

Viabilité des larves nouveau-nées du Criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* (Forsk.).

M. PAPILLON (Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés,
105, boulevard Raspail, Paris 6e, France).

Dans les populations naturelles d'Acridiens migrants, le premier stade larvaire est une période particulièrement critique : les jeunes larves peuvent être décimées par des conditions climatiques adverses ou par l'absence de végétaux à proximité des lieux d'éclosion. A la sortie de l'oeuf elles peuvent également servir d'aliments à leurs aînés de quelques heures ; ce type de cannibalisme est fréquent. Chez le Criquet pèlerin, la survie des individus nouveau-nés dépend non seulement de leur environnement, mais également de leur état physiologique ainsi que le prouve l'observation des élevages où de nombreuses larves meurent dans les deux premiers jours de leur existence, bien qu'ayant de l'herbe fraîche à leur disposition. Tout se passe comme si un certain nombre de larves, après un développement embryonnaire apparemment normal, étaient vouées à une mort précoce.

Pour évaluer la viabilité générale des Criquets fraîchement éclos, Albrecht et Blackith (1960, 1961, 1962) ont mesuré leur résistance à l'inanition. Cette méthode permet l'étude d'un grand nombre d'Insectes et elle s'avère particulièrement intéressante chez *Schistocerca*. En effet, comme nous le verrons ultérieurement, dans cette espèce les délais individuels de résistance au jeûne se répartissent fréquemment suivant des histogrammes à deux modes où la zone d'inflexion se situe entre 40 et 60 heures ; autrement dit, la population larvaire est hétérogène quant à ses capacités de survie et les individus qui résistent moins de 40 heures à l'absence de nourriture correspondent vraisemblablement à ceux qui meurent précocement dans les jeunes élevages.

De nombreux facteurs influencent la viabilité des larves à l'éclosion. Certains interviennent au cours de la vie des reproducteurs (isolement ou groupement, photopériode et température), d'autres au cours de l'embryogenèse (température d'incubation, humidité du sol, disposition des oeufs dans l'oothèque).

Méthode expérimentale :

Dès leur naissance, les larves sont isolées et

exposées à 30° C et à 30 ou 95 % d'humidité relative, sans nourriture. On calcule la survie moyenne de chaque population étudiée, mais la comparaison des moyennes entre divers élevages n'est guère significative du fait de la bi-modalité de certaines courbes ; il est plus intéressant de comparer les distributions des délais de survie.

Résultats :

1) Influence de la densité de la population parentale (cf Papillon 1962, 1968 b).

Cette étude est faite sur 5 générations successives maintenues à la même densité, c'est-à-dire, soit en groupes denses (150 imagos par cage), soit en isolement strict.

- Les larves de filiation grégaire survivent en moyenne 3 à 7 heures de plus en atmosphère sèche (30 % d'humidité relative) qu'à forte humidité (95 %). La même relation entre la survie et le degré hygrométrique s'observe dans la filiation solitaire en été, mais elle est inversée en hiver où les larves résistent plus longtemps (3 à 5 h) à l'humidité (voir également Albrecht et Blackith, 1960, 1961 ; Blackith et Albrecht, 1960 ; Blackith, 1961 ; Albrecht, 1962 a et b).

- La distribution des délais de résistance au jeûne est caractéristique de l'origine phasaire des pontes. Elle est toujours bimodale dans la filiation grégaire, la zone commune aux deux parties des histogrammes se situant entre 40 et 60 h : 23 à 46 % des larves, selon les élevages, résistent moins de deux jours au jeûne à 30 % d'humidité relative. Dans la filiation solitaire, la distribution des délais de survie est fréquemment unimodale ; quand elle est bimodale la zone d'inflexion des courbes se retrouve entre 40 et 60 h, mais les individus qui meurent avant 40 h sont beaucoup moins nombreux que dans la filiation grégaire : en atmosphère sèche ils ne représentent que 7 à 26 % de l'ensemble. Le groupement parental réduit donc la viabilité d'une partie importante de la population larvaire. En revanche, il accroît la vitalité des autres larves : ainsi, 7 à 16 % des larves d'origine grégaire résistent plus de 100 h au jeûne mais cette proportion n'excède jamais 7 % dans la filiation solitaire. De plus, le mode des histogrammes se situe entre 70 et 100 h dans la descendance des animaux groupés, entre

60 et 70 h dans celle des femelles solitaires.

En conclusion, le groupement parental qui semble conduire à l'élimination d'une partie de la population larvaire, assure en revanche une vitalité accrue au reste des larves.

2) Influence de la photopériode et de la température au cours de la vie parentale (cf Papillon, 1968 a).

Au laboratoire la viabilité des larves varie d'une génération à l'autre. Ces fluctuations, plus amples dans la filiation grégaire que dans la descendance des élevages individuels, paraissent liées aux modifications de l'environnement physique. Des expériences ont été réalisées en conditions thermiques et photopériodiques contrôlées sur des Insectes groupés de 3 générations successives.

La température et la photopériode subies par les élevages parentaux et grands parentaux retentissent sur la résistance à l'inanition des larves nouveau-nées. On ne décèle aucune influence définie d'un régime donné au niveau parental : telle association de température et de longueur du jour sera bénéfique ou nocive pour les nouveau-nés selon les conditions photopériodiques imposées à la génération grand-parentale. En général, la permanence du même régime d'éclaircissement sur les deux générations antérieures réduit la viabilité des jeunes larves, ce qui se traduit par une augmentation importante du pourcentage des individus qui résistent moins de 40 h au jeûne (23 à 44 % en atmosphère sèche), les larves longuement résistantes (plus de 100 h) étant alors en nombre réduit (7 à 17 % en atmosphère sèche). Ces effets ne sont pas intensifiés si les mêmes conditions persistent sur une troisième génération. Si la permanence du seul régime photopériodique s'est avérée nocive, pour être efficacement favorable, la modification du milieu doit concerner à la fois la température et la photopériode. Dans ce cas la distribution des délais de survie reste bimodale, mais le pourcentage des larves peu résistantes est faible (11 % à la sécheresse) et celui des individus survivant plus de 100 h est élevé (26 % à la sécheresse).

En conclusion, ces expériences montrent l'effet nocif d'une stabilité du milieu sur plusieurs générations successives; au contraire, le Criquet pèlerin réagit favorablement aux modifications de l'environnement physique d'une génération à l'autre.

Ces faits posent le problème du mode de transmission à la descendance du conditionnement parental et grand-parental, que ce conditionnement soit induit par l'environnement social (effet de groupe) ou par les facteurs physiques du milieu.

3) Influence de la température d'incubation (cf Papillon, 1968 c).

Dès la ponte, les oeufs de chaque oothèque sont répartis en deux lots égaux dans la filiation grégaire, en trois lots dans la filiation solitaire, et exposés, dans du sable humide à trois températures différentes : 24, 30 et 35° C.

Dans les limites de ces expériences, dans les deux filiations, les larves survivent d'autant plus longtemps que les oeufs dont elles proviennent se sont développés à plus basse température. Elles résistent mieux à la sécheresse qu'à l'humidité et l'écart entre les délais moyens de survie à 30 et à 95 % d'humidité relative n'est pas modifié par les conditions thermiques du développement embryonnaire.

La distribution des délais de survie est assez homogène, la bimodalité des histogrammes est peu marquée.

4) Influence de l'humidité du sol

Cette expérience a été réalisée sur des pontes de reproducteurs groupés. Dès la ponte, les oeufs de chaque oothèque sont répartis en deux lots égaux et placés dans du sable contenant 20, 10 ou 5 % d'eau. La température d'incubation est de 30° C.

Dans ces conditions, les larves résistent d'autant plus longtemps au jeûne que les oeufs dont elles proviennent se sont développés à plus forte humidité.

Comme dans l'expérience précédente, la bimodalité des histogrammes est peu accusée.

5) Influence de la disposition des oeufs dans l'oothèque

Des travaux antérieurs ont permis de montrer :
a) que les oothèques des reproductrices groupées incubées à 30° C

présentent un gradient morphogénétique ; du haut naissent des larves lourdes et noires, du bas sont issues des larves plus légères, dont certaines sont noires, d'autres vertes (Papillon, 1960, 1968 c). b) que ce gradient n'existe pas à la ponte, mais se développe au cours de l'embryogenèse : si les oeufs sont dispersés dès la ponte, toutes les larves sont noires et les écarts pondéraux moyens entre les individus nés des différents niveaux des oothèques sont faibles (Papillon, 1969 a).

Dès lors deux questions se posent : 1) l'hétérogénéité de la population larvaire quant à la viabilité des individus est-elle liée au gradient morphogénétique observé dans les oothèques ou se retrouve-t-elle à tous les niveaux de celles-ci ? 2) est-elle déterminée dès la ponte ou se développe-t-elle au cours de l'embryogenèse ?

Les expériences sont faites sur des pontes de femelles groupées dont les oeufs sont dissociés en trois lots, correspondant aux tiers supérieurs médians et inférieurs des oothèques, soit la veille de l'éclosion, soit le lendemain de la ponte (Papillon, 1969 b).

Lorsque les oothèques restent intactes pendant toute la période d'incubation, la distribution des délais de survie est bimodale (comme dans les expériences rapportées aux paragraphes 1 et 2) et l'hétérogénéité de la population larvaire s'accroît du haut en bas des pontes ; autrement dit, les proportions des individus peu viables et des larves longuement résistantes au jeûne sont nettement plus élevées parmi les individus nés du bas des oothèques (donc des premiers oeufs émis) que parmi ceux nés du haut (des derniers oeufs émis).

Lorsque les oothèques sont dissociées le lendemain de la ponte, la population larvaire est beaucoup plus homogène (ce que nous avons observé dans les expériences rapportées aux paragraphes 3 et 4) : il ne subsiste qu'un faible reliquat de larves peu viables et le pourcentage des larves longuement résistantes à l'inanition est deux fois plus faible que dans le cas précédent. De plus la distribution des délais de survie ne varie pratiquement pas avec l'emplacement d'origine des oeufs dont proviennent les larves.

En conclusion, dans la filiation grégaire, c'est le développement des oeufs in situ dans les oothèques qui est en grande partie la cause de l'hétérogénéité de la population larvaire à l'éclosion, tant en ce qui concerne le poids et la couleur des larves, qu'en

ce qui concerne leur vitalité. A la ponte, les oeufs ont tous sensiblement les mêmes potentialités de développement. Il semble que l'oothèque constitue un milieu hétérogène où le développement des oeufs dépend de leur emplacement.

6) Causes possibles de l'hétérogénéité des larves nées d'une même oothèque. Nous venons de voir que, dans la filiation grégaire, lorsque les oeufs se développent normalement dans les oothèques, naissent, d'une part des larves peu viables en nombre relativement important, d'autre part des individus qui manifestent une vitalité assez exceptionnelle. La vitalité réduite d'une partie des larves s'explique peut-être par le manque d'eau au cours du développement d'oeufs qui ne seraient pas au contact direct du sol humide (paragraphe 4). Elle semble également liée à la compression des oeufs in situ dans l'oothèque ; c'est ce qu'indique une expérience récente : des oeufs artificiellement comprimés par une masse lourde au-dessus du sable qui les recouvre, produisent une certaine proportion de larves peu viables, alors que les autres oeufs, provenant des mêmes pontes, mais simplement placés dans du sable humide, ne donnent pas naissance à cette catégorie de larves. Quant à la grande résistance manifestée par une autre partie de la population larvaire, des expériences actuellement en cours semblent indiquer qu'elle pourrait être liée à l'absorption par certains oeufs de substances émanant d'oeufs écrasés ou comprimés situés à leur voisinage. En effet, des oeufs de 1 ou de 3 jours arrosés d'extraits d'oeufs incubés depuis 4 ou 5 jours donnent naissance à des larves dont la survie au jeûne est significativement accrue, comparée à la survie des larves de même origine n'ayant pas subi ce traitement. Les extraits d'oeufs qui viennent d'être pondus sont inactifs.

Ces résultats préliminaires seront complétés et les recherches s'orientent vers l'identification de la ou des substances biologiquement actives qui améliorent la viabilité des larves en agissant au cours de l'embryogenèse.

En résumé, le groupement des reproducteurs, une modification des régimes thermiques et photopériodiques entre les générations grand-parentale et parentale, une température d'incubation relativement basse, un sol suffisamment humide et la disposition normale des oeufs en oothèques tendent à améliorer la viabilité des larves à l'éclosion, ou au moins d'une partie d'entre elles. Ces individus longuement résistants au jeûne permettent peut-être la survie de l'espèce lorsque l'environnement est défavorable à l'entretien d'une population dense par suite de la raréfaction des sources de nourriture.

Auteurs cités

- ALBRECHT (F. O.), 1962 a, Trans. roy. Entomol. Soc., 114, 335-375. - 1962 b, Coll. int. C.N.R.S., 114, 311-318.
- ALBRECHT (F. O.) et BLACKITH (R. E.), 1960, C.R. Acad. Sci., 250, 3388-3390. - 1961, Proc. XIth Int. Cong. Ent., Vienne, 1, 727-730.
- BLACKITH (R. E.), 1961, Comp. Biochem. Physiol., 3, 99-107.
- BLACKITH (R. E.) et ALBRECHT (F. O.), 1960, C.R. Acad. Sci., 250, 3514-3515.
- PAPILLON (M.), 1960, Bull. Biol., 93, 203-263. - 1962, Coll. int. C.N.R.S., 114, 37-61. - 1968 a, Bull. Biol., 102, 85-139. - 1968 b, Bull. Biol., 102, 272-307. - 1968 c, Bull. Biol., 102, 448-480. - 1969 a, C.R. Acad. Sci., 268, 1640-1642. - 1969 b, C.R. Acad. Sci., 268, 2136-2138.