

SUR LA RESISTANCE DES ŒUFS  
DE *LOCUSTA MIGRATORIA* L. ssp. *GALLICA* Rem. (phase grégaire)  
AU FROID ET A L'IMMERSION

PAR  
G. REMAUDIÈRE

---

Parmi les causes de l'invasion de Criquets migrateurs (*Locusta migratoria* L. ssp. *gallica* Rem) (1) qui se développe en France depuis plus de trois ans dans la région landaise (Gironde, Landes), l'extrême sécheresse fut certainement une des plus importantes et les diverses autres causes peuvent être bien souvent considérées comme les conséquences de celle-là.

Le Criquet migrateur passant plus de la moitié de l'année à l'état d'œufs, il est important de savoir comment ceux-ci supportent les effets du climat. La plupart des landes incendiées où se développèrent les *Locusta* étaient, jusqu'en 1941, inondées sur de vastes étendues pendant plusieurs mois de l'hiver. Or, il n'en fut plus de même en 1942, 1943 et 1944, années pendant lesquelles la pluviométrie des mois de novembre à mars atteignit à peine 60 à 70 % de la moyenne régionale (Tableau I); c'est précisément durant cette époque que les premières bandes de *Locusta* ont dû se former, sans toutefois attirer l'attention.

Faut-il voir là une cause profonde de l'invasion actuelle? La mortalité des œufs serait-elle nulle en période sèche et très importante en période normalement humide? L'hiver 1944-1945 répondait déjà négativement à cette question; de novembre à janvier, il tombait 110 mm. de plus qu'en année moyenne, les landes basses furent submergées, ce qui n'empêcha pas les éclosions massives du printemps suivant.

De même, au cours de l'hiver 1946-1947, la pluviométrie dépassa d'un quart celle d'une année moyenne et, malgré cela, l'invasion fut au printemps 1947 en nette progression par rapport à 1946.

*Tableau I.* — Comparaison de la pluviométrie (en mm. d'eau) d'une année moyenne (moyenne de 20 ans) et de 1941 à 1947 pour

(1) REMAUDIÈRE (G.). C. R. Acad. Sc., nov. 1947; t. 225, pp. 1025-1026.

les mois de novembre à mars (chiffres enregistrés à la Station de Météorologie de Pont de la Maye, Gironde).

Mois	Moyenne de 20 ans	HIVER					
		1941-42	1942-43	1943-44	1944-45	1945-46	1946-47
Novembre .....	99	62	13	118	108	28	96
Décembre .....	80	24	46	47	147	148	127
Janvier .....	80	89	131	23	114	14	80
Février .....	74	20	73	27	29	30	119
Mars .....	70	58	18	17	53	39	77
Total des 5 mois.	403	253	281	232	451	259	499
% par rapport à l'année moyenne	100	63 %	70 %	58 %	115 %	64 %	124 %

Cette première constatation permet de penser que les œufs du Criquet migrateur sont doués d'une grande résistance à l'immersion. UVAROV (1) avait déjà signalé en 1928 que des éclosions pouvaient se produire en Russie dans les terrains où les œufs avaient subi une submersion plus ou moins prolongée (ces éclosions étant en retard sensible par rapport à celles survenues dans les lieux plus secs). Son affirmation semble s'opposer à celle de RION rapportée par FARQUET (2) : l'invasion de 1839 de Criquets migrants en Valais fut brusquement stoppée par une grande inondation du Rhône qui « noya » les lieux de ponte. Il attribue la mort des œufs à deux causes : « Soit que l'action putréfiante de l'humidité trop longtemps entretenue ait corrompu les œufs, soit que l'épaisseur de la couche de limon ait empêché la chaleur de vivifier les œufs à une telle profondeur. »

La contradiction n'est qu'apparente, une meilleure interprétation permet, en effet, de concilier les deux points de vue : la non-éclosion pouvant être expliquée bien simplement par l'épaisseur de la couche de limon, obstacle insurmontable pour les larves à leur sortie.

Dans son importante monographie sur le Criquet asiatique, NIKOLSKY (3) rapporte des faits sensiblement différents : « Il

(1) UVAROV (B. P.). *Locusts and Grasshoppers*. London, 1928.

(2) RION (C.-A.). Relation des ravages causés en Valais par les Sauterelles en 1837, 1838, 1839. (*Actes Soc. Helv. des Sc. Nat. Lausanne*, juillet 1843, p. 18.)

FARQUET (P.). Les Criquets migrants en Valais. (*La Murithienne*, fasc. 48, 1930-31.)

(3) NIKOLSKY (V. V.), 1925. Le Criquet asiatique *Locusta migratoria* L. (*Trud. Odt. prikl. Ent. Leningrad*, XII-2, 330 p., 36 fig., pp. 297-298.)

existe encore un procédé mécanique de lutte contre les Criquets utilisé par les autochtones du Turkestan. Ce procédé consiste en une immersion pour une longue durée des gisements d'oothèques... Le même anéantissement des oothèques peut être presque toujours observé dans les conditions naturelles à la suite des crues des rivières, à condition que l'eau séjourne pendant longtemps et que la crue survienne en mai, au moment où les larves sont formées dans les œufs. »

L'auteur cite ensuite une publication de E. REKALO (1897) qui fit des observations dans le delta du Danube où, en 1888, une forte crue du fleuve s'est maintenue sur les lieux de ponte de mai jusqu'au début de juillet. L'examen des oothèques a montré que les œufs « contenaient des larves prêtes à sortir, de couleur rose, comme si elles étaient cuites » (1).

Une observation faite à Pierroton (2) s'écarte des faits ci-dessus mentionnés : j'ai trouvé à quelques centimètres du fond d'un fossé très humide, le 28 juin 1946, des oothèques non encore écloses (alors que les sorties des larves s'étaient produites dans la première quinzaine de mai pour les oothèques voisines situées environ à un mètre au-dessous du fond du fossé). D'après les renseignements que j'ai pu recueillir sur place, l'eau coula abondamment de la fin décembre au début février, dans ce fossé qui s'assécha ensuite. Les pluies de fin mars à avril l'alimentèrent de nouveau, et l'eau y stagna jusqu'à la mi-juin. Les œufs en question ont donc subi sans dommages deux périodes de submersion; le développement embryonnaire dut s'effectuer dans l'eau presque jusqu'à l'éclosion (celle-ci s'est produite dans les trois ou quatre jours qui suivirent la récolte).

Ces derniers faits corroborent les observations d'UVAROV : les œufs submergés n'ont pas été tués, mais leur éclosion s'est trouvée retardée. Ils paraissent au contraire s'opposer aux observations de NIKOLSKY et de REKALO, puisque les « larves » étaient formées dans les œufs à la fin de la seconde période de submersion.

Les œufs de *Locusta migratoria* sont donc capables — dans certains cas, du moins — de survivre à une submersion prolongée. Un hiver très humide ne paraît pas susceptible d'enrayer une invasion.

De même, les oothèques supportent sans dommages des tempé-

(1) Je tiens à exprimer ici toute ma gratitude à M. ZOLOTAREVSKY qui a eu l'obligeance de me communiquer et traduire l'intéressant passage de NIKOLSKY et de me faire bénéficier de ses précieux conseils.

(2) RÉMAUDIÈRE (G.), 1947. Faits biologiques nouveaux sur le Criquet migrateur *Locusta migratoria* L. dans ses foyers des Landes de Gascogne. (C. R. Ac. des Sc. T., 224, pp. 68-70.)

ratures inférieures à 0° C. La répartition géographique de l'espèce le laissait déjà présumer, puisqu'en Russie centrale, et surtout au Thibet, à 4.200 m. d'altitude (1), elle supporte les froids les plus rigoureux.

Il est cependant fort difficile d'interpréter les nombreuses constatations faites dans la nature au sujet de la résistance au froid et à l'immersion des œufs du Criquet migrateur; les conditions physiques auxquelles ont été soumis les œufs pendant plusieurs mois sont souvent mal connues, et les renseignements apportés par les divers auteurs sont rarement comparables car ils ont été recueillis sous des climats ou à des saisons différents.

J'ai donc été conduit à réaliser un certain nombre d'expériences portant sur l'étude de ces deux éléments — froid et immersion — aux divers états de développement de l'embryon. Toutes ces expériences ont été faites sur des oothèques provenant de Criquets de la phase *grégaria* et pondues en automne 1946 en Gironde.

#### I. — *Remarques sur le développement embryonnaire des Criquets migrants grégaires de la région landaise.*

Aussitôt après la ponte, l'embryon se développe activement pendant une semaine environ. Il se présente alors comme une petite plaque translucide flottant sur le vitellus, sa tête est située au pôle postérieur de l'œuf et l'embryon entier ne dépasse pas le tiers de la longueur de ce dernier, les ébauches des antennes des pièces buccales et des pattes sont bien visibles, les yeux sont très légèrement pigmentés de roux à leur bord externe. Ensuite le développement s'arrête.

Dans la nature, l'œuf demeure à ce stade jusqu'au mois d'avril, c'est alors qu'à la faveur du réchauffement printanier, les embryons reprennent leur évolution, effectuent le retournement et enrobent le vitellus, la tête se déplace jusqu'au pôle antérieur de l'œuf. La future larvule complète alors son organisation aux dépens du vitellus de son intestin moyen qui se résorbe partiellement, puis le tégument se pigmente, enfin l'éclosion se produit, deux à quatre semaines après le retournement.

Les œufs ayant passé l'hiver dans la nature, mis ensuite en incubation sur sable humidifié, à température constante, voisine de 30° C., éclosent dans un délai plus bref : l'embryon effectue son retournement au bout de deux jours, sa tête atteint le pôle

(1) UVAROV, 1921. A revision of the genus *Locusta*. (*Bull. Ent. Res.*, T. XII, p. 152.)

antérieur de l'œuf le quatrième ou cinquième jour, la larvule apparaît entre le dixième et le treizième jour.

Par contre, des œufs mis en incubation à 30° C., sur sable humidifié, aussitôt après la ponte, sont incapables d'éclore, ils peuvent demeurer ainsi cinq à six mois, vivants, leur embryon bloqué au stade précédant le retournement. De même, 99 % des œufs récoltés dans la nature — pondus en septembre — n'éclosent pas si on les met en incubation à 30° C. en octobre ou novembre. Il existe donc une véritable diapause (1).

A partir de janvier et février, les œufs récoltés dans la nature à cette époque, comme d'ailleurs ceux qui ont été conservés depuis la ponte à la température du laboratoire (10 à 20° C.) sont susceptibles d'éclore dans un délai d'une dizaine de jours après leur mise en incubation à 30° C. La diapause réelle est donc terminée à cette époque dans la nature, et les embryons accéléreront leur développement dès que la température sera suffisante; dans la suite, je désignerai sous le nom de repos hivernal la période qui sépare la fin de la diapause réelle et la réactivation du développement embryonnaire (celle-ci étant déterminée un peu arbitrairement par le début du retournement de l'embryon).

## II. — *Influence des basses températures sur les œufs aux différents états de développement.*

1° *Œufs en diapause vraie.* — Ces œufs, récoltés dans la nature en octobre 1946, furent conservés jusqu'en mars 1947, en étuve, à 30° C., aucune éclosion n'avait eu lieu. La moitié de ces œufs fut placée pendant 48 heures à — 7° C (2), puis remis en incubation à 30° C.; 20 % des œufs ainsi traités ont éclos cinq semaines plus tard; les autres œufs traités étaient toujours en diapause comme les témoins non traités, après un nouveau séjour de deux mois à 30-35° C.; leur embryon était bien constitué, mais ne s'était pas encore retourné.

Un froid intense semble donc capable d'entraîner une rupture partielle de la diapause, mais la reprise du développement embryonnaire est très lente puisque les éclosions ne se produisent que trois semaines après celles de témoins conservés à tempéra-

(1) Dans certaines oothèques, on remarque parfois l'éclosion prématurée de 1 ou 2 œufs.

(2) Dans toutes les expériences, les changements de températures ont été opérés brusquement et sans transition; il est possible que des variations progressives altèrent un nombre d'œufs plus restreint.

ture de laboratoire qui se trouvaient alors en état de repos hivernal (leur diapause étant achevée depuis plusieurs mois).

2° *Œufs en repos hivernal* : Plusieurs séries d'œufs isolés et d'oothèques entières ont parfaitement supporté des séjours à température comprise entre  $-7$  et  $-9^{\circ}$  C. et d'une durée respective de 2, 5, 8, 10 et 15 jours; les éclosions ont été obtenues dans tous les cas dans la proportion de 100 %; elles sont survenues dans les délais normaux d'incubation (13 jours à  $30^{\circ}$  C.).

Enfin, des œufs ont été soumis pendant 24 heures à la température de  $-20^{\circ}$  C. et placés ensuite en incubation : la moitié environ ont survécu, leur éclosion s'est produite en même temps que celle des témoins.

3° *Œufs dont l'embryon effectue son retournement* (œufs en repos hivernal ayant subi 48 heures d'incubation à  $30^{\circ}$  C.) : Ces œufs ont été placés 3 jours à  $-7^{\circ}$  C., puis remis en incubation à  $30^{\circ}$  C. : 50 % ont éclos 10 jours plus tard, c'est-à-dire, après un séjour total de 12 jours à  $30^{\circ}$  C., comme les témoins non traités par le froid. L'autre moitié des œufs était tuée, les œufs morts se trouvant la plupart à la périphérie de l'oothèque.

4° *Œufs dont l'embryon a achevé le retournement*, la tête ayant presque atteint le pôle antérieur de l'œuf : tous ces œufs sont tués par un séjour de 7 jours à  $-7^{\circ}$  C.

5° *Œufs en cours d'éclosion* : Les  $2/3$  des œufs d'une oothèque venaient d'éclore lorsque celle-ci fut placée à  $-7^{\circ}$  C. pendant 5 heures. A la sortie du frigidaire, toutes les larves précédemment écloses étaient mortes et l'éclosion des œufs restant ne s'était évidemment pas produite. Placés à  $30^{\circ}$  C., ceux-ci ont tous éclos normalement en moins de deux heures. Les larves du premier stade, âgées d'un jour ou deux, supportent mieux un refroidissement analogue que celles écloses seulement depuis quelques heures : 30 % survivent.

En résumé, le froid n'altère pas la vitalité des œufs en repos hivernal ou diapause vraie; il peut, chez ces derniers, provoquer une rupture de diapause partielle. Les œufs dont l'embryon a repris son développement ont une résistance au froid plus faible mais encore très appréciable; ce stade d'évolution n'étant pas atteint, dans la nature, avant le mois d'avril, il ne faut pas s'attendre à voir périr les œufs de cette manière : la température du sol à quatre ou cinq centimètres de profondeur ne risque pas, en effet, d'atteindre  $-7^{\circ}$  C. à cette époque sous le climat atlantique.

De même, une gelée blanche survenant au moment de l'éclosion ne peut pas détruire les *Locusta*, les œufs prêts à éclore supportant parfaitement  $-7^{\circ}$  durant 5 heures.

III. — *Résistance à l'immersion des œufs à différents stades de développement et à différentes températures.*

Dans les expériences qui suivent, les œufs isolés se sont toujours comportés de façon identique aux oothèques entières.

1° *Oothèques immergées* (1) *à la température du laboratoire* (10 à 20° C.) :

a) *Oothèques immergées 24 heures après la ponte* (2) : l'embryon est encore pratiquement invisible. Le vitellus se coagule après quelques jours d'immersion et les œufs sont tués invariablement.

Dans toutes les expériences ultérieures, l'immersion des oothèques a été réalisée au moins 8 jours après la ponte.

b) *Oothèques en diapause vraie submergées pendant 111 jours* (du 12-10-46 au 29-1-47) : mis en incubation sur sable humidifié, à 30° C., tous les œufs ont éclos 22 jours plus tard, alors que les témoins conservés à la même température éclosent 13 à 14 jours après la mise en incubation.

Le 29 janvier, les témoins avaient, en effet, achevé leur diapause réelle, le retard à l'éclosion que présentaient les œufs traités pourrait s'expliquer par un allongement de leur période de diapause réelle.

c) *Ooothèques en diapause vraie submergées pendant 210 jours* (du 12-10-46 au 8-5-47) : les témoins non submergés sont prêts à éclore, la pigmentation des yeux transparait sous le chorion. Les embryons des œufs immergés, par contre, n'ont pas évolué et sont toujours au stade initial.

Mis en incubation à 34° C., le 8-5-47, ils ont éclos 10 jours plus tard, leur diapause réelle était donc terminée.

d) *Oothèques en repos hivernal placées dans l'eau au mois de mars 1947* : elles étaient encore vivantes en fin juin, les embryons ne s'étaient pas développés alors que les témoins non immergés étaient éclos depuis le début de mai.

En novembre 1947, ces œufs sont encore au même état de développement; mis en incubation à 30° C., ils éclosent une douzaine de jours plus tard.

(1) Les oothèques ont été placées dans de petits cristallisoirs sous 3 à 4 cm d'eau. Aussitôt après la ponte l'oothèque flotte, mais après quelques jours sa densité devient supérieure à 1.

(2) Il faut toujours attendre vingt-quatre heures après la ponte pour déterrer une oothèque; plus tôt, la masse spumeuse qui l'enrobe n'aurait pas atteint sa consistance définitive.

2° *Oothèques immergées à température élevée : 30 à 35° C. :*

a) Œufs en état de repos hivernal (les témoins sur sable humide à la même température éclosent en 12 ou 13 jours), 3 oothèques ont été mises en expérience : A, B et C.

— Après 7 jours d'immersion : les œufs de A et B n'ont pas évolué, par contre, quelques œufs de C sont au début de la phase de retournement embryonnaire.

— Après 17 jours : les œufs de A et B n'évoluent toujours pas ; une partie de ces œufs placés sur sable humide à la même température a éclos 14 jours plus tard sans déchet.

— Après 20 jours, les œufs A et B sont toujours au même état, une partie des œufs de C a « éclos » dans l'eau, le développement embryonnaire s'est donc réalisé entièrement pour quelques œufs, malgré l'immersion ; ces œufs étaient fendus longitudinalement, la rupture du chorion a vraisemblablement entraîné une mort rapide des larvules (1) ; plusieurs, cependant, étaient complètement dégagées de l'œuf et avaient effectué dans le liquide la mue intermédiaire (les tibias postérieurs seuls n'étaient pas débarrassés de la membrane embryonnaire). Ce fait paradoxal pourrait s'expliquer mécaniquement, en raison de l'extrême turgescence de la larvule ; il s'est produit vraisemblablement après la mort de celles-ci. Les œufs de C non « éclos » étaient demeurés au stade initial comme ceux de A et B.

— Après 60 jours d'immersion à 30° C., les œufs restant de A, B et C sont toujours vivants et au même état de développement (fig. 1). Remis sur sable humide, ils ont tous éclos 13 à 14 jours après.

b) Œufs dont l'embryon achève le retournement (œufs en repos hivernal ayant subi 4 jours d'incubation à 30°).

— Après 10 jours d'immersion (les témoins non immergés sont éclos depuis la veille), l'embryon est entièrement développé et les taches oculaires sont bien apparentes à travers le chorion. Une partie de ces œufs fut placée sur sable humide ; tous ont éclos de 12 à 13 jours plus tard (alors que des œufs dont l'embryon est sensiblement au même état de développement éclosent normalement en 4 ou 5 jours, s'ils sont placés dans les mêmes conditions). Les œufs traités ont donc eu durant l'immersion une évolution un peu plus lente que les témoins non traités (5 jours) et durant l'incubation sur sable, l'éclosion fut très retardée (8 à 9 jours) par rapport à des œufs analogues mais non immergés antérieurement.

— Après 32 jours d'immersion : le chorion de tous les œufs

(1) Les parties pigmentées de la cuticule sont roses.

restant éclate et les larvules complètement formées sont mortes, mais cette fois sans se dégager de l'œuf.

c) Œufs dont l'embryon a achevé le retournement, la tête atteignant le pôle antérieur de l'œuf.

— Après 10 jours d'immersion l'embryon a achevé son développement, les témoins sont éclos depuis 6 jours.

Placés sur sable humidifié, les œufs éclosent seulement après 12 jours.

— Après 28 jours d'immersion, les œufs se fendent longitudinalement et, comme précédemment, les larvules meurent dans l'œuf.

En résumé, les œufs immergés à 30° C. ne se développent pas si l'embryon n'a pas amorcé son retournement avant l'immersion (1); par contre, si l'embryon a commencé son retournement, son développement se poursuit dans l'eau jusqu'à l'éclosion, mais ceci plus lentement que sur sable humide (à la même température); finalement, l'œuf éclate et la larvule meurt en prenant l'aspect rosé que REKALO avait signalé. Ces résultats permettent donc de concilier les faits avancés par NIKOLSKY avec les observations des autres auteurs.

Les conditions nécessaires à la mort des œufs sont, pour NIKOLSKY : un séjour prolongé des oothèques dans l'eau et une crue survenant en mai, lorsque les larves sont formées dans les œufs; mes expériences montrent que cette dernière condition n'est pas nécessaire, il suffit en effet que le retournement embryonnaire soit amorcé. Les oothèques que j'ai récoltées à Pierroton (cf. p. 27) étaient certainement dans ce cas, leur seconde submersion étant survenue à l'époque du début de la réactivation embryonnaire; ces œufs ont éclos tardivement mais normalement, car le terrain s'est ressuyé avant l'éclatement des œufs.

Ce fait (comme d'ailleurs les expériences) montre que les œufs prêts à éclore sont susceptibles d'attendre des conditions meilleures; il y a là un véritable arrêt de développement précédant l'éclosion. Sa durée est cependant limitée, puisqu'après un mois à 30° C. (2) dans l'eau, le chorion se fend. Ces conditions de température et d'immersion ont fort peu de chances de se trouver réunies dans la région landaise.

Les essais d'immersion en laboratoire montrent également l'extraordinaire résistance des œufs en diapause ou en repos

(1) Le cas de l'oothèque C qui a éclos partiellement dans l'eau, à 30°, peut s'expliquer par le fait que ces œufs devaient être en retournement avant l'immersion. Tous les œufs d'une même oothèque ne sont pas obligatoirement au même état de développement.

(2) Température constante nuit et jour.

hivernal, quelle que soit la température (1) à laquelle ils sont soumis. Ceux-ci ont survécu à un séjour de 210 jours dans l'eau et il est fort probable que cette vitalité se maintienne plus longtemps encore, voire même pendant plusieurs années. Il n'est pas impossible qu'une certaine proportion des oothèques déposées au bord des étangs reste submergée au cours d'une année très humide et éclore deux ans après la ponte.

N'y aurait-il pas là un nouveau facteur de l'apparition du grégarisme : l'accumulation des individus étant accrue par l'éclosion simultanée des pontes de deux années consécutives?

En conclusion, dans le sud-ouest de la France, les œufs du Criquet migrateur sont invulnérables au froid et à l'immersion.

(Institut Pasteur, Paris, décembre 1947.)

---

(1) La température maximum que peuvent supporter les œufs de *Locusta* n'a pas été déterminée, mais je puis affirmer qu'elle est supérieure à 42° C.