



**Maturation sexuelle et fonctionnement ovarien de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) [Orthoptères, Acrididae, Gomphocerinae], acridien ravageur de l'état du Mato Grosso (Brésil)**

par

My Hanh LAUNOIS-LUONG et Michel LECOQ

---

## LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS

<b>CE</b>	Commission Européenne
<b>CIRAD</b>	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
<b>EMPRAPA</b>	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
<b>GERDAT</b>	Département de gestion, recherche, documentation et appui technique du CIRAD
<b>NMA</b>	Núcleo de Monitoramento Ambiental et de Recursos Naturais por Satélite
<b>PRIFAS</b>	Acridologie opérationnelle - Ecoforce® internationale

\* \*

\*

LAUNOIS-LUONG M. H. &amp; LECOQ M., 1995

*Maturation sexuelle et fonctionnement ovarien de Rhammatocerus schistocercoides (Rehn, 1906) [Orthoptères, Acrididae, Gomphocerinae], acridien ravageur de l'état du Mato Grosso (Brésil).— D. 508, CE : Bruxelles / CIRAD-GERDAT-PRIFAS : Montpellier / NMA-EMBRAPA : Campinas.— 14 p. (Doc. multigr.).*

Mots clés: *Rhammatocerus schistocercoides*, acridiens, maturation sexuelle, fonctionnement ovarien, Brésil.

© CIRAD-GERDAT-PRIFAS, 1995

## REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'un financement de la Commission européenne.

Les auteurs tiennent à remercier les organismes et personnalités qui ont facilité le bon déroulement de leur mission d'étude au Mato Grosso d'août à octobre 1994.

Ils remercient tout particulièrement le Secrétariat à l'agriculture de l'état du Mato Grosso pour son appui constant, M. Aristides Bittencourt Filho, Président du conseil de la société ALCOMAT, pour l'intérêt qu'il a manifesté pour les recherches entreprises et les facilités logistiques qui leur ont été offertes, M. Gonçalo Rodrigues de Farias et Clayton Salvador Teixeira, pour l'hospitalité dont ils ont pu bénéficier dans les locaux de la distillerie ALCOMAT, M. Ivanil Volpato, Président de la Chambre municipale de Comodoro, qui leur a apporté un appui matériel et moral précieux, Mme Marina Conceição P. e Silva, Directrice du service météorologique de Cuiabá, pour la communication de nombreuses informations météorologiques sur la Chapada dos Parecis.

## RESUME

La maturation sexuelle et le fonctionnement ovarien de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) ont été suivis en conditions strictement naturelles dans ses zones de pullulation au Mato Grosso. Débutant en fin de saison sèche, la maturation serait initiée sous influence photopériodique indépendamment des conditions pluviométriques. Les conséquences sur la dynamique des populations et le déterminisme des pullulations sont analysées.

## SUMMARY

Sexual maturation and ovaries activity of *Rhammatocerus schistocercoides* has been studied in the field in Mato Grosso, in its pullulation areas. Maturation starts by the end of the dry season, apparently related with photoperiodism and without relation to the first rains. Consequences on population dynamics and plague determinism are analyzed.

## TABLE DES MATIERES

LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS .....	II
REMERCIEMENTS .....	III
RESUME .....	III
SUMMARY .....	III
TABLE DES MATIERES .....	V
INTRODUCTION .....	1
1. MÉTHODOLOGIE .....	1
2. RÉSULTATS .....	3
2.1. La maturation sexuelle des populations .....	3
2.2. Le fonctionnement ovarien et ses particularités .....	4
DISCUSSION ET CONCLUSIONS .....	11
AUTEURS CITES .....	13

## LISTE DES ILLUSTRATIONS

## FIGURES

Fig 1.— Evolution de l'état de maturité sexuelle de la population femelle entre la fin août et le début du mois d'octobre 1994 (pourcentages des différents stades phénologiques des ovocytes 1 et 2). .....	5
Fig. 2.— Exemples de formations des structures pédicellaires dans les ovarioles de <i>Rhammatocerus schistocercoides</i> . .....	7
Fig. 3.— Evolution en conditions naturelles du nombre d'œufs par ponte (O) et du pourcentage d'ovarioles fonctionnels ( ) chez <i>R. schistocercoides</i> . ....	8

## TABLEAUX

TABLEAU I : Principales étapes du développement des ovocytes de <i>Rhammatocerus schistocercoides</i> en fonction de leur taille .....	3
TABLEAU II : Pourcentages des divers types de structures pédicellaires observées chez des populations nullipares en cours de maturation de <i>Rhammatocerus schistocercoides</i> .....	9
TABLEAU III : Pourcentages des divers types de structures pédicellaires observées chez des populations de <i>Rhammatocerus schistocercoides</i> en cours de ponte .....	10

## INTRODUCTION

*Rhammatocerus schistocercoides* (REHN, 1906) [Orthoptères, *Acrididae*, *Gomphocerinae*] est une espèce acridienne des zones de savanes et savanes arbustives, essentiellement cantonnée à l'état du Mato Grosso, au Brésil, où elle cause depuis une dizaine d'années d'importants préjudices, principalement sur les cultures céréalières et de canne à sucre (CARBONELL, 1988 ; COSENZA *et al.*, 1990).

Sa biologie et son écologie étaient jusqu'à présent assez mal connues (LECOQ & PIEROZZI Jr., 1994). Les larves comme les ailés présentent un comportement grégaire évident. Il y a une seule génération par an (COSENZA *et al.*, l.c.). La reproduction a lieu dans les zones les plus sableuses où se concentrent les pontes de la fin septembre à la mi-octobre et où apparaissent des bandes larvaires grégaires dès la deuxième quinzaine d'octobre. Les larves se développent lentement en saison des pluies, passant par 8 ou 9 stades (LECOQ & PIEROZZI Jr., sous presse). Les imagos apparaissent à partir de la mi-avril. Ils vivent en général regroupés en essaims grégaires qui délaissent partiellement les zones de biotopes de reproduction pour aller nomadiser pendant toute la saison sèche, de mai à fin août, dans l'ensemble des formations de savane et de savane arborée.

Les recherches entreprises au cours de ces dernières années nous ont montré que l'explication des pullulations intempestives de cette espèce ne pouvait être recherchée - contrairement aux hypothèses généralement en vigueur - dans le développement agricole accéléré des zones concernées à partir des années 80 (LECOQ & PIEROZZI Jr., 1993). En effet, ces pullulations ne constituent nullement un phénomène nouveau, ni par leur nature, ni par leur ampleur, ni par leur périodicité. On a simplement implanté des cultures dans des zones, antérieurement inhabitées, qui étaient des foyers traditionnels de pullulation de cette espèce. Tout indique qu'il faut plutôt chercher une explication à ces pullulations dans l'irrégularité pluviométrique interannuelle particulièrement importante en cours de saison sèche et en début de saison des pluies, précisément à l'époque de la maturation sexuelle des populations. La présente étude, conduite sur le terrain au Mato Grosso dans les zones de pullulations de cette espèce, a pour objectif de préciser les modalités de réalisation de cette phase reproductrice apparemment critique du cycle biologique de l'acridien.

## 1. MÉTHODOLOGIE

La zone retenue pour les études se situe au centre ouest du Mato Grosso, sur la Chapada dos Parecis, par 14° 16' S 59° 14' W, au voisinage du lieu dit Uirapuru, et couvre un périmètre d'environ 20 x 20 km. Il s'agit d'une zone typique de pullulation de *R. schistocercoides*. Le paysage est uniforme et le relief, très doucement ondulé, est entrecoupé de loin en loin par quelques rivières bordées de galeries forestières bien développées. Les principales formations végétales sont des savanes pures et des savanes arbustives ou arborées répondant localement aux dénominations de campo, campo-cerrado et cerrado, selon l'importance de la strate ligneuse. Les deux premières formations abritent les biotopes naturels de *R. schistocercoides* que l'on peut répartir en deux catégories : les biotopes de reproduction, d'une part, implantés sur sol sableux dans la grande majorité des cas et les biotopes de dispersion et de nomadisme de saison sèche, d'autre part, en rapport avec un sol plus lourd sablo-argileux. Ces biotopes font actuellement l'objet d'une étude cartographique détaillée par utilisation de l'imagerie satellitaire LANDSAT (MIRANDA *et al.*, 1994).

Depuis une dizaine d'années, des cultures ont été implantées dans la région, essentiellement sur les sols argilo-sableux. Les cultures de soja sont très largement majoritaires, mais on trouve également des cultures de riz, de maïs et de canne à sucre. On rencontre localement de l'élevage de bovins sur pâturages artificiels essentiellement créés à base de *Brachiaria* sp.

Le climat régional est caractérisé par l'alternance d'une saison des pluies de septembre à avril, et d'une saison sèche de 4 à 5 mois, de mai à août. Les pluies annuelles sont en moyenne de 2 000 mm (de mai à août ou septembre). Des pluies importantes (100, voire 200 mm certains mois) peuvent assez fréquemment survenir en saison sèche pendant laquelle l'irrégularité de la pluviométrie (en particulier vers la fin d'août et septembre) est une caractéristique importante. Les températures moyennes mensuelles sont modérées par l'altitude, de l'ordre de 600 m, et comprises entre un maxima de 24,0°C en octobre et un minima de 20,3°C en juillet.

L'époque choisie pour l'étude correspond à la fin de la saison sèche et au tout début de la saison des pluies 1994-95. Les premières observations, début septembre, se situent en fin de saison sèche. Seule une petite pluie de 13 mm est tombée le 22 juillet. Les pluies régulières surviendront à partir du 6 septembre et se poursuivront pendant le reste du mois. Au total, la pluviométrie de septembre sera de 69 mm, tout à fait comparable à la "normale" qui est de 66 mm calculée sur la période 1987-92, seule période de référence disponible. Le couvert végétal graminéen est globalement sec début septembre, mais le pourcentage de parties vertes dans les touffes de graminées est loin d'être nul. Il a été évalué entre 10 et 20 %. Avec l'arrivée des premières pluies, la végétation reverdit rapidement et le pourcentage de parties vertes au niveau de la strate graminéenne atteint en moyenne 50 % à la fin septembre, avoisinant les 100 % dans certaines zones brûlées. Dans les zones de cultures, le sol est par contre généralement labouré et nu (à l'exception des champs de canne).

Durant tout le mois de septembre 1994, les essaims de *R. schistocercoides* ont été nombreux. D'une superficie de quelques hectares en général, ils nomadisent au gré des vents, se déplaçant tous les jours, en fonction des conditions thermiques, de quelques centaines de mètres à deux ou trois kilomètres.

Des observations comportementales et des échantillonnages journaliers ont été effectués sur ces populations. Des dissections d'ovaires ont été pratiquées sur une vingtaine de femelles par jour en début de maturation, puis sur une quarantaine au voisinage de la première ponte. Environ 650 femelles ont ainsi été étudiées selon la technique classique d'analyse de l'état des ovaires des femelles d'acridiens dans la nature (LAUNOIS, 1972 ; LAUNOIS-LUONG, 1976). Pour suivre l'avancement de la maturation sexuelle et analyser le mode de fonctionnement ovarien, les critères suivants ont été utilisés :

- nombre d'ovarioles par femelle,
- état des deux premiers ovocytes de chaque ovariole : présence ou absence de dépôt vitellin et taille (selon des classes indiquées dans le tableau I),
- nombre d'ovarioles fonctionnels (avec ovocytes 1 et 2 à un stade normal de croissance sans trace de régression),
- présence et nombre de traces de ponte ou de corps de régression discernables à la base des ovarioles.

**TABLEAU I :** Principales étapes du développement des ovocytes de *Rhammatocerus schistocercoides* en fonction de leur taille.

Etape	L D
Début de vitellogenèse	1,5 x 0,25 mm
vitellogenèse 1/4	2 x 0,6 mm
vitellogenèse 1/2	3 x 0,7 mm
vitellogenèse 3/4	4 x 0,9 mm
vitellogenèse maximale	5 x 1,4 mm
ovocyte chorionné	7,5 x 1,6 mm

L, longueur de l'ovocyte  
D, diamètre de l'ovocyte

Divers problèmes d'interprétation des structures observées se sont posés. Ils ont pu être résolus à mesure de l'étude et seront discutés plus loin. On notera que les traces de matière spumeuse sur les valves de l'oviscapte des femelles sont très peu visibles et ne peuvent être utilisées pour déterminer si la femelle a pondu ou non. On rejoint là les conclusions de M. BECKER (c.p., 1993) sur *Rhammatocerus conspersus* (BRUNER, 1904).

## 2. RÉSULTATS

### 2.1. La maturation sexuelle des populations

Le suivi comportemental des populations sur le terrain montre que pendant les trois premières semaines du mois de septembre 1994 les populations sont encore, pour l'essentiel, en phase de nomadisme. Aucune activité sexuelle n'est observée. Les essais progressent régulièrement par vol. C'est seulement vers le 20 septembre que les premiers accouplements sont notés. Ils se généralisent vers le 26. Finalement, entre le 28 et le 30 septembre, les populations changent massivement de comportement. L'activité de nomadisme s'arrête. Les essais deviennent sédentaires ; les accouplements sont maintenant généralisés et l'activité de ponte très spectaculaire. Les femelles sont rassemblées au sol en groupes de plusieurs centaines par mètre carré. Il nous a été donné d'observer un rassemblement de plus de mille femelles pondeuses sur un seul mètre carré. Les mâles circulent au sol entre les groupes de femelles et s'accouplent. Une partie de la population effectue pendant toute la journée des vols tourbillonnants au-dessus du site de ponte. Après 3 ou 4 jours, la grande majorité de la population des essais étudiés a pondu. Ces essais reprennent alors leur activité de nomadisme, vraisemblablement jusqu'au moment du dépôt de la deuxième ponte à laquelle nous n'avons pu assister, les observations ayant dû être interrompues.

L'analyse du processus de maturation de la population a été réalisée d'une façon détaillée grâce à l'examen régulier de l'état des ovaires. L'appareil reproducteur femelle de *R. schistocercoides* est similaire à celui des autres acridiens. C'est un organe paire constitué de deux ovaires, lesquels sont composés d'un certain nombre de tubes ovariolaires où sont différenciés les ovocytes. Chez cette espèce, le nombre moyen d'ovarioles par femelle, mesuré sur une soixantaine d'individus, est de 52,0 (écart-type 3,3, extrêmes 44 et 60). Au Mato Grosso, LAUNOIS en 1984 dénombre 56 ovarioles (extrêmes 51 et 60) et DURANTON & LAUNOIS-LUONG, en 1987, indiquent une valeur proche de 55 (extrêmes 50 et 60).

Dès le début des observations, le 31 août 1994, 20 % des femelles présentent des ovocytes 1 en début de vitellogénèse (début de croissance de l'ovocyte 1 et dépôt de vitellus jaunâtre). La maturation sexuelle a donc vraisemblablement été déclenchée dès la deuxième quinzaine du mois d'août, en pleine saison sèche et bien avant les premières pluies de la saison (Fig. 1A).

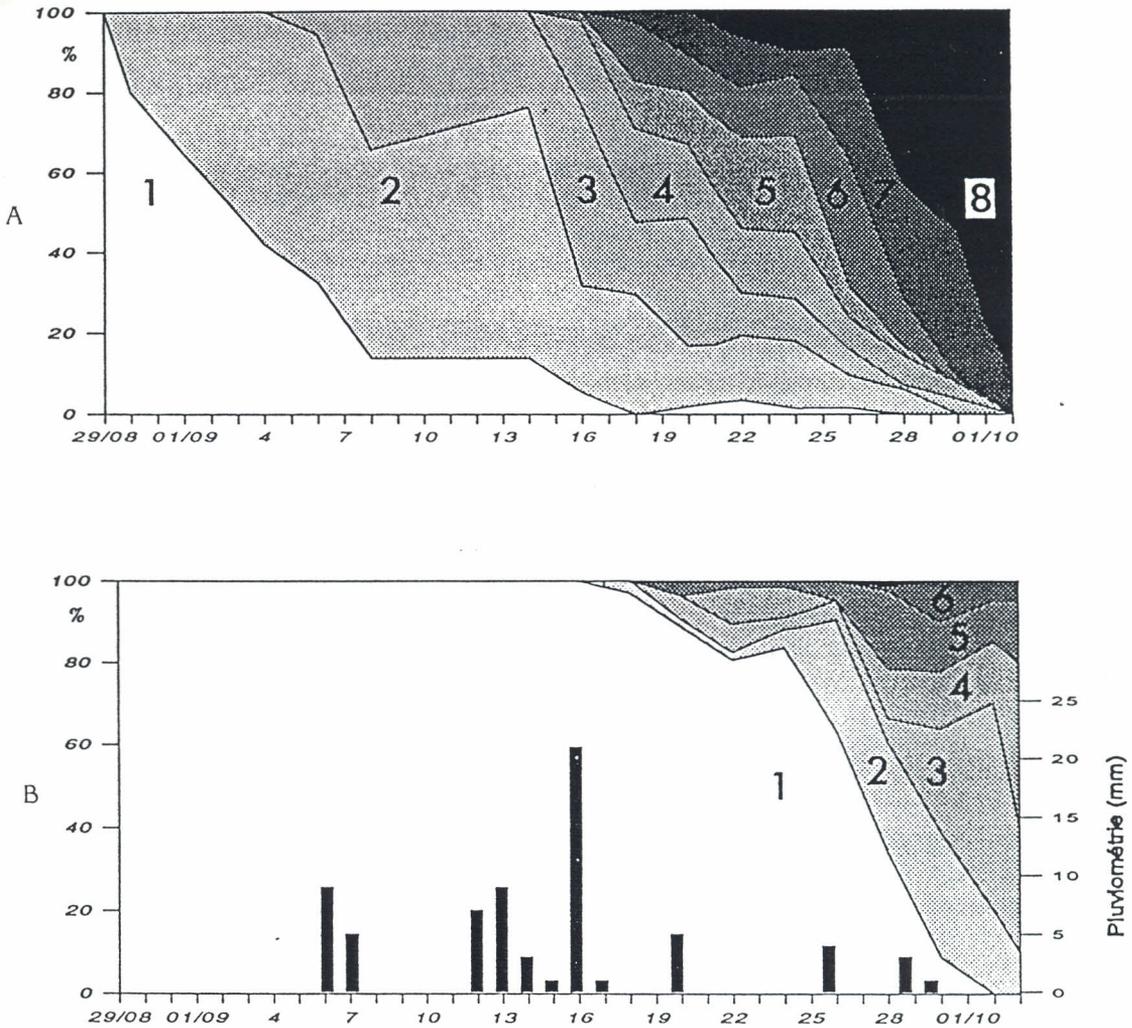
Le pourcentage de femelles en début de vitellogénèse passe à 56 % le 4 septembre. Le 10, 53 % des femelles présentent des ovaires avec des ovocytes 1 de taille égale au quart de leur taille maximale. Le stade vitellogénèse 1/2 est atteint le 16, le stade 3/4 le 17, la taille maximale le 19 et le stade "œuf chorionné" (où les ovocytes de taille maximale sont entourés du chorion) est atteint le 20 septembre. Les premières pontes sont notées le 22 septembre (date à laquelle 5 % des femelles disséquées ont déposé leur première ponte). Ce n'est cependant qu'entre le 28 et le 30 septembre que la grande majorité de la population dépose sa première ponte. Quelques femelles continuent à pondre dans les jours qui suivent. Une très faible proportion des femelles - moins de 5 % - reste immature jusqu'au 26 septembre et n'a donc dû réaliser sa première ponte que vers la fin du mois d'octobre 1994.

Au niveau des ovocytes de rang 2, les premiers signes de vitellogénèse apparaissent dès le 19 septembre chez 5 % des femelles (Fig. 1B). Juste après la première ponte, le 1er octobre, 15 % des femelles présentent un ovocyte de rang 2 en début de vitellogénèse, 30 % en vitellogénèse 1/4, 35 % en vitellogénèse 1/2, 5 % en vitellogénèse 3/4 et finalement chez 5 % des femelles les ovocytes 2 ont déjà atteint leur taille maximale. Dans ces conditions, il est vraisemblable que la deuxième ponte doit intervenir relativement rapidement après la première. En se basant sur un cycle de vitellogénèse d'un mois pour l'ovocyte 1 et un chevauchement d'une quinzaine de jours des deux cycles, on peut estimer que la deuxième ponte a dû survenir entre le 10 et le 15 octobre 1994. Il est vraisemblable qu'il n'y a pas d'autres pontes dans la majorité des cas. Nos observations de terrain ont montré que le niveau des populations imaginaires baisse rapidement, chaque année, à partir de la mi-octobre. Une éventuelle troisième ponte ne peut concerner qu'une très faible fraction de la population. Si de telles pontes étaient observées fin octobre, elles devraient correspondre aux quelques individus ayant démarré leur maturation très tardivement, fin septembre.

## 2.2. Le fonctionnement ovarien et ses particularités

L'étude du fonctionnement ovarien de *R. schistocercoides* révèle une particularité unique : la présence de "corpuscules" placés au niveau du pédicelle ovariole pouvant être confondus, au premier abord, avec les classiques traces de ponte (ou corps blancs) et corps de régression (ou corps oranges). Ces deux types de structures se forment, en effet, à la base des ovarioles chez la très grande majorité des acridiens. Les premières témoignent de la production d'un œuf ; les secondes indiquent une dégénérescence de l'ovocyte avant la ponte (PHIPPS, 1949 ; SINGH, 1958 ; ROUSSILHON & LAUGÉ, 1975).

Les traces de ponte correspondent aux restes du manchon de cellules nourricières folliculaires qui entouraient l'ovocyte en croissance. Ces restes sont retenus à la base du pédicelle ovariole après l'ovulation de l'ovocyte chorionné dans les oviductes. Ils sont d'abord distendus et blanchâtres puis se tassent rapidement, sous la pression de la croissance de l'ovocyte sus-jacent, en un anneau jaunâtre (Fig. 2 et 3). Le fonctionnement ovarien est de type panoïstique : tous les œufs d'une même ponte sont issus d'un même rang ovocytaire. De ce fait, le nombre total de traces de ponte appartenant à un même rang ovocytaire indique le nombre d'œufs produits au cours d'une même ponte. En conséquence, le nombre de traces de pontes superposées dans un même ovariole indique le nombre de pontes effectuées (LAUNOIS, 1972 ; LAUNOIS-LUONG, 1978 ; 1979).



**Fig 1.**— Evolution de l'état de maturité sexuelle de la population femelle entre la fin août et le début du mois d'octobre 1994 (pourcentages des différents stades phénologiques des ovocytes 1 et 2).

A, évolution de l'ovocyte de rang 1  
B, évolution de l'ovocyte de rang 2

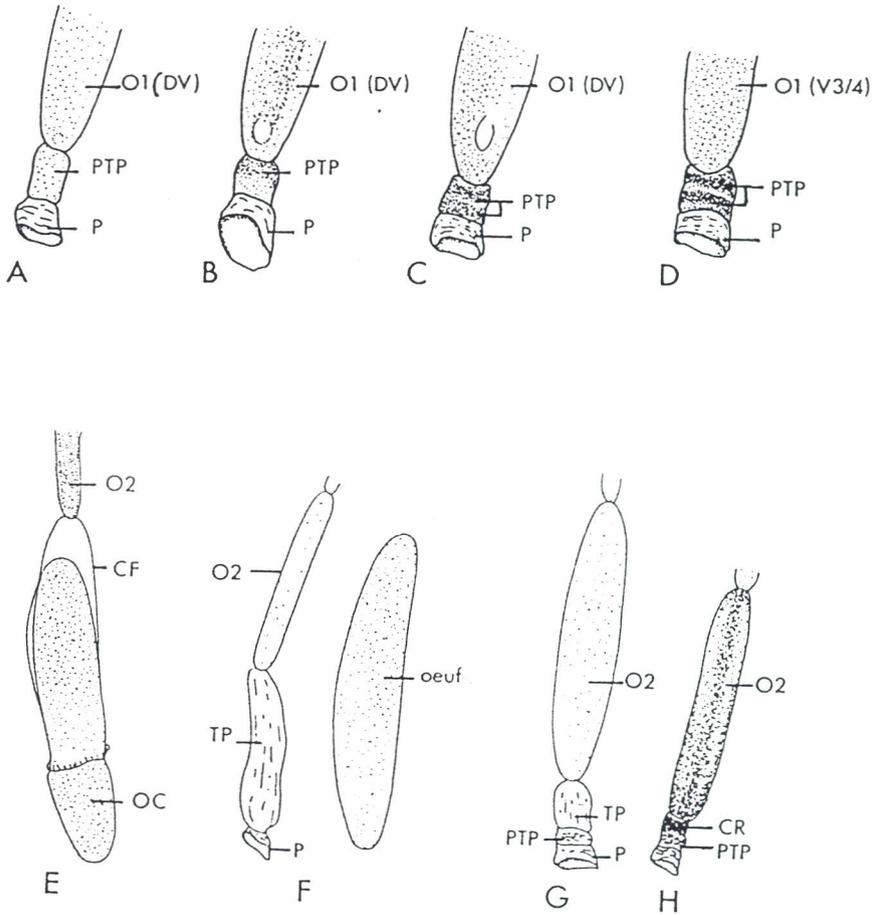
- 1, ovocyte en pré-vitellogénèse (PV)
- 2, ovocyte en début de vitellogénèse (DV)
- 3, 4, 5 ovocyte ayant atteint le quart, la moitié ou les trois-quarts de sa taille maximale (V1/4, V1/2, V3/4)
- 6, ovocyte ayant atteint sa taille maximale (Vmax)
- 7, ovocyte chorionné (OC)
- 8, première ponte effectuée, l'ovocyte 1 est remplacé par une trace de ponte ("corps blanc" en cas de réussite de la ponte ou "corps orange" en cas de régression).

En cas d'échec de la maturation ovocytaire, qui peut survenir à n'importe quelle étape de la vitellogénèse - y compris lorsque l'ovocyte est chorionné - l'ovocyte se résorbe. Une grande partie du vitellus de chaque ovocyte en cours de dégénérescence est récupérée par l'organisme. Restent les enveloppes cellulaires et des pigments vitellins colorés en rouge orangé qui vont constituer le corps de régression.

Chez *R. schistocercoides*, pendant la plus grande partie de la saison sèche le développement ovarien est bloqué. Les ovocytes demeurent en prévitellogénèse de la mi-avril à la mi-août. Ils sont blancs, translucides et mesurent 1,25 à 1,5 mm de longueur pour 0,2 à 0,25 mm de diamètre (Tableau I). La base du pédicelle est nette. Avec la reprise du fonctionnement ovarien, quand le vitellus commence à se déposer dans l'ovocyte, on observe au niveau des pédicelles de la presque totalité des ovarioles, un , et parfois deux anneaux jaunâtres superposés, d'aspect gélatineux (Fig. 2). L'ovocyte 1, en début de vitellogénèse, est alors surmonté par 25 à 26 jeunes ovocytes en formation, précédant le filum terminal. Lorsque l'ovocyte atteint le quart de sa croissance (stade V1/4), deux (rarement trois) anneaux jaune orangé (voire rouges), plus denses, de la largeur de l'ovocyte en croissance, se forment chez la plupart des femelles.

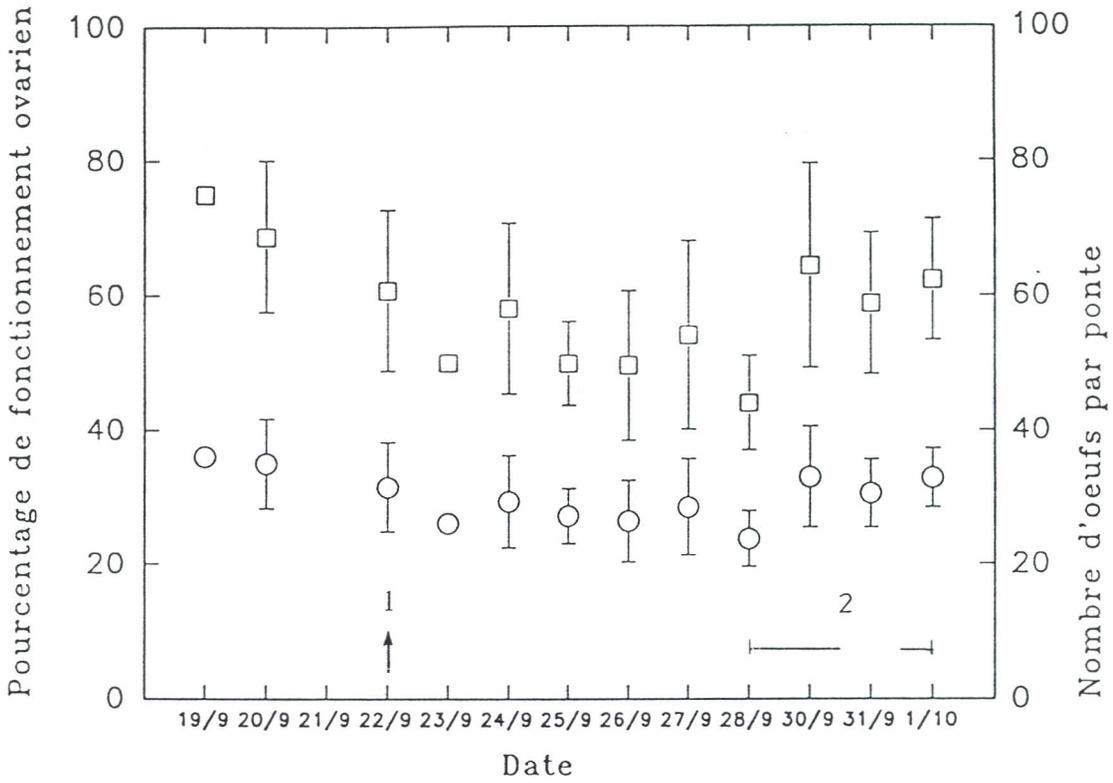
L'hypothèse d'un fonctionnement ovarien très précoce, réussi ou non, est douteuse car il s'agit manifestement d'individus jeunes, nullipares. Leur intégrité physique est attestée par des valves génitales dépourvues de traces de terre ou de matière spumeuse, présentant des bords non émoussés et une pilosité intacte indiquant l'absence de tentative de forage de trou de ponte. La dissection révèle un système trachéen bien développé, des ovocytes jeunes et sains, en formation, un germarium non épuisé. Par ailleurs, ces formations sont quasi générales et se retrouvent chez la plupart des femelles alors que toutes les études de terrain (en particulier l'étude comportementale décrite plus haut, ainsi que l'évolution de la pigmentation du tégument) montrent que la maturation des populations s'effectue progressivement au cours du mois de septembre pour aboutir à la première ponte vers la fin du mois. Sans avoir d'explication, ni sur l'origine, ni sur la nature de ces corpuscules, nous les assimilons à des "pseudo-traces de ponte" (PTP, ou pseudo-corps blancs) et à des "pseudo-corps de régression" (PCR, ou pseudo-corps oranges). Un œil exercé peut distinguer dans la plupart des cas ces formations des véritables traces de ponte ou de régression. Néanmoins, un risque de confusion existe surtout chez les individus matures. A noter que les oviductes et les glandes accessoires produisent un mucus blanchâtre, mais non opaque, que l'on élimine facilement avec du liquide physiologique de dissection.

Pendant la phase de vitellogénèse et avant la toute première ponte, observée du 13 au 19 septembre 1994, les pourcentages des différentes structures se trouvant à la base des pédicelles ovariolaires de 111 femelles sont donnés dans le tableau II. A cette période, près de la moitié de l'effectif des femelles (43,6 %) est alors en début de vitellogénèse ; quelques rares individus (0,9 %) sont déjà prêts à pondre. Les pseudo-traces de ponte et de régression n'existent pas chez les individus en prévitellogénèse (PV) ; elles n'apparaissent qu'à partir du stade début de vitellogénèse (DV) où ces dépôts sont alors presque systématiques (95,8 % des individus en DV). Les pseudo-traces de ponte (PTP) s'observent surtout chez les femelles en début de vitellogénèse. Les pseudo-corps de régression (PCR) sont plus fréquents chez les femelles à un stade de maturité plus avancé (V1/4 et V1/2). Il y a toutefois des cas de "PCR" formés chez les femelles en début de vitellogénèse. Chez ces dernières, en particulier, on peut également rencontrer quelques cas de mélange de PTP et de PCR.



**Fig. 2.**—Exemples de formations des structures pédicellaires dans les ovarioles de *Rhammatocerus schistocercoides*.

- A. Ovocyte (O1) en tout début de vitellogénèse. Dépôt de vitellus jaune très pâle et pseudo-trace de ponte (PTP) blanchâtre.
- B. L'ovocyte, toujours en début de vitellogénèse (DV), se remplit de vitellus jaune. La PTP est plus dense.
- C. La PTP se duplique tout en devenant plus jaunâtre.
- D. La PTP se colore en jaune orangé, parfois en rouge. L'ovocyte est au quart de sa croissance (stade V1/4).
- E. Ovulation : l'ovocyte chorionné (OC) passe dans l'oviducte tout en se débarrassant de l'enveloppe de cellules folliculaires (CF) qui l'entourait.
- F. Trace de ponte véritable (TP) immédiatement après l'ovulation de l'ovocyte 1.
- G. Pseudo-trace de ponte et trace de ponte véritable superposées ; l'ovocyte 2 est normalement développé et au trois-quart de sa croissance.
- H. Pseudo-trace de ponte (jaunâtre homogène) et corps de résorption (rouge orangé granuleux) superposés. L'ovocyte 2 est en cours de régression (rétovitellogénèse).



**Fig. 3.**—Evolution en conditions naturelles du nombre d'œufs par ponte (O) et du pourcentage d'ovarioles fonctionnels (□) chez *R. schistocercoides*.

Déterminations par examen de l'état des ovaires chez des femelles ayant effectivement pondu ou présentant des œufs chorionnés dans les oviductes et prêts à être déposés.

Moyenne et écart type.

1, début des pontes ;

2, période principale de ponte

**TABLEAU II** : Pourcentages des divers types de structures pédicellaires observées chez des populations nullipares en cours de maturation de *Rhammatocerus schistocercoides*.

Etat de l'ovocyte 1	Types de structures pédicellaires				Effectif disséqué
	Normal	PTP	PTP+PCR	CR+PCR	
PV	100	0	0	0	7
DV	4.2	60.3	16.9	18.7	48
V1/4	0	4.3	0	95.7	23
V1/2	5.6	5.6	5.6	82.7	18
V3/4	0	9.1	9.1	81.8	11
Vmax	0	33.3	0	66.7	3
OC	0	0	(100.0)	0	1
Total	9.0	29.7	10.0	51.3	111

- Normal : dans un ovariole normal le pédicelle est net, l'ovocyte en croissance occupe la place la plus basale ; aucune structure particulière n'est visible chez les individus nullipares ; chez les individus ayant pondu, on trouve normalement au niveau du pédicelle des traces de pontes et/ou des corps de résorption classiques ;
- PTP : pseudo-trace de ponte ;
- PTP+PCR : association des deux pseudo-structures (pseudo-corps de résorption et pseudo-trace de ponte) ;
- CR+PCR : régression vraie ou non sur un cycle ovocytaire entier (corps de régression et pseudo-corps de régression n'ayant pu être distingués) ;
- PV : ovocyte en pré-vitellogénèse ;
- DV : ovocyte en début de vitellogénèse ;
- V1/4 à Vmax : stades de croissance de l'ovocyte ;
- OC : ovocyte chorionné ;
- P1 : ovocyte de rang 1 ayant été pondu.

Du 27 septembre au 1er octobre, la population est majoritairement en ponte. L'examen de ces mêmes structures pédicellaires a été réalisé chez 176 femelles (Tableau III). Globalement, les femelles ovigères (classe "œuf chorionné") ou ayant pondu représentent les trois-quarts de l'effectif. La moitié environ présente une régression, vraie ou fausse, sur tout un étage ovocytaire. Pour les femelles encore nullipares, de PV à Vmax compris, 60 % présentent un corps de régression ou un pseudo-corps de régression.

L'importance des véritables régressions ovocytaires peut être facilement appréciée par l'étude du rendement ovarien chez les femelles pares ou ovigères. Le rendement ovarien se mesure par le nombre d'œufs produits à chaque ponte et/ou par le pourcentage d'ovarioles fonctionnels. Structurellement, le nombre d'œufs par ponte est limité par le nombre d'ovarioles.

La figure 1 retrace l'évolution de la production des œufs des femelles pares du 19 septembre au 1er octobre 1994, appréciée par examen de l'état des ovaires. La première femelle ovigère a été observée le 19 septembre, la première ponte le 22. Comme nous l'avons vu précédemment, les pontes se généralisent à partir du 28. Au total, 184 femelles pares ont été disséquées. Les études ont été interrompues juste avant le dépôt des toutes premières deuxièmes pontes par quelques individus très précoces. Le nombre moyen d'œufs par ponte est de 30,9 (écart-type 6,4 ; extrêmes 16 et 46). Dans le détail, on constate une variation d'un jour à l'autre du nombre moyen d'œufs par ponte sans que l'on puisse dégager une tendance générale vers la hausse ou la baisse. Le pourcentage d'ovarioles fonctionnels, quotient entre le nombre d'œufs par ponte et le

nombre d'ovarioles, est en moyenne de 58,9 % (extrêmes 46 et 69 %). Les variations interindividuelles du nombre d'ovarioles étant faibles, les mêmes oscillations d'un jour à l'autre du rendement ovarien traduisent seulement les oscillations du nombre d'œufs par ponte.

**TABLEAU III** : Pourcentages des divers types de structures pédicellaires observées chez des populations de *Rhammatocerus schistocercoides* en cours de ponte.

Etat de l'ovocyte		Types de structures pédicellaires				Effectif disséqué
1	2	Normal	PTP	PTP+PCR	CR+PCR	
PV	-	0	0	0	0	0
DV	-	0	0	0	100.0	5
V1/4	-	0	0	0	100.0	5
V1/2	-	0	0	0	100.0	9
V3/4	-	50.0	0	0	50.0	4
Vmax	-	75.2	0	0	24.8	20
OC	-	71.6	0	0	28.4	49
P1	DV	100.0	0	0	0	4
P1	V1/4	54.4	0	0	45.6	22
P1	V1/2	48.8	0	8.5	42.7	21
P1	V3/4	48.6	0	7.1	44.3	25
P1	Vmax	45.9	0	8.2	42.7	21
P1	OC	100.0	0	0	0	1
Total		54.8	0	2.6	186	111

Légendes : cf. Tableau II.

(NB. l'état des ovocytes 2 n'a pas été noté pour les femelles nullipares).

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les données obtenues, en un peu plus d'un mois d'observations de terrain (août à octobre 1994) dans les zones de pullulations de *Rhammatocerus schistocercoides* au Mato Grosso, permettent de préciser le phénomène de maturation sexuelle des populations et apportent des informations originales sur le mode de fonctionnement ovarien de cette espèce.

Ainsi que cela était déjà connu (CARBONELL, 1988 ; COSENZA *et al.*, 1990 ; LECOQ et PIEROZZI Jr., 1994) et que nos propres observations de terrain (réalisées entre 1992 et 1994) l'ont confirmé, les imagos de *R. schistocercoides* sont immatures pendant toute la saison sèche, depuis la mue imaginale qui se déroule vers la mi-avril. Les femelles présentent des ovaires juvéniles, petits et blanchâtres, sans aucune trace de dépôt vitellin dans les ovocytes.

Nos données permettent d'assurer que la maturation sexuelle est déjà commencée à la fin du mois d'août. Elle se poursuit pendant un mois environ et se termine par un dépôt massif des premières pontes vers la fin septembre. Le dépôt des pontes est généralisé et synchrone, la plupart se déroulant sur un intervalle de 4 jours.

Le point fondamental de ce processus de maturation réside certainement dans le fait qu'il débute au cours de la deuxième quinzaine du mois d'août, c'est-à-dire en pleine saison sèche. En effet, à la fin du mois d'août et début septembre, alors que l'on enregistre déjà un pourcentage important (60 % environ) de femelles en début de vitellogénèse, la saison sèche dure depuis le mois de mai, et la dernière petite pluie de 13 mm remonte au 27 juillet. Le déclenchement du processus de maturation paraît indépendant des premières pluies qui ne commenceront à tomber que le 6 septembre et se poursuivront régulièrement durant tout le mois avec des valeurs voisines de la normale.

Le déterminisme du processus de maturation chez *R. schistocercoides* apparaît vraisemblablement photopériodique. La saison sèche doit être passée à l'état de diapause induite par la réduction de la durée du jour en avril et mai, au moment de la mue imaginale. Un tel fait est commun chez de nombreux acridiens de zones tempérées ou même tropicales (UVAROV, 1977), par exemple chez *Nomadacris septemfasciata* (Audinet-Serville, 1838) en Afrique (NORRIS, 1962). La rupture de la diapause est, quant à elle, souvent en rapport avec la variation saisonnière des conditions thermiques et pluviométriques et, en particulier, avec le retour des premières pluies (UVAROV, l.c.). Des cas sont cependant connus où la photopériode intervient aussi bien dans l'induction que dans la rupture de la diapause (UVAROV, l.c.). Dans le cas présent, la température varie saisonnièrement à l'intérieur de limites assez étroites (moyenne des maxima mensuels 29,0°C.  $\pm$  3,2, moyenne des minima mensuels 19,5°C  $\pm$  2,8) et la maturation sexuelle débute indubitablement plus d'une semaine avant les toutes premières pluies. Par ailleurs, le fait que nous ayons pu observer sur le terrain, aussi bien en 1992, 1993 et 1994, une chronologie identique du cycle biologique, en particulier quant aux dates des premières éclosions (même si les abondances respectives des populations étaient très variables), indique un début de maturation ovocytaire se produisant toujours vers la même date et milite en faveur d'un tel déterminisme photopériodique de la rupture de la diapause.

Si une telle hypothèse se confirmait, elle aurait des implications importantes quant à l'explication des pullulations de cette espèce. En effet, au Mato Grosso, les mois de saison sèche - de mai à septembre - sont ceux où la variabilité pluviométrique interannuelle est la plus forte. Les mois d'août et septembre en particulier peuvent aussi bien enregistrer une pluviométrie nulle que des pluies de 100 à 200 mm. Ainsi, la pluviométrie moyenne mensuelle en août (enregistrée sur une station proche de la zone

d'étude) est de  $24,9 \text{ mm} \pm 79,2$  et celle de septembre de  $31,4 \text{ mm} \pm 50,1$ . Par ailleurs, à cette époque de l'année, les feux (qui provoquent ensuite une repousse de la végétation très favorable à l'alimentation des criquets en saison sèche) ont également une ampleur très variable d'une année à l'autre. La maturation sexuelle étant déclenchée à date fixe va ainsi devoir se dérouler dans des conditions écologiques très diverses. La variabilité interannuelle des feux et de la pluviométrie pourrait en conséquence moduler largement le niveau des populations et expliquer les cycles de pullulations.

On peut percevoir que ces considérations ont des implications pratiques directes sur l'organisation des stratégies de lutte contre cette espèce. La surveillance des conditions écologiques à la période charnière fin de saison sèche/début de saison des pluies apparaît capitale. Elle devrait faire l'objet de notations systématiques afin de tenter de la relier au niveau des populations larvaires en cours de saison des pluies. La faiblesse du réseau de stations météorologiques devrait pouvoir être palliée par l'usage des données de télédétection spatiale pour le suivi phénologique des zones de savane servant de biotopes de reproduction au criquet.

L'analyse de l'état des ovaires et de la production des œufs de *R. schistocercoides* montre des régressions ovocytaires très fréquentes et importantes. Ces échecs de la vitellogenèse sont des signes physiologiques révélant que la qualité de l'environnement pour la maturation des œufs n'est pas toujours optimale du point de vue de la fonction de reproduction. Elle apparaît ici, en début de saison des pluies 1994-95, comme étant très moyenne puisque le rendement ovarien n'est finalement que de 59 %. Une évaluation régulière de ce critère devrait permettre de vérifier, d'une année à l'autre, l'influence des conditions écologiques sur la fécondité des populations. Les pseudo-traces de pontes observées à la base des pédicelles ovariolaires n'avaient, à notre connaissance, jamais été signalées. Elles compliquent légèrement une telle étude et ont, dans le passé, été source de confusion. Leur nature exacte mériterait d'être recherchée par voie histologique et leur interprétation fonctionnelle précisée. Dans tous les cas, un suivi en parallèle de l'état des ovaires et du comportement des populations en conditions naturelles paraît indispensable pour éviter toute erreur d'interprétation même si, pour un observateur expérimenté, les pseudo-traces de ponte apparaissent en général très différentes des véritables corps blancs et corps oranges.

## AUTEURS CITES

- CARBONELL C. S., 1988.— *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), especie perjudicial para la agricultura en la region centro oeste de Brasil (*Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae*). *Bol. Mus. Nac. Rio J. Zool.*, 318 : 1-17.
- COSENZA G. W., CURTI J. B. & PARO H., 1990.— Comportamento e controle do gafanhoto *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) no Mato Grosso. *Pesq. agropec. bras.*, Brasilia, 25(2) : 173-180.
- DURANTON J.-F., LAUNOIS M., LAUNOIS-LUONG M.H. & LECOQ M., 1979.— Biologie et écologie de *Catantops haemorroidalis* en Afrique de l'Ouest (*Orthop. Acrididae*). *Annales de la société entomologique de France* (N.S.), 15 (2) : 319-343.
- DURANTON J.-F. & LAUNOIS-LUONG M.H., 1987.— *Rapport de mission consultative auprès du CNPDA du 16 juillet au 4 septembre 1987. Inventaire floristique, acridologique et écologique de Fernando de Noronha. Prospections acridiennes au Rondônia et avancement des travaux en écologie opérationnelle*. CIRAD-PRIFAS (Montpellier). D. 262. 92 pp. (Doc. multigr.).
- LAUNOIS M., 1972.— Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du Criquet migrateur, *Locusta migratoria capito* Sauss. dans la nature. *Annales de Zoologie - Ecologie animale*, n° hors série, 55 - 116.
- LAUNOIS M., 1984.— *Introduction à l'étude des pullulations du criquet ravageur Rhammatocerus pictus (Bruner, 1900) (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) au Mato Grosso (Brésil)*. Montpellier, France, CIRAD/PRIFAS. 26 pp. (Doc. multigr.).<sup>1</sup>
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1978.— Méthode pratique de l'interprétation de l'état des ovaires des acridiens du Sahel. *Annales de Zoologie - Ecologie animale*, 10 (4) : 569 - 587.
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1979.— Etude comparée de l'activité génésique de sept acridiens du Sahel dans des conditions éco-météorologiques semblables. *Annales de Zoologie - Ecologie animale*, 11 (2) : 209 - 226.
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1980.— Etude de la production des œufs d'*Oedaleus senegalensis* (Krauss) au Niger (Région de Maradi). *Bulletin de l'IFAN*, série A, 41(1) : 128-148.
- LECOQ M. & PIEROZZI Jr. I., 1993.— *L'ancienneté des pullulations du criquet Rhammatocerus schistocercoides (Rehn 1906) [Orth. Acrididae Gomphocerinae] au Mato Grosso : une hypothèse vérifiée*. CCE / CIRAD-GERDAT-PRIFAS / EMBRAPA-NMA, Montpellier. 17 p. (Doc. multigr.).
- LECOQ M. & PIEROZZI Jr. I., 1994.— *Rhammatocerus schistocercoides (Rehn 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil. Essai de synthèse bibliographique*. CCE / CIRAD-GERDAT-PRIFAS / EMBRAPA-NMA, Montpellier. 89 p.

---

<sup>1</sup> Il s'est avéré ultérieurement qu'il s'agissait de *Rhammatocerus schistocercoides*.

- LECOQ & PIEROZZI Jr. I., 1995.— Les stades larvaires de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) [*Orthop. Acrididae Gomphocerinae*], criquet ravageur de l'état du Mato Grosso, au Brésil. *Bulletin de la société entomologique de France*, sous presse.
- MIRANDA E. E. de, PIEROZZI Jr. I., BATISTELLA M., DURANTON J.-F. & LECOQ M., 1994.— Static and dynamic cartographies of the biotopes of the grasshopper *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) in the state of Mato Grosso, Brazil. In : *International Symposium on Resource and Environmental Monitoring (International Society for Photogrammetry and Remote Sensing), ECO'RIO, Rio de Janeiro, Brazil, 26-30 septembre 1994*. Proceedings. National Institute of Space Research, INPE, São José dos Campos. 30(7b) : 67 - 72.
- NORRIS M. J., 1962.— Diapause induced by photoperiod in a tropical locust, *Nomadacris septemfacista* (Serv.). *Ann. appl. Biol.* 50 : 600 - 603.
- PHIPPS J., 1949.— The structure and maturation of the ovaries in British *Acrididae* (*Orthoptera*). *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 100 : 233 - 247.
- ROUSSILHON C. & LAUGÉ G., 1979.— Fonctionnement ovarien de *Locusta migratoria* et de *Schistocerca gregaria*. Observations macroscopiques et histologiques. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 120 (1) : 89-108.
- SINGH T., 1958.— Ovulation and corpus luteum formation in *Locusta migratoria* Reiche and Fairmaire and *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Transactions of the Royal entomological Society of London*, 110 (1) : 1-20.
- UVAROV B. P., 1977.— *Grasshoppers and locusts*. Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London. 613 p.