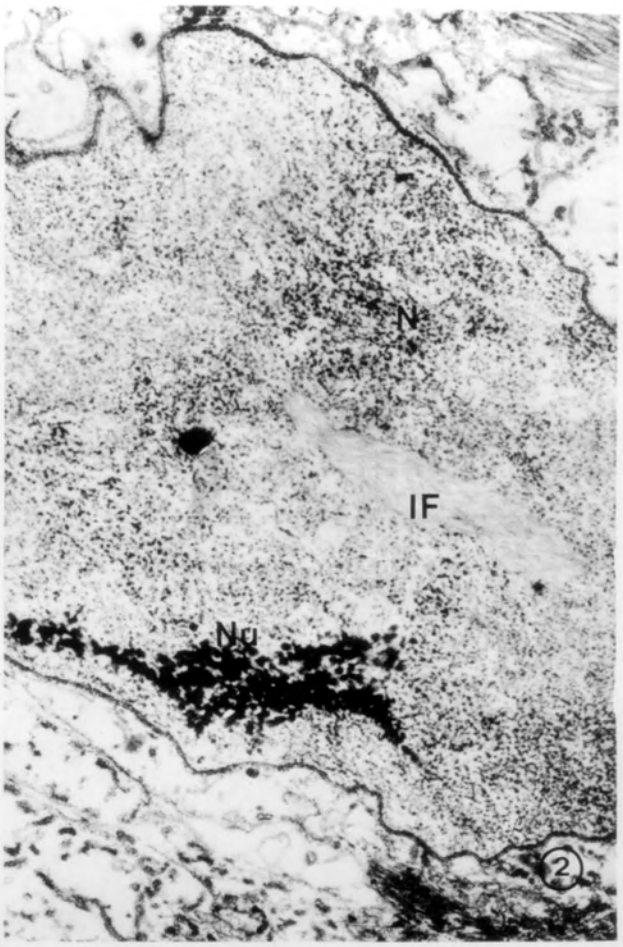
1 : coupe transversale d'une glande (x 500); 2 : noyau d'une cellule glandulaire (x 13000); 3 : faisceau de microtubules (x 11000); 4 : présence de trachéole cytoplasmique (x 10000); 5 : corps dense intracytoplasmique (x 12000).
Cd : corps dense, FM : faisceau de microtubules, IF : inclusion fibrillaire, LB : lame basale, N : noyau, Nu : nucléole, T : trachéole.

Planche XIV - *Andrenosoma bayardi* : glandes labiales → Page 145

1 : cytoplasme d'une cellule glandulaire (x 16000); 2 : coupe transversale de conduits excréteurs cuticulaires au niveau de l'espace compris entre l'épithélium glandulaire et le canal central (x 11000); 3 : partie apicale de l'épithélium glandulaire où l'on distingue un noyau d'une cellule du canal (x 16500).
C : cuticule, CC : canal central, Ce : conduit excréteur cuticulaire; E : ergastoplasme; EM : espace rempli de mucosubstances, N : noyau de la cellule glandulaire, n : noyau de la cellule du canal.



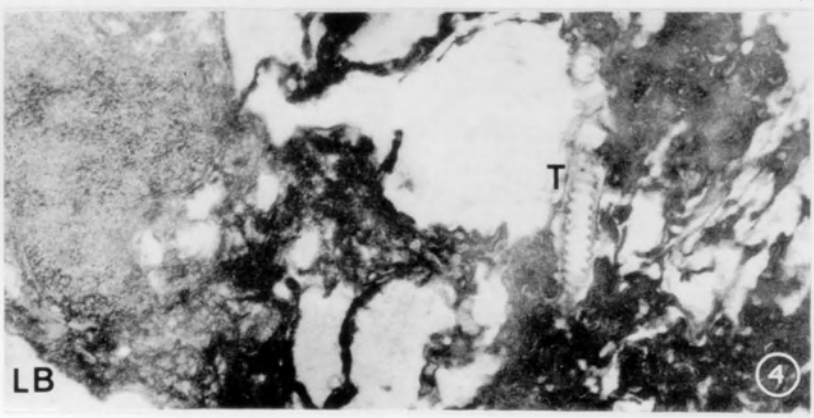
①



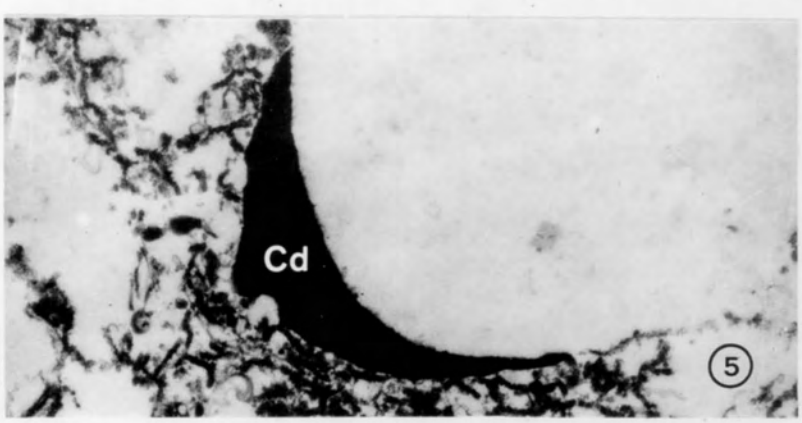
②



③



④



⑤

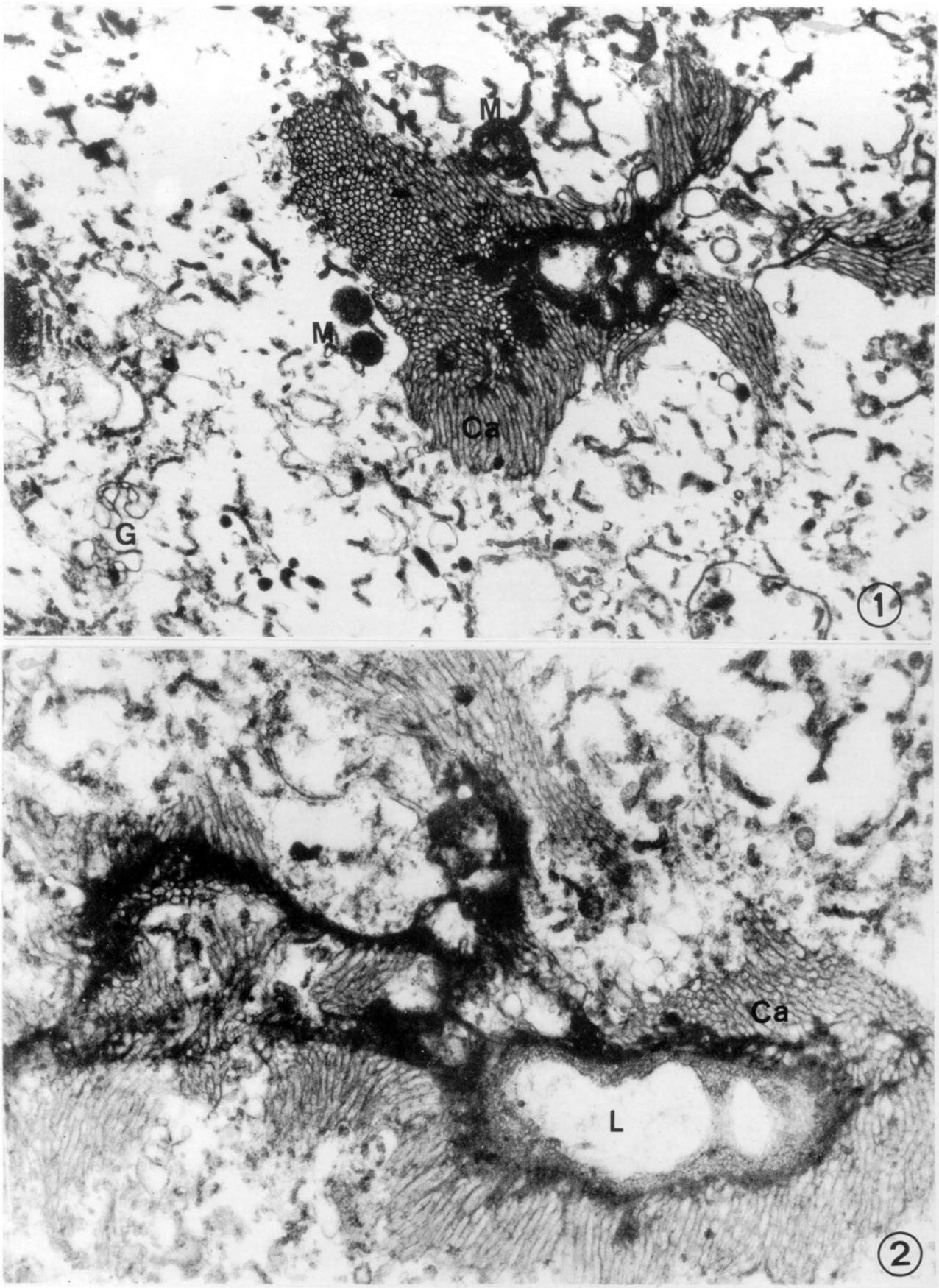
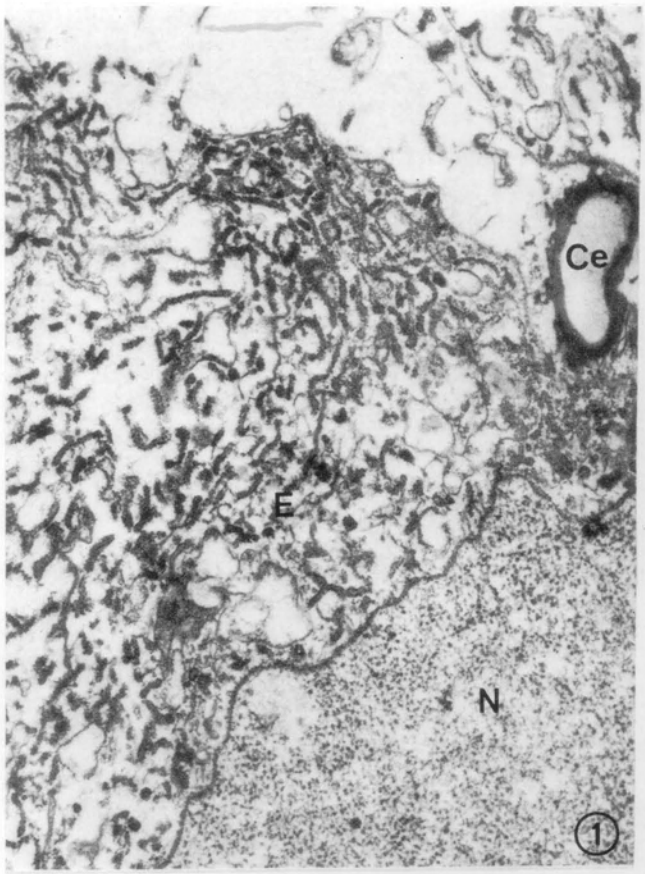
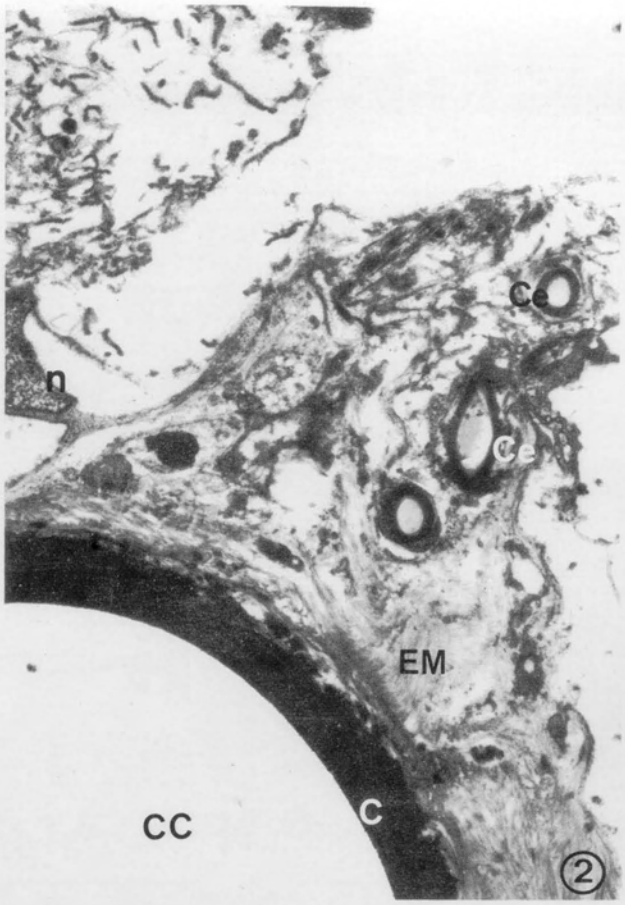
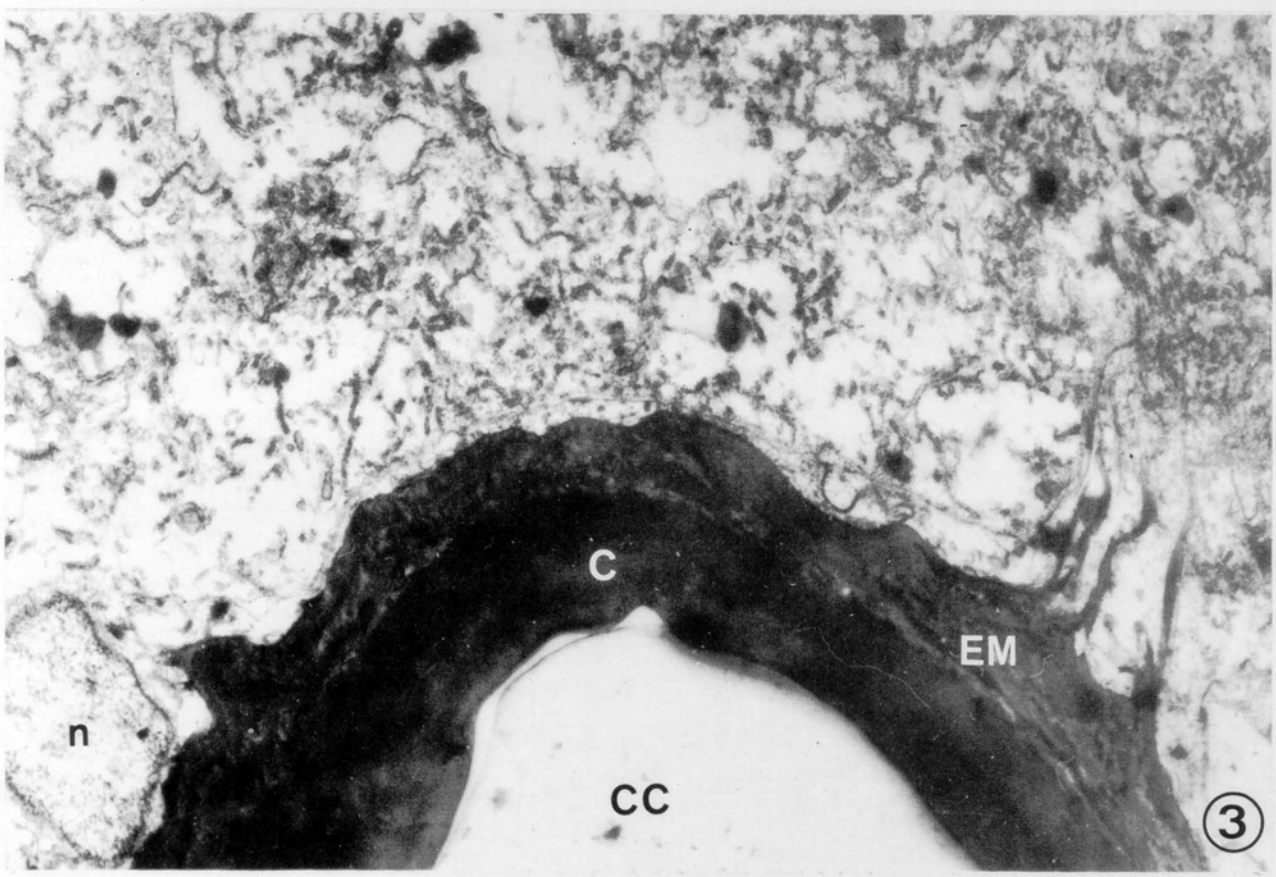


Planche XIII - *Andrenosoma bayardi* : glandes labiales

1 : aspect d'un canalicule (x 20000); 2 : autre aspect d'un canalicule (x 27000).
Ca : canalicule, G : Golgi, L : lumière du canalicule, M : mitochondrie.


Ce
E
N
①


n
Ce
Ce
EM
C
CC
②


C
EM
n
CC
③

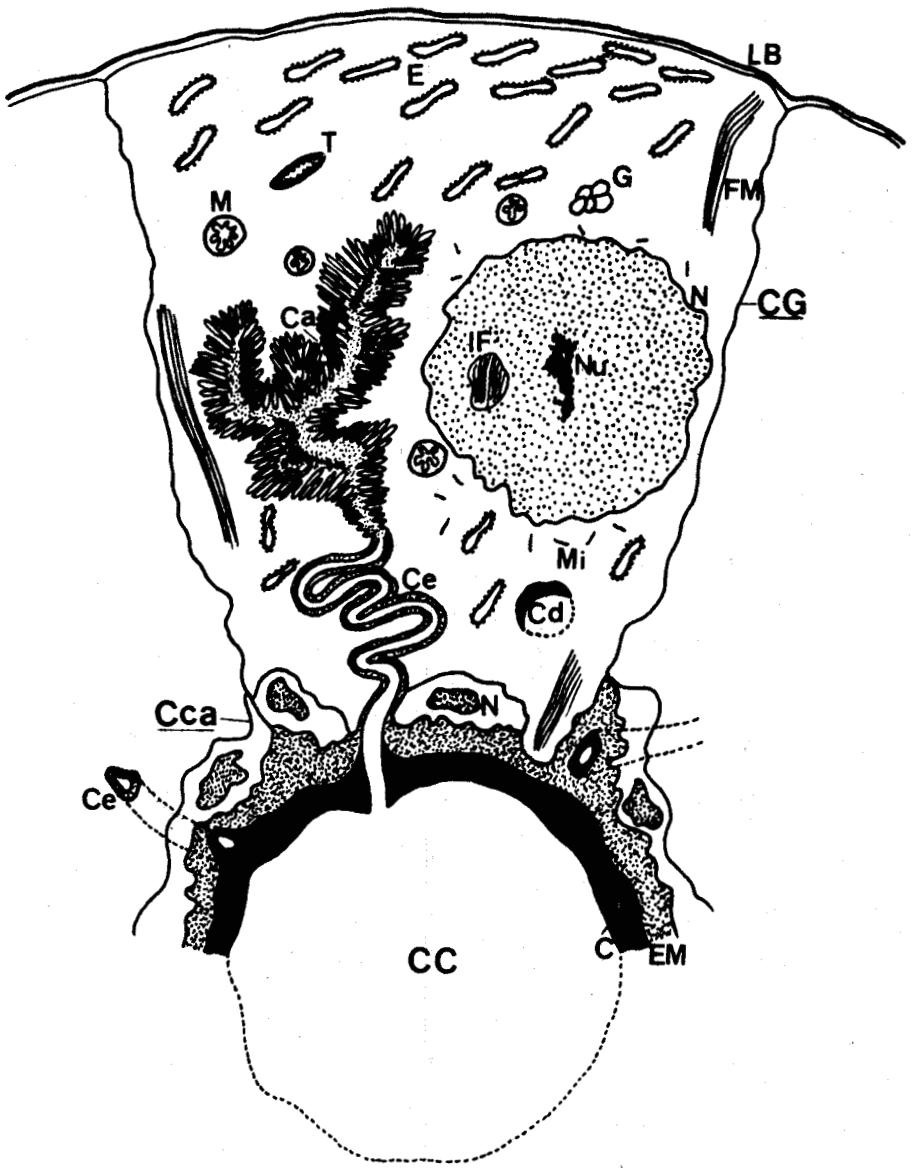


Figure 35 - *Andrenosoma bayardi* : Schéma d'une portion de l'épithélium des glandes labiales

C : Cuticule; Ca : Canalicule; CC : Canal central; Cca : Cellule du canal; Cd : Corps dense; Ce : Conduit excréteur cuticulaire; CG : Cellule glandulaire; E : Ergastoplasme; EM : Espace rempli de mucosubstances; FM : Faisceau de microtubules; IF : Inclusion fibrillaire; G : Golgi; LB : Lame basale; M : Mitochondrie; Mi : Microtubule; N : Noyau; Nu : Nucléole; T : Trachéole.

2°) Les cellules du canal.

Ces cellules de petite taille situées à l'apex des cellules glandulaires sont caractérisées par un noyau anucléolé à chromatine granuleuse et par un cytoplasme pauvre en organites et en inclusions (Pl. XIV, 3). Ces cellules doivent élaborer la cuticule relativement épaisse de 0,4 à 1,4 µ, dense aux électrons qui délimite la lumière du canal central. Cette même cuticule s'amincit pour pénétrer dans les cellules glandulaires et tapisse l'intérieur des conduits excréteurs. Entre les cellules du canal et la cuticule délimitant la lumière du canal central se trouve une zone d'épaisseur variable (de 0,6 à 4 µ environ) où se distinguent d'assez nombreuses sections de conduits excréteurs et un matériel caractéristique (Pl. XIV, 2). Ce matériel est APS légèrement positif, coloré en bleu par l'Azan et le bleu alcian et apparaît constitué d'un feutrage de fins filaments dont l'aspect est voisin de celui des mucosubstances acides observées dans certaines cellules de Vertébrés et d'Invertébrés.

C - D i s c u s s i o n

Chez les Asilides, nous observons donc, au niveau de l'épithélium des glandes thoraciques, une dualité cellulaire, chaque type sécrétant sans doute différentes protéines qui interviennent soit dans la composition finale du venin soit dans l'élaboration des enzymes protéolytiques. Mais nous n'excluons pas la possibilité de l'existence d'un seul type cellulaire présentant différents états physiologiques au cours du cycle sécrétoire, éventualité qui doit être contrôlée par une observation encore plus approfondie.

Ces premières observations ultrastructurales nous permettent d'envisager une certaine analogie entre les glandes à venin des Asilides et celles d'autres Invertébrés [Araignées (KOVOOR et ZYLBERBERG, 1971), Scorpions (KEEGAN et LOCKWOOD, 1971; MAZURKIEWICZ et BERTKE, 1972)] et de Vertébrés [Serpents (BEN-SHAUL et al., 1971; WARSHAWSKY et al., 1973)]; on rencontre dans tous les cas un épithélium glandulaire unistratifié, formé de cellules de différentes hauteurs disposées autour d'une cavité centrale et qui sont le siège d'une importante synthèse protéinique.

Cette intense activité protéinique observée est en accord avec nos connaissances sur la composition biochimique de certains venins composés exclusivement d'un grand nombre de protéines. Il semblerait que l'épithélium sécrète continuellement et que les lumières glandulaires, puis les canaux qui se prolongent jusqu'à la pompe salivaire, constituent un réservoir de venin intervenant dans la capture des proies au cours des nombreux repas journaliers de l'Insecte. Nous avons vu qu'il était de 8 pour *A. bayardi* et pouvait atteindre 35 chez certaines espèces américaines.

Quant aux glandes labiales, elles sont caractérisées principalement par la présence d'un épithélium bistratifié et de canalicules dans les cellules glandulaires. L'existence de ce dispositif particulier d'extrusion, malgré quelques différences morphologiques selon les espèces considérées, semble assez répandue chez les Insectes, en particulier dans les cellules sécrétrices de substances telles que les venins ou les sécrétions salivaires et odorantes. Ainsi, on peut l'observer dans les cellules de glandes à venin d'Hyménoptères (RATCLIFFE et KING, 1969; MORICEAU HAY, 1971; OWEN et BRIDGES, 1976), dans les glandes salivaires d'Orthoptéroïdes (BEAMS et KING, 1932; KENDALL, 1969; LAUVERJAT, 1973) ou de Diptères (OSCHMAN et BERRIDGE, 1970), dans les glandes odorifères de Coléoptères *Scarabeidae* (BEAMS et ANDERSON, 1961) et d'Hémiptères (FILSHIE et WATERHOUSE, 1968) et également dans d'autres organes d'Insectes [glandes collétériques, spermathèques (MORICEAU HAY, 1971; LAUVERJAT, 1973)]. MORICEAU HAY pense que les conduits excréteurs qui mettent en relation les canalicules avec l'extérieur des cellules favorisent un rejet rapide du produit de sécrétion et évitent ainsi sa stagnation au sein de la cellule.

Si le rôle des diverses glandes que je viens de citer est connu chez ces Insectes, il n'est pas jusqu'à présent clairement défini en ce qui concerne les glandes labiales des Asilides. WHITFIELD (1925) avait suggéré que le produit de ces glandes pouvait avoir deux fonctions : intervention dans la dissolution et la digestion des organes internes de la proie et maintien d'une certaine humidité à l'intérieur de la trompe. Or, au moment de la prise de nourriture, la trompe de l'Asilide ne pénètre pas à l'intérieur de la proie, seul l'hypopharynx en relation avec les glandes thoraciques perfore les tissus; il est donc difficile d'admettre la première hypothèse. Par contre, la mise en évidence de mucosubstances acides dans l'épithélium glandulaire nous permet de corroborer la deuxième hypothèse émise par WHITFIELD et d'accorder aux glandes labiales un rôle de lubrifiant favorisant l'action de l'hypopharynx à l'intérieur de la trompe.

4 - INGESTION DES PROIES

Introduction

La digestion extra-intestinale est un phénomène fréquent dans le règne animal. Cette prédigestion s'observe chez certains Echinodermes et Mollusques et caractérise également un grand nombre d'Arthropodes : Arachnides et Insectes. Chez les Insectes, de nombreux représentants pratiquent ce mode d'ingestion :
- des Hétéroptères prédateurs comme *Platymeris radamentus* (EDWARD, 1961);
- certaines larves d'Hyménoptères prédateurs (*Pseudagenia carbonaria* S.) prédatrices d'Araignées (RAMME, 1920), des Hyménoptères parasites [*Mormoniella* (Chalcidien) (COUSIN *in* GRASSÉ, 1977)].

- certaines larves de Coléoptères : Dytiques (PORTIER, 1911), Carabes [*Hydrophilus*, *Hydrous*, *Procustes*, etc... (JORDAN, 1910; LENGERKEN, 1924)], Cicindèles (WIGGLESWORTH, 1930, 1965).
- toutes les larves de Plannipennes (GAUMONT, 1976).
- de nombreuses larves de Diptères, en particulier les *Asilidae*, comme j'ai pu le constater, les *Empididae* (TREHEN, 1971), les *Rhagionidae* (TSACAS, 1962), les *Tabanidae* (STAMMER *in* TSACAS, 1962) et les *Syrphidae* (LENGERKEN, 1924).

Cette exodigestion se réalise selon des mécanismes différents :
- sécrétion des glandes "salivaires" chez les larves de Plannipennes;
- intervention des glandes à venin chez certaines Araignées (*Filistatidae*);
- émission des produits de l'estomac chez la plupart des Aranéides et des Scorpions.

Chez de nombreuses espèces, des doutes subsistent quant à l'origine des sucs digestifs intervenant dans ce phénomène : il est difficile de déterminer si leur activité protéolytique provient des glandes salivaires seules, des glandes à venin, de l'estomac ou bien si ces différents organes ont une action cumulative.

Quels sont les mécanismes intervenant dans l'exodigestion des Asilides ? Y a-t-il une intervention des glandes à venin comme le pensent WHITFIELD (1925) et SEGUY (1927), des glandes labiales comme le suppose également le premier auteur ou se produit-il une émission des sucs stomacaux ?

A - Processus d'absorption de la proie

a) Observations :

Pour tenter de déterminer l'origine des sucs digestifs, j'ai utilisé trois espèces au cours de mes expérimentations : *Stenopogon sabaudus*, *Machimus rusticus*, *Machimus pilipes*. Les difficultés majeures rencontrées dans cette étude proviennent du fait que l'on ne peut guère alimenter et conserver ces Asilides en captivité au-delà de quelques jours. J'ai réussi cependant à les nourrir au moyen de deux procédés qui, sans correspondre à un comportement naturel, entraînent cependant, une fois le repas entamé, un processus de digestion tout à fait normal.

Le premier procédé consiste à placer deux Asilides dans une boîte exigüe. Les deux individus s'agrippent par leurs longues pattes et l'un d'eux parvient généralement à piquer l'autre après quelques minutes. Ces Diptères ne sont pas immunisés contre leur propre venin et meurent dans des délais variant de ving minutes à une heure.

Le second procédé est l'application d'un curieux comportement constaté chez *Machimus pilipes*. Si les individus sont maintenus deux à trois jours en milieu sec et sans nourriture et si on place ensuite un objet mouillé (un morceau de bois par exemple) au contact de leur trompe, ils aspirent avec avidité la fine pellicule d'eau recouvrant le support, recherchant la moindre cavité ou fissure pour y enfoncer leur trompe. Je n'ai jamais observé ce comportement dans la nature mais cette attitude semble correspondre à l'observation de FRISCH (*in* MELIN, 1923) concernant *Pamponerus germanicus* suçant la sève d'une plante. Quelques cas d'absorption d'eau par les Asilides sont signalés par LAVIGNE et HOLLAND (1969) à propos de *Lasiopogon polensis* Lavigne, *Stichopogon trifasciatus* Say, *Cyrtopogon willistoni* Curran, ces espèces absorbant fréquemment l'eau au bord des ruisseaux.

Ce comportement observé chez *M. pilipes* m'a donc permis de l'alimenter. En remplaçant le support par une larve vivante de Grillon préalablement trempée dans du Ringer, on provoque presque aussitôt chez le prédateur une certaine agitation dont le résultat est l'absorption rapide du liquide physiologique et la perforation de la proie. Cette absorption de liquide et l'ensemble des stimuli provoqués par les mouvements du Grillon déclenchent chez l'Asilide des mouvements d'agrippement de la proie et l'enchaînement immédiat des phases de l'acte moteur de prédation et, en premier lieu, la perforation de la proie. On constate, à cette phase du comportement, qu'il n'y a aucune exploration sensorielle préalable de la proie et que celle-ci est piquée le plus rapidement possible en différents endroits du corps, sans qu'il soit tenu compte de l'épaisseur de la cuticule. J'ai noté au cours de quinze cas de cannibalisme chez *Machimus pilipes* dont le revêtement cuticulaire est souvent épais et dur :

- 7 piqûres à travers la cuticule (pronotum, sternites et tergites abdominaux),
- 8 piqûres à travers une membrane (membrane collaire, pleurale, articulation des hanches).

b) Description des différentes phases d'absorption :

Après perforation de la proie[1], on observe à travers sa cuticule une aspiration presque immédiate de l'hémolymphe par l'hypopharynx de l'Asilide[2]. Cette phase, que j'appellerai "phase d'absorption initiale" est de courte durée (2 à 4 mi-

(1) La blessure infligée à la proie est de faibles dimensions et correspond au diamètre de l'hypopharynx de l'Asilide : 0,16 mm chez *Machimus pilipes* et *Stenopogon sabaudus*.

(2) Au début du repas, les Asilides adoptent une attitude passive et perdent leur agressivité, ce qui permet l'observation de leur comportement sous la loupe binoculaire. Les larves jeunes de Grillons dont la cuticule est transparente fournissent un bon matériel d'expérience.

nutes). La proie n'est pas encore immobilisée et continue à sa débattre.

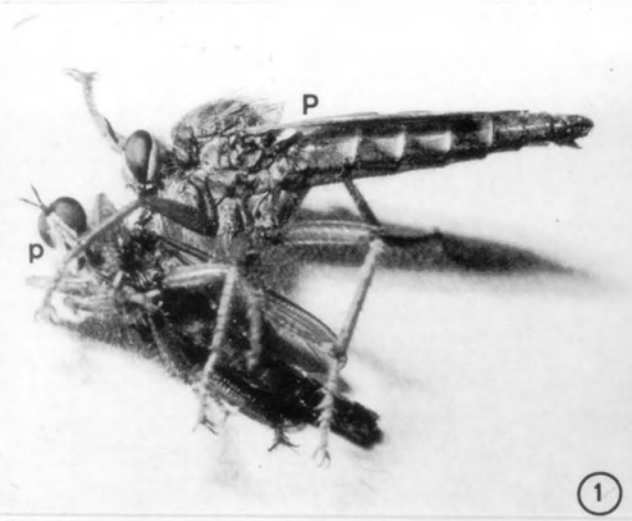
De l'hypopharynx planté dans le tégument jaillit ensuite un courant intense de liquide qui se répand immédiatement dans la proie et s'infiltre à travers les organes; la présence et les mouvements de ce liquide sont soulignés par de nombreuses bulles. Puis, brusquement, sans transition, ces sécrétions qui avaient envahi précédemment le corps de la proie, et qui contiennent maintenant de fines particules, sont de nouveau aspirées et entraînées vers la trompe de l'Asilide. Ces phases d'injection et d'aspiration de liquide se répètent ainsi pendant tout le repas jusqu'à dissolution plus ou moins complète des tissus de la proie.

Chez l'Asilide, deux types de comportement peuvent être mis en évidence au cours du repas :
- pendant l'absorption des liquides de la proie, le corps est immobile (Pl. XV, 1), seul l'hypopharynx pénètre plus ou moins profondément dans les tissus de la proie, sans doute pour favoriser une absorption plus importante des produits prédigérés;
- au cours des périodes de rejet des sécrétions, l'animal produit un violent effort de contraction : chez le mâle, les forceps s'écartent (Pl. XV, 2) et on constate au niveau des deux premiers sternites abdominaux une diminution des mouvements respiratoires suivis d'une forte dépression de cette région abdominale (Pl. XV, 4). Cette dépression de l'abdomen cesse dès le début du phénomène d'aspiration (Pl. XV, 3).

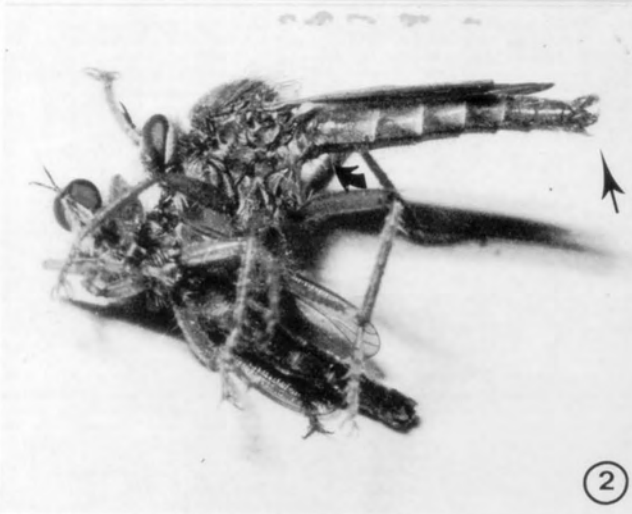
La durée de ces phases d'aspiration varie au cours du repas et augmente régulièrement de 30 à 90 secondes pendant la première demi-heure; elle atteint deux minutes à deux minutes trente au bout d'une heure et demie. Par contre, les phases de rejet varient très peu, du début à la fin (15 à 20 secondes). Cette alternance des phases d'injection et d'aspiration se poursuit jusqu'à la fin du repas. On constate que les contractions abdominales de l'Asilide coïncident bien avec les rejets périodiques des produits digestifs. Quelques observations et expériences le montrent :

Planche XV →

1-2 : *Stenopogon sabaudus*, cas de prédation (cannibalisme, la proie "p" à gauche est piquée au niveau du prothorax). Les manifestations externes qui apparaissent sur le corps du prédateur "P" au cours des deux phases principales de l'exodigestion sont visibles sur les photos. 1 : au cours de l'absorption, l'abdomen est arrondi; 2 : pendant l'expulsion, l'abdomen est plus ou moins déprimé (flèche) et les forceps s'écartent (flèche).
3-4 : *Machimus pilipes*, autre cas de prédation; seule une partie de l'abdomen du prédateur a été agrandie. 3 : pendant l'absorption, la distension des membranes pleurales est maximale; 4 : pendant l'expulsion, la dépression (flèche) des deux premiers sternites abdominaux est nettement visible.
5-7 : *M. pilipes*, coupe longitudinale de l'estomac au niveau de la constriction abdominale. 5 : eaa : estomac abdominal antérieur, eap : estomac abdominal postérieur; 6 : détail de l'épithélium de l'estomac abdominal antérieur (x 1200); 7 : détail de l'épithélium de l'estomac abdominal postérieur (x 1200).



1



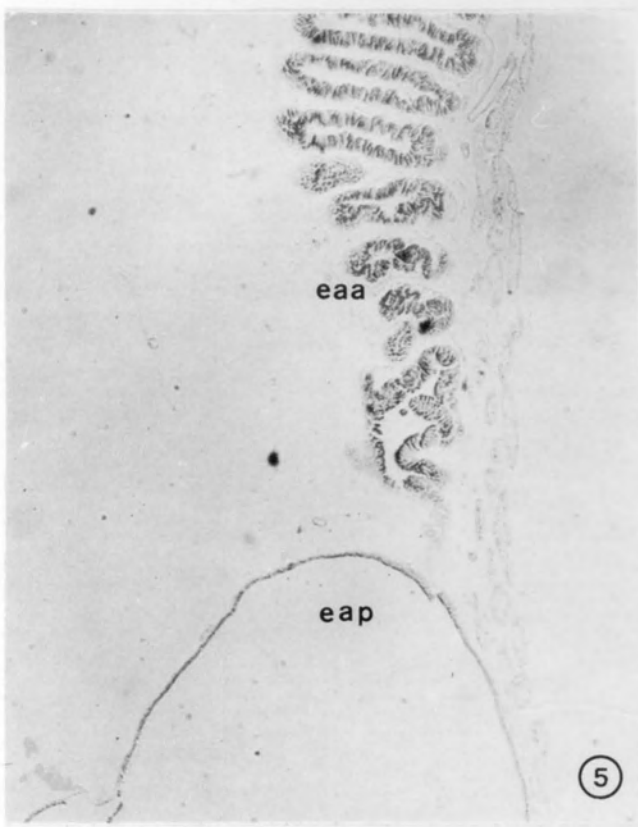
2



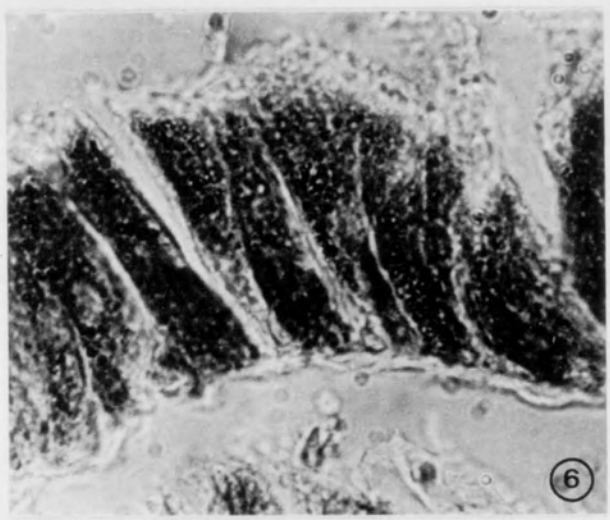
3



4



5



6



7

1°) Aussitôt après la contraction de l'animal et l'arrêt des mouvements respiratoires, le liquide jaillit à l'extrémité de l'hypopharynx.
2°) Lorsqu'on utilise des larves de Grillon à tégument mou, on observe qu'elles se dilatent, sous la pression des substances injectées, immédiatement après la compression de l'abdomen de l'Asilide. Elles ne reprennent leur volume initial qu'après l'aspiration des produits solubilisés.
3°) Si on sectionne une patte de la proie pendant le repas, au niveau de la hanche par exemple,(1) on constate après la première contraction de l'abdomen du prédateur un écoulement abondant de liquide au niveau de la blessure. Cette émission cesse quelques secondes après la reprise normale des phénomènes respiratoires (c'est-à-dire après l'absorption). Une deuxième contraction de l'abdomen entraînera une perte de liquide au niveau de la hanche et ainsi de suite.

Nous avons vu que la durée du repas varie en fonction de la grosseur de la proie; pour *M. pilipes*, elle se répartit comme suit :
- 1 h à 1 h 30 pour une larve de Grillon (10 mm);
- 3 h en moyenne pour une proie de la taille du prédateur (un autre *Machimus* par exemple);
- 4 h pour un Criquet adulte (*Locusta migratoria*)(2).

Si le repas est perturbé (ce qui est fréquent dans la nature), l'Insecte peut soit lâcher sa proie définitivement, soit retirer l'hypopharynx et demeurer ainsi quelques secondes aux aguets, la proie restant emprisonnée par une ou plusieurs paires de pattes. Dans ce dernier cas, le repas peut se poursuivre mais le Diptère qui avait immédiatement piqué sa proie au début du repas montre cette fois un comportement différent. La proie, devenue inerte, est explorée en tout sens par la trompe du prédateur et ne sera transpercée qu'au niveau d'une zone où la cuticule est moins épaisse.

Après le repas, les proies sont vidées en grande partie de leur contenu, toutes les substances liquides ont disparu et tous les organes en général ont été dissous, prédigérés et absorbés; seules quelques attaches musculaires et quelques trachéoles subsistent encore.

Les phénomènes de pompage au niveau de l'abdomen des Asilides, que j'ai eu l'occasion de décrire pour la première fois (MUSSO,1968b), ont été signalés depuis par LAVIGNE et HOLLAND (1969) chez la plupart des espèces américaines étudiées par ces auteurs. Il est donc vraisemblable que ce type de comportement caractérise la plupart, sinon tous les Asilides.

---

(1) Cette opération ne perturbe pas le repas.

(2) Cette expérimentation a été réalisée au laboratoire, les Criquets adultes de cette espèce ne constituant en aucun cas les proies naturelles de cet Asilide.

B - Etude des mécanismes intervenant dans l'exodigestion.

Examinons successivement le rôle des glandes salivaires et des différentes régions de l'estomac.

a) Cas des glandes labiales :

Deux auteurs seulement (WHITFIELD, 1925 et KAHAN, 1964) ont abordé le problème de la digestion extra-intestinale chez les Asilides. Le premier, après trois observations faites sur *Dioctria baumhaueri* et *Asilus craboniformis*, constate au moment du repas un écoulement abondant de salive, non pas hors de l'hypopharynx (comme on pouvait s'y attendre) mais hors de la trompe, ce liquide recouvrant parfois une grande partie du corps de la proie. Il en déduit que cette salive provient des glandes labiales et qu'elle joue un rôle actif dans la dissolution des tissus de la proie. Nous avons vu précédemment que cette hypothèse était à exclure, les canaux de ces glandes aboutissent à l'intérieur de la trompe et seul l'hypopharynx pénètre dans les téguments de la proie. Les travaux de KAHAN sur *Promachus*, en montrant que ces glandes n'avaient aucune activité protéolytique, confirment mes observations et excluent l'intervention de ces glandes dans la digestion externe des proies. D'autre part, les résultats obtenus en microscopie électronique ont montré, en révélant l'existence de mucosubstances acides, qu'il était possible d'attribuer à ces sécrétions salivaires un rôle de lubrifiant.

Si on élimine l'intervention des glandes labiales dans l'exodigestion, plusieurs solutions restent encore à envisager. Ce sont soit une action des glandes thoraciques, soit un rejet des produits stomacaux, soit une action conjuguée des deux; des broyats, respectivement de glandes thoraciques et d'estomac, montrent en effet l'un et l'autre une activité enzymatique (KAHAN). Pour essayer de préciser la part qui revient à l'émission des produits salivaires et stomacaux dans les mécanismes de la digestion externe, j'ai essayé de supprimer l'action des glandes thoraciques par une série d'expériences exposées ci-après.

b) Rôle des glandes thoraciques :

1°) Section du canal salivaire thoracique.

Après une légère anesthésie à l'éther acétique, les Asilides (*Machimus pilipes, Stenopogon sabaudus*) sont placés sur le dos et maintenus dans cette position sur une plaque de liège au moyen d'élastiques. On peut atteindre avec facilité le conduit salivaire situé sous l'oesophage à la face inférieure du cou et le sectionner.

La blessure est obturée au collodion. Les individus opérés récupèrent bien et manifestent aussitôt après l'opération un comportement normal mais ils meurent tous quelques heures plus tard. Le venin provenant du canal sectionné et qui s'écoule dans l'hémolymphe est sans doute à l'origine de leur mort.

2°) Ligature du canal salivaire thoracique.

On opère comme précédemment mais on ligature le canal salivaire à l'aide d'un fil de nylon très fin. Cette technique permet la survie de l'Asilide qui accepte la nourriture après l'opération.

Pour que le prédateur privé de venin puisse maintenir sa proie avec facilité, les Grillons sont ligotés au préalable.

Les observations concernent trois repas de 2 h environ. Les phénomènes de déglutition apparaissent toutes les 60 à 90 secondes comme chez un Asilide non opéré; mêmes observations pour les phases de "régurgitation" : toutes les 15 secondes environ. Les trois Asilides sont disséqués après le repas : on constate que le canal est toujours ligaturé et que la partie abdominale de l'estomac est remplie de substances alimentaires, preuve évidente d'une prise de nourriture.

Les proies piquées au niveau de l'abdomen sont en partie vidées de leur contenu, quelques fragments de tube digestif et quelques trachéoles sont encore en place; la région céphalique ne présente qu'une très faible liquéfaction. Un Insecte dévoré par un Asilide non opéré se trouve dans le même état après 1 h 30.

3°) Exérèse des glandes salivaires .

J'ai signalé dans les techniques opératoires (annexe) qu'il était possible de retirer l'ensemble des glandes salivaires chez les Asilides morts sans lésion importante d'organes. Cette opération est aussi réalisable sur des individus vivants mais demeure très délicate et les Diptères ainsi opérés ne s'alimentent ensuite qu'avec difficulté.

Après de nombreux essais infructueux, j'ai pu observer une prise de nourriture d'une durée de 1 h 45 (repas que j'ai interrompu involontairement au cours de l'observation). Le Grillon perforé à la face inférieure du thorax est vidé en grande partie : les graisses et toute la musculature (même celle des pattes) ont disparu, seuls demeurent le tube digestif et quelques filaments trachéens. Une proie dévorée par un Asilide non opéré se présente dans le même état mais après 1 h 15 environ.

L'absorption de la proie peut donc intervenir en l'absence des glandes thoraciques mais il semble que l'activité des sucs salivaires ne soit pas négligeable car on observe, chez tous les individus opérés, un ralentissement des phénomènes de prédigestion.

c) Rôle des sécrétions stomacales :

Avant d'étudier le rôle de ces sécrétions, j'effectuerai, pour faciliter la compréhension du texte, un bref rappel anatomique de l'appareil digestif des *Asilidae*; j'ajouterai également quelques remarques d'ordre histologique.

1°) Rappel anatomique du tube digestif (Fig. 36).

DUFOUR (1850 b) et OWSLEY (1946) l'ont décrit chez quelques espèces; il comprend :

- l'intestin antérieur ou stomodeum composé du pharynx, de l'oesophage et du jabot (non commun à tous les Asilides, il est présent chez les *Andrenosoma*, absent chez les *Machimus* et les *Stenopogon* étudiés). Cet organe paraît très inconstant d'un genre à l'autre. DUFOUR le signale chez *Dasypogon* mais il fait défaut chez *Asilus* et *Laphria*. OWSLEY le décrit chez *Erax*, *Promachus* et *Proctacanthus*. Aucune indication concernant cet organe n'est donnée par KAHAN (1964) sur les espèces du Proche-Orient.

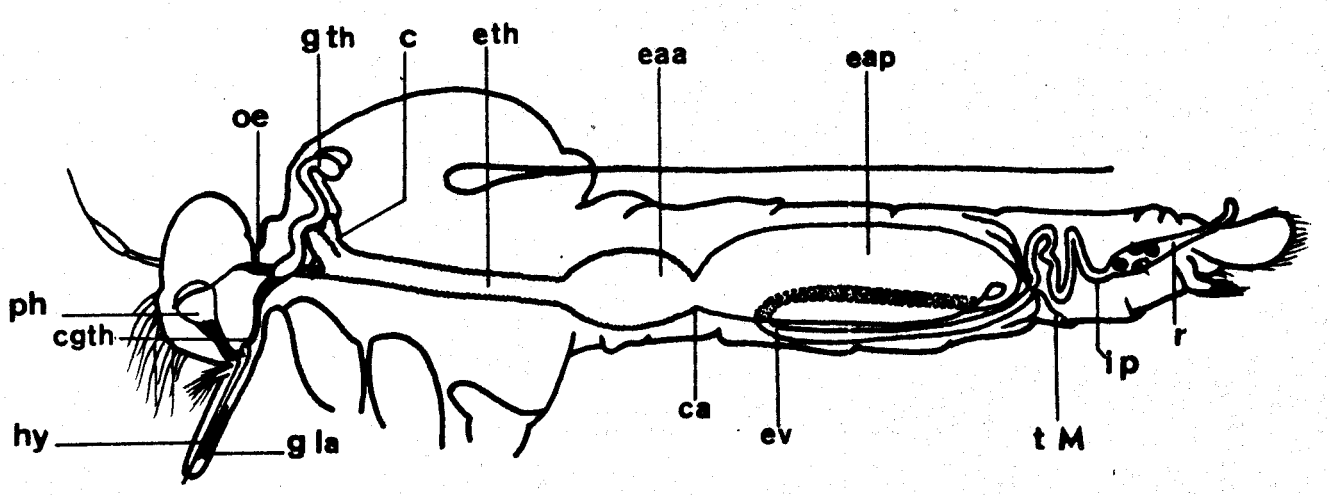


Figure 36 - *Machimus pilipes* : schéma de l'appareil digestif

c.a : constriction abdominale, c : caecum, c.g.th : canal des glandes thoraciques, e.a.a : estomac abdominal antérieur, e.a.p : estomac abdominal postérieur, e.th : estomac thoracique, e.v : estomac ventral, g.la : glande labiale, g.th : glande thoracique, hy : hypopharynx, i.p : intestin postérieur, oe : oesophage, ph : pharynx, r : rectum, t.M : tube de Malpighi.

- l'intestin moyen (estomac ou mésentéron) se divise en quatre régions distinctes. Par souci de clarté, j'attribuerai une terminologie différente à chaque région :

-- la première (estomac thoracique) est située entièrement dans le thorax. Pourvue antérieurement de deux caecums généralement accolés aux glandes thoraciques, cette

région stomacale est de forme tubulaire, rectiligne, de faible diamètre, avec une surface présentant un aspect annelé.

Les trois autres portions de l'intestin moyen sont situées dans l'abdomen :

-- la première partie abdominale (estomac abdominal antérieur) fait suite à l'estomac thoracique dont elle n'est séparée par aucune constriction. De faible longueur, elle est plus renflée que la région précédente et présente le même aspect annelé.

-- après cette portion, l'estomac se renfle en une sorte de chambre transparente, lisse, de forme ovoïde souvent très volumineuse (estomac abdominal postérieur). Elle occupe la plus grande partie de l'abdomen et se trouve séparée de la précédente par une constriction (c.a) et s'en différencie par l'aspect lisse et transparent de la paroi.

-- la partie terminale du mésentéron (estomac ventral) est étroite, de diamètre uniforme et décrit une boucle sous la portion abdominale précédente avant d'atteindre la région pylorique.

- l'intestin postérieur ou proctodeum, au départ étroit et très contourné, se renfle ensuite en ampoule rectale.

2°) Histologie.

L'étude histologique du mésentéron des Asilides réalisée par OWSLEY (1946) ainsi que mes propres observations en microscopie photonique confirment la présence de plusieurs régions stomacales distinctes :

- une première région comprenant les caecums, l'estomac thoracique (e.th) et l'estomac abdominal antérieur (e.a.a) (avant la constriction). Ces portions présentent une grande similitude et une structure qui correspond au schéma général du mésentéron des Insectes. Elle est constituée par un épithélium unistratifié reposant sur une lame basale mince : l'ensemble forme une assise très plissée, entourée par un réseau musculaire bien développé (Pl. XV, 5, p.153). Les cellules épithéliales de 30 à 35 µ de hauteur sur 6 à 7 µ de largeur possèdent un gros noyau unique de 5 à 6 µ et un nucléole volumineux. Le cytoplasme, coloré en rouge par le vert de méthyle-pyronine, est très riche en organites et inclusions et son extrémité apicale est généralement pourvue d'un plateau strié (Pl. XV, 6, p.153).

La présence de noyaux de grandes dimensions et de nucléoles volumineux semble indiquer une activité sécrétrice importante. Les nombreux organites et inclusions qui caractérisent ces cellules ainsi que la grande richesse de leur cytoplasme en ribonucléines montrent également que ces cellules sont le siège d'une synthèse protéinique intense.

- une deuxième région constituée par l'estomac abdominal postérieur (e.a.p) présente des différences importantes par rapport à la première région décrite (Pl. XV, 5, p.153) :

-- l'épithélium unistratifié forme avec la basale une assise non plissée;

-- le réseau musculaire est moins développé;

-- les cellules épithéliales sont aplaties et de plus petites dimensions (7 à 8 µ de hauteur sur 10 à 12 µ de largeur) (Pl. XV, 7, p.153);

-- les noyaux sont volumineux (5 à 6 µ de diamètre) mais le cytoplasme très réduit est pauvre en organites et inclusions et sa coloration en rose pâle après la coloration au vert de méthyle-pyronine indique une synthèse protéinique faible.

- une troisième région constituée par l'estomac ventral (e.v). Les cellules épithéliales ont à peu près les mêmes dimensions que celles de l'estomac thoracique mais l'assise formée par la basale n'est pas plissée et le cytoplasme semble moins riche en organites et en inclusions.

3°) Rôle des sécrétions.

Les observations et expériences précédentes sur les glandes salivaires ont montré que l'histolyse des tissus de la proie peut s'effectuer en l'absence de ces sécrétions et que l'émission des sucs stomacaux doit constituer le fait essentiel intervenant dans cette exodigestion.

Il faut remarquer que ces considérations s'appuient aussi sur plusieurs repas de *M. pilipes* et surtout de *S. sabaudus* chez lequel les mouvements de liquide parcourant l'oesophage au cours des différentes phases d'absorption et d'expulsion sont très visibles par transparence à travers la membrane collaire. Ces liquides qui cheminent dans l'oesophage ne peuvent provenir que du mésentéron.

On peut se demander de quelles régions stomacales proviennent les enzymes protéolytiques intervenant dans l'exodigestion. En examinant les mouvements de l'abdomen du prédateur au cours du repas, on constate qu'au moment de l'expression des fluides digestifs et de leur expulsion dans la proie, la dépression s'effectue au niveau du premier segment abdominal (Pl. XV, 4), zone correspondant à l'estomac abdominal antérieur (e.a.a). La région ventrale de l'abdomen, où est situé l'estomac abdominal postérieur (e.a.p), ne subit aucune modification. On observe, au contraire, au fur et à mesure de l'absorption des produits alimentaires, une dilatation de plus en plus importante de cette région jusqu'à distension complète des membranes pleurales en fin de repas. De plus, la dissection des Asilides, après le repas, montre que l'estomac thoracique (e.th) et sa région postérieure abdominale (e.a.a), précédant la constriction, sont toujours vides de substances alimentaires; par contre, celles-ci s'accumulent dans la partie abdominale postérieure (e.a.p). Cette portion, qui mesure 5 à 6 mm chez un individu à jeun depuis un ou deux jours, peut atteindre 10 à 11 mm après un repas de trois heures; le poids de l'animal varie en conséquence : 140 mg après deux jours de jeûne, 190 mg après un repas de trois heures.

A partir des observations précédentes concernant le comportement alimentaire des Asilides et des résultats obtenus en histologie, il semble que l'on puisse considérer l'estomac thoracique avec son prolongement abdominal (jusqu'à la constriction) et l'estomac abdominal postérieur comme deux régions distinctes par leur morphologie, leur histologie et leurs fonctions.

D'une part on peut envisager que les enzymes protéolytiques utilisées lors de la digestion externe sont sécrétées par l'épithélium de l'estomac thoracique, d'autre part on peut affirmer que l'estomac abdominal postérieur joue un rôle de réservoir où s'accumulent les produits alimentaires prédigérés et que cet épithélium stomacal sécrète sans doute des enzymes intervenant à un stade ultérieur de la digestion.

C - D i s c u s s i o n

Chez les Asilides, nous pouvons définir les principales phases de l'ingestion des proies de la manière suivante (Fig. 37) :

- Piqûre de la proie (Fig. 37, 1) :

Les sécrétions des glandes salivaires thoraciques sont injectées dans la proie par l'intermédiaire du salivarium et de l'hypopharynx; la proie est alors paralysée puis tuée par les protéines toxiques contenues dans le venin, la fraction enzymatique de la sécrétion salivaire entraînant un début de lyse des organes internes.

- Absorption rapide (Fig. 37, 2) (2 à 4 minutes chez *Machimus pilipes* et *Stenopogon sabaudus*) de l'hémolymphe et des substances liquides contenues dans la proie. Cette absorption est réalisée par l'intermédiaire de la contraction des muscles dilatateurs du cibarium [cibarial pump de OWSLEY (1946), basipharynx de WHITFIELD (1925)] et ceux de la pompe pharyngienne (oesophageal pump de WHITFIELD et pharyngeal pump de OWSLEY) qui font passer les aliments dans l'oesophage puis dans l'intestin moyen. Ces produits s'accumulent dans l'estomac abdominal postérieur.

- Contraction des muscles de l'estomac thoracique (Fig. 37, 3) et rétraction de ce segment entraînant l'émission des premiers sucs stomacaux qui sont expulsés dans la proie (la flèche situe le niveau de dépression du premier sternite abdominal, visible extérieurement; Pl. XIV, 3). Ce phénomène apparaît immédiatement après la phase initiale d'absorption. La valvule cardiaque décrite par OWSLEY et qui existe chez la plupart des Insectes semble jouer un rôle très secondaire chez les Asilides. On peut envisager, dès ce stade, la sécrétion des premières enzymes de l'épithélium de l'estomac abdominal postérieur (flèche).

- Succion et aspiration des sucs de la proie déjà prédigérés (Fig. 37, 4); ces produits s'accumulent dans l'estomac abdominal postérieur en arrière de la constriction abdominale.

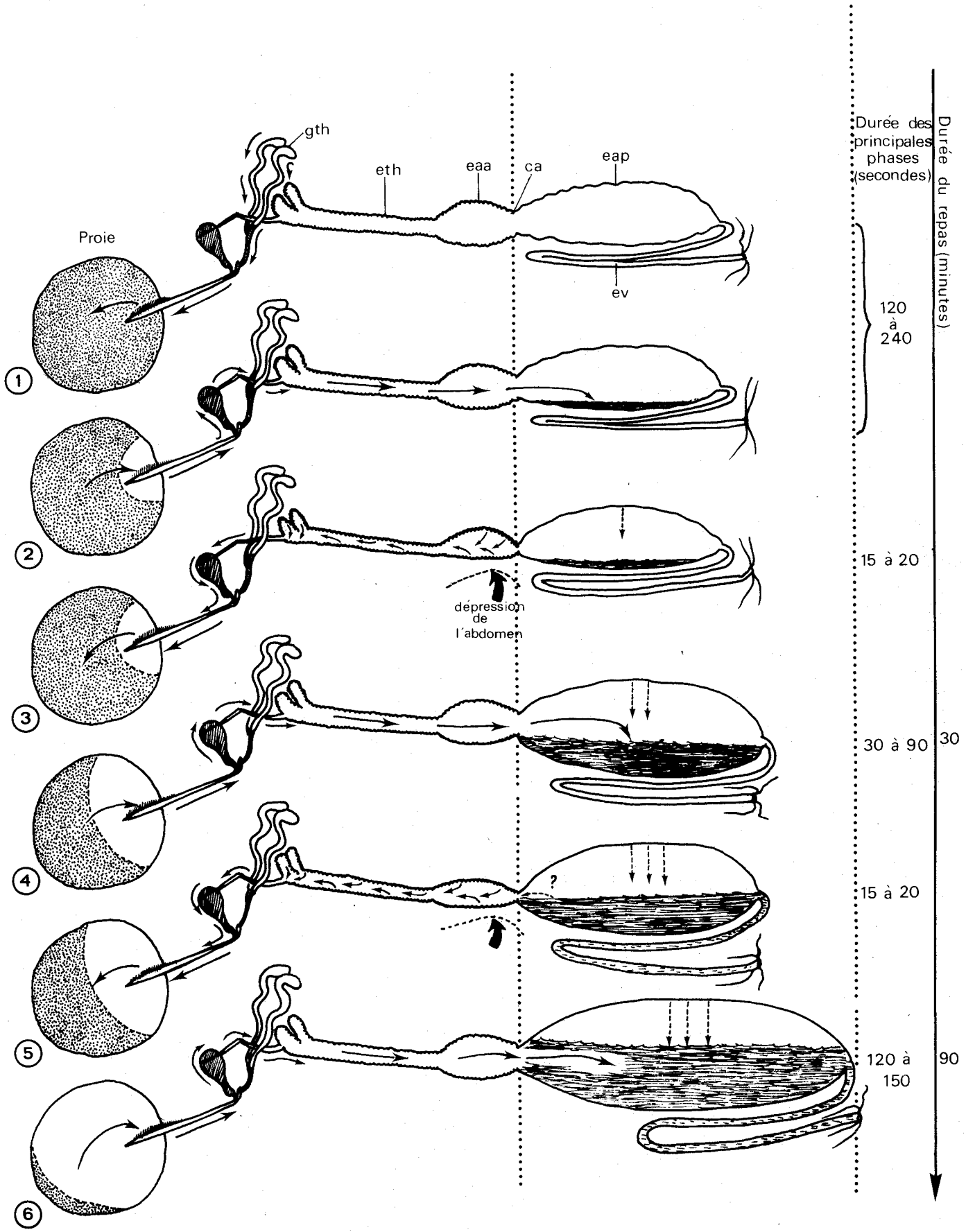


Figure 37 - *Machimus pilipes*

Représentation schématique de l'appareil digestif montrant les diverses phases de l'exodigestion au cours d'un repas de 90 minutes; la proie correspond à une larve de Grillon : 1 cm environ.
ca : constriction abdominale; eaa : estomac abdominal antérieur; eap : estomac abdominal postérieur; eth: estomac thoracique; ev : estomac ventral; gth : glandes thoraciques.

Ces différentes phases se succèdent jusqu'à la fin du repas; deux autres cas d'expulsion et d'aspiration ont été encore illustrés sur la figure 37 :

Fig. 37, 5 : Représentation schématique d'un autre cas d'expulsion des sucs digestifs vers le milieu du repas. La durée des périodes de rejet, qui est constante du début à la fin du repas (15 à 20 secondes), correspond sans doute à l'émission d'un volume égal des substances stomacales thoraciques.

Fig. 37, 6 : Aspiration en fin de repas des produits alimentaires liquéfiés. L'aspect et les dimensions de l'estomac thoracique n'ont pas varié contrairement à l'estomac abdominal postérieur dont les parois sont distendues et très transparentes et dont le volume s'est considérablement accru. L'augmentation progressive, au cours du repas, de la durée des phénomènes d'absorption est liée vraisemblablement à la quantité des produits solubilisés, plus importante en fin de repas.

Cette illustration schématique des différentes phases de la digestion externe des Asilides ne répond cependant pas à toutes les questions et certaines hypothèses ne peuvent encore être vérifiées expérimentalement.

En considérant, comme je l'ai fait, la région abdominale de l'estomac comme un réceptacle où s'accumulent les produits prédigérés, il faut admettre, en l'absence de valvule au niveau de la constriction abdominale, qu'au moment du rejet des sucs stomacaux thoraciques, les parois de l'estomac abdominal antérieur se collabent à ce niveau, jouant ainsi le rôle de valvule et empêchant le reflux des matières déjà absorbées (Fig. 37, 5).

Le rôle du jabot est encore ignoré. Considéré généralement chez les autres Insectes comme un réservoir alimentaire, il est aussi le siège de phénomènes de digestion (GRASSÉ, 1977). Chez les Asilides où il est présent, comme chez *A. bayardi* et *A. atra*, il est vide, aplati et collé à la face inférieure de l'estomac pendant les périodes de jeûne. Après un repas, sa région distale est gonflée et remplie de liquides alimentaires identiques à ceux observés dans l'estomac abdominal. Son inconstance selon les espèces prouve sans doute son rôle accessoire.

Les phénomènes d'absorption des substances nutritives s'effectuent sans aucun doute au niveau du mésentéron. En l'absence de toute étude, il m'est impossible actuellement de préciser s'il existe des segments spécialisés dans l'absorption et la sécrétion ou si ces processus sont effectués par les mêmes cellules comme c'est le cas chez beaucoup d'Insectes.

Ce travail, malgré le petit nombre d'espèces étudiées, semble permettre l'extension des résultats à tous les Asilides. Il met en évidence la remarquable uniformité qui caractérise le comportement trophique des espèces de cette famille, des plus peti-

tes aux plus grandes, et l'on peut ainsi envisager de grandes similitudes dans le fonctionnement de leur appareil digestif.

CONCLUSION

Le comportement trophique des Asilides présente des aspects variés au cours du développement et si une certaine uniformité caractérise les larves de dernier stade et les adultes, les deux premiers stades larvaires montrent quelques différences éthologiques importantes selon les espèces.

Les données relatives aux larves néonates demeurent exceptionnelles et il semble difficile, actuellement, d'établir une comparaison sur la biologie des espèces à ce stade du développement. Les larves de *Promachus yesonicus* sont considérées par KINOSCHITA (1940) comme des prédateurs. Nous avons vu que les larves de *Machimus rusticus* vivent aux dépens de leur réserve vitelline mais aucune information n'a été recueillie parmi les autres espèces étudiées et les observations concernant le genre *Mallophora* sont trop fragmentaires pour qu'on puisse les attribuer avec certitude à ce premier stade larvaire.

Les larves de deuxième stade de *M. rusticus* provoquent la mort de leur hôte et doivent être considérées comme des micro-prédateurs. Quant aux larves de *Mallophora* qui vivent aux dépens du même hôte pendant neuf mois, elles se comportent comme des ectoparasites classiques. Chez les Diptères *Bombyliidae*, DU MERLE (1973) observe des espèces ectoparasites et des espèces endoparasites. L'existence, chez les Asilides, de formes de transition entre les ectoparasites (*Mallophora sp.*), les micro-prédateurs (*M. rusticus*) et les prédateurs vrais (stades plus âgés de *M. rusticus* et des autres espèces observées) n'est donc pas, a priori, à exclure. En l'absence de nourriture, nous avons vu que les larves peuvent absorber les substances minérales et organiques contenues dans le sol et prolonger leur vie larvaire pendant plusieurs années.

Contrairement aux larves, les adultes présentent une grande homogénéité et manifestent des moeurs carnassières évidentes.

La comparaison de ce comportement peut s'étendre au mode d'ingestion des proies. Les larves II de *M. rusticus* se nourrissent des excreta et des exsudations de l'hôte ou se fixent à ses téguments au moyen des pièces buccales et aspirent son hémolymphe. Les larves plus âgées perforent la cuticule de la proie. Les organes internes sont broyés par les pièces buccales puis dissous par les sucs salivaires et ensuite aspirés. La digestion est de type extra-oral et la proie, comme chez l'adulte, est réduite à son enveloppe chitineuse externe.

La prédation atteint une plus grande spécialisation chez les adultes où certaines glandes salivaires se transforment en glandes à venin pour immobiliser et tuer les proies. Contrairement aux larves, les adultes ne mastiquent pas leurs proies et l'exodigestion est le fait d'un rejet important des sécrétions stomacales et non des glandes salivaires.

Il est incontestable que ces Diptères jouent, à tous les stades, un rôle important dans l'équilibre des communautés entomologiques et doivent être pris en considération dans toutes les études de dynamique des peuplements d'Insectes. Nous avons souligné précédemment l'impact de ces prédateurs aussi bien aux stades larvaires parmi les populations de Coléoptères *Scarabeidae*, de Diptères et d'Hyménoptères (genre *Hyperechia* : TSACAS et al., 1972) qu'à l'état adulte parmi les populations d'Hyménoptères, de Diptères, de Coléoptères et de Lépidoptères. Leur rôle économique ne peut être établi sans une approche préalable de la densité des populations larvaires et des adultes. Cette étude fera l'objet, en partie, du chapitre suivant consacré à l'écologie des *Asilidae*.

CHAPITRE III

ECOLOGIE DES *ASILIDAE*

INTRODUCTION

Les recherches écologiques concernant les *Asilidae* ont été jusqu'à ce jour peu importantes et peuvent être résumées brièvement. En Europe, ADAMOVIC à publié (de 1963 à 1973) une série de travaux apportant certaines données sur les rythmes d'activité, les chaînes alimentaires, les niches écologiques et la répartition de quelques espèces de Yougoslavie; à ce travail s'ajoutent les remarques écomorphologiques et phylogénétiques de LEHR (1969) en Asie centrale. Enfin, en Amérique, on notera les publications récentes de LAVIGNE et collaborateurs (1969 à 1975) qui donnent, pour un certain nombre d'espèces, quelques indications d'ordre écoéthologique. Il faut préciser par ailleurs que ces études concernent uniquement les Asilides à l'état adulte et qu'il n'existe aucun travail relatif à l'écologie des stades larvaires.

Il est vraisemblable que le faible développement de ces recherches écologiques tient à deux faits principaux, d'une part aux conditions difficiles d'observation et de capture des adultes, d'autre part aux difficultés inhérentes à la récolte des larves vivant dans le sol.

A l'état adulte, les Asilides vivent d'une manière isolée, sans rassemblement ni essaim comme on le constate fréquemment chez d'autres familles de Diptères. Certaines espèces sont solitaires ou vagabondes et leur capture est souvent le fait du hasard. De même, l'observation des grosses espèces (*Pogonosoma maroccanum*, *Dasypogon diadema*) dont les déplacements sont fréquents et effectués sur de longues distances, difficile dans un biotope peu étendu, devient impossible dans certaines zones rocailleuses et touffues de la Provence calcaire. Les individus sont capturés isolément à l'aide du filet à papillons, aussi les récoltes importantes (plusieurs dizaines d'individus au cours de la journée) demeurent exceptionnelles, interdisant toute approche quantitative de l'ensemble des populations.

A l'état larvaire, le principal obstacle qui s'attache à l'étude des Asilides est dû aux difficultés de récolte des spécimens. Pour les espèces à larves édaphi-

ques, vivant entre 20 et 30 cm de profondeur ou même plus, une analyse des communautés larvaires n'est réalisable qu'après le prélèvement et le tri de deux à trois tonnes de terre. A celà s'ajoute, comme nous l'avons vu dans le chapitre I, une diagnose souvent difficile de certaines formes larvaires.

J'ai donc tenté dans ce chapitre, après un bref aperçu sur la répartition des Asilides en Provence et l'énumération de leurs dates d'apparition et des périodes de vol, d'apporter quelques faits nouveaux relatifs à l'écologie de ces Diptères.

Ces résultats, obtenus à partir d'observations réalisées sur une ou plusieurs espèces ou plusieurs populations, concernent les migrations, la longévité imaginale, le rythme des activités journalières, l'importance et le rôle des Asilides au sein des communautés entomologiques. Dans ce dernier cas, il m'a paru intéressant d'entreprendre une étude précise de l'ensemble du peuplement (adultes et larves) d'une station.

I - GENERALITES SUR LA REPARTITION DES ASILIDES EN BASSE PROVENCE

Les Asilides sont fréquents dans toutes les collines qui entourent le bassin de Marseille et leur répartition résulte de facteurs éthologiques et écologiques particuliers. Il est possible, en effet, en fonction des modalités de la vie larvaire, de diviser les Asilides en deux catégories : d'une part les *Laphriinae* dont le développement larvaire et nymphal s'effectue dans le bois mort, d'autre part les *Asilinae, Dasypogoninae* et *Leptogastrinae* dont les larves vivent dans le sable ou la terre riche en humus. On peut donc considérer dans une première approche deux types principaux d'habitats :

- les troncs d'arbres morts
- le sol

1 - LES TRONCS D'ARBRES MORTS

Comme l'ont signalé LUCAS (1848), DUFOUR (1850 a), PERRIS (1871) et MELIN (1923), les larves des *Laphria*, des *Choerades* et de *Pogonosoma maroccanum* évoluent dans le bois mort, sous les écorces, dans le tronc des arbres, en compagnie d'autres Insectes. Il en est de même pour les *Laphriinae* que j'ai étudiées.

A - Les *Andrenosoma*

La présence de troncs coupés, de souches abandonnées, qui constituent leurs lieux de ponte, est indispensable au développement des représentants de ce genre.

Le Pin d'Alep (*Pinus halepensis*), en particulier, joue un rôle important dans leur répartition. Très répandu dans la région provençale et sur la plupart des collines environnant le bassin de Marseille, cet arbre est régulièrement décimé par le froid (celui de 1956 principalement) et le feu. Les innombrables troncs d'arbres morts abattus sur le sol, les souches encore en place et les amas de branches mortes constituent les habitats de prédilection des *Andrenosoma*.

Ces Asilides s'observent dans les clairières, les zones déboisées en bordure des forêts de Pins (environs d'Aix-en-Provence, versant sud de la chaîne de la Sainte-Victoire, de la chaîne de l'Etoile, etc...) ou dans des habitats plus xériques. Ainsi, dans certaines localités, malgré la disparition quasi-totale du Pin d'Alep, les *Andrenosoma* sont encore nombreux; ils se développent dans les vieux troncs abattus, enfouis plus ou moins profondément dans les divers types de végétations xériques. On les capture aussi bien à l'intérieur des associations xérophiles à Cistes blancs (*Cistus albidus*) et les buissons épineux à Chênes kermès (*Quercus coccifera*) (bois de la Trévaresse, le Camp, La Gardiole, etc...) que parmi les lavandaies de la Coutronne (massif de la Sainte-Baume) ou les garrigues à Romarins (*Rosmarinus officinalis*), à Bruyères (*Erica multiflora*) et à Ajoncs (*Ulex parviflorus*) du Pas de Belle-Fille (environs de Cassis).

Ces espèces fréquentent également les troncs isolés au milieu de prairies, de pelouses, le long des sentiers, des crêtes et même les billots de Pins entassés à proximité des scieries (Collobrières dans les Maures). D'une manière générale, les biotopes les plus riches en individus sont ceux abrités du vent, dont l'ensoleillement est important et la végétation abondante et variée. Ces conditions sont généralement réunies sur les versants sud, dans les fonds de vallons et de ravins (Puy du Murier dans le Massif du Garlaban, bois de la Selle dans la chaîne de Marseilleveyre, vallons de Saint-Joseph et de Notre-Dame des Anges dans la chaîne de l'Etoile). Les crêtes sont, par contre, peu fréquentées mais jamais totalement abandonnées.

Le Pin d'Alep n'est pas la seule essence utilisée par les larves d'*Andrenosoma*. J'ai trouvé *A. bayardi* sur les troncs de Pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) à la Sainte-Baume et sur le versant nord de la chaîne de l'Etoile. PERRIS (1871), dans les Landes, et J. TIMON-DAVID (1953), dans les Maures, signalent *A. atra* sur le Pin maritime (*Pinus pinaster*); en Corse (vallée du Fango, col de l'Illarata), j'ai capturé cette espèce sur les troncs abattus de Pins laricio (*Pinus nigra laricio*)*.

---

* Dans les forêts alpines (Hautes-Alpes : vallée du Champsaur), j'ai observé *Andrenosoma albibarbe* sur les troncs coupés et branches mortes de Mélèzes (*Larix sp.*) et de Sapins (*Abies sp.*).

B - *Pogonosoma maroccanum*

Cet Asilide partage avec *Andrenosoma* les mêmes biotopes mais sa capture demeure exceptionnelle en raison de sa rareté.

C - Les *Laphria* et les *Choerades*

Ces deux genres de *Laphriinae* fréquentent des zones plus humides que les espèces précédentes.

Les *Laphria* sont essentiellement sylvestres : *Laphria sp.* se rencontre exclusivement dans la hêtraie de la Sainte-Baume, *Laphria ephippium* s'observe dans les ripisilves, sur les troncs d'arbres morts échoués le long des berges des cours d'eau, en particulier sur Peupliers (*Populus alba* et *P. nigra* dans la vallée du Caramy et de l'Argens) et Pins sylvestres (Apt)*.

Les *Choerades* sont répandus dans les clairières, les sous-bois de Pins et de Chênes pubescents (*Quercus pubescens*), les lisières de forêts, les chemins forestiers. On les capture sur les branches et les rameaux secs mais aussi sur les feuilles des arbres et arbustes environnants; je n'ai pu, de ce fait, identifier avec certitude les essences qui les hébergent.

2 - LE SOL

Les trois sous-familles : *Dasypogoninae, Leptogastrinae, Asilinae* ont des larves édaphiques. La texture du substratum tient une place importante dans la répartition des espèces. Deux types d'habitats peuvent être distingués : d'une part les sols de calcaires compacts ou meubles et d'autre part les sols sableux.

A - Les sols de calcaires compacts ou meubles

Les calcaires urgoniens dominent dans la plupart des chaînes provençales et la végétation qui pousse de nos jours sur leurs affleurements ne reflète qu'imparfaitement l'aspect des anciennes forêts recouvrant la Provence.

Ainsi, la chênaie de Chênes verts, constamment décimée, est remplacée aujourd'hui par une végétation fortement dégradée. Les associations issues de cette chênaie subissent à leur tour les influences de la roche-mère et seront très différentes selon les caractères physico-chimiques du substratum.

---

* Cette espèce est également signalée sur d'autres essences : Hêtre (ZETTERSTED *in* MELIN, 1923) et Frêne (MELIN, 1923).

Sur les calcaires compacts dominent les Chênes kermès, les pelouses à *Brachypodium ramosum*, les éboulis à *Gouffeia arenarioides*, dernier degré de l'évolution régressive de la chênaie de Chênes verts.

Sur les calcaires plus meubles (marnes grises du Crétacé, argile rouge de l'Eocène), s'installent les garrigues à Romarins, à Bruyères et les prairies à *Brachypodium phoenicoides*, associations envahissant rapidement les cultures abandonnées.

Les sols calcaires sont le domaine d'un grand nombre d'Asilides; ils se tiennent posés à l'affût sur le sol, les pierres, les plantes herbacées, les arbustes mais une certaine spécificité existe selon les espèces dans le choix de l'habitat.

1/ Dans les cultures abandonnées, les prairies mésophiles de l'étage supraméditerranéen ou les pelouses xériques de l'étage méditerranéen, on observe dans la strate herbacée une très grande variété d'espèces : toutes les *Dioctria*, les *Dasypogon*, les *Leptogastrinae*, *Stenopogon sabaudus*, de nombreux *Asilinae*, dont la plupart des *Dysmachus*, etc... Quelques espèces comme *Stenopogon sabaudus*, *Dasypogon diadema*, *Dysmachus hamulatus*, *Dysmachus sp.*, *Dioctria rufipes* et probablement d'autres s'aventurent également dans les champs cultivés ou récemment fauchés.

2/ La lisière des champs cultivés, où la strate arbustive, souvent abondante, est composée d'Oliviers, d'arbres de Judée (*Cercis siliquastrum*), de Sumacs (*Rhus coriaria*), de Térébinthes (*Pistacia terebenthus*), de Chênes verts, constitue l'habitat préférentiel des espèces vivant à l'extrémité des branches et rameaux secs : *Heteropogon timondavidi*, *Holopogon venustus*, *Eutolmus kiesenwetteri*.

3/ Dans les garrigues touffues à Chênes kermès, les Asilides occupent surtout les sentiers et les emplacements dépourvus de végétation : ainsi, *Machimus pilipes*, *Epitriptus inconstans* s'observent dans les endroits caillouteux et accidentés, sur les affleurements recouverts d'un peu de terre. *Antiphrisson trifarius* accuse lui aussi une nette préférence pour les sentiers et les chemins. Les grosses espèces, *Stenopogon sabaudus*, *Dasypogon diadema*, traversent les zones touffues de la garrigue sans se poser, seules s'y arrêtent celles qui se perchent sur les extrémités élevées des branches mortes.

4/ Les chemins forestiers sont également fréquentés; ainsi, *Machimus pilipes*, *Antiphrisson trifarius*, *Asilus craboniformis* se rencontrent le long des sentiers, dans les forêts de Pin d'Alep. D'autres espèces, les *Choerades* en particulier, préfèrent, comme je l'ai indiqué précédemment, les forêts plus humides de Pins sylvestres, de Chênes verts ou de Chênes pubescents.

5/ Les pelouses de type steppique (en Crau) ne sont pas totalement désertées et peuvent abriter *Dasypogon diadema*, *Habropogon appendiculatus*, *Machimus fimbriatus*.

B - Terrains sablonneux

Si les espèces que nous venons de citer semblent assez peu influencées par la nature du substrat et se capturent dans les habitats les plus variés, d'autres au contraire ne se rencontrent que sur des sols sablonneux ou présentant une forte proportion de sable.

Nous avons vu (chapitre I) qu'un sol meuble est indispensable au développement d'*Antipalus varipes* dont les oeufs sont entièrement recouverts de grains de sable. Pour les autres espèces fréquentant ce biotope, aucune explication n'a pu être fournie jusqu'à présent mais il est certain que le facteur édaphique doit intervenir à un moment quelconque de leur cycle biologique.

L'origine du sable ne semble pas avoir une grande importance. Les espèces sabulicoles fréquentent :

- les sables dolomitiques, produits de l'érosion des dolomies grises, saccharoïdes, poudreuses et ruiniformes, du Portlandien inférieur et du Kiméridgien (chaîne de l'Etoile : Bouches-du-Rhône; vallée du Caramy, au sud de Tourves : Var),

- les sables provenant des dolomies néojurassiques des environs de Marseille (Mazargue), de Signes, d'Ollioules, des versants sud et ouest de la chaîne de la Sainte-Baume),

- les grès et sables du Turonien inférieur (Sainte-Anne d'Evenos),

- les sables siliceux des massifs cristallins des Maures,

- les sables provenant des alluvions fluviatiles déposés le long des ruisseaux et des rivières (Durance, Argens, Aille, Drac),

- les sables marins (presqu'île de Giens, plages de la Couronne, de Fos et dunes de tout le littoral camarguais).

Les espèces psammophiles n'ont pas toutes les mêmes exigences vis-à-vis de ce substrat. *Stichopogon inaequalis, S. elegantulus, S. scaliger* sont très localisés; les deux premiers ne s'observent que sur les rives sablonneuses de la Durance (Pont de Mirabeau), le dernier se rencontre uniquement sur les plages (Fos, Hyères). *Philonicus albiceps* fréquente à la fois les hauts de plage du littoral camarguais et les berges des ruisseaux et rivières, remontant jusqu'à 1500 m d'altitude (Hautes-Alpes), le long des rives de la Durance et du Drac. *Stichopogon schineri* se capture aussi bien sur les sentiers arides et secs de Notre-Dame des Anges (chaîne de l'Etoile, Bouches-du-Rhône) que sur les bancs humides des ruisseaux alpins (en bordure du Drac : 1500 m d'altitude).

Antipalus varipes, Machimus rusticus, Lasiopogon sp. montrent une préférence marquée pour les prairies mésophiles sablonneuses et ombragées des associations riveraines des gorges du Caramy (Var). *Machimus annulipes* fréquente les plages et les prairies incultes xériques de la chaîne de l'Etoile.

Pamponerus germanicus et *Stenopogon junceus* semblent tous deux plus eurytopes puisqu'on les observe à la fois sur les plages (Fos, Camargue, presqu'île de Giens), dans les prairies humides des bords du Caramy et parmi la végétation xérophile des sentiers de la chaîne de l'Etoile et de la Sainte-Baume.

3 - CONCLUSION

Le tableau 20, où sont consignées toutes les observations relatives à l'abondance générale des Asilides de Provence et à leur distribution dans les différents biotopes, permet de répartir les 75 espèces étudiées en cinq groupes principaux :

1/ Les espèces liées exclusivement aux troncs d'arbres morts (groupe I).

2/ Les espèces inféodées vraisemblablement aux arbres morts mais dont la capture s'effectue aussi dans d'autres biotopes (II).

3/ Les espèces localisées exclusivement sur substrat dur (III).

4/ Les espèces souvent ubiquistes ne paraissant pas rattachées à un type de sol particulier (IV).

5/ Les espèces exclusivement sabulicoles (V).

A partir de ces observations, il est possible de comparer les biotopes deux à deux et de définir ainsi des coefficients de ressemblance.

La formule utilisée est la suivante :

$$\text{F.R.F. (Faunal Resemblance Factor)} = \frac{2\,C}{N_1 + N_2} \quad \star$$

C correspondant au nombre d'espèces communes à deux biotopes, N_1 le nombre d'espèces recensées dans le biotope 1 et N_2 le nombre d'espèces recensées dans le biotope 2.

Les différentes valeurs obtenues avec cette formule figurent dans un tableau à double entrée (Tabl. 21).

Les coefficients d'affinité des biotopes, pris deux à deux, apparaissent à gauche de la diagonale. Le degré de ressemblance est apprécié par la valeur du coef-

---

★ Cette formule a déjà été utilisée par ADAMOVIC (1973) pour un peuplement d'Asilides de Yougoslavie.

Espèces	Abondance générale en Provence	Troncs d'arbres morts	Zones non sablonneuses								Zones sablonneuses								
			Pelouses steppiques	Champs cultivés	Prairies		Garrigue			Chemins forestiers	sables marins	sables rivières	Champs cultivés	Prairies		Garrigue			Chemins forestiers
					type mésophile	type xérique	lisière	végétation	sentiers					type mésophile	type xérique	lisière	étation	sentiers	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Andrenosoma bayardi	T	++++	I																
Andrenosoma atra	T	++++																	
Andrenosoma albibarbe	A	+++																	
Laphria ephippium	R	++																	
Laphria sp.	E	+																	
Pogonosoma maroccanum	R	++					II												
Pogonosoma minus	E	+																	
Choerades fuliginosa	R	+			+	+	+		+	+				+	+	+		+	+
Choerades marginata	E	+					+			+									+
Choerades fimbriata	E	+					+			+									
Choerades dioctriaeformis	E	+					+			+									
Choerades sp. cf. rufipes	E	+																	+
Choerades fulva	E	+																	+
Machimus fimbriatus	R	++			+	+	+	+	+	+									
Machimus dasypygus	R	+			+	+			+	+									
Dysmachus trigonus	E	+			+	+			+										
Leptogaster cylindrica pedonculata	E	+							+										
Habropogon appendiculatus	R	++				+													
Dysmachus sp.	E			+	+														
Leptogaster cylindrica	R		III		++				+										
Molobratia teutonus	E				+														
Dysmachus picipes	E				+														
Machimus atricapillus	E				+														
Neomochtherus sp. cf. schineri	E				+														
Epitriptus cingulatus	E				+														
Pyonopogon fasciculatus	E						+												
Machimus pilipes	T								++++	+++									
Erax punctatus	E								+										
Asilus barbarus	E									+									
Asilus craboniformis	E									+									
Epitriptus inconstans	R		++		+	++			+	+								+	+
Dasypogon diadema	T		++++	+++	++	+++	++	+	++	+			+++		+++	++	+	++	+
Eutolmus kiesenwetteri	A			+	++	++	++	++	+	+			+	++	++	+	+	+	+
Stenopogon sabaudus	T			+	++++	++++	++	+	+++	+			+	++++	++++	++	+	+++	+
Dioctria rufipes	A			+	++								+	++	++				
Dysmachus hamulatus	E			+	+								+		+				
Machimus setibarbus	R				+									+				+	
Dioctria wiedemanni	R				+	+								+	+				
Dioctria hyalipennis	R				+	+								++	+				
Dioctria claripennis	R		IV		+	+								+	+				
Dysmachus cristatus	E				+									+					
Heteropogon manicatus	T				+++	+	+							+++					
Dasypogon diadema cylindricus	R				+	+	+	+	+	+					+				
Dioctria baumhaueri	E				+	+								+	+				
Dioctria bicincta	E				+	+									+				
Cerdistus erythrurus	R					++			+					+	++				
Heteropogon timondavidi	T						+++	+	++	++						+++	+	++	++
Machimus atripes	E						+		+									+	
Holopogon venustus	A						++							+	+	++	+	++	+
Antiphrisson trifarius	A								++	+++		+						++	+++
Neomochtherus confusus	R								++									++	+
Holopogon melaleucus	E								+									+	
Pamponerus germanicus	A										+++	+		+	+	+	+	+++	+
Stenopogon junceus	A										+			++	++	+		+	+
Machimus annulipes	R										+				+	+			+
Philonicus albiceps	A										+++	++							
Stichopogon scaliger	E										+								
Stichopogon elegantulus	R											++							
Stichopogon schineri	R											+						++	
Stichopogon inaequalis	R											++							
Holopogon auribarbis	R											+							
Saropogon leucocephalus	R											+						++	
Machimus rusticus	T													++++	+	+			+
Machimus lacinulatus	R									V				++				+	+
Epitriptus setosulus	R													++				++	+
Lasiopogon sp.	R													++					+
Eutolmus rufibarbis	E													+					
Dysmachus fuscipennis	E													+					
Antipalus varipes	R													++					
Neoitamus cyanurus	E													+		+			
Holopogon fumipennis	E														+	+		+	
Holopogon nigripennis	E															+		+	
Crobilocerus auriger	E															+			
Epitriptus arthriticus	E																	+	
Neomochtherus aquitanus	E																	+	
Total des espèces	75																		

Tableau 20 - Répartition et abondance des Asilides dans les milieux étudiés

++++ T = Très abondant, supérieur à 100
+++ A = Abondant, entre 51 et 100
++ R = Rare, entre 11 et 50
+ E = Très rare, entre 0 et 10

ficient (F.R.F.) obtenu. Pour une valeur égale ou supérieure à 50, il indique une affinité faunistique avec les deux milieux comparés : au contraire, les valeurs très inférieures annoncent, dans une certaine mesure, une dissociation entre les espèces présentes dans l'une et l'autre des stations.

Une autre méthode graphique, la méthode des polygones (Fig. 38), permet de rendre compte de l'ensemble des résultats obtenus : les différents biotopes à comparer sont représentés par des points équidistants sur un cercle. Les biotopes présentant entre eux un certain degré d'affinité sont réunis par un trait plus ou moins épais selon la valeur du coefficient. Un noyau d'affinité sera formé par la réunion de plusieurs biotopes, tous réunis entre eux par un coefficient de valeur suffisante.

Plusieurs ensembles peuvent être distingués par l'utilisation de cette méthode.

1er ensemble :

Biotopes 2 - 4 - 5 - 6 - 7 - 8 - 9 : Cet ensemble réunit tous les biotopes non sablonneux à l'exception des champs cultivés (biotope 3). Cette zone peut être divisée en deux sous-ensembles :

2 - 4 - 5 : biotopes à végétation basse sur sol meuble.

6 - 7 - 8 - 9 : garrigue sur sol plus ou moins compact.

Les liens entre ces deux sous-ensembles se font par les sentiers (biotope 8) et la prairie de type xérique (biotope 5).

2ème ensemble :

Biotopes 13 - 14 - 15 - 16 - 17 - 18 : Deux noyaux peuvent être séparés :

13 - 14 : prairies sur sol sableux.

15 - 16 - 17 - 18 : garrigue sur sol sableux.

Le lien entre les deux sous-ensembles se fait, comme dans le cas précédent, par la prairie de type xérique (biotope 14) et la lisière (biotope 15).

3ème ensemble :

Biotopes 10 - 11 : Sables purs (marins et rivières). Ce petit ensemble, bien que géographiquement disparate, présente un coefficient de ressemblance de 0,46 et forme une entité car il est totalement séparé des autres ensembles.

4ème ensemble :

Biotopes 3 - 12 : Le coefficient de ressemblance est très élevé (0,90). C'est une association nette des biotopes artificiels (champs cultivés) indépendamment de la nature du substrat et présentant des affinités du point de vue du peuplement en Asilides avec certaines zones de la garrigue (végétation 7 et 16; cf. Tabl. 20).

5ème ensemble :

Totalement isolé des autres biotopes, cet ensemble (1) représente les troncs d'arbres morts.

Ces considérations et ces résultats montrent, en définitive, que malgré un désordre apparent, la répartition des Asilides est assez stricte et sous la dépendance de facteurs écologiques précis.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	13	0	0	1	1	4	0	1	4	0	0	0	1	1	1	0	1	4
2	0,00	7	1	5	6	2	2	6	4	0	0	1	1	1	1	1	2	2
3	0,00	0,15	6	6	3	3	3	3	3	0	0	5	3	5	3	3	3	3
4	0,05	0,30	0,37	26	15	7	5	10	8	0	0	5	11	12	4	3	6	6
5	0,06	0,50	0,26	0,69	17	7	5	9	8	0	0	3	9	11	4	3	5	5
6	0,29	0,19	0,30	0,35	0,45	14	6	8	11	0	0	3	5	6	6	5	7	7
7	0,00	0,30	0,50	0,31	0,43	0,60	6	6	6	0	0	3	2	4	4	4	4	4
8	0,06	0,46	0,24	0,44	0,50	0,48	0,48	19	11	0	1	3	4	6	5	4	10	8
9	0,27	0,34	0,27	0,38	0,48	0,73	0,54	0,62	16	0	1	3	5	5	5	4	7	8
10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5	3	0	2	3	3	1	2	3
11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,09	0,46	8	0	1	1	1	1	4	2
12	0,00	0,16	0,90	0,32	0,25	0,31	0,50	0,25	0,28	0,00	0,00	5	3	5	3	3	3	3
13	0,05	0,06	0,20	0,44	0,45	0,27	0,13	0,19	0,25	0,40	0,06	0,21	23	13	8	4	7	10
14	0,06	0,07	0,40	0,52	0,61	0,36	0,32	0,31	0,28	0,25	0,07	0,41	0,61	19	10	5	8	9
15	0,07	0,09	0,30	0,20	0,25	0,42	0,40	0,30	0,33	0,31	0,09	0,31	0,43	0,60	14	6	10	10
16	0,00	0,15	0,50	0,18	0,26	0,45	0,66	0,32	0,36	0,18	0,14	0,54	0,27	0,40	0,60	6	6	6
17	0,05	0,13	0,21	0,25	0,27	0,38	0,28	0,48	0,36	0,14	0,26	0,22	0,31	0,39	0,55	0,46	22	13
18	0,25	0,15	0,24	0,26	0,27	0,42	0,32	0,42	0,45	0,25	0,14	0,25	0,47	0,47	0,60	0,48	0,63	19

Tableau 21 - Coefficients d'affinité des biotopes occupés par les Asilides

Les numéros 1 à 18 indiqués sur les côtés du tableau correspondent aux biotopes mentionnés dans le tableau 20. A chaque biotope sont affectées une ligne et une colonne; le nombre d'espèces présentes dans chaque milieu est indiqué dans la diagonale. A droite de la diagonale, apparaissent les chiffres correspondant aux nombres d'espèces communes à deux biotopes (à l'intersection de leur ligne et de leur colonne respectives). A gauche de la diagonale sont réunis les coefficients d'affinité des biotopes pris deux à deux. Les coefficients d'affinité égaux ou supérieurs à 0,50 sont soulignés.

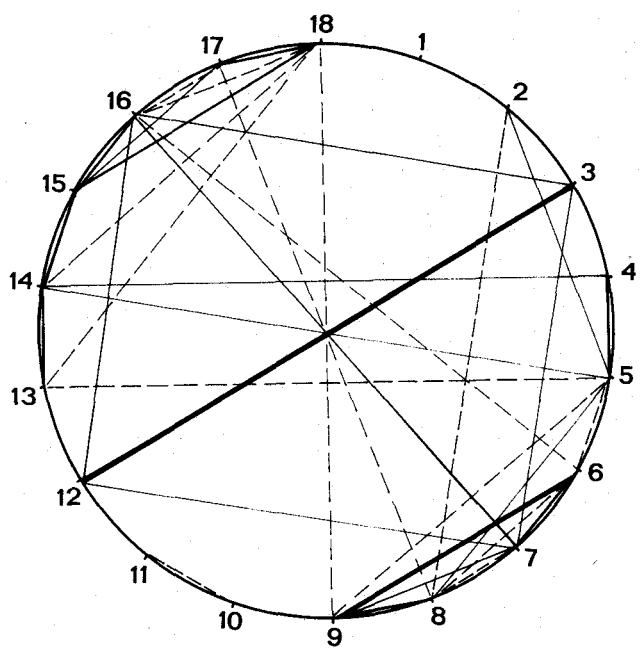


Figure 38 - Mise en évidence des noyaux d'affinité entre habitats par la méthode des polygones inscrits.
Coefficient d'affinité : —— > 50%
— — 45 à 49%

II - PERIODES DE VOL

Les premières indications concernant les dates d'apparition des Asilides de Provence ont été rapportées par J. TIMON-DAVID (1953). La comparaison de ses résultats avec mes observations me permet de préciser les dates de vol des principales espèces de cette région.

Il n'est pas toujours possible d'effectuer, pour chaque population, des observations qui s'étendent sur l'ensemble des périodes de vol, certaines espèces sont très rares ou très localisées et les renseignements les concernant sont peu nombreux; je mentionnerai néanmoins leur date de capture.

Plusieurs constatations se dégagent de l'examen de la figure 39 :
- les Asilides volent pendant une très grande partie de l'année, de février à novembre, ces deux mois extrêmes étant toutefois très pauvres en espèces (une et deux espèces seulement);
- l'abondance maximale se situe en juin et juillet, respectivement 46 et 48 espèces;
- pour une même espèce, les éclosions imaginales s'effectuent toujours à une époque déterminée. Ainsi, *Lasiopogon sp.*, *Dioctria rufipes*, *Machimus lacinulatus* s'observent uniquement au printemps. *Pamponerus germanicus* et *Eutolmus kiesenwetteri* volent au printemps et au début de l'été. Les genres *Heteropogon*, *Stichopogon*, *Holopogon*, *Dasypogon*, *Stenopogon* comprennent exclusivement des espèces estivales. Quant à *Machimus pilipes* et *Epitriptus inconstans*, on les rencontre vers la fin de l'été et le début de l'automne.
- d'une manière générale, les périodes d'activité sont comprises entre un et trois mois pour une même espèce*.

On relève deux exceptions dans cette liste : *Andrenosoma bayardi* et ***A.*** *atra*.
- *A. bayardi* dont les périodes de vol sont très étalées (173 jours);
- *A. atra* qui vole à deux époques distinctes de l'année : des derniers jours de l'hiver jusqu'à la fin du printemps d'une part et en automne d'autre part (il faut également signaler la capture exceptionnelle d'un individu en juillet).

Pour la plupart des espèces, les dates de capture permettent de déterminer la période de vol mais ne fournissent pas d'éléments essentiels concernant la durée de vie de l'adulte. On peut se demander si ces périodes de vol, valables pour l'ensemble d'une population, sont déterminées par la longévité de chaque individu de la même espèce ou par une superposition d'éclosions échelonnées dans le temps. C'est ce que nous allons considérer dans le chapitre qui suit.

---

* Certaines espèces n'ont été capturées qu'en très petit nombre d'exemplaires, en conséquence la détermination de leurs périodes de vol est imprécise.

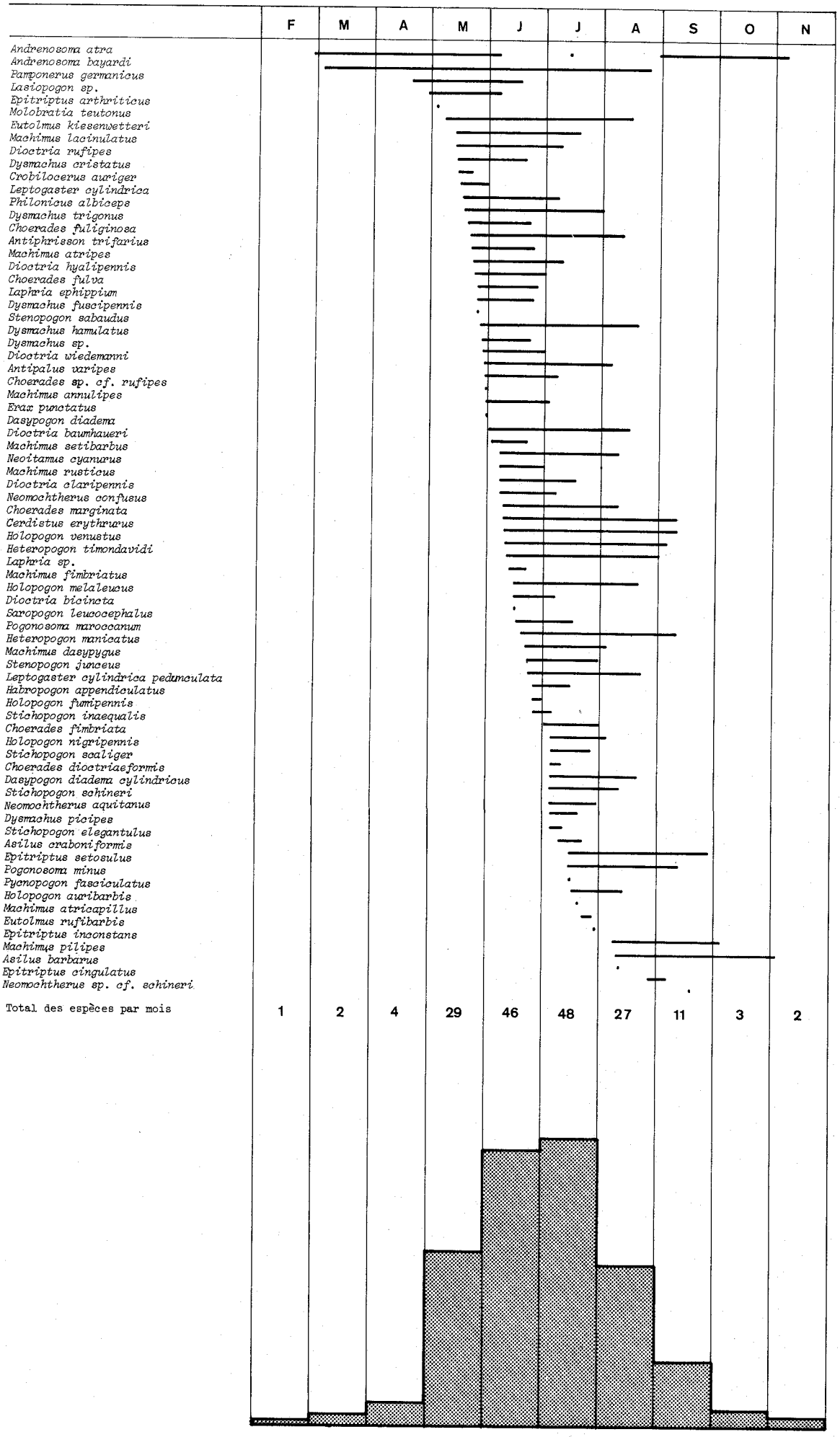


Figure 39 - Périodes de vol des principales espèces étudiées; le diagramme inférieur met en évidence le nombre d'espèces en vol pour chaque mois.

III - LONGEVITE IMAGINALE

Jusqu'à présent, les rares données concernant la durée de vie des Diptères avaient été obtenues à partir d'animaux captifs (SEGUY, 1950), ce qui est peu significatif. D'après cet auteur, "la durée de vie, chez les imagos des Diptères, ne dépasse pas deux mois en moyenne pour la majorité des espèces" mais aucune mention n'est faite pour les Asilides et l'énumération des dates de capture qu'il donne dans un travail antérieur (SEGUY, 1927) n'apporte aucune donnée complémentaire. MELIN (1923) estime que la longévité de l'adulte doit être sensiblement égale ou supérieure à celle de la nymphe, c'est-à-dire deux à trois semaines. HULL (1962) indique, pour la faune américaine des Asilides, "A few species have short lives of but a week or ten days, aggregates of other species may live for six months ... *Nerax interruptus* Macq., an ubiquitous species, appears early in june and lasts until november or later".

Il ne semble pas que cet auteur fasse de distinction entre la durée de vie d'un individu et la durée de vol de la population dans son ensemble.

J'ai donc essayé, en utilisant la méthode des marquages*, de connaître quelle était la longévité imaginale des Asilides.

Pour ce travail, j'ai prospecté les quatre biotopes suivants :

1/ Une prairie mésophile à *Brachypodium phoenicoides* (vallée du Caramy, surface approximative : 7000 m^2);

2/ Un chemin situé dans la garrigue xérique à *Ulex parviflorus* (chaîne de l'Etoile, longueur : 50 m);

3/ Un vallonnement dans les collines des environs de Cassis dont la végétation est constituée par une garrigue à Romarins, à Bruyères et à Ajoncs (surface : 1 hectare environ);

4/ Un plateau situé dans les collines de Marseilleveyre (environs de Marseille) s'étendant en bordure d'une forêt de Pins (surface approximative : 1/2 hectare).

Dans la première station, j'ai marqué l'ensemble des individus appartenant au peuplement d'Asilides, soit 25 espèces; dans les trois autres, mes recherches ont porté exclusivement sur *A. bayardi*.

Résultats

Dans la première station, le comptage direct par capture m'a permis de dé-

---

* Voir en annexe la méthode de capture et de marquage.

nombrer 514 Asilides pendant une période de récolte étalée sur cinq mois environ (29 avril - 20 septembre); 62 individus ont été recapturés, soit 12% du peuplement. On constate que le pourcentage des petites espèces (moins de 15 mm) recapturées est beaucoup plus faible (6 recaptures sur 201 individus marqués, soit 2,98%) que celui des grosses espèces (56 recaptures sur 313 individus marqués, soit 17,89%).

Dans les trois autres stations, j'ai capturé et marqué 347 *A. bayardi* du 27 mars au 22 août; 96 individus ont été recapturés, soit 27,6%.

Le temps, séparant les captures extrêmes pour un même individu, est porté dans le tableau 22 :

- pour *A. bayardi*, on constate que quatre individus ont vécu plus de 50 jours après leur première capture et que cette période dépasse un mois pour 30 individus (durée moyenne de vie obtenue pour les 96 individus = 21,88 ± 2,72 jours);

-pour les espèces recensées dans la station du Caramy,l'intervalle entre les captures extrêmes est inférieur à celui de *A.bayardi* :4 Asilides seulement (3 *Stenopogon sabaudus*, 1 *Machimus rusticus*) ont une longévité comprise entre 3 semaines et 1 mois. La durée moyenne de vie est de 9,69 ± 2 ,25 jours pour les 29 *S.sabaudus* et 11,4 ± 1,94 pour les 22 *M.rusticus*.

Une remarque s'impose à l'examen de ces résultats:les prélèvements ayant lieu en général une fois par semaine,il serait logique,pour serrer de plus près la durée de vie maximale de l'espèce,d'ajouter une à deux semaines à la durée moyenne de vie précédemment établie.On peut,en effet,raisonnablement admettre qu'il y a peu de chance pour que les individus soient capturés et marqués le jour-même de leur éclosion et pour qu'ils soient repris le jour-même de leur mort.

Ces résultats obtenus chez les Asilides semblent correspondre, en partie, aux estimations faites par MELIN (1923) et SEGUY (1950) sur la durée de vie imaginale des Asilides et des Diptères (2 à 3 semaines pour MELIN, 2 mois pour SEGUY).

Discussion

On est tenté de croire, en comparant les périodes de vol et les durées de vie des espèces, que les Asilides ayant les plus longues périodes de vol ont aussi la longévité imaginale la plus étendue. Il est certain qu'*A. bayardi* doit se manifester à l'état d'imagos durant une période plus longue que *S. sabaudus* ou *M. rusticus* puisque sa durée de vie imaginale peut atteindre 50 à 55 jours pour plusieurs individus alors que la durée des périodes de vol de *S. sabaudus* ou *M. rusticus* est comprise seulement entre 42 et 49 jours.

Espèces	Nombre d'individus marqués	Périodes de vol (jours)	Nombre d'individus recapturés	Temps séparant les captures extrêmes pour un même individu
Andrenosoma bayardi	347	Environs de Cassis : 129 Marseilleveyre : 90 Chaîne de l'Etoile : 123 Durée maximale en Provence : 173	96	1 à 9 jours = 24 individus 10 à 19 jours = 21 individus 20 à 29 jours = 21 individus 30 à 39 jours = 22 individus 40 à 49 jours = 4 individus 50 à 55 jours = 4 individus
Dioctria rufipes	49	Dans la station du Caramy 32	3	7 jours
Machimus lacinulatus	40	45	2	7 jours
Epitriptus setosulus	53	58	1	7 jours
Antipalus varipes	26	41	2	7 jours = 1 individu 12 jours = 1 individu
Stenopogon junceus	39	44	3	7 jours = 1 individu 19 jours = 2 individus
Stenopogon sabaudus	120	49 Durée maximale en Provence : 89	29	1 à 9 jours = 21 individus 10 à 19 jours = 5 individus 20 à 27 jours = 3 individus
Machimus rusticus	96	42	22	1 à 9 jours = 9 individus 10 à 19 jours = 12 individus 20 jours = 1 individu

Tableau 22

La longévité imaginale de *A. bayardi*, bien que déterminée de façon assez précise, ne suffit pas à expliquer à elle seule l'étendue plus importante du cycle d'activité de l'ensemble de la population. En fait, la méthode de marquage m'a permis de constater chez cette espèce un renouvellement permanent de la population par suite d'apparitions régulières de nouveaux individus s'échelonnant de mars à la fin août avec une abondance maximale en mai et dans la première quinzaine de juin.

L'existence d'une succession dans les éclosions a été vérifiée par comptage des exuvies nymphales qui restent fixées sur les troncs d'arbres après le départ de l'imago. Le recensement a été réalisé dans une seule station (chaîne de l'Etoile), le biotope prospecté étant constitué par un gros tronc de Pin abattu sur le sol (8 m de long, 50 cm environ de diamètre : Tabl. 23, Fig. 40).

Dates	15 mars	25 mars	3 avril	22 avril	13 mai	24 mai	3 juin	22 juin	28 juin	30 juin	1er juillet	4 juillet	15 juillet
Nombre d'exuvies nymphales	1	2	2	3	4	7	5	1	3	1	0	0	0

Tableau 23

Récolte d'exuvies nymphales d'*A. bayardi* dans le massif de l'Etoile au printemps 1969

Le comptage des exuvies nymphales ne peut être pratiqué pour les espèces vivant dans la strate herbacée (*Machimus rusticus, Stenopogon sabaudus*, etc...) en raison de difficultés multiples; le recours à d'autres moyens est donc indispensable. C'est ainsi qu'en étudiant le comportement et le mode de vie larvaire de ces espèces, il m'est arrivé de récolter dans le sol, au cours de la même journée, 15 nymphes vivantes de *Machimus rusticus*. Ces nymphes, maintenues dans les conditions du laboratoire, ont donné naissance à 14 adultes. Les éclosions imaginales ont eu lieu presque en même temps et se sont échelonnées sur une période très courte (1 à 5 jours).

Nous avons vu également, dans le chapitre I, que les larves de *M. rusticus* élevées au laboratoire se sont nymphosées à 15 jours d'intervalle seulement malgré des conditions différentes d'élevage et des variations quelquefois très nettes dans la durée des stades larvaires, d'un individu à l'autre.

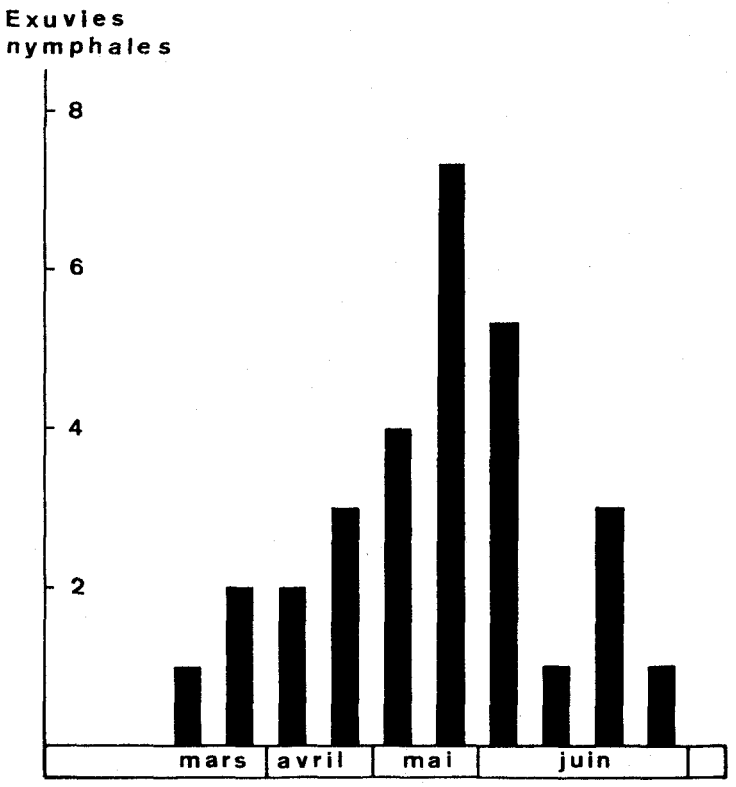


Figure 40 - Illustration graphique du tableau 23

Il semble donc, d'après ces deux observations, que chez cette espèce les éclosions imaginales s'effectuent, pour l'ensemble de la population, en un temps relativement court.

Bien que ces considérations ne concernent que quelques espèces, il est possible d'envisager chez les Asilides des espèces à éclosions imaginales étalées sur plusieurs mois (cas d'*A. bayardi*) et des espèces où se produit une contraction de la durée des périodes d'éclosions comme on a pu le constater chez *M. rusticus*. On peut regretter que HULL (1962) ne fournisse aucune précision sur les données qu'il présente à propos de la faune américaine et sur *Nerax interruptus* en particulier dont la durée des périodes de vol est à peu près identique à celle d'*A. bayardi*.

IV - RYTHME DES ACTIVITES JOURNALIERES

Tous les Asilides manifestent au cours de la journée plusieurs types d'activités : recherche et capture de la proie, absorption de la nourriture, accouplement et ponte. ADAMOVIC (1963 a), le premier à avoir étudié les activités journalières de quelques Asilides (en Yougoslavie), note les divers comportements d'une population au cours de la journée. Chaque demi-heure, l'auteur dénombre chez les mâles et les fe-

melles les repas, les pontes et les accouplements. DENNIS et LAVIGNE (1975) procèdent d'une façon à peu près identique pour les espèces américaines. Cette méthode donne une vue d'ensemble de la population mais n'apporte aucune indication précise sur les activités journalières d'un individu déterminé.

Pour identifier individuellement tous les représentants d'une population, j'ai utilisé la méthode des marquages, plus particulièrement chez *Andrenosoma bayardi* (MUSSO, 1971). Cette espèce a été choisie parce qu'elle est peu farouche, d'une approche aisée et d'une observation assez facile; très localisée, elle ne se rencontre que sur les souches et les troncs abattus, ce qui limite considérablement les zones de recherches; de plus, dans certaines localités où les arbres sont rares et isolés, on retrouve souvent les mêmes individus sur les mêmes arbres.

Ce travail a été réalisé dans le vallon de Saint-Joseph (chaîne de l'Etoile); les troncs de Pins d'Alep y sont peu nombreux, épars çà et là le long des crêtes ou enfouis plus ou moins profondément dans les buissons de Chênes kermès. Les *Andrenosoma* se tiennent de préférence dans le fond du vallon, sur un gros tronc de Pin abattu, au milieu d'un sentier; c'est dans ce biotope que toutes mes observations sur *A. bayardi* ont été effectuées.

Au cours de cinq journées présentant des conditions météorologiques identiques, j'ai pu réaliser une centaine d'observations individuelles. Cependant, il arrive fréquemment que les *Andrenosoma* quittent le tronc à un moment quelconque de la journée et disparaissent pendant un temps plus ou moins long; il n'est donc pas possible de prendre en compte l'ensemble de ces observations. Sept individus seulement ont pu être suivis sans interruption pendant 13 heures (de 6h à 19h); trois autres ont été perdus de vue momentanément au cours de la journée, ils figurent néanmoins dans le tableau 24 et la figure 41.

Mise en évidence des activités

A 6 heures, le biotope étudié est encore dans l'ombre; les *Andrenosoma* situées à la face inférieure du tronc demeurent immobiles*.

Vers 8 heures, l'élévation des températures de l'air et de la surface du tronc ainsi que l'augmentation de l'intensité lumineuse provoquent l'entrée en activité de la plupart des Asilides. En quelques minutes, ils apparaissent sur les écorces supérieures du tronc et adoptent le comportement caractéristique de nombreux Diptères : la tête et les ailes sont brossées et frottées à l'aide des pattes. A partir

* Les Asilides marqués les jours précédents sont facilement reconnaissables; les individus récemment éclos n'ayant fait l'objet d'aucun marquage sont capturés, marqués puis relâchés.

de cet instant, se succèdent les vols de reconnaissance, les attaques de proies, les repas, les poursuites entre mâles et femelles, les accouplements et les pontes. Ces diverses activités, entrecoupées de périodes plus ou moins longues de "repos" passées à l'affût sur le tronc, ne prendront fin qu'aux dernières heures de la journée.

Le détail de ces activités, c'est-à-dire le nombre, la durée, la périodicité des repas, des pontes et des accouplements, est indiqué dans le tableau 24 et la figure 41.

	1 Repas		2 Accouplement		3 Ponte		4 Durée totale des activités (mn)	5 Périodes de "repos" (mn)
	Nombre	Durée (mn)	Nombre	Durée (mn)	Nombre	Durée (mn)		
♂ n° 1	7	103	2	93			196	464
♂ n° 2	8	92	4	81			173	487
♂ n° 3	8	117	3	89				
♂ n° 4	10	165	3	124			289	371
♂ n° 5	7	106	4	147			253	407
♀ n° 1	9	104	2	85	1	55	244	416
♀ n° 2	6	99	4	160	1	45	304	356
♀ n° 3	4	83	5	147				
♀ n° 4	9	145	3	117			262	398
♀ n° 5	5	53	2	74	1	70		

Tableau 24

Durée totale des activités = 660 minutes (8-19 h)
Les indications portées dans les colonnes 4 et 5 ne correspondent qu'aux 7 individus ayant fait l'objet d'une observation continue (6-19 h).

Résultats

Ces observations m'ont permis, entre autres, d'évaluer le nombre de proies absorbées par un *Andrenosoma* au cours d'une journée : 4 à 10 selon les cas, 8 en moyenne si l'on ne tient compte que des individus ayant fait l'objet d'une observation continue.

La durée des repas est variable et dépend de la grosseur des proies; j'ai pu noter dans cet habitat :

- 26 repas réalisés entre 4 et 10 minutes pour les Insectes de petite taille (*Phyllotreta, Halictus*)
- 40 repas entre 11 et 20 minutes pour certains *Ichneumonidae*
- 6 repas entre 21 et 30 minutes pour les Diptères (*Muscidae, Syrphidae, Tachinidae*)
- 1 repas de 40 minutes pour un gros *Formicidae* ailé (*Formica fusca*).

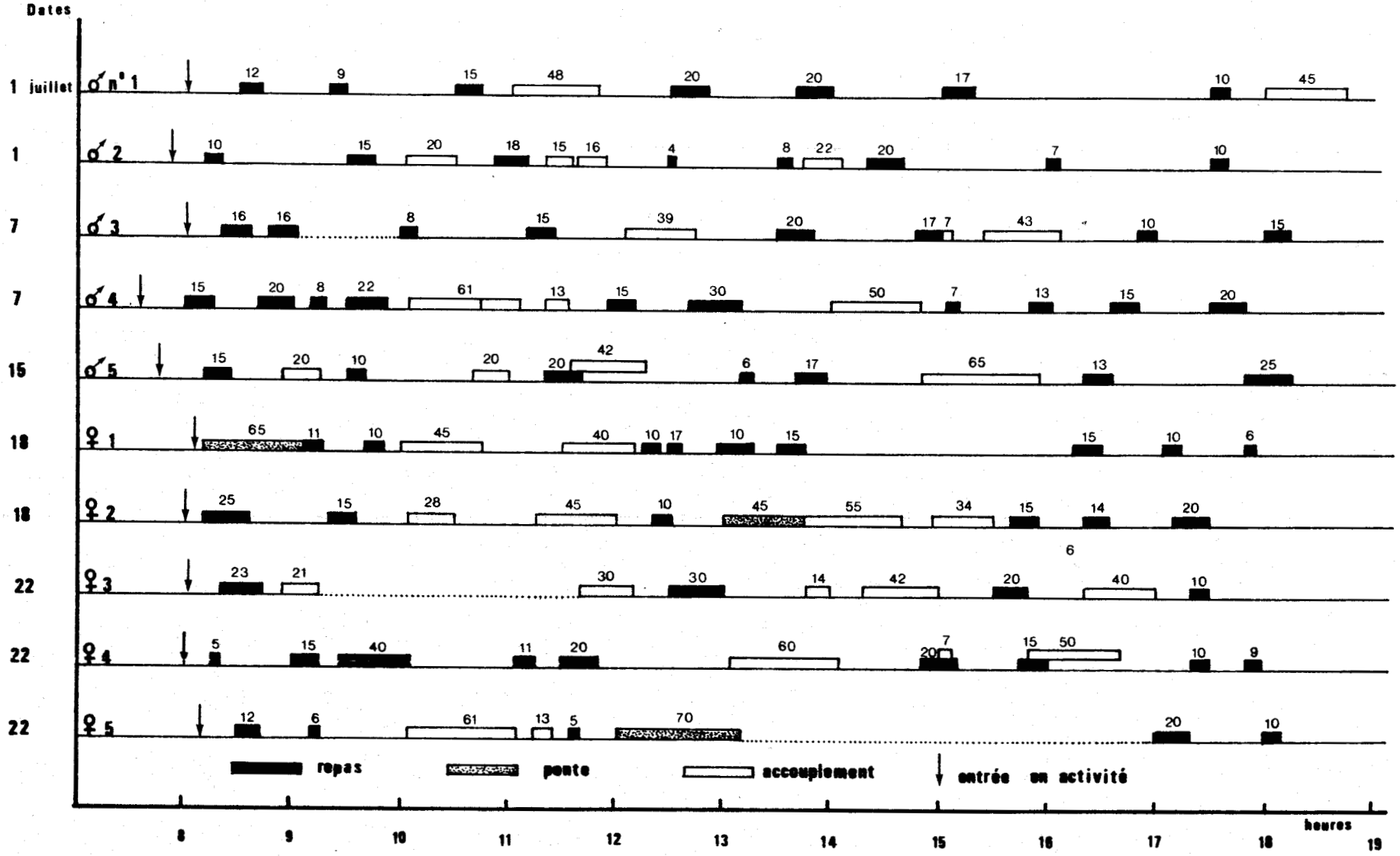


Figure 41 - Rythme des activités journalières de 10 *Andrenosoma bayardi* pendant le mois de juillet 1969 (la durée totale des activités est portée dans le tableau 24). La durée des activités est exprimée en minutes (chiffres placés au-dessus). Mâle n° 3, femelles n° 3 et n° 5 : les pointillés signalent la disparition momentanée des individus.

Dans le cas de proies volumineuses (*Vespula germanica*), la durée du repas peut dépasser une heure.

Selon les individus, le temps consacré à s'alimenter varie ainsi de 92 à 165 minutes au cours de la journée.

La durée de la copulation est également variable, de 81 à 160 minutes mais le nombre des accouplements semble le plus généralement égal à 3 ou 4. Dans quelques cas (♂ n° 5 et ♀ n° 4, Fig. 41), l'accouplement peut se produire pendant la consommation de la proie.

En totalisant le temps employé pour la ponte, les accouplements et l'absorption des proies, nous constatons qu'il est très inférieur au temps que l'on pourrait qualifier "d'inoccupé". Cette période de "repos" est utilisée dans sa quasi-totalité à attendre, guetter et traquer les proies [173 minutes d'activité pour 487 minutes "d'attente" chez le ♂ n° 2 par exemple, qui constitue un cas extrême (Tabl. 24)].

Ces observations sont en contradiction avec l'opinion très répandue chez quelques auteurs (MELIN, 1923; SEGUY, 1927; J. TIMON-DAVID, 1953) selon laquelle les Asilides sont des prédateurs voraces et que leur proie aussitôt dévorée, ils en recapturent une autre. En fait, chez les *Andrenosoma* et également chez *Eutolmus kiesenwetteri*, *Pamponerus germanicus*, *Heteropogon timondavidi*, les proies ne sont pas appréhendées en série mais bien souvent des intervalles de une à plusieurs heures séparent la capture de deux proies successives.

Je soulignerai particulièrement les exemples suivants (Fig. 41) :

♂ n° 1 : 2h15 de jeûne (après 15 heures)

♀ n° 1 : 2h30 de jeûne (vers 14 heures)

♀ n° 4 : 3h de jeûne mais un accouplement (entre 12 et 15 heures)

♀ n° 2 : plus de 6 heures avec un seul repas mais 4 accouplements et une ponte.

Les écarts individuels observés entre la durée totale des repas et la durée des périodes "d'attente" peuvent s'expliquer ainsi : nous avons vu (Chapitre II) qu'il existait chez *A. bayardi* une certaine spécificité dans le choix des proies, ce qui diminue dans un premier temps le nombre d'attaques. De plus, les proies ne sont pas toutes appréhendées à chaque tentative, les vols de capture sont fréquents mais les échecs nombreux (13 essais infructueux pour une seule capture effective dans un cas). Si l'on ajoute à ces périodes,les vols de reconnaissance effectués dans le voisinage des troncs, les déplacements d'un arbre à un autre ainsi que les allées et venues des mâles et des femelles au moment de l'accouplement, on constate qu'un temps assez long s'écoule souvent entre les repas.

Des variations importantes existent sans doute d'une espèce à l'autre; deux cas signalés par ROGERS et LAVIGNE (1972) et par DENNIS et LAVIGNE (1975) sont très

significatifs : celui d'une femelle de *Proctacanthella leucopogon* Will. ayant capturé et dévoré 14 Insectes en 154 minutes et celui de *Stenopogon inquinatus* Loew. dont la quantité journalière de proies est évaluée à 4 ou 5 Insectes seulement.

Ces variations apparaissent encore plus évidentes en comparant l'ensemble des populations. Chez *A. bayardi* (Fig. 42), la fréquence des repas est plus grande le matin et le soir (un sommet de plus faible amplitude existant au milieu de la journée) tandis que les accouplements ont lieu approximativement aux minimums de l'activité prédatrice. Chez les espèces mentionnées par ADAMOVIC (1963 a) et par DENNIS et LAVIGNE (1975), les pics correspondant aux maximums des repas, des pontes et des accouplements varient en général selon l'espèce et s'échelonnent à des heures différentes de la journée. Un seul point semble commun à toutes : c'est l'apparition, après la période de repos nocturne, d'une période d'activité toujours consacrée à la recherche de nourriture. DENNIS et LAVIGNE (1975), se référant aux travaux de HOLLING (1966) sur le comportement prédateur de certains Invertébrés, en concluent que les Asilides doivent atteindre un "seuil de satiété" avant d'entreprendre d'autres activités. Lorsque la quantité de nourriture ingérée est suffisante et que ce seuil est atteint, le comportement prédateur fait place au comportement sexuel ou à l'activité de ponte.

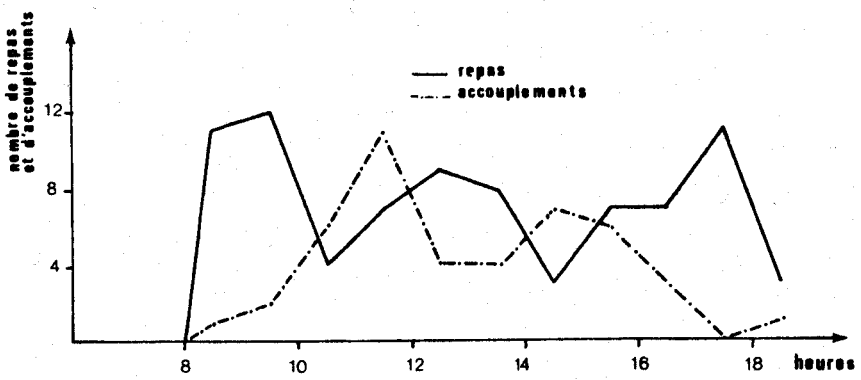


Figure 42 - Mise en évidence de l'activité prédatrice et sexuelle de *Andrenosoma bayardi* (observations faites sur 10 individus).

Selon les auteurs américains, et cela expliquerait en partie les variations de comportement existant au sein des populations, il est probable que ce seuil dépend d'un certain nombre de facteurs biotiques ou abiotiques et qu'il n'est pas atteint au même moment par toutes les espèces.

V - MIGRATIONS

Les déplacements des Insectes ont fait l'objet de recherches nombreuses (cf. mise au point de SCHNEIDER, 1962) mais la plupart de ces travaux ont trait essentiellement à leurs migrations et à leur dispersion. En ce qui concerne leurs mouvements dans des milieux restreints (champs cultivé, forêt) ou leurs courts déplacements dans un habitat réduit (plante, tronc, pierre), les données sont rares ou inexistantes.

Comme la plupart des Insectes, les Asilides se déplacent mais leurs déplacements sont dictés en général par des besoins alimentaires ou un comportement sexuel. De véritables migrations journalières, liées à des variations thermiques et hygrométriques, existent cependant chez les Asilides. Les renseignements que l'on possède sur ce sujet sont dûs uniquement aux travaux d'ADAMOVIC (1963 a) et concernent *Stenopogon callosus* Pall. Les lieux de repos nocturne de ce Diptère se situent au sommet de tiges herbacées à 80 cm au-dessus du sol. Au lever du soleil, une augmentation rapide de la température survient au voisinage du sol; ces Asilides quittent alors leur support et descendent sur une végétation plus basse (20 cm). Au milieu de la journée, une partie de la population regagne l'extrémité des tiges pour fuir l'augmentation de température de la strate herbacée inférieure. Dans l'après-midi, quand la température décroît, les *Stenopogon* abandonnent leur perchoir et émigrent au voisinage du sol. Ils grimperont à nouveau et définitivement un peu avant le coucher du soleil, quand se produira le phénomène d'inversion thermique. Cette répartition verticale en fonction de la température, signalée pour la première fois chez les Asilides, est fréquente chez les animaux des régions désertiques. De nombreux Insectes, en particulier des Acridiens migrateurs, peuvent ainsi se soustraire à un rayonnement solaire intense.

J'ai pu mettre en évidence (MUSSO, 1972 b), pour *Andrenosoma bayardi*, un cas semblable d'adaptation éthologique aux variations de température et de lumière. Ces Asilides effectuent, au cours des journées chaudes et ensoleillées des mois d'été, des déplacements autour des troncs en fonction de la température et de la luminosité.

Les observations ont été faites au mois de juillet (7 juillet 1969) dans le biotope précédemment décrit (vallon de Saint-Joseph : chaîne de l'Etoile). L'arbre abattu sur le sol est orienté approximativement nord-sud.

1 - MIGRATIONS DES ASILIDES SUR LES TRONCS AUX DIFFERENTES HEURES DE LA JOURNEE (Fig. 43 à 47)

A - 6 h e u r e s (Fig. 43, 1)

Comme je l'ai indiqué précédemment (p. 184), vers 6 heures, le vallon dans

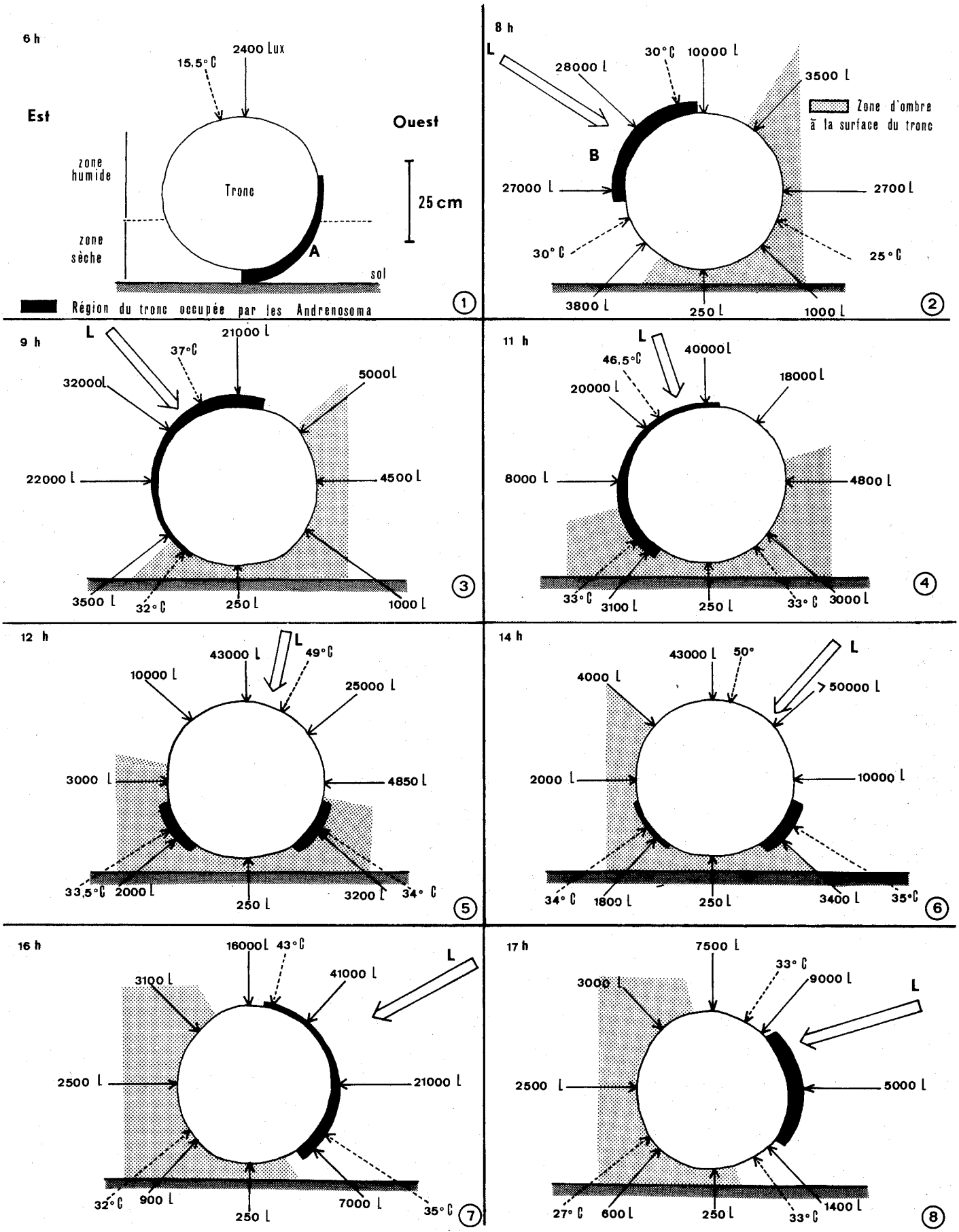


Figure 43 - Sections transversales d'un tronc d'arbre tombé, montrant les migrations journalières des *Andrenosoma* en fonction de la température et de la luminosité (de 6h à 17h). L'épaisseur des traits, indiquant l'emplacement des Asilides, est proportionnelle au nombre d'individus.

lequel se trouve l'arbre étudié est encore dans l'ombre :
Température de l'air : 15°C (Fig. 44)
Température de la partie supérieure du tronc : 15,5°C
Température de la partie inférieure du tronc : 16°C
Hygrométrie : 96% après une journée ensoleillée (Fig. 45)
Luminosité : 2400 lux. Le luxmètre est posé sur le tronc ou à terre (Fig. 45)

Pendant la nuit, les *Andrenosoma* se tiennent principalement à la face inférieure du tronc, à quelques centimètres du sol.

Vers 6 heures, toute la partie supérieure du tronc ainsi que les côtés sont mouillés par la rosée, les Asilides demeurent accrochés contre la paroi inférieure sèche, dans la zone A (côté ouest). Immobiles et inertes, ils se laissent attraper sans aucune réaction.

B - 7 h e u r e s

Température de l'air et du tronc uniforme : 16,5°C
Hygrométrie : 90%
Lumière : 3000 lux.

Les *Andrenosoma* sont toujours immobiles.

C - 8 h e u r e s (Fig. 43, 2)

Les premiers rayons lumineux viennent effleurer la partie supérieure du tronc, modifiant profondément les conditions climatiques du milieu.

La température ambiante s'élève à 20°. La température du tronc augmente également et l'écart thermique à la surface du bois, entre les deux côtés du tronc, s'est accentué : 30°C au soleil, 25°C à l'ombre. L'intensité lumineuse s'accroît considérablement : 28000 lux dans la portion ensoleillée, perpendiculaire au rayonnement, 10000 à la partie supérieure du tronc, 2700 dans la zone d'ombre (A) occupée par les Asilides.

Ces modifications soudaines de la température et de la luminosité provoquent l'éveil des *Andrenosoma*. L'entrée en activité varie cependant en fonction de leur répartition sur le côté ouest du tronc, les individus situés le plus haut réagissant les premiers. Ils remuent, s'agitent, grimpent le long de l'écorce et parviennent rapidement dans la zone ensoleillée sur le côté opposé (B).

Il est possible, dès l'apparition du soleil, de déclencher un éveil précoce des individus situés à la face inférieure du tronc. En dirigeant les rayons lumineux, à l'aide d'un miroir (Fig. 46), trois minutes suffisent pour stimuler ces Diptères qui regagnent, comme les autres et malgré une orientation différente de la lu-

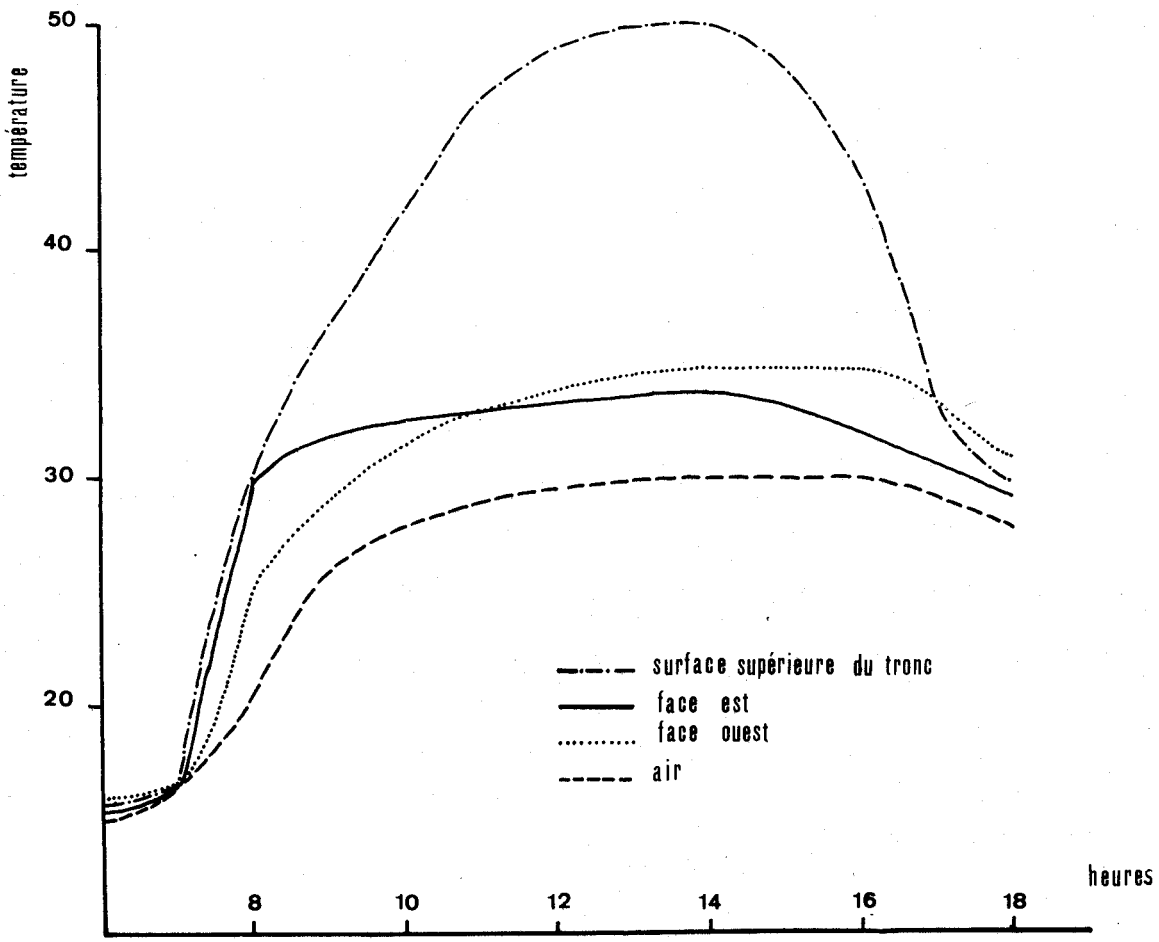


Figure 44 - Températures enregistrées le 7 juillet 1969 dans l'air et en divers points de la surface du tronc d'arbre mort : face supérieure, régions inférieures des côtés est et ouest.

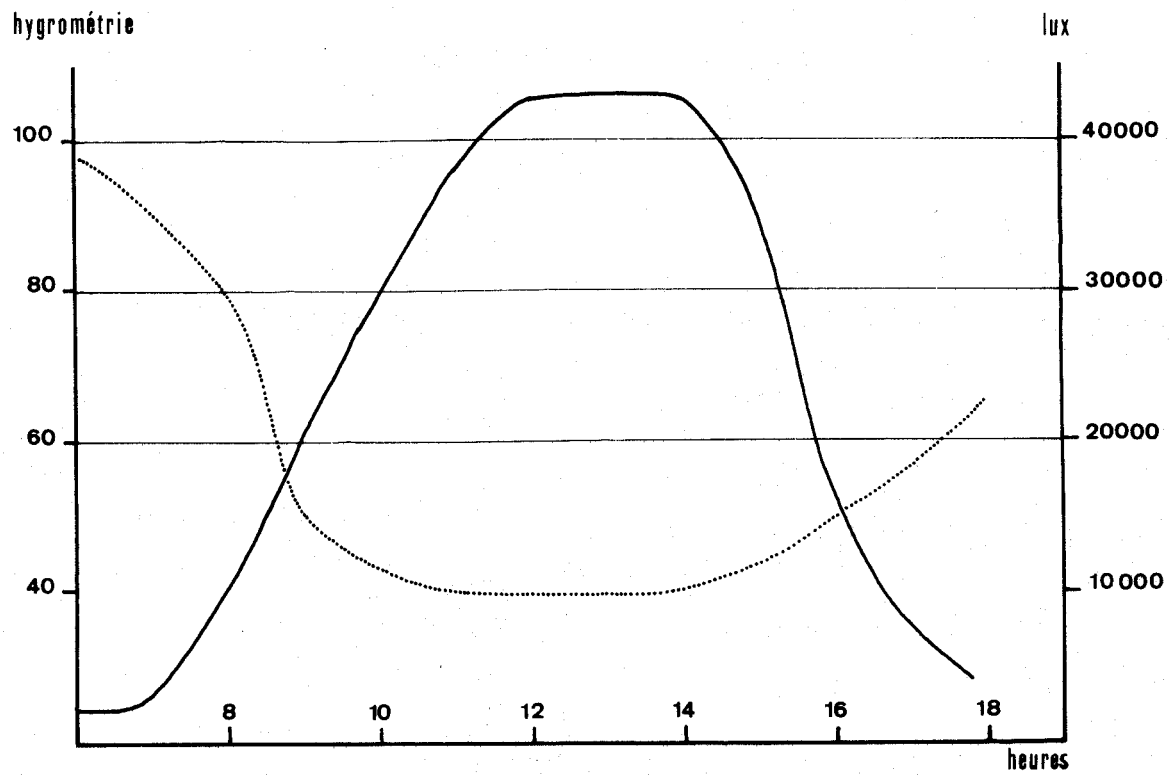


Figure 45 - Variations journalières de l'hygrométrie et de la luminosité dans le biotope étudié (7 juillet 1969).
——— intensité lumineuse
..... hygrométrie

mière, la région ensoleillée à la partie supérieure du tronc.

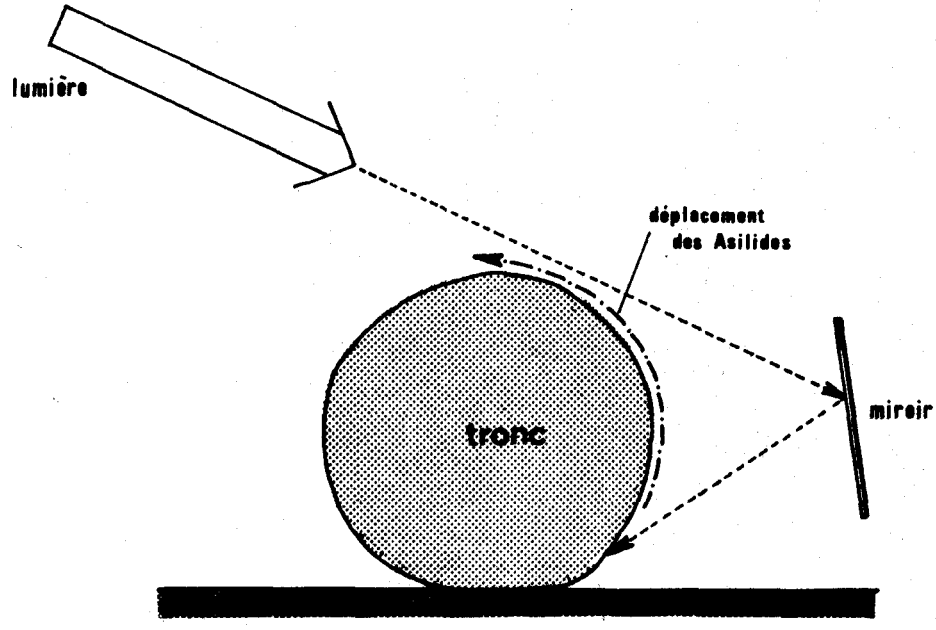


Figure 46 - Schéma montrant le dispositif de stimulation des Asilides à l'aide d'un miroir.

D - 9 h e u r e s (Fig. 43, 3)

Température ambiante : 26°C
Température du tronc : 37°C au soleil, 32°C à l'ombre
Hygrométrie : 50%
Lumière : 21000 lux à la partie supérieure du tronc.

La surface occupée par les Asilides s'est agrandie et s'étend sur presque tout le côté exposé au soleil. En effet, les conditions de température favorables qui règnent à la partie supérieure et inférieure du tronc (entre 32° et 37°C) facilitent une plus grande extension des territoires de chasse des *Andrenosoma*.

E - 1 1 h e u r e s (Fig. 43, 4)

Température de l'air : 28°C
Hygrométrie : 40%
Lumière : 40000 lux.

De 9 heures à 11 heures, les Asilides se maintiennent tous, sans exception, dans la portion ensoleillée; cependant, au cours de la matinée, on constate un déplacement de la zone préférentielle vers la région inférieure du tronc. En effet, on enregistre progressivement, de 9 heures à 11 heures, une augmentation de l'intensité lumineuse (40000 lux sur les écorces superficielles) et une forte élévation de la température à la surface du bois (46,5°C). Quelques *Andrenosoma* chassent encore en B mais la plupart viennent se réfugier en bas du tronc, dans la zone d'ombre où la températu-

re est plus basse (33°). C'est à cet emplacement que s'effectuent déjà, dès 9 heures, toutes les pontes et la plupart des accouplements.

F - 12 heures - 14 heures (Fig. 43, 5 et 6)

Température de l'air : 29,5°C-30°C
Hygrométrie : 40%
Lumière : 43000 lux

Tous les Asilides fuient les régions chaudes du tronc où on enregistre une température de 50°C et un rayonnement supérieur à 50000 lux pour s'abriter dans les zones d'ombre des deux côtés du tronc qui offrent un microclimat plus favorable (température entre 33° et 35°C). Les repas sont moins nombreux que le matin et le soir. Cette baisse de l'activité prédatrice est sans doute en rapport avec une diminution de la faune locale à cette heure de la journée* mais aussi avec la position inhabituelle dans laquelle se trouvent les prédateurs. En effet, ces Diptères chassent en général sur une surface horizontale et se tiennent de préférence à la partie supérieure des troncs abattus; ils évitent autant que possible le dessous des troncs où la visibilité est moins bonne et les arbres morts non déracinés.

A midi, quand le soleil est à la verticale, les Asilides occupent indifféremment les deux côtés inférieurs du tronc. Vers 14 heures, lorsque les rayons lumineux atteignent le côté ouest du tronc, la plupart d'entre eux quittent le côté est et se posent dans la zone d'ombre du côté ensoleillé. Bien que la température des zones inférieures des deux côtés du tronc soit à peu près identique vers 14 heures (34°-35°C), les Asilides ont tendance à se diriger vers le côté le plus éclairé.

G - 16 heures (Fig. 43, 7)

Température de l'air : 30°C
Hygrométrie : 50%
Lumière : 16000 lux

La région du tronc dans l'ombre est désertée. Tous les Asilides se sont dirigés du côté ouest ensoleillé. Massés initialement dans le bas du tronc, ils n'occuperont la partie supérieure que progressivement, au fur et à mesure de la diminution de température.

---

* DU MERLE (1971) signale un cas à peu près semblable pour un *Bombyliidae* du genre *Usia*."Nous avons observé que le nombre des adultes en train de butiner semble diminuer sensiblement pendant le début de l'après-midi, ce qui indiquerait qu'à ce moment de la journée certains d'entre eux gagnent des zones plus ou moins ombragées et s'y mettent au repos".

H - 17 heures (Fig. 43, 8)

Température de l'air : 29°C

Hygrométrie : 57%

La température du tronc et la lumière ayant diminué (33°C, 9000 lux), les *Andrenosoma* s'orientent maintenant face au soleil. C'est dans cette portion du tronc qu'ils chassent jusqu'aux alentours de 19 heures, malgré la disparition du soleil vers 18 heures 30. A partir de 18 heures 30, leurs activités se réduisent et ils ne migrent plus. On les retrouvera le lendemain matin du même côté mais plus bas, sous le tronc, ayant fui l'humidité de la nuit et la rosée matinale.

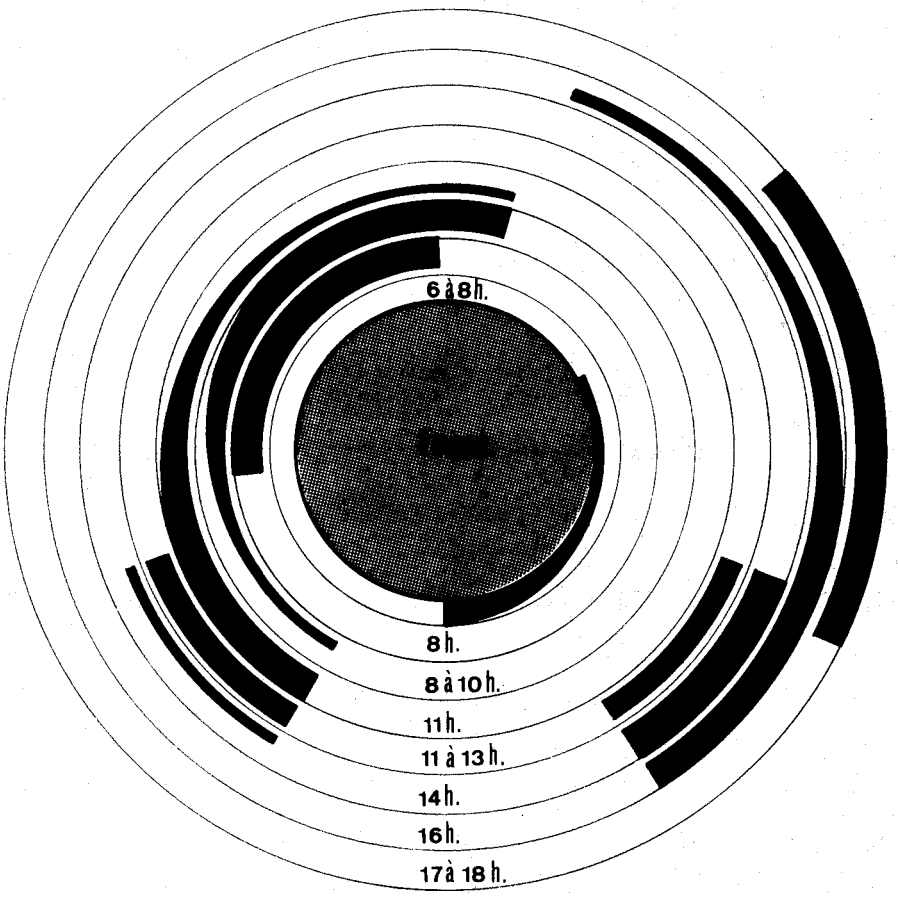


Figure 47 - Schéma montrant, sur une seule coupe transversale de tronc, la position des Asilides sur le tronc, aux différentes heures de la journée.

2 - CONCLUSION

La lumière et la température interviennent donc dans la répartition et la migration des *Andrenosoma* sur le tronc mais ces deux facteurs sont si étroitement liés qu'il est souvent difficile de préciser l'action de chacun d'eux.

Les observations précédentes nous ont montré le rôle déterminant de la lumière dans l'entrée en activité de ces Diptères : l'état de torpeur cesse immédiatement après l'arrivée des premiers rayons de soleil. Nous avons vu également comment l'incidence des rayons lumineux règle les migrations quotidiennes autour du tronc : répartis durant la matinée sur le côté est, ces *Andrenosoma* se poseront sur la face ouest dès 14 heures, après le passage du soleil au-dessus du tronc. C'est donc la luminosité, au moment où la température est à peu près identique des deux côtés, qui détermine le passage des Insectes vers le côté ensoleillé.

Quelle est l'action de la température ? Le préférendum thermique de ces Asilides varie avec leur état physiologique. Pour les individus à l'affût ou en chasse, la température préférentielle du tronc se situe entre 35 et 46°C (température de l'air entre 28 et 30°). Par contre, toutes les pontes et la plupart des accouplements s'effectuent toujours à une température du tronc comprise entre 33 et 35°C. Les femelles pondent toujours à l'ombre et déposent leurs oeufs dans les anfractuosités et les fissures du tronc ou en bordure de celles-ci.

Quand les conditions de température et de luminosité le permettent, les *Andrenosoma* se maintiennent à la face supérieure des troncs. Mais, au moment du maximum thermique (50°) et pendant le maximum de lumière (intensité supérieure à 50000 lux), ces Diptères fuient la très forte chaleur et, quelles que soient leurs activités, gagnent les zones d'ombre offrant des conditions de vie plus favorables.

VI - ROLE ET IMPORTANCE DES ASILIDES DANS L'EQUILIBRE DES COMMUNAUTES ENTOMOLOGIQUES

L'entomophagie étant de règle chez les Asilides, il apparaît incontestable que ces Diptères jouent un rôle d'une certaine importance dans l'équilibre des populations d'Insectes. J'ai donc essayé d'étudier plus en détail la localisation et la répartition d'un peuplement d'Asilides dans une station ainsi que ses relations interspécifiques et ses actions sur la faune entomologique locale.

Cette étude a été réalisée dans la vallée du Caramy (affluent de l'Issole), au lieu-dit "Ferme Rimbert" (sud de Tourves : Var). L'intérêt présenté par ce biotope est lié principalement à sa richesse spécifique en Asilides : 18 genres répartis en 25 espèces (Fig. 48) sur un total de 514 imagos capturés.

Les recherches ont été effectuées en 1975 et 1976, du 29 avril au 20 septembre 1975 pour les Asilides adultes (durée qui recouvre l'ensemble des périodes de vol des espèces de cette station), du mois d'avril 1975 au mois d'avril 1976 pour l'étude des larves.

Des données recueillies dans d'autres stations complètent cette étude.

1 - DESCRIPTION DE LA STATION

A - Caractères généraux

La forte concentration en Asilides dans cette station dépend d'une part de la topographie générale du milieu qui crée des conditions climatiques très favorables et d'autre part de facteurs édaphiques particuliers.

- Topographie générale :

La station est représentée par un champ abandonné occupé par une pelouse (250 m de long, 50 m de large vers le milieu du champ) de type mésophile (zone inférieure de l'étage supraméditerranéen), envahie par une végétation constituée principalement de *Brachypodium phoenicoides, Psoralea bituminosa, Pteris aquilina.*

Placée en bordure du Caramy, cette pelouse est limitée, au sud, par une ripisilve abondante (*Populus alba, P. nigra, Quercus pubescens*), au nord, par une chênaie verte touffue accrochée aux pentes abruptes d'une falaise (170 m de dénivellation entre le ruisseau et la crête).

- Conditions climatiques :

1/ Humidité : la proximité du Caramy favorise le développement d'une prairie humide et crée des conditions favorables à l'installation de certaines espèces hygrophiles comme *Philonicus albiceps, Antipalus varipes, Machimus rusticus, Laphria ephippium.*

2/ Ensoleillement et vent : située sur un adret et entourée de collines et d'abrupts rocheux, cette prairie reçoit un ensoleillement maximum et se trouve à l'abri des vents violents (vent d'est, mistral).

- Nature du sol :

Le substrat géologique est formé par les dolomies grises du Kiméridgien (jurassique supérieur). Le sol est constitué par les alluvions du Caramy et les colluvions; il est de nature sablonneuse, de ce fait, la plupart des espèces sabulicoles régionales y seront représentées : *Pamponerus germanicus, Philonicus albiceps, Antipalus varipes, Stenopogon junceus, Machimus lacinulatus, Lasiopogon sp.*

Espèces	Abondances absolues	Abondances relatives	Périodes de vol A	M	J	J	A	S
Lasiopogon sp.	15	2,91						
Eutolmus kiesenwetteri	14	2,72						
Dioctria rufipes	49	9,53						
Machimus lacinulatus	40	7,78						
Pamponerus germanicus	4	0,77						
Dioctria hyalipennis	6	1,16						
Choerades fuliginosa	8	1,55						
Laphria ephippium	1	0,19						
Dioctria wiedemanni	5	0,97						
Antipalus varipes	26	5,05						
Antiphrisson trifarius	1	0,19						
Neoitamus cyanurus	3	0,58						
Dioctria claripennis	9	1,75						
Machimus setibarbus	2	0,38						
Machimus rusticus	96	18,67						
Stenopogon sabaudus	120	23,34						
Holopogon venustus	3	0,58						
Dysmachus sp.	1	0,19						
Heteropogon manicatus	10	1,94						
Pogonosoma maroccanum	3	0,58						
Stenopogon junceus	39	7,58						
Pycnopogon fasciculatus	2	0,38						
Epitriptus setosulus	53	10,31						
Philonicus albiceps	3	0,58						
Eutolmus rufibarbis	1	0,19						
Total des espèces : 25	514	100 %						

Figure 48 - Abondances et périodes de vol des *Asilidae* de la station du Caramy.

B - Physionomie détaillée des principaux biotopes (Fig. 49 et 50)

Le champ est séparé, en deux parties inégales, par une haie qui s'élève à proximité de la ferme (ferme Rimbert). Cette haie, dense, haute et large, constituée de Joncs, de Frênes et de Ronces, forme une barrière presque impénétrable.

a) Champ situé en aval de la haie (côté est) :

Plusieurs zones peuvent y être distinguées :

1/ La garrigue à *Aphyllanthes monspelliensis, Psoralea bituminosa, Helychrysum stoechas*, en bordure de la chênaie verte (zone 1).

Elle est située entre la chênaie verte et le chemin; plus ou moins élargie à l'est où elle présente une forte pente (30%), elle se rétrécit en direction de la ferme où elle forme une bande étroite de un à deux mètres de large. Le sol caillouteux est recouvert d'une terre fine dolomitique. La végétation atteint 50 cm de haut et son recouvrement est compris entre 70 et 80%.

Le chemin empierré qui longe la haie est dépourvu de végétation, sauf en bordure où les herbes atteignent 20 à 30 centimètres de haut.

2/ Les terrasses supérieures du champ, t_2 et t_3 (zone 2).

Situées en contre-bas du chemin et autrefois cultivées, elles sont envahies aujourd'hui par une végétation dense à *Brachypodium phoenicoides*.

La couverture végétale atteint 95%, la hauteur des herbes : 50 à 60 cm.

3/ Le champ proprement dit.

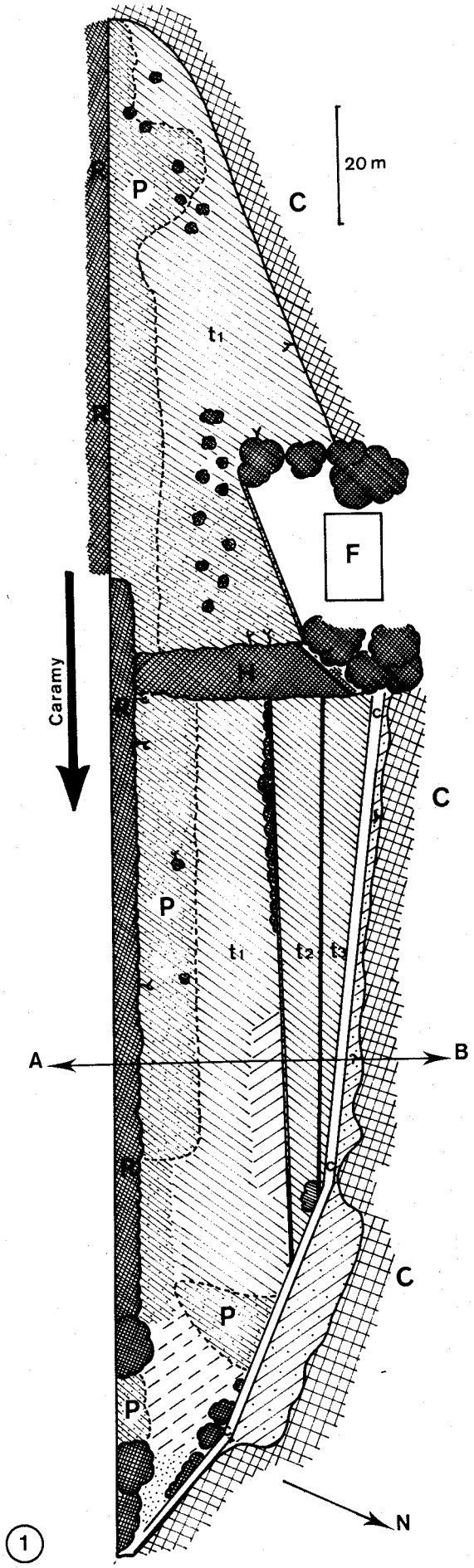
Constitué par la première terrasse (t_1), à deux ou trois mètres au-dessus du lit du Caramy, le sol est composé par les alluvions du Caramy et les colluvions venues des pentes abruptes entourant la prairie. Plusieurs parcelles distinctes par leur physionomie végétale sont mises en évidence :

- pelouse dense à *Agropyrum campestre* et *Brachypodium phoenicoides* (zone 3) : elle occupe la moitié environ du champ; couverture végétale : 90 à 95%, hauteur : 50 à 60 cm.

- pelouse plus claire à *A. campestre, Psoralea bituminosa, B. phoenicoides* (zone 4) : située en bordure du mur de soutènement de la deuxième terrasse, la couverture végétale est de 60%, la hauteur des herbes se situe entre 30 et 40 cm.

- extrémité du champ, côté est (zone 5) : le sol est composé de sable très fin. Le recouvrement et la hauteur de la végétation atteignent 20% et 10 cm sur le chemin sableux pénétrant dans la prairie, 50% et 20 cm dans la pelouse voisine à *Brachypodium phoenicoides*. Cette zone, très ensoleillée (elle bénéficie d'une importante trouée de la ripisilve), qui correspond à l'entrée du champ, est partiellement dégradée par le passage de pêcheurs, de promeneurs et même de véhicules.

- bordure de la ripisilve (zone 6) : au-delà de la zone 5, la ripisilve est bordée successivement par une pelouse composée de plantes basses et serrées, *Medicago orbicularis* (10 à 15 cm de haut, recouvrement voisin de 95%; zone 6 a), et par une autre formation végétale, caractéristique des milieux humides, la ptéridaie (zone 6 b). Cette végétation, composée principalement de Fougères : *Pteris aquilina* (recouvrement 100%, hauteur : 70 à 80 cm), se développe jusqu'au niveau de la haie et s'étend en bordure de la ripisilve jusqu'à l'extrémité du deuxième champ (zone 6 c). Le sol,



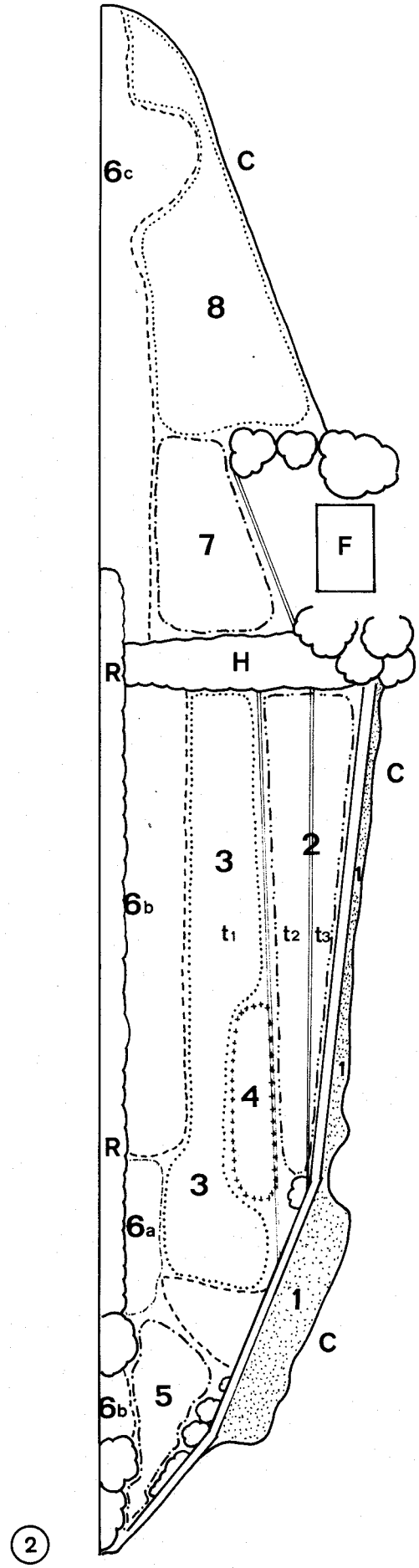


Figure 49 - 1 : carte de la végétation de la station du Caramy (ferme Rimbert)
2 : limites des principaux biotopes prospectés (cf. texte)
légendes ci-contre ⟶

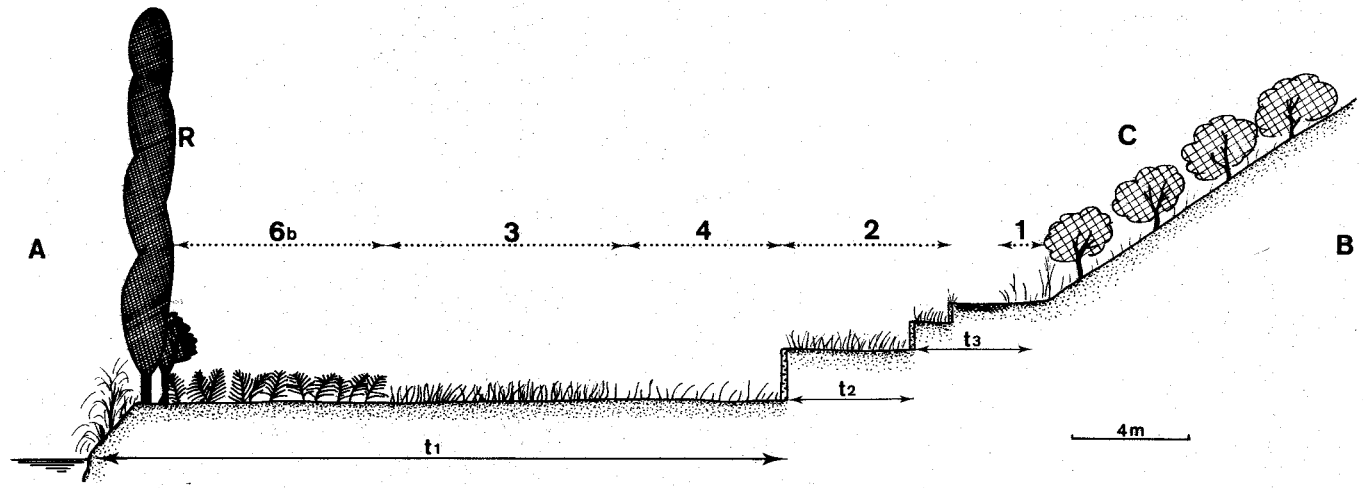


Figure 50 - Coupe de la station au niveau A.B. (cf. Fig. 49)

Légendes des figures 49 et 50 :

garrigue à *Aphyllanthes monspelliensis*, zone 1, recouvrement végétal R = 80%

pelouse à *Brachypodium phoenicoides*, zones 2, 3, 8, 90 < R < 100%

pelouse à *B. phoenicoides*, zone 4, R = 60%

pelouse à *B. phoenicoides*, dégradée, R = 50%

entrée de la prairie, R = 20%

} zone 5

pelouses à *B. phoenicoides*, à *Medicago orbicularis*, ptéridaie, zones 6 et 7, R = 100%

: mur; Y Y : branches et arbres morts; R : ripisilve; H : haie; F : ferme; C : chênaie verte; P : ptéridaie; t_1, t_2, t_3 : terrasses du Caramy.

constitué par les apports du Caramy, est de nature plus argileuse.

b) Champ situé en amont de la haie (côté ouest) :

Il est occupé par deux types de végétation :

1/ La ptéridaie (zone 6 c).

2/ La pelouse à *Brachypodium phoenicoides* (zones 7 et 8) : au-delà de la haie, la hauteur des herbes atteint 90 cm, le recouvrement 100% (zone 7). Cette densité végétale diminue vers l'extrémité du champ (couverture : 90 à 95%; hauteur : 50 à 60 cm; zone 8).

2 - ETUDE DES ADULTES

A - Répartition spatiale

L'examen de la carte de répartition spatiale des 514 individus capturés (Fig. 51, 1) appelle les remarques suivantes :

- les Asilides se concentrent de façon préférentielle sur la première terrasse, vers le milieu du premier champ (zones 3 et 4, Fig. 49);
- l'entrée de la prairie (côté est, zone 5) présente un autre groupement mais de moindre importance;
- de nombreux individus se rencontrent également le long du chemin et de la haie (près de la ferme) ainsi que dans la partie extrême du deuxième champ (partie ouest de la première terrasse).
- certaines zones de la prairie sont peu fréquentées ou totalement désertées (zone 7).

Plusieurs facteurs interdépendants semblent à l'origine de cette répartition.

a) Structure du sol :

La couche de sable, qui intervient pour une grande part dans la constitution du sol, est plus ou moins abondante selon les biotopes. Ainsi, le sol est composé de sable pur à l'entrée du champ alors qu'il est de nature argileuse le long de la ripisilve.

b) L'exposition :

La prairie, située sur un adret, est exposée approximativement est-ouest dans son grand axe. L'intensité lumineuse subit des variations importantes selon les diverses parties du champ :

- la ripisilve en bordure du Caramy forme par endroits un écran efficace provoquant,

dans la partie attenante du champ, une zone d'ombre qui persiste plusieurs heures au cours de la matinée.

- l'entrée de la prairie bénéficie, comme je l'ai signalé, d'un fort ensoleillement.

- la terrasse inférieure, et principalement la zone longeant le mur de séparation des deux terrasses, ainsi que les deux terrasses supérieures présentent des conditions optimales d'ensoleillement.

c) La végétation :

Il semble que ce facteur soit déterminant. En effet, la superposition de la carte de répartition des Asilides avec celle de la végétation (Fig. 51 et 49) amène à constater que ces Diptères sont localisés de préférence soit dans les zones dénudées à végétation clairsemée et recouvrement inférieur à 25% (chemin conduisant à la maison, entrée du champ), soit dans les parties de la prairie où le couvert végétal est le plus faible (60% environ).

En ce qui concerne le facteur végétation, plusieurs éléments doivent être pris en considération :

- structure de la végétation.

Nous avons vu, dans le chapitre II, l'importance de la structure de la végétation dans le comportement prédateur des Asilides. Le tableau ci-dessous, donnant la répartition des espèces dans les trois strates de végétation, permet de constater la richesse spécifique des strates inférieures par rapport aux formations arbustives et arborescentes. Dans la station du Caramy, seul *Eutolmus kiesenwetteri* est véritablement arboricole et encore ne fréquente-t-il que les extrémités mortes des rameaux et des branches.

Habitat	Nombre d'espèces
Strate arborescente	1
Strate arbustive	4
Strate herbacée et sol	20

Tableau 25

- Densité et recouvrement de la végétation.

Ces deux notions importantes qui dépendent de la nature du végétal sont souvent difficiles à dissocier.

Dans le cas d'Insectes capturant leurs proies au vol comme les Asilides, il importe de tenir compte du volume végétal qui s'oppose à leurs activités territoriales et à leurs déplacements. Si les végétaux forment un réseau serré et inextricable de branches, de tiges et de feuilles, ils constitueront un habitat dans lequel très peu d'espèces, même les plus petites, pourront évoluer.

Ainsi, dans la ptéridaie où la densité végétale est moyenne mais la couverture maximale (100%), les frondes de Fougères (*Pteris aquilina*) constituent un obstacle pour les individus de grande taille. Par contre, dans la pelouse à *Brachypodium phoenicoides* où la densité est beaucoup plus élevée et le recouvrement presque aussi important (90 à 100%), les chaumes de Graminées qui composent l'essentiel de cette association forment un réseau végétal suffisamment lâche pour permettre la pénétration de toutes les espèces.

- Hauteur de la végétation.

Ce facteur est à considérer en particulier dans le cas d'une pelouse dont la densité et le recouvrement sont très élevés. Lorsque la végétation est rase ou inférieure à 10 ou 20 cm de hauteur, les Asilides sont nombreux et même les individus vivant sur le sol peuvent y évoluer.

Dans les zones où les herbes sont hautes de 90 cm à 1 mètre, avec une densité et un recouvrement maximums, toutes les espèces du sol disparaissent et même les espèces strictement adaptées aux formations herbacées se raréfient ou disparaissent.

Compte tenu des divers facteurs envisagés, il est possible, dans une certaine mesure, d'expliquer la répartition des Asilides dans la station considérée et de définir leurs habitats préférentiels (Fig. 51).

Deux types principaux d'habitats peuvent être définis :

- Habitats dont la couverture végétale est inférieure à 80%
- Habitats dont la couverture végétale est supérieure à 80%

1/ Habitats dont le recouvrement végétal est inférieur à 80% (zones 1 - 4 - 5).

Zone 1 (recouvrement : 75 à 80%, hauteur des herbes : 50 cm) :

Cet espace de faible superficie, situé entre le chemin et la chênaie verte, semble peu fréquenté par les Asilides; en effet, 12 individus seulement dont 6 *Stenopogon* y ont été capturés. La forte pente (30%) est peut-être à l'origine de ce taux de population peu élevé. Cependant, plus à l'ouest, la chênaie longe le chemin et cette zone étroite, bien exposée et abritée, couverte d'une végétation rase, est le domaine de toutes les espèces qui se posent à terre : *Lasiopogon sp.*, *Machimus lacinu-*

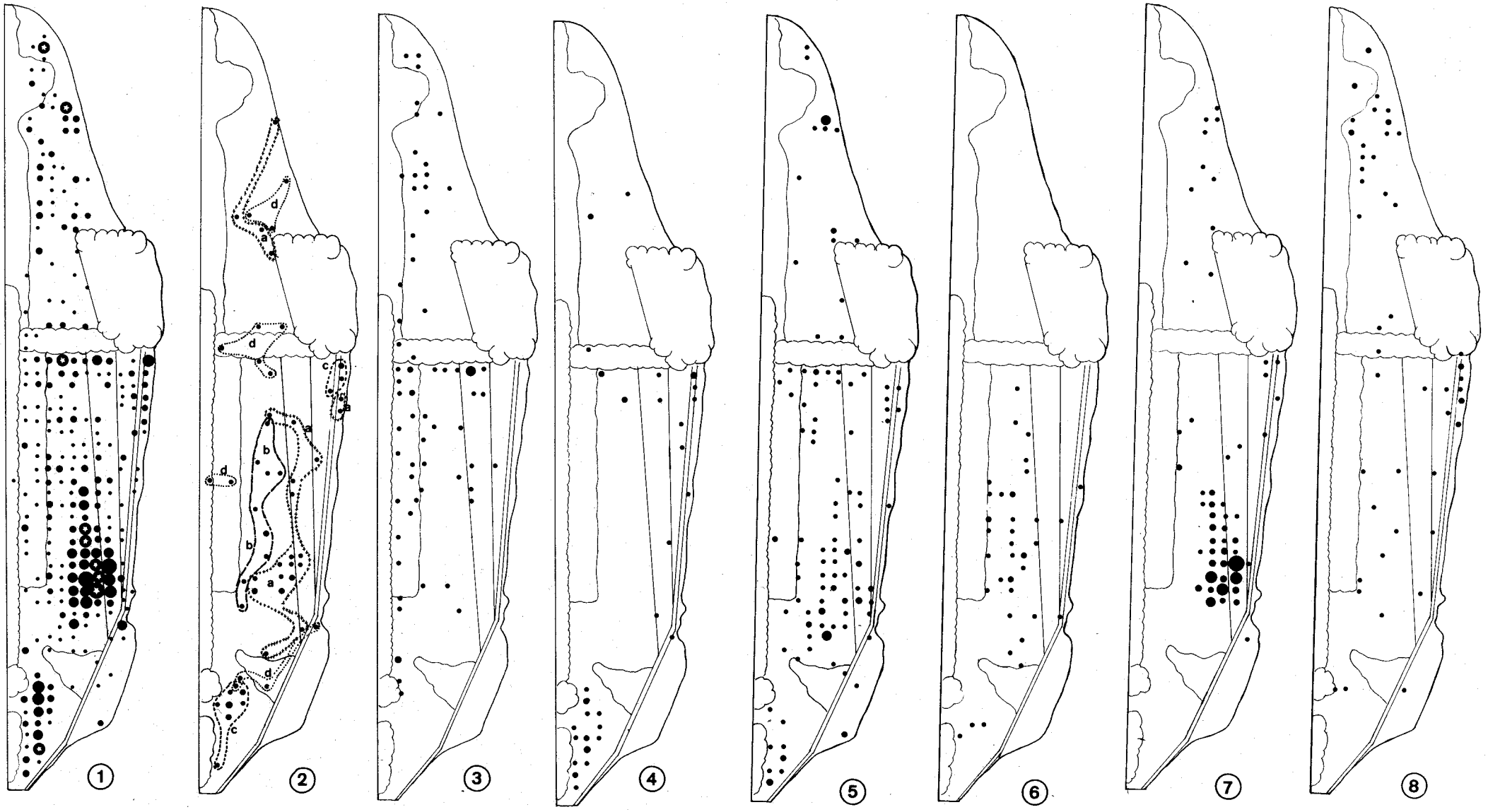


Figure 51 - Répartition spatiale des *Asilidae* dans la station du Caramy (ferme Rimbert)

1 - Répartition spatiale de l'ensemble du peuplement
•: 1 individu, ●: 2 individus, ●: 3 i, ●: 4 i, ✪: 5 i, ●: 6 i, ✪: 7 i, ●: 8 i.

2-8 - Répartition spatiale des différentes espèces
2, a : *Antipalus varipes*, b : *Heteropogon manicatus*, c : *Lasiopogon sp.*, d : *Eutolmus kiesenwetteri*
3 : *Dioctria rufipes*, *D. hyalipennis*, *D. wiedemanni*, *D. claripennis*
4 : *Machimus lacinulatus*
5 : *Stenopogon* sp_2
6 : *Stenopogon* sp_1
7 : *Machimus rusticus*
8 : *Epitriptus setosulus*
• : 1 individu, ● : 2 i, ●: 3 i, ●: 4 i, ●: 5 i, ●: 6 i.

latus, *Stenopogon sabaudus*, *S. junceus*, *Antiphrisson trifarius* (capturée en un seul exemplaire, cette dernière espèce est "caractéristique" des sentiers et des chemins caillouteux).

Trois autres espèces, *Epitriptus setosulus*, *Machimus rusticus* et *M. setibarbus*, n'occupent que partiellement cette synusie et ne se rencontrent qu'en bordure du chemin, sur les herbes.

Zone 4 (recouvrement : 60%, hauteur de la végétation : 30 à 40 cm) :

Le réseau assez lâche constitué par la végétation permet à toutes les espèces, y compris les plus grosses, d'évoluer avec facilité. On y observe une forte concentration de *Machimus rusticus* et d'*Antipalus varipes*, espèces vivant parmi les herbes, mais aussi de *Stenopogon sabaudus* et de *S. junceus*, espèces qui se posent à terre.

Zone 5 (recouvrement : 20 à 60%, hauteur de la végétation : 10 à 20 cm) :

Cette zone de passage est constituée par une pelouse claire et rase, avec de nombreuses parcelles sans végétation. Toutes les espèces qui se posent à terre et qui ont été signalées précédemment occupent à nouveau cet habitat, y compris *Philonicus albiceps*[*] et *Eutolmus kiesenwetteri*; dans le cas de cette dernière espèce, ce sont les femelles seules qui fréquentent cette étendue à la recherche d'un lieu de ponte (tiges de Graminées).

2/ Habitats dont le recouvrement végétal est supérieur à 80%.

Zones 2, 3, 8 :

La couverture végétale augmente (90 à 95%) ainsi que la hauteur des herbes (50 à 60 cm). Les grosses espèces se raréfient, en particulier *Machimus rusticus*. Les petites espèces, caractéristiques de la végétation herbacée, apparaissent, notamment les *Dioctria*, *Heteropogon manicatus*, *Epitriptus setosulus*.

Zone 6 : bordure de la ripisilve.

6 a (recouvrement : 95%, hauteur de la végétation : 10 à 15 cm) :

Bien que la hauteur du tapis herbacé soit faible, cet espace (50 m^2 environ), en bordure de la ripisilve, est déserté par les Asilides; trop humide et ombragé, il n'est fréquenté que par quelques *Dioctria*.

6 b et c : la ptéridaie (recouvrement : 100%, hauteur de la végétation : 70 à 80 cm)

La figure 51 (51, 3) montre que seules les *Dioctria* fréquentent de

---

[*] Cette espèce n'a été capturée qu'en trois exemplaires, son biotope de prédilection est constitué par les berges sableuses humides du Caramy, 1 km en aval de cette station.

façon constante cette formation végétale. De petite taille, elles pénètrent avec facilité entre les tiges et les frondes des Fougères; chassant en vol, elles capturent les petits Insectes posés sur la végétation. Exceptionnellement, un exemplaire de *Laphria ephippium* a été également capturé sur les frondes de ces Fougères*.

Zone 7 :

Au-delà de la haie, la hauteur des herbes (90 cm) ainsi que leur densité et leur recouvrement (100%) rendent cette zone peu accessible aux Asilides. Les cartes de répartition indiquent en effet une désertion presque complète par toutes les espèces de la station.

- Formations arbustives et arborescentes.

Ces formations rassemblées le long de la chênaie, de la ripisilve et de la haie ne sont peuplées que par les espèces utilisant un perchoir pour guetter leurs proies. Ainsi, *Choerades fuliginosa* et *Holopogon venustus* se posent sur les arbustes de différentes essences, le premier sur les feuilles basses, le second à l'extrémité des rameaux secs. *Pycnopogon fasciculatus* se tient à l'affût sur les tiges sèches de Genêts, quant à *Eutolmus kiesenwetteri*, il recherche les branches mortes les plus élevées des arbres et arbustes.

Pogonosoma maroccanum a été également capturé sur les branches basses de Pin sylvestre mais cette espèce, toujours en déplacement, n'est pas représentée de façon permanente dans cette localité.

Nous avons vu comment, en fonction de facteurs édaphiques particuliers et de conditions climatiques favorables, pouvait se produire, dans un biotope donné, un rassemblement important d'Asilides. Nous avons mis également en évidence comment la végétation, par son hétérogénéité, sa structure, sa densité, son recouvrement et sa hauteur, pouvait intervenir sur la répartition de ces Diptères dans leur habitat préférentiel. Un point important reste à considérer, celui de la coexistence de ces diverses populations.

B - Compétition

Deux espèces ayant exactement les mêmes besoins ne peuvent coexister dans le même biotope, l'une d'entre elles finissant invariablement par être éliminée au profit de l'autre. Cette règle générale, connue sous le nom de principe de l'exclusion compétitive ou principe de GAUSE, semble aussi valable pour les Asilides.

---

* Cette *Laphriinae* vit habituellement sur les troncs de Peupliers morts dispersés çà et là en aval et en amont de la station.

a) Station du Caramy :

Les 25 espèces dénombrées dans cette localité se répartissent, comme je l'ai indiqué précédemment, dans trois milieux caractéristiques : les espaces à faible végétation, la strate herbacée, la strate arbustive ou arborescente (Fig. 52). Je me propose d'examiner comment les différentes communautés d'Asilides observées peuvent coexister, dans chacun de ces habitats, sans entrer en compétition.

1/ Espaces à végétation faible ou nulle : entrée du champ, chemin empierré (zones 5 et 1, Fig. 49).

Neuf espèces composent cette synusie : *Lasiopogon sp.*, *Machimus lacinulatus*, *Stenopogon sabaudus*, *Epitriptus setosulus*, *S. junceus*, *Antiphrisson trifarius*, *Philonicus albiceps*, *E. kiesenwetteri*, *M. setibarbus*.

Parmi ces espèces, seules les quatre premières abondent et sont susceptibles d'entrer en compétition :

- *Lasiopogon sp.* est une espèce vernale apparaissant la première dans la station (cf. Fig. 48); ses périodes de vol s'étalent du 29 avril au 5 juin avec une abondance maximale au cours de la première quinzaine de mai.

- *Machimus lacinulatus* s'observe du 13 mai au 19 juin avec un optimum au début de juin.

- Pour *Stenopogon sabaudus*, les périodes de vol s'étendent du 5 juin au 22 juillet mais cette espèce est surtout abondante pendant la seconde quinzaine de juin et la première de juillet.

- *Epitriptus setosulus* apparaît vers la mi-juillet et vole encore en septembre, la période la plus favorable correspondant à la deuxième quinzaine d'août.

Ce décalage dans le temps permet donc à lui seul d'éviter une compétition entre ces quatre espèces.

Pour les autres espèces dont la capture est rare ou accidentelle, leur présence dans cet habitat est vraisemblablement sous la dépendance de facteurs autres que des besoins alimentaires (cas des femelles d'*E. kiesenwetteri*, par exemple, qui pondent sur les herbes).

2/ Strate herbacée.

- Ptéridaie (zones 6 b et c).

Mise à part la capture d'une *Laphria ephippium*, d'un *Pamponerus germanicus* et de deux *Choerades fuliginosa*, cette formation végétale est le domaine presque exclusif des *Dioctria* (espèces de petite taille) : *Dioctria rufipes* (12-15 mm), *D. claripennis* (9-11 mm), *D. hyalipennis* (9-11 mm), *D. wiedemanni* (8-9 mm). Bien que les re-

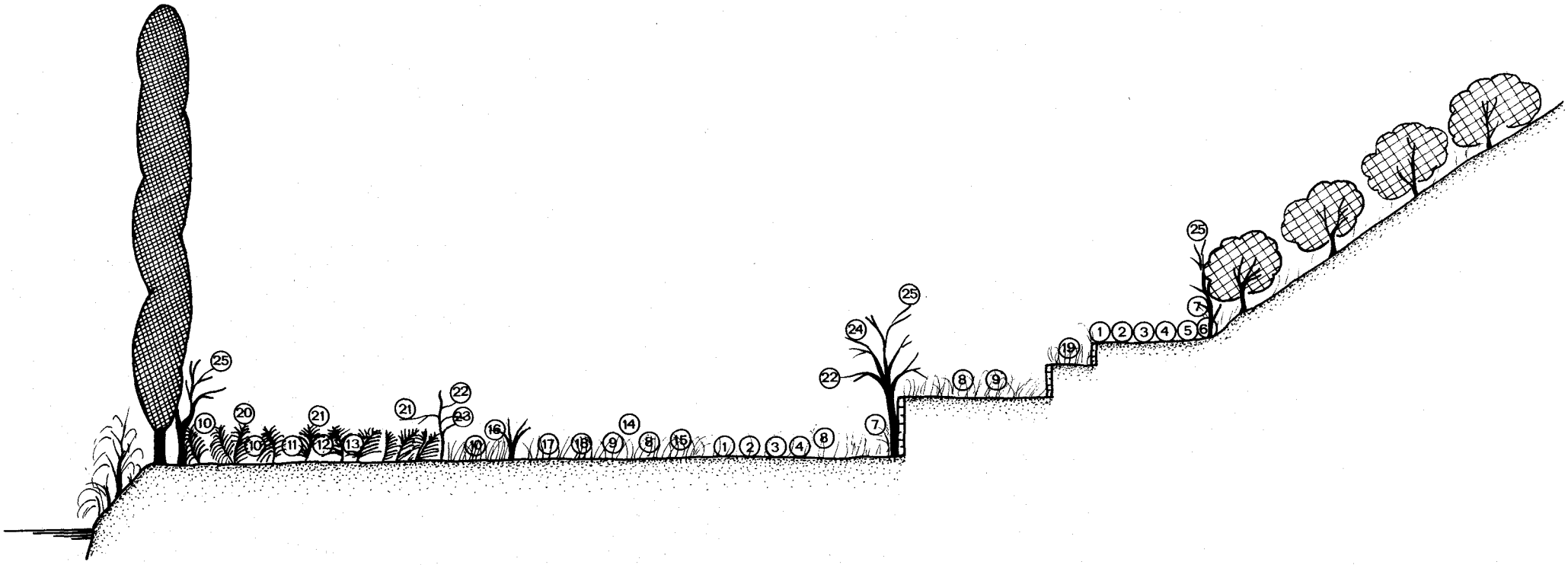


Figure 52 - Coupe schématique de la station du Caramy (ferme Rimbert) montrant les habitats préférentiels des *Asilidae*.

Espèces posées sur le sol :

1 : *Lasiopogon sp.* 2 : *Machimus lacinulatus* 3 : *Stenopogon sabaudus*
4 : *S. junceus* 5 : *Antiphrisson trifarius* 6 : *Philonicus albiceps*

Espèces posées sur la végétation herbacée :

7 : *Epitriptus setosulus* 8 : *Machimus rusticus* 9 : *Antipalus varipes* 10 : *Dioctria rufipes*
11 : *D. claripennis* 12 : *D. hyalipennis* 13 : *D. wiedemanni* 14 : *Heteropogon manicatus*
15 : *Pamponerus germanicus* 16 : *Neoitamus cyanurus* 17 : *Dysmachus sp.*
18 : *Machimus setibarbus* 19 : *Eutolmus rufibarbis* 20 : *Laphria ephippium*

Espèces posées sur la végétation arbustive et arborescente :

21 : *Choerades fuliginosa* 22 : *Holopogon venustus* 23 : *Pycnopogon fasciculatus*
24 : *Pogonosoma maroccanum* 25 : *Eutolmus kiesenwetteri*

levés de proies soient peu nombreux pour estimer les exigences alimentaires de ces Asilides, il semble que la taille plus importante* de *D. rufipes* ainsi que la faible densité des populations des trois autres espèces (respectivement 6, 5 et 9 individus) soient suffisantes pour éviter une compétition alimentaire.

- Pelouse à *Brachypodium* (zones 2, 3, 4, 7, 8).

Plusieurs espèces y sont capturées : *Heteropogon manicatus, Stenopogon sabaudus, S. junceus, Antipalus varipes, Dysmachus sp., Eutolmus kiesenwetteri, E. rufibarbis, Machimus rusticus, Epitriptus setosulus, Neoitamus cyanurus, Pamponerus germanicus.*

Quelques remarques peuvent être faites sur chacun chacune d'entre elles:

-- certaines n'ont été capturées qu'exceptionnellement : *Dysmachus sp., E. rufibarbis, Neoitamus cyanurus* (1 et 3 exemplaires). Ces trois espèces sont peu communes en Provence et leur rareté dans cette station n'est donc pas le fait d'une interaction défavorable entre les individus.

-- comme je l'ai indiqué précédemment, les femelles d'*E. kiesenwetteri*, en quête d'un lieu de ponte, se rencontrent parfois dans cette strate mais n'utilisant pas cet habitat comme un territoire de chasse, elles peuvent coexister avec les autres espèces.

-- *H. manicatus*, de par sa taille (11-17 mm) et sa position à l'affût sur les capitules de Composées, occupe une niche écologique différente de celle des espèces de grande taille qui vivent dans la strate herbacée inférieure. Chez ces dernières, au nombre de cinq, la compétition alimentaire est évitée par des densités différentes et par un décalage des périodes de vol :

P. germanicus est une espèce rare dans cette station (trois individus seulement capturés vers la fin mai). *Antipalus varipes* est surtout abondant au cours de la première quinzaine de juin alors que *S. sabaudus* montre une activité maximale un peu plus tard, au cours de la seconde quinzaine de juin et la première de juillet, période pendant laquelle vole également *M. rusticus*. Quant à *S. junceus*, le maximum de capture est réalisé au cours de la dernière semaine de juillet et la première d'août. Deux espèces apparaissent donc en même temps, *S. sabaudus* et *M. rusticus*, et semblent cohabiter sans entrer en compétition malgré leur densité élevée (respectivement 120 et 96 individus) dans le même biotope à la même période.

Une certaine différence existe au niveau des proies. *M. rusticus* s'attaque de préférence aux Coléoptères et aux Lépidoptères tandis que les proies capturées par

---

* J'ai indiqué dans le chapitre II que, d'une manière générale, la taille des Asilides était en relation avec la taille des proies.

S. sabaudus sont plus variées et comprennent en plus des Diptères, des Hémiptères et des Hyménoptères. Mais ces seules considérations sont-elles suffisantes pour justifier la coexistence des deux populations ? Il serait imprudent de l'affirmer en raison du plus petit nombre de proies récoltées par *M. rusticus* (19 pour *M. rusticus*, 69 pour *S. sabaudus*). Selon toute vraisemblance, d'autres facteurs s'ajoutent aux précédents et contribuent à la séparation des deux espèces, en particulier une localisation différente dans l'espace (*M. rusticus* est concentré au milieu du champ, *S. sabaudus* s'étend sur l'ensemble de la prairie) ainsi que des différences éthologiques (*M. rusticus* se tient à l'affût le long des tiges contrairement à *S. sabaudus* qui se pose sur le sol).

3/ Strate arbustive et arborescente.

J'ai déjà énuméré les espèces vivant dans ce biotope (cf. p.207). Elles sont peu nombreuses et représentées par un très petit nombre d'individus. Elles occupent des habitats séparés (feuilles basses des arbustes, rameaux morts, extrémités des branches) et présentent des tailles différentes et ainsi n'utilisent pas les mêmes ressources alimentaires. Elles ne peuvent donc entrer en compétition.

Un autre exemple de cohabitation, parmi les populations d'Asilides, a pu être observé dans une autre station.

b) Chaîne de l'Etoile : vallon de Saint-Joseph.

Ce biotope, situé dans le fond d'un vallon, est constitué par une série de champs cultivés et de pelouses xériques abandonnées, séparés par une végétation arbustive d'Oliviers, de Ronces, d'Ajoncs, de Cystes et bordés à flancs de côteaux par la garrigue à Chêne kermès d'une part et la forêt de Pin d'Alep d'autre part. Le substratum est d'origine dolomitique et des dépôts de sable s'observent le long des chemins, des sentiers et dans la plupart des pelouses. Malgré sa faible superficie (200 m de long, 50 m de large), les Asilides sont nombreux et 22 espèces (dont 15 genres) ont été capturées : *Andrenosoma atra, A. bayardi, Antiphrisson trifarius, Dasypogon diadema, Cerdistus erythrurus, Choerades fuliginosa, Dioctria baumhaueri, D. claripennis, D. hyalipennis, D. rufipes, Dysmachus hamulatus, Epitriptus inconstans, Eutolmus kiesenwetteri, Heteropogon timondavidi, Holopogon venustus, H. fumipennis, Machimus annulipes, P. pilipes, Pamponerus germanicus, Pogonosoma maroccanum, Stenopogon junceus, S. sabaudus* (Fig. 53).

Comme dans la station du Caramy, ce peuplement d'Asilides se répartit dans des habitats plus restreints. Ce sont :

- les troncs d'arbres morts
- la strate arbustive et arborescente
- la strate herbacée

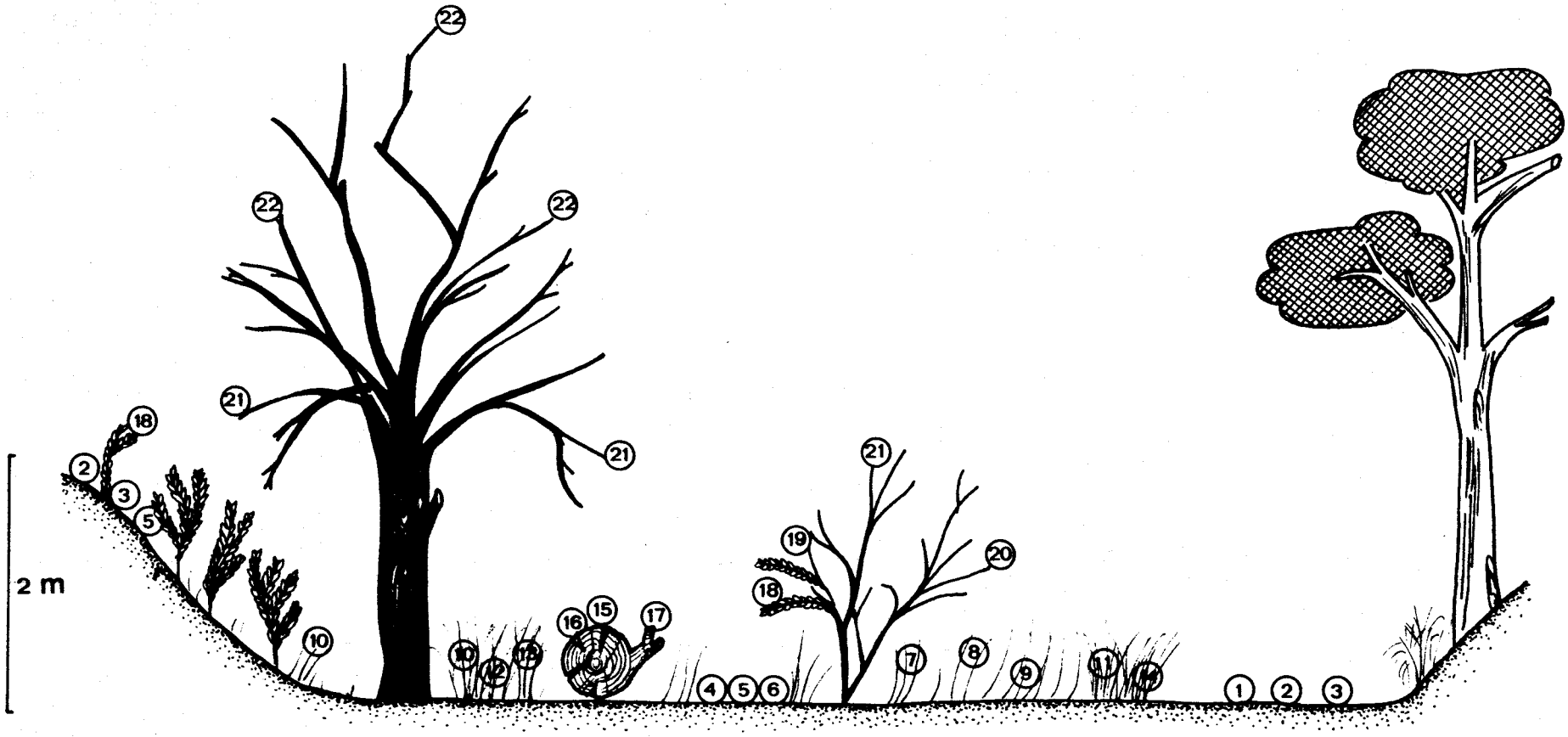


Figure 53 - Coupe schématique du vallon de Saint-Joseph (chaîne de l'Etoile, B-du-Rh) montrant les habitats préférentiels des *Asilidae* (l'échelle n'est valable que pour la hauteur de la végétation).

Espèces posées sur le sol :

1 : *Antiphrisson trifarius* 2 : *Machimus pilipes* 3 : *Epitriptus inconstans*
4 : *Dasypogon diadema* 5 : *Stenopogon sabaudus* 6 : *S. junceus*

Espèces posées sur la végétation herbacée :

7 : *Machimus annulipes* 8 : *Pamponerus germanicus* 9 : *Dysmachus hamulatus*
10 : *Cerdistus erythrurus* 11 : *Dioctria rufipes* 12 : *D. baumhaueri*
13 : *D. claripennis* 14 : *D. hyalipennis*

Espèces posées sur les troncs d'arbres morts :

15 : *Andrenosoma atra* 16 : *A. bayardi* 17 : *Pogonosoma maroccanum*

Espèces posées sur la végétation arbustive et arborescente :

18 : *Choerades fuliginosa* 19 : *Holopogon venustus* 20 : *H. fumipennis*
21 : *Heteropogon timondavidi* 22 : *Eutolmus kiesenwetteri*

- la surface du sol

1/ Les troncs d'arbres morts (Pin d'Alep).

Les troncs de Pin d'Alep situés dans ce biotope hébergent trois *Laphriinae : A. atra, A. bayardi, P. maroccanum*. Posées sur les écorces, elles occupent toutes les trois le même habitat mais le décalage de leurs périodes de vol respectives diminue ou élimine la compétition interspécifique. En effet, si *A. atra* s'observe au début du printemps, c'est avant tout une espèce automnale tandis qu'*A. bayardi* abonde de la fin du printemps au milieu de l'été. *P. maroccanum* apparaît en juillet en même temps qu'*A. bayardi* mais de plus grande taille que cette dernière et par ailleurs si rare (un seul individu observé) qu'aucune compétition alimentaire véritable ne peut exister entre les espèces.

2/ Strate arbustive et arborescente.

Cinq espèces cohabitent dans ce milieu mais plusieurs facteurs interviennent leur évitant la concurrence alimentaire :
- les territoires de chasse s'étagent des rameaux bas (80 cm à 1 m) jusqu'aux branches des arbres les plus hautes (6 à 7 m de haut).
- toutes les espèces sauf les deux *Holopogon* sont de tailles différentes.
- une spécificité très nette s'observe chez certaines espèces dans le choix des proies.

Ainsi, *E. kiesenwetteri* est toujours perché aux extrémités des branches hautes (3 à 7 mètres) tandis qu'*H. timondavidi* et *H. venustus* occupent un niveau inférieur (1,50 m à 3 m). Malgré l'exploitation d'une zone commune, ces deux dernières espèces n'entrent pas en compétition car elles sont de tailles différentes et les proies capturées ne sont pas les mêmes; *H. timondavidi* se nourrit essentiellement d'Hyménoptères (*Formicidae* et *Ichneumonidae*) alors qu'*H. venustus* chasse surtout de petits Homoptères (2 mm). *H. fumipennis* fréquente le même habitat mais sa faible densité (deux exemplaires) limite naturellement la compétition. Sur les feuilles basses des arbustes (entre 80 cm et 1 m) se tient *Choerades fuliginosa* dont les proies sont composées, pour la plupart, de petits Coléoptères.

3/ Formations herbacées.

Huit espèces coexistent parmi les nombreuses Graminées rencontrées dans cet habitat.

La compétition alimentaire est évitée soit par un décalage des périodes de vol (*Pamponerus germanicus* en mai, *Machimus annulipes* en juin) soit par la capture de proies de tailles différentes (comme on peut le constater chez *P. germanicus* et *Dioctria rufipes* au mois de mai, chez *D. rufipes* et *M. annulipes* en juin) soit par des densités différentes (*D. rufipes* est très abondante, *D. hyalipennis, D. baumhaueri,*

D. claripennis, Dysmachus hamulatus sont rares et n'ont été capturées qu'en deux ou trois exemplaires).

4/ Surface du sol.

Deux habitats peuvent être distingués :

- sentiers et chemins :

Trois espèces y sont rencontrées : *Antiphrisson trifarius, Machimus pilipes, Epitriptus inconstans*. Des périodes de vol décalées (*A. trifarius* au printemps, les deux autres espèces en automne) ainsi que des tailles différentes (chez *M. pilipes* et *E. inconstans*) permettent à ces trois Asilides de cohabiter sans entrer en concurrence.

- zones dénudées parmi la végétation herbacée :

Trois espèces peuplent ce dernier habitat : *Dasypogon diadema, Stenopogon sabaudus* et *S. junceus*. Comme je l'ai observé dans la station du Caramy, le décalage des périodes de vol entre les deux *Stenopogon* leur permet d'éviter la compétition. Seuls *S. sabaudus* et *D. diadema* ont des périodes de vol communes mais les différences constatées dans la nature et le pourcentage des Insectes capturés sont suffisants pour éliminer toute concurrence (Tabl. 26).

Asilides \ Insectes capturés (%)	Hyménoptères	Diptères	Coléoptères	Lépidoptères	Hémiptères	Orthoptères	Odonates
S. sabaudus	20,2	10,1	20,2	34,7	11,5	1,4	1,4
D. diadema	64,4	20	13,3	2,2	0	0	0

Tableau 26

Les Asilides disposent donc d'une étonnante variété d'adaptations : tailles différentes (4-5 mm jusqu'à 30 mm en Provence), dispositifs morphologiques particuliers (selon les espèces, pattes ravisseuses munies de soies, d'épines, de crochets, pièces buccales plus ou moins développées et variées), méthodes différentes de chasse et de capture des proies, habitats diversifiés, diversité des proies, décalage des périodes de vol.

Grâce à la variété de leurs adaptations morphologiques, biologiques et étho-

logiques, les Asilides réalisent une grande diversification de leurs niches écologiques et évitent la compétition alimentaire. La coexistence de plusieurs espèces au sein d'un même biotope est donc possible.

C - Esquisses de chaînes alimentaires

Les Insectes phytophages constituent l'essentiel de la nourriture des Asilides; il est donc possible d'assimiler ces prédateurs à des consommateurs de second ordre. Mais ces carnivores peuvent se placer à des niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire lorsque les proies capturées sont des animaux prédateurs comme les Libellules, les Coccinelles, certains Hyménoptères, des Araignées ou d'autres Asilides.

S'attaquant à des proies variées, un même Asilide peut donc intervenir à plusieurs niveaux trophiques (tertiaire ou quaternaire), appartenir à des chaînes alimentaires différentes et servir à son tour de nourriture à d'autres carnivores. La complexité de ce réseau trophique est telle qu'il est très difficile d'évaluer l'action et l'importance de ces Diptères.

J'ai essayé succinctement d'analyser une portion d'un réseau alimentaire occupé par *M. rusticus* et *A. bayardi*.

Cas de *M. rusticus*.

M. rusticus est essentiellement un consommateur secondaire se nourrissant aux dépens des Lépidoptères et des Coléoptères *Scarabeidae*. Lorsqu'un autre prédateur ou parasite (un Hyménoptère ou un Diptère) s'intercale dans la chaîne alimentaire entre le consommateur de premier ordre, phytophage, et l'Asilide; celui-ci passe à un niveau trophique supérieur.

Les prédateurs de *M. rusticus* sont peu nombreux; j'ai observé un spécimen de *Stenopogon sabaudus*, une Araignée, un Odonate, un Passereau (Rougequeue noir). Des parasites (Acariens) sont quelquefois rencontrés sur la face inférieure de l'abdomen.

Cas de *A. bayardi* (Fig. 54).

Cette espèce dont nous avons énuméré les proies* est avant tout un consommateur secondaire subsistant aux dépens de Coléoptères phytophages et xylophages, de Diptères floricoles et de nombreux *Apidae* qui vivent dans l'environnement des troncs et qui nidifient dans le bois mort (*Halictus, Osmia*) ou dans la terre (*Andrena, Megachile*). En capturant aussi des Hyménoptères *Ichneumonidae* dont les femelles s'alimentent généralement de l'hémolymphe et des tissus d'Arthropodes (Chenilles, Diptères,

---

* Cf. répertoire analytique.

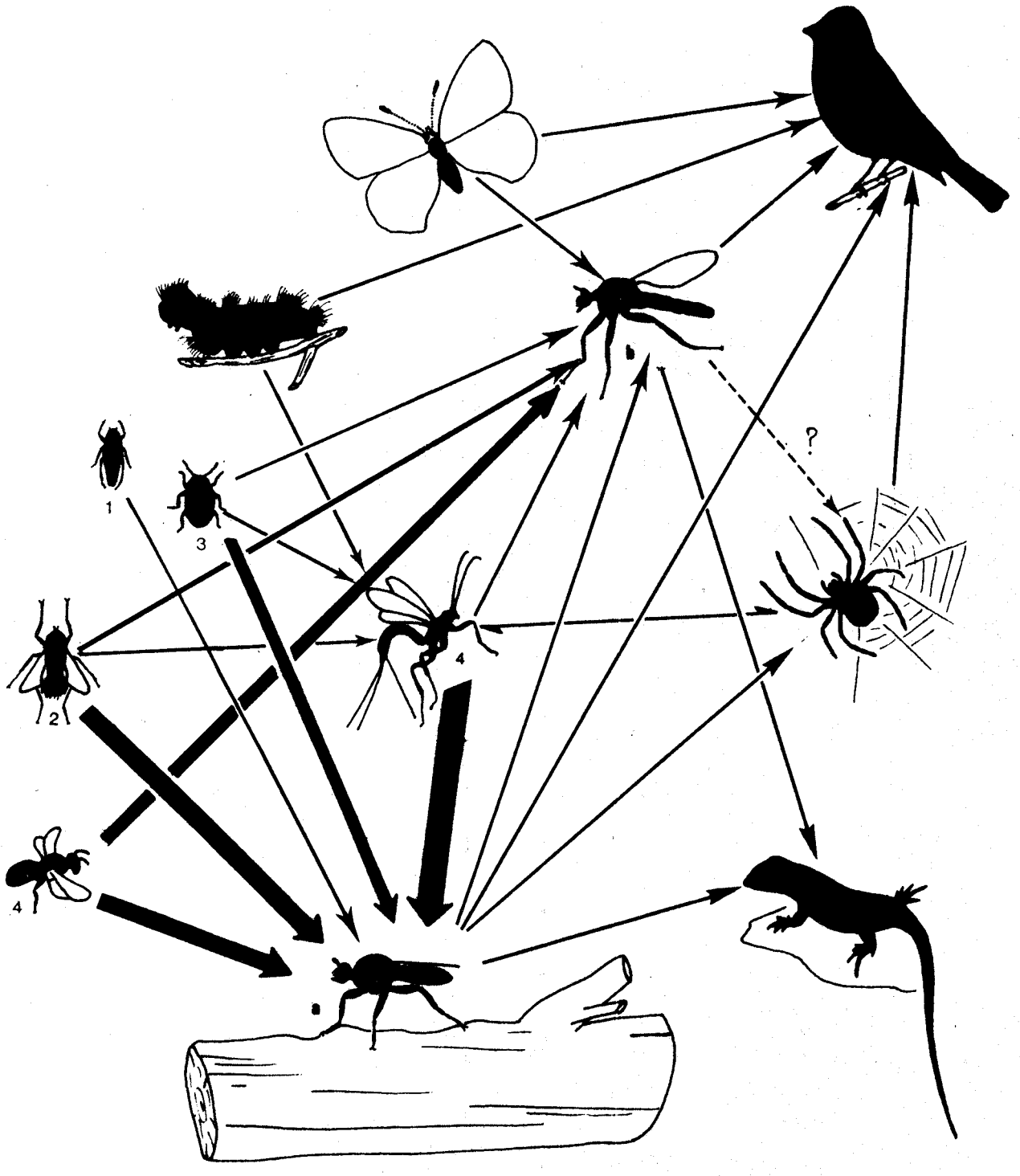


Figure 54 - Portion, très simplifiée, d'un réseau alimentaire comprenant deux Asilides (*Andrenosoma bayardi* : a et *Dasypogon diadema* : b). L'épaisseur des flèches est proportionnelle au taux de prédation.
1 : Hémiptères, 2 : Diptères, 3 : Coléoptères, 4 : Hyménoptères.

Coléoptères, Araignées), *A. bayardi* devient alors un consommateur de troisième ou de quatrième ordre.

Ces relations prédateurs-proies peuvent se compliquer par l'intervention de chaînes de parasites souvent très complexes et difficiles à mettre en évidence comprenant la plupart des *Ichneumonidae* et quelques Diptères *Tachinidae* et *Bombyliidae*. En effet, si les imagos des *Ichneumonidae* sont des consommateurs secondaires ou tertiaires, les *Tachminidae* et les *Bombyliidae* ne sont, à l'état adulte, que des consommateurs primaires. Le rôle de ces Diptères dans le réseau trophique est fonction du rang que leurs larves respectives occupent dans la chaîne des consommateurs. Ainsi, chez les *Tachinidae* , les larves de *Clytiomya helluo* et *Leucostoma anthracina* parasitent des Hémiptères, celles de *Gonia cinerascens* parasitent de nombreuses espèces de Chenilles (*Noctuidae*) tandis que les stades immatures de *Picconia incurva* s'attaquent de préférence aux larves et imagos de *Chrysomelidae*.

Chez les *Bombyliidae*, *A. bayardi* capture deux espèces (*Bombylius sp.* et *Usia atrata*) dont les larves sont ectoparasites d'Hyménoptères et de Coléoptères.

Comment se prolonge la chaîne alimentaire au-delà de cet Asilide ? Des parasites, souvent en grand nombre, sont fixés à la face inférieure de l'abdomen au niveau des premiers sternites. Mais des prédateurs secondaires exercent une action plus directe; ce sont des Asilides (*P. maroccanum*, *S. sabaudus*, *D. diadema* (1)), des Lézards (*Lacerta sp.*) et des Araignées. ADAMOVIC (1963 a) signale pour *Stenopogon sabaudus* des Odonates et des Oiseaux (Passereaux, Rapaces); ces consommateurs sont présents dans le biotope étudié (chaîne de l'Etoile) mais leur action directe sur *A. bayardi* n'a pu être observée.

D - Estimation de l'effectif de quelques populations d'Asilides et évaluation des proies capturées

a) Estimation de l'effectif de trois populations :

Dans le cadre d'une étude sur les Asilides, il apparaît intéressant en raison de la quantité d'Insectes, victimes de leur prédation, d'étudier et d'estimer, même sommairement, l'action de ces Diptères sur la faune entomologique locale. L'intérêt d'une telle étude peut, par ailleurs, se traduire pratiquement par l'utilisation éventuelle de ces prédateurs comme auxiliaires dans la lutte biologique contre les espèces nuisibles.

---

(1) Les relations trophiques de cette espèce sont également indiquées dans la figure 54.

La complexité des facteurs intervenant dans ces relations prédateurs-proies est telle qu'aucune étude véritablement approfondie n'a été réalisée. A ma connaissance, deux estimations seulement ont été faites concernant l'importance des Asilides en tant que prédateurs. Il s'agit des travaux de MELIN (1923) et de IONESCU et WEINBERG (1961).

Les observations de MELIN concernent une population de *Laphria* dont la densité est estimée à 100 individus à l'hectare. Considérant qu'un individu chasse en moyenne pendant 5 heures au cours d'une journée et évaluant à 20 minutes la durée moyenne d'un repas et à deux mois la longévité de l'adulte, il estime à 100000 le nombre d'Insectes détruits par cette population d'Asilides.

La deuxième estimation, effectuée par IONESCU et WEINBERG, concerne l'action de *Machimus rusticus* et *Dysmachus fuscipennis* sur un Coléoptère (*Anisoplia segetum*), destructeur de céréales. Ces auteurs évaluent approximativement à 100 le nombre d'Asilides répartis sur une surface de 100 m^2, soit 10000 individus par hectare (ce nombre a été établi arbitrairement après capture de 200 individus de *M. rusticus* et *D. fuscipennis* au cours d'une période de chasse de 8 heures). En estimant à 8 le nombre d'*Anisoplia* capturés par chaque Asilide au cours de sa vie imaginale et à 12 grammes environ la quantité de céréales détruites par ce Coléoptère, ces auteurs obtiennent le chiffre impressionnant de 960 kg de grain à l'hectare dont la destruction a pu être sauvée par l'intermédiaire des Asilides. Ces observations ont été faites après comparaison de la production céréalière d'une plaine roumaine (région de Dobrogea) sur deux années consécutives. Une production de 1800 kg à l'hectare a été enregistrée l'année de forte densité d'*Anisoplia*; elle a atteint 2806 kg à l'hectare l'année suivante, marquée par une apparition importante d'Asilides.

Cet exemple est significatif de l'importance que l'on accorde à ces Diptères en tant que destructeurs d'Insectes mais ces estimations sont sans doute discutables et de nombreuses difficultés demeurent lorsqu'il s'agit d'établir une bonne évaluation des effectifs des populations d'Asilides.

La méthode de capture et recapture que j'ai utilisée pour estimer la longévité imaginale m'a parue en définitive la seule technique susceptible de fournir des données assez précises sur la densité de certaines populations, sous réserve de quelques restrictions.

Nous avons vu, en effet, dans la station de Caramy, que le pourcentage de recapture est très faible pour les petites espèces (2,98%). Cette méthode ne peut donc s'appliquer qu'à des individus dont la taille est voisine de 2 cm ou qui ont des exigences écologiques particulières favorisant leur capture (*A. bayardi*, par exemple, qui vit sur les troncs d'arbres morts, *Stenopogon sabaudus*, *Machimus rusticus*, *Antipalus varipes* qui sont des espèces peu "vagabondes").

Afin d'éviter des variations importantes de l'effectif des populations dues aux déplacements et à des migrations possibles, il convient de choisir des stations peu étendues, limitées par des obstacles naturels importants (abrupts rocheux, forêt, etc...). Par contre, cette méthode sera difficilement applicable sur un terrain très étendu, sans limites naturelles précises où les chances de recaptures sont quasiment nulles.

Pour les raisons précitées, trois espèces seulement ont été étudiées : *Machimus rusticus* et *Stenopogon sabaudus* dans la station du Caramy, *Andrenosoma bayardi* dans le biotope des environs de Cassis (cf. p.179). La méthode utilisée est celle de JOLLY (1965).

L'estimation de la population est donnée par le rapport :

$$\frac{M}{\text{proportion de la population marquée}}$$

Au temps t_1, le calcul de M s'effectue de la manière suivante :

$$M_1 = \frac{S_1 \times Z_1}{R_1} + m_1 \quad \text{*}$$

M_1 = importance de la population marquée

m_1 = nombre d'individus marqués, attrapés au temps t_1

S_1 = total des animaux relâchés au temps t_1 (animaux marqués avant t_1 et animaux non marqués)

Z_1 = nombre d'individus marqués avant le temps t_1 qui ne sont pas pris en compte au temps t_1 mais pris en compte à des dates ultérieures

R_1 = nombre d'individus relâchés au temps t_1 et qui ont été recapturés à des dates ultérieures

Les résultats obtenus pour ces trois espèces figurent dans les tableaux 28, 29, 30 et peuvent être résumés dans le tableau ci-après.

Asilides	Effectif des populations	
	par comptage direct	par la méthode de capture et recapture
Machimus rusticus	96 individus	218 à 284
Stenopogon sabaudus	120 individus	198 à 317
Andrenosoma bayardi	80 individus	97 à 108

Tableau 27

* Des méthodes mathématiques plus complexes peuvent être utilisées (MANLY, 1970, 1975).

Deux exemples de calcul de l'effectif des populations peuvent être indiqués pour *Stenopogon sabaudus* (au 25° jour) et *Machimus rusticus* (au 26° jour) (Tabl. 28 et 29).

1/ *Stenopogon sabaudus*.

$$M_{25} = \frac{S_{25} \times Z_{25}}{R_{25}} + m_{25}$$

$S_{25} = 29$
$Z_{25} = 2 + 1 + 2 + 1 = 6$
$R_{25} = 3 + 4 + 3 = 10$
$m_{25} = 3$

$$M = \frac{29 \times 6}{10} + 3 = 20,4$$

$$\text{Population estimée} = \frac{M}{\text{proportion de la population marquée (au temps 25)}} = \frac{20,4}{3/29} = 198$$

2/ *Machimus rusticus*.

$$M_{26} = \frac{S_{26} \times Z_{26}}{R_{26}} + m_{26}$$

$S_{26} = 20$
$Z_{26} = 3 + 1 + 1 + 1 = 6$
$R_{26} = 1 + 1 = 2$
$m_{26} = 2 + 1 + 1 + 1 = 5$

$$M = \frac{20 \times 6}{2} + 5 = 65$$

$$\text{Population estimée} = \frac{M}{\text{proportion de la population marquée}} = \frac{65}{5/20} = 260$$

Un certain nombre de remarques doivent être faites en ce qui concerne l'utilisation de cette formule et les résultats obtenus pour les trois Asilides étudiés :

- Au début des périodes de vol, les individus sont peu nombreux et, par conséquent, les recaptures rares ou inexistantes. Je n'ai donc tenu compte dans le tableau 27 que des évaluations effectuées pendant l'abondance maximale de l'espèce, période où l'on peut considérer la population comme à peu près stable (du 25° au 33° jour pour *S. sabaudus* et *M. rusticus*).

- La formule de JOLLY ne peut s'appliquer si les chiffres obtenus sont trop faibles. Ainsi, l'évaluation du taux des populations de *S. sabaudus* et *M. rusticus*

Dates de la dernière capture	Dates de captures (jours)									
	1	8	14	21	25	26	33	40	47	
1		0	0	0	0	0	0	0	0	
8			1	0	0	1	0	0	0	
14				2	0	0	0	1	0	z_{25}
21					3	2	0	2	0	
25						3	4	3	0	R_{25}
26							2	1	0	
33								4	0	
40									1	
47										

Total des individus marqués	0	0	1	2	3	6	6	11	1
Total des non marqués	3	4	10	20	26	15	25	10	8
Total des attrapés	3	4	11	22	29	21	31	21	9
Total des relâchés	3	4	11	22	29	21	31	20	9
Evaluation de la population			51,7	92	198	271,42	317		

Tableau 29 - *Stenopogon sabaudus*

Dates de la dernière capture	Dates de captures (jours)								
	1	8	14	21	25	26	33	40	47
1		1	1	0	0	0	0	0	0
8			1	1	0	1	0	0	0
14				1	2	1	0	0	0
21					1	2	3	1	0
25						1	1	1	0
26							1	1	0
33								1	0
40									0
47									

Total des individus marqués	0	1	2	2	3	5	5	4	0
Total des non marqués	4	5	13	19	14	15	13	8	0
Total des attrapés	4	6	15	21	17	20	18	12	0
Total des relâchés	4	6	15	21	17	20	18	12	0
Evaluation de la population		18,7	73,07	155,5	284,29	260	218		

Tableau 28 - *Machimus rusticus*

Dates de la dernière capture	Dates de captures (jours)												
	1	22	32	42	52	61	67	69	77	85	88	92	99
1		2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22			1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32				6	3	2	1	1	1	1	0	0	0
42					3	0	2	1	1	1	0	0	0
52						6	3	3	1	0	1	0	0
61							2	1	2	0	0	0	0
67								3	2	1	0	1	0
69									2	0	0	0	0
77										1	1	0	0
85											1	0	0
88												3	0
92													2
99													

Total des individus marqués	0	2	1	7	6	8	8	9	9	4	3	4	2
Total des non marqués	4	1	11	7	12	6	10	3	7	3	9	2	3
Total des attrapés	4	3	12	14	18	14	18	12	16	7	12	6	5
Total des relâchés	4	3	10	14	17	14	18	12	16	7	12	6	5
Evaluation de la population			22,5	45,5	61,03	97,5	100	108	87,5	43,8	28		

Tableau 30 - *Andrenosoma bayardi*

n'est pas possible au quarantième jour (Tabl. 28 et 29) puisqu'aucun individu marqué les jours précédents n'a été recapturé après cette date (d'où Z = 0).

Pour *M. rusticus* et *S. sabaudus*, le taux de la population estimée par la méthode de JOLLY est deux à trois fois supérieur aux relevés effectués par comptage direct. Cette différence est au contraire minime chez *A. bayardi* et ne peut s'expliquer que par la spécificité très accusée de cette espèce pour les troncs d'arbres morts ainsi que par les conditions exceptionnelles que réunit le biotope de la chaîne de l'Etoile.

Les résultats obtenus pour *A. bayardi* (100 individus en moyenne à l'hectare) correspondent tout à fait aux estimations de MELIN (1923) à propos d'une population de *Laphria* (cf. p.218). Par contre, les données établies pour *M. rusticus* et *S. sabaudus*, respectivement 254 et 260 sur une superficie de 7000 m^2, sont très différentes des estimations de IONESCU et WEINBERG (1961) concernant *M. rusticus* et *Dysmachus fuscipennis* (10000 individus à l'hectare pour l'ensemble des deux populations). L'importance de ces écarts souligne les difficultés actuelles existant dans l'étude quantitative des populations de ces Insectes.

Il est bien évident que l'utilisation de la méthode de JOLLY nécessite quelques améliorations, en particulier des marquages et des reprises rapprochés et certaines précautions précédemment indiquées. Dans ces conditions, le principe de cette méthode de capture et recapture peut être envisagé, dans certains cas bien précis, pour estimer l'effectif d'une ou plusieurs populations d'Asilides.

b) Evaluation des proies capturées :

L'estimation de l'effectif d'une population d'Asilides peut permettre, connaissant la longévité imaginale de l'espèce et le nombre de proies capturées par un individu, d'évaluer approximativement l'intervention de ces Diptères sur les faunes entomologiques locales. Cette évaluation a été effectuée pour les trois espèces étudiées précédemment.

1/ Cas d'*A. bayardi*.

Nous avons déjà vu (cf. p.181) que la durée de vie maximale pouvait atteindre 50 à 55 jours chez certains individus. Cependant, il m'a semblé préférable, pour être plus proche des conditions naturelles, de ne tenir compte que de la durée moyenne de vie obtenue pour l'ensemble de la population : 21,88 ± 2,72 (22 jours environ).

Les résultats obtenus pour la station du vallon de Saint-Joseph (chaîne de l'Etoile) nous donnent :

- taux de la population : 97 à 108 individus (moyenne approximative = 100)
- nombre moyen de proies journalières capturées par un individu = 8

- nombre de proies capturées par un seul individu au cours de sa vie imaginale : 22 x 8 = 176
- nombre de proies capturées par l'ensemble de la population au cours du printemps et de l'été 1969 : 176 x 100 = 17600 individus correspondant à la superficie d'un hectare environ

Il me paraît possible, en se basant sur de multiples observations effectuées dans diverses stations de Basse-Provence (33 stations ont été prospectées dans cette région et certaines plusieurs années consécutivement), d'appliquer ce résultat (17600 proies à l'hectare) à la plupart des biotopes occupés par *A. bayardi* dont les caractéristiques rejoignent celles du vallon de Saint-Joseph.

2/ Cas de *Stenopogon sabaudus*.

La longévité imaginale de cette espèce est plus courte que celle d'*A. bayardi* et a été évaluée à 9,69 $\pm$ 2,25 jours (10 jours approximativement). Je n'ai pu établir le nombre de proies capturées par cet Asilide; DENNIS et LAVIGNE (1975) indiquent cinq proies en moyenne pour *Stenopogon inquinatus*, espèce de taille identique à *S. sabaudus*. La durée des repas, qui est comprise entre 1h et 2h selon les proies (expériences réalisées personnellement au laboratoire), me permet de considérer le chiffre 5 comme probable.

Sachant que le taux de la population est de 198 à 317 (moyenne : 260), l'estimation suivante peut être effectuée : 260 x 10 x 5 = 13000 proies pour 7000 m^2, ce qui correspond à 18500 proies environ à l'hectare.

3/ Cas de *Machimus rusticus*.

La durée de vie de l'adulte correspond approximativement à 11 jours (11,14 $\pm$ 1,94). Les proies étant à peu près de la même taille que celle de *S. sabaudus* et la durée des repas sensiblement identique, j'estimerai donc à 5 le nombre de proies capturées par un individu en une journée.

La population ayant été évaluée à 250 individus en moyenne (218 à 284), le total des proies capturées peut s'établir ainsi : 250 x 5 x 11 = 13750 pour 7000 m^2, ce qui correspond à 19000 proies environ à l'hectare.

Il est intéressant de noter que les résultats obtenus pour cette espèce et pour *S. sabaudus* sont à peu près identiques à ceux établis pour *A. bayardi* bien que les milieux fréquentés par ces trois espèces soient différents.

La prédation par ces Diptères ne peut être comparée aux 24000 tonnes d'Insectes détruits chaque année par les quelques 300 milliards de Fourmis rouges (*Formica*

rufa) estimés dans les Alpes italiennes (PAVAN, 1959). Cependant, les données obtenues pour les Asilides ne sont pas négligeables et restent sans doute très inférieures à la réalité ! Il est facile d'imaginer leur action dans certaines stations où ils abondent (25 et 22 espèces dans les localités étudiées). Si l'on tient compte des 93 espèces signalées dans ce travail, on conçoit l'importance des prélèvements que peuvent faire subir ces prédateurs à la faune entomologique de la région étudiée.

3 - ETUDE DES PEUPLEMENTS LARVAIRES D'ASILIDES

Cette étude, réalisée dans la station du Caramy (ferme Rimbert), complète en partie les recherches effectuées dans le même biotope sur la communauté d'adultes.

A - Gîtes larvaires

Les biotopes étudiés sont au nombre de 6. Ils correspondent aux zones 1, 2, 3, 4, 5 et 6 (a, b) précédemment mentionnées et décrites en détail (cf. p. 200); les zones 6 c et 7 qui s'étendent en amont de la haie, dans le deuxième champ, n'ont pas été prospectées.

B - Prélèvements (1)

a) Nombre :

Les prélèvements ont été réalisés sur un cycle annuel (d'avril 1975 à avril 1976), à raison de quatre relevés par biotope, deux fois par mois. Le nombre total des prélèvements s'élève à 576.

b) Surface et volume prospectés :

- surface d'un prélèvement : 0,20 m x 0,20 m = 0,04 m^2 (2)
- surface mensuelle prospectée par biotope : 0,04 x 4 x 2 = 0,32 m^2
- surface annuelle prospectée pour les 6 biotopes réunis : 0,32 x 6 x 12 = 23,04 m^2
- volume de terre prélevée : 0,2 m x 0,2 x 0,2 x 576 = 4,608 m^3

---

(1) Les techniques de récolte et de tri sont indiquées en annexe.

(2) La surface et le nombre des relevés ont été établis de façon compatible avec les possibilités matérielles de transport et de tri des échantillons et avec la rigueur statistique nécessaire à cette étude.

C - Aperçu sur la structure des communautés d'Arthropodes édaphiques de la station

La diversité des ordres, des familles et des espèces, l'importance numérique des individus et les difficultés de tri et de détermination font qu'il n'est pas possible de donner une description exhaustive des peuplements édaphiques d'une station, si petite soit-elle.

Cependant, avant d'étudier la répartition, la structure, le préférendum des peuplements larvaires des Asilides, il est indispensable, pour définir de façon plus précise leurs relations trophiques, d'avoir un aperçu, même sommaire, sur la structure et la densité des communautés d'Arthropodes récoltés dans le sol avec les Asilides.

a) Densité des peuplements (Fig. 55) :

La densité est élevée au printemps (il a été prélevé en mai autant d'individus que pendant les quatre mois d'hiver), faible pendant la période estivale, elle s'élève en automne pour se stabiliser ensuite à un niveau plus bas pendant la période hivernale.

Les effectifs de chaque groupe fluctuent dans le même sens, y compris pour les populations les moins bien représentées. 666 larves d'Asilides ont été récoltées au cours du cycle annuel de prospection, ce qui correspond approximativement à 29 individus au m^2. Pour comparaison, cette densité s'élève à 45 individus pour les Coléoptères, ordre qui renferme la majorité des proies et à 21 pour les Myriapodes Chilopodes qui groupent la plupart des espèces prédatrices.

b) Abondances relatives des divers peuplements :

Elles traduisent le succès relatif des groupes zoologiques dans l'exploitation des ressources du biotope (Tabl. 31).

Dans cette station, on note un certain déséquilibre parmi les diverses populations. Ce déséquilibre est mis en évidence dans la figure 56 où sont comparés les résultats obtenus dans la station du Caramy (courbe a) et ceux d'une situation théorique où toutes les espèces auraient le même effectif (diversité maximale, équitabilité égale à 1 *in* DAJET, 1976). Dans le cas théorique, tous les points représentatifs se trouveraient sur la diagonale du carré (courbe b).

Dans le cas de la station étudiée, les points représentatifs sont situés au-dessus de la diagonale b, sur une courbe (a) présentant une certaine concavité. Cette concavité est d'autant plus forte que l'équitabilité est plus faible. Pour les populations du champ prospecté (courbe a), le déséquilibre est notable puisque plus de 50%

Mois	Asilides	Coléoptères	Myriapodes	Diptères (autres)	Hémiptères	Lépidoptères	Dermaptères	Diploures	Araignées
Avril	50,52	93,22	53,12	11,97	4,16	2,60	1,56	11,97	2,08
Mai	89,58	86,45	56,77	17,18	1,04	2,60	-	15,10	3,12
Juin	29,69	43,75	34,89	4,16	-	0,52	1,04	6,25	2,08
Juillet	25,52	35,93	19,79	5,72	1,56	0,52	6,25	4,68	3,12
Août	5,21	24,47	19,27	1,04	-	-	-	4,16	0,52
Septembre	16,67	61,97	46,35	2,08	-	0,52	0,52	6,77	1,04
Octobre	21,35	52,08	46,87	5,20	-	2,08	-	6,77	0,52
Novembre	25	56,77	27,60	4,68	-	0,52	-	2,60	0,52
Décembre	13,54	29,68	19,27	7,29	1,56	-	0,52	3,12	0,52
Janvier	25	24,47	30,72	5,20	1,04	1,56	2,08	1,56	1,04
Février	26,56	11,97	18,22	1,04	-	-	1,04	3,12	0,52
Mars	18,23	16,66	23,43	1,04	-	0,52	0,52	7,81	1,04

Tableau 31 - Evolution de la densité des peuplements au m^2 au cours du cycle annuel de prospection (les Hyménoptères, Plannipennes, Embioptères, Crustacés n'ont pas été mentionnés en raison des effectifs trop faibles).

des individus sont rassemblés en trois familles seulement et que la moitié des familles recensées renferme 95% des individus.

Trois familles dominent donc quantitativement la biocénose : les *Asilidae*, les *Geophilidae* et les *Scarabeidae*. Ces trois familles dominantes appartiennent elles-mêmes aux trois groupes dominants dans la station : les Diptères (28%), les Myriapodes (27%) et les Coléoptères (36%) (Fig. 57).

84% des Diptères sont représentés par les *Asilidae*. Cette famille domine donc la communauté, dominance qui traduit l'adaptation de ces Insectes aux conditions biotiques et abiotiques qu'offre le milieu; elle affronte donc, avec succès, la concurrence.

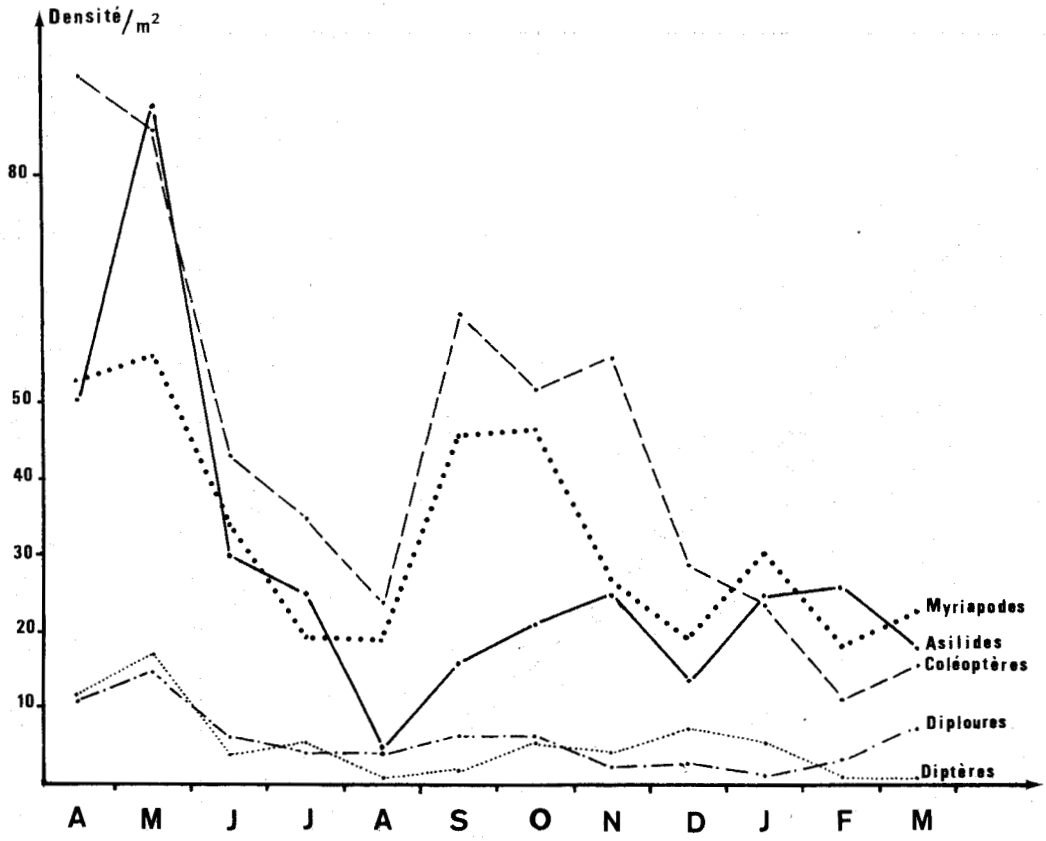


Figure 55 - Illustration graphique du tableau 31.

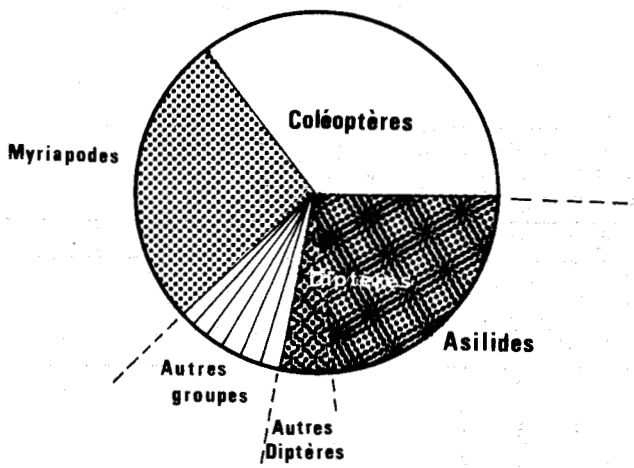


Figure 57 - Représentation graphique des pourcentages numériques des principaux groupes d'Arthropodes de la station du Caramy.

La figure 58 donne une image synthétique de l'évolution des abondances relatives des groupes récoltés dans la station. Elle met en évidence trois types de courbes.

Ordres	Familles	Abondances relatives	Rang	Abondances relatives cumulées
Coléoptères	*Scarabeidae*	13,48	3	52,56
	Elateridae	8,07	4	60,63
	Curculionidae	6,74	6	75,19
	Carabidae	2,44	10	88,71
	Staphylinidae	1,05	13	92,45
	Chrysomelidae	0,45	21	98,32
	Divers	3,95	8	83,79
Diptères	*Empididae*	0,38	22	98,70
	Tabanidae	1,61	11	90,32
	Asilidae	23,26	1	23,26
	Divers	2,48	9	86,27
Dermaptères		0,91	14	93,36
Diploures	*Japygidae*	4,65	7	79,84
	Campodeidae	0,35	23	99,05
Myriapodes	*Glomeridae*	0,84	17	96,02
	Symphiles	0,91	14	94,27
	Geophilidae	15,82	2	39,08
	Lithobiidae	0,91	14	95,18
	Scolopendridae	0,21	25	99,54
	Iulidae	7,82	5	68,45
	Polydesmidae	0,14	26	99,68
Embioptères		0,14	26	99,82
Araignées		1,08	12	91,40
Hémiptères	*Cicadidae*	0,59	19	97,38
	Divers	0,03	29	99,99
Plannipennes		0,28	24	99,33
Lépidoptères		0,77	18	96,79
Crustacés Isopodes		0,14	26	99,96
Hyménoptères (moins fournis)		0,49	20	97,87
ε = 2863		99,99%		

Tableau 32

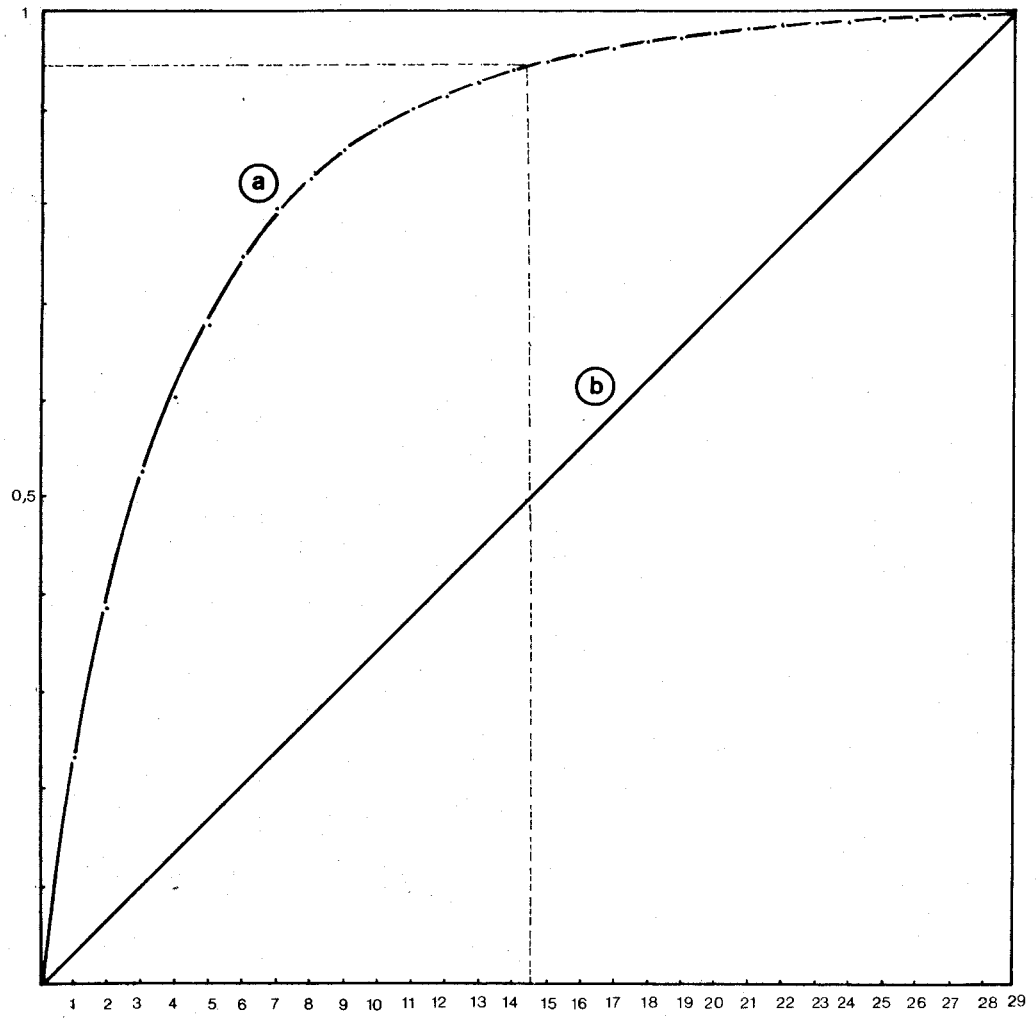


Figure 56 - Représentation graphique de la distribution d'abondances des principaux peuplements d'Arthropodes de la station du Caramy.
- abscisses : rang (1 = espèce la plus abondante)
- ordonnées : abondances relatives cumulées

1/ Courbe plus ou moins horizontale. Les abondances relatives présentent des oscillations modérées autour d'une valeur moyenne; c'est le cas de la majorité des Arthropodes du sol à l'exception des Coléoptères et des Diptères *Asilidae*.

2/ Courbe convexe (la convexité se situant pendant la saison estivale). Cette courbe est représentative de la distribution des abondances relatives des Coléoptères et à un degré moindre, de celle des Myriapodes.

3/ Courbe concave en été-automne. Cette courbe caractérise la distribution des abondances relatives des Asilides.

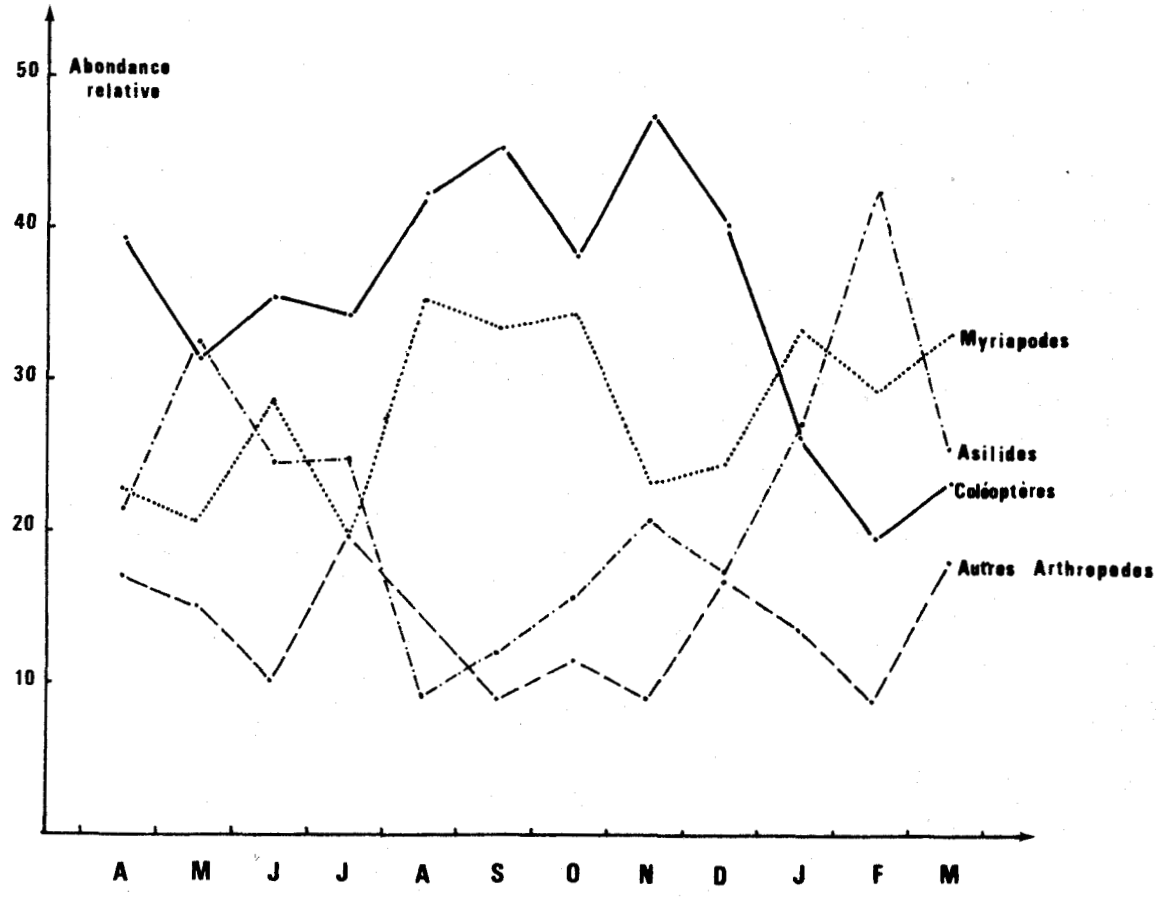


Figure 58 - Evolution des abondances relatives dans le temps

Il apparaît que l'abondance des larves d'Asilides évolue de façon inverse de celle des Coléoptères et des Myriapodes. En effet, l'importance des larves d'Asilides diminue dès le mois de juin; par contre, celle des Coléoptères et des Myriapodes augmente ou reste à un niveau élevé. Il est probable que la phase aérienne imaginale qui apparaît à ces mois de l'année (l'abondance maximale des adultes se situe en juin et juillet) intervient dans la diminution de l'effectif des populations larvaires d'Asilides. Cependant, le régime prédateur qui est la règle chez certaines familles de Coléoptères (*Carabidae* par exemple) et chez la plupart des Myriapodes Chilopodes sug-

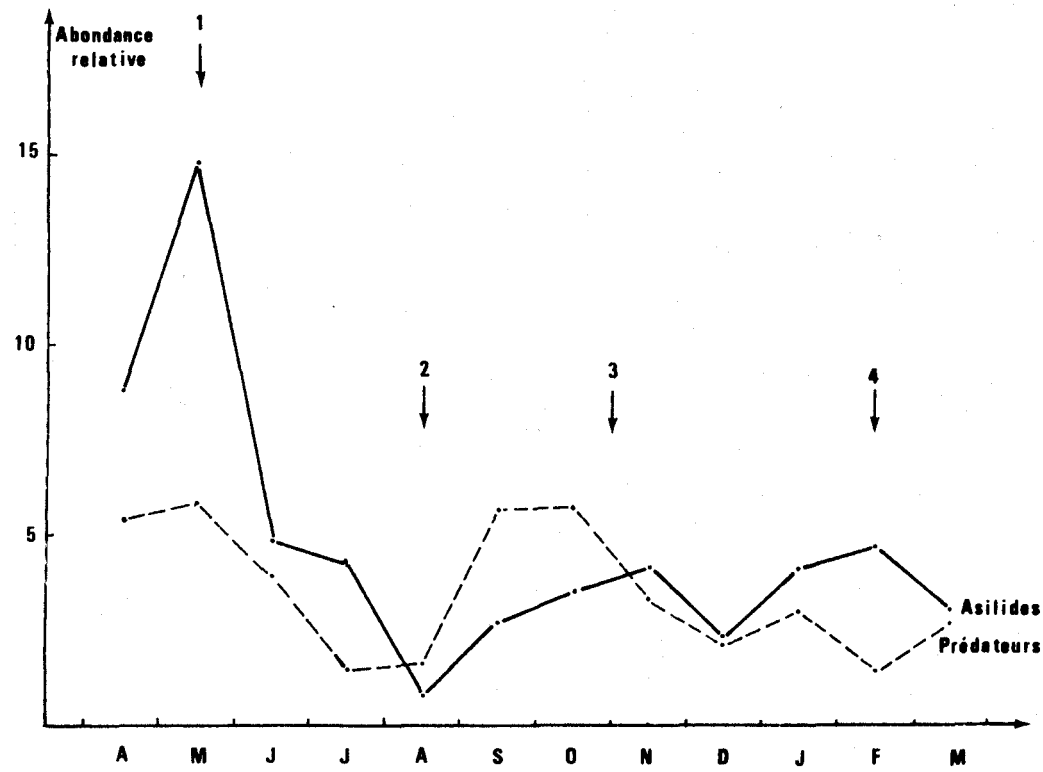
gère l'hypothèse selon laquelle, durant la période estivale et automnale, les larves d'Asilides seraient des proies de prédilection pour ces espèces carnivores.

Pour en vérifier le bien-fondé, nous allons considérer les larves d'Asilides successivement comme des proies et comme des prédateurs.

1er cas : Asilides et leurs prédateurs (Fig. 59)

La figure 59 qui réunit l'abondance relative des prédateurs (Myriapodes et *Carabidae*) et des Asilides ne confirme pas cette hypothèse. Les deux courbes prédateurs-proies ne suivent pas la même évolution en de nombreux points :

- du mois d'avril au mois d'août, l'évolution s'effectue dans le même sens mais sans aucun décalage (1).



(1)

Mois	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Prédateurs (%)	5,30	5,90	3,99	1,48	1,56	5,73	5,82	3,39	2,17	2,52	1,48	2,86
Asilides (%)	8,42	14,93	4,95	4,25	0,87	2,78	3,56	4,17	2,26	4,17	4,43	3,04

(2)

Figure 59 - Evolution de la densité relative des prédateurs (Myriapodes, *Carabidae*) et des Asilides (considérés comme proies).

1 - Illustration graphique
2 - Données numériques

- à la fin de l'été, le nombre de proies devrait augmenter avant le nombre des prédateurs (2).

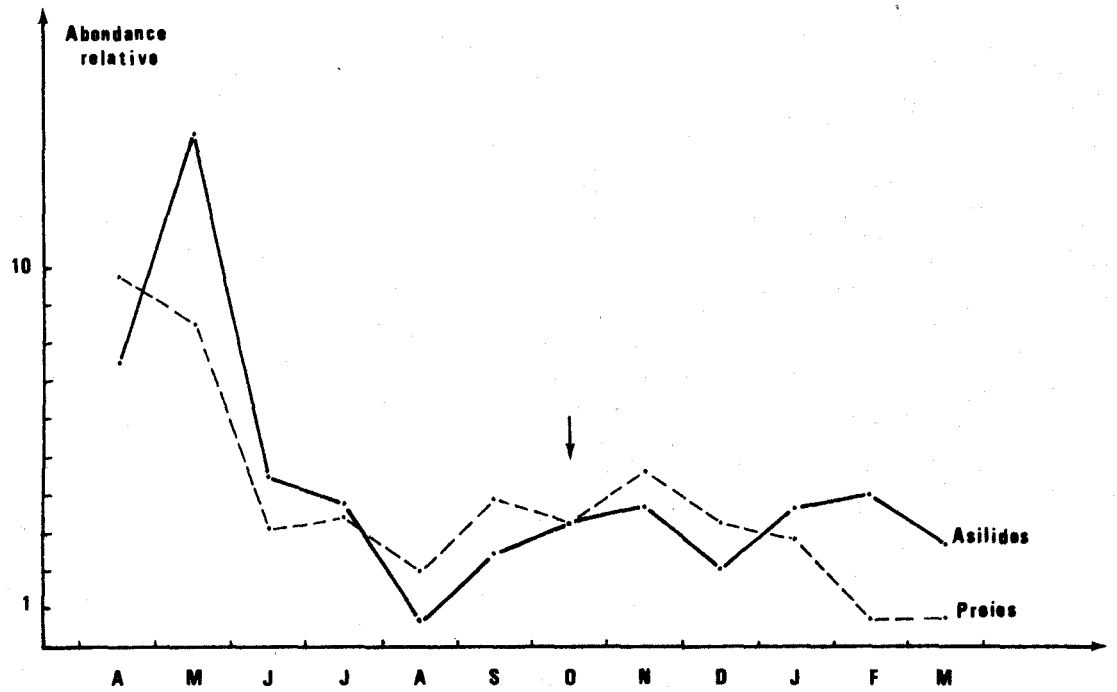
Dans ces deux cas, la réponse du prédateur à l'évolution des abondances de la proie serait instantanée.

- en octobre, l'effectif des prédateurs diminue alors que celui des proies continue à croître (3).
- en hiver, on note la même inversion (4).

2ème cas : Asilides et leurs proies (Fig. 60)

L'évolution du pourcentage des larves d'Asilides s'effectue dans le même sens que celui des proies mais contrairement aux courbes précédentes (Fig. 59), on observe pour la période de mars à octobre un retard dans la réponse des prédateurs. Les Asilides jouent donc pendant cette période un rôle certain de prédateurs. Ce résultat est en accord avec ceux établis dans le chapitre précédent et qui ont mis en évidence les instincts carnivores des larves d'Asilides.

①

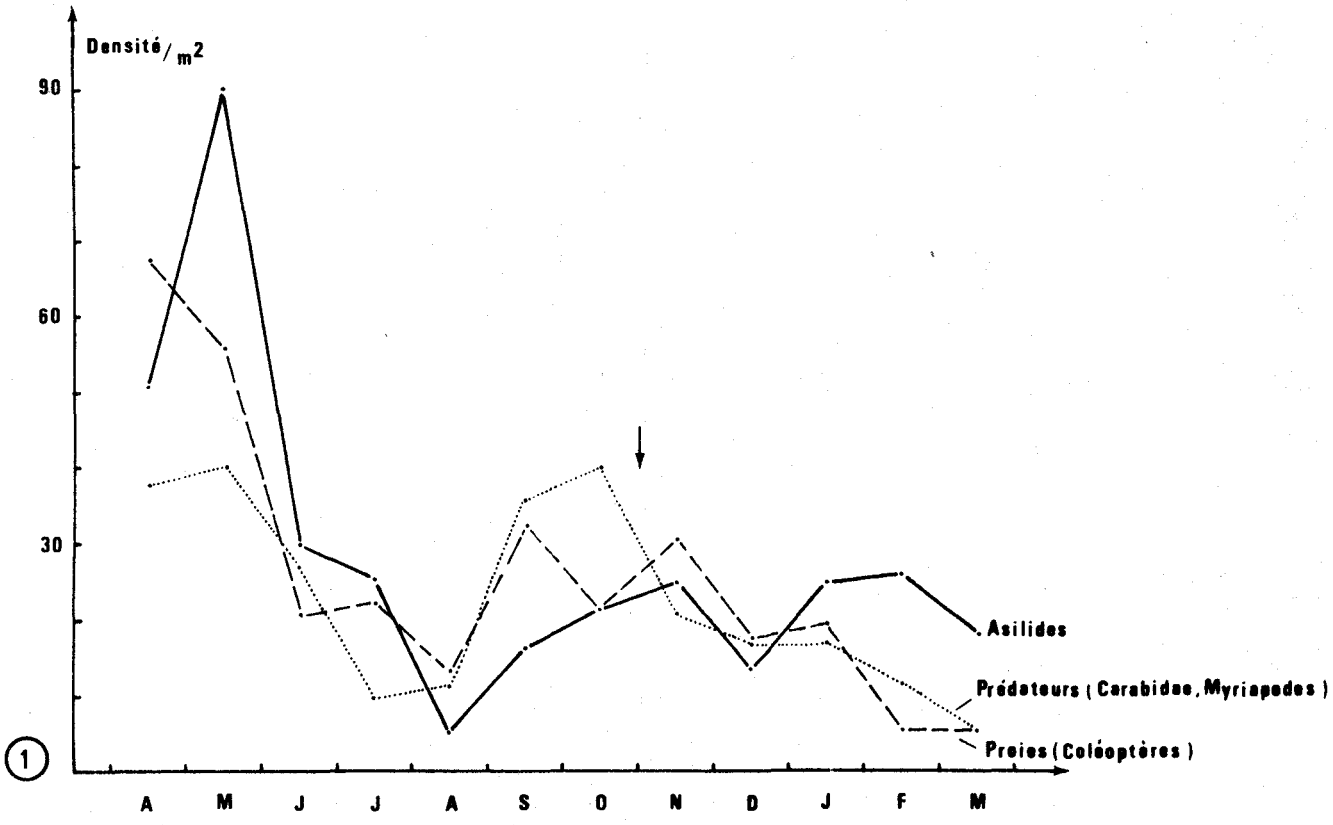


②

Mois	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Proies (%)	9,86	8,45	3,13	3,52	2,03	4,93	3,29	4,62	3,36	2,97	0,86	0,86
Asilides (%)	7,59	13,46	4,46	3,83	0,78	2,50	3,21	3,76	2,03	3,76	3,99	2,74

Figure 60 - Evolution de la densité des proies (Coléoptères) et des Asilides (considérés comme prédateurs).
1 - Illustration graphique, 2 - Données numériques

A partir d'octobre et de novembre, le tracé des courbes (Fig. 60, flèche) n'est plus parallèle. La densité des proies baisse en octobre puis augmente en novembre sans que cela entraîne une modification de la densité des Asilides qui continue à s'élever, ce qui peut paraître surprenant. Il semble qu'à partir de cette période, les Asilides ne réagissent plus comme des prédateurs et cessent de s'alimenter. Cette modification du comportement apparaît dans la figure 61 où la courbe représentative des densités des Asilides suit exactement celle des autres prédateurs pendant la période estivale et le début de l'automne et semble indépendante en hiver. En effet, la densité des Asilides tend à s'équilibrer autour de 15 à 25 individus au m^2, à partir d'octobre, alors que les proies et les autres prédateurs continuent de baisser régulièrement.



①

Mois	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
Asilides (%)	50,52	89,58	29,69	25,52	5,21	11,67	21,35	25	13,54	25	26,56	18,23
Prédateurs (%)	37,50	40,62	27,08	9,89	11,45	36,45	40,62	20,83	17,70	17,18	11,45	18,22
Proies (%)	67,71	56,25	20,83	22,40	13,54	32,81	21,35	30,73	17,71	19,79	5,73	5,73

②

Figure 61 - Evolution de la densité au m^2

1 - Illustration graphique
2 - Données numériques

Ce changement de comportement en automne, mis en évidence dans les figures 60 et 61, est tout à fait en accord avec les observations réalisées au laboratoire (cf. Chapitre I) sur les larves de *Machimus rusticus*. Nous avons montré en effet que les larves de cette espèce cessent pratiquement de se nourrir après avoir atteint le dernier stade de croissance (la plupart des larves parviennent à ce stade au début de l'automne) et qu'une baisse de température (en novembre) provoque un arrêt de l'alimentation chez les larves plus jeunes de stade VI.

c) Diversité des peuplements :

Les méthodes d'évaluation des populations larvaires d'un échantillon de sol ont été surtout utilisées dans le but d'estimer les dégâts causés par les "vers blancs" (Coléoptères *Scarabeidae*) dans les milieux prairiaux et les cultures céréalières ou de cannes à sucre (GRUNER, 1975). Il n'est donc pas possible de comparer la station prospectée, en particulier la diversité de son peuplement, avec d'autres types de biocénoses déjà décrits.

Parmi les indices de diversité proposés, celui de SHANNON semble, actuellement, le plus utilisé et applicable à de très nombreux milieux. Je l'ai appliqué au calcul de la diversité pour les familles d'Arthropodes du sol.

Le calcul de cet indice se fait par l'intermédiaire de la formule :

$$H' = 3{,}322 \left(\log Q - \frac{1}{Q} \Sigma\, q_i \log q_i\right)$$

Q = nombre total d'individus de toutes les espèces

q_i = nombre total d'individus d'un groupe

La valeur de cet indice obtenue pour la station du Caramy est la suivante :

$$H' = 3{,}322 \left(3{,}457 - \frac{6802{,}774}{2863}\right) = 3{,}591 \text{ bits}$$

A l'exception du mois de février, le peuplement peut donc être considéré comme assez homogène puisque cet indice de diversité varie entre des limites assez étroites : 3,6 à 3,1 (Tabl. 33).

Cependant, comme la diversité dépend à la fois de la fréquence relative des familles et de leur effectif dans l'échantillon, celui-ci pouvant varier d'un mois à l'autre, il est préférable d'effectuer les comparaisons par l'intermédiaire de l'équitabilité.

L'équitabilité, qui est définie comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale, mesure le degré d'équilibre de la répartition.

L'équitabilité (E) est égale à $\frac{H'}{H'max}$

H'max = diversité maximale = Log S

Mois	Nombre total d'individus : Q	Nombre de familles ou d'ordres (S)	H' (bits)	H' max (bits)	E	IDo
Avril	451	23	3,550	4,524	0,785	38,36
Mai	527	24	3,379	4,585	0,737	48,01
Juin	235	20	3,478	4,322	0,805	42,13
Juillet	199	18	3,421	4,170	0,820	41,21
Août	111	15	3,214	3,907	0,823	41,44
Septembre	286	21	3,384	4,392	0,771	38,25
Octobre	262	20	3,427	3,427	0,793	38,93
Novembre	229	18	3,204	3,204	0,768	40,61
Décembre	150	20	3,610	3,610	0,835	34
Janvier	178	20	3,417	3,417	0,791	40,45
Février	120	16	2,839	2,839	0,710	56,67
Mars	136	17	3,137	3,137	0,767	47,79

Tableau 33 - Cycle annuel de variation de l'indice de diversité (H'), de la diversité maximale (H'max), de l'équitabilité (E) et de l'indice de dominance (IDo) dans les peuplements du Caramy.

Dans la station étudiée (cf. Tabl. 33), la communauté est assez diversifiée : E = 0,739 soit 74%. A l'exception du mois de février (0,710) et du mois de mai (0,737), sa valeur est toujours supérieure à 0,767.

L'évolution saisonnière de l'équitabilité (Fig. 62) montre que les communautés les plus équilibrées se situent pendant la période estivale et en décembre (équitabilité plus grande). Les périodes les plus "instables" se situent en février et mai (équitabilité plus faible), périodes pendant lesquelles les *Asilidae* dominent quantitativement la biocénose. Cette dominance, qui ne peut s'expliquer que par l'action de facteurs biotiques ou édaphiques particuliers, peut être calculée par la formule de Mac NAUGHTON et WOLF (*in* BLONDEL et ICENMANN, 1973) :

$$IDo = 100 \times \frac{Y_1 + Y_2}{Y}$$

IDo : indice de dominance

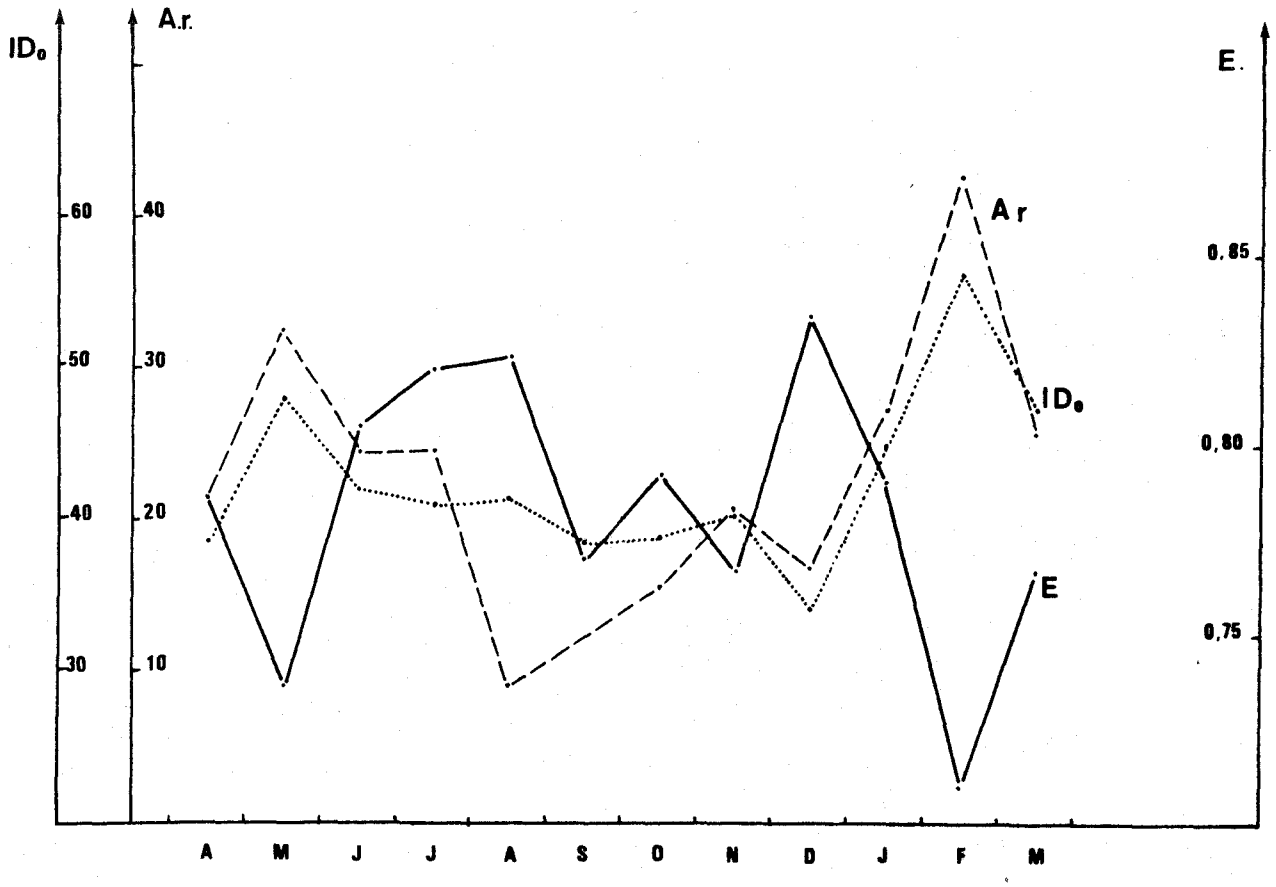


Figure 62 - Variations saisonnières de l'équitabilité (E) et de l'indice de dominance (IDo) pour l'ensemble des peuplements. L'abondance relative (A.r.) des Asilides est également indiquée.

Y : abondance totale de tous les individus de la communauté

$Y_1 + Y_2$: abondance des deux espèces les plus abondantes

On constate que cet indice, dont la valeur moyenne est égale à 39,08 pour l'ensemble de la station, est maximum (48,01 et 56,67) pour les mois de février et mai dominés quantitativement par les Asilides (Fig. 62).

Les Asilides sont donc responsables de la physionomie de cette communauté arthropodienne.

D - Répartition et structure des communautés larvaires d'Asilides

a) Abondance générale des espèces :

25 espèces ont été dénombrées à l'état imaginal dans la station du Caramy (cf. p. 198). Cette diversité n'apparaît pas dans la population larvaire puisque 10 espèces seulement sont présentes dans les relevés. Elles correspondent pour la plupart aux espèces dominantes à l'état adulte. Toutes les autres, dont les imagos n'ont

été capturés qu'en deux ou trois exemplaires, n'ont pas été retrouvées au cours des prospections; la même remarque peut être faite pour les trois représentants de la sous-famille des *Laphriinae* dont le cycle de développement s'effectue dans les troncs d'arbres morts.

Les 10 espèces récoltées, correspondant à 666 individus, sont les suivantes : *Antipalus varipes, Dioctria rufipes, Dioctria sp., Epitriptus setosulus, Eutolmus kiesenwetteri, Lasiopogon sp., Machimus rusticus, Machimus sp., Stenopogon sp$_1$, Stenopogon sp$_2$.*

La détermination spécifique n'a pas été établie pour cinq d'entre elles : *Lasiopogon sp.* n'a pu être déterminée*. *Dioctria sp.* correspond de toute évidence à l'une des *Dioctria* présentes dans la station. Quant aux deux espèces du genre *Stenopogon*, je n'ai pu obtenir l'imago malgré de nombreuses tentatives d'élevage au laboratoire; nous verrons (cf. p.251) que la comparaison des biotopes d'élection des adultes et des larves permettra, ainsi que pour *Machimus sp.*, de les déterminer.

Les résultats obtenus pendant une année de récolte montrent une forte densité de *Stenopogon sp$_2$* : 12,8 individus/m^2, les autres espèces (sauf *Dioctria sp., D. rufipes, Antipalus varipes*) ayant une importance à peu près équivalente (Tabl. 34).

Espèces	*Stenopogon sp$_2$*	*Lasiopogon sp.*	*Stenopogon sp$_1$*	*Machimus sp.*	*E. kiesenwetteri*	*M. rusticus*	*E. setosulus*	*Dioctria sp.*	*A. varipes*	*D. rufipes*
Densité/m^2	12,80	3,60	3,25	2,64	2,08	1,95	1,77	0,43	0,17	0,17

Tableau 34

b) Abondance relative :

Elle est illustrée dans les figures 63 et 64.

La figure 64, représentant les variations saisonnières de l'abondance relative des Asilides, montre que l'abondance maximale des espèces se situe en général au printemps, période qui précède les éclosions imaginales de la plupart des espèces. Seul *Epitriptus setosulus* a été récolté en plus grand nombre à la fin de l'été et au début de l'automne, période qui coïncide avec les dates d'apparition de l'adulte.

---

* Cf. Répertoire analytique.

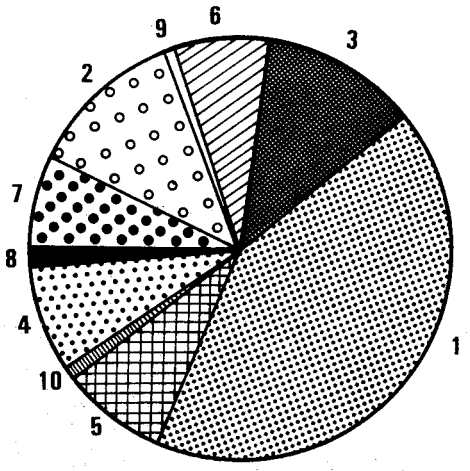


Figure 63 - Représentation graphique des abondances relatives des larves d'*Asilidae*.

1 : *Stenopogon* sp_2 = 44,29%
2 : *Lasiopogon sp.* = 12,46%
3 : *Stenopogon* sp_1 = 11,26%
4 : *Machimus sp.* = 9,16%
5 : *Eutolmus kiesenwetteri* = 7,21%
6 : *Machimus rusticus* = 6,76%
7 : *Epitriptus setosulus* = 6,16%
8 : *Dioctria sp.* = 1,50%
9 : *Antipalus varipes* = 0,60%
10 : *Dioctria rufipes* = 0,60%

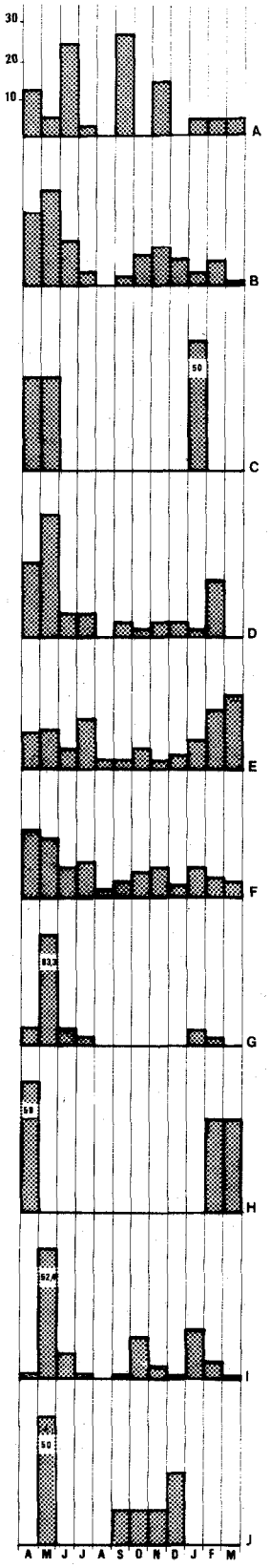
L'abondance de quelques espèces à certains mois de l'année (*Lasiopogon sp., Eutolmus kiesenwetteri, Machimus sp.*, au printemps, *E. setosulus* en automne) s'explique souvent par le fait qu'au moment des prélèvements, la sortie de l'imago a déjà eu lieu et que les larves récoltées correspondent à des larves néonates ou des larves de stade II. Une remarque doit être faite concernant les six espèces les plus abondantes (*Epitriptus setosulus, Lasiopogon sp., Machimus rusticus, Stenopogon* sp_1 et sp_2, *Machimus sp.*). Elles ont été trouvées à peu près toute l'année (9 mois au moins) et même pendant la période estivale sèche (août) dans le cas des deux *Stenopogon* (dominance particulièrement nette de *Stenopogon* sp_2 au cours du mois d'août : Fig. 65).

La récolte, pendant toute l'année, de larves à tous les stades du développement, en particulier des larves de dernier stade de *Stenopogon* au cours des mois de juin et juillet, c'est-à-dire pendant la période de vol des adultes, confirme les hypothèses énoncées dans le chapitre I à propos de *Machimus rusticus*, à savoir que si une partie de la population larvaire se développe en un an, une fraction doit poursuivre son développement sur une ou plusieurs années.

Ce chevauchement des générations d'une année sur l'autre et la croissance irrégulière des larves au cours des divers stades du développement ne permettent pas de préciser avec certitude l'âge des individus récoltés sur le terrain.

En résumé, il semble d'après les résultats obtenus et illustrés dans les figures 64 et 65 que l'on puisse classer les Asilides en deux catégories (Fig. 66) :
- les espèces "constantes" au nombre de 6
- les espèces "accessoires" au nombre de 4

Parmi les six espèces constantes, *Stenopogon* sp_2 (F) peut être qualifiée de dominante; cette espèce est en effet abondante dans les mêmes types de substrat et répandue dans toute la région provençale. L'aire de répartition des espèces "compagnes" est moins étendue, ou très restreinte, en particulier pour *Machimus rusticus* et *Lasiopogon sp.* connues de cette seule station.



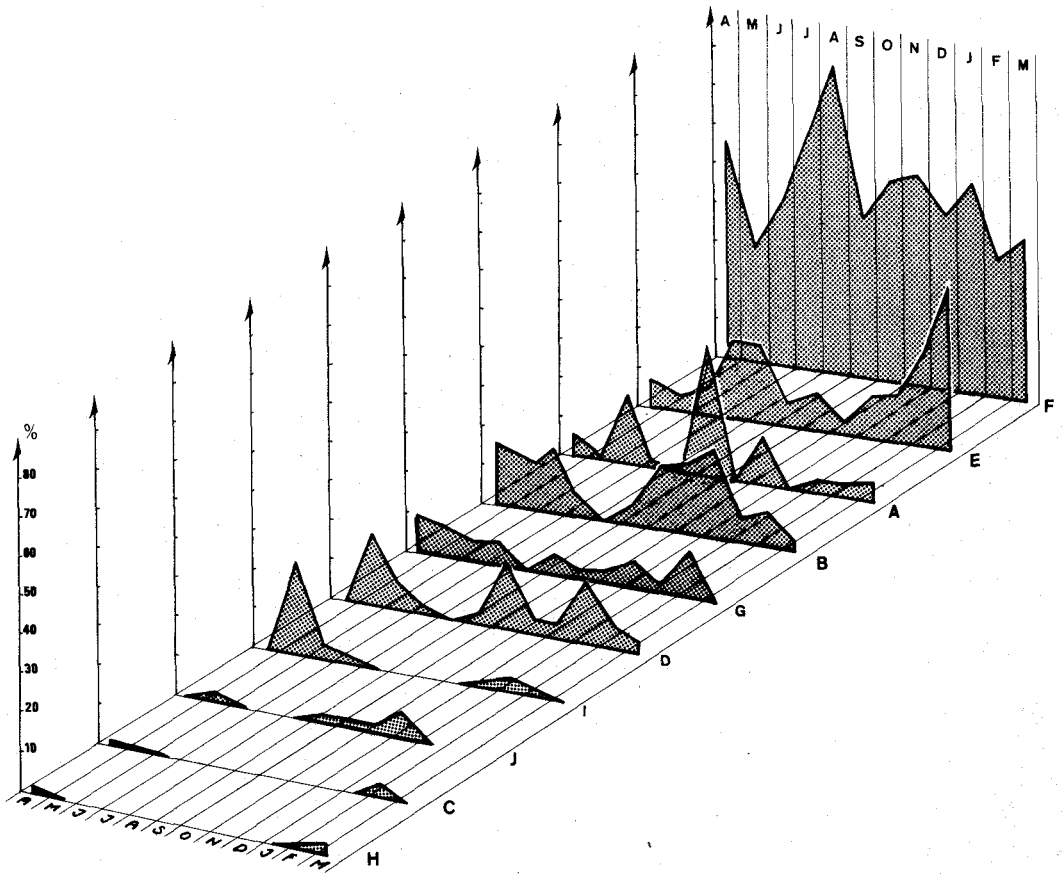


Figure 65 - Représentation graphique de la dominance mensuelle des larves d'Asilides dans la station du Caramy
H : *Dioctria rufipes*, C : *Antipalus varipes*, J : *Dioctria sp.*, G : *Eutolmus kiesenwetteri*, D : *Machimus rusticus*,
I : *Machimus sp.*, B : *Lasiopogon sp.*, A : *Epitriptus setosulus* , E : *Stenopogon sp*$_1$, F : *Stenopogon sp*$_2$.

		A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	%
A	*Epitriptus setosulus*	12,20	4,88	24,39	2,44	0	26,83	0	14,63	0	4,88	4,88	4,88	100
B	*Lasiopogon sp.*	19,28	25,30	12,05	3,61	0	2,41	8,43	10,84	7,23	3,61	6,02	1,20	100
C	*Antipalus varipes*	25,00	25,00	0	0	0	0	0	0	0	0	50,00	0	100
D	*Machimus rusticus*	20,00	33,33	6,67	6,67	0	4,44	2,22	4,44	4,44	2,22	15,56	0	100
E	*Stenopogon sp*$_1$	9,33	10,67	5,33	13,33	2,67	2,67	5,33	2,67	4,00	8,00	16,00	20,00	100
F	*Stenopogon sp*$_2$	18,31	16,27	8,14	10,17	2,71	4,41	7,12	8,81	4,07	8,81	6,10	5,08	100
G	*Eutolmus kiesenwetteri*	4,17	83,33	4,17	2,08	0	0	0	0	0	4,17	2,08	0	100
H	*Dioctria rufipes*	50,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25,00	25,00	100
I	*Machimus sp.*	1,64	52,46	6,56	1,64	0	1,64	11,48	3,28	1,64	13,11	4,92	1,64	100
J	*Dioctria sp.*	0	50,00	0	0	0	10,00	10,00	10,00	20,00	0	0	0	100

Tableau 35 - Variations saisonnières de l'abondance relative des larves d'Asilides (par espèce)

Figure 64 - Illustration graphique du tableau 35

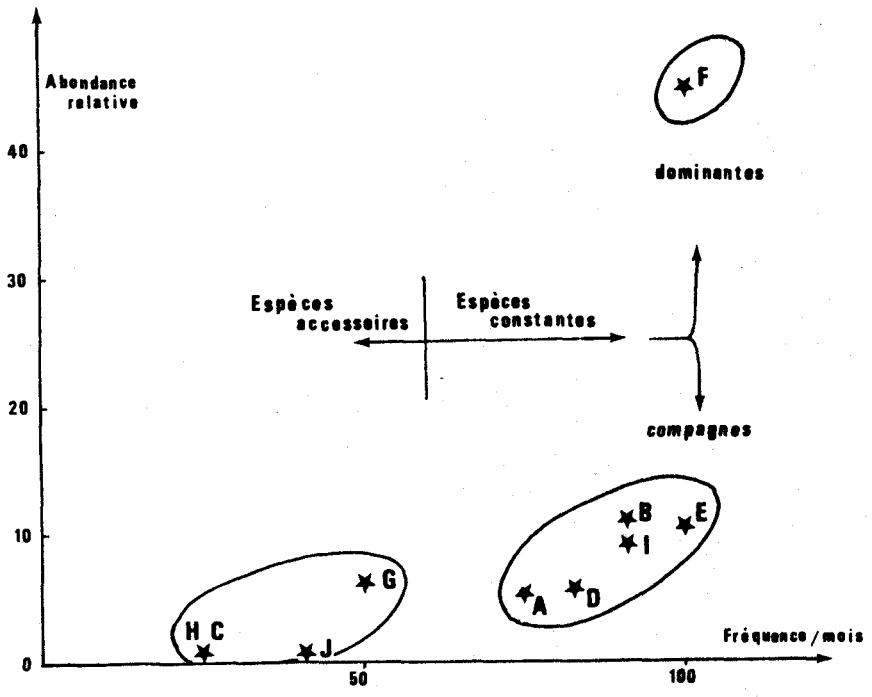


Figure 66 - Caractérisation graphique de la structure de la communauté d'Asilides. Mise en évidence de deux groupements d'espèces d'après leur position par rapport à la fréquence : espèces accessoires et espèces constantes, ces dernières peuvent être scindées en deux d'après leurs abondances relatives : espèce dominante et espèces compagnes.
A : *Epitriptus setosulus*, B : *Lasiopogon sp.*, C : *Antipalus varipes*, D : *Machimus rusticus*, E : *Stenopogon* sp_1, F : *Stenopogon* sp_2, G : *Eutolmus kiesenwetteri*, H : *Dioctria rufipes*, I : *Machimus sp.*, J : *Dioctria sp.*

Parmi les espèces accessoires, il faut citer *E. kiesenwetteri* dont l'abondance relative assez élevée n'est due qu'à l'effectif important du mois de mai (récolte de nombreuses larves néonates). Cette espèce est en général peu abondante mais l'imago occupe les biotopes les plus divers. Il est difficile, en l'absence de détermination spécifique, de se prononcer pour *Dioctria sp.*

Pour les deux autres espèces : *Dioctria rufipes* et *Antipalus varipes*, leur faible densité au niveau larvaire (0,17 individu au m^2) ne reflète pas l'abondance réelle des adultes dans cette station; en effet, ces deux espèces, sans être abondantes, occupent néanmoins ce milieu de façon préférentielle. Le faible effectif des larves de *D. rufipes* peut s'expliquer par le fait que l'imago fréquente surtout la ptéridaie, zone qui n'a été que partiellement étudiée au niveau larvaire, seule une bande de 2 mètres de large, en bordure de la ripisilve, ayant fait l'objet des prélèvements.

Pour *A. varipes* répandue dans les zones prospectées, sa faible densité demeure inexpliquée.

c) Relations biotopes-larves : cas des Asilides.

Nous avons vu que la densité globale des Asilides se situe aux environs de 29 individus/m^2, cette densité subissant des fluctuations d'une part au cours de l'année (Fig. 55), d'autre part selon les gîtes larvaires prospectés.

1/ Abondance relative des Asilides par biotope.

La richesse relative des biotopes, en Asilides, est indiquée dans les figures 67 et 69; celles-ci indiquent nettement qu'il existe, dans la station étudiée, des biotopes plus favorables que d'autres aux populations larvaires d'Asilides.

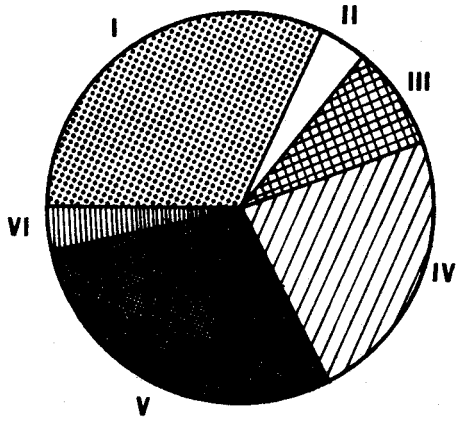


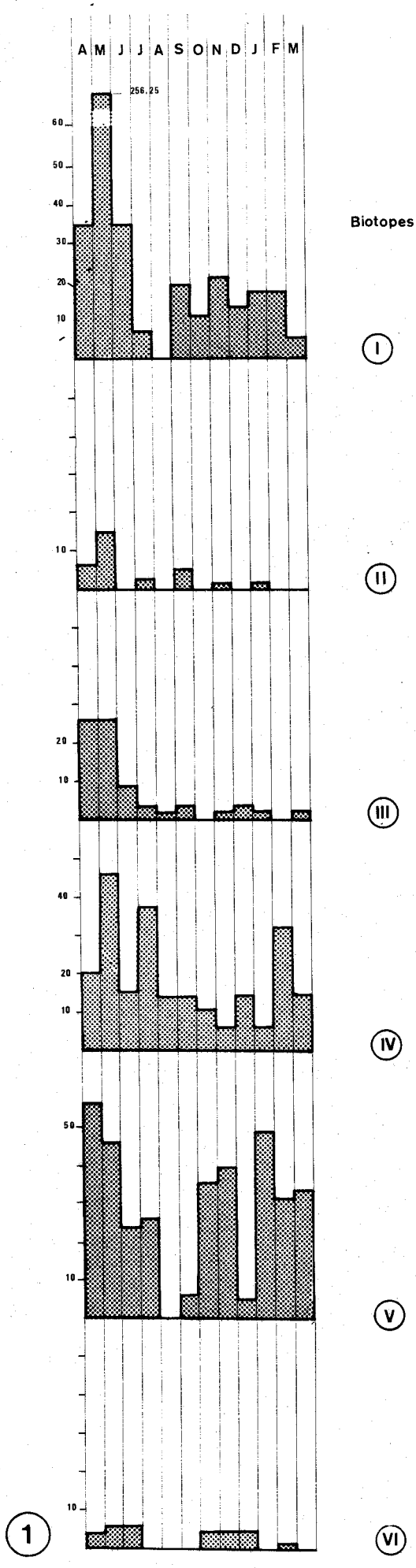
Figure 67 - Représentation graphique des abondances relatives des larves d'Asilides dans les six biotopes prospectés.

2/ Occupation préférentielle des biotopes par les larves d'Asilides.

Si les biotopes n'avaient aucune influence sur la répartition des larves d'Asilides, celles-ci devraient se répartir indifféremment sur la surface prospectée. Puisqu'un nombre identique de prélèvements a été effectué dans chacun des biotopes, on aurait dû prélever : 111 individus (total des larves d'Asilides récoltées : 666). Or, la répartition des abondances se fait de la manière suivante (Tabl. 36, Fig. 68).

Si le hasard était le seul responsable de la répartition des Asilides, la différence $f_i - F_i$ devrait être voisine de 1; la différence par rapport à l'unité est calculée par le test de l'écart réduit :

$$\varepsilon = \frac{f_i - F_i}{\sqrt{f_i \left(1 - \frac{F_i}{N}\right)}}$$



1

Mois	Biotopes	Densité/m^2
Avril	I	71,88
	II	15,68
	III	53,13
	IV	40,63
	V	112,50
	VI	9,38
Mai	I	256,25
	II	31,25
	III	53,13
	IV	93,75
	V	90,63
	VI	12,50
Juin	I	71,78
	II	0
	III	18,75
	IV	31,25
	V	43,75
	VI	12,50
Juillet	I	15,63
	II	6,25
	III	6,25
	IV	75,00
	V	50,00
	VI	0
Août	I	0
	II	0
	III	3,13
	IV	28,13
	V	0
	VI	0
Septembre	I	40,63
	II	12,50
	III	6,25
	IV	28,13
	V	12,50
	VI	0
Octobre	I	25,00
	II	0
	III	0
	IV	21,88
	V	71,88
	VI	9,38
Novembre	I	43,75
	II	3,13
	III	3,13
	IV	12,50
	V	78,13
	VI	9,38
Décembre	I	28,13
	II	0
	III	6,25
	IV	28,13
	V	9,38
	VI	9,38
Janvier	I	34,38
	II	3,13
	III	3,13
	IV	12,50
	V	96,88
	VI	0
Février	I	34,38
	II	0
	III	0
	IV	62,50
	V	59,38
	VI	3,13
Mars	I	12,50
	II	0
	III	3,13
	IV	28,13
	V	65,63
	VI	0

2

Figure 69 - Evolution de la densité des larves d'Asilides (individus/m^2) en fonction du temps et par biotope.
1 : illustration graphique
2 : données numériques

Biotopes	I	II	III	IV	V	VI	Total	
f_i	203	23	50	148	221	21	666	
F_i	111	111	111	111	111	111	666	
n_i	96	96	96	96	96	96	576	= N

Tableau 36

f_i = effectif observé

F_i = effectif théorique

n_i = nombre de prélèvements effectués dans chaque substrat $\Sigma n_i = N$

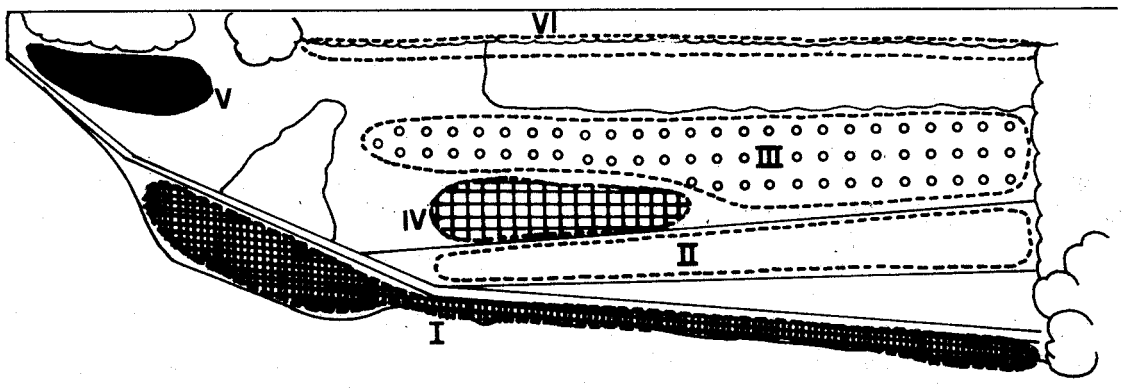


Figure 68 - Densité des larves d'Asilides dans les biotopes étudiés (Ferme Rimbert, cf. Tabl. 36)

- Si la valeur de $\varepsilon \geq + 1{,}96$, la différence entre les valeurs observées et théoriques des effectifs est considérée comme significative au seuil de 95% : le milieu est favorable aux Asilides.

- Si $- 1{,}96 \leq \varepsilon \leq + 1{,}96$, la différence n'est pas significative et le biotope n'influence pas la répartition des Asilides.

- Si $\varepsilon \leq - 1{,}96$, la différence observée est significative au seuil de 95% mais dans ce cas, le biotope ne convient pas aux Asilides.

Les valeurs obtenues sont les suivantes :

Biotopes	I	II	III	IV	V	VI
ε	+ 7,19	- 20,42	- 9,59	+ 3,38	+ 8,22	- 21,84

Tableau 37

Les biotopes prospectés se séparent donc en deux groupes :

- un ensemble de trois biotopes favorables qui sont V, I et IV, classés par ordre d'importance pour les Asilides;
- un ensemble de trois biotopes défavorables III, II, VI, les deux derniers étant particulièrement hostiles à la présence des Asilides.

Chaque espèce réagit-elle de la même façon ?

Les résultats sont indiqués dans le tableau 38 et concernent huit espèces; les effectifs trop faibles d'*Antipalus varipes* et *Dioctria rufipes* n'ont pas permis de les prendre en considération. On observe ainsi pour chaque biotope :

Espèces \ Biotopes	I	II	III	IV	V	VI
Epitriptus setosulus	+ 5,75	n.c.	n.c.	n.c.	- 6,41	n.c.
Lasiopogon sp.	+ 7,51	- 9,17	n.c.	n.c.	- 4,33	- 5,40
Antipalus varipes		Effectif	trop	faible		
Machimus rusticus	+ 0,19	- 1,92	+ 0,19	+ 3,84	n.c.	n.c.
Stenopogon sp_1	n.c.	- 3,68	- 2,28	+ 3,36	+ 3,92	- 12,64
Stenopogon sp_2	- 17,43	- 12,64	- 3,84	+ 3,98	+ 9,73	- 29,22
Eutolmus kiesenwetteri	+ 5,86	n.c.	n.c.	- 3,16	- 4,65	n.c.
Dioctria rufipes		Effectif	trop	faible		
Machimus sp.	+ 4,11	- 10,08	- 4,54	- 1,87	+ 2,02	- 6,33
Dioctria sp.	+ 0,26	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	+ 2,45

Tableau 38 - Valeur de ε pour chaque espèce. n.c. : espèce non classée en raison de l'effectif trop faible dans le biotope considéré.

- Biotope I : *Lasiopogon sp.* est l'espèce qui est la plus inféodée à ce biotope; elle est suivie de *E. kiesenwetteri*, *E. setosulus* et de *Machimus sp.* Ce biotope ne présente que peu d'intérêt pour *Dioctria sp.* et *M. rusticus*; par contre, il paraît très nettement hostile aux deux espèces du genre *Stenopogon*.

- Biotope II : Ce biotope ne convient à aucune espèce, seul *M. rusticus* paraît assez indifférent.

- Biotope III : Comme le biotope précédent, ce milieu n'est pas favorable aux Asilides, seul *M. rusticus* le fréquente partiellement.

- Biotope IV : Il est favorable à trois espèces : *M. rusticus*, *Stenopogon* sp_1 *et* sp_2. *Machimus sp.* et *E. kiesenwetteri* s'y trouvent mais ne sont pas particulièrement nombreux. Les autres espèces ne s'y rencontrent pas.

- Biotope V : Ce biotope est surtout représenté par les espèces du genre *Stenopogon* mais aussi par les *Machimus sp.*, les autres espèces classées ne le peuplent pas.

- Biotope VI : Seule *Dioctria sp.* tolère ce biotope. Les deux espèces du genre *Stenopogon* y sont absentes.

Biotopes	I	II	III	IV	V	VI
Nombre de fois favorable	4			3	3	
Nombre de fois indifférent	2	1	1	1		
Nombre de fois défavorable	2	7	7	4	5	8

Tableau 39

En résumé, on peut dire que le biotope I constitue le milieu le plus favorable aux Asilides puisqu'il héberge une communauté composée de quatre espèces : *Lasiopogon sp., Epitriptus setosulus, Eutolmus kiesenwetteri, Machimus sp.* Les trois premières espèces sont des caractéristiques exclusives de ce biotope.

Le biotope I est suivi des biotopes IV et V. Trois espèces sont présentes dans le biotope IV : *Machimus rusticus* et les deux *Stenopogon*. Le biotope V renferme les deux espèces du genre *Stenopogon* auxquelles s'ajoute *Machimus sp.*

Le biotope I, qui renferme quatre espèces différentes, est donc bien individualisé; par contre, les biotopes IV et V présentent une certaine ressemblance puisqu'ils ont en commun les deux espèces du genre *Stenopogon*.

Dans le tableau 36 (cf. p.242) où sont indiquées les abondances absolues des larves d'Asilides, le biotope V apparaissait comme plus favorable que les biotopes I et IV. Les différences constatées avec les résultats obtenus ci-dessus (Tabl. 39) proviennent du fait que le biotope V, qui réunit le plus grand nombre d'individus, renferme une espèce largement dominante (*Stenopogon* sp_2 : 150 individus) qui donne à ce biotope l'apparence d'un biotope préférentiel.

Parmi les biotopes défavorables, le VI est particulièrement hostile aux Asilides.

En l'absence de données précises sur la nature physico-chimique du sol des différents biotopes, il n'est pas possible actuellement d'avoir un aperçu sur l'ensemble des facteurs déterminant le préférendum des larves d'Asilides. Un seul caractère semble commun aux biotopes préférentiels I, IV, V : ils sont tous trois constitués

par des zones très abritées et ensoleillées, à végétation claire, basse et à faible couverture, en lisière de la chênaie verte, près du chemin pour le I, en contre-bas du mur de séparation des deux terrasses principales pour le IV, sur le chemin pénétrant dans la prairie, bordé de buissons et d'arbustes pour le V. Ces milieux constituent, comme nous l'avons indiqué (cf. p.202), des zones d'élection pour les adultes qui y trouvent vraisemblablement les conditions d'environnement favorables pour la reproduction et la ponte. En comparaison, le biotope VI, situé en bordure de la ripisilve, est très peu fréquenté. Très humide et peu ensoleillé, il est occupé sur sa plus grande longueur par la ptéridaie qui forme un obstacle à la plupart des espèces, excepté pour les *Dioctria*, seul genre véritablement présent dans ce milieu.

Cette situation ne semble pas particulière à la station du Caramy. Le vallon de Saint-Joseph, dans la chaîne de l'Etoile, présente par sa physionomie végétale et sa topographie de grandes similitudes avec le Caramy. Les concentrations des effectifs larvaires s'effectuent de la même façon, c'est-à-dire en bordure des champs, le long des talus et des terrasses, dans les zones abritées, bien ensoleillées et à faible couverture végétale.

d) Relations biotopes-larves : cas des autres prédateurs et des proies.

Pour connaître comment s'effectue la distribution entre les six biotopes des proies et des autres prédateurs, utilisons, comme pour les larves d'Asilides, le test de l'écart réduit, appliqué successivement aux proies et aux prédateurs.

1/ Cas des proies (*Scarabeidae, Curculionidae, Chrysomelidae*).

	I	II	III	IV	V	VI	Total	
f_i	72	94	137	147	139	15	604	
F_i	100,67	100,67	100,67	100,67	100,67	100,67	604,02	
n_i	96	96	96	96	96	96	576	= N

ε	- 3,71	- 0,76	+ 3,41	+ 4,19	+ 3,57	- 24,27

Tableau 40

Dans le cas des proies, le préférendum s'établit ainsi :

- Biotopes favorables : IV, V, III
- Biotope neutre : II

- Biotope défavorable : I
- Biotope très défavorable : VI

2/ Cas des prédateurs (à l'exception des Asilides : Myriapodes).

	I	II	III	IV	V	VI	Total	
f_i	78	91	83	68	51	114	485	
F_i	80,83	80,83	80,83	80,83	80,83	80,83	484,98	
n_i	96	96	96	96	96	96	576	= N

ε	-0,35	+1,17	0,26	-1,71	-4,58	+3,41

Tableau 41

Dans le cas des prédateurs, le préférendum s'établit ainsi :

- Biotope favorable : VI
- Biotopes neutres : II, III, I, IV
- Biotope défavorable : V

La comparaison des préférendums des prédateurs, des proies et des Asilides apparaît dans le tableau suivant :

Biotopes	Prédateurs	Proies	Asilides
I	neutre	- 3,71	+ 7,19
II	neutre	neutre	- 20,42
III	neutre	+ 3,41	- 9,59
IV	neutre	+ 4,19	+ 3,38
V	- 4,58	+ 3,57	+ 8,22
VI	+ 3,41	- 24,27	- 21,84

Tableau 42

Les Asilides et les proies présentent donc un préférendum dans les biotopes IV et V. Dans ces deux milieux, l'organisation de la biocénose est donc (comme nous l'avons déjà vu) sous la dépendance des Asilides, c'est-à-dire dominée essentiellement par les deux espèces du genre *Stenopogon* qui sont plus attirées par ces deux biotopes et dont la densité est la plus élevée.

Le biotope I qui renferme le peuplement en Asilides le plus diversifié paradoxalement n'héberge pas un grand nombre de proies.

Si les Asilides habitent électivement à peu près les mêmes biotopes que les proies, il semble que les autres prédateurs, les Myriapodes en particulier que nous avons seuls considérés, se concentrent dans des habitats plus humides (biotope VI).

e) Mode de répartition des larves d'Asilides :

Cette étude ne sera réalisée que dans les trois biotopes les plus favorables aux Asilides : I, IV, V.

Nous allons essayer de voir, en examinant la répartition des individus, si le changement observé au mois de novembre sur les courbes (Fig. 60 et 61) correspond réellement à une modification du comportement.

En effet, lorsque les animaux sont actifs, on peut supposer qu'ils sont sensibles à certaines particularités locales de leur biotope et qu'ils ont tendance à se regrouper dans des endroits qui leur conviennent le mieux; on peut admettre aussi qu'ils sont attirés par la présence des proies. Par contre, si les individus sont en état de vie ralentie, ils deviennent plus ou moins insensibles aux conditions de l'environnement. Ne se nourrissant plus, il est possible qu'ils soient moins attirés par les proies et qu'ils tendent vers une répartition moins agrégative.

Pour celà, calculons la moyenne arithmétique ($\bar{x}$) et la variance (s^2) de la communauté en considérant séparément les deux périodes : avril à octobre et novembre à mars.

En considérant le rapport $\frac{s^2}{\bar{x}} = \lambda^2$, la répartition spatiale des individus sera :

- régulière si $\lambda^2 < 1$
- au hasard si $\lambda^2 = 1$
- en agrégats si $\lambda^2 > 1$

1/ Période d'avril à octobre (168 prélèvements effectués).

Moyenne $\bar{x} = 2,24$

Variance $s^2 = 11,02$ $\qquad \lambda^2 = \frac{s^2}{\bar{x}} = 4,92$

On part de l'hypothèse selon laquelle les individus se répartissent au hasard. Dans ce cas, $\lambda^2 = 1$. L'éloignement de la valeur observée par rapport à 1 (valeur théorique) est testé par une méthode proposée par ANDREWARTHA et BIRCH (*in* CANCELA DA FONSECA, 1966). La différence est significative pour un seuil de 0,05 lorsque :

$$\frac{s^2}{\bar{x}} - 1 > 2\sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}}$$ n : nombre de prélèvements

Le résultat obtenu est 3,92 pour le premier élément de l'inégalité, 0,22 pour le second.

La différence observée entre la moyenne et la variance est donc significative au seuil de 5%.

La distribution est nettement agrégative.

2/ Période d'octobre à mars (120 prélèvements effectués).

Moyenne $\bar{x} = 1,61$
Variance $s^2 = 2,83$ $\qquad \frac{s^2}{\bar{x}} = 1,76$

La formule d'ANDREWARTHA et BIRCH donne 0,76 > 0,26. Le rapport est à la limite significativement différent de l'unité. La distribution est encore agrégative mais elle tend vers une distribution au hasard.

Considérons pour les Asilides l'évolution de λ^2 au cours de l'année dans les biotopes favorables (Tabl. 43 et Fig. 70).

Biotopes	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
I	3,72	5,29	1,12	0,87	0	4,02	1,14	0,87	1,37	1,64	1,02	1,14
IV	2,97	2,06	0,86	5,71	1,44	1,12	1,11	0,58	1,63	0,58	1,03	1,12
V	5,02	1,80	0,94	0,15	0	1,14	2,33	0,95	0,71	1,43	1,79	1,30

Tableau 43

Lorsqu'on compare la distribution des larves d'Asilides dans les biotopes préférentiels pris isolément, les agrégats sont nets pendant la période qui s'étend d'avril à octobre (la netteté diminue de septembre à novembre). Par contre, la répartition est moins agrégative dans les trois biotopes à partir de novembre.

Il semble donc, comme nous l'avons déjà indiqué à plusieurs reprises, soit dans le chapitre I, soit dans celui-ci, que des "bouleversements" physiologiques s'opèrent chez les larves au cours de la période automnale.

Il est certain que ce travail sur la structure, la répartition des communautés larvaires des Asilides ne constitue qu'une première approche. L'étude, en particulier, de leur préférendum et de leurs relations trophiques ne pourra être établie sans

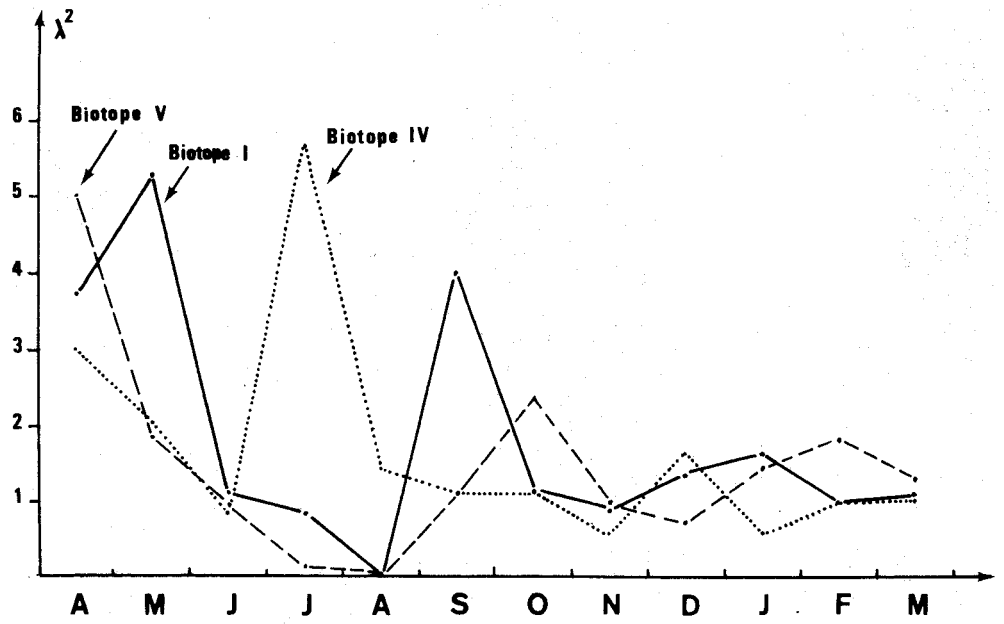


Figure 70 - Evolution de λ^2 au cours du cycle annuel dans les biotopes favorables.

une connaissance approfondie des différentes communautés animales édaphiques peuplant les mêmes biotopes et sans une analyse complète des facteurs physico-chimiques du sol.

DISCUSSION

Les recherches poursuivies dans les diverses localités de Basse-Provence et dans la station du Caramy en particulier ont montré, chez un certain nombre d'espèces, des corrélations étroites entre le comportement de ponte et les conditions abiotiques du milieu où s'effectue le développement des stades préimaginaux. Ce phénomène est fréquent chez les Diptères, en particulier chez certaines populations de *Limoniidae* (FREEMAN *in* TREHEN, 1971) où il semble que l'adulte puisse, par une reconnaissance visuelle et chimiotactile, retrouver des biotopes précis, favorables au développement des stades larvaires. Tel semble être le cas, chez les *Asilidae*, de toutes les *Laphriinae* qui pondent exclusivement dans les troncs d'arbres morts, milieu où évoluent leurs larves. Il en serait de même de toutes les espèces strictement sabulicoles et d'*Antipalus varipes* en particulier dont la morphologie de l'ovipositeur et la structure de l'oeuf semblent bien être en rapport avec un substrat sablonneux.

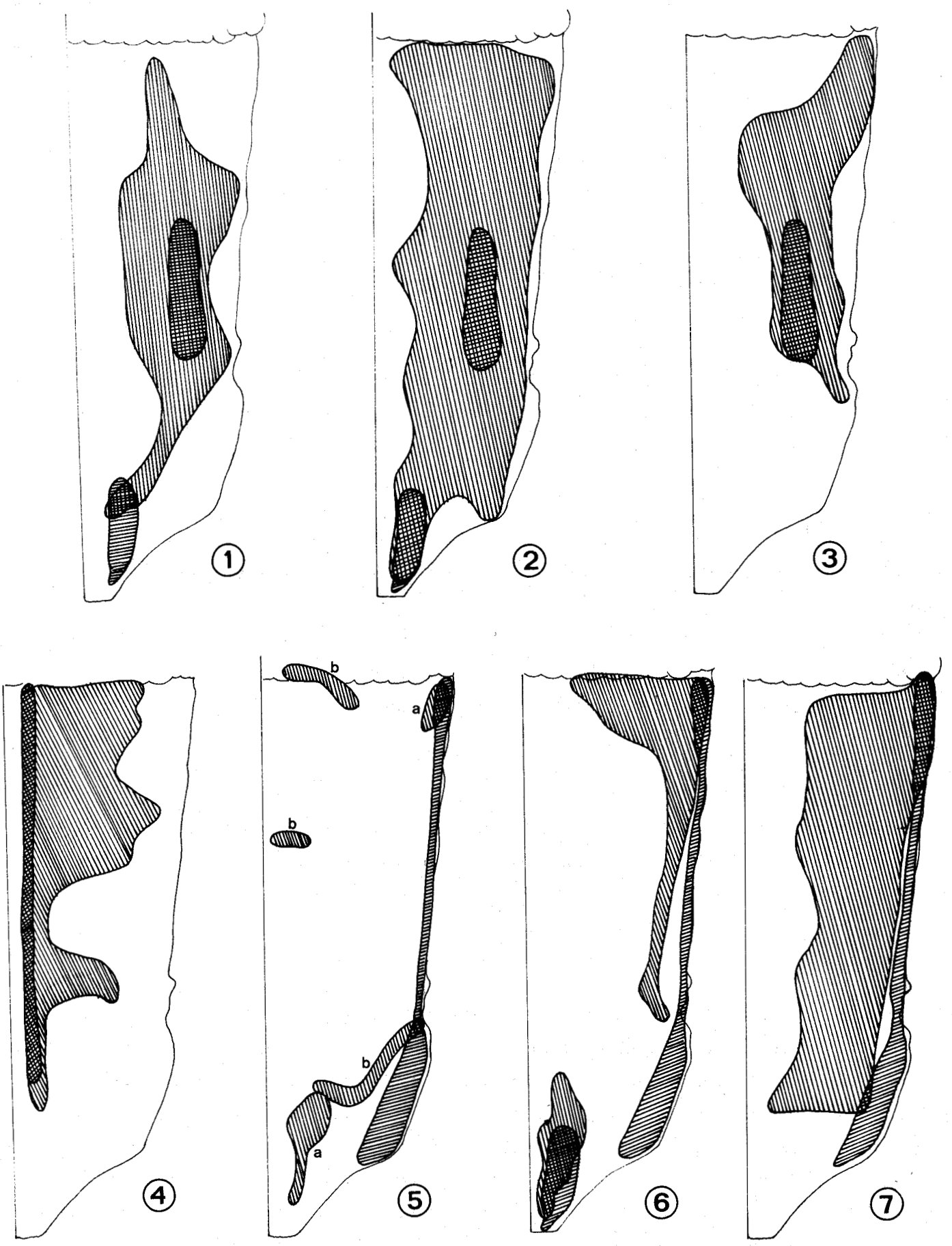


Figure 71 - Représentation schématique de la station du Caramy illustrant la répartition des *Asilidae* (seul le premier champ, en aval de la haie, a été figuré, cf. Fig. 49).
Sur chaque figure sont indiqués :
- l'aire de répartition de l'espèce à l'état adulte (cf. Fig. 51) :
- le gîte préférentiel larvaire (cf. Fig. 68 et Tabl. 38) :
- les zones de chevauchement :

1 : *Stenopogon junceus*, 2 : *S. sabaudus*, 3 : *Machimus rusticus*, 4 : *Dioctria sp.*, 5 : a- *Lasiopogon sp.*, b- *Eutolmus kiesenwetteri*, 6 : *Machimus lacinulatus*, 7 : *Epitriptus setosulus*.

L'existence de conditions climatiques, topographiques, édaphiques optimales va donc favoriser, dans certains milieux, une concentration des espèces et des individus comme on a pu le constater dans les stations du Caramy et du vallon de Saint-Joseph.

Certes, on observe parmi ces populations des espèces que l'on peut qualifier de "vagabondes" comme *Pogonosoma maroccanum*, *Dasypogon diadema* et qui, excellents voiliers, se déplacent sur des distances très importantes, échappant ainsi rapidement à la capture. D'autres, au contraire, sont plus sédentaires et si la station est topographiquement fermée, elles effectueront dans ce milieu toutes les phases essentielles de leur vie imaginale : comportement alimentaire, sexuel et ponte. C'est donc dans les mêmes stations, au niveau des substrats fréquentés par l'adulte (sol, bois mort), que les larves seront récoltées.

Ainsi, dans la vallée du Caramy, des concentrations élevées d'individus adultes, dans certaines zones de la prairie, correspondent, comme je l'ai indiqué, aux densités les plus fortes des peuplements larvaires. Il suffit pour s'en convaincre de comparer, dans cette localité, les cartes de répartition spatiale des adultes et les biotopes préférentiels de leurs larves (Fig. 71). C'est le cas en particulier de *Machimus rusticus* (Fig. 71, 3), de *Dioctria sp.* (Fig. 71, 4), de *Lasiopogon sp.* (Fig. 71, 5 a) au moins pour le biotope I, d'*Epitriptus setosulus* (Fig. 71, 7) dont les aires de répartition des imagos et des larves se chevauchent partiellement ou en totalité.

Trois autres cas sont aussi très caractéristiques; il s'agit de la répartition spatiale des adultes de *Stenopogon sabaudus* (Fig. 71, 2), de *S. junceus* (Fig. 71, 1) et de *Machimus lacinulatus* (Fig. 71, 6) que nous avons superposée aux gîtes larvaires préférentiels de *Stenopogon* sp_1, *Stenopogon* sp_2 et *Machimus sp.* Dans ces trois cas, le chevauchement des habitats larvaires et des zones occupées par les adultes coïncident parfaitement. La détermination spécifique de ces trois types de larves, qui n'avait pu être réalisée par l'élevage des imagos, peut être établie uniquement par ce procédé, la densité élevée des adultes de *S. sabaudus* et des larves de *Stenopogon* sp_2 permettant d'assimiler ce type larvaire à cette espèce.

En définitive, ces résultats confirment ce qui avait été pressenti au cours des nombreuses observations faites en Provence sur le comportement des imagos et les gîtes larvaires, à savoir que le déroulement complet du cycle de la plupart des espèces s'effectue en général dans un espace très restreint réunissant des conditions microclimatiques favorables à la fois pour les larves et les imagos.

CONCLUSION

J'ai signalé, au début de ce chapitre, la très vaste répartition des Asilides en Basse-Provence et l'extrême variété des milieux occupés : plages, prairies, pelouses abandonnées ou cultivées, chemins, garrigues, lisières de forêts. En général, toutes les zones dégagées présentant un fort ensoleillement et une température élevée sont très activement recherchées par les Asilides qui, au contraire, fuient les couverts forestiers denses où la luminosité est faible et l'hygrométrie importante, ce dernier facteur paraissant défavorable à la fois pour les larves et les imagos.

Les espèces manifestent également une grande diversité dans le choix de l'habitat. Certaines sont ubiquistes, d'autres sténotopes. Il nous est permis de penser que ces dernières espèces, dont le cycle de développement est étroitement lié aux facteurs microclimatiques de l'habitat et aux conditions abiotiques du substrat, doivent constituer de bons indicateurs écologiques.

Les recherches sur l'écologie des larves ont confirmé certaines hypothèses et observations établies dans le chapitre I sur la durée de la croissance et les arrêts de développement observés chez les larves de *Machimus rusticus* :

- la récolte, dans la vallée du Caramy, de larves de dernier stade au cours des périodes de vol des adultes (phénomène fréquent chez les espèces du genre *Stenopogon*) montre que pour certains individus la durée du développement préimaginal est supérieure à un an et qu'une période supplémentaire d'une année, ou peut-être davantage, est quelquefois nécessaire pour clore le cycle de croissance.

- les changements observés en automne dans la dynamique des populations de larves d'Asilides et de leurs proies ainsi que le changement de distribution spatiale des larves correspondent vraisemblablement à des arrêts du développement larvaire qui se traduisent par une diminution de leur pression de prédation.

Enfin, il convient de souligner le rôle important de ces Diptères en tant que prédateurs. S'attaquant aussi bien aux larves d'Insectes édaphiques qu'à leurs formes adultes épigées, leur impact qui s'exerce pendant la plus grande partie de l'année (février-novembre) doit être pris en considération. Une estimation de leur action de prédation à l'état adulte a été réalisée précédemment (cf. p.222) et correspond pour *Andrenosoma bayardi, Machimus rusticus, Stenopogon sabaudus* à 18000 proies en moyenne à l'hectare pour chaque espèce et pendant sa période de vol.

On peut évaluer aussi l'impact des larves en tenant compte de leur densité et du nombre de proies dévorées par *Machimus rusticus* au cours des divers stades lar-

vaires. En moyenne, 10 proies* ont été nécessaires au cours des deux premiers mois du développement pour que l'individu atteigne son dernier stade larvaire.

Un calcul rapide indique pour *Machimus rusticus* :

densité/m^2 x nombre de proies ingérées x superficie de la station (m^2) = 2 x 10 x 7000 = 140000 proies dévorées.

Pour l'ensemble de la communauté larvaire d'Asilides de la station du Caramy et sur une superficie de un hectare, le nombre de proies dévorées atteindrait le total impressionnant de 2.900.000 Insectes (29 x 10 x 10000).

L'importance de cette prédation, observée à la fois chez les adultes et chez les larves, place vraisemblablement les *Asilidae* au tout premier rang des Diptères prédateurs et des Insectes entomophages.

* Les observations ont porté sur 16 individus ayant atteint le dernier stade larvaire dès le début de septembre (moyenne des proies : 10,32). Nous pouvons, à partir de cette date, négliger le nombre de proies dévorées puisque nous avons constaté un arrêt quasi-total de la prédation.

CONCLUSION GENERALE

Le cycle de développement et les relations trophiques larvaires et imaginales de *Machimus rusticus* sont exposés en une vue d'ensemble (Fig. 72) de manière à illustrer quelques-uns des aspects les plus caractéristiques de la biologie et de l'écologie des *Asilidae*. Malgré une certaine diversité quant à la nature du substrat occupé par les formes larvaires (espèces édaphiques, xylophiles), ce schéma reste cependant applicable à la plus grande majorité des espèces.

Les faits les plus marquants se dégageant de l'étude de ces Insectes apparaissent pour la plupart en liaison directe avec leurs moeurs prédatrices. Il est bien certain que de nombreuses espèces jouent un rôle économique non négligeable pouvant être favorable, en limitant la multiplication des Insectes phytophages, ou défavorable en détruisant des Insectes pollinisateurs, parasites et entomophages.

L'importance de la prédation n'avait, jusqu'à ce jour, été établie avec certitude que pour les Asilides adultes; le rôle des larves restait très méconnu car leur comportement n'était pas précisément établi. Les recherches, menées conjointement sur le terrain et au laboratoire, ont mis en évidence les instincts carnivores des larves de ces Diptères et elles ont souligné leur place importante au sein des communautés larvaires d'Insectes. S'attaquant de préférence aux Insectes phytophages et aux Coléoptères, en particulier les *Scarabeidae, Curculionidae* et *Chrysomelidae*, les larves d'Asilides peuvent, dans certaines stations où elles sont abondantes, avoir un impact sur la faune entomologique supérieur à celui des adultes.

La diversité du comportement trophique des larves est apparue en comparant les rares données de la littérature avec nos observations. Si toutes les larves de dernier stade qui ont été étudiées dans ce travail (*Machimus rusticus, Stenopogon sabaudus, S. junceus, Dasypogon diadema* entre autres, et aussi certains stades plus jeunes) doivent être considérées comme des prédateurs vrais (la proie est dévorée en quelques heures), la définition de ce comportement ne s'applique pas toujours aussi aisément pour les deux premiers stades larvaires. Ainsi, nous pouvons distinguer :

- des individus qui ne s'alimentent pas et vivent aux dépens de leurs réserves vitellines (larves néonates de *M. rusticus*).
- des microprédateurs (larves de *M. rusticus* de stade II) : la proie ne survit pas au-delà de 4 à 5 jours à la présence du prédateur.
- des ectoparasites : larves néonates de *Mallophora media* (CLEMENTS et BENNETT, 1969), le parasite reste fixé à son hôte pendant plusieurs semaines, ou plus, sans entraîner sa mort.

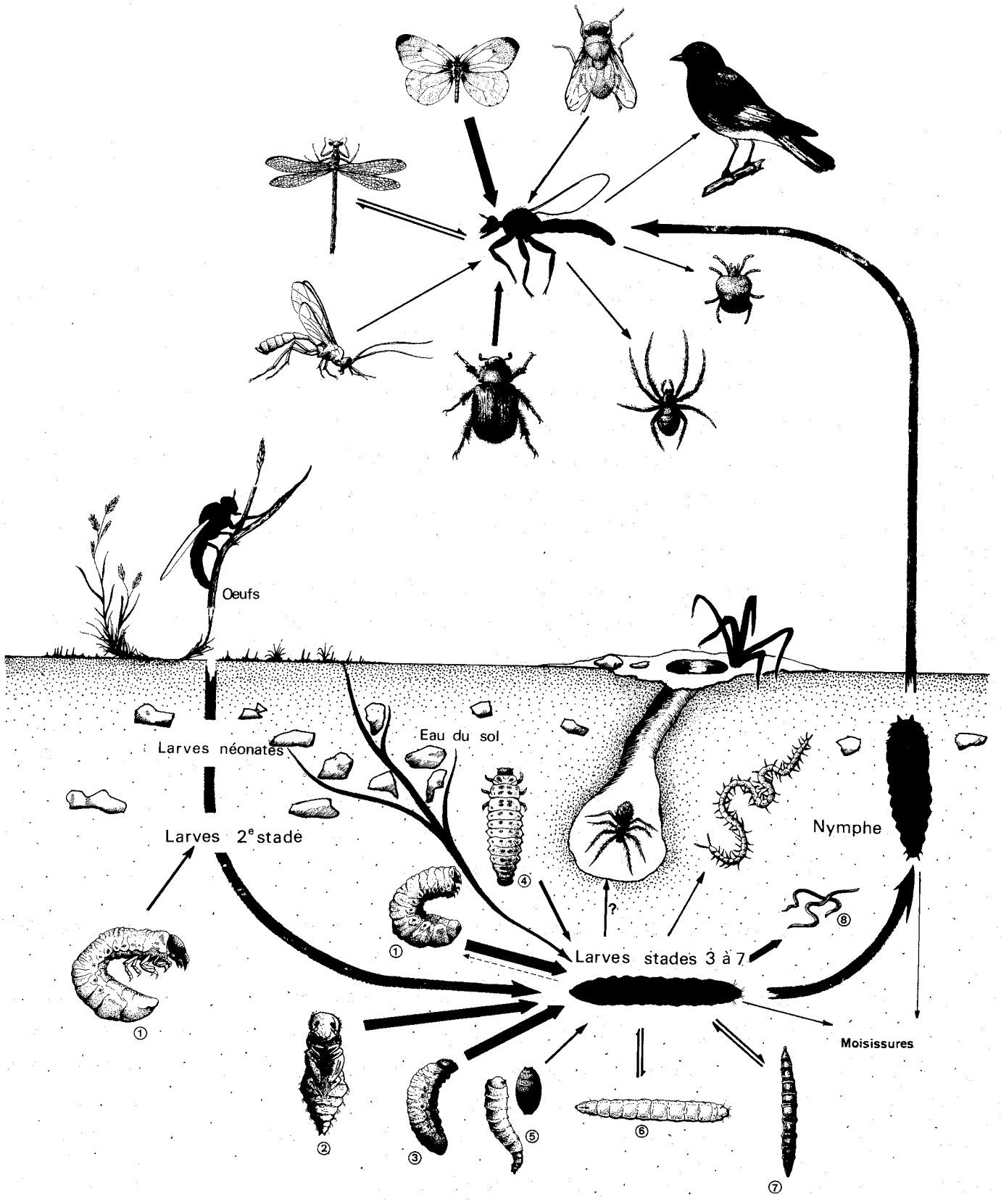


Figure 72 - Cycle de développement et relations trophiques de *Machimus rusticus*

1 : larves de *Scarabeidae*; 2 : nymphe de Coléoptères;3 : larve de *Curculionidae*; 4 : larve de *Chrysomelidae*; 5, 6, 7 : larves et pupes de Diptères (6 : *Asilidae*); 8 : Nématodes. (Dessins : P. LEGIER).

- des parasitoïdes : larves de *Mallophora ruficauda* (COPELLO, 1927, 1942), l'hôte se maintient en vie pendant de nombreux mois et n'est dévoré qu'au stade ultime de la croissance larvaire du parasite.

Il est possible que cette distinction entre ectoparasites et parasitoïdes, établie pour le genre *Mallophora*, disparaisse après une étude biologique plus détaillée de *M. media*.

Dans le cas des espèces prédatrices que j'ai pu étudier, les proies, comme chez d'autres Insectes prédateurs ou parasites, sont attaquées de préférence lors d'une période inactive.

De toute évidence, et contrairement à certaines observations établies par différents auteurs, les larves d'Asilides n'ont pas une nourriture végétale. L'ingestion d'aliments marqués par des radioisotopes, négative dans le cas d'un régime phytophage, positive dans le cas d'un régime carnivore, a permis de vérifier l'existence du régime exclusivement carnivore des larves. L'utilisation des radioéléments a montré aussi que ces Insectes n'ingèrent pas l'humus mais peuvent survivre en absorbant l'eau du sol avec tous ses composés solubles organiques et minéraux et qu'ils sont capables de les métaboliser. Cette absorption de liquide explique les survies de longues durées (plus de trois ans et demi sans nourriture) observées au laboratoire chez quelques individus.

L'activité larvaire des Asilides s'étend du début du printemps à la fin de l'automne, la période hivernale est marquée par un arrêt de la croissance et un arrêt de la fonction prédatrice.

La croissance chez *M. rusticus* nécessite six mues larvaires et peut s'effectuer en un an si les facteurs biotiques et climatiques sont favorables (nourriture suffisante, choc thermique) ou se prolonger d'une ou plusieurs années dans le cas contraire. Les variations de ces facteurs qui agissent sur la structure et la dynamique des populations larvaires de *M. rusticus* sont sans doute à l'origine des fluctuations démographiques observées chez certaines espèces d'une année à l'autre.

A l'état adulte, les Asilides étaient connus depuis longtemps pour leurs instincts carnivores, attaquant tous les Insectes y compris les espèces venimeuses (Guèpes, Abeilles). Le régime trophique, pour les Asilides étudiés dans ce travail, s'établit ainsi : Hyménoptères (40%), Diptères (29%), Coléoptères (12%), Lépidoptères (9%). De nombreux Insectes piqueurs ou parasites de plantes sont détruits mais aussi des entomophages utiles. En comparaison, il apparaît que les larves, se nourrissant presque exclusivement de Coléoptères phytophages, sont plus que les adultes

de bons auxiliaires pour l'agriculture.

En Basse-Provence, l'activité des adultes s'étend sur dix mois environ, de février à novembre, avec un maximum vers la fin du printemps et le début de l'été. En utilisant la méthode de capture et recapture, il a été possible d'évaluer l'importance de quelques populations d'Asilides, de même que la longévité imaginale de certaines espèces et leur impact sur les communautés d'Insectes environnantes.

Les Asilides attaquent leur proie au vol, d'où la fréquentation d'espaces découverts, de clairières, de zones aérées et la désertion presque totale des couverts forestiers denses et des formations herbacées compactes qui limitent leurs activités de vol. Les proies sont capturées au moyen de dispositifs morphologiques perfectionnés et leur immobilisation met en jeu des glandes salivaires venimeuses très spécialisées. La puissance du venin a été mise en évidence de même que sa toxicité vis-à-vis des centres nerveux. L'étude ultrastructurale de ces glandes a montré leur analogie avec les glandes à venin d'autres Arthropodes (Araignées, Scorpions) et même de Vertébrés (Serpents). Formées d'un épithélium glandulaire unistratifié, elles sont le siège d'une importante synthèse protéinique. Les glandes situées dans la trompe (glandes labiales), très particulières par leur structure (présence de canalicules intracytoplasmiques), ne possèdent aucun rôle digestif proprement dit.

La digestion des proies est de type extraoral chez les adultes comme chez les larves mais si les glandes salivaires interviennent seules chez ces dernières, la digestion est le fait, chez les adultes, d'enzymes sécrétées par la région antérieure de l'estomac et rejetées dans le corps de la proie. Chez l'imago, le repas est ainsi constitué par une succession ininterrompue de deux phénomènes : des phases de rejet des sécrétions stomacales qui lysent et liquéfient les tissus de la proie et des phases d'absorption des substances prédigérées. Ces deux phases alternent régulièrement pendant toute la durée du repas. A la fin de celui-ci, la proie, vidée de son contenu, est rejetée.

L'abondance des Asilides, la diversité des milieux fréquentés par les adultes, depuis les plages marines jusqu'aux prairies alpines à 2500 m d'altitude, la présence des larves dans le sol et les bois morts en font une famille à large répartition géographique. Les moeurs carnassières de ses représentants manifestées à tous les stades du développement et se traduisant par un nombre considérable de captures d'Insectes variés font intervenir cette famille de façon prépondérante dans l'équilibre biologique de nombreux écosystèmes.

ANNEXES

I - REPERTOIRE ANALYTIQUE DES *ASILIDAE*

II - LISTES DES PROIES DES *ASILIDAE*

III - METHODES ET TECHNIQUES

I - REPERTOIRE ANALYTIQUE DES ESPECES

Pour chaque espèce capturée en Provence je signalerai, sous une forme condensée, les principaux renseignements relatifs à sa taxonomie et sa répartition.

Ces données spécifiques seront réparties selon les cinq rubriques suivantes :

1°) Citations antérieures pour la Provence, classées par ordre chronologique. Le nom d'auteur est suivi de la date de citation. Les appellations erronées ou les synonymies sont indiquées entre parenthèses, après l'indication de date.

2°) Répartition en Provence : essentiellement les départements des Bouches-du-Rhône, du Var et du Vaucluse; je mentionnerai aussi les localités situées dans le sud des Alpes de Haute-Provence. Les indications qui ne correspondent pas à mes captures seront suivies du nom de l'auteur*.

3°) Distribution géographique : en France (par département), la plupart de ces données ont été relevées dans le travail de SEGUY (1927) ainsi que dans la zone paléarctique.

4°) Autécologie; plusieurs indications seront données : le nombre de stations où l'espèce a été trouvée ainsi que le nombre d'imagos recueillis**, les périodes de vol (les mois soulignés indiquent la période d'abondance maximale de l'espèce; cette précision n'est apportée que pour les espèces récoltées en nombre suffisant), la taille des individus et une description sommaire du biotope et de l'habitat

5°) Eventuellement, des remarques d'ordre systématique.

---

* Pour TIMON-DAVID et SEGUY, auteurs les plus fréquemment cités, je donnerai les abréviations suivantes : (T.D), (S).

** Les observations fournies par TIMON-DAVID seront mentionnées, à la suite, entre parenthèses.

I - Sous-famille *Dasypogoninae*

1/ Tribus *Dioctrini*

A/ Genre *Dioctria* Meigen 1820

1 - *Dioctria baumhaueri* Meigen 1820.

1/ SEGUY 1927, J. TIMON-DAVID 1950, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Marignane (T.D.), chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph). Vaucluse : rives de la Durance (Pertuis).
3/ France : commun partout selon SEGUY.
Europe septentrionale et centrale : Iles Britanniques, Hongrie, Allemagne. Afrique : Sahara (Touggourt).
4/ 2 st.*; 5 i.*; (T.D. : 1 st. ; 1 i.) ; 9-12 mm ; VI ; comme toutes les *Dioctria* cette espèce s'observe dans les pelouses, les champs incultes, les prairies abandonnées ; parmi la strate herbacée.

2 - *Dioctria bicincta* Meigen 1820

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : La Camargue (S.), chaîne de l'Etoile (Pichauris). Var : Le Beausset, Callian, Toulon (S.), chaîne de la Sainte-Baume, (lisière de la forêt domaniale). Vaucluse : Apt (S.). Alpes de Haute-Provence : Digne (S.).
3/ France : Nord, Seine, Seine et Oise, Seine et Marne, Aube, Maine et Loire, Hautes-Alpes, Hérault, Aude, Hautes-Pyrénées (S.), Corse (KUNTZE 1913).
Europe centrale et méridionale : Allemagne, Italie, Espagne, Crète.
4/ 2 st. ; 3 i. ; 8-11 mm ; VI ; strate herbacée.

3 - *Dioctria claripennis* Villeneuve 1908

1/ VILLENEUVE 1908, SEGUY 1927, ENGEL 1938, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Aix-en-Provence (S.), chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph). Var : Le Beausset (S.), chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), rives du Caramy, au sud de Tourves. Vaucluse : Apt (S.), Cucuron. Alpes de Haute-Provence : Digne (VILLENEUVE)
3/ Endémique provençale.
4/ 4 st. ; 15 i. ; 9-11 mm ; VI-VII ; strate herbacée.

4 - *Dioctria hyalipennis* (Fabricius 1794)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph, Pichauris), Venelles. Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), ferme Rimbert au sud de Tourves. Vaucluse : Mont Ventoux, environs de Mallaucène : 700 m). Provence : (S.).
3/ France : Maine et Loire, Allier, Pyrénées-Orientales (S.), Isère (récoltes personnelles), Corse (KUNTZE 1913).
Presque toute l'Europe : Suède, Finlande, Autriche, Allemagne, Tchécoslovaquie, Autriche, Bulgarie, Yougoslavie, Italie. Afrique septentrionale.
4/ 5 st. ; 25 i. ; 9-11 mm ; V, VI ; strate herbacée.

---

* st.= station.
i. = individu.

★ 5 - *Dioctria mixta* Becker 1923

Espèce très peu répandue, mentionnée pour la première fois en France par J. TIMON-DAVID (1958) dans la chaîne de la Sainte-Baume (corniche des Béguines : 1100 m). Signalée uniquement de Grèce par ENGEL (1938), JANSSENS (1958) et TSACAS (communication personnelle).

6 - *Dioctria rufipes* (De Geer 1776)

1/ SEGUY 1927, J. TIMON-DAVID 1949, 1950, 1953, 1958 ; MUSSO 1969, 1970 a 1970 c, 1972 a.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph). Var : chaîne de la Sainte-Baume (T.D.), vallée du Caramy au sud de Tourves.
3/ Toute la France, Hautes-Alpes jusqu'à 1600 m (captures personnelles) Europe centrale et septentrionale : îles Britanniques, Suède, Allemagne, Pologne, Italie, Tchécoslovaquie, Autriche, Roumanie, Bulgarie. Jusqu'en Asie centrale : Kazakstan et Mongolie.
4/ 4 st. ; 65 i. ; (T.D. : 4 st., 10 i.) ; 12-15 mm ; V, VI ; en altitude cette espèce se rencontre dans les pâturages et les prairies alpines.

7 - *Dioctria wiedemanni* Meigen 1820.

1/ SEGUY 1927, ENGEL 1938, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Aix-en-Provence (S.), chaîne de l'Etoile (Pichauris). Var : Vidauban (ENGEL), chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), rives du Caramy au sud de Tourves, Montrieux. Vaucluse : environs de Cucuron.
3/ Endémique du sud-est de la France, Alpes-Maritimes (MEIGEN *in* ENGEL).
4/ 4 st. ; 20 i. ; 8-9 mm ; V, VI, VII, VIII ; strate herbacée.

B/ Genre *Molobratia* Hull 1958

8 - *Molobratia teutonus* (Linné 1767)

1/ SEGUY 1927 *(Dasypogon teutonus)* ; J. TIMON-DAVID 1949, 1950, 1953 *(Dasypogon teutonus)*.
2/ Bouches-du-Rhône : rives de l'Arc à Roquefavour (T.D.). Var : Callian (S.), Méounes (T.D.), chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), Collobrières.
3/ Toute la France (S.), Ariège (T.D.).
Toute l'Europe centrale et méridionale. Asie Mineure.
4/ 2 st. ; 3 i. ; (T.D. : 2 st., 2 i.) ; 18-21 mm ; V, VI, VII, VIII; cette espèce recherche les stations humides, en particulier les prairies en bordure de rivière ; sur la végétation herbacée et arbustive.

★ Nota

Pour constituer un catalogue aussi complet que possible des Asilides de Provence j'ai ajouté, à cet inventaire faunistique, les espèces signalées par d'autres auteurs (en particulier SEGUY, 1927, 1952) et que je n'ai pas recapturées au cours de mes prospections dans cette région. Ces espèces sont précédées par un astérique.

2/ Tribus *Laphystini*

Genre *Triclis* Loew 1851

* 9 - *Triclis olivaceus* (Loew 1851)

Signalée par SEGUY (1927) dans les Bouches-du-Rhône (Marseille), l'Hérault, les Hautes-Pyrénées. Assez large répartition : Italie, Grèce, Asie Mineure, Caucase, Kazakstan.

* 10 - *Glyphotriclis ornatus* (Schiner 1868)

Connue en France, seulement du Var : Fréjus (SEGUY,1927). Espèce méditerranéenne : Espagne, Algérie, Tunisie, Egypte.

3/ Tribus *Stichopogonini*

A/ Genre *Stichopogon* Loew 1847

* 11 - *Stichopogon albofasciatus* (Meigen 1820)

Signalée par SEGUY (1927) dans le Var (Fréjus, Le Beausset), le Vaucluse (Apt), l'Allier et le Rhône, sa répartition s'étend à la plus grande partie de l'Europe centrale et méridionale et à l'Asie Mineure.

12 - *Stichopogon elegantulus* (Wiedemann 1820)

1/ J. TIMON-DAVID 1953, MUSSO 1970 a.

2/ Bouches-du-Rhône : rives de la Durance : Pont de Mirabeau (T.D., récoltes personnelles).

3/ France : Landes (SEGUY,1927), Corse (BECKER 1910, captures personnelles).
Pourtour de la Méditerranée : Bulgarie, Italie, Espagne, Tunisie, Ethiopie, Egypte. Asie Mineure . Israël. Europe centrale et orientale : Hongrie, Russie (Caucase).

4/ 1 st. ; 10 i. ; (T.D. : 1 st. ; 2 i.) ; 5-6 mm ; VII ; tous les *Stichopogon* sont sabulicoles ; cette espèce recherche avec prédilection les zones sableuses plus ou moins humides , en bordure des ruisseaux et rivières ; à l'affut sur le sable.

13 - *Stichopogon inaequalis* Loew 1847

1/ SEGUY 1927, J. TIMON-DAVID 1953, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : comme le précédent. Var : Hyères (S.)
3/ France : Corse (BECKER 1910, captures personnelles).
Vaste répartition. Europe centrale : Tyrol, Bulgarie, Roumanie, Russie. Bassin méditerranéen : Espagne, Italie, Yougoslavie, Maroc, Tunisie, Asie Mineure. Asie méridionale (Indes).
4/ 1 st. ; 10 i. ; (T.D. : 1 st., 23 i.) ; 6-7 mm ; VII ; sur le sable, associé au précédent.

14 - *Stichopogon scaliger* Loew 1847

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : plage de Fos. Var : Hyères (S.).
3/ En France connue seulement de Provence.

Espèce à très large répartition : Europe centrale et méridionale, Afrique septentrionale, Proche et Moyen-Orient, Asie centrale (Mongolie et Kazakstan).

4/ 1 st. ; 1 i. ; 8-9 mm ; VII ; hauts de plage, sur le sable.

15 - *Stichopogon schineri* Koch 1872

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.

2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (Notre-Dame-des-Anges). Var : Hyères, Cavalière, Callian (S.).

3/ France : Hautes-Alpes (captures personnelles), Corse (OLDROYD 1946, captures personnelles).
Europe centrale et méridionale : Bavière, Autriche, Espagne, Italie (Piémont, Messine), Grèce. Afrique (Maroc). Moyen-Orient (Iran).

4/ 1 st. ; 12 i. ; 4-5 mm ; VII ; cette espèce peut occuper des milieux très xériques ; sur le sable.

B/ Genre *Lasiopogon* Loew 1847

16 - *Lasiopogon sp.*

2/ Connue d'une seule station : rives du Caramy (ferme Rimbert) au sud de Tourves.

4/ 1 st. ; 15 i. ; 9-10 mm, IV, V, VI, fréquente les prairies mésophiles sablonneuses, sur le sol. Cette espèce n'a pu être déterminée d'après les ouvrages spécialisés et ne correspond à aucun *Lasiopogon* présent dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

4/ Tribus *Stenopogonini*

A/ Genre *Stenopogon* Loew 1847

17 - *Stenopogon junceus* (Wiedemann 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.

2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile, plage de Fos. Var : Hyères, le Beausset (S.), Evenos, ferme Rimbert au sud de Tourves.

3/ En France connue seulement de Basse Provence.
Espèce méditerranéenne : Espagne, Maroc, Grèce, Syrie ; s'étend jusqu'en Europe orientale (Caucase) et au Moyen-Orient (Turquie, Afghanistan, Iran).

4/ 4 st. ; 60 i. ; 17-26 mm ; VI, VII, VIII ; cette espèce se plait dans les endroits sablonneux humides ou secs : plages, sentiers, prairies en bordure des ruisseaux ; sur le sol ou la strate herbacée.

18 - *Stenopogon sabaudus* (Fabricius 1794)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1936, 1953, 1958 ; MUSSO 1968 b 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a, MUSSO et al. 1978.

2/ Toute la Provence jusqu'à 1000 m d'altitude (Mont Ventoux et crête de la chaîne de la Sainte-Baume).

3/ France : Seine, Saône et Loire, Savoie (S.) Hautes-Alpes (captures personnelles).
Toute l'Europe centrale et méridionale jusqu'en Europe Orientale (Caucase) et le Moyen-Orient (Turquie, Iran).
4/ 30 st. ; 300 i. ; (T.D. : 15 st. ; 36 i.) ; 16-25 mm ; V, VI, VII, VIII ; espèce très commune en Provence, occupe aussi bien les lieux humides que les garrigues les plus sèches ; sur le sol et la strate herbacée, plus rarement sur les buissons et les arbres.

B/ Genre *Holopogon* Loew 1847

19 - *Holopogon auribarbis* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, J. TIMON-DAVID 1953.
2/ Bouches-du-Rhône : rives de la Durance (Pont de Mirabeau : T.D., captures personnelles). Var : Hyères (S.). Vaucluse ; Apt (S.)
3/ France : Isère (S.)
Espèce rare et peu répandue, autre localisation : Autriche.
4/ 1 st. ; 3 i. ; (T.D. : 1 st., 8 i.) ; 4-5 mm ; VII ; en bordure de rivière, sur terrain meuble, parmi les herbes.

* 20 - *Holopogon flavescens* Jaennicke 1867

Connue en France seulement de Provence, elle est signalée par SEGUY (1927) dans les Bouches-du-Rhône (Marseille), le Var (Hyères), le Vaucluse (Apt) ; signalée également en Afrique du Nord (Biskra).

21 - *Holopogon fumipennis* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.), chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph, Notre-Dame-des-Anges).
3/ France : Seine et Marne, Rhône, Drôme (S.), Corse (KUNTZE 1913).
Europe centrale, méridionale et orientale : Hongrie, Autriche, Pologne, Tchécoslovaquie, Allemagne, Italie, Espagne, Albanie, Roumanie, Russie (Caucase).
4/ 2 st. ; 5 i. ; 5-6 mm ; VI, VII ; cette espèce recherche les zones plus ou moins ombragées, la proximité des arbres et arbustes sur lesquels elle vit.

22 - *Holopogon melaleucus* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.) chaîne de l'Etoile (Pichauris), massif de Marseilleveyre. Var : Callian, Toulon, Hyères (S.). Vaucluse : Luberon (S.), Mont Ventoux (environs de Mallaucène, 700 m).
3/ En France connue seulement de Provence.
Europe centrale et Afrique septentrionale (Algérie).
4/ 3 st. ; 10 i. ; 6-8 mm; VI, VII ; on capture cette espèce dans la garrigue, mais de préférence dans les endroits frais et abrités; parmi la strate herbacée.

23 - *Holopogon nigripennis* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.), chaîne de l'Etoile (Notre-Dame-des-Anges)
3/ France : Seine et Oise, Seine et Marne, Rhône, Alpes-Maritimes, Corse (S.).
Europe centrale et méridionale : Allemagne, Autriche, Hongrie, Bulgarie, Pologne, Tchécoslovaquie, Grèce. Asie centrale (Mongolie).
4/ 1 st. ; 2 i. ; 7-9 mm ; VII ; même habitat que *H. fumipennis*.

24 - *Holopogon venustus* (Rossi 1790)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953 ; MUSSO 1970 a, 1970 c, 1972 a, 1974, MUSSO et GARCIN 1975.
2/ Bouches-du-Rhône : environs de Marseille (T.D.), chaîne de l'Etoile. Var : Callian (S.) ; rives de l'Aille, au sud des Arcs (T.D.), chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), ferme Rimbert au sud de Tourves.
3/ France : Seine (S.)
Peu répandue : Italie septentrionale et centrale, Tyrol.
4/ 7 st. ; 60 i. ; (T.D. 2 st., 9 i.) ; 7-8 mm ; VI, VII, VIII, IX.
Comme les espèces précédentes, avec une préférence marquée pour les régions sableuses. Se tient toujours à l'extrémité des rameaux secs des arbustes.

C/ Genre *Crobilocerus* Loew 1847

25 - *Crobilocerus auriger* Musso 1973

1/ MUSSO 1973.
2/ Chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph).
3/ Endémique de Basse Provence.
4/ 1 st. ; 3 i. ; 10-12 mm ; V ; même biotope qu'*Holopogon venustus*, se tient à l'affût sur les feuilles des arbustes.

D/ Genre *Pycnopogon* Loew 1847

26 - *Pycnopogon fasciculatus* Loew 1847

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Var : Fréjus (S.),ferme Rimbert au sud de Tourves.
3/ En France, connue seulement de Provence.
Europe centrale, méridionale et orientale (Caucase). Afrique du Nord. Asie Mineure. Proche-Orient.
4/ 1 st. ; 2 i. ; 11 mm ; VII, VIII; en bordure de prairie, sur branches mortes de Genêts.

E/ Genre *Heteropogon* Loew 1847

27 - *Heteropogon manicatus* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953, 1958 ; MUSSO 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a ; TSACAS 1970, MUSSO et al. 1978.

2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon du Tourdre), environs d'Aix : le Tholonet (T.D.), Puyricard, le Réaltor, bois de la Trévaresse. Var : Callian (S.) ; chaîne de la Sainte-Baume : haute vallée de l'Huveaune, vallée de Saint-Pons (T.D.) ; ferme Rimbert, au sud de Tourves. Vaucluse : environs de Cucuron, Pertuis.
3/ France : Hérault, Alpes-Maritimes (S.).
Pourtour méditerranéen : Espagne, Yougoslavie (Macédoine), Maroc.
4/ 8 st. ; 35 i. ; (T.D. : 6 st. ; 78 i.) ; 11-17 mm ; VI, VII, VIII ; cette espèce se rencontre dans les endroits incultes, les anciennes cultures ; parmi la végétation herbacée, toujours posée à l'extrémité des herbes ou des fleurs.
5/ TSACAS remarque qu'il existe en Afrique du Nord 2 ou 3 espèces différentes de celles des côtes nord de la Méditerranée occidentale et orientale. JANSSENS (1961) signale la récolte de neuf femelles au Maroc, il serait donc intéressant de connaître les mâles correspondants.

28 - *Heteropogon timondavidi* Tsacas 1970

1/ TSACAS 1970 ; MUSSO 1970 a, 1970 c, 1972 a ; MUSSO et al. 1978.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph, de la Folie, de Mordeau), environs d'Aix-en-Provence : le Réaltor, montagne du Regagnas. Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale).
3/ Endémique provençale.
4/ 7 st. ; 105 i. ; 14-17,5 mm ; VI, VII, VIII; on rencontre cette espèce dans les zones boisées, en bordure des forêts ; sur les haies, les clôtures, les arbres et arbustes isolés, toujours à l'extrémité d'un rameau mort et sec.

F/ Genre *Habropogon* Loew 1847

29 - *Habropogon appendiculatus* Schiner 1867

1/ SEGUY 1927, ENGEL 1938, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : La Crau. Var : Cavalière, Fréjus (S.). Vaucluse : environs de Cucuron.
3/ France méridionale : Landes, Pyrénées-Orientales (S.).
Europe méridionale : Italie, Dalmatie, Grèce. Asie centrale (Kazakstan).
4/ 2 st. ; 11 i. ; 7-8,5 mm ; VI; espèce xérophile, son habitat préférentiel est constitué par les pelouses steppiques à végétation rase ; sur les herbes.

* 30 - *Habropogon exquisitus* (Wiedeman 1820)

En France, cantonnée dans le Midi : Gironde, Var (Hyères), Corse.
Répartition : Espagne, Italie, Roumanie.

Ces deux *Habropogon* avaient été signalés en Afrique du Nord par SEGUY (1927), ENGEL (1938) et J. TIMON-DAVID (1951b).Une mise à jour récente du genre *Habropogon* en Afrique septentrionale (WEINBERG et TSACAS,1973) signale que cette région héberge des espèces qui lui sont propres et pratiquement toutes endémiques ; les deux espèces mentionnées en Provence n'ont pas été retrouvées en Afrique. Ces deux auteurs pensent qu'il existe également en Corse un troisième taxon voisin de *H. appendiculatus*.

5/ Tribus *Dasypogonini*

A/ Genre *Dasypogon* Meigen 1803

31 - *Dasypogon diadema* (Fabricius 1781)

1/ SEGUY 1927 (*Selidopogon diadema*) ; VAN GAVER et J. TIMON-DAVID 1928, TIMON-DAVID 1953 (*Selidopogon diadema*) ; MUSSO 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a ; MUSSO et al. 1978.

2/ Espèce très commune, répandue dans toute la Provence.

3/ Toute la France y compris les zones montagneuses (S.), Hautes-Alpes 1300 m (récoltes personnelles).
Espèce à très vaste répartition, une grande partie de la zone paléarctique à l'exception des régions septentrionales.

4/ 25 st. ; 300 i. ; (T.D. : 33 i.) ; 19-24 mm ; VI, VII, VIII ; répandue dans les biotopes les plus arides ; le plus souvent à terre.

5/ Puisque *Asilus diadema* est le type du genre *Dasypogon* et aussi le type du genre *Selidopogon* Bezzi 1902, HULL (1962) pense qu'il est inutile de conserver cette deuxième synonymie

32 - *Dasypogon diadema cylindricus* (Fabricius 1794)

1/ Première citation en Provence.

2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (jardin Valmer), chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph). Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale). Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène,600 m).

3/ France : Seine, Maine et Loire, Loire-Inférieure, Isère, Pyrénées-Orientales (SEGUY,1927). Drôme et Hautes-Alpes (récoltes personnelles).
Europe centrale et méridionale. Afrique orientale : Erythrée (Ethiopie).

4/ 7 st. ; 12 i. ; 16-23 mm ; VII, VIII ; espèce moins répandue que la précédente, mais occupe souvent le même milieu : garrigues, chemins, zones plus ou moins incultes ; sur le sol.

B/ Genre *Saropogon* Loew 1847

* 33 - *Saropogon jugulum* Loew 1847

En France,signalée seulement dans le Midi (SEGUY,1927) : Vaucluse (Apt), Alpes-Maritimes (Cagnes).
Europe méridionale : Espagne, Grèce, Albanie, Yougoslavie; Afrique septentrionale : Maroc, Egypte ; Moyen-Orient : Asie Mineure, Iran.

34 - *Saropogon leucocephalus* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953, 1958 ; MUSSO 1970 a.

2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.), chaîne de l'Etoile (T.D.; récoltes personnelles). Var : Callian, Le Beausset (S.), chaîne de la Sainte-Baume (T.D.), Pignans, bords de l'Aille au sud des Arcs (T.D.). Vaucluse : Apt (S.)

3/ France : Alpes-Maritimes, Hérault, Pyrénées-Orientales (S.).
Espèce méditerranéenne : Espagne, Algérie, Tunisie, Egypte, Erythrée (Ethiopie), Liban, Asie Mineure, Israël.

4/ 1 st. ; 3 i. ; (T.D. : 4 st. ; 8 i.) ; 10-12 mm ; VI, VII ; espèce rare, s'observe dans les régions sablonneuses, le long des sentiers, parmi la végétation arbustive.

II - Sous-famille *Leptogastrinae*

Genre *Leptogaster* Meigen 1803

35 - *Leptogaster cylindrica* (De Geer 1776)

1/ SEGUY 1927, J. TIMON-DAVID 1953, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : rives nord du Vaccarès (T.D.). Var : presqu'île de Giens (T.D.) ; chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale). Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène,600 m).
3/ Toute la France (S.).
Espèce à très large répartition, couvrant la plus grande partie de la région paléarctique, de la sous région européenne cette espèce s'enfonce en Asie centrale (Kazakstan, Mongolie), septentrionale (Sibérie) et orientale (Mandchourie)
4/ 2 st. ;18 i. ; (T.D. : 2 st. ; 3 i.) ; 8-17 mm ; V, VI, VII ; cette espèce semble se cantonner dans les prairies humides, parmi la végétation herbacée.
5/ D'après LEHR (1961a) la forme typique *L. cylindrica* est remplacée selon les régions par deux sous-espèces. Dans certaines zones alpines habite la forme *Leptogaster cylindrica hispanica* Meig, la forme *Leptogaster cylindrica tesquorum* Lehr peuplant les zones arides d'Europe orientale et d'Asie centrale.

36 - *Leptogaster cylindrica pedunculata* (Loew 1847)

1/ Première citation en Provence.
2/ Bouches-du-Rhône : montagne du Regagnas, La Crau.
3/ France : Seine et Marne (SEGUY,1927).
Espèce circumméditerranéenne : Espagne, Italie, Algérie.
4/ 2 st. ; 4 i. ; 16-18 mm ; VI, VII ; comme l'espèce précédente, se capture en milieu herbacé mais seulement dans les biotopes xériques.

* 37 - *Leptogaster pubicornis* Loew 1847

Var (Hyères), Yonne, Rhône, Allier, Pyrénées-Orientales (SEGUY,1927). Italie, Hongrie, Bulgarie, Russie (Caucase et Kazakstan).

III - Sous-famille *Laphriinae*

1/ Tribus *Laphriini*

A/ Genre *Laphria* Meigen 1803

38 - *Laphria ephippium* (Fabricus 1781)

1/ J. TIMON-DAVID 1951a,1953 ; MUSSO 1970 a, 1970 c, 1972 a.
2/ Absente des Bouches-du-Rhône. Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale : T.D.); vallée du Caramy, au sud de Tourves (T.D., récoltes personnelles. Moustiers-Sainte-Maries (T.D.), rives de l'Argens : sud des Arcs (T.D.), Brue-Auriac. Vaucluse,environs d'Apt.

3/ France septentrionale, Oise, Landes, Hautes-Pyrénées (S.), Isère (T.D.).
Europe centrale et septentrionale : Suède, Allemagne, Tchécoslovaquie, Roumanie, Italie, Yougoslavie, Albanie, surtout dans les régions montagneuses d'après BEZZI (1918).
4/ 3 st. ; 4 i. ; (T.D. : 3 st. ; 38 i.) ; 15-23 mm. V, VI ; c'est une espèce vivant sur les troncs d'arbres morts mais localisée exclusivement dans les milieux très humides : ripisilves des rivières et des torrents.

39 - *Laphria* sp. cf. *aurea* ?

Déterminée par J. TIMON-DAVID (1936, 1958) comme *Laphria* sp. cf. *vulpina* Meig. Ne correspond pas aux exemplaires déterminés comme tels au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) ni à aucune autre *Laphria* présente dans ces collections. Cette espèce a été récoltée en 2 exemplaires par TIMON-DAVID dans la forêt de la Sainte-Baume, je l'ai récoltée à nouveau dans la même station, en un seul exemplaire. Cette très belle espèce (26-28 mm) semble typiquement forestière.

B/ Genre *Choerades* Walker 1851

40 - *Choerades dioctriaeformis* (Meigen 1820)

1/ La localisation de cette espèce en Provence n'est pas précisée par SEGUY (1927)
2/ Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale). Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène, 700 m).
3/ France : SEGUY la signale en compagnie de *Choerades marginata* mais plus rare.
Peu répandue : Italie (y compris la Sardaigne), Tchécoslovaquie, Autriche.
4/ 2 st. ; 6 i. ; 12-15 mm ; VII, VIII ; sur les branches et troncs d'arbres morts abattus sur le sol.

41 - *Choerades fimbriata* (Meigen 1820)

1/ Mêmes remarques que pour *C. dioctriaeformis*.
2/ Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale
3/ Signalée de France par SEGUY (1927), mais aucune précision n'est donnée par l'auteur sur les localités.
Europe centrale et méridionale : Allemagne, Tchécoslovaquie, Albanie, Bulgarie, Roumanie, Yougoslavie, Italie, Caucase.
4/ 1 st. ; 2 i. ; 14 mm ; VII, VIII ; même habitat que la précédente.

42 - *Choerades fuliginosa* (Panzer 1798)

1/ SEGUY 1927 *(Laphria fuliginosa)* ; J. TIMON-DAVID 1953, 1958 *(Laphria fuliginosa)* ; MUSSO 1969 *(Laphria fuliginosa)*, 1970 a, 1970 c, 1972 a ; MUSSO et al. 1978.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph), montagne du Regagnas. Var : chaîne de la Sainte-Baume (La Coutronne, Saint-Zacharie, bordure de la forêt domaniale), Estérel, Callian (S.), rives de l'Aille et de l'Argens (T.D.), vallée du Caramy au sud de Tourves. Vaucluse : Lubéron (crête, 700 m), Mont Ventoux (environs de Mallaucène, 800 m).

3/ France : Allier, Maine et Loire, Pyrénées-Orientales, Hautes-Pyrénées (S.).
Presque toute l'Europe jusqu'en Russie septentrionale (Léningrad) et méridionale (Caucase), les îles Britanniques et la Scandinavie exceptées. Asie Mineure.
4/ 10 st. ; 45 i. ; (T.D. : 2 st. ; 2 i.) ; 8-15 mm ; V, VI, VII, VIII ; cette espèce, comme l'ensemble des *Choerades*, recherche les zones faiblement boisées, les clairières, les sous-bois de Pins, de Chênes etc ... ; sur les branches mortes mais également sur les feuilles basses des arbustes.

43 - *Choerades fulva* Meigen (1804)

1/ SEGUY 1927 *(Laphria fulva)*, J. TIMON-DAVID 1953 (*Laphria fulva)*.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.). Var : sud des Arcs : rives de l'Aille et de l'Argens (T.D.) Collobrières.
3/ France : Maine et Loire, Creuse, Landes, Hautes-Pyrénées (S.) ; Corse (OLDROY,1939).
Europe centrale et méridionale : Autriche (Tyrol), Tchécoslovaquie, Roumanie, Italie (sauf Sardaigne), Grèce, Russie (Caucase).
4/ 1 st. ; 2 i. ; (T.D. : 2 st., 2 i.) ; 12-17 mm ; V, VI ; sur les branches mortes, parmi la strate arbustive.

44 - *Choerades marginata* (Linné 1758)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953, 1958 *(Laphria marginata)* MUSSO 1970 a.
2/ Var : chaîne de la Sainte-Baume (Gour de l'oule : T.D., lisière de la forêt domaniale).
3/ Espèce commune et répandue dans toute la France (S.) et une grande partie de l'Europe : Angleterre, Suède, Tchécoslovaquie, Italie, Yougoslavie, Albanie, Roumanie, Bulgarie, Russie (Caucase).
4/ 1 st. ; 2 i. ; (T.D. : 1 st., 2 i.) ; 12-16 mm ; VI, VII, VIII, IX ; troncs d'arbres morts, strate arbustive.

* 45 - *Choerades* sp. cf *rufipes* (Fallen 1814)

Cette espèce n'a jamais été signalée en France, elle est présente avec cette étiquette dans la collection de J. TIMON-DAVID (1 exemplaire). Elle a été capturée dans la chaîne de la Sainte-Baume (vallon de la Castelette), sur feuille de *Cornus mas* (20 mai 1950). Elle est signalée en Europe centrale et méridionale : Simplon, Autriche, Tchécoslovaquie, Roumanie. Le seul exemplaire du Muséum (Paris), 1 femelle, est en partie détruit, je n'ai pu le comparer avec l'échantillon de TIMON-DAVID.

2/ Tribus *Andrenosomini*

A/ Genre *Andrenosoma* Rondani 1856

46 - *Andrenosoma atra* (Linné 1758)

1/ SEGUY 1927 *(Nusa atra)* ; J. TIMON-DAVID 1923, 1953, 1958 ; MUSSO 1967, 1968 a, 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille : La Viste (T.D.), environs d'Aix : Le Bret (T.D.), bois de la Trévaresse, Venelles, Vitrolles ; chaîne de l'Etoile ; montagne de la Sainte-Victoire : Saint-Antonin, Saint-Marc ; massif de Marseilleveyre et du Garlaban ; Sausset ; La Couronne ; Saint-Mitre ; environs de Cassis : col de la Gardiole, pas de Bellefille, col de Sormiou ; La Ciotat.

Var : chaîne de la Sainte-Baume : Saint-Zacharie, Mazaugues, lisière de la forêt domaniale, col de Bartagne (800 m) ; Le Castellet ; Ollioules (Gros Cerveau ; Les Lecques (T.D.) ; Hyères (S.) ; Les Maures (Collobrières). Alpes de Haute-Provence : les Agneliers (S.)

3/ France : Haute-Savoie, Savoie, Isère, Hautes-Alpes, Alpes-Maritimes, Landes, Basses-Pyrénées (S.), Corse (S., T.D., captures personnelles), Alpes orientales (BEZZI, 1918) signale cette espèce entre 800 et 2100 m d'altitude) et Pré-Alpes, Allemagne, Tchécoslovaquie, Italie, Yougoslavie, Bulgarie, Russie (Caucase), les îles Canaries, Algérie. Probablement toute l'Europe centrale et méridionale.

4/ 23 st. ; 145 i. ; (T.D. : 7 st. ; 23 i.) ; 11-17 mm ; II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI ; la présence de cette espèce est liée à celle des troncs d'arbres morts (le Pin, en Provence) sur lesquels elle vit.

47 - *Andrenosoma albibarbe* (Meigen 1820)

Var (Saint-Tropez) et Alpes de Haute-Provence : Barcelonnette (SEGUY,1927). SEGUY la signale également dans la Seine, l'Isère, la Drôme et les Pyrénées-Orientales.
Cette espèce qui semble, d'après les données bibliographiques, très largement répandue et assez commune (Une grande partie de l'Europe, Sibérie, Asie Mineure) n'a pas été retrouvée en Basse Provence. Elle est abondante dans les Hautes-Alpes (Orcières) où je l'ai capturée entre 1300 m et 1800 m d'altitude, sur les branches et troncs morts de Mélèze.

48 - *Andrenosoma bayardi* Seguy 1952

1/ SEGUY 1952 ; J. TIMON-DAVID 1953 ; MUSSO 1967, 1968 a, 1969, 1970 a, 1970 b, 1970 c, 1971, 1972 a, 1972 b, MUSSO et DONADEY 1977, DONADEY et MUSSO 1977.

2/ Très répandue dans toute la Basse Provence. Alpes de Haute-Provence : Valbelle près Sisteron (S.)

3/ Endémique du Midi de la France (récoltée également dans les Landes).

4/ 33 st. ; 495 i. ; (T.D. : 10 st. : 27 i.) ; 12-16 mm : III, IV, V, VI, VII, VIII ; en général dans les mêmes biotopes qu'*A. atra* mais en plus grand nombre.

* 49 - *Andrenosoma cyrtoxys* Seguy 1952

Très rare, cette espèce n'est connue en dehors de la Provence (Alpes de Haute-Provence : Sisteron, Vaucluse : Nyons) que par une femelle d'Algérie (SEGUY,1952).

La détermination spécifique de la femelle capturée en Algérie ne pourra être considérée comme certaine qu'après la capture de mâles et l'étude des pièces génitales. Il n'est donc pas possible actuellement d'établir avec certitude la présence de cette espèce en Afrique du Nord.

* 50 - *Andrenosoma leucogenis* Seguy 1952

Endémique provençale, une seule localité connue : Saint-Tropez : Var (SEGUY,1952).

Aucune indication n'est donnée par cet auteur sur les biotopes de *A. cyrtoxys* et *A. leucogenis* ; il est vraisemblable qu'elles vivent également sur les troncs d'arbres morts.

B/ Genre *Pogonosoma* Rondani 1856

51 - *Pogonosoma maroccanum* (Fabricius 1794)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953 ; MUSSO 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Gardanne (S.), environs d'Aix (T.D.). Marseille (Saint-Jérôme) ; environs de Cassis, de la Ciotat ; chaîne de Marseilleveyre, chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph). Var : Cavalière (S.), vallée du Caramy (T.D., récoltes personnelles), La Garde, Iles de Porquerolles. Vaucluse : Entrechaux, Mérindol
3/ France : Seine, Haute-Vienne, Lot, Rhône, Haute-Garonne, Hautes et Basses-Pyrénées (S.).
Espèce méditerranéenne qui remonte jusqu'en Europe centrale : Espagne, Italie, Yougoslavie, Albanie, Grèce, Bulgarie, Roumanie, Hongrie, Tchécoslovaquie, Russie méridionale (Crimée et Caucase). Afrique septentrionale (Algérie), centrale (Niger) et orientale (Erythrée : Ethiopie).
4/ 10 st. ; 14 i. ; (T.D. : 3 st., 5 i.) ; 20-28 mm ; VI, VII, VIII, IX ; sur les souches, les branches, les troncs d'arbres morts, dans des biotopes variées ; toujours en très petit nombre (un ou deux individus par station).

52 - *Pogonosoma minus* Loew 1869

1/ J. TIMON-DAVID 1953, MUSSO 1970 a.
2/ Var : Pignans (T.D.), Collobrières.
3/ France (SEGUY, 1927), sans aucune précision.
Peu répandue : Italie du Nord et du Sud y compris la Sicile, Albanie , Russie (Caucase).
4/ 1 st. ; 1 i. ; (T.D. : 1 st., 1 i.), VII, 12-13 mm ; espèce extrêmement rare, sur des bûches dans une châtaigneraie.

IV - Sous-famille *Asilinae*

Tribus Asilini

A/ Genre *Cerdistus* Loew 1849

53 - *Cerdistus erythrurus* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.), chaîne de l'Etoile (Vallon de Saint-Joseph, environs d'Aix-en-Provence (Saint-Marc), C.E.A. de Cadarache. Var : Hyères (S.) ; chaîne de la Sainte-Baume ; vallée de Caramy au sud de Tourves. Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène, 700 m).
3/ France : Corrèze, Ardèche, Alpes-Maritimes (S.)
Espèce méditerranéenne : Italie, Dalmatie, Grèce, Afrique septentrionale.
4/ 6 st. ; 40 i. ; 9-10 mm ; VI, VII, VIII, IX ; cette espèce semble se plaire en milieu xérique, souvent en altitude (Mont-Ventoux), parmi la végétation herbacée.

B/ Genre *Asilus* Linné 1758

54 - *Asilus barbarus* Linné 1758

Citée par SEGUY (1927) dans le Var (Callian), l'Hérault, l'Aude et les Pyrénées-Orientales, cette espèce n'est pas signalée dans le département des Bouches-du-Rhône. L'examen de la collection de J. TIMON-DAVID montre cependant un spécimen provenant de la calanque de Sormiou (environs de Marseille). Cette grosse espèce (18-38 mm) semble avoir disparu de Basse Provence où je ne l'ai jamais observée au cours de dix années de prospections entomologiques.

Elle est moins rare en Corse (SEGUY, TIMON-DAVID 1955, une capture personnelle), répandue sur tout le littoral méditerranéen : Sicile, Sardaigne, Espagne, Maroc, Algérie, Tunisie, Erythrée.

55 - *Asilus craboniformis* Linné 1758

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1923, VAN GAVER et TIMON DAVID 1928, TIMON-DAVID 1950, 1953 ; MUSSO 1970 a.

2/ Bouches-du-Rhône : Environs de Marseille et d'Aix (T.D.). Var : Giens, Pignans (T.D.). Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène, 700 m).

3/ Toute la France (S.).
Toute l'Europe jusqu'au Caucase, y compris les régions septentrionales. Afrique septentrionale et orientale (Erythrée).

4/ 1 st. ; 2 i. ; (T.D. : 8 st. ; 17 i.) ; 16-30 mm (SEGUY) ; VII, VIII, IX (d'après les données de TIMON-DAVID) ; dans les bois de Pin d'Alep, sur le sol ; comme *Asilus barbarus* cette espèce semble se raréfier en Provence.

C/ Genre *Antiphrisson* Loew 1849

56 - *Antiphrisson trifarius* Loew 1849

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953 ; MUSSO 1970 a, 1970 c.

2/ Bouches-du-Rhône : Marseille, La Camargue (S.), environs d'Allauch (T.D.), chaîne de l'Etoile. Var : Le Beausset, Cavalière (S.) ; vallée du Caramy, au sud de Tourves, à l'est de la chartreuse de la Verne, chaîne de la Sainte-Baume : Gemenos (T.D.). Récoltes personnelles : Sainte-Baume (montée de l'Espigoulier), vallée du Caramy.

3/ France : Aude, Pyrénées-Orientales, Hautes-Pyrénées (S.). Espèce à très large répartition : Europe méridionale et orientale : Grèce, Albanie, Bulgarie, Caucase. Asie centrale (Mongolie). Afrique septentrionale (Algérie, Egypte).

4/ 4 st. ; 45 i.; (T.D. : 4 st., 9 i.) 14-19 mm ; V, VI ; les sentiers dénudés et rocailleux, les chemins forestiers constituent les lieux de prédilection de cette espèce ; à terre.

D/ Genre *Pamponerus* Loew 1849

57 - *Pamponerus germanicus* (Linné 1758)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953, 1958 ; MUSSO 1969, 1970 a, 1970 c.

2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (Mazargues : T.D.), chaîne de l'Etoile. Var : chaîne de la Sainte-Baume, vallon de la galère, pentes au sud de Nans (T.D.), vallée du Caramy, sud de Tourves ; très commun à la presqu'île de Giens, à Porquerolles, sur les rives de l'Aille et de l'Argens, au sud des Arcs (T.D.).
3/ Toute la France (S.).
Toute l'Europe jusqu'au Caucase, y compris les régions septentrionales (Suède, Ecosse, Irlande).
4/ 7 st.,60 i.;(T.D.:7 st.;24 i.);16-24 mm;IV,V,VI; cette espèce montre une exigence écologique très nette : la présence de terrains sableux ou argilo-sableux ; elle se récolte aussi bien sur le sable marin et dans les prairies humides que sur les sentiers sablonneux et secs de certaines collines provençales ; en général parmi la végétation basse.

* 58 - *Pamponerus germanicus helveticus* Mik 1864

Signalée dans le Var (Hyères) par SEGUY 1927 ; très faible répartition : Suisse, Yougoslavie.

E/ Genre *Neoitamus* Osten-Sacken 1878

59 - *Neoitamus cyanurus* (Loew 1849)

1/ SEGUY 1927.
2/ Var : Ferme Rimbert (vallée du Caramy, au sud de Tourves).
3/ Commune en France, d'après SEGUY, et dans toute l'Europe, jusqu'en Asie centrale (Kazakstan).
4/ 1 st. ; 4 i. ; 15-16 mm ; VI ; localisée dans une prairie humide en bordure de ruisseau , sur la strate herbacée et arborescente.

F/ Genre *Erax* Scopoli 1763

60 - *Erax punctatus* (Meigen 1804)

1/ SEGUY 1927.
2/ Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène,700 m).
3/ Très répandue en France (SEGUY) mais plus fréquente dans le nord.
Europe centrale (Macédoine, Roumanie, Allemagne, Tchécoslovaquie) et orientale (Caucase).
4/ 1 st. ; 2 i. ; 15 mm ; V ; très rare en Provence, semble se cantonner dans les milieux humides ; sur la végétation herbacée.
5/ WEINBERG et TSACAS (1976) écrivent "Meigen a décrit deux espèces appartenant à ce genre : *punctatus* en 1804 et *punctipennis* en 1820 ; ces deux espèces sont actuellement considérées comme synonymes".

G/ Genre *Philonicus* Loew 1849

61 - *Philonicus albiceps* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953 ; MUSSO 1969, 1970 a, 1972 a.
2/ Bouches-du-Rhône : Plage de Fos (T.D., récoltes personnelles), plages de la Couronne, toutes les plages de Camargue : à l'ouest de l'embouchure du Rhône, Beauduc, Saintes Maries. Pont Mirabeau. Var : presqu'île de Giens (T.D.), vallée du Caramy au sud de Tourves. Vaucluse : environs d'Apt.

3/ Très répandue en France : Manche, littoral de la mer du Nord, de l'Atlantique, Seine et Oise, Seine et Marne (S.), Dordogne (CAUSSANEL,1970), Tarn (T.D.) Hautes-Alpes et Corse (récoltes personnelles).
Espèce à très large répartition, toute l'Europe et vraisemblablement toute la zone paléarctique, comme en témoignent certaines captures en Sibérie et au Japon.

4/ 12 st. ; 35 i. ; (T.D. : 2 st., 17 i.) ; 16-21 mm : V, VI, VII, VIII ; comme *Pamponerus germanicus* cette espèce est sabulicole mais préfère les biotopes plus humides : sables marins, lits de rivières et de torrents ; sur le sable.

H/ Genre *Machimus* Loew 1849

62 - *Machimus annulipes* (Brullé 1832)

1/ Première citation en Provence et en France.

2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph), La Camargue : dunes intérieures fixées de Beauduc, plage de la Couronne. Var : En examinant la collection de TIMON-DAVID, j'ai trouvé plusieurs individus, non déterminés, appartenant à cette espèce provenant de Belgentier et de la presqu'île de Giens (10 i.).

3/ Espèce commune en Europe centrale et méridionale : Tchécoslovaquie, Bulgarie, Roumanie, Yougoslavie, Albanie, Italie, Grèce, Russie (Caucase). Asie centrale (Kazakstan).

4/ 3 st.; 11 i. ; 20-24 mm, V, VI, VII ; espèce sabulicole que l'on trouve dans les milieux xériques (sables marins, fonds de vallons), parmi la strate herbacée.

63 - *Machimus atricapillus* (Fallen 1814)

Espèce signalée dans les environs de Marseille (La Viste) par TIMON-DAVID (1923) mais depuis cette période aucun spécimen n'a été recapturé dans cette région. SEGUY (1927) l'indique comme commune et largement répandue dans toute la France. Je ne l'ai récoltée que dans les Hautes-Alpes 1600-1700 m (Orcières) dans une clairière, en bordure d'une forêt de Mélèzes (6 individus).

Toute l'Europe, jusqu'à 2300 m dans les Alpes orientales, s'étend jusqu'en Asie centrale (Kazakstan).

64 - *Machimus atripes* (Loew 1854)

1/ SEGUY 1927 *(Tolmerus atripes)*

2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile Notre-Dame-des-Anges), massif de Marseilleveyre, environs de Cassis. Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), Hyères (S.)

3/ France : Pyrénées-Orientales, Corse (S.).
Distribution géographique très large, de l'Europe centrale et méridionale jusqu'au Japon.

4/ 5 st. ; 7 i. ; 10-13 mm ; V, VI, VII ; en général dans la garrigue, sur les pierres, mais aussi sur les branches et les troncs d'arbres morts.

* 65 - *Machimus caliginosus* (Meigen 1820)

Espèce dont la répartition en France semble assez vaste. Elle figure en Provence dans le catalogue de SEGUY (1927): Vaucluse (Apt). Elle est absente des collections de TIMON-DAVID.

Europe centrale et méridionale : Tyrol, Suisse, Italie. Asie Mineure.

66 - *Machimus dasypygus* Loew 1849

1/ SEGUY 1927, TIMON-DAVID 1961, BIGOT 1965, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône ; Iles des environs de Marseille : Pomègues et Ratonneau (T.D.) , la Camargue (Tour du Valat : BIGOT), chaîne de l'Etoile (Pichauris), La Crau. Var : Hyères (S.). Vaucluse : Cucuron.
3/ France : Aude, Drôme, Isère (S.).
Espèce circumméditerranéenne : Espagne, Italie (Sicile), Grèce, Syrie, Tunisie, Algérie.
4/ 5 st. ; 11 i. ; (T.D. : 2 st., 10 i.) ; 15-17 mm ; VI, VII, VIII; garrigue et prairies abandonnées, sur sol compact, à terre et sur les herbes.

67 - *Machimus fimbriatus* (Meigen 1804)

1/ SEGUY 1927 ; MUSSO 1970 a, 1970 c, 1972 a ; cette espèce n'est pas citée dans les travaux de TIMON-DAVID mais plusieurs individus non déterminés figurent dans sa collection.
2/ Bouches-du-Rhône : Aix, Marseille, Camargue (S.) environs d'Aix (T.D.), la Crau, la Couronne, C.E.A. de Cadarache, Saint-Jérôme (dans ces trois derniers cas à l'intérieur d'habitation), Allauch, Venelles. Var : le Beausset, Callian, Roque Brune (S.), chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale). Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène,700 m). Alpes de Haute-Provence : Digne (S.).
3/ France : Morbihan, Seine et Oise, Marne, Aude, Pyrénées-Orientales, Hautes-Pyrénées (S.), Corse (S. et captures personnelles).
Europe centrale et méridionale : Espagne, Italie et Sardaigne, Bulgarie, Roumanie, Yougoslavie, Hongrie.
4/ 12 st. ; 30 i. ; VI, VII, VIII ; 22-27 mm ; cette espèce fréquente en général des prairies relativement sèches, les endroits plus ou moins incultes ; peu farouche elle s'aventure souvent à l'intérieur des habitations.

68 - *Machimus lacinulatus* Loew 1854

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : environs de Marseille (S.) Mazargues, chaîne de l'Etoile (Notre-Dame-des-Anges). Var : Hyères, Cavalière (S.), vallée du Caramy (sud de Tourves), Evenos, Valcros.
3/ France : Saône et Loire, Pyrénées-Orientales, Corse (S.).
Faible répartition : Autriche, Tchécoslovaquie (Bohème), Espagne.
4/ 5 st. ; 48 individus ; (T.D. : 1 st., 2 i.) ; 11-13 mm ; V, VI ; espèce sabulicole récoltée dans deux milieux différents : prairies humides, garrigue.
5/ *Machimus gracilis* Becker 1923, signalée par SEGUY 1927 dans le Var est une synonymie (HULL,1962).

69 - *Machimus pilipes* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1923, VAN GAVER et TIMON-DAVID 1928 ; MUSSO 1968 b, 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a : MUSSO et al. 1978.

2/ Presque toute la Provence, en abondance, de Marseille centre ville (Notre-Dame-de-la-Garde) jusqu'au Mont Ventoux ainsi que sur les îles des environs de Marseille (Pomègues et Ratonneau : T.D.).

3/ France : Aveyron, Hautes-Alpes, Ardèche, Aude, Pyrénées-Orientales, Hautes-Pyrénées (S.)
Espèce méditerranéenne : Espagne (Andalousie), Italie, Roumanie, Algérie.

4/ 30 st. ; 250 i. ; (T.D. : toute la Provence) ; 18-23 mm ; VIII, IX, X, XI ; très commune, elle abonde en général dans les garrigues les plus xériques, absente des zones sablonneuses ; sur le sol.

70 - *Machimus rusticus* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, AGUESSE 1960, MUSSO 1970 a, MUSSO et al.1978.

2/ Var : vallée du Caramy au sud de Tourves.

3/ SEGUY indique "commun et répandu dans toute la France",(Isère, capture personnelle).
Espèce répandue dans toute l'Europe, son aire d'extension s'étend jusqu'en Asie centrale (sud Kazakstan). Signalée également en Afrique septentrionale (Maroc) et au Proche-Orient (Israël).

4/ 1 st. ; 105 i. ; 17-24 mm ; VI, VII ; espèce très localisée mais abondante dans les stations où elle se trouve ; son biotope préférentiel est constitué par des prairies mésophiles, sur sol sableux ; parmi la végétation herbacée.

71 - *Machimus setibarbus* Loew 1849

1/ J. TIMON-DAVID 1958 (*M. setibarbis)*, MUSSO 1970 a.

2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de la Sainte-Baume (montée de la Glacière). Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale : T.D.) récoltes personnelles, vallée du Caramy (sud de Tourves), Pignans. Vaucluse : Mont Ventoux (environs de Mallaucène : 800 m). Alpes de Haute-Provence : Barcelonnette (récoltes personnelles).

3/ France : non signalée par SEGUY 1927, Hautes-Alpes et Jura (récoltes personnelles), Corse (CASTELLANI 1966).
Europe centrale et méridionale : Tchécoslovaquie, Bulgarie, Espagne, Allemagne, Roumanie, Grèce. Asie Mineure.

4/ 6 st. ; 13 i. ; (T.D. : 1 st. ; 3 i.); 20-25 mm ; VI, VII, VIII ; cette espèce semble n'avoir aucune préférence écologique: sentiers rocailleux, pelouses, garrigues, à terre ou sur les herbes.

I/ Genre *Eutolmus* Loew 1848

72 - *Eutolmus kiesenwetteri* (Loew 1854)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1958 ; MUSSO 1969, 1970 a, 1970 c, 1972 a ; MUSSO et al.1978.

2/ Signalée dans le Var par SEGUY et TIMON-DAVID, je l'ai rencontrée dans presque toute la Provence jusqu'au Mont Ventoux (environs de Mallaucène,700 m) et la crête de la Sainte-Baume (1100 m).
3/ France : Seine, Vosges, Pyrénées-orientales (S.), Ariège (T.D.)
Très peu répandue : Espagne et Grèce.
4/ 17 st. ; 90 i. ; (T.D. : 2 st. ; 5 i.) ; 17-24 mm ; V, VI, VII ; se rencontre dans des biotopes variés,principalement sur la végétation herbacée et arborescente.

73 - *Eutolmus rufibarbis* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Var : Hyères (S.), vallée du Caramy (sud de Tourves).
3/ France : Ardennes, Oise, Seine et Oise, Seine et Marne, Charente-Inférieure, Indre et Loire, Allier, Rhône, Isère, Landes, Aude, Hautes-Pyrénées (S.).
Toute l'Europe : Suède, Angleterre, Yougoslavie, Roumanie, Bulgarie, Allemagne, Italie, Grèce, Russie (Caucase).
4/ 1 st. ; 1 i. ; 22 mm ; VII ; pelouses mésophiles, sur les herbes.

74 - *Dysmachus cristatus* Wiedemann 1920

1/ Première citation en Provence ?
2/ Var : torrent de la Verne. Vaucluse : Villeneuve les Avignon.
3/ France méridionale ; SEGUY (1927), mais aucune précision sur les localités.
Espèce méditerranéenne : Espagne, Maroc, Algérie, Ethiopie
4/ 2 st. ; 3 i. ; 12-15 mm ; V ; prairies incultes mésophiles, parmi la végétation herbacée.

75 - *Dysmachus fuscipennis* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Var : Callian (S.) ; les Arcs, bords de l'Aille.
3/ France : Oise, Seine et Oise, Eure, Maine et Loire, Ain, Allier, Vosges, Landes, Hautes-Pyrénées (S.), Jura (récoltes personnelles)
Toute l'Europe centrale et méridionale. Asie Mineure.
4/ 1 st. ; 1 i. ; 16 mm ; V ; dans la strate herbacée, en bordure de rivière.

76 - *Dysmachus hamulatus* (Loew 1854)

1/ SEGUY 1927, MUSSO 1970 a.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph).
Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), Evenos. Vaucluse : Apt (S.).
3/ France : Alpes-Maritimes, Pyrénées (S.).
Signalée seulement d'Espagne et d'Italie.
4/ 2 st. ; 10 i. ; 8-13 mm ; V, VI ; cette espèce semble affectionner les champs cultivés ou abandonnés, sur les herbes.

77 - *Dysmachus picipes* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927.
2/ Vaucluse : Mont Serin (1400 m).

3/ Toute la France (S.) ; Hautes-Alpes (Orcières 1600 m,captures personnelles).
Très large répartition, toute l'Europe jusqu'en Asie centrale (Kazakstan), souvent en altitude (2200 m dans les Alpes Orientales).
4/ 1 st. ; 3 i. ; 16-17 mm ; VII ; en Provence dans les prairies alpines du Mont Ventoux (Mont Serin,1400 m), à terre.

* 78 - *Dysmachus stylifer* (Loew 1854)

Signalée en France par SEGUY (1927) uniquement dans les Bouches-du-Rhône (Marseille). Très vaste répartition ; la plus grande partie de l'Europe jusqu'au Caucase. Asie Mineure.

79 - *Dysmachus trigonus* (Meigen 1804)

1/ SEGUY 1927.
2/ Bouches-du-Rhône : la Crau. Var : massif de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale, crête du Saint-Pilon).
3/ Toute la France.
La plus grande partie de l'Europe : Allemagne, Angleterre, Irlande, Ecosse, Jersey, Italie. Afrique septentrionale (Maroc, Algérie) et orientale : Ethiopie.
4/ 3 st. ; 4 i. ; 14-16 mm ; V, VI ; cette espèce semble se plaire dans des habitats assez xériques ; à terre.

80 - *Dysmachus sp.*

2/ Var : chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale), vallée du Caramy (sud de Tourves).
4/ 2 st. ; 9 i. ; 15 mm ; VI, VII ; comme *D. hamulatus* s'observe dans les terrains cultivés, parmi les herbes.
5/ Semble correspondre à *Dysmachus hiulcus* Pandellé 1905 mais l'absence de cette espèce dans les collections du Muséum (Paris) ne m'a pas permis de les comparer.

J/ Genre *Epitriptus* Loew 1849

* 81 - *Epitriptus arthriticus* (Zeller 1840)

Aucune citation en Provence,mais un exemplaire a été trouvé dans la collection de J. TIMON-DAVID *(Tolmerus arthriticus)*: une femelle provenant de Marseille (Mazargues). SEGUY (1927) la cite de Nimes. Très faible répartition : Angleterre, Allemagne de l'Est.

82 - *Epitriptus cingulatus* (Fabricius 1781)

1/ SEGUY 1927 *(Tolmerus cingulatus)*.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (vallon des Aygalades : collection de TIMON-DAVID), Allauch. Var : Hyères (S.).
3/ Presque toute la France (S.). Toute l'Europe, jusqu'en Asie Mineure et en Asie centrale (Kazakstan).
4/ 1 st. ; 2 i. ; (T.D. : 1 st. ; 2 i.) ; 16 mm ; VIII, IX ; prairie, sur les herbes.

83 - *Epitriptus inconstans* (Wiedemann *in* Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927 *(Tolmerus inconstans).*
2/ Bouches-du-Rhône : Aix, Marseille (S.), chaîne de l'Etoile (vallon de Saint-Joseph), chaîne de la Sainte-Victoire (Saint-Marc), La Couronne, La Crau, Cap Croisette. Var : Callian, Hyères (S.), chaîne de la Sainte-Baume (lisière de la forêt domaniale, Riboux), vallée du Caramy (sud de Tourves), plaine d'Agnis. Vaucluse : Apt (S.).
3/ France : Seine et Oise, Oise, Meuse (S.), Corse (KUNTZE,1913). Très large répartition : Europe méridionale, Afrique septentrionale, Asie Mineure, Caucase, Moyen-Orient (Iran, Asie centrale (Mongolie).
4/ 10 st. ; 23 i. ; 16-18 mm ; VIII, IX, X ; cette espèce semble occuper de préférence les biotopes arides, désertiques, les endroits accidentés et découverts, quelquefois en compagnie de *Machimus pilipes,* à terre.

* 84 - *Epitriptus micans* (Meigen 1820)

Signalée par SEGUY (1927 : *Tolmerus micans)* dans le Var, (Callian) les Pyrénées-Orientales, la Creuse, la Seine et Oise et l'Europe centrale.

85 - *Epitriptus setosulus* (Zeller 1840)

1/ SEGUY (1927 : *Tolmerus setosulus)*
2/ Bouches-du-Rhône : Aix (S.), chaîne de l'Etoile (Notre-Dame-des-Anges). Var : vallée du Caramy, Evenos.
3/ France : Seine et Oise, Seine et Marne, Eure, Maine et Loire, Morbihan, Landes, Pyrénées-Orientales (S.) (S., captures personnelles).
Europe centrale et méridionale jusqu'au Caucase.
4/ 3 st. ; 25 i. ; 9-12 mm ; VII, VIII, IX; terrain sableux, sur les herbes.

K/ Genre *Acanthopleura* Engel 1927

* 86 - *Acanthopleura brunnipes* (Fabricius 1794)

SEGUY (1927 : *Machimus brunnipes)* puis TSACAS (1964a) signalent cette espèce dans le midi de la France sans préciser les localités. Malgré une assez vaste répartition en Europe méridionale cette espèce est essentiellement nord-africaine.

L/ Genre *Antipalus* Loew 1849

87 - *Antipalus varipes* (Meigen 1820)

1/ SEGUY 1927 ; J. TIMON-DAVID 1953 ; MUSSO 1969, 1970 a.; MUSSO et al. 1978.
2/ Bouches-du-Rhône : Marseille (S.). Var : sud des Arcs : rives de l'Aille et de l'Argens (T.D.), vallée du Caramy (sud de Tourves) : T.D., captures personnelles. Vaucluse : Apt (S.).

3/ France : Seine et Oise, Seine et Marne, Ardèche, Aude (S.). Toute d'Europe y compris les régions septentrionales (Danemark), jusqu'au Caucase.
4/ 1 st. ; 36 i. ; (T.D. : 3 st. ; 12 i.); 22-24 mm : V, VI, VII; strictement inféodée aux substrats meubles sablonneux ; son milieu préférentiel est constitué par d'anciennes cultures abandonnées ; parmi la végétation herbacée.

M/ Genre *Neomochtherus* Osten-Sacken 1878

88 - *Neomochtherus aquitanus* Tsacas 1964.

1/ TSACAS 1964b, 1968.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile, Notre-Dame-des-Anges.
3/ Faible répartition : sud de la France (TSACAS), nord de l'Espagne, Suisse (vallée du Rhône), Tyrol.
4/ 1 st. ; 3 i. ; 18 mm ; VII ; sentier en lisière de chênaie verte, parmi les herbes.

89 - *Neomochtherus confusus* Tsacas 1965

1/ TSACAS 1965, 1968.
2/ Bouches-du-Rhône : chaîne de l'Etoile (La Bourdonnière, Mordeau), près d'Aix-en-Provence, Le Bret : TSACAS d'après la collection de J. TIMON-DAVID ; Gemenos, pas de Bellefille (environs de Cassis). Var : Le Camp. Vaucluse : Cucuron, Mont Ventoux (environs de Mallaucène, 700 m).
3/ France : Pyrénées-Orientales (TSACAS).
Très peu répandue : nord de l'Espagne (Aragon).
4/ 5 st. ; 25 i. ; (T.D. : 3 st. ; 4 i.) ; 10-15 mm ; VI, VII, VIII ; son biotope d'élection est constitué par des garrigues assez xériques ; sur les herbes ou les buissons.

* 90 - *Neomochtherus flavicornis* (Ruthe 1831)

Signalée par SEGUY (1927 : *Cerdistus flavicornis*) et TSACAS (1968) dans le Var (Hyères), le Vaucluse (Apt) et les Bouches-du-Rhône (Aix-en-Provence). Citée également de Seine et Oise, Maine et Loire par SEGUY. Europe centrale et méridionale : Tchécoslovaquie, Bulgarie, Roumanie. L'espèce a été mentionnée en Grèce et au Japon, TSACAS pense qu'il s'agit d'une erreur de détermination.

* 91 - *Neomochtherus flavipes* (Meigen 1820)

SEGUY (1927 : *Cerdistus flavipes*) la mentionne dans le Var (Hyères), le Vaucluse (Apt), les Landes, Les Hautes-Pyrénées. Elle est répartie en Europe centrale et méridionale jusqu'en Asie centrale (Kazakstan). TSACAS (1968) indique également : Chine du nord ?

* 92 - *Neomochtherus pallipes* (Meigen 1820)

SEGUY (1927 : *Cerdistus pallipes*) la cite de Seine et Marne, Eure, Vaucluse (Apt), Gard, Pyrénées-Orientales, Hautes-Pyrénées, TSACAS (1968) de Sarthe, Ariège. Espèce d'Europe centrale et méridionale (Espagne, Macédoine, Allemagne, Autriche, Italie, Tchécoslovaquie, Bulgarie, Russie, Grèce du nord). STACKELBERG (*in*, TSACAS, 1968) considère cette espèce comme reliée aux territoires découverts avec sol sableux, dans le nord-ouest de l'Europe.

93 - *Neomochtherus sp. cf. schineri* (Egger 1855)

2/ Var : chaîne de la Sainte-Baume (vallée du Peruy).
4/ 1 st. ; 1 i. ; 15 mm ; IX ; lisière de forêt de Chênes blancs, strate herbacée.

II - LISTES DES PROIES

I - Sous famille des *Laphriinae*

1/ *Andrenosoma atra* : à ma connaissance il n'existe pas de listes de proies établies pour cette espèce.

Ordres	Familles	Espèces	1 (1)	2 (2)
Coléoptères	*Chrysomelidae*	1 *Crioceris asparagi*	1	2,3
Diptères	*Bibionidae*	1 *Bibio marci*		
	Sarcophagidae	1 *Nyctia caminaria*. 1 espèce n.d. (3)		
	Stratiomyiidae	1 *Chrysochroma bipunctatum*		
	Syrphidae	2 *Syrphus sp.*		
	Tachinidae	1 *Gonia cinerascens*. 4 espèces n.d.		
	Tetanoceridae	1 *Sepedon sphegeus* ;		
		1 *Sciomyza obtusa*		
	Non capturés (4)	5 individus	18	43
Hyménoptères	*Apidae*	1 *Osmia sp.* ; 2 *Halictus sp.* ;		
		1 *Halictus calceatus* (T.D.) (5).		
		2 espèces n.d.		
	Braconidae	2 *Doryctes leucogaster*		
	Chrysidae	2 *Chrysis ignita*		
	Ichneumonidae	1 *Lissonota basalis* (T.D.) ;		
		1 *Ichneumon grossorius* ;		
		1 *Ophion luteus* ;		
		1 *Pimpla instigator* ;		
		1 *Mesostenus gladiator* ;		
		1 *Barichneumon sp.*		
	Pompilidae	2 espèces n.d. (T.D.)		
	Tenthredinidae	1 espèce n.d.		
	Vespidae	1 *Vespula germanica* ;		
		1 *Polystes nympha* (T.D.)		
	Non capturés	2 individus	23	54,7

Total : 42

Nota : 1 - Nombre de proies par ordre d'Insectes.

2 - Pourcentage des proies.

3 - Certaines proies n'ont pas encore fait l'objet d'une détermination spécifique mais sont néanmoins signalées, au niveau du genre ou de la famille ; elles seront suivies des lettres n.d. (non déterminé).

4 - Dans quelques cas l'Asilide a été observé avec une proie mais celle-ci n'a pu être récoltée, elle est mentionnée seulement au niveau de l'ordre.

5 - Les proies récoltées par J. TIMON-DAVID (T.D.) figurent également dans ces listes.

2/ *Andrenosoma bayardi* : Les proies consommées par cette espèce étaient inconnues jusqu'à ce jour, exception faite d'un Coléoptère signalé par J. TIMON-DAVID (1953).

Ordres	Familles	Espèces	(1)	(2)
Coléoptères	*Buprestidae*	1 *Ammaeodera adspersula.*		
	Cerambycidae	1 *Clytus rhamni.*		
	Chrysomelidae	1 *Cryptocephalus decemmaculatus ;* 1 *Lachnaea tristigmata ;* 1 *Phyllotreta undulata ;* 1 *Hispa testacea ;* 1 espèce n.d.		
	Curculionidae	1 *Phyllobius sp. ;* 1 *Rhynchites caerulocephalus.*		
	Malachiidae	1 *Henicopus pilosus ;* 1 *Malachius marginellus.*		
	Oedemeridae	2 *Oedemera lurida ;* 1 *Oedemera podagrariae* (T.D.) ; 1 *Chrysanthia viridissima.*		
	Tenebrionidae	1 *Diaperis boleti*		
	Non capturés	2 individus.	18	12,2
Diptères	*Asilidae*	1 *Dioctria bicincta;* 1 *D. rufipes.*		
	Bombyliidae	1 *Bombylius sp. ;* 1 *Usia atrata*		
	Muscidae	1 *Anthomyiinae* n.d. ; 1 *Anthomya sp;* 1 *Anthomya pluvialis.*		
	Ortalididae	3 *Ortalis sp.*		
	Rhagionidae	2 *Chrysopilus auratus*		
	Syrphidae	1 *Syrphus corollae ;* 1 *Platycheirus albimanus ;* 1 *Eumerus tricolor ;* 1 espèce n.d.		
	Tachinidae	1 *Picconia incurva ;* 1 *Clytiomya helluo ;* 1 *Gonia cinerascens* 1 *Leucostoma anthracina.* 5 espèces n.d.		
	Non capturés	8 individus.	33	22,3
Hémiptères	*Cercopidae*	1 *Cercopis sanguinolenta*		
	Non capturés	3 individus	4	2,7
Hyménoptères	*Apidae*	3 *Andrena sp. ;* 6 *Halictus sp. ;* 1 *Ceratinia sp. ;* 1 *Epeolus sp. ;* 3 *Osmia sp. ;* 2 *Megachile sp.* 13 individus non capturés.		
	Braconidae	1 *Doryctes leucogaster ;* 3 espèces n.d.		
	Chrysidae	1 *Chrysis ignita.*		
	Formicidae	9 *Formica (Serviformica) fusca ;* 1 *Lasius alienus.*		
	Ichneumonidae	7 *Cryptinae ;* 12 *Ichneumoninae ;* 1 *Ophioninae ;* 5 *Pimplinae ;* 1 *Tryphoninae ;* 14 espèces aperçues.		
	Vespidae	1 *Vespula germanica*		
	Non capturés	8 individus	93	62,8
		Total : 148		

3/ *Choerades fuliginosa* : WEINBERG (1973) signale comme proies: 2 Coléoptères *Oedemeridae* et 1 Hyménoptère.

Ordres	Familles	Espèces
Coléoptères	*Chrysomelidae* *Oedemeridae*	1 *Coptocephala scopolina.* 2 *Oedemera flavipes.*
Diptères	*Muscidae*	1 espèce n.d.
Hémiptères		2 espèces n.d.

4/ *Pogonosoma maroccanum* : proies non mentionnées auparavant

Ordres	Familles	Espèces
Coléoptères	*Meloidae*	2 *Zonabris quadripunctata.*
Diptères	*Asilidae* *Nemestrinidae* *Sarcophagidae*	1 *Andrenosoma bayardi.* 1 *Neorhynchocephalus tauscheri.* 1 espèce n.d.
Hyménoptères	*Apidae*	1 *Anthidium stricticum.*

5/ *Choerades dioctriaeformis* : 1 Coléoptère *Curculionidae : Polydrosus sp.*

6/ *Laphria ephippium* : je n'ai pas fait d'observations personnelles, J. TIMON-DAVID (1953) mentionne deux Hémiptères : *Aphrophora alni* et *Cercopis mactrata.*

II - Sous famille des *Dasypogoninae*

1/ *Dasypogon diadema* : les listes de proies sont importantes pour cette espèce, j'indiquerai seulement les proies capturées en Provence.

Ordres	Familles	Espèces	(1)	(2)
Coléoptères	*Cerambycidae* *Meloidae* *Scarabeidae*	2 *Leptura cordigera* 1 *Zonabris geminata*; 1 *Z.quadripunctata* 1 *Anisoplia remota ;* 1 *Oxythirea funesta.*	6	13,5
Diptères	*Asilidae* *Bombyliidae* *Muscidae* *Nemestrinidae* *Sarcophagidae* *Tachinidae*	2 *Andrenosoma bayardi ;* 1 *Heteropogon manicatus.* 1 *Anthrax (Hemipenthes morio).* 1 *Musca corvina.* 2 *Symnicus costatus.* 1 espèce n.d. 1 espèce n.d.	9	20

Ordres	Familles	Espèces	(1)	(2)
Hyménoptères	*Apidae*	15 *Apis mellifica* ; 1 *Bombus rajellus*; 1 *Halictus scabiosae*; 1 *H.crenicornis* 1 *H. crassicornis (T.D.).*		
	Formicidae	1 espèce n.d.		
	Ichneumonidae	1 *Therion circumflexum* ; 2 espèces n.d.		
	Pompilidae	1 *Planiceps sp.*		
	Sphegidae	1 *Stizus fasciatus* (T.D.).		
	Tenthredinidae	1 espèce n.d.		
	Vespidae	1 *Vespula germanica* ; 2 *Polystes nympha* (T.D.).	29	64,5
Lépidoptères	*Lycaenidae*	1 *Nordmannia esculi.*	1	2

Total : 45

2/ *Dioctria rufipes* : quelques unes de ses proies ont déjà été signalées, en particulier des Diptères et des Hyménoptères.

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Diptères	*Asilidae*	2 *Dioctria claripennis.*	
	Bibionidae	1 espèce n.d.	
	Tipulidae	1 espèce n.d.	4
Hyménoptères	*Ichneumonidae*	1 espèce n.d.	
	Tenthredinidae	1 *Thenthredopsis litterata* (T.D.) 2 espèces n.d.	4

Total : 8

3/ *Heteropogon manicatus* : aucune indication n'était donnée jusqu'à ce jour sur les Insectes capturés par cet Asilide.

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Coléoptères	*Coccinellidae*	1 *Adonia variegata.*	
	Hydrophilidae	1 *Sphaeridium bipustulatum* (T.D.).	
	Malachiidae	2 *Henicopus pilosus.*	4
Hémiptères	*Aphididae*	1 espèce n.d.	
	Coreidae	2 espèces n.d.	
	Pentatomidae	1 *Holcostethus sphacelatus.*	4

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Hyménoptères	*Apidae*	1 *Osmia sp.*	
	Formicidae	1 *Camponotus cruentatus* (T.D.).	
		3 *Formica sp.*	
	Ichneumonidae	2 espèces n.d.	7
		Total :	**15**

4/ *Heteropogon timondavidi* : espèce découverte récemment, ses proies étaient inconnues.

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Aranéides	*Salticidae*	1 espèce n.d.	1
Coléoptères	*Buprestidae*	1 *Anthaxia millefolis.*	
	Scarabeidae	1 *Oxythyrea funesta* .	2
Diptères	*Asilidae*	1 *Dioctria sp.*	
	Bombyliidae	2 espèces n.d.	3
Hémiptères		2 espèces n.d.	2
Hyménoptères	*Apidae*	1 *Osmia sp.*	
	Formicidae	3 *Cataglyfis cursor ;*	
		3 *Formica fusca.*	
	Ichneumonidae	5 espèces n.d.	12
		Total :	20

5/ *Stenopogon junceus*

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Diptères	*Asilidae*	1 *Stenopogon junceus*	1
Hémiptères	*Reduviidae*	1 *Rhinocoris cuspidatus ;*	
		1 espèce n.d.	2
Lepidoptères	*Lycaenidae*	2 *Nordmannia ilicis.*	
	Satyridae	2 *Melanargia galathea.*	4
		Total :	7

6/ *Stenopogon sabaudus* : Comme pour *Dasypogon diadema* les proies capturées par cette espèce sont très diverses et déjà connues ; je signalerai :

Ordres	Familles	Espèces	(1)	(2)
Coléoptères	*Buprestidae*	1 *Anthaxia hungarica.*		
	Cerambycidae	1 *Leptura fulva.*		
	Chrysomelidae	1 *Clythra sexpunctata.*		
	Elateridae	1 *Cardiophorus biguttatus ;*		
		2 *Melanotus tenebrosus ;* 2 *M. rufipes*		
	Malachiidae	1 *Henicopus pilosus ;*		
		1 *Malachius geniculatus.*		
	Scarabeidae	3 *Hoplia farinosa ;*		
		1 *Maladera holosericea .*	14	20,2
Diptères	*Asilidae*	1 *Andrenosoma bayardi ;*		
		1 *Heteropogon manicatus ;*		
		1 *Machimus rusticus.*		
	Bombyliidae	1 *Bombylius sp. ;*		
		1 *Glossita infuscata.*		
	Muscidae	1 *Anthomyiinae* n.d.		
	Sarcophagidae	1 espèce n.d.	7	10
Hémiptères	*Coreidae*	1 *Gonocerus sp.;* 2 *Camptotus lateralis*		
	Lygeidae	1 *Lygaeus.*		
	Pentatomidae	1 *Eysarcoris insconspicuus*		
	Reduviidae	1 *Rhinocoris cuspidatus ;* 1 *Coranus sp*		
		1 espèce n.d.	8	11,6
Hyménoptères	*Apidae*	5 *Apis mellifica.*		
	Formicidae	1 *Cataglyphis cursor ;* 1 espèce n.d.		
	Ichneumonidae	1 *Exeristes roborator ;* 1 espèce n.d.		
	Pompilidae	1 *Pompilius fuscomarginatus.*		
	Scolitidae	1 *Scolia hirta.*		
	Sphegidae	1 *Sphex albisectus.*		
	Vespidae	1 *Polistes gallicus,*		
		1 *Eumenes pomiformis.*	14	20,2
Lépidoptères	*Artiidae*	1 *Diacrisia purpurata.*		
	Lycaenidae	2 *Plebejus argus ;*		
		2 *Strymonidia spini ;*		
		5 *Nordmannia esculi ;*		
		1 *Nordmannia ilicis*		
	Noctuidae	1 *Synthymia fixa.*		
	Nymphalidae	1 *Mellicta athalia celadussa.*		
	Pieridae	1 *Leptidea sinapis ;*		
		1 *Pieris brassicae* (T.D.) ;		
	Satyridae	6 *Melanargia galathea ;*		
		2 *Maniola jurtina ;*		
		1 *Pyronia bathseba.*	24	35
Odonates	*Coenagrionidae*	1 *Platycnemis latipes*	1	
Orthoptères	*Acrididae*	1 *Chortippus sp.*	1	
			Total. : 69	

7/ *Dioctria claripennis* : 3 Hyménoptères *Formicidae* (2 *Camponotus merula*, 1 espèce n.d.).

8/ *Dioctria hyalipennis* : 1 Hyménoptère *Formicidae* n.d.

9/ *Holopogon venustus* : 2 petits Diptères et 2 Hémiptères *Aphididae* n.d.

10/ *Dasypogon diadema cylindricus* : 2 Hyménoptères *Formicidae* n.d.

11/ *Lasiopogon sp.* : 3 petits Diptères n.d.

III - Sous famille des *Asilinae*

1/ *Antiphrisson trifarius* : proies non signalées auparavant.

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Diptères	*Bombyliidae* *Calliphoridae* *Muscidae* *Tachinidae* *Therividae*	2 *Hemipenthes morio.* 3 *Calliphora sp.* 2 espèces n.d. 7 espèces n.d. 3 espèces n.d.	
		Total	: 17

2/ *Eutolmus kiesenwetteri* : aucune proie n'a encore été mentionnée pour cette espèce.

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Coléoptères	*Buprestidae* *Chrysomelidae*	1 *Agrilus sp.* 1 *Clytra laeviuscula.*	2
Diptères	*Bombyliidae* *Muscidae* *Tipulidae*	1 *Usia atrata.* 1 espèce n.d. 2 espèces n.d.	4
Hémiptères	*Lygeidae* *Pentatomidae*	1 *Emblethis sp.* 1 *Scutellerinae* n.d.	2
Hyménoptères	*Formicidae*	1 *Formica rufa.*	1
Lépidoptères	*Tortricidae*	2 *Cnephasia sp.*	2
		Total	: 11

3/ *Machimus lacinulatus*

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Diptères	*Bombyliidae* *Muscidae* *Tachinidae*	1 *Bombylius sp.* 2 espèces n.d. 2 espèces n.d.	5
Hyménoptères	*Apidae*	1 *Halictus sp.;* 1 *Sphecodes gibbus ;* 1 *Crossocerus elongatus.*	3
Lépidoptères		1 *Microlépidoptère* n.d.	1
		Total :	9

4/ *Machimus pilipes* : les proies étaient inconnues jusqu'à présent.

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Diptères	*Bombyliidae* *Calliphoridae* *Sarcophagidae* *Syrphidae*	1 *Anthrax (villa) leucostomus.* 1 *Calliphora erythrocephala ;* 2 *Lucilia sericata.* 6 espèces n.d. 2 *Eristalis aeneus ;* 1 *Eristalis tenax ;* 1 *Merodon aeneus ;* 2 espèces n.d.	16
Hyménoptères	*Ichneumonidae*	2 espèces n.d.	2
Lépidoptères	*Noctuidae* *Zygaenidae*	1 *Phytometra gamma.* 1 *Zygaena fausta.*	2
Orthoptères	*Acrididae*	3 *Chorthippus sp.*	3
		Total :	23

5/ *Machimus rusticus* : De nombreux relevés de proies concernant cette espèce ont été publiés ; j'ajouterai :

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Coléoptères	*Malachiidae* *Scarabeidae*	2 *Henicopus pilosus.* 4 *Anisoplia villosa.*	6
Diptères	*Tachinidae*	1 espèce n.d.	1
Hyménoptères	*Apidae*	1 *Andrena pusilla.*	1

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Lépidoptères	*Crambidae*	1 espèce n.d.	
	Lycaenidae	1 *Lysandra sp ;*	
		1 *Nordmannia esculi.*	
	Noctuidae	2 *Synthymia fixa ;*	
		2 *Gonospileia glyphica.*	
	Satyridae	2 *Melanargia galathea.*	9
Odonates	*Coenagrionidae*	2 *Plactycnemis latipes.*	2
		Total : 19	

6/ *Pamponerus germanicus* : proies déjà signalées par POULTON (1906) et MELIN (1923) ; j'ajouterai

Ordres	Familles	Espèces	(1)
Coléoptères	*Scarabeidae*	1 *Valgus hemipterus*	1
Diptères	*Syrphidae*	1 *Eristalis tenax*	
	Tipulidae	1 espèce n.d.	2
Hémiptères	*Cercopidae*	2 *Cercopis mactrata*	2
Hyménoptères	*Ichneumonidae*	1 *Amblyteles armatorius*	1
		Total : 6	

7/ *Antipalus varipes :*
1 Hémiptère : *Cercopidae Cercopis mactrata.*
2 Hyménoptères *Apidae : Halictus sexcinctus.*

8/ *Neomochtherus aquitanus :*
1 Diptère aperçu.

9/ *Dysmachus cristatus :*
1 Coléoptère *Chrysomelidae : Lachnaea tristigma.*

10/ *Dysmachus picipes :*
1 Diptère *Syrphidae* n.d.

11/ *Dysmachus trigonus :*
1 Hémiptère n.d.

12/ *Dysmachus sp. :*
Coléoptères *Malachiidae* = 1 *Henicopus pilosus, Malachius geniculatus.*
Hyménoptères : *Ichneumonidae*, 2 espèces n.d.

13/ *Epitriptus inconstans :*
2 Diptères *Muscidae* n.d.
1 Hémiptère n.d.

14/ *Epitriptus setosulus*
2 Diptères *Muscidae* n.d.

15/ *Machimus atricapillus :*
2 Diptères : 1 *Oncodidae* n.d. ; 1 *Tachinidae* n.d.

16/ *Machimus fimbriatus :*
2 Diptères : 1 *Muscidae* n.d., 1 *Nemestrinidae Symnicus costatus.*

17/ *Machimus setibarbus :*
2 Diptères : 1 *Tachinidae* n.d. ; 1 *Muscidae* n.d.
1 Lépidoptère *Eucosmidae* n.d.

18/ *Asilus craboniformis* : 1 Diptère *Sarcophagidae* n.d.

19/ *Neoitamus cyanurus :*
1 Diptère *Stratiomyiidae* n.d.

20/ *Philonicus albiceps*
3 Diptères, 1 *Asilidae : Neoitamus cyanurus.*
1 *Bombyliidae, Bombylius sp.*
1 *Muscidae :* 1 espèce n.d.
1 Hémiptère : 1 espèce n.d.

III - METHODES ET TECHNIQUES

1 - PRELEVEMENT D'ORGANES

A - Glandes thoraciques (glandes à venin)

Le prélèvement s'effectue par la face ventrale des Asilides, en incisant la membrane collaire à la face inférieure du cou. On atteint ainsi le canal salivaire placé sous l'oesophage. Après avoir sectionné puis dégagé la musculature du cou, on extrait l'ensemble des glandes en tirant avec précaution sur les canaux salivaires. Chez certaines espèces, il n'est pas possible, en raison de la fragilité des conduits salivaires, de réaliser cette opération. Le retrait de ces glandes ne peut s'effectuer qu'après dissection de la partie ventrale du thorax et de la masse musculaire prothoracique.

B - Glandes labiales

Leur extraction est délicate et se fait après ouverture du labium.

C - Tube digestif

Sa dissection ne présente aucune difficulté particulière.

II - TECHNIQUES DE MICROSCOPIE

A - Microscopie photonique

Les organes destinés à l'étude microscopique sont prélevés sur des animaux récoltés le jour même et fixés dans les liquides de Bouin ou de Bouin Hollande. L'inclusion a lieu dans la cytoparaffine et l'étude histologique est faite sur des coupes sériées de 5 µ d'épaisseur.

Les colorations suivantes ont été successivement utilisées :

- pour la topographie générale des glandes : coloration à l'Azan
- pour la mise en évidence des mucopolysaccharides :
  - -- méthode au bleu alcian à ph 2,5 et 0,5
  - -- la réaction métachromatique au bleu de toluidine à ph 4,2 et 4,6
  - -- la méthode à l'A.P.S.
- pour l'étude du tube digestif : coloration au vert de méthyle pyronine

B - Microscopie électronique

Les glandes sont fixées au glutaraldéhyde à 4% avec un tampon cacodylate puis post-fixées à l'acide osmique à 2% et incluses dans l'araldite.

Les coupes ultrafines ont été observées sur les microscopes HITACHI HS7 et Philips M300.

C - Microscopie à balayage

Les préparations ont été observées à l'aide des microscopes P.S.E.M. 500. S et Cambridge 600.

3 - METHODES DE CAPTURE DES ASILIDES ADULTES

Pour la capture des Asilides, toutes les méthodes attractives conventionnelles (plateaux colorés, pièges) sont inopérantes; seules les captures à vue donnent un certain nombre de résultats. En conséquence, seule l'utilisation du filet à papillon s'est avérée efficace. Cette méthode de chasse ne présente pas de grandes difficultés, sauf pour les espèces posées à l'extrémité des branches des arbres et qui peuvent se tenir à l'affût à plusieurs mètres du sol (5 à 7 m pour *Eutolmus kiesenwetteri*. Il est possible, cependant, de déloger ces espèces inaccessibles de leur perchoir : il suffit pour celà de lancer des petits cailloux (5 à 6 mm) à proximité de l'extrémité des branches les plus hautes. L'Asilide attaque ces leurres et peut être capturé au vol, avec le filet, lorsqu'il s'élance vers le sol, à la poursuite du caillou.

Méthode de capture et recapture

A - Etude d'un peuplement d'Asilide : cas de la station de Rimbert

Le champ est divisé en bandes de 3 mètres environ de largeur à l'aide de repères naturels (arbres, buissons, pierres, etc...). Chaque semaine, la zone à étudier est parcourue lentement et l'exploration s'effectue toujours dans les mêmes conditions sauf en ce qui concerne la durée d'observation qui varie et dépend de l'importance de la récolte et des différentes manipulations occasionnées par le marquage (durée de chasse : 4 à 5 heures environ).

B - Etude d'une seule espèce : cas d'*Andrenosoma bayardi*

La méthode de prospection reste à peu près la même que dans le cas précédent mais seuls les troncs d'arbres morts abattus, où vit l'espèce, sont visités les uns après les autres.

4 - METHODE DE MARQUAGE DES IMAGOS

L'appareil (Fig. 73) utilisé pour le marquage rappelle une grosse seringue par sa forme et son fonctionnement. Il est constitué par deux piluliers en matière plastique (A et B) de diamètres différents, le plus petit (B) pouvant coulisser à l'intérieur du plus grand (A). Les couvercles, également en matière plastique, ont été conservés mais évidés; leur partie centrale est remplacée par une gaze fine dont l'utilisation permet une manipulation délicate des Insectes.

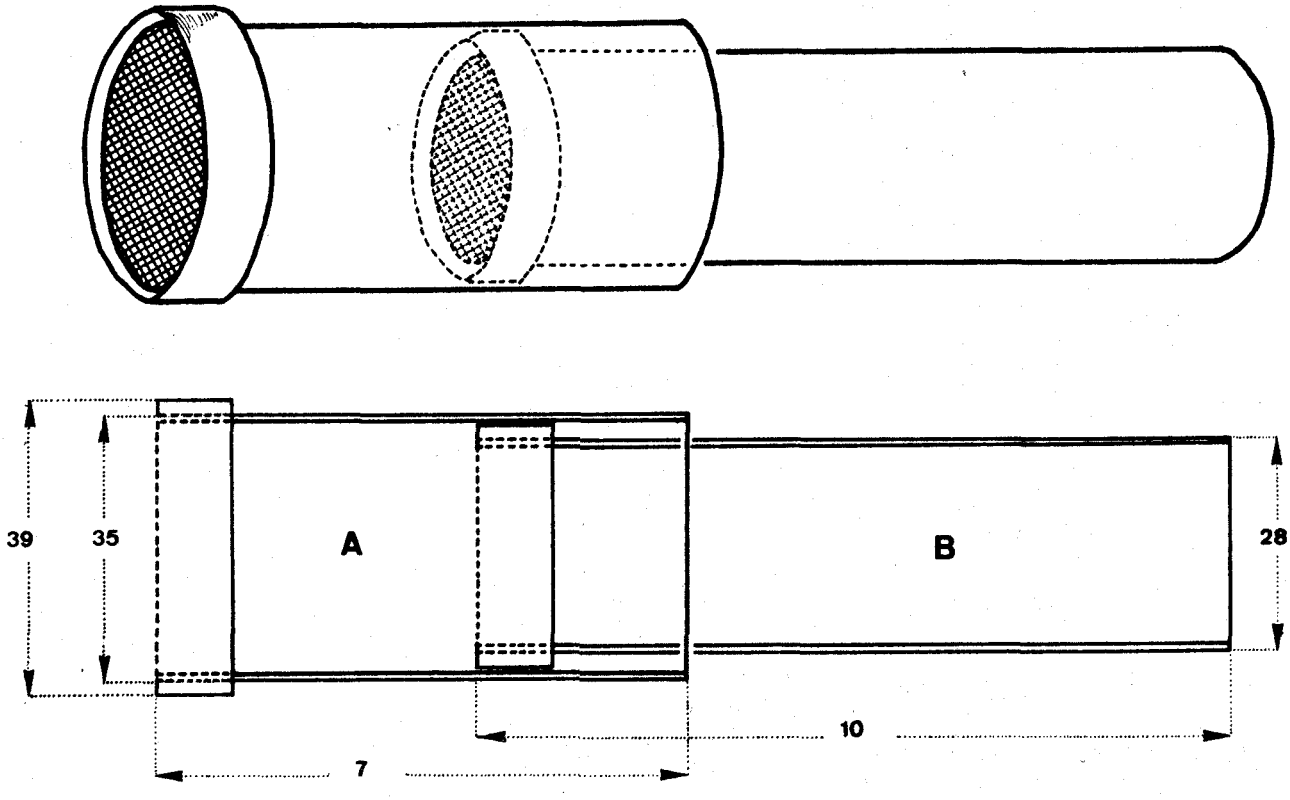


Figure 73 - Appareil utilisé pour le marquage des Asilides (échelle 1, dimensions en mm)

L'Asilide, pris au filet à papillons, est introduit dans le compartiment A dont le couvercle est refermé. Une pression sur le "piston" B permet de l'immobiliser entre les deux couvercles de gaze. Le marquage s'effectue à travers la gaze, une mar-

que (peinture à l'huile) est faite sur la partie supérieure du thorax à l'aide d'un pinceau très fin. Les Asilides sont ensuite immédiatement relâchés. Des couleurs différentes sont utilisées pour chaque série de capture.

Le maniement de cet appareil est simple et peut être employé pour toutes sortes d'Insectes dont la manipulation est délicate (sujets de petite taille, Insectes piqueurs, etc...).

5 - METHODES D'ETUDE DES LARVES

A - Technique de prélèvement

Lors de l'étude de la répartition et de la structure des communautés larvaires, les prélèvements de terre ont été faits avec une bêche.

B - Méthode de tri

Il est réalisé à l'aide d'un tamis (mailles de 1 mm), la terre est recueillie sur une planche de 1 m^2 recouverte de plastique noir.

Le tri est effectué le plus rapidement possible, soit sur le terrain, soit au laboratoire, dans les 48 heures qui suivent le prélèvement de terre.

B - Méthodes d'élevage

Les larves sont élevées individuellement soit dans des piluliers en plastique de 3,5 cm de diamètre sur 5 cm de hauteur, soit dans des piluliers en verre de plus grande taille (4,5 cm de diamètre, 7 cm de hauteur). Dans chaque pilulier, le substrat est constitué par une épaisseur de 2 à 3 cm de la terre même dont les larves ont été extraites.

Le milieu d'élevage est renouvelé chaque semaine : la terre est changée, les larves de Coléoptères, utilisées comme nourriture, sont remplacées lorsqu'elles sont mortes par des individus vivants. Afin d'éviter une infestation massive par les Nématodes, les piluliers sont lavés chaque semaine avec un produit détergent et soigneusement rincés. A chaque opération, le milieu est très légèrement humidifié.

D - Méthodes d'observation

Pour les stades jeunes (I, II, III), la plupart des observations ont été faites sur des larves vivantes, disposées entre lame et lamelle (lame à concavité) dans de la glycérine pure, milieu où elles survivent pendant 1 à 2 jours. Ces observations ont été complétées par des montages dans des milieux éclaircissants (potasse).

Les différentes méthodes relatives à l'emploi des radioisotopes, utilisées lors de la détermination du régime alimentaire des larves, sont, pour plus de clarté, décrites en même temps que les expériences réalisées.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMOVIC Z.R., 1963a.- Ecology of some Asilids species (*Asilidae, Diptera*) and their relation to Honeybee (*Apis mellifica* L.). Mus. Hist. nat. Beograd., Ed. hors ser. KhHra 30, 104 p. (en russe).

1963b.- The feeding-habits of some Asilids species (*Asilidae, Diptera*) in Yugoslavia. Arhiv. Bioloskih. Nauka, 15 (1-2), 37-74.

1968.- Feeding-habits of some robber-flies preying upon Orthoptera. Ekologija, 3 (1-2), 119-132.

1971.- The distribution of the robber-flies (*Diptera, Asilidae*) in Djevdjeliska Kotlina Yugoslavia. Bull. Mus. Hist. Nat. Belgrade, B, 26, 79-114.

1972.- Bee-killing robber-flies (*Diptera, Asilidae*) in the area of Ulcinj, Montenegro. Act. entomol. Yugos., 8 (1-2), 33-37.

1973.- The mating-habits and egg-laying of some *Echthistus, Eutolmus* and *Dysmachus* species of the robber-flies (*Diptera, Asilidae*). Bull. Mus. Hist. Nat. Belgrade, B, 28, 111-133.

AGUESSE P., 1960.- Contribution à l'étude écologique des Zygoptères de Camargue. Thèse, Centre régional de documentation pédagogique, Aix-en-Provence, 156 p.

BARBIER R. et CHAUVIN G., 1974.- Ultrastructure et rôle des aéropyles et des enveloppes de l'oeuf de *Galleria mellonella*. J. insect Physiol., 20, 809-820.

BEAMENT J.W.L., 1961.- The water relations of insect cuticle. Biol. Rev., 36, 281-320.

1964.- The active transport and passive movement of water in insects. Adv. Insect Physiol., 2, 67-129.

BEAMS H.W. et KING R.L., 1932.- The architecture of the parietal cells of the salivary glands of the grass-hopper with special reference to the intracellular canaliculi, Golgi bodies and mitochondria. J. Morph., 53 (2), 223-240.

BEAMS H.W. et ANDERSON E., 1961.- Fine structure of "intra-cellular ductules" in certain glands of the carabid beetle.J. Morph., 109, 159-171.

BECKER T., 1910.- Dipterologische Sammelreise nach Korsika. Part 1. Deutsche Ent. Zeitschr., 635-665.

BEN-SHAUL Y., LIFSHITZ Sh., KOCHVA E., 1971.- Ultrastructural aspects of secretion in the venom glands of *Vipera palestinae*. *In* "Toxins of Animal and Plant origin". Edit. A. de VRIES et E. KOCHVA, GORDON et BREACH, London, 87-105.

BEZZI M., 1918.- Studi sulla diterofauna delle Alpi italiane. Mem. Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Ciu. Stor. Nat. Milano, 9, 1-164.

BIGOT L., 1965.- Essai d'Ecologie quantitative sur les Invertébrés de la sansouire camarguaise. M. Declume éd., Lons le Saunier, 100 p.

BILIOTTI E., DEMOLIN G., DU MERLE P., 1965.- Parasitisme de la Processionnaire du Pin par *Villa quinquefasciata* Wied. *apud* Meig. (*Dipt. Bombyliidae*). Importance du comportement de ponte du parasite. Ann. Epiphyties, 16 (3), 279-288.

BLONDEL J. et ISENMANN P., 1973.- Evolution de la structure des peuplements de Laro-Limicoles de Camargue. La terre et la vie, 27, 62-84.

BONNET L., 1964.- Le peuplement thécamoebien des sols. Rev. Ecol. Biol. sol, 1 (2), 123-408.

BROMLEY S.W., 1946.- Guide to the insects of Connecticut. Pt. VI. The *Diptera* or true flies of Connecticut. Third fascicle *Asilidae*. Conn. Geol. Nat. Hist. Surv., 69, 1-48.

BRUCKERT S., 1970.- Influence des composés organiques solubles sur la pédogénèse en milieu acide. Thèse Sciences, Nancy, 72 p.

BRUES C.T., 1946.- Insect dietary. Cambridge, Massachusetts, 466 p. (*Asilidae* : 266-267).

BUSCARLET L., 1974.- The use of ^{22}Na for determining the food intake of the migratory locust. Oikos, 25 (2), 204-208.

BUSCARLET L., LASCEVE G., GARCIN J., 1974.- Utilisation de la cinétique de ^{22}Na pour estimer la ration alimentaire de *Sitophilus granarius* dans différentes conditions de température et d'alimentation. Intern. J. Appl. Rad. and Isot., 25, 445-453.

CANCELA DA FONSECA J.P., 1966.- L'outil statistique en biologie du sol. III - Indices d'intérêt écologique. Rev. Ecol. Biol. sol, 3 (3), 381-407.

CASTELLANI O., 1966.- XIV. Contributo alla conoscenza degli Asilidi paleartici. Boll. Ass. rom. Ent., 21, 49-55.

CAUSSANEL C., 1970.- Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune landaise. Vie et milieu, Série C, 21 (1), 59-104.

CHAUVIN G., BARBIER R., BERNARD J., 1973.- Ultrastructure de l'oeuf de *Triatoma infestans* Klug (Hétéroptères, *Reduviidae*), formation des cuticules embryonnaires, rôle des enveloppes dans le transit de l'eau. Z. Zellforsh, 138, 113-132.

CHESHIRE M.V., GREAVES M.P., MUNDIE C.M., 1976.- The effect of temperature on the microbial transformation of [$^{C}14$] glucose during incubation in soil. Jour. Soil, Science, 27, 75-88.

CHOLODKOVSKY N.A., 1900.- Ueber den Darmcanal von *Laphria*-Arten. Trav. Soc. Nat. St-Petersbourg, Trudy, 31, 25-27 (en russe).

CLAUSEN C.P., 1962.- Entomophagous insects. Hafner Publishing Company, New York, 688 p.

CLEMENTS A.N. et BENNETT F.D., 1969.- The structure and biology of a new species of *Mallophora* Macq. (*Diptera, Asilidae*) from Trinidad, W.I. Bull. Ent. Res., 58 (3), 455-463.

CLOAREC A., 1972.- Revue générale de comportements alimentaires d'Insectes prédateurs et de leur régulation. Ann. Biol., 11 (5-6), 257-290.

COBBEN R.H., 1965.- Das aero-micropylare System der Homopterenеier und Evolutionstrends bei Zikadeneiern (*Hom. Auchenorhyncha*). Zool. Beitr. Berlin (N.F.), 11, 13-69.

COLE F.R. et LOVETT A.L., 1921.- An annotated list of the Diptera (flies) of Oregon. Proc. California Acad. Sci., 4 (11), 197-344 (*Asilidae* : 252-260).

COPELLO A., 1927.- Biologia del Moscardòn cazador de abejas (*Mallophora ruficauda* Wd.). Argentina. Min. Agric. Sec. Prop. et Inform., Buenos Aires, cir. n° 699, 19 p.

1942.- Moscardòn cazador de abejas "*Mallophora ruficauda*". Rev. Apicul. Argentina, 19, n° 218, 4-5; 219, 10-11; 220, 13-14; 221, 14; 222, 12-13.

CROUZEL I.S. DE, 1965.- Parasitismo en "Gusanos blancos" en la Republica Argentina (*Col. Scarabeidae*). Rev. Soc. Entomol. Argentina, 27, 83-87.

DAJET J., 1976.- Les modèles mathématiques en écologie. Masson éd., 172 p.

DANIELS N.E., 1966.- The association of a rangeland grub, *Phyllophaga koehleriana* (*Col. Scarabeidea*) with Asilid larvae and with mites. Ann. ent. Soc. Amer., 59 (5), 1021.

DAVIS J., 1919.- Contributions to a knowledge of the natural ennemies of *Phyllophaga*. Bull. Ill. nat. Hist. Surv., 13, 53-133 (*Asilidae* : 89-96).

DENNIS D.S. et LAVIGNE R.J., 1975.- Comparative behavior of Wyoming robber flies II (*Diptera - Asilidae*). Univ. Wyoming, Sci. Monogr., 30, 68 p.

1976.- Descriptions and notes on the pupae and pupal cases of ten species of Wyoming robber flies (*Diptera : Asilidae*). Proc. Ent. Soc. Washington, 78 (3), 277-303.

DONADEY C. et MUSSO J.J., 1977.- Premières observations ultrastructurales des glandes à venin d'Asilides (*Diptera - Brachycera*). C.R. Acad. Sc. Paris, 284 (D), 937-940.

DUCHAUFOUR P., 1970.- Précis de Pédologie. Masson et Cie. éd., 481 p.

DUFOUR L., 1850 a.- Recherche pour servir à l'histoire des métamorphoses des Asiliques. Ann. Sci. Nat., 3 (11), 141-158.

1850 b.- Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mem. Acad. Sci. Math. et Phys., 11, 171-360 (*Asilidae* : 239-247).

EDWARDS J.S., 1961.- The action and composition of the saliva of an assassin bug *Platymeris rhadamanthus* Gaerst. J. Exp. Biol., G.B., 38, 61-77.

ELLIOT J.M., 1971.- Some methods for the statistical analysis of samples of benthic Invertebrates. Frechwater Biological Association, 25, 144 p.

ENGEL E.O., 1938.- *In* Lindner : Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, 4 (2), 491 p.

ESIPENKO P.A., 1967.- Biologie d' *Eutolmus rufibarbis* Mg. (*Dipt. Asilidae*). Entomol. Obozrenie, S.S.S.R., 46 (1), 109-112 (en russe).

FAIRBANKS L.D. et BURCH G.E., 1968.- Whole body turn over of sodium in adult *Drosophila (Drosophilae)* and *Megaselia (Phoridae)*. Physiol. Zool., 41, 401-411.

FAUCHEUX M.J., 1973.- Etude ultrastructurale en microscopie électronique à balayage de la trompe du Moustique femelle : *Culex pipiens* L. Bull. Soc. Sci. nat. ouest Fr., 71, 19-28.

FAUCHEUX M.J., 1974.- Pièces buccales de quelques insectes observés en microscopie électronique à balayage. Ann. C.R.D.P., Nantes, 2, 1-30.

1975 a.- Relations entre l'ultrastructure des stylets mandibulaires et maxillaires et la prise de nourriture chez les Insectes Hémiptères. C.R. Acad. Sc. Paris, 281 (D), 41-44.

1975 b.- Organes vulnérants et sensoriels de la trompe de divers Tabanides; dimorphisme sexuel. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 11 (4), 709-722.

FILSHIE B.K. et WATERHOUSE D.F., 1968.- The fine structure of the lateral scent glands of the green vegetable bug *Nezara viridula (Hemiptera, Pentatomidae)*. J. Micros., 7 (2), 231-244.

FRISCH J.L., 1721.- Beschreibung von allerley Insekten in Deutschland. Berlin, 3, 1-39.

GAUMONT J., 1976.- L'appareil digestif des larves de Planipennes. Ann. Sci. Nat. Zoo. Paris, 18 (2), 145-250.

GERARD M., 1968.- *Pilaria ripicola n. sp. (Diptera Limoniidae)*. Morphologie de la larve, de la nymphe et de l'imago. Anatomie de la larve. Trav. Lab. Hydrobiol., Grenoble, 59-60, 165-184.

GRASSÉ P.P., 1977.- Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Insectes, Gametogénèses, fécondation, métamorphoses. Masson et Cie. éd., 8, fascicule V - A, 680 p.

GRUNER L., 1975.- Echantillonnage des populations de Vers blancs de *Phyllophaga patrueloides* Paulian (*Coleoptera : Scarabeidae*) par la méthode de l'analyse progressive et prévision des dégâts dans les cultures de cannes à sucre en Guadeloupe. Ann. Zool. Ecol. anim., 1975, 7 (4), 505-524.

HANSEN H.J., 1883.- Fabrica oris dipterorum. Naturh. Tidsskr., Kjøbenhavn , ser. 3, 14, 1-220 (*Asilidae* : 145-198).

HARTLEY J.C., 1971.- The respiratory system of the egg-shell of *Homorocoryphus nitidulus vicinus (Orthoptera, Tettigoniidae)*. J. Exp. Biol., 55, 165-176.

HENNIG W., 1952.- Die larvenformen der Dipteren. Berlin Akademie-Verlag, Pt 3, 628 p. (*Asilidae* : 68-81).

HINTON H.E., 1960.- Plastron respiration in the eggs of Blowflies. J. Insect Physiol., 4, 176-183.

1967 a.- The respiratory system of the egg-shell of the common housefly. J. Insect Physiol., 3, 647-651.

1967 b.- Spiracular gills in the marine fly *Aphrosylus* and their relation to the respiratory horns of other *Dolichopodidae*. J. mar. biol. Ass. U.K., 47, 485-497.

1968.- Observations on the biology and taxonomy of the eggs of *Anopheles* Mosquitos. Bull. Ent. Res., 57 (4), 495-508.

1969.- Respiratory systems of insect egg shells. Ann. rev. Entomol., 14, 343-368.

1976.- The fine structure of the pupal plastron of simuliid flies. J. Insect Physiol., 22, 1061-1070.

HOBBY B.M., 1931.- The British species of *Asilidae (Diptera)* and their prey. Trans. Entomol. Soc. South England, 6, 1-42.

HOLLANDE A. et VAILLANT F., 1951.- Morphologie et biologie de la larve de *Rhynchoestrus weissi* Séguy, Diptère parasite de l'*Anacanthotermes ochraceus* Burm. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 86, 159-164.

HULL F.M., 1962.- Robber flies of the world. The genera of the family *Asilidae*. U.S. Natl. Mus. Bull., 224, Pts. 1 et 2, U.S. Gout. Printing-Office, 907 p.

IONESCU M.A. et WEINBERG M., 1961.- Cercetàri asupra biologiei si ecologiei asilidedor (*Dipt. Asilidae*). Communic. Acad. Repub. popul. romîne, 11, 1343-1350.

IRWIN-SMITH V., 1923.- Studies in life Histories of Australian Diptera Brachycera. Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, 48, 368-380.

JAENNICKE J.F., 1867.- Beiträge zur Kenntniss der europäischen Bombyliden, Acroceriden, Scenopiniden, Thereviden und Asiliden. Berliner Ent. Zeitschr., 11, 63-94.

JANSSENS E., 1958.- Résultats d'une mission biogéographique en Grèce (avril-mai 1957). Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg., 34 (28), 1-19.

1961.- Sur quelques Asilides méditerranéennes. Bull. Mus. Civ. Venezia, 14, 29-36.

1969.- *Asilidae* d'Israel. Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belg., 105, 129-135.

JOLLY G.M., 1965.- Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration : stochastic model. Biometrika, 52, 225-247.

JORDAN H., 1910.- Uber extraintestinale Verdauung im Allgemeinen und bei *Carabus auratus* im Besonderen. Biol. Zbl. Dtsch., 38, 85-96.

KAHAN D., 1964.- The toxic effect of the bite and the proteolytic activity of the saliva and stomach contents of the robber flies (*Diptera Asilidae*). Israel J. Zool., 13, 47-57.

KEEGAN H.L. et LOCKWOOD W.R., 1971.- Secretory epithelium in venom glands of two species of Scorpion of the genus *Centruroides*. Amer. trop. Med. Hyg. USA, 20 (5), 770-785.

KENDALL M.D., 1969.- The fine structure of the salivary glands of the desert Locust *Schistocerca gregaria* Forskal. Z. Zellforsch, 98, 399-420.

KINOSCHITA E., 1940.- Untersuchungen über die Yesoraubfliege *Promachus yesonicus* Bigot unter Berücksichtigung des Forstschutzes. Jour. Facul. Agr. Hokkaido Imp. Univ. Sapporo, 15 (4), 171-270.

KLEINE R., 1909.- Die Dipteren gattungen *Laphria* Mg. und *Andrenosoma* Rond. Soc. ent. Steglitz, 23, 145-155.

KNUTSON L.V., 1972.- Pupa of *Neomochtherus angustipennis* (Hine), with notes on feeding habits of robber flies and a review of publications on morphology of immature stages (*Diptera : Asilidae*). Proc. Biol. Soc. Wash., 85 (13), 163-178.

1976.- Key to subfamilies of robber flies based on pupal cases or *Doryclus distendens (Asilidae : Megapodinae)*. Proc. Biol. Soc. Wash., 88 (48), 509-514.

KOVOOR J. et ZYLBERBERG L., 1971.- Histologie et infrastructure de la glande chélicérienne de *Pholcus phalangioides* Fuessl., à divers stades du cycle sécrétoire. Arch. Zool. exp. gén., 112, 117-134.

KUNTZE A., 1913.- Dipterologische Sammelreise in Korsika des Herrn W. Schnuse in Dresden in Juni und Juli 1899. Deutsche Ent. Zeitschr., 544-552.

LAUVERJAT S., 1973.- Ultrastructure des glandes salivaires de *Locusta migratoria* (Orthoptère, *Acridoidea*). Arch. Zool. exp. gén., 114, 129-147.

LAVIGNE R.J.*, 1970.- Courtship and predation behavior of *Heteropogon maculinervis (Diptera : Asilidae)*. J. Kansas Ent. Soc., 43 (3), 270-273.

1976.- *Carabidae* as prey of robber flies (*Diptera - Asilidae*). Cordulia, 2 (1), 35-38.

1976.- *Odonata* as prey of robber flies (*Diptera - Asilidae*). Cordulia, 2 (1), 1-10.

LAVIGNE R.J. et HOLLAND F.R., 1969.- Comparative behavior of eleven species of Wyoming robber flies (*Diptera : Asilidae*). Univ. Wyoming Agric. Exp. Sta. Sci. Monogr., 18, 61 p.

LEHR P.A., 1958 a.- Contribution to the biology and importance of robber flies (*Asilidae : Diptera*). Trudy Inst. Zool. AN KazSSR, 8, 173-196 (en russe).

1958 b.- Materials on the biology of *Promachus leontochlaenus* Loew. (*Diptera : Asilidae*). Trudy Nauchno-issled. Inst. Zashch. Rast., Alma-Ata, 4, 210-224 (en russe).

1961 a.- Robber flies of the subfamily *Leptogastrinae (Diptera : Asilidae)* in the fauna of the USSR. Rev. entomol. URSS, 40 (3), 686-703 (en russe).

1961 b.- A review of the robber flies (*Diptera : Asilidae*)of sovern Kazakhstan. Trudy Nauchno-issled. Inst. Zashch. Rast., Alma-Ata, 6, 96-130 (en russe).

1964.- On the feeding and significance of robber flies. Trudy Nauchno-issled. Inst. Zashch. Rast., Alma-Ata, 8, 213-244 (en russe).

1969.- An ecological and morphological analysis of the robber flies (*Diptera : Asilidae*). Communication II. Entomol. Rev., 48 (3), 341-357.

LENGERKEN H.V., 1924.- Extraintestinale Verdauung. Biol. Zbl. Dtsch., 44, 273-295.

LEONIDE J.C., 1969.- Recherches sur la biologie de divers Diptères endoparasites d'Orthoptères. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., 53, 1-246.

LESPINAT P.A., HETIER J.M., THOMANN C., CHONE T., 1976.- Utilisation de maïs uniformément marqué au ^{14}C pour l'étude de la matière organique de trois sols (Andosol, sol brun, sol ferrallitique). Science du sol, bull. de l'AFES, 1, 53-66.

LINSLEY E.G., 1960.- Ethology of some bee and wasp-killing robber flies of southeastern Arizona and wester New Mexico. Univ. California Publ. Entomol., 16, 357-381.

LUCAS P.H., 1848.- Sur les moeurs de la *Laphria maroccana*. Bull. Soc. Ent. Fr., ser. 2, 6, 82-83.

---

* voir en fin de Bibliographie.

LUNDBECK W., 1908.- Diptera Danica. II. *Asilidae*. Copenhagen, 160 p.

MALLOCH R., 1917.- A preliminary classification of Diptera, exclusive of Pupipara, based upon larval and pupal characters with key to imagines in certain families. Part. 1. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist., 12, 161-409 (*Asilidae* : 373-389).

MANLY B.F., 1970.- A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method. J. Appl. Ecol., 7, 13-39.

1975.- Estimating survival from a multi-sample single recapture census. The case of constant survival and recapture probabilities. Biom. Z. Bd., 17, H. 7, S., 431-435.

MARTIN C.H., 1968.- The new family *Leptogastridae* (the grass flies) compared with the *Asilidae* (robber flies) (*Diptera*). J. Kansas Entomol. Soc., 41, 70-100.

MATHENY E.L. et HEINRICHS E.A., 1972.- Chorion characteristics of sod webworm eggs. Ann. ent. Soc. Am., 65, 238-246.

MAZURKIEWICZ J.E. et BERTKE E.M., 1972.- Ultrastructure of the venom gland of the Scorpion *Centruroides sculpturatus* (Ewing). J. Morph., 137 (3), 365-384.

MEIJERE DE J.C.H., 1916.- Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und Puppen. Zool. Jahrb. Syst., 40, 177-322 (*Asilidae* : 218-221).

MELIN D., 1923.- Contribution to the Knowledge of the biology, metamorphosis and distribution of the Swedish Asilids. Zool. Bid. Uppsala, 8, 317 p.

MELLAMBY K. et FRENCH R.A., 1958.- The importance of drinking water to larval insects. Ent. exp. et appl., 1, 116-124.

MERLE DU P., 1964.- Cycle biologique d'un Diptère *Bombyliidae* du genre *Villa*. C.R. Acad. Sc. Paris, 259 (12), 1657-1659.

1966.- Modèle de cage permettant d'obtenir la ponte d'un Diptère *Bombyliidae, Villa quinquefasciata* Wied. *ap*. Meig. Entomophaga, 11 (3), 325-330.

1971.- Biologie de deux espèces du genre *Usia* Latreille *(Dipt. Bombyliidae)*. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 7 (2), 241-259.

1972.- Morphologie de la larve planidium d'un Diptère *Bombyliidae, Villa brunnea*. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 8 (4), 915-950.

1973.- Quelques données sur la biologie des Diptères *Bombyliidae*. Bull. Soc. ent. Fr., 77, 190-201.

1975.- Les hôtes et les stades pré-imaginaux des Diptères *Bombyliidae* : Revue bibliographique annotée. Organisation internationale de lutte biologique. Bull. sect. reg. ouest palea, 4, 289 p.

MILLOT J., 1938.- Le développement et la biologie larvaire des Oncodidés (= Cyrtidés), Diptères parasites d'Araignées. Bull. Soc. Zool. Fr., 62, 162-197.

MIRANDA F., 1964.- Purification et caractérisation des neurotoxines des venins de Scorpions (Scorpamines). Thèse, Faculté des Sciences, Marseille, 167 p.

MORICEAU-HAY D., 1971.- Ultrastructure d'un type de cellule sécrétrice de la glande à venin de *Platymischus dilatatus* W. (Hyménoptère *Diapriidae*). C.R. Acad. Sc. Paris, 273 (D), 1035-1038.

MUSSO J.J., 1967.- Etude de la nymphe d'*Andrenosoma bayardi* Seguy, 1952 *(Dipt. Asilidae)*. Bull. Soc. ent. Fr., 72, 75-80.

1968 a.- Observations sur le comportement alimentaire, l'anatomie et l'histologie des glandes salivaires de deux Asilides méditerranéens. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 4 (1), 245-255.

1968 b.- Digestion extra-intestinale chez *Stenopogon sabaudus* F. et *Machimus pilipes* Meig. *(Dipt. Asilidae)*. Bull. Soc. Zool. Fr., 93 (2), 487-497.

1969.- Etude comparative des glandes salivaires de quelques Asilides de Provence. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 5 (4), 975-981.

1970 a.- Contribution à l'étude faunistique et écologique des Asilides *(Diptera - Brachycera)* de la Basse Provence. Thèse doctorat spécialité, Marseille, 160 p.

1970 b.- La longévité imaginale chez *Andrenosoma bayardi (Dipt. Asilidae)*. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 6 (2), 425-432.

1970 c.- Contribution à l'étude des Asilides de la Basse Provence *(Dipt. Asilidae)*. Listes de proies. Ann. Fac. Sc. Marseille, 44, 143-153.

1971.- Etude préliminaire sur les activités journalières d'une population d'*Andrenosoma bayardi* Seguy. Importance de cette espèce dans le peuplement entomologique (*Dipt. Asilidae*). Bull. Soc. ent. Fr., 76, 175-182.

1972 a.- Observations sur les moeurs prédatrices de quelques Asilides *(Dipt. Brachycera)* de la Basse Provence. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 8 (2), 409-421.

1972 b.- Etude des migrations journalières d'*Andrenosoma bayardi* Seguy *(Diptera - Asilidae)*. Bull. Soc. Zool. Fr., 97 (1), 45-53.

1973.- Description de *Crobilocerus auriger n. sp. (Diptera - Asilidae)*. Nouv. Rev. Ent., 3 (3), 173-177.

1974.- Observations sur le comportement et le régime alimentaire des larves d'Asilides (*Diptera - Brachycera)*. C.R. Acad. Sc. Paris, 279 (D), 1309-1312.

MUSSO J.J. et GARCIN J., 1975.- Recherches préliminaires sur le régime alimentaire des larves d'Asilides (*Diptera - Brachycera*). Bull. Soc. Zool. Fr., 100 (3), 313-322.

MUSSO J.J. et DONADEY C., 1977.- Ultrastructure des glandes labiales d'*Andrenosoma bayardi (Diptera - Asilidae)*. C.R. Acad. Sc. Paris, 285 (D), 89-92.

MUSSO J.J., GARNIER R., LEGIER P., 1978.- Comparaison de la toxicité du venin de quelques Asilides (*Diptera - Brachycera*) sur le Criquet migrateur. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 14 (2),111-118.

NOBLE-NESBITT J., 1970.- Water balance in the firebrat, *Thermobia domestica* (Packard). The site of uptake of water from the atmosphère. J. Exp. Biol., 52, 193-200.

OLDROYD H., 1946.- Notes on some *Asilidae* taken in Corsica, with a description of a new species. Encyl. Ent. Paris, Diptera, 10, 27-31.

1969.- The family *Leptogastridae*. Proc. R. ent. Soc. Lond. (B.), 38 (1-2), 27-31.

1974.- Some comments on the tribal classification of *Asilidae (Diptera)*. Israël J. Ent., 9, 5-21.

OSCHMAN J.L. et BERRIDGE M.J., 1970.- Structural and functionnal aspects of salivary fluid secretion in *Calliphora*. Tissue and Cell, 2 (2), 281-330.

OWEN M.D. et BRIDGES A.R., 1976.- Aging in the venom glands of queen and worker honey bees (*Apis mellifica* L.) : some morphological and chemical observations. Toxicon, 14, 1-5.

OWSLEY W.B., 1946.- The comparative morphology of internal structures of the *Asilidae (Diptera)*. Ann. Ent. Soc. Amer., 34, 33-68.

PAPAVERO N., 1973.- Studies of *Asilidae (Diptera)*. Systematics and evolution. I - A preliminary classification in subfamilies. Arq. Zool., S. Paulo, 23 (3), 217-274.

PAVAN M., 1959.- Attivita italiana per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alla foreste. Min. Agr. For., Collana verde, 4, 80 p.

PERRIS E., 1871.- Histoire des Insectes du Pin Maritime. Diptères. Ann. Soc. ent. Fr., 10 (4), 135-232, 320-366 (*Asilidae* : 212-221).

PORTIER P., 1911.- Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. Arch. Zool., série 5, 8, 89-379.

POULTON E.B., 1906.- Predaceous insects and their prey. Part. 1. Trans. Ent. Soc. London, 323-409.

RAMME W., 1920.- Zur Lebenweise von *Pseudagenia* (Hym.). S.B. Ges. Natur. Freunde. Berlin, 130-132.

RATCLIFFE N.A. et KING P.E., 1969.- Morphological, ultrastructural, histochemical and electrophoretic studies on the venom system of *Nasonia vitripennis* Walker (*Hymenoptera : Pteromalidae*). J. Morph., 127, 177-204.

REINHARD E.G., 1939.- Egg-laying and early stages of the robber flies *Erax aestuans*. Ent. News, 135, 281-283.

REYES V.G. et TIEDJE J.M., 1973.- Metabolism of 14C uniformly labeled organic material by woodlice (*Isopoda : Oniscoidea*) and soil microorganisms. Soil Biol. Biochem., 5, 603-611.

RICHTER V.A., 1968.- *Asilidae* of Caucase. Opredel Faune, S.S.S.R., 97, 285 p. (en russe).

ROBINEAU-DESVOIDY A.J.B., 1836.- Notice sur un nouvel ennemi de l'Abeille domestique. C.R. Acad. Sc., 3, 689.

ROGERS L.E. et LAVIGNE R.J., 1972.- *Asilidae* of the Pawnee National Grasslands, in northeastern Colorado. Univ. Wyoming Agric. Exp. Sta. Sci. Monogr., 25, 25 p.

SALKED H.E., 1972.- The chorionic architecture of *Zelus exsanguis (Hemiptera : Reduviidae)*. Can. Ent., 104, 433-442.

SCHNEIDER F., 1962.- Dispersal and migration. Ann. Rev. Ent., 7, 223-242.

SEGUY E., 1927.- Faune de France, 17. Diptères Brachycères (*Asilidae*). Lechevalier ed., Paris, 190 p.

1950.- La biologie des Diptères. Encycl. Ent. Paris, 26, 609 p.

1952.- *Andrenosoma* nouveaux de France (*Dipt. Asilidae*). Rev. Fr. Ent. Paris, 19, 192-196.

TIMON-DAVID J., 1923.- Essai sur les Diptères piqueurs de Provence. Thèse doctorat médecine, Marseille, 71 p.

1936.- Une excursion diptérologique à la Sainte-Baume. Bull. Soc. Linn. Provence, 10, 30-33.

1949.- Observations sur le peuplement entomologique (Diptères) des Pyrénées ariégeoises. 13è Cong. int. Zool., 475-476.

1950.- Diptères des Pyrénées ariégeoises, notes écologiques et biogéographiques. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 85, 11-25.

1951 a.- Observations sur la biologie et le comportement de *Laphria ephippium* Fabr. en Provence. L'Entomologiste, 7, 133-137.

1951 b.- Contribution à la connaissance de la faune entomologique du Maroc, *Diptera : Asilidae, Bombyliidae, Nemestrinidae* et *Syrphidae*. Bull. Soc. Sc. nat. Maroc, 31, 131-148.

1953.- Observations sur la biologie, le comportement et l'écologie de quelques Asilides. Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, 13, 39-49.

1955.- Contribution à l'étude du peuplement de la Corse. Observations biologiques sur deux *Asilidae (Dipt. Brachycera)*. Bull. Soc. ent. Fr., 60, 164-166.

1958.- Contribution à la connaissance de la faune diptérologique de la Sainte-Baume. 83è Cong. Soc. sav., 253-259.

1961.- Contribution à l'étude de l'écologie et du peuplement des îles de la région marseillaise. Coll. Banyuls-sur-Mer, sept. 1959, Ed. C.N.R.S., 217-239.

TREHEN P., 1971.- Recherches sur les Empidides à larves édaphiques. Thèse Doctorat Sci. Nat., Rennes, 280 p.

TSACAS L., 1962.- Recherches sur la structure et le fonctionnement de la tête et des pièces buccales larvaires des *Rhagionidae* (Diptères). Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., Série A, Zoologie, 27 (2), 147-235, 16 pls.

1964 a.- Révision des espèces du genre *Acanthopleura* Engel (*Diptera : Asilidae*). Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., Série A, Zoologie, 28 (3), 205-240.

1964 b.- Deux Asilini paléarctiques nouveaux : *Cerdistus melanomerus n. sp., Neomochtherus aquitanus n. sp.* (*Dipt. Asilidae*). Bull. Soc. ent. Fr., 69 (7-8), 204-208.

TSACAS L., 1965.- Deux nouvelles espèces paléarctiques du genre *Neomochtherus* Ost. Sack. et notes sur l'identité de plusieurs espèces anciennes (*Dipt. Asilidae*). Ann. Soc. ent. Fr., (N.S.), 1 (1), 5-18.

1968.- Révision des espèces du genre *Neomochtherus* Osten-Sacken. Diptères : *Asilidae*. I - Région paléarctique. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat., série A, Zoologie, 47 (3), 127-325.

1970.- Désignation d'un lectotype pour *Heteropogon manicatus* Meigen et description de *H. timondavidi n. sp. (Dipt. Asilidae)*. Bull. Soc. ent. Fr., 75, 263-267.

TSACAS L., DESMIER DE CHENON R., COUTIN R., 1970.- Observations sur le parasitisme larvaire d'*Hyperechia bomboides (Dipt. Asilidae)*. Ann. Soc. ent. Fr., (N.S.), 6 (2), 493-512.

VAN GAVER F. et TIMON-DAVID J., 1928.- Etudes sur les Diptères Brachycères des environs de Marseille. Ann. Soc. ent. Fr., 67, 1-17.

VERRAL G.H., 1909.- British flies. London, 5, 1-780 (*Asilidae* : 614-755, 764-768).

VILLENEUVE J., 1908.- Description de Diptères nouveaux. Wiener Ent. Zeitung, 27, 202-204.

WARSHAWSKY H., HADDAD A., GONCALVES R.P., VALERI V., DE LUCCA F.L., 1973.- Fine structure of the venom gland épithelium of the south american rattlesnake and radioautographic studies of protein formation by the secretory cells. Amer. J. Anat., 138 (1), 79-119.

WEINBERG M., 1968.- Sur la biologie de *Dysmachus fuscipennis* (Mg.) (*Diptera Asilidae*). Trav. Mus. Hist. nat. "Grigore Antipa" Rouman., 8 (2), 885-97.

1972.- Cercetàri asupra dipterelor *Asilidae* din Dobrogea. Résumé Thèse Doctorat, Bucarest, 49 p.

1973.- Données nouvelles concernant la nourriture des *Asilidae (Diptera)*. Trav. Mus. Hist. nat. "Grigore Antipa" Rouman., 13, 281-290.

WEINBERG M. et TSACAS L., 1973.- Les espèces du genre *Habropogon* de l'Afrique du Nord (*Diptera - Asilidae*). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3è série, 198, Zoologie 130, 1589-1619.

1976.- Révision des *Asilinae (Diptera)* décrits par Meigen et conservés au Muséum de Paris. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3è série, 373, Zoologie 261, 417-438.

WHITFIELD F.G.S., 1925.- The relation between the feeding habits and the structure of the mouth parts in the *Asilidae (Diptera)*. Proc. Zool. Soc. London, 2, 599-683.

WHITTEN J.M., 1955.- A comparative morphological study of the tracheal system in larval *Diptera*. Part I. Quart. J. Micr. Sc., 96, 257-278.

WIGGLESWORTH V.B., 1930.- Observations on the "furau" (*Cicindelidae*) of Northern Nigeria. Bull. Ent. Res., 20, 403-406.

1965.- The principles of Insect physiology. Methuen and Co Ltd., London, 741 p.

XAMBEU V., 1903.- Moeurs et métamorphoses des Insectes. Ann. Soc. lin., Lyon, 50, 167-221.

ZINOVYEVA L.A., 1959.- The biology and ecology of robber flies (*Diptera, Asilidae*) in the Naryn Sands (West Kazakhstan). Rev. entomol. U.R.S.S., 38 (3), 554-567 (en russe).

Ouvrage venant de paraître.

LAVIGNE R., DENNIS S., GOWEN J., 1978 - Asilid literature update 1956 - 1978 including a brief review of Robber fly biology (*Diptera Asilidae*). Agric. Exp. Stat. Univ Wyoming. Sc. Monogr., 36, 134 p.