

Développement et morphologie comparés de *Chorthippus mollis* (Charp.) (Epidoptera, Acrididae)

Autor(en): **Thorens, P.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **64 (1991)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402426>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

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 Biènnne (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-

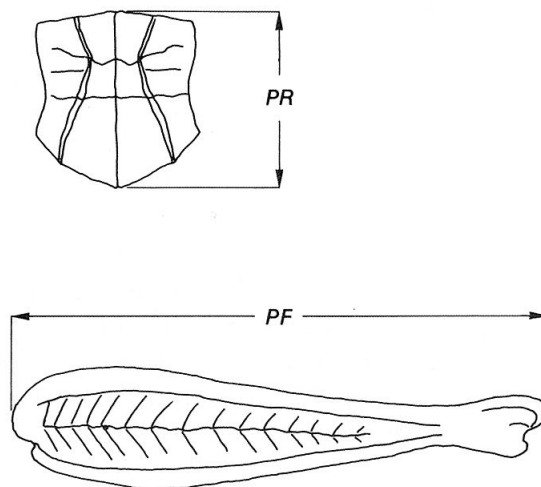


Fig. 1. Situation des mesures des larves et adultes de *C. mollis*. PF = longueur du postfémur, PR = longueur du pronotum.

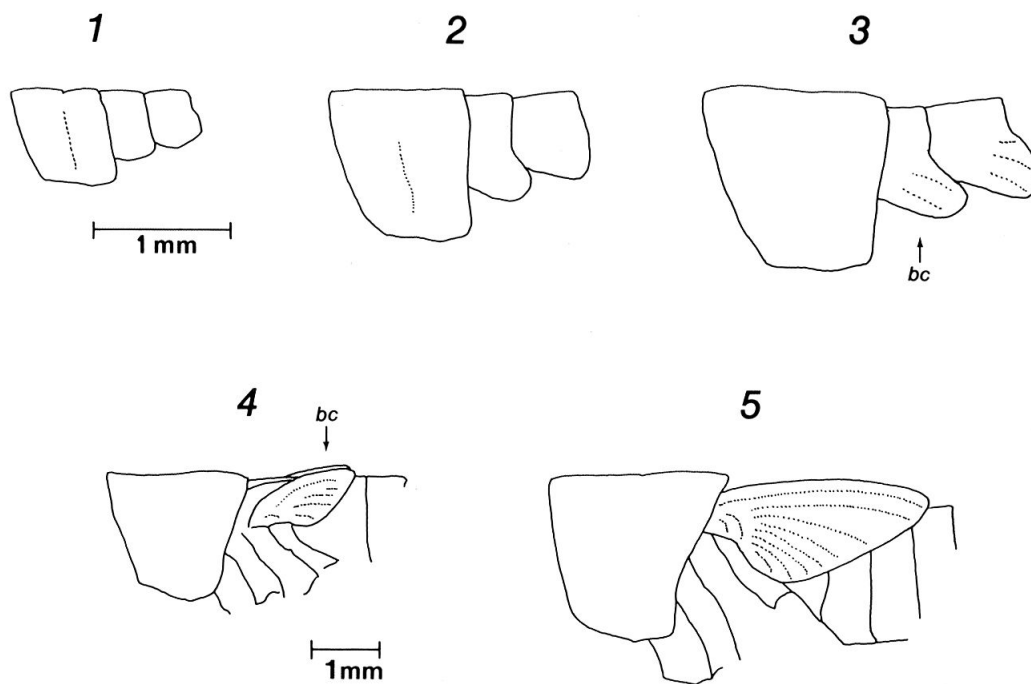


Fig. 2. Ebauches alaires des stades 1 à 5 de *C. mollis*, vue latérale. Echelle supérieure: stades 1 à 3, échelle inférieure: stades 4 et 5, bc = bord costal.

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. t5° = périodes de froid, TE = taux d'éclosion, t25° = temps de développement entre sortie du froid et premières éclosions, EE = étalement des éclosions, noo = nombre d'oothèques, no = nombre d'œufs.

	t5° [j]	TE [%]	t25° [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).

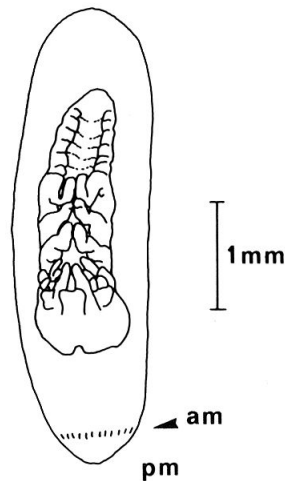


Fig. 3. Œuf de *C. mollis* avec embryon bloqué en diapause avant la blastocinèse. pm = pôle micropylaire, am = anneau micropylaire.

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-

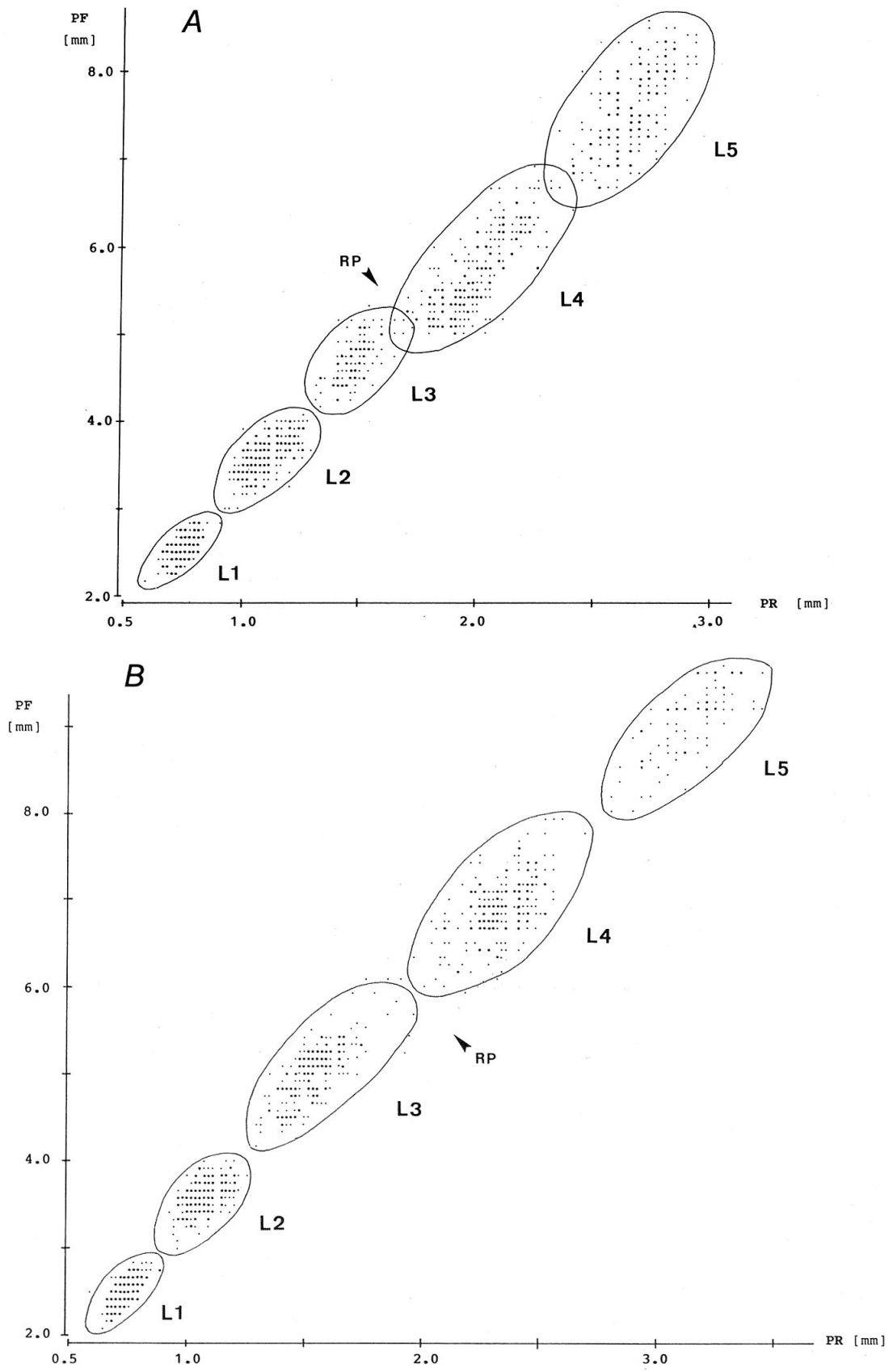


Fig. 4. Représentation graphique des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) des larves de *C. mollis*. Stades 1 à 5, saison 1985, station NE. A. Mâles, B. Femelles. RP = retournement des ptérothèques, petits points = 1 donnée, gros points = 2 données et plus.

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	
	n	f	n	f	n	f	n	f	n	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 %)

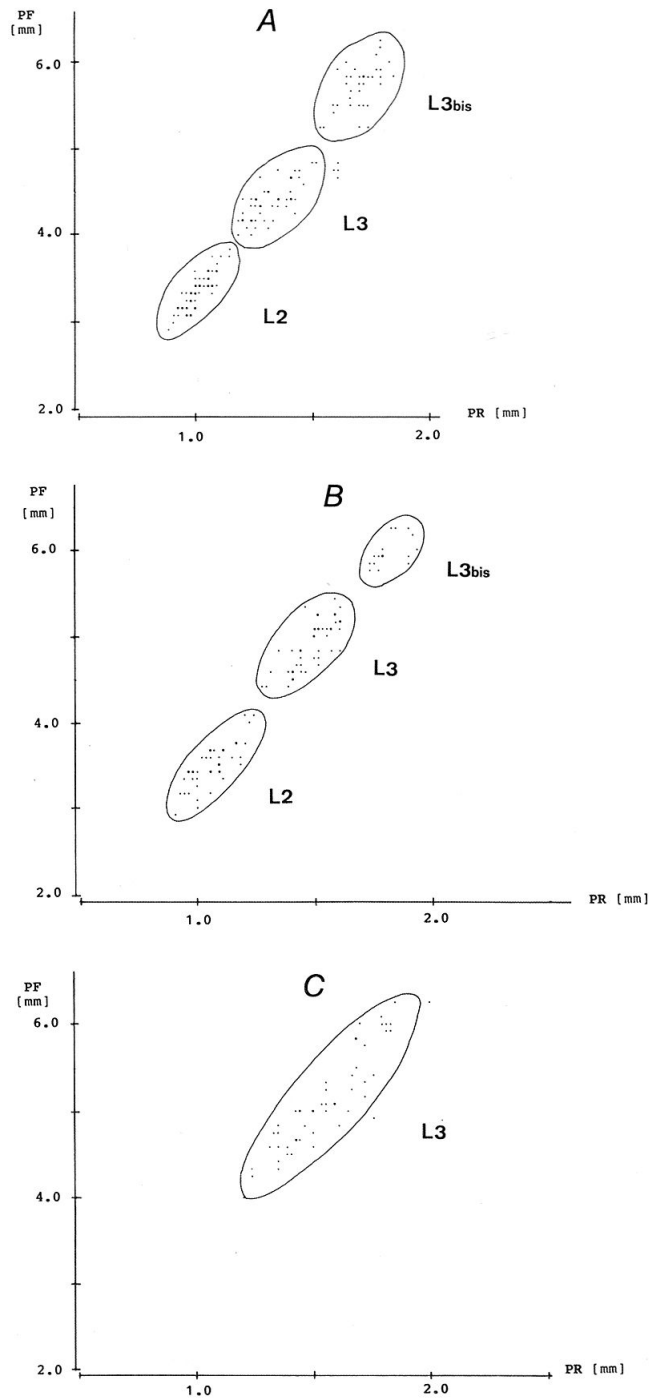


Fig. 5. Représentation graphique des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) des larves de *C. mollis*, femelles, stades 2, 3 et 3bis. A. Station ON, saison 1986. B. Station NE, saison 1986. C. Station NE, saison 1984 (stade 3 seul). Petits points = 1 donnée, gros points = 2 données et plus.

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

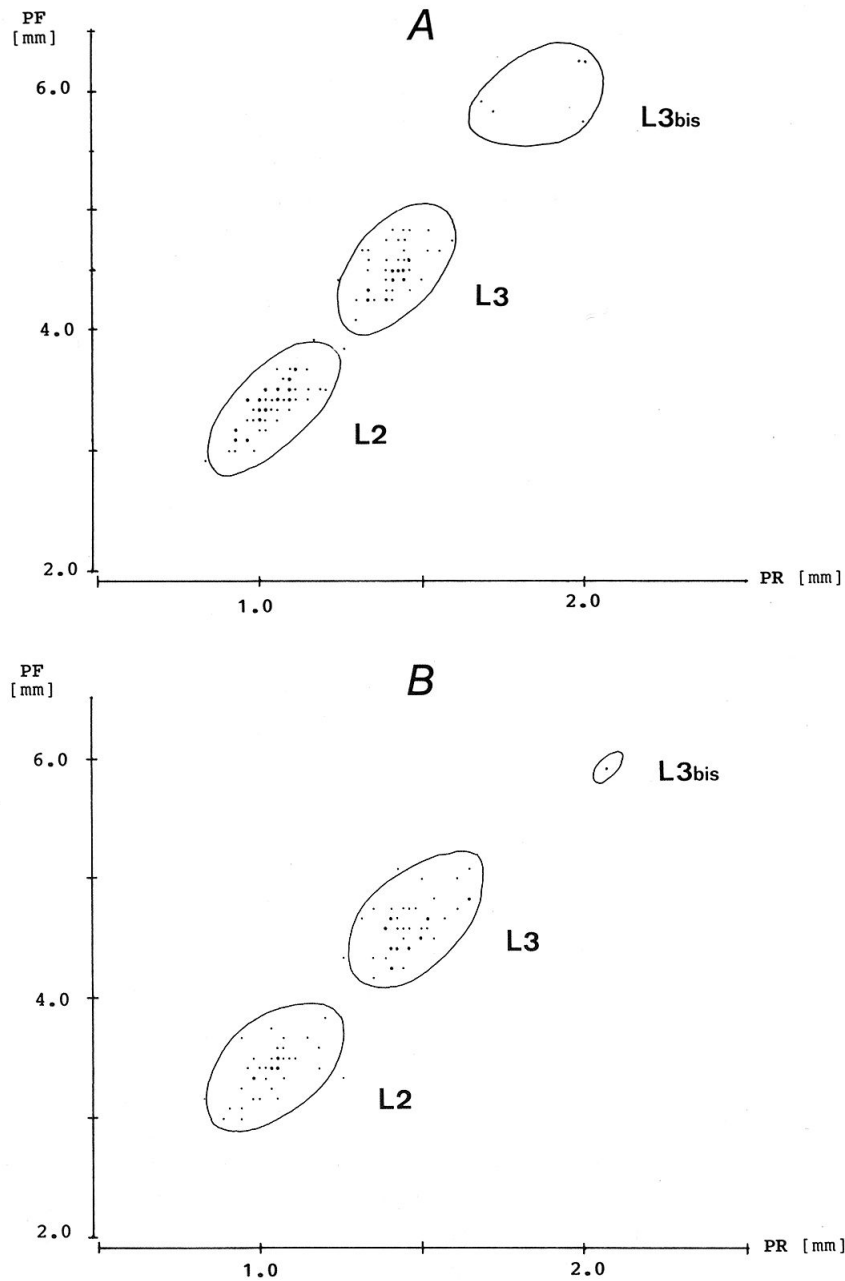


Fig. 6. Représentation graphique des mesures du postfémur (PF) et du pronotum (PR) des larves de *C. mollis*, mâles, stade 2 et 3. A. Station ON, saison 1986, B. Station NE, 1986. Petits points = 1 donnée, gros points = 2 données et plus.

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-

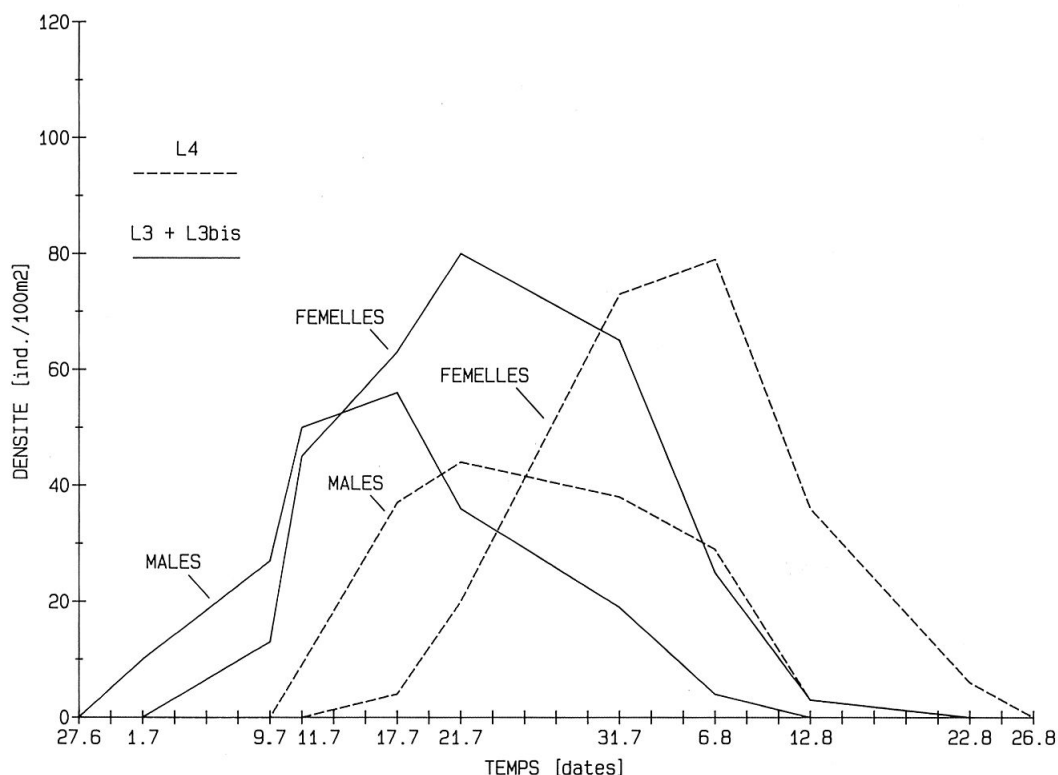


Fig. 7. Courbes de population des stades 3 et 4 de *C. mollis* de la station NE (saison 1986).

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

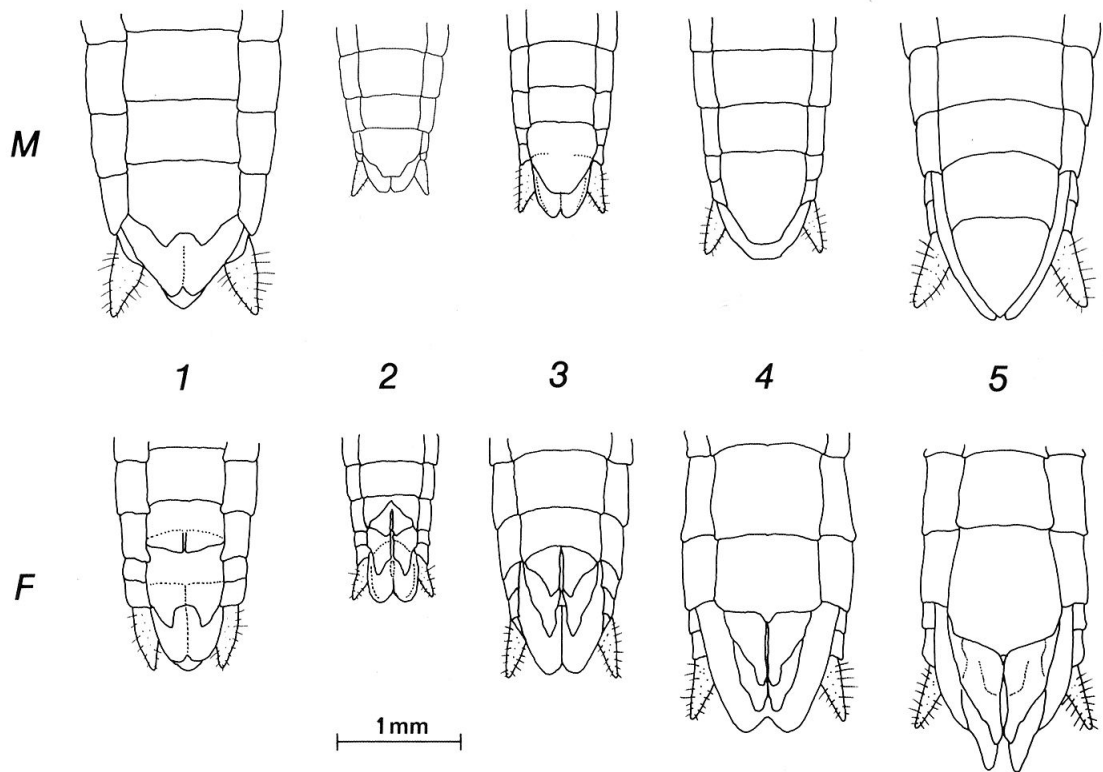


Fig. 8. Extrémités abdominales (face ventrale) des stades larvaires 1 à 5 de *C. mollis*. M = mâles, F = femelles. L'échelle concerne les stades 2 à 5, le stade 1 est agrandi 2 ×.

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									
m	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									
m	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 (ajout 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. parallellus* (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 variant 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. MATHEY 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 mitteleuropäischer 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)