

BIOLOGIE ET ECOLOGIE DE CHORTHIPPUS
MOLLIS (CHARPENTIER 1825) ET CHORTHIPPUS
BIGUTTULUS (LINNE 1758) (ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)
DANS 3 STATIONS DU PIED DU JURA.

PHILIPPE THORENS
Licencié en Biologie

Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel (Suisse)
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences.

Direction Prof. Willy Matthey (Laboratoire d'écologie animale et d'entomologie).

Examen soutenu le 22 septembre 1992, présentation publique le 12 novembre 1992.

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Biologie et écologie de *Chorthippus mollis*
(Charpentier, 1825) et *Chorthippus biguttulus*
(Linné, 1758) (Orthoptera, Acrididae) dans
trois stations du pied du Jura

de Monsieur Philippe Thorens

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

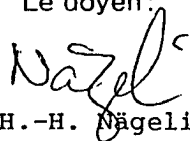
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs W. Matthey, W. Geiger, A. Nadig
(Coire) et A. Gueguen (Rennes).

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 1er juin 1994

Le doyen:



H.-H. Nägeli

Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécal

P. THORENS

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2007 Neuchâtel

A new taxonomic character to separate Chorthippus biguttulus (L.) and C. mollis (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): the colour of the oothecal foam. – The two sibling species *Chorthippus biguttulus* (L.) and *C. mollis* (CHARP.) have ootheca with foam of two different colours which are easy to observe and are constant in the populations studied (at the south foot of the Jura–Switzerland and France). The two colours are characterised with the help of a standard method. This taxonomic character adds a new element to our knowledge of two species which are morphologically and ecologically very difficult to separate.

INTRODUCTION

Les trois espèces du sous-genre *Glyptobothrus*: *Chorthippus biguttulus* (L.), *C. mollis* (CHARP.) et *C. brunneus* (THBG.) sont des espèces sympatriques jumelles, très difficiles à distinguer morphologiquement. De nombreux chercheurs se sont attaqués à ce groupe, afin de débrouiller le problème taxonomique, parmi lesquels: LA GRECA (1955), OLIGER (1974), SYCHEV (1980), SCHMIDT (1978), VOISIN (1974). Les trois espèces sont largement réparties en Europe et se mélangent parfois dans les mêmes milieux. Les critères de séparation apparemment les plus sûrs sont la nervation élytrale et la structure de la crête stridulatoire fémorale. Sont employées en outre les mesures morphologiques classiques, telles celles du fémur postérieur, du pronotum et de l'élytre.

Le chant est également un critère très utilisé depuis plusieurs années, comme pour la plupart des autres genres de la sous-famille des Gomphocerinae. L'importance de son utilisation chez ces trois espèces a été précisée par JACOBS (1953), FABER (1957), PERDECK (1957). Plusieurs études récentes dans le domaine de l'acoustique ont approfondi la structure de ces chants, ainsi que leur valeur dans la reproduction, en s'aidant notamment d'hybridations en laboratoire (HELVERSEN & HELVERSEN, 1975). Malgré la découverte de populations naturelles d'hybrides entre *C. biguttulus* et *C. brunneus* (RAGGE, 1976), et entre *C. biguttulus* et *C. mollis* (RAGGE, 1981, 1984), le statut d'espèce n'est pas contesté pour ces trois taxons. La barrière interspécifique principale serait l'originalité du comportement de cour, surtout du chant (PERDECK, 1957).

Il existe peu d'informations sur la biologie et l'écologie comparée de ces trois espèces, et particulièrement concernant *C. mollis*. Au contraire, de nombreux travaux ont eu pour sujet *C. brunneus*, seule espèce de ce groupe vivant en Grande Bretagne: parmi lesquels RICHARDS & WALOFF (1954), ATKINSON (1985) et WALL (1985).

Nous avons entrepris dès 1983 une étude sur plusieurs populations de *C. mollis* et de *C. biguttulus*. Ces deux espèces sont les plus délicates des trois à séparer et ont facilement des individus morphologiquement intermédiaires; *C. brunneus* a, lui, une crête stridulatoire le rendant facilement reconnaissable des deux autres espèces (HARZ, 1957, 1975). Nous avons cherché à mettre en évidence chez ces deux espèces les divergences ou convergences de leur biologie, dans plusieurs types de prairies de la chaîne jurassienne.

Lors du travail de description des œufs et des oothèques (en préparation), une première différence s'est révélée: la sécrétion muqueuse des oothèques est de couleur différente chez *C. mollis* et chez *C. biguttulus*. A l'ouverture de plusieurs centaines d'oothèques, nous nous sommes rendus compte que cette différence était constante et nette quels que soient les populations et les substrats de ponte. Vu le manque de critère sûr pour distinguer ces deux espèces jumelles, il nous a paru intéressant de décrire le plus précisément possible ces couleurs différentielles de mucus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les pontes proviennent d'individus capturés en nature (première génération). Les populations sont originaires du pied sud du Jura, six stations en Suisse et une en France (Fig. 1). Il y a 5 stations à *C. biguttulus*: V, F, O, L, et 3 stations à *C. mollis*: O, N, S (abréviations, cf. Fig. 1).

Les individus utilisés pour cette analyse viennent de milieux où les populations ne sont pas mêlées; ils ont été déterminés par leur chant et par leur morphologie (nervation élytrale et crête stridulatoire). Seuls les individus typiques sont pris en compte.

Les femelles des deux espèces ont pondu en laboratoire dans du sable fin hétérogène (grains de 0,2 à 2,0 mm). Le même type de sable a été utilisé pour toutes les comparaisons. Des substrats de ponte différents ont également été expérimentés (terreau horticole, terre des stations d'origine), sans que cela ne modifie la couleur des oothèques. Les pondoirs, puis les oothèques, ont été humidifiés en suffisance, en évitant cependant qu'il y ait développement de moisissure. Les oothèques endommagées, moisies ou renfermant des œufs morts ne sont pas prises en considération.

Les oothèques des deux espèces sont constituées de sécrétion durcie entourant les œufs, le tout recouvert d'une couche du substrat de ponte (terre, sable, etc.) collée au mucus. La couleur originale du mucus est bien visible intérieurement, que ce soit des parties interstitielles aux œufs ou de la couche située entre les œufs et la couche externe.

Le pigment responsable des couleurs du mucus est difficile à extraire, ceci nous a amenés à utiliser une méthode standard, simple et directe, d'observation et de description: les «Munsell soil color charts» (MUNSELL, 1954).

La méthode MUNSELL (1954)

Elle est à la fois simple et précise: les catégories de couleurs sont réparties sur des cartes, chaque carte possède une unité de teinte (= hue) codée, sur chacune de ces cartes, les couleurs se classent selon un dégradé vertical chiffré (1 à 9) du noir au blanc (= value), et selon un dégradé horizontal chiffré (1 à 10) de

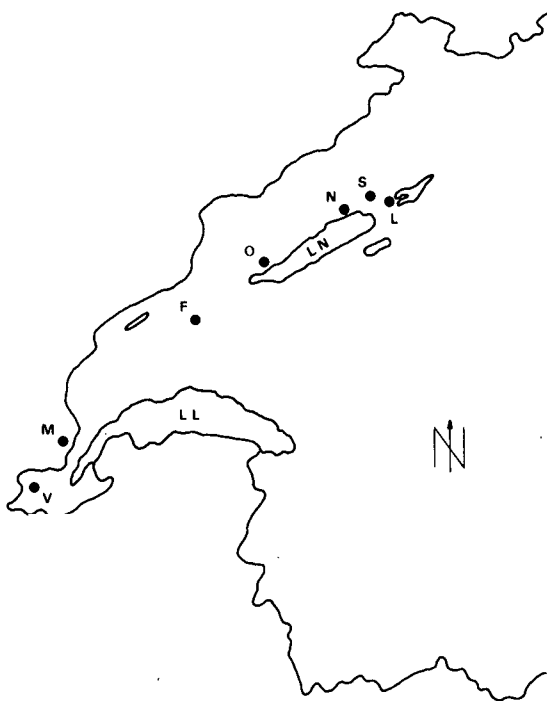


Fig. 1. Répartition géographique des stations. LL = Lac Léman, LN = Lac de Neuchâtel. Stations (Suisse: cantons entre parenthèses): V = Verbois (Genève), M = Mourex (France, Ain), F = Ferreyres (Vaud), O = Onnens (Vaud), N = Neuchâtel (Neuchâtel), S = St-Blaise (Neuchâtel), L = Le Landeron (Neuchâtel).

faiblement à fortement coloré (= chroma). Une couleur précise porte alors un code triple, par exemple 5 6/4: le premier chiffre (5) est le code de la carte 7.5 YR (se référant aux teintes yellow - red); du couple 6/4, le 6 représente la valeur de l'échelle verticale, et le 4 celle de l'échelle horizontale de la carte. A ce code chiffré, s'ajoute un nom; la couleur 5 6/4, par exemple, s'appelle «light brown». Une adaptation française des termes de la méthode de MUNSSELL et des noms de couleurs a été proposée par SYS *et al.* (1961). Chaque teinte-étalon représentée sur une carte peut être mise en comparaison directe avec un échantillon, grâce aux perforations présentes au dessous de chaque teinte.

L'observation doit se faire en conditions standards, afin d'éviter toute appréciation oculaire subjective et être répétée par la même personne, en conditions identiques d'éclairage. Nous avons opéré sous loupe binoculaire et à l'aide de l'éclairage de celle-ci: fibres optiques produisant une lumière de 3200 °K, les deux bras des fibres sont orientés selon un angle de 45° avec le plan de travail. L'oothèque est observée ouverte sous la loupe, œufs enlevés, sans extraire de fragments de mucus. Il est important de garder l'oothèque humide pendant l'observation, sa couleur changeant en se desséchant.

RÉSULTATS

L'examen de près de 200 oothèques de *C. mollis* et de près de 100 oothèques de *C. biguttulus*, pour nos recherches sur ces deux espèces, nous a permis de constater que la différence de couleur du mucus oothécéal était stable dans chaque espèce, c'est-à-dire sans exception, par simple appréciation visuelle. Le mucus des oothèques de *C. mollis* nous apparaît brun sombre, à tendance marron, et celui de *C. biguttulus* brun plus clair, à tendance orange. Afin d'être plus précis et standards, nous avons décrit ces couleurs à l'aide de la méthode MUNSELL (1954). Cependant, vu la grande stabilité des observations oculaires, nous n'avons testé qu'un petit nombre d'oothèques avec cette méthode.

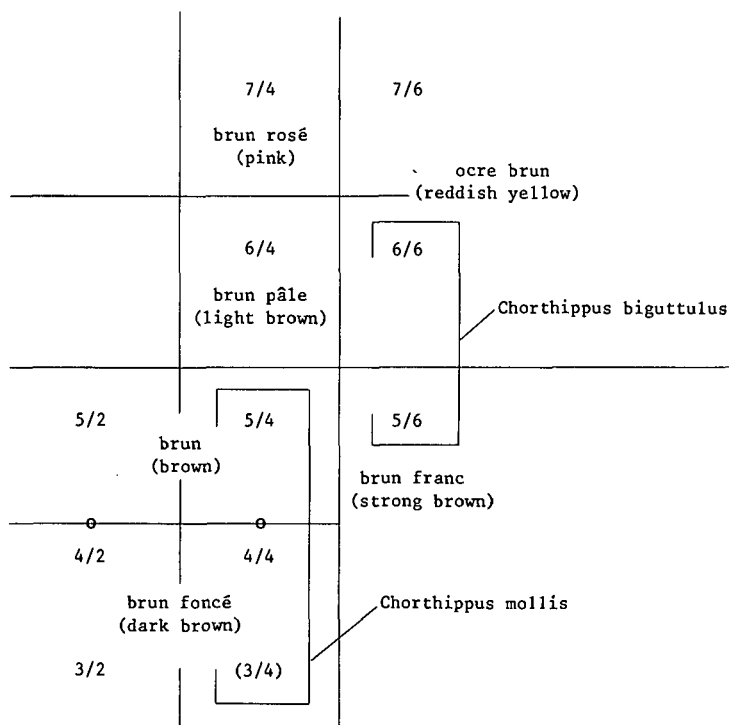


Fig. 2. Valeurs obtenues, disposées selon la méthode MUNSELL (1954).

Les différentes valeurs concernées par les résultats sont représentées (fig. 2) dans la disposition où elles apparaissent sur les cartes de la méthode MUNSELL (op. cit.), complétées par la traduction des noms de couleur selon Sys *et al.* (1961). La teinte plus sombre d'une unité de la valeur 4/4 n'existe pas sur la carte originale, mais une des couleurs observées y correspondant, celle-ci reçoit logiquement la valeur de 3/4 (entre parenthèse).

Afin de calculer une moyenne arithmétique sur plusieurs observations, nous avons attribué une valeur chiffrée aux différents triples codes; une fois la moyenne obtenue, nous pouvons revenir au code et au nom de couleur correspondant à celle-ci. Les résultats montrent (Tab. 1.) qu'il y a également, avec cette méthode, une nette séparation entre les deux espèces. Les écarts aux valeurs moyennes sont très faibles, autant entre les oothèques d'une même population (station L pour *C. biguttulus*, N et O pour *C. mollis*), qu'entre les populations de différentes stations. Les valeurs concernant *C. biguttulus* tournent autour de 5/6 et 6/6; la moyenne est intermédiaire entre ces deux valeurs, entre « brun franc » et

Tab. 1. Résultats des oothèques testées. Abréviations: S = stations, NO = nombre d'oothèques, CC = code de couleur, VA = valeurs attribuées, MV = moyenne des valeurs attribuées, MS = moyenne des stations, NC = nom de couleur (abréviation des stations, voir texte). Valeurs attribuées aux codes: *C. biguttulus*: 1 = 6/6, 1.5 = 5/6-6/6, 2 = 5/6; *C. mollis*: 1 = 3/4, 2 = 4/4, 3 = 5/4, 4 = 6/4, 1.5 = 3/4-4/4, etc.

		S	NO	CC	VA	MV	MS	NC
oothèques	sèches	Chorthippus biguttulus	L	1	6/6	1	1.7	brun franc à ocre brun (strong brown - reddish yellow)
				8	5/6-6/6	12		
				8	5/6	16		
			V	1	5/6-6/6	1.5	1.65	
			O	1	6/6	1		
	M	1	5/6	2				
	F	1	6/6	2				
	Chorthippus mollis	N	4	4/4	8	1.8	brun à brun foncé (brown - dark brown)	
			2	3/4-4/4	3			
		O	4	4/4	8	2.0		
		5	3/4-4/4	7.5				
		1	4/4-5/4	2.5				
R	1	5/4-6/4	3.5	2.0				
oothèques - alcool	C.b.	L	1	6/4				brun pâle (light brown)
	C.m.	o	1	5/2				brun (brown)
oothèques - alcool	C.b.	L	1	5/6				brun franc
	C.m.	o	1	4/4				brun à brun foncé

«ocre brun» («strong brown» et «reddish yellow»). Les valeurs de *C. mollis* sont décalées d'une unité de chroma vers la gauche (moins coloré) et de 0 à 2 unités vers le bas (plus sombre); les valeurs sont comprises entre 3/4, 4/4 et 5/4, la moyenne est «brun» à «brun foncé» («brown» – «dark brown»).

La meilleure observation se fait sur oothèque fraîche et humidifiée; pour vérification, nous avons tout de même testé des oothèques desséchées, dont le mucus change alors de couleur. Ce changement donne (Tab. 1.) un décalage des valeurs d'une unité vers la gauche (6/4 pour *C. biguttulus* et 5/2 pour *C. mollis*), c'est-à-dire une intensité moindre dans la coloration. Au contraire, des oothèques conservées pendant plusieurs semaines en alcool (70%) gardent leur couleur originale (5/6 pour *C. biguttulus* et 4/4 pour *C. mollis*). Ces deux cas ont été testés pour les stations L et O.

DISCUSSION

On peut trouver dans UVAROV (1966) et HINTON (1981) des révisions complètes concernant les œufs des Acridiens. Il existe cependant peu de données sur les oothèques des Acridiens; leur structure et leur localisation dans le site de ponte sont souvent discutées, mais rien, à notre connaissance, n'a été dit sur la couleur du mucus oothécal, ni sur sa valeur taxonomique, ni sur son rôle éventuel.

Ce critère distinctif, entre deux espèces jumelles, a sa limite: il est nécessaire de procéder à des élevages (la recherche d'oothèques en nature est très aléatoire et fastidieuse). En outre, on ne peut pas travailler sur du matériel de collection. Il nous paraît toutefois intéressant dans la mesure où il se révèle exclusif (sans recouvrement) dans notre étude, contrairement aux critères morphologiques employés chez l'adulte. Le chant, quant à lui, est sans doute plus sûr que les mesures d'adultes, mais il possède également l'inconvénient de devoir être analysé sur du matériel vivant.

Il serait utile d'observer également des oothèques d'individus hybrides entre nos deux espèces, afin de comparer avec les résultats des chants d'individus hybrides (HELVENSEN & HELVENSEN, 1975; RAGGE, 1981, 1984). Pareillement, une analyse des pigments responsables de ces couleurs et des glandes les produisant permettrait de mieux comprendre cette différence. Nos observations nous font penser qu'il s'agit peut-être du même pigment, présent en concentration différente dans la structure alvéolaire du mucus. En effet, l'examen de fragments de mucus dans un spectrophotomètre n'a permis de déceler aucune différence notable.

Les œufs de ces deux espèces ont également une couleur différente, mais moins nettement que les oothèques: ceux de *C. biguttulus* tirent sur l'orange et ceux de *C. mollis* sur le brun – marron. Ces teintes n'ont pas été mesurées par la méthode des cartes-étalons, parce que beaucoup moins nettes que celles des oothèques. Ces différences de couleur proviennent probablement du contact avec le mucus quand les œufs sont dans l'oothèque.

Notre comparaison a porté sur des individus du pied sud du Jura, mais il serait fort intéressant de savoir si cette différence de couleur se répète pour d'autres populations de Suisse et d'Europe. Enfin, il reste à savoir comment se comporte le mucus de la troisième espèce du groupe, *C. brunneus*, comme d'ailleurs celui d'autres espèces proches.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Prof. W. Matthey pour ses conseils à l'égard des recherches et du manuscrit. Nos remerciements également pour leur aide au Prof. A. Diehl, au Dr. J. L. Connat et au Prof. J. M. Gobat.

RÉSUMÉ

Les oothèques des deux espèces jumelles *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) possèdent des couleurs de mucus différentes. Cette différence de couleur est facile à reconnaître et se révèle constante et exclusive dans les populations étudiées (pied sud de la chaîne jurassienne). Une description plus précise des couleurs est réalisée à l'aide d'une méthode standard. Ce nouveau critère taxonomique apporte un élément supplémentaire à la connaissance de deux espèces morphologiquement et écologiquement difficiles à séparer.

BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON, D. 1985. A study of life-history variation in the grasshopper *Chorthippus brunneus* and *Myrmeleotettix maculatus* in a sand dune habitat. *Ph. D. Thesis, Liverpool*.
- FABER, A. 1957. Über den Aufbau von Gesangsformen in der Gattung *Chorthippus* FIEB. *Stuttg. Beitr. Naturk. 1*: 1–28.
- HARZ, K. 1957. Die Geradflügler Mitteleuropas. *Jena*, 494 pp.
- HARZ, K. 1975. The Orthoptera of Europe. Vol. 2. *The Hague*, 939 pp.
- HELVERSEN, D. VON & HELVERSEN, O. VON 1975. Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. I. Der Gesang von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *C. mollis*. *J. Comp. Physiol. 104* (3): 273–279.
- HINTON, H. E. 1981. Biology of insect eggs. 3 vol. *Pergamon*, 1125 pp.
- JACOBS, W. 1953. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. *Z. f. Tierpsychologie 1*: 1–288.
- LA GRECA, M. 1955. Studio biometrico di popolazioni italiane di *Chorthippus brunneus* (THBG.) e di *C. mollis* (CHARP.). *Arch. Zool. Italiano 40*: 1–22.
- MUNSELL 1954. Munsell soil color charts. *Munsell Color Co., Baltimore*.
- OLIGER, I. M. 1974. The taxonomic significance of the characteristics of the structure of the stridulatory apparatus in the species of the *biguttulus* group of the genus group *Chorthippus*. *Entomol. Review 53* (1): 56–62.
- PERDECK, A. C. 1957. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* and *C. biguttulus*). *Leiden*, 75 pp.
- RAGGE, D. R. 1976. A putative hybrid in nature between *Chorthippus brunneus* and *C. biguttulus*. *Syst. Entomol. 1* (1): 71–74.
- RAGGE, D. R. 1981. An unusual song-pattern in the *Chorthippus mollis* group: local variant or hybrid population? *J. Nat. Hist. 15*: 995–1002.
- RAGGE, D. R. 1984. The Le Broc grasshopper population: further evidence of its hybrid status (Orthoptera: Acrididae). *J. Nat. Hist. 18*: 921–925.
- RICHARDS, O. W. & WALOFF, N. 1954. Study on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-locust Bull. 17*, 182 pp.
- SCHMIDT, G. H. 1978. Ein Beitrag zur Taxonomie von *Chorthippus biguttulus* (L.). *Zool. Anz. 201*: 245–259.
- SYCHEV, M. M. 1980. Peculiarities of morphology and ecology of *Chorthippus biguttulus* and *C. mollis* in the mountains of the Crimea. *Entomol. Review 58*: 37–43.
- SYS, C. *et al.* 1961. La cartographie des sols au Congo. *Publi. Inst. Nat. Et. Agron. Congo 66*, 150 pp.
- UVAROV, B. 1966. Grasshoppers and locusts. *Cambridge*, 481 pp.
- VOISIN, J. F. 1974. Sur la détermination des *Chorthippus* français du groupe de *C. biguttulus*. *Entomologiste 30*: 168–172.
- WALL, R. 1985. Competition and the individual: intraspecific competition in the common field grasshopper *Chorthippus brunneus* (THBG.). *Ph. D. Thesis, Liverpool*.

(reçu le 13 novembre 1987)

Description comparée des oothèques et des œufs de
Chorthippus mollis (CHARP.) et de *Chorthippus biguttulus* (L.)
(Orthoptera, Acrididae)¹

P. THORENS

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2007 Neuchâtel

Comparative description of the egg-pods and eggs of Chorthippus mollis (CHARP.) and *C. biguttulus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). – The comparison of the egg-pods and eggs of the two sibling species *C. mollis* and *C. biguttulus* confirm their close relationship. They only differ significantly in the widths of the egg-pod and egg, with larger values for *C. biguttulus*. Also other parameters indicate *C. biguttulus* to be slightly bigger. *C. mollis* lays eggs deeper than *C. biguttulus* (in the laboratory). The possibility of xeric adaptation is discussed. Other characters do not differ between the two species: general form of the egg-pod, number of eggs per egg-pod, spatial arrangement of eggs in the egg-pod (angular disposition and laying scheme), chorionic sculpture (smooth in the middle, with hexagonal patterns on the poles present very irregularly among individuals in the two species). A comparison based on literature data, is made with the third sibling species *Chorthippus brunneus*.

INTRODUCTION

Les deux Acrididae Gomphocerinae *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) et *Chorthippus biguttulus* (L., 1758) appartiennent au même sous-genre *Glyptobothrus*. Ce sont deux espèces sympatriques jumelles, donc de morphologie très proche. Ces deux espèces ont été souvent étudiées du point de vue taxonomique et faunistique par différents auteurs, mais très peu pour l'écologie de leurs populations et pour leur biologie en général, comme nous avons déjà eu l'occasion d'en discuter (THORENS, 1988).

Nous avons procédé à l'étude comparative de plusieurs populations de ces deux espèces au pied sud du Jura (Suisse), en analysant leur écologie et certains faits de leur biologie. A cette occasion, nous avons élevé et fait pondre en laboratoire les deux espèces, ce qui nous a permis de décrire leurs oothèques et leurs œufs.

L'étude de l'écologie des populations nécessite une connaissance de tous les stades de développement, y compris les œufs. La description morphologique des œufs – et des oothèques chez les Acridiens – représente donc non seulement un outil pour l'étude des populations elles-mêmes, mais aussi une étape vers la connaissance plus complète de l'espèce en question.

La morphologie des œufs et oothèques des Acridiens a été abordée de différentes façons: d'une part en étudiant la faune de régions précises, en ajoutant parfois des clés de détermination avec critères sur les œufs et les oothèques – URSS (ZIMIN, 1938), Grande Bretagne (WALOFF, 1950), Nord Dakota, USA (ONSAGER

¹ Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur

& MULKERN, 1963), Afrique tropicale (CHAPMAN & ROBERTSON, 1958), ou également par des travaux portant sur une espèce ou un genre (PARIHAR, 1984, CHERNYAKHOVSKIY, 1987), ou par le biais d'un aspect fonctionnel (rôle du bouchon de l'oothèque par EWER [1977], relation forme de l'oothèque et écologie des espèces par CHERNYAKHOVSKIY [1967, 1968]). Des descriptions spécifiques se retrouvent aussi dans des travaux sur la physiologie et l'ultrastructure de l'œuf (de ses enveloppes en particulier): HARTLEY (1961), LONGO *et al.* (1982), VISCUSO & LONGO (1983), LÉBOUVIER *et al.* (1985), MAZZINI (1987). Enfin, il faut ajouter les ouvrages de synthèse comme UVAROV (1966) et HINTON (1981).

Les genres *Locusta*, *Schistocerca* et autres Acridiens d'importance économique ont souvent été privilégiés parmi les Orthoptères à faire l'objet d'études de détail, comme on peut le constater dans les travaux de synthèse sur les œufs (HINTON, 1981). Quoiqu'il en soit, les espèces dont on connaît la description détaillée des oothèques et des œufs restent actuellement minoritaires chez les Acridiens. Les deux espèces envisagées ici n'ont jamais fait l'objet d'une description détaillée et comparative. Les résultats qui suivent ajoutent ainsi un élément à une meilleure connaissance de ces espèces. *Chorthippus brunneus* (THBG., 1815), troisième espèce du «groupe *biguttulus*» du sous-genre *Glyptobothrus*, a été l'objet de différents travaux, avec les résultats desquels il sera possible de comparer. La description qui suit est donc à la fois purement descriptive, mais aussi comparative dans un sens taxonomique et écologique.

Les oothèques analysées proviennent des populations étudiées dans le cadre général de notre étude (Jura). Les descriptions qui en résultent ne prétendent pas intégrer les variations pouvant exister dans les aires de répartition des deux espèces. Les informations suivantes ont été recueillies: formes et dimensions des oothèques et des œufs, avec référence à la sculpture du chorion, arrangement spatial et nombre d'œufs dans l'oothèque, profondeur de ponte des oothèques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les oothèques proviennent de populations du pied sud du Jura de la région neuchâteloise (Neuchâtel pour *C. mollis* et Le Landeron pour *C. biguttulus*, voir localisation in THORENS [1988]). Les populations sont monospécifiques, les individus sont déterminés par leur chant et leur morphologie (principalement crête stridulatoire et nervation). Les adultes sont tous de première génération, capturés en nature. Ils sont élevés en cage commune (40 cm × 40 cm × 40 cm), nourris en suffisance de mélange de Graminées, à une température de 25 à 30 °C.

Les femelles pondent dans des pondoirs cylindriques (5 cm de profond et 6 cm de diamètre) remplis de sable fin hétérogène (grains de 0,2 à 2,0 mm). De la terre horticoles fine a été utilisée pour les expériences de profondeur de ponte. Les pondoirs, puis les oothèques et les œufs isolés sont maintenus à 25 °C et humidifiés en suffisance. Les oothèques et les œufs endommagés ou malformés ne sont pas pris en compte. Les oothèques sont extraites des pondoirs après que les profondeurs de ponte aient été relevées. La forme des oothèques est dessinée sous la loupe binoculaire et à l'aide d'un tube à dessin, de même que l'arrangement spatial des œufs dans l'oothèque, après avoir enlevé en partie la paroi de l'oothèque. L'axe des œufs est noté sur le dessin pour le calcul d'angle de ceux-ci. Les dimensions de l'oothèque ainsi que celles des œufs sont mesurées sous la loupe à l'aide d'un oculaire micrométrique.

Les œufs sont observés à la loupe sous fort grossissement (75 à 120×) pour déterminer la répartition des sculptures du chorion. L'observation se fait tout en maintenant les œufs légèrement humides et sous lumière froide, en évitant un surplus d'eau (provoquant des reflets et empêchant de distinguer la sculpture), aussi bien que le dessèchement des œufs (provoquant la déchirure du chorion). La sculpture du chorion est observée en détail par passage des œufs entiers au microscope électronique à balayage (PHILIPS 500 PSEM), la préparation des objets se fait par déshydratation à l'acétone, point critique avec CO₂ et dorage.

RÉSULTATS

Les oothèques

Forme et structure

Les oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* (Fig. 1.) sont constituées de sécrétion durcie, ou mucus (en anglais «foam» ou «froth»), aggloméré à des particules du substrat de ponte (dans notre cas du sable ou de la terre) pour former une paroi externe résistante, et d'autre part sous forme pure, en structure fibreuse ou membraneuse à l'intérieur, entourant les œufs. Le mucus remplit entièrement l'intérieur de l'oothèque, sans laisser de cavité, il entoure les œufs étroitement, assurant même la cohésion entre ceux-ci, de façon telle qu'en retirant les œufs de l'oothèque on peut observer les «loges» qui les contenaient. La masse d'œufs et le mucus (partie nommée en anglais «egg-mass») sont surmontés d'un bouchon muqueux (en anglais «plug» ou «pad»), par où émergeront les larves à l'éclosion. Ce bouchon est de taille variable, parfois presque nul. Il est lui-

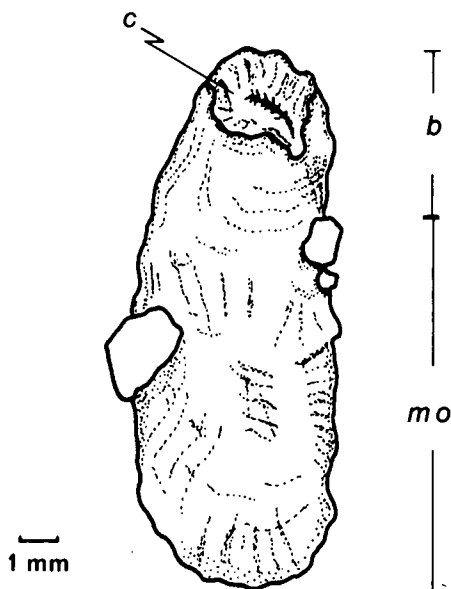


Fig. 1. Oothèque de *C. mollis*. mo = masse d'œufs, b = bouchon, c = couvercle.

même surmonté d'un couvercle (en anglais «lid»), petit disque fait de mucus particulièrement durci à l'air et foncé, facilement détachable et bien visible extérieurement de dessus (au contraire du bouchon lui-même, dont la longueur ne peut être estimée qu'en ouvrant l'oothèque). La partie supérieure de l'oothèque est appelée partie antérieure, et l'autre extrémité la partie postérieure.

La forme générale de l'oothèque (Fig. 1.) est celle d'un cylindre, souvent longitudinalement courbé et dont la base est plus large que l'apex. Cependant, ses proportions varient, depuis une forme très courte et large à une autre plus allongée, presque régulièrement cylindrique. La paroi de l'oothèque est composée de trois parties: extérieurement une première couche d'environ 0,3 à 1,0 mm d'épaisseur, composée de fragments du substrat de ponte collés, particules de petite taille mêlées à quelques autres plus grosses. La deuxième couche, d'environ 0,7 mm d'épaisseur, est formée d'un mélange de mucus et de particules fines de substrat. Enfin, troisièmement et intérieurement le mucus seul entourant les œufs.

La seule appréciation de la forme générale de l'oothèque ne nous permet pas de constater de différences entre les deux espèces étudiées, que ce soit par les critères de distribution du mucus, agglomération du substrat, présence de bouchon et de couvercle.

Une différence nette et constante réside dans la couleur du mucus entourant les œufs (intérieur de l'oothèque), celle de *C. mollis* étant brun sombre et celle de *C. biguttulus* brun clair, orangé. Cette différence a été discutée en détail dans une publication précédente (THORENS, 1988).

Les critères employés pour décrire la forme générale des oothèques des Criquets sont toujours sensiblement les mêmes (forme géométrique, parois, bouchon, mucus), que ce soit pour des espèces paléarctiques (CHERNYAKHOVSKIY, 1987, WALOFF, 1950), d'Amérique du Nord (ONSAGER & MULKERN, 1963), ou d'Afrique tropicale (CHAPMAN & ROBERTSON 1958). En se basant sur ces critères, plusieurs classifications des oothèques ont été proposées. ONSAGER & MULKERN (1963) proposent quatre catégories permettant de classer les Acridiens du Dakota du Nord, principalement selon la disposition du mucus autour ou entre les œufs. Nos deux espèces s'apparenteraient à la catégorie «Type II» définie par:

Tab. 1. Dimensions des oothèques en mm. L = longueur totale, l = largeur, b = longueur du bouchon, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation, n = nombre d'oothèques examinées.

	L			l			b			b/L x100			L/l		
	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)
<i>C. mollis</i>	11.41	± 1.40	(12.2)	5.10	± 0.46	(9.0)	3.10	± 1.19	(38.4)	26.4	± 7.2	(27.3)	2.21	± 0.29	(13.3)
	n = 37			n = 37			n = 26			n = 26			n = 34		
<i>C. biguttulus</i>	12.09	± 1.34	(11.0)	5.59	± 0.52	(9.4)	3.09	± 0.92	(29.9)	28.4	± 6.2	(24.9)	2.18	± 0.29	(13.2)
	n = 39			n = 39			n = 33			n = 33			n = 38		

mucus présent entre et autour des œufs, bouchon présent de taille variable. Ce type correspondrait à une formation par dépôt simultanée des œufs et d'une quantité relativement importante de mucus. Cependant, toujours selon ces mêmes auteurs, ces oothèques seraient très variables de taille, en nombre d'œufs et en colonnes d'arrangement des œufs, ce qui, nous le verrons plus loin, ne correspond pas à la description de nos oothèques.

Si nous comparons nos résultats avec l'espèce parente déjà citée plus haut, *Chorthippus brunneus* (THBG.) (= *Chorthippus bicolor* [CHARP.]), nous trouvons une description (WALOFF, 1950) très proche de celle de nos deux espèces voisines: forme cylindrique légèrement courbe, à bords parallèles ou dilatée à la base, parois avec particules de sol collées, présence de bouchon avec couvercle apical. La couleur du mucus interne est décrite comme «pale golden and shiny», ce qui correspondrait approximativement à la couleur décrite pour *C. biguttulus*, bien que la comparaison soit difficile sans référence de teinte étalon (THORENS, 1988).

Dimensions

La comparaison des oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* a porté sur cinq mesures (Tab. 1.): la longueur totale de l'oothèque (L), sa largeur (l), la longueur de son bouchon (b), et deux rapports: la longueur par la largeur (L/l) et la longueur du bouchon par la longueur de l'oothèque (b/L).

La longueur de l'oothèque est mesurée de sa base à l'extrémité du bouchon, l'oothèque étant considérée comme la masse des œufs plus le bouchon (alors que parfois l'oothèque s'entend comme la masse des œufs seule). La largeur de l'oothèque est mesurée là où elle est maximale, elle représente en fait plus un diamètre qu'une largeur (cylindre). La longueur du bouchon se mesure de son apex à l'apex de l'œuf le plus haut dans l'oothèque, une fois celle-ci en partie ouverte. Le rapport b/L est exprimé en pourcents, exprimant ainsi les longueurs relatives de la masse d'œufs et du bouchon.

Les longueurs moyennes (L) des deux espèces sont très proches (Tab. 1.), statistiquement identiques au seuil de signification de 1%. Les deux moyennes des largeurs (l) sont considérées comme significativement différentes (à 1 et 5%). Les moyennes des rapports longueur/largeur (L/l) – calculés sur l'ensemble des valeurs et non sur les moyennes respectives des longueurs et des largeurs – sont très proches l'une de l'autre et considérées comme significativement identiques (à 1%). Ce dernier critère renforce le constat de similitude entre les deux espèces, le rapport de deux mesures étant souvent plus intéressant à comparer en biométrie que celles-ci prises séparément, et ce d'autant plus que les écarts-types et les coefficients de variation sont élevés pour ces mesures (autour de 10% pour ces derniers).

Les valeurs concernant le bouchon ont des coefficients de variation élevés et indiquent une grande irrégularité (25 à 40% environ). Cependant, ici aussi les moyennes comparées sont très proches, les hypothèses testées révèlent pour les deux critères (b et b/L) une similarité de moyennes significative. L'emploi de ces tests avec de tels écarts-types est toutefois à prendre avec réserve.

On peut remarquer que le bouchon occupe en moyenne environ 26 à 28% de la longueur de l'oothèque, et par conséquent que la masse des œufs prend en moyenne de 72 à 74% de la longueur totale. La longueur de la masse des œufs est un critère que CHAPMAN & ROBERTSON (1958) jugent trop variable pour la séparation des espèces, si ce n'est pour des cas manifestement différents. Ils justifient

cette réserve parce que cette longueur dépend du nombre d'œufs par oothèque, nombre pouvant varier plus ou moins fortement selon les espèces. Dans notre cas, le nombre d'œufs varie peu (voir plus loin): si la proportion bouchon/masse d'œufs est variable, cela tient plutôt à la variabilité de taille du bouchon et à celle de la position des œufs dans l'oothèque, ceux-ci prenant plus ou moins de place selon leur position verticale (voir également plus loin).

Nous avons utilisé le rapport L/l afin de pondérer les variations individuelles. Cependant, si ces variations sont le reflet des différences de taille entre les adultes (grandes femelles pondant des oothèques plus grandes), cette même relation de taille intraspécifique existe aussi de façon interspécifique, et devient alors d'intérêt comparatif: *C. biguttulus* est une espèce aux adultes en moyenne plus grands que ceux de *C. mollis* (HARZ, 1975), tendance se retrouvant dans les moyennes des longueurs et des largeurs des oothèques. La proportion de ces deux critères (L/l) reste cependant significativement non différente. Le bouchon ne suit pas non plus cette tendance de rapport de taille entre espèces.

Dans cette même logique, il est intéressant de relever une tendance semblable (tailles plus grandes) en comparant avec la troisième espèce jumelle *C. brunneus*. WALOFF (1950) donne les valeurs moyennes de 13,2 mm (L) et de 5,6 mm (l). Cette espèce, dont les adultes sont en moyenne plus grands que *C. mollis* et *C. biguttulus* (HARZ, 1975), produit donc des oothèques plus longues mais presque pas plus larges.

WALOFF (1950) fait remarquer que les formes générales des oothèques révèlent plus une parenté écologique entre les espèces qu'une parenté générique. Dans notre cas, on peut imaginer que notre parenté est doublement taxonomique et écologique, vu les similitudes existantes, ou plus précisément que les différences écologiques pouvant exister ne se perçoivent pas à ce niveau.

La taille du bouchon relativement grande chez nos deux espèces fait penser qu'il a un rôle non négligeable pour celles-ci. Les différentes fonctions du bouchon ont été discutées en détail sur quelques exemples par EWER (1977): son importance pour le passage des larves vermiformes à l'éclosion dans un sol défavorable, ou même sa fonction de cheminée oxygénante pour les œufs.

Arrangement spatial des œufs dans l'oothèque

Les oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* ont les œufs disposés sur trois rangs verticaux et selon un angle d'environ 40° par rapport à l'axe longitudinal de l'oothèque, celui-ci n'étant pas forcément le même que l'axe de position de l'oothèque dans le sol (Fig. 2. et Fig. 3.A.). L'oothèque ouverte permet de voir respectivement: sur deux côtés les œufs de profil, dans leur longueur (Fig. 2.), et sur les deux autres côtés les œufs de face, une de leurs extrémités seule visible – pôle micropylaire ou pôle non-micropylaire (Fig. 3A.). Les œufs ont toujours leur pôle micropylaire orienté vers le bas de l'oothèque (pm, Fig. 2.) et sont toujours adossés plus près d'une paroi que de l'autre.

Les trois rangées verticales sont composées d'œufs superposés les uns aux autres, une seule rangée étant visible de profil dans son entier. Pour une oothèque moyenne comptant 10 œufs, 5 œufs sont généralement visibles de profil lorsqu'on ouvre une oothèque sur une face latérale (Fig. 2.): le premier œuf d'entassement (1) à la base, le dernier et dixième (10), et les trois extérieurs latéraux (L1, L2, L3) (comparer les Fig. 2. et 3.). L'angle de position des œufs dans les rangées verticales varie: le premier œuf (1) est généralement disposé plus verticale-

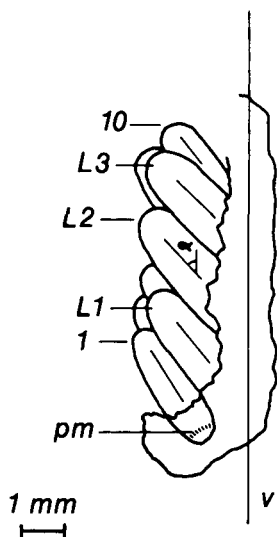


Fig. 2. Oothèque ouverte, œufs de profil. v = axe vertical, pm = pôle micropylaire, 1 = œuf basal, 10 = œuf apical, L1-L2-L3 = œufs latéraux, α = angle mesuré.

ment que les autres (par rapport toujours à l'axe longitudinal (v) de référence), puis les œufs supérieurs suivants sont en général un peu plus horizontaux, jusqu'à l'œuf apical (10), soit encore plus horizontal, soit assez vertical comme le premier.

Les oothèques ouvertes sont dessinées, les œufs visibles de profil. L'axe longitudinal des œufs est dessiné lors de l'observation et calculé plus tard, par rapport à la verticale (v). Théoriquement, l'angle peut être mesuré entre 0° (œuf vertical) et 90° (œuf horizontal). Les œufs ont été mesurés afin de déterminer d'une part l'angle moyen dans les oothèques et, d'autre part, de comparer les valeurs entre les deux espèces. Tous les œufs de chaque oothèque n'ont pas été mesurés, mais seuls les œufs visibles de profil. Une vérification sur la totalité des œufs d'une oothèque a été faite plusieurs fois, confirmant la bonne représentativité des seuls œufs vus de profil.

Nous avons utilisé deux valeurs moyennes (Tab. 2.): AM étant la moyenne angulaire arithmétique des œufs calculés, L2 étant la valeur angulaire du deuxième œuf latéral (Fig. 2.), évalué au départ comme «œuf moyen» de la série. Un calcul de corrélation entre ces deux valeurs a confirmé cet a priori: r (AM, L2) étant de + 0,92 pour *C. mollis* et de + 0,94 pour *C. biguttulus*, valeurs qualifiées toutes deux statistiquement de corrélation positive extra forte. L'écart des différents valeurs angulaires de chaque oothèque est calculé, ainsi que sa moyenne sur l'ensemble des oothèques (EM, Tab. 2.). Ce critère permet d'estimer la variation d'angle dans l'oothèque. Les angles extrêmes sont également donnés (α min et α max), ainsi que les types d'oothèque analysés, selon le nombre d'œufs par oothèque (oo). Les valeurs sont toutes arrondies à l'unité, précision suffisante pour ce genre de description.

Les deux espèces comparées montrent une forte variation de la disposition angulaire des œufs. Les moyennes ont un fort coefficient de variation (30%),

Tab. 2. Valeurs angulaires des œufs en degrés. AM = angle moyen des œufs, L2 = angle moyen du deuxième œuf latéral, EM = écart angulaire moyen, α min = angle minimum, α max = angle maximum, noo = nombre d'oothèques, no = nombre d'œufs, oo = nombre d'oothèques à 12, 10, 9 ou 8 œufs par oothèque, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation.

	AM	L2	EM	α	α	noo	no	oo			
	m \pm s (CV%)	m \pm s (CV%)	m \pm s (CV%) (min - max)	min	max			12	10	9	8
<i>C. mollis</i>	37 \pm 10 (30)	39 \pm 10 (30)	17 \pm 10 (60) (2 - 39)	13	74	32	153	0	26	6	0
<i>C. biguttulus</i>	35 \pm 10 (30)	37 \pm 10 (30)	15 \pm 10 (70) (0 - 45)	12	66	30	133	3	22	4	1

indiquant une variété entre les oothèques. Les écarts sont non seulement relativement grands (17° et 15° de moyenne), mais aussi inégalement répartis (coefficient de variation grand) entre: des oothèques assez uniformes (quelques degrés de différence) et d'autres à grands écarts entre les œufs (30° à 40° de différence). Les cas extrêmes (α min et α max) montrent encore des dispositions très différentes, depuis les œufs à 12° jusqu'à d'autres à 74°.

Les variances élevées ne nous permettent pas une comparaison statistique des moyennes, *C. mollis* et *C. biguttulus* se comportent toutefois de manière étonnamment semblable malgré cette variété: autant les moyennes que les écarts-types et les extrêmes des différents critères sont similaires. On peut dès lors décrire les œufs des oothèques des deux espèces comme étant disposés à des angles moyens d'environ 40°. La majorité des oothèques employées (oo) est à 10 œufs par oothèque, quelques-unes à 8, 9 ou 12.

L'arrangement des œufs dans l'oothèque se fait sur 3 plans verticaux (traits verticaux, Fig. 3.B. et Fig. 3.A.), mais sur un plus grand nombre de plans horizontaux. En ouvrant une oothèque de face – c'est-à-dire un des pôles de tous les œufs face à l'observateur – on remarque que l'étagement des pôles, en fait des œufs, est progressif et chaque fois décalé d'une hauteur relativement égale. On obtient par conséquent 10 plans horizontaux successifs (traits horizontaux, Fig. 3.B.), correspondant à l'entassement des œufs par la femelle lors de la ponte. Cet entassement se déroule de manière alternée entre les trois plans verticaux, depuis le premier œuf jusqu'au dernier (numérotation de la Fig. 3.B.). Cette «construction», en alternance verticale et horizontale, permet un arrangement spatial certainement de meilleure solidité et une action de ponte peut-être plus régulière pour la femelle.

Cette succession habituelle (Fig. 3.B.) possède un certain nombre de variantes. L'analyse de nombreuses oothèques a permis de donner le schéma général de l'entassement des œufs (Fig. 3.C.): le premier œuf pondu (1) est toujours central, le deuxième est latéral gauche ou droit, le quatrième toujours dans le plan central (4), et ainsi de suite, l'œuf 7 et le 10 toujours centraux, les autres gauches ou droits. Cet arrangement spatial n'est pas toujours géométriquement parfait,

les plans parfois un peu décalés, pas parfaitement rectilignes. Les oothèques à 8 et 9 œufs démontrent une simplification du schéma par simple manque de l'œuf 10 au sommet, ou par déplacement des œufs 8 et 9 en positions intermédiaires au sommet. Cet arrangement spatial a été observé sans différence notable chez *C. mollis* et *C. biguttulus*. L'arrangement général, positions angulaires des œufs comprises, est donc sensiblement le même chez les deux espèces.

L'oothèque de *C. brunneus* est décrite par WALOFF (1950) comme possédant 2 à 3 rangs d'entassement, les œufs appuyés aux parois. Cette description, complétée par une figure, est relativement proche de celle de nos deux espèces, bien qu'incomplètement comparable sans plus de précisions sur les variations d'arrangement chez cette espèce.

CHAPMAN & ROBERTSON (1958) ont séparé les arrangements des œufs des Acridiens en deux types: celui à symétrie radiale et celui à symétrie bilatérale. Ce dernier type correspondrait à notre situation: tous les œufs sont disposés à environ 45° en 3 ou 4 rangs parallèles, seules les extrémités des œufs sont visibles depuis les parois latérales de l'oothèque. Ce type est cité pour les genres *Acrida* et *Locusta* et genres voisins.

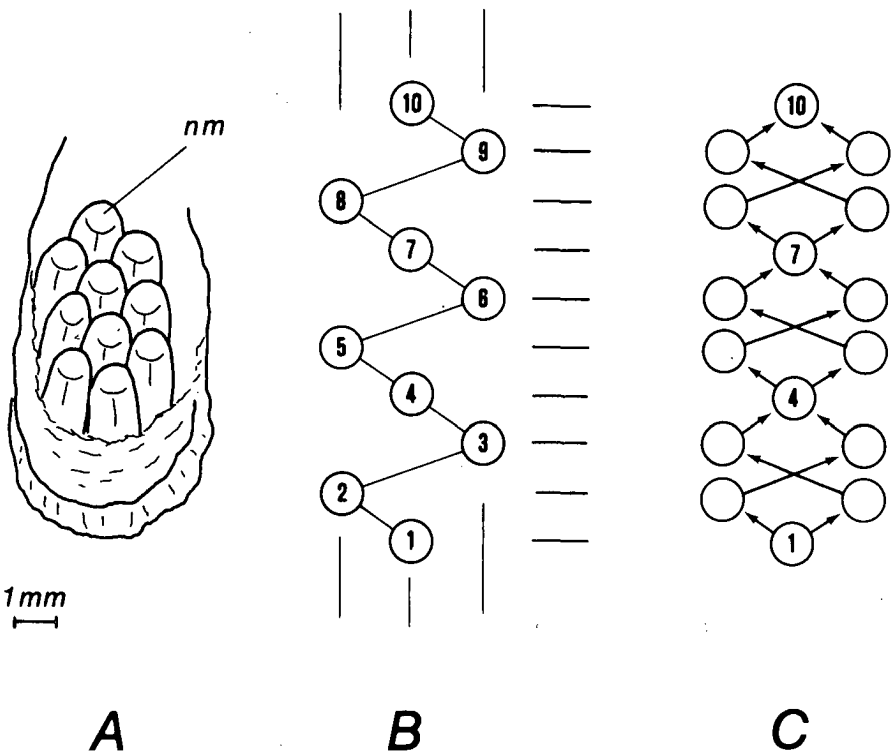


Fig. 3. A. Oothèque ouverte, œufs de face. nm = pôle non-micropylaire. B. Schéma d'entassement des œufs (de l'œuf basal 1 à l'œuf apical 10, selon 3 plans verticaux et 10 plans horizontaux). C. Schéma général d'entassement des œufs.

L'arrangement spatial des œufs est d'un intérêt non seulement taxonomique mais également fonctionnel, par son rôle sur l'éclosion des futures larves. CHAPMAN & ROBERTSON (1958) et plus tard EWER (1977) ont discuté de l'intérêt qu'a chaque arrangement, propre à une espèce vivant dans des conditions de sol particulières. Les larves ne doivent pas se perdre à leur sortie de l'œuf, emprunter quand il existe le chemin facilité du bouchon. L'arrangement régulier des œufs chez *C. mollis* et *C. biguttulus* peut donc être également compris comme une tendance à l'efficacité d'une sortie optimale des larves, la position des têtes des futures larves bien dirigées et en rangs réguliers, en vue de la sortie vers la surface.

Nombre d'œufs par oothèque

Le nombre d'œufs par oothèque a été relevé chez *C. mollis* et *C. biguttulus* sur respectivement 42 et 36 oothèques (noo) et pour un total de 369 et 321 œufs (no) (Tab. 3.). Les moyennes, très proches, se situent entre 9 et 10 œufs par oothèque (plus près de 10). Les valeurs extrêmes sont 7 à 10 (*C. mollis*) et 7 à 12 (*C. biguttulus*) œufs par oothèque. L'écart-type de *C. biguttulus* est presque le double de celui de *C. mollis*, qui possède un coefficient de variation assez faible de 6,1%. Une comparaison de moyennes a été effectuée pour ces échantillons qui s'est révélée significative à 1% pour admettre une similarité entre elles. On peut donc conclure que ces deux espèces ont en moyenne 10 œufs par oothèque.

La moyenne calculée par WALOFF (1950) pour *C. brunneus* se révèle dans la logique des rapports de taille: 11,2 œufs par oothèque (de 7 à 14 pour les extrêmes).

Tab. 3. Nombre d'œufs par oothèque. noo = nombre d'oothèques, no = nombre d'œufs, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation.

	m	s	CV(%)	noo	no
<i>C. mollis</i>	9.74	0.59	6.1	42	369
<i>C. biguttulus</i>	9.81	1.09	11.1	36	321

Profondeur de ponte des oothèques

La profondeur à laquelle se situent les oothèques lorsqu'elles ont été pondues dans un substrat quelconque n'est pas un critère couramment utilisé dans les descriptions d'œufs et d'oothèques. Nous avons cependant jugé intéressant de reporter ici les valeurs obtenues en élevage comme indications complémentaires aux descriptions morphologiques.

Les profondeurs des oothèques obtenues en pondoirs standardisés ont été systématiquement notées dans deux substrats différents (sable et terre), sans procéder cependant à une expérience de choix de substrats. Les nombres d'oothèques obtenus ne doivent donc pas être comparés entre eux. La mesure se fait après avoir gratté le substrat jusqu'à apercevoir le sommet de l'oothèque. La pro-

fondeur discutée ici représente donc celle où se trouve l'extrémité apicale de l'oothèque, à quoi il faut ajouter la longueur de l'oothèque pour ses limites supérieures et inférieures dans le sol.

Les oothèques ont été mesurées dans une fourchette de 5 mm à 30 mm de profondeur par rapport à la surface du sol. Les mesures ont été faites de 5 mm en 5 mm, puis ramenées à trois catégories (I, II, III) pour une simplification des résultats: tranche I = de 5 à 15 mm, tranche II = de 15 à 25 mm, tranche III = de 25 à 30 mm (Tab. 4. et Fig. 4.A., 4.B., 4.C.).

Tab. 4. Profondeur de ponte des oothèques. oo = nombre d'oothèques, I = 5 à 15 mm, II = 15 à 25 mm, III = 25 à 30 mm.

	SABLE						TERRE						SABLE + TERRE					
	I		II		III		I		II		III		I		II		III	
	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%
<i>C. mollis</i>	15	56	12	44	-	-	6	7	43	53	32	40	21	19	55	51	32	19
<i>C. biguttulus</i>	18	55	15	45	-	-	-	-	14	100	-	-	18	38	29	62	-	-

En analysant les substrats séparément, on observe (Fig. 4.A., 4.B.) que *C. mollis* a ses oothèques réparties dans le substrat sable (S) dans les couches I et II seules et à une répartition plus ou moins égale. Dans la terre (T), on en trouve dans les trois couches I, II, III, une minorité en I (7%) et le reste presque à parts égales dans les catégories II et III. *C. biguttulus* a lui ses oothèques réparties dans les horizons I et II seuls, de manière presque égale pour le sable (55% et 45%) et uniquement dans l'horizon II pour la terre. En comparant les deux espèces et en regroupant les substrats (S + T), nous remarquons (Fig. 4.C.) que la majorité des oothèques se situent entre 15 et 25 mm (II), le reste dans les couches I et III (19% et 19%) pour *C. mollis*, et dans la couche I pour *C. biguttulus* (38%).

Les femelles de *C. mollis* pondent donc globalement plus profondément que celles de *C. biguttulus*. Les oothèques des deux espèces se situent entre 5 et 30 mm de profondeur, ce qui représente une amplitude de 25 mm, longueurs des oothèques non comprises. En ajoutant cette longueur (moyenne: environ 12 mm), on obtient des extrêmes de 5 à 42 mm de profond pour la situation des oothèques dans le substrat. Une partie des femelles en ponte doit donc allonger son abdomen jusqu'à cette limite extrême de 42 mm, base des oothèques les plus profondes. Cette profondeur est importante si l'on sait que l'abdomen d'une femelle de *C. mollis* (mesuré sur individu frais de la pointe de l'oviscapte à la limite abdomen - metasternum) a une longueur d'environ 8 à 10 mm dans la population étudiée. En divisant ces deux valeurs (42 mm et 10 mm), on obtient donc un allongement théorique de l'abdomen de 4,2 fois la longueur normale, pour une grande femelle et pour une profondeur maximale. *C. mollis*, pondant globalement plus bas que *C. biguttulus*, pond également proportionnellement plus en profondeur, vu la taille plus faible de ses femelles.

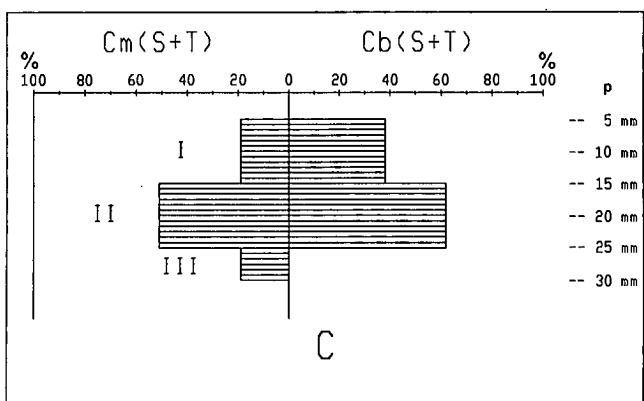
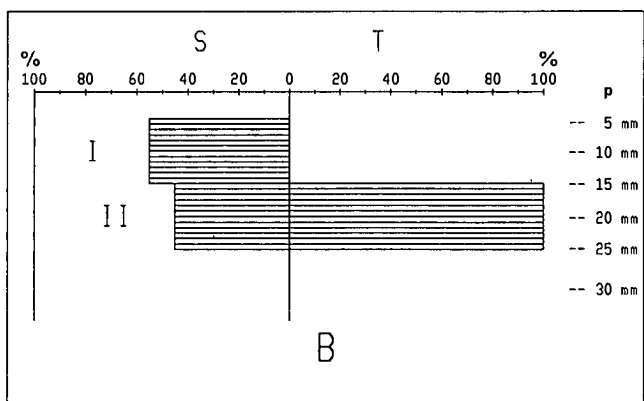
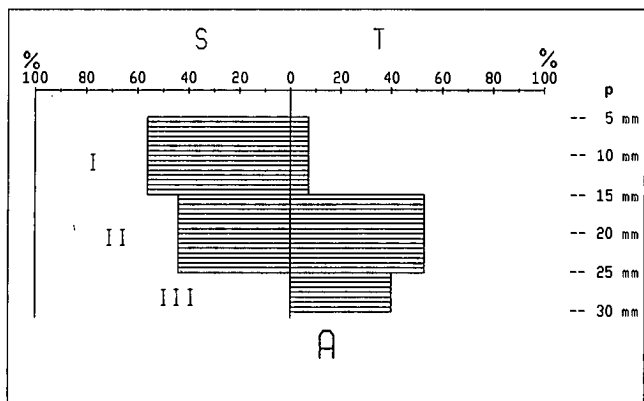


Fig. 4. Répartition des oothèques en profondeur. A. Substrats séparés, *C. mollis*. B. id., *C. biguttulus*. C. Substrats additionnés, les deux espèces. S = sable, T = terre, p = profondeur de ponte, I-II-III = classes de profondeur, Cm = *C. mollis*, Cb = *C. biguttulus*.

Les œufs de *C. mollis* et de *C. biguttulus* sont de forme générale cylindrique fusiforme, légèrement plus arrondie à l'extrémité non-micropylaire. Comme chez la majorité des Acridiens, ils possèdent en position subapicale un anneau de petits orifices qui sont les micropyles (Fig. 5.). En région tout à fait apicale se trouvent de petits pores arrangés de façon irrégulière. Cette extrémité, facilement reconnaissable même à la loupe, se situe toujours dirigée vers le bas dans l'oothèque, d'où son nom souvent utilisé de pôle postérieur, et par conséquent de pôle antérieur pour l'autre pôle. Cette terminologie demande bien-entendu quelques précautions: un œuf isolé ne pouvant révéler seul un caractère antérieur ou postérieur. Ce problème est d'ailleurs le même pour la nomenclature adoptée par CHAPMAN & ROBERTSON (1958), qui préfèrent parler de pôle dorsal et de pôle ventral, à cause de leur correspondance respective avec les faces dorsales et ventrales de l'abdomen de la femelle au moment de la ponte. Nous nous en tiendrons ici aux termes de pôles ou extrémités micropylaires et non-micropylaires, non équivoques quelle que soit la position de l'œuf observé (Fig. 5.).

La couleur générale de l'œuf est blanc jaunâtre ou blanc-ivoire, selon l'humidité superficielle de l'œuf, légèrement teinté de la couleur dominante du mucus oothécral, sans que cette tendance soit très nette et très stable (THORENS, 1988).

Les critères que nous avons employés pour la description des œufs sont les dimensions de longueur (L), de largeur (l – en fait le diamètre équatorial), le rapport longueur par largeur (L/l), ainsi que la sculpture du chorion.

Les valeurs de dimensions sont nettement plus serrées et stables ici que celles des oothèques (coefficient de variation autour de 5%). Ces critères sont également certainement plus représentatifs des conditions naturelles, moins influencés sans doute par les conditions de laboratoire. Les calculs de moyenne (Tab. 5.) ont été faits sur les moyennes des œufs de chaque oothèque (L1, l, L/l), désirant ainsi mettre en évidence une distribution sur des groupes d'œufs, les oothèques prises comme entités, au lieu d'un calcul de moyenne sur un ensemble d'œufs, représentant moins bien la réalité biologique à notre avis. Une comparaison a néanmoins été faite sur les deux types de calcul possibles: la moyenne des moyennes des œufs d'une oothèque (L1) et la moyenne sur le total des œufs (L2). Nous

Tab. 5. Dimensions des œufs en mm. noo = nombre d'oothèques examinées, no = nombre d'œufs examinés, L1 = longueur (moyenne des moyennes), L2 = longueur (moyenne de l'échantillon total), l = largeur, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation.

	L1	L2	l	L/l	noo	no
	m ± s (CV%) (min - max)	m ± s (CV%) (min - max)	m ± s (CV%) (min - max)	m ± s (CV%) (min - max)		
<i>C. mollis</i>	4.12 ± 0.22 (5.2) (3.56 - 4.52)	4.12 ± 0.24 (5.9) (3.28 - 4.88)	1.20 ± 0.06 (5.0) (1.08 - 1.28)	3.46 ± 0.19 (5.6) (3.1 - 4.0)	42	369
<i>C. biguttulus</i>	4.24 ± 0.19 (4.5) (3.92 - 4.52)	4.24 ± 0.22 (5.2) (3.44 - 4.80)	1.24 ± 0.05 (4.1) (1.16 - 1.36)	3.46 ± 0.20 (5.9) (3.1 - 3.8)	36	321

remarquons que, s'il existe effectivement des oothèques à petits œufs ou à grands œufs, ces différences de distribution ne se marquent pas sur l'ensemble de l'échantillon: les moyennes L1 et L2 sont exactement les mêmes, les écarts-types ne montrent qu'une légère différence.

La comparaison de la longueur des œufs (L1) chez *C. mollis* et *C. biguttulus* montre des moyennes très proches et des coefficients de variation bas et proches. Une hypothèse de similarité se révèle acceptée (moyennes considérées semblables) à 1% de seuil de signification. La comparaison des largeurs moyennes (1) donne significativement différentes les moyennes des deux espèces aux deux seuils de 1% et 5%. Le rapport longueur/largeur (L/1) est employé ici, comme pour les oothèques, pour tenter de diminuer les effets des différences individuelles de taille des adultes. Il révèle une moyenne identique pour les deux espèces, ainsi que de faibles écarts-types de valeurs semblables. L'hypothèse de similarité des moyennes est évidemment ici positive.

Nous pouvons donc conclure que *C. mollis* et *C. biguttulus* ont des œufs de proportion identique (trois fois et demi plus longs que larges), légèrement plus grands et significativement plus large chez *C. biguttulus* que chez *C. mollis*.

WALOFF (1950) indique que les œufs de *C. brunneus* sont en moyenne longs de 4,2 mm et larges de 1,0 mm, ce qui va à l'encontre des rapports de taille déjà discutés, puisque la moyenne de longueur est légèrement supérieure à celle de *C. mollis*, mais inférieure à celle de *C. biguttulus*, et la moyenne de largeur inférieure à celle des deux espèces. Les extrêmes se comportent dans le même sens: environ les mêmes que ceux de *C. biguttulus* pour la longueur (3,9 mm à 4,5 mm), et décalés vers le bas par rapport aux deux espèces pour la largeur (0,9 mm à 1,2 mm). Il faut noter cependant que le nombre d'œufs mesurés par cet auteur est assez bas (20). Sur la base de ces données, les œufs de *C. brunneus* auraient un rapport L/l (calculé sur les deux moyennes) de 4,2, donc des œufs proportionnellement plus longs que ceux de nos deux espèces.

Sculpture des œufs

L'œuf des Acridiens est formé de plusieurs enveloppes, dont le chorion, lui-même divisé en trois couches. La plus extérieure est l'extrachorion – redéfini et renommé épichorion (LONGO *et al.*, 1982, VISCUSO *et al.*, 1984) – qui change de forme après la ponte et subsiste sous forme de granules ou tubercules, arrangés parfois en réseaux. Cette couche peut disparaître presque complètement de la surface de l'œuf après la ponte, ce qui est le cas de nos deux espèces, comme de *C. brunneus* (VISCUSO & LONGO, 1983). La deuxième enveloppe depuis l'extérieur se nomme exochorion et porte souvent chez les Acrididae une sculpture formée de réseaux d'hexagones, marques des cellules folliculaires lorsque l'œuf se trouvait encore en maturation dans les organes génitaux femelles. C'est ce type d'ornementation, appelée parfois simplement sculpture choriale, qui fera l'objet de la description ci-dessous.

Les œufs de nos deux espèces ont tous été analysés à un stade de plusieurs semaines suivant la ponte, ceci afin d'éviter les stades d'évolution trop proches de la ponte. Une série d'observations au microscope électronique à balayage (Fig. 5.) nous a permis de préciser comment se présentait la surface du chorion des deux espèces, pour ensuite compléter cette description par des observations sous loupe binoculaire optique, afin de chiffrer les variations d'ornementation constatées.

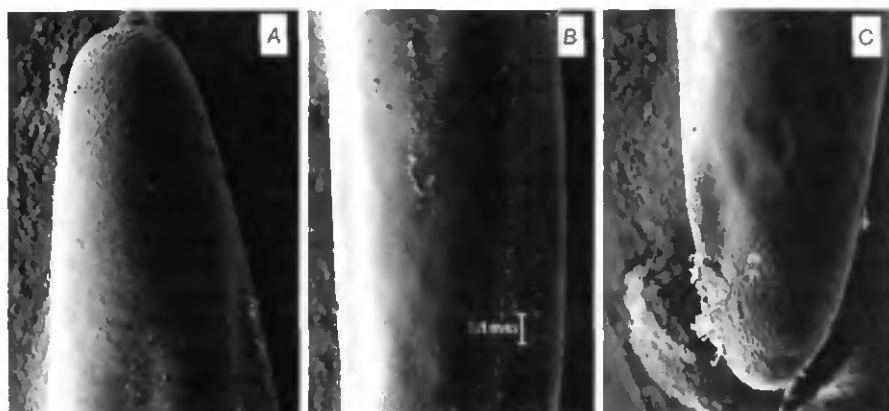


Fig. 5. Œuf de *C. mollis*. A. Tiers supérieur (pôle non-micropylaire sculpté). B. Tiers médian lisse. C. Tiers inférieur (pôle micropylaire sculpté). m = micropyles. Echelle identique en A, B et C.

L'œuf représenté (Fig. 5.) est lisse, sans sculpture hexagonale, sur la majorité de sa longueur, dans toute sa partie médiane. Une ornementation, de type réseau hexagonal (empreinte des cellules folliculaires) apparaît de manière peu accentuée, mais nette tout de même, aux deux pôles de l'œuf sur environ 15% de la longueur totale de l'œuf à chaque pôle. La partie médiane lisse occupe environ 70% de la longueur totale. Cette sculpture est de relief relativement faible, mais cependant bien visible, même à la loupe optique (75 à 100×).

Ce type d'ornementation n'est cependant pas la règle, ni chez *C. mollis*, ni chez *C. biguttulus*. Chez ces deux espèces, nous avons rencontré plusieurs types de combinaison dans l'ornementation des œufs, avec toutefois une constante: la partie médiane est toujours lisse. Les variations individuelles des pôles nous ont contraints à la distinction de plusieurs types d'œufs et à la comparaison de ceux-ci chez les deux espèces envisagées (Tab. 6.).

La partie médiane de l'œuf étant toujours lisse, les pôles seuls sont discutés dans ces catégories. Ceux-ci peuvent être tout à fait lisses (abrévés l) ou normalement sculptés (s). Les pôles sont abrégés ainsi: a = pôle micropylaire, b = pôle

Tab. 6. Sculpture des œufs. noo = nombre d'oothèques utilisées, no = nombre d'œufs examinés. oo = oothèques, s = sculpté, l = lisse, a = pôle micropylaire, b = pôle non-micropylaire.

	types d'œufs				types de pôles				sculpté/lisse		noo	no
	ba/oa	ba/al	bl/oa	bl/al	ba	bl	oa	al	s	l		
	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %		
<i>C. mollis</i>	16 33	20 41	3 6	10 20	36 73	13 27	19 39	30 61	55 56	43 44	49	311
<i>C. biguttulus</i>	19 44	9 21	1 2	14 31	20 65	15 35	20 47	23 53	48 56	38 44	43	230

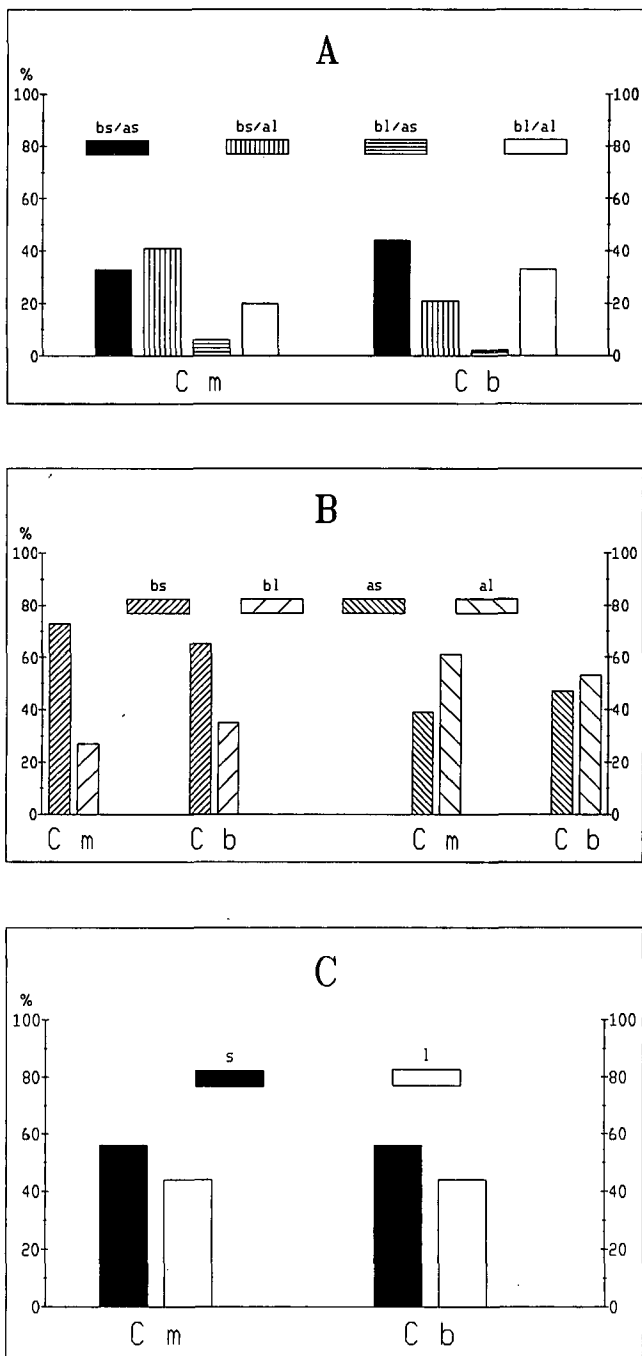


Fig. 6. Répartition de sculpture des œufs. A. Types d'œufs B. Types de pôles. C. Proportion sculpté/lisse. s = sculpté, l = lisse, a = pôle micropylaire, b = pôle non-micropylaire.

non-micropylaire. Selon leur sculpture, les quatre types de pôles possibles sont: as et al pour les pôles micropylaires, bs et bl pour les pôles non-micropylaires. Selon les combinaisons des pôles ornementés ou non, les œufs peuvent être de quatre types: bs/as (ornementés aux deux pôles), bl/al (tout à fait lisses), ou bs/al et bl/as (ornementés à un pôle seulement). Il existe également des variations d'intensité d'ornementation (nettement, faiblement, etc.) dont nous n'avons pas tenu compte pour la clarté des résultats. Les œufs d'une même oothèque se sont révélés toujours du même type, par conséquent les échantillons analysés sont des oothèques et non des œufs séparés. Nous avons observé également qu'une même femelle peut pondre différentes oothèques (types d'œufs variant d'une oothèque à l'autre), et sur une période de ponte restreinte.

Les résultats de la distribution de l'ornementation dans les œufs des deux espèces sont relevés et figurés de trois façons différentes: premièrement par comparaison des types d'œufs, c'est-à-dire selon l'arrangement des pôles sculptés ou non dans un œuf et en pourcent des quatre types (as/bs, par exemple; types d'œufs, Tab. 6. et Fig. 6.A.); deuxièmement par comparaison des types de pôles, c'est-à-dire par décompte de chaque pôle sculpté ou non, et en pourcent d'un même type de pôles (bs contre bl et as contre al; types de pôles, Tab. 6. et Fig. 6.B.); troisièmement par la distribution globale de la sculpture aux pôles, sculptés ou lisses (s ou l), par addition des pôles (sculpté/lisse, Tab. 6. et Fig. 6.C.).

Selon cette triple analyse, premièrement, les types d'œufs que nous rencontrons chez *C. mollis* et chez *C. biguttulus* sont répartis de manière peu dominante pour un type plutôt qu'un autre. Seule la combinaison bl/as (œufs à pôle micropylaire sculpté et à pôle non-micropylaire non sculpté) est fortement minoritaire chez les deux espèces (6% et 2% des oothèques examinées). Par conséquent, les deux types à pôle non-micropylaire sculpté sont nettement dominants pris ensemble (74% chez *C. mollis* et 65% chez *C. biguttulus*). Il est à noter toutefois que le type d'œufs tout à fait lisses représente quand même $\frac{1}{3}$ ou $\frac{1}{5}$ des œufs et ne constitue donc pas une simple exception aux œufs sculptés.

Deuxièmement, les types de pôles, pris séparément, indiquent que le pôle non-micropylaire est beaucoup plus fréquemment sculpté (bs) que lisse (bl), et ceci chez les deux espèces. En revanche la fréquence des œufs sculptés ou non à l'autre pôle (micropylaire) est presque égale, avec une légère tendance au type lisse (al). Là aussi les deux espèces réagissent dans de mêmes mesures.

Troisièmement, la comparaison des œufs par sculpture globale (sans tenir compte des parties médianes toujours lisses) nous indique une répartition identique chez les deux espèces, à savoir une proportion quasi égale entre sculpté ou lisse, avec une légère tendance vers le type sculpté (56%).

En conclusion, les œufs des deux espèces ont une ornementation en réseau hexagonal de relief relativement peu prononcé, parfois légère ou même totalement absente. Ces sculptures sont exclusivement liées aux pôles (partie médiane lisse), le plus souvent au pôle non-micropylaire. Cependant, tous les types de combinaison des pôles – sculptés ou non – se rencontrent. Il y a presque autant de pôles sculptés que lisses dans l'ensemble. Si l'on considère que la région des pôles sculptés ne représente qu'une petite partie de la surface de l'œuf, les œufs sont donc globalement beaucoup plus lisses que sculptés.

WALOFF (1950) décrit les œufs de *C. brunneus* comme exempts de sculpture, de même que plus tard HARTLEY (1961) dans son étude sur le chorion des Acridiens. VISCUSO & LONGO (1983) définissent les œufs de la même espèce comme

«mostly patternless», mais possédant aux deux pôles des dessins polygonaux de faible relief. Nous voyons à ces trois références que les espèces à œufs faiblement sculptés doivent facilement, comme c'est le cas de nos deux espèces, comporter des variations intraspécifiques menant à des œufs tout à fait lisses. D'autre part, l'observation de ces sculptures n'est pas toujours facile (CHAPMAN & ROBERTSON, 1958), et parfois hasardeuses les comparaisons entre des résultats d'auteurs différents.

Parmi les différents critères utilisant les oothèques et les œufs, la sculpture du chorion occupe cependant une place importante. Plusieurs classifications des sculptures ont été proposées. ONSAGER & MULKERN (1963) distinguent la sculpture des pôles et de la partie médiane pour établir leurs catégories: *C. mollis* et *C. biguttulus* devraient donc entrer chacun dans au moins deux catégories différentes à cause de leur variabilité. CHAPMAN & ROBERTSON (1958), donnant une autre classification, citent le cas de variations individuelles pouvant conduire une espèce à cheval sur deux types d'ornementation. Ils mettent d'ailleurs en doute l'utilisation taxonomique de ce critère pour des espèces proches, ayant souvent des sculptures impossible à distinguer, par exemple chez les *Cyrtacanthacriini*. MAZZINI (1987) met au contraire en évidence l'intérêt de ce critère pour des espèces proches, prenant l'exemple d'Ensifères comme les genres *Tettigonia*, *Mecanema* et *Saga*.

Il paraît clair que l'ornementation du chorion a un intérêt taxonomique, sans doute à plusieurs niveaux taxonomiques d'ailleurs: les *Acrididae*, et particulièrement les *Gomphocerinae* ont un chorion peu sculpté, voire lisse (UVAROV, 1966). Ceci a permis de voir en ce critère un caractère évolué, cette sous-famille (dont font partie nos deux espèces) étant généralement considérée comme évoluée parmi les *Acridoidea*. Une révision systématique, à l'aide de techniques comparables et se basant sur des séries nombreuses, serait certainement utile chez les *Gomphocerinae*, même paléarctiques, pourtant déjà bien étudiés généralement. Une étude des causes de variabilité intraspécifique, ainsi que des comparaisons en conséquence seraient également fort utiles. La parenté des sculptures de nos trois espèces jumelles, *C. mollis*, *C. biguttulus* et *C. brunneus*, paraît nette, mais moins évidentes sont la forte ressemblance de ces trois espèces par exemple avec l'œuf de *Myrmeleotettix maculatus* (THBG.) (LEBOUVIER *et al.*, 1985) et la forte dissemblance avec l'œuf de *Chorthippus parallelus* (ZETT.) (WALOFF, 1950), du même genre (mais d'un autre sous-genre – *Chorthippus* – il est vrai) que nos trois espèces.

DISCUSSION

Les descriptions détaillées et comparées des œufs et des oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* ne permettent pas de mettre en évidence des différences claires et tranchées entre ces deux espèces. Seules certaines moyennes comparées strictement permettent une séparation significative entre les deux (largeur des oothèques et largeur des œufs). Les profondeurs de ponte mesurées indiquent également une différence traduite par une profondeur globale plus grande pour *C. mollis*. Pour le reste – la forme générale de l'oothèque, l'arrangement spatial et le nombre d'œufs dans l'oothèque, les autres dimensions et rapports chez les œufs et oothèques hormis les largeurs, ainsi que les tendances de variabilité des sculptures des œufs – tous ces critères ne permettent pas de distinguer nettement *C. mollis* de *C. biguttulus*. Seules des moyennes ou écarts légèrement dépla-

cés vers le haut apparaissent chez *C. biguttulus*. Ceci est d'ailleurs le cas pour l'essentiel des critères morphologiques de l'adulte (HARZ, 1975).

Des comparaisons ont été faites avec les données bibliographiques concernant *C. brunneus*, considérée comme taxonomiquement et écologiquement aussi proche de *C. mollis* et *C. biguttulus* que celles-ci entre elles. Dans les limites de comparaison possibles (différence de critères, de techniques et d'origine biogéographique), nous pouvons admettre que *C. brunneus* a également des œufs et oothèques de forme et de structure très proches. En revanche, cette espèce possède des tailles toujours assez nettement supérieures (si l'on excepte les tailles des œufs déjà discutées), ainsi qu'un nombre plus grand d'œufs par oothèque, différences qui vont dans la logique de proportion de taille des adultes. Il faut noter que *C. brunneus* se distingue également plus nettement des deux autres espèces – que celles-ci entre elles – par sa crête stridulatoire (peut-être le meilleur critère morphologique des adultes). Cette comparaison triple et ces constatations touchant les proportions de taille conduisent essentiellement à des conclusions de type morphologique. Il est difficile, par ces seules analyses, de tirer des conclusions distinctives concernant leur écologie. Ou, par raisonnement inverse, on peut prendre ces similitudes comme une indication de proximité écologique de nos deux espèces, au moins par certains facteurs liés à la ponte.

Seules les valeurs de profondeur de ponte permettent une hypothèse sur des différences écologiques directes. *C. mollis*, en conditions standards, pond globalement plus profondément que *C. biguttulus*. L'hypothèse peut être avancée que cette tendance reflète une adaptation à un milieu et à un sol plus xérique. L'espèce est connue comme plus xérophile que sa jumelle (HARZ, 1975), les comparaisons de populations que nous avons faites étant d'ailleurs orientées sur ces différences (THORENS, en préparation). La tendance de la ponte en profondeur est un fait connu pour les espèces vivant en conditions xériques extrêmes (UVAROV, 1966). Un commentaire de cette tendance a également été fait pour les espèces des régions tempérées (Grande Bretagne) par WALOFF (1950). Celui-ci met *C. brunneus* dans la catégorie des espèces mésophiles pour ce critère, parce que ses oothèques sont pondues dans les horizons de surface du sol (comme *C. mollis* et *C. biguttulus*), et non à plusieurs pouces de profondeur. Les espèces véritablement xérophiles de cette classification, reprise de ZIMIN (1938), sont absentes de Grande Bretagne.

Cette différence de ponte entre nos deux espèces est à prendre comme une tendance, calculée dans des conditions d'élevages. Ce comportement dépend de divers facteurs, en particulier édaphiques, et il est difficile d'évaluer son extrapolation en conditions naturelles. Cette réserve, souvent exprimée à propos des travaux faits en laboratoire, s'applique aussi à d'autres critères analysés ici, comme notamment la forme des oothèques, également liée aux conditions de sol et à d'autres facteurs pouvant la modifier en nature. Cependant, il est délicat d'estimer dans quelle mesure les conditions de laboratoire sont responsables de valeurs plus normalisées, moins variables (par relative stabilité des facteurs externes), ou au contraire responsables d'artefacts, de plus d'anomalies et de variabilité, les femelles n'ayant pas à disposition les conditions optimales, souvent difficiles à satisfaire en laboratoire. Les recherches sur d'autres espèces (UVAROV, 1966) ont montré que le nombre d'œufs par oothèque, par exemple, est une donnée qui semble être peu affectée par des facteurs externes (comme la nourriture), au contraire du nombre d'oothèques pondues par une femelle, fortement influencé par ceux-ci (la température, par exemple).

Le nombre de 9 à 10 œufs par oothèque chez *C. mollis* et *C. biguttulus* est compris dans des valeurs normales pour les Acrididae de nos régions. Les espèces de Grande Bretagne, par exemple, ont des valeurs moyennes entre 5 et 12 œufs par oothèque (WALOFF, 1950). Les œufs de nos deux espèces ont également un rapport longueur/largeur dans les limites normales des Acridiens, quoiqu'un peu plus bas, ou plus « courts », que la valeur générale de 4 à 5 (UVAROV, 1966).

En conclusion, l'analyse des œufs et des oothèques des espèces *C. mollis* et *C. biguttulus* est une confirmation de la grande parenté existant entre ces deux espèces. La majorité des critères employés ne séparent pas ou de très peu ces espèces, les distinctions se jouent sur des moyennes, les valeurs isolées se recouvrant beaucoup. Un seul caractère, déjà discuté (THORENS, 1988), permet finalement de les distinguer, c'est la couleur du mucus à l'intérieur de l'oothèque.

REMERCIEMENTS

Notre reconnaissance s'adresse au Prof. W. MATTHEY pour avoir suivi avec détails et patience notre recherche, ainsi que pour la correction de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN, R. F. & ROBERTSON, J. A. D. 1958. The egg pods of some tropical African grasshoppers. *J. ent. Soc. sth. Afr.* 21: 85–112.
- CHERNYAKHOVSKIY, M. E. 1967. Peculiarities of egg pod structure in different living forms of locusts. *Mater. 3oi zool. Konf. pedagog. Inst. RsFSR, Volgograd 1977*: 346–348 (en russe).
- CHERNYAKHOVSKIY, M. E. 1968. Structure of locust egg pods in relation to the peculiarities of their living forms. *Nanch. Dokl. vyssh. Shk. (Biol.)* 5: 17–23 (en russe).
- CHERNYAKHOVSKIY, M. E. 1987. Structure of the egg pods of locusts of the genus *Conophyma* ZUB. (Orthoptera, Acrididae). *Ent. Rev., Wash.* 66 (4): 173–180.
- EWER, D. W. 1977. Two functions of the foam plug of Acridid egg pods. *Acrida* 6: 1–17.
- HARTLEY, J. C. 1961. The shell of acridid eggs. *Q. J. microsc. Sci.* 102: 249–255.
- HARZ, K. 1975. The Orthoptera of Europe. Vol. 2. The Hague, 939 pp.
- HINTON, H. E. 1981. Biology of insect eggs. 3 vol. Pergamon, 1125 pp.
- LEBOUVIER, M., CHAUVIN, G. & HAMON, C. 1985. L'œuf de *Myrmeleotettix maculatus* THUNB. (Orthoptera, Acrididae): absorption d'eau et structure fine des enveloppes. *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 14 (2): 91–103.
- LONGO, G., VISCUSO, R. & COTRONEI, A. 1982. Caractéristiques morphologiques de l'extrachorion dans les œufs de quelques Orthoptères Acridiens. *Archs Biol., Paris* 93: 69–78.
- MAZZINI, M. 1987. An overview of egg structure in Orthopteroid insects. *Evol. Biol. Orthopteroid Ins.* 30: 373–377.
- ONSAGER, J. A. & MULKERN, G. B. 1963. Identification of eggs and egg-pods of North Dakota grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Bull. N. Dak. agric. Exp. Stn* 446: 1–48.
- PARIHAR, D. R. 1984. Structure of egg-pods and eggs in a grasshopper *Poeciloceris pictus* (Acridoidea, Pyrgomorphae). *J. anim. Morph. Physiol.* 31 (1–2): 79–88.
- THORENS, P. 1988. Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécal. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 61: 191–197.
- UVAROV, B. 1966. Grasshoppers and locusts. Cambridge, 481 pp.
- VISCUSO, R. & LONGO, G. 1983. Ultrastructural and histochemical characteristics of the "extrachorion" of the eggs of *Chorthippus brunneus* (THUNB.) (Orthoptera, Acrididae). *Animalia* 10: 95–104.
- VISCUSO, R., LONGO, G. & SOTTILE, L. 1984. Proposal for a new term of definition for the so-called "extrachorion" of the eggs of the Orthoptera Acrididae based on a study of its origin. *Archs Biol., Paris* 95: 493–500.
- WALOFF, N. 1950. The egg pods of British short-horned grasshoppers (Acrididae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 25: 115–126.
- ZIMIN, L. S. 1938. Les pontes des Acridiens. Morphologie, classification et écologie. *Opred. Fauna SssR* 23: 1–84 (en russe).

(reçu le 23 janvier 1989)

Acemyia rufitibia VON ROSER (Diptera, Tachinidae) parasite de
Chorthippus mollis (CHARPENTIER) (Orthoptera, Acrididae)¹

P. THORENS

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2007 Neuchâtel

Acemyia rufitibia (Diptera, Tachinidae), a parasite of *Chorthippus mollis* (Orthoptera, Acrididae). – *A. rufitibia* was observed parasiting a population of *C. mollis* in xeric vegetation (“garide”) at the southern foot of the Swiss Jura. This tachinid belongs to the taxonomically difficult Acemyiini. Little is known on its biology. The life cycle of the parasite is described and compared to other species. The fly is univoltine, and lays its eggs in early summer on first instar nymphs of *C. mollis*. Its larva lives in the host’s general body cavity and leaves at maturation the adult grasshopper. The pupa overwinters in the soil. Low temperatures seem necessary to produce adults the following spring.

INTRODUCTION

Cette recherche s’intègre dans une étude générale de population de l’Acridien *Chorthippus mollis* (CHARPENTIER, 1825) (THORENS, 1988, 1989). L’étude de la population de cette espèce à la station d’Onnens, au pied sud du Jura suisse (THORENS, 1984), nous a permis de découvrir des œufs d’un Diptère parasite Tachinidae sur les larves de premier stade de nos criquets. L’élevage des larves et des adultes de l’Acridien nous a fourni par la suite des larves prêtes à s’empurger, puis des pupes. Les mouches adultes issues de ces pupes se sont révélées êtres des Tachinidae acridiophages du nom d’*Acemyia rufitibia* VON ROSER, 1840.

Les Tachinidae du genre *Acemyia* sont placés actuellement dans la petite tribu des Acemyiini des Exoristinae (HERTING, 1984). Cinq genres, dont *Acemyia*, forment la sous-tribu des Acemyiina, groupe taxonomique homogène, autant par leur morphologie que par leur biologie. Leur situation systématique est peu claire parmi les Tachinidae, ils ont changé plusieurs fois de place en sous-famille (LEONIDE, 1969a). Ils sont parasites d’Orthoptères.

A. rufitibia est une espèce d’Europe septentrionale et centrale (MESNIL, 1965), découverte pour la première fois en France (Provence) par LEONIDE (1969b) et non retrouvée depuis dans ce pays (LEONIDE, comm. pers.). C’est donc une espèce considérée comme rare, comme en témoigne la récente mise à jour de HERTING (1984) qui a retenu les références sûres de ce groupe d’espèces taxonomiquement difficile, éliminant les références douteuses, notamment pour ce qui nous concerne les confusions avec l’espèce proche et plus courante, *Acemyia acuticornis* MEIGEN.

La répartition que donne HERTING (op. cit.) est la suivante: Wurtemberg, sud de l’Allemagne, Allemagne de l’Est, Transcaucasie, Sibérie du Sud, Sakhaline, Suisse. La référence suisse ne possède aucune précision géographique et est

¹ Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l’auteur.

ancienne (1 femelle, BRAUER & BERGENSTAMM, 1891, in HERTING, 1984). Nos spécimens seraient donc la deuxième référence pour la Suisse, la première datant de 1891.

Les Tachinidae comprennent 1552 espèces valides et 398 genres (HERTING, 1984). En outre, cette famille est d'une grande complexité taxonomique et systématique: la synthèse, commencée en 1944 par MESNIL dans le cadre du catalogue des Diptères Paléarctiques de LINDNER, est encore incomplète à ce jour. La diversité des espèces et celle de leur biologie fait qu'on connaît relativement peu de choses sur la biologie de cette famille, malgré plusieurs travaux, dont une synthèse de HERTING (1960). Plusieurs publications récentes concernent notamment les Tachinides parasites d'Orthoptères (ARNAUD, 1978; FOWLER, 1987; KEVAN & KOSHNAW, 1988). On trouve également des renseignements sur les *Acemyia* dans les synthèses de GREATHEAD (1963), BEIER (1972) et UVAROV (1977).

Dans son étude sur les Diptères endoparasites d'Acridiens, LEONIDE (1969a) souligne le peu de données existant sur la biologie des *Acemyia*. Il étudie lui-même 3 espèces françaises de ce groupe et réussit à observer le cycle parasitaire complet en laboratoire. Malheureusement, *A. rufitibia* n'est pas incluse dans cette étude, les renseignements dont nous disposons sont résumés dans LEONIDE (1969b). LEONIDE (1969b) a trouvé *A. rufitibia* dans le Massif de la Sainte-Baume (Bouche du Rhône et Var) sur le versant nord de celui-ci, vers 600 m d'altitude, dans des milieux à caractère plutôt septentrional (végétation, climat). Les larves provenaient d'Acridiens (non-spécifiés), les pupes ont hiverné et les adultes se sont métamorphosés en avril et mai. Les adultes ont été élevés sur 2 espèces d'Acridiens: *Euchorthippus pulvinatus* et *Chorthippus groupe mollis-bicolor*.

Parmi les autres Acemyiini, les adultes d'*Acemyia pyrrhocera* VILLENEUVE vivent dans le sud de la France dans les parties les plus xériques de la garrigue: végétation rase et sol pierreux (LEONIDE, 1971), *Ceracia mucronifera* RONDANI vit dans les mêmes types de milieux xériques que l'espèce précédente, habitat privilégié de son hôte *Pyrgomorpha conica*, celui-ci se tenant cependant davantage sur la végétation (LEONIDE, 1973). *Acemyia acuticornis* quant à elle vit en Europe du Nord dans des milieux herbeux très chauds et très secs (HERTING, 1960).

RÉSULTATS

Adultes

Notre matériel adulte se compose de 6 mâles et de 3 femelles, provenant tous de la station d'Onnens. Les mouches adultes ont été obtenues par métamorphose en laboratoire. Les larves, avant transformation en pupes, étaient sorties de *Chorthippus mollis* prélevés en station au stade de larve âgées ou adultes. Les Tachinides adultes fraîchement métamorphosés ont été conservés vivants pendant plusieurs heures pour qu'ils acquièrent leurs couleurs définitives. Un mâle et une femelle ont été déterminés par le Dr TSCHORSNIG (Naturkundemuseum, Stuttgart) comme *Acemyia rufitibia* VON ROSER. Le restant du matériel (5 mâles et 2 femelles) a été contrôlé par nos soins, en nous aidant des diagnoses de LEONIDE (1969b). Nos individus se présentent ainsi:

– Premier article antennaire mucroné et prosternum lisse (caractéristique du genre *Acemyia*).

– Ailes (mâles et femelles): coude de la nervure m plus proche du bord postérieur de l'aile que de la ramification m-cu, avec un rapport tournant autour de

1/2,0 (de 1/2,9 à 1/1,8), donc plus bas que celui de 1/2,5 donné par LEONIDE (1969b). *A. acuticornis*, existant aussi en Suisse, est donnée avec un rapport de 1/1,7 à 1/2,3, mais les critères suivants la mettent hors de cause.

- Couleurs (mâles et femelles): antennes entièrement noires ou avec deuxième (ou même premier) article brunâtre, palpes noires ou brunâtre à extrémité noire (LEONIDE, op. cit.: noires à base jaunâtre), pattes noires, tibias et parfois trochanters jaunâtres.

- Front (mâles): en forme de v, rétréci au sommet de la tête, plus étroit que la largeur de l'œil (environ 2/5).

Nos spécimens rejoignent la description comparée donnée par LEONIDE (1969b) des 3 *Acemyia* de France. Ils en diffèrent quelque peu par le rapport de distance m/m-cu un peu plus bas et par la couleur des palpes de plusieurs spécimens un peu plus claire que celle décrite. La sûreté d'identification repose cependant, comme le fait remarquer LEONIDE (op. cit.), sur une confrontation des critères, dont la variabilité empêche de les considérer individuellement. La forme du puparium permet de confirmer également l'appartenance à cette espèce (voir plus bas).

Œufs et larves

Les œufs découverts lors des manipulations de mesure des larves de *C. mollis* ont tous été localisés sur des larves de premier stade (sauf 1 cas sur une larve de deuxième stade). Ils sont de forme elliptique, de type plan-convexe, c'est-à-dire convexe vers l'extérieur et plane vers la surface de contact avec la cuticule de l'hôte. Ils s'apparentent au type macrotypique décrit par LEONIDE (1969a) pour *A. acuticornis*. 8 œufs ont été mesurés (sur l'hôte), leur longueur (extrêmes de l'ellipse) varie de 0,64 à 0,80 mm, pour une moyenne de 0,68 mm.

L'infestation des larves est le plus souvent unique (un œuf par hôte), deux cas à double infestation et 1 cas à quadruple infestation ayant été observés (Tab. 1.). Le cas le plus courant de localisation de l'œuf est la patte postérieure (postfémur), puis l'abdomen et le thorax, 1 cas a été observé sur la tête (front). Les problèmes de fixation et d'adhérence, ajoutés au parcours difficile vers la cavité gé-

Tab. 1. Localisation des œufs d'*A. rufitibia* sur les larves de *C. mollis*.

nb. de larves observées:	10
nb. d'œufs observés:	15
nb. d'œufs par larve infestée:	
4 œufs:	1 cas
2 œufs:	2 cas
1 œuf:	7 cas
localisation:	
postfémur:	7 cas
tibia:	1 cas
abdomen:	4 cas
thorax:	2 cas
tête:	1 cas

nérale pour la larve après pénétration, rendent étonnante cette majorité d'œufs fixés aux pattes (même au tibia dans un cas).

La découverte du parasitisme des larves s'étant passée dans le cadre de notre étude des populations de *C. mollis*, nous avons pu apprécier les proportions et quantités d'individus touchés par le Tachinide (Tab. 2). Dans le cas de notre station d'Onnens, notre échantillonnage de début de saison (26 juin) a permis de recenser 7 L1 (larves de premier stade) infestées d'œufs sur les 57 L1 échantillonnées. Les L1 représentent 61% de la population de *C. mollis* à ce moment-là (le reste étant formé de larves de deuxième stade principalement). Ces L1 parasitées représentent donc 12% des larves de ce stade (estimées à 3,8 individus/m² au total). Une semaine plus tard, 9% des L1 sont encore porteuses d'œufs d'*Acemyia*, pour une population à 20% à ce premier stade (en densité de 1,0 individus/m²). On peut donc estimer l'infestation des larves de premier stade dans cette population à environ 10%. Le taux de parasitisme de la population de criquets à un temps donné devrait bien sûr tenir compte également des larves de stades plus âgés ne portant plus d'œufs (exuviation de l'hôte), mais dont un certain nombre abrite intérieurement des larves de Tachinide.

Dix larves infestées de Criquet de premier stade ont été mises en élevage pour suivre le développement du Tachinide. Une seule larve a permis un développement complet du Tachinide qui est sorti de son hôte pour s'empurger. La sortie s'est faite par un sternite abdominal (membrane intersegmentaire) d'un criquet mâle de cinquième stade, qui est mort à ce moment-là. 4 larves de criquet sont mortes au troisième stade et 4 au quatrième stade. Parmi ces dernières, 1 femelle L4 a révélé après dissection une grande larve de Tachinide (5,4 mm de long, cri-

Tab.2. Densités et proportion de larves de *C. mollis* parasitées par *A. rufitibia* (présences des œufs) dans la station d'Onnens.

	A	B
nb. L échantillonnées:	93	92
nb. L1 échantillonnées:	57 (61 %)	18 (20 %)
nb. L1 parasitées:	7	2
% L1 parasitées:	12 %	9 %
densité estimée L:	6.2 L/m ²	5.1 L/m ²
densité estimée L1:	3.8. L1/m ²	1.0 L1/m ²
estimation population L1:	2' 280 L1	600 L1
estim. pop. L1 parasitées:	280 L1 paras.	54 L1 paras.

Station : Onnens	surface: 600 m ²	
A : 26.06.1986	surface échantillonnée: 15 m ²	
B : 02.07.1986	surface échantillonnée: 18 m ²	
L = larve, L1 = larve de premier stade		

quet: 16 mm de long), située dans la cavité générale, capsule céphalique au niveau des pattes antérieures du criquet, extrémité anale au niveau du deuxième sternite abdominal du criquet. Une deuxième L4 (mâle) a révélé une larve plus jeune de Tachinide (1,1 mm de long) située dans la cavité générale au niveau de l'abdomen. Enfin une troisième L4 (mâle) renfermait une double infestation (présence de 2 œufs sur la L1), deux larves de taille et de stade différents (1,9 mm et 0,4 mm). Nous avons également trouvé une larve sortie de son hôte (femelle adulte de *C. mollis* en élevage), prête à s'empurger (longueur: 8,4 mm).

Pupes

Plusieurs pupes ont été trouvées dans les élevages de *C. mollis* contenant principalement des larves de criquet âgées et quelques adultes. 7 puparium mesurés ont indiqué une longueur moyenne de 5,83 mm, de 5,25 à 6,41 mm (mesures faites d'une extrémité à l'autre, cornicules non inclus, ceux-ci mesurant entre 10 et 13% de la longueur du puparium). La forme des puparium est celle d'un tonnelet, subcylindrique avec l'extrémité postérieure prolongée par un pédoncule stigmatique à deux branches (cornicules), libres depuis la base. Ce dernier caractère est aussi un critère d'identification d'*A. rufitibia* (LEONIDE, 1969b).

Eclosion des adultes

La sortie des adultes a été obtenue après passage au froid de 14 spécimens en 3 lots (Tab. 3.). Les pupes ont été trouvées en août et en septembre, c'est-à-dire à la fin de la période des larves et pendant la période imaginale des hôtes. Ceux-ci ont leur développement relativement synchronisé dans la population, les L1 apparaissant dans un laps de temps assez court en début de saison (THORENS, en prép.). L'infestation par les œufs du Tachinide n'ayant été observée que sur les larves de premier stade, et les pupes seulement au moment de la vie imaginale et en fin de vie larvaire de l'hôte, nous avons conclu que le parasite passe l'hiver au stade de pupa et qu'il n'y a pas de deuxième génération chez la Mouche dans ces conditions.

Nous avons fait subir aux pupes un passage au froid (5 °C) de 3 à 4 mois. La période précédant le froid en condition de température normale de laboratoire

Tab. 3. Obtention d'adultes d'*A. rufitibia* en laboratoire par passages différenciés des pupes en conditions chaudes et froides.

Lot no 1 :	30 jours à 25 °C	Résultat:	5 adultes/6 pupes étalés sur 10 jours dès le 18. 2. 1987
(6 pupes)	120 jours à 5 °C		
	40 jours à 25 °C		
Lot no 2 :	120 jours à 25 °C	Résultat:	2 adultes/5 pupes étalés sur 3 jours dès le 30. 3. 1987
(5 pupes)	135 jours à 5 °C		
	40 jours à 25 °C		
Lot no 3 :	180 jours à 25 °C	Résultat:	1 adulte/3 pupes le 8. 6. 1987
(3 pupes)	90 jours à 5 °C		
	20 jours à 25 °C		

(25°C) a été de 3 durées différentes pour les 3 lots de pupes, ceci devant nous donner une indication sur le caractère obligatoire ou non de cet hivernage (diapause vraie ou non).

Nous pouvons déduire des résultats (Tab. 3) que le lot 1 a subi un développement de 70 jours au total à 25°C et que le lot 3 est resté 180 jours avant la période de froid sans se métamorphoser. D'autre part, les lots 1 et 2 ont eu besoin du même temps de retour à température élevée avant de se métamorphoser (40 jours), comme si la différence de 90 jours précédant le froid n'avait pas eu d'effet sur le développement. Ces deux remarques ainsi que l'analyse de ces résultats, malgré le petit nombre de spécimens ayant été testés (difficulté d'obtenir des pupes en suffisance), nous font penser que le passage au froid est obligatoire pour le stade hivernant d'*A. rufitibia* qu'est la pupa (diapause obligatoire).

Dans les pupes non écloses, nous avons trouvé: 1 adulte entièrement formé n'ayant pu sortir du puparium, 3 pupes restées au stade nymphal, dont 1 fortement atteinte d'une attaque fongique, et enfin 1 pupa difforme (reconnaissance des ébauches d'appendices).

DISCUSSION

Les œufs d'*Acemyia rufitibia* que nous avons observés sont morphologiquement proches des descriptions faites par LEONIDE (1969a) des autres *Acemyiini* étudiés par cet auteur, quoiqu'un peu plus grands (0,55 mm au maximum pour *A. acuticornis* contre 0,80 mm pour les nôtres).

Les œufs des *Acemyiini* sont pondus complètement incubés et contiennent des larves prêtes à pénétrer leur hôte (type ovarvipare). La pénétration se fait dans les minutes ou les heures qui suivent la ponte (LEONIDE, 1969a), ce qui est particulièrement important pour notre espèce qui parasite des larves et doit pénétrer dans la cavité de l'hôte avant que celui-ci ne mue et n'abandonne son exuvie larvaire avec un œuf non éclos. Les espèces étudiées par LEONIDE (op. cit.) pondent sur des Criquets adultes, parfois sur des larves âgées (*A. pyrrocera*).

Les observations de LEONIDE (1969a, 1971) sur le comportement de ponte des *Acemyiini* femelles sont réalisées en laboratoire, expliquant peut-être en partie le grand nombre d'infestations multiples, plusieurs œufs déposés en ligne ou attaques répétées d'une même femelle sur un hôte. Selon cet auteur, la découverte en nature de plusieurs œufs sur des hôtes ou de plusieurs larves dans le corps d'un seul hôte confirme cependant l'existence de ce type d'infestation. Un criquet attaqué en nature par une femelle de Tachinide s'enfuit plus facilement, échappant à une infestation multiple. Dans notre cas, les infestations simples (1 œuf) sont les plus fréquentes, mais les multiples existent (2 ou 4 œufs).

La localisation préférentielle des œufs sur nos criquets est étonnante, la plupart sur les pattes postérieures. Il semble toutefois que la surface adhésive de la face inférieure des œufs est suffisamment efficace pour tenir sur des supports peu planes (LEONIDE, 1969a). ZAKHVATKIN (in LEONIDE, op. cit.) a observé un comportement de ponte d'*A. acuticornis* par dépôt d'un seul œuf près des stigmates thoraciques de l'hôte, évitant, selon cet auteur, les pertes par frottement. On peut ainsi imaginer que les œufs découverts sur les pattes arrières de nos larves échappent au réflexe de frottement, d'autres œufs plus exposés ayant peut-être été arrachés avant notre observation.

Le développement endoparasite des *Acemyia* se déroule en 3 stades larvaires dans la cavité de l'hôte, soit de manière libre, soit fixée, ceci en tout cas en dé-

but de développement, généralement à une trachée (fixation de la région anale de la larve pour sa respiration). Nous avons vérifié cette situation de fixation par dissection de quelques hôtes. La larve, arrivée au terme de son développement, quitte l'hôte (larve âgée ou adulte dans notre cas) par perforation d'un point faible variant d'un cas à l'autre (observation d'une larve de cinquième stade perforée dans une membrane sternale).

La pupaison a lieu au sol: dans notre cas, les pupes ont été trouvées au fond des cages d'élevage. Les pupes d'*A. rufitibia* que nous avons obtenues sont le stade hivernant. LEONIDE (1971) a observé un cycle polyvoltin chez *A. pyrrhocera* au sud de la France, une deuxième génération estivale étant obtenue après une courte période nymphale (13 à 14 jours), donnant elles-mêmes larves et pupes, celles-ci représentant le stade hivernant. Le même auteur (LEONIDE, 1969a) indique un stade pupal hivernant pour *A. acuticornis*, ainsi que le cas particulier de *Ceracia mucronifera* hivernant parfois à l'état larvaire dans son hôte (*Anacridium aegyptum*, hivernant à l'état adulte au sud de la France).

Il est fort possible que les conditions climatiques régnant dans notre région imposent un cycle univoltin à notre *Acemyia*. Par comparaison, *A. acuticornis* accomplit une génération par année en Russie et plusieurs au sud de la France (LEONIDE, 1969a). Si plusieurs *Acemyia* sont connus pour hiverner à l'état de puce, aucun cas de diapause obligatoire n'est cité pour ce groupe. LEONIDE (1969b) signale que ses pupes d'*A. rufitibia* ont passé l'hiver à ce stade et ont éclos en laboratoire en avril et en mai. Le cas de *Ceracia mucronifera* est particulier puisqu'il y a échelonnement du développement larvaire, autant en laboratoire qu'en nature, l'hiver permettant la maturation aboutissant à la puce, qui, remise en laboratoire, donne immédiatement un adulte. Cependant, en nature les adultes ne se rencontrent pas avant le retour de la belle saison: les pupes doivent donc suspendre leur développement à cause du froid, arrêt d'ailleurs vérifié en laboratoire par cet auteur. Notre situation est différente, puisqu'il semble qu'une exposition aux basses températures est nécessaire à la continuation du développement nymphal et à la métamorphose imaginale (diapause obligatoire). La diapause obligatoire des pupes est signalée par LEONIDE (1969a) pour *Acyglossa pollinosa*, Anthomyiidae également endoparasite d'Orthoptères. Cette diapause n'a d'ailleurs pu être brisée en laboratoire par cet auteur.

Les *Acemyiini* étudiés par LEONIDE (1969a, 1969b, 1971) apparaissent au printemps comme imago, en avril et mai pour *A. rufitibia*, en avril jusqu'à mi-juin pour *A. pyrrhocera* (assez étalés). Les femelles sont rapidement matures, la gestation des œufs est courte, voire très courte. La vie imaginale est de l'ordre de 2 à 3 semaines. Une recherche plus intense des adultes d'*A. rufitibia* reste encore à effectuer pour connaître l'étalement ou non de leur présence et donc de l'oviposition des femelles. La brève expérience sur les pupes laisse penser qu'il y a relative simultanéité des métamorphoses imaginale après le passage de l'hiver par les pupes. FISCHER (1963) a trouvé en Allemagne une larve mature d'*A. rufitibia* à mi-juillet, qui, après pupaison, a donné un adulte à mi-mai de l'année suivante, ce qui correspond bien à ce que nous avons trouvé ici.

Nos observations montrent une oviposition presque exclusive sur les L1 de *C. mollis*. On peut imaginer qu'*A. rufitibia* adopte une stratégie de coïncidence phénologique des adultes avec les jeunes larves de *C. mollis*, en évitant un étalement de ses adultes qui mettrait en péril le bouclement de son cycle univoltin, surtout dans notre région où la saison chaude est relativement courte. D'autre part, une nymphose étalée comprenant des individus arrivant trop tôt à maturité au

printemps compromettrait également les chances parasitaires d'un adulte à vie brève apparaissant aux premiers jours du printemps sans rencontrer de criquets (n'éclosant qu'au début de l'été). La coïncidence temporelle hôte-parasite, facteur déterminant pour le parasite, est plus ou moins rigide selon les Tachinides et les situations (LEONIDE, 1969a); pour les hôtes à activité estivale et à œuf hivernant, le parasite suit généralement le cycle uni- ou plurivoltin à activité printanière ou estivale, avec pupe hivernant.

La spécificité parasitaire d'*Acemyia rufitibia* n'est pas connue: LEONIDE (1969b) l'a élevée sur deux Acrididae Gomphocerinae: *Euchorthippus pulvinatus* et *Chorthippus* groupe *bicolor-mollis* (c'est-à-dire *Chorthippus brunneus* (THBG.) (= *bicolor*), *Chorthippus biguttulus* (L.) ou *C. mollis* (CHARP.)). FISCHER (1963) a trouvé au sud de l'Allemagne une larve d'*A. rufitibia* sortie d'un *Chorthippus* indéterminé (*parallelus* ou *montanus*, donc même genre mais sous-genre différent que *C. mollis*).

Une autre *Acemyia*, *A. pyrrhocera*, se révèle être assez polyphage, parasitant en nature une dizaine d'Acridiens, autant Catantopidae qu'Acrididae Locustinae ou Gomphocerinae (LEONIDE & LEONIDE, 1977). *A. acuticornis*, espèce ayant fait l'objet de plusieurs études, possède également un spectre d'hôtes important. HERTING (1960) donne 16 espèces d'Acridiens, dont 6 du genre *Chorthippus* (*C. mollis* et ses espèces jumelles *C. brunneus* et *C. biguttulus* incluses). Les *Acemyiina* sont connues comme oligophages à relativement polyphages, parasitant un certain nombre d'Acridiens, mais jamais d'Ensifères (une exception citée par LEONIDE (1969a)).

On peut penser qu'*A. rufitibia* se comporte de la même manière que les espèces mieux connues. Nos observations ont révélé avec certitude le parasitisme de *C. mollis* dans notre station, mais n'exclut pas le parasitisme d'autres Acridiens vivant dans ce milieu, par exemple des espèces déjà connues comme hôtes d'autres *Acemyia* et ayant une phénologie proche de *C. mollis*: *Chorthippus biguttulus* (L.), *Chorthippus parallelus* (ZETT.), *Stenobothrus lineatus* (PANZ.), *Oedipoda caerulescens* (L.) (liste complète des espèces compagnes de *C. mollis* dans cette station in THORENS [1984]).

La population de *C. mollis* subissait en 1986 à Onnens une infestation (oviposition) d'environ 10% des larves de premier stade. L'impact de ce parasitisme sur la population est difficile à évaluer, puisque nous ne savons pas le taux de réussite du parasite (des cas de résistance de l'hôte sont connus, LEONIDE (1969a)), ni la mortalité ou la stérilité en résultant pour le Criquet. Les effets du parasitisme pour l'hôte sont dûs à la nutrition de la larve endoparasite (principalement sur les corps gras et sur les ovaires de la femelle), ainsi qu'à la sortie de la larve hors de l'hôte, effets directs ou indirects (affaiblissement ou infections diverses). Il n'existe que peu d'informations quantitatives des effets sur l'hôte, a fortiori sur une population d'hôtes, pour que nous en évaluions l'impact dans notre cas. En laboratoire, 1 L5 est morte après sortie de son parasite, ainsi qu'une femelle adulte. L'état de résistance d'un Acridien en élevage n'est cependant pas le même qu'en nature (où les cas de survie après sortie du parasite sont connus, LEONIDE [1971]). Néanmoins, l'infestation de 10% des stade juvéniles est lourde, ajoutée aux nombreux autres facteurs de mortalité (biotiques ou abiotiques) que subit la jeune population.

REES (1986), dans un travail sur l'impact du parasitisme diptérien sur *Melanoplus sanguinipes*, met en évidence un ensemble de parasites où le Sarcophagidae *Blaesoxipha* domine, et où une espèce d'*Acemyia* intervient dans les parasites

minoritaires. Aucun chiffre n'est fourni sur le taux d'infestation par cette espèce. UVAROV (1977) mentionne le cas de femelles de *Nomadacris* stérilisées par une espèce de *Ceracia*, pour un taux de 0,7 à 13% de la population femelle.

Les points suivants mériteraient d'être approfondis au sujet d'*A. rufitibia*: sa période exacte de vie imaginale, son comportement vis-à-vis des autres Acridiens de cette localité, ainsi que sa répartition et les situations où elle vit ailleurs dans notre pays.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements au Dr H. P. TSCHORSNIG (Naturkundemuseum, Stuttgart) pour la détermination de nos spécimens d'*Acemyia*, au Prof. J. C. LEONIDE (Université de Provence, Marseille) pour ses renseignements et conseils, au Prof. W. MATTHEY pour avoir suivi notre travail et pour la correction de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNAUD P. H. 1978. – A host-parasite catalogue of North American Tachinidae (Diptera). *Misc. Publ. Sci. Educ. Admin. US Dept. Agric.* 1319: 1–860.
- BEIER M. 1972. – Saltatoria. *Handb. Zool.* (Berlin) 4 (2): 1–217.
- FISCHER H. 1963. – Die Tierwelt Schwabens. 9. Teil. Raupenfiegen. *Ber. Naturf. Ges. Augsburg* 16: 81–106.
- FOWLER H. G. 1987. – Field behavior of *Euphasiopteryx depleta* (Diptera, Tachinidae): Phonotactically orienting parasitoids of mole crickets (Orthoptera, Gryllotalpidae, Scapteriscus). *J. N. Y. Entomol. Soc.* 95 (4): 474–480.
- HERTING B. 1960. – Biologie der Westpaläarktischen Raupenfiegen (Diptera: Tachinidae). *Monogr. Z. angew. Entomol.* 16: 1–188.
- HERTING B. 1984. – Catalogue of Palearctic Tachinidae (Diptera). *Stutt. Beitr. Naturk. (A)* 369: 1–228.
- KEVAN D. K. MCE., KOSHNAW R. T. B. 1988. – *Hyalomyodes* (Diptera: Tachinidae), an endoparasitoid of Tetrigoidea (Orthoptera). *Entomol. Rec. J. Var.* 100 (3/4).
- LEONIDE J. C. 1969. – a) Recherche sur la biologie de divers Diptères endoparasites d'Orthoptères. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., A, Zool.* 53: 1–246.
- LEONIDE J. C. 1969. – b) Présence d'*Acemyia rufitibia* dans le Massif de La Sainte Baume (Bouche du Rhône et Var) (Diptera, Tachinidae, Acemyiina). *Bull. Soc. Ent. France* 74: 63–66.
- LEONIDE J. C. 1971. – Biologie d'*Acemyia pyrrhocera* VILL., Diptère Tachinaire acridiophage. *Bull. Soc. Ent. France* 76: 9–18.
- LEONIDE J. C. 1973. – Biologie de *Ceracia mucronifera* RONDANI (non MESNIL, non LEONIDE), Diptère Tachinaire Acemyiina parasite de l'Orthoptère *Pyrgomorpha conica* OLIV. *Bull. Soc. Ent. France* 78: 25–41.
- LEONIDE J. C., LEONIDE J. 1977. – Etude des divers aspects de la spécificité parasitaire d'*Acemyia pyrrhocera* VILL. Diptère Tachinaire acridiophage. *Bull. Soc. Ent. France* 82: 157–166.
- MESNIL L. 1965. – Larvaevorinae (Tachininae), in E. LINDNER. *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 64, 2 vol. Stuttgart: 879 pp.
- REES N. E. 1986. – Effects of dipterous parasites on production and viability of *Melanoplus sanguinipes* eggs (Orthoptera, Acrididae). *Environm. Entomol.* 15 (1): 205–206.
- THORENS P. 1984. – Les Orthoptères (Saltatoria) de quelques garides du pied sud du Jura. – 1. Présentation des milieux et liste faunistique. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 107: 123–132.
- THORENS P. 1988. – Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécral. *Bull. Soc. entomol. suisse* 61: 191–197.
- THORENS P. 1989. – Description comparée des oothèques et des œufs de *Chorthippus mollis* (CHARP.) et de *Chorthippus biguttulus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Soc. entomol. Suisse* 62: 87–106.
- UVAROV B. 1977. – Grasshoppers and locusts. Vol. 2. Cambridge: 613 pp.

(reçu le 26 décembre 1989)

Effets de la fauche sur une population du Criquet *Chorthippus mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae) dans une prairie du pied sud du Jura suisse¹

P. THORENS

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2007 Neuchâtel

Effect of mowing on a population of the grasshopper Chorthippus mollis (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae) in a meadow at the southern foot of the Swiss Jura. – A population of *C. mollis* in a meadow mown once a year was studied for 7 years. The mortality occurring in the days following mowing was calculated and compared in three cases to that of the whole year. The effect of the mowing differs greatly between years: 4 to 67 % of the population can be eliminated. These differences can be explained in part by the age of the population at mowing (proportion of nymphs), but mainly by the coincidence of lower temperatures and rain which followed mowing. The results are compared with literature on the influences of mowing.

Keywords: Orthoptera, Acrididae, *Chorthippus mollis*, Swiss Jura, mowing effect, population.

INTRODUCTION

L'étude de populations de *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) dans 2 stations du pied sud du Jura nous a fait aborder différentes caractéristiques de sa biologie (THORENS, 1988, 1989, 1990, 1991a, 1991b, 1992) et nous a notamment donné l'occasion d'examiner les effets de la fauche sur ce Criquet.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La station concernée est une prairie de tendance sèche à mésophile, à dominance de *Bromus erectus* et *Arrhenatherum elatius*. Elle est située en ville de Neuchâtel, est relativement isolée dans un environnement bâti, entourée d'une haie sur deux côtés et d'une route sur un troisième; elle recouvre une surface de 700 m² et subit une seule fauche annuelle. Son exposition SE, sa forte pente et ses conditions générales en font un habitat favorable à l'espèce thermophile qu'est *C. mollis*.

Nous avons échantillonné en utilisant le même type de méthode que GUEGUEN (1976, 1990), KOEHLER (1987) ou ONSAGER (1977), c'est à dire un cadre de type biocénomètre de 1 m² dans lequel les criquets sont dénombrés avec exactitude. Il est ainsi possible d'extrapoler les résultats à l'ensemble de la surface de la station.

L'effet de la fauche sur la population de *C. mollis* a été observé durant sept ans, à savoir de 1984 à 1990. De 1984 à 1986, nous avons procédé à l'échantillonnage de la population au cours de toute la saison (THORENS, 1992), et pour les autres années seulement à des échantillonnages ponctuels. Chaque année, deux estimations de la population ont été faites: une juste avant la fauche, une juste après. L'impact mesuré de la fauche se résume aux effets immédiats sur la population.

¹ Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur.

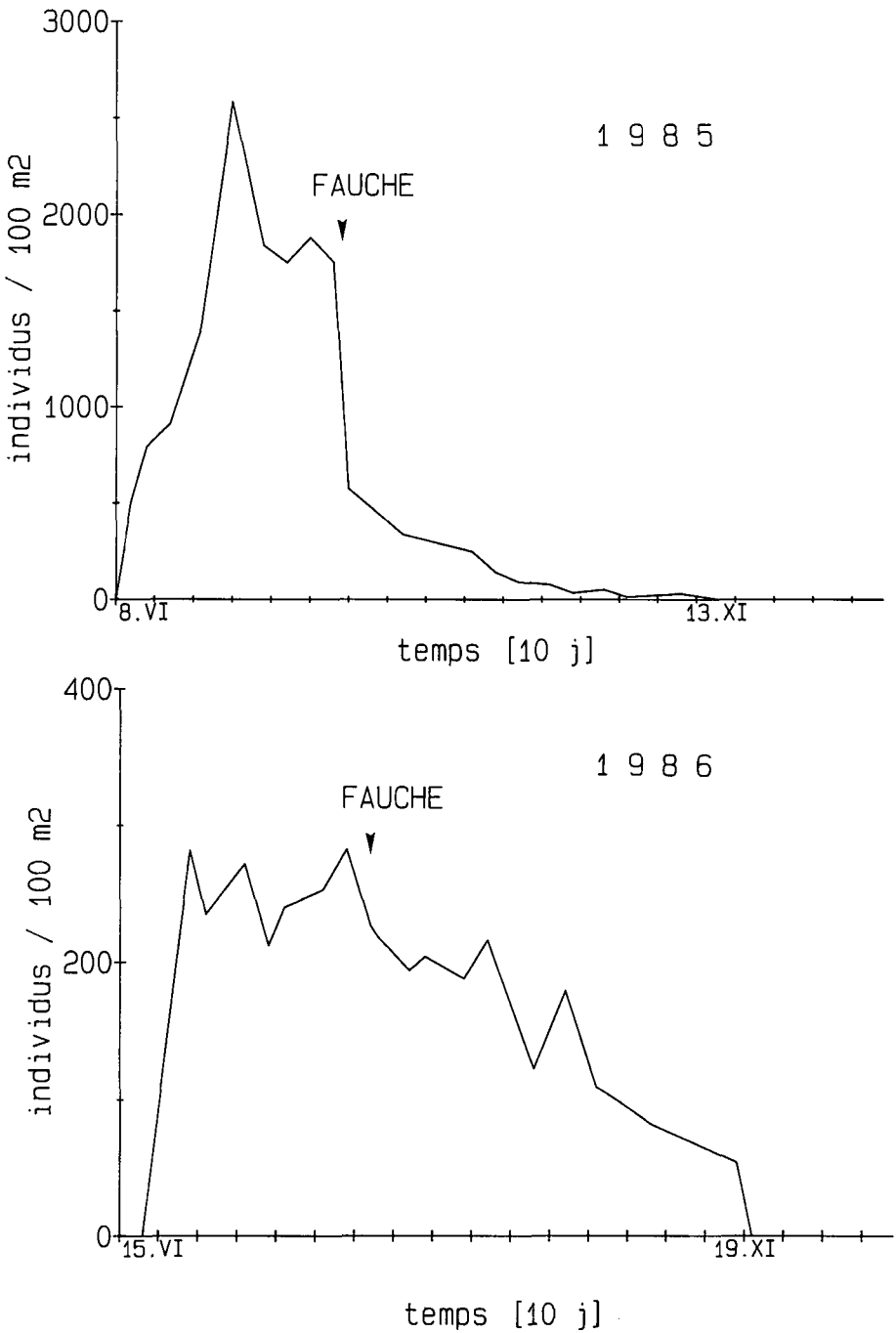


Fig 1. Populations de *C.mollis* en 1985 et 1986 à Neuchâtel. Larves et adultes cumulés. Dates du début et de la fin de la population et situation de la fauche.

La fauche est réalisée à l'aide d'une motofaucheuse à bras. Le moyen utilisé est donc relativement léger et les perturbations directes sont relativement faibles sur les criquets. La végétation devient rase et homogène, le sol est par place mis à nu par les lames, de rares touffes subsistent sur le pré, et le seul refuge important pour la population est la haie bordant la station et son ourlet. Le foin est généralement séché sur place et évacué quelques jours après la fauche. La date de fauche a varié de mi-juillet à mi-août, en fonction du programme annuel du Service des Parcs et Promenades de la Ville de Neuchâtel (Tab. 1).

RÉSULTATS

L'impact de la fauche à court terme sur la population varie sensiblement d'une saison à l'autre (Tab. 1). La baisse de la population (BP) est parfois quasi imperceptible (moins 4%) ou au contraire accentuée (moins 67%), ceci dans un espace maximum de 6 à 7 jours. Les autres valeurs se situent entre ces deux extrêmes. Celles-ci (1985 et 1986) correspondent à des populations dont nous possédons la courbe complète (Fig. 1). En 1985, la brutale chute de densité après la fauche est suivie d'une décroissance rapide, se prolongeant jusqu'à l'extinction de la population de l'année. En 1986, la population reste au contraire insensible à la fauche et ne décroît que lentement, ne révélant pas d'effets tardifs consécutifs à la fauche.

La structure de la population au moment de la fauche (Tab. 1) varie également d'une année à l'autre : elle peut comprendre une importante proportion de L1 et L2, ou au contraire, être composée de larves âgées et d'adultes. La sensibilité des différents stades de *C. mollis* à la fauche est difficile à mettre en évidence (Tab. 1, Fig.

Tab. 1. Densités de *C. mollis* et dates de fauche, Neuchâtel. AN = année, F = date de fauche, E = dates d'échantillonnage avant et après fauche, L1 = larves de premier stade, L2 = ..., Ltot = total des larves, AD = adultes, BP = baisse de la population entre les 2 échantillonnages (%).

AN	F	E	L1	L2	L3	L4	L5	Ltot	AD	BP
1984	22.08	21.08 24.08						440 200	560 720	8
1985	07.08	05.08 08.08	4 0	60 5	230 42	940 257	520 271	1754 575	0 0	67
1986	13.08	13.08 14.08	0 0	0 0	3 0	47 7	130 131	180 138	47 79	4
1987	05.08	04.08 10.08	19 0	363 127	- -	133 163	15 28	530 318	0 0	40
1988	13.07	11.07 18.07	64 12	350 72	164 264	95 140	9 24	682 512	0 0	25
1989	27.07	26.07 02.08	4 0	41 0	111 37	430 197	156 343	742 577	0 21	19
1990	06.08	06.08 09.08	0 0	0 0	4 0	67 33	111 62	182 95	67 56	39

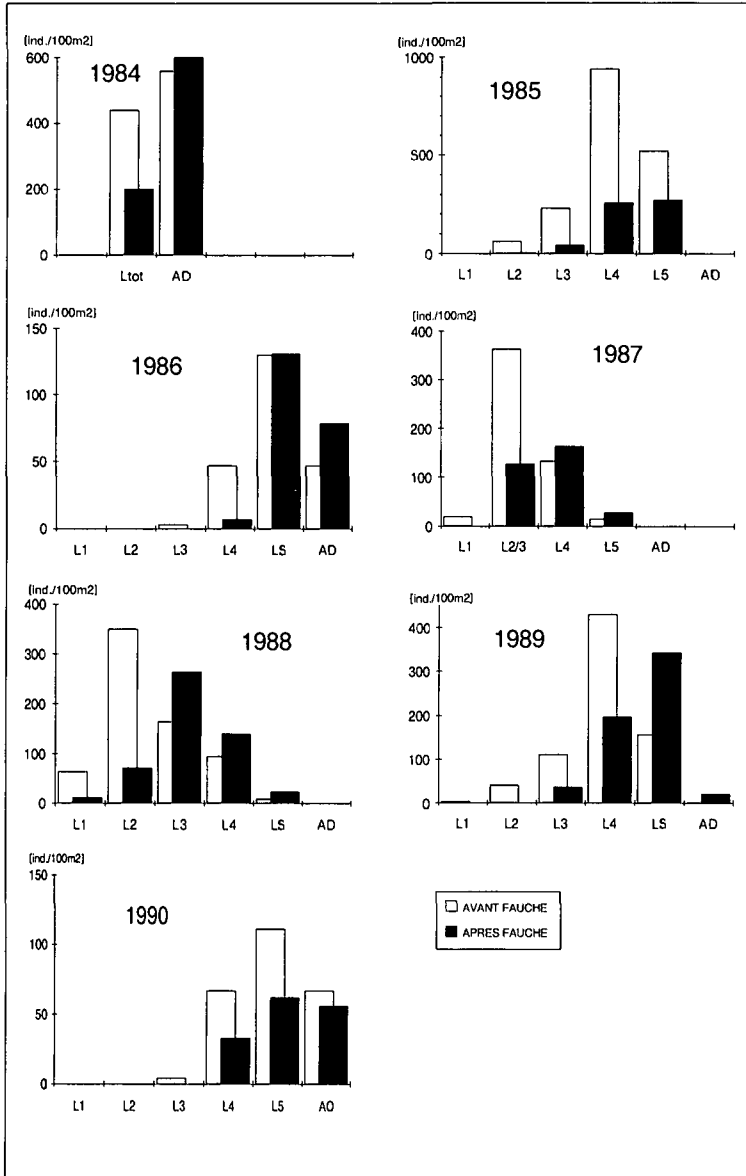


Fig. 2. Représentation des densités de *C. mollis* à Neuchâtel avant et après la fauche (en individus par 100 m²). L1 = larves de premier stade, L2 = ..., Ltot = total des larves, AD = adultes, L2/3 = deuxièmes et troisièmes stades cumulés.

2). En effet, il faut comparer avec précaution les densités précédant et suivant la fauche: pendant les quelques jours séparant les échantillonnages, la structure de la population change naturellement. On se rappellera que, d'une semaine à l'autre, le stade larvaire dominant peut changer, faisant passer par exemple la population d'un maximum de L3 à un maximum de L4 (THORENS, 1991a).

En tenant compte de cela, on peut constater que, globalement, les proportions sont normales avant et après fauche et qu'aucun stade ne semble spécialement affecté ou insensible à la perturbation. L'année la plus perturbée (1985) nous montre par exemple que tous les stades sont fortement réduits après fauche. L'importance des L5 par rapport aux L4 est dû, à ce moment, au développement normal des larves.

Les facteurs responsables des réactions de la population à la fauche peuvent être d'ordre biotique, comme l'état phénologique de la population, ou abiotique, comme les conditions météorologiques. L'état phénologique de la population au moment de la fauche n'est pas directement lié à la date annuelle considérée: il dépend à la fois du moment où a démarré la population et de sa vitesse de développement. Pour notre analyse (Tab. 2), nous avons retenu le retard de la fauche par rapport à celle de l'année la plus précoce (1988). Nous y avons ajouté deux valeurs

Tab. 2. Relation entre la baisse de densité de *C. mollis* après la fauche et l'âge de la population ou les conditions météorologiques, Neuchâtel. AN = année, BP = baisse de la population après fauche (%), I = retard relatif de la fauche (en j par rapport à l'année la plus précoce), II = proportion de larves (%), III = proportion de stades L4 et L5 (%), T = effet température (% de j avec chute de la température sur le total des j entre la fauche et l'échantillonnage après fauche), P = effet précipitation (% de j avec précipitation sur le total des j entre la fauche et l'échantillonnage après fauche), T+P = cumul de P et de T.

AN	BP	Phénologie			Météo		
		I	II	III	T	P	T+P
1984	8	40	44	--	0	66	66
1985	67	25	100	83	100	50	150
1986	4	31	79	98	50	0	50
1987	40	23	100	28	100	33	133
1988	25	0	100	15	66	33	99
1989	19	14	100	79	43	29	72
1990	39	24	73	98	75	0	75

Corrélations de rang (KENDALL) :	
r (BP-I) = - 0.140	r (BP-T) = + 0.781
r (BP-II) = + 0.394	r (BP-P) = + 0.250
r (BP-III) = - 0.138	r (BP-T+P) = + 0.905 *
* significatif (P < 0.05)	

parallelus est connue pour sa vagilité et son euryécie et supporte bien les perturbations. SZIJ (1985) l'a observé dans ses stations les plus pâturées aux côtés d'une autre espèce résistante, *Omocestus viridulus*, qui subsiste seule dans les prairies subissant plusieurs coupes. THOMAS (1980) ne remarque pas de baisse de densité de *C. parallelus* suite à la fauche, au contraire des autres Orthoptères présents. KOEHLER (1988) constate que ce même *Chorthippus* est à l'aise et domine dans une prairie fauchée régulièrement. BERGER (1988), comparant des surfaces fauchées et non fauchées, mentionne des chutes de densité importantes dans les zones fauchées. Son peuplement comprend *C. parallelus*, ainsi que *C. biguttulus* et *C. brunneus*. Le besoin de végétation de refuge après la fauche est ici bien démontré, les densités dans ces zones atteignent 4 fois celles d'une végétation non fauchée comparable.

En résumé, les données de la littérature nous montrent que les Acrididae supportent souvent bien les perturbations de la fauche. Sans avoir la vagilité de *C. parallelus*, *C. mollis* est considéré, avec d'autres *Chorthippus*, comme peu sensible aux changements de structure. En outre, il est également thermophile et probablement héliophile; par analogie il devrait se trouver parmi les espèces à l'aise après la fauche.

Dans la situation de notre population, la fauche est réalisée par des moyens légers une fois par année, relativement tardivement, et le foin est évacué graduellement. Ceci devrait limiter la perturbation pour cette population. Notons tout de même que, vu la phénologie de *C. mollis*, la fauche même tardive (fin juillet à fin août) a chaque fois touché une population partiellement ou totalement larvaire, sur les sept ans analysés. Le contraste structurel et microclimatique constaté dans notre prairie est très marqué, comparable aux situations présentées dans la littérature: passage d'une végétation relativement haute et dense à une structure rase, et ainsi forte baisse de l'humidité de l'air surtout (THORENS, 1992).

En conclusion, l'analyse des sept ans a montré que les chutes de densité sont très variables d'une année à l'autre et l'explication de cette variation semble avant tout résider dans les conditions météorologiques accompagnant la fauche. Sans être directement lié à l'intensité de la perturbation, l'âge de la population intervient également. Comme GUEGUEN (1990) l'a relevé pour *Aeropus sibiricus*, les espèces tardives souffrent plus du pacage, à cause de la fragilité de leurs jeunes stades. Dans notre cas, la sensibilité des jeunes stades s'explique un peu différemment: moindre défense face à la prédation, face aux conditions microclimatiques plus contrastées (déshydratation), et éventuellement face à une nourriture modifiée.

La corrélation entre diminution de la population et mauvaises conditions météorologiques juste après la fauche est nette, et permet d'expliquer les grandes variations (4 à 67 %) sur les années étudiées. Cet aspect n'est jamais relevé dans la littérature consultée, même si climat et fauche sont souvent cités séparément comme des causes de mortalité importantes pour les Acridiens; à l'inverse de notre situation, c'est plutôt l'aridité nouvelle d'une végétation fauchée qui est avancée comme facteur négatif. Bien entendu, d'autres situations peuvent être beaucoup plus extrêmes que la nôtre. Il reste en effet dans notre station une végétation partiellement verte même pendant les mois les plus secs de l'été (dans le pire des cas quelques feuilles centrales des graminées restent vertes).

L'impact du facteur "mauvais temps" (températures basses et pluie) sur *C. mollis* doit être attribué partiellement à la xérothermophilie de cette espèce dans notre région, d'autres Acridiens ou Orthoptères ayant peut-être des réactions très différentes à ce phénomène. Ces résultats incitent à la prudence vis à vis des génés-

ralisations hâtives. Nous voyons donc l'importance de considérer l'écologie de chaque espèce, les conditions locales et aussi les réactions d'une population sur plusieurs années.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Prof. W. MATTHEY pour ses conseils et l'encadrement de notre travail, le Dr D. BORCARD pour son aide dans l'analyse des résultats et le Service des Parcs et Promenades de la Ville de Neuchâtel pour sa collaboration dans l'entretien de la prairie.

RÉSUMÉ

La population de *C. mollis* d'une prairie fauchée une fois par an a été étudiée durant sept ans. La mortalité subie les jours après la fauche a été calculée et comparée dans trois cas à l'ensemble de la saison. L'effet de la fauche est très variable: de 4 à 67 % de la population est éliminée selon les ans. Ces différences s'expliquent dans une faible mesure par l'âge de la population au moment de la fauche (proportion de larves), mais surtout par la coïncidence de basse température et de pluie après la fauche. Les résultats sont comparés aux travaux existant sur la fauche et le pacage.

LITTÉRATURE

- BERGER, M. 1988. Mehrjährige ökologische Untersuchungen an einer Grashüpfer - Population (Orthoptera, Acrididae). *Inaug. Diss. Philipps-Universität Marburg* 156 pp.
- BONESS, M. 1953. Die Fauna der Wiesen unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. *Zisch. Morph. Oekol. Tiere* 42: 225-277.
- CAPINERA, J.L. & SECHRIST, T.S. 1982. Grasshoppers-host plant associations: response of grasshopper populations to cattle grazing intensity. *Can. Ent.* 114: 1055-1062.
- DETZEL, P. 1985. Die Auswirkung der Mahd auf die Heuschreckenfauna von Niedermoorwiesen. *Veröff. Natursch. Landschaftspf. Bad.-Württ.* 59/60: 345-360.
- EVANS, E.W. 1988. Community dynamics of prairie grasshoppers subjected to periodic fire: predictable trajectories or random walks in time? *Oikos* 52: 283-292.
- GEIGER, R. 1971. *The climate near the ground*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 611 pp.
- GRAYSON, F.W.L. & HASSALL, M. 1985. Effect of rabbit grazing on population variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos* 44: 27-35.
- GUEGUEN, A. 1976. Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse altitude, cas particulier de *Chrysochraon dispar*. Thèse 3e cycle Rennes, 176 pp.
- GUEGUEN, A. 1990. Impact du pâturage ovin sur la faune sauvage: exemple des Orthoptères. *Ministère Environnement, Rapport SRETIE-EGPN*, 106 pp.
- KOEHLER, G. 1987. Die quantitative Erfassung von Feldheuschrecken (Saltatoria: Acrididae) in Zentraleuropäischen Halbtrockenrasen.- Ein Methodenvergleich. *Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller- Univ. Jena* 36: 375-390.
- KOEHLER, G. 1988. Zur Heuschreckenfauna der DDR.- Artenspektrum, Arealgrenzen, Faunenveränderung. *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 16: 1-21.
- ONSAGER, J.A. 1977. Comparison of five methods for estimating density of rangeland grasshoppers. *J. Econom. Ent.* 70: 187-190.
- OPPERMANN, R., REICHHOLF, J. & PFADENHAUSER, J. 1987. Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna in Feuchtwiesen. *Veröff. Natursch. Landschaftspf. Bad.-Württ.* 62: 347-379.
- RICHARDS, O.W. & WALOFF, N. 1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.* 17: 1-182.
- SZIJJ, J. 1985. Oekologische Einmischung der Saltatoria im Artland (Niedersachsen) und ihre Verwendung für Naturschützerische Wertanalyse (Orthoptera). *Dtsch. Entomol. Z.* 32: 265-273.
- THOMAS, P. 1980. Wie reagieren Heuschrecken auf die Mahd? *Naturkundl. Beitr. DJN* 5: 94-99.
- THORENS, P. 1988. Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécral. *Bull. Soc. Ent. Suisse* 61: 191-197.
- THORENS, P. 1989. Description comparée des oothèques et des oeufs de *Chorthippus mollis* (CHARP.) et de *Chorthippus biguttulus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Suisse* 62: 87-106.
- THORENS, P. 1990. *Acemyia rufitibia* (Diptera, Tachinidae) parasite de *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Suisse* 63: 137-145.
- THORENS, P. 1991a. Développement et morphologie comparée de *Chorthippus mollis* (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Soc. Ent. Suisse* 64: 9-25.

THORENS, P. 1991b. Prédateurs et parasites de *Chorthippus mollis* (Orthoptera, Acrididae) dans deux stations du pied sud du Jura. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 114: 43-57.

THORENS, P. 1992. Biologie et écologie de *Chorthippus mollis* (CHARPENTIER, 1825) et *Chorthippus biguttulus* (LINNÉ, 1758) (Orthoptera, Acrididae) dans 3 stations du pied du Jura. *Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel*, 212 pp.

VOISIN, J.-F. 1985. Evolution des peuplements d'Orthoptères. *L'aménagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le canton d'Aïme. MAB. Projet PIREN*, pp. 309-335.

(reçu le 26 mars 1993; accepté le 13 avril 1993)

PRÉDATEURS ET PARASITES DE
CHORTHIPPUS MOLLIS
(*ORTHOPTERA, ACRIDIDAE*)
DANS DEUX STATIONS DU PIED SUD DU JURA¹

par

PHILIPPE THORENS

AVEC 1 FIGURE ET 3 TABLEAUX

INTRODUCTION

Une population d'Acridiens vivant dans un milieu donné subit globalement deux pressions contrôlant ses effectifs: des facteurs biotiques (prédation, parasitisme, etc.) et des facteurs abiotiques (climat, etc.). Chercher à distinguer l'effet et l'ampleur de l'un ou de l'autre est d'un intérêt écologique théorique certain, mais quand on parle d'Acridiens, l'intérêt est double: toute connaissance sur le contrôle naturel des populations est la bienvenue, pouvant aider la lutte contre les espèces ravageuses. Paradoxalement, aujourd'hui encore, les connaissances sur les prédateurs et parasites des Acridiens ne sont que fragmentaires. De nombreux Vertébrés et Invertébrés agissant sur les populations ont été inventoriés, mais peu d'études quantitatives sont disponibles, toujours relativement ponctuelles.

Identifier les pressions que subissent les populations est une chose, en analyser l'importance en est une autre. Pour DEMPSTER (1963), les facteurs abiotiques, et particulièrement le climat, jouent un rôle prépondérant. L'impact des parasites et des prédateurs est ainsi souvent considéré comme faible dans la régulation des populations d'Acridiens (UVAROV 1977). Les prédateurs semblent souvent être en nombre trop restreint pour exercer une pression significative ou ne réagir que trop lentement aux fluctuations des proies (surtout chez les Criquets ravageurs). Certains auteurs nuancent ce point de vue ou démontrent au contraire une forte mortalité due à la prédation dans des situations particulières: GREAT-HEAD (1966) indique une prédation d'Oiseaux sur *Schistocerca gregaria* allant jusqu'à 50% des larves et des adultes. Il est possible, dans certains cas, de quantifier les parts exercées par les facteurs biotiques et abiotiques:

¹ Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur.

une étude concernant *Gomphocerus sibiricus* révèle une mortalité des œufs due une année à 23 % à la prédation et à 53 % au climat, et une autre année respectivement à 3 % et 34 %, démontrant aussi la variété des effets selon les espèces ou les années étudiées.

Différentes synthèses sur la biologie des Acridiens ou sur leurs prédateurs et parasites permettent de cerner quelques organismes entrant en compte, à quels moments de la vie de la proie et avec quelle importance: GREATHEAD (1963, 1966), WAAGE et GREATHEAD (1986), DEMPSTER (1963), UVAROV (1977), RICHARDS et WALOFF (1954), HARZ (1957), BEIER (1972), MARSHALL et HAES (1988). En parlant de parasitisme et de prédation, il est utile de séparer l'action sur les œufs, les larves ou les adultes d'Acridiens, les taxons n'étant généralement pas les mêmes, en tout cas entre le stade œuf et les stades post-embryonnaires. On doit également distinguer les maladies subies par l'Acridien (virales ou bactériennes), les prédateurs, les parasites (ecto- ou endoparasites), et les parasitoïdes. Les parasitoïdes sont pour nous des Diptères et des Hyménoptères, en général des femelles libres déposant des œufs ou des larves sur ou dans un hôte, la larve se nourrissant des tissus de celui-ci et entraînant sa mort (WAAGE et GREATHEAD 1986).

Parmi les organismes les plus souvent cités vivant au dépens des Criquets, on trouve les taxons suivants:

- Protozoaires: Grégarines
- Champignons: Entomophtorales
- Nématelminthes: Nematodes (*Mermithidae*), Gordiacés
- Acariens: *Thrombididae*
- Araignées
- Insectes: Orthoptères (*Tettigoniidae*), Héteroptères (*Reduviidae*), Coléoptères (*Trogidae*, *Cleridae*), Hyménoptères (*Scelionidae*, *Sphécidae*, *Vespidae*), Diptères (*Bombyliidae*, *Asilidae*, *Tachinidae*, *Calliphoridae*)
- Reptiles (*Lacertidae*)
- Oiseaux
- Mammifères (*Insectivora*)

Notre recherche des parasites et des prédateurs s'inscrit dans le cadre de l'étude de la biologie de *Chorthippus mollis* (Charp.) (THORENS 1988, 1989, 1990). Elle a pour but de dégager quels sont les organismes exerçant une pression sur ces populations, par observation directe ou par déduction de la présence de prédateurs ou de parasites connus comme tels et vivant dans les stations concernées. Nous essaierons également de dégager l'importance relative des organismes découverts.

MÉTHODES

Deux populations de *C. mollis* ont été étudiées dans deux stations du pied sud du Jura suisse. Premièrement «Neuchâtel»: prairie de fauche à tendance mésophile, à dominance de *Bromus erectus* et *Arrhenatherum elatius*, en situation

urbaine, bordée d'une haie, exposée SE, d'environ 700 m² de surface. Deuxièmement «Onnens»: Xerobrometum en situation ouverte, station de 600 m² à l'intérieur d'une végétation de type garide d'environ 6000 m², en exposition SE.

L'observation des ectoparasites et des endoparasites s'est faite par capture de larves et d'adultes de *C. mollis*. Les prédateurs ont été recensés par observation directe. En outre, la faune potentielle de prédateurs et de parasites a été recensée par observation en station, et par capture au filet et au piège Barber pour les Invertébrés. Les taxons obtenus ont été déterminés comme prédateurs ou parasites de notre espèce par confrontation aux données de la littérature. *Acemyia rufitibia*, Tachinide parasite à Onnens a été élevé en laboratoire (THORENS 1990).

RÉSULTATS

Les résultats qui suivent sont séparés selon le stade de *C. mollis* concerné: œuf ou larve et adulte.

Œufs

Staphylinidae (Coleoptera)

Les *Staphylinidae* sont mentionnés par GREATHEAD (1963) comme prédateurs occasionnels d'œufs, au côté d'autres familles de Coléoptères carnivores. Cinq espèces ont été capturées par pièges Barber (tabl. 1). A Neuchâtel, *Platydracus stercorarius* et *Tachyporus atriceps* sont deux grandes espèces (15 mm) susceptibles de se nourrir d'œufs, voire de petites larves de Criquets au sol. La seconde est cependant plutôt liée aux milieux humides, donc probablement accidentelle dans cette station. A Onnens, *Ocypus picipennis* peut être considérée comme prédatrice potentielle d'œufs, voire de petites larves.

TABLEAU 1

Staphylinidae

Neuchâtel	Onnens
<i>Platydracus stercorarius</i> (Ol.)	<i>Ocypus p. picipennis</i> (Er.)
<i>Tachyporus atriceps</i> Steph.	<i>Leucoparyphus silphoides</i> (L.)
<i>Stenus ater</i> Mannh.	

Carabidae (Coleoptera)

Cette famille bien connue pour ses espèces carnivores n'est cependant pas comptée parmi les prédateurs les plus importants pour les Acridides. GREATHEAD (1963) mentionne tout de même plusieurs cas de prédation par cette famille, autant par les adultes que par les larves. Ils s'attaquent parfois également aux larves de Criquets, mais avec un impact limité. Nos pièges Barber n'ont capturé que très peu de Carabes dans nos deux stations, à l'exception de *Carabus coriaceus* L. trouvé à Onnens, grande espèce (35 mm), mais peu typique du milieu (déplacements importants).

Bombyliidae (Diptera)

Les Bombylides possèdent des larves prédatrices ou parasites. Les espèces dont les larves se nourrissent d'Orthoptères sont prédatrices des œufs de ceux-ci. *Anthrax maurus* L., capturé à Neuchâtel, et *Anthrax hottentotus* L. à Onnens, sont connus pour se nourrir de larves de Lépidoptères ou éventuellement comme hyperparasites de Diptères ou d'Hyménoptères. Tous deux sont des prédateurs peu probables de notre espèce, ils caractérisent cependant bien nos stations, espèces typiques des milieux secs et ensoleillés. *Systoechus ctenopterus* Mikan, trouvé en plusieurs exemplaires à Onnens (mois de juillet et d'août), est en revanche une espèce typiquement à larve prédatrice d'œufs d'Acridiens. Ce petit Bombyliinae vit en Europe centrale et méridionale et est adulte de juin à août (SÉGUY 1926). DU MERLE (1975) signale plusieurs hôtes, dont *Chorthippus biguttulus*, espèce jumelle de *C. mollis*, ce qui vérifie la possibilité de prédation sur notre espèce. Le genre *Systoechus* est bien connu pour son impact sur les Acridiens, il a été entre autres étudié par PAINTER (1962) aux USA dans le cadre des Criquets ravageurs. GREATHEAD (1966) donne les espèces du genre *Systoechus* comme responsable avec deux autres Insectes d'un important contrôle sur *Schistocerca gregaria* (en phase grégaire surtout), pouvant chacun causer selon les conditions jusqu'à 40 % de mortalité des œufs.

Scelionidae (Hymenoptera, Proctotrupoidea)

Les *Scelionidae*, particulièrement le genre *Scelio*, sont des parasitoïdes bien connus pour leurs ravages sur les œufs d'Orthoptères. Les femelles pondent directement dans les oothèques d'Acridiens, généralement toute l'oothèque est parasitée. Leur systématique et leur faunistique sont malheureusement complexes et mal connues, particulièrement en Europe. MEDVEDEV (1988) signale environ 8 espèces de *Scelio* pour l'Europe et 5 en URSS. HELLEN (1971), parmi les rares données européennes, a recensé les *Scelioniinae* scandinaves.

SIDDIQUI *et al.* (1986) indiquent que les *Scelio* sont les parasites d'œufs d'Acridiens les plus importants et suggèrent leur emploi en lutte biologique contre les espèces ravageuses. Les taux de mortalité qu'ils mentionnent vont de quelques pour-cents à des extrêmes de 60 % chez une espèce de *Melanoplus* nord-américaine. En Europe, RICHARDS et WALOFF (1954) ont mis en évidence le contrôle modéré des *Scelio* sur des Criquets de Grande-Bretagne, avec cependant une plus forte pression lors de conditions climatiques favorables (ayant entraîné une augmentation des densités de criquets). Une espèce de *Scelio* a été capturée dans les deux stations de Neuchâtel et d'Onnens: il s'agirait probablement de *Scelio rugulosus* Latr. (1 mâle et 1 femelle, mois d'août). Malgré l'absence de preuve directe, il y a une forte probabilité que cette espèce parasite *C. mollis*, celui-ci représentant près de 95 % du peuplement d'Orthoptères à Neuchâtel. Une autre espèce de *Scelionidae*, parasite également d'Orthoptères mais du genre *Sparasion*, a été capturée à Onnens, dont malheureusement l'identification reste douteuse. Nos spécimens de *Scelionidae* ont été

envoyés au D^r L. Masner (Ottawa) pour vérification. D'après celui-ci, il n'est pas possible, dans l'état actuel des connaissances, d'assurer l'identification ni des spécimens de *Scelio rugulosus*, au statut taxonomique peu clair, ni de ceux de *Sparasion*. Dans ce dernier cas, l'espèce la plus probable, *Sparasion punctatissimum*, se distingue de notre spécimen par l'absence de couleur métallique.

Les *Scelio* sont considérés comme sténophages et assez spécifiques quant à leur habitat (SIDDQUI *et al.* 1986). Parasitoïdes d'effet certain sur nos criquets, les *Scelio* de nos stations ne permettent pas encore de commentaire précis, dans l'attente d'une révision complète de ce groupe en Europe.

Larves et adultes

Mermithidae (Nematoda)

Les Mermithides, souvent cités comme étant du genre *Mermis*, sont avec les Gordiens des Vers endoparasites fréquents chez les Orthoptères. Les larves sont parasites et vivent enroulées dans la cavité générale de leur hôte. Elles sortent de celui-ci généralement par une membrane intersegmentaire en provoquant souvent sa mort (affaiblissement par consommation des corps gras, infection par suite de la perforation de sortie). Chez *Mermis*, l'œuf parasite est ingéré par le criquet avec une feuille (GRASSÉ 1965). DEMPSTER (1963) indique un impact parasitaire parfois fort sur les populations d'Acridiens, provoquant non seulement finalement la mort de l'hôte mais gênant celui-ci dans sa locomotion avant que le ver ne sorte. Nous avons découvert plusieurs cas d'infestation d'adultes de *C. mollis* de la station d'Onnens. Un parasite mesurait déroulé 10 cm et un autre 21 cm.

Thrombididae (Acarina)

Les Thrombidides sont des Acariens ectoparasites peu spécifiques facilement rencontrés chez beaucoup d'Orthoptères. L'Acarien fait son cycle larvaire sur l'hôte, commençant par parasiter la larve d'Orthoptère. La localisation est souvent intersegmentaire ou sur les nervures alaires, parfois en grand nombre (HARZ 1957). TAUSCHER (1986), dans une étude sur *Platycleis grisea*, mentionne un parasitisme moyen chez cette espèce d'environ 75 % des individus observés. Malgré le manque de données chiffrées, nous pouvons estimer que les conséquences de ce parasitisme doivent être relativement légères, sauf pour les cas de surparasitisme aigu. Nous avons trouvé à plusieurs reprises des adultes de *C. mollis* parasités dans la station d'Onnens: les Acariens se situaient sur les ailes ou à leur base, ainsi que sur les tergites abdominaux. Un Thrombidide gorgé a même été trouvé fixé aux ébauches alaires d'une larve de cinquième stade de notre espèce.

Araignées (*Araneae*)

Les Araignées sont des prédateurs importants dans les milieux prairiaux. Peu d'espèces sont spécialisées sur les Orthoptères. *Argiope argentata* peut cependant se nourrir jusqu'à 55% en biomasse de proies d'Orthoptères (NENTWIG 1987). Ceux-ci n'entrent pas toujours dans les proies préférentielles à cause de leurs réactions de fuite soudaines, que ce soit pour les espèces à toiles ou pour celles chassant librement. La station d'Onnens, par sa structure rase et ouverte, est peu propice aux espèces à toile. Les espèces libres ont été capturées au piège Barber. A Neuchâtel, quelques espèces à toile sont présentes, d'autres espèces libres ont également été capturées au piège Barber ou au filet-fauchoir (tabl. 2). Plusieurs espèces découvertes indiquent bien le caractère xérothermique de la station d'Onnens, notamment le peuplement varié de *Gnaphosidae* (GRIMM 1985), la *Lycosidae P. bifasciata* (GONSETH 1985) et surtout la *Thomisidae T. vulgaris*, jusqu'ici inconnue en Suisse au nord des Alpes (HAENGGI comm. pers.). A Neuchâtel, les toiles d'*A. diadematus* capturent notamment des larves et des adultes de *C. mollis*. Les autres Araignées recensées sont toutes à des degrés divers et sur des stades différents capables de chasser notre espèce. Les plus petites espèces de *Salticidae* ou de *Thomisidae* sont capables de saisir des larves des premiers stades de *C. mollis*, qui

TABLEAU 2

Araneae

Neuchâtel	Onnens
	<i>Gnaphosidae</i> :
<i>Zelotes petrensis</i> (C. L. Koch)	<i>Zelotes villicus</i> (Thorell)
<i>Z. praeficus</i> (L. Koch)	<i>Drassodes lapidosus</i> (Walckenaer)
	<i>Haplodrassus dalmatensis</i> (L. Koch)
	<i>Gnaphosa lucifuga</i> (Walckenaer)
	<i>Thomisidae</i> :
<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck)	<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck)
<i>X. kochi</i> Thorell	<i>Thanatus vulgaris</i> (Simon)
<i>X. nigrata</i> Thorell	
<i>Diaea dorsata</i> (Fabricius)	
	<i>Salticidae</i> :
<i>Heliophanus cupreus</i> (Walckenaer)	<i>Phlegra insignata</i> (Clerck)
<i>H. flavipes</i> (Hahn)	
<i>Phlegra fasciata</i> (Hahn)	
	<i>Lycosiidae</i> :
<i>Trochosa ruricola</i> (Degeer)	<i>Pardosa bifasciata</i> (C. L. Koch)
<i>Aulonia albimana</i> (Walckenaer)	<i>Arctosa figurata</i> Simon
	<i>Araneidae</i> :
<i>Aculepeira ceropegia</i> (Walckenaer)	
<i>Araneus diadematus</i> Clerck	

au stade 1 mesurent environ 3 mm de longueur. Les larves sont en outre très vulnérables à l'éclosion puis lors des mues. Les adultes mesurent 10 à 20 mm de long et conviennent aux Araignées les plus fortes.

NENTWIG (1987) indique que selon des expériences en laboratoire (avec des *Gryllidae*) et en nature, certaines Araignées peuvent chasser des proies mesurant jusqu'à 150 % de leur taille, parfois jusqu'à 200 ou 300 % chez certaines *Thomisidae*. Les espèces chassant sans toile et de nuit comme les *Gnaphosidae* semblent être tout à fait susceptibles de chasser des larves ou des adultes de *C. mollis*, notamment à Onnens où le sol pierreux est très dégagé. UVAROV (1977) révèle plusieurs localisations possibles des Acridiens lors de l'inactivité nocturne : dans la majorité des cas ils sont à proximité du sol, probablement à cause de situation thermiquement favorable. CHERRILL et BEGON (1989) ont étudié les relations trophiques entre un peuplement d'Araignées sans toiles et 2 proies potentielles, dont *Chorthippus brunneus* (Thbg.), espèce voisine de *C. mollis*. Parmi les espèces testées (méthode sérologique) par ces auteurs, des espèces des genres *Pardosa* et *Trochosa* et l'espèce *Xysticus cristatus* se sont révélées positives comme prédatrices des 2 *Gomphocerinae* présents. Les familles étudiées ont été entre autres les *Gnaphosidae*, *Thomisidae*, *Salticidae* et *Lycosidae*, ces dernières se révélant d'importantes prédatrices d'Orthoptères dans cette station.

Tettigoniidae (Orthoptera)

La plupart des Sauterelles Tettigonides ont un régime alimentaire mixte, carnassier et végétarien, certaines espèces étant plus nettement prédatrices que d'autres. La taille des espèces est ici aussi en rapport avec les proies potentielles. Deux espèces entrent en considération dans nos stations : *Tettigonia viridissima* (L.) et *Platycleis albopunctata* (Goeze). *T. viridissima* est surtout présente à Neuchâtel, dans la prairie au stade larvaire, puis aux alentours (buissons, arbres) au stade adulte. Elle est absente à Onnens du *Xerobromion*, trop aride pour elle, mais présente aux alentours de la station. A Neuchâtel, nous avons observé peu de larves de cette Sauterelle dans la prairie (moins de 10). Sa phénologie ne lui donne que peu d'occasions de rencontres avec *C. mollis*, car elle quitte le pré comme imago au début du cycle larvaire de notre Acridien. Ses habitudes carnassières et sa taille la rendent cependant capable de chasser des larves de notre espèce dans la végétation. *P. albopunctata* est une espèce topographiquement et temporellement réellement compagne de *C. mollis* dans les deux stations, en milieu typique dans un *Xerobromion*. Sa phénologie suit celle de *C. mollis* mais sa taille relativement modeste (20 à 25 mm) rend difficile une prédation d'adulte à adulte entre elle et notre Acridien. Un léger décalage de développement doit rendre possible la prédation d'une larve âgée de la Sauterelle sur une jeune larve du Criquet. HARTZ (1957) donne comme régime alimentaire de ce *Platycleis* des petits Insectes. MARSHALL et HAES (1988) signalent plus précisément des larves d'Orthoptères et GREATHEAD (1963) recense pour différentes espèces de *Platycleis* plusieurs Acridiens comme proies.

Reduviidae (Heteroptera)

Nous avons capturé à Onnens *Rhinocoris iracundus iracundus* (Poda), Hétéroptère prédateur de grande taille (17 mm) typique des milieux fortement ensoleillés et chauds (STICHEL 1958). GREATHEAD (1963) recense 2 références de prédation de *Reduviidae* sur Acridiens, une d'elles concerne une espèce du genre *Rhinocoris*. Cet Hétéroptère, malgré son efficacité de prédateur, ne doit pas effectuer de ravages dans notre population de par sa relative rareté.

Tachinidae (Diptera)

Certains Tachinides sont des parasitoïdes importants de larves et d'adultes d'Acridides, souvent mentionnés au côté d'autres Diptères comme, par exemple, le fameux *Blaesoxipha (Sarcophagidae)*. La présence à Onnens et l'intérêt d'*Acemyia rufitibia* (v. Ros.) parasitant les larves de *C. mollis* ont déjà été discutés en détail (THORENS 1990). Deux autres espèces ont été recensées à Onnens, parasites d'autres Insectes ou à hôte inconnu, il s'agit de *Chaetogena acuminata* Rond. (1 femelle) et de *Platymyia fimbriata* Meig. (1 femelle). *C. acuminata* est une *Exoristinae* parasite de *Tenebrionidae*, espèce rare à distribution méditerranéenne (Europe du Sud et Afrique du Nord) ainsi que côtière (jusqu'au sud de l'Angleterre et en Hollande) dans des milieux de dunes (HERTING 1960, 1984). Apparemment, aucune référence n'est connue pour l'Europe centrale. *P. fimbriata* est une *Exoristinae* dont les hôtes sont pratiquement inconnus (les seules indications incertaines concernent des Lépidoptères). On signale sa présence dans toute l'Europe, y compris dans les Alpes.

Asilidae (Diptera)

Nous avons capturé plusieurs individus de l'Asilide *Machimus rusticus* (Meig.) dans la station d'Onnens (mois de juillet et d'août). C'est une espèce relativement peu courante et préférant les régions chaudes d'Europe, par exemple dans les milieux sableux, connue pour se nourrir de Mouches et d'Orthoptères (SÉGUY 1927, DAHL 1932). GREATHEAD (1963) mentionne 5 espèces de *Machimus* se nourrissant d'Orthoptères et considère les Asilides comme les principaux Diptères prédateurs d'Acridiens (jusqu'à 50 à 70% de leurs proies sont des Acridiens). JOERN et RUDD (1982) ont étudié une espèce d'Asilide américaine et son impact sur des populations de Criquets. Ils relèvent l'importance de ces Diptères dans les milieux semi-arides, leur prédation efficace et leur phénologie souvent coïncidante avec les cycles d'Acridiens. Leurs résultats démontrent un prélèvement par prédation d'environ 0,5 à 2% d'Acridiens adultes par jour, sans sélection spécifique de proies, les criquets femelles étant cependant plus souvent capturées que les mâles (augmentation de l'impact sur la population). On peut estimer que *M. rusticus* doit être un prédateur important de larves et d'adultes de *C. mollis* dans notre station d'Onnens.

Vespidae (Hymenoptera)

Les Hyménoptères les plus souvent cités comme prédateurs d'Orthoptères sont les *Vespidae* et les *Sphecidae* (rares dans notre région). RICHARDS et WALOFF (1954) signalent *Vespula germanica* capturant *Stenobothrus lineatus*, GREATHEAD (1963) recense plusieurs *Vespidae* prédateurs d'Acridiens dans différents pays, entre autres des genres *Polistes* et *Vespula*.

Nous avons observé *Vespula germanica* (Fabr.) et *Polistes gallicus* L. dans la station de Neuchâtel, *Vespa crabro* L. à Onnens. Il est probable que *V. germanica*, mobile et courante dans nos régions, chasse également dans la station d'Onnens, comme d'ailleurs *Vespula vulgaris* L. dans les deux stations. Les quatre espèces peuvent chasser des Acridiens. Nous avons pu procéder à des observations directes de prédation de *V. germanica* sur *C. mollis* à Neuchâtel. Les guêpes sont régulièrement en chasse dans cette station, avec un accroissement net en fin de saison (août à novembre et surtout septembre-octobre). Cette augmentation correspond au changement de structure du milieu, plus facile à prospecter (herbe rase d'après la fauche) et à des populations de guêpes plus importantes à cette époque, en recherche très active notamment en situation urbaine. La densité des guêpes en chasse à un moment donné a été évaluée à : environ 1 individu pour 100 m² en prairie en août (avec des maxima à 1 individu pour 10 m² par moments en septembre) et à environ 7 guêpes pour 100 m² dans une partie en talus (septembre). Le comportement d'attaque des guêpes sur *C. mollis* (larve ou adulte) a été particulièrement observé lors des expériences de marquage des criquets : les guêpes attaquent alors les criquets à travers la poche du filet où ceux-ci sont emprisonnés. D'autre part, quand on relâche les criquets marqués en les disséminant dans la station, les guêpes profitent de l'étourdissement des criquets pour les attaquer au sol (une guêpe a même piqué un criquet mâle adulte, pour ensuite le découper avec ses mandibules entre thorax et abdomen). Le prélèvement de larves ou d'adultes de *C. mollis* par les guêpes doit être assez élevé, surtout en fin de saison où la structure de l'habitat ne fournit que peu d'abris aux criquets.

Lacertidae (Reptilia)

Le Lézard des murailles *Podarcis muralis* (Laurenti) habite dans les deux stations d'Onnens et de Neuchâtel. Les Lézards sont généralement mentionnés comme prédateurs d'Orthoptères, sans que l'on trouve quel prélèvement ils peuvent faire dans une population. Nous pouvons estimer qu'autant à Neuchâtel qu'à Onnens, le prélèvement de *C. mollis* doit être régulier et conséquent, celui-ci représentant une proie assez facile. Les lézards sont plus nombreux à Onnens, quoique plus dispersés aussi.

Oiseaux (*Aves*)

Nous avons établi une liste des espèces principales pouvant se nourrir occasionnellement ou régulièrement de *C. mollis* — comme larve ou

adulte — dans nos deux stations (tabl. 3). La liste des Oiseaux de la station de Neuchâtel provient d'observations personnelles, celle de la station d'Onnens aussi, complétée par les données anciennes de SERMET (1968), mises à jour récemment par BERTHOUD (comm. pers.). Parmi les Oiseaux de notre liste connus pour se nourrir d'Orthoptères, nous pouvons relever les espèces suivantes: *C. corone*, *P. pica*, *L. arborea*, *G. glandarius* (RICHARDS et WALOFF 1954), ainsi que *M. alba*, *T. merula*, *S. torquata* (GLUTZ v. BLOTZHEIM 1985, 1988). Les autres espèces sont citées comme insectivores, susceptibles de se nourrir d'Acridiens, parmi lesquelles surtout la Pie-grièche, connue pour ses importants prélèvements en Orthoptères, ayant niché entre autres près de notre station à Onnens. A Onnens, l'avifaune est variée, le milieu diversifié et ouvert, permettant une prédation également variée et régulière pendant le cycle de *C. mollis*. A Neuchâtel, l'avifaune est plus restreinte, mais la situation urbaine provoque une concentration des populations d'Oiseaux et une pression parfois massive sur le pré qu'est notre station. A titre d'exemple, la présence et l'activité de plusieurs dizaines de moineaux, de plusieurs merles et mésanges juste après la fauche doit signifier un prélèvement important de *C. mollis*. Sa population est particulièrement exposée dans la végétation rase, selon aussi sa composition de larves ou d'adultes dépendant de la période de fauche.

TABLEAU 3

Oiseaux

Neuchâtel	Onnens
Corneille noire (<i>Corvus c. corone</i>)	Corneille noire
Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>)	Mésange charbonnière
Geai des chênes (<i>Garrulus glandarius</i>)	Geai des chênes
Étourneau sansonnet (<i>Sturnus vulgaris</i>)	Étourneau sansonnet
Rouge-queue noir (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	Rouge-queue noir
Merle noir (<i>Turdus merula</i>)	Alouette lulu (<i>Lullula arborea</i>)
Moineau domestique (<i>Passer domesticus</i>)	Pie-grièche écorcheur (<i>Lanius collurio</i>)
Pie bavarde (<i>Pica pica</i>)	Traquet pâle (<i>Saxicola torquata</i>)
Bergeronnette grise (<i>Motacilla alba</i>)	Grive draine (<i>Turdus viscivorus</i>)
	Pipit des arbres (<i>Anthus trivialis</i>)

Pour de nombreux auteurs, le contrôle des populations par l'avifaune est très limité et ponctuel, bien que parfois spectaculaire (UVAROV 1977). GREATHEAD (1966) révèle cependant l'impact décisif que peut signifier une prédation d'Oiseaux sur de petites populations. JOERN (1986), en comparant différentes populations d'Acridiens, révèle l'importance de la prédation avienne en prairie, comparable à celle sur l'entomofaune en système forestier. Elle agirait non seulement sur la densité des peuplements d'Acridiens mais aussi sur leur composition, ayant pour effet de faire baisser la diversité de ceux-ci.

Insectivora (Mammalia)

Sans effectuer des piégeages systématiques de Micromammifères dans nos stations, il nous a été possible de trouver un cadavre de la Musaraigne *Crocidura russula* (Hermann) dans la station de Neuchâtel, probablement tuée par la faucheuse. L'habitat préférentiel de cette espèce correspond bien à notre situation (prairie sèche, haie, jardins), elle est plutôt nocturne. Malgré cette dernière caractéristique (cf. sous *Araneae*), cette espèce doit se nourrir de larves ou d'adultes de *C. mollis* dans notre station.

DISCUSSION

L'inventaire des prédateurs, parasitoïdes et parasites de *C. mollis* a permis de recenser et de commenter plus de 50 espèces et taxons (fig. 1). Parmi ceux-ci, une minorité a pu être confirmée directement dans son action contre notre espèce: il s'agit du *Tachinidae Acemyia rufitibia*, de l'*Araneidae Araneus diadematus*, du *Vespidae Vespa germanica* et des parasites *Thrombididae* et *Mermithidae*. Il faut noter que l'effort de piégeage ou d'observation n'a pas été le même pour tous les taxons,

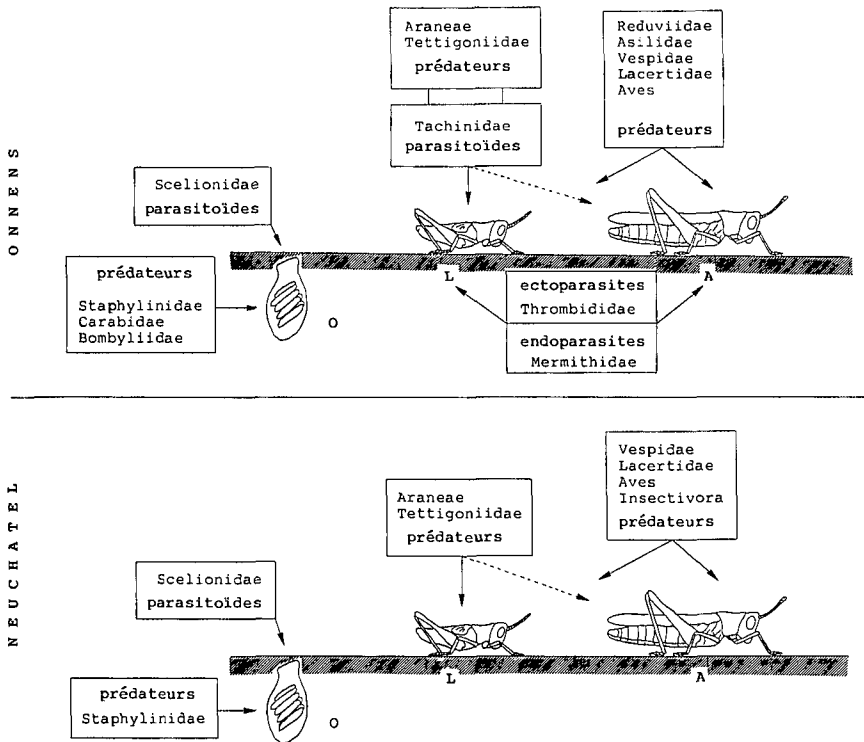


Fig. 1. Prédateurs et parasites de *C. mollis* dans les stations d'Onnens et de Neuchâtel. O = œufs, L = larves, A = adultes; flèches discontinues = relation faible.

d'autres espèces devant compléter cette liste. Il n'en reste pas moins que notre inventaire comporte un bon nombre des principaux taxons Vertébrés et Invertébrés connus par les travaux de référence pour vivre d'Orthoptères. Figurent chez ces groupes des espèces se nourrissant uniquement d'Orthoptères (*A. rufitibia*, *Systoechus ctenopterus* et *Scelio*), d'autres préférentiellement (*M. rusticus*) ou de manière opportuniste en plus d'autres Invertébrés (*Reduviidae*, Coléoptères, Araignées, Léopard, Musaraigne, Oiseaux insectivores), ou enfin en plus d'Invertébrés et de nourriture végétale (*Tettigoniidae*, *Vespidae*, Oiseaux omnivores).

Ce cortège d'espèces nous informe sur le milieu où vit *C. mollis* dans nos deux stations, nous précisant notamment le caractère xérothermique de la station d'Onnens: genre de milieu caractéristique pour notre espèce dans cette région géographique (nord des Alpes). Le caractère méridional de cette station se confirme notamment avec des espèces comme nos *Gnaphosidae* et *Thomisidae* (surtout *Thanatus vulgaris*), le *Reduviidae* *Rhinocoris iracundus*, l'*Asilidae* *Machimus rusticus*, le *Bombyliidae* *S. ctenopterus*, les *Tachinidae* *A. rufitibia* et *Chaetogena acuminata*, et aussi des Oiseaux comme la Pie-grièche. Les conditions de milieu, végétation et climat, sont importantes pour tous ces taxons en plus de leurs exigences alimentaires, même pour des parasites spécialisés comme les Tachinides ou les Bombylides rencontrés. L'observation et l'analyse bibliographique de ces prédateurs nous donnent également des éléments complémentaires à la connaissance de la biologie de *C. mollis* dans ces deux stations, au côté d'autres aspects de sa biologie discutés ailleurs (THORENS 1988, 1989, en préparation). Un minimum de nos taxons se nourrissent du stade œuf de *C. mollis* (*Carabidae*, *Staphylinidae*, *S. ctenopterus* et *Scelio*). Le reste se nourrit de larves ou d'adultes: préférentiellement de larves pour des questions de rapport de taille (*Tettigoniidae* et Araignées) ou pour des questions de développement synchronisé (*A. rufitibia*). L'importance du parasitisme et de la prédation dans la régulation des populations de *C. mollis* est difficile à évaluer. Il y a traditionnellement deux positions extrêmes: considérer ce poids comme négligeable par rapport au poids des facteurs abiotiques (spécialement climatiques) et des facteurs de mortalité indirects comme les maladies virales ou fongiques liées à des conditions climatiques (DEMPSTER 1963); d'autre part, démontrer la large part que peuvent prendre prédation et parasitisme sur les populations d'Acridiens. En recensant différentes études, UVAROV (1977) cite des cas provoquant de 1 à 80% de mortalité dans les populations de criquets. Il faut relever que ce débat est souvent centré sur le contrôle des populations de ravageurs pouvant pulluler, situation bien différente du relatif équilibre d'un écosystème comme nous l'avons étudié où les populations de criquets suivent des cycles assez stables.

Plus que l'évaluation de l'impact réel des prédateurs et parasites que nous avons recensés, nous pouvons chercher à comparer les situations des deux stations: Onnens, riche mosaïque de végétations de garde de grande surface, et Neuchâtel, pré de surface réduite en situation urbaine, relativement isolée. L'isolement de la station de Neuchâtel doit être vu comme une situation en évolution, aboutissement d'un certain effet d'île par

transformation de l'environnement citadin (constructions, disparition de nombreux prés et de végétations buissonnantes formant autrefois un réseau en continuité partielle). La population de *C. mollis* se retrouve ainsi dans une végétation prairiale moins typique et dans un écosystème simplifié. Outre la situation urbaine limitant la diversité de la faune en général, la fauche amène un bouleversement climatique et structurel absent dans le Xerobromion d'Onnens et d'effet significatif autant pour notre Criquet que pour le reste de la faune. Si nous comparons les taxons supposés importants des deux stations, l'impact pour *C. mollis* paraît semblable provenant des Araignées, des *Scelionidae*, des *Tettigoniidae* et des *Lacertidae*. Les *Asilidae* et les *Bombyliidae* représentent une pression supplémentaire réelle pour la population de *C. mollis* à Onnens. En revanche, les *Vespidae* doivent avoir un effet plus prononcé dans la population de Neuchâtel. Concernant les Oiseaux, les plus grandes diversité et spécialisation insectivore des espèces d'Onnens représentent peut-être une intensité de prédation plus forte, mais la concentration de fortes bandes de Moineaux et de Merles après la fauche à Neuchâtel peut compenser cette différence. Enfin, le fort parasitisme du *Tachinidae A. rufitibia* à Onnens (THORENS 1990) provoque une différence importante entre les deux stations dans la régulation des populations de *Chorthippus mollis*.

Remerciements

Nous remercions le professeur W. Matthey pour avoir suivi ce travail et pour ses nombreux conseils. Notre gratitude va aussi au D^r H. P. Tschornig (Naturkundemuseum, Stuttgart) pour ses déterminations de *Tachinidae*, au D^r L. Masner (Ottawa) pour celles de *Scelionidae*, au D^r A. Hänggi et à B. Mulhauser pour celles d'Araignées, à A. Wittwer pour celles de *Staphylinidae* et à R. Vernier pour celles d'Hyménoptères, ainsi qu'au D^r G. Berthoud pour ses observations d'Oiseaux.

Résumé

Le Criquet *C. mollis* a été étudié dans deux localités du pied sud du Jura suisse : une prairie à *Bromus* et *Arrhenatherum* en situation urbaine (Neuchâtel) et une prairie de type Xerobromion dans une garide (Onnens). L'inventaire des prédateurs, parasites et parasitoïdes est donné pour les deux stations, leur action a été directement constatée ou déduite à l'aide des données de la littérature. L'importance de chaque taxon est discutée comparativement entre les deux stations.

Summary

The grasshopper *C. mollis* was studied in two localities at the southern foot of the Swiss Jura : at a *Bromus* and *Arrhenatherum* grassland in the urban situation and a Xerobromion grassland in a xeric vegetation, «garide» (Onnens). The list of predators, parasites and parasitoids is given, their action was directly observed or supposed on the basis of the published data. The importance of each taxa at the two localities is discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- BEIER, M. — (1972). Saltatoria. *Handb. Zool., Berlin* 4 (2): 1-217.
- CHERRILL, A. J. et BEGON, M. — (1989). Predation on grasshoppers by spiders in sand dune grasslands. *Entomol. Exp. Appl.* 50: 225-231.
- DAHL, F. — (1932). Tierwelt Deutschlands Nr. 26. 204 pp. *Jena*.
- DEMPSTER, J. P. — (1963). The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biol. Rev.* 38: 490-529.
- GLUTZ von BLOTZHEIM, U. N. — (1985). Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 10 (1), vol. I/II. 507 pp./1184 pp. *Wiesbaden* (Aula).
- (1988). Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11 (2), vol. I/II. 727 pp./1226 pp. *Wiesbaden* (Aula).
- GONSETH, Y. — (1985). Influence de l'entretien de trois pelouses sèches du Jura neuchâtelois sur leurs peuplements arachnologiques. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 58: 77-86.
- GRASSÉ, P. P. — (1965). *Traité de Zoologie*. 4 (2). Némathelminthes. 731 pp. *Paris* (Masson).
- GREATHEAD, D. J. — (1963). A review of the insect enemies of *Acridoidea* (*Orthoptera*). *Trans. R. Ent. Soc.* 114 (14): 437-517.
- (1966). A brief survey of the effects of biotic factors on the populations of the desert locust. *J. Appl. Ecol.* 3: 239-250.
- GRIMM, U. — (1985). Die *Gnaphosidae* Mitteleuropas. 318 pp. *Hamburg* (Paul Parey).
- HARZ, K. — (1957). Die Geradflügler Mitteleuropas. 494 pp. *Jena* (G. Fischer).
- HELLEN, W. — (1971). Die Scelioniinen Finnlands. *Fauna Fennica* 23: 3-25.
- HERTING, B. — (1960). Biologie der Westpaläarktischen Raupenfliegen (*Diptera: Tachinidae*). *Monogr. Z. Angew. Entomol.* 16: 1-188.
- (1984). Catalogue of Palearctic *Tachinidae* (*Diptera*). *Stutt. Beitr. Naturk. (A)* 369: 1-228.
- JOERN, A. — (1986). Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper populations (*Orthoptera, Acrididae*) in a sandhill grassland. *Oikos* 46 (2): 243-250.
- JOERN, A. et RUDD, N. T. — (1982). Impact of predation by the robber fly *Proctacanthus milbertii* on grasshopper populations. *Oecologia* 55: 42-46.
- MARSHALL, J. et HAES, E. C. M. — (1988). Grasshoppers and allied Insects of Great Britain and Ireland. 226 pp. *Colchester* (Harley Books).
- MEDVEDEV, G. S. — (1988). Keys to the insects of the European part of the USSR. III. (2). 1341 pp. *Leiden* (Brill).
- MERLE, P. DU. — (1975). Les hôtes et les stades pré-imaginaux des Diptères *Bombyliidae*: revue bibliographique annotée. *Bulletin SROP (Union Int. Sc. Biol.)*.
- NENTWIG, W. — (1987). *Ecophysiology of Spiders*. 448 pp. *Berlin* (Springer Verlag).
- PAJNTER, R. H. — (1962). The taxonomy and biology of *Systoechus* and *Anastoechus* Bombyliid (Diptera) predators in grasshopper egg pods. *J. Kansas Ent. Soc.* 35: 255-269.
- RICHARDS, O. W. et WALOFF, N. — (1954). Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.* 17: 182 pp.

- SÉGUY, E. — (1926). Faune de France 13. Diptères Brachycères, *Bombyliidae*. 308 pp. Paris.
- (1927). Faune de France 17. Diptères Brachycères, *Asilidae*. 190 pp. Paris.
- SERMET, E. — (1968). Les Oiseaux de la Chassagne d'Onnens. *Bull. LSPN* 34 (4): 92-98.
- SIDDIQUI, R. K., IRSHAD, M. et MOHYUDDIN, A. I. — (1986). *Scelio* spp. as biocontrol agents of Acridids. *Biocontrol News Inform.* 7 (2): 69-80.
- STICHEL, W. — (1958). Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen. II. Europa. 3 (1): 428 pp. Berlin.
- TAUSCHER, H. — (1986). Beobachtungen zum Thrombidiiden-Befall von Orthopteren (*Acarina, Prostigmata-Orthoptera*). *Articulata* 2 (8): 249-250.
- THORENS, P. — (1988). Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* L. et *C. mollis* Charp. (*Orthoptera, Acrididae*): la couleur du mucus oothécal. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 61: 191-197.
- (1989). Description comparée des oothèques et des œufs de *Chorthippus mollis* Charp. et de *Chorthippus biguttulus* L. (*Orthoptera, Acrididae*). *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 62: 87-106.
- (1990). *Acemyia rufitibia* (v. Ros. 1840) (*Diptera, Tachinidae*) parasite de *Chorthippus mollis* (Charp. 1825) (*Orthoptera, Acrididae*). *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 63: 137-145.
- UVAROV, B. — (1977). Grasshoppers and locusts. Vol. 2. 613 pp. Cambridge.
- WAAGE, J. et GREATHEAD, D. G. — (1986). Insect parasitoids. 389 pp. London (Academic Press).
-

Développement et morphologie comparés de *Chorthippus mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae)¹

P. THORENS

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2007 Neuchâtel

Development and morphology of Chorthippus mollis (Orthoptera, Acrididae). – The grasshopper *C. mollis* (CHARP.) was studied in both the laboratory and nature in two localities at the southern foot of the Swiss Jura. It has an obligatory egg diapause before blastokinesis, broken by a period of chilling – minimum 5–6 weeks and optimum 10–12 weeks. By comparison, the sibling species *Chorthippus biguttulus* shows better hatching rates and needs shorter chilling periods. Unlike this and other species of the genus, *C. mollis* has an obligatory 5 instar cycle for males and females (3 instars before and 2 after the reversal of the alar rudiments), both in nature and the laboratory. A proportion of females and a minority of males have a long cycle with 6 instars (additional instar 3bis). The percentage of long cycle specimens in a population vary with years and localities but is similar under natural or laboratory conditions. Adult morphology is also analysed and measurements compared with published data.

INTRODUCTION

Nous avons étudié *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) dans deux stations du pied sud du Jura dans le but suivant: analyser l'écologie de cette espèce dans deux situations différentes et la confronter à celle de *Chorthippus biguttulus* (L., 1758), l'une de ses deux espèces jumelles (THORENS, 1984, 1988, 1989, 1990). L'étude de ces deux populations nous a conduits à nous intéresser au cycle de développement de *C. mollis*: comme la plupart des Orthoptères et tous les Acrididae Gomphocerinae de nos régions, cette espèce passe l'hiver à l'état d'œuf, stade de résistance à l'abri dans le sol. Les œufs sont protégés par une oothèque que nous avons déjà eu l'occasion de décrire, comme les œufs également (THORENS, 1988, 1989). Nous avons réalisé des expériences de laboratoire sur la durée de développement des œufs et l'éventuelle diapause qu'ils pourraient subir. Par intérêt comparatif, les mêmes expériences ont été réalisées avec les œufs de *C. biguttulus*. L'analyse phénologique des populations de larves de *C. mollis* nous a permis de constater que, contrairement à ce que nous attendions, le cycle larvaire ne se composait pas des 4 stades classiquement connus chez ce genre, mais de 5, voire de 6 stades dans certains cas. Ceci a rendu nécessaire la mesure de nombreux individus en nature et l'élevage de larves en laboratoire, afin non seulement de connaître le développement postembryonnaire de notre espèce, mais aussi d'identifier les différents stades dans les populations étudiées. La taxonomie délicate du sous-genre *Glyptobothrus* auquel appartient *C. mollis* nous a également incité à effectuer des mesures complètes des adultes de nos deux populations.

¹ Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les deux populations de *C. mollis* ainsi que les œufs et larves utilisés en laboratoire proviennent de deux stations des localités de Neuchâtel (NE) et d'Onnens (ON). Les données comparatives concernant *C. biguttulus* proviennent d'une population située près du Landeron. Les trois localités appartiennent au pied sud du Jura suisse, au bord des lacs de Neuchâtel et de Biemme (localisation et description des stations in THORENS, 1984, 1988). Les œufs destinés aux expériences de diapause proviennent de femelles capturées en nature et ayant pondu en élevage. Les œufs sont conservés sur du papier humide après avoir été sortis des oothèques, en veillant à l'absence de moisissure. Les conditions du passage au froid sont de 5 °C et au chaud de 25 °C. L'embryon des œufs en diapause a été observé sous la loupe, simplement sans fixation dans la glycérine après avoir enlevé le chorion, ou après différentes fixations: liquide de Bouin et ses adaptations (MORIARTY, 1969a, INGRISCH, 1984, 1985). Le stade embryonnaire a été déterminé par comparaison avec les descriptions faites sur différentes espèces (UVAROV, 1966; MORIARTY, 1969a, 1969b; BALOCH, 1982; INGRISCH, 1984, 1985).

La caractérisation du cycle larvaire en laboratoire a nécessité des élevages individuels des larves (permettant un suivi des mesures individuelles). Les larves de premier stade sont capturées dans les stations, car les expériences faites à partir d'œufs pondus en laboratoire entraînent une trop grande mortalité. Les larves sont gardées dans des boîtes cylindriques en plastique (1 l), avec fond de terre semée en Graminées régulièrement renouvelées et permettant des conditions d'humidité avantageuses pour les fragiles premiers stades. Les mesures concernant les larves sont la longueur du fémur de la troisième paire de patte (postfémur = PF) et la longueur du pronotum (= PR), longitudinalement et dorsalement, du bord antérieur au bord postérieur (Fig. 1). La mesure se fait sous la loupe à l'aide d'un oculaire micrométrique (grossissement de 12 à 50 × selon le stade), les larves sont anesthésiées par un passage de quelques secondes en atmosphère de CO₂. Le sexe est facilement reconnaissable dès le premier stade aux ébauches de l'oviscapte des femelles. La position des ébauches alaires est également relevée, car elle permet l'identification facile et sûre des deux derniers stades aux ptérothè-

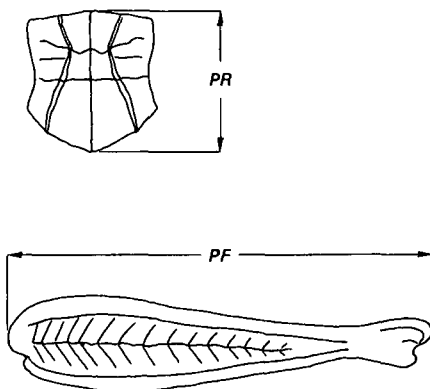


Fig. 1. Situation des mesures des larves et adultes de *C. mollis*. PF = longueur du postfémur, PR = longueur du pronotum.

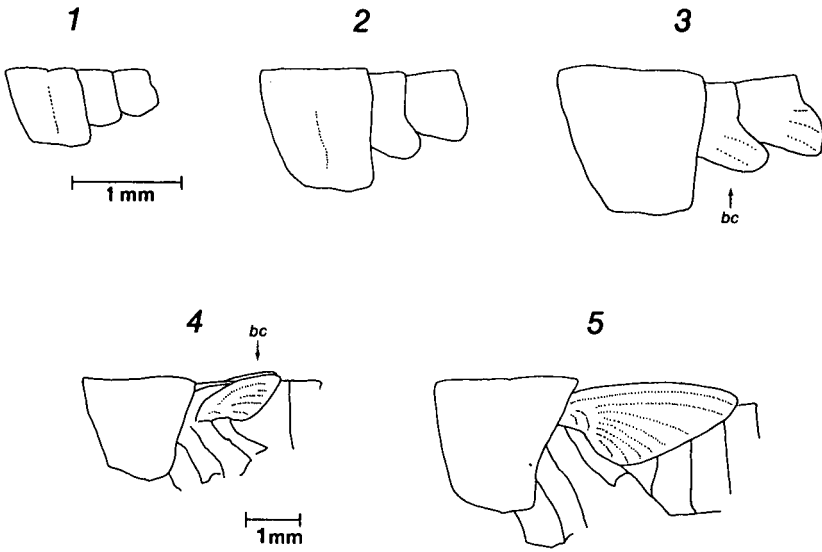


Fig. 2. Ebauches alaires des stades 1 à 5 de *C. mollis*, vue latérale. Echelle supérieure: stades 1 à 3, échelle inférieure: stades 4 et 5, bc = bord costal.

ques retournées (= RP), le bord costal (bc) étant en position intérieure (Fig. 2). Ce repère s'est révélé particulièrement utile dans notre cas (développement à plus de 4 stades larvaires).

Les mesures concernant les adultes (matériel sec) sont la longueur de l'élytre (= LE), mesuré en place depuis sa base (convergence des nervures R et Sc) à son extrémité apicale, la longueur du postfémur (= PF) et le nombre de dents de la crête stridulatoire fémorale (= CS). Les deux premières mesures sont réalisées à l'oculaire micrométrique sous la loupe (grossissement 12 ou 25 ×), le comptage des dents stridulatoires se fait sous fort grossissement (100 ×) et à l'aide de lumière rasante.

RÉSULTATS

Les œufs (diapause)

Plusieurs centaines d'œufs de *C. mollis* et *C. biguttulus* ont été isolés en vue de leur description morphologique (THORENS, 1989). Ce matériel nous a également servi à tester l'éventuel arrêt de développement à ce stade. Les œufs ont été gardés à température élevée (25 °C) ou simplement en condition de laboratoire pendant l'hiver suivant leur ponte. Nous avons constaté que les œufs n'éclosaient pas après plusieurs mois à température élevée, aussi leur avons-nous fait subir un passage au froid.

Dans une première expérience (Tab. 1), différents échantillons d'œufs de *C. mollis* et de *C. biguttulus* ont été placés en condition froide (5 °C) pendant 7, 14, 28 et 42 jours (= t₅). Les œufs témoins ont été laissés à température élevée de 25 °C (= T). Remis en conditions chaudes à 25 °C, aucun des œufs ayant subi le froid pendant moins de 6 semaines et ni les témoins n'ont éclos. Une deuxième

Tab. 1. Levée de diapause et éclosion des œufs de *C. mollis* et *C. biguttulus* en laboratoire. t^{5°} = périodes de froid, TE = taux d'éclosion, t^{25°} = temps de développement entre sortie du froid et premières éclosions, EE = étalement des éclosions, noo = nombre d'oothèques, no = nombre d'œufs.

	t ^{5°} [j]	TE [%]	t ^{25°} [j]	EE [j]	noo	no
<u><i>C. mollis</i></u>						
Expérience I.	7	0	-	-	4	37
	14	0	-	-	4	38
	28	0	-	-	4	37
	42	20	25	4	4	37
	T	0	-	-	4	38
Expérience II.	35	50	35	6	4	26
	49	53	33	6	4	32
	63	85	39	3	4	33
	84	73	24	8	4	30
	T	0	-	-	4	38
<u><i>C. biguttulus</i></u>						
Expérience I.	7	0	-	-	4	37
	14	0	-	-	4	40
	28	0	-	-	4	39
	42	64	24	3	4	36
	T	0	-	-	4	39
Expérience II.	35	46	32	2	3	26
	49	86	31	3	3	29
	63	96	35	4	3	25
	84	100	24	5	3	21
	T	0	-	-	3	24

expérience a permis de tester des durées au froid plus longues de 35, 49, 63 et 84 jours, accompagnées de témoins (25 °C). On peut relever une nette amélioration des éclosions à partir de 49 jours chez *C. biguttulus*, plus modeste par contre chez *C. mollis* et qui n'atteint pas 100%. Le temps nécessaire à l'achèvement du développement après période au froid a également été relevé (= t²⁵), c'est-à-dire le temps passé entre la sortie du froid et l'éclosion. Ce temps est relativement semblable pour les deux espèces (24 à 39 j et 24 à 35 j). Enfin, l'étalement des éclosions a été calculé, c'est-à-dire le temps écoulé entre la première et la dernière éclosion d'un même groupe d'œufs (= EE), qui est aussi relativement similaire chez les deux espèces (3 à 8 j et 2 à 5 j). Les œufs des expériences de laboratoire ont été conservés plusieurs semaines à 25 °C afin de les amener tous au stade de blocage et afin d'uniformiser les réactions au différentes durées de froid. Le stade embryonnaire en question a été reconnu par observation et en comparaison avec la littérature. Nous n'avons pas réalisé d'observation et de description complète du développement embryonnaire. Cependant, la position de l'embryon, sa taille et la forme des appendices ont permis de confirmer ici l'existence du stade de blocage souvent observé chez les Acridiens (UVAROV, 1966) et notamment chez *C. brunneus* (MORIARTY, 1969a): il s'agit du stade précédant la blastocinèse et représentant la fin de l'anatrepsis (Fig. 3).

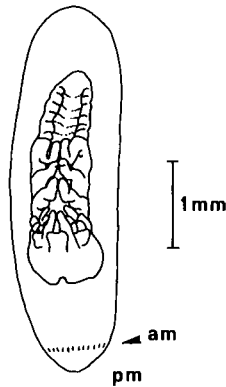


Fig. 3. Œuf de *C. mollis* avec embryon bloqué en diapause avant la blastocinèse. pm = pôle micropylaire, am = anneau micropylaire.

Nous pouvons donc conclure à l'existence chez *C. mollis* et *C. biguttulus* d'une diapause obligatoire, dont la levée nécessite un passage au froid d'au moins 5 semaines, avec un optimum entre 9 et 12 semaines. Sur plusieurs centaines d'œufs bloqués nous avons observé deux seules éclosions sans passage au froid.

Les larves

L'analyse des populations de *C. mollis* en nature et les mesures effectuées sur les larves ont rapidement révélé la présence d'un développement de plus de 4 stades, chiffre habituel pour le genre *Chorthippus* (UVAROV, 1966). La mesure de près de 2400 larves d'une des trois années utilisées pour la biométrie (1985) a permis de mettre en évidence sans équivoque 5 stades larvaires pour les mâles et les femelles de *C. mollis*. La séparation des stades est facilitée par la représentation (Fig. 4) des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) conjuguées. Les écarts à la moyenne et le dimorphisme sexuel des larves s'accroissent au cours du développement, les femelles étant plus grandes (comparer les nuages des fig. 4.A et 4.B et les moyennes et écarts du tab. 2). Ainsi les mesures des mâles et des femelles de premier stade (L1) sont très proches; cette remarque s'applique aussi aux L2, quoique dans une moindre mesure.

La séparation entre L2 et L3 est relativement aisée à l'aide des deux critères employés. Elle se situe vers 4,1 mm pour PF et 1,3 mm pour PR (avec un faible recouvrement pour ce critère chez les mâles). Il existe, chez les mâles surtout, un recouvrement des valeurs entre les stades 3-4 et 4-5. Toutefois, le retournement des ptérothèques (RP) permet de distinguer à coup sûr et facilement une L3 d'une L4 (Fig. 2), même sur le terrain. De même, la taille des ptérothèques d'une L4 et d'une L5 permet de les distinguer facilement l'une de l'autre.

Nous avons confirmé le cycle larvaire à 5 stades par des élevages individuels en laboratoire. Il s'agit de larves de premier stade, prélevées tôt quelques jours après les premières éclosions. L'élevage des jeunes larves de *C. mollis* étant difficile, un nombre relativement faible de larves a atteint le stade de retournement des ptérothèques. Lors de ces expériences, aucune larve n'a accompli un développement en 4 stades, à savoir atteindre le retournement des ptérothèques en 2 stades seulement. A notre surprise, une partie même des larves d'élevage a ac-

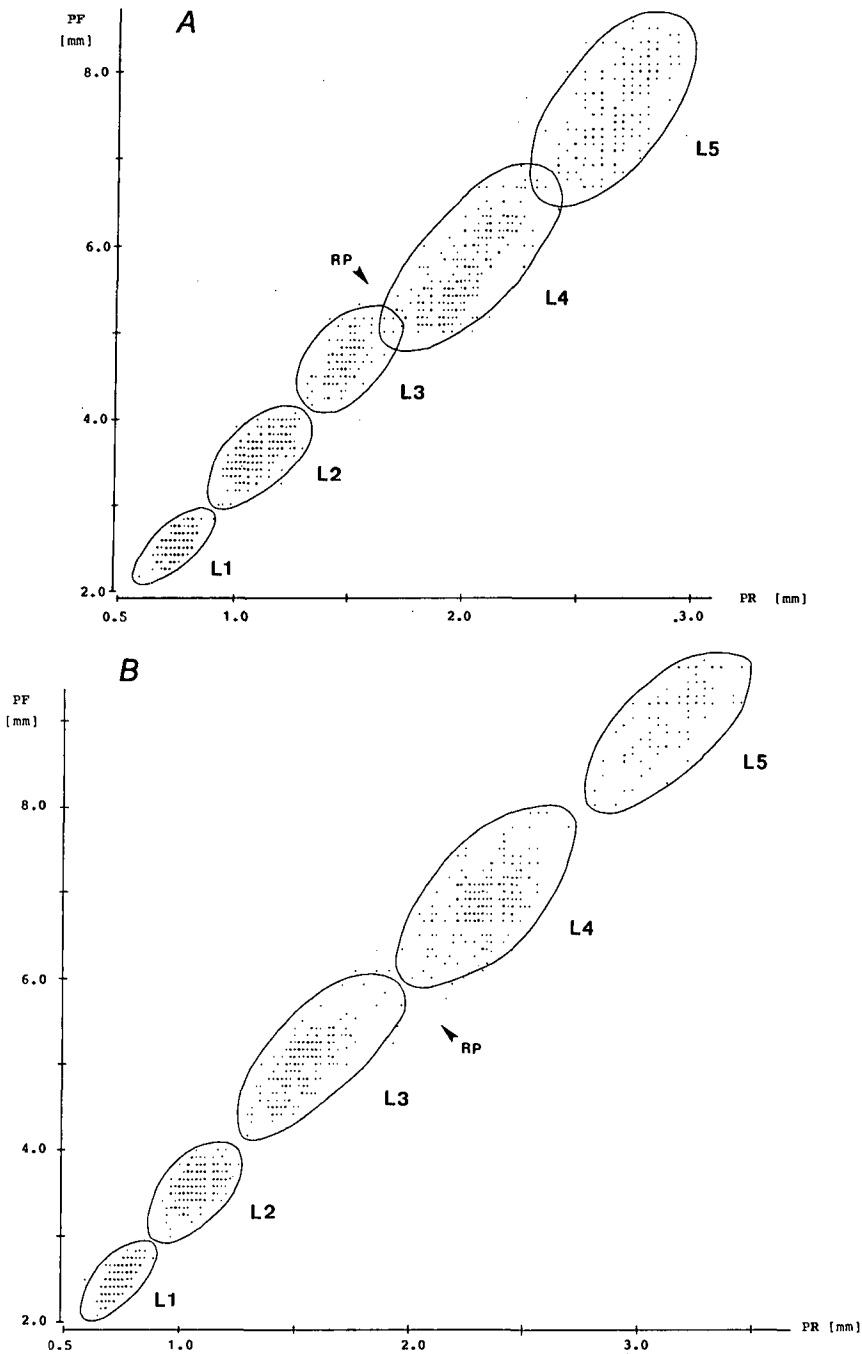


Fig. 4. Représentation graphique des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) des larves de *C. mollis*. Stades 1 à 5, saison 1985, station NE. A. Mâles, B. Femelles. RP = retournement des ptérothèques, petits points = 1 donnée, gros points = 2 données et plus.

Tab. 2. Dimensions en mm des 5 stades larvaires de *C. mollis*. m = mâles, f = femelles, PF = longueur du postfémur, PR = longueur du pronotum, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation, n = nombre d'individus.

PF :	STADE 1		STADE 2		STADE 3		STADE 4		STADE 5	
	m	f	m	f	m	f	m	f	m	f
n	2,53	2,53	3,60	3,60	4,71	5,03	5,71	6,89	7,56	8,97
s	0,12	0,12	0,20	0,16	0,27	0,33	0,49	0,35	0,50	0,52
CV(%)	4,90	5,00	5,40	4,50	5,70	6,60	8,70	5,00	6,60	5,80
min	2,12	2,12	3,00	3,00	4,10	4,20	4,48	5,25	6,42	6,75
max	2,80	2,80	4,00	3,96	5,50	6,08	7,33	7,92	9,00	10,00
n (tot. 2388)	285	275	285	316	114	238	281	281	212	101
PR :										
n	0,75	0,75	1,11	1,08	1,48	1,56	1,97	2,32	2,65	3,11
s	0,05	0,05	0,08	0,06	0,08	0,14	0,15	0,14	0,13	0,20
CV(%)	6,10	6,10	7,20	5,90	5,50	8,90	7,70	6,10	4,80	6,60
min	0,56	0,60	0,92	0,92	1,32	1,30	1,50	1,24	2,24	2,24
max	0,90	0,88	1,30	1,30	1,76	2,54	2,40	2,68	3,04	3,60
n (tot. 2107)	285	275	285	316	114	238	281	281	212	101

Tab. 3. Proportions de stades surnuméraires L3bis. I. Elevages individuels de larves en laboratoire. II. Larves en nature. NE = station Neuchâtel, ON = station Onnens, m = mâles, f = femelles, L = larves, L4 = stade 4 après retournement des ptérothèques (RP).

		NE	ON
I.			
nb. total de L :	m	19	17
	f	16	26
nb. L parvenues à L4 (RP) :	m	14	8
	f	9	9
nb. L à 5 stades :	m	13 (93 %)	8 (100 %)
	f	6 (67 %)	3 (33 %)
nb. L à 6 stades (L3bis) :	m	1 (7 %)	0 (0 %)
	f	3 (33 %)	6 (67 %)
II.			
nb de L mesurées :	m	62	46
	f	66	91
nb. de L3 :	m	57 (92 %)	45 (98 %)
	f	49 (74 %)	37 (41 %)
nb. de L3bis :	m	5 (8 %)	1 (2 %)
	f	17 (26 %)	54 (59 %)

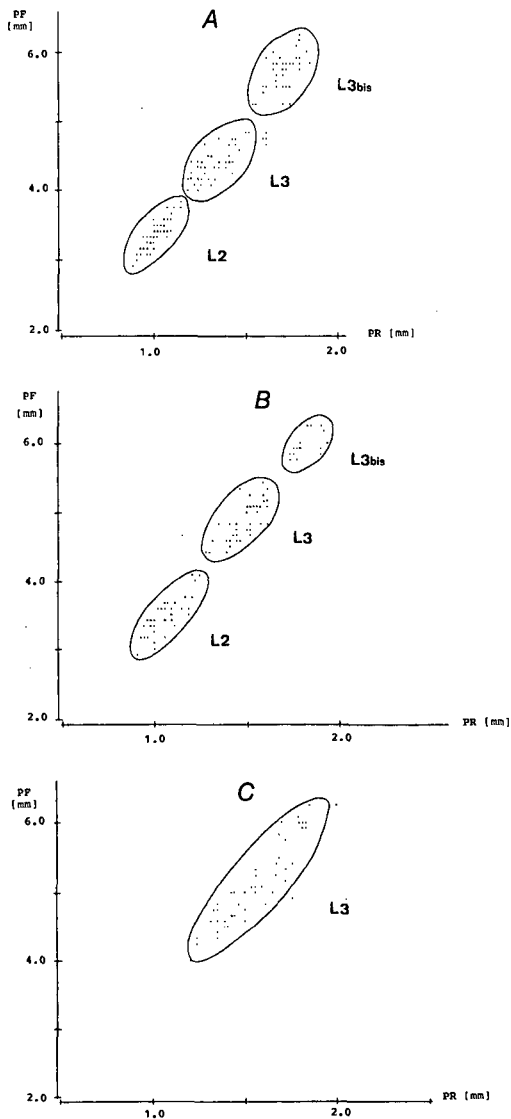


Fig. 5. Représentation graphique des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) des larves de *C. mollis*, femelles, stades 2, 3 et 3bis. A. Station ON, saison 1986. B. Station NE, saison 1986. C. Station NE, saison 1984 (stade 3 seul). Petits points = 1 donnée, gros points = 2 données et plus.

compli un cycle en 6 stades en ajoutant un stade supplémentaire avant retournement des ptérothèques (Tab. 3.I): ce sont essentiellement des femelles (30 à 40% environ), ainsi qu'une faible proportion de mâles (moins de 10%). Cette expérience s'étant réalisée à partir de larves de la saison 1986, nous avons vérifié sur les données de terrain de cette même année si les résultats en élevage étaient dus ou non à quelque artefact. Les fig. 5.A et 5.B confirment la présence d'un stade

supplémentaire entre L3 et L4 et que nous appellerons L3bis. La proportion du stade L3bis par rapport au stade L3 (Tabl. 3.II) nous indique ici également un faible nombre de mâles à cycle long (moins de 10%) et un plus grand nombre de femelles (environ 30 à NE et 60% à ON). Il faut noter des différences importantes de proportion des femelles à cycle long ou cycle court dans les deux stations, tendances déjà remarquées avec les valeurs d'élevage, malgré le petit nombre de larves obtenues. Le développement d'une larve à 6 stades est allongé de la durée d'un stade normal: en élevage individuel les larves à cycle long prennent environ 10 jours (7 à 15) de plus que celles à cycle court pour atteindre le stade 4 (Tab. 4.I). Si l'on considère la seule durée du stade 3bis (Tab. 4.II), il a duré soit 7 jours, soit 15 chez les larves en expérience, là aussi le temps d'un stade normal.

Tab. 4. Durée de développement des larves élevées en laboratoire avec ou sans stade surnuméraire L3bis. I. (3 expériences) Durée (t) du stade 1 (L1) au stade 4 après retournement des ptérothèques (RP). II. (2 expériences) Durée du stade 3bis au stade 4. n = nombre de cas.

I. t (L1 - RP)		
	<u>5 stades</u>	<u>6 stades</u>
1)	28 j (n = 8)	43 j (n = 5)
2)	21 j (n = 8)	28 j (n = 2)
3)	30 j (n = 7)	37 j (n = 2)
II. t (L3bis - L4)		
a)	7 j (n = 4)	
b)	15 j (n = 4)	

L'analyse de la population aux stades 3 et 4, station NE et saison 1986 (Fig. 7), peut être comparée aux données biométriques d'élevage (Tab. 3 et 4) et de terrain (Fig. 5.B et 6.B). En observant les phénologies et densités des mâles et des femelles, on peut espérer mettre en évidence le stade L3bis, présent dans une plus forte proportion de femelles que de mâles. Les L3 femelles ne sont presque pas décalées phénologiquement par rapport aux mâles (Fig. 7), un prolongement de l'ordre d'un stade complet (L3bis) n'est pas perceptible en durée: les individus femelles L3bis doivent donc être précoces dans la population et se confondre phénologiquement dans l'étalement que forme tout le stade 3. La comparaison des densités mâles et femelles est plus intéressante. Avant et après les stades 3 et 4, la population est également répartie entre les deux sexes: sex ratio de 1.00 : 0.92 (mâles : femelles) au stade 2, et de 1.00 : 0.98 au stade adulte (juste à disparition des dernières larves). Par conséquent, les différences de densité observées durant les stades critiques 3 et 4 (Fig. 7) révèlent le stade 3bis. La différence de densité entre mâles et femelles au maximum de leur stade 3 indique la présence plus forte de 3bis chez les femelles, les mâles étant presque tous passés au stade 4. De même, la courbe des femelles 4 augmente plus lentement que celle des mâles, passés plus vite au stade 5, mais atteint un maximum plus élevé, cumulant ainsi

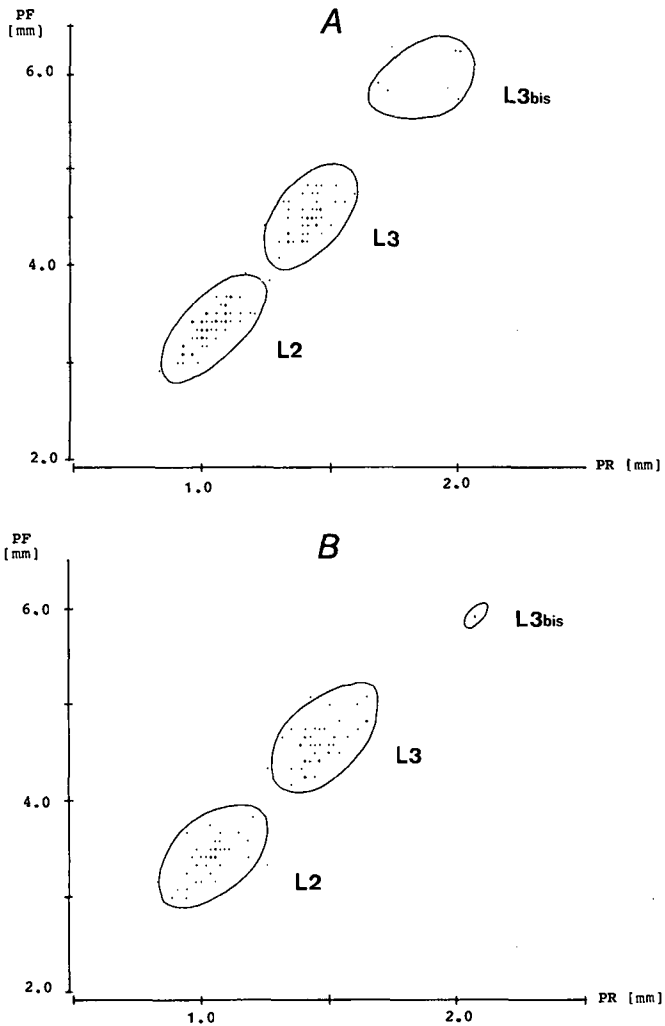


Fig. 6. Représentation graphique des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) des larves de *C. mollis*, mâles, stade 2 et 3. A. Station ON, saison 1986, B. Station NE, 1986. Petits points = 1 donnée, gros points = 2 données et plus.

individus à cycle long et à cycle court (à noter que les différences de densité sont aussi visibles aux surfaces que forme chaque courbe sur la fig. 7).

L'analyse des mesures de la saison 1985 (Fig. 4) n'a pu révéler que des cycles à 5 stades. Les mesures de la saison 1986 (Fig. 5.A,B et 6.A,B) ainsi que les élevages (Tab. 3 et 4) et les densités en nature (Fig. 7) de la même saison ont mis en évidence les cycles à 5 ou 6 stades. L'examen d'une troisième saison (1984) par les mesures des larves en nature (Fig. 5.C) va encore dans un sens différent. Seules les larves femelles de stade 3 sont représentées: elles montrent un étalement prononcé des données, des petites aux grandes valeurs du stade, comme pour l'an-

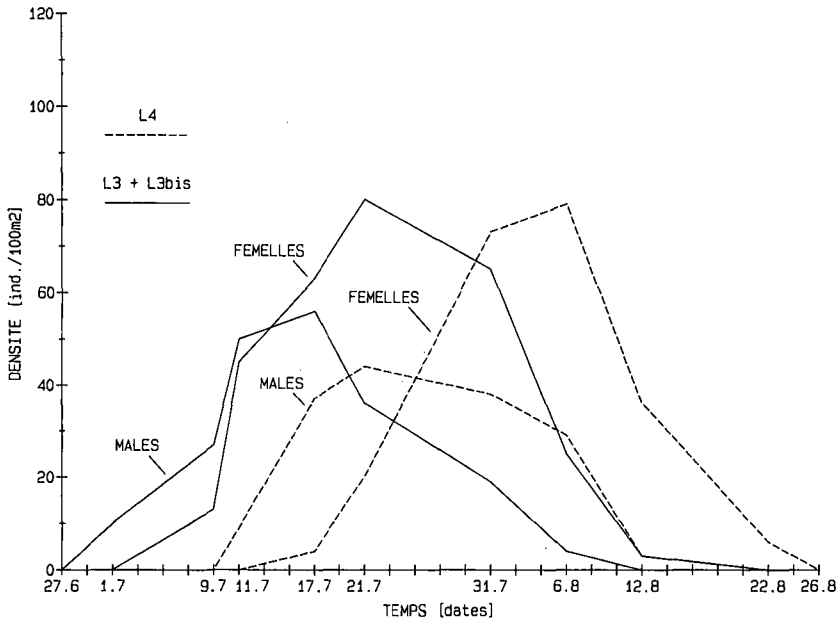


Fig. 7. Courbes de population des stades 3 et 4 de *C. mollis* de la station NE (saison 1986).

née 1986, mais – contrairement à cette dernière – présentent une dispersion homogène ne permettant pas la distinction de deux nuages L3 et L3bis.

En conclusion, l'analyse des différentes mesures sur 3 saisons met en évidence chez *C. mollis* des cycles larvaires variés. Le développement de nos larves mâles ou femelles se déroule selon deux cycles possibles: L1-L2-L3-(RP)-L4-L5 (cycle court à 5 stades) ou L1-L2-L3-L3bis-(RP)-L4-L5 (cycle long à 6 stades). La proportion des individus à cycle court ou long dans la population varie sensiblement d'une station à l'autre et d'une année à l'autre. La variabilité stadiale des mâles existe, mais est plus difficile à cerner à cause de la toujours faible proportion d'individus à cycle long. La séparation entre les stades 2 et 3 est claire, la séparation des stades 3 et 3bis est moins aisée: la détermination biométrique du stade 3bis est rendue difficile par le nombre plus faible de spécimens, par la relative dispersion des mesures et par les changements saisonniers des cycles. Les données 1986 (Fig. 5.A,B) permettent cependant de fixer une limite biométrique entre ces deux stades à la valeur de PF de 5,5 mm.

En dehors des mesures, la morphologie des larves permet partiellement la distinction des stades. Parmi les critères employés généralement figure la forme des ébauches alaires, déjà discutée. La fig. 2 montre la possibilité de distinguer les stades 4 et 5, aux ptérothèques retournées, les L5 possédant des ébauches bien développées facilement reconnaissables de celles des L4. Les L1 ont un thorax typique, aux ébauches alaires à peine visibles, les L2 et L3 (ainsi que les L3bis) sont pratiquement indiscernables, montrant une évolution presque continue. La représentation des extrémités abdominales (Fig. 8) permet ici aussi une bonne distinction des stades jeunes et âgés (L1, L4-L5), mais renseignent peu sur

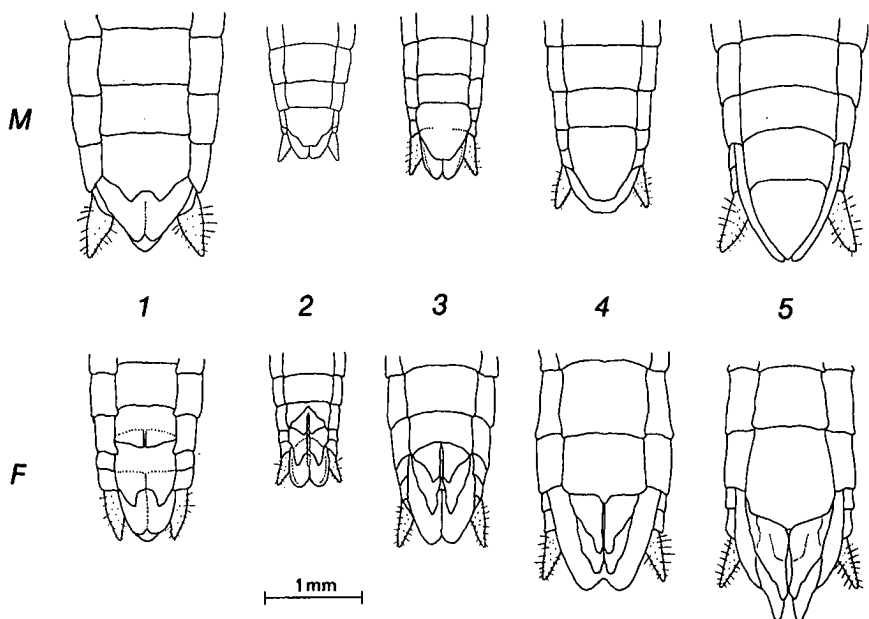


Fig. 8. Extrémités abdominales (face ventrale) des stades larvaires 1 à 5 de *C. mollis*. M = mâles, F = femelles. L'échelle concerne les stades 2 à 5, le stade 1 est agrandi 2 ×.

les stades L2 et L3. L'évolution des valves de l'oviscapte chez les femelles est le meilleur repère du développement des extrémités abdominales.

Les adultes

Les critères taxonomiques des adultes ont déjà été discutés ainsi que les révisions touchant *C. mollis* et *C. biguttulus* (THORENS, 1988). La meilleure identification de *C. mollis* et sa distinction des espèces jumelles de la région jurassienne (*C. biguttulus* et *C. brunneus*) reste basée sur l'écoute des chants typiques et sans équivoque sur le terrain et au laboratoire (HARZ, 1957, PERDECK, 1957, HELVERSEN & HELVERSEN, 1975a, 1975b, RAGGE & REYNOLDS, 1988). Outre le chant, nous trouvons parmi les critères morphologiques les plus souvent employés: la longueur totale du corps, la tête (largeur, taille de l'œil, des articles antennaires), le pronotum (longueur, position du sillon transversal), l'élytre (longueur, largeur, stigma, nervation), les pattes (longueurs des fémurs, des tibias), ainsi que différents rapports de longueur (ATKINSON & BEGON, 1988; HARZ, 1957, 1975; LA GRECA, 1955; OLIGER, 1974; PERDECK, 1957; RAGGE, 1981, 1984; RAGGE & REYNOLDS, 1988; SCHMIDT, 1978, SYCHEV, 1980; VOISIN, 1974; UVAROV, 1966). La certitude de reconnaître les espèces étudiées dans nos stations ne nous a pas empêchés d'effectuer une courte description morphologique de nos populations des stations NE et ON.

Un critère taxonomique très employé pour nos espèces est le nombre de dents de la crête stridulatoire du postfémur (CS). Il présente souvent une assez forte fluctuation, même entre individus d'une seule localité, mais l'analyse de sa

Tab. 5. Dimensions en mm des adultes de *C. mollis*. LE = longueur de l'élytre, PF = longueur du postfémur, CS = nombre de dents de la crête stridulatoire. NE = station Neuchâtel, ON = station Onnens, H57 = d'après HARZ (1957), H75 = d'après HARZ (1975), m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation, n = nombre d'individus.

	LE			PF			CS		
	NE	ON	H75	NE	ON	H75	NE	ON	H57
MALES									
n	12,48	12,04		9,47	9,30		117,8	109,9	116
s	0,53	0,56		0,44	0,44		11,5	11,5	
CV %	4,29	4,65		4,68	4,73		9,8	10,5	
min	11,50	10,83	10,0	8,67	8,33	7,8	92	90	104
max	13,50	13,33	12,0	10,33	10,00	9,8	137	140	131
n	35	26		35	26		35	26	
FEMELLES									
n	14,73	14,66		11,71	11,74		106,2	107,2	107
s	0,68	0,40		0,58	0,52		10,1	9,6	
CV %	4,63	2,74		4,92	4,42		9,5	8,9	
min	13,33	13,83	13,0	10,67	10,83	10,0	92	90	85
max	16,67	15,50	15,0	13,17	12,67	13,8	130	127	116
n	35	26		35	26		35	26	

moyenne et des extrêmes permettent généralement de trancher lorsqu'on a à disposition une série d'individus. Les *C. mollis* mâles de la station NE présentent des valeurs plus élevées que celles de la station ON (Tab. 5). Les moyennes des femelles des deux stations sont relativement proches, davantage que celles des mâles, avec une certaine tendance à la hausse pour la station ON cette fois.

Nous avons complété ces mesures par deux caractères biométriques intéressants (Tab. 5): la longueur totale de l'élytre (LE) et la longueur du fémur de la patte postérieure (PF), comme pour les larves. Au contraire du critère CS, ces deux critères ont l'avantage de peu varier dans une population (cf. coefficients de variation). Les mâles de la station NE montrent une tendance à une taille plus grande. Les femelles des deux stations sont très proches, les moyennes étant presque identiques pour les deux critères.

DISCUSSION

La diapause obligatoire des œufs comme stade hivernant est un fait connu chez plusieurs Acrididae de nos régions tempérées (UVAROV, 1966). MORIARTY (1969a) l'a étudiée en détail en relation avec le métabolisme de l'eau chez *C. brunneus*, RICHARDS & WALOFF (1954) ayant déjà noté auparavant une diapause chez cette espèce. Nous avons ainsi pu montrer qu'une diapause obligatoire existe également chez *C. mollis* et *C. biguttulus*, dont la levée demande un passage des œufs au froid. Le temps nécessaire pour briser la diapause varie généralement d'un taxon à l'autre: les conditions expérimentales réalisées par RICHARDS & WALOFF (1954) sur *C. brunneus* montrent que les premiers résultats positifs apparaissent à partir de 4 semaines à 5°C (3% d'éclosion). Ils atteignent 25% après une mise au froid de 6 semaines. MORIARTY (1969a), dans des expériences plus détaillées sur

la même espèce, obtient déjà 41% d'éclosion après 4 semaines à 5°C, puis 76% à 6 semaines et 100% à 10 semaines.

Comparées à celles de *C. brunneus*, nos durées minimum et optimum d'exposition au froid se situent environ aux mêmes valeurs: éclosions à partir de 5 semaines, maximum pour 9-12 semaines de froid. *C. biguttulus* révèle en conditions comparables, des taux d'éclosion meilleurs que *C. mollis* et pour des durées au froid moins longues, illustrant probablement les moindres exigences de cette espèce envers plusieurs facteurs écologiques déjà observées ailleurs (HARZ, 1957, THORENS, 1989, en préparation). *C. biguttulus* montre également un moindre étalement des éclosions que *C. mollis*, les œufs d'un même groupe d'expérience éclochant dans une durée plus courte (Tab. 1, EE). Cet étalement des éclosions reste faible chez les deux espèces, les températures stables des conditions de laboratoire en sont partiellement responsables. En conditions naturelles, les éclosions de *C. mollis* présentent un étalement faible à fort (d'environ 15 à 50 jours) selon les saisons (THORENS, en préparation). Ceci s'explique à la fois par les variations climatiques saisonnières et par l'hétérogénéité des conditions subies par les œufs dans une même station.

Les stades larvaires des espèces du genre *Chorthippus* sont connus pour être au nombre de 4 (UVAROV, 1966). Ce chiffre ne tient pas compte du bref stade de larve primaire (ou stade vermiforme) qui suit immédiatement l'éclosion, que certains auteurs, notamment des anciens, semblent avoir malheureusement inclus dans leurs descriptions. Parmi les Gomphocerinae de petite taille recensés par UVAROV (op. cit.), nous trouvons les taxons suivants, possédant également 4 stades larvaires: *Stenobothrus*, *Omocestus*, *Euthystira brachyptera* et *Gomphocerus rufus*. Seule espèce systématiquement proche, mais de taille un peu plus grande (HARZ, 1957, 1975), *Euchorthippus pulvinatus* boucle son cycle en 5 stades (mâles et femelles). Ce nombre de 4 stades larvaires est expliqué comme un signe d'évolution et comme le reflet de la petite taille générale des Gomphocerinae par opposition aux autres sous-familles d'Acrididae. La taille étant partiellement en rapport avec le nombre de stades, les espèces à dimorphisme sexuel prononcé (femelles grandes) possèdent souvent un stade supplémentaire chez les femelles. OSCHMANN (1969) conclut ses recherches sur les Acrididae d'Allemagne centrale en admettant 4 stades pour les mâles et 5 pour les femelles (ajoût d'un stade IIa), et cela pour toutes les espèces, obligatoirement et indépendamment des conditions extérieures. Ses données ne proviennent que de matériel de terrain et plusieurs espèces de *Chorthippus* y figurent. Dans un travail plus détaillé et nous intéressant directement, HASSALL & GRAYSON (1987) ont étudié *C. brunneus* en Grande Bretagne, mettant en évidence un cycle normal à 4 stades chez les deux sexes et l'existence de populations avec femelles à 5 stades. RICHARDS & WALOFF (1954) avaient examiné auparavant le cycle des Acrididés du même pays, dont *C. brunneus*, décrit à 4 stades pour les deux sexes, et *Chorthippus parallelus*, comportant des exceptions de femelles à 5 stades.

La variation intraspécifique mise en évidence chez *C. brunneus* par HASSALL & GRAYSON (1987) démontre clairement l'influence climatique et nutritive sur les populations de femelles observées et vérifiées par élevage. Les populations avec stade surnuméraire apparaissent dans une région du sud de l'Angleterre au climat doux, permettant probablement un allongement du cycle larvaire. La nourriture, d'autre part, joue ici un rôle sur le nombre de stades, une qualité inférieure empêchant les stades surnuméraires de se produire. GUEGUEN & DELAUNAY (1980) ont découvert en Bretagne une autre variabilité stadiale chez un

autre Gomphocerinae: *Myrmeleotettix maculatus* (THBG.). Les femelles de cette espèce se développent en 4 ou 5 stades, certaines populations n'abritant que des femelles à cycle court, d'autres un mélange des deux types, en proportion stable d'une année à l'autre, mais variant fortement d'une station à une autre. Ces auteurs supposent un déterminisme génétique à cette diversité du nombre de stades, sans écarter les paramètres environnementaux, notamment ceux agissant sur le stade œuf.

Les causes de variabilité intraspécifique du nombre de stades larvaires sont, selon UVAROV (1966), de quatre origines possibles, jouant sans doute de manière interactive, sans que l'on comprenne encore tout à fait comment: climat, nourriture, phénomène phasaire, fonctionnement hormonal. Les facteurs climatiques ont été mis en évidence anciennement par SHOTWELL (1941) aux USA sur une espèce de *Melanoplus*. Les résultats de HASSALL & GRAYSON (1987) vont dans le même sens, c'est-à-dire qu'un stade surnuméraire apparaît dans des régions plus chaudes. Les facteurs nutritifs, quant à eux, produisent parfois l'effet inverse à celui observé par HASSALL & GRAYSON (1987) en provoquant l'ajout de stades larvaires lorsque la qualité ou la quantité de nourriture est défavorable (MESSINA *et al.*, 1975).

Le stade larvaire supplémentaire de *C. brunneus* observé en Angleterre correspond à un stade IIa, intercalé avant retournement (RP) des ptérothèques (stade III). C'est la même position que nous avons observée chez *C. mollis*, mais de manière régulière et chez les deux sexes. Nous avons ainsi un cycle larvaire de *C. mollis* de 5 stades chez les deux sexes et un stade surnuméraire 3bis facultatif chez les femelles et chez quelques rares mâles. Il est à noter que les stades surnuméraires s'observent chez les Acrididae femelles généralement juste avant le retournement des ptérothèques: *C. brunneus* (HASSALL & GRAYSON, 1987), *C. parallelus* (RICHARDS & WALOFF, 1954), et divers espèces (OSCHMANN, 1969). Dans le cas de *Locusta migratoria*, LAUGA (1977) observe que des femelles en captivité ajoutent un stade avant ou après le retournement des ptérothèques. L'exemple de *L. migratoria* est comparé par cet auteur à celui d'un autre Criquet phasaire (*Nomadacris*) effectuant des mues d'ajustement, menant à un adulte de même taille que par un cycle normal. *L. migratoria* effectue lui des mues qualifiées de dépassement, menant à un adulte plus grand. C'est bien cette situation qui existe chez les exemples cités plus haut et chez *C. mollis*: nos individus suivis isolément ont accompli un stade surnuméraire visible à la fois à leur taille et à la durée de leur développement (Tab. 4).

En ce qui concerne *C. biguttulus*, les populations que nous avons pu suivre de cette espèce ont toujours montré des cycles mâles et femelles à 4 stades, cas également rencontré par KOEHLER (comm. pers.) en Allemagne de l'Est sur cette espèce avec toutefois quelques exceptions à 5 stades (en laboratoire après prélèvement en nature).

Le développement larvaire de *C. mollis* soulève les questions suivantes: cette espèce effectue-t-elle 5 stades dans notre région et 4 ailleurs? La différence de cycle entre *C. mollis* et *C. biguttulus* peut-elle être prise comme une adaptation phénologique de *C. mollis* en relation avec son affinité pour les milieux chauds et secs? L'existence du cycle à 6 stades de *C. mollis* dans nos deux stations provoque encore d'autres interrogations: on trouve en nature et en laboratoire un faible pourcentage de mâles à cycle long et un pourcentage plus important de femelles, variable d'une année à l'autre, proche de 0 certaines années (1985), élevé d'autres années (1986) et variant d'une station à l'autre dans des proportions sembla-

bles en nature ou en laboratoire. Les conditions climatiques ou la nourriture, voire une distribution stratégique de la population en deux groupes pourraient expliquer cette observation. Cependant, la coïncidence laboratoire-nature de larves prises au premier stade et en même station suppose plutôt une indépendance vis-à-vis des facteurs externes. L'influence d'un facteur agissant sur les jeunes larves comme la précocité des éclosions en nature semble hors de cause, les dates d'éclosion des deux saisons 1985 et 1986 étant presque identiques. En conséquence, les proportions de stade surnuméraire varient selon les saisons suggèrent non pas des facteurs agissant sur les larves de la saison, mais plutôt sur les stades précédants, œuf ou génération parentale (facteurs abiotiques ou densité de la population).

Le cycle régulier à 5 stades chez les deux sexes de *C. mollis* représente encore actuellement une exception chez ce genre et chez la plupart des Gomphocerinae. Les stades surnuméraires chez les femelles sont connus pour de nombreuses espèces à dimorphisme sexuel marqué, les stades surnuméraires des mâles, beaucoup plus rares, sont prouvés ici chez *C. mollis*, quoique toujours en faible proportion.

La description morphologique des adultes de *C. mollis* de nos deux stations peut être comparée avec les données de la littérature. Le nombre de dents de la crête stridulatoire (Tab. 5, CS) indique que les mâles de la station NE et les femelles des deux stations ont une moyenne ajustée sur celles données par HARZ (1957) pour notre espèce; la moyenne des mâles de la station ON est un peu plus basse, ainsi que les minima des mâles des deux stations: elles se distinguent tout de même bien des valeurs connues pour *C. biguttulus* (HARZ, op. cit.). Les maxima des mâles et des femelles vont même au-delà des chiffres donnés pour l'espèce, typiquement les plus hauts des 3 espèces jumelles considérées. Le critère de longueur des élytres (Tab. 5, LE) montre que les mâles des deux stations sont au-dessus des valeurs connues (HARZ, 1975), autant pour les moyennes que pour les maxima. Les femelles des deux stations ont des moyennes normales et des maxima un peu hauts. La mesure des postfémurs (Tab. 5, PF) montre les mêmes tendances de dépassement vers le haut par les mâles, comparés aux écarts recensés par HARZ (1975). Les femelles sont aussi un peu plus grandes, leurs moyennes étant normales pour les écarts donnés par HARZ (op. cit.).

REMERCIEMENTS

Notre gratitude va au Prof. W. MATTHEY pour son aide et son appui dans notre recherche et pour la correction de notre manuscrit. Nos remerciements également à Mme J. MORET pour ses conseils en biométrie.

BIBLIOGRAPHIE

- ATKINSON, D. & BEGON, M., 1988. Adult size variation in two co-occurring grasshopper species in a sand dune habitat. – *J. Anim. Ecol.* 57: 185–200.
- BALOGH, A. A., 1982. Embryogenesis studies of *Anacridium aegyptum*. – *Pak. J. Zool.* 14 (2): 185–190.
- GUEGUEN, A. & DELAUNAY, G., 1980. Ecologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* dans une formation pionnière de lande Armoricaine. – II. Dynamisme d'une population de *M. maculatus* dans deux sites de landes pionnières Armoricaine – *Bull. Ecol.* 11 (3/4): 497–513.
- HARZ, K., 1957. Die Geradflüger Mitteleuropas. – *G. Fischer, Jena*: 494 pp.
- HARZ, K., 1975. The Orthoptera of Europe. Vol. 2. – *Junk, The Hague*: 939 pp.

- HASSALL, M. P. & GRAYSON, F. W. L., 1987. The occurrence of an additional instar in the development of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera Gomphocerinae). – *J. Nat. Hist.* 21 (2): 329–337.
- HELVERSEN, D. von & HELVERSEN, O. von, 1975a. Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. – I. Der Gesang von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *C. mollis*. – *J. Comp. Physiol.* 104 (3): 273–279.
- HELVERSEN, D. von & HELVERSEN, O. von, 1975b. Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken. – II. Das Lautschema von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *C. mollis*. – *J. Comp. Physiol.* 104 (3): 301–323.
- INGRISCH, S., 1984. The influence of environmental factors on dormancy and duration of egg development in *Metrioptera roeseli* (Orthoptera, Tettigoniidae). – *Oecologia* 61: 254–258.
- INGRISCH, S., 1985. Embryonic development of *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Tettigoniidae). – *Entom. Gener.* 10 (1): 1–9.
- LA GRECA, M., 1955. Studio biometrico di popolazioni italiane di *Chorthippus brunneus* e di *Chorthippus mollis*. – *Arch. Zool. Italiano* 40: 1–22.
- LAUGA, J., 1977. Les stades larvaires surnuméraires chez le criquet migrateur *Locusta migratoria* L. et leur signification. – *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 113: 125–131.
- MESSINA, A. & LOMBARDO, C. A. & IPPOLITO, S. 1975. Biologia di *Ailopus strepens* (LATR.) (Orthoptera, Acrididae). III. Influenza della lunghezza del periodo di alimentazione sullo sviluppo postembrionale. – *Animalia* 2: 225–234.
- MORIARTY, F., 1969a. The laboratory breeding and embryonic development of *Chorthippus brunneus* THBG. (Orthoptera, Acrididae). – *Proc. R. Entomol. Soc. (A)* 44: 25–34.
- MORIARTY, F., 1969b. Egg-diapause and water-absorption in the grasshopper *Chorthippus brunneus* THBG. (Orthoptera, Acrididae). – *J. Insect Physiol.* 15: 2069–2074.
- OLIGER, I. M., 1974. The taxonomic significance of the characteristics of the structure of the stridulatory apparatus in the species of the *biguttulus* group of the genus *Chorthippus*. – *Entomol. Review* 53 (1): 56–62.
- OSCHMANN, M., 1969. Bestimmungstabellen für die Larven mitteldeutscher Orthopteren. – *Dt. Ent. Z. (N.F.)* 16: 227–291.
- PERDECK, A. C., 1957. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* & *C. biguttulus*). – *Leiden*: 79 pp.
- RAGGE, D. R., 1981. An unusual song-pattern in the *Chorthippus mollis* group: local variant or hybrid population? – *J. Nat. Hist.* 15 (6): 995–1002.
- RAGGE, D. R., 1984. The Le Broc Grasshopper population: further evidence of its hybrid status (Orthoptera, Acrididae). – *J. Nat. Hist.* 18: 921–925.
- RAGGE, D. R. & REYNOLDS, W. Y., 1988. The songs and taxonomy of the grasshoppers of the *Chorthippus biguttulus* group in the Iberian Peninsula (Orthopt. Acrididae). – *J. nat. Hist.* 22 (4): 897–929.
- RICHARDS, O. W. & WALOFF, N., 1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. – *Anti-Locust Bull.* 17: 182 pp.
- SCHMIDT, G. H., 1978. Ein Beitrag zur Taxonomie von *Chorthippus biguttulus* L. (Saltatoria, Acrididae). – *Zool. Anz.* 201: 245–259.
- SHOTWELL, R. L., 1941. Life histories and habits of some grasshoppers of economic importance on the Great Plains. – *US Dep. Agricult. Tech. Bull.* 774: 1–47.
- SYCHEV, M. M., 1980. Peculiarities of morphology and ecology of *Chorthippus biguttulus* and *C. mollis* in the mountains of the Crimea. – *Entomol. Review* 58: 37–48.
- THORENS, P., 1984. Les Orthoptères (Saltatoria) de quelques garides du pied sud du Jura. – I. Présentation des milieux et liste faunistique. – *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 107: 123–132.
- THORENS, P., 1988. Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécal. – *Bull. Soc. entomol. Suisse* 61: 191–197.
- THORENS, P., 1989. Description comparée des oothèques et des œufs de *Chorthippus mollis* (CHARP.) et de *Chorthippus biguttulus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). – *Bull. Soc. entomol. Suisse* 62: 87–106.
- THORENS, P., 1990. *Acemyia rufitibia* V. Ros. 1840 (Diptera, Tachinidae) parasite de *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) (Orthoptera, Acrididae). – *Bull. soc. entomol. Suisse* 63: 137–145.
- UVAROV, B., 1966. Grasshoppers and locusts. Vol. 1. – *Cambridge*: 481 pp.
- VOISIN, J. F., 1974. Sur la détermination des *Chorthippus français* du groupe de *C. biguttulus*. – *Entomologiste* 30: 168–172.

(reçu le 1 juin 1990, révisé le 30 août 1990)

FERRON, P., MISSONNIER, J. & MAUCHAMP, P. edit., 1990: Régulation des cycles saisonniers chez les invertébrés. Les colloques de l'INRA, no 52. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. 270 pages, 135 F. ISBN: 2-7380-0260-9. Les commandes sont à adresser à: INRA Éditions, Route de Saint-Cyr, F-78026 Versailles Cedex.

Le colloque de Dourdan, consacré à la régulation des cycles saisonniers chez les invertébrés était organisé conjointement par l'INRA (Département de Zoologie et département de Phytopharmacie et d'Ecotoxicologie) et le Groupe d'Etude des Rythmes biologiques (GERB), Société francophone de Chronobiologie. Au cours de ces dernières années, aucun colloque et aucune publication d'ouvrage n'a été consacré à ce thème. Il y avait là une lacune d'autant plus étonnante que la plupart des zoologistes doivent prendre en compte ces phénomènes dans leurs études. Par exemple, le développement de certaines biotechnologies, comme celles qui permettent la production en masse d'auxiliaires entomophages et leur utilisation au champ contre les ravageurs des cultures, est en partie tributaire de la maîtrise des phénomènes de quiescence ou de diapause. De même l'approche moderne de la prévision des risques phytosanitaires implique une analyse approfondie des phénomènes d'arrêt de développement et de migration.

Le colloque a rassemblé plus de 80 chercheurs ou enseignants-chercheurs qui ont confronté leurs idées et échangé leurs connaissances. Les cinquante communications dont les textes sont publiés dans cet ouvrage constituent un rapport particulièrement intéressant puisqu'elles concernent les domaines de l'écologie, de l'écophysiologie et de la physiologie et traite de différents groupes d'animaux des divers milieux: nématodes, lombriciens, mollusques, araignées, crustacés et différents ordres d'insectes. L'ouvrage est divisé en sept chapitres: Méthodologie, Adaptations aux conditions naturelles, Polymorphisme, Variabilité du déterminisme du cycle, Photopériodisme, Perception des rythmes circadiens, Physiologie-Ecophysiologie. Il est clair qu'un tel ouvrage avec un si grand nombre d'auteurs ne peut pas fournir une image unifiée du thème; mais garantit à chacun de pouvoir compléter ses connaissances et de se faire une idée globale des cycles saisonniers chez les invertébrés.

G. BENZ

Ce dossier représente une forme réduite de thèse pour l'obtention du grade de docteur ès sciences de l'Université de Neuchâtel.

LISTE DES ARTICLES

THORENS P. - (1988). Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécal. Bull.Soc.Ent.Suisse 61: 191-197

THORENS P. - (1989). Description comparée des oothèques et des oeufs de *Chorthippus mollis* (CHARP.) et de *Chorthippus biguttulus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). Bull.Soc.Ent.Suisse 62: 87-106

THORENS P. - (1990). *Acemyia rufitibia* (Diptera, Tachinidae) parasite de *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) (Orthoptera, Acrididae). Bull.Soc.Ent.Suisse 63 (1-2): 137-145

THORENS P. - (1991). Développement et morphologie comparée de *Chorthippus mollis* (Orthoptera, Acrididae). Bull.Soc.Ent.Suisse 64: 9-25

THORENS P. - (1991). Prédateurs et parasites de *Chorthippus mollis* (Orthoptera, Acrididae) dans deux stations du pied sud du Jura. Bull.Soc.neuchâtel.Sci.nat. 114: 43-57

THORENS P. - (1993). Effets de la fauche sur une population du Criquet *Chorthippus mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae) dans une prairie du pied sud du Jura suisse. Bull. Soc. Ent. Suisse 66: 173-182
