

## **Gradient d'aridité et variation latitudinale de la taille, dans des populations de *Calliptamus barbarus* (Costa, 1836) (Insecte, Orthoptère, Acrididae)**

B. Hugueny et A. Louveaux

*Laboratoire d'Entomologie, bât. 446, Université Paris-sud, 91405 Orsay Cedex, France.*

### **RÉSUMÉ**

Une variation latitudinale des caractéristiques du développement est observée chez *Calliptamus barbarus* en comparant des populations de France et d'Afrique du Nord. L'étude est basée sur des données de terrain et d'élevage. Les populations méridionales se différencient des populations nordiques par une plus grande taille des imagos, un stade de développement supplémentaire, un plus grand nombre d'ovarioles et des pontes plus importantes. En conditions identiques d'élevage, les différences de taille imaginale entre populations persistent et résultent de développements juvéniles plus ou moins longs mais maintenus à des vitesses de croissance voisines. La variation latitudinale est interprétée en terme de stratégie adaptative où l'aridité du milieu et la longueur de la période favorable à la croissance et à la reproduction sont envisagées en tant que facteurs ultimes.

MOTS-CLÉS : *Insecte - Orthoptère - Acrididae - Calliptamus barbarus -  
Variation latitudinale - Stratégie adaptative.*

### **ABSTRACT**

A latitudinal variation of life history characteristics is observed between French and North African populations of the grasshopper species *Calliptamus barbarus*. The study is based on data from field populations and laboratory rearings. Compared with northern populations individuals from southern populations are larger and have one more larval instar, more ovarioles and more eggs per pod. Under the same rearing conditions, differences in the size of adult from different populations still persist and result from variations in the duration of the larval development, which takes place at the same speed. Latitudinal differences are discussed as an adaptive differentiation where aridity and length of the growing season are thought to be ultimate factors.

KEY-WORDS: *Insect - Orthoptera - Acrididae - Calliptamus barbarus -  
Latitudinal variation - Life history tactics.*

### **INTRODUCTION**

STEARNS (1976) définit les « life history tactics », en français stratégies démographiques, comme des « ensembles de traits coadaptés et modelés par le jeu de la sélection naturelle, pour résoudre des problèmes écologiques particuliers ». Dans ce domaine de l'écologie, l'approche comparative est la plus utilisée; c'est de cette façon qu'ont été élaborées ou remises en cause les théories concernant les stratégies démographiques (STEARNS, 1976 et 1977; BARBAULT, 1976 et 1984).

Bien que largement étudiés, les acridiens n'ont que très rarement fait l'objet d'approches comparatives visant à mettre en évidence les stratégies démographiques

adoptées par ce groupe. Il n'existe, à notre connaissance, que l'étude de DEARN (1977) sur la variation altitudinale, inter- et intraspécifique, de la démographie de trois espèces de criquets australiens et celle de MONK (1985) qui a comparé, en fonction de l'habitat, des populations britanniques de deux espèces de *Chorthippus*. Des travaux antérieurs (WALOFF, 1954; PHIPPS, 1962) avaient mis en évidence des variations inter- et intraspécifiques du nombre d'ovarioles chez des acridiens de diverses régions géographiques, mais ces observations demeuraient ponctuelles et aucun schéma explicatif ne s'en dégagait.

Le travail que nous avons mené constitue une étude préliminaire de la variation latitudinale de plusieurs caractéristiques du développement et de la démographie chez *Calliptamus barbarus* (COSTA, 1836), acridien dont l'aire de répartition assez vaste (sud de l'Europe, Afrique du Nord, Kazakhstan, Pakistan et Iran) se prête bien à cette approche.

Les exigences écologiques de cette espèce sont principalement connues à partir de travaux de biogéographie réalisés dans les massifs montagneux français. LUQUET & DU MERLE (1978), ainsi que VOISIN (1979), soulignent sa thermophilie et sa xérophilie. Le cycle vital est celui de nombreux acridiens des régions tempérées : une génération annuelle avec hibernation à l'état d'œufs. Aucun phénomène phasaire n'a été décrit chez cette espèce, cependant des pullulations peuvent survenir de temps à autre. Mais ce n'était le cas d'aucune des populations étudiées.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous disposons pour cette étude de spécimens des deux sexes, conservés dans l'alcool et prélevés dans diverses localités (tableau I et fig. 1) réparties selon un large gradient latitudinal qui englobe des localités relativement proches des limites nord et sud de l'aire de répartition de l'espèce (respectivement Oléron, 45°55' N, et Askaoun, 30° N). Ces localités sont toutes situées à basse altitude, entre 0 et 600 m, sauf les trois localités de la région d'Askaoun situées à 2 070 (C), 2 100 (A) et 2 270 m (B).

La systématique du genre *Calliptamus* a longtemps été confuse, jusqu'à la révision de JAGO (1963) sur laquelle nous nous sommes appuyés pour identifier le matériel. Dans ces collectes se trouvaient des individus présentant un type de coloration particulier, connu sous le nom de *marginellus*. Ce « pattern » de coloration, que l'on a retrouvé en proportion variable selon les populations (5 à 30 %), ne paraît pas lié aux caractéristiques du développement étudiées, aussi nous n'en tiendrons pas compte dans ce qui suit.

Nous avons pris la longueur du fémur comme critère de taille des individus. Elle est mesurée à l'aide d'un compas dont la précision est de 0,05 mm. Les jeunes sont mesurés au micromètre oculaire.

Le nombre de stades de développement de la population de Cognac, qui a été l'objet d'un suivi de terrain particulier, a été déterminé graphiquement à partir de couples de mesures (longueur du fémur postérieur et longueur du pronotum) effectuées sous loupe binoculaire, selon la méthode employée par LEFEUVRE (1969), et GUEGUEN (1976). Pour les autres populations, nous n'avons pas un tel suivi de terrain, mais le nombre de stades peut être estimé indirectement par le dénombrement des stries oculaires (UVAROV, 1966). Cette méthode a été vérifiée sur les individus de Cognac et de Takhemaret (CHARA, communication personnelle) chez qui le nombre de stries correspond bien au nombre de stades connus.

Les femelles collectées dans la nature sont disséquées pour dénombrer les ovarioles et rechercher la présence de corps résiduels indiquant qu'une ponte a déjà eu lieu.

Ces données ont été complétées par l'examen de spécimens conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris où nous n'avons pris en compte que les localités représentées par au moins quatre individus de même sexe et situées dans le paléarctique occidental.

En plus de ces données de terrain, nous avons réalisé des élevages en laboratoire. La souche *Cognac* est la troisième génération d'un élevage constitué à partir d'individus prélevés sur la station

de Cognac. L'élevage de la souche *Takhemaret* a été réalisé à partir des pontes obtenues lors du maintien au laboratoire de femelles prélevées sur la station de Takhemaret, il s'agit d'une première génération d'élevage.

TABLEAU I. — Échantillonnage en 1984 et 1985 de femelles de *C. barbarus* provenant de populations établies entre 47° et 30° de latitude nord. Le nombre de stries oculaires est pris comme indicateur du nombre de stades de développement des jeunes. Les moyennes sont suivies de leurs intervalles de confiance à 95 % et de l'effectif de l'échantillon.

Localité	Longueur du fémur postérieur en mm.	Nombre d'ovarioles par ovaire.	Nombre de stries oculaires.
1-Oléron. France Charentes maritimes. Latitude 45°56 N.	16,11 ± 0,41 (28)	17,89 ± 0,78 (19)	5
2-La Tremblade. France Charentes maritimes. Latitude 45°46 N.	15,03 ± 0,46 (12)	17,50 ± 1,36 (10)	5
3-Cognac. France Charentes. Latitude 45°32 N.	13,69 ± 0,17 (62)	19,17 ± 0,53 (29)	5
4-Crau. France Bouches du Rhône. Latitude 43°36 N (1).	15,20 ± 0,30 (85)	21,25 ± 0,56 (37)	
5-Quillan. France Aude Latitude 42°52 N.	15,06 ± 0,47 (15)	19,18 ± 0,89 (11)	
6-Sartène. France Corse. Latitude 41°36 N.	16,67 ± 0,76 (16)	23,80 ± 1,13 (10)	6
7-Takhemaret. Algérie Atlas Tellien. Latitude 35° N.(1)	17,77 ± 0,38 (30)	29,36 ± 0,29 (277)	6
8-Askaoun A. Maroc Haut-Atlas. Latitude 30° N.	18,11 ± 0,33 (19)	26,18 ± 1,15 (16)	6
9-Askaoun B. Maroc Haut-Atlas Latitude 30° N.	18,00 ± 0,83 (10)	27,12 ± 2,20 (8)	
10-Askaoun C. Maroc Haut-Atlas Latitude 30° N.	18,63 ± 0,53 (9)	26,43 ± 1,84 (7)	

(1) données transmises par B. CHARA.

*Incubation des œufs* : les oothèques sont conservées dans du sable faiblement humide (moins de 10 % d'eau) et maintenues à la température ambiante pendant deux mois. Elles sont mises ensuite cinq mois environ en chambre froide à 5° C, pour lever la diapause. Les oothèques sont transférées à 10° C (1 semaine) puis 15° C (1 semaine), pour éviter un choc thermique au moment de la mise en incubation à 27° C.

*Élevage des jeunes et des adultes* : à l'éclosion les jeunes sont rassemblés par groupes d'une dizaine d'individus dans des bonnettes en grillage de laiton. Ils sont nourris de germinations de blé et de feuilles de panais (*Pastinaca sativa*, ombellifère) présentées en bouquet dans un pilulier d'eau et changées tous les deux jours. La température est de 33° C pendant la photophase (12 heures) et de 25° C pendant la scotophase (12 heures). L'humidité relative varie entre 40 et 60 %.

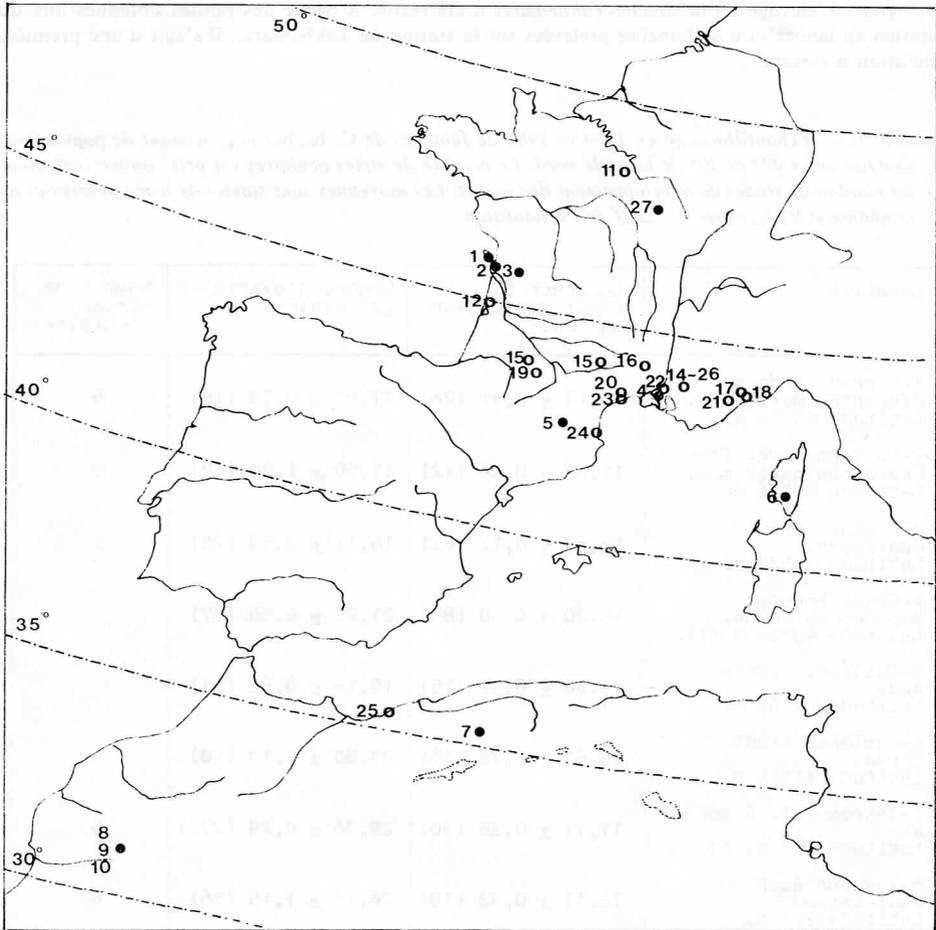


FIG. 1. — Localisation des femelles étudiées. Les numéros portés sur la figure font référence aux localités des tableaux I et II. Les cercles représentent la situation géographique des spécimens du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Pour comparer les caractéristiques du développement juvénile de deux de nos souches, nous nous sommes assurés de l'homogénéité des conditions de milieu en procédant à des élevages synchrones et en permutant les bonnettes tous les deux jours entre les enceintes.

## RÉSULTATS DE TERRAIN

### *Taille des imagos*

Des femelles provenant de 27 localités (22 françaises et 5 d'Afrique du nord) ont été mesurées (tableaux I et II). Dans cet échantillon la taille des imagos peut presque varier du simple au double; ainsi selon nos données la longueur du fémur postérieur s'étend de 11,55 à 21,25 mm (respectivement une femelle de Cognac et

TABLEAU II. — *Taille des femelles en fonction de leur localité d'origine. Le matériel examiné (11 à 26) est conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif. 27 correspond à des individus collectés en 1985.*

Localités	Latitude	Longueur du fémur postérieur en mm. (effectif)
11-Fontainebleau. France. Seine-et-Marne.	48°24 N.	14,56 (6)
27-Auxerre. France. Yonne.	47°48 N.	14,88 (4)
12-Blagon. France. Gironde.	44°46 N.	15,42 (8)
13-Causse Méjean. France. Lozère.	44°15 N.	14,84 (4)
14-St. Léger du Ventoux. France. Vaucluse.	44°10 N.	14,10 (4)
26-La Roque Alric. France. Vaucluse.	44°08 N.	15,60 (6)
15-Mézin. France. Lot-et-Garonne.	44°03 N.	15,23 (5)
16-Chaine du Lingas. France. Gard.	43°58 N.	15,69 (4)
17-Utelle. France. Alpes Maritimes	43°55 N.	16,01 (4)
18-La Turbie. France. Alpes Maritimes	43°45 N.	15,78 (8)
19-Puycasquier. France. Gers.	43°44 N.	15,59 (5)
20-Montpellier. France. Hérault.	43°36 N.	18,86 (8)
21-Callian. France. Var.	43°36 N.	16,20 (4)
22-Crau. France. Bouches-du-Rhône.	43°36 N.	14,77 (6)
23-Palavas. France. Hérault.	43°32 N.	17,33 (5)
24-Banyuls. France. Pyrénées orientales.	42°28 N.	16,50 (4)
25-Oran. Algérie.	35°43 N.	18,66 (5)

une de Takhemaret). Ces valeurs sont comparables à celles rapportées par JAGO (1963) pour cette espèce (12,0 à 22,7 mm). Cette importante variabilité est due à de grandes différences entre populations. Le coefficient de corrélation entre la taille et la latitude est  $r = -0,75$  ( $p < 0,01$ ). Compte tenu de la sous-représentation des populations d'Afrique du Nord, nous n'avons calculé et représenté la droite de régression que pour les localités françaises. La figure 2 indique par ailleurs que le lien entre taille et latitude n'est certainement plus linéaire en deçà de 40° N. L'accroissement de taille semble en effet s'atténuer aux latitudes basses. Plus de points pour l'Afrique du Nord et surtout entre 35 et 40° N seraient nécessaires pour confirmer cette tendance.

Pour les mâles la relation taille-latitude est similaire (tableau III) mais non figurée ici. Le coefficient de corrélation, entre la taille et la latitude, calculé à partir de données disponibles pour 17 localités, est  $r = -0,69$  ( $p < 0,01$ ).

Nous aborderons dans la discussion la nature des facteurs liés à la latitude qui peuvent rendre compte de la variation de la taille. Notons donc qu'il ne faut voir là qu'une tendance et non pas une liaison rigoureuse. Ainsi les individus de la population d'Oléron sont nettement plus grands que ceux de la population de Cognac alors que ces deux localités sont situées quasiment à la même latitude, et les individus de Montpellier sont de même taille que ceux d'Afrique du Nord.

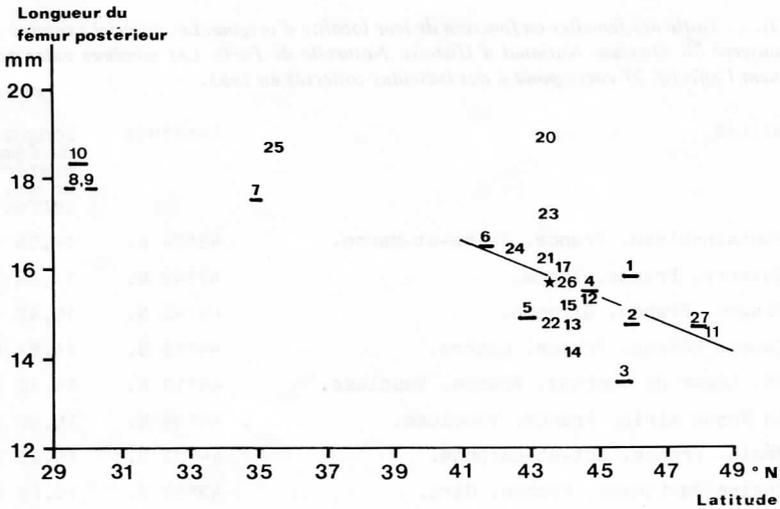


FIG. 2. — Relation entre la longueur moyenne du fémur postérieur et la latitude pour des femelles adultes provenant de 27 localités. Pour les 22 localités françaises le coefficient de corrélation est  $r = -0,44$  ( $p < 0,05$ ); l'équation de la droite de régression est  $Y = -0,31 X + 29,35$  ( $Y =$  longueur du fémur postérieur en millimètres;  $X =$  degré de latitude nord). Les numéros portés sur la figure font référence aux localités des tableaux I et II. Les numéros non soulignés correspondent au matériel des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

\* : localités 16, 18 et 19.

#### Nombre de stades de développement

A Cognac, où nous avons pu suivre, de juin à août, la totalité du développement, le nombre de stades est de 5 chez les femelles, de 4 chez les mâles, le retournement des ptérothèques ayant lieu respectivement aux 4<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> stades. Ces données, et l'examen des stries oculaires, nous permettent de séparer les populations en deux groupes (tableau I). Dans le premier, comprenant Cognac, Oléron et La Tremblade, le nombre de stries oculaires est de 5 chez les femelles et de 4 chez les mâles. Sartène, Askaoun A et Takhemaret constituent le second groupe, où une bande supplémentaire est observée, portant le total à 6 (femelles) ou 5 (mâles). Ces observations mettent en évidence l'existence de deux types de développement chez *C. barbarus* qui, selon la terminologie de GUEGUEN et DELAUNAY (1980), sont caractérisés comme suit :

#### — cycle long

mâles : I-II-III-IVR-V-adultes  
femelles : I-II-III-IV-VR-VI-adultes

#### — cycle court

mâles : I-II-III-R-IV-adultes  
femelles : I-II-III-IVR-V-adultes

où R désigne le retournement des ptérothèques.

Les stries oculaires sont visibles dans bon nombre de cas sur le matériel conservé en collection et l'examen des spécimens du Muséum de Paris nous a permis de pré-

TABLEAU III. — *Taille des mâles en fonction de leur localité d'origine. Les localités suivies de « M » correspondent à du matériel conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les nombres entre parenthèses indiquent l'effectif.*

	Latitude	Longueur du fémur postérieur en mm. (effectif)
Fontainebleau. France. Seine-et-Marne. M.	48°24 N.	8,45 (4)
Cheyre d'Aydat. France. Puy-de-Dôme. M.	45°40 N.	8,92 (6)
Oléron. France. Charentes maritimes.	45°56 N.	9,13 (19)
La Tremblade. France. Charentes maritimes.	45°46 N.	8,75 (17)
Cognac. France. Charentes.	45°32 N.	8,07 (25)
Causse Méjean. France. Lozère. M.	44°15 N.	9,00 (4)
Malaucène. France. Vaucluse. M.	44°10 N.	8,83 (10)
Suzette. France. Vaucluse. M.	44°10 N.	9,63 (10)
La Roque Alric. France. Vaucluse. M.	44°08 N.	9,41 (10)
Cavaillon. France. Vaucluse. M.	43°50 N.	9,82 (5)
Auribeau. France. Vaucluse. M.	43°50 N.	9,05 (6)
Crau. France. Bouches-du-Rhône. M.	43°36 N.	9,37 (23)
Crau. France. Bouches-du-Rhône (1).	43°36 N.	10,01 (28)
Palavas. France. Hérault. M.	43°32 N.	11,30 (7)
Boulouris. France. Var. M.	43°25 N.	10,07 (4)
Sartène. France. Corse.	41°36 N.	10,88 (6)
Askaoun. Maroc. Haut-Atlas.	30° N.	11,27 (4)

(1) données transmises par B. CHARRA.

ciser la répartition des deux types de développement. Les données actuellement disponibles pour la France sont figurées sur la carte (fig. 3). Même fragmentaires, elles mettent en évidence une répartition bien séparée des deux types de développement : cycle court dans les départements nordiques et atlantiques et cycle long dans les localités méditerranéennes. Une transition entre les deux types de cycles apparaît dans les départements du Vaucluse et de l'Hérault. En Afrique du nord seul le cycle long est connu.

#### *Caractères de la reproduction*

Dix localités ont fourni des données sur le nombre d'ovarioles, qui varie de manière importante (tableau I). Le nombre moyen d'ovarioles par ovaire est compris entre 17,50 (La Tremblade) et 29,36 (Takhemaret). A l'intérieur d'une même population nous n'avons observé aucun lien entre le nombre d'ovarioles et la taille des femelles, aucun des coefficients de corrélation ne dépasse le seuil de la signification à 5 %. Par contre entre populations il existe une corrélation positive entre le nombre d'ovarioles par ovaire et la taille (fig. 4); les femelles des populations méridionales, de plus grande taille, ont un plus grand nombre d'ovarioles. WALOFF (1954) cite 48 ovarioles chez deux femelles provenant de Vernet-les-Bains (latitude 42°33' N). Cette donnée s'inscrit bien dans la tendance observée.

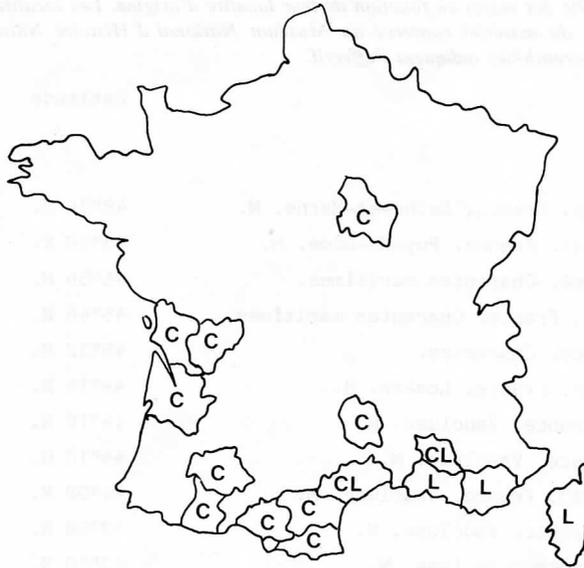


FIG. 3. — Répartition en France, par département, des deux types de développement observés chez *Calliptamus barbarus*. « L » : cycle long seul présent, « C » : cycle court seul présent, « CL » : les deux types de développement sont représentés.

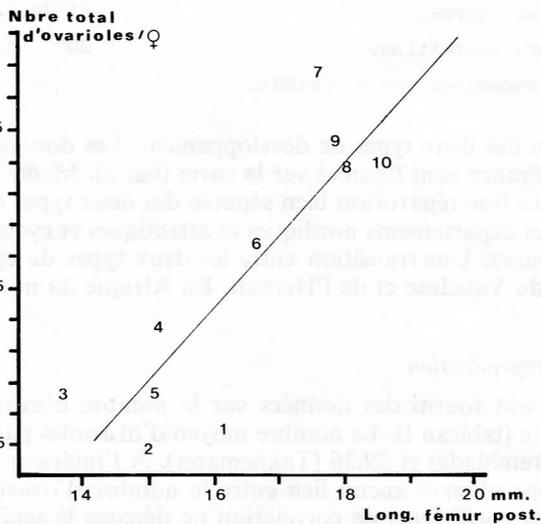


FIG. 4. — Régression du nombre moyen d'ovarioles sur la longueur moyenne du fémur postérieur pour des femelles adultes provenant de 10 localités. Le coefficient de corrélation est  $r = 0,83$  ( $p < 0,01$ ). L'équation de la droite de régression est  $Y = 3,22 X - 8,81$  ( $Y =$  nombre d'ovarioles;  $X =$  longueur moyenne du fémur postérieur). Les numéros portés sur la figure font référence aux localités du tableau I.

Le nombre d'ovarioles déterminant le nombre maximum d'œufs par oothèque, on peut s'attendre à ce que les pontes varient en importance dans un rapport de 1,5 entre le nord et le sud. Ainsi, en élevage, la souche *Cognac* a des pontes de  $26,4 \pm 3,4$  œufs ( $n = 15$ ) tandis que des femelles en provenance de Takhemaret ont produit en moyenne  $44 \pm 2,8$  œufs ( $n = 20$ ) par ponte ( $t$  de Student : 8,45, 33 d. d. l.,  $p < 0,01$ ).

La période de reproduction peut débiter à des dates notablement différentes chez des populations pourtant situées dans la même région. En effet 56 % des femelles prélevées le 12 août 1984 à Oléron présentaient des corps résiduels, et avaient donc déjà pondu, contre 6 % à Cognac le 13 août ( $p < 0,01$ ) : la population d'Oléron était plus avancée dans son cycle reproducteur que celle de Cognac.

## RÉSULTATS D'ÉLEVAGE

### *Nombre de stades*

Nous avons retrouvé, en élevage (tableaux IV et V), les deux types de développement déduits des observations de terrain.

Le dénombrement des exuvies nous indique que les individus de la souche *Takhemaret* se sont développés selon un cycle long, tandis que ceux de la souche *Cognac* ont suivi un cycle court. Ces résultats confirment les données de terrain et montrent que placées dans les mêmes conditions d'élevage les populations conservent leur type de développement caractéristique.

### *Taille des jeunes et des imagos*

En élevage standardisé les criquets ont conservé une taille en relation avec leur origine géographique. Les adultes de la souche *Takhemaret* sont de plus grande taille que les adultes de même sexe de la souche *Cognac* (tableau IV).

Les individus de la souche *Cognac* sont significativement plus grands que ceux mesurés sur le terrain (mâles :  $t = 12,38$ , 45 d. d. l.,  $p < 0,01$ ; femelles :  $t = 6,78$ , 84 d. d. l.,  $p < 0,01$ ) et se rapprochent beaucoup par la taille de la population voisine d'Oléron (mâles :  $t = 2,31$ , 39 d. d. l.,  $0,01 < p < 0,05$ ; femelles :  $t = 1,95$ , 50 d. d. l.,  $p > 0,05$ ). La taille des femelles de Takhemaret observée en élevage est semblable à celle mesurée sur le terrain ( $t = 1,63$ , 53 d. d. l.,  $p > 0,05$ ).

Le tableau IV donne la longueur du fémur postérieur aux différents stades du développement. Les individus de *Takhemaret* sont significativement plus grands dès le premier stade mais cette différence s'atténue au cours du développement. Aux stades IV et V les différences ne sont plus significatives; la différence de taille observée entre les adultes des deux souches est donc due principalement au développement en cycle long des individus de Takhemaret.

### *Durée du développement post-embryonnaire*

Mâles et femelles de la souche *Takhemaret* ont des durées de stade un peu plus courtes que celles de *Cognac* (tableau V); cependant le développement total jusqu'à l'imago est plus long du fait d'un stade supplémentaire. Les mâles de *Takhemaret* sont adultes en moyenne 5 jours après ceux de *Cognac* ( $t = 9,82$ , 47 d. d. l.,  $p < 0,01$ ). Pour les femelles l'écart est un peu plus grand, en moyenne 9 jours ( $t = 20,82$ , 40 d. d. l.,  $p < 0,01$ ).

TABLEAU IV. — Comparaison de la croissance en taille d'une souche à cycle court (Cognac) avec une souche à cycle long (Takhemaret). La longueur moyenne du fémur postérieur en millimètres est donnée avec son intervalle de confiance à 95 % et l'effectif de l'échantillon.

stade	sexe	souche		t de Student
		Cognac	Takhemaret	
I	femelle	2,89 ± 0,07 (20)	3,21 ± 0,08 (29)	6,02 *
	mâle	2,81 ± 0,05 (20)	3,15 ± 0,13 (30)	4,20 *
II	femelle	4,06 ± 0,05 (22)	4,57 ± 0,05 (17)	6,00 *
	mâle	4,05 ± 0,05 (20)	4,35 ± 0,10 (19)	5,58 *
III	femelle	6,29 ± 0,17 (21)	6,32 ± 0,11 (24)	0,29
	mâle	6,02 ± 0,11 (20)	5,81 ± 0,07 (29)	3,42 *
IV	femelle	8,75 ± 0,15 (20)	8,74 ± 0,15 (21)	0,16
	mâle	7,98 ± 0,11 (24)	8,04 ± 0,12 (27)	0,78
V	femelle	11,19 ± 0,32 (24)	11,40 ± 0,35 (20)	0,87
	mâle		10,65 ± 0,24 (21)	
VI	femelle		14,82 ± 0,29 (26)	
Imago	femelle	15,38 ± 0,69 (24)	18,25 ± 0,50 (25)	7,12 *
	mâle	9,47 ± 0,18 (22)	12,37 ± 0,25 (26)	16,24 *

\*:  $p < 0,01$

La croissance des jeunes est très régulière du deuxième à l'avant-dernier stade. Au premier et au dernier stade la croissance est un peu plus lente, que le cycle soit court ou long (fig. 5). Nous avons considéré toutefois, en première approximation, que les individus ont un taux de croissance constant et nous l'avons estimé par  $v = (la-le)/d$  où «  $le$  » est la longueur moyenne du fémur des jeunes à l'éclosion et «  $la$  » la longueur du fémur de l'adulte et «  $d$  » la durée totale de son développement juvénile.

Les femelles des deux souches se développent à la même vitesse ( $t = 0,63$ , 44 d. d. l.,  $p > 0,05$ ), tandis que chez les mâles ceux de *Takhemaret* sont légèrement, mais significativement plus rapides ( $t = 2,7$ , 40 d. d. l.,  $p < 0,01$ ).

## DISCUSSION

Selon STEARNS (1980), les comparaisons à l'échelle supra-spécifique sont plus susceptibles de mettre en évidence des différences prononcées dans les stratégies

adaptatives que des comparaisons intraspécifiques. Il n'est pas dans notre propos de discuter ici des arguments de cet auteur, mais nous remarquerons cependant que la comparaison entre populations de la même espèce nous paraît être la meilleure approche de l'étude de facteurs agissant selon un gradient et provoquant un clivage dans la réponse adaptative des populations. L'action de tels facteurs sur la variation latitudinale des caractéristiques étudiées chez *C. barbarus* est probable; des différences sont en effet perceptibles entre populations nordiques et populations méridionales. Nous discuterons des facteurs ultimes qui peuvent rendre compte d'une telle variation géographique.

TABLEAU V. — Comparaison du développement juvénile entre une souche à cycle court (Cognac) et une souche à cycle long (Takhemaret). La durée moyenne des stades est en jours ( $\pm 0,5$ ). La durée totale du développement et la vitesse de croissance staturale en millimètres par jour, sont des moyennes avec leurs intervalles de confiance à 95 % suivi de l'effectif.

	Mâle		Femelle		
	Cognac	Takhemaret	Cognac	Takhemaret	
Durée par stade.	I	7,5	6	7,5	6,5
	II	6,5	5	6	5,5
	III	7	6	6,5	5
	IV	10	7	6	7
	V		12	10	7,5
	VI				13
Durée totale.	30,9 $\pm 0,6$ (24)	36,1 $\pm 0,7$ (25)	35,5 $\pm 0,6$ (22)	44,4 $\pm 0,7$ (20)	
Vitesse de croissance staturale.	0,23 $\pm 0,01$ (17)	0,25 $\pm 0,01$ (25)	0,36 $\pm 0,02$ (22)	0,36 $\pm 0,01$ (24)	

La taille des imagos semble être un caractère important dans la différenciation des populations de *C. barbarus*, puisqu'elle est nettement différente entre individus provenant de localités pourtant proches comme Cognac et Oléron, et que d'autres caractéristiques varient avec elle. L'importance de la taille en tant que composante de la stratégie adaptative d'un organisme a été maintes fois soulignée (BLUEWEISS *et al.*, 1978; CALOW, 1977; BARBAULT & BLANDIN, 1980) et nous aborderons d'abord ce point.

La principale observation que nous avons faite sur la variation de taille chez *C. barbarus* est qu'elle est liée à la latitude : les imagos des populations méridionales sont de plus grande taille que ceux des populations nordiques. Une telle situation est connue chez d'autres orthoptères. On peut citer, par exemple, les acridiens *Chorthippus macrocerus* (KRITSKAYA, 1972), certaines espèces d'*Euchorthippus* (LITVINOVA, 1972) et chez les grillons certaines espèces du genre *Teleogryllus* (MASAKI, 1978 b).

Les différences de taille observées *in natura* entre populations françaises et algériennes se maintiennent lors d'élevages en conditions constantes. Ces différences ont donc certainement une base génétique importante, mais comme il s'agissait, pour *Takhemaret* d'une première génération d'élevage, un effet maternel, *via* la qualité

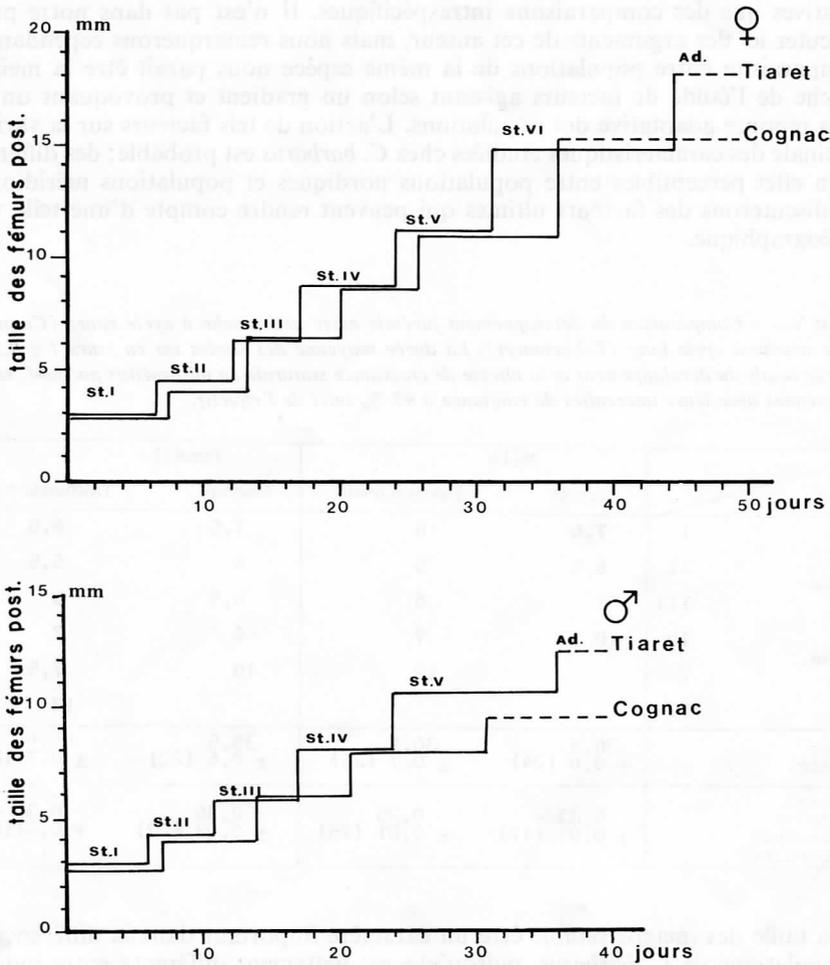


FIG. 5. — Comparaison du développement juvénile d'une souche à cycle long (Takhemaret) et d'une souche à cycle court (Cognac). L'âge est donné en jours après l'éclosion.

des œufs, ne peut être exclu. Par contre il est probable que les différences observées à l'échelle régionale entre les populations de Cognac et d'Oléron doivent beaucoup aux conditions du milieu. Les mesures de taille des individus d'élevage de Cognac sont plus proches des valeurs observées à Oléron qu'à Cognac. La petite taille relevée sur le terrain à Cognac doit certainement résulter de conditions de développement peu favorables.

D'après CALOW (1977), il y a deux manières de devenir plus grand, soit croître plus vite, soit croître plus longtemps. Chez *C. barbarus* les vitesses de croissance staturale ne sont pas très différentes entre souches, les grandes tailles imaginales sont atteintes principalement grâce à un développement plus long qui s'accompagne d'un accroissement du nombre de stades de développement. Remarquons toutefois que le

lien entre taille imaginaire et nombre de stades n'est pas toujours rigoureux. Les individus d'Oléron, quoique se développant sur le terrain avec un stade de moins, sont d'une taille voisine de ceux de Sartène. Il serait intéressant de connaître comment a lieu la transition entre les populations à cycle court nordiques, et celles à cycle long. Est-elle brusque ou bien y a-t-il des populations dans lesquelles coexistent les deux types de développement, ou bien encore une même population peut-elle suivre un type de développement ou l'autre selon les années? Cela nous apporterait des informations déterminantes dans la compréhension du déterminisme de ce phénomène et notamment la part jouée par les différences génétiques entre populations. Un élément de réponse est apporté par l'élevage d'une souche constituée à partir d'individus provenant de la région d'Askaoun. Dans cet élevage, il avait été observé, chez les femelles, les deux types de développement, par conséquent une population se développant selon un cycle long sur le terrain peut, dans certaines conditions, produire des individus suivant un cycle court; mais la situation inverse n'a pas encore été observée.

Des diverses hypothèses émises pour expliquer des variations de taille chez les insectes deux peuvent être applicables à la variation latitudinale de la taille de *C. barbarus*.

Une première hypothèse envisage les conséquences de l'augmentation du rapport volume/surface à mesure que croît la taille d'un animal. A perméabilité cuticulaire égale un insecte de petite taille, possédant une surface corporelle élevée par rapport à son poids, est exposé à perdre relativement plus d'eau par évaporation qu'un insecte de grande taille. Comme conséquence on doit s'attendre à une augmentation de la taille à mesure que l'aridité du milieu s'accroît (SCHOENER & JANZEN, 1968). La figure 6 donne la taille moyenne des femelles de différentes localités en

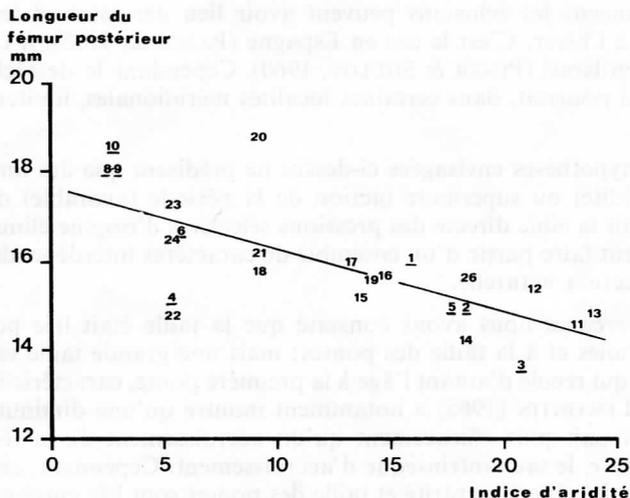


FIG. 6. — Régression de la longueur moyenne du fémur postérieur sur l'indice d'aridité de Martonne du mois de juillet pour des femelles adultes provenant de 24 localités. Le coefficient de corrélation est de  $r = -0,71$  ( $p < 0,01$ ). L'équation de la droite de régression est  $Y = -0,14 X + 17,69$  ( $Y =$  longueur moyenne du fémur postérieur,  $X =$  indice d'aridité de Martonne du mois de juillet). Les numéros portés sur la figure font référence aux localités des tableaux I et II.

fonction d'un indice d'aridité du milieu. L'indice retenu est celui de Martonne, obtenu à partir d'atlas climatiques. Pour tenir compte du cycle des acridiens des régions tempérées (DREUX, 1972), il est calculé pour le mois de juillet. Cet indice diminuant avec l'aridité, la variation de taille va dans le sens attendu. La relation observée ne constitue pas une démonstration; des facteurs corrélés avec l'aridité peuvent en être responsables. Elle indique simplement que l'hypothèse de l'action de l'aridité en tant que facteur sélectif de la taille des imagos ne peut être rejetée. MONK (1983) interprète de manière similaire des différences morphologiques observées entre populations anglaises de *Chorthippus*. Il est certain qu'une étude de l'aridité au niveau stationnel et non plus à l'aide de données climatiques régionales permettrait de mieux cerner ces problèmes, de même que des expériences de résistance à la dessiccation. Les remarques faites ci-dessus sont également applicables aux jeunes et par conséquent des jeunes de grande taille seraient avantagés dans les régions arides. Les mesures des premiers stades de Takhemaret comparées à celles de Cognac vont dans ce sens.

Une deuxième hypothèse, non exclusive, fait intervenir la durée de la période permettant la croissance qui, compte tenu du lien entre durée de développement et taille imaginale, fixe une limite maximale à la taille que peut atteindre un insecte à génération annuelle (SCHOENER & JANZEN, 1968; MASAKI, 1978 *a* et *b*). A l'appui de cette hypothèse, on observe chez *C. barbarus* une durée du développement post-embryonnaire qui augmente, en conditions identiques d'élevage, à l'inverse de la latitude d'origine. Ce résultat est comparable à celui obtenu par MASAKI (1978 *b*) dans ses élevages du grillon *Teleogryllus emma*. La petite taille des individus des localités nordiques pourrait donc être interprétée comme une adaptation à une période permettant la vie active qui est raccourcie par rapport à des localités plus méridionales. Par exemple, à Cognac, la date d'éclosion a été observée au début du mois de juin et les premières pontes à la fin de la première quinzaine d'août; alors que dans les pays méditerranéens les éclosions peuvent avoir lieu dès mars et les adultes sont présents jusqu'à l'hiver. C'est le cas en Espagne (PASCUAL, 1975), à Chypre (DEMPSTER, 1957) et en Israël (PENER & SHULOV, 1960). Cependant le dessèchement rapide du tapis végétal pourrait, dans certaines localités méridionales, limiter la période de ponte.

Les deux hypothèses envisagées ci-dessus ne prédisent que des limites inférieure (action de l'aridité) ou supérieure (action de la période favorable) de la taille des imagos qui serait la cible directe des pressions sélectives d'origine climatique. Cependant la taille peut faire partie d'un ensemble de caractères interdépendants sur lequel va jouer la sélection naturelle.

Chez *C. barbarus* nous avons constaté que la taille était liée positivement au nombre d'ovarioles et à la taille des pontes; mais une grande taille est atteinte plus tardivement ce qui recule d'autant l'âge à la première ponte, caractéristique également déterminante. LEWONTIN (1965) a notamment montré qu'une diminution de l'âge à maturité contribuait plus efficacement qu'un accroissement de la fécondité à une augmentation de  $r$ , le taux intrinsèque d'accroissement. Cependant, chez des espèces où taille à maturité, âge à maturité et taille des pontes sont liés entre eux de la même manière que chez *C. barbarus*, un âge à maturité tardif peut être avantagé par le plus grand nombre d'œufs par ponte qu'il rend possible, comme l'ont souligné divers modèles (MCLAREN, 1966; ROFF, 1980 et 1981; STEARNS & CRANDALL, 1981). Certains de ces modèles, considérant des organismes semelpares (ROFF, 1980), ou, comme *C. barbarus*, itéropares (MCLAREN, 1966), ont mis en évidence que l'âge à

maturité optimal augmentait avec la durée de vie des espèces considérées. Dans le cas d'un insecte univoltin on doit s'attendre à une augmentation de l'âge à maturité, et donc de la taille imaginale et de celle des pontes, à mesure que s'allonge la durée de la période favorable. C'est bien ce que l'on observe chez *C. barbarus* dans les populations méridionales. Évidemment des données plus précises sur la démographie et la phénologie de plusieurs populations sont nécessaires afin de déterminer au mieux la pertinence de ces modèles.

Ces modèles n'expliquent que la variation de taille des femelles. L'existence d'un dimorphisme sexuel prononcé laisse supposer que les deux sexes sont soumis à des pressions sélectives de nature différente dont ne tiennent pas compte les hypothèses évoquées à propos de l'influence directe, sur la taille des imagos, de l'aridité ou de la longueur de la période favorable. En l'absence de tentatives d'explication du dimorphisme sexuel chez les acridiens en général, il est difficile de s'engager plus avant sur ce problème.

Deux facteurs nous semblent donc avoir de l'importance dans la variation latitudinale des caractéristiques étudiées chez *C. barbarus*. D'une part la durée de la période permettant la croissance et la reproduction et d'autre part l'aridité du milieu. Ces deux facteurs varient malheureusement de manière parallèle le long du gradient latitudinal étudié, aussi est-il difficile d'en percevoir les effets respectifs. Des informations intéressantes sur la validité des hypothèses avancées devraient être fournies par des comparaisons non plus latitudinales mais régionales. Si l'on considère la différence de taille déjà soulignée entre les représentants des populations de Cognac et d'Oléron, celle-ci va dans le sens attendu puisque la plus grande taille des individus d'Oléron est associée à une plus grande aridité du milieu (dunes) et à une durée probablement plus longue de la période favorable, traduite par des premières pontes plus précoces, comme nous l'avons observé en 1984.

D'autres travaux mettent également l'accent sur la durée de la période permettant la croissance et la reproduction en tant que facteur ultime, mais les conséquences en sont sensiblement différentes de celles observées sur *C. barbarus*. Dans l'étude de DEARN (1977) sur la variation altitudinale de paramètres démographiques chez trois espèces de criquets australiens, aucune relation nette n'est rencontrée entre la taille des femelles et le nombre d'ovarioles, ni entre la taille des femelles et l'altitude. Dans ce cas l'accroissement du nombre d'ovarioles avec l'altitude et une réduction parallèle du nombre de pontes laissent présumer une action de la durée de la période d'activité sur l'effort de ponte. Celui-ci serait d'autant plus important que cette durée se réduit. Un résultat similaire est cité par MONK (1985) qui observe, chez deux espèces de *Chorthippus* un effort de reproduction plus important dans les populations où la durée de la partie active du cycle vital, des premières éclosions jusqu'à la disparition des imagos, est réduite. S'il existe une réduction de la probabilité de survie consécutive à un effort de ponte important (CALOW, 1979), ce qui reste à démontrer chez les acridiens (DEARN, 1981), alors les femelles investissant beaucoup dans la reproduction doivent être avantagées dans les milieux où la courte durée de la période favorable réduit la longévité. Dans cette hypothèse l'effort de ponte chez *C. barbarus* devrait augmenter avec la latitude et l'altitude; mais les données nous manquent pour répondre à cette question.

Les différences touchant la démographie et le développement, observées entre populations non seulement à une échelle latitudinale mais aussi régionale, nous permettent d'envisager un certain nombre d'hypothèses explicatives de la variation géographique observée chez *C. barbarus*. Néanmoins des données de terrain, notamment

démographiques, et des expérimentations en laboratoire permettraient de confirmer, ou d'infirmer, les hypothèses avancées et, d'une manière plus générale, de cerner au mieux l'action des processus sélectifs impliqués dans les variations inter-population de *C. barbarus*. Ces études complémentaires sont d'autant plus envisageables que *C. barbarus*, comme beaucoup d'acridiens, apparaît comme un bon « modèle » en biologie des populations, dont l'étude tant sur le terrain qu'en élevage est relativement aisée.

### REMERCIEMENTS

Nous remercions T. BEN HALIMA, B. CHARA, J. MAURETTE et B. MORETEAU qui nous ont aimablement transmis du matériel; M. DONSKOFF qui nous a facilité l'accès aux collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris; Y. GILLON et le lecteur anonyme pour leurs remarques, commentaires et suggestions.

### BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT R., 1976. — La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecologie*, **7**, 373-390.
- BARBAULT R., 1984. — Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens des populations? *Acta Œcologica, Œcol. Gener.*, **5**, 243-259.
- BARBAULT R. & BLANDIN P., 1980. — La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In : BARBAULT R., BLANDIN P. & MEYER J. A., eds., *Recherches d'écologie théorique : les stratégies adaptatives*. Maloigne, Paris, 1-27.
- BLUEWEISS L., FOX H., KUDZMA V., NAKASHIMA D., PETERS R. & SAMS S., 1978. — Relationships between body size and some life history parameters. *Œcologia*, **37**, 257-272.
- CALOW P., 1977. — Ecology, evolution and energetics: a study in metabolic adaptation. *Adv. Ecol. Res.*, **10**, 1-62.
- CALOW P., 1979. — The cost of reproduction, a physiological approach. *Biol. Rev.*, **54**, 23-40.
- DEARN J. M., 1977. — Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of australian grasshopper. *Œcologia*, **29**, 67-85.
- DEARN J. M., 1981. — The relationship between lifespan and reproduction in the grasshopper *Melanoplus*. *Œcologia*, **48**, 385-388.
- DEMPSTER J. P., 1957. — The population dynamics of the maroccan locust (*Docostaurus maroccanus*, Thunberg) in Cyprus. *Anti-Locust Bull.*, 64 p.
- DREUX P., 1972. — Recherche de terrain en autoécologie des orthoptères. *Acrida*, **1**, 305-330.
- GUEGUEN A., 1976. — Recherches sur les orthoptères des zones d'inculture de basse altitude. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Rennes, 176 p.
- GUEGUEN A. & DELAUNAY G., 1980. — Écologie et bioénergétique d'une population de *Myrmeleotettix maculatus* Thumb. (Orthoptère, Acrididae) dans une formation pionnière de lande armoricaine. *Bull. Ecol.*, **11**, 483-511.
- JAGO M. D., 1963. — A revision of the genus *Calliptamus* Serville (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Brit. Mus. (Ent.)*, **13**, 389-450.
- KRITSKAYA I. G., 1972. — Geographical variability and intraspecific differentiation of *Chorthippus macrocerus* (F. W.) (Orthoptera, Acrididae). *Entomological Review*, **51**, 153-160.
- LEFEUVRE J. C., 1969. — Recherches sur les organes alaires des *Blattaria*. Thèse de doctorat d'État, Rennes, 390 p.
- LEWONTIN R. C., 1965. — Selection for colonizing ability. In : BAKER H. G. & STEBBINS G. L., eds., *The genetics of colonizing species*. Academic Press, 77-91.
- LITVINOVA M. F., 1972. — Variabilité géographique de caractéristiques morphologiques dans le genre *Euchorthippus*; Orthoptera, Acrididae. *Zoologicheskii shurnal*, **51**, 821-828 (en russe, résumé anglais).
- LUQUET C. G. & DU MERLE P., 1978. — Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du Mont Ventoux. III. Les peuplements d'acridiens. *La Terre et la Vie*, suppl. **1**, 219-281.
- MASAKI S., 1978 a. — Climatic adaptations and species status in the lawn ground cricket. I. Body size. *Œcologia*, **35**, 343-356.

- MASAKI S., 1978 *b.* — Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycles of crickets. In: DINGLE H., ed., *Evolution of insect migration and diapause*, Springer-Verlag, New York, 72-100.
- McLAREN J. A., 1966. — Adaptive significance of large size and long life of the Chaetognath *Sagitta elegans* in the Arctic. *Ecology*, **47**, 852-855.
- MONK K. A., 1983. — Morphological variation in relation to habitat in some British grasshoppers. *Journal of Natural History*, **17**, 75-85.
- MONK K. A., 1985. — Effect of habitat on the life history strategies of some British grasshoppers. *J. Anim. Ecol.*, **54**, 163-177.
- PASCUAL F., 1975. — Evolucion anual de una ortopteroecosis ruderal xerotermitica. *Cuad. C. Biol.*, **4-2**, 239-250.
- PENER P. P. & SHULOV A., 1960. — The biology of *Calliptamus palaestinus* BDMHR with special reference to the development of its eggs. *Bull. Res. Conc. of Israel*, **9 B**, 131-156.
- PHIPPS J., 1962. — The ovaries of some Sierra Leone Acridoidea (Orthoptera) with some comparisons between East and West African forms. *Proc. R. Ent. Soc. London, A*, **37**, 13-21.
- ROFF D., 1980. — Optimizing development time in a seasonal environment: the ups and downs of clinal variation. *Ecologia*, **45**, 202-208.
- ROFF D., 1981. — On being the right size. *Am. Nat.*, **118**, 405-422.
- SCHOENER T. W. & JANZEN D. H., 1968. — Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Am. Nat.*, **102**, 207-224.
- STEARNS S. C., 1976. — Life history tactics, a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, **51**, 3-47.
- STEARNS S. C., 1977. — The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**, 145-171.
- STEARNS S. C., 1980. — A new view of life history evolution. *Oikos*, **35**, 266-281.
- STEARNS S. C. & CRANDALL R. E., 1981. — Quantitative prediction of delayed maturity. *Evolution*, **35**, 455-463.
- UVAROV B., 1966. — *Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology*, vol. I, London, Cambridge Univ. Press, 613 p.
- VOISIN J. F., 1979. — Autoécologie et biogéographie des Orthoptères du Massif Central. Thèse de doctorat d'État, Paris VI, 354 p.
- WALOFF N., 1954. — The number and development of ovarioles of some Acridoidea (Orthoptera) in relation to climate. *Physiol. Comp.*, **3**, 370-390.