

Un demi-siècle de Lépidoptérologie expérimentale

Autor(en): **Pictet, Arnold**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **19 (1943-1946)**

Heft 7

PDF erstellt am: **21.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-400951>

Nutzungsbedingungen

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

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

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

Haftungsausschluss

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

Ailes postérieures normales.

Abdomen avec traces d'un anneau rouge.

Provenance : Savièze sur Sion (Valais), juillet-août 1907. Collection C. LACREUZE.

***Zygaena filipendulae* L. ab. *carnea* mihi.**

Se distingue de *filipendulae* typique par la teinte terre cuite claire qui remplace le rouge. Je dénomme cette forme *carnea* en raison du parallélisme qu'elle offre avec l'ab. *carnea* de Sauss. de *Zygaena achilleae* Esp., laquelle présente la même modification de la coloration rouge ; nul doute que cette même aberration puisse se retrouver chez *Z. trifolii* Esp. et *lonicerae* Scheven.

Provenance : Branson près Martigny (Valais), 1 expl., 8 juillet 1911. — Naz (pied du Jura), 1 expl., 23 juillet 1911. — Collection C. LACREUZE.

Un demi-siècle de Lépidoptérologie expérimentale

Exposé de quelques travaux de l'auteur

par

Dr Arnold PICTET, Genève.¹

Lorsque notre sympathique président, M. le Dr O. MORGEN-
THALER, me fit l'honneur de me demander un exposé de mes tra-
vaux à la séance de la Société entomologique suisse, à Fribourg,
je vis que je n'avais que l'embarras du choix parmi les nombreuses
recherches auxquelles s'est livrée mon activité scientifique dans le
domaine de la Lépidoptérologie, durant les cinquante dernières
années ; ma première recherche date en effet de 1894 et, depuis
lors, c'est par la publication de 280 communications, mémoires,
notes diverses que s'est révélée mon activité.

J'avais d'abord pensé donner un aperçu général de mes tra-
vaux. Mais, après réflexion, j'ai estimé qu'il serait préférable que
je traite plus en détail mes recherches sur les processus de
développement des lépidoptères en fonction
des variations des conditions du milieu am-
biant.

Ces recherches ont fait ressortir des problèmes nouveaux qui
montrent quels sont les mécanismes qui conditionnent l'enchaîne-
ment successif des stades évolutifs.

¹ Résumé de la conférence de l'auteur à la Réunion de la Société entomo-
logique suisse à Fribourg, le 30 avril 1944, sur quelques unes de ses recher-
ches sur la biologie des Lépidoptères durant les 50 années de son activité.

Problèmes relatifs à l'hibernation.

Il faut bien se rendre compte que la vie de l'insecte se déroule en conformité des variations des conditions atmosphériques. L'ontogénie de chaque espèce s'est constituée, au cours des siècles, en vertu de la moyenne annuelle de chaque phénomène météorologique du lieu, moyenne thermique, moyenne hydrologique, moyenne pluviométrique, moyenne de durée d'insolation, etc. Mais, si au cours d'une saison, l'un de ces phénomènes vient à dépasser la moyenne, en plus ou en moins, ce changement de régime se traduira par un changement corrélatif dans la succession des phases ontogéniques pouvant avoir une répercussion sur l'enchaînement progressif des métamorphoses.

L'évolution d'un lépidoptère dans les conditions normales, moyennes, de l'ambiance conduit de l'œuf au papillon dans sa forme spécifique. Mais son évolution dans des conditions ambiantes qui s'écartent des moyennes enregistre des variations dans la durée des divers stades ontogéniques qui peuvent conduire à la variation du papillon.

L'hibernation, durant laquelle l'insecte vit sur ses réserves de graisse, s'accompagne de phénomènes de léthargie et provoque la diapause, c'est-à-dire un arrêt de développement ou une vie ralentie. Suivant les espèces, l'hiver peut se passer soit à l'état d'œuf, de chenille, de chrysalide ou d'insecte parfait. L'hibernation joue un rôle de régularisation de l'ontogénie en conformité de la périodicité des saisons. La succession des quatre saisons, avec leurs régimes météorologiques si différents, contrôle l'enchaînement successifs des stades ontogéniques les uns par rapport aux autres, en sorte que, par exemple, un raccourcissement de la diapause en suite d'un hiver moins rigoureux aura pour conséquence une action concomitante sur la durée des stades suivants ; de là pourra résulter le fait que l'enchaînement ontogénique ne sera plus en rapport avec celui des saisons.

Le phénomène de l'hibernation ne dépend pas uniquement des interférences climatiques. Pour ce qui est des espèces qui hivernent à l'état de chenilles, la question alimentaire intervient grandement. On s'en rend compte par la diminution considérable de taille et de poids que subissent les chenilles hivernantes par la combustion de leurs réserves de graisse.

Les chenilles de *Nemeophila plantaginis*, qui entrent en diapause en septembre avec une taille moyenne de 12 mill., n'en ont plus que 6,5 mill. en mars. Celles de *Lasiocampa quercus* ont 35,8 mill. en novembre et n'en mesurent plus que 26,7 en avril. Cette perte de poids absorbe une grande somme d'énergie qui s'accompagne chez plusieurs espèces d'une mue hivernale. *Abraxas*

grossulariata subit une mue préhivernale en octobre, une mue hivernale en janvier-février, enfin une mue posthivernale au printemps.

Problèmes relatifs à l'alimentation des chenilles durant l'hiver.

L'hibernation n'implique pas forcément que les chenilles cessent de s'alimenter. Les espèces qui se nourrissent de plantes vivaces, comme les conifères et les plantes basses, trouvent facilement de quoi se nourrir dès les premiers beaux jours du printemps, ce qui n'est pas le cas de celles dont la plante nourricière consiste en arbres dont les feuilles tombent dès les premiers froids.

Cette différence dans l'adaptation à la plante crée deux classes de lépidoptères dont les réactions sont tout à fait différentes vis-à-vis des interférences hivernales. On s'en aperçoit pour peu que l'on cherche à supprimer ou à modifier ces interférences, par exemple en maintenant des chenilles hivernantes dans une température un peu élevée, et l'on assiste alors à une différenciation très nette dans les processus de la diapause suivant l'une ou l'autre de ces classes.

Avec *Dendrolimus pini* (Conifères), on remarque que les chenilles commencent à s'alimenter dès le mois de février et que la courbe de leur alimentation suit assez exactement la courbe de la température subie; même si la température descend, deux ou trois jours, à -2° , les chenilles ne cessent pas de grignoter et cela jusqu'à la reprise définitive de l'activité printanière (fig. 1). Le même phénomène se remarque en quelque sorte avec *Nemeophila plantaginis* (plantes basses).

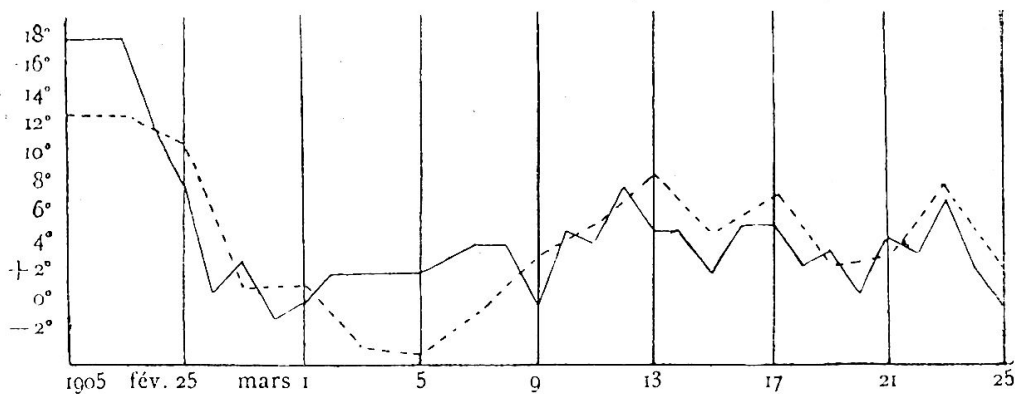


Fig. 1. — *Dendrolimus pini*: abaissement de la température.

———— courbe de la température; courbe de l'alimentation.

Par contre, avec *Urapteryx sambucaria* (nourriture Sureau), la cessation de la diapause suit une autre direction. Nous avons pu nourrir les chenilles de cette espèce avec du Lierre; en février-mars 1927, la température était montée à $+18^{\circ}$, aussi les bestioles prirent-elles de la nourriture. Mais à partir de mars, la température

ayant baissé, la courbe de l'alimentation cessa de suivre celle de la température et tomba à presque rien pour ne se relever qu'au vrai printemps (fig. 2).

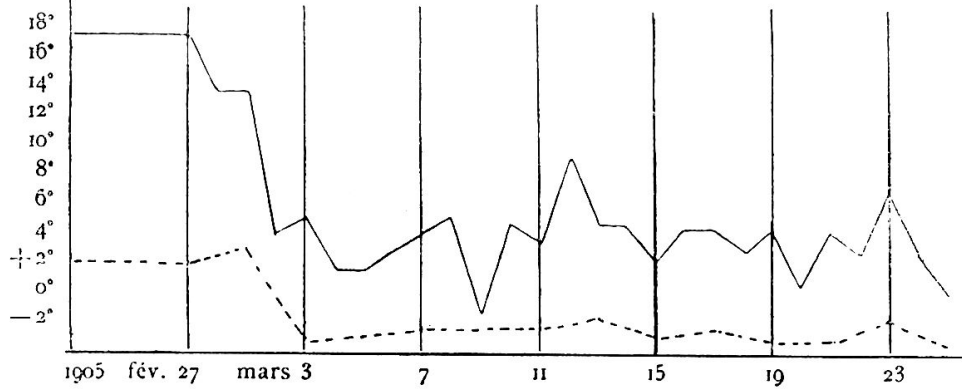


Fig. 2 — *Urapteryx sambucaria*: abaissement de la température.

— courbe de la température; courbe de l'alimentation.

On voit qu'il existe une liaison étroite entre les phénomènes de la diapause larvaire et la possibilité de s'alimenter durant l'hiver et cela marque le pouvoir d'action de la durée de l'hiver sur la durée de l'ontogénie. Cette liaison a pour résultat de provoquer des raccourcissements ou des prolongations de durée qui ont une répercussion sur les autres stades évolutifs.

Tendance au rétablissement des moyennes ontogéniques.

Le fait que les chenilles de *Dendrolimus pini* ont pu se nourrir durant l'hiver leur a valu un notable raccourcissement de la durée de la diapause (moyennes : 122 jours, pour environ 212 jours de diapause normale). Par contre la durée de la nymphose s'est trouvée prolongée d'autant : 101 jours en moyenne, contre 36 jours de nymphose normale. En sorte qu'en définitive la moyenne ontogénique annuelle tend à se rétablir. On peut dire que le temps que

	août	sept.	octo.	novem.	décem.	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juill.
A	a								b		c	d
B	a					1906	b				c	d

Fig. 3 — Variations dans le cycle évolutif d'*Ocneria dispar*.

A, cycle normal. B, diminution de la diapause embryonnaire. a-b, diapause embrionnaire; b-c, vie larvaire; c-d, nymphose.

l'insecte gagne à l'état de chenille, il le perd à l'état de chrysalide. Ce retour aux moyennes ontogéniques est un phénomène courant qui tend à conserver aux espèces la fixité des époques d'éclosion des imagos en conformité de la succession des saisons. Il s'observe également pour les espèces qui passent l'hiver à l'état d'œuf (fig. 3) ou de chrysalide. Il s'observe encore lorsque les chenilles reprennent leur activité avant la fin de l'hivernage, en suite de la venue d'un printemps précoce (fig. 4 et 5).

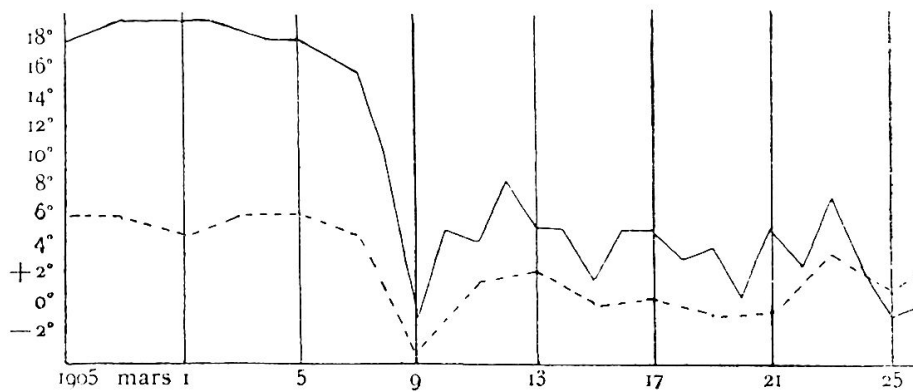


Fig. 4 — *Lasiocampa quercus*: abaissement de la température.

— courbe de la température; courbe de l'alimentation.

	août	sept.	octo.	novem.	décem.	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juill.
A	a	b							c		d	e
B	a	b				1905			d			a
C	a	b			c	1906	d				e	
D	a	b				1906	c	d			e	

Fig. 5 — Variations dans le cycle évolutif de *Dendrolimus pini*.

A, cycle normal. B, 1^{re} génération. C et D, 2^{me} génération.

a-b, 1^{re} période de vie larvaire active; b-c diapause larvaire;

c-d, 2^{me} période de vie larvaire active; d-e, nymphose.

Les chenilles de *Lasiocampa quercus* de la série du tableau se trouvent avoir repris leur période active en mars 1905, par suite d'une élévation de la température à $+18^{\circ}$. Une fois que les chenilles ont cessé leur diapause, un nouvel abaissement de la température ne les arrête pas dans leur besoin de s'alimenter (fig. 4); aussi gagnent-elles un mois-six semaines d'avance sur la durée normale de la vie larvaire. Cependant cette avance tend à être compensée par une prolongation de la durée de la nymphose (tableau 1). Aux nos I, II

Tableau 1

Variations dans le cycle évolutif de <i>Lasiocampa quercus</i> , en fonction de la durée de la diapause larvaire - moyennes en jours							
	Norm.	Raccourcissement de la diapause					
		I	II	III	IV	V	VI
vie embryonnaire (juillet)	25	25	25	25	25	25	25
vie larvaire préhivernale	65	65	65	65	65	65	65
diapause larvaire hivernale	180	130	95	80	52	33	28
vie larvaire post-hivernale	60	92	82	72	68	65	122
durée de la nymphose	20	53	68	72	152	360	420
durée totale du développem.	350	365	335	314	362	548	660

et IV se rétablit la totalité de l'ontogénie à la durée normale, avec éclosion du papillon en juillet, époque habituelle de l'espèce. Cependant un certain pourcentage de chrysalides n'éclos pas à cette date ; ces sujets prolongent alors leur vie nymphale jusqu'en juillet de l'année suivante (nos V et VI) de manière à rétablir leur cycle évolutif selon le mode spécifique, au bout de deux ans.

Ces phénomènes sont très caractéristiques du rôle de l'hibernation qui se montre sous la forme d'un système de régularisation de l'ontogénie. C'est ce système qui maintient la fixité des époques d'éclosion, malgré les variations des interférences climatiques. Nous avons cherché à en déterminer le mécanisme ; c'est une simple question de mathématiques : Chez les espèces univoltines, la vie active d'un lépidoptère (je dis bien la vie active, c'est-à-dire la partie de la vie qui accuse un développement) ne dépasse pas la durée de six mois. Chez les Bombyciens, par exemple, la durée moyenne de la vie active est de 165 jours ; il y aurait donc possibilité que l'espèce se développât en deux générations annuelles, si l'hibernation n'y mettait obstacle. Seulement nous avons vu qu'elle n'y met pas obstacle d'une façon complète et que des avances et des retards se présentent parfois dans les époques d'éclosion des imagos. La tableau suivant, (n° 2) montre comment seul se maintient le cycle normal :

Tableau 2

Descendance des papillons de <i>Lasiocampa quercus</i> qui sont éclos anormalement d'avril à juin et d'août à novembre							
	I	II cycle normal	III	IV	V race <i>sicula</i>	VI	VII
Septembre	Papillon oeufs	diapause larvaire			Papillon oeufs	Papillon oeufs	Papillon <i>ne peut hiver- ner à l'état a- dulte</i>
Octobre							
Novembre							
Décembre							
Janvier							
Février					diapause embryonnaire possible		
Mars							
Avril							
Mai							
Juin							
Juillet	vie larvaire active possible	Cocon Papillon oeufs	Papillon oeufs		vie larvaire active	vie larvaire active	
Août		vie larvaire active			Cocon Papillon oeufs		
Septembre	<i>décès chenille adulte</i>	diapause larvaire normale	jeunes chenilles <i>hibernation non-viable</i>	Papillon (oeufs) jeunes chenilles <i>hibernation non-viable</i>	diapause embryonnaire possible	Cocon <i>n'est pas vi- able en hiver</i>	
Octobre							
Novembre							
Décembre							
Janvier							

N. B. A côté du cycle normal, seul le cycle V est viable; c'est celui de la race *sicula*, de Sicile, pays où l'hiver est tempéré.

Par une succession de forçages de chenilles de *Lasiocampa quercus*, j'ai pu obtenir des éclosions de papillons, mâles et femelles, des accouplements et des pontes, à chacun des mois de l'année ; l'évolution de ces individus se passe alors en plein air et l'on peut voir, d'après le tableau, comment est éliminée la descendance de papillons nés à un autre mois que le mois normal, soit juillet. A côté du mode normal, le cas n° V est le seul viable, avec diapause embryonnaire. Or c'est le mode observé par la race *sicula* de Sicile, pays où l'hiver est tempéré.

Ce tableau illustre bien que l'origine de la fixité des époques d'éclosions des imagos ressort de la sélection naturelle au cours de siècles et des âges géologiques. Ce phénomène de sélection naturelle est intervenu à l'époque fort ancienne où se créaient les régimes saisonniers. On peut envisager qu'à cette époque ne purent se perpétuer que les modes ontogéniques qui concordaient avec la succession des saisons.

Problèmes relatifs à la suppression de l'hibernation.

Ayant analysé les facteurs qui régissent l'ontogénie des lépidoptères en conformité avec les phénomènes de l'hibernation, il convient maintenant de rechercher ce que devient l'ontogénie lorsque, par voie expérimentale, on modifie ou supprime ces facteurs. Par exemple, en élevant des chenilles hivernantes dans une température élevée tout ou partie de l'hiver, on supprime ou raccourcit l'action du froid, mais on ne supprime pas pour cela (sauf exceptions) la diapause qui persiste en vertu de la puissance innée des potentiels héréditaires, fixés de longue date dans le patrimoine spécifique.

Nous avons vu que les phénomènes qui régissent l'hibernation sont basés sur l'intervention de deux types de facteurs : ceux qui procèdent de l'abaissement de la température et ceux qui dépendent de la disparition des feuilles de la plante nourricière. Si l'on tente de supprimer l'hibernation, il faut au moins que l'on puisse fournir à la chenille une alimentation éventuelle.

Un autre problème à résoudre, est celui qui détermine l'entrée en diapause. Pour se rendre compte du moment où les chenilles entrent dans cet état, il faut choisir une espèce chez laquelle cet état est marqué par un acte tangible, déterminé, par exemple, par la construction d'un petit cocon temporaire d'hibernation. Parmi les espèces qui se comportent de cette façon, nous avons choisi *Porthesia similis* et *Nemeophila plantaginis*.

Si l'on maintient les chenilles de *Porthesia similis*, dès le mois de septembre, dans une température oscillant autour de $+20^{\circ}$, on voit qu'elles tissent leur cocon d'hibernation comme cela se passe

dans la vie normale en plein air ; cet acte marque donc bien le début de la diapause. La totalité des chenilles passe l'hiver dans ce cocon, malgré l'absence du froid.

Nous avons pu continuer ces expériences de deshibernation avec les descendants de trois générations successives dont les chenilles ont, de même, été élevées dans la température de $+20^{\circ}$ environ. On verra d'après le tableau suivant qu'un certain pourcentage de ces bestioles abandonnent le mode spécifique pour adopter un type nouveau de réaction : les unes quittent leur cocon en cours d'hivernage, puis, après s'être alimentées (de Rosier cultivé) pendant quelque temps tissent un second cocon où elles terminent l'hiver ; d'autres ne tissent aucun cocon et passent toute la durée de l'hiver sans diapause.

Pet F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
100% avec 1 cocon d'hibern.	Avec 1 cocon d'hivernation	7% { Avec 1 cocon, env. 95 % Sans cocon, env. 5 %	Chenilles meurent avant cocon d'hi- bernation. idem.
	Avec 2 cocons	91% { Avec 1 cocon, forte majorité Avec 2 cocons, petite minorité	Pas d'accouple- ments ¹⁾ Chenilles meurent jeunes
	Sans cocon	2% { Avec 1 cocon, majorité Sans cocon, 2 in- dividus mâles	Ponte non-fécon- dée

¹⁾ en raison du fait que mâles et femelles sont éclos à des époques trop éloignées.

Nous voyons que la suppression des facteurs de l'hivernage modifie les réactions des chenilles après deux générations et que les modifications acquises tendent à se répercuter parmi les chenilles des générations suivantes ; mais celles qui ont acquis un mode anormal d'hiverner (construction de deux cocons successifs ou non-construction d'un cocon) ne peuvent perpétuer cette acquisition. En définitive, il ne subsiste que le mode spécifique normal, qui est celui fixé pour la survivance de l'espèce. Autrement, la suppression de l'hivernation cause la destruction de la lignée. À ce propos, il faut noter que les chenilles de *P. similis* se nourrissent de plantes caduques et que c'est exceptionnellement que nous avons pu les nourrir de Rosier cultivé.

Mais voyons ce qu'il advient, lorsqu'on tente de supprimer l'hivernation avec des espèces dont l'alimentation consiste en plantes

basses qui restent plus ou moins vivaces, par exemple avec *Nemophila plantaginis*.

Nos expériences ont consisté à élever des séries de chenilles de cette espèce dans la chambre dès le mois de septembre ; la température y oscille entre + 15 à 20°. Malgré cela, toutes nos bestioles vont se cacher sous la mousse dans un petit réseau de soie : ainsi elles se conforment au mode spécifique d'hibernation, bien qu'elles n'aient pas à lutter contre l'abaissement de la température. Cela dure à peu près jusqu'en février ; à cette époque on voit émerger quelques chenilles qui viennent grignoter des feuilles de Dent-de-Lion ou de salade ; au mois de mars, d'autres émergent également. Mais le nombre de celles qui « déshibernent » prématurément est peu élevé. Néanmoins leurs papillons éclosent en avril ou mai et l'on peut de cette façon obtenir une seconde génération dans l'année. On conçoit que la différence entre les processus adoptés par *P. similis* et ceux qui ont régi la possibilité de deshibernation des *N. plantaginis*, provient de ce que ces dernières trouvent normalement à s'alimenter durant l'hiver.

Seulement, à côté de cette question d'alimentation, deux facteurs climatiques entrent en action pour déterminer les pouvoirs d'hibernation :

La durée habituelle de l'hiver et le degré d'abaissement thermique, qui sont, l'un et l'autre fonction de l'altitude de l'habitat. C'est ce que marquent les chiffres portés au tableau suivant :

Localités	Altitude de l'habitat des femelles ponduses	Total des chenilles écloses dans la descendance de ces femelles (2 ^e et 3 ^e générations)	Nombre de chenilles non hivernantes	Taux %
Genève (Jura)	1100 m	765	111	14,51
Val. Inn	1450 m	430	101	23,48
Parc national	1500 m	456	97	21,27
Val Munster	1700 m	312	80	25,67
Parc national	1800 m	1224	316	25,80
Val. Inn	1800 m	265	67	25,28
Parc national	2200—2400 m	4960	1552	31,31
Val Munster	2400 - 2500 m	295	98	33,26
Val. Inn	2600 m	1245	452	36,30
Parc national	2700 m	86	40	46,51

Le pourcentage des chenilles qui quittent le mode normal de diapause s'élève avec l'altitude de l'habitat. L'augmentation progressive du pouvoir de déshibernation avec l'altitude se montre comme étant une disposition raciale dirigée par l'amplitude différentielle de température et par la longueur de l'hiver. Cela s'explique par le fait que dans les hautes régions, la température habituelle est très basse comparativement à la température habituelle de plaine, ce qui motive une différence proportionnée des pourcentages de réaction.

Le fait que les phénomènes d'hibernation se montrent comme variables suivant les diverses races d'altitude implique forcément la notion d'hérédité de ces phénomènes. Nos expériences sur les variations de la diapause larvaire durant quatre générations successives, pratiquées avec *Abraxas grossulariata*, le montrent nettement:

Tableau 5. Cycle évolutif d'*Abraxas grossulariata* pendant 4 générations successives — hibernation dans 15—18°. (dates moyennes de chaque stade des cycles)

	1ère période vie active	Diapause larvaire	2me période vie active	Nymphose	Total
1ère génér. 1900—1901 moyennes en jours	15. VIII.- 30. IX. 47	30. IX.—20. III. 171	20. III.—1. VI. 72	I. VI.—18. VI. 18	308
2me génér. 1901—1902 moyennes en jours	30. VI.—2. IX. 64	2. IX.—15. II. 166	15. II.—31. V. 107	31. V.—10. VI. 12	349
3me génér. 1902—1903 moyennes en jours	20. VI.—30. VII. 40	30. VII.—30. I. 183	30. I.—10. V. 100	10. V.—25. V. 15	338
4me génér. 1903—1904 moyennes en jours	1. VI.—15. VIII. 45	15. VIII.-1. III. 196	1. III.—30. VI. 122	30. VI.-25. VII. 25	388

NB. On constate que les variations acquises dans la durée des divers stades du cycle évolutif tendent à se maintenir au cours des générations. Aux trois premières générations, ces variations avancent la date d'éclosion des papillons ; la continuité du développement en rapport avec la continuité des saisons risquerait d'être ainsi rompue, si, à la 4^e génération, une prolongation du développement et un retard corrélatif dans l'éclosion ne tendaient à rétablir les moyennes ontogéniques de l'espèce.

En conclusion, l'hibernation des Lépidoptères est fonction des conditions suivantes :

1. L'abaissement de la température.
2. La nature caduque ou persistante des feuilles de la plante nourricière.

3. La somme thermique moyenne de l'habitat habituel des espèces considérées.
4. L'hérédité des réactions vis-à-vis de ces conditions, qui régit l'adaptation au milieu ambiant.

Ces conditions ont établi un système constant d'ontogénie dont l'origine réside dans l'intervention de la sélection naturelle qui a éliminé tous les systèmes qui n'étaient pas compatibles avec l'organisation périodique des saisons.

Problèmes relatifs aux changements provoqués dans le régime alimentaire.

Comme on le sait, tout le potentiel d'existence, de métamorphose et de pigmentation est acquis par la nourriture qu'absorbe la chenille et qui atteint une énorme quantité proportionnellement au poids de l'individu. Les chenilles digèrent fort peu la cellulose ; ce sont les principes albuminoïdes et surtout la chlorophylle qui forment la partie essentielle des pouvoirs nutritifs.

Nous avons vu que notre méthode d'analyser l'action d'un facteur est de supprimer cette action. Peut-on supprimer l'alimentation ? C'est certain, seulement il faut s'attendre à ce que le résultat ne tarde pas à se faire sentir par la mort du sujet ! Et pourtant la mort par inanition de la chenille n'est pas toujours le cas chez les Lépidoptères, dont plusieurs ont la faculté d'y échapper. C'est ce que nous avons notamment remarqué chez les Vanesses.

Je me suis occupé de laisser des chenilles de *Vanessa urticae* sans leur donner de nourriture : si l'inanition a lieu entre la 5^e et la 6^e mue, l'individu a la faculté d'échapper à la mort en hâtant l'époque de sa chrysalidation.¹

Cependant, sans faire jeûner les chenilles, il est possible d'analyser le rôle que joue l'alimentation dans les phases de l'ontogénie, par une autre méthode : en les nourrissant avec un autre végétal que la plante nourricière habituelle. Nous sommes arrivé à adapter les chenilles de plusieurs espèces à l'alimentation avec une plante tout à fait différente que la plante spécifique. De cette façon, nous avons introduit dans le régime alimentaire des éléments nutritifs dont la valeur chimique a apporté des potentiels différents de ceux apportés par le végétal habituel. Par exemple, des chenilles du Chêne ont été nourries avec du Noyer,

¹ Les chenilles de *V. urticae* se chrysalident à la 6^e mue. Privées de nourriture, elles se chrysalident à la 5^e ce qui les sauve en raison du fait que l'insecte ne s'alimente pas sous sa forme de chrysalide. Mais les imagos éclosent avec une réduction de taille d'environ 50 %.

du Sapin, du Lierre, du Laurier-cerise, des plantes basses comme de la Dent-de-Lion, de l'Esparcette ou des fleurs diverses. Ces changements d'alimentation ont leur répercussion sur le cycle évolutif général, ainsi que sur la pigmentation du papillon. De cette façon, nous avons été à même de supputer le rôle de l'alimentation : 1° dans les variations de durée des divers stades ontogéniques ; 2° dans les rapports de l'insecte avec l'hibernation ; 3° dans les potentiels de vitalité que lui confère les substances digérées ; 4° dans la formation des pigments.

Les nouvelles plantes données aux chenilles agissent de deux manières différentes :

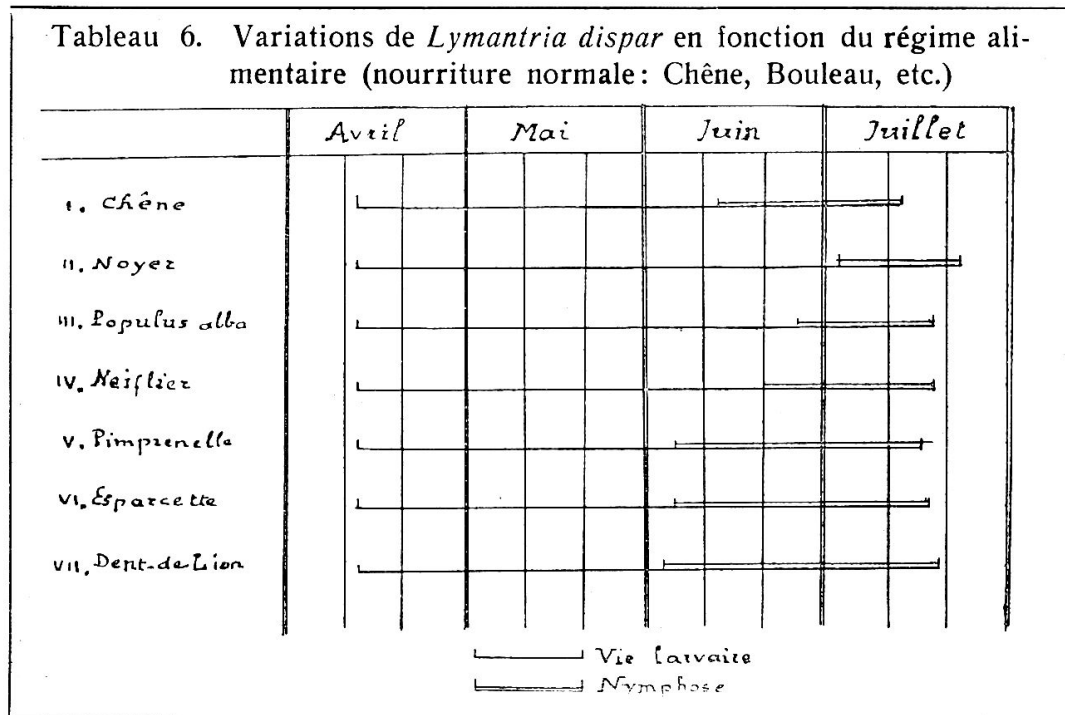
1. Elles ont une action retardatrice du développement, c'est-à-dire qu'elles apportent des éléments nutritifs insuffisants. Dans ce cas il y a prolongation de durée des stades larvaires avec répercussion sur la pigmentation, qui a tendance à tourner dans le sens albinisant. Le Noyer, les Conifères, les arbres dont les feuilles possèdent des dépôts d'oxalate de chaux ou de macles fibreux jouent, pour les chenilles du Chêne, ce rôle de retardement.

2. Les nouvelles plantes ont une action accélératrice, apportant un plus fort contingent d'éléments nutritifs. Ce régime se traduit, en général, par une accélération du développement larvaire, une prolongation corrélative du développement nymphal, avec répercussion sur la pigmentation qui tourne dans le sens mélanisant. Pour les chenilles du Chêne, les plantes basses comme la Dent-de-Lion, l'Esparcette, la Laitue, etc., agissent dans ce sens.

Les phénomènes qui conditionnent la pigmentation s'élaborent dans la chrysalide d'après les potentiels nutritifs ingérés par la chenille ; d'autre part, ils sont fonction de la durée de la nymphose. La tableau 6, marque parfaitement l'amplitude de ces phénomènes qui s'expliquent de la façon suivante :

L'absorption des essences à éléments déficients prolonge la durée de la vie larvaire, mais raccourcit corrélativement la durée de la nymphose ; d'où diminution du temps consacré à l'élaboration des pigments, en sorte que la tendance albinisante (moins forte pigmentation des parties de l'aile) en est la conséquence.

Par contre, l'absorption des essences plus riches en éléments nutritifs accélère le développement larvaire avec prolongation corrélative de la durée de la nymphose, soit augmentation du temps consacré à l'élaboration des pigments, en sorte que la tendance mélanisante (plus forte pigmentation comparative des parties de l'aile) en est le résultat.



Les papillons des séries II et III (nymphose raccourcie) sont albinisants ; ceux de la série IV (nymphose de longueur normale) ne diffèrent guère du type ; ceux des séries V, VI et VII (nymphose prolongée) sont mélanisants.

Nous résumons, comme suit, les moyennes ontogéniques enregistrées chez *Lymantria dispar* selon les diverses nourritures données aux chenilles :

Tableau 7. Variations dans le cycle évolutif de *Lymantria dispar* en fonction du régime alimentaire (moyennes en jours)

	vie larv.	vie nymph.	total
1. Chêne	68	28	96
2. Rosier	70	27	97
3. Marronnier	74	24	98
4. Populus alba	78	23	101
6. Sapin (Abies)	84	25	109
7. Noyer	82	19	101
7. Esparcette	58	42	100
8. Dent-de-Lion	60	55	115

La nourriture habituelle est le Chêne ; les nos 2, 3 et 4 n'accusent pas une bien grande différence avec le développement normal, non plus en ce qui concerne la pigmentation ; les nos 5 et 6

accusent une forte prolongation de la vie larvaire et corrélativement un raccourcissement de la durée de la nymphose, aussi les papillons de ces séries sont-ils nettement albinisants ; les n^{os} 7 et 8, au contraire, se font remarquer par le raccourcissement de la durée de la vie larvaire, avec prolongation corrélatrice de la nymphose, en sorte que les papillons de ces deux dernières séries (notamment ceux du n^o 8) sont nettement mélanisants.¹

Nos expériences avec *Psilura monacha* confirment ces données : la durée moyenne de la nymphose est, en effet, plus longue chez les variétés mélanisantes *nigra* et *eremita* qu'elle ne l'est chez l'espèce *monacha*. Chez *Lasiocampa quercus*, et d'autres encore, on observe le même principe de surpigmentation et de dépigmentation en conformité de la durée de la nymphose. Avec *Dendrolimus pini* (voir fig. 5), les séries *B*, *C* et *D* accusent une plus forte proportion de papillons mélanisants.

Par contre, chez d'autres espèces, comme *Nemeophila plantaginis*, la pigmentation des papillons n'est pas en relation avec un accroissement de la durée de la nymphose ; la variation de la pigmentation y est conditionnée par des gènes et se transmet par voies héréditaires.

Action du régime alimentaire sur la pigmentation larvaire.

La coloration générale de la chenille, surtout dans son état de pleine croissance, participe en une certaine mesure de son régime alimentaire. Par exemple, les chenilles de *Lymantria dispar*, lorsqu'elles ont été nourries de Noyer, se sont montrées moins colorées que normalement et ont acquis une pigmentation tournant vers le mélanisme sous l'effet des plantes basses (Esparcette et Dent-de-Lion). On constate en outre que la taille des chenilles est restée moindre avec le Noyer, et a grandi avec les plantes basses.

Action du régime alimentaire sur la for- mation du dimorphisme sexuel.

L'alimentation avec des plantes anormales tend à égaliser la différenciation de coloration entre les sexes. Dans les cas où l'alimentation donnée aux chenilles fournit un moindre apport d'éléments nutritifs, la coloration des papillons femelles se rapproche de celle des mâles, tandis que c'est la pigmentation des papillons mâles qui a tendance à se rapprocher de celle des femelles dans les cas de surcoloration.

¹ Il apparaît que l'état de plus forte teneur en eau des feuilles de Dent-de-Lion joue aussi un rôle dans la surpigmentation des papillons. En effet, les chenilles nourries de Chêne et leurs chrysalides, si elles sont élevées dans une atmosphère fortement saturée d'humidité, produisent également des papillons dont la pigmentation tourne vers le sens mélanisant.

Problèmes relatifs à la non-hérédité
des caractères acquis sous l'influence des
changements du régime alimentaire.

Nous avons abordé ce problème en pratiquant l'élevage de chenilles avec une nourriture inhabituelle pendant plusieurs générations. Voici le résumé des recherches avec des chenilles de *Lymantria dispar* nourries de Noyer :

- 1^{ère} génération avec le Noyer : diminution de taille et légère décoloration des adultes
- 2^{me} génération avec le Noyer : plus forte décroissance de taille et accentuation de la décoloration
- 3^{me} génération avec le Noyer : nanisme des adultes qui sont franchement albinisants
- 4^{me} génération avec le Noyer : forte tendance au retour vers la taille et la coloration normales.

En ne considérant que les trois premières générations, on pouvait croire à l'hérédité des caractères acquis sous l'action du changement survenu dans le régime alimentaire. Mais le retour à la taille et à la pigmentation normales à la quatrième génération du régime avec le Noyer, montre qu'il n'en est rien ; il s'agit là d'un phénomène d'adaptation qui prend trois générations à s'opérer. D'ailleurs, si l'on redonne le Chêne à un stock de chenilles de la 2^e ou de la 3^e génération, le retour à la caractéristique normale se fait aussitôt.

Les changements que l'on donne au régime alimentaire des chenilles ont une répercussion sur le déterminisme sexuel des adultes, qui se traduit par des déviations de la proportion sexuelle. Voici les résultats de l'une de nos séries d'expériences :

	♂	♀	
Noyer, 1 ^{ère} génération . . .	54	46	1,17 ♂ pour 1 ♀
2 ^e génération	65	35	1,86
3 ^e génération	65	35	1,86
4 ^e génération	57	43	1,32
Dent-de-Lion			
1 ^{ère} génération	51	49	1,04
2 ^e génération	51	49	1,04

C'est-à-dire augmentation du taux des mâles par rapport à celui des femelles sous l'influence d'un régime alimentaire de qualité nutritive moindre (Noyer) et tendance à l'égalisation de la proportion sous l'effet d'un régime de qualité supérieure (Dent-de-Lion). Dans le cas du Noyer, le pourcentage augmente en faveur des mâles aux deuxième et troisième générations et tend à s'équilibrer à la 4^e génération.

Problèmes relatifs à l'action du gel et de l'élévation de la température sur les chenilles et les chrysalides.

L'élévation de la température accélère le développement, tandis que l'abaissement de la température le ralentit. Ces phénomènes agissent sur l'œuf, la chenille ou la chrysalide ; ils ont une répercussion sur la pigmentation du papillon, et sur la durée respective des stades ontogéniques.

Action de la chaleur durant la vie larvaire et la nymphose. Nous avons élevé plusieurs pontes de *Vanessa urticae* et *V. io* dans une étuve à 35° depuis la chenille au sortir de l'œuf jusqu'à l'éclosion du papillon, avec des feuilles fraîches renouvelées deux fois par jour, et en maintenant une forte humidité dans l'étuve. On constate que les chenilles mangent nuit et jour sans s'arrêter pour étancher leur soif, ce qui a pour conséquence d'accélérer considérablement le développement en raison de la quantité de nourriture absorbée dans un temps court. La durée de l'évolution se fait en 12 jours (moyenne normale 5 à 6 semaines). Il est constaté que les mues s'effectuent chaque deux jours ; la chrysalidation se fait à mi-taille, les papillons naissent moitié plus petits qu'habituellement ; la mortalité oscille autour de 70 % ; les survivants naissent avec une pigmentation effacée, terne.

Action de la température au début de la nymphose : production de très fortes variations pigmentaires (point critique).

Action de la température au cours de la première moitié de la nymphose : tendance à l'atténuation des couleurs et à la décoloration partielle.

Action de la température au cours de la seconde moitié de la nymphose : tendance à la décoloration générale et formation de parties de l'aile transparentes.

Les mécanismes de la variation par albinisme ou mélanisme des parties : Indépendamment les unes des autres, les différentes parties de l'aile se surcolorent ou se décolorent, ou conservent la teneur de pigmentation normale. Le siège de ces phénomènes réside dans les écailles et se manifeste :

- 1° par l'introduction d'une dose plus ou moins forte de pigment;
- 2° par la diminution de la taille de groupes d'écailles, ce qui fait que telle portion de l'aile est moins couverte d'éléments pigmentaires (portions albinisantes) ;
- 3° par augmentation de la taille de groupes d'écailles (portions mélanisantes).
- 4° Sous l'influence de la forte élévation de la température, les parties décolorées ou devenues transparentes apparaissent avec leurs écailles déformées, rabougries, bien plus petites, ce qui laisse à nu des portions de la membrane alaire ; des groupes d'écailles peuvent être vides de pigment.

Problèmes relatifs à l'hybridation et à la variation.

Dans une quantité de croisement (Bombyciens et Noctuelles), nous avons trouvé la réalisation d'un Mendélisme régulier, avec ségrégation à la F_2 , généralement monohybride. Nous avons analysé l'hérédité de la variation chez plusieurs espèces de Rhopalocères par une méthode de statistiques sur le terrain. Cette méthode, pratiquée par nous en grand au Parc national suisse, a montré que la variation raciale se transmet, suivant les cas, selon les règles d'un monohybridisme ou d'un dihybridisme modifiés en raison des conditions topographiques du lieu.

Recherches de zoogéographie expérimentale. Elles ont consisté à réunir dans notre laboratoire à Genève des races génétiques de pays éloignés qui ne peuvent pas se rencontrer à l'état naturel. Leurs croisements ont ainsi pu être opérés. Les résultats obtenus intéressent le problème de l'Evolution des êtres organisés.

En ce qui concerne la Variation, nos recherches ont mis en évidence les rapports qui existent entre le linnéon et le jordanon.

*

Notre activité scientifique dans le domaine lépidoptérologique s'est encore manifestée, au cours des dernières 50 années, par des recherches relatives à la Psychologie, aux Tropismes, aux réactions des insectes vis-à-vis des facteurs de l'ambiance, à l'action des variations de la pression atmosphérique sur les processus de l'éclosion, aux Migrations de lépidoptères, par des études de Biologie générale et de systématique, notamment au Parc national suisse, et sur d'autres sujets.

Bibliographie.

(Principaux ouvrages de l'auteur sur les Processus de développement des Lépidoptères en fonction des variations des conditions du milieu ambiant.)

Variations des Papillons provenant des changements d'alimentation des chenilles et de l'humidité. — C. R. 6^e Congrès intern. Zoologie, Berne 1904, p. 498—507.

Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. — Mém. Soc. phys. Hist. nat. Genève, Vol. 35, 1905, p. 45—127, 5 pl.

Recherches expérimentales sur les mécanismes du mélanisme et de l'albinisme chez les lépidoptères. — *ibid.* vol. 37, 1912, p. 111—278, 5 pl.

La variation des lépidoptères par mélanisme et albinisme des différentes parties de l'aile. — Bul. Soc. Lépid. Genève, vol. II, 1912, p. 103—141.

Des diapauses embryonnaires, larvaires et nymphales chez les insectes lépidoptères. — *ibid.* Genève, vol. I, 1906, p. 98—153, 7 figs.

Recherches expérimentales sur l'hibernation de *Lasiocampa quercus*. — *ibid.* vol. II, 1913, p. 179—206.

Recherches sur le rôle des écailles dans la coloration et la variation des Papillons. — Bul. Inst. national Genevois, Tome 41, 1913.

La proportion sexuelle dans les espèces sexuées et les espèces parthénogénétiques. — III. Internat. Entomologen-Kongress, Zürich 1925 (Weimar) 126, p. 305—322.

La proportion sexuelle dans la descendance de races croisées. — Rev. suisse Zoologie, vol. 33, 1926, p. 404—406.

Recherches expérimentales sur l'adaptation de *Lymantria dispar* aux Conifères et à d'autres essences. — Bul. Soc. entom. suisse, vol. XIII, 1919, p. 20—54, 1 pl.

Les conditions du déterminisme des proportions numériques entre les composants d'une population polymorphe de lépidoptères. — Rev. suisse Zoologie, Vol. 35, 1928, p. 473—505, 1 pl., 1 fig.

Les races physiologiques de *Nemeophila plantaginis* au Parc national suisse. Biologie et hérédité. — Bul. Soc. entomol. suisse, vol. XVII, 1938, p. 373—391.

Sur les populations hybridées de Lépidoptères dans la zone de contact entre les habitats de deux races génétiques. — V^e Congrès intern. entomologie, Paris 1932, p. 1—24, 3 pl., 5 figs.

Sur les croisements de races géographiques de Lépidoptères de pays éloignés. — Bul. Soc. entom. suisse, vol. XVI, 1936, 706—715.

La Zoogéographie expérimentale dans ses rapports avec la Génétique. — Mélanges Pelseener. — Mém. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, 2^e série, 1936, p. 233—282, 16 figs., 3 pl.