

# Révision taxinomique des Orthoptères du Maghreb. 3 : biométrie des stades phasaires de *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg) en région paléarctique occidentale, et recherche de sous-espèces

Bernard DEFAUT<sup>1</sup>

<sup>1</sup>quartier Babi, hameau d'Aynat, F-09400 Bédeilhac-et-Aynat <bdefaut@orange.fr>

**Résumé.** Le décalage temporel observable entre morphologie phasaire et comportement me conduit à réhabiliter la terminologie proposée par PASQUIER (1952) : solitarigeste, solitariforme, solitaricolore, etc. Par ailleurs le rapport entre longueur du tegmen et longueur du fémur postérieur (paramètre E/F), qui est généralement utilisé seul pour définir les stades phasaires chez *Doclostaurus maroccanus*, se révèle insuffisant : au moins quatorze autres paramètres lui sont corrélés, qui permettent de mieux apprécier le degré d'évolution morphologique phasaire. Enfin il est montré que la recherche d'éventuelles sous-espèces doit se faire en comparant des populations qui, étant en phase solitaire ou bien en phase grégaire, depuis un nombre d'années suffisant, sont dépourvues d'individus transitiformes ; cette recherche n'a pas pu aboutir ici.

**Mots clés.** *Doclostaurus maroccanus* ; paramètres biométriques des phases ; région paléarctique occidentale ; sous-espèce nouvelle.

**Abstract.** The observable time-lag between phasal morphology and behaviour leads me to rehabilitate the terminology proposed by PASQUIER (1952): *solitarigestus*, *solitariformis*, *solitaricolor*, etc. Moreover, the ratio between tegmen length and postfemur length (parameter E/F), which is generally used alone to define the phasal stages in *Doclostaurus maroccanus*, is insufficient: at least fourteen other parameters are correlated to it, which allow to better appreciate the degree of morphological evolution. Finally, it is shown that the search for possible subspecies must be done by comparing populations that, being in the solitary phase or in the gregarious phase, for a sufficient number of years, are devoid of transitiform individuals; this research could not be completed here.

**Keywords.** *Doclostaurus maroccanus*; Western Palearctic region; new subspecies; biometrical parameters of the phases.

-oOo-

## INTRODUCTION

*Doclostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) est un ravageur potentiel des cultures, et qui, pour cette raison, a été beaucoup étudié. C'est une « locuste », ce qui signifie que, comme chez *Locusta migratoria* L., et par opposition aux « sauteriaux » tels que *Calliptamus italicus* (L.), sa prolifération s'accompagne d'importantes modifications éthologiques et morphologiques de type phasaire.

La néolocalité type de *D. maroccanus* désignée par SOLTANI (1976) est l'Aguelmane Sidi-Ali, situé dans la partie occidentale du Moyen-Atlas plissé (Maroc, N 33,0749°, W 04,9960°, 2 080 m). Pour le rédacteur de la *faune des Gomphocerinae de France* que je suis, la question se posait de savoir si, en France, on a affaire à la sous-espèce nominative ou à un autre taxon. Comme on le verra, cette question ne pourra pas être tranchée. Mais d'un autre côté le présent travail aura permis de préciser et de compléter les caractéristiques biométriques des stades phasaires.

## ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DES POPULATIONS ÉTUDIÉES

### 1. POPULATIONS DE FRANCE

**1-1. Crau (France continentale).** Saint-Martin-de-Crau (13), ≈ N 43,5608°, ≈ E 4,8686°, 20 m : 3 ♂♂ et 7 ♀♀ récoltés par David Morichon en 2008 et 2009 (collection D. Morichon), 12 ♂♂ et 12 ♀♀ ré-

coltés par Didier Morin en juin 1986, 1987, 1991 et 2009 (collection D. Morin) et 3 femelles récoltées par A. Foucart le 20 juillet 1992 (collection PRIFAS). Au total 15 ♂♂ et 22 ♀♀.

La dernière pullulation en Crau remonte à 1947.

**1-2. Golfe de Lava (Corse).** ≈ N41,988°, ≈ E 8,672°, ≈ 10 m : 2 ♂♂ récoltés le 5 juillet 1971 par Jacques Bonfils (collection D. Morin), et 17 ♂♂ et 17 ♀♀ récoltés le même jour au même endroit par J. Bonfils (collection CIRAD).

Des pullulations ont eu lieu en 1955 dans le secteur de Lava, d'après BLANCK (1959 : 185).

### 2. POPULATIONS DU MAROC

**2-1. Aïn Serrak, Debdou (Maroc nord-oriental).** N 34,0485°, W 2,6437°, 1 100 m : 41 ♂♂ et 48 ♀♀, récoltés le 8 juin 1955 par Jacques Mesquida (collection H. Maurel).

Le comportement de cette population au moment de la récolte n'a pas été rendu public, à ma connaissance. Mais Debdou est un des principaux sites de pullulation de ce criquet au Maroc.

### 2-2. Populations secondaires au Maroc.

- **Azrou, Moyen-Atlas plissé occidental (Maroc).** ≈ N 33,44°, ≈ W 5,22°, ≈ 1 300 m : 2 ♂♂ et 2 ♀♀ récoltés par Lucien Chopard en juin 1949 (collection MNHN).

- **Environs d'Ifrane, Moyen-Atlas plissé occidental (Maroc).** ≈ N 33,52°, ≈ W 5,12°, ≈ 1 650 m : 3 ♂♂

et 2 ♀♀ récoltés par Marius Descamps le 10 juillet 1965 (collection MNHN).

- **Timahdite, Moyen-Atlas plissé occidental (Maroc).** *Aguelmane Sidi-Ali* (localité type de l'espèce), N 33,07950°, W 4,98435°, 2 080 m (station AMR 5286 et M 0619) : 1 ♀ récoltée le 10/08/2014 par A. François. Lieudit non précisé, ≈ N 33,24°, ≈ W 5,06°, ≈ 1 800 m : 1 ♂ récolté le 18 juillet 1989 par T. Rachadi (collection CIRAD).

### 3. POPULATIONS D'ALGÉRIE

#### 3-1. *Massif du Tamgout, Grande Kabylie (Algérie).*

N 38,8154°, E 4,3683°, 740 m : 68 ♂♂ et 10 ♀♀ récoltés en juillet et août 1952 par Hélène Maurel (collection H. Maurel).

Le comportement de la population récoltée ne semble pas avoir été consigné par écrit.

3-2. *Oued Sefioum, Hautes Plaines oranaises (Algérie).* N 34,9961°, W 0,0938°, 590 m : 14 ♂♂ récoltés le 17 juin 1962 par Hélène Maurel (collection H. Maurel).

Comme on sait, les années précédentes étaient très instables politiquement en Algérie ; cela a favorisé les pullulations de *D. maroccanus* à partir de 1961, notamment dans les Hautes Plaines oranaises.

3-3. *Djebel Nador : col de Meksem, Hautes Plaines est-oranaises (Algérie).* N 36,06614°, E 1,50522°, 900 m : 28 ♂♂ récoltés par Hélène Maurel le 13 juin 1963 (collection H. Maurel).

Hélène Maurel précise dans une note manuscrite : « Ces grégariens ont volé à 15 h 00 ; température 30 °C ; humidité relative : 20 % ».

3-4. *Hessasna, Hautes Plaines oranaises (Algérie).* (Ou *Hassasna*), forêt de Nedjaouia, N 34,82417°, E 0,32306°, 1 100 m : 27 ♂♂ et 21 ♀♀ récoltés le 19 juin 1963 par Hélène Maurel (collection H. Maurel). Population grégarigiste d'après H. Maurel : « *grex, stade V* ». Précisions supplémentaires du récolteur dans une note manuscrite : « *Yeux marrons, ventre tacheté de violet, tibias rouges ; essai de fatigue : 15 à 20 sauts avant épuisement* ».

3-5. *Ferme Ouidid, Hautes Plaines oranaises (Algérie).* N 34,80177°, E 56582°, 900 m : 29 ♂♂ et 12 ♀♀ récoltés par Hélène Maurel le 2 juin 1963 (collection H. Maurel).

Le comportement de cette population ne semble pas avoir été noté, mais les individus se révèlent tous solitariformes au terme de cette étude.

#### 3-6. Populations secondaires en Algérie.

- *École de Tabarourt, Grande Kabylie (Algérie).* N 36,7838°, E 4,5826°, 800 m : 8 ♂♂ récoltés le 26 août 1954 par Hélène Maurel (collection H. Maurel).

- *Taharust, Grande Kabylie (Algérie).* (À 1 km de Tabarourt), N 36,7795°, E 4,5940°, 670 m : 1 ♂ ré-

colté le 26 juillet 1954 par Hélène Maurel (collection H. Maurel).

- *Maison Forestière de Beni Ismaïl, Grande Kabylie (Algérie).* (À ≈ 2 km de Tabarourt), ≈ N 36,7785°, ≈ E 4,5667° : 2 ♂♂ récoltés le 16 juin 1954 par Hélène Maurel (collection H. Maurel).

## MÉTHODE D'ÉTUDE

### 1. PARAMÈTRES UTILISÉS POUR SÉPARER LES STADES MORPHOLOGIQUES PHASAIRES

#### 1-1. Paramètres morphologiques classiques

##### 1-1-1. Paramètres chromatiques (figure 1, tableau I)

La coloration du corps est globalement plus sombre chez les individus grégaires (d'un ocre plus ou moins ferrugineux) que chez les solitaires (blanc jaunâtre à ivoire). La croix claire du pronotum est jaune grisâtre chez les grégaires, et elle est peu nette, surtout à l'avant (solitaires : d'un jaunâtre clair, bien contrasté). Les trois taches sombres du dessus des fémurs postérieurs sont floues, et quelquefois réduites aux deux taches distales (solitaires : trois taches bien nettes, d'un noir assez brillant). Les macules sombres des tegmina, de teinte brunâtre, ne sont nettes qu'à l'extrémité proximale (solitaires : macules noirâtres, bien nettes).

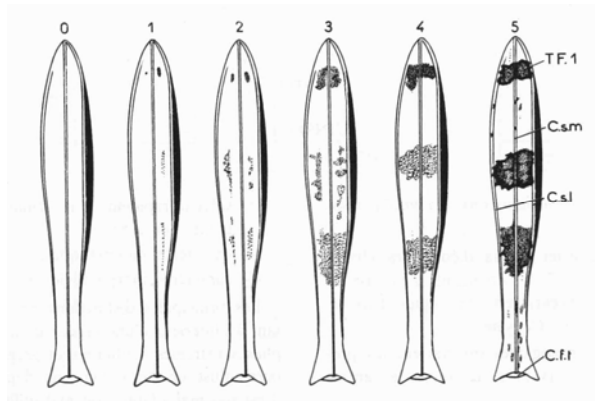
D'autre part, les variations de la tache fémorale proximale (TF1) permettent de repérer le degré de grégarisation des individus selon une échelle à 6 termes, due à Roger Pasquier (*in* SKAF, 1972) : **figure 1**.

##### 1-1-2. Paramètre biométrique E/F (tableau 1)

Les tegmina sont proportionnellement plus longs chez les grégaires : selon RAMBIER (1951) le rapport longueur du tegmen / longueur du fémur postérieur passe de 1,24-1,48 (solitaires) à 1,63-1,89 (grégaires) chez les ♂♂, et de 1,37-1,55 (solitaires) à 1,60-1,89 (grégaires) chez les ♀♀ ; les seuils sont légèrement différents chez d'autres auteurs : **tableau I**. Pour LATCHINSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 47) ce paramètre est plus discriminant que les paramètres chromatiques.

RAMBIER (1951) a établi ses seuils biométriques phasaires du rapport longueur du tegmen / longueur du fémur postérieur (E/F) à partir des « *deux populations de comportement les plus opposés* » qu'il avait étudiées en Crau (France, Bouches-du-Rhône) : il a mesuré 61 ♂♂ et 33 ♀♀ à comportement solitaire, récoltés le 30 juin 1950 au lieudit *La Figuière*, et 100 ♂♂ et 100 ♀♀ à comportement grégaire et migrateur, récoltés le 5 juin 1947 près du lieudit *Magnan* (**figures 2 et 3**). (Notons que Rambier considéré comme « *aberrante* » la valeur E/F = 1,52 d'un individu de la population ♂ grégaire.)

Dans un premier temps j'ai adopté les seuils biométriques proposés par Rambier parce qu'ils s'appuient sur des populations dont le comportement a été repéré, et parce que les exemplaires mesurés sont en nombre conséquent. Mais on verra plus loin que d'autres paramètres fournissent des seuils biométriques phasaires utiles.



**Figure 1. Taches fémorales de *Dociostaurus maroccanus* selon l'échelle de Pasquier (in SKAF, 1972 : 264-265). (Fémur de droite)**

TF.1 : tache fémorale n°1 (ou tache fémorale proximale) ; Csm : carène supéro-médiane ; Csl : carène supéro-latérale.

0 – 1 : grégaricolores, 2 – 4 : transiticolors, 5 : solitaricolores.

**0 (grégaricolores)** : TF1 absente ou douteusement visible.

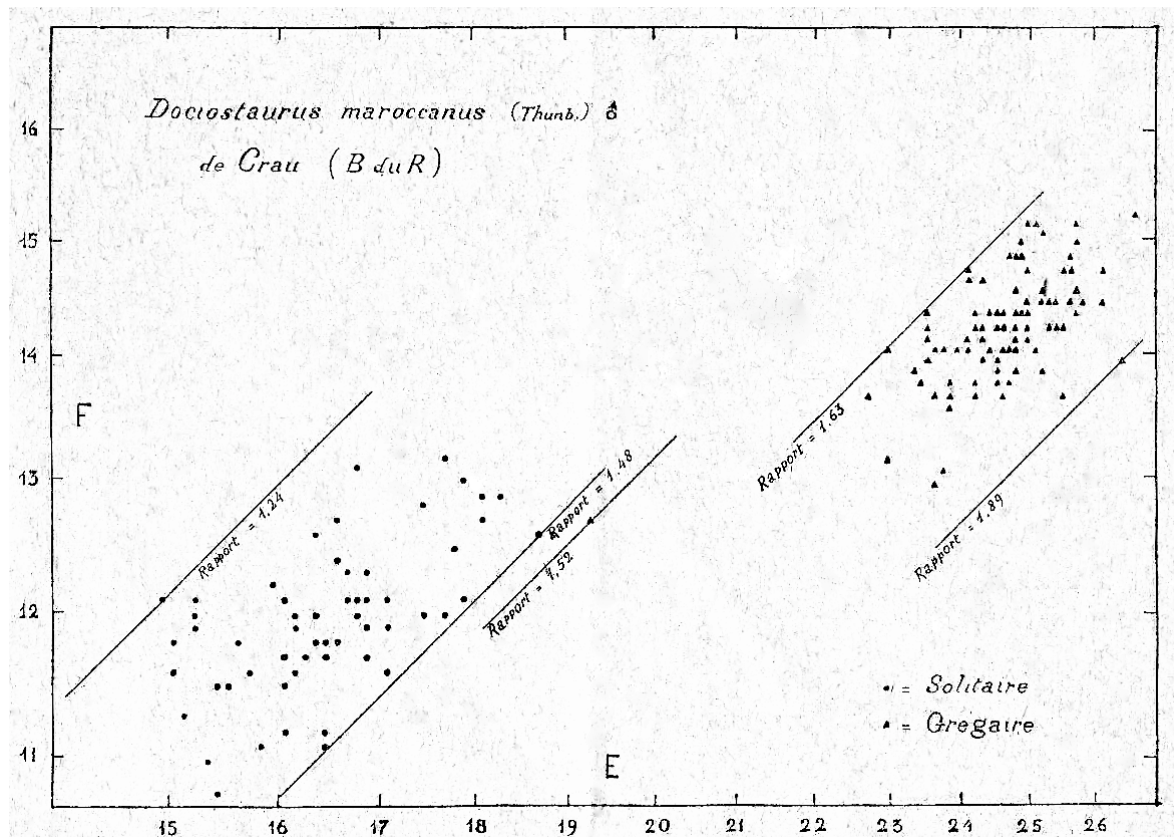
**1 (grégaricolores)** : TF1 se présentant comme deux petites taches, bien séparées par la carène supéro-médiane, l'intérieure presque ponctuelle, l'extérieure linéaire ou fusiforme (SKAF inverse la position relative de ces deux taches, je suppose par lapsus)

**2 (transiticolors)** : TF1 formée de deux taches assez développées, nettement séparées tant de la carène supéro-médiane que des carènes supéro-latérales.

**3 (transiticolors)** : TF1 formée de deux taches assez bien développées, subégales, tendant à se rejoindre sur la carène supéro-médiane mais n'atteignant pas les carènes supéro-latérales.

**4 (transiticolors)** : TF1 formée de deux taches presque entièrement coalescentes, ou d'une seule tache couvrant la carène supéro-médiane, atteignant les carènes supéro-latérales ; taches non ou à peine rebordées d'un liseré plus foncé que le centre.

**5 (solitaricolores)** : TF1 unique, bien développée, atteignant ou débordant les carènes supéro-latérales, le plus souvent très nettement rebordée par un liseré foncé.



**Figure 2. Valeurs limites du paramètre E/F chez les ♂♂ en Crau (Bouches du Rhône, in RAMBIER, 1951)**

F = longueur du fémur postérieur, E = longueur du tegmen. Individus à comportement solitaire à gauche, à comportement grégaire à droite.

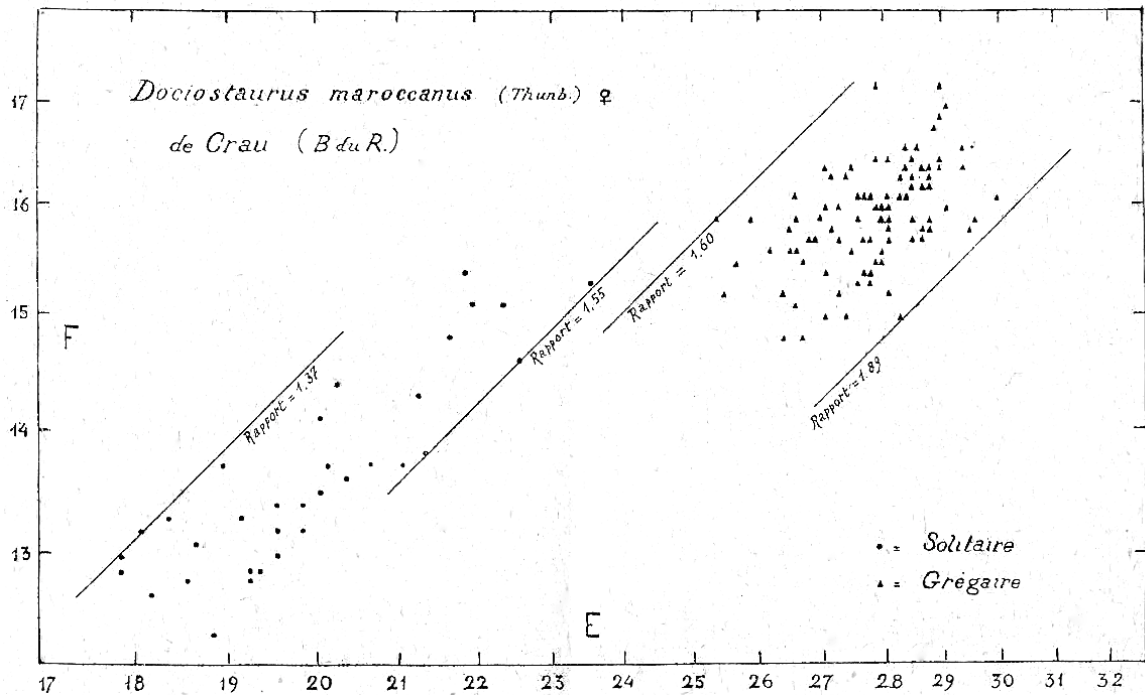


Figure 3. Valeurs limites du paramètre E/F chez les ♀♀ en Crau (Bouches du Rhône, in RAMBIER, 1951)

F = longueur du fémur postérieur, E = longueur du tegmen. Individus à comportement solitaire : à gauche, à comportement grégaire : à droite.

Tableau I. Récapitulation des principales caractéristiques morphologiques des phases chez les adultes, selon la littérature.

D'après PASQUIER (1934), RAMBIER (1951), LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992) & BARRANCO & PASCUAL (1995).

E = longueur du tegmen ; F = longueur du fémur postérieur.

	φ solitaria		φ transiens		φ gregaria	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Longueur du corps, mesurée jusqu'à l'apex de l'abdomen ; d'après LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 52) [ex-URSS, sans autre précision]	16,5 à 22,5	20,5 à 28,5	.	.	22,0 à 28,5	25,0 à 38,0
Longueur du tegmen d'après LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 130) [ex-URSS, sans autre précision]	< 22,0	.	22,0 à 24,0	.	> 24,0	.
Rapport E / F d'après RAMBIER (1951) [France continentale (Crau) ; modifié (explications dans le texte)]	1,24 à 1,48	1,37 à 1,55	.	.	1,63 à 1,89	1,60 à 1,89
Rapport E / F d'après LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 47) [Tadjikistan, Ouzbékistan]	1,32 à 1,57	1,38 à 1,63			1,54 à 1,80	
Rapport E / F d'après LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 130) [ex-URSS, sans autre précision]	1,40 à 1,50	1,40 à 1,55	< 1,60 [sic !]	< 1,62 [sic !]	1,65 à 1,75	1,66 à 1,72
Rapport E / F d'après LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 53) [ex-URSS, sans autre précision]	1,30 à 1,55		1,45 à 1,69		1,50 à 1,90	
Rapport E / F d'après BARRANCO & PASCUAL (1995 : 210) [en Andalousie. Les nombres initiaux ont été multipliés par 0,97 et 0,98]	1,30 à 1,47	1,33 à 1,53	.	.	1,58 à 1,79	1,59 à 1,74
Coloration de fond [plusieurs auteurs]	blanc jaunâtre, ivoire		.		ocre ± ferrugineux	
Croix pronotale claire [plusieurs auteurs]	jaunâtre clair,		.		jaune grisâtre,	
Tache fémorale sombre proximale (et cf. figure 1)	nette, grande, unique		estompée, dédoublée		absente ou très réduite	
<b>Rapport E / F adopté ici</b>	<b>1,33 à 1,49</b>	<b>1,35 à 1,56</b>	<b>1,49 à 1,64</b>	<b>1,56 à 1,61</b>	<b>1,64 à 1,97</b>	<b>1,61 à 1,95</b>

## 1-2. Paramètres testés

### 1-2-1. Paramètres biométriques primaires

J'ai mesuré les seize paramètres suivants chez tous les

individus : 247 ♂♂ et 136 ♀♀. (Ci-dessous, les renvois aux figures concernent l'ouvrage DEFAUT & MORICHON, 2015 : 170-177).

<b>Corps_F :</b>	Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex des fémurs postérieurs (ceux-ci étant placés dans l'axe du corps). La mesure est prise par en dessus ou par côté, le pronotum étant placé en position bien horizontale (sauf si l'exemplaire est mal piqué, auquel cas il faut compenser l'inclinaison). Lorsque les fémurs ne sont pas parallèles au disque du pronotum on mesure séparément et on additionne ( <b>figures 42c' + 42c''</b> ).
<b>Corps_E :</b>	Longueur du corps mesurée jusqu'à l'apex de l'organe du vol qui dépasse le plus (c'est souvent l'un des tegmina, mais parfois l'une des ailes). Le pronotum doit être bien horizontal, comme précédemment ; la mesure peut être prise par en dessus ou par le côté. ( <b>Figure 42b</b> ).
<b>E.i.o. :</b>	Distance minimale entre le bord interne des deux yeux. ( <b>Figure 45b</b> ).
<b>Œil :</b>	Longueur maximale de l'œil. ( <b>Figure 44a</b> ).
<b>Sillon :</b>	Longueur du sillon sous-oculaire. ( <b>Figure 44b</b> ).
<b>long.Pronot :</b>	Longueur du pronotum (sur l'axe médian). ( <b>Figure 44c</b> ).
<b>long.Prz :</b>	Longueur de la prozone du pronotum (elle se déduit automatiquement sur Excel : différence entre <b>long.Pronot</b> et <b>long.Mtz</b> ). ( <b>Figure 44d</b> ).
<b>long.Mtz :</b>	Longueur de la métazone du pronotum (sur l'axe médian). ( <b>Figure 44e</b> ).
<b>F :</b>	Longueur du fémur postérieur. ( <b>Figure 50a</b> ).
<b>f :</b>	Largeur maximale du fémur postérieur. ( <b>Figure 50b</b> ).
<b>E :</b>	Longueur du tegmen, mesurée depuis la confluence entre les nervures C et Sc jusqu'à l'apex. ( <b>Figure 52a</b> ).
<b>long.M :</b>	Longueur du champ M du tegmen, mesurée depuis la confluence entre les nervures C et Sc jusqu'à l'apex du champ M, là où la nervure M se divise. ( <b>Figure 52b</b> ).
<b>long.Epost :</b>	Longueur de la partie apicale du tegmen, au-delà du champ M. ( <b>Figure 52c</b> ).
<b>E_Aile :</b>	Écart entre l'apex des ailes et l'apex des tegmina au repos ( <i>nota</i> : il est <u>négatif</u> lorsque les ailes dépassent les tegmina, ce qui peut arriver chez les taxons macroptères, beaucoup plus rarement chez les autres).
<b>E_F :</b>	Écart entre l'apex des fémurs postérieurs et l'apex des tegmina au repos.
<b>long.lat.Psg :</b>	Longueur latérale de la plaque sous-génitale des ♂♂ ( <b>Figure 53b</b> ).

### 1-2-2. Indices biométriques

À côté du classique indice  $E/F$ , j'ai testé les sept indices suivants :

- Les deux indices d'holoptérie,  $100 \times ([E_F] / E)$  et  $100 \times ([E_F] / F)$  ; ils évaluent, chez les exemplaires macroptères, l'importance du dépassement des fémurs postérieurs en position horizontale par les organes du vol, relativement à la longueur des tegmina ou des fémurs postérieurs.

- Les rapports  $\text{Œil} / \text{Sillon}$ ,  $\text{Œil} / \text{E.i.o.}$ ,  $\text{long.Mtz} / \text{long.Prz}$ ,  $\text{long.lat.Psg} / \text{Sillon}$ ,  $F / f$ .

#### Remarques.

1. Certains de ces paramètres sont partiellement redondants : **E** avec **Corps\_E**, **F** avec **Corps\_F**, **Sillon** avec **Œil/Sillon**, **E.i.o.** avec **Œil/E.i.o.**, **Œil** avec **Œil/Sillon**, **Œil** avec **Œil/E.i.o.**

2. À la suite d'autres auteurs espagnols, BARRANCO & PASCUAL (1995) mesurent le fémur postérieur, non depuis la base jusqu'à l'apex du condyle *extérieur* comme il est habituel depuis au moins PASQUIER (1934), et comme je pratique moi-même, mais depuis la base jusqu'à l'apex du condyle *intérieur*, ce qui aboutit à une longueur légèrement plus courte. (Pour passer de la première mensuration à la seconde les auteurs proposent de multiplier par les coefficients 0,97 [♂♂] et 0,98 [♀♀], [et, par conséquent, par les coefficients 1,03 / 1,01 pour passer de la seconde mensuration à la première]).

3. Je note que la mensuration du tegmen est une autre source potentielle de différence : nombre d'auteurs, probablement, mesurent le tegmen depuis sa disparition sous le bord postérieur du pronotum jusqu'à son apex, ce qui n'est pas assez précis. Pour ma part je mesure le tegmen depuis la jonction des nervures C et R, comme le faisait PASQUIER (1934 : 184 ; voir aussi DEFAUT 2012 et DEFAUT & MORICHON 2015).

### 1-2-3. Indice chromatique de Pasquier

Comme rappelé plus haut cet indice est basé sur l'allure des taches proximales sur les fémurs postérieurs (**figure 1**). Il a été esquissé par PASQUIER dès 1934 (page 185), puis complété postérieurement par le même auteur dans un courrier à Rafik SKAF, lequel l'a formalisé et rendu public dans sa thèse (1972).

Je me suis efforcé d'apprécier l'indice de Pasquier chez tous les individus, mais j'ai parfois hésité quant à l'indice à retenir (dans ce cas, notation double).

## 2. DEGRÉ DE COÏNCIDENCE ENTRE MORPHOLOGIE PHASAIRE ET COMPORTEMENT

### 2-1. Évolution historique des concepts

Dès 1923, au moins, UVAROV a rapproché certaines modifications morphologiques observables chez *D. maroccanus* des modifications du comportement solitaire-grégaire, comme il l'avait fait antérieurement (1921) pour *Locusta migratoria* : « Il y a aussi une indication de l'existence d'une phase solitaire distincte chez *Dociostaurus maroccanus*, car les individus pris isolément diffèrent de ceux des essaims en nuages par des élytres nettement plus courts, et encore une fois par la carène médiane du pronotum plus prononcée (quoique encore très basse) » (page 107). Un peu plus tard TARBINSKY (1932) et PASQUIER (1934) confirment pleinement, et indépendamment l'un de l'autre, que les modifications comportementales chez *D. maroccanus* s'accompagnent de modifications morphologiques et chromatiques de type phasaire.

Par la suite plusieurs auteurs, notamment Bodenheimer 1944 (*in* BARRANCO & PASCUAL, 1995 : 209) et

SKAF (1972 : 264) font remarquer, en termes généraux, que le comportement grégaire n'est pas entièrement prévisible à partir des critères biométriques et colorimétriques. LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 55) précisent opportunément : « le comportement peut se modifier au cours d'une seule génération tandis que les changements morphologiques ou pigmentaires, toujours en retard par rapport au comportement, demandent une période plus prolongée. » ; ALBRECHT (1967 : 120), qui se réfère à ALBRECHT & al. (1958, 1959), ajoute une précision mais qui concerne les espèces du genre *Locusta* : « la transmission des caractères phasaires s'effectue sur trois générations au moins ». PASQUIER (1952 : 7) aussi s'exprime utilement sur ce sujet, et cette fois à propos de *D. maroccanus* : « [...] Les changements physiologiques initiaux sont assez rapidement suivis des changements éthologiques caractéristiques alors que, généralement, tardent plus ou moins à se produire les changements chromatiques et surtout ceux morphologiques. De telle sorte que, lorsque se trouvent réalisés le grégaire ou le solitaire comportemental, souvent au cours de quelques stades d'une seule génération, celui-ci peut conserver un aspect très semblable, sinon identique, à celui qu'il présentait avant d'avoir changé de comportement. Ce n'est qu'avec le temps, parfois seulement au bout de quelques générations, que sa descendance montrera les couleurs et les formes caractéristiques du comportement qu'elle présente pourtant dès maintenant ; en d'autres termes, que le solitaire ou le grégaire éthologique se montrera également solitaire ou grégaire chromatique et morphologique ».

Ce décalage temporel n'invalide en rien l'existence d'une relation profonde entre comportement et biométrie / chromatisme des « Locustes » ; mais un problème particulier se pose quant à la traduction biométrique et chromatique de la phase intermédiaire, dite *transiens*.

La définition initiale de cette phase par UVAROV & ZOLOTAREVSKY (1929 : 262) est : « *The form occurring in a given locality when the species is on the increase and its individuals are beginning to form loose aggregations, or on the decrease, and the swarms are becoming loose and tend to scatter either in the hopper stage or shortly after becoming adult* » [Traduction : « La forme se rencontrant dans une localité donnée lorsque l'espèce est en augmentation et que ses individus commencent à former des agrégations lâches, ou est sur le déclin, lorsque les essaims deviennent lâches et ont tendance à s'éparpiller au stade juvénile ou bien peu de temps après être devenu adulte »]. Pour ces auteurs le **comportement** intermédiaire (acquisition ou perte progressives de l'instinct grégaire) s'accompagne donc d'une **morphologie** particulière.

ALBRECHT (1967 : 141) voit la situation différemment : « le mot "transiens" évoque un changement ; il s'applique à une population en pleine évolution phasaire, et non à un individu en particulier, même lorsque son état physiologique est intermédiaire entre celui du solitaire et du grégaire : une population *transiens* contient tous les termes de la série, et non seulement les

termes intermédiaires. L'on est en droit de s'étonner, comme le fait à juste titre Key (1950), que les termes "transiens" et "intermédiaire" soient presque toujours considérés comme synonymes, et que les chercheurs persistent à parler d'"individus" *transiens*, *transiticoles*, *transitigestes*, etc. (cf. Pasquier, 1952), alors que c'est d'un "état" *transiens* qu'il s'agit ».

Je n'ai pas d'expérience de terrain personnelle à ce sujet, mais je comprends que les populations *transiens* contiennent des individus des phases extrêmes aux plans éthologique et éventuellement morphologique, ainsi que des individus indécis au plan éthologique et des individus déjà intermédiaires au plan morphologique. Malgré l'opinion d'Albrecht, c'est manifestement à ces derniers (les individus intermédiaires au plan morphologique) qu'UVAROV & ZOLOTAREVSKY (1929) appliquaient le qualificatif de « *transiens* ».

*A priori*, il n'est guère facile de repérer exactement la morphologie associée au comportement *transiens* (hésitation entre l'attraction et la répulsion physique vis-à-vis des congénères), parce que ces individus ne restent sans doute pas longtemps indécis, et surtout parce que les modifications biométriques associées à ce comportement n'apparaissent généralement qu'avec retard. Cependant je proposerai une définition concrète de la morphologie *transiens* au paragraphe suivant.

## 2-2. Terminologie adoptée

Finalement le décalage temporel observable entre comportement phasaire et morphologie, me conduit à me ranger à l'opinion de SKAF (1972 : 264) et à adopter la terminologie de PASQUIER (1952 : 10), dont l'intérêt m'avait échappé jusque-là :

- **solitarigeste**, **transitigeste** et **grégarigeste** pour le comportement (*solitarigestus*, *transitigestus* et *gregarigestus* en latin)
- **solitariforme**, **transitifforme** et **grégariforme** pour la biométrie (*solitariformis*, *transitiformis* et *gregariformis* en latin).
- **solitaricolore**, **transiticolore** et **grégaricolore** pour la couleur (*solitaricolor*, *transiticolor* et *gregaricolor* en latin).

Pour la notion de **transitifforme** je propose la définition concrète suivante : les individus *transitifformes* sont ceux dont les caractéristiques biométriques ne se rencontrent ni chez les populations qui, étant *solitarigestes* depuis longtemps (et donc stabilisées) sont uniformément *solitaricoles*, ni chez les populations *grégarigestes* depuis longtemps, et uniformément *grégaricoles*. (Et non pas : ceux dont les caractéristiques biométriques se rencontrent dans les populations *transitigestes*, ce qui n'aurait guère de sens, les populations *transitigestes* étant *polymorphes*.)

Pour Pasquier les individus **transiticoles** sont ceux dont les taches fémorales désignent les indices colorimétriques 2 à 4. Pour la coïncidence entre *transiticoles* et *transitifformes*, voir plus loin.

### 2-3. Seuils biométriques phasaires adoptés ici provisoirement pour le paramètre E/F

Pour connaître au mieux la traduction morphologique des deux phases comportementales extrêmes (solitarigeste et grégarigeste) il faut relever les paramètres biométriques et chromatiques sur des populations dont on est sûr qu'elles ont le même comportement, solitaire ou grégaire, depuis plusieurs années, si possible depuis au moins trois ans ; ceci pour réduire le risque de présence d'individus transitiformes (mais ce risque est permanent : comme indiqué plus loin, des individus manifestement transitiformes sont apparus en Crau et en Corse plusieurs décennies après la dernière pullulation...)

Cette condition était réalisée dans l'étude de RAMBIER (1951) en Crau, puisque la pullulation précédente en Crau s'est étalée de 1942 à 1947, alors que la population grégaire a été récoltée en 1947, et la population solitaire en 1950. Et d'ailleurs, on constate sur les figures de cet auteur (reproduites ici : figures 2 et 3) que les fourchettes de valeurs du rapport E/F ne se chevauchent pas entre populations solitaire et grégaire, tant pour les ♂♂ que pour les ♀♀, ce qui les rend utilisables.

Dans la présente étude cette condition est pleinement réalisée pour la population solitaire de Saint-Martin-de-Crau, échantillonnée de 1986 à 2009, et peut-être pour celle du golfe de Lava, en Corse, échantillonnée en 1971. Il y a une suspicion favorable de stabilité phasaire dans le temps pour la population *a priori* solitarigeste de Tamgout (Kabylie), échantillonnée par Héléne Maurel en 1952, et pour la population de Debdou (Maroc), échantillonnée en 1955 par Jacques Mesquida, puisque les précédentes pullulations remontaient à la fin des années 1940 (autour de 1947).

Symétriquement, trois populations assurément grégarigestes des Hautes Plaines oranaises ont été échantillonnées par Héléne Maurel en 1963, qui est, selon MAUREL (2006), la troisième année consécutive de pullulation importante en Algérie.

## RÉSULTATS MÉTHODOLOGIQUES

### 1. CORRÉLATION DU PARAMÈTRE E/F AVEC D'AUTRES PARAMÈTRES BIOMÉTRIQUES

Je constate que des paramètres élémentaires (Corps\_E, Corps\_F, Œil, E.i.o, Sillon, long.Pronot, F, E, long.Psg) et des combinaisons de paramètres ( $100 \times [E\_F] / E$ ),  $100 \times [E\_F] / F$ , Œil/E.i.o, Œil/Sillon), sont corrélés au paramètre E/F, non pas terme à terme, mais globalement, c'est-à-dire en comparant les fourchettes de valeurs chez les populations qui sont solitarigestes depuis longtemps (Saint-Martin-de-Crau, golfe de Lava) avec celles de populations grégarigestes à peu près stabilisées (Hessasna, ferme Ouidid). Ainsi, dans les populations solitarigestes et solitariformes de Saint-Martin-de-Crau et du golfe de Lava, la largeur de l'espace interoculaire (« E.i.o ») sur le **tableau IV** varie chez les ♂♂ de 0,91 à 1,08 mm et de 0,95 à 1,12 mm, respectivement ; alors qu'elle varie de 1,43 à 1,72 mm chez la population grégarigeste et grégariforme de

la ferme Ouidid et de 1,45 à 1,72 mm chez celle d'Hessasna (**tableaux X et XI**). Puisqu'il n'y a pas chevauchement des valeurs entre solitariformes et grégariformes, ce paramètre peut être utilisé pour identifier les stades morphologiques phasaires, simultanément avec le paramètre E/F. Il en va de même avec la douzaine d'autres paramètres sélectionnés.

Je constate aussi que certaines des valeurs particulières aux solitariformes se rencontrent chez les individus de populations dont le comportement est inconnu ou incertain (Aïn Serrak, massif du Tamgout, etc.), mais qu'elles y sont associées à des valeurs intermédiaires (**tableaux V à VIII**) ; on peut en déduire que ces populations sont constituées d'un mélange d'individus solitariformes et transitiformes. Dans d'autres populations (Oued Sefioum, col de Meksem) ce sont des valeurs des grégariformes qui sont associées à des valeurs intermédiaires (**tableau IX**) ; on en déduit alors que ces populations sont constituées d'un mélange d'individus transitiformes et grégariformes.

En y regardant de plus près je m'aperçois que, chez certains individus appartenant à des populations solitarigestes depuis longtemps, quelques paramètres présentent des valeurs rencontrées majoritairement chez des individus transitiformes ; on en déduit que pour ces paramètres, mais seulement pour eux, ces individus avaient commencé à évoluer vers l'état grégariforme. Parfois même, les valeurs transitiformes dominent, alors que le rapport E/F désigne l'individu comme solitariforme.

Pour tirer parti de toutes ces observations, j'ai recherché, empiriquement (!), les valeurs-seuils séparant au mieux l'état solitariforme de l'état transitiforme, et les valeurs-seuil séparant au mieux l'état transitiforme de l'état grégariforme, et cela pour les ♂♂ (**tableau II**) et pour les ♀♀ (**tableau III**) (« au mieux » c'est-à-dire de telle sorte qu'il y ait le moins possible de valeurs anormales dans les quatre populations qui semblent à peu près stables depuis longtemps (Saint-Martin-de-Crau, golfe de Lava, Hessasna, ferme Ouidid). Par définition les valeurs-seuils sont ambigus : *elles peuvent appartenir aux deux stades morphologiques phasaires contigus*.

Ayant réalisé ce travail sur l'ensemble de mes données, j'ai adopté ensuite la règle suivante (discutable mais pratique) : tout individu solitarigeste, ou bien grégarigeste, dont au moins deux paramètres non redondants sont transitiformes doit être exclu des solitariformes, ou des grégariformes, et rangé globalement dans les transitiformes. L'application de cette règle m'a conduit à considérer comme *transitiformes* un petit nombre d'individus appartenant à la population solitarigeste de Saint-Martin-de-Crau : cinq ♀♀ (mais aucun ♂) et à celle du golfe de Lava : huit ♂♂ et deux ♀♀, ainsi qu'à la population grégarigeste d'Hessasna : cinq ♂♂ et dix ♀♀ (tandis que la population grégarigeste de la ferme Ouidid est uniformément grégariforme). Ces quatre populations sont à la base de mes propositions biométriques pour caractériser les stades morphologiques,

toutes les autres populations étudiées contenant un pourcentage trop élevé de transitiformes (y compris la population assurément grégarigeste du col de Meksem), ou étant trop pauvres en individus.

**Tableau II. Valeurs-seuils entre les stades morphologiques phasaires des ♂♂ pour 15 paramètres**

	valeurs-seuils entre <i>solitari-</i> <i>formis</i> et <i>transi-</i> <i>sitifformis</i>	valeurs-seuils entre <i>transiti-</i> <i>formis</i> et <i>gre-</i> <i>gariformis</i>
Corps E	27,8	33,7
Corps F	24,1	27,5
E.i.o.	1,12	1,43
Sillon	1,55	1,86
Œil	2,36	2,52
long.Pronot	4,58	5,48
long.lat.Psg	1,68	1,85
E	20,8	25,0
F	13,7	15,0
100 x (E F / E)	18	22
100 x (E F / F)	26	35
Œil/Sillon	1,48	1,37
Œil/E.i.o.	2,05	1,83
E/F	1,49	1,64
indice colorimétrique	4	2

**Tableau III. Valeurs-seuils entre les stades morphologiques phasaires des ♀♀ pour 14 paramètres**

	valeurs-seuils entre <i>solitari-</i> <i>formis</i> et <i>transi-</i> <i>sitifformis</i>	valeurs-seuils entre <i>transiti-</i> <i>formis</i> et <i>gre-</i> <i>gariformis</i>
Corps E	33,60	36,40
Corps F	28,70	30,70
E.i.o.	1,53	1,64
Sillon	2,03	2,23
Œil	2,56	2,69
long.Pronot	5,51	6,30
E	24,80	27,50
F	16,30	17,30
100x(E F / E)	20	27
100x(E F / F)	31	45
Œil/Sillon	1,26	1,20
Œil/E.i.o.	1,72	1,58
E/F	1,56	1,61
indice colorimétrique	4	2

Il apparait aussi que l'utilisation du paramètre E/F pour délimiter les stades morphologiques phasaires peut poser problème.

Par exemple chez deux individus ♂♂ du golfe de Lava, le paramètre E/F désigne nettement, en théorie, l'état solitari-forme (1,45 et 1,46), alors que la plupart des autres paramètres indiquent l'état transitiforme (**tableau IV**). Exemples inverses : chez un autre ♂ du golfe de Lava dont le rapport E/F est de 1,49, les treize autres paramètres sont trop bas pour un transitiforme, tandis que chez une ♀ de Saint-Martin-de-Crau et une ♀ du golfe de Lava, dont les rapports E/F sont de 1,57, les douze autres paramètres sont trop bas pour des transitiformes ; et on doit bien admettre que ces trois individus sont des solitari-formes.

Mêmes observations du côté des grégarigestes : chez trois ♂♂ du col de Meksem le paramètre E/F désigne théoriquement l'état grégariforme (1,67, 1,73 et 1,78) alors que les autres paramètres les classent dans les transitiformes. Et chez un ♂ d'Oued Sefioum dont le paramètre E/F est 1,61 (transitiforme), les treize autres paramètres désignent un grégariforme. Etc.

Cela peut expliquer pour partie que, comme on l'a vu plus haut, la limite supérieure du rapport E/F varie en fonction des auteurs : 1,47, 1,48, 1,50 ou 1,57 pour les ♂♂, et 1,53, 1,55 ou 1,63 pour les ♀♀ (**tableau I**).

J'en déduis surtout que, utilisé seul, le paramètre E/F n'est pas suffisamment fiable. D'ailleurs sa relative efficacité tient seulement à ce que la dimension de E augmente plus vite que celle de F quand la grégarisation morphologique s'accroît ; ce qui fait qu'il vaudrait mieux utiliser le paramètre E seul, et aussi qu'on pourrait lui substituer avantageusement le paramètre « *longueur du corps mesurée depuis le vertex jusqu'à l'apex des organes du vol* » (« Corps E »), étant entendu qu'on peut faire cette mesure directement sur le terrain simplement avec un double-décimètre d'écolier.

Mais c'est la prise en compte conjointe de tous les paramètres biométriques (incluant E/F si l'on veut) qui permettra d'apprécier au mieux le degré d'évolution morphologique des populations du Criquet marocain, ou si l'on préfère, l'importance du décalage entre le stade morphologique phasaire de chaque individu et le stade comportemental de sa population (se reporter aux **tableaux hors-texte IV à XI**).

## 2. CORRÉLATION DE L'ÉCHELLE COLORIMÉTRIQUE DE PASQUIER AVEC LES PARAMÈTRES BIOMÉTRIQUES

Comme rappelé plus haut, l'échelle colorimétrique de Pasquier est basée sur l'allure des taches proximales des fémurs postérieurs (**figure 1**). Mais son application pratique est assez souvent problématique, comme l'ont aussi remarqué BARRANCO & PASCUAL (1995).

Cette difficulté s'amenuise si on adopte les valeurs-seuils « 4 » et « 2 », qui sont d'ailleurs, pour Pasquier, les valeurs extrêmes des transicolors.

## RÉSULTATS TAXINOMIQUES

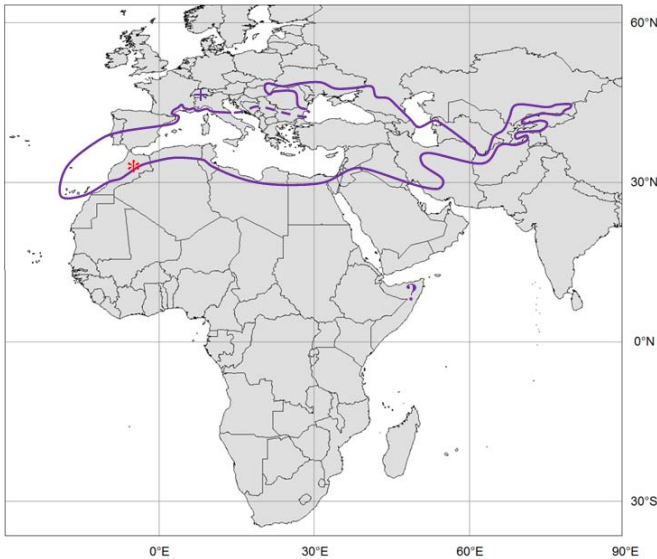
### 1. LA QUESTION DES SOUS-ESPÈCES POTENTIELLES DE *DOCIOSTAURUS MAROCCANUS*

*Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) occupe toute la région méditerranéenne *sensu lato* depuis Ma-



dère et les Canaries à l'ouest (COPR, 1982) ; il la débordé vers le nord jusqu'en Hongrie septentrionale (KOČÁREK & al. 2005) et au Kirghizstan (LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG, 1992), et vers l'est jusqu'en Afghanistan (COPR, 1982). Un foyer isolé est signalé en Somalie (COPR, 1982). (Carte 1).

Deux stations excentrées existent au nord de l'aire principale, et proches l'une de l'autre, mais peut-être pas pérennes : une dans le Sud de la Suisse (Tessin : THORENS & NADIG, 1997), l'autre dans le Nord de l'Italie (Valtellina : MASSA & al., 2012).



**Carte 1. Répartition générale de *Dociostaurus (Dociostaurus) maroccanus* (Thunberg).**

Tiré : contour à préciser. Astérisque [\*] : localité type. Croix [+] : donnée isolée. Point d'interrogation [?] : donnée douteuse.

Principaux travaux mis à contribution : COPR (1982), DEFAUT & al. (2009), KOČÁREK & al. (2005), LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992), LOUVEAUX & al. (Acrinwafrica, consulté en VII-2013), MASSA (2009), MASSA & al. (2012), SARDET & al. (2015), THORENS & NADIG (1997), WILLEMSE (1984).

Sur ce vaste territoire (environ 10 000 km de long) aucune sous-espèce de *Dociostaurus maroccanus* n'a encore été décrite. Cependant LATCHININSKY & LAUNOIS-LUONG (1992 : 47, 52 et 160) évoquent cette éventualité de manière explicite :

p. 47 : « Pour notre part l'indice E/F nous paraît le plus indicatif de l'état phasaire : les résultats sont facilement comparables à ceux d'autres auteurs, bien que les données du tableau V suggèrent une différence selon l'origine géographique des populations. »

p. 52 : « [Des différences dans la structure de l'épiphalle] semblent exister au niveau de la population mâle d'origines géographiques distinctes (FIG. 18 B, C). Le morcellement de l'aire de dispersion et la faible capacité de déplacement sur longue distance du Criquet marocain conduit à l'individualisation, au compartimentage de

foyers plus ou moins vastes, sans brassage de populations. Les criquets sont cantonnés dans une micro-évolution comme l'indique la variation de l'indice E/F des individus d'une même phase mais issus de divers foyers géographiques (Tableau V). »

p. 161 : « Le morcellement des foyers de multiplication de l'espèce, la faible capacité de déplacement des ailés sur longue distance, ont favorisé l'individualisation des populations et parfois leur micro-évolution. »

Concernant la faible capacité de déplacement, j'ai résumé ainsi la littérature consultée pour le volume 2 de la *Faune des criquets de France* (en préparation) : « Un essaim d'adultes grégaires parcourt entre 4 et 10 km par jour, et entre 25 et 80 km au cours de son existence, en moyenne 50 km, mais par exception jusqu'à 200 km ».

## 2. LA RECHERCHE IMPOSSIBLE DE SOUS-ESPÈCES SUR MES TABLEAUX DE DONNÉES BIOMÉTRIQUES

Dans la présente étude la caractérisation morphologique des stades phasaire s'est appuyée *implicitement* sur l'hypothèse qu'un seul taxon était présent dans toutes les populations, depuis le Sud de la France et la Corse jusqu'au Maroc oriental et aux Hautes-Plaines oranaises. Cela ne facilite pas la caractérisation morphologique d'éventuelles sous-espèces.

D'autre part, malgré mes efforts et malgré ceux d'Alexandre François, je n'ai pu disposer d'un nombre d'individus un peu conséquent provenant de la localité type de *Dociostaurus maroccanus* (Aguelmane Sidi-Ali) ou au moins de la région type (cause moyen-atlasique méridional).

Quoi qu'il en soit, pour rechercher des sous-espèces chez *Dociostaurus maroccanus* on devrait comparer uniquement des populations stabilisées au plan biométrique phasaire pour tous les individus, qu'ils soient au stade solitariforme ou au stade grégariforme, car la présence d'individus transitiformes fausserait la caractérisation des taxons.

Les deux populations solitariformes les mieux stabilisées dans cette étude sont celles de Saint-Martin-de-Crau (France continentale) et du golfe de Lava (Corse) ; cependant, si les quinze ♂♂ de St-Martin-de-Crau sont apparemment tous solitariformes, cinq des vingt-deux ♀♀ semblent transitiformes, comme déjà dit ; inversement, au golfe de Lava huit des dix-neuf ♂♂ sont apparemment transitiformes (tableau IV, en annexe), alors que seulement deux des dix-sept ♀♀ seraient transitiformes.

La situation est plutôt pire pour les deux populations grégariformes les mieux stabilisées de cette étude (sans compter qu'elles sont géographiquement proches l'une de l'autre) : certes, les vingt-neuf ♂♂ et les douze ♀♀ de la ferme Ouidid sont tous grégariformes, mais à Hessaïna cinq des vingt-sept ♂♂ et dix des vingt-et-une ♀♀ sont transitiformes. (Tableaux X et XI).

Serait-il pertinent de comparer seulement les fractions solitariformes des deux populations solitarigestes ? Je n'en suis pas convaincu. Ou bien devrait-on admettre que, après plusieurs dizaines d'années sans grégarisation, les individus sont tous nécessairement solitariformes, les différences morphologiques ayant alors une signification taxinomique ? Il me semble que, pour valider cette hypothèse, il faudrait mettre d'abord en évidence des différences qui portent sur des paramètres non concernés par les transformations morphologiques phasaires ; de ce point de vue, le paramètre F/f ne m'a pas donné de résultat probant.

## CONCLUSIONS

Ce travail, conduit sur 247 exemplaires ♂♂ et 136 exemplaires ♀♀ de *Dociostaurus maroccanus*, répartis dans quatorze populations en France, Maroc et Algérie, dont huit sont un peu importantes, aboutit aux conclusions suivantes.

1. Le changement comportemental qui conduit de la phase solitaire à la phase grégaire, s'accompagne de plusieurs modifications morphologiques, dont quelques-unes seulement étaient répertoriées depuis longtemps :

- Les taches sombres du dessus des fémurs postérieurs s'estompent progressivement, jusqu'à disparaître au stade ultime. Roger Pasquier a codifié cette évolution chromatique en établissant une échelle à 6 termes, très utilisée, bien qu'assez approximative dans la réalité.

- La dimension de plusieurs organes ou éléments d'organe augmente : œil, espace interoculaire, sillon sous-oculaire, pronotum, plaque sous-génitale ♂, fémur postérieur, tegmen (c'était connu depuis longtemps pour le dernier organe).

- Des rapports entre organes augmentent :

Rapport entre longueur du tegmen et longueur du fémur postérieur (l'indice E/F est très classiquement utilisé) ; cette augmentation de l'indice E/F indique aussi que le tegmen s'allonge davantage, en proportion, que le fémur postérieur, ce que pouvait suggérer l'examen des figures établies par Rambier (1951) (reproduites ici : figures 2 et 3). De ce point de vue les paramètres E ou Corps\_E remplaceraient donc avantageusement le paramètre E/F.

Rapport entre longueur de l'œil et largeur de l'espace interoculaire (indice œil / e.i.o) ; cela implique que l'œil s'allonge davantage, en proportion, que l'espace interoculaire ne s'élargit.

Rapport entre longueur de l'œil et longueur du sillon sous-oculaire (indice œil / sillon) ; l'œil s'allonge donc davantage en proportion que le sillon sous-oculaire.

D'autre part, les deux indices d'holoptérie augmentent ( $100 \times (E_F / E)$  et  $100 \times (E_F / F)$ ). (Ils évaluent l'importance du dépassement des fémurs postérieurs, en position horizontale, par les organes du vol, relativement à la longueur des tegmina ou des fémurs postérieurs.)

2. Il est connu depuis longtemps que ces modifications morphologiques suivent avec retard la transformation comportementale. Cela est à l'origine du vocabu-

laire proposé par R. Pasquier, avec le suffixe « geste » pour le comportement (solitarigeste, transitigeste, grégarigeste), le suffixe « colore » pour l'état chromatique (solitaricolore, etc.) et le suffixe « forme » pour l'état biométrique (solitariforme, etc.).

La conséquence de ce décalage entre évolution comportementale et évolution morphologique est qu'on ne peut définir les caractéristiques morphologiques des populations solitarigestes ou grégarigestes que si elles sont dans un même état comportemental depuis un nombre d'années suffisant (au minimum trois ans, semble-t-il). Je propose alors de caractériser les états solitariforme ou grégariforme des différents paramètres sur des populations solitarigestes ou grégarigestes depuis au moins trois ans, si possible davantage (j'ai disposé ici de deux populations essentiellement solitarigestes en France : en Crau et en Corse, et de trois populations grégarigestes dans les Hautes-Plaines oranaises). Je propose que les états biométriques intermédiaires, c'est-à-dire qu'on ne rencontre ni chez les vieilles populations solitarigestes, ni chez les vieilles populations grégarigestes, définissent l'état transitiforme. Cela a pu être mis au point ici pour quatorze paramètres biométriques (incluant E/F) : **tableaux II et III**.

La présence d'individus transitiformes permet de reconnaître les populations qui ne sont plus, ou pas encore, entièrement solitariformes ou grégariformes. C'est le cas ici de la population ♀ en Crau et de la population ♂ en Corse, d'une autre population au Maroc nord-oriental (♂♂ et ♀♀), d'une autre en Kabylie (♂♂ et ♀♀), de deux autres dans les Hautes-Plaines oranaises (mais seuls les ♂♂ ont été mesurés chez l'une d'entre elles), et de quelques autres populations moins importantes en nombre d'individus collectés, au Maroc et en Algérie. Finalement, seule une troisième population des Hautes-Plaines oranaises était grégariforme pour tous les ♂♂ et pour toutes les ♀♀ (ferme Ouidid)

3. La recherche d'éventuelles sous-espèces sur des critères biométriques doit se faire que sur des populations soit solitaires, soit grégaires, et complètement stabilisées au plan morphologique (ce qui n'a pas été possible ici), ou bien sur des paramètres non affectés par les transformations phasaires, tels que le rapport longueur / largeur du fémur postérieur (lequel ne s'est pas révélé probant).

## Remerciements.

À madame L. Desutter-Grandcolas (MNHN), et messieurs S. Poulain (MNHN) et A. Foucart (CIRAD) qui ont mis à ma disposition des exemplaires de leurs établissements respectifs. À David Morichon et à Didier Morin qui m'ont permis de mesurer les exemplaires de leurs collections privées.

## RÉFÉRENCES

ALBRECHT Frédéric O., 1967 – *Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens migrants*. Masson, Paris, 194 p.

- ALBRECHT Frédéric O., M. VERDIER & R. E. BLACKITH, 1958 – Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, **4** : 349-427
- ALBRECHT Frédéric O., M. VERDIER & R. E. BLACKITH, 1959 – Maternal control of ovariole number in the progeny of the migratory locust. *Nature*, **184**: 103-104.
- BARRANCO Pablo & Felipe PASCUAL, 1995 – Biometría, comportamiento y coloración de una población gregaria de langosta marroquí, *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815), en las proximidades del Cabo de Gata (Almería, España). *Bol. San. Veg. Plagas*, **21**: 203-211.
- BLANCK A. les invasions d'Orthoptères de la France et de la Corse. *Phytatrie-Phytopharmacie*, **8**: 181-190.
- BODENHEIMER Friedrich Simon, 1944 – Studies on the ecology and control of the Moroccan locust (*Dociostaurus maroccanus*) in Iraq. 1. Results of a mission of the Iraq Department of Agriculture to N. Iraq in spring 1943. *Bull. Dir. gen. Agric. Iraq*, **29** : 121 p.
- BRAUD Yoan, Éric SARDET & Didier MORIN, 2002 - Actualisation du catalogue des Orthoptéroïdes de l'île de Corse (France). *Matériaux Entomocénétiques*, **7** : 6-22.
- CHAOUCH Abderezak, 2009 – états phasaires de *Dociostaurus maroccanus* Thunberg, 1815 (Acrididae, Gomphocerinae). Effets de deux champignons entomopathogènes; *Beauveria bassiana* (Balsamo) et *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* sur quelques paramètres biophysiologicals. Thèse INA, El Harrach, Algérie, 107 p.
- COPR [Abréviation de « Centre for Overseas Pest Research »], 1982 – *The locust and grasshopper agricultural manual*. London, vii + 690 p.
- DEFAUT Bernard, 2012 – Biométrie des types des Caelifères de France (Orthoptera). 1. Définition des paramètres mesurés. 2. Mensurations chez les Tridactylidae, Tetrigidae, Pyrgomorphidae, Pamphagidae et Acrididae Calliptaminae. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **17** : 21-56.
- DEFAUT Bernard & David MORICHON, 2015 – *Faune de France 97. Criquets de France (Orthoptera, Caelifera)*, volume **1**, fascicules a et b. Fédération française des sociétés de sciences naturelles édit. Deux fascicules, 695 pages, 145 figures, 62 cartes de répartition générale, 21 planches hors-texte de photos.
- DEFAUT Bernard, Éric SARDET & Yoan BRAUD (coordinateurs), 2009 – *Catalogue permanent de l'entomofaune. Série nationale, fascicule 7. Orthoptera : Ensifera et Caelifera*. Union de l'Entomologie Française édit., 94 p.
- KOČÁREK Petr, Jaroslav HOLUŠA & Lubomir VIDLIČKA, 2005 – *Blattaria, Mantodea, Orthoptera & Dermaptera of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek éd., Zlin, Tchéquie, 348 p.
- LATCHININSKY Alexandre V., 2013 – Locusts and remote sensing: a review. *Journal of Applied Remote Sensing*, **7** : 1-32.
- LATCHININSKY A.V. & LAUNOIS-LUONG M. H., 1992. *Le Criquet marocain, Dociostaurus maroccanus (Thunberg, 1815), dans la partie orientale de son aire de distribution. Étude monographique relative à l'ex-URSS et aux pays proches.* — CIRAD-GERDAT-PRIFAS : Montpellier / VIZR : Saint-Petersbourg. — XIX + 270 pages dont 3 annexes, 24 figures, 13 tableaux, 7 photos hors-texte. [Consultable sur : <http://ispi-lit.cirad.fr/text/Latchin92a.htm>].
- LOUVEAUX Alain, Christiane AMÉDÉGNATO, Simon POULAIN & Laure DESUTTER-GRANDCOLAS. *Orthoptères Acridomorpha de l'Afrique du Nord-Ouest*. Versions 2013, 2014. <<http://acrinwafrica.mnhn.fr/>>
- MASSA Bruno, 2009 – Annotated check-list of Orthoptera of Libya. *Journal of Orthoptera Research*, **18** (1): 75-93.
- MASSA Bruno, Paolo FONTANA, Filippo M. BUZZETTI, Roy KLEUKERS & Baudewijn ODÉ, 2012 – *Fauna d'Italia. Orthoptera*. Calderini edit., 563 p.
- MAUREL Hélène, 2006 – L'apport de Roger Pasquier à la compréhension des pullulations de *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) en Algérie (Orthoptera, Acrididae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **11** : 63-64.
- MAUREL Hélène & Bernard DEFAUT, 2012. Roger Pasquier (1901-1973) et le laboratoire de zoologie de l'Institut national agronomique d'Alger entre 1930 et 1973. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **17** : 69-87.
- PASQUIER Roger, 1934 – Contribution à l'étude du Criquet marocain *Dociostaurus maroccanus* Thunb., en Afrique mineure. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, **25** (6) : 167-200.
- PASQUIER Roger, 1950 – Observations sur la lutte rationnelle contre le Criquet marocain. *Annales de l'Institut agricole et des services de recherches et d'expérimentation agricoles de l'Algérie*, **5** (8) : 1-13.
- PASQUIER Roger, 1952 – Quelques propositions de terminologie acridologique. Première note. Terminologie concernant le comportement et l'aspect des Acrididae grégariaptés. *Annales de l'Institut agricole et des services de recherches et d'expérimentation agricoles de l'Algérie*, **6** (6) : 1-16.
- RAMBIER Amédée, 1951 – Populations grégaire et solitaire du Criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus* Thunb.) en France continentale. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **233**: 1491-1493.
- SARDET Éric, Christian ROESTI & Yoan BRAUD, 2015 – *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg & Suisse*. Biotope éditions. 304 pages, 1 CD audio.
- SKAF Rafik, 1972 – Le Criquet marocain au Proche-Orient et sa grégarisation sous l'influence de l'homme. *Bulletin de la Société d'écologie*, **3** (3) : 247-325.
- THORENS Philippe & Adolf NADIG, 1997 – *Atlas de distribution des Orthoptères de Suisse*. Neuchâtel, CSCF, 236 p.

- UVAROV Boris-Petrovich, 1921 – A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of Locusts. *Bulletin of Entomological Research*, **12** : 135-163.
- UVAROV Boris-Petrovich, 1923 – Quelques problèmes de la biologie des sauterelles. [Traduction française par Lucien Chopard]. *Annales des Épiphyties*, **9** : 84-108.

- UVAROV Boris P. & Boris N. ZOLOTAREVSKY, 1929 – Phases of Locusts and their interrelations. *Bulletin of entomological Research*, **20** (3): 261-265. Londres.
- WILLEMSE Fer, 1984 – *Fauna Graeciae, 1 : catalogue of the Orthoptera of Greece*. Hellenic Zoological Society, Athènes, 275 p.

## SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION</b> .....	25
<b>ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DES POPULATIONS ÉTUDIÉES</b> .....	25
<b>1. POPULATIONS DE FRANCE</b> .....	25
1-1. <i>Crau</i> (France continentale) .....	25
1-2. <i>Golfe de Lava</i> (Corse) .....	25
<b>2. POPULATIONS DU MAROC</b> .....	25
2-1. <i>Aïn Serrak, Debdou</i> (Maroc nord-oriental) .....	25
2-2. Populations secondaires au Maroc .....	25
<b>3. POPULATIONS D'ALGÉRIE</b> .....	26
3-1. <i>Massif du Tamgout, Grande Kabylie</i> (Algérie septentrionale) .....	26
3-2. <i>Oued Sefioum, Hautes-Plaines oranaises</i> (Algérie nord-occidentale) .....	26
3-3. <i>Col de Meksem, Hautes-Plaines oranaises</i> (Algérie nord-occidentale) .....	26
3-4. <i>Hessasna, Hautes-Plaines oranaises</i> (Algérie nord-occidentale) .....	26
3-5. <i>Ferme Ouidid, Hautes-Plaines oranaises</i> (Algérie nord-occidentale) .....	26
3-6. Populations secondaires en Algérie .....	26
<b>MÉTHODE D'ÉTUDE</b> .....	26
<b>1. PARAMÈTRES UTILISÉS POUR SÉPARER LES STADES MORPHOLOGIQUES PHASAIRES</b> .....	26
1-1. Paramètres morphologiques classiques .....	26
1-1-1. Paramètres chromatiques .....	26
1-1-2. Paramètres biométriques .....	26
2-2. Paramètres testés .....	29
1-2-1. Paramètres biométriques primaires .....	29
1-2-2. Indices biométriques .....	29
1-2-3. Échelle chromatique de Pasquier .....	29
<b>2. DEGRÉ DE COÏNCIDENCE ENTRE MORPHOLOGIE PHASAIRE ET COMPORTEMENT</b> .....	29
2-1. Évolution historique des concepts .....	29
2-2. Terminologie adoptée .....	30
2-3. Seuils biométriques phasaires adoptés ici pour le paramètre E/F .....	31
<b>RÉSULTATS MÉTHODOLOGIQUES</b> .....	31
1. CORRÉLATION DU PARAMÈTRE E/F AVEC D'AUTRES PARAMÈTRES BIOMÉTRIQUES .....	31
2. CORRÉLATION DE L'ÉCHELLE COLORIMÉTRIQUE DE PASQUIER AVEC LES PARAMÈTRES BIOMÉTRIQUES .....	32
<b>RÉSULTATS TAXINOMIQUES</b> .....	32
1. LA QUESTION DES SOUS-ESPÈCES POTENTIELLES DE <i>DOCIOSTAURUS MAROCCANUS</i> .....	32
2. LA RECHERCHE IMPOSSIBLE DE SOUS-ESPÈCES SUR MES TABLEAUX DE DONNÉES BIOMÉTRIQUES .....	32
<b>CONCLUSIONS</b> .....	34
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	34
<b>RÉFÉRENCES</b> .....	34







