

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

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 62 (1989)

**Heft:** 1-4

**Artikel:** Description comparée des oothèques et des œufs de Chorthippus  
mollis (Charp.) et de Chorthippus biguttulus (L.) (Orthoptera, Acrididae)

**Autor:** Thorens, P.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-402336>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 08.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Description comparée des oothèques et des œufs de *Chorthippus mollis* (CHARP.) et de *Chorthippus biguttulus* (L.) (Orthoptera, Acrididae)<sup>1</sup>

P. THORENS

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2007 Neuchâtel

*Comparative description of the egg-pods and eggs of Chorthippus mollis (CHARP.) and C. biguttulus (L.) (Orthoptera, Acrididae).* – The comparison of the egg-pods and eggs of the two sibling species *C. mollis* and *C. biguttulus* confirm their close relationship. They only differ significantly in the widths of the egg-pod and egg, with larger values for *C. biguttulus*. Also other parameters indicate *C. biguttulus* to be slightly bigger. *C. mollis* lays eggs deeper than *C. biguttulus* (in the laboratory). The possibility of xeric adaptation is discussed. Other characters do not differ between the two species: general form of the egg-pod, number of eggs per egg-pod, spatial arrangement of eggs in the egg-pod (angular disposition and laying scheme), chorionic sculpture (smooth in the middle, with hexagonal patterns on the poles present very irregularly among individuals in the two species). A comparison based on literature data, is made with the third sibling species *Chorthippus brunneus*.

### INTRODUCTION

Les deux Acrididae Gomphocerinae *Chorthippus mollis* (CHARP., 1825) et *Chorthippus biguttulus* (L., 1758) appartiennent au même sous-genre *Glyptobothrus*. Ce sont deux espèces sympatriques jumelles, donc de morphologie très proche. Ces deux espèces ont été souvent étudiées du point de vue taxonomique et faunistique par différents auteurs, mais très peu pour l'écologie de leurs populations et pour leur biologie en général, comme nous avons déjà eu l'occasion d'en discuter (THORENS, 1988).

Nous avons procédé à l'étude comparative de plusieurs populations de ces deux espèces au pied sud du Jura (Suisse), en analysant leur écologie et certains faits de leur biologie. A cette occasion, nous avons élevé et fait pondre en laboratoire les deux espèces, ce qui nous a permis de décrire leurs oothèques et leurs œufs.

L'étude de l'écologie des populations nécessite une connaissance de tous les stades de développement, y compris les œufs. La description morphologique des œufs – et des oothèques chez les Acridiens – représente donc non seulement un outil pour l'étude des populations elles-mêmes, mais aussi une étape vers la connaissance plus complète de l'espèce en question.

La morphologie des œufs et oothèques des Acridiens a été abordée de différentes façons: d'une part en étudiant la faune de régions précises, en ajoutant parfois des clés de détermination avec critères sur les œufs et les oothèques – URSS (ZIMIN, 1938), Grande Bretagne (WALOFF, 1950), Nord Dakota, USA (ONSAGER

<sup>1</sup> Ce travail fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur

& MULKERN, 1963), Afrique tropicale (CHAPMAN & ROBERTSON, 1958), ou également par des travaux portant sur une espèce ou un genre (PARIHAR, 1984, CHERNYAKHOVSKIY, 1987), ou par le biais d'un aspect fonctionnel (rôle du bouchon de l'oothèque par EWER [1977], relation forme de l'oothèque et écologie des espèces par CHERNYAKHOVSKIY [1967, 1968]). Des descriptions spécifiques se retrouvent aussi dans des travaux sur la physiologie et l'ultrastructure de l'œuf (de ses enveloppes en particulier): HARTLEY (1961), LONGO *et al.* (1982), VISCUSO & LONGO (1983), LEBOUVIER *et al.* (1985), MAZZINI (1987). Enfin, il faut ajouter les ouvrages de synthèse comme UVAROV (1966) et HINTON (1981).

Les genres *Locusta*, *Schistocerca* et autres Acridiens d'importance économique ont souvent été privilégiés parmi les Orthoptères à faire l'objet d'études de détail, comme on peut le constater dans les travaux de synthèse sur les œufs (HINTON, 1981). Quoiqu'il en soit, les espèces dont on connaît la description détaillée des oothèques et des œufs restent actuellement minoritaires chez les Acridiens. Les deux espèces envisagées ici n'ont jamais fait l'objet d'une description détaillée et comparative. Les résultats qui suivent ajoutent ainsi un élément à une meilleure connaissance de ces espèces. *Chorthippus brunneus* (THBG., 1815), troisième espèce du «groupe *biguttulus*» du sous-genre *Glyptobothrus*, a été l'objet de différents travaux, avec les résultats desquels il sera possible de comparer. La description qui suit est donc à la fois purement descriptive, mais aussi comparative dans un sens taxonomique et écologique.

Les oothèques analysées proviennent des populations étudiées dans le cadre général de notre étude (Jura). Les descriptions qui en résultent ne prétendent pas intégrer les variations pouvant exister dans les aires de répartition des deux espèces. Les informations suivantes ont été recueillies: formes et dimensions des oothèques et des œufs, avec référence à la sculpture du chorion, arrangement spatial et nombre d'œufs dans l'oothèque, profondeur de ponte des oothèques.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les oothèques proviennent de populations du pied sud du Jura de la région neuchâteloise (Neuchâtel pour *C. mollis* et Le Landeron pour *C. biguttulus*, voir localisation in THORENS [1988]). Les populations sont monospécifiques, les individus sont déterminés par leur chant et leur morphologie (principalement crête stridulatoire et nervation). Les adultes sont tous de première génération, capturés en nature. Ils sont élevés en cage commune (40 cm × 40 cm × 40 cm), nourris en suffisance de mélange de Graminées, à une température de 25 à 30 °C.

Les femelles pondent dans des pondoires cylindriques (5 cm de profond et 6 cm de diamètre) remplis de sable fin hétérogène (grains de 0,2 à 2,0 mm). De la terre horticole fine a été utilisée pour les expériences de profondeur de ponte. Les pondoires, puis les oothèques et les œufs isolés sont maintenus à 25 °C et humidifiés en suffisance. Les oothèques et les œufs endommagés ou malformés ne sont pas pris en compte. Les oothèques sont extraites des pondoires après que les profondeurs de ponte aient été relevées. La forme des oothèques est dessinée sous la loupe binoculaire et à l'aide d'un tube à dessin, de même que l'arrangement spatial des œufs dans l'oothèque, après avoir enlevé en partie la paroi de l'oothèque. L'axe des œufs est noté sur le dessin pour le calcul d'angle de ceux-ci. Les dimensions de l'oothèque ainsi que celles des œufs sont mesurées sous la loupe à l'aide d'un oculaire micrométrique.

Les œufs sont observés à la loupe sous fort grossissement (75 à 120×) pour déterminer la répartition des sculptures du chorion. L'observation se fait tout en maintenant les œufs légèrement humides et sous lumière froide, en évitant un surplus d'eau (provoquant des reflets et empêchant de distinguer la sculpture), aussi bien que le dessèchement des œufs (provoquant la déchirure du chorion). La sculpture du chorion est observée en détail par passage des œufs entiers au microscope électronique à balayage (PHILIPS 500 PSEM), la préparation des objets se fait par déshydratation à l'acétone, point critique avec CO<sub>2</sub> et dorage.

## RÉSULTATS

### *Les oothèques*

#### Forme et structure

Les oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* (Fig. 1.) sont constituées de sécrétion durcie, ou mucus (en anglais «foam» ou «froth»), aggloméré à des particules du substrat de ponte (dans notre cas du sable ou de la terre) pour former une paroi externe résistante, et d'autre part sous forme pure, en structure fibreuse ou membraneuse à l'intérieur, entourant les œufs. Le mucus remplit entièrement l'intérieur de l'oothèque, sans laisser de cavité, il entoure les œufs étroitement, assurant même la cohésion entre ceux-ci, de façon telle qu'en retirant les œufs de l'oothèque on peut observer les «loges» qui les contenaient. La masse d'œufs et le mucus (partie nommée en anglais «egg-mass») sont surmontés d'un bouchon muqueux (en anglais «plug» ou «pad»), par où émergeront les larves à l'éclosion. Ce bouchon est de taille variable, parfois presque nul. Il est lui-

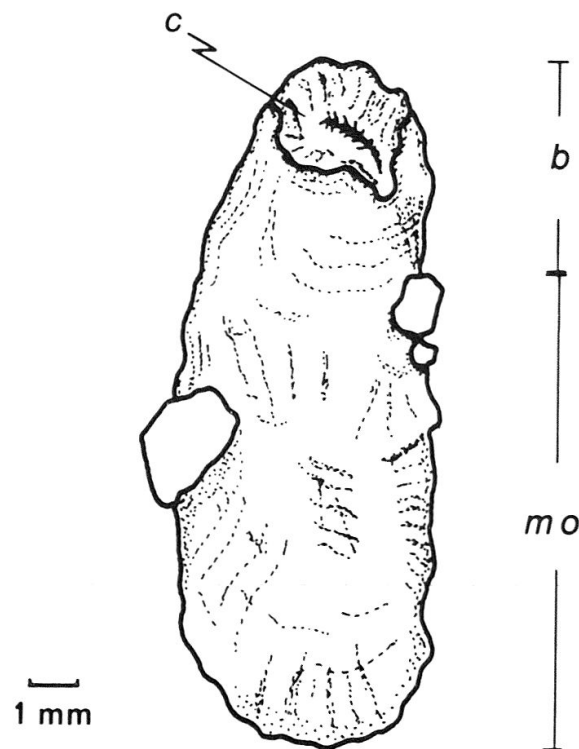


Fig. 1. Oothèque de *C. mollis*. mo = masse d'œufs, b = bouchon, c = couvercle.



même surmonté d'un couvercle (en anglais «lid»), petit disque fait de mucus particulièrement durci à l'air et foncé, facilement détachable et bien visible extérieurement de dessus (au contraire du bouchon lui-même, dont la longueur ne peut être estimée qu'en ouvrant l'oothèque). La partie supérieure de l'oothèque est appelée partie antérieure, et l'autre extrémité la partie postérieure.

La forme générale de l'oothèque (Fig. 1.) est celle d'un cylindre, souvent longitudinalement courbé et dont la base est plus large que l'apex. Cependant, ses proportions varient, depuis une forme très courte et large à une autre plus allongée, presque régulièrement cylindrique. La paroi de l'oothèque est composée de trois parties: extérieurement une première couche d'environ 0,3 à 1,0 mm d'épaisseur, composée de fragments du substrat de ponte collés, particules de petite taille mêlées à quelques autres plus grosses. La deuxième couche, d'environ 0,7 mm d'épaisseur, est formée d'un mélange de mucus et de particules fines de substrat. Enfin, troisièmement et intérieurement le mucus seul entourant les œufs.

La seule appréciation de la forme générale de l'oothèque ne nous permet pas de constater de différences entre les deux espèces étudiées, que ce soit par les critères de distribution du mucus, agglomération du substrat, présence de bouchon et de couvercle.

Une différence nette et constante réside dans la couleur du mucus entourant les œufs (intérieur de l'oothèque), celle de *C. mollis* étant brun sombre et celle de *C. biguttulus* brun clair, orangé. Cette différence a été discutée en détail dans une publication précédente (THORENS, 1988).

Les critères employés pour décrire la forme générale des oothèques des Criquets sont toujours sensiblement les mêmes (forme géométrique, parois, bouchon, mucus), que ce soit pour des espèces paléarctiques (CHERNYAKHOVSKIY, 1987, WALOFF, 1950), d'Amérique du Nord (ONSAGER & MULKERN, 1963), ou d'Afrique tropicale (CHAPMAN & ROBERTSON 1958). En se basant sur ces critères, plusieurs classifications des oothèques ont été proposées. ONSAGER & MULKERN (1963) proposent quatre catégories permettant de classer les Acridiens du Dakota du Nord, principalement selon la disposition du mucus autour ou entre les œufs. Nos deux espèces s'apparenteraient à la catégorie «Type II» définie par:

Tab. 1. Dimensions des oothèques en mm. L = longueur totale, l = largeur, b = longueur du bouchon, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation, n = nombre d'oothèques examinées.

	L			l			b			b/L x100			L/l		
	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)	m	± s	(CV%)
<i>C. mollis</i>	11.41	± 1.40	(12.2)	5.10	± 0.46	(9.0)	3.10	± 1.19	(38.4)	26.4	± 7.2	(27.3)	2.21	± 0.29	(13.3)
	n = 37			n = 37			n = 26			n = 26			n = 34		
<i>C. biguttulus</i>	12.09	± 1.34	(11.0)	5.59	± 0.52	(9.4)	3.09	± 0.92	(29.9)	28.4	± 6.2	(24.9)	2.18	± 0.29	(13.2)
	n = 39			n = 39			n = 33			n = 33			n = 38		

mucus présent entre et autour des œufs, bouchon présent de taille variable. Ce type correspondrait à une formation par dépôt simultané des œufs et d'une quantité relativement importante de mucus. Cependant, toujours selon ces mêmes auteurs, ces oothèques seraient très variables de taille, en nombre d'œufs et en colonnes d'arrangement des œufs, ce qui, nous le verrons plus loin, ne correspond pas à la description de nos oothèques.

Si nous comparons nos résultats avec l'espèce parente déjà citée plus haut, *Chorthippus brunneus* (THBG.) (= *Chorthippus bicolor* [CHARP.]), nous trouvons une description (WALOFF, 1950) très proche de celle de nos deux espèces voisines: forme cylindrique légèrement courbe, à bords parallèles ou dilatée à la base, parois avec particules de sol collées, présence de bouchon avec couvercle apical. La couleur du mucus interne est décrite comme «pale golden and shiny», ce qui correspondrait approximativement à la couleur décrite pour *C. biguttulus*, bien que la comparaison soit difficile sans référence de teinte étalon (THORENS, 1988).

### Dimensions

La comparaison des oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* a porté sur cinq mesures (Tab. 1.): la longueur totale de l'oothèque (L), sa largeur (l), la longueur de son bouchon (b), et deux rapports: la longueur par la largeur (L/l) et la longueur du bouchon par la longueur de l'oothèque (b/L).

La longueur de l'oothèque est mesurée de sa base à l'extrémité du bouchon, l'oothèque étant considérée comme la masse des œufs plus le bouchon (alors que parfois l'oothèque s'entend comme la masse des œufs seule). La largeur de l'oothèque est mesurée là où elle est maximale, elle représente en fait plus un diamètre qu'une largeur (cylindre). La longueur du bouchon se mesure de son apex à l'apex de l'œuf le plus haut dans l'oothèque, une fois celle-ci en partie ouverte. Le rapport b/L est exprimé en pourcents, exprimant ainsi les longueurs relatives de la masse d'œufs et du bouchon.

Les longueurs moyennes (L) des deux espèces sont très proches (Tab. 1.), statistiquement identiques au seuil de signification de 1%. Les deux moyennes des largeurs (l) sont considérées comme significativement différentes (à 1 et 5%). Les moyennes des rapports longueur/largeur (L/l) – calculés sur l'ensemble des valeurs et non sur les moyennes respectives des longueurs et des largeurs – sont très proches l'une de l'autre et considérées comme significativement identiques (à 1%). Ce dernier critère renforce le constat de similitude entre les deux espèces, le rapport de deux mesures étant souvent plus intéressant à comparer en biométrie que celles-ci prises séparément, et ce d'autant plus que les écarts-types et les coefficients de variation sont élevés pour ces mesures (autour de 10% pour ces derniers).

Les valeurs concernant le bouchon ont des coefficients de variation élevés et indiquent une grande irrégularité (25 à 40% environ). Cependant, ici aussi les moyennes comparées sont très proches, les hypothèses testées révèlent pour les deux critères (b et b/L) une similarité de moyennes significative. L'emploi de ces tests avec de tels écarts-types est toutefois à prendre avec réserve.

On peut remarquer que le bouchon occupe en moyenne environ 26 à 28% de la longueur de l'oothèque, et par conséquent que la masse des œufs prend en moyenne de 72 à 74% de la longueur totale. La longueur de la masse des œufs est un critère que CHAPMAN & ROBERTSON (1958) jugent trop variable pour la séparation des espèces, si ce n'est pour des cas manifestement différents. Ils justifient

cette réserve parce que cette longueur dépend du nombre d'œufs par oothèque, nombre pouvant varier plus ou moins fortement selon les espèces. Dans notre cas, le nombre d'œufs varie peu (voir plus loin): si la proportion bouchon/masse d'œufs est variable, cela tient plutôt à la variabilité de taille du bouchon et à celle de la position des œufs dans l'oothèque, ceux-ci prenant plus ou moins de place selon leur position verticale (voir également plus loin).

Nous avons utilisé le rapport  $L/l$  afin de pondérer les variations individuelles. Cependant, si ces variations sont le reflet des différences de taille entre les adultes (grandes femelles pondant des oothèques plus grandes), cette même relation de taille intraspécifique existe aussi de façon interspécifique, et devient alors d'intérêt comparatif: *C. biguttulus* est une espèce aux adultes en moyenne plus grands que ceux de *C. mollis* (HARZ, 1975), tendance se retrouvant dans les moyennes des longueurs et des largeurs des oothèques. La proportion de ces deux critères ( $L/l$ ) reste cependant significativement non différente. Le bouchon ne suit pas non plus cette tendance de rapport de taille entre espèces.

Dans cette même logique, il est intéressant de relever une tendance semblable (tailles plus grandes) en comparant avec la troisième espèce jumelle *C. brunneus*. WALOFF (1950) donne les valeurs moyennes de 13,2 mm (L) et de 5,6 mm (l). Cette espèce, dont les adultes sont en moyenne plus grands que *C. mollis* et *C. biguttulus* (HARZ, 1975), produit donc des oothèques plus longues mais presque pas plus larges.

WALOFF (1950) fait remarquer que les formes générales des oothèques révèlent plus une parenté écologique entre les espèces qu'une parenté générique. Dans notre cas, on peut imaginer que notre parenté est doublement taxonomique et écologique, vu les similitudes existantes, ou plus précisément que les différences écologiques pouvant exister ne se perçoivent pas à ce niveau.

La taille du bouchon relativement grande chez nos deux espèces fait penser qu'il a un rôle non négligeable pour celles-ci. Les différentes fonctions du bouchon ont été discutées en détail sur quelques exemples par EWER (1977): son importance pour le passage des larves vermiformes à l'éclosion dans un sol défavorable, ou même sa fonction de cheminée oxygénante pour les œufs.

### Arrangement spatial des œufs dans l'oothèque

Les oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* ont les œufs disposés sur trois rangs verticaux et selon un angle d'environ 40° par rapport à l'axe longitudinal de l'oothèque, celui-ci n'étant pas forcément le même que l'axe de position de l'oothèque dans le sol (Fig. 2. et Fig. 3.A.). L'oothèque ouverte permet de voir respectivement: sur deux côtés les œufs de profil, dans leur longueur (Fig. 2.), et sur les deux autres côtés les œufs de face, une de leurs extrémités seule visible – pôle micropylaire ou pôle non-micropylaire (Fig. 3A.). Les œufs ont toujours leur pôle micropylaire orienté vers le bas de l'oothèque (pm, Fig. 2.) et sont toujours adossés plus près d'une paroi que de l'autre.

Les trois rangées verticales sont composées d'œufs superposés les uns aux autres, une seule rangée étant visible de profil dans son entier. Pour une oothèque moyenne comptant 10 œufs, 5 œufs sont généralement visibles de profil lorsqu'on ouvre une oothèque sur une face latérale (Fig. 2.): le premier œuf d'entassement (1) à la base, le dernier et dixième (10), et les trois extérieurs latéraux (L1, L2, L3) (comparer les Fig. 2. et 3.). L'angle de position des œufs dans les rangées verticales varie: le premier œuf (1) est généralement disposé plus verticale-

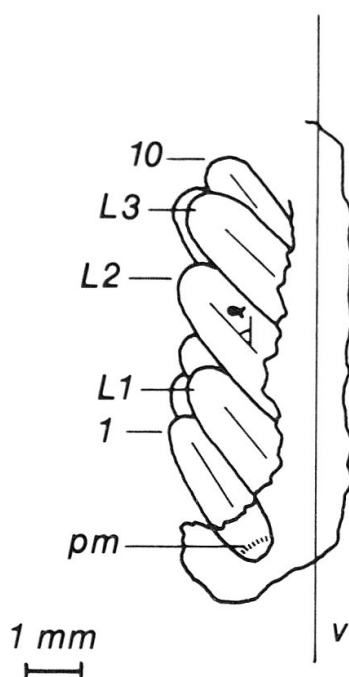


Fig. 2. Oothèque ouverte, œufs de profil. v = axe vertical, pm = pôle micropylaire, 1 = œuf basal, 10 = œuf apical, L1-L2-L3 = œufs latéraux,  $\alpha$  = angle mesuré.

ment que les autres (par rapport toujours à l'axe longitudinal (v) de référence), puis les œufs supérieurs suivants sont en général un peu plus horizontaux, jusqu'à l'œuf apical (10), soit encore plus horizontal, soit assez vertical comme le premier.

Les oothèques ouvertes sont dessinées, les œufs visibles de profil. L'axe longitudinal des œufs est dessiné lors de l'observation et calculé plus tard, par rapport à la verticale (v). Théoriquement, l'angle peut être mesuré entre  $0^\circ$  (œuf vertical) et  $90^\circ$  (œuf horizontal). Les œufs ont été mesurés afin de déterminer d'une part l'angle moyen dans les oothèques et, d'autre part, de comparer les valeurs entre les deux espèces. Tous les œufs de chaque oothèque n'ont pas été mesurés, mais seuls les œufs visibles de profil. Une vérification sur la totalité des œufs d'une oothèque a été faite plusieurs fois, confirmant la bonne représentativité des seuls œufs vus de profil.

Nous avons utilisé deux valeurs moyennes (Tab. 2.): AM étant la moyenne angulaire arithmétique des œufs calculés, L2 étant la valeur angulaire du deuxième œuf latéral (Fig. 2.), évalué au départ comme «œuf moyen» de la série. Un calcul de corrélation entre ces deux valeurs a confirmé cet a priori: r (AM, L2) étant de + 0,92 pour *C. mollis* et de + 0,94 pour *C. biguttulus*, valeurs qualifiées toutes deux statistiquement de corrélation positive extra forte. L'écart des différentes valeurs angulaires de chaque oothèque est calculé, ainsi que sa moyenne sur l'ensemble des oothèques (EM, Tab. 2.). Ce critère permet d'estimer la variation d'angle dans l'oothèque. Les angles extrêmes sont également donnés ( $\alpha$  min et  $\alpha$  max), ainsi que les types d'oothèque analysés, selon le nombre d'œufs par oothèque (oo). Les valeurs sont toutes arrondies à l'unité, précision suffisante pour ce genre de description.

Les deux espèces comparées montrent une forte variation de la disposition angulaire des œufs. Les moyennes ont un fort coefficient de variation (30%),

Tab. 2. Valeurs angulaires des œufs en degrés. AM = angle moyen des œufs, L2 = angle moyen du deuxième œuf latéral, EM = écart angulaire moyen,  $\alpha$  min = angle minimum,  $\alpha$  max = angle maximum, noo = nombre d'oothèques, no = nombre d'œufs, oo = nombre d'oothèques à 12, 10, 9 ou 8 œufs par oothèque, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation.

	AM	L2	EM	$\alpha$ min	$\alpha$ max	noo	no	oo			
	m $\pm$ s (CV%)	m $\pm$ s (CV%)	m $\pm$ s (CV%) (min - max)					12	10	9	8
<i>C. mollis</i>	37 $\pm$ 10 (30)	39 $\pm$ 10 (30)	17 $\pm$ 10 (60) (2 - 39)	13	74	32	153	0	26	6	0
<i>C. biguttulus</i>	35 $\pm$ 10 (30)	37 $\pm$ 10 (30)	15 $\pm$ 10 (70) (0 - 45)	12	66	30	133	3	22	4	1

indiquant une variété entre les oothèques. Les écarts sont non seulement relativement grands (17° et 15° de moyenne), mais aussi inégalement répartis (coefficient de variation grand) entre: des oothèques assez uniformes (quelques degrés de différence) et d'autres à grands écarts entre les œufs (30° à 40° de différence). Les cas extrêmes ( $\alpha$  min et  $\alpha$  max) montrent encore des dispositions très différentes, depuis les œufs à 12° jusqu'à d'autres à 74°.

Les variances élevées ne nous permettent pas une comparaison statistique des moyennes, *C. mollis* et *C. biguttulus* se comportent toutefois de manière étonnamment semblable malgré cette variété: autant les moyennes que les écarts-types et les extrêmes des différents critères sont similaires. On peut dès lors décrire les œufs des oothèques des deux espèces comme étant disposés à des angles moyens d'environ 40°. La majorité des oothèques employées (oo) est à 10 œufs par oothèque, quelques-unes à 8, 9 ou 12.

L'arrangement des œufs dans l'oothèque se fait sur 3 plans verticaux (traits verticaux, Fig. 3.B. et Fig. 3.A.), mais sur un plus grand nombre de plans horizontaux. En ouvrant une oothèque de face – c'est-à-dire un des pôles de tous les œufs face à l'observateur – on remarque que l'empilement des pôles, en fait des œufs, est progressif et chaque fois décalé d'une hauteur relativement égale. On obtient par conséquent 10 plans horizontaux successifs (traits horizontaux, Fig. 3.B.), correspondant à l'entassement des œufs par la femelle lors de la ponte. Cet entassement se déroule de manière alternée entre les trois plans verticaux, depuis le premier œuf jusqu'au dernier (numérotation de la Fig. 3.B.). Cette «construction», en alternance verticale et horizontale, permet un arrangement spatial certainement de meilleure solidité et une action de ponte peut-être plus régulière pour la femelle.

Cette succession habituelle (Fig. 3.B.) possède un certain nombre de variantes. L'analyse de nombreuses oothèques a permis de donner le schéma général de l'entassement des œufs (Fig. 3.C.): le premier œuf pondue (1) est toujours central, le deuxième est latéral gauche ou droit, le quatrième toujours dans le plan central (4), et ainsi de suite, l'œuf 7 et le 10 toujours centraux, les autres gauches ou droits. Cet arrangement spatial n'est pas toujours géométriquement parfait,



les plans parfois un peu décalés, pas parfaitement rectilignes. Les oothèques à 8 et 9 œufs démontrent une simplification du schéma par simple manque de l'œuf 10 au sommet, ou par déplacement des œufs 8 et 9 en positions intermédiaires au sommet. Cet arrangement spatial a été observé sans différence notable chez *C. mollis* et *C. biguttulus*. L'arrangement général, positions angulaires des œufs comprises, est donc sensiblement le même chez les deux espèces.

L'oothèque de *C. brunneus* est décrite par WALOFF (1950) comme possédant 2 à 3 rangs d'entassement, les œufs appuyés aux parois. Cette description, complétée par une figure, est relativement proche de celle de nos deux espèces, bien qu'incomplètement comparable sans plus de précisions sur les variations d'arrangement chez cette espèce.

CHAPMAN & ROBERTSON (1958) ont séparé les arrangements des œufs des Acridiens en deux types: celui à symétrie radiale et celui à symétrie bilatérale. Ce dernier type correspondrait à notre situation: tous les œufs sont disposés à environ 45° en 3 ou 4 rangs parallèles, seules les extrémités des œufs sont visibles depuis les parois latérales de l'oothèque. Ce type est cité pour les genres *Acrida* et *Locusta* et genres voisins.

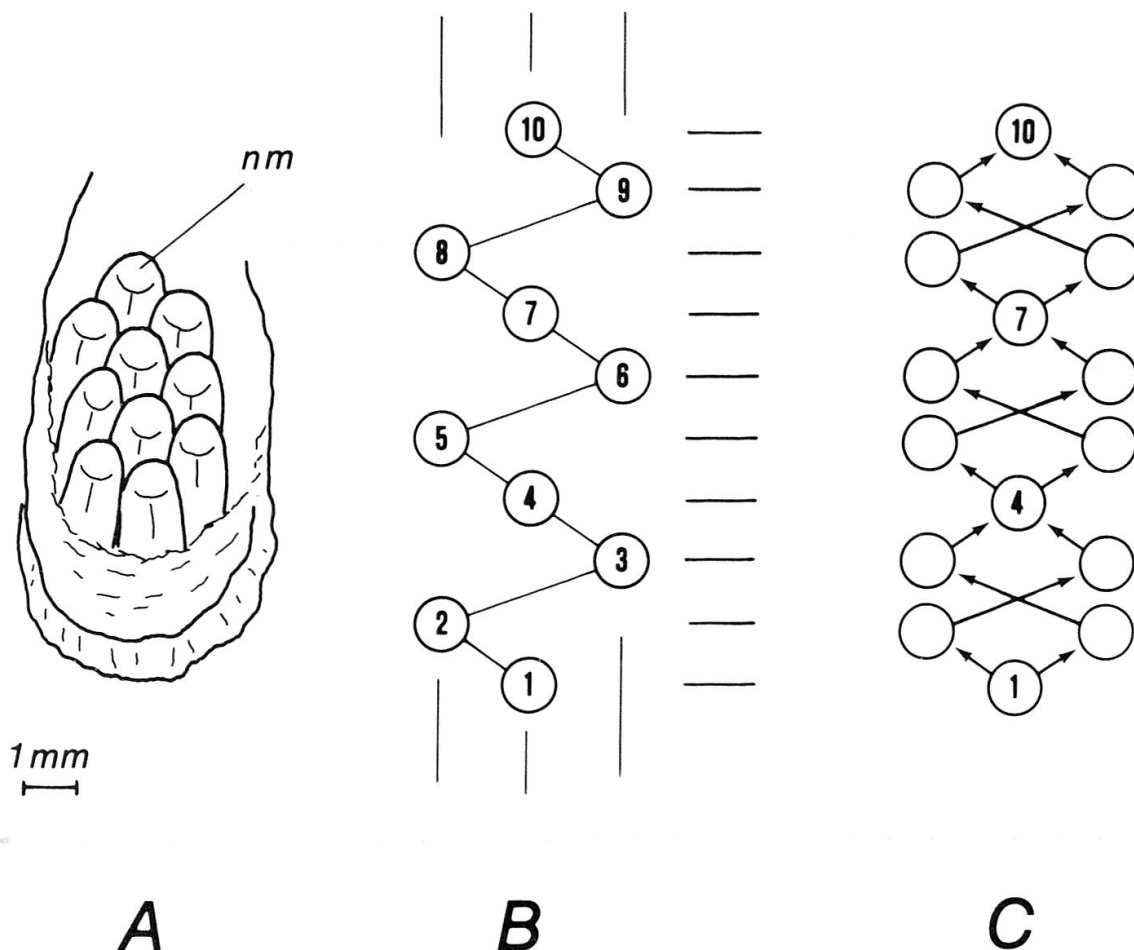


Fig. 3. A. Oothèque ouverte, œufs de face. nm = pôle non-micropylaire. B. Schéma d'entassement des œufs (de l'œuf basal 1 à l'œuf apical 10, selon 3 plans verticaux et 10 plans horizontaux). C. Schéma général d'entassement des œufs.

L'arrangement spatial des œufs est d'un intérêt non seulement taxonomique mais également fonctionnel, par son rôle sur l'éclosion des futures larves. CHAPMAN & ROBERTSON (1958) et plus tard EWER (1977) ont discuté de l'intérêt qu'a chaque arrangement, propre à une espèce vivant dans des conditions de sol particulières. Les larves ne doivent pas se perdre à leur sortie de l'œuf, emprunter quand il existe le chemin facilité du bouchon. L'arrangement régulier des œufs chez *C. mollis* et *C. biguttulus* peut donc être également compris comme une tendance à l'efficacité d'une sortie optimale des larves, la position des têtes des futures larves bien dirigées et en rangs réguliers, en vue de la sortie vers la surface.

#### Nombre d'œufs par oothèque

Le nombre d'œufs par oothèque a été relevé chez *C. mollis* et *C. biguttulus* sur respectivement 42 et 36 oothèques (noo) et pour un total de 369 et 321 œufs (no) (Tab. 3.). Les moyennes, très proches, se situent entre 9 et 10 œufs par oothèque (plus près de 10). Les valeurs extrêmes sont 7 à 10 (*C. mollis*) et 7 à 12 (*C. biguttulus*) œufs par oothèque. L'écart-type de *C. biguttulus* est presque le double de celui de *C. mollis*, qui possède un coefficient de variation assez faible de 6,1%. Une comparaison de moyennes a été effectuée pour ces échantillons qui s'est révélée significative à 1% pour admettre une similarité entre elles. On peut donc conclure que ces deux espèces ont en moyenne 10 œufs par oothèque.

La moyenne calculée par WALOFF (1950) pour *C. brunneus* se révèle dans la logique des rapports de taille: 11,2 œufs par oothèque (de 7 à 14 pour les extrêmes).

Tab. 3. Nombre d'œufs par oothèque. noo = nombre d'oothèques, no = nombre d'œufs, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation.

	m	s	CV (%)	noo	no
<b>C. mollis</b>	<b>9.74</b>	<b>0.59</b>	<b>6.1</b>	<b>42</b>	<b>369</b>
<b>C. biguttulus</b>	<b>9.81</b>	<b>1.09</b>	<b>11.1</b>	<b>36</b>	<b>321</b>

#### Profondeur de ponte des oothèques

La profondeur à laquelle se situent les oothèques lorsqu'elles ont été pondues dans un substrat quelconque n'est pas un critère couramment utilisé dans les descriptions d'œufs et d'oothèques. Nous avons cependant jugé intéressant de reporter ici les valeurs obtenues en élevage comme indications complémentaires aux descriptions morphologiques.

Les profondeurs des oothèques obtenues en pondoirs standardisés ont été systématiquement notées dans deux substrats différents (sable et terre), sans procéder cependant à une expérience de choix de substrats. Les nombres d'oothèques obtenus ne doivent donc pas être comparés entre eux. La mesure se fait après avoir gratté le substrat jusqu'à apercevoir le sommet de l'oothèque. La pro-



fondeur discutée ici représente donc celle où se trouve l'extrémité apicale de l'oothèque, à quoi il faut ajouter la longueur de l'oothèque pour ses limites supérieures et inférieures dans le sol.

Les oothèques ont été mesurées dans une fourchette de 5 mm à 30 mm de profondeur par rapport à la surface du sol. Les mesures ont été faites de 5 mm en 5 mm, puis ramenées à trois catégories (I, II, III) pour une simplification des résultats: tranche I = de 5 à 15 mm, tranche II = de 15 à 25 mm, tranche III = de 25 à 30 mm (Tab. 4. et Fig. 4.A., 4.B., 4.C.).

Tab. 4. Profondeur de ponte des oothèques. oo = nombre d'oothèques, I = 5 à 15 mm, II = 15 à 25 mm, III = 25 à 30 mm.

	SABLE						TERRE						SABLE + TERRE					
	I		II		III		I		II		III		I		II		III	
	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%	oo	%
<i>C. mollis</i>	15	56	12	44	-	-	6	7	43	53	32	40	21	19	55	51	32	19
<i>C. biguttulus</i>	18	55	15	45	-	-	-	-	14	100	-	-	18	38	29	62	-	-

En analysant les substrats séparément, on observe (Fig. 4.A., 4.B.) que *C. mollis* a ses oothèques réparties dans le substrat sable (S) dans les couches I et II seules et à une répartition plus ou moins égale. Dans la terre (T), on en trouve dans les trois couches I, II, III, une minorité en I (7%) et le reste presque à parts égales dans les catégories II et III. *C. biguttulus* a lui ses oothèques réparties dans les horizons I et II seuls, de manière presque égale pour le sable (55% et 45%) et uniquement dans l'horizon II pour la terre. En comparant les deux espèces et en regroupant les substrats (S + T), nous remarquons (Fig. 4.C.) que la majorité des oothèques se situent entre 15 et 25 mm (II), le reste dans les couches I et III (19% et 19%) pour *C. mollis*, et dans la couche I pour *C. biguttulus* (38%).

Les femelles de *C. mollis* pondent donc globalement plus profondément que celles de *C. biguttulus*. Les oothèques des deux espèces se situent entre 5 et 30 mm de profondeur, ce qui représente une amplitude de 25 mm, longueurs des oothèques non comprises. En ajoutant cette longueur (moyenne: environ 12 mm), on obtient des extrêmes de 5 à 42 mm de profond pour la situation des oothèques dans le substrat. Une partie des femelles en ponte doit donc allonger son abdomen jusqu'à cette limite extrême de 42 mm, base des oothèques les plus profondes. Cette profondeur est importante si l'on sait que l'abdomen d'une femelle de *C. mollis* (mesuré sur individu frais de la pointe de l'oviscapte à la limite abdomen – metasternum) a une longueur d'environ 8 à 10 mm dans la population étudiée. En divisant ces deux valeurs (42 mm et 10 mm), on obtient donc un allongement théorique de l'abdomen de 4,2 fois la longueur normale, pour une grande femelle et pour une profondeur maximale. *C. mollis*, pondant globalement plus bas que *C. biguttulus*, pond également proportionnellement plus en profondeur, vu la taille plus faible de ses femelles.

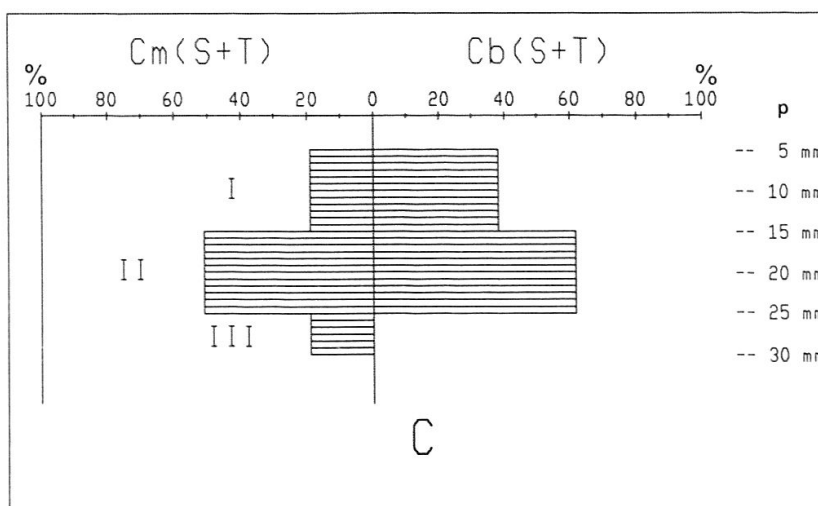
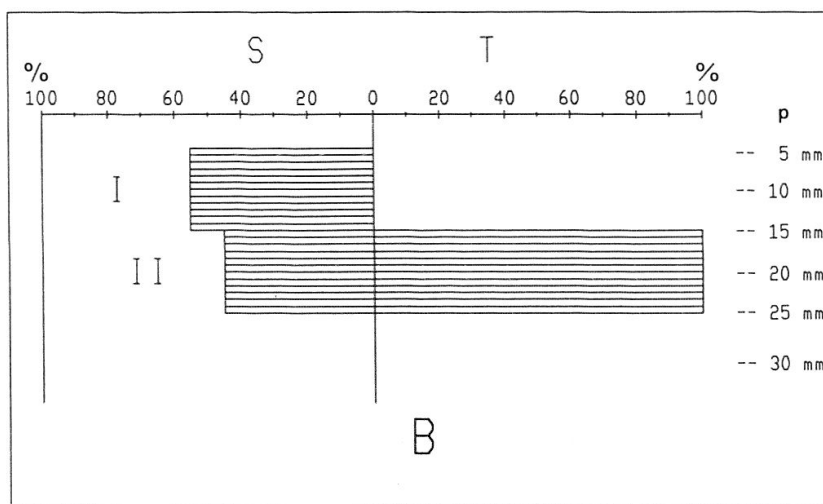
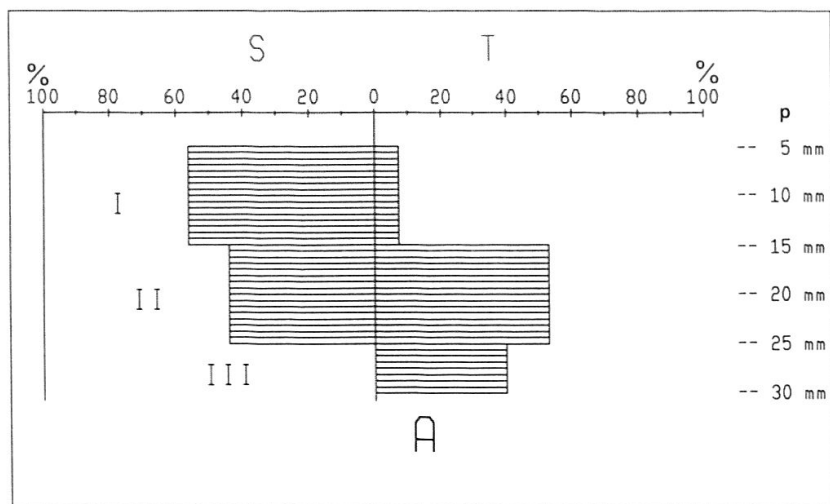


Fig. 4. Répartition des oothèques en profondeur. A. Substrats séparés, *C. mollis*. B. id., *C. biguttulus*. C. Substrats additionnés, les deux espèces. S = sable, T = terre, p = profondeur de ponte, I-II-III = classes de profondeur, Cm = *C. mollis*, Cb = *C. biguttulus*.

Les œufs de *C. mollis* et de *C. biguttulus* sont de forme générale cylindrique fusiforme, légèrement plus arrondie à l'extrémité non-micropylaire. Comme chez la majorité des Acridiens, ils possèdent en position subapicale un anneau de petits orifices qui sont les micropyles (Fig. 5.). En région tout à fait apicale se trouvent de petits pores arrangés de façon irrégulière. Cette extrémité, facilement reconnaissable même à la loupe, se situe toujours dirigée vers le bas dans l'oothèque, d'où son nom souvent utilisé de pôle postérieur, et par conséquent de pôle antérieur pour l'autre pôle. Cette terminologie demande bien-entendu quelques précautions: un œuf isolé ne pouvant révéler seul un caractère antérieur ou postérieur. Ce problème est d'ailleurs le même pour la nomenclature adoptée par CHAPMAN & ROBERTSON (1958), qui préfèrent parler de pôle dorsal et de pôle ventral, à cause de leur correspondance respective avec les faces dorsales et ventrales de l'abdomen de la femelle au moment de la ponte. Nous nous en tiendrons ici aux termes de pôles ou extrémités micropylaires et non-micropylaires, non équivoques quelle que soit la position de l'œuf observé (Fig. 5.).

La couleur générale de l'œuf est blanc jaunâtre ou blanc-ivoire, selon l'humidité superficielle de l'œuf, légèrement teinté de la couleur dominante du mucus oothécal, sans que cette tendance soit très nette et très stable (THORENS, 1988).

Les critères que nous avons employés pour la description des œufs sont les dimensions de longueur (L), de largeur (l – en fait le diamètre équatorial), le rapport longueur par largeur (L/l), ainsi que la sculpture du chorion.

Les valeurs de dimensions sont nettement plus serrées et stables ici que celles des oothèques (coefficient de variation autour de 5%). Ces critères sont également certainement plus représentatifs des conditions naturelles, moins influencés sans doute par les conditions de laboratoire. Les calculs de moyenne (Tab. 5.) ont été faits sur les moyennes des œufs de chaque oothèque (L1, l, L/l), désirant ainsi mettre en évidence une distribution sur des groupes d'œufs, les oothèques prises comme entités, au lieu d'un calcul de moyenne sur un ensemble d'œufs, représentant moins bien la réalité biologique à notre avis. Une comparaison a néanmoins été faite sur les deux types de calcul possibles: la moyenne des moyennes des œufs d'une oothèque (L1) et la moyenne sur le total des œufs (L2). Nous

Tab. 5. Dimensions des œufs en mm. noo = nombre d'oothèques examinées, no = nombre d'œufs examinés, L1 = longueur (moyenne des moyennes), L2 = longueur (moyenne de l'échantillon total), l = largeur, m = moyenne, s = écart-type, CV(%) = coefficient de variation.

	L1	L2	l	L/l	noo	no
	m ± s (CV%) (min - max)	m ± s (CV%) (min - max)	m ± s (CV%) (min - max)	m ± s (CV%) (min - max)		
<i>C. mollis</i>	4.12 ± 0.22 (5.2) (3.56 - 4.52)	4.12 ± 0.24 (5.9) (3.28 - 4.88)	1.20 ± 0.06 (5.0) (1.08 - 1.28)	3.46 ± 0.19 (5.6) (3.1 - 4.0)	42	369
<i>C. biguttulus</i>	4.24 ± 0.19 (4.5) (3.92 - 4.52)	4.24 ± 0.22 (5.2) (3.44 - 4.80)	1.24 ± 0.05 (4.1) (1.16 - 1.36)	3.46 ± 0.20 (5.9) (3.1 - 3.8)	36	321

remarquons que, s'il existe effectivement des oothèques à petits œufs ou à grands œufs, ces différences de distribution ne se marquent pas sur l'ensemble de l'échantillon: les moyennes L1 et L2 sont exactement les mêmes, les écarts-types ne montrent qu'une légère différence.

La comparaison de la longueur des œufs (L1) chez *C. mollis* et *C. biguttulus* montre des moyennes très proches et des coefficients de variation bas et proches. Une hypothèse de similarité se révèle acceptée (moyennes considérées semblables) à 1% de seuil de signification. La comparaison des largeurs moyennes (1) donne significativement différentes les moyennes des deux espèces aux deux seuils de 1% et 5%. Le rapport longueur/largeur (L/1) est employé ici, comme pour les oothèques, pour tenter de diminuer les effets des différences individuelles de taille des adultes. Il révèle une moyenne identique pour les deux espèces, ainsi que de faibles écarts-types de valeurs semblables. L'hypothèse de similarité des moyennes est évidemment ici positive.

Nous pouvons donc conclure que *C. mollis* et *C. biguttulus* ont des œufs de proportion identique (trois fois et demi plus longs que larges), légèrement plus grands et significativement plus large chez *C. biguttulus* que chez *C. mollis*.

WALOFF (1950) indique que les œufs de *C. brunneus* sont en moyenne longs de 4,2 mm et larges de 1,0 mm, ce qui va à l'encontre des rapports de taille déjà discutés, puisque la moyenne de longueur est légèrement supérieure à celle de *C. mollis*, mais inférieure à celle de *C. biguttulus*, et la moyenne de largeur inférieure à celle des deux espèces. Les extrêmes se comportent dans le même sens: environ les mêmes que ceux de *C. biguttulus* pour la longueur (3,9 mm à 4,5 mm), et décalés vers le bas par rapport aux deux espèces pour la largeur (0,9 mm à 1,2 mm). Il faut noter cependant que le nombre d'œufs mesurés par cet auteur est assez bas (20). Sur la base de ces données, les œufs de *C. brunneus* auraient un rapport L/l (calculé sur les deux moyennes) de 4,2, donc des œufs proportionnellement plus longs que ceux de nos deux espèces.

### Sculpture des œufs

L'œuf des Acridiens est formé de plusieurs enveloppes, dont le chorion, lui-même divisé en trois couches. La plus extérieure est l'extrachorion – redéfini et renommé épichorion (LONGO *et al.*, 1982, VISCUSO *et al.*, 1984) – qui change de forme après la ponte et subsiste sous forme de granules ou tubercules, arrangés parfois en réseaux. Cette couche peut disparaître presque complètement de la surface de l'œuf après la ponte, ce qui est le cas de nos deux espèces, comme de *C. brunneus* (VISCUSO & LONGO, 1983). La deuxième enveloppe depuis l'extérieur se nomme exochorion et porte souvent chez les Acrididae une sculpture formée de réseaux d'hexagones, marques des cellules folliculaires lorsque l'œuf se trouvait encore en maturation dans les organes génitaux femelles. C'est ce type d'ornementation, appelée parfois simplement sculpture choriale, qui fera l'objet de la description ci-dessous.

Les œufs de nos deux espèces ont tous été analysés à un stade de plusieurs semaines suivant la ponte, ceci afin d'éviter les stades d'évolution trop proches de la ponte. Une série d'observations au microscope électronique à balayage (Fig. 5.) nous a permis de préciser comment se présentait la surface du chorion des deux espèces, pour ensuite compléter cette description par des observations sous loupe binoculaire optique, afin de chiffrer les variations d'ornementation constatées.

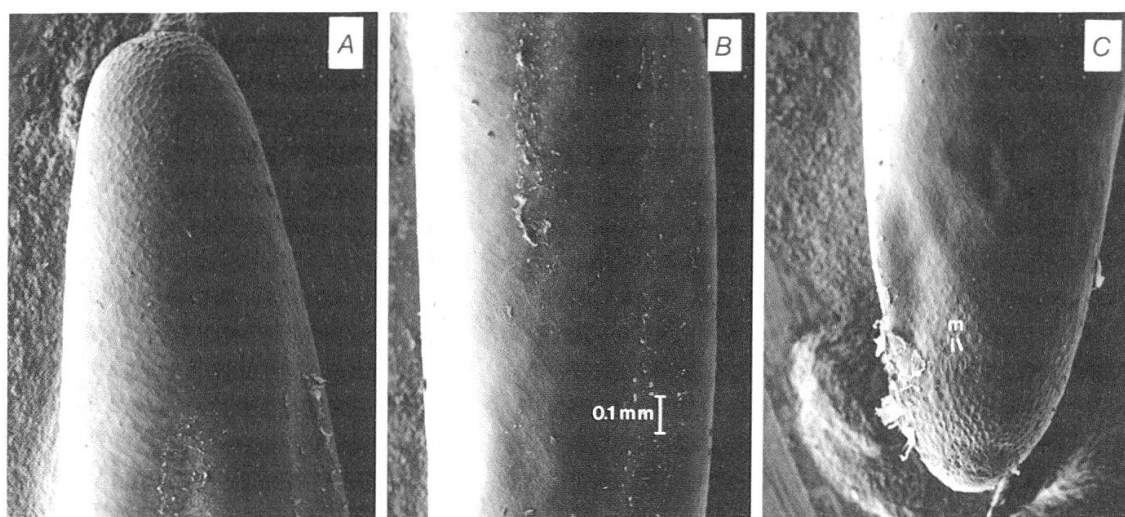


Fig. 5. Œuf de *C. mollis*. A. Tiers supérieur (pôle non-micropylaire sculpté). B. Tiers médian lisse. C. Tiers inférieur (pôle micropylaire sculpté). m = micropyles. Echelle identique en A, B et C.

L'œuf représenté (Fig. 5.) est lisse, sans sculpture hexagonale, sur la majorité de sa longueur, dans toute sa partie médiane. Une ornementation, de type réseau hexagonal (empreinte des cellules folliculaires) apparaît de manière peu accentuée, mais nette tout de même, aux deux pôles de l'œuf sur environ 15% de la longueur totale de l'œuf à chaque pôle. La partie médiane lisse occupe environ 70% de la longueur totale. Cette sculpture est de relief relativement faible, mais cependant bien visible, même à la loupe optique (75 à 100×).

Ce type d'ornementation n'est cependant pas la règle, ni chez *C. mollis*, ni chez *C. biguttulus*. Chez ces deux espèces, nous avons rencontré plusieurs types de combinaison dans l'ornementation des œufs, avec toutefois une constante: la partie médiane est toujours lisse. Les variations individuelles des pôles nous ont contraints à la distinction de plusieurs types d'œufs et à la comparaison de ceux-ci chez les deux espèces envisagées (Tab. 6.).

La partie médiane de l'œuf étant toujours lisse, les pôles seuls sont discutés dans ces catégories. Ceux-ci peuvent être tout à fait lisses (abrévés l) ou normalement sculptés (s). Les pôles sont abrégés ainsi: a = pôle micropylaire, b = pôle

Tab. 6. Sculpture des œufs. noo = nombre d'oothèques utilisées, no = nombre d'œufs examinés. oo = oothèques, s = sculpté, l = lisse, a = pôle micropylaire, b = pôle non-micropylaire.

	types d'œufs								types de pôles								sculpté/lisse				noo	no
	bs/as		bs/al		bl/as		bl/al		bs	bl	as	al	s	l								
	oo %	oo %	oo %	oo %					oo %	oo %	oo %	oo %	oo %	oo %								
C. mollis	16	33	20	41	3	6	10	20	36	73	13	27	19	39	30	61	55	56	43	44	49	311
C. biguttulus	19	44	9	21	1	2	14	33	28	65	15	35	20	47	23	53	48	56	38	44	43	230

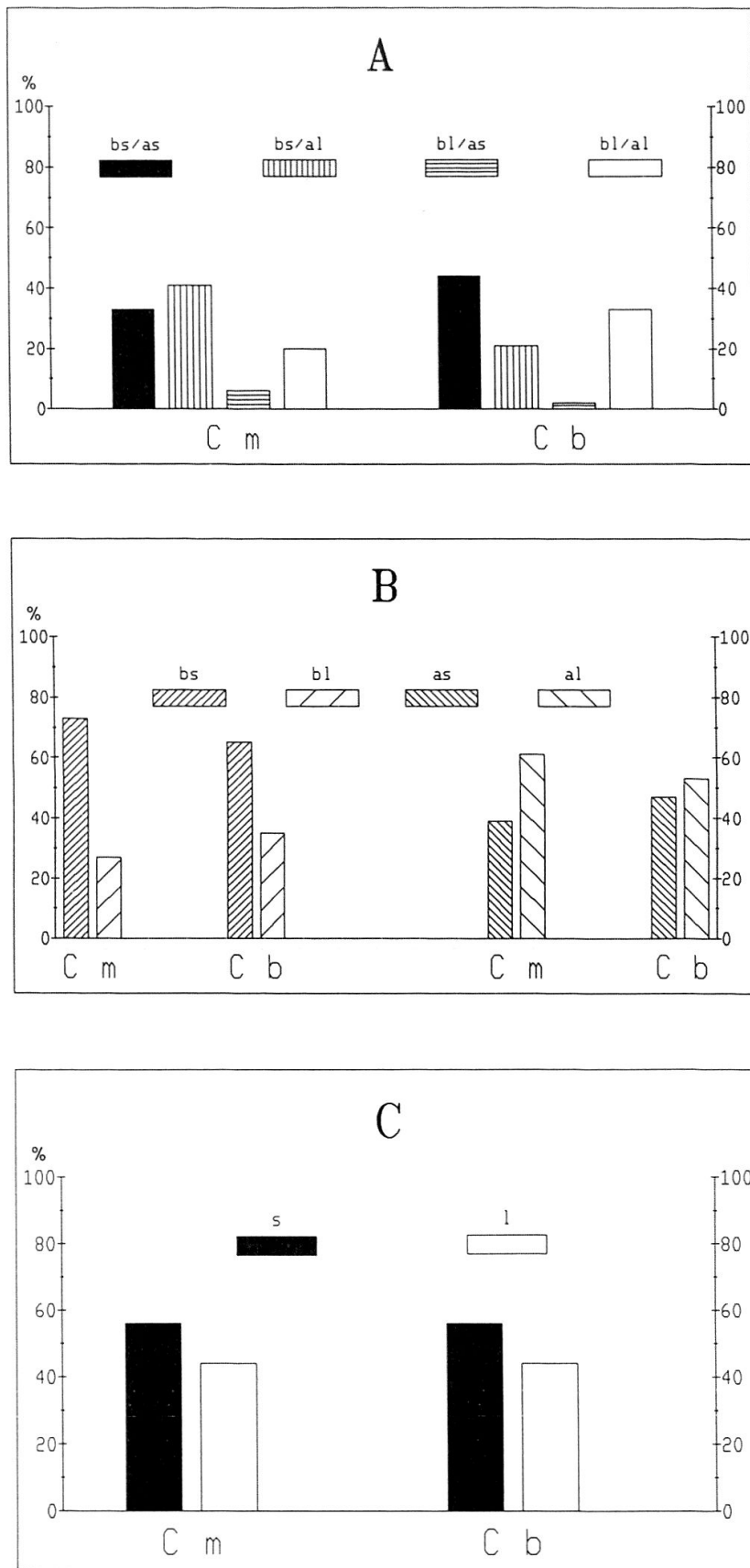


Fig. 6. Répartition de sculpture des œufs. A. Types d'œufs B. Types de pôles. C. Proportion sculpté/lisse. s = sculpté, l = lisse, a = pôle micropylaire, b = pôle non-micropylaire.



non-micropylaire. Selon leur sculpture, les quatre types de pôles possibles sont: as et al pour les pôles micropylaires, bs et bl pour les pôles non-micropylaires. Selon les combinaisons des pôles ornementés ou non, les œufs peuvent être de quatre types: bs/as (ornementés aux deux pôles), bl/al (tout à fait lisses), ou bs/al et bl/as (ornementés à un pôle seulement). Il existe également des variations d'intensité d'ornementation (nettement, faiblement, etc.) dont nous n'avons pas tenu compte pour la clarté des résultats. Les œufs d'une même oothèque se sont révélés toujours du même type, par conséquent les échantillons analysés sont des oothèques et non des œufs séparés. Nous avons observé également qu'une même femelle peut pondre différentes oothèques (types d'œufs variant d'une oothèque à l'autre), et sur une période de ponte restreinte.

Les résultats de la distribution de l'ornementation dans les œufs des deux espèces sont relevés et figurés de trois façons différentes: premièrement par comparaison des types d'œufs, c'est-à-dire selon l'arrangement des pôles sculptés ou non dans un œuf et en pourcent des quatre types (as/bs, par exemple; types d'œufs, Tab. 6. et Fig. 6.A.); deuxièmement par comparaison des types de pôles, c'est-à-dire par décompte de chaque pôle sculpté ou non, et en pourcent d'un même type de pôles (bs contre bl et as contre al; types de pôles, Tab. 6. et Fig. 6.B.); troisièmement par la distribution globale de la sculpture aux pôles, sculptés ou lisses (s ou l), par addition des pôles (sculpté/lisse, Tab. 6. et Fig. 6.C.).

Selon cette triple analyse, premièrement, les types d'œufs que nous rencontrons chez *C. mollis* et chez *C. biguttulus* sont répartis de manière peu dominante pour un type plutôt qu'un autre. Seule la combinaison bl/as (œufs à pôle micropylaire sculpté et à pôle non-micropylaire non sculpté) est fortement minoritaire chez les deux espèces (6% et 2% des oothèques examinées). Par conséquent, les deux types à pôle non-micropylaire sculpté sont nettement dominants pris ensemble (74% chez *C. mollis* et 65% chez *C. biguttulus*). Il est à noter toutefois que le type d'œufs tout à fait lisses représente quand même  $\frac{1}{3}$  ou  $\frac{1}{5}$  des œufs et ne constitue donc pas une simple exception aux œufs sculptés.

Deuxièmement, les types de pôles, pris séparément, indiquent que le pôle non-micropylaire est beaucoup plus fréquemment sculpté (bs) que lisse (bl), et ceci chez les deux espèces. En revanche la fréquence des œufs sculptés ou non à l'autre pôle (micropylaire) est presque égale, avec une légère tendance au type lisse (al). Là aussi les deux espèces réagissent dans de mêmes mesures.

Troisièmement, la comparaison des œufs par sculpture globale (sans tenir compte des parties médianes toujours lisses) nous indique une répartition identique chez les deux espèces, à savoir une proportion quasi égale entre sculpté ou lisse, avec une légère tendance vers le type sculpté (56%).

En conclusion, les œufs des deux espèces ont une ornementation en réseau hexagonal de relief relativement peu prononcé, parfois légère ou même totalement absente. Ces sculptures sont exclusivement liées aux pôles (partie médiane lisse), le plus souvent au pôle non-micropylaire. Cependant, tous les types de combinaison des pôles – sculptés ou non – se rencontrent. Il y a presque autant de pôles sculptés que lisses dans l'ensemble. Si l'on considère que la région des pôles sculptés ne représente qu'une petite partie de la surface de l'œuf, les œufs sont donc globalement beaucoup plus lisses que sculptés.

WALOFF (1950) décrit les œufs de *C. brunneus* comme exempts de sculpture, de même que plus tard HARTLEY (1961) dans son étude sur le chorion des Acridiens. VISCUSO & LONGO (1983) définissent les œufs de la même espèce comme



«mostly patternless», mais possédant aux deux pôles des dessins polygonaux de faible relief. Nous voyons à ces trois références que les espèces à œufs faiblement sculptés doivent facilement, comme c'est le cas de nos deux espèces, comporter des variations intraspécifiques menant à des œufs tout à fait lisses. D'autre part, l'observation de ces sculptures n'est pas toujours facile (CHAPMAN & ROBERTSON, 1958), et parfois hasardeuses les comparaisons entre des résultats d'auteurs différents.

Parmi les différents critères utilisant les oothèques et les œufs, la sculpture du chorion occupe cependant une place importante. Plusieurs classifications des sculptures ont été proposées. ONSAGER & MULKERN (1963) distinguent la sculpture des pôles et de la partie médiane pour établir leurs catégories: *C. mollis* et *C. biguttulus* devraient donc entrer chacun dans au moins deux catégories différentes à cause de leur variabilité. CHAPMAN & ROBERTSON (1958), donnant une autre classification, citent le cas de variations individuelles pouvant conduire une espèce à cheval sur deux types d'ornementation. Ils mettent d'ailleurs en doute l'utilisation taxonomique de ce critère pour des espèces proches, ayant souvent des sculptures impossible à distinguer, par exemple chez les Cyrtacanthacrini. MAZZINI (1987) met au contraire en évidence l'intérêt de ce critère pour des espèces proches, prenant l'exemple d'Ensifères comme les genres *Tettigonia*, *Mecconema* et *Saga*.

Il paraît clair que l'ornementation du chorion a un intérêt taxonomique, sans doute à plusieurs niveaux taxonomiques d'ailleurs: les Acrididae, et particulièrement les Gomphocerinae ont un chorion peu sculpté, voire lisse (UVAROV, 1966). Ceci a permis de voir en ce critère un caractère évolué, cette sous-famille (dont font partie nos deux espèces) étant généralement considérée comme évoluée parmi les Acridoidea. Une révision systématique, à l'aide de techniques comparables et se basant sur des séries nombreuses, serait certainement utile chez les Gomphocerinae, même paléarctiques, pourtant déjà bien étudiés généralement. Une étude des causes de variabilité intraspécifique, ainsi que des comparaisons en conséquence seraient également fort utiles. La parenté des sculptures de nos trois espèces jumelles, *C. mollis*, *C. biguttulus* et *C. brunneus*, paraît nette, mais moins évidentes sont la forte ressemblance de ces trois espèces par exemple avec l'œuf de *Myrmeleotettix maculatus* (THBG.) (LEBOUVIER *et al.*, 1985) et la forte dissemblance avec l'œuf de *Chorthippus parallelus* (ZETT.) (WALOFF, 1950), du même genre (mais d'un autre sous-genre – *Chorthippus* – il est vrai) que nos trois espèces.

## DISCUSSION

Les descriptions détaillées et comparées des œufs et des oothèques de *C. mollis* et de *C. biguttulus* ne permettent pas de mettre en évidence des différences claires et tranchées entre ces deux espèces. Seules certaines moyennes comparées strictement permettent une séparation significative entre les deux (largeur des oothèques et largeur des œufs). Les profondeurs de ponte mesurées indiquent également une différence traduite par une profondeur globale plus grande pour *C. mollis*. Pour le reste – la forme générale de l'oothèque, l'arrangement spatial et le nombre d'œufs dans l'oothèque, les autres dimensions et rapports chez les œufs et oothèques hormis les largeurs, ainsi que les tendances de variabilité des sculptures des œufs – tous ces critères ne permettent pas de distinguer nettement *C. mollis* de *C. biguttulus*. Seules des moyennes ou écarts légèrement dépla-

cés vers le haut apparaissent chez *C. biguttulus*. Ceci est d'ailleurs le cas pour l'essentiel des critères morphologiques de l'adulte (HARZ, 1975).

Des comparaisons ont été faites avec les données bibliographiques concernant *C. brunneus*, considérée comme taxonomiquement et écologiquement aussi proche de *C. mollis* et *C. biguttulus* que celles-ci entre elles. Dans les limites de comparaison possibles (différence de critères, de techniques et d'origine biogéographique), nous pouvons admettre que *C. brunneus* a également des œufs et oothèques de forme et de structure très proches. En revanche, cette espèce possède des tailles toujours assez nettement supérieures (si l'on excepte les tailles des œufs déjà discutées), ainsi qu'un nombre plus grand d'œufs par oothèque, différences qui vont dans la logique de proportion de taille des adultes. Il faut noter que *C. brunneus* se distingue également plus nettement des deux autres espèces – que celles-ci entre elles – par sa crête stridulatoire (peut-être le meilleur critère morphologique des adultes). Cette comparaison triple et ces constatations touchant les proportions de taille conduisent essentiellement à des conclusions de type morphologique. Il est difficile, par ces seules analyses, de tirer des conclusions distinctives concernant leur écologie. Ou, par raisonnement inverse, on peut prendre ces similitudes comme une indication de proximité écologique de nos deux espèces, au moins par certains facteurs liés à la ponte.

Seules les valeurs de profondeur de ponte permettent une hypothèse sur des différences écologiques directes. *C. mollis*, en conditions standards, pond globalement plus profondément que *C. biguttulus*. L'hypothèse peut être avancée que cette tendance reflète une adaptation à un milieu et à un sol plus xérique. L'espèce est connue comme plus xérophile que sa jumelle (HARZ, 1975), les comparaisons de populations que nous avons faites étant d'ailleurs orientées sur ces différences (THORENS, en préparation). La tendance de la ponte en profondeur est un fait connu pour les espèces vivant en conditions xériques extrêmes (UVAROV, 1966). Un commentaire de cette tendance a également été fait pour les espèces des régions tempérées (Grande Bretagne) par WALOFF (1950). Celui-ci met *C. brunneus* dans la catégorie des espèces mésophiles pour ce critère, parce que ses oothèques sont pondues dans les horizons de surface du sol (comme *C. mollis* et *C. biguttulus*), et non à plusieurs pouces de profondeur. Les espèces véritablement xérophiles de cette classification, reprise de ZIMIN (1938), sont absentes de Grande Bretagne.

Cette différence de ponte entre nos deux espèces est à prendre comme une tendance, calculée dans des conditions d'élevages. Ce comportement dépend de divers facteurs, en particulier édaphiques, et il est difficile d'évaluer son extrapolation en conditions naturelles. Cette réserve, souvent exprimée à propos des travaux faits en laboratoire, s'applique aussi à d'autres critères analysés ici, comme notamment la forme des oothèques, également liée aux conditions de sol et à d'autres facteurs pouvant la modifier en nature. Cependant, il est délicat d'estimer dans quelle mesure les conditions de laboratoire sont responsables de valeurs plus normalisées, moins variables (par relative stabilité des facteurs externes), ou au contraire responsables d'artefacts, de plus d'anomalies et de variabilité, les femelles n'ayant pas à disposition les conditions optimales, souvent difficiles à satisfaire en laboratoire. Les recherches sur d'autres espèces (UVAROV, 1966) ont montré que le nombre d'œufs par oothèque, par exemple, est une donnée qui semble être peu affectée par des facteurs externes (comme la nourriture), au contraire du nombre d'oothèques pondues par une femelle, fortement influencé par ceux-ci (la température, par exemple).

Le nombre de 9 à 10 œufs par oothèque chez *C. mollis* et *C. biguttulus* est compris dans des valeurs normales pour les Acrididae de nos régions. Les espèces de Grande Bretagne, par exemple, ont des valeurs moyennes entre 5 et 12 œufs par oothèque (WALOFF, 1950). Les œufs de nos deux espèces ont également un rapport longueur/largeur dans les limites normales des Acridiens, quoiqu'un peu plus bas, ou plus «courts», que la valeur générale de 4 à 5 (UVAROV, 1966).

En conclusion, l'analyse des œufs et des oothèques des espèces *C. mollis* et *C. biguttulus* est une confirmation de la grande parenté existant entre ces deux espèces. La majorité des critères employés ne séparent pas ou de très peu ces espèces, les distinctions se jouent sur des moyennes, les valeurs isolées se recouvrant beaucoup. Un seul caractère, déjà discuté (THORENS, 1988), permet finalement de les distinguer, c'est la couleur du mucus à l'intérieur de l'oothèque.

## REMERCIEMENTS

Notre reconnaissance s'adresse au Prof. W. MATTHEY pour avoir suivi avec détails et patience notre recherche, ainsi que pour la correction de notre manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN, R. F. & ROBERTSON, I. A. D. 1958. The egg pods of some tropical African grasshoppers. *J. ent. Soc. sth. Afr.* 21: 85–112.
- CHERNYAKHOVSKIY, M. E. 1967. Peculiarities of egg pod structure in different living forms of locusts. *Mater. 3oi zool. Konf. pedag. Inst. RsFSR, Volgograd 1977*: 346–348 (en russe).
- CHERNYAKHOVSKIY, M. E. 1968. Structure of locust egg pods in relation to the peculiarities of their living forms. *Nanch. Dokl. vyssh. Shk. (Biol.)* 5: 17–23 (en russe).
- CHERNYAKHOVSKIY, M. E. 1987. Structure of the egg pods of locusts of the genus *Conophyma* ZUB. (Orthoptera, Acrididae). *Ent. Rev., Wash.* 66 (4): 173–180.
- EWER, D. W. 1977. Two functions of the foam plug of Acridid egg pods. *Acrida* 6: 1–17.
- HARTLEY, J. C. 1961. The shell of acridid eggs. *Q. J. microsc. Sci.* 102: 249–255.
- HARZ, K. 1975. The Orthoptera of Europe. Vol. 2. The Hague, 939 pp.
- HINTON, H. E. 1981. Biology of insect eggs. 3 vol. Pergamon, 1125 pp.
- LEBOUVIER, M., CHAUVIN, G. & HAMON, C. 1985. L'œuf de *Myrmeleotettix maculatus* THUNB. (Orthoptera, Acrididae): absorption d'eau et structure fine des enveloppes. *Int. J. Insect Morph. Embryol.* 14 (2): 91–103.
- LONGO, G., VISCUSO, R. & COTRONEI, A. 1982. Caractéristiques morphologiques de l'extrachorion dans les œufs de quelques Orthoptères Acridiens. *Archs Biol., Paris* 93: 69–78.
- MAZZINI, M. 1987. An overview of egg structure in Orthopteroid insects. *Evol. Biol. Orthopteroid Ins.* 30: 373–377.
- ONSAGER, J. A. & MULKERN, G. B. 1963. Identification of eggs and egg-pods of North Dakota grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Bull. N. Dak. agric. Exp. Stn* 446: 1–48.
- PARIHAR, D. R. 1984. Structure of egg-pods and eggs in a grasshopper *Poecilocus pictus* (Acridoidea, Pyrgomorphidae). *J. anim. Morph. Physiol.* 31 (1–2): 79–88.
- THORENS, P. 1988. Un nouveau critère taxonomique pour séparer *Chorthippus biguttulus* (L.) et *C. mollis* (CHARP.) (Orthoptera, Acrididae): la couleur du mucus oothécal. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 61: 191–197.
- UVAROV, B. 1966. Grasshoppers and locusts. Cambridge, 481 pp.
- VISCUSO, R. & LONGO, G. 1983. Ultrastructural and histochemical characteristics of the "extrachorion" of the eggs of *Chorthippus brunneus* (THBG.) (Orthoptera, Acrididae). *Animalia* 10: 95–104.
- VISCUSO, R., LONGO, G. & SOTTILE, L. 1984. Proposal for a new term of definition for the so-called "extrachorion" of the eggs of the Orthoptera Acrididae based on a study of its origin. *Archs Biol., Paris* 95: 493–500.
- WALOFF, N. 1950. The egg pods of British short-horned grasshoppers (Acrididae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 25: 115–126.
- ZIMIN, L. S. 1938. Les pontes des Acridiens. Morphologie, classification et écologie. *Opred. Faune SssR* 23: 1–84 (en russe).

(reçu le 23 janvier 1989)