

INCIDENCE DE RÉGIMES ALIMENTAIRES DE TYPE  
MÉRIDIQUE ET DE LA DURÉE D'ÉCLAIREMENT SUR LE  
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DU CRIQUET MIGRATEUR  
*LOCUSTA MIGRATORIA*

PAR

JEAN RENÉ LE BERRE ET ALAIN LENOIR

Laboratoire d'entomologie, faculté des sciences, Orsay (91), France

L'élevage au laboratoire du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. se fait généralement sur des graminées sauvages comme le roseau (*Phragmites communis* T.), le bambou (*Sasa japonica* L.), le pâturin (*Poa annua* L.) ou des graminées cultivées tel le blé par exemple (*Triticum sativum* Vill.). Malgré les efforts faits par de nombreux auteurs, le développement complet n'a pu encore être obtenu sur un milieu nutritif de type holidique ou synthétique c'est-à-dire totalement défini du point de vue chimique. Par contre, deux milieux nutritifs semi-synthétiques et qualifiés de méridique par Dougherty (1959), permettent au criquet de se développer dans des conditions satisfaisantes. L'un comporte des feuilles sèches de roseau, (Borisova, 1966) l'autre seulement de l'extrait aqueux de pâturin (Rigollet, 1966).

Nous avons repris les conclusions des précédents auteurs et cherché à obtenir un milieu nutritif de type méridique capable de satisfaire les exigences alimentaires des larves du criquet migrateur prises dès l'éclosion. Nous avons aussi tenu à voir si l'introduction d'une photopériode dans les conditions d'élevage ne modifie pas l'assimilation des éléments nutritifs ingérés et digérés.

Il apparaît ainsi qu'une croissance régulière et satisfaisante des larves peut être obtenue sur des milieux nutritifs semi-synthétiques ne comportant pas de particules végétales. Celles-ci sont remplacées par de l'extrait de blé, de pâturin ou de salade qui représente à peine un pour cent du poids sec de l'aliment. Cependant, les extraits interviennent différemment selon le stade du développement et le sexe des larves, la composition de base du milieu, la durée journalière de l'éclaircissement.

Par ailleurs, quel que soit le régime alimentaire auquel sont soumises les larves, une photopériode de douze heures améliore la croissance pondérale et diminue la durée du développement, par rapport à ce qui est observé en éclaircissement continu. Il paraît enfin démontré que les larves femelles, en fin de développement, se montrent plus sensibles que les larves mâles, en face de déficiences ou de déséquilibres nutritionnels.

I. INTRODUCTION

L'élevage au laboratoire du criquet migrateur *Locusta migratoria* L. se fait généralement sur des graminées sauvages comme le roseau (*Phragmites communis*), le bambou (*Sasa japonica*), des graminées cultivées tel le blé (*Triticum sativum*) auxquelles il est fréquemment ajouté du pâturin (*Poa annua*) et du son de froment. Cependant, divers auteurs ont tenté d'obtenir le développement de cet insecte sur des milieux nutritifs artificiels, semi-synthétiques ou synthétiques afin de :

- 1 — standardiser et simplifier les conditions d'élevage,
- 2 — éliminer les causes de variation dues aux différences saisonnières qui intéressent les plantes offertes aux criquets,
- 3 — définir les besoins en certaines substances nutritives.

C'est ainsi qu'un premier groupe de régimes semi-synthétiques (tableau I) mis au point par Dadd (1960 a, b, c — 1961 a, b) a permis d'obtenir des imagos à partir de larves âgées de six jours et appartenant très probablement aux 2e et 3e

TABLEAU I  
Constitution des divers régimes alimentaires utilisés pour le développement des larves  
Semi-synthétique

Constituants	Rigollet (PK)	Kreasky	Dadd	Borisova
Papier filtre	30 %			
Gélose		15,3%		
Poudre de cellulose		15,3%	39,6 %	
Roseau sec				5 %
Son	à part			10 %
Super Levure	7,5 %			hydrolysée
Levure de bière		6 %		40 %
Peptone			5,28 %	
Ovalbumine			5,28 %	
Caséine	20,5 %	20 %	15,84 %	hydrolysée 10 %
Huile de maïs	5 %	4 %		
Huile de germe de blé			2,64 %	
Sucre Saccharose Dextrine	27,5 %	32 %	26,4 %	20 %
Cholestérol	1,65%	1,2%	0,528%	0,75%
Sels	Tatum	Wesson	Glaxo	Wesson
	3,7 %	2,8%	3,96 %	6,25%
Choline	0,5 %	0,4%	0,132%	
Acide ascorbique	2,5 %	2 %	0,264%	0,5 %
Cystine	0,5 %	0,4%		
Glycine	0,75%	0,6%		
Carotène			0,066%	
Vit. B en solution			dans 10 ml d'eau	dans 10 ml d'eau
Teneur en eau	37,5 %	83 %	20,9 %	42 à 47%

stades. Toutefois ces imagos de *Locusta migratoria*, comme ceux d'ailleurs de *Schistocerca gregaria* Forsk., élevés dans les mêmes conditions, étaient incapables de se reproduire sur de tels milieux nutritifs.

Une nette amélioration de la fertilité des adultes du criquet pèlerin fut par la suite obtenue, en ajoutant de petites quantités de feuillage au régime de base utilisé par Dadd (Cavanagh 1963).

Les problèmes du développement larvaire et de la reproduction du criquet migrateur sur un milieu méridique ont été résolus par Borisova (1966) qui expérimenta dans le même sens que Cavanagh. En effet, Borisova a élevé avec succès *Locusta migratoria migratoria* (L.) et *Locusta migratoria malinensis* (Mey.) en

utilisant du roseau séché (*Phragmites communis* T.) et de la gélose auxquels sont ajoutés divers constituants simples (voir Tableau I). La mortalité des larves est alors faible. Les pertes observées sont dues essentiellement au cannibalisme. Cependant le développement est en retard de deux jours par rapport aux témoins bien que les imagos soient de poids normal. Un tel élevage a été suivi pendant trois générations. En comparant les résultats obtenus par Dadd d'une part, Canavagh et Borisova d'autre part, on peut évidemment se demander de quelle nature est l'action d'une légère supplémentation en particules végétales d'un milieu nutritif chimiquement défini.

Nous avons cherché depuis plusieurs années à réussir l'élevage du criquet migrateur en l'absence de tout apport de feuilles de graminées. Nos études se sont principalement inspirées des travaux de Mirchahvalad (1965) et Rigollet (1966).

Le premier auteur a utilisé des milieux artificiels à base de germes de blé séchés, de son, de superlevure et de gelée royale. Aucun n'a permis d'obtenir des criquets migrants adultes à partir de larves nouveau-nées. Cependant diverses conclusions méritent d'être rappelées car elles sont à l'origine de plusieurs expériences que nous avons effectuées par la suite.

1 — Il est d'autant plus difficile d'obtenir des imagos que l'on commence plus tôt l'élevage des larves sur des milieux nutritifs artificiels.

2 — Le premier stade larvaire est le plus sensible aux conditions de nutrition auxquelles il est soumis. L'addition, sous forme lyophilisée, de gelée royale ou de vitellus d'oeuf de criquet, améliore notablement la survie et la croissance des larves du premier stade.

3 — Les besoins nutritifs paraissent différer d'un stade à l'autre lorsque l'aliment n'est pas constitué de graminées.

Le second auteur obtint de meilleurs résultats en tenant compte, après Beck (1953) et Kreasky (1962), de l'action favorisante qu'ont les extraits aqueux de plantes sur la prise de nourriture et la croissance des insectes. Il y a lieu de signaler à ce sujet que Dadd avait également pensé qu'il pouvait être nécessaire d'ajouter à son milieu des extraits d'origine végétale. Verdier (1960) ayant signalé tout l'intérêt que présente l'addition de plants de pâturin (*Poa annua*) à la nourriture végétale donnée au criquet migrateur en élevage, Rigollet a utilisé des extraits aqueux de cette graminée pour compléter les régimes artificiels ayant primitivement donnés les meilleurs résultats. Comme il fallait s'y attendre, une nette amélioration a été obtenue de ce fait en ce qui concerne plus particulièrement la croissance pondérale et la durée d'évolution des larves du 1er stade. Le développement complet fut même observé à partir de larves nouveau-nées nourries d'abord d'un mélange constitué de levure et de gelée royale puis du milieu nutritif de Kreasky auquel de l'extrait aqueux de pâturin est ajouté. Cependant, la mortalité était très élevée (de l'ordre de 80%) et l'accroissement de poids médiocre (environ la moitié de celui des témoins nourris de blé et de son de froment).

Le propos de cette étude a donc été de chercher à améliorer le régime alimentaire défini ci-dessus. Pour cela nous avons d'abord recommencé l'élevage des

larves du premier stade en comparant le milieu de Rigollet, additionné de différentes teneurs en gelée royale, à celui de Kreasky auquel est ajouté de l'extrait aqueux de pâturin. Des imagos ayant été obtenus dans une proportion de 20% nous avons alors testé des extraits aqueux de plantes normalement consommées (blé et pâturin) ou refusées (laitue) par le criquet, et cherché parallèlement à voir comment agissent deux durées d'éclairement différentes.

Le présent mémoire comprend ainsi trois parties. Après avoir brièvement exposé les conditions expérimentales de ce travail et les critères biologiques retenus, nous présentons successivement les résultats obtenus d'une part en éclairage continu, d'autre part sous une photopériode de 12 heures.

## II. CONDITIONS D'EXPERIMENTATION

### A. Choix de l'insecte

Nous avons utilisé dans nos expériences la sous-espèce *Locusta migratoria cinerascens* (Fab.) élevée au laboratoire depuis une trentaine de générations. Cette sous-espèce biologiquement caractérisée par Le Berre en 1957 présente un développement continu, c'est-à-dire sans diapause embryonnaire, ce qui permet d'avoir des insectes tout au long de l'année.

### B. Méthode d'élevage

La technique opératoire s'inspirant de celle utilisée par Mirchahvalad (1965) et améliorée par Rigollet (1966), nous insisterons seulement ici sur la conduite et les conditions des élevages.

1°) *Conduite des élevages.* Les rations sont changées journallement et les flacons d'élevage tous les trois ou quatre jours. Tout au long du développement des larves du premier stade, le récipient est obturé par un couvercle afin de maintenir une humidité relative intérieure quasi saturante. Par la suite, le couvercle est placé de biais pour toute la durée du deuxième stade et enlevé lorsque les larves ont atteint le troisième stade.

La densité des larves, par bocal d'une contenance 11, est abaissée au fur et à mesure que le développement avance. De dix au début de l'expérience, le nombre des individus est ramené à 8 L<sub>2</sub>, puis 6 L<sub>3</sub>, 4 L<sub>4</sub> et 2 à 3 L<sub>5</sub>. De plus, lorsque les larves sont proches de la dernière mue, des supports non-comestibles sont ajoutés, afin qu'elles puissent s'y suspendre et déployer normalement leurs ailes membranées. Enfin, pour chaque stade, les larves venant de muer sont transférées dans un autre récipient de façon à être groupées en fonction de leur date de mue. De la sorte, il est possible de connaître pour chaque individu, la durée des différents stades par lesquels il est passé.

Environ 1200 larves ont ainsi été étudiées par séries de 6 répétitions de 10 insectes et 12 de ces séries ont été suivies jusqu'à la mue imaginale.

2°) *Conditions d'élevage.* Les températures et l'humidité relative sont maintenues aussi constantes que possible. Leur valeur est respectivement de 32° ± 1° C et de 100% à 60—70% selon l'âge des larves.

Deux conditions d'éclairage ont été utilisées, continue d'une part, de 12 heures par jour d'autre part.

### C. Milieux nutritifs expérimentaux

1°) *Le régime témoin (T)*. Les larves témoins sont nourries de blé cultivé en serre, de pâturin récolté dans la nature et de son de froment.

2°) *Les régimes artificiels et semi-synthétiques*. Le substrat de base est constitué de papier filtre broyé suivant la méthode de Petavy (1964) et Sinoir (1965—66) préconisée par Le Berre (*in littoris*).

Les milieux utilisés lors des premiers essais sont ceux de Rigollet 1966 (Tableau I).

Par la suite trois sortes d'extraits de plantes ont été comparés entre eux :

— le pâturin (*Poa annua* L.) très apprécié par les criquets, qui est nécessaire pour assurer une bonne fécondité des adultes,

— le blé (*Triticum vulgare* Vill.) qui est la nourriture de base des criquets en laboratoire,

— enfin la salade (*Lactuca sativa* L.) qui n'est absolument pas consommée par les criquets du genre *Locusta*, mais contient un facteur de croissance nécessaire aux criquets appartenant au genre *Melanoplus* (Kreasky, 1962).

L'extrait à chaud est préparé avec 200 g de feuilles lavées et coupées, amenées à ébullition dans 1 l d'eau distillée pendant une heure. La solution d'extrait est filtrée puis conservée au congélateur.

Le substrat cellulosique est préparé avec une feuille de papier filtre imprégnée par la solution d'extrait, puis séchée à l'étuve (2 heures à 60°). Le papier filtre sec est alors coupé en morceaux, broyé au "Mixer". 12 g du substrat sont mélangés 24 g d'extrait qui représentent 100 mg de poids sec. Après de nouveaux passages au broyeur la texture fibreuse et légère est obtenue. Les divers constituants du milieu nutritif sont alors ajoutés.

Le son, quand il est présent, est toujours donné à part dans une boîte de pétri. Quatre milieux artificiels sont utilisés (Tableau II).

TABLEAU II

*Composition de divers milieux à base de gelée royale*

Milieux	papier filtre	superlevure	gelée royale	teneur en eau	son (à part)
PG—PG <sub>1</sub>					+
PG <sub>1</sub> '	40 %	40 %	20%	54 %	—
PG <sub>2</sub>	44,5%	44,5%	11%	52 %	—
PG <sub>3</sub>	46,5%	46,5%	7%	51,5%	—

Les milieux semi-synthétiques sont basés sur le mélange (PK) (Tableau I) celui-ci est ajouté au papier filtre imprégné d'un extrait d'origine végétale.

Quatre milieux sont ainsi comparés :

— PK avec l'extrait de pâturin;

— PK avec l'extrait de blé : milieu B;

— PK avec l'extrait de salade : milieu S.

— une variante PK' où les larves n'ont pas de son à leur disposition.

La teneur en eau est de 37,5% pour tous ces milieux.

Il y a lieu de signaler que le milieu nutritif semi-synthétique de Kreasky, pas plus que celui de Dadd, ne permet d'obtenir un développement larvaire complet en l'absence d'extraits de plantes. C'est la raison pour laquelle, seuls seront comparés ici les milieux avec extraits et les témoins nourris de feuillage frais.

#### D. Critères biologiques utilisés

1°) *Evolution pondérale.* Les larves écloses depuis quelques heures sont pesées par groupes de dix, puis le seront tous les trois jours. Elles sont aussi pesées *individuellement* après chaque mue, ce qui permettra de calculer l'écart à la moyenne. La lecture des poids se fait au dixième de milligramme sur une balance de précision au cinq millième.

2°) *Taux de croissance.* C'est le rapport entre le poids à un âge donné (Pf) diminué du poids à la naissance (Pi) et le poids à cet âge (Pi).  $\frac{Pf - Pi}{Pi} \times 100$ .

3°) *Durée de chaque stade.* La durée moyenne de chacun des cinq stades est calculée par semi-pondération de toutes les données obtenues, sans distinction de sexe pour les jeunes larves.

4°) *Taux de mortalité.* Il est noté chaque jour, et calculé pour chaque mue. C'est le rapport entre le nombre des larves mortes et celui de l'effectif de départ.

5°) Diverses observations complémentaires ont été faites. Elles portent sur :

- le cannibalisme et les larves restant prisonnières dans leur exuvie
- la pigmentation et les imagos malformés.

### III. EXPOSE DES RESULTATS OBTENUS EN ECLAIREMENT CONTINU

#### (Tableau III).

1°) *Caractères du développement larvaire des témoins (T) nourris d'un mélange de blé, de pâturin et de son.* Les larves nouveau-nées, maintenues à 32° mettent en moyenne 24,3 jours et 26,4 jours pour atteindre le stade imaginal selon qu'il s'agit respectivement de mâles et de femelles. Ces valeurs sont conformes à celles obtenues dans de précédentes expériences (Le Berre, 1953).

La mortalité globale est un peu forte puisqu'elle atteint 46 p. cent. Cela est probablement dû à une moins bonne vitalité des jeunes larves car 24 p. cent d'entre elles meurent au cours du seul premier stade.

Le poids moyen est de 677,7 mg  $\pm$  71,8 pour les mâles et 955,5 mg  $\pm$  115,5 pour les femelles. Ces valeurs sont un peu inférieures (10 à 20 p. cent environ) à celles ordinairement observées, ce qui peut être dû aux fréquentes manipulations auxquelles furent soumises les larves au cours de leur développement.

Par ailleurs, bien que le nombre des femelles obtenues dans cet élevage soit un peu supérieur à celui des mâles, l'analyse statistique montre que la différence

TABLEAU III

*Comparaison de l'influence de divers extraits en éclaircissement continu*

	Témoin 50	Blé 30	Pâturin 60	Salade 60
Nombre de larves mises en élevage				
Poids à la naissance	12,8	12,6	14,6	13,6
STADE – durées (1)	4,4 ± 0,7	6,5 ± 0,9	6,5 ± 0,5	8,1 ± 0,8
I – poids après la mue I (2)	28,9 ± 5,1	22,5 ± 3,7	25,8 ± 3,9	24,2 ± 4,1
– mortalité	24%	33,4%	25%	33,3%
STADE – durées	3,6 ± 1	4,6 ± 1,5	6 ± 0,6	8 ± 1,5
II – poids après la mue II	65,1 ± 13,3	64,7 ± 18,4	62,5 ± 14	56,9 ± 14,3
– mortalité	32%	46,7%	48,3%	50%
STADE – durées	3,3 ± 1,5	6,5 ± 1,9	6,1 ± 1,8	7,9 ± 1,6
III – poids après la mue III	170,2 ± 44,2	142,8 ± 41,1	141,4 ± 34,5	145,0 ± 35
– mortalité	34%	46,7%	55%	53,3%
– durées	5,6 ± 1,3	7,7 ± 2,5	5,5 ± 1,5	7,6 ± 2,7
STADE – poids après la mue IV ♂	332,2 ± 79,3	301,2 ± 27,8	313,3 ± 52,4	318,3 ± 80,8
IV – durées	7,3 ± 2,2	10,7 ± 2,5	8,5 ± 3	8,4 ± 2
– poids après la mue IV ♀	492,9 ± 126	371,4 ± 49,3	419,5 ± 129	393,2 ± 85,6
– mortalité	40%	60%	61,7%	58,3%
– durées	7,4 ± 1	9,4 ± 0,7	10 ± 2,1	8,3 ± 1,8
STADE – poids après la mue V ♂	677,7 ± 71,8	616,1 ± 27,9	662,3 ± 85,2	652,2 ± 104
V – durées	7,8 ± 3,3	15,2 ± 0,7	12,9 ± 4,3	8,6 ± 1,5
– poids après la mue V ♀	955,5 ± 115,5	919,5 ± 188	858,7 ± 176	698 ± 112
– mortalité	46%	73,4%	68,3%	65%
Durées totales	♂ 26,4 ± 3,3	44,5 ± 0,7	40,0 ± 4,3	41,0 ± 1,5
du développement	♀ 24,3 ± 1,5	35,7 ± 0,7	35,1 ± 2,1	39,9 ± 1,8

(1) Durées du stade en jours

(2) Poids en mg juste après la mue

} moyennes arithmétiques ± écart-type

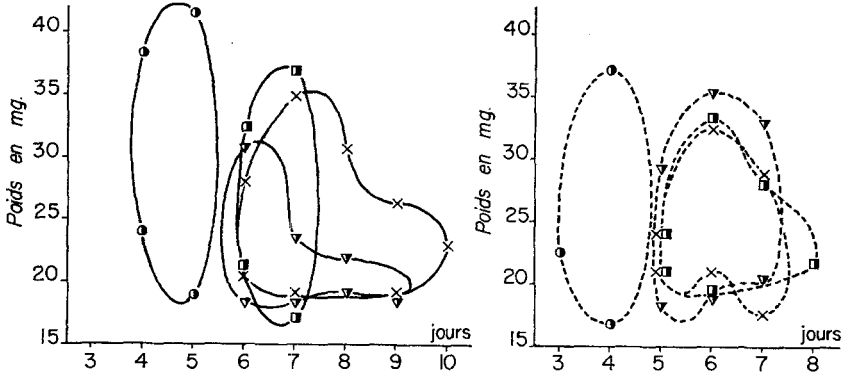
observée n'est pas significative. Il n'y a donc pas de mortalité différentielle en rapport avec le sexe des larves lorsque l'aliment comporte des feuilles fraîches de pâturin et de blé.

Enfin, aucun cas de cannibalisme n'a été observé, les exuvies ne sont pas dévorées après la mue, et celle-ci se déroule très généralement sans que des malformations n'apparaissent.

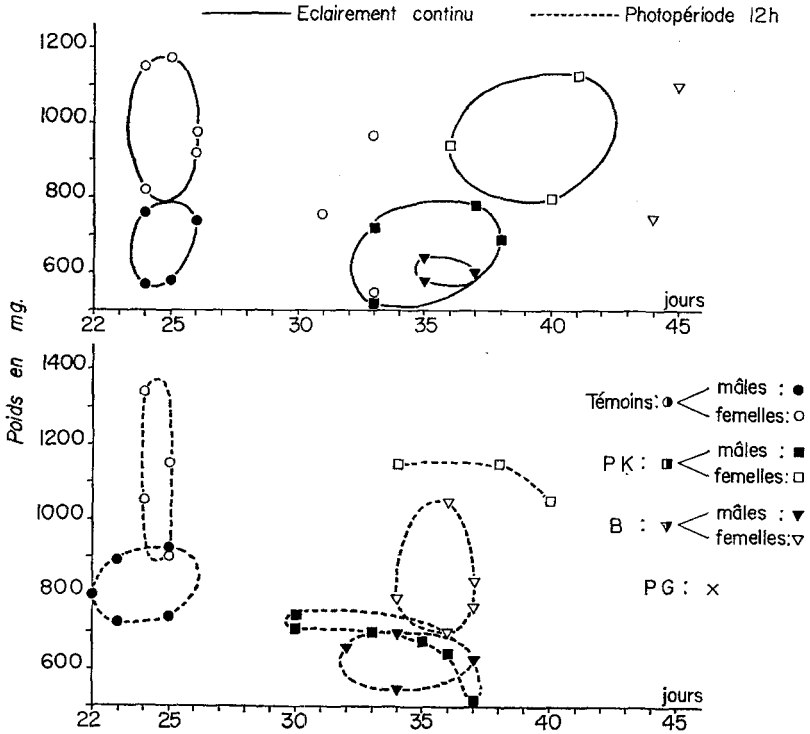
La comparaison entre le poids à la mue et la durée du développement montre que (Fig. 1A):

a — Les points qui figurent la répartition des poids après la mue en fonction des durées du premier stade larvaire occupent une surface ayant la forme d'une ellipse, dont le grand axe est vertical.

Ainsi, bien que les deux sexes soient ici confondus, il se dégage une grande homogénéité dans la durée du développement (4 à 5 jours) doublée d'une assez



**A. Répartition des poids à la 1<sup>ère</sup> mue en fonction de la durée du développement**



**B. Répartition des poids à la mue imaginale en fonction de la durée du développement**

Fig. 1. Relation entre le poids et la durée du développement.



forte hétérogénéité de l'accroissement pondéral (20 à 40 mg). De tels faits ont déjà été signalés (Rigollet, 1966).

b — Les imagos obtenus forment deux nuages de points (Fig. 1B), bien séparés verticalement l'une de l'autre, et représentant les différences d'accroissement pondéral liées au sexe. Il apparaît en outre que trois femelles sur les 16 obtenues sortent franchement de l'épure. Leur durée de développement est nettement allongée tandis que leur poids moyen est inférieur à celui des femelles ayant mué dans les délais normaux de 24 à 26 jours. L'une de ces femelles retardées présentait d'ailleurs des malformations alaires et ne pesait que 550 mg. Cela suggère qu'il peut y avoir une certaine liaison entre le taux d'augmentation de poids et la durée du développement.

2°) *Influence de la teneur en gelée royale des milieux nutritifs artificiels.* Trois concentrations (20 p. cent, 11 p. cent, 7 p. cent) en gelée royale ont été comparées uniquement en fonction du développement des larves du premier stade.

Les résultats sont résumés dans les deux graphiques de la figure n° 2. C'est à son taux le plus élevé utilisé ici que la gelée royale donne les meilleurs résultats : 84,5% d'augmentation de poids, 45 p. cent de survie, durée du premier stade larvaire 7,7 jours.

Il est bien évident que, comparativement aux valeurs observées chez les témoins, ces performances sont médiocres en dépit de la richesse de l'aliment artificiel fourni.

Cet essai apporte quelques données sur la relation qui peut exister entre la prise de poids, la mue, et la mortalité. C'est ainsi qu'avec une teneur de 7 p. cent de gelée royale, les larves commencent par "maigrir" sans pour autant qu'il y ait de mortalité excessive. Celle-ci n'est que de un p. cent au 3ème jour, pour une perte de poids de 13,4 p. cent, et atteint seulement 2 p. cent au 6ème jour alors que le poids des larves est encore un peu inférieur à ce qu'il était à la naissance. Il s'agit ainsi d'une réelle survie des jeunes larves pendant laquelle la mortalité est extrêmement faible. Tout se passe comme si, sur cet aliment et en l'absence de son, la jeune larve parvenait uniquement à satisfaire son "métabolisme de base". Il est d'ailleurs intéressant qu'un même phénomène soit constaté lorsque le milieu nutritif contient 11 p. cent du poids sec en gelée royale. Là encore, la prise de poids, et la mortalité sont très faibles pendant les trois premiers jours.

Par ailleurs, c'est à l'approche de la mue et lors du déroulement de celle-ci que le nombre des morts augmente considérablement, ce qui est une autre preuve démontrant que la mue correspond à une crise physiologique.

3°) *Rôle du son de froment.* Il a été déjà montré que le son de froment, offert comme seul aliment aux larves du criquet migrateur, ne permet pas l'accomplissement de la première mue. Tous les individus en expérience survivent jusqu'à dix jours et plus, mais meurent en majorité avant la mue. Ceux qui parviennent à muer restent emprisonnés dans leur exuvie, ou sont incapables de poursuivre leur développement. Cependant il faut rappeler que Nayar (1964) a obtenu le développement complet de *Melanoplus bivittatus* Say. sur le son de froment, et celui des

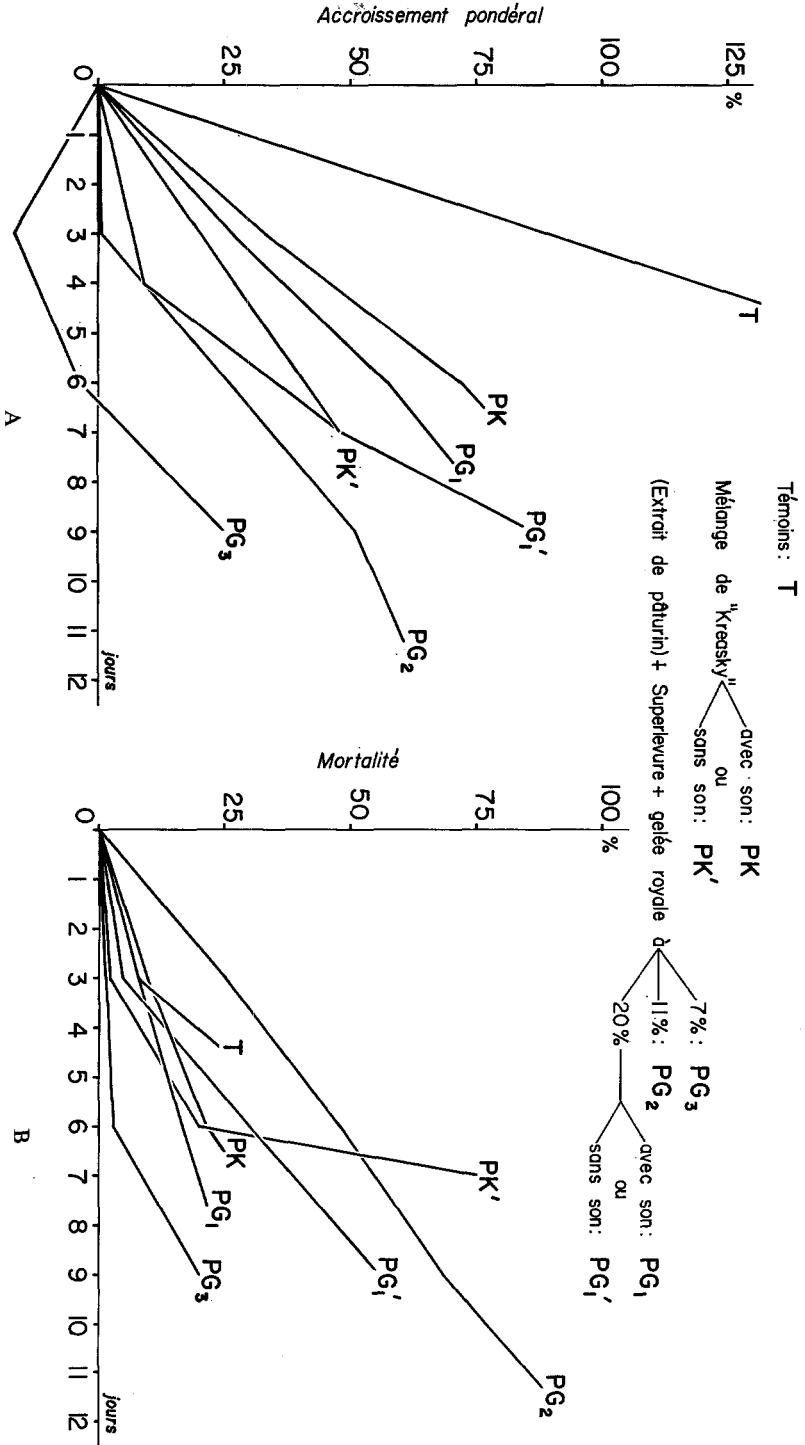


Fig. 2. Taux de croissance (A) et taux de mortalité (B) comparés des larves du 1er stade en fonction des régimes alimentaires.

quatre premiers stades seulement de *Camnula pellucida* Scudder.

Dans nos essais, l'addition de son au milieu nutritif constitué de papier filtre broyé et imbibé d'extrait aqueux de pâturin, de levures desséchées, et de gelée royale, s'avère améliorer nettement l'élevage des larves du premier stade. Celles-ci commencent à se nourrir immédiatement si du son leur est fourni, alors qu'un délai de 24 à 48 heures est de rigueur dans le cas contraire. Il s'ensuit que la mortalité est significativement plus faible. Toutefois, la réduction du délai de prise de nourriture ne suffit certainement pas à expliquer l'amélioration apportée à l'élevage des jeunes larves. En effet, lorsque l'aliment se compose de papier filtre broyé et imbibé d'extrait de pâturin, auquel est ajouté le mélange PK, les jeunes larves commencent à se nourrir aussi rapidement, qu'il y ait, ou non, du son en plus (comparaison PK et PK', Fig. 2). Or là encore, l'addition de son de froment à des effets favorables sur l'accroissement de poids et la survie des larves.

*Dans les conditions expérimentales adoptées dans le présent travail, le son de froment se révèle donc indispensable bien qu'ayant seulement une faible valeur alimentaire* (Petavy, 1964). Nous en discuterons plus loin son mode d'action.

#### 4°) *Etude comparative de l'action des trois extraits de plantes.*

a — Cas du développement des larves du premier stade. Les taux d'accroissement pondéral et les mortalités sont représentés dans les deux graphiques de la Figure 3. L'examen de ceux-ci montre que :

— La croissance des témoins est plus forte et plus rapide que celle des larves élevées sur les milieux semi-synthétiques, quel que soit l'extrait ajouté. Les différences observées (Tableau IV) sont en effet hautement significatives. Par contre, le taux d'accroissement est du même ordre pour les trois extraits.

— Les larves ayant reçu de l'extrait de pâturin ont une mortalité similaire à celle des témoins et significativement inférieure à celle présentée par les larves disposant d'extrait de blé ou d'extrait de salade (Tableau V).

— Les durées de développement varient dans le même sens que la mortalité. D'une part, ce sont les témoins qui muent les premiers, puis viennent successivement dans l'ordre les larves mises sur des extraits de pâturin, de blé, de salade.

Les différences observées sont hautement significatives entre les témoins et l'extrait de blé, significatives entre l'extrait de blé et les deux autres (Tableau VI).

Les effets de chacun des trois extraits ressortent avec une plus grande netteté encore lorsque l'on examine comment se répartissent les poids après la mue en fonction des durées correspondantes du développement des larves du premier stade (Fig. 1A). Chaque répartition graphique porte sur 20 à 45 larves selon l'essai.

— L'aire graphique de répartition des larves ayant reçu de l'extrait de pâturin a la forme d'une ellipse comme c'est le cas pour les témoins. En comparaison de ces derniers, la plus grande différence réside dans la durée du stade. Signalons que la répartition des larves qui disposent d'extrait de salade est identique aux deux précédentes mais plus décalée vers la droite, la durée du stade étant encore allongée.

TABLEAU IV  
*Analyse de variance des poids à la mue 1*

	d.l.	F
Variation entre groupes	9	10,82**
Décomposition:		
Témoins contre traités — en photopériode	1	19,2 **
— en continu	1	52,8 **
Graminées contre salade en photopériode	1	10,1 **
Pâturin contre blé en continu	1	11,9

\*\* Hautement significatif à 99 p. cent.

TABLEAU V

*Analyse de variance des % mortalité durant le 1er stade*

	d.l.	F
Variation entre groupes	9	6,99**
Décomposition:		
Continu contre photopériode	1	37,5 **
PG contre Kreasky en continu	1	6,49*
Salade contre graminées en photopériode	1	8,2 *
Pâturin contre blé en continu	1	6,6 *

(Après transformation Arc sin.  $\sqrt{\%}$ )

% établi pour chaque groupe de 20 larves (2 récipients)

TABLEAU VI

*Analyse de variance de la durée du stade 1*

	d.l.	F
Variation entre groupes	9	96,6**
Décomposition:		
Photopériode contre éclairage continu	1	138,3**
Témoins contre traités — en photopériode	1	205 **
— en continu	1	410 **
“Kreasky” contre “PG” — en photopériode	1	5 *
— en continu	1	13,3**
Graminées contre salade en continu	1	98,3**

\* Significatif à 95 p. cent.

\*\* Hautement significatif à 99 p. cent.

— L'extrait de blé donne des résultats notablement différents. En particulier, un certain nombre de jeunes larves tardent à muer et il s'agit de celles dont l'augmentation de poids a été, sinon la plus faible, du moins nettement la plus lente. A noter qu'il en va de même pour les larves qui ont été nourries du mélange PG (levures, gelée royale, extrait de pâturin, son).

*Si par conséquent, pour un même milieu de base, des extraits végétaux différents peuvent ne pas agir de la même façon, il apparaît aussi que l'action d'un même extrait dépend de la composition de base du milieu nutritif.*

De plus, l'existence simultanée d'un retard à la mue et d'un lent accroissement

pondéral peut signifier que ces deux caractères biométriques sont : soit interdépendants l'un de l'autre, soit sous la dépendance d'autres facteurs du milieu parmi lesquels la qualité et la quantité de l'aliment ingéré.

b — Cas du développement larvaire complet.

— *Durée totale du développement.* Les témoins mâles et femelles se développent beaucoup plus rapidement que dans chacun des trois autres essais et les retards sont plus marqués chez les femelles. De plus, les différences de durées entre mâles et femelles, sont faibles chez les témoins et très fortes pour les extraits de pâtrein et de blé (Tableaux VII et VIII).

TABLEAU VII

*Analyse de variance de la durée de développement larvaire des mâles*

	d.l.	F
Variation entre groupes	9	73,2**
Décomposition:		
Photopériode contre continu	1	76,5**
Témoins contre traités — en continu	1	324 **
— en photopériode	1	216 **
Graminées contre salade en continu	1	17 **
Salade contre graminées en photopériode	1	11,9**
Pâtrein contre blé en continu	1	4,3*

TABLEAU VIII

*Analyse de variance de la durée de développement larvaire des femelles*

	d.l.	F
Variation entre groupes	8	50 **
Décomposition:		
Photopériode contre continu	1	29,5 **
Témoins contre traités — en continu	1	256 **
— en photopériode	1	106,9 **
Pâtrein contre blé en continu	1	6,25*

TABLEAU IX

*Analyse de variance des poids des mâles à la mue imaginale*

	d.l.	F
Variation entre groupes	9	7,32**
Décomposition:		
Photopériode contre continu	1	15,3 **
Témoins contre traités en photopériode	1	37,5 **

\* Significatif à 95 p. cent.

\*\* Hautement significatif à 99 p. cent.

— *Evolution pondérale.* Les témoins étant de poids relativement un peu plus faible que la normale, l'analyse statistique (Tableau IX) n'indique pas de différence significative entre les imagos mâles obtenus sur le milieu naturel et sur les milieux semi-synthétiques additionnés d'extraits de pâtrein (PK) de blé (B) de salade (S).

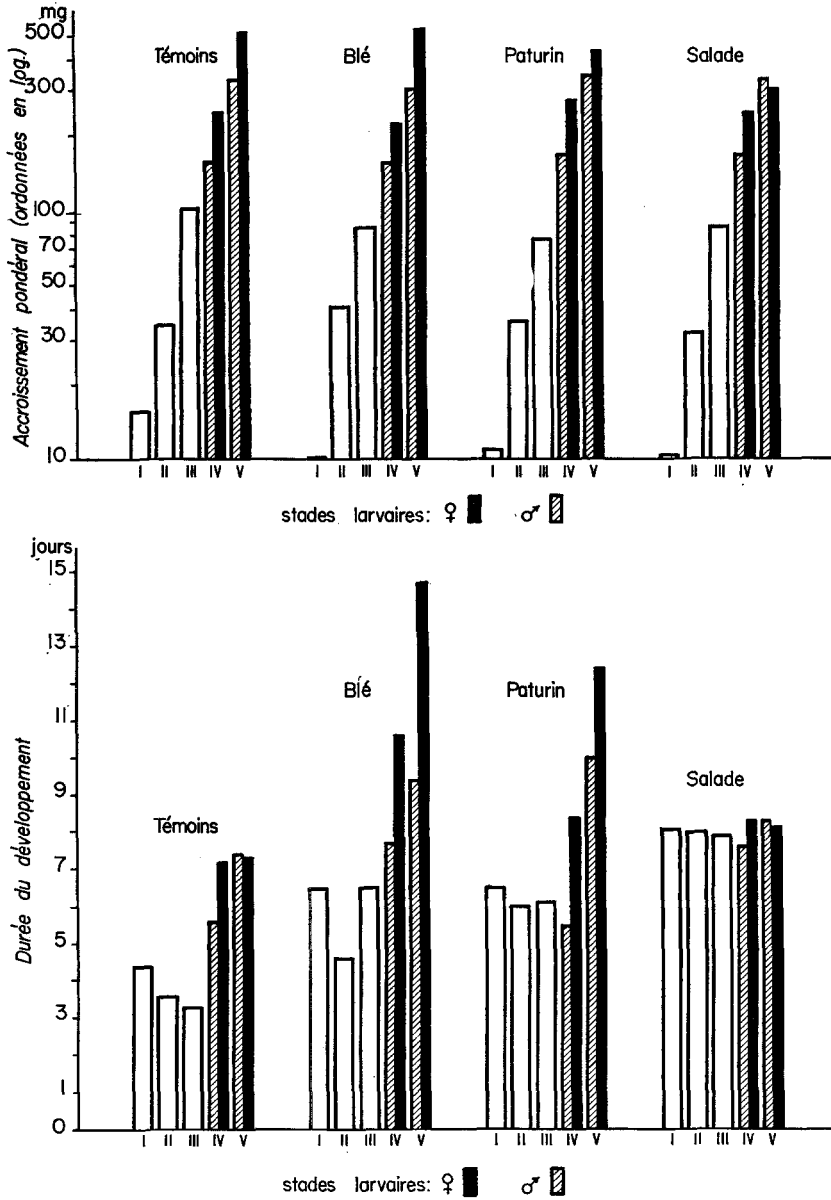


Fig. 3. Accroissement pondéral et durée de développement en fonction du régime alimentaire (éclairage continu).

Il en va cependant autrement pour les femelles, chez lesquelles les témoins sont très significativement plus lourds (Tableau X). Dans ce cas, en outre, les extraits de pâturin et de blé donnent des résultats comparables et très significativement différents de l'extrait de salade.

Enfin, si l'on se réfère aux retards pris initialement par les larves du premier stade il apparaît qu'une certaine régulation pondérale s'installe au cours des stades suivants; en particulier chez les mâles, puisque, comparativement aux témoins, les poids entre imagos ne sont plus significativement différents. Il peut donc être intéressant de voir comment réagissent les larves des stades II, III, IV et V vis-à-vis des quatre milieux nutritifs utilisés.

Signalons auparavant que la mortalité globale est, pour chacun des extraits utilisés, très significativement différente de celle des témoins (Tableau XI).

c — Cas des stades II à V pris isolément.

La comparaison (Fig. 3) des augmentations de poids et des durées de développement, fait à l'intérieur de chaque stade, permet de dégager quelques faits complémentaires.

Par rapport aux témoins pris comme base de référence, il apparaît que :

1 — L'augmentation pondérale des larves du deuxième stade recevant des extraits de plantes est plus élevée de telle sorte que les différences, sitôt après la seconde mue, sont devenues insignifiantes. Une réelle régulation pondérale s'est donc établie qui paraît d'ailleurs en relation avec un allongement correspondant de la durée du développement comme l'indique le Tableau XII. Il apparaît à la lecture de ce tableau qu'à l'exception des larves supplémentées en extrait de blé, le taux moyen d'accroissement journalier est nettement plus faible pour les deux autres extraits.

2 — Par la suite, les réactions des larves diffèrent d'un stade à l'autre pour un même milieu et d'un milieu à l'autre pour un même stade, ainsi que l'avait déjà brièvement signalé Mirchahvalad (1965). Il y a en particulier contradiction dans les effets de l'extrait de blé puisque, très favorable au développement des larves des 2ème et 3ème stades, il augmente considérablement la durée des deux stades suivants; en particulier chez les mâles, puisque, comparativement aux témoins, les de salade harmonise les durées des stades, si bien que c'est sur ce milieu que le

TABLEAU X

*Analyse de variance des poids des femelles après la mue imaginale*

	d.l.	F
Variation entre groupes	8	8,4**
Décomposition:		
Photopériode contre continu	1	18,7**
Témoins contre traités en continu	1	10,7**
Témoins et PK contre B en photopériode	1	21,6**
Graminées contre salade en continu	1	15,2**

\*\* Hautement significatif à 99 p. cent.

TABLEAU XI

*Analyse de variance des % de mortalité durant le développement larvaire*

	d.l.	F
Variation entre groupes	7	37,06**
Décomposition:		
Continu contre photopériode	1	7,1 *
Témoins contre traités — en continu	1	141,7 **
— en photopériode	1	81,5 **
Blé contre pâturin en photopériode	1	14,7 **

\* Significatif à 95 p. cent.

\*\* Hautement significatif à 99 p. cent.

TABLEAU XII

*Accroissements de poids et durées de développement comparés des larves du deuxième stade élevées sur quatre régimes différents*

Critères	Témoin	Extraits de:		
		Blé	Pâturin	Salade
$\frac{\text{Poids } L_3 - \text{Poids } L_2}{\text{Poids } L_2} \times 100$	125	188	142	135
Durée du stade en jours	3,6	4,6	6,0	8,0
Taux d'accroissement moyen journalier	35	41	24	17

développement des larves du cinquième stade se fait le plus rapidement en approchant de très près les valeurs propres aux témoins (Tableau XIII).

3 — L'extrait de salade est le seul à provoquer une baisse tellement importante du taux d'accroissement pondéral des femelles appartenant au cinquième stade larvaire, de telle sorte que ce taux se trouve nettement inférieur à celui des larves mâles de même stade. Ce résultat tendrait donc à prouver aussi, qu'au moins à partir d'un stade de développement avancé, les femelles ne réagissent plus de la même façon que les mâles vis-à-vis d'aliments artificiels. Toutefois, il peut s'agir seulement ici d'une moins grande appétivité des femelles du cinquième stade larvaire et non d'exigences nutritionnelles différentes ce qui serait en accord avec des récentes observations faites par Thorsteinson et Nayar (1963). Ces auteurs ont en effet montré que les phagostimulants phospholipidiques d'origine végétale qu'ils ont utilisés ont nettement moins d'effets sur les larves femelles que sur les larves mâles, toutes du cinquième stade appartenant à l'espèce *Melanoplus bivittatus*. Or, d'une façon générale, chez les Acrididae, c'est à ce stade que les larves femelles ont les besoins alimentaires quantitatifs les plus élevés par rapport aux larves mâles. Quoi qu'il en soit, si l'augmentation de poids des femelles a été relativement faible au cours de ce dernier stade larvaire, il n'en demeure pas moins que le taux moyen d'accroissement pondéral journalier y est du même ordre que celui trouvé pour les deux autres extraits (Tableau XIII). C'est probablement la raison pour laquelle les poids moyens et les durées totales du développement



TABLEAU XIII

*Accroissements de poids et durées de développement comparés des larves du cinquième stade élevées sur quatre régimes différents en lumière continue*

Critères		Témoin	Blé	Extraits de:	
				Pâturin	Salade
Poids imago — Poids L <sub>5</sub> Poids L <sub>5</sub> × 100	♂	104	104	111	107
	♀	120	147	147	77
Durées du stade en jours	♂	7,4	9,4	10	8,3
	♀	7,8	15,2	12,9	8,6
Taux moyens d'accroissement journalier	♂	15	11	11	13
	♀	15	10	8	10

larvaire diffèrent finalement peu en fonction de chacun des trois extraits utilisés.

En résumé, si l'on tient compte d'une part, des trois critères retenus dans la présente étude : augmentation de poids, durée de développement et mortalité à l'intérieur de chaque stade, d'autre part des conditions expérimentales adoptées, il peut être admis que :

- l'extrait de pâturin est le meilleur pour les larves du premier stade,
- l'extrait de blé favorise nettement le développement des deux stades suivants,
- les effets sont par la suite différents en fonction des critères envisagés, de telle sorte que l'on imagine fort bien, pour les quatrième et cinquième stades larvaires, l'addition d'extrait de blé (qui donne les imagos les plus lourds) et d'extrait de salade (accélégrant le développement) au milieu nutritif de base.

#### 5 — Observations diverses

Certaines larves élevées sur les milieux semi-synthétiques ont montré un stade supplémentaire se situant entre les quatrième et cinquième stades normaux (<sup>1</sup>). Les imagos obtenus de ces larves avaient cependant un poids comparable aux autres larves, mais leur développement s'était trouvé sensiblement allongé. De nombreuses malformations furent observées soit chez les larves en cours de mue, soit chez les adultes. Ceux-ci semblaient avoir quelques difficultés à déplier et étendre leurs ailes, le phénomène étant plus accusé pour les femelles. La pigmentation de nombreux mâles et de quelques femelles présentait une dominante bleue turquoise rarement signalée chez le criquet migrateur. Enfin il y a eu quelques cas seulement de cannibalisme.

#### IV. MODIFICATIONS APPORTEES PAR LE PHOTOPERIODISME

Il y a lieu tout d'abord de signaler que les conditions expérimentales utilisées en éclairage continu ont subi quelques retouches de détail :

a — Tous les essais ont été groupés de telle sorte qu'il font appel aux larves

(<sup>1</sup>) Roehrich (1948) a observé chez des femelles de *Locusta migratoria gallica* Rem. un stade supplémentaire. Ce cas est exceptionnel chez ce criquet migrateur. Il est commun chez la sous-espèce *Locusta migratoria capito* Sauss. de Madagascar et chez les femelles de la race de Palavas. Il n'a jamais été signalé pour la sous-espèce *Locusta migratoria cinerascens* F.

de la même génération contrairement aux essais précédents qui portaient sur deux générations différentes :

b — Le milieu à base de levures séchées, de son et de gelée royale (PG) a vu sa teneur en eau ramenée de 60 p. cent à 37,5 p. cent, ce qui rapproche cette condition de celle adoptée précédemment par Rigollet (1966), et donne au substrat une plus faible viscosité.

Les résultats obtenus en photopériodes de 12 heures sont principalement rassemblés dans le Tableau XIV et illustrés par les graphiques des Figs 1 et 4. Nous verrons successivement les faits originaux qui concernent le développement des jeunes larves, puis celui qui conduit à l'état imaginal, enfin, les étapes larvaires intermédiaires.

TABLEAU XIV

*Comparaison de l'influence de divers extraits végétaux sur la croissance et la mortalité des larves maintenues en éclaircissement de 12 heures par jour*

Nombre de larves mises en élevage	Témoin 60	Blé 60	Pâturin 60	Salade 60
Poids à la naissance	12,5	13,1	13,0	11,8
STADE – durées (1)	4 ± 0,6	6,1 ± 0,7	6,1 ± 0,7	5,9 ± 0,7
I – poids après la mue I (2)	27,9 ± 4,9	26,5 ± 4,7	25,5 ± 3,8	23,9 ± 4,7
– mortalité	45%	50%	48,3%	33,3%
STADE – durées	3,5 ± 0,6	6 ± 1	6,2 ± 2,3	6 ± 1,4
II – poids après la mue II	65,7 ± 9,7	61,3 ± 12,5	55,1 ± 9	54,3 ± 12,5
– mortalité	48,4%	60%	58,3%	36,7%
– durées	3,5 ± 0,3	6,4 ± 2,1	6,7 ± 2,4	5,4 ± 2
STADE – poids après la mue III ♂	156,1 ± 28,8	129,1 ± 20,5	127,0 ± 28,1	137,0 ± 30,8
III – durées	4 ± 0,5	5,4 ± 1,5	8,3 ± 4,7	7,1 ± 2,3
– poids après la mue III ♀	161,2 ± 38,8	140,5 ± 29,6	136,2 ± 43,7	116,3 ± 30,2
– mortalité	53,3%	63,3%	68,3%	46,7%
– durées	4,9 ± 0,2	8,5 ± 2,9	5,8 ± 2,7	6,5 ± 3,3
STADE – poids après la mue IV ♂	378,8 ± 47,3	300,4 ± 52,8	306,8 ± 53,5	302,1 ± 62
IV – durées	6,1 ± 1,8	9,5 ± 3,9	9,7 ± 5	11,1 ± 4,6
– poids après la mue IV ♀	496,3 ± 81,7	399,8 ± 72	445,5 ± 130	422,4 ± 116
– mortalité	55%	65%	78,3%	58,3%
– durées	7,6 ± 1	8,6 ± 1,7	8,7 ± 3	7,6 ± 2,5
STADE – poids après la mue V ♂	809,3 ± 64,8	621 ± 92,1	666,8 ± 78,3	683,7 ± 73,9
V – durées	7,3 ± 1,4	10,6 ± 2,2	7,1 ± 3,1	(0,9)
– poids après la mue V ♀	1105,9 ± 113	852,3 ± 114	1120,0 ± 61,5	(1271,2)
– mortalité	58,3%	70%	81,7%	80%
Durées totales du développement	♂ 24,5 ± 1,4	36,6 ± 2,2	37,3 ± 3,1	(39)
	♀ 23,5 ± 1	34,6 ± 1,7	33,5 ± 3	*31,4 ± 2,5

(1) Durées du stade en jours

(2) Poids en mg juste après la mue

(\*) Une seule valeur

} moyennes arithmétiques ± écart-type

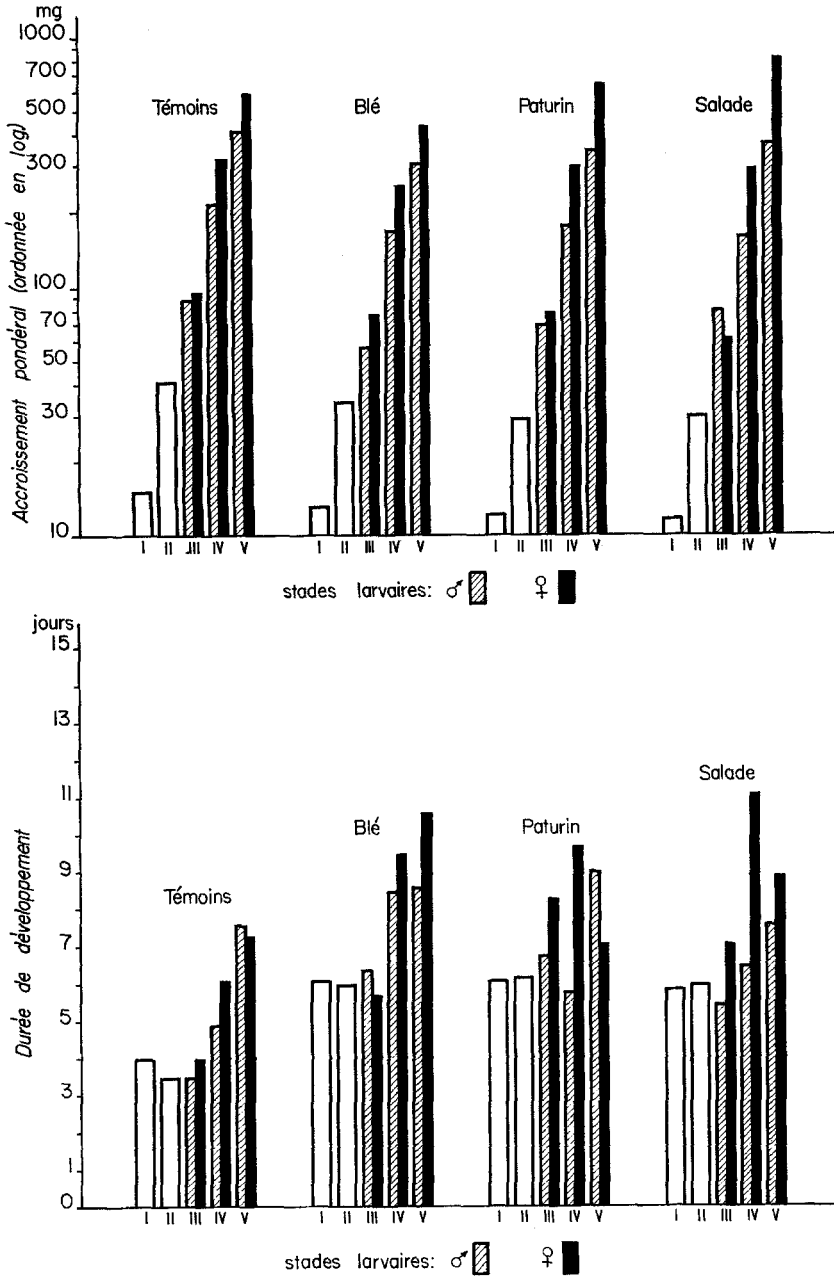


Fig. 4. Accroissement pondéral et durée de développement en fonction du régime alimentaire (photopériode 12h).

### 1°) *Caractères du développement des larves du premier stade*

Comme en éclaircissement continu, les jeunes larves élevées sur les milieux nutritifs semi-synthétiques présentent un taux d'accroissement pondéral nettement plus bas et une durée de développement bien plus longue que les larves témoins, en dépit d'une mortalité souvent très inférieure (Tableau XIV).

La comparaison des résultats en fonction de la durée d'éclaircissement montre en outre que :

a — La vitesse de développement est significativement accélérée par la photopériode de douze heures, mais cette dernière entraîne simultanément une augmentation de la mortalité, quel que soit le milieu nutritif proposé (Tableaux V et VI).

b — Le taux d'accroissement pondéral, sensiblement constant chez les témoins, diffère chez les autres lots selon la condition d'éclaircissement. Les larves "mises sur extraits" prennent plus de poids sous la photopériode de douze heures (100 p. cent du poids initial contre 75 p. cent en éclaircissement continu).

c — Les aires graphiques de répartition des poids (Fig. 1A) à la mue en fonction de la durée du développement illustrent les différences et les similitudes mentionnées ci-dessus. Elles montrent aussi que l'extrait de salade donne des résultats supérieurs à ceux des deux autres extraits lorsque la durée d'éclaircissement est de douze heures, ce qui est à l'opposé des observations faites en éclaircissement continu.

Ainsi, il apparaît bien que la photopériode douze heures améliore l'élevage sur milieu semi-synthétique mais les différences avec les témoins sont encore hautement significatives.

### 2°) *Caractères du développement larvaire dans son ensemble.*

a — L'élevage sur aliment naturel donne toujours des résultats nettement supérieurs à ceux des élevages sur aliment artificiel.

b — D'une façon générale, la discontinuité de l'éclaircissement a pour effet d'augmenter très significativement le taux d'accroissement pondéral et la vitesse de développement, indépendamment du sexe et du régime alimentaire (Tableaux VII, VIII, IX, X). Cependant, elle accroît aussi de façon non-négligeable la mortalité dont la moyenne générale est de 72,5 p. cent contre 63,2 p. cent en éclaircissement continu (Tableau XI).

c — En ce qui concerne les imagos mâles pour lesquels le nombre des exemplaires, bien que parfois faible, est suffisant pour permettre la comparaison, il apparaît que c'est l'extrait de salade qui s'avère être le plus favorable en éclaircissement de douze heures. Il semble en aller de même pour les imagos femelles.

d — La représentation graphique des rapports entre poids des imagos à la mue et durée totale du développement larvaire confirme ces principales conclusions.

Le calcul du coefficient de régression montre en outre qu'il n'y a pas de corrélation chez les témoins entre le poids et l'âge à la mue (Tableau XV).

e — Enfin, il se pourrait qu'il existe une mortalité préférentielle des femelles lorsque l'élevage a lieu sur le milieu semi-synthétique additionné d'extrait de salade. Dans ce cas en effet la sex-ratio, de 1/10e est presque significative avec le  $\chi^2$  corrigé. Ceci concorderait avec le fait qu'au cours du cinquième et dernier

stade larvaire, huit femelles sont mortes sur les neuf qui avaient effectuées leur 4<sup>ème</sup> mue. Un trouble physiologique a donc pu apparaître qu'il serait intéressant de vérifier et d'étudier.

3°) *Caractères du développement des stades larvaires II à V (Tableau XVI).*

Les augmentations de poids et durées de développement observées d'un stade à l'autre pour le même régime, ou dans un même stade selon le régime, varient moins sous éclairément de douze heures que sous éclairément continu. En fait, il n'y a pas de régulation pondérale au cours du second stade larvaire et ceci peut être en rapport avec la croissance assez régulière et satisfaisante qui avait caractérisé le développement des larves du premier stade.

TABLEAU XV

*Analyse de régression des poids des femelles témoins à la mue imaginale en fonction de la durée de développement. (Eclairément de 12 heures).*

	Sommes des carrés	d.l.	Carrés moyens	F
Variation dûe à la régression	2 454	1	2 454	
Déviations depuis la régression	138 726	10	13 873	5,65
Variation totale (F10—1 = 242)	141 180	11		

Par contre, une telle régulation pondérale paraît s'installer plus tardivement, au cinquième stade, et dans les essais comprenant des extraits de pâturin ou de salade. Cependant, pour ce dernier, une importante mortalité atteint les larves de ce stade puisqu'elle passe en quelques jours de 58 p. cent à 80 p. cent.

En ce qui concerne enfin les durées des deux derniers stades il n'existe pas sur

TABLEAU XVI

*Accroissement de poids et durées de développement comparés des larves du deuxième stade et du cinquième stade élevées sur quatre régimes différents en photopériode de 12 heures.*

Critères		Témoin	Extraits de :		
			Blé	Pâturin	Salade
$\frac{\text{Poids } L_3 - \text{Poids } L_2}{\text{Poids } L_2} \times 100$		135	131	116	127
Durées du stade en jours		3,5	6	6,2	6
Taux d'accroissement moyen journalier		38	22	19	21
$\frac{\text{Poids Imago} - \text{Poids } L_5}{\text{Poids } L_5} \times 100$	♂	113	107	117	126
	♀	123	113	151	201
Durées du stade en jours	♂	7,6	8,6	8,7	7,6
	♀	7,3	10,6	7,1	8,9
Taux moyen d'accroissement journalier	♂	15	12	13	17
	♀	17	11	21	23

Dans le détail des groupes la survie est meilleure chez les témoins (\*\*\*) elle est plus faible pour PK (\*\*).

extrait de blé et sur extrait de pâtrein le net retard signalé à propos des élevages semblables maintenus en éclairage continu. Cela peut être considéré comme une nouvelle preuve de l'intérêt qu'il y a d'utiliser une alternance de jour et de nuit lorsque le régime alimentaire présente quelques déficiences.

4°) *Mortalité* (Tableaux XI et XIV).

Dans le détail des groupes la survie est meilleure chez les témoins (\* \*) elle est plus faible pour PK (\* \*).

5°) *Observations diverses*.

*Les mues supplémentaires* sont plus rares : seuls 2 mâles sont observés, ils n'atteignent pas la mue imaginale. Cela va de paire avec l'amélioration de la croissance.

*Les exemplaires malformés* sont encore courants : 1 adulte sur 7 a les ailes fripées, ou une patte est restée coincée dans l'exuvie.

*Les cas de cannibalisme* sont plus nombreux : 3 ou 4 par expérience. Borisova (1966) signale dans ses élevages sur milieu semi-synthétique un cannibalisme assez intense. Cet auteur utilise aussi une photopériode.

## V. DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1°) *La croissance larvaire sur les milieux artificiels étudiés n'est pas possible.*

Sur le milieu artificiel "Rigollet" (composé de 31% de papier filtre, 6,3% de pollen, 6,3% de gelée royale, 11,3% d'ovalbumine, 22,6% de superlevure et 22,5% de caséine) 4 à 10% de larves atteignent le 5e stade mais il n'y a aucune mue imaginale.

Avec PG (40% de papier filtre, 20% de gelée royale et 40% de superlevure), les larves ne dépassent pas le troisième ou quatrième stade suivant les cas.

Plusieurs remarques peuvent être faites :

— ces milieux ne sont pas supplémentés en sucre;

— il pourrait y avoir une action dépressive sur les larves. Une telle possibilité est signalée par Petavy pour la nutrition artificielle des adultes de *Locusta migratoria*. Chirigos (1957) montre qu'un régime contenant 50% de caséine est défavorable à la croissance de *Tribolium confusum* (Duval), à cause des effets toxiques de certains acides aminés ou d'autres facteurs présents en trop grande quantité;

— la texture du milieu empêcherait une prise de nourriture suffisante, ce qui a été vérifié dans les premiers jours en l'absence du son;

— un milieu riche favorise la croissance des larves du premier stade: avec 20% de gelée royale la prise de poids est améliorée par rapport aux concentrations de 7 et 11%. Ensuite ce milieu devient toxique. C'est à une conclusion comparable qu'aboutit Mirchahvalad (1965) : le milieu constitué de 47,5% de son, 47,5% de germe de blé et 5% de vitellus d'oeuf de criquet lyophilisé convient aux jeunes larves mais est néfaste ensuite.

2°) *Quelques milieux semi-synthétiques permettent d'obtenir des adultes.*

Les mâles peuvent être sensiblement de même poids qu'un témoin faible : 600 à 700 mg en moyenne.

La courbe de croissance est régulière. Cela peut signifier que le milieu est satisfaisant et qu'il n'y a pas de *grosses carences nutritionnelles*.

Les adultes obtenus ont été suivis sur le milieu artificiel de Petavy (50% de son + 50% superlevure). Il n'entraîne pas dans le cadre de ce travail de noter tous les résultats les concernant. Nous avons pourtant observé des *copulations* et plusieurs pontes. Les larves de la 2e génération n'ont pas vécu au delà d'une quinzaine de jours sur du blé.

La mue imaginale est toujours en retard d'au moins 7 à 10 jours sur les témoins. Les imagos sont plus légers en général et la mortalité est importante : 60 à 75%. Tout ceci dénote qu'il existe encore certaines insuffisances nutritionnelles d'ordre qualitatif ou quantitatif.

Il apparaît une *homogénéisation entre les divers milieux* à la mue imaginale : 600 à 650 mg pour les mâles, 850 à 920 pour les femelles. La durée de développement est alors variable suivant la qualité du milieu, nous en reparlerons à propos des *extraits*. Il y a aussi une *mue supplémentaire* chez certaines larves. Nous avons signalé l'existence de quelques larves retardataires du premier stade sur les milieux à base de gelée royale et de levure d'une part, d'extrait de blé d'autre part. Ces larves ont un poids inférieur à la moyenne et muent plus tard. Au 4e stade nous retrouvons de telles larves qui ne peuvent développer complètement leurs ptérothèques et atteindront l'état imaginal plus tardivement.

3°) *Les qualités d'appétivité des milieux semi-synthétiques.*

La croissance est améliorée par la présence du son. Celui-ci est d'ailleurs nécessaire : la mortalité est catastrophique au premier stade s'il n'est pas présent. Borisova (1966) signale cet effet bénéfique du son pour la nutrition semi-synthétique de *Locusta migratoria*. Cet aliment présente une texture en paillettes favorable à la prise de nourriture (Petavy, 1964) et possède aussi des phagostimulants (Chauvin, 1951) (Dadd, 1960 a, b, c) dont l'extraction est possible en utilisant un solvant comme l'éther ou l'alcool. La constitution chimique de cette substance n'est malheureusement pas connue. On suppose simplement qu'il pourrait s'agir d'une fraction insaponifiable de l'extrait liposoluble. Il est aussi apparu (Rigollet, 1966) que l'extrait lipidique total du son de froment apporte une amélioration de la qualité de l'aliment, mais la façon dont cet extrait agit n'a pu être établie. Il se peut qu'il ait simplement un rôle de phagostimulant comme l'ont signalé de précédents auteurs, et des mesures quantitatives de prise de nourriture sont nécessaires pour le démontrer. Il est possible aussi que cet extrait intervienne comme complément nutritionnel bien que le son pris globalement soit un aliment relativement pauvre. Enfin le son, par sa richesse en cellulose, pourrait aussi faciliter le transit du bol alimentaire dans le tube digestif.

Les milieux à base de papier filtre finement broyé sont appétitifs puisque les jeunes larves ne tardent pas à s'en nourrir. Pourtant la croissance est limitée car

dans les meilleurs cas le retard est de 10 jours pour les mâles et 15 jours pour les femelles. En photopériode 12 heures, le rythme biologique est plus adapté, donc la croissance meilleure, mais le retard reste à peu près le même car les témoins accélèrent aussi leur développement. Il serait intéressant de noter dans des expériences, complémentaires les quantités respectives de son et de milieu qui sont mangées par l'insecte.

Il faudrait dans une phase ultérieure de cette étude *améliorer les conditions de prise de nourriture*.

Plusieurs caractères sont à considérer :

— *la texture* : elle est fibreuse mais varie un peu suivant la façon de préparer le milieu. La prise de nourriture est meilleure que sur les milieux pulvérulents.

— *la teneur en eau* : pour Sinoir (1965) les milieux à 90—95% d'eau sont toujours refusés, la prise de nourriture est optimale sur du papier filtre broyé contenant 70% d'eau. Un tel milieu est très difficile à réaliser. En effet, si les constituants sont mélangés après le broyage, la teneur en eau tombe à 37,5% dans notre cas. Si le papier filtre est broyé, mélangé aux constituants, puis à l'eau, il est impossible d'obtenir une texture fibreuse à cause des poudres qui sont dans le milieu.

Kreasky (1962) a mis au point un milieu avec 83% d'eau, mais il est à base de gélose.

— *les phagostimulants* : les extraits de son à l'éther ou à l'alcool sont signalés par plusieurs auteurs (Chauvin, 1951 — Dadd, 1960 a, b, c) comme jouant ce rôle. Plus récemment les phospholipides d'origine végétale, ont également montré d'excellentes qualités phagostimulantes. Des études sont en cours pour vérifier ces faits chez le criquet migrateur élevé sur un milieu semi-synthétique.

#### 4°) *Qualités nutritives du milieu*

L'étude des courbes de croissance indique qu'il n'y a pas de carence importante. Un risque existe pourtant : que des composés se dégradent. Nayar (1964), en élevant *Melanoplus bivittatus* sur milieu semi-synthétique voisin du régime de Dadd, a déjà constaté qu'il ne faut pas préparer la nourriture trop à l'avance (pas plus de trois semaines) et surtout qu'il est nécessaire de la conserver au réfrigérateur. Tenant compte de cette observation, nous avons préparé les milieux nutritifs chaque semaine.

##### a — *Les extraits*.

L'existence de facteurs de croissance nécessaire à ces insectes a été mise en évidence à la suite des travaux de Kreasky (1962) sur *Melanoplus sanguinipes* Forsk. et *Melanoplus bivittatus* Say. Rigollet (1966) a utilisé des extraits de pâturin pour le criquet *Locusta migratoria cinerascens* Fab. et la croissance des jeunes larves s'en est trouvé améliorée nettement.

Pour le développement larvaire nous sommes arrivés à la conclusion que le pâturin, le blé et la salade contiennent un facteur *qui favorise* la croissance. Il peut agir : comme phagostimulant ou comme métabolite ou les deux ensemble. Les trois végétaux étudiés permettent une croissance similaire des mâles mais les femelles



sont beaucoup plus exigeantes. Les extraits de blé et de pâturin sont à peu près équivalents, bien que les larves se développent plus vite en présence de pâturin. Par contre l'extrait de salade provoque chez les femelles l'apparition de troubles profonds, qui s'accusent nettement au cours du cinquième stade.

Par ailleurs, Kreasky signale l'influence de la concentration en extrait : avec 12 et 24 g de laitue par litre d'eau, la mortalité est très faible alors qu'elle atteint 100 p. cent lorsque la quantité de laitue est élevée à 30 g. Il est possible qu'avec 24 g de solution d'extrait de pâturin pour 12 g de papier filtre il y ait un certain effet dépressif.

b — Le rapport  $\frac{\text{acide ascorbique}}{\text{cholestérol}}$  dans le milieu est très important. Sans

cholestérol le développement des insectes est impossible et Dadd a montré qu'en l'absence d'acide ascorbique la mortalité était totale. Borisova (1966) constate que l'action de ces deux substances est liée : si une seule est introduite dans le milieu, l'effet escompté n'est pas du tout atteint. L'acide ascorbique participe au métabolisme du cholestérol. Ainsi pour cet auteur, en l'absence d'acide ascorbique le cholestérol exerce sur les criquets une action dépressive. D'après Borisova l'apport de quantités égales d'acide ascorbique et de cholestérol (300/300 mg) est néfaste. Cela correspond, en tenant compte de l'apport du roseau sec, à une quantité légèrement supérieure d'acide ascorbique dans le milieu (371,8 mg/40 g) par rapport au cholestérol (300,22 mg/40 g). Les deux sous-espèces *Locusta migratoria migratoria* et *Locusta migratoria malinensis* ont des besoins légèrement différents, une variation très légère du taux d'acide ascorbique suffit pour améliorer la croissance.

Il faudrait donc vérifier :

— si nos milieux nutritifs ne sont pas trop riches ou pas trop déséquilibrés en ces substances. En effet contenant 2,5<sup>0</sup>/<sub>0</sub> d'acide ascorbique et 1,65<sup>0</sup>/<sub>0</sub> de cholestérol, nous sommes loin des données fournies par Borisova.

c — *Vitamines.*

La plupart des vitamines du groupe B sont présentes dans le milieu : B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, acide nicotinique, acide pantothénique, pyridoxine, acide folique et biotine apportées par le son ou la superlevure (Petavy, 1964). L'acide ascorbique (vit. C) (voir plus haut) et la choline sont ajoutés.

*Le carotène* semble manquer mais il n'est pas nécessaire au développement larvaire. Selon Dadd, il joue en temps que précurseur de la vitamine A dans la pigmentation. Nous avons obtenu des adultes vert turquoise dont la couleur était peut-être due à l'absence de carotène. Peut-être n'était-ce aussi qu'un effet de la phase solitaire (2 à 3 L<sub>5</sub> par bocal d'élevage).

*La vitamine E* est apportée par l'huile de germe de maïs, et a un rôle stimulant dans la croissance des larves (Dadd). Borisova constate qu'un excès de cette vitamine a une action dépressive : il n'en faut pas plus de 0,1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> dans le milieu en comptant celle qu'apporte le roseau séché. Cette vitamine est très stable, elle n'est pas détruite même à 200°, et se trouve en grande quantité dans les plantes vertes. Les extraits que nous ajoutons au milieu *contiennent donc de la vit. E.* Il

faudrait analyser les extraits de blé et de pâturin, car il se peut que la différence observée entre ces deux graminées vienne de *teneurs différentes* pour cette vitamine essentielle. Elle agit d'ailleurs sur la fécondité des animaux ainsi que sur le délai de maturation des femelles; ce sexe serait donc plus sensible dès la fin du développement larvaire.

d — *Acides gras insaturés* apportés par l'huile de maïs. Pour Dadd *Locusta* est très sensible à l'absence d'acides gras insaturés. Un excès inhibe la croissance et Petavy parvient à la même conclusion. Le milieu utilisé semble être dans les normes pour cette substance dont la concentration est de 50%.

e — *Coefficient de digestibilité*.

Dadd pour avoir une croissance de *Locusta* doit utiliser un fort taux de cellulose, et laisser le coefficient de digestibilité à 40—50%. Celui de l'herbe est en effet voisin de 40%. Les milieux à base d'extrait contiennent 70% de matières assimilables. Mais le son joue un rôle complémentaire en abaissant le coefficient d'une valeur certainement sensible.

Il ressort de cette discussion que le milieu de base utilisé dans la présente étude devrait subir quelques modifications pour améliorer la prise de nourriture, et les rapports entre divers constituants.

*Un milieu équilibré est fondamental* pour assurer un bon développement.

5°) *Influence de la durée d'éclairement*.

Une alternance de jours et de nuits (12 h — 12 h) est plus favorable aux insectes qu'un éclairage continu. La croissance est améliorée, les adultes ne sont guère plus lourds, mais le *développement est plus rapide*. Pourtant cela ne suffit pas à combler les déficiences des *milieux semi-synthétiques* et à les rapprocher suffisamment des témoins.

Une photopériode de 12 h suffit à pallier *l'absence d'extrait de pâturin* chez les mâles mais elle n'est pas valable pour les *femelles qui paraissent plus exigeantes*. Le milieu contenant de l'extrait de pâturin permet d'obtenir plusieurs femelles de poids équivalents aux témoins. Tanguy (1963) signale à propos des chenilles de *Mamestra brassicae* qu'une photopériode ne suffit pas à réparer les effets d'une nutrition défectueuse.

Par ailleurs, les adultes mâles de *Schistocerca gregaria* Forsk. nourris avec le régime synthétique de Dadd présentent une vie sexuelle normale, au contraire des femelles qui ne pondent presque pas (Cavanagh, 1963). Cela confirme le fait que les femelles sont plus exigeantes dès le développement larvaire.

*La mortalité observée est plus forte*. Ce caractère est surprenant et n'a jamais été signalé. Il est difficile de savoir :

— si la mortalité est vraiment dûe à l'alternance de jours et de nuits,

— ou si elle tient à d'autres conditions. Elle pourrait par exemple être causée par une *humidité trop forte* dans les enceintes climatisées à programme. L'amélioration de la croissance est confirmée car il n'y a pas de sélection parmi les larves qui succombent à une humidité saturante.

## SUMMARY

*EFFECT OF MERIDIC DIETS AND PHOTOPERIOD ON THE NYMPHAL DEVELOPMENT OF THE MIGRATORY LOCUST LOCUSTA MIGRATORIA*

Laboratory rearing of the migratory locust *Locusta migratoria* usually is on such wild Gramineae as the reed (*Phragmites communis*), bamboo (*Sasa japonica*), meadow grass (*Poa annua*) or on cultivated Gramineae, for example on wheat (*Triticum sativum*). Complete development has not yet been obtained on a diet of the holidic or synthetic type. On the other hand there are two meridic or semi-synthetic diets, that allow the locust to develop satisfactorily. One consists of dried reed leaves (Borisova, 1966), the other includes merely aqueous extract of meadow grass (Rigollet, 1966).

We have sought a diet of the meridic type that would satisfy the alimentary requirements of nymphs of the migratory locust taken shortly after hatching. We also investigated whether introduction into the rearing conditions of a photoperiod modifies the assimilation of the nutritive elements that were eaten and digested.

Regular and satisfactory growth of the nymphs could be obtained on semi-synthetic diets that contain no vegetable particles. The latter are replaced by an extract of wheat, meadow grass, or lettuce, amounting scarcely to 1% of the dry weight of the food. However, the effect of the extracts differs according to the developmental stage and sex of the nymphs, the basic composition of the medium, and the diurnal duration of lighting.

Besides, whatever the alimentary regime to which the nymphs are subjected, a photoperiod of 12 hours improves the gain in weight and reduces the duration of development, relative to what is seen under constant illumination. Finally, it is demonstrated that female nymphs, at the end of the developmental period, are more sensitive than male nymphs to nutritional deficiencies or disequilibria.

## LITTERATURE

- BECK, S. D. 1953. Nutrition of the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* Hbn. III — An unidentified dietary factor required for larval growth. *J. Gen. Physiol.* **36** : 317—325.
- BORISOVA, A. E. 1966. Elevage du criquet migrateur d'Orient et d'Asie sur des milieux semi-synthétiques. *Zoologicesky Zhurnal.* **45** : 858—864.
- CAVANAGH, G. G. 1963. The use of the Dadd synthetic diet as a food for adult *Schistocerca gregaria* Forsk. and the effects of some additions and modifications to it. *J. Ins. Physiol.* **9** : 759—775.
- CHAUVIN, R. 1951. Sur les facteurs responsables de l'attraction que manifestent les Acridiens pour le son. *Bull. Off. Nat. Anti-Acrid.* **1** : 15—18.
- CHIRIGOS, M. A. 1957. Nutritional studies with the insect *Tribolium confusum* Duval. Doctoral Thesis, Rutgers State University, New Jersey.
- DADD, R. H. 1960a. The nutritional requirements of locusts. I — Development of synthetic diets and lipid requirements. *J. Ins. Physiol.* **4** : 319—347.
- 1960b. The nutritional requirements of locusts. II — Utilization of sterols. *J. Ins. Physiol.* **5** : 161—168.
- 1960c. The nutritional requirements of locusts. III — Carbohydrate requirements and utilization. *J. Ins. Physiol.* **5** : 301—316.
- 1961a. The nutritional requirements of locusts. IV — Requirements for vitamins of the B complex. *J. Ins. Physiol.* **6** : 1—12.
- 1961b. The nutritional requirements of locusts. V — Observations on essential fatty acids, chlorophyll, nutritional salt mixtures and the protein or amino-acid components of synthetic diets. *J. Ins. Physiol.* **6** : 126—145.

- KREASKY, J. B. 1962. A growth factor in romaine lettuce for the grasshoppers *Melanoplus sanguinipes* F. and *Melanoplus bivittatus* Say. *J. Ins. Physiol.* **8** : 493—503.
- LE BERRE, J. R. 1953. Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur des Landes en élevage (*Locusta migratoria gallica* Rem.). *Bull. Biol. Fr. Belg.* **87** : 227—273.
- 1957. Caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France et étude d'un exemple de diapause embryonnaire. Thèse, Faculté des Sciences, Paris, 160 p.
- MIRCHAHVALAD, E. 1965. Etude comparative du développement larvaire d'un insecte phytophage *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. (Orthoptère Acrididae) sur divers milieux nutritifs artificiels. Thèse, Faculté des Sciences d'Orsay.
- NAYAR, J. K. 1964. The nutritional requirements of grasshoppers. II — Effects of plant phospholipids and extract of bran on growth development on survival of the grasshoppers *Melanoplus bivittatus* Say. and *Camnula pellucida* Scudder. *Can. J. Zool.* **42** : 23—28.
- PETAVY, G. 1964. Etude de l'influence de l'alimentation sur la biologie du criquet migrateur *Locusta migratoria* Fab. Diplôme d'Etudes Supérieures. Faculté des Sciences d'Orsay.
- RIGOLLET, F. 1966. Essais d'alimentation de jeunes larves de criquets *Locusta migratoria cinerascens* sur divers milieux artificiels ou semi-synthétiques. Diplôme d'Etudes Supérieures. Faculté des Sciences d'Orsay.
- ROEHRICH, R. 1948. Sur l'absence de diapause embryonnaire chez certains individus de *Locusta migratoria* L. dans les Landes de Gascogne. *C. R. Acad. Sc.* **227** : 1116—1117.
- SINOIR, Y. 1965. Rôle de la teneur en eau dans la prise de nourriture chez le criquet migrateur. *C. R. Soc. Biol.*, **159** : 1043—1047.
- TANGUY, A. 1963. Variations de ptérines en fonction de la photopériode et relation avec la diapause chez "*Mamestra brassicae*". Diplôme d'Etudes Supérieures. Faculté des Sciences d'Orsay.
- THORSTEINSON, A. J. et NAYAR, J. K. 1963. Plant phospholipids as feeding stimulants for grasshoppers. *Can. J. Zool.* **41** : 931—935.
- VERDIER, M. 1960. Sur la transmission du caractère diapause dans une race du criquet migrateur. *Congrès International d'Entomologie de Vienne*, 644—647.