

**BIOLOGIE D'AGRIOTYPUS ARMATUS CURTIS
(HYMENOPTERA : AGRIOTYPIDAE),
PARASITE DE NYMPHES DE TRICHOPTERES.**

par S. GRENIER¹.

SOMMAIRE

Introduction	318
I. — Matériel et méthodes	319
1. — Les stations	319
1.1. — Station A	319
1.2. — Station B	320
2. — Méthodes	320
2.1. — Sur le terrain	320
2.2. — Au laboratoire	321
II. — Les Trichoptères hôtes	323
1. — Les différents hôtes d' <i>Agriotypus</i>	323
1.1. — Les Goeridae	323
1.2. — Les Odontoceridae	324
2. — Cycle biologique de <i>Silo piceus</i>	324
2.1. — Ponte et développement embryonnaire	325
2.2. — Développement postembryonnaire	325
2.3. — Evolution de l'étui au cours du développe- ment postembryonnaire	328
III. — L'Agriotype parasite	331
1. — Données taxonomiques	331
1.1. — Données classiques	331

1. Adresse actuelle : Service de Biologie, INSA, 20 avenue Albert-Einstein,
69-Villeurbanne.

1.2. — Les deux « formes » d' <i>Agriotypus armatus</i> — Comparaison	331
1.3. — <i>Agriotypus armatus</i> , <i>Agriotypus major</i> ? — Discussion	335
2. — Cycle biologique d' <i>Agriotypus armatus</i>	336
2.1. — Oeuf et développement embryonnaire	337
2.2. — Développement larvaire	337
2.3. — Ethologie de la larve du dernier stade	343
2.4. — Prénympe et nymphe	347
2.5. — Imago	348
Conclusions	355
Résumés	356

INTRODUCTION

Agriotypus armatus fut trouvée pour la première fois en Angleterre; CURTIS l'a décrite en 1832. Les mœurs particulières de la femelle, allant pondre sous l'eau « in the aquatic larva of some Neuropterous Insect », ont été révélées par WALKER [1836]¹, mais ce n'est qu'en 1858 que Von SIEBOLD reconnaît ce parasite comme se développant à partir de larves de Goeridae, puis d'Odontoce-ridae [1861]. Ensuite les travaux de plusieurs auteurs ont contribué à une meilleure connaissance de ce parasite [MÜLLER 1889, 1891, KLAFALEK 1889 a, HENRIKSEN 1922...]. Le travail le plus important a été réalisé par FISHER [1932]. Tous les travaux précédemment cités concernent *Agriotypus armatus*, la seule espèce connue en Europe. Il existe une espèce japonaise, *A. gracilis*, décrite en 1930 par WATERSTON et à laquelle furent consacrés les travaux de OTA [1917] et CLAUSEN [1931].

L'espèce européenne est univoltine. Les imagos des deux sexes se rencontrent en avril-mai au bord des ruisseaux contenant des Trichoptères hôtes. La femelle descend dans l'eau pour déposer ses œufs à l'intérieur des étuis nymphaux des hôtes. De l'œuf sort une larve qui va commencer à s'alimenter et à muer. Long-temps celle-ci cohabite avec son hôte, qui demeure en vie jusqu'à ce que la larve atteigne le dernier stade : à ce moment elle consomme complètement la nymphe du Trichoptère. Peu après, la

1. Selon THIENEMANN (1916), cette note signée « Ed. » serait à attribuer à l'éditeur, donc à Edward NEWMAN?

larve se met à tisser un cocon à l'intérieur de l'étui de sa victime. La larve mature, après une période de repos (état prénymphal), se nymphose. La mue imaginale, qui a lieu en automne, libère l'insecte parfait qui restera à l'intérieur du cocon jusqu'au printemps suivant. Vers le mois d'avril les adultes sortent en découpant les parois de leur abri. Ils évolueront, comme leurs parents, aux abords du ruisseau et recommenceront le cycle.

Les données acquises jusqu'alors sont encore très imprécises et à propos de cet intéressant parasite d'importants problèmes se posent :

— Problème d'ordre systématique. Seules deux familles de Trichoptères sont parasitées par l'Agriotype. Ces familles n'ont aucune affinité et l'existence de deux formes, voire deux espèces, n'est pas exclue [Von Siebold, 1861].

— Problème d'ordre biologique. Le cycle vital de ce parasite n'est connu que superficiellement. Depuis FISHER [1932], le nombre de stades larvaires semblait bien établi, cependant, comme le soupçonnait CLAUSEN [1962], il pourrait être supérieur à trois.

— Problème d'ordre éthologique. L'immersion prolongée d'un Insecte fondamentalement aérien ne va pas sans poser de questions, surtout s'il s'agit d'une femelle qui doit déposer ses œufs sur un hôte précis. La larve du dernier stade a elle aussi une tâche bien spéciale : après avoir tissé, à l'intérieur de l'étui de son hôte, un cocon en soie prolongé par un appendice rubané, elle remplace l'eau qui se trouve normalement dans l'étui du Trichoptère par un gaz. Comment se déroulent ces différents processus?

Il a paru intéressant d'essayer de résoudre ces problèmes particuliers, parallèlement à l'étude de la biologie générale d'*Agriotypus* et de ses hôtes.

I. — MATERIEL ET METHODES.

1. — Les stations.

Plusieurs ruisseaux des environs immédiats de Lyon furent prospectés, mais un petit nombre renfermaient des Trichoptères hôtes et rares étaient les étuis parasités. Par contre, deux ruisseaux plus éloignés se sont révélés contenir un pourcentage de Trichoptères parasités suffisant pour permettre les examens envisagés. Voici quelques-unes des caractéristiques des deux stations :

1.1. — STATION A.

Située aux environs de Chauffailles (Saône-et-Loire) à Saint-Igny de Roche, elle est représentée par quelques dizaines de mètres du

cours d'eau Aron (coordonnées internationales UTM hectométriques : 31 T FM 001 160)¹.

Ce ruisseau (classification de Huet = épirhithron Illies) a une longueur de 9 kilomètres environ. La station, située à 6 kilomètres des sources est à une altitude de 357 mètres. La largeur du cours varie, pour la zone étudiée, entre 2 et 3,5 mètres. Le fond est très accidenté, avec des zones profondes où la hauteur d'eau peut atteindre 50 cm à l'étiage et des zones où la couche d'eau est plus faible (5 à 10 centimètres).

Le lit du ruisseau est constitué de matériaux d'origine métamorphique de taille très variable (des blocs aux sables). Les berges sont soit abruptes là où le ruisseau est étroit, soit en pente douce (gué). Le ruisseau est bordé par endroits d'arbres ou d'arbustes, ailleurs il s'ouvre sur des prairies. La hauteur d'eau et la vitesse du courant sont très variables au cours de l'année. La température de l'eau était relevée lors de chaque visite à la station (fig. 1).

Cette station a permis la mise en évidence des cycles biologiques « in natura », d'une espèce de Goeridae : *Silo piceus* et d'*Agriotypus armatus*. Dans cette station, *S. piceus* cohabite avec *S. pallipes*, mais cette dernière est plus rare.

1.2. — STATION B.

Celle-ci n'a fait l'objet que de quelques visites dans le but de récolter des larves d'*Odontocerum albicorne* et des étuis nymphaux parasités par *Agriotypus*. Elle est située aux environs de Crémieu (Isère), près de Chatelans, dans le val d'Amby (Coordonnées internationales UTM hectométriques, 31 T FL 803 714)².

L'Amby est un ruisseau (épirhithron) de 8 kilomètres de long environ, sur 2 à 3 mètres de large. La station se trouve à 2 kilomètres des sources, à une altitude de 270 m. La hauteur d'eau et la vitesse du courant varient beaucoup. Le lit est constitué de sables, de graviers, de cailloux et de blocs calcaires. Dans les zones les moins profondes se développe une végétation dense d'Ombellifères aquatiques. Sur les berges pousse une végétation variée d'arbres, arbustes et plantes herbacées.

2. — Méthodes.

2.1. — SUR LE TERRAIN.

Sur une certaine portion de ruisseau, tous les étuis larvaires ou nymphaux de *Silo* rencontrés sont récoltés. Le ramassage est arrêté quand l'échantillon atteint 100 ou 200 individus (le nombre de 200 est retenu en période d'évolution rapide des populations). Les étuis de Trichoptères contenant un Agriotype sont examinés à part. Le nombre des parasites récoltés à chaque prélèvement varie dans de larges proportions. L'hiver, en période de hautes eaux, seuls quelques étuis contenant des imagos sont rencontrés; par contre, au printemps et en été, le nombre de larves récoltées peut atteindre 50 à 70 par prélèvement.

1. Soit en coordonnées Lambert : 751,2-133,9.

2. Soit en coordonnées Lambert : 831,9-90,0.

La récolte est faite à vue, en retournant les pierres. Les larves, rapportées au laboratoire dans des récipients isolants, sont tuées dans l'eau chaude avant d'être mises dans l'alcool à 70°. Les étuis nymphaux parasités ou non sont placés directement dans l'alcool à 70°. L'examen des récoltes se fait sous la loupe binoculaire et les mensurations à l'aide d'un micromètre.

Les récoltes furent pratiquées durant deux années consécutives (de novembre 1967 à novembre 1969), à raison de 1 à 3 récoltes par mois.

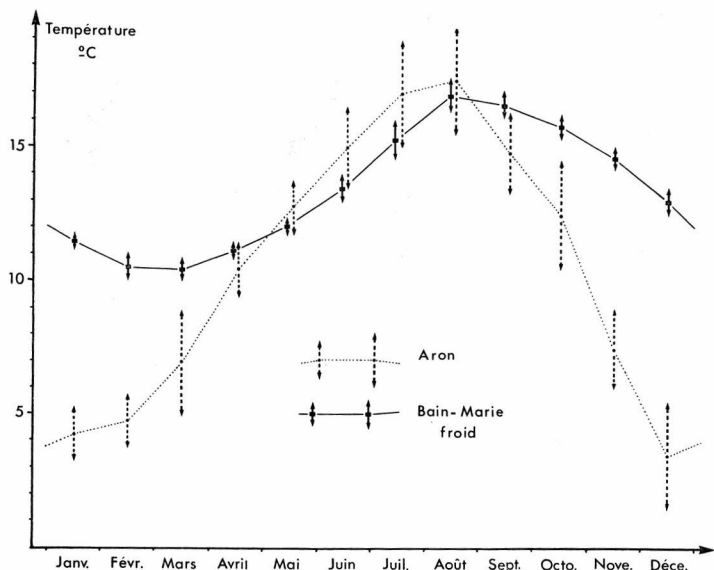


Fig. 1. — Variation de la température au cours de l'année dans l'Aron, à la Station A (pointillé) et dans le bain-marie courant du laboratoire (trait plein). — Moyennes et températures extrêmes mensuelles, (novembre 1967 à novembre 1969).

2.2. — AU LABORATOIRE.

2.2.1. — Conditions d'élevage des larves et des adultes de Silo. —

Les larves sont placées dans des boîtes en plastique de $17 \times 11 \times 8$ cm contenant de l'eau du ruisseau. Un « bain marie d'eau courante » dans lequel baignent les boîtes maintient une température assez fraîche (fig. 1). L'eau est agitée en même temps qu'oxygénée par un aérateur d'aquarium. Une mince couche de ciment abondamment lavé constitue le fond des récipients d'élevage. De 10 à 40 larves séjournent dans ces bacs. Elles se nourrissent en raclant les diatomées et les autres algues qui recouvrent les pierres rapportées du ruisseau. En remplaçant les matériaux habituellement utilisés par la larve pour construire et modifier son étui par des grains de sable de différentes couleur, il a été possible de suivre l'évolution de l'étui au cours de la croissance de la larve.

Les imagos qui émergent des étuis nymphaux en élevage sont placés deus deux types d'enceintes : soit des boîtes en plastique $17 \times 11 \times 8$ cm, soit une cage en plexiglas de plus grandes dimensions ($50 \times 50 \times 40$ cm). En outre, des bacs de plus faibles dimensions contenant du sable et des graviers avec un gradient d'eau de 0 à 4 cm sont disposés dans ces enceintes. Ces bacs sont destinés à recueillir les pontes. La nourriture fournie aux adultes est la même que pour les Agriotypes. Elle est constituée de gouttes gélifiées d'une solution sucrée contenant du miel et du pollen (composition exacte : miel 20 g, sucre 15 g, pollen 10 g, agar 3,5 g et eau q.s.p. 100 g; in BOULETREAU, 1966.). L'humidité de l'air est maintenue assez forte (70 à 100 % H.R.), pour une température de 18 à 20° C environ. L'éclairement est réglé sur la photopériode naturelle.

2.2.2. — *Conditions de vie des adultes d'Agriotypus.* — Les imagos, mâles et femelles, sont maintenus, en général, dans des boîtes en plastique de petites dimensions ($17 \times 11 \times 8$ cm ou $8 \times 5 \times 2$ cm) et exceptionnellement dans la cage en plexiglas de $50 \times 50 \times 40$ cm. L'humidité relative de l'atmosphère atteint 100 % dans les petites enceintes et peut varier à volonté de 70 à 100 % dans la grande cage. La température est celle du bain marie d'eau courante dans lequel se trouvent les boîtes (fig. 1), à l'exception de la cage, placée à 18-20° C, et certaines boîtes à 5 ou 10 C°. De l'eau ainsi que de la nourriture sous forme de gouttes gélifiées (cf. précédemment) sont fournies régulièrement. Les plus petites boîtes contiennent de 1 à 3 individus, les boîtes moyennes et la cage, de 5 à 10.

Des enceintes spéciales ont été conçues pour la ponte des femelles d'Agriotype. Le fond, constitué de ciment, facilite les déplacements du parasite. Un petit flotteur sert de plate-forme de repos et d'alimentation; il supporte une bande de grillage plastifié permettant l'accès au fond. Un aérateur assure l'oxygénation de l'eau. Dans ces bacs reposent 10 à 50 étuis nymphaux pour 1 à 3 femelles.

2.2.3. — *Tubes d'observation des Agriotypes.* — Les prénymphes et les nymphes de Trichoptères portant des œufs ou des larves du parasite sont placées dans des tubes de verre. FISHER [1932] avait déjà utilisé des tubes de verre, pour l'observation des hôtes surtout. Ces tubes en verre fin, de 15 à 25 mm de long, sont obturés aux deux extrémités par un bouchon fait d'un filet de soie de 160 microns de vide de maille. Le diamètre intérieur doit être parfaitement ajusté à la taille de l'occupant, soit 1,5 à 2 mm pour *Silo* et 3 à 4 mm pour *Odontocerum*. Ces tubes sont placés dans de l'eau bien oxygénée, à l'intérieur d'une boîte ($17 \times 11 \times 8$ cm) recouverte sur toutes ses faces par du papier noir. Comme pour l'élevage des Trichoptères hôtes, la boîte repose dans le bain marie d'eau courante.

A partir du dernier stade larvaire, les Agriotypes dans leur cocon sont entourés d'air. Ainsi, pour les parasites sortis de leurs étuis et introduits dans les tubes de verre à ce stade ou au stade nymphal, le dispositif utilisé est légèrement différent. Les tubes reposent à l'air, sur une couche de coton humide, à l'intérieur d'une boîte noire placée à 15° C.

1. Différents types de tubes (verre, métacrylate, nylon) ainsi que différents modes d'obturation (étranglement, grillage nylon collé ou soudé) ont été utilisés. A l'usage, le modèle retenu est apparu le plus commode.

2.2.4. — *Nombre et durée des observations.* — La majorité des Agriotypes étudiés sont parasites de *Silo piceus* ou *Silo pallipes*. Des observations fragmentaires ont été faites sur les parasites d'*Odontocerum albicorne*. L'étude a porté sur plusieurs centaines d'adultes d'Agriotypus. Le nombre des expériences d'infestation réalisées s'élève à 40. Une centaine de parasites immatures, de stades variés (de l'œuf à la nymphe) furent étudiés pendant des durées variables.

Dans un cas, le développement complet « in vitro » de l'œuf jusqu'à l'imago a pu être suivi. Le stade critique auquel la plupart des parasites restent bloqués correspond au passage de la respiration aquatique à la respiration aérienne. Cette transition est effectuée par la larve du dernier stade qui tisse à ce moment le cocon de soie et son appendice rubané.

II. — LES TRICHOPTERES HOTES.

1. — Les différents hôtes d'Agriotypus.

Seules deux familles possèdent des représentants aux dépens desquels se développe l'Agriotype : ce sont les Goeridae et les Odontoceridae. Ces familles sont très éloignées phylogéniquement. Les Goeridae, proches des Limnephilidae, Lepidostomatidae et Thremmatidae, appartiennent à la branche limnephilidienne des Limnephiloidea. Les Odontoceridae se rattachent à la branche leptocéridienne; les familles les plus proches représentées en Europe sont celles des Molannidae et Sericostomatidae [Ross, 1964, 1967].

1.1. — LES GOERIDAE.

Ce sont les hôtes les plus répandus; la quasi-totalité des travaux conduits sur *Agriotypus* portent sur des parasites issus de Goeridae. D'après la répartition géographique actuellement connue des Agriotypidae, deux zones sont à distinguer : l'Europe d'une part et le Japon d'autre part.

En Europe, la systématique larvaire de ce groupe a été récemment révisée [GRENIER, DÉCAMPS et GIUDICELLI, 1969].

Les espèces hôtes sont les suivantes : *Goera pilosa* (Fbr.), *Lithax niger* (Hag.), *Lithax obscurus* (Hag.), *Silo graellsii* Pict., *Silo nigricornis* (Pict.), *Silo pallipes* (Fbr.) et *Silo piceus* (Brau.).

Dans les travaux antérieurs traitant de l'Agriotype, les espèces les plus couramment citées comme hôtes sont : *S. pallipes* [KLAPALEK 1889 a, MÜLLER 1889, HEYMONS 1909, HENRIKSEN 1922, FISHER 1932, KRAWANY 1942, WHITEHEAD 1945 et MESSNER 1965] et *G. pilosa* [KLAPALEK 1889 a; HEYMONS 1909; HENRIKSEN 1922; FISHER 1932; JASKOWSKA 1960 et MESSNER 1965]. Les autres espèces sont citées plus rarement : *S. nigricornis* [KLAPALEK

1889 a, HEYMONS 1909 et JASKOWSKA 1960?], *L. obscurus* [HEYMONS 1909 et THIENEMANN 1916], *L. niger* [KRAWANY 1942] et *S. piceus* [MÜLLER 1889].

L'espèce qui a été plus particulièrement étudiée est *S. piceus* (cycle biologique propre et cycle du parasite à la station A). *S. pallipes*, originaire de la même station fut observée accessoirement. En outre, des Agriotypes issus de *S. nigricornis* (provenant de Côte-d'or) et de *S. graellsii* (provenant des Pyrénées) ont pu être observés.

Au Japon, seul le genre *Goera* est représenté. FISCHER [1967] indique 4 espèces citées du Japon : *G. japonica* Banks, *G. kyotonis* Tsuda, *G. nipponensis* Navas et *G. pilosa* (Fbr.). *Agriotypus gracilis* parasite *G. japonica*, espèce hôte la plus fréquente (IWATA *in litt.*). Dans leurs travaux sur *A. gracilis*, ni OTA [1917], ni CLAUSEN [1931] ne mentionnent précisément l'hôte qui semble être un Goeridae. TSUDA [1962] indique *G. japonica* comme hôte de l'Agriotype.

1.2. — LES ODONTOCERIDAE.

Ce sont des hôtes beaucoup plus rares que les précédents. Depuis VON SIEBOLD [1861] qui découvrit le premier *Agriotypus* dans un représentant de cette famille, très peu de travaux ont été réalisés sur ces hôtes. Il faut signaler ceux de KLAPALEK [1889 b], pour l'Europe et TSUDA [1942], pour le Japon.

En Europe, la systématique ne pose aucun problème particulier car une seule espèce, facilement identifiable, est connue : *Odontocerum albicorne* Scop. [BOTOSANEANU 1967].

Au Japon, quatre espèces d'Odontoceridae sont citées [in FISCHER 1965] : *Perissoneura chrysea* Nav., *Perissoneura paradoxa* McL., *Psilotreta japonica* Banks et *Psilotreta kisoensis* Iwata. Seule *P. kisoensis* semble parasitée par *Agriotypus gracilis*, et d'ailleurs d'une façon plus accidentelle que *Goera japonica* (IWATA *in litt.*).

2. — Cycle biologique de *Silo piceus*.

Les résultats qui suivent portent sur *S. piceus*, cependant, ils peuvent être, pour la plupart, étendus à l'autre espèce *S. pallipes*. Cette espèce se rencontre avec la première dans une proportion de 1 à 10 % (Station A). *S. pallipes* semble plus tardive dans la station étudiée, son cycle étant décalé de quelques semaines par rapport à celui de *S. piceus*.

Si la distinction entre les deux espèces se fait sans difficulté au dernier stade larvaire, puisque même les pièces chitinisées rejetées lors de la nymphose sont identifiables, il n'en est pas de même pour les stades jeunes. En conséquence, on ne saurait

affirmer si toutes les données obtenues sont rigoureusement attribuables à *S. piceus*. Un mélange inséparable des deux espèces se produit certainement au stade I, voire II ou III ? Il faut néanmoins rappeler que la proportion de *S. pallipes* est toujours très faible et ne peut guère modifier les résultats.

Le calendrier des stades larvaires présente une lacune au niveau des stades II et surtout I : seules quelques larves de ces stades ont pu être récoltées. Cette absence est due à la faible taille des larves (1 à 1,5 mm environ) qui sont très difficiles à repérer parmi les pierres recouvertes de sable où elles se tiennent. Les élevages réalisés au laboratoire ont permis, par contre, l'obtention de nombreuses larves du premier stade.

2.1. — PONTE ET DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

Il s'agit d'une ponte dite « gélatineuse ». L'émission des œufs a lieu dans les quelques heures qui suivent l'accouplement [SILTALA 1909]. Les pontes observées étaient sphériques, de 2 à 4 mm de diamètre et contenaient 2 à 3 centaines d'œufs légèrement oblongs. Elles étaient disposées sur les cailloux à peine immergés. Certaines sont restées accrochées à l'extrémité de l'abdomen de femelles trouvées mortes dans la cage d'élevage. Il semble donc probable que la masse ovigère soit formée à l'intérieur même du corps de la femelle, comme « c'est le cas chez nombre de Sericostomatidae » [LESTAGE 1921].

Le développement embryonnaire est assez rapide, il dure de 20 à 25 jours à une température de 12-13° C. Dans la nature, le dépôt des pontes paraît avoir lieu de juin à août. Quelques-unes furent récoltées en juillet.

2.2. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

2.2.1. — *Larves*. — Les éclosions des différents œufs d'une même masse ovigère s'étalent sur quelques jours. Les larvules du premier stade ne quittent pas immédiatement la ponte; elles peuvent y demeurer accrochées 1 ou 2 jours. Puis elles quittent la masse gélatineuse qui se désagrège peu à peu et construisent bientôt un étui.

La mesure de la largeur du pronotum permet de distinguer 5 stades larvaires (TABLEAU I). Ce tableau est aussi valable pour *Silo pallipes*.

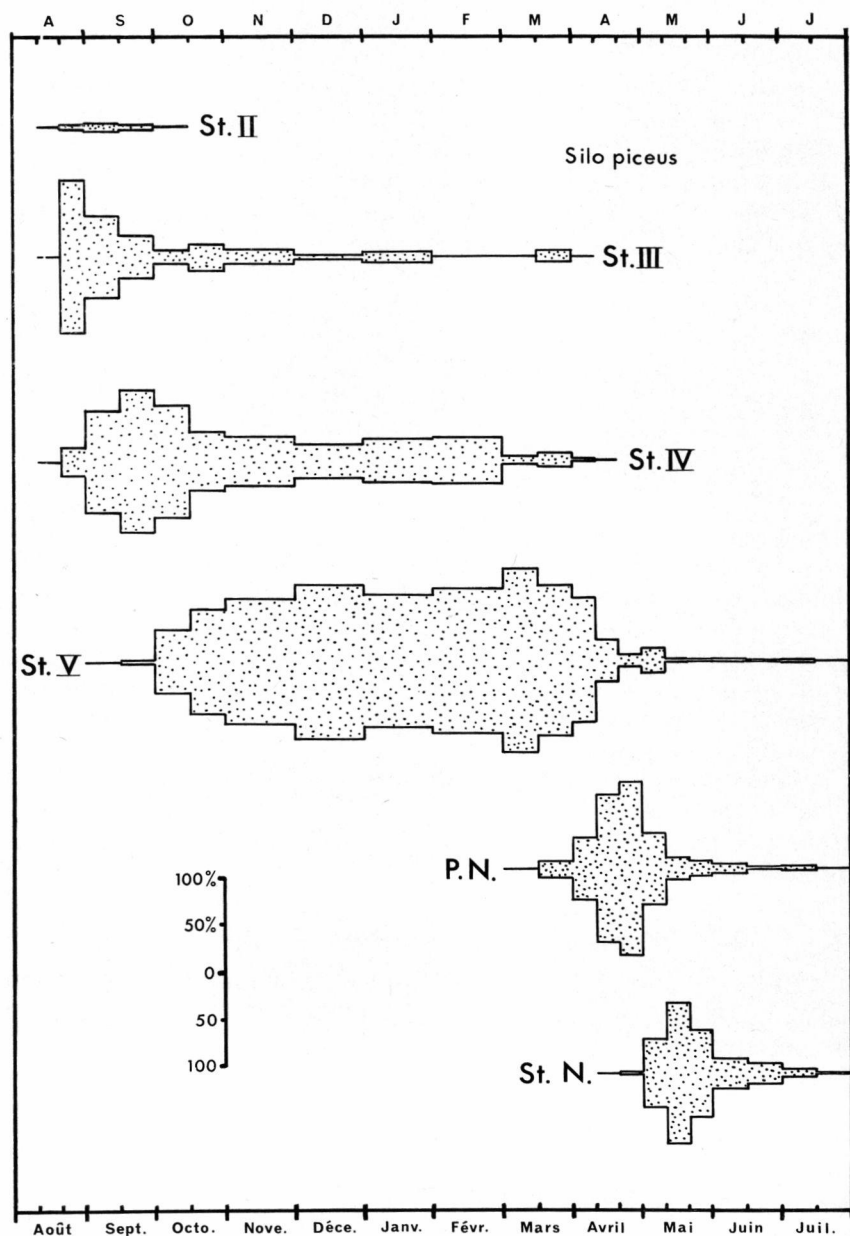


FIG. 2. — Cycle biologique de *Silo piceus* à la Station A. Pour chaque prélèvement, les résultats sont exprimés en pourcentage des différents stades. — St. II à St. V : stades larvaires II à V; P.N. : état pré-nymphal; St. N. : stade nymphal. Le stade adulte, difficilement quantifiable, n'a pas été représenté. — Ce schéma regroupe les données obtenues de novembre 1967 à novembre 1969.

TABLEAU I. — Identification des stades larvaires de *Silo piceus*.

	Stade I	Stade II	Stade III	Stade IV	Stade V
Largeur ¹ du pronotum en mm	0,20-0,25	0,30-0,40	0,50-0,65	0,85-1,05	1,30-1,70

1. La largeur du pronotum est la seule dimension qui puisse être facilement mesurée, sans ambiguïté, sur une larve vivante.

Les prélèvements réguliers réalisés à la station A ont permis d'établir le calendrier d'abondance relative des stades (fig. 2).

NIELSEN [1942] a obtenu des résultats différents avec *S. nigricornis* et *S. pallipes* : l'hivernage a lieu essentiellement sous forme de larves des plus jeunes stades. Cette différence pourrait être à imputer au milieu et (ou) à la latitude; en effet, ces travaux ont été conduits sur des Trichoptères crénobiontes de l'Himmerland (Danemark).

Pour FISHER [1932] certaines larves de *Goera pilosa* et *S. pallipes* cesseraient leur activité l'hiver, pour la reprendre au printemps. L'hivernage aurait lieu en outre au stade nymphal (ou pré-nymphal) pour quelques individus. Ces travaux ont été réalisés en Angleterre. Ceci n'a jamais été observé dans cette étude : les larves demeurent actives durant tout l'hiver; la prénymphe se produit en mars.

2.2.2. — *Nymphes et Imagos*. — Le nymphe mature quitte l'étui en débloquent l'orifice antérieur et nage vers la surface sur le dos. Grâce à ses téguments non mouillables elle flotte et, à même la surface, sans aucun support, la mue imaginale a lieu aussitôt. L'imago se libère de l'enveloppe nymphale, simple membrane transparente qui restera sur l'eau, et il s'envole.

L'émergence des imagos commence dès le mois de mai et se poursuit jusqu'en juillet. La période de vol s'étend de mai à juillet-août. HICKIN [1967] indique pour *S. pallipes* une période de vol subdivisée en deux : de mi-mai à mi-juin et début juillet à mi-août. Le cas semble différent pour *S. piceus*, dans la station étudiée.

La durée de vie des imagos, dans les conditions du laboratoire, ne dépasse pas une dizaine de jours. La maturation des ovaires est déjà avancée chez les imagos qui viennent de sortir. L'évolu-

tion semble s'achever en quelques jours. On a pu observer près de 300 œufs de 0,3 à 0,4 mm de diamètre dans l'abdomen d'une femelle éclore depuis quelques jours et morte en élevage.

2.3. — EVOLUTION DE L'ÉTUI AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

La structure et le mode d'agrandissement de l'étui ainsi que tous les processus concomitants ont été remarquablement bien étudiés par NIELSEN [1942]. La larve du premier stade a été observée par SILTALA [1907]. L'observation de nombreuses larves aux différents stades, avec leurs étuis, et l'utilisation de cailloux colorés ont permis de confirmer la plupart des résultats de NIELSEN. La figure 3 donne une vue d'ensemble de l'évolution de l'étui au cours du développement.

La larvule du premier stade, très peu de temps après avoir quitté la ponte, construit un fourreau. Ce premier étui (type L.1) a été obtenu au laboratoire. Il semble être formé d'un simple cylindre de sable de 0,9 à 1 mm de long. Ceci est en accord avec les données que relate SILTALA à propos de *S. pallipes*. Sur le terrain, les quelques larves du stade I récoltées, possèdent un étui plus élaboré, qui présente latéralement des grains de sable plus gros que les autres, figurant des expansions. Cet étui, du type L.2, est constitué de deux parties : sa partie postérieure correspondrait à l'étui simple.

La larve, en fin de stade I, ajoute une partie antérieure à son étui qui, de ce fait, comportera trois éléments (type L.3). Puis elle obture l'orifice antérieur par une coupelle de grains de sable après avoir fixé l'étui au substrat au moyen de fils de soie. Ensuite elle mue et reprend bientôt sa vie active. La dépouille larvaire est rejetée par l'orifice antérieur.

Au bout de quelque temps, l'étui est encore agrandi. La larve construit une partie antérieure et sépare les deux parties postérieures. Le fourreau possède ainsi, momentanément, quatre éléments et, ensuite, deux seulement (type L.4).

Vers la fin du stade II, la larve bâtit un prolongement, toujours vers l'avant. L'étui a de nouveau trois parties (type L.5). Il abritera la larve pour la mue suivante... et ainsi de suite. L'étui se compose alternativement de deux (types L.2, L.4, L.6, L.8 et L.10) ou trois sections (types L.3, L.5, L.7, L.9 et L.11). Sa largeur — à l'avant — augmente à chaque modification mais sa longueur n'augmente notablement qu'une fois sur deux, lors de l'adjonction d'une troisième partie à un étui formé de deux éléments (fig. 3).

L'étui à trois sections, dans lequel a lieu la mue, est considéré comme un étui intermédiaire [HANSELL 1968]. Il faut cependant

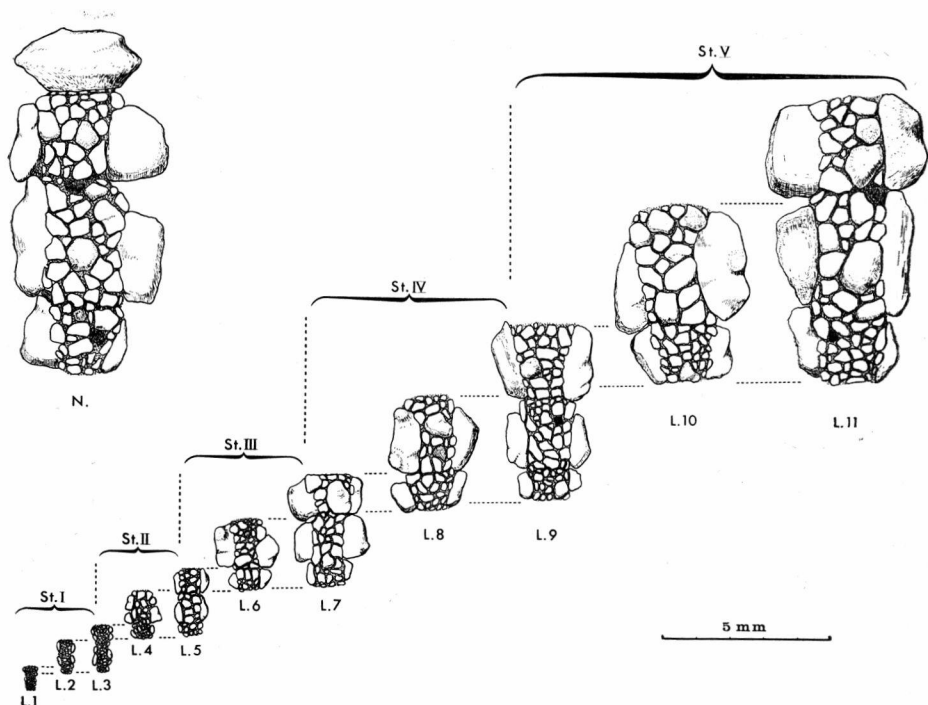


FIG. 3. — Evolution de l'étui au cours du développement postembryonnaire de *Silo piceus*. St. I à V : stades larvaires I à V; L. 1 à L. 11 : les différents types d'étuis larvaires; N. : étui nymphal. Chaque étui (en vue dorsale) représente un individu; les pointillés permettent de rapprocher les parties homologues.

remarquer qu'il a une existence aussi longue que celle de l'étui à deux éléments : la proportion des deux formes est sensiblement la même (fig. 4).

Les mêmes processus se déroulent pour les larves aux stade III, IV et V. La larve parvenant en fin de stade V possède un étui avec deux parties, du type L.10. Elle y ajoute une partie, ce qui le transforme en un fourreau du type L.11. Ce dernier peut être considéré comme un fourreau larvaire ou déjà comme un fourreau nymphal : il sera un véritable étui nymphal quand la larve, avant d'entrer en prénymphose, fermera l'ouverture antérieure par une pierre plate (type N.).

Parallèlement au calendrier d'abondance relative des différents stades, la figure 4 représente les fréquences relatives des divers types d'étuis rencontrés au cours de l'année.

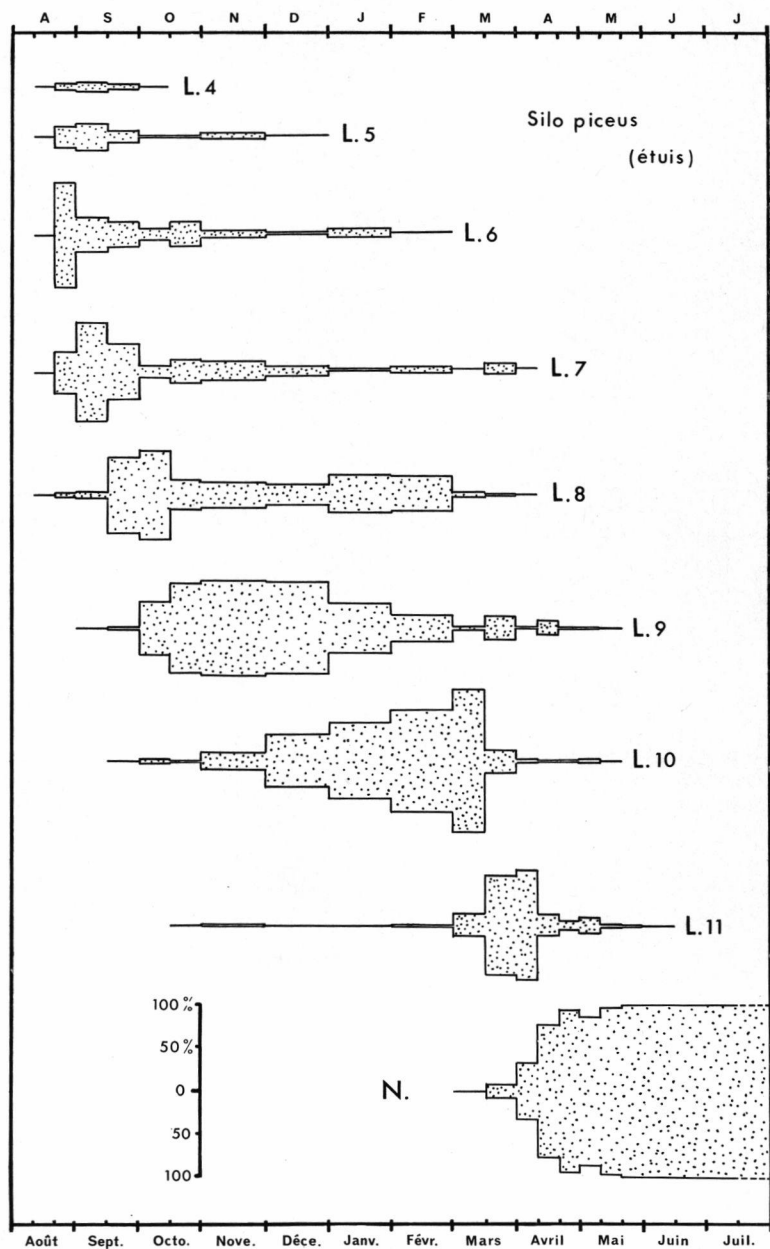


FIG. 4. — Pourcentages des différents types d'étuis de *Silo piceus*, à la Station A, au cours de l'année. Voir figures 2 et 3.

III. — L'AGRIOTYPE PARASITE.

1. — Données taxonomiques.

1.1. — DONNÉES CLASSIQUES.

Agriotypus est un Apocrite Térébrant de la super-famille des Ichneumonoïdea et de la famille des Agriotypidae. Deux seules espèces ont été décrites actuellement¹ : *A. armatus*, en 1832 par CURTIS et *A. gracilis* en 1930 par WATERSTON. Ces deux espèces sont géographiquement bien séparées. La première semble se cantonner à l'Europe et la deuxième est japonaise. La forme de la tête et du premier segment abdominal, ainsi que la couleur du ptérostigma permettent d'identifier les deux espèces d'*Agriotypus*. Néanmoins, la variabilité d'*A. armatus* est plus grande que ne le laisse supposer WATERSTON (taille des genitalia, forme du pétiole), car il semble exister deux « formes » au sein de cette espèce.

1.2. — LES DEUX « FORMES » D'AGRIOTYPUS ARMATUS. COMPARAISON.

Les hôtes possibles pour *Agriotypus* appartiennent à deux familles qui sont très éloignées du point de vue phylogénique [ROSS 1964, 1967] et très différentes du point de vue morphologique (les Odontoceridae sont de grande taille à l'inverse de la plupart des Goeridae). Il en résulte l'existence de deux types morphologiques de parasites qui seront dénommés d'un terme systématiquement neutre : « forme ».

L'étude simultanée de la forme issue d'*O. albicorne* provenant de l'Amby (Station B) et de celle issue de *S. piceus* originaire de l'Aron (Station A) a permis de dégager plusieurs points de comparaison, morphologiques et éthologiques. L'examen a porté sur des lots de 134 et 168 imagos.

1.2.1. — *Taille*. — C'est le caractère qui frappe d'emblée; les Agriotypes issus d'*Odontocerus* sont plus grands que ceux issus de *Silo*. Les deux populations sont parfaitement individualisées, il n'existe aucun chevauchement dans les distributions. (TABLEAU II).

1. Très récemment, une nouvelle espèce, non encore décrite, a été découverte dans l'Himalaya (MASON, *in litt.*).

TABLEAU II. — Mensurations d'imagos des deux formes d'*Agriotypus armatus* — en mm.

Effectif	Catégorie	Largeur de la tête		Longueur du thorax	
		Moyenne	Valeurs extrêmes	Moyenne	Valeurs extrêmes
19	♂♂ issus d'O. albicorne	1,40 ± 0,02	1,30 - 1,55	2,49 ± 0,03	2,35 - 2,80
19	♂♂ issus de S. piceus	1,06 ± 0,01	0,95 - 1,20	1,78 ± 0,03	1,60 - 2,00
50	♀♀ issues d'O. albicorne	1,50 ± 0,02	1,30 - 1,70	2,57 ± 0,03	2,20 - 2,95
50	♀♀ issues de S. piceus	1,16 ± 0,01	0,95 - 1,25	1,85 ± 0,02	1,40 - 2,05

Les moyennes indiquées sont suivies de l'erreur standard.

1.2.2. — *Nombre d'articles des antennes.* — Comme chez tous les Ichneumonides, ce nombre est assez élevé, plus grand pour les mâles que pour les femelles. Les deux antennes d'un même animal possèdent le même nombre d'articles à une unité près; exceptionnellement il a été trouvé un mâle avec 33 et 35 articles antennaires. Pour *A. armatus*, CURTIS [1832] indique 31 articles chez le mâle et 24 chez la femelle, et HEYMONS [1909] 31-32 chez le mâle et 23-24 chez la femelle.

Le dénombrement, effectué sur une des deux antennes, fournit les résultats représentés sur la figure 5. Pour les femelles, bien que la plupart des individus puissent être rattachés à l'une ou l'autre forme, une séparation totale n'est pas possible. Chez les mâles la distinction est plus aisée car les deux distributions se chevauchent peu. De plus, les deux mâles, parasites d'*Odontocentrum*, possédant 33 articles à une antenne, en ont 34 ou 35 à l'autre. Malgré l'échantillon réduit (23 ♂♂ et 61 ♀♀ de chaque forme), on peut dire que le dénombrement des articles antennaires fournit un bon critère de séparation des deux formes étudiées¹.

1.2.3. — *Forme du premier segment abdominal.* — L'examen de cette pièce avait été fait par WATERSTON pour la description d'A.

1. De même, d'après des observations isolées, le nombre d'ovarioles serait légèrement différent pour les deux formes, plus élevé chez la forme issue d'*Odontocentrum* que chez celle issue de *Silo*.

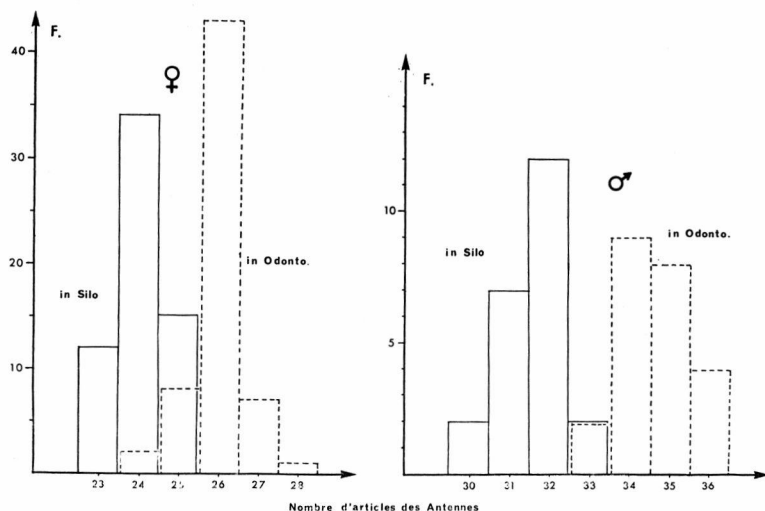


FIG. 5. — Histogrammes de fréquence du nombre d'articles des antennes de deux lots d'*Agriotypus armatus* :

— parasites (♂ et ♀) issus de *Silo piceus*.

----- parasites (♂ et ♀) issus d'*Odontoceram albicorne*.

(Dénombrements effectués sur une seule antenne, droite ou gauche, au hasard; F. : fréquence absolue).

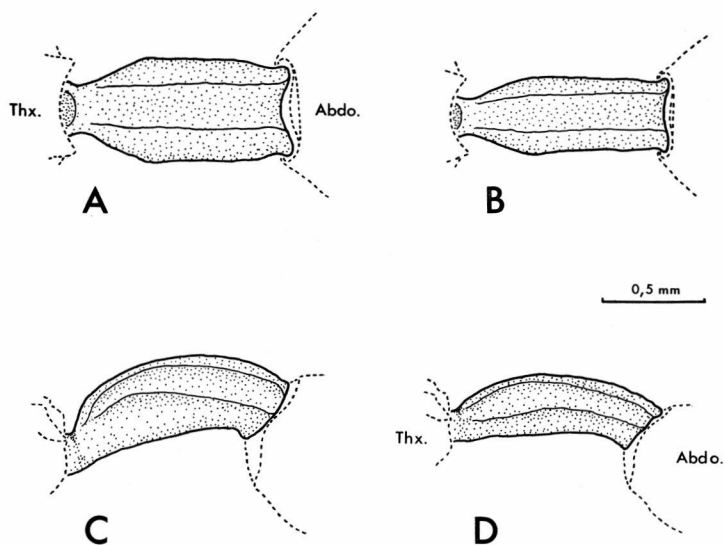


FIG. 6. — Pétiotes de femelles d'*Agriotypus armatus*. — A et B en vue dorsale; C et D en vue de profil; A et C : parasites issus d'*Odontoceram albicorne*; B et D : parasites issus de *Silo piceus*. (Abdo. : abdomen; Thx. : thorax).

gracilis. Les deux formes d'*A. armatus* diffèrent aussi par ce caractère. En effet, le pétiole, en vue dorsale, des parasites issus d'*Odontocerus* est beaucoup plus trapu que celui des Agriotypes infestant *S. piceus*; la différence est plus accentuée chez les femelles (fig. 6). Le rapport longueur/largeur traduit la forme plus ou moins allongée de cette pièce. Le faible nombre de données sur les mâles ne permettant pas une analyse mathématique, seuls les résultats concernant les femelles ont été représentés (fig. 7). Les deux courbes de distribution indiquent deux populations nettement individualisées mais qui présentent néanmoins des individus d'aspect intermédiaire. Le premier segment abdominal se révèle, aussi, différent par son profil (fig. 6).

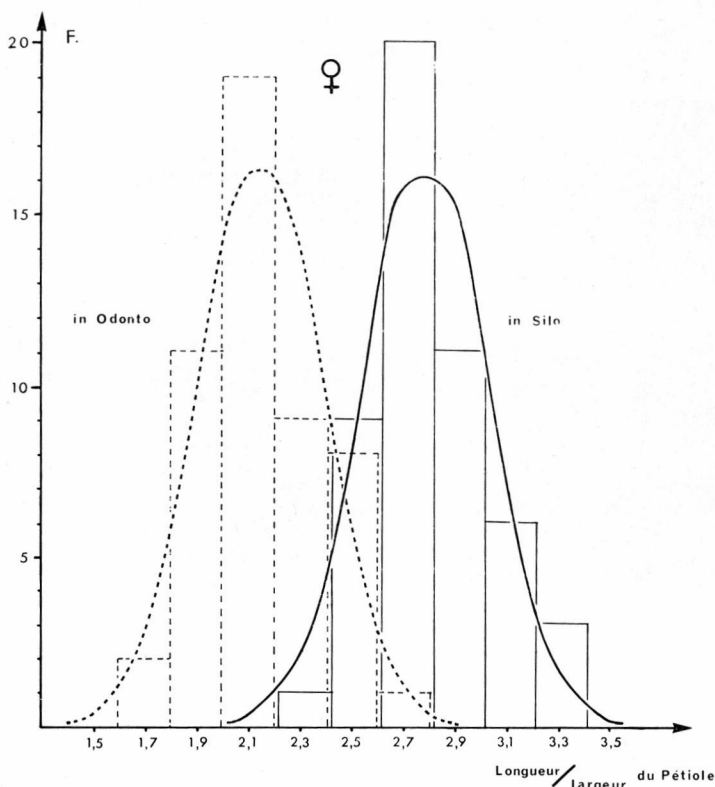


FIG. 7. — Courbes normales ajustées à la distribution de fréquences des valeurs du rapport longueur/largeur du pétiole des femelles de deux lots d'*Agriotypus armatus* :

— parasites issus de *Silo piceus*.

----- parasites issus d'*Odontocerus albicorne*.

(F. : fréquence absolue).

1.2.4. — *Comportement reproducteur.* — L'attrait de la femelle d'une forme peut s'exercer sur le mâle de l'autre forme; ainsi des copulations entre femelles issues d'*Odontocerum* et mâles issus de *Silo* ont pu être observées.

Les femelles ont été soumises à des expériences de choix. Des étuis nymphaux de *Silo* et d'*Odontocerum* indemnes de parasites étaient placés, avec une femelle d'une des deux formes, dans les boîtes conçues pour la ponte. La ponte croisée¹ pourrait être possible expérimentalement, mais, à l'observation, les femelles semblent s'intéresser surtout aux étuis nymphaux de la même famille que ceux dont elles sont issues. D'autres expériences, plus nombreuses, seraient nécessaires pour confirmer ces faits.

1.3. — AGRIOTYPUS ARMATUS, AGRIOTYPUS MAJOR? DISCUSSION.

Dès 1861 Von SIEBOLD avait remarqué la grande taille des larves et nymphes des Agriotypes parasitant *Molanna albicornis* Burn. (= *Odontocerum albicorne* Scop.) ce qui lui avait fait nommer provisoirement ces parasites *Agriotypus major*. Ce nom n'a jamais été repris par la suite, hormis dans une petite note de KLAPALEK [1889 b]. Dans cette note l'auteur constate les différences de taille et du nombre d'articles des antennes entre les deux « espèces » d'*Agriotypus*. Quelle valeur systématique exacte peut-on attribuer aux deux « formes » étudiées?

— Les genitalia mâles sont très souvent utilisées pour distinguer les espèces, mais chez l'Agriotype, l'armature génitale externe des mâles est assez simple et, il n'y a pas de différence tranchée entre celle d'*A. gracilis* et celle d'*A. armatus*. De même aucune dissemblance, hormis la taille, n'a été relevée entre les genitalia des deux formes d'*A. armatus*. Dans ce cas il apparaît donc que ce caractère sexuel primaire n'est pas utilisable pour la taxonomie.

— La coloration des téguments, plus foncée chez *armatus* que chez *gracilis*, ne présente pas de variation au sein de la première espèce.

— La différence de taille n'est pas non plus un bon caractère taxonomique. FISHER [1932], travaillant sur des Agriotypes infestant *Silo pallipes* et *Goera pilosa*, avait constaté une différence de taille entre ces deux types de parasites qui s'accouplaient pourtant facilement entre eux. Cependant il n'y avait pas deux populations distinctes : la variation de taille était continue. De même, JASKOWSKA [1968] constate une différence dans la longueur du corps entre parasites développés à partir de *Silo* sp. et *Goera pilosa*. Le cas des deux formes étudiées dans ce travail peut paraître distinct car les deux populations sont nettement séparées.

1. C'est-à-dire ♀ issue de *Silo* parasitant *Odontocerum* ou inversement.

Toutefois, l'observation de quelques Agriotypes issus de *S. nigricornis* et même de *S. piceus* (provenant du Jura), a permis de constater, là aussi, l'existence d'individus de taille intermédiaire.

— Le nombre d'articles des antennes, pas plus que la taille, ne peut être pris en considération. S'il est vrai que, dans le cas des deux populations étudiées, ce caractère apporte une différence hautement significative, on peut se demander ce qu'il en serait avec d'autres populations? En effet le nombre des articles antennaires n'est pas indépendant de la taille. Pour des hôtes comme *S. nigricornis*, qui sont plus gros en général que *S. piceus* ou *S. pallipes*, il se pourrait que les résultats soient totalement différents.

— Le pétiole, par contre, est un élément de morphologie important à retenir. Sa taille ne varie pas isométriquement en fonction de celle du corps. Les deux formes d'*A. armatus* sont caractérisées par un aspect particulier du pétiole.

— Les données éthologiques sont aussi à considérer largement. Il existe certainement des variations dans le pouvoir attractif que peut exercer tel ou tel hôte vis-à-vis des deux formes de parasites.

En l'absence de données sur les résultats d'éventuels croisements entre les deux formes et d'expériences de transplantation, d'œufs ou de jeunes larves, d'un hôte sur un hôte d'une autre famille, il est difficile de se prononcer sur le rang à attribuer à ces formes. Il semble prématuré de désigner une nouvelle espèce comme Von SIEBOLD [1861] le préconisait. Le rang de sous-espèce pourrait être reconnu si un véritable isolement dû à l'hôte était démontré [MAYR, 1969].

Ainsi, dans l'état actuel de nos connaissances, on peut estimer qu'il serait imprudent de vouloir trancher ce problème. En effet, comme MAYR [1963] l'indique à propos de parasites d'espèces ou sous-espèces différentes, inféodées à des hôtes différents : « Their true biological status can be established only by detailed analysis or by experiment ».

2. — Cycle biologique d'*Agriotypus armatus*.

Jusqu'ici peu de travaux ont été consacrés à la biologie d'*Agriotypus*. KLAPALEK [1889 a], HENRIKSEN [1922] et surtout FISHER [1932] ont précisé les grandes lignes de son cycle. Cependant de nombreux points demeurent obscurs et des erreurs se sont glissées dans ces travaux, en particulier au niveau du développement larvaire : ces auteurs n'ont reconnu que trois stades alors qu'il en existe cinq.

2.1. — OEUF ET DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

L'œuf d'*A. gracilis* a été décrit par CLAUSEN [1931, 1962]. Celui de l'Agriotype européen lui est semblable à la taille près. Chez *Agriotypus* parasite de *Silo*, il mesure 0,70-0,80 mm de long sur 0,15-0,25 mm dans sa plus grande largeur. Pour les parasites d'*Odontocerum*, l'œuf mesure 0,80-1,00 mm sur 0,25-0,35 mm.

L'œuf est fixé sur les prénymphe et les nymphes de l'hôte; il peut aussi être attaché à la paroi interne de l'étui du Trichoptère. En général il n'y a qu'un seul œuf par hôte, mais il est assez fréquent d'en rencontrer deux ou trois. FISHER [1932] a trouvé jusqu'à six œufs sur le même hôte. La position de l'œuf sur le corps du Trichoptère est très variable.

On a observé des œufs aussi bien en position ventrale que dorsale sur l'abdomen ou le thorax. Habituellement ils sont attachés dorsalement sur l'abdomen.

Le développement embryonnaire dure de cinq à huit jours dans les conditions du laboratoire. Dans l'œuf prêt à éclore, on reconnaît déjà la segmentation de la larve et on remarque ses processus caudaux repliés ventralement. Sur le terrain le dépôt des œufs a lieu de fin avril (ou début mai) à juillet (fig. 8).

2.2. — DÉVELOPPEMENT LARVAIRE.

Auparavant les auteurs admettaient l'existence de trois stades larvaires externes. CLAUSEN [1962] n'excluait pas l'éventualité de l'existence de cinq stades dont deux internes. Grâce à l'observation continue des larves, et au repérage des mues, la présence de cinq stades, tous externes a pu être prouvée. Ces stades sont identifiables morphométriquement dans la quasi-totalité des cas. La largeur des capsules céphaliques de larves ou de dépouilles larvaires de stades connus a été mesurée : les résultats sont rassemblés dans le tableau III ci-après.

2.2.1. — *Stade I.* — CLAUSEN [1931, 1962] a décrit avec précision la larve d'*Agriotypus gracilis*, qui ressemble en tous points à celle d'*A. armatus*. Chez le parasite de *Silo*, la larve du premier stade mesure 1,2 à 1,6 mm de la tête à la base des processus caudaux, pour une largeur maximale de 0,3-0,4 mm. Elle est essentiellement caractérisée par sa pilosité abondante et ses deux longues soies prolongeant le dernier segment (fig. 9). Elle ne possède aucun système trachéen visible. Les mandibules sont très aiguës et à pointe recourbée (fig. 10).

La larve, après son éclosion, se déplace sur son hôte à la recherche d'une position convenable pour se nourrir. Les déplacements, qui se font par des courbures et extensions alternées du corps,

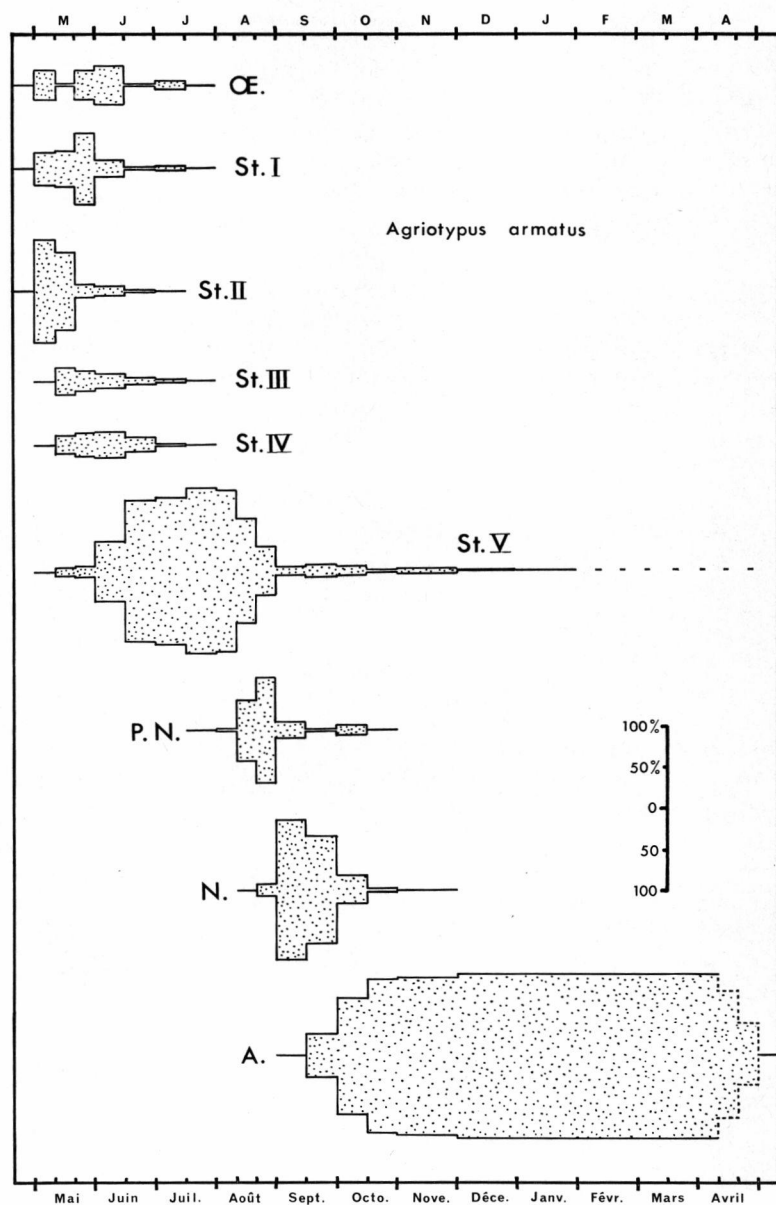


FIG. 8. — Cycle biologique d'*Agriotypus armatus*, à la Station A. Pour chaque prélèvement, les résultats sont exprimés en pourcentage des différents stades. OE. : œufs; St. I à V : stades larvaires I à V; P.N. : état prénymphe; N. : stade nymphal; A. : stade imaginal. Ce schéma regroupe les données acquises de novembre 1967 à novembre 1969.

TABLEAU III. — Largeur de la capsule céphalique des cinq stades larvaires, chez *Agriotypus armatus* parasite de *Silo piceus* — en microns.

Stades	Moyennes $\pm$ erreur standard	Valeurs extrêmes	Nombre de mesures
L. I	240 ± 2	220 - 260	40
L. II	296 ± 3	270 - 320	23
L. III	356 ± 4	330 - 380 ¹	14
L. IV	436 ± 5	410 - 490 ²	16
L. V	505 ± 4	460 - 570	46

1. D'après d'autres observations, cette limite supérieure peut atteindre 400.

2. Seule une valeur dépasse 460.

sont facilités par les soies dorsales et les prolongements caudaux. Si la larve éclot sur une prénymphé, elle ne semble pas se fixer; elle attend la nymphose qui ne tarde pas en général. Sur la nymphé, la larve se place sous les fourreaux alaires et commence à s'alimenter (son tube digestif se colore en jaune).

Ce stade est de courte durée : le plus souvent à peine une semaine. Sur le terrain on a trouvé des larves du stade I, de mai à juillet (*fig. 8*). Plusieurs larves peuvent coexister, au moins un certain temps, à l'intérieur d'un même étui. La plus âgée seule semble pouvoir se fixer et continuer son développement.

2.2.2. — *Stade II.* — A partir de ce stade, les prolongements caudaux effilés sont remplacés par de courts crochets, et les rangées d'épines dorsales disparaissent. Observée à un faible grossissement, cette larve conserve cependant l'aspect de celle du stade précédent (*fig. 9*).

Les téguments sont faiblement garnis d'épines microscopiques peu sclérifiées et disposées selon une bande transverse sur chaque segment. Juste après la mue, sa longueur est proche de celle du premier stade; elle augmente au fur et à mesure qu'elle se nourrit et peut atteindre 2,3 mm (pour la forme infestant *Silo*). Un système trachéen rudimentaire apparaît. Sur les exuvies on reconnaît déjà l'emplacement de 10 paires de stigmates infonctionnels.

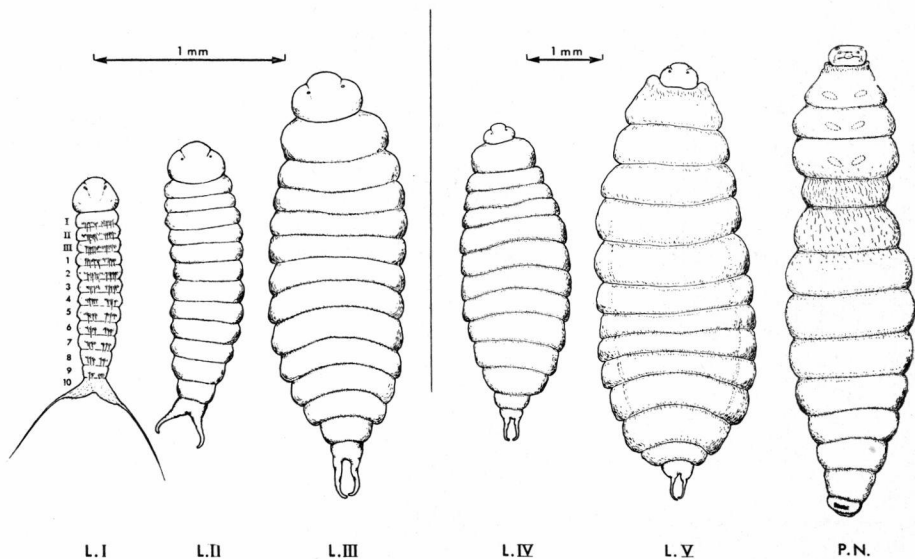


FIG. 9. — Stades larvaires d'*Agriotypus armatus* parasite de *Silo*. L. I à L. V : larves des stades I à V en vue dorsale; P.N. : larve du stade V à l'état prénymphal, en vue ventrale : remarquer les aires pédieuses et l'anus.

La capsule céphalique ressemble à celle du stade I. Les appendices dorsaux en forme de corne sont remplacés par de petits tubercules coniques. Les mandibules sont aiguës et à pointe rectiligne (fig. 10).

A ce stade la larve est encore sous les fourreaux alaires. Aucune larve des stades II et suivants n'a été trouvée sur une prénympe. Exceptionnellement cette larve a été rencontrée avec une larve du premier stade errante. Le parasite ne semble aucunement gêner la nymphe qui continue à assurer le renouvellement de l'eau dans l'étui par ses mouvements abdominaux. La larve, de par sa situation sous les fourreaux alaires, n'est pas troublée par les mouvements de la nymphe. A partir de ce stade, il se dessine, dans le corps de l'hôte, au niveau des fourreaux, une petite dépression dans laquelle se loge l'*Agriotype*.

Ce stade dure moins d'une semaine en général. Sur le terrain on le rencontre dès le début du mois de mai (fig. 8).

— Le supposé stade I de HENRIKSEN [1922], ne correspond pas non plus au stade II comme le pensait CLAUSEN [1962].

2.2.3. — *Stade III*. — La larve est semblable à celle du stade II (fig. 9). Sa taille varie de 2,1 à 3,2 mm, toujours pour le parasite

de *Silo*. Le système trachéen est un peu plus développé. Sur les exuvies on repère aisément les terminaisons trachéennes au niveau des futurs stigmates.

Cette larve est encore sous les fourreaux alaires; la dépression dans laquelle elle se tient s'agrandit à mesure qu'elle grossit. Aux stades précédents, la larve est, en général, cachée par les fourreaux, la tête le plus souvent dirigée vers l'avant. A partir de ce stade, la larve peut être visible sans soulever les fourreaux. Sa tête est dirigée vers l'arrière, dans certains cas, mais elle demeure près de la base de l'abdomen, comme aux stades I, II ou IV d'ailleurs.

La durée du stade III est brève : 4 à 6 jours au laboratoire. Sur le terrain ce stade a été récolté en faible quantité à partir de mi-mai et jusqu'au début du mois de juillet (fig. 8).

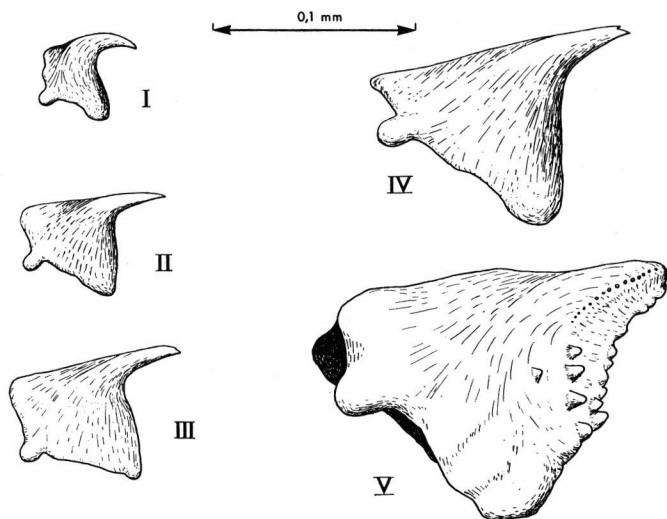


FIG. 16. — Mandibules le larves d'*Agriotypus armatus* parasite de *Silo*.
I à V : mandibules des stades I à V.

2.2.4. — *Stade IV*. — Aucune modification marquante de la morphologie ne différencie ce stade du précédent. Les téguments sont un peu plus sclérifiés; les épines microscopiques disposées en bandes sur chaque segment sont plus fortes. Le système trachéen est assez bien développé. Sur les dépouilles larvaires l'atrium de chacune des 10 paires de stigmates est nettement visible. La taille de la larve augmente toujours. Le corps prend de l'importance par rapport à la capsule céphalique. L'habitus de cette larve évoque déjà celui du cinquième stade (fig. 9).

La larve est toujours en partie sous les fourreaux. La nymphe hôte a été vidée d'une partie de sa substance comme en témoigne la profonde dépression qui s'est créée à l'emplacement du parasite; elle continue cependant à assurer la circulation de l'eau par ses mouvements abdominaux. Vers la fin de ce stade ou au début du stade suivant, la larve quitte la position latérale qu'elle occupait jusqu'ici et passe à l'arrière de la nymphe.

La durée de ce stade est aussi brève que celle du stade III. Ceci pourrait expliquer le faible nombre de larves des stades III et IV récoltées sur le terrain de mai à juillet (*fig. 8*).

2.2.5. — *Stade V.* — La morphologie de cette larve a été décrite sommairement par plusieurs auteurs. KLAPALEK [1889 a] a décrit la larve du dernier stade sous le nom de prénymphe et la prénymphe sous le nom de larve du dernier stade. KRAWANY [1942] indique des structures particulières qu'il nomme ventouses! Il s'agit en fait des aires pédieuses correspondant aux disques imaginaires des futures pattes que l'on voit chez la larve âgée (*fig. 9*). Les téguments sont recouverts de très nombreux tubercules fortement sclérifiés disposés en bandes transverses sur chaque segment du corps. Ces excroissances tégumentaires chitinisées auraient un rôle très important dans la locomotion de la larve.

La tête et les crochets anaux sont petits par rapport au corps. L'aspect général de cette larve est typique des larves matures d'Hyménoptères Apocrites — type vermoïde de BERLAND [1951]. La largeur de la capsule céphalique atteint 0,6 mm chez *A. armatus* parasitant *Silo* et 0,8 mm chez le parasite d'*Odontoceram*. La tête est bien sclérifiée; on peut y reconnaître la plupart des structures existant chez les larves d'Ichneumonides décrites par CALS et SHAUMAR [1965]. Les mandibules sont pluridentées (*fig. 10*). Les glandes salivaires sont très développées. Le système trachéen est nettement visible par transparence sur les larves jeunes. Les stigmates sont peu ou pas discernables sur la larve entière: FISHER [1932] n'en a pas vu, HENRIKSEN [1922] indique la présence de petits stigmates et CLAUSEN [1931] en a observé 9 paires chez *A. gracilis*. Sur les dépouilles larvaires on a pu compter 10 paires de stigmates. Ces stigmates (deux paires thoraciques et huit paires abdominales) seraient fonctionnels durant la seconde partie de la vie de la larve.

Au début du cinquième stade ou juste avant la mue, la larve se place derrière la nymphe qui est encore vivante et intacte en apparence (photo 2). Elle va achever de la consommer en progressant de l'arrière vers l'avant. L'abdomen, puis le thorax et la tête sont vidés de leur contenu. La nymphe est complètement consommée en 3 à 4 jours. La larve de l'Agriotype vide son hôte par succion

comme c'est le cas chez la plupart des larves d'Hyménoptères parasites même si celles-ci possèdent des mandibules bien développées [BERLAND 1951]. Les téguments non assimilés, représentant la dépouille nymphale de l'hôte, sont repoussés au fond de l'étui ou du tube de verre. A ce stade, comme aux stades précédents, la succion se fait sans laisser de trace apparente de blessure. De plus, comme c'est généralement le cas chez les parasites, la larve ménage son hôte en épargnant le plus longtemps possible les structures vitales. Ainsi, même lorsque son abdomen est à moitié dévoré, la nymphe est encore capable d'exécuter des mouvements respiratoires.

La larve a maintenant atteint sa taille maximale et elle est seule à l'intérieur de l'étui de son hôte. Son tube digestif est bourré de nourriture dont la teinte va évoluer graduellement, attestant une digestion progressive. Les déchets s'accumulent dans l'intestin postérieur. L'anus ne s'ouvrira que vers la fin du stade, pendant l'état prénympgal.

Ce cinquième stade dure un mois et demi environ, sans compter la durée de l'état prénympgal (10 à 15 jours). Sur le terrain quelques larves du dernier stade se rencontrent déjà mi-mai, mais il faut attendre le mois de juillet pour que la population entière soit à ce stade (*fig. 8*). Une faible partie des larves semble hiberner à ce stade : on a trouvé des larves en fin de cinquième stade en novembre et en mai (étui nymphal de l'année précédente avec ruban usé). La plupart des larves se nymphosent rapidement.

2.3. — ETHOLOGIE DE LA LARVE DU DERNIER STADE.

C'est pendant le dernier stade larvaire qu'à lieu la délicate transition faisant passer l'Agriotype de l'eau dans l'élément gazeux. Avant cette opération, la larve tisse un cocon en soie, prolongé par un appendice rubané. Au début de ce stade, la consommation de l'hôte est achevée.

2.3.1. — *Tissage du cocon et du ruban. Remplissage du cocon.* Une dizaine de jours après la fin du repas, la larve commence à tisser une cloison vers la partie postérieure (*fig. 11*). Cette cloison isole les restes chitineux de la nymphe que l'Agriotype avait repoussés vers le fond de l'étui ou du tube. Sa construction débute par le dépôt d'un anneau de soie contre les parois, puis cet anneau s'épaissit peu à peu vers l'intérieur pour finalement constituer un disque. Ensuite une deuxième cloison est tissée du côté antérieur, juste sous la pierre de fermeture de l'étui ou au bord du tube de verre. Entre les deux cloisons, un revêtement irrégulier de soie mince est déposé¹.

1. Ce revêtement pourrait être absent à l'intérieur des étuis de Trichoptère.

Le tissage nécessite des changements de position incessants de la part de la larve. Celle-ci est douée d'une étonnante plasticité qui lui permet de se retourner malgré sa taille et l'exiguïté du lieu. Les déplacements sont facilités par les nombreux tubercules chitineux qui couvrent ses téguments. La larve peut aussi repousser les bouchons de soie qui obstruent les tubes de verre. Lors du tissage de la paroi antérieure, la larve ménage une fente à travers laquelle elle poussera le ruban vers l'extérieur¹.

La construction des deux parois dure de 2 à 5 jours. Aussitôt après, la larve commence à confectionner le ruban. Dès le début du tissage de celui-ci, le cocon commence à se remplir de gaz : une petite bulle apparaît du côté antérieur, puis elle grossit petit à petit et bientôt le cocon est plein. Le remplissage dure de 3 à 5 jours pendant lesquels la larve continue à tisser le ruban. A la fin du processus cet appendice atteint 10 à 15 mm de long pour *A. armatus* parasite de *Silo*.

Selon WHITEHEAD [1945], l'approvisionnement en oxygène des jeunes larves est assuré par diffusion à travers les téguments. Plus tard des trachées se développent; au début elles contiennent du liquide, ensuite, de l'air y apparaîtrait par diffusion à partir de l'eau, quoique les stigmates restent clos. Cet air emmagasiné repasserait ensuite dans l'étui et serait à l'origine du remplissage du cocon.

Pour FISHER [1932], le gaz qui remplit le cocon serait, à l'origine, du gaz carbonique provenant de la larve. Ce CO₂ diffuserait ensuite et serait remplacé par de l'oxygène grâce au ruban.

MESSNER [1965], pense que la larve approvisionne le cocon en aspirant les petites bulles d'air qui se formeraient sur le ruban.

Cette troisième explication semble plausible. La larve, par des mouvements appropriés du corps, pourrait provoquer une dépression dans le cocon et aspirer des bulles qui se trouveraient à la surface du ruban. Pour expliquer la présence de bulles, on peut faire appel à une réaction physicochimique hypothétique qui se produirait entre la soie fraîchement tissée du ruban et l'eau, en libérant l'air dissous. Plus simplement, on peut admettre que les eaux agitées que fréquente *Agriotypus* recèlent toujours de minuscules bulles d'air en suspension qui se fixeraient sur le ruban. La partie distale de cet appendice, tissée en premier, a d'ailleurs une structure particulière. Elle serait spécialement élaborée pour le remplissage.

La larve, qui se trouve maintenant dans l'air, continue à tisser le ruban. Celui-ci croît par sa base et est poussé à l'extérieur par la fente de la cloison antérieure, entre la pierre de fermeture et

1. Cette fente pourrait être ouverte secondairement comme le pense MESSNER (1965).

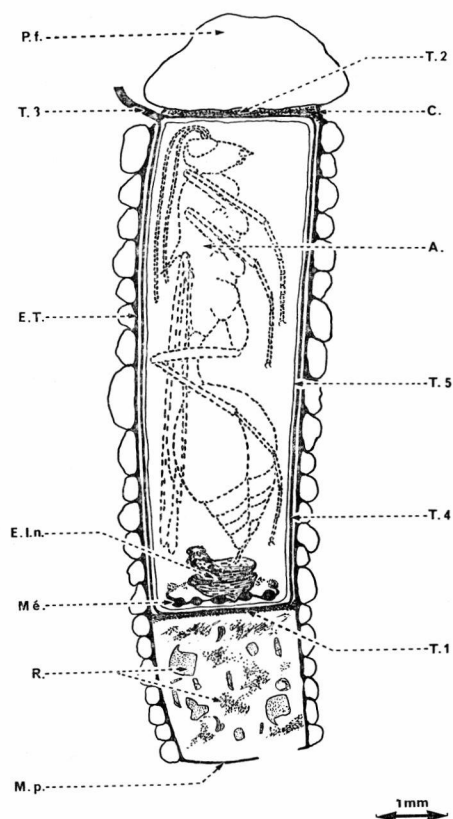


FIG. 11. — Pseudo-coupe sagittale schématique d'un étui de *Silo* infesté par *Agriotypus armatus*. (A. : contour d'un Agriotype ♀ adulte. C. : cordonnet de soie sécrété par le Trichoptère, retenant la pierre antérieure de fermeture; E.l.n. : exuvies larvaire V et nymphale de l'Agriotype; E.T. : étui du Trichoptère avec revêtement interne de soie tissé par celui-ci; Mé. : méconium; M.p. : membrane postérieure en soie, percée de fentes; P.f. : pierre antérieure de fermeture de l'étui; R. : restes de l'exuvie larvaire V et de la dépouille nymphale du Trichoptère; T. : éléments sécrétés par la larve d'Agriotype, dans l'ordre chronologique de tissage; T.1 : cloison postérieure; T.2 : cloison antérieure; T.3 : appendice rubané; T.4 : cocon externe en soie brune forte; T.5 : cocon interne en soie blanchâtre fine).

l'étui nymphal du Trichoptère (fig. 11). Selon MESSNER [1965], le ruban s'allonge d'environ 1 mm par jour à une température de 12,5° C. C'est la valeur moyenne que l'on a obtenue. Il peut cependant croître de plusieurs millimètres par jour, au début de son tissage surtout. La longueur finale, qui est atteinte au laboratoire au bout d'une quinzaine de jours, est voisine de 3 cm, pour une largeur de 0,6 à 1,0 mm chez l'Agriotype attaquant *Silo*. Chez

le parasite d'*Odontocerum*, cette longueur peut atteindre 7,5 cm pour une largeur de 1,3 à 1,5 mm; la moyenne se situe vers 5 cm. Sur le terrain on rencontre rarement des rubans d'une telle longueur car la partie distale, plus fragile, manque fréquemment.

A partir de la base du ruban, la larve continue le tissage et recouvre la totalité des parois de l'étui ou du tube de verre d'une couche assez épaisse de soie brune (fig. 11). D'après MESSNER [1965], le ruban se rattache à l'extrémité antérieure du cocon par une zone en forme de cloche. Le cocon ainsi construit, fermé de toutes parts, fait corps avec les cloisons antérieure et postérieure primitives. Au laboratoire cette opération opacifie presque totalement le tube de verre (photo 3). Pour finir, la larve tisse un doublage interne de soie blanchâtre très fine. Le tissage du cocon proprement dit et de son doublage dure près d'une semaine. Peu de temps après, la larve entre en prénymphe.

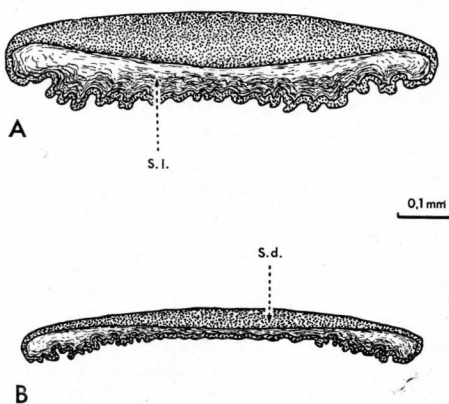


FIG. 12. — Coupes transversales schématisques du ruban. — A : à la base, à quelques mm du cocon; B : à l'extrémité distale. (s.d. : soie à tissage dense; s.l. : soie à tissage lâche).

2.3.2. — *Structure et rôle du ruban.* — MESSNER [1965] a figuré une coupe transversale du ruban et fourni des indications sur sa structure. Les données de cet auteur ont pu être vérifiées et complétées.

L'appendice rubané peut grossièrement être comparé à un tuyau très aplati. Les deux parois, d'épaisseur inégale et constituées d'un tissage dense, sont étroitement appliquées l'une contre l'autre dans la zone médiane (fig. 12). La paroi la plus mince est plissée. Latéralement, des amas d'un tissage plus ou moins lâche, ménagent des espaces libres où l'air peut circuler. Cette structure typique s'observe à la base du ruban où les espaces sont en

communication directe avec l'intérieur du cocon. Lorsqu'on s'éloigne de la base, le ruban s'amincit et les espaces deviennent virtuels. Pour la partie distale, seulement conservée dans les conditions du laboratoire, la minceur est extrême et les deux parois, d'un tissage plus lâche, sont également développées (*fig. 12*). Cette partie distale est de couleur brun clair alors que le reste du ruban est plus foncé. Elle serait utilisée lors du remplissage d'air du cocon.

Le rôle du ruban n'est pas encore clairement démontré. Certains lui attribuaient un rôle dans la fixation de l'étui [PENEAU 1922]. Pour d'autres, il servirait à indiquer qu'un étui est déjà parasité et il serait aussi utilisé comme rampe de sortie par l'imago [OTA 1917]. Le rôle du ruban comme indicateur d'infestation préalable, vis-à-vis de la femelle, semble peu probable : l'apparition de l'appendice a lieu un mois et demi environ après le dépôt de l'œuf, à un moment où peu de femelles pondent encore. Il semble plutôt comme MÜLLER le soupçonnait dès 1889, qu'il ait un rôle respiratoire. Le ruban serait une surface d'échanges entre l'air du cocon et l'eau. L'oxygène et le gaz carbonique contenus dans le cocon seraient en équilibre avec l'O₂ et le CO₂ dissous dans l'eau. La diffusion des gaz à partir du milieu le plus riche (pour le CO₂, l'air du cocon et pour l'O₂, l'eau) vers le milieu le plus pauvre (pour le CO₂, l'eau et pour l'O₂, l'air du cocon) se ferait grâce au ruban et selon la loi de Henry [WHITEHEAD 1945]. Le ruban fonctionnerait comme un « plastron respiratoire » [BENNETT, *in litt.*].

2.4. — PRÉNYMPHE ET NYMPHE.

La prénymphe correspond à un état particulier de la larve du dernier stade qui demeure immobile et présente déjà des caractères laissant deviner l'aspect de la future nymphe. Sa forme est très allongée et une constriction se dessine entre le thorax et l'abdomen (*fig. 9*). Les structures nymphales apparaissent par transparence; les pattes et les taches oculaires se reconnaissent aisément.

C'est pendant cet état qu'a lieu la défécation. Tous les déchets accumulés dans l'intestin postérieur depuis les premiers stades larvaires sont évacués sous forme d'un chapelet brunâtre de 1,5 cm de long environ, appelé méconium. Ce méconium est disposé en rond au fond du cocon, autour de l'extrémité de l'abdomen de la prénymphe (*fig. 11*). L'état prénymphal dure de 10 à 15 jours au laboratoire. Sur le terrain, l'entrée en prénymphe se produit début août et rapidement la majorité de la population atteint cet état. Ce dernier se prolonge jusqu'au début du mois d'octobre (*fig. 8*).

La nymphe, hormis les ailes qui ne sont pas encore dépliées, ressemble à l'adulte. Juste après la nymphose le pétiole est très large; il ne prend sa taille définitive que plusieurs heures après. La jeune nymphe est presque entièrement blanche, avec les yeux et la pointe des mandibules rougeâtres. Elle se pigmente progressivement. Les yeux, les ocelles et les mandibules brunissent puis deviennent noirs. Quelques taches grises apparaissent sur le thorax, puis la mélanisation s'intensifie et s'étend à tout le thorax, à la tête et à l'abdomen. Les extrémités des appendices (antennes, pattes, fourreaux alaires et pièces génitales) sont les dernières à rester grisâtres. Une vingtaine de jours après la nymphose, l'Agriotype est entièrement noir. Le stade nymphal se prolonge durant un mois environ. Les premières nymphes apparaissent, dans le ruisseau, fin août; on en trouve jusqu'à la fin du mois d'octobre (fig. 8).

2.5. — IMAGO.

La mue imaginale se produit en automne, de septembre à octobre. L'insecte parfait se libère de l'enveloppe nymphale, mais il reste à l'intérieur du cocon jusqu'au printemps de l'année suivante (fig. 8 et 13). Dans la nature, les Agriotypes émergent en avril (station A). Les mâles sont toujours les premiers à sortir.

2.5.1. — *Diapause*. — La diapause permet la synchronisation du cycle du parasite avec celui de son hôte [CLAUSEN 1962, FLANDERS 1944]. Pour *Agriotypus*, cette diapause imaginale est obligatoire. Quelles que soient les conditions de température ou d'éclairement, l'imago nouvellement éclos ne sort pas immédiatement de son abri. Une diapause imaginale d'une telle durée (6 à 7 mois) est exceptionnelle pour un adulte qui n'est pas encore passé par une période d'activité. C'est un cas unique parmi les Hyménoptères aquatiques, chez qui, d'ailleurs, la diapause a rarement été étudiée. Pour *Caraphractus cinctus* Walk. (*Mymaridae* parasite d'œuf de *Dytiscidae*), une diapause facultative a lieu au dernier stade larvaire [JACKSON 1961, 1963].

Fréquemment la diapause est levée par les basses températures et si la température reste faible, l'insecte demeure en quiescence et ne sort que lorsque les conditions sont meilleures [JACKSON 1963, STARY 1962]. Il ne semble pas que ce soit le cas pour l'Agriotype. Comme CLAUSEN [1931] on a pu constater qu'un réchauffement brutal des étuis de Trichoptères contenant des Agriotypes adultes, pratiqué à une certaine période de l'année, provoque l'émergence massive et l'envol des imagos dans les minutes qui suivent. C'est ce qui se produit lorsque l'expérience est conduite à partir du mois de mars avec des étuis ayant passé

la mauvaise saison dans la nature ou dans le bain marie du laboratoire (Température : *fig. 1*). La même expérience, pratiquée au mois d'octobre ou novembre, ne provoque aucune émergence immédiate. Si on opère des réchauffements, précédés ou non de refroidissements, entre décembre et mars, les résultats sont variables.

Un réchauffement (de 5 à 20° C ou de 10-13° C à 20° C) provoque l'émergence de la plupart des imagos quelques jours ou plusieurs semaines après. La sortie est d'autant plus rapide que l'écart des températures est plus grand et surtout que l'expérience est pratiquée plus près de la période normale d'émergence des Agriotypes.

Lorsque la température est maintenue vers 5° C, les sorties sont retardées : fin mai, 65 % des individus sont encore dans leurs étuis¹. A une température constante de 10° C, les émergences sont légèrement retardées : les dernières femelles sortent fin mai.

Dans le bain marie d'eau courante (température cf. *fig. 1*), les sorties se font un peu plus tôt que dans la nature : quelques mâles émergent dès décembre et les dernières femelles fin avril début mai. La plus grande partie de la population émerge en mars-avril.

La période de latence que l'on observe parfois entre le début du réchauffement et l'émergence des Agriotypes pourrait s'expliquer par la nécessité pour l'animal d'acquérir une certaine maturité sexuelle. Considérons le cas des femelles.

Les ovaires d'*Agriotypus armatus* comportent 8 à 12 ovarioles² chacun, de type méroïstique polytrophique, comme chez *A. gracilis* [IWATA 1959]. Après la mue imaginale, les ovaires sont très peu développés. Dans les conditions naturelles, ils n'évolueront pratiquement pas jusqu'en février-mars, puis, assez brusquement, la maturation se fera. L'évolution ne se produit pas d'une façon synchrone pour toutes les femelles. Certaines ont un abdomen bourré d'œufs prêts à être déposés lorsqu'elles émergent; pour d'autres, la maturation s'achève après l'émergence. Les femelles qui sortent après une période de réchauffement expérimental peuvent elles aussi être chargées d'œufs parfaitement mûrs, même en février.

1. La nuit du 29 au 30 mai 1969, une panne de réfrigérateur a fait monter la température à 20-25° C, provoquant la sortie immédiate de 10 ♂♂ et 5 ♀♀. Les imagos restants sont sortis début juin (2 ♀♀ et 1 ♂) et fin juin (8 ♀♀), ces dernières à la suite d'une nouvelle élévation brusque de la température. Les sorties avaient débuté en avril; avant le 29 mai, une seule femelle avait quitté son abri.

2. 8 à 10 chez la forme parasitant *Silo* et jusqu'à 12 pour la forme issue d'*Odontoceram*.

L'émergence semble donc se produire lorsque le parasite est mûr ou presque mûr sexuellement. La maturation nécessiterait une certaine quantité de chaleur qu'il est cependant difficile d'exprimer, faute d'expériences précises réalisées dans ce but.

L'intervention de la photopériode comme stimulus déclencheur de l'émergence a été envisagée, malgré la très faible quantité de lumière que peut recevoir un Agriotype dans son cocon au fond du ruisseau. Ce facteur ne semble pas jouer un rôle prépondérant.

2.5.2. — *Durée de vie.* — La durée de vie des imagos d'*Agriotypus* est très variable au laboratoire. Ces insectes ne supportent pas la dessiccation; dans une atmosphère ne présentant pas une humidité voisine de la saturation, ils meurent rapidement.

Pour des parasites sortis dans des conditions voisines des conditions naturelles et placés ensuite dans les petites boîtes d'élevage au bain marie, la durée de vie est d'une vingtaine de jours en moyenne, avec un minimum de quelques jours et un maximum de 5 semaines. Dans la grande cage où l'activité des imagos est plus intense (la température y est plus élevée et la taille de l'enceinte leur permet de voler facilement), cette durée n'excède guère une semaine. De même pour les femelles qui participent à des expériences de ponte, leur durée de vie est inférieure à la moyenne. Par contre, pour les imagos que l'on sortait des étuis durant leur diapause, la survie moyenne atteignait une quarantaine de jours. Les Agriotypes placés à 5° C vivaient nettement plus longtemps que les autres.

Dans le cas des imagos sortis pendant leur diapause, comme pour ceux placés à basse température, leur faible activité permet l'augmentation de leur durée de vie.

2.5.3. — *Ethologie.* — Les imagos passent une très faible partie de leur vie à l'air libre; leurs activités essentielles sont liées à la reproduction.

— Comportement général. — Les Agriotypes sortent de leur cocon en découpant circulairement la paroi antérieure avec leurs mandibules. L'air qui entoure leur corps les porte à la surface sur laquelle ils flottent presque aussitôt. De là ils peuvent prendre leur envol au bout de quelques instants. Les mâles volent plus volontiers que les femelles. Celles-ci se contentent souvent de glisser à la surface de l'eau en battant des ailes. Elles paraissent plus à l'aise dans l'eau que dans l'air.

Au laboratoire, les adultes utilisent différents végétaux comme support; ils ne semblent pas marquer de préférence pour les inflorescences d'Ombellifères comme le note SEDLAG [1959]. La nourriture artificielle, fournie sous forme de gouttes gélifiées, est avidement léchée.

Sur le terrain ils se tiennent tout près de l'eau, sur les troncs d'arbres plongeant dans le ruisseau ou sur d'autres objets partiellement immergés. Les deux sexes peuvent descendre dans l'eau, cependant il est rare d'observer des mâles sous l'eau.

— Comportement reproducteur. — L'accouplement a lieu dans le milieu aérien; il dure de 10 à 30 secondes. Les mâles s'accouplent de nombreuses fois. Pour les femelles, la copulation pourrait être répétée.

Les femelles, dès leur sortie ou quelques jours après, éprouvent une forte attraction pour l'eau et cherchent à y pénétrer. Le comportement est le même pour les femelles vierges et pour celles qui se sont accouplées. Comme de nombreux Hyménoptères, *Agriotypus* présente une parthénogénèse arrhénotoque : les œufs non fécondés produisent des mâles. La sex-ratio est assez variable. Dans la population de l'Aron (Station A), il y a toujours une prédominance de mâles (2 ♀♀ pour 3 ♂♂). Pour les Agriotypes parasites d'*Odontocerum* (Station B), les femelles semblent dominer (2 ♀♀ pour 1 ♂).

Pour descendre dans l'eau, la femelle se sert des supports naturels qu'elle rencontre ou de la rampe d'accès placée pour cet usage dans les boîtes spéciales.

En aucun cas elle ne nage comme l'indiquent plusieurs auteurs [BERTRAND 1954, SCHOUTEDEN 1918]. Ses fortes griffes lui permettent de se tenir fermement au substrat. L'entrée dans l'eau est assez difficile car la femelle doit vaincre une forte tension superficielle. Une fine pellicule d'air enveloppe l'animal et parfois des bulles sont retenues par les ailes ou les pattes. Si la femelle est gênée par une trop grosse bulle, elle s'en débarrasse. Les antennes sont en général collées sur le dos; elles peuvent rester libres ou plus ou moins collées l'une à l'autre (photo 1).

« The antennae, being held within the air bubble, are apparently entirely functionless in so far as locating the host and determining its suitability are concerned » [CLAUSEN 1931]. Cette recherche semble se faire au hasard, à partir du moment où la femelle est sur les pierres dans le ruisseau, c'est-à-dire dans des zones susceptibles de receler des hôtes. Tel est le cas chez certains Hyménoptères parasites [SIMMONDS 1954]. Dès que le parasite a découvert un hôte, ses recherches se limitent ensuite aux environs immédiats de ce premier hôte [VARLEY 1941]. Le rôle de la vue dans la reconnaissance de l'hôte est probablement très faible, car les étuis nymphaux se confondent facilement avec le substrat.

Lorsque la femelle rencontre un étui, elle l'explore pendant plusieurs minutes à l'aide de ses tarses, en faisant des va-et-vient. Si l'hôte convient, elle s'y agrippe fermement et cherche, avec

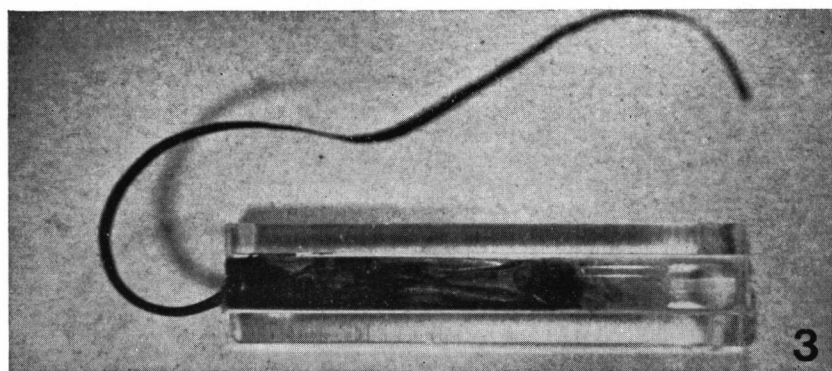
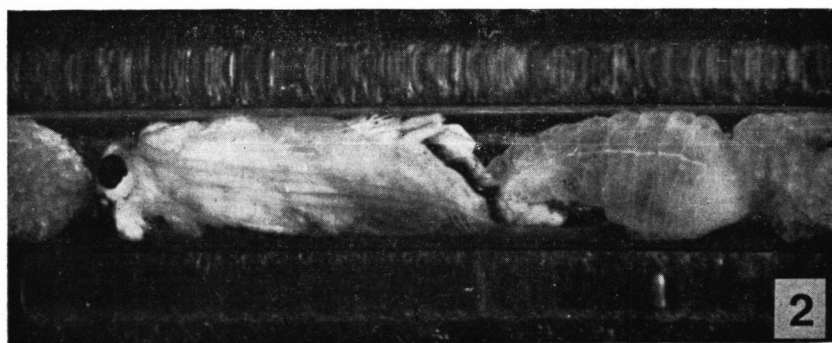
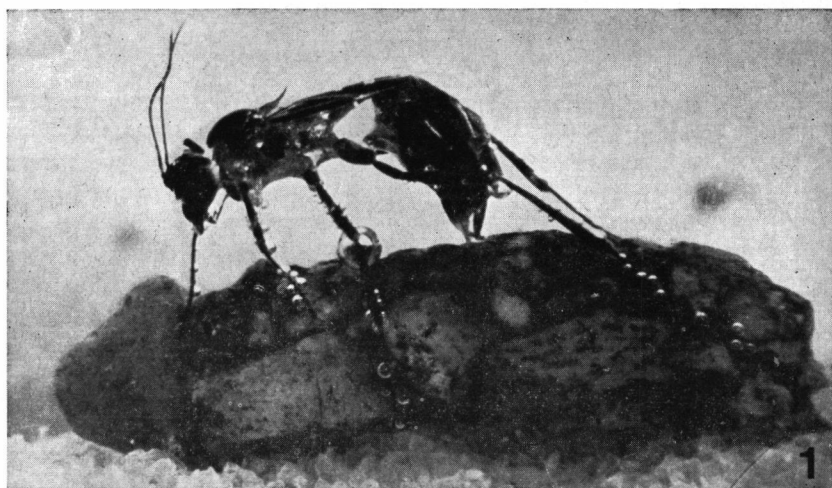


PHOTO 1. — *Agriotypus armatus* femelle pondant dans un étui nymphal de *Silo*. ($\times 9,3$).

PHOTO 2. — Larve du cinquième stade d'*Agriotypus armatus* achevant de consommer une nymphe de *Silo*; la partie postérieure de l'abdomen de l'hôte est entamé. ($\times 9$).

PHOTO 3. — Tube de verre dans lequel s'est développé un *Agriotypus armatus* parasitant *Silo*; le parasite est au stade imaginal. ($\times 4$).

la pointe de son ovipositeur qui paraît sensible [FULTON 1933, DETHIER 1947], un point propice à l'insertion de celui-ci à travers la paroi dorsale de l'étui, entre les grains de sable. Le corps de la femelle est le plus souvent dans l'axe de l'étui, la tête dirigée vers l'avant (photo 1). Dans certains cas, la femelle a cherché à pondre sous la pierre de fermeture antérieure. L'œuf est déposé sur l'hôte ou parfois sur les parois intérieures de l'étui.

L'oviposition dure généralement de 10 à 15 minutes, depuis le début de l'insertion de la tarière jusqu'à son retrait. Quand un hôte a été parasité, la femelle en cherche un autre après une brève période de toilette, et le processus se renouvelle. L'Agriotype femelle peut ainsi rester plusieurs heures dans une eau bien oxygénée et déposer de très nombreux œufs. Dans l'abdomen d'un Agriotype parasite d'*Odontocerum*, on a pu compter jusqu'à 59 œufs mûrs.

Pour remonter à l'air, la femelle peut utiliser les éléments naturels du biotope ou simplement lâcher prise et se laisser porter à la surface. Elle flotte et glissera vers un support sur lequel elle pourra se reposer. Au laboratoire les femelles se reposent sur la plate-forme disposée dans la boîte de ponte, et s'alimentent volontiers après leurs plongées.

De nombreuses observations permettent de dégager quelques remarques quant au choix de l'hôte :

— La femelle pond dans les étuis immobiles de Goeridae et (ou ?) d'*Odontoceridae*. Des essais de ponte dans des étuis de Glossosomatidae ont été observés [MOULINS, com. pers.]. Selon FISHER [1932], la femelle préférerait pondre dans un étui nymphal de Goeridae vide plutôt que dans des étuis occupés appartenant à d'autres familles de Trichoptères.

— L'exploration grâce aux tarses permettrait de reconnaître la structure des étuis appartenant à l'une ou l'autre des deux familles hôtes.

— Les caractères de l'hôte lui-même ne semblent pas intervenir : la ponte peut avoir lieu sur une larve d'Agriotype du dernier stade; dans un même étui coexistaient une larve du cinquième stade qui avait déjà consommé son hôte et une larve du premier stade se déplaçant sur la première.

— La présence fréquente de plusieurs œufs dans un même étui laisse supposer que la femelle n'est pas capable de détecter si un hôte est déjà parasité ou non, à l'encontre de nombreux parasites [SALT 1937, LLOYD 1956, JACKSON 1966]. On sait que dans un tel cas plusieurs larves peuvent éclore, mais une seule arrivera à complet développement.

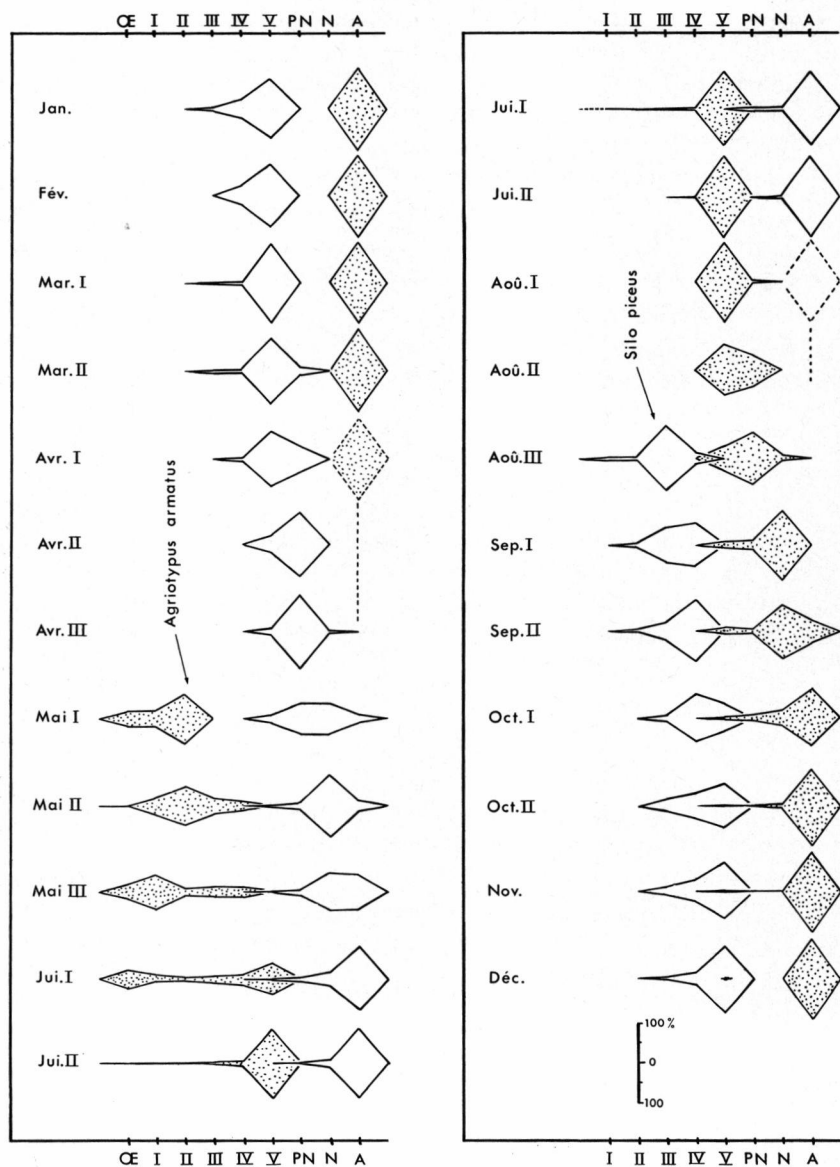


FIG. 13. — Cycles biologiques d'*Agriotypus armatus* et de son hôte *Silo piceus* à la Station A. Chaque polygone représente l'état de la population (hôte en blanc, parasite en gris) à un moment donné au cours de l'année. (OE : œufs; I à V : stades larvaires I à V; P.N. : état prénympal; N. : stade nympal; A : stade imaginal; Jan. : janvier; Fév. : février; Mar. I et Mar. II : première et deuxième quinzaine de mars; Avr. I, Avr. II et Avr. III : première, deuxième et troisième décades d'avril...) Voir figures 2 et 8.

— Certains parasites sont capables de reconnaître l'état du développement auquel se trouve leur hôte [ULLYETT 1936]. Ceci ne doit pas être valable pour *Agriotypus* car on a trouvé des œufs fixés sur des imagos de *Silo* sortis au laboratoire! Ces œufs avaient été déposés sur l'hôte encore situé dans l'étui et à travers la dépouille nymphale prête à être rejetée.

CONCLUSIONS

Silo piceus est une espèce univoltine qui passe la plus grande partie de sa vie au stade larvaire (d'août à avril de l'année suivante). De fin mars à juin elle se rencontre à l'état prénymphal. Le stade nymphal s'étend de fin avril à juillet. Les adultes ont une durée de vie courte. Les stades aquatiques non actifs se déroulent rapidement (fig. 2 et 13). Ainsi, la période propice à *Agriotypus* pour le dépôt de ses œufs est relativement réduite.

Agriotypus est un parasite externe solitaire. Son développement complet, de l'œuf à la mue imaginale, s'effectue en 3 à 4 mois (3 mois et demi pour un Agriotype suivi au laboratoire). La durée du dernier stade larvaire représente près de la moitié de cette durée totale. Le cinquième stade larvaire, stade de transition, marque une étape capitale dans la vie du parasite. Il permet de passer de l'eau, qui est le milieu de vie de l'hôte et des jeunes larves, au milieu aérien dans lequel vivent les adultes.

L'hôte a une durée de développement beaucoup plus longue, qui s'étale de l'été jusqu'au printemps suivant. Le cycle du parasite est synchronisé avec celui de son hôte grâce à une diapause de longue durée que subit l'imago d'Agriotype (fig. 13). Ainsi, le parasite, adulte depuis l'automne, ne prend son envol qu'au printemps suivant, à un moment où l'hôte se trouve à un stade propice à la ponte et est plus facilement accessible : son étui est fixé et le niveau de l'eau est bas. Les femelles ne s'éloignent guère du point où elles sont descendues. Les zones du ruisseau qui présentent de nombreuses facilités pour l'entrée dans l'eau des femelles (faible hauteur d'eau, pierres émergées...), recèlent un pourcentage d'étuis parasités plus grand que celui observé dans les zones profondes, où seuls les hôtes situés sur les bords sont infestés [MESSNER 1965].

L'entrée en prénymphose de l'hôte et l'émergence des Agriotypes seraient déclenchées par le même stimulus. Ce stimulus pourrait être le réchauffement de l'eau ou l'augmentation de la photopériode. La température et la photopériode sont des facteurs étroitement liés dans la nature.

Le problème du choix de l'hôte par l'Agriotype n'est pas encore résolu. Ce problème a des implications taxonomiques. Des travaux ultérieurs devraient permettre de mieux connaître les critères de choix utilisés par les deux formes d'*Agriotypus armatus* et peut-être de préciser cette notion de forme.

Selon STEFFAN [1967], le parasitisme des Agriotypes apparaîtrait comme une association extrêmement spécialisée et ancienne sans doute; cette relation hôte-parasite aurait été établie entre d'anciens Apocrites et les ancêtres terrestres des Trichoptères, bien que les documents paléontologiques semblent infirmer ce fait.

RÉSUMÉ

Ce travail traite d'*Agriotypus armatus*, un Ichneumonide parasite de nymphes de Trichoptères Goeridae et Odontoceridae. Les cycles du parasite et de son hôte ont été étudiés par des prélèvements réguliers effectués sur le terrain et par des techniques particulières au laboratoire.

1. — La famille des Agriotypidae comporte un seul genre avec deux espèces, l'une européenne *A. armatus*, l'autre japonaise *A. gracilis*. L'espèce européenne est polymorphe. Selon l'hôte, deux « formes » sont reconnaissables : une forme « armatus », parasite de Goeridae (*Silo*) et une forme « major », parasite d'Odontoceridae (*Odontocerum*). Les résultats obtenus ne permettent pas d'affirmer qu'il s'agit de deux espèces, de deux sous-espèces ou simplement de polymorphisme.

2. — L'hôte étudié est *Silo piceus* (Goeridae). Cette espèce est univoltine. Son développement larvaire comprend 5 stades; il s'effectue dans 11 types de fourreaux. Les larvules éclosent en juillet-août. L'hivernage a lieu au stade 5. L'entrée en prénymphose se produit en mars-avril. C'est à ce moment que les Agriotypes femelles commencent à pondre.

3. — Le développement larvaire d'*Agriotypus armatus* comprend 5 stades externes. La larve de stade I est agriotypiforme. Les larves des stades II, III et IV, de type vermoïde, se distinguent essentiellement par la taille. Au stade I la larve se place sous les fourreaux alaires de la jeune nymphe et commence à la sucer. Elle demeure là jusqu'au stade IV. Ensuite elle passe à l'arrière de sa victime et achève rapidement de la consommer. La larve de dernier stade occupe tout l'étui du Trichoptère à l'intérieur duquel elle tisse un cocon en soie, prolongé à l'extérieur par un appendice rubané. En même temps, elle remplit ce cocon de gaz.

4. — De l'œuf au stade larvaire IV, le développement dure 5 semaines environ. Le stade V se prolonge durant près de deux mois. La nymphose et la mue imaginale ont lieu en septembre-octobre. L'imago subit ensuite une longue diapause hivernale qui lui permet d'attendre le printemps.

5. — Pendant ce long séjour sous l'eau, c'est le ruban qui, grâce à sa structure vacuolaire, assure les échanges gazeux entre l'air du cocon et l'eau environnante.

6. — L'émergence des adultes peut être provoquée, dans certaines conditions, par une élévation de la température.

7. — La ponte oblige la femelle à demeurer plusieurs heures sous l'eau. La recherche de l'hôte semble se faire pour une part au hasard. La femelle serait capable de reconnaître certains types d'étuis, mais les caractéristiques de l'hôte lui-même semblent peu influencer le comportement de ponte du parasite. De nombreux œufs peuvent être pondus sur un même hôte, mais il y a toujours un seul Agriotype qui parvient à complet développement. *Agriotypus* est un parasite externe solitaire.

THE BIOLOGY OF AGRIOTYPUS ARMATUS CURTIS
(HYMENOPTERA : AGRIOTYPIDAE),
A PARASITE OF PUPAE OF TRICHOPTERA.

This investigation deals with *Agriotypus armatus*, an ichneumonid parasite of pupae of Trichoptera (families Goeridae and Odontoceridae). The life cycles of the parasite and its host have been studied by regular sampling in the field and by special techniques in the laboratory.

1. — The family Agriotypidae contains a single genus with two species, the European *A. armatus* and a Japanese *A. gracilis*. The European species is polymorphic. According to the host, two « forms » are recognizable : an « armatus » form parasitic on Goeridae (*Silo*), and a « major » form parasitic on Odontoceridae (*Odontoceram*). The results do not allow us to state whether it is a question of two species, of two sub-species, or simply polymorphism.

2. — The host in this study is *Silo piceus* (Goeridae). This species is univoltine. Larval development includes 5 instars, and takes place in 11 types of cases. The larvulae hatch in July-August. The wintering takes place in instar 5. Entry into the pre-pupal stage occurs in March-April. It is at this point that *Agriotypus* females start to oviposit.

3. — Larval development of *Agriotypus armatus* includes 5 external instars. Larvae of instar I are agriotypiform. Larvae of instars II, III and IV are vermiform, and are separated chiefly by size. At instar I, the larva places itself under the case wings of the young pupae and starts to suck there. The larva remains there until instar IV. Then it passes to the rear of its victim and rapidly completes the consumption. The last instar larva occupies the whole pupal case of the host and weaves in it a cocoon of silk, which extends outside the case as a ribbon. At the same time, the larva fills the cocoon with gas.

4. — Development from egg to instar IV takes about 5 weeks. Larvae remain in instar V for up to 2 months. Pupation and the imaginal moult take place in September-October. The imago then undergoes a long winter diapause which enables it to wait for the spring.

5. — During this long stay under water, the ribbon with its vacuolated structure allows a gaseous exchange between the air in the cocoon and the surrounding water.

6. — The emergence of the adults is perhaps induced, under certain conditions, by a rise in temperature.

7. — Oviposition compels the female to stay several hours under water. The search for a host seems to be chiefly at random. The female may be capable of recognising certain type of case, but the characteristics of the host itself appear to have little influence on the oviposition behaviour of the parasite. Although a number of eggs can be laid on the same host, only a single *Agriotypus* attains complete development. Therefore *Agriotypus* is a solitary external parasite.

**BIOLOGIE VON *AGRIOTYPUS ARMATUS* CURTIS
(HYMENOPTERA : AGRIOTYPIDAE),
EINEM TRICHOPTERENPUPPENPARASITEN**

Vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit *Agriotypus armatus*, einer Ichneumonide, der die Puppen der Köcherfliegenfamilien Goeridae und Odontoceridae parasitiert. Um den Lebenszyklus des Parasiten und seines Wirtes zu studieren, wurden regelmäßige Aufsammlungen im Freiland und spezielle Untersuchungen im Laboratorium durchgeführt.

1. — Die Familie Agriotypidae besteht aus einer Gattung mit zwei Arten, einer europäischen *A. armatus* und einer japanischen *A. gracilis*. Die europäische ist polymorph. Je nach Wirt kann man zwei « Formen » unterscheiden, eine « *armatus* », welche Goeridae (*Silo*) sowie eine « *major* », welche Odontoceriden (*Odontocera*) parasitiert. Die erzielten Resultats ermöglichen es aber noch nicht, zu entscheiden, ob es sich um zwei Unterarten handelt oder lediglich um Polymorphismus.

2. — Der untersuchte Wirt war *Silo piceus* (Goeridae). Diese Art ist monozyclisch. Ihre Larvalentwicklung umfaßt 5 Stadien. Es werden 11 Köchertypen entwickelt. Die Larven schlüpfen Juli — August. Die Überwinterung findet im 5. Stadium statt. März-April beginnt das Präpupalstadium. Zu dieser Zeit beginnen die Agriotypes Weibchen ihre Gelege abzusetzen.

3. — Bei Larvalentwicklung von Agriotypes sind 5 Stadien zu unterscheiden, die alle ektoparasitisch sind. Das 1. Stadium ist agriotypiform, die 2.-4. Stadien dagegen sind madenförmig und unterscheiden sich vornehmlich durch ihre Größe. Im ersten Stadium befindet sich die Larve unter dem geflügelten Köcher der jungen Puppe und beginnt zu saugen und verbleibt dort bis zum 4. Stadium. Darauf begibt sie sich hinter ihr Opfer und frißt es in ziemlich kurzer Zeit auf. Im letzten Stadium füllt die Larve den gesamten Trichopterenköcher aus und webt im Inneren einen Seidenkokon. Dieser ist nach außen hin in einem bandförmigen Fortsatz verlängert. Zur gleichen Zeit wird der Kokon gasgefüllt.

4. — Vom Ei bis zum 4. Larvenstadium dauert die Entwicklung ungefähr fünf Wochen. Das fünfte Stadium erstreckt sich über zwei Monate. September-Oktober finden Verpuppung und Imaginalhäutung statt. In einer langen Überwinterungspause erwartet die Imago das Frühjahr.

5. — Während des ausgedehnten Aufenthaltes unter Wasser ermöglicht der bandförmige Fortsatz dank seiner Vakuolenstruktur den Gasaustausch zwischen der im umgebenden Wasser gelösten und der im Kokon befindlichen Luft.

6. — Unter gewissen Bedingungen kann das Schlüpfen der Imago durch eine Temperaturerhöhung hervorgerufen werden.

7. — Die Eiablage nötigt das Weibchen mehrere Stunden unter Wasser zu bleiben. Das Auffinden des Wirtes ist offenbar zum Teil dem Zufall überlassen. Das Weibchen scheint zwar verschiedene Köchertypen unterscheiden zu können, aber die Eigenart des Wirtes selbst scheint nur wenig Einfluß auf das Eiablageverhalten zu haben. Zahlreiche Eier können auf ein und denselben Wirt abgesetzt werden. Nur ein einziger *Agriotypus* ist jedoch in der Lage, seine Entwicklung zu vollenden. *Agriotypus* ist ein solitärer Ektoparasit.

TRAVAUX CITÉS

- BERLAND (L.). 1951. — Hymenoptera, in GRASSE (P.P.) : *Traité de Zoologie*, 10 (1), 975 p., Paris.
- BERTRAND (H.). 1954. — *Les insectes aquatiques d'Europe*. 2 : 547 p., Paris.
- BOTOSANEANU (L.). 1967. — Trichoptera, in ILLIES (J.) : *Limnofauna Europaea*. Stuttgart : 285-309.
- BOULETREAU (M.). 1966. — Etude expérimentale de la biologie d'un Hyménoptère entomophage *Pteromalus puparum* L. (Chalcidien). *Diplôme d'Etudes Supérieures de Sciences Naturelles*, Lyon.
- CALS (P.) et SCHAUMAR (N.). 1965. — Biologie et morphologie larvaire comparées de trois Ichneumonides Pimplines. *Annls. Sci. nat.*, 7 (4) : 767-790.
- CLAUSEN (C.P.). 1931. — Biological observations on *Agriotypus* (Hymenoptera). *Proc. ent. Soc. Wash.*, 33 : 29-37.
- CLAUSEN (C.P.). 1962. — *Entomophagous Insects*. 688 p., New York.
- CURTIS (J.). 1832. — The genera of Insects : *Agriotypus armatus*. *Br. Entomology*, 3 : 389.
- DETHIER (V.G.). 1947. — The response of hymenopterous parasites to chemical stimulation of the ovipositor. *J. exp. Zool.*, 105 : 199-207.
- FISCHER (F.C.J.). 1965. — Trichopterorum Catalogus. Vol. VI, Calamoceratidae, Philorheithridae, Ondotoceridae, Leptoceridae pars 1. *Ned. Ent. Vereen. Amsterdam*, 242 p.
- FISCHER (F.C.J.). 1967. — Trichopterorum Catalogus. Vol. VIII, Goeridae, Limnephilidae pars 1. *Ned. Ent. Vereen. Amsterdam*, 263 p.
- FISHER (K.). 1932. — *Agriotypus armatus* (Walk.) (Hymenoptera) and its Relations with its Host. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 451-461.
- FLANDERS (S.E.). 1944. — Diapause in the parasitic Hymenoptera. *J. econ. Ent.*, 37 : 408-411.
- FULTON (B.B.). 1933. — Notes on *Habroclytus cerealellae*, parasite of the Angoumois Grain Moth. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 36 : 536-552.
- GRENIER (S.), DÉCAMPS (H.) et GIUDICELLI (J.). 1969. — Les larves de Goeridae (Trichoptera) de la faune de France. *Taxonomie et Ecologie. Annls Limnol.*, 5 (2) : 129-161.

- HANSELL (M.H.). 1968. — The house building behaviour of the caddis fly larva *Silo pallipes* Fabricius : I. The structure of the house and method of house extension. *Anim. Behav.*, **16** : 558-561.
- HENRIKSEN (K.L.). 1922. — Notes upon some aquatic Hymenoptera. *Annls Biol. lacustre*, **11** : 19-37.
- HEYMONS (R. und H.). 1909. — Hymenoptera, in BRAUER : *Die Süs-swasserfauna Deutschlands*, Jena, **7** : 27-36.
- HICKIN (N.E.). 1967. — *Caddis larvae* α , the *British Trichoptera*. 476 p., London.
- IWATA (K.). 1959. — The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera : Part IV. Proctotrupoidea and Agriotypidae (Ichneumonidae) with descriptions of ovarian eggs. *Kontyû*, **27** : 18-20.
- JACKSON (D.J.). 1961. — Diapause in an aquatic Mymarid. *Nature, Lond.*, **192** : 823-824.
- JACKSON (D.J.). 1963. — Diapause in *Caraphractus cinctus* Walker (Hymenoptera, Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae (Coleoptera). *Parasitology*, **53** : 225-251.
- JACKSON (D.J.). 1966. — Observations on the biology of *Caraphractus cinctus* Walker (Hymenoptera, Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae (Coleoptera) : III. The adult life and sex-ratio. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **118** : 23-49.
- JASKOWSKA (J.). 1960. — Pierwsze w Polsce stanowisko *Agriotypus armatus* Walk. (Hymenoptera, Agriotypidae). *Polskie Pismo ent.*, **30** : 403-404.
- JASKOWSKA (J.). 1968. — Wytepowanie *Agriotypus armatus* Walk. (Hymenoptera, Ichneumonidae) na Pomorzu Zachodnim. *Polskie Pismo ent.*, **38** : 289-299.
- KLAPALEK (F.). 1889 a. — *Agriotypus armatus* (Walker), Curtis; its life history and geographical distribution. *Entomologist's mon. Mag.*, **25** : 339-343.
- KLAPALEK (F.). 1889 b. — *Agriotypus major* Siebold. *Entomologist's mon. Mag.*, **25** : 434.
- KRAWANY (H.). 1942. — Zur Entwicklung des *Agriotypus armatus* Walk. *Int. Revue Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **42** : 388-393.
- LESTAGE (S.A.). 1921. — Trichoptera, in ROUSSEAU (E.) : *Les larves et nymphes aquatiques des insectes d'Europe*. 967 p. Bruxelles.
- LLOYD (D.C.). 1956. — Studies of parasite oviposition behaviour; 1. *Mastrus carpocapsae* Cushman (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Can. Ent.*, **88** : 80-89.
- MAYR (E.). 1963. — *Animal Species and Evolution*. 797 p., Cambridge, Massachussets.
- MAYR (E.). 1969. — *Principles of systematic zoology*. 428 p., New York., London.
- MESSNER (B.). 1965. — Bemerkungen zur Biologie von *Agriotypus armatus* Walk. (Hymenoptera, Agriotypidae). *Zool. Anz.*, **174** (4/5) : 354-362.
- MÜLLER (G.W.). 1889. — Ueber *Agriotypus armatus*. *Zool. Jb. Systematik*, **4** : 1132-1134.
- MÜLLER (G.W.). 1891. — Noch einmal *Agriotypus armatus*. *Zool. Jb. Systematik*, **5** : 689-691.
- NIELSEN (A.). 1942. — Ueber die Entwicklung und Biologie der Trichopteren mit besonderer Berücksichtigung der Quelltrichopteren Himmerlands. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **17** : 255-631.
- OTA (N.). 1917. — « Observations sur une espèce d'Agriotypidae japonaise ». *Zool. Mag.*, **29** : 281-285. (en japonais).

- PÉNEAU (J.). 1922. — Présence en Loire-Inférieure de *Agriotypus armatus* Walker (Ins. Hymen.) parasite des Phryganes. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, série 4, 2 : 81-83.
- ROSS (H. H.). 1964. — Evolution of Caddisworm cases and nets. *Am. Zoologist*, 4 : 209-220.
- ROSS (H. H.). 1967. — The evolution and past dispersal of the Trichoptera. *A. Rev. Ent.*, 12 : 169-206.
- SALT (G.). 1937. — Experimental studies in insect parasitism : V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. *Proc. R. Soc.*, 122 : 57-75.
- SCHOOTEDEN (H.). 1918. — Fourreaux de Phryganes parasités par l'*Agriotypus armatus*. *Annls Soc. ent. Belg.*, 1 : 48-49.
- SEDLAG (U.). 1959. — Hautflügler III : Schlup — und Gallwespen. 84 p., Wittenberglutherstadt.
- SIEBOLD (C. von). 1858. — Ueber *Agriotypus armatus* und *Trichostoma picicorne*. *Amtl. Ber. Vers. Dt. Naturf. Karlsruhe*, 34 : 211.
- SIEBOLD (C. von). 1861. — Ueber *Agriotypus armatus*. *Stettin. ent. Ztg.*, 22 : 59-61.
- SILTALA (A. J.). 1907. — Trichopterologische Untersuchungen : II. Ueber die postembryonale Entwicklung der Trichopteren Larven. *Zool. Jb.*, Suppl. 9 : 309-626.
- SILTALA (A. J.). 1909. — Trichoptera (der Laich), in BRAUER : *Die Süßwasserfauna Deutschlands*, Jena, 5/6 : 203-208.
- SIMMONDS (F. J.). 1954. — Host finding and selection by *Spalangia drosophilae* Ashm. *Bull. ent. Res.*, 45 : 527-537.
- STARY (P.). 1962. — Bionomics and ecology of *Ephedrus pulchellus* Stelfox an important parasite of the leaf-curling aphids in Czechoslovakia, with notes on the diapause (Hym. Aphidiidae). *Entomophaga*, 7 (2) : 91-100.
- STEFFAN (A. W.). 1967. — Ectosymbiosis in Aquatic Insects, in HENRY (S. M.) : *Symbiosis*, Vol. II, New York, London : 207-289.
- THIENEMANN (A.). 1916. — Ueber Wasser Hymenopteren. *Z. wiss. Insekt-Biol.*, 12 : 49-54.
- TSUDA (M.). 1942. — « *Psilotreta kisoensis* parasité par *Agriotypus* ». *Shokubutsu Z Dōbutsu*, 10 (2) : 69 (en japonais).
- TSUDA (M.). 1962. — Hymenoptera. *Aquatic Entomology*, Hokuryukan, Tokyo : 215-217 (en japonais).
- ULLYETT (G. C.). 1936. — Host selection by *Microplectron fuscipennis* Zett. (Chalcididae, Hymenoptera). *Proc. R. Soc.*, 120 : 253-291.
- VARLEY (G. C.). 1941. — On the search for hosts and the egg distribution of some chalcid parasites of the knapweed gallfly. *Parasitology*, 33 : 47-66.
- WALKER. 1836. — *Agriotypus armatus*. *Ent. Mag.*, 3 : 412.
- WATERSTON (J.). 1930. — New parasitic Hymenoptera : *Agriotypus gracilis* sp. n. (family, Agriotypidae; genus, *Agriotypus* Curt.). *Ann. Mag. nat. Hist.*, 5 (10) : 244-246.
- WHITEHEAD (H.). 1945. — Notes on the biology of *Agriotypus armatus* (Walk). *Naturalist, Hull*, 815 : 123-126.