



STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES CHEZ LES INSECTES, LEURS PROCESSUS BIOLOGIQUES.

PAR

Yves GILLON.

Il est suggéré comment, dans les populations d'Insectes, le mode d'exploitation des biocénoses est une conséquence de caractéristiques morphologiques telles la taille et la présence d'exosquelette.

Les stratégies démographiques sont présentées en relation avec le coût énergétique, à l'échelle des individus et des populations, de deux processus biologiques essentiels chez les Insectes : les diapauses et les migrations. Leurs conséquences sur la natalité sont analysées.

The demographic strategies of Insects, their biological processes.

How Insects exploit biocenoses in relation to their morphological characteristics : exoskeleton and size is suggested here.

Demographic strategies are presented according to the energetic cost, for individuals and populations, of two of the important Insect biological processes : diapauses and migrations. Their consequences on natality are analysed.

En mettant l'accent sur les biocénoses insulaires, qui permettent de distinguer les caractéristiques des espèces colonisatrices aux différentes étapes des successions écologiques, MAC ARTHUR et WILSON (1967) ont clairement opposé deux types de sélection qui aboutissent à deux stratégies démographiques opposées :

« *K-selection*. Selection favoring a more different utilization of ressources, such as a closer cropping of the food supply. This form of selection will be more pronounced when the species is at or near K.

« *r-selection*. Selection favoring a higher population growth rate and higher productivity. This form of selection will come to the fore during the colonizing episode, or in species which are frequently engaged in colonizing episodes ».

Appliquée aux populations interdépendantes des écosystèmes continentaux, l'opposition entre les deux modèles s'estompe en un « continuum r-K », dont le caractère plus ou moins discontinu est prin-

31.400 a
O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 2235 ex 1

C. B

O. R. S. T. O. M. 23 SEP. 1977

Collection de Référence

n° 2787 P. Z. A.

cipalement analysé à l'aide de modèles théoriques (JONES, 1976). Mais est-il possible de mettre des noms sur les « portraits robots » des stratèges r et K ainsi établis ?

PIANKA (1970) s'y efforce en opposant les plantes annuelles aux plantes pérennes et les Invertébrés terrestres aux Vertébrés. Les différences de taille des individus dans ces deux groupes lui semblent déterminantes mais peut être dues au hasard. En fait, la taille de tout Invertébré terrestre à carapace externe est obligatoirement limitée. Un organisme lourd serait écrasé sous son propre poids pendant la période critique de la mue.

Ne pouvant concurrencer les Vertébrés dans le domaine de la taille, avec toutes les conséquences qui en découlent, les Insectes et autres Arthropodes n'auraient-ils pas été poussés vers des dynamiques de populations très différentes de celles utilisées par les Vertébrés ?

I. — Le Matériel entomologique.

L'étude démographique des insectes se heurte à deux obstacles majeurs : les difficultés de l'échantillonnage et le manque de critères d'âge.

La principale difficulté de l'échantillonnage provient de l'hétérogénéité des distributions de densité, qui sont le plus souvent de type contagieux. Il n'est ainsi pas rare, même en étudiant des populations monospécifiques relativement denses, de rencontrer, dans l'échantillonnage d'une cohorte, une classe d'âge en nombre plus important que la classe d'âge précédente.

Les méthodes d'échantillonnage ne conviennent généralement ni aux premiers stades — individus de petite taille et souvent très groupés — ni aux imagos qui, volant bien, fuient aisément. Les difficultés sont maximales, chez les Holométaboles, lorsque larves et adultes participent à des biocénoses distinctes.

Il peut sembler paradoxal de ne pas disposer de bons critères d'âge chez des animaux dont la croissance est rythmée par des mues ; mais, au cours du développement, les périodes d'intermue ne sont pas souvent de durée identique et, dans une même espèce, il peut y avoir un nombre variable de mues, donc de stades. Enfin, chez les adultes, les critères d'âge sont pratiquement inexistantes. L'examen des ovaires ne peut guère donner plus qu'un âge minimal (VOGT *et al.*, 1974) et les dépôts cuticulaires journaliers, observables en lumière polarisée, ne sont utilisables que dans les quelques jours qui suivent la mue.

Quelle signification peut d'ailleurs avoir l'« âge » absolu d'un animal en diapause, dont la vie est extrêmement ralentie, comparé à celui d'un animal actif qui peut éventuellement appartenir à la même génération ? Chez la Tenthrede *Diprion pini*, DUSAUSSOY et GÉRI (1966) ont mis en évidence jusqu'à six vagues d'émergences réparties sur deux années pour une même génération.

Les Insectes constituent en revanche un matériel de choix pour les études démographiques en raison de plusieurs caractéristiques plus ou moins interdépendantes : la grande diversité des espèces et la variété des processus biologiques favorisent les comparaisons ; la petite taille des individus permet le contrôle de populations abondantes ; la vitesse de renouvellement des générations et la rapidité d'adaptation aux situations écologiques nouvelles offrent enfin des possibilités d'expérimentation.

En raison de ces caractéristiques, les populations d'Insectes se trouvent fréquemment en situation colonisatrice : ce qui représente une particularité intéressante pour analyser les implications d'un modèle fondé sur la colonisation des habitats isolés, dont les îles *sensu stricto* représentent un cas limite.

Parmi les habitats susceptibles de donner lieu à une colonisation par les Insectes, on peut distinguer ceux dont l'apparition est périodique et ceux qui s'insèrent dans l'évolution des successions écologiques.

Dans la première catégorie se rangent les arbres à phénologie bien marquée : formation puis débourrage des bourgeons, floraison, feuillaison et fructification. A chaque étape correspond une vague d'envahisseurs venus à la conquête de nouvelles ressources.

Les étendues d'eau temporaire sont de même autant d'« îles » à conquérir ou reconquérir périodiquement. L'apparition des espèces dépend des « propagules » dans le cas d'un nouvel habitat (eau retenue dans une structure végétale caduque) et des formes de résistance dans les autres cas.

Plus l'habitat, source de nourriture, est dispersé, isolé, dans l'espace et le temps et plus le consommateur doit posséder un pouvoir colonisateur élevé : d'abord pour l'atteindre, ensuite pour l'exploiter au plus vite. Le « rush » des insectes sur les bouses fraîchement émises illustre bien cette double nécessité. Des Sarcophagides, Diptères au vol rapide, pondent des larves actives qui entament immédiatement l'exploitation de cette ressource qui n'est que très localement et très temporairement non limitante.

En raison du caractère temporaire de ce type d'habitat, les espèces pionnières doivent rapidement repartir vers de nouvelles conquêtes. À plus vaste échelle, les successions écologiques possèdent des caractéristiques semblables. Toute biocénose qui n'a pas atteint, ou retrouvé, l'équilibre climacique passe par des phases qui offrent des possibilités successives de conquête par de nouvelles espèces. Chaque étape de transformation de l'écosystème fait office de nouveau milieu à conquérir. Mais là, comme dans le cas des îles vraies, la sélection s'opère sur plusieurs générations au même lieu.

Ces transformations du milieu, et ce morcellement, poussent les Insectes dans le sens d'une dynamique de population très active : course dans l'espace pour la découverte de nouvelles ressources et course dans le temps pour leur exploitation.

Cette nécessaire rapidité est contrebalancée par une nécessité opposée : se rendre autant que possible indépendant des fluctuations du milieu. Migrations et arrêts de développement sont les deux principaux stratagèmes utilisés par les Insectes pour répondre à ces besoins contradictoires.

II. — Rôle démographique des migrations.

Les migrations d'Insectes étant très mal connues, on a pensé à leur appliquer les hypothèses avancées pour interpréter les migrations d'oiseaux et en particulier expliquer leur départ d'une zone comme conséquence d'une transformation du milieu dans un sens défavorable.

Cependant, les migrations de Vertébrés et d'Invertébrés n'ont pas grand chose en commun si ce n'est le côté spectaculaire des déplacements de masse : aspect très secondaire, et très facultatif, des migrations.

Une des différences les plus fondamentales vient de la faible longévité des Invertébrés qui interdit, le plus souvent, aux mêmes individus d'effectuer le retour de leur voyage. Ce retour, lorsqu'il a lieu, implique ainsi un changement de génération, donc une possibilité de reproduction à chaque extrême de l'espace occupé.

Dans ces conditions, les migrations d'Insectes auraient, du point de vue des stratégies démographiques, une signification bien plus r (colonisatrice) que K (préservation de densités maximales chez les reproducteurs).

Les quelques cas connus de migrations avec retour des mêmes individus sont liés à la recherche de lieux d'hibernation favorables. Elles peuvent se produire dans le sens Nord-Sud-Nord (*Danaus plexipus* de l'Amérique du Nord) ou dans le sens montagne-vallée-montagne (*Agrotis infusa*, Noctuelle d'Australie) mais aussi dans le sens vallée-montagne-vallée (*Hippodamia convergens*, Coccinelle de Californie). En pays tropical, ce sont les zones humides ou ombragées qui prennent ainsi valeur de refuge temporaire pendant l'estivation.

Pour migrer, les insectes utilisent le plus souvent le vol, dont l'effet est largement amplifié par les vents. Les larves migratrices sont en effet exceptionnelles : chenilles néonates de Noctuelles emportées par le vent, comme certains Argiopidae, grâce à un fil qu'elles sécrètent, criquets migrants grégaires jeunes... qui poursuivent leur voyage après la mue imaginale.

Il ne faut pas pour autant voir exclusivement dans l'aile l'outil sélectionné par et pour la colonisation. Divers groupes présentent des mâles ailés aux compagnes incapables de voler, donc de propager l'espèce par cette voie : l'ensemble des Strepsiptères, la plupart des Embioptères, beaucoup de Mantres (Dictyoptères), de Lampyres (Coléoptères), de Psychides (et quelques autres Lépidoptères), les Mutillides et les Dorylines (Hyménoptères).

La possibilité de colonisation des îles par les insectes n'en est pas moins liée à leur pouvoir de dissémination, donc essentiellement au vol des femelles. Pour se maintenir dans un habitat restreint il leur faut au contraire adopter un mode de vie sédentaire. Les risques de disparaître étant surtout grands au début de l'invasion, lorsque la population est réduite, la perte du pouvoir migratoire doit être rapide.

On trouve ainsi aux îles Kerguelen des Diptères incapables de voler : *Anatalanta aptera* (Sphaeroceridae). Le vol a pu leur être nuisible dans les conditions de milieu des îles australes, région très ventée, après leur avoir ouvert ces îles isolées à la colonisation. Sur les îles Crozet, c'est uniquement la femelle d'un Mycetophilide qui est devenue brachyptère (MATILE, 1975).

Les sommets montagneux sont connus pour jouer le même rôle que les îles et favoriser l'apparition d'espèces aptères même dans les groupes peu sujets à la réduction alaire : *Hydrophorus celestialis*, Dolichopodidae du Nepal par exemple (TAKAGI, 1972).

Il peut sembler bien finaliste et théorique de supposer des spécimens ailés ou non suivant les besoins de la cause. La perte des ailes existe pourtant dans le monde des insectes, même au niveau individuel.

L'autotomie des ailes chez les sexués de fourmis et de termites, qui fondent des sociétés d'individus aptères, est très générale. La perte des ailes chez les adultes est connue aussi des Zoraptères et même de certains Diptères parasites : *Lipoptera cervi* (Hippoboscidae) ; *Carnus hemapterus* (Carnidae). La perte de la capacité de vol n'est pas obligatoirement liée à la chute des ailes mais est souvent accompagnée de l'histolyse des muscles alaires comme chez les *Dysdercus* (Pyrrhocoridae) ou certains Belostomatidae (CULLEN, 1969).

Plus significative encore du point de vue de la dynamique des populations est la perte des organes de vol d'une génération à la suivante. Ce cas est la règle chez beaucoup de pucerons mais on le rencontre occasionnellement dans d'autres groupes (Chalcidiens, Acridiens).

GRASSÉ (1929) remarquait chez les populations acridiennes de bord de mer un mélange d'individus ailés et microptères. Il en concluait à un manque d'avantage sélectif d'une option par rapport à l'autre. Mais l'avantage sélectif, au niveau de la population et non des individus, peut être justement dans cette double possibilité. Dans des biotopes exposés, l'invasion ou la recolonisation d'un territoire par des formes ailées peut se traduire, dès la génération suivante, par l'installation d'une population au moins partiellement microptère.

Il faut en tout cas distinguer les situations insulaires permanentes, qui aboutissent souvent à une réduction définitive du pouvoir de dissémination, de l'occupation passagère de ressources ou d'habitats temporaires qui nécessite au contraire une grande mobilité en période migratoire : à la phase imaginale de toutes ou de certaines

générations. Les larves, elles, ne sont jamais ailées, et consacrent leur temps à l'accumulation de l'énergie.

Dans un milieu variable, la fin de la période favorable a donc toutes chances de coïncider avec la fin d'un développement. Ceci est très clair chez les espèces monovoltines dont l'évolution phénologique des individus est largement synchrone. Il ne semble guère exister, dans les conditions naturelles, de populations de structure d'âge stable pour des espèces monovoltines. La biocénose de la forêt sempervirente elle-même présente en effet des fluctuations périodiques comme le remarquait déjà DOBZHANSKY (1950).

Les principales formes de dissémination interviennent ainsi après le développement post-embryonnaire, qui a bénéficié de la période biologiquement la plus favorable du milieu.

III. — Rôle démographique des diapauses.

Les déplacements des Insectes n'étant pas suffisants pour permettre aux individus de changer de zone climatique, comme le font les oiseaux ou les grands mammifères, les imagos apparaissant en fin de période favorable ne peuvent atteindre des régions assez propices pour poursuivre sans interruption le cycle de l'espèce. Diapauses et arrêts de développement interviennent alors en bloquant le déroulement du temps biologique jusqu'au retour à des conditions moins préjudiciables, mais à quelle phase phénologique correspondent-ils ?

Pratiquement tous les cas possibles se rencontrent, mais avec des fréquences différentes ; chacune des possibilités correspond à un « choix » démographique :

— Les adultes pondent avant la saison défavorable et ce sont les œufs qui, à cette période, perpétuent l'espèce. Le développement de l'embryon se trouve alors figé à un stade plus ou moins avancé. Cette solution permet une grande rapidité de réponse au retour des bons jours pour profiter des ressources alimentaires, du moins si cette nourriture est assez uniformément répartie (détritophage ou consommateur primaire euryphage) ou si le lieu de ponte correspond à l'aliment, qui doit alors présenter une certaine pérennité (plante ligneuse). Les consommateurs secondaires entrent aussi dans ce groupe dans la mesure surtout où leurs jeunes stades chassent à l'affût.

— L'insecte peut aussi passer la mauvaise saison sous sa forme définitive après maturation des gonades. Le temps perdu par rapport à la situation précédente est faible (l'incubation d'un œuf peut durer moins d'une semaine), avec l'avantage d'un meilleur choix du lieu de ponte. TWEEDIE (1976) pense que le poids des œufs peut avoir fait perdre l'usage du vol, puis des ailes, au cours de l'évolution de certains papillons qui seraient à classer dans ce paragraphe.

— Des imagos restent immatures durant toute la saison critique. Ceci permet une bonne dissémination de l'espèce avant que les femelles ne soient alourdis par le poids des œufs, dont la maturation nécessite alors une phase de consommation par les femelles.

— Pupes, nymphes et chrysalides sont des stades de résistance fréquents. Les stratégies démographiques des espèces de ce groupe sont apparentées à celles du groupe précédent : la plupart des émigrants-immigrants devraient se rencontrer dans ces deux catégories.

— Il arrive que des jeunes stades présentent des arrêts de développement, mais c'est un cas peu fréquent rencontré surtout chez des espèces dont le développement larvaire dure plusieurs années. Les jeunes vivant en saison défavorable appartiennent plutôt à des populations sans diapauses, présentant une constante diversité de la structure démographique. Cette solution est adoptée par des espèces de petite taille et peut répondre à un environnement aux fluctuations aléatoires. Exceptionnellement, un cycle à contre temps qui permet d'échapper à la compétition en affrontant des conditions abiotiques contraignantes, fait coïncider la phase juvénile avec la saison critique.

Lorsque de tels cycles inversés sont adoptés par tout un groupe d'espèces, c'est que la saison défavorable des uns n'est pas celle des autres. Ainsi les insectes granivores sont plus abondants en saison sèche qu'en saison des pluies sous les tropiques. De même, certains Diptères comme les Chironomidae ou les Trichoceridae ont leur phase active en saison froide.

Le sol est le principal élément de refuge de tous ces stades de résistance, vulnérables aux mauvaises conditions abiotiques mais aussi aux prédateurs. Les œufs à diapause y sont souvent déposés, de même qu'au sein des tissus, et, chez les Holométaboles, les formes nymphales y trouvent généralement refuge de même que les imagos qui, d'ailleurs, peuvent ne sortir de leur enveloppe protectrice qu'après des mois de vie ralentie. Ces différents stades ont pour caractéristique commune de pouvoir vivre de leurs réserves. Ils peuvent d'autant mieux se mettre à l'abri des consommateurs du niveau trophique supérieur qu'eux mêmes renoncent à toute alimentation.

Signe de cette valeur protectrice du sol, les développements larvaires étalés sur plusieurs années sont en général endogés. L'élément solide gêne les déplacements d'une source de nourriture à l'autre, ce qui est une défense vis-à-vis des prédateurs mais n'est par contre pas favorable à la consommation, même primaire, d'où vraisemblablement la rareté des espèces radiciphages et des consommateurs secondaires du sol (ATHIAS *et al.*, 1975). Le développement lent des larves xylophages est similaire car si l'animal vit « dans » sa nourriture, la fraction assimilable de celle-ci est d'une grande pauvreté.

Les populations d'espèces aux larves vivant « dans » une nourriture riche dépendent de son accessibilité aux reproducteurs, qui est souvent faible (parasites) mais bonne dans certains cas particuliers,

permettant alors des densités élevées. C'est le cas par exemple de nombreux moustiques, des mouches domestiques ou des *Drosophiles*, dont les larves, « prédatrices » de levures, vivent dans des fruits (LACHAISE, 1974).

Malheureusement la connaissance de l'évolution démographique des stades cryptiques est encore piètre en raison des difficultés d'échantillonnage.

IV. — Répercussions énergétiques.

La compétition entre les espèces se fait à travers la rapidité d'utilisation de l'énergie disponible : principe d'allocation d'énergie de LEVINS (1968).

La diapause est un moyen de ne poursuivre cette lutte que dans de bonnes conditions. Lorsque les facteurs de mortalité deviennent trop importants, la vie est comme mise entre parenthèses. Ce procédé est individuellement si économique qu'il devient alors difficile de parler de vieillissement, ni même d'âge.

Il n'y a pas en revanche de parenthèse au niveau de la population. Le coût énergétique est la fonction du temps. En effet, pendant les périodes d'arrêt de développement la fécondité est nulle et r ne peut être que négatif même si les systèmes de protection parviennent à abaisser le taux de mortalité (formes endogées).

Suivant le bilan énergétique de l'opération (taux de mortalité), par rapport à une population sans diapause, le phénomène peut donc être favorable aux stratégies r (synchroniser la reproduction avec le maximum de disponibilités du milieu au prix d'une mortalité élevée), ou aux stratégies K : préserver la potentialité reproductive de l'espèce en abaissant la mortalité, s'adapter aux fluctuations du milieu au prix d'une reproduction différée, maintenir une occupation maximale du milieu par une présence constante même en période défavorable.

Pour un même nombre d'individus perdus, la dépense est d'autant plus importante pour la population que la mort intervient plus tard dans le développement. Non seulement ces morts représentent une plus grande biomasse, mais, lorsque la nourriture est limitante, ce qu'ils auront prélevé sera perdu pour la population. A cet égard, la mortalité liée à la diapause des œufs est bien plus économique que celle des stades nymphaux ou imaginaires préreproducteurs. Dans le cas de ressources limitées il n'est pas impossible que le parasitisme des œufs permette un moindre gaspillage en abaissant la mortalité aux âges plus avancés. La forme des courbes de survie donne une idée de ce coût énergétique de la diapause (fig. 1). Il sera bien plus élevé, pour un même nombre d'adultes formés, dans le cas d'une courbe convexe (A), que dans celui d'une courbe concave (C). Malheureusement, les courbes de survie des insectes ne sont guère con-

nues en dehors de portions de développement d'insectes Holométaboles (Ito, 1959).

Quoi qu'il en soit, il faut admettre de fortes pressions sélectives pour que cet inconvénient énergétique des diapauses en fin de déve-

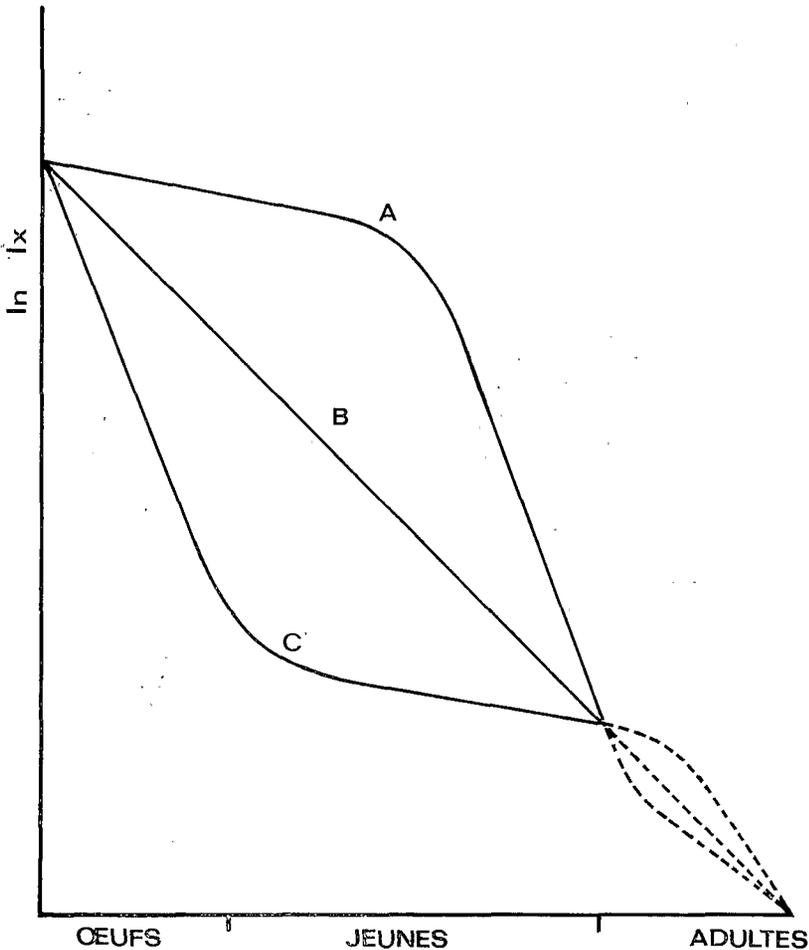


FIG. 1. — Nombre I_x de survivants en fonction du stade pour trois populations théoriques d'insectes : avec diapause en fin de croissance (A), sans diapause (B), avec diapause embryonnaire (C).

loppement n'en ait pas fait perdre l'usage ou même interdit l'apparition. Or le principal avantage de ce système semble être la possibilité de dissémination des ailés préreproducteurs à une époque particulièrement favorable.

Les migrations ne se substituent pas, chez les insectes, aux diapauses, leur coût ne peut que contribuer à obérer le budget énergétique des populations.

En premier lieu, la constitution de l'appareil de vol, ailes et muscles alaires, draine une partie de la production de croissance. Le gain d'énergie réalisé par les espèces renonçant à cette dépense peut contribuer à expliquer l'aptérisme des espèces de milieux fermés : insectes cavernicoles, Acridiens de sous bois en forêt sempervirente...

Chez certains Insectes ailés (Pucerons, *Dysdercus*, *Culex*, Fourmis, Termites), une partie de cette énergie peut être récupérée par l'histolyse des muscles alaires, qui marque évidemment la fin de leurs migrations (JOHNSTON, 1957 ; DINGLE, 1972).

Au vol lui-même est associée une dépense musculaire dont le carburant doit être pris sur les réserves corporelles lorsqu'il n'y a pas alimentation. Or la période migratoire est souvent une période de jeûne et le premier repas peut, comme chez *Dysdercus*, marquer la fin des vols (DUVIARD, 1972).

Le coût du vol est très variable suivant la vitesse et le poids individuel. Il est de l'ordre de 100 cal/g/h pour un Moustique et une Simulie volant aux alentours de 3 à 4 Km/h. (HOCKING, 1953) et de 75 cal/g/h pour un *Schistocerca* parcourant au vol 15 Km par heure (WEIS FOGH, 1952). TUCKER (1970) note la similitude des dépenses chez les Vertébrés et les Invertébrés, et le meilleur rendement du vol par rapport à la marche. Il paraît donc logique que des animaux comme les Insectes qui fondent leur stratégie démographique sur l'exploitation de ressources discontinues soient, dans leur grande majorité, ailés.

A ces dépenses individuelles doit être ajoutée la mortalité pré-reproductive de la population. Nous avons vu que c'est à cette période que la mortalité est la plus coûteuse énergétiquement ; or non seulement les concentrations d'Insectes en vol attirent toujours des quantités de prédateurs, mais tout déplacement augmente les risques d'accidents et de rencontres avec les prédateurs.

Le vent, s'il minimise le coût du transport et conduit généralement les Insectes vers des lieux favorables, chauds et arrosés (RAINEY, 1974), peut aussi les entraîner vers des milieux inhabitables : montagne et mer en particulier. En Australie, des vols entiers de criquets migrants se perdent ainsi en mer (FARROW, 1975). De tels phénomènes montrent que l'explication darwinienne, par le vent, de l'aptérisme dans les îles n'est pas supplantée par celle du coût énergétique, et que les deux hypothèses peuvent se compléter.

Les vols actifs sont certes plus « onéreux » pour l'individu que les vols passifs, mais, mieux orientés, ils aboutissent certainement à une moindre mortalité.

L'abaissement de natalité consécutif aux diapauses et aux migrations est dû non seulement à la disparition d'individus mais à une baisse de fécondité individuelle. Il semble en effet exister une balance entre fécondité et activité chez les femelles.

Lorsque l'on peut comparer des individus migrants et non, comme chez *Oncopeltus* (Hétéroptère), *Locusta* (Orthoptère) ou *Choristoneura* (Lépidoptères), on constate même que les femelles migratrices sont moins fécondes que les sédentaires (JOHNSON, 1969). Ces individus pionniers ne correspondent donc pas à l'idéal des stratégies r puisqu'ils ne maximisent pas leur pouvoir de reproduction.

« Development of the reproductive system is minimized at a time when that of the flight system (...) is maximized »... « We would therefore expect evolution to favor dispersal in most species just prior to reproduction » (DINGLE, 1972).

V. — Implications sur la fécondité.

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel, r , est la différence entre le taux de natalité et le taux de mortalité. Il varie donc en fonction de ces deux caractéristiques démographiques essentielles qui dépendent elles mêmes de la densité de la population : l'augmentation de densité entraînerait une élévation exponentielle du taux de mortalité, tandis que le taux de natalité, faible dans les populations trop clairsemées en raison des difficultés de formation des couples, passerait, avec r , par un minimum, puis s'abaisserait du fait des nombreuses limitations physiologiques et comportementales en cas de surpopulation (PIANKA, 1972). Encore que l'attractivité des mâles pour les femelles (chant des Orthoptères) ou des femelles pour les mâles (signaux lumineux des lampyres, phéromones des Lépidoptères nocturnes) augmente considérablement les fréquences de rencontre des sexes aux faibles densités.

Le taux de natalité dépend de la structure démographique de la population, qui varie presque toujours avec la saison chez les Insectes, et de la fécondité des femelles, qui a été l'objet de mesures précises dans bien des groupes, du moins en laboratoire.

Il est admis que les populations à stratégie r ont un taux de natalité élevé, donc des femelles à grande fécondité (PIANKA, 1970). La fécondité moyenne des femelles d'Insectes est très souvent comprise entre des valeurs voisines de 100 à 200 œufs, donc 50 à 100 femelles puisque le sex ratio est généralement proche de 1, ce qui assure à ces populations un pouvoir de prolifération très supérieur à celui des Vertébrés terrestres : entre $2,5 \times 10^5$ et 2×10^6 individus dès la troisième génération en partant d'un unique couple. Les Insectes auraient donc bien développé une stratégie d'envahisseurs, allouant un maximum d'énergie pour leur progéniture. Cependant cette fécondité est loin de représenter le maximum de potentialité du groupe comme le prouvent quelques cas particuliers : les pontes de certains Méloïdes, Coléoptères parasites, peuvent compter des milliers d'œufs, de même que celles de quelques Chironomides, quant aux reines de *Macrotermes*, elles arrivent à pondre 36 000 œufs par jour : les 2/5 de leur propre poids (GRASSÉ, 1965). Enfin, même avec un nombre

d'œufs très moyen, certains petits Hyménoptères parasites d'Insectes arrivent à une fécondité très élevée en multipliant leur descendance par 10 (Proctotrypoidea), 100 ou 1 000 (Chalcidoidea : Encyrtidae) par le processus de la polyembryonie.

Si la stratégie démographique l'avait exigé, le « modèle Insecte » aurait donc été susceptible de fournir des taux de natalité plus élevés que ceux habituellement rencontrés.

Les quelques dizaines de descendants femelles par femelle que l'on trouve chez des groupes aussi différents que des Libellules, des Acridiens, des Pentatomides, des Papillons, des mouches et des moustiques sont donc déjà le résultat d'une sélection vers un certain « contrôle des naissances ».

Il existe de plus, à l'autre extrémité de l'échelle des fécondités, des Insectes pondant un très petit nombre d'œufs, en liaison avec des particularités biologiques assurant à la descendance une protection vis-à-vis des agressions du milieu. Elle se traduit le plus souvent par des formes plus ou moins avancées de viviparité ou par l'accumulation des réserves alimentaires.

Les Micromalthidae, Coléoptères xylophages du nouveau Monde arrivent à ne pondre qu'un unique œuf, associé il est vrai à un processus complexe de reproduction pédogénétique.

Chez les Diptères pupipares, les larves sont nourries par des sécrétions émises dans l'utérus maternel. Les Glossines par exemple assurent le développement intra-utérin de trois stades larvaires : la gestation et la « ponte » d'une larve se produisant 8 à 10 fois consécutives avec un délai de 10 à 15 jours entre chaque parturition.

Une précaution élémentaire prise par la plupart des femelles d'Insectes au bénéfice de leur progéniture est de pondre sur, ou au voisinage, du matériel qui servira à l'alimentation des jeunes. De là à rassembler cette nourriture avant de pondre il y a une étape que beaucoup d'Hyménoptères ont franchi, de même que certains autres Insectes comme les « Bousiers ». La nourriture destinée aux larves est alors enterrée, ou enclose dans une enceinte protectrice. Les pontes sont là peu abondantes : à peine une demi douzaine d'œufs chez les Coléoptères Coprinae, dont certains adultes pourraient, il est vrai, se reproduire deux années de suite.

Ces pratiques nécessitent le stockage, donc la conservation, de la nourriture, qui est non seulement mise à l'abri des espèces compétitrices (bousiers) mais figée à une étape de son évolution (proies paralysées). Ces exemples montrent une incontestable tendance évolutive vers l'acquisition d'une indépendance individuelle vis-à-vis des fluctuations du milieu. La croissance post-embryonnaire se poursuit alors dans les mêmes conditions, et avec les mêmes avantages, qu'un développement embryonnaire : évolution en vase clos aux dépens de réserves accumulées par la mère.

Eussions nous une unité, ou un coefficient, pour ranger les espèces dans le continuum r-K que certaines échapperaient encore à cette

simplification soit pour des raisons de variations géographiques, soit à cause de la variabilité d'expression de leur génome.

L'éphémère *Cloeon dipterum* est par exemple ovipare dans le nord de sa distribution géographique et vivipare dans le sud, tandis que le Psychidae *Solenobia triquetrella* n'est parthénogénétique que dans la zone septentrionale de sa distribution, phénomène qui se retrouve chez d'autres Insectes et Crustacés (*Apus cancriformis*). Ces variations géographiques du type de reproduction, remarquées depuis bien longtemps (VANDEL, 1928), ne peuvent être sans effet sur la dynamique démographique des espèces. Les zones les plus rudes seraient favorables aux stratégies r : parthénogenèse thélytoque (tous les individus reproducteurs) et oviparité, plutôt que bisexualité et viviparité, d'autant plus que les mâles sont souvent plus fragiles que les femelles (ENGHORF, 1976). De plus, chaque individu des formes thélytoques est un colonisateur potentiel quel que soit son stade de développement (WHITE, 1973).

Des Lépidoptères peuvent aussi se présenter sous deux formes différentes dans un même lieu : des individus migrants de petite taille coexistant avec des individus plus grands et plus féconds, essentiellement sédentaires, comme chez *Choristoneura fumiferana* et deux espèces de *Malacosoma* (DINGLE, 1972 d'après WELLINGTON, 1964).

Cependant les cas les plus surprenants de variabilité intraspécifique sont fournis par les espèces qui d'une génération à l'autre peuvent être si dissemblables qu'elles furent d'abord considérées comme deux espèces. Le Cynipidae gallicole du chêne, *Biorhiza aptera*, en est l'exemple le plus frappant. Les femelles aptères issues de galles sur radicules pondent des œufs parthénogénétiques dans les jeunes bourgeons qui se transforment en galles d'où sortira une génération bisexuée d'individus ailés (dits *B. pallida*).

Les Acridiens migrants, les Pucerons, fourniraient d'autres exemples d'Insectes aux morphologies, comportements et fécondités variables suivant les générations en fonction des conditions de vie.

VI. — Conclusions.

Si l'on s'en réfère aux Arthropodes marins, ou aux Meganisoptères du Carbonifère, les Insectes n'ont pas évolué vers un accroissement de taille comme bien des Vertébrés. Le processus de la mue ne le leur permettait pas. Ils ont probablement au contraire été poussés vers la miniaturisation. Pour se défendre des prédateurs, il peut être utile à la proie d'acquérir une plus grande taille, ce qui est sans effet contre les parasites, bien au contraire. Or le parasitisme, par rapport au prédatisme, est bien plus important chez les Insectes que dans le monde des Vertébrés. Les parasites entomophages, tuant leurs proies, doivent être considérés plutôt comme des « prédateurs internes » et leur taille évoluera dans le même sens que celle de leur

hôte. Très nombreux et, par force, petits, d'autant plus que beaucoup s'attaquent aux œufs d'Insectes, ils contribuent à l'abondance des individus de faible dimension. Leur mode de « prédation », qui détermine leur taille, est lié à la structure de leur proie puisque, chez les Arthropodes, c'est à l'intérieur du squelette qu'est située la partie comestible.

Plus la taille définitive est réduite, plus l'âge adulte peut être atteint rapidement et les générations se succéder à une fréquence élevée. Il en résulte un accroissement du potentiel reproducteur lié à la vitesse de renouvellement des populations plus qu'à la survie des individus adultes. C'est pourquoi l'itéroparité, si fréquente chez les Vertébrés, est exceptionnelle chez les Insectes.

Une autre particularité des Insectes, du moins des plus évolués, aux conséquences démographiques capitales, est la séparation nette entre stades jeunes, souvent larviformes et stade imaginal, généralement ailé. La phase d'accumulation d'énergie est ainsi largement dissociée de la phase de dissémination. Si cette dissémination n'était pas un facteur essentiel du succès des Insectes, pourquoi les chenilles ou les larves de moustiques ne se reproduiraient-elles pas ?

Dissémination et mobilité vont évidemment de pair. Mais plus mobiles sont les individus, plus fréquentes sont les rencontres aléatoires... qui favorisent les consommateurs secondaires entomophages.

Dans le monde des Insectes, l'abondance des prédateurs et parasites, dont l'action est renforcée par celle des Araignées, toujours nombreuses dans les milieux naturels, et de nombreux petits Vertébrés, préservent généralement les populations de consommateurs primaires d'une surexploitation de la nourriture ; d'autant plus que les facteurs limitants indépendants de la densité semblent jouer aussi, chez eux, un rôle important (ANDREWARTHA et BIRCH, 1954).

A ces multiples causes de mortalité est associée une fécondité élevée en comparaison de celle des Vertébrés terrestres. Cependant, la prolifération rapide des Insectes lors de l'apparition d'une nouvelle ressource se fait d'abord par une synchronisation des émergences et des éclosions.

Rares sont en effet les Insectes qui occupent un milieu ou exploitent une ressource de façon continue. Les Holométaboles ayant des larves aux besoins souvent très différents de ceux des imagos, doivent même systématiquement réenvahir les deux habitats dont ils vivent. Beaucoup de populations d'Hétérométaboles suivent une évolution saisonnière qui correspond aussi à une présence active discontinue. « Species that occupy very temporary habitats tend to be r-selected » (MAC ARTHUR, 1972).

Une distinction fondamentale doit cependant être faite entre la colonisation des îles *sensu stricto* et celle des milieux temporaires. Le premier cas conduit à une réduction, voire une disparition du pouvoir de dissémination, le second, au contraire, entretient et perfectionne la sélection des formes colonisatrices.

Pour pallier les inconvénients de ressources et de conditions de milieu variables, les Insectes n'ont pas recours aux dépenses énergétiques individuelles, comme l'homéothermie, mais plutôt aux dépenses démographiques ; notamment lors des diapauses, qui sont au contraire, à l'échelle individuelle, extraordinairement économiques, donc, pour cette raison, caractéristiques d'un type K de sélection. Les populations dont une fraction reste en diapause, tandis qu'une autre poursuit son cycle, participent donc à deux niveaux distincts du continuum r-k.

Ces stades de diapause sont souvent endogés, ce qui ne les met pas à l'abri des parasites, qui peuvent avoir pondu dans l'hôte lors de sa phase active, mais les protège partiellement des prédateurs et des intempéries.

Seuls les Insectes sociaux se sont rendus largement maîtres des fluctuations du milieu en contrôlant leur microclimat et leur approvisionnement en nourriture, voire en eau. Ces Insectes sont donc très caractéristiques des pressions de sélection de type K. La fécondité fantastique des reines peut sembler un élément contradictoire ; mais si l'on songe que les 36 000 œufs quotidiens des reines de *Macrotermes* correspondent à une population de l'ordre de 250 000 imagos (LEPAGE, 1972), la fécondité, pour un sex ratio de 1, ne dépasserait pas 1 œuf tous les 3 à 4 jours, ce qui serait exceptionnellement bas.

Les stratégies démographiques des Insectes, leur mortalité, leur natalité et les différents postes de dépense de leur énergie, semblent en définitive essentiellement dépendre des solutions adoptées pour maîtriser les difficultés liées à la dissémination des ressources et aux fluctuations des conditions de vie.

Un taux d'accroissement r élevé suppose une mobilisation énergétique rapide, donc une nourriture très accessible. Les difficultés d'approvisionnement peuvent être liés aux caractéristiques physico-chimiques de la nourriture ou à l'intensité de la compétition.

L'exploitation de ressources peu appréciées ou difficilement assimilables correspond à une sélection r dans la mesure où la nourriture n'est pas limitée par la compétition, mais, à l'échelle des disponibilités trophiques de l'écosystème, elle aboutit à une meilleure utilisation des ressources, donc à une sélection K.

L'accès à une nourriture riche et appréciée pour laquelle la compétition est intense, est assuré soit par prolifération numérique (Chalcidiens, Pucerons, Cochenilles, mouches) soit par mise à l'abri des compétiteurs d'une fraction des ressources (Bousiers, Hyménoptères chasseurs, Abeilles, Fourmis granivores).

La compétition pour l'occupation maximale d'un espace hétérogène suit deux voies :

- utilisation de ressources difficilement accessibles par leur nature chimique ou les particularités de milieu (nourriture hypogée, climat défavorable) ;

— rapidité d'intervention liée à la mobilité des adultes et au synchronisme des ruptures de diapause.

L'indépendance vis-à-vis des fluctuations dans le temps est acquise au prix d'un abaissement du taux de natalité, soit en raison de diapauses, soit par l'activité sociale d'individus non reproducteurs.

Je remercie vivement J. COPENS, D. DUVIARD et D. GILLON pour leur aide et leurs critiques.

Résumé.

Les Arthropodes terrestres ont été poussés vers la miniaturisation par leur structure à squelette externe : processus des mues, importance des « prédateurs internes ».

Cette abondance de petites formes a pour conséquence une grande sensibilité aux hétérogénéités fines de l'habitat, donc un morcellement des ressources dans le temps et dans l'espace, dont les inconvénients — difficultés d'approvisionnement — sont atténués par les diapauses ou arrêts de développement durant les périodes défavorables, et par la dissémination, pour passer d'un habitat à un autre.

Dans le cas d'habitats nouveaux particulièrement isolés, la colonisation peut aboutir à une perte des possibilités de migration.

Les diapauses sont caractéristiques des stratégies K dans la mesure où elles permettent une occupation maximale du milieu, malgré des conditions défavorables, grâce à de très faibles dépenses énergétiques individuelles, mais peuvent tendre vers les stratégies r si elles sont accompagnées d'une forte mortalité.

Le coût de la mortalité en cours de diapause est d'autant plus élevé pour une population qu'elle intervient tard dans le développement. Les diapauses tardives sont cependant fréquentes en raison vraisemblablement de l'énorme avantage que constituent les migrations des individus préreproducteurs dès le début de la saison favorable.

Le coût des migrations est élevé à cause des dépenses énergétiques individuelles liées au vol auxquelles s'ajoutent, au niveau des populations, une mortalité qui est d'autant plus forte que le déplacement est plus économique.

La fécondité des femelles est partiellement sacrifiée aux avantages que procurent ces dépenses individuelles. Le taux de natalité, déjà abaissé en raison de la mortalité préreproductrice en cours de diapause et de migration, s'en trouve d'autant plus réduit.

Bien que la plupart des Insectes non sociaux soient assez caractéristiques des stratégies r, leurs taux de natalité sont donc modulés en fonction d'autres dépenses énergétiques dont les migrations, pourtant liées elles-mêmes aux stratégies r, constituent une part importante.

Summary.

The author suggests that terrestrial Arthropods have evolved towards miniaturization, because of moulting and of the importance of « internal predators », which are both a consequence of their external skeleton.

This abundance of small forms have for consequence a great sensitivity towards the fine heterogeneity of the habitat, which divides res-

sources in time and space. The resulting supply difficulties are reduced by means of diapauses, during unfavourable periods, and dissemination, to move from one habitat to another.

In the case of strongly isolated new habitats colonisation may result in the loss of migrating power.

Diapauses are characteristic of K strategies insofar as they enable a maximal occupation of the environment, in spite of unfavourable conditions, by means of very limited individual energy expenditures. However diapauses may tend toward r strategies if they are associated with high mortality.

The later diapause occurs in the development of the Insects, the higher is the cost of mortality in a given population. However, late diapauses are common, probably because of their considerable advantage in allowing migration of prereproducers as soon as the favourable season appears.

The cost of migrations is high because of the individual energy expenditure during flight to which is added, for the population as such, a mortality whose importance is inversely correlated with the cost of the move.

The fecundity of females is partly sacrificed to the advantage given by the other individual expenditures mentioned. The rate of natality, already reduced by mortality during diapause and migration, is still lowered.

Although non social insects are rather characteristic of r strategies, their rate of natality are dependent of other energy utilisation, of which migrations — though themselves linked with r strategies — are among the most important.

*Laboratoire de Zoologie appliquée, Centre ORSTOM de Dakar,
B. P. 1386 Dakar, Sénégal.*

BIBLIOGRAPHIE.

- ANDREWARTHA, H. G. et BIRCH, L. C. (1954). — The distribution and abundance of animals. *Chicago University Press*, 782 pp.
- ATHIAS, F., JOSENS, G. et LAVELLE, P. (1975). — Traits généraux du peuplement animal endogé de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Proceed. 5th Int. Colloquium on Soil Zoology held in Prague — 17-22 sept. 1973. *Progress in Soil Zoology*, 375-388.
- CULLEN, M. J. (1969). — The biology of giant bugs (Hemiptera : Belostomatidae) in Trinidad. *Proc. Roy. ent. Soc. Lond. (A)*, 44 (7-9), 123-126.
- DINGLE, H. (1972). — Migration strategies of Insects. *Science*, 175, 1327-1335.
- DOBZHANSKY, T. (1950). — Evolution in the tropics. *Am. Sci.*, 38, 209-221.
- DUSSAUSOY, G. et GERI, C. (1966). — Etude d'une population de *Diprion pini* en forêt de Fontainebleau. I : Données biologiques sur *Diprion pini* et sur les principaux parasites. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 2 (n.s.), 503-534.
- DUVIARD, D. (1972). — Les vols migratoires de *Dysdercus voelkeri* Schmidt (Hemiptera, Pyrrhocoridae) en Côte-d'Ivoire. I — Le rythme endogène fondamental. *Coton et Fibres tropicales*, XXVII (4), 379-387.
- ENGHOFF, H. (1976). — Competition in connection with geographic parthenogenesis. Theory and examples, including some original observations on *Nemasoma varicorne* C. L. Koch (Diplopoda : Blaniulidae). *J. Nat. Hist.*, 10, 475-479.

- FARROW, R. A. (1975). — Offshore migration and the Collapse of Outbreaks of the Australian Plague Locust (*Chortoicetes terminifera* Walk) in southeast Australia. *Aust. J. Zool.*, 23, 569-595.
- GRASSÉ, P. P. (1929). — Etude écologique et biogéographique sur les Orthoptères français. *Bull. biol.*, 63, 489-539.
- GRASSÉ, P. P. (1965). — Ordre des Isoptères ou Termites. in *Traité de Zoologie*, Tome IX, Masson ed.
- HOCKING, F. M. (1953). — The intrinsic range and speed of flight of insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 104, 223-345.
- ITO, Y. (1959). — A comparative study on survivorship curves for natural insect populations. *Japanese J. Ecol.*, 9, 107-115.
- JOHNSON, B. (1957). — Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. — I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. *J. Insect physiol.*, 1, 248-256.
- JOHNSON, C. G. (1969). — Migration and dispersal of insects by Flight (*Methuen, London*).
- JONES, J. M. (1976). — The r-k-selection continuum. *Am. Nat.*, 110 (972), 320-323.
- LACHAISE, D. (1974). — Les peuplements de Diptères de la savane de Lamto. in : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). III. *Les Invertébrés épigés*, 59-106.
- LEPAGE, M. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : données préliminaires sur l'écologie des termites. *La Terre et la Vie*, 62, 393-409.
- LEVINS, R. (1968). — Evolution in changing environments, some theoretical explorations. *Princeton Univ. Press.*, Princeton, New Jersey, 120 pp.
- MAC ARTHUR, R. H. (1972). — Geographical Ecology. *Harper et Row*, New York.
- MAC ARTHUR, R. H. et WILSON, E. O. (1967). — The theory of Island Biogeography. *Princeton Univ. Press*, 203 pp.
- MATILE, L. (1975). — Un nouveau cas de brachypterisme chez les Diptères Mycetophilidae : la femelle de *Macrocera crozetensis* : Colless. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 80 (1-2), 2-6.
- PIANKA, E. R. (1970). — On r. en k. selections. *Am. Nat.*, 104 (940), 592-597.
- PIANKA, E. R. (1972). — On r and k selection or b an d selection ? *Am. Nat.*, 106 (951), 581-588.
- RAINEY, R. C. (1974). — Biometeorology and insect flight : some aspects of energy exchanges. *A. Rev. ent.*, 19, 407-439.
- TAKAGI, S. (1972). — A micropterous Dolichopodid fly from Nepal Himalaya (Diptera). *Kontyû Tokyo*, 40, 90-99.
- TUCKER, V. A. (1970). — Energetic cost of locomotion in animals. *Comp. Biochem. Physiol.*, 34, 841-846.
- TWEEDIE, M. W. F. (1976). — A note on moths with flightless females. *Entomologist's gazette*, 27, 2-3.
- VANDEL, A. (1928). — La parthenogenèse géographique. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 62, 164-281.
- VOGT, W. G., WOODBURN, T. L. et TYNDALE-BISCOE, M. (1974). — A method of age determination in *Lucilia cuprina* (Wied) (Diptera, Calliphoridae) using cyclic changes in the female reproductive system. *Bull. Entomol. Res.*, 64 (3), 365-370.
- WEIS FOGH, T. (1952). — Weight economy of flying insects. *Trans. Ninth int. Congr. Ent.*, 1, 341-347.
- WHITE, M. J. D. (1973). — Animal Cytology and Evolution, 3^e Edition. *Cambridge University Press*, VIII + 961 pp.