

**Attaques de *Prionyx thomae* (Fabricius, 1775)
(Hymenoptera, Sphecidae) sur un criquet ravageur,
Rhammatocerus schistocercoides (Rehn, 1906), au Brésil
(Orthoptera, Acrididae).**

Michel LECOQ* & Ivo PIEROZZI JR.**

*CIRAD-GERDAT-PRIFAS B.P. 5035, F - 34032 Montpellier Cedex 1

**EMBRAPA-NMA, Av. Júlio Soares de Arruda, 803 Pq. São Quirino C.P. 491 13.001-970 Campinas SP
Brésil

Résumé. – Des attaques de *Prionyx thomae* (Fabricius) (Hym., Sphecidae) sur *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn) (Orth., Acrididae) ont été observées dans des zones de savanes de l'état du Mato Grosso au Brésil. Ces régions sont des aires traditionnelles de pullulations pour ce criquet qui est devenu, après 1984 et le développement de l'agriculture, une sérieuse source de préoccupations pour les fermiers locaux et les entomologistes. Le comportement d'attaque est décrit et comparé aux données de la littérature. Le rôle de cette guêpe comme éventuel agent de contrôle des populations de criquets est discuté.

Summary. – *Prionyx thomae* (Fabricius) (Hym., Sphecidae) attacks on *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn) (Orth., Acrididae) were observed in savanna areas in the State of Mato Grosso, Brazil. These regions are traditional zones where grasshoppers pullulate; but since 1984, after recent agricultural colonization, the insect has become a serious worry for farmers and entomologists. Wasp attack behaviour, observed in the field, is described and compared with records in the literature. The role of wasps as natural control agent for grasshopper populations is discussed.

Mots clés. – Comportement d'attaque, *Sphecidae*, *Acrididae*, *Rhammatocerus*, *Prionyx*, Brésil

Depuis 1984, des pullulations importantes du criquet *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) sont signalées dans l'état du Mato Grosso au Brésil. L'espèce était jusqu'à une époque récente considérée comme inoffensive. Elle cause maintenant de grandes préoccupations aux agriculteurs locaux. Le déterminisme de ces pullulations a longtemps été peu clair. On a fréquemment fait intervenir le développement agricole accéléré des zones concernées à partir des années 80. Il y aurait eu création de nouveaux biotopes favorables au criquet du fait de la déforestation intensive des terres pour leur transformation en zones de cultures ou de pâturages, et/ou apparition d'un déséquilibre écologique qui aurait provoqué une réduction importante des ennemis naturels des criquets et favorisé ainsi leurs pullulations (CARBONELL, 1988, COSENZA, 1987, COSENZA, CURTI & PARO, 1990). Aucune de ces hypothèses n'a, cependant, été argumentée scientifiquement. Ce qui ne les a pas empêchées, depuis une dizaine d'années, d'être régulièrement reprises et de devenir ainsi, peu à peu, des sortes de vérités premières (LECOQ & PIEROZZI JR., 1994).

En 1992, dans le cadre d'un projet multidisciplinaire, nous avons entrepris un travail de recherche destiné à éclaircir le déterminisme des pullulations de ce criquet et à établir les bases scientifiques du problème acridien au Mato Grosso (MIRANDA *et al*, 1994). Nous avons pu montrer, en particulier, que l'explication des pullulations intempêtes de cette

espèce ne peut être recherchée – contrairement aux hypothèses généralement en vigueur jusque là – dans le développement agricole accéléré des zones concernées à partir des années 80. Le phénomène est en réalité fort ancien (LECOQ & PIEROZZI JR., 1995).

Durant la phase de collecte des données bioécologiques sur le criquet, nous avons pu observer des densités parfois importantes d'un Sphecidae, accompagnant les essaims de criquets qui nomadisent dans les zones de « campo » et « campo-cerrado » (savanes et savanes arbustives) pendant la saison sèche et le début de la saison des pluies, d'avril à octobre, parcourant au gré des vents des distances relativement réduites. De tels Sphecidae avaient déjà été signalés s'attaquant aux essaims de *R. schistocercoides*. Leur utilisation possible en lutte biologique avait souvent été mise en avant (COSENZA, 1987). Des échantillons de cette guêpe ont été collectés et identifiés par A.S. Menke, du Smithsonian Institute (Washington, D.C., U.S.A.) comme appartenant à l'espèce *Prionyx thomae* (Fabricius, 1775).

Prionyx Van der Linden est un genre cosmopolite, connu pour la vaste répartition géographique de la majorité de ses 56 espèces, dont 13 se rencontrent dans la région néotropicale. Il s'agit d'un genre de caractérisation difficile du fait de sa diversité morphologique. La longueur du corps des espèces qui le composent varie de 6,5 à 35 mm; la couleur de base est le noir mais, fréquemment, le gaster (partie globulaire formée par les derniers segments de l'abdomen) est totalement ou partiellement rouge (BOHART & MENKE, 1976).

Les proies, d'après la littérature, sont constituées exclusivement d'acridiens. Ces guêpes construisent, dans la majorité des cas, des nids solitaires, à l'exception de *P. spinolae* (Smith, 1856) dont les nids sont coloniaux et peuvent regrouper une centaine d'individus (BOHART & MENKE, 1976).

Certaines espèces de *Prionyx* sont considérées comme d'importants ennemis naturels des acridiens migrants. De fortes densités de *P. crudelis* (Smith, 1856) ont ainsi été observées au sein d'essaims de criquets pèlerins, *Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775), en Afrique orientale. On a avancé que ces guêpes pourraient suivre les criquets dans leur migration sans que cela puisse cependant être prouvé (HASKELL, 1955; WILLIAMS, 1933).

Selon BOHART & MENKE (1976), *P. thomae* est répartie des Etats-Unis à l'Argentine. D'un point de vue systématique, ces auteurs réunissent l'espèce dans un groupe aux caractéristiques suivantes: griffes possédant de 3 à 5 dents; premier et second articles antennaires du mâle fréquemment nettement plus petits que les suivants; clypeus et labre des femelles possédant une échancrure en forme de « U »; articles antennaires à placodes plats et non dentelés (chez toutes les espèces, à une exception près).

Le comportement de chasse et d'attaque de *P. thomae* contre *Rhammatocerus schistocercoides* a pu être observé en détail à l'occasion des travaux de terrain réalisés au Mato Grosso, principalement sur la Chapada dos Parecis, dans diverses localités des communes de Campo Novo dos Parecis et de Comodoro (fig. 1). Les observations ont été essentiellement réalisées pendant la saison sèche et le début de la saison des pluies, de mai à novembre, période pendant laquelle ce criquet se rencontre à l'état imaginal.

Comme signalé pour d'autres membres de ce groupe, *P. thomae* capture ses proies avant de construire son nid (contrairement à d'autres espèces qui construisent leur nid d'abord et ne recherchent une proie qu'ensuite; BOHART & MENKE, 1976).

Les guêpes accompagnent les essaims de criquets qui, aux heures les plus chaudes, sont constamment en phase de progression. Cependant, dans ces essaims de type « roulant » – comportement classique décrit par de nombreux auteurs (UVAROV, 1977) –

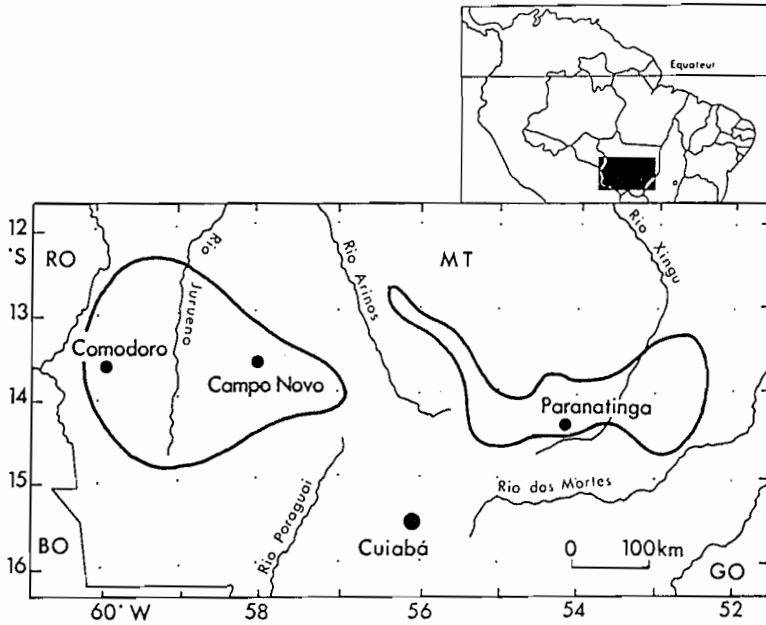


Fig. 1. - Principales zones de pullulation rapportées depuis le début du siècle de *Rhammatocerus schistocercoides* au Mato Grosso. (GO, Goiás; MT, Mato Grosso; RO, Rondônia; BO, Bolivie).

pendant que certains individus sont en vol, une très importante fraction de la population demeure au sol. L'attaque de la guêpe s'effectue toujours sur les criquets posés. Le comportement de chasse et d'attaque est particulièrement facile à étudier dans les zones à végétation clairsemée ou sur les pistes sableuses lorsqu'elles sont traversées par un essaim. Il est alors possible d'observer des dizaines de guêpes passant en vol à quelques centimètres au-dessus des milliers de criquets posés au sol. D'innombrables ouvertures sont également fréquemment notées et correspondent aux nids déjà creusés par les guêpes, abandonnés ou non encore rebouchés.

Les criquets, lorsqu'ils s'aperçoivent de l'approche de la guêpe, manifestent un comportement de défense caractéristique et spectaculaire, levant simultanément et brusquement leurs deux pattes postérieures. Cette attitude peut correspondre à un simple acte mécanique destiné à éloigner la guêpe. Mais il permet également au criquet de présenter aux yeux de l'attaquante les parties inférieures de ses fémurs postérieurs, vivement colorées en bleu, coloration qui pourrait avoir une valeur dissuadante. Les criquets, à mesure de l'avance de la guêpe, relèvent leurs pattes postérieures puis les rabaisent après le passage de l'attaquante, donnant naissance à une « onde » bleutée très spectaculaire à la surface de l'essaim.

Une guêpe peut ainsi passer beaucoup de temps pour se procurer une proie, survolant l'essaim en permanence, n'arrivant que rarement à concrétiser une attaque et étant souvent obligée de « reculer » devant les réactions de défense des criquets.

La guêpe est pratiquement quatre fois plus petite que sa proie, aussi tout ce processus, recherche, attaque et déplacement de la proie jusqu'au nid, exige de sa part une importante dépense d'énergie.

Quand la guêpe arrive enfin à capturer un criquet, elle introduit son aiguillon dans les parties les plus molles du corps, au niveau des membranes intersegmentaires de

l'abdomen. L'effet du venin semble presque immédiat, la proie s'immobilisant quelques secondes après la piqûre.

La guêpe tire alors sa proie sur le sol, à califourchon sur le dos du criquet, le tenant avec ses mandibules et ses pattes antérieures, progressant avec ses pattes médianes et postérieures. Ce déplacement laisse fréquemment un sillon caractéristique sur une distance variable pouvant atteindre quelques mètres. Ayant localisé un emplacement convenable, la guêpe laisse le criquet et commence à creuser un nid dans le sol sableux.

Au cours de ce transport, il n'est pas rare d'observer une concurrence avec d'autres guêpes qui tentent de s'approprier la proie. Il peut également arriver que la guêpe, sans motif apparent, abandonne le criquet après l'avoir tiré sur plusieurs mètres.

La guêpe commence à creuser le nid avec ses mandibules et de légers mouvements des pattes antérieures. Avec ses pattes postérieures, elle rejette la terre vers l'arrière. La guêpe peut s'arrêter de creuser plusieurs fois pour marcher ou voler aux alentours de l'orifice du nid, pendant que la proie demeure immobile au voisinage.

Bien que cela ait été signalé dans la littérature (FERTON, 1923), nous n'avons pas observé de comportement de succion, par la guêpe, des "sucs" sortant de la bouche du criquet. En effet, certaines espèces de *Sphécidae* paralysent apparemment leurs proies simplement pour se nourrir. Ce comportement d'alimentation sur les liquides corporels des proies a été souvent signalé chez d'autres espèces d'hyménoptères entomophages (CLAUSEN, 1972, PIEROZZI JR. & HABIB, 1993). FERTON (1923) mentionne que *P. subfuscatus* (Dahlbom, 1845) peut piquer et paralyser indifféremment les mâles et les femelles de diverses espèces acridiennes, mais n'utilise les criquets mâles que pour s'alimenter des liquides corporels, réservant les criquets femelles pour y déposer ses oeufs.

Le nid creusé par *P. thomae* est petit, avec seulement une cellule et abrite une seule proie. Le canal qui conduit à la cellule fait approximativement 5 à 8 cm de long ; il est creusé en diagonale dans le sol jusqu'à une profondeur de 4 à 5 cm. L'oeuf de la guêpe, de coloration blanc jaunâtre, est déposé sur la bordure supérieure de la membrane de la coxa postérieure du criquet, garantissant ainsi à la future larve, après l'éclosion, un accès facile à l'intérieur du corps de la proie. Toutes les observations réalisées ont révélé une position identique de l'oeuf. Au bout de une à deux minutes, la guêpe ressort du trou et en bouche rapidement l'orifice en rabattant du sable avec ses pattes.

Des études plus approfondies, qui compléteraient les informations sur le comportement de cette guêpe et présenteraient des données précises sur sa bio-écologie, contribueraient à une meilleure compréhension du complexe écologique lié au problème acridien au Mato Grosso. Il convient cependant de signaler que rien ne justifie jusqu'à présent les allégations selon lesquelles *P. thomae* serait, potentiellement, un agent de contrôle biologique prometteur. Du fait de son abondance, des allusions ont fréquemment été faites, en particulier dans la presse brésilienne, concernant cette éventualité. Malgré son association constante avec *R. schistocercoides*, rien ne prouve que cette guêpe pourrait se révéler suffisamment efficace pour contrôler une pullulation de criquets. De telles attaques de *Sphex* ont d'ailleurs été fréquemment notées de par le monde sur diverses populations acridiennes et leur utilisation possible en lutte biologique souvent évoquée mais jamais matérialisée. Ainsi, dans le sud de la France, en Crau, lors de pullulations du Criquet marocain *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) on observe très souvent une forte prédation par *Prionyx subfuscatus* (VAYSSIERES, 1921, FOUART, com. pers. 1995).

Par ailleurs, d'une manière générale, les pullulations acridiennes sont largement liées aux facteurs abiotiques et, en particulier, à des enchaînements de conditions

météorologiques particulières. Nos récentes recherches sur le sujet montrent que *R. schistocercoides* n'échappe pas à la règle. Plusieurs auteurs ont souligné que les facteurs biotiques de régulation des populations ne jouent qu'un rôle mineur en comparaison aux facteurs abiotiques (DEMPSTER, 1963, UVAROV, 1977), même si des recherches récentes laissent présumer que des interactions plus complexes doivent intervenir (JOERN & GAINES, 1990). Actuellement, dans le contexte de la lutte contre les criquets ravageurs, il est unanimement reconnu que le contrôle biologique classique (par utilisation de parasitoïdes, par exemple) se heurte à de très nombreux obstacles et est impraticable (PRIOR & GREATHEAD, 1989). La seule voie prometteuse actuelle (en plus de l'utilisation de nouveaux insecticides) est constituée par les agents pathogènes, plus particulièrement les champignons, utilisés sous la forme de «bio-insecticides» (GREATHEAD & PRIOR, 1990, LAUNOIS-LUONG *et al.*, 1994, LECOQ, 1991, PRIOR, 1992).

Le problème acridien au Mato Grosso ne pourra se résoudre que dans le cadre du développement et de l'application d'un programme préventif de surveillance et de lutte intégrée (LECOQ & PIEROZZI JR., sous presse). Contrairement au problème économique qui est récent et remonte à l'introduction de l'agriculture dans les années 80, le phénomène des pullulations de criquet au Mato Grosso est très ancien. Les criquets ont pullulé très certainement depuis des milliers d'années dans ces régions et, vraisemblablement, continueront d'y pulluler à l'avenir au gré des conditions écologiques.

REMERCIEMENTS. – Ce travail a bénéficié d'un financement de la Communauté européenne. Les auteurs tiennent à remercier tout particulièrement le Secrétariat à l'agriculture de l'état du Mato Grosso pour son appui constant, ainsi que les sociétés ALCOMAT et COPRODIA pour l'intérêt qu'elles ont manifesté pour les recherches entreprises et les facilités logistiques qui leur ont été offertes.

AUTEURS CITÉS

- BOHART R.M. & MENKE A.S., 1976. – *Sphecid wasps of the world. A generic revision*. Berkeley : University of California Press, IX + 695 pp.
- CARBONELL C.S., 1988. – *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), especie perjudicial para la agricultura en la region centro oeste de Brasil (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). *Boletim do Museu Nacional de Rio de Janeiro, Zoologia*, **318**:1-17.
- CLAUSEN C.P., 1972. – *Entomophagous insects*. New York : Hafner Publishing Company, 688 pp.
- COSENZA G.W., 1987. – *Biologia e controle do gafanhoto Rhammatocerus sp.* Planaltina, DF, Brésil : EMBRAPA-CPAC, Documentos n°25, 23 pp.
- COSENZA G.W., CURTI J. B. & PARO H., 1990. – Comportamento e controle do gafanhoto *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) no Mato Grosso. *Pesquisa agropecuaria Brasileira*, **25** (2) : 173-180.
- DEMPSTER J.P., 1963. – The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, **38** : 490-529.
- FERTON C., 1923. – *La vie des abeilles et des guêpes. Oeuvres choisies, groupées et annotées par E. Rabaud et F. Picard*. Paris : Chiron, 376 pp.
- GREATHEAD D. J. & PRIOR C., 1990. – The regulation of pathogens for biological control, with special reference to locust control. In: *Workshop on health and environmental impact of alternative control agents for desert locust control. Oslo, 14-17 january, 1990. Proceedings* (Somme L. et Bic S. W. éd.). Oslo: NORAGRIC Occasional Paper Series C, Development and Environment n°5. Pp. 67-80.
- HASKELL P.T., 1955. – Further observations on the occurrence of *Sphex aegyptius* Lep. (Hym. Sphecidae) with swarms of the Desert Locust. *Entomologist's monthly Magazine*, **91** : 284-285.

- JOERN A. & GAINES S.B., 1990. – Population dynamics and regulation in grasshoppers. In: *Biology of grasshoppers* (Chapman, R.F. et Joern, A. éd.). New York: John Wiley & Sons. Pp. 415-482.
- LAUNOIS-LUONG M.H., RACHADI T. & DEUSE J., 1994. – Les biopesticides en lutte antiacridienne. *Insectes*, 92 (1): 2-5.
- LECOQ M. 1991. – *Gafanhotos do Brasil: natureza do problema e bibliografia*. Montpellier, France: CIRAD, 157 pp.
- LECOQ M. & PIEROZZI Jr. I., 1994. – *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil. *Essai de synthèse bibliographique*. Montpellier, France: CIRAD, 89 pp.
- 1995. – *Rhammatocerus schistocercoides* Locust Outbreaks in Mato Grosso (Brazil): a long-standing phenomenon. *The International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, 2: 45-53
- sous presse. – Vers une nouvelle stratégie de lutte contre *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil. In: *New Strategies in Locust Control* (Krall S. & Ba Diallo D. éd.). Basel, Allemagne: Birkhäuser Vlg.
- MIRANDA E.E. de, PIEROZZI Jr. I., BATISTELLA M., DURANTON J.-F. & LECOQ M., 1994. – Static and dynamic cartographies of the biotopes of the grasshopper *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) in the State of Mato Grosso, Brazil. In: *Proceedings International Symposium on Resource and Environmental Monitoring (ISPRS)*. ECO'RIO, Rio de Janeiro, Brazil, 26-30 septembre 1994, 30(7b). São José dos Campos, Brésil: National Institute of Space Research, INPE. Pp. 67-72.
- PIEROZZI JR. I. & HABIB M.E.M., 1993. – Aspectos biológicos e de comportamento dos principais parasitos de *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae), em Campinas, SP. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 22: 317-323.
- PRIOR C., 1992. – Discovery and characterization of fungal pathogens for locust and grasshopper control. In: *Biological Control of Locusts and Grasshoppers* (Lomer C. J. & Prior C. éd.). Oxon, Grande Bretagne: C.A.B. International. Pp.159-180.
- PRIOR C. & GREATHEAD D. J., 1989. – Biological control of locusts: the potential for the exploitation of pathogens. *FAO, Plant Protection Bulletin*, 37: 37-48.
- UVAROV B.P., 1977. – *Grasshoppers and locusts*. Vol. 2. London: Centre for Overseas Pest Research, 613 pp.
- VAYSSIERES P., 1921. – La lutte contre le Criquet marocain (*Doclostaurus maroccanus* Thunb.) en Crau en 1920. *Annales des Epiphyties*, 7:117-167.
- WILLIAMS L.H., 1933. – Observations on the Desert Locust in East Africa for July 1928 to April 1929. *Annals of applied Biology*, 20: 463-497.
-