

pas n d s HZ

RÔLE DE L'EAU DE BOISSON SUR LA PRISE DE NOURRITURE SÈCHE ET LE DÉVELOPPEMENT OVARIEN DE *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES*

T. BEN HALIMA, A. LOUVEAUX et Y. GILLON

Laboratoire d'Entomologie, Université de Paris XI, Bât. 446, 91405 Orsay Cedex, France

Pour déterminer la ration minimale d'eau nécessaire à la survie de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) adulte et les répercussions d'un stress hydrique prolongé sur le fonctionnement ovarien, nous avons séparé le facteur eau du facteur aliment en élevant les criquets de l'éclosion à l'âge adulte avec des germinations de blé lyophilisé, selon une technique décrite par Louveaux *et al.* (1980). Il est montré que la quantité d'aliments ingérée augmente avec la quantité d'eau bue ($r = 0,91$). La relation linéaire déterminée permet inversement, connaissant les quantités d'aliments ingérés, d'évaluer à 300 μ l la ration quotidienne d'un criquet ayant un accès non limité à l'eau de boisson.

Les femelles qui n'ont reçu que 50 μ l d'eau par jour (j.) sont mortes avant le 9^{ème} jour de traitement. La survie est assurée à partir de 100 μ l/j.

L'avancement de la vitellogenèse est également en relation avec la quantité d'eau absorbée quotidiennement. Aucun développement ovarien ne se produit jusqu'à 100 μ l/j. Une vitellogenèse ralentie commence à partir de 150 μ l/j. et elle devient normale à 300 μ l/j. avec des pontes comparables à celles des témoins nourris de blé frais.

MOTS CLÉS: Orthoptère — Acrididae — Eau — Alimentation — Reproduction.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les aliments ingérés constituent la principale ou exclusive source d'eau pour la majorité des Arthropodes terrestres. Les insectes phytophages, broyeur en particulier, semblent satisfaire leurs besoins hydriques par l'eau des plantes qu'ils ingèrent (Edney, 1977). A tel point qu'en période de sécheresse prolongée le déficit hydrique des plantes peut causer la mortalité de l'insecte (Bernays & Chapman, 1973). Pour assurer leur balance hydrique les Acridiens ont toutefois la faculté de boire de l'eau libre (Gangwere, 1960; Loveridge, 1975; Bernays, 1977). L'eau est par ailleurs, considérée comme un phagostimulant (Barton Browne *et al.*, 1975), mais son excès dans l'aliment influence, comme son insuffisance, la prise de nourriture et peut même constituer un facteur limitant (Sinoir, 1966) ou affecter la croissance (McKinlay, 1981; Scriber, 1977, 1978).

Dans la mesure où l'utilisation d'aliments lyophilisés permet de séparer le facteur eau du facteur aliment (Louveaux *et al.* 1980), il devient possible de déterminer la ration d'eau minimale nécessaire à la survie du criquet et les répercussions d'un stress hydrique sur la fonction reproductive.

Mode d'alimentation en eau des criquets. En dépit de l'utilisation de techniques parfois raffinées, par exemple l'eau tritiée (Buscarlet & Proux, 1975), le bilan de la balance hydrique des insectes dans la nature ou même au laboratoire reste encore délicat à établir car la mesure des quantités ingérées est entachée des imprécisions liées aux fluctuations de la teneur en eau des aliments (Bohm *et al.* in Edney, 1977). Aussi avons nous pris le parti d'apporter aux *Locusta migratoria* utilisés, une quantité d'eau distillée déterminée. La nourriture est présentée au criquet sous forme lyophilisée en quantité non limitante, l'eau est administrée à chaque individu en quantité connue.

Nous avons essayé plusieurs techniques:

- Injection d'eau intra-rectale (10 à 100 μ l/j.) à l'aide d'une microseringue munie d'un cathéter.
- Injection d'eau (10 à 100 μ l) dans la cavité générale.
- Mesure de l'eau prélevée par les insectes sur un coton hydrophile tenu constamment imbibé par un tube réservoir. La différence de niveau dans le tube réservoir, comparée à celle d'un témoin pour l'évaporation, indique la quantité d'eau bue.

Fonds Documentaire IRD



010024926

Fonds Documentaire IRD

Cote : Bx 24926 Ex : unique

Ces trois méthodes s'étant avérées imprécises nous avons opté pour la mesure directe de l'eau déposée goutte à goutte en avant de la bouche selon la technique utilisée par Barton Browne & Van Gerwen (1976). L'insecte est placé sur le dos dans un manchon de coton pour immobiliser les pattes, la tête restant libre. Sous la loupe, l'eau est déposée en gouttelettes de 2 à 3 μl entre les galeas, une goutte n'est déposée qu'après l'ingestion de la précédente. Deux prises d'eau par jour étaient souvent nécessaires pour amener le criquet à boire 150 à 200 μl . Au-delà de cette quantité les risques de rejet d'eau deviennent importants et la précision de la méthode s'en ressent. Il faut 10 à 15' pour faire boire un criquet avec la méthode utilisée, ce qui est relativement long et constitue un facteur limitant au nombre d'individus étudiables, soit 10 à 15 par jour.

Protocole expérimental pour étudier la relation eau bue-nourriture ingérée. Pour éviter une perturbation liée au changement de régime au moment des mesures, les criquets sont élevés, depuis l'éclosion, sur blé lyophilisé et la boisson leur est fournie sans limitation par du coton hydrophile imbibé d'eau. Cette méthode d'élevage donne satisfaction puisqu'elle a permis de garder avec succès une souche de criquets pendant douze générations déjà. A la mue imaginale nous constituons 4 lots de 5 \varnothing \varnothing . Celles-ci sont laissées au jeûne total pendant 24 h.

Les 5 jours suivants, elles sont traitées comme suit:

- le premier lot reçoit 50 μl d'eau par jour,
- le deuxième lot reçoit 100 μl d'eau par jour,
- le troisième lot reçoit 150 à 200 μl d'eau par jour, selon la quantité acceptée par l'individu,
- pour le quatrième lot témoin, l'eau est fournie *ad libitum* pendant toute la durée de l'expérimentation, au moyen d'un coton tenu constamment imbibé par un tube réservoir et laissé en permanence à sa disposition.

Chaque lot reçoit en outre une ration quotidienne, pesée, de blé lyophilisé. La consommation de blé est calculée par pesée différentielle avec les éléments de nourriture restants. Pendant les 5 jours de cette expérience les criquets restent placés, comme dans l'élevage, en lumière continue, à température constante de

30—33° et à une humidité relative de 40—50%.

Étude du fonctionnement ovarien. Les femelles adultes qui ont servi à l'étude de la relation entre l'eau bue et la nourriture ingérée sont ensuite utilisées dans le but de préciser quelles perturbations du fonctionnement ovarien provoque la limitation en eau. Après le cinquième jour des couples sont formés avec ces \varnothing \varnothing et des δ δ du même élevage sur nourriture lyophilisée. Ils sont traités chaque jour de la manière suivante:

- Chaque \varnothing continue à recevoir la même quantité d'eau journalière (voir le deuxième paragraphe) et du blé lyophilisé en quantité non limitante.
- Le δ est séparé de la \varnothing pendant 6 h et reçoit alors du blé frais puisqu'il ne boit pas lorsqu'il est avec la \varnothing .

Dès l'obtention des premières pontes des 5 \varnothing \varnothing non limitées en eau, les ovaires de toutes les \varnothing \varnothing sont disséqués pour comparer leur degré de maturation en fonction des différents régimes hydriques.

Pour la dissection des ovaires nous avons utilisé le mode opératoire de Launois (1972), mais au lieu de tronçonner les oviductes à intervalles réguliers nous avons préféré séparer les ovarioles les uns des autres, en coupant trachées et trachéoles, tout en les laissant attachés à l'oviducte.

RÉSULTATS

Relation entre les quantités d'eau bue et de nourriture ingérée. Comme le montrent le Tableau I et la Figure 1, la quantité de nourriture ingérée augmente avec la quantité d'eau bue; les 2 paramètres, eau bue et aliments secs consommés apparaissent même étroitement cor-

TABLEAU I

Quantité moyenne de nourriture lyophilisée ingérée en fonction de la quantité d'eau distillée bue par les imagos de Locusta migratoria (cf. Figure 1)

Eau $\mu\text{l}/\text{criquet } \varnothing$	Nourriture $\text{mg}/\text{criquet } \varnothing$ $\bar{x} \pm s$	Équivalent de teneur en eau
50	49,8 \pm 14,7	50,1%
100	129,8 \pm 31,7	43,5%
185 (moyenne)	253,3 \pm 51,6	42,2%
sans limitation	493,8 \pm 116,9	—

n = 5 par lot — durée: 5 jours.

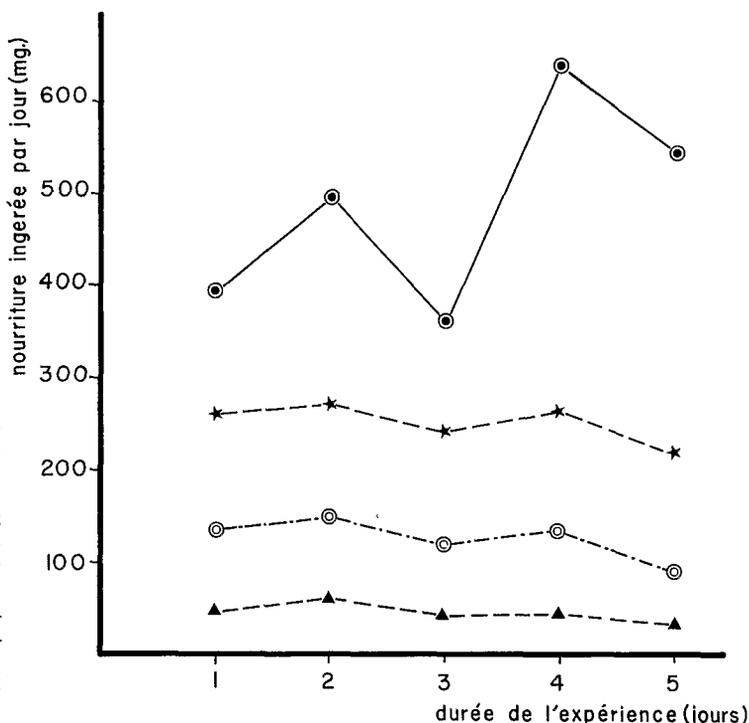


Fig. 1. Évolution de la quantité de nourriture ingérée en fonction de la quantité d'eau bue pendant les 5 jours de l'expérience chez *Locusta migratoria* ♀. Quantité d'eau fournie par jour pendant l'expérimentation: ● Sans limitation — ★ 185 µl en moyenne — ⊙ 100 µl — ▲ 50 µl. Nombre d'individus testés: 5 par lots.

rélés $r = 0,91$ (Fig. 2). Pour 50 µl d'eau l'ingestion de nourriture sèche est à peine équivalente (49,8 mg), pour 100 µl l'ingestion de nourriture sèche atteint 1,3 fois cette valeur et pour 185 µl la même proportion dépasse 1,4. Donc plus la quantité absolue d'eau ingérée est élevée plus l'animal tolère une faible proportion d'eau dans son aliment, dans la mesure où ses besoins tissulaires sont mieux satisfaits. Dans les limites de l'expérience: la nourriture augmente d'un facteur 4,3 quand on accroît l'eau absorbée d'un facteur 3. Cette corrélation est probablement liée à la nécessité de réhydrater, dans le tube digestif, l'aliment sec pour sa digestion.

Besoins en eau du criquet. Lorsque les individus boivent *ad libitum*, la variable eau n'est plus imposée et la quantité d'eau bue est censée être fonction de ses besoins nutritionnels.

La régression de la quantité d'eau bue sur la quantité de nourriture ingérée permet alors d'estimer la quantité d'eau qu'il serait nécessaire de boire pour se nourrir sans limitation: pour 500 mg de nourriture lyophilisée ingérée elle serait de 322 µl. Cette quantité pourrait représenter le minimum d'eau nécessaire à leurs

besoins, compte-tenu de leur adaptation physiologique à l'aliment lyophilisé. En effet nous avons observé que les fèces d'individus élevés sur nourriture lyophilisée sont beaucoup plus déshydratées que celles des insectes d'élevage de masse nourris de blé frais. Pour 55 fèces prélevées, toutes les demi-heures, juste après leur émission, la moyenne de la teneur en eau est de 22%, alors que d'après Loveridge (1974) et Bachelet (1979) elle est de l'ordre de 80% sur blé frais. Ceci est la conséquence d'une réabsorption d'eau active au niveau rectal (Loveridge, 1974). Par ailleurs, le nombre et le poids des fèces sont en relation étroite avec la quantité d'eau bue (Tab. II). Quand celle-ci croît les poids moyens augmentent indiquant que les bols alimentaires deviennent plus importants au fur et à mesure que l'eau fournie cesse d'être limitante.

Action de la limitation en eau sur le fonctionnement ovarien. Les femelles qui n'ont bu que 50 µl ne se sont pratiquement pas nourries et sont mortes entre le septième et le neuvième jour. Il n'a pas été observé de mortalité dans les autres lots. Toutes les ♀♀ sont disséquées le quinzième jour: date à laquelle les témoins ont

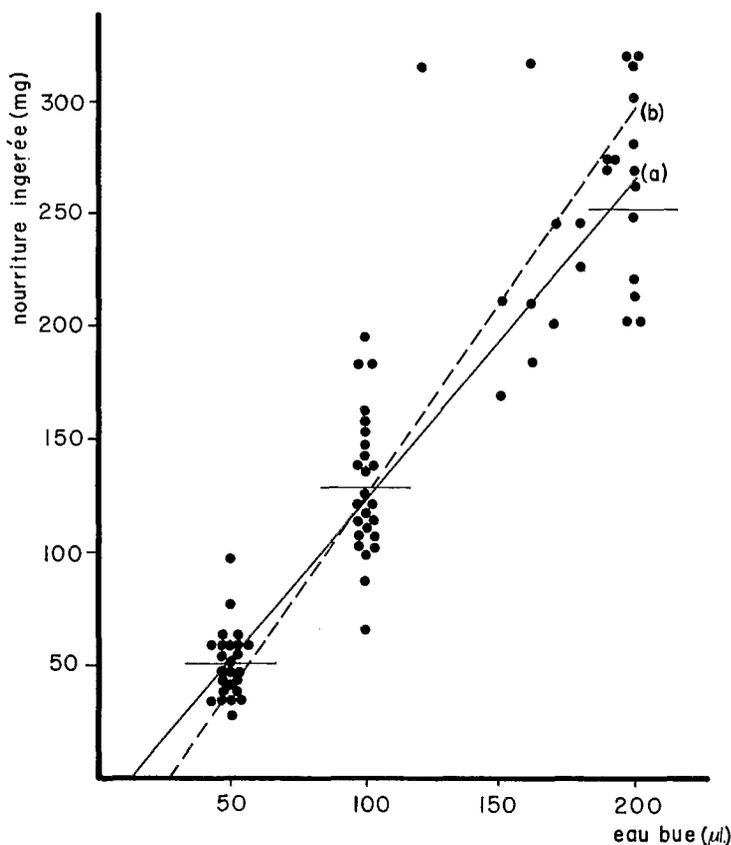


Fig. 2. Relation entre l'eau bue et la nourriture ingerée chez *Locusta*. Les 25 points par lots correspondent à 5 individus testés chacun 5 jours consécutifs. — a. Droite de régression de la quantité de nourriture ingerée en fonction de la quantité d'eau bue: $y = 15,32 + 1,42 x$ — b. Droite de régression de la quantité d'eau nécessaire pour ingerer une quantité de nourriture connue: $x = 27,23 + 0,59 y$.

TABLEAU II

Relation entre la quantité d'eau bue et les fèces rejetées (nombre, poids sec) par jour et par criquet (*Locusta migratoria* ♀)

Eau bue μl/j/♀	Nombre moyen de fèces	Poids sec (mg)	
		Total	Moyen/fèces
50	21	28,3	1,37
100	33	69,5	2,09
185 (moyenne)	35	124,2	3,56
sans limitation	56	320,6	5,75

effectué leur première ponte. Les résultats (Tab. III) montrent que la limitation en eau provoque chez *L. migratoria* des perturbations très nettes dans le fonctionnement ovarien. En particulier, l'avancement de la vitellogenèse est en relation avec la quantité d'eau absorbée.

Les femelles ayant à leur disposition de l'eau *ad libitum* ont pondu dans un délai de 15 jours après la mue imaginale, temps normal par rapport à des élevages sur nourriture fraîche, avec

un pourcentage moyen d'ovarioles fonctionnelles de 65%. Les femelles qui recevaient 150 à 200 μl/j. ont une vitellogenèse assez avancée, la longueur moyenne de l'ovocyte de rang I est de $2,75 \pm 1,54$ mm, à comparer à la longueur moyenne des œufs chorionnés: 7 mm. Chez les ♀♀ qui recevaient 100 μl/j., il n'y a pratiquement aucun dépôt vitellin et leurs ovaires ressemblent à ceux des ♀♀ qui viennent d'effectuer leur mue imaginale.

TABLEAU III

Action de la limitation en eau sur le fonctionnement ovarien chez *Locusta migratoria*

Eau bue (µl)	Nombre d'ovarioles	Nombre de trace de ponte/♀	% des ovarioles fonctionnels	Longueur moyenne (mm) ovocyte de rang I	Observations sur l'état d'avancement de la vitellogenèse
	108	74	69	—	
	112	60	54	—	Oeufs chorionnés
Sans limitation	114	80	70	—	pondus ou prêts à être émis
	104	72	69	—	Longueur ≈ 7 mm
	104	66	64	—	
Moyenne sur 15 jours	172	120	0	0	2,5 — En cours: 3 résorptions
	182	128	0	0	1,5 — Début
	168	112	0	0	1,5 — Début
	157	114	0	0	3,0 — Assez avancée: 5 résorptions
	192	116	0	0	5,3 — Avancée: 11 résorptions
	112	0	0	—	— Aucune trace de vitellus
	124	0	0	0,8	— Traces de dépôt vitellin dans les 8 premiers ovocytes
100	116	0	0	—	— Aucune trace de vitellus
	114	0	0	—	— Très faibles traces de dépôt vitellin dans 3 ovocytes
	114	0	0	—	— Aucune trace de vitellus

n = 5 par lot — durée = 15 jours (période préreproductive pour les individus non limités en eau).

La limitation en eau a donc une répercussion très nette sur la vitellogenèse. Le retard que celle-ci subit chez les insectes dont l'approvisionnement hydrique est très déficient peut s'expliquer par la diminution corrélative de la quantité d'aliments ingérés: jeûne probablement renforcé par une digestion et une assimilation déficiente des nutriments. Baines (1979) a montré qu'un aliment sec transite plus lentement et que la physiologie des coeca est modifiée par un jeûne hydrique prolongé.

DISCUSSION

La quantité d'eau bue conditionne la quantité de nourriture ingérée. Dans les limites de l'expérience, ces deux paramètres sont en relation linéaire: pour ingérer X mg de blé lyophilisé la criquet doit absorber une quantité d'eau égale à 80% de X soit 44,4% de teneur en eau. Cette proportion est sans doute la limite pour assurer la digestion et l'assimilation des éléments nutritifs.

On peut faire remarquer que si:

- le blé germé turgescent, généralement utilisé dans les laboratoires, renferme jusqu'à plus de 80% d'eau (Bachelet, 1979), en revanche,
- dans les régions tropicales, la teneur en eau

des graminées est en moyenne plus faible 60% (Bailey, 1973; Cesar, 1971) même si dans les feuilles jeunes la teneur peut être plus élevée 70 à 85%.

En extrapolant la relation eau/aliment lyophilisé aux individus non limités en eau (Tab. I), les besoins nécessaires pour le développement et la reproduction du criquet sont d'après nos expériences de l'ordre de 300 µl/j.

La perte d'eau par les fèces étant en moyenne de 22% de l'eau ingérée, le gain journalier est d'environ 234 µl, compte non tenu de la transpiration et de l'eau métabolique, négligeable d'après Buscarlet & Proux (1975). Cette quantité est du même ordre de grandeur que sur nourriture fraîche. On admet en effet que, sur aliments frais, le criquet adulte consomme chaque jour son poids de nourriture (Davey, 1954): un insecte de 1500 mg absorbe environ 1250 µl d'eau par jour dont il perd 80% environ. Le gain journalier est alors de 250 µl.

Par ailleurs nous avons pu montrer que l'ingestion de 100 µl d'eau/jour est suffisante pour assurer la survie des imagos ♀♀ de *L. migratoria*, mais que 50 µl/jour sont insuffisants.

En ce qui concerne le fonctionnement ovarien, il est souvent signalé que les saisons sèches empêchent ou gênent la reproduction

des Acridiens (Gillon, 1974) et de *Locusta* en particulier (Robertson & Chapman, 1962). D'après Launois (1972) le problème de l'eau conditionne le fonctionnement ovarien des reproductrices de *Locusta migratoria capito*, soit directement, soit indirectement par la valeur nutritive des graminées. Nos résultats montrent également une action dans le même sens du facteur hydrique sur le fonctionnement ovarien. La réponse de celui-ci au manque d'eau ne correspond pas à une loi du tout ou rien. Si aucun développement ovarien ne se produit jusqu'à 100 µl/j., une vitellogenèse ralentie se produit par contre à partir de 157 µl/j. dans nos expériences.

Au cours de la semaine qui suit la mue imaginaire, la prise de nourriture tend normalement à augmenter; c'est ce que montrent les individus non limités en eau. Par contre les adultes ayant reçu 50 à 200 µl d'eau par jour n'ont pas cette évolution normale de la prise de nourriture; c'est l'indication que l'eau de boisson fournie limite les quantités d'aliments secs pouvant être ingérés.

La distribution d'eau en quantité croissante pour une même quantité de nourriture, obligatoirement limitée à ce que l'animal peut ingérer avec la ration hydrique minimale devrait permettre de savoir quelle est la part du déficit hydrique et celle du déficit trophique qui en résulte dans le blocage de la vitellogenèse.

SUMMARY

Drinking water requirement for ingestion of dry food and ovary development of Locusta migratoria migratorioides

To estimate the minimal water needs of *Locusta migratoria migratorioides* adults and consequences on vitellogenesis of a prolonged water stress, the water is separated from the food of feeding locusts, from hatching to adulthood, with freeze-dried wheat seedlings. The techniques employed have been described in a previous paper.

The amount of food ingested increases with quantity of water drunk ($r = 0,91$). Inversely regression of water required on food ingested allows to evaluate 300 µl as the daily water need of locusts.

If receiving 50 µl a day, ♀♀ die before the 9th day of treatment, but survive when given a minimum of 100 µl/day.

Vitellogenesis is also related to the amount of water ingested; no development of ovaries is seen if ♀♀ are provided with less than 100 µl/day, vitellogenesis is slowed down if given a minimum of 150 µl/day and when given 300 µl/day egg laying is comparable to those of ♀♀ fed on fresh wheat.

BIBLIOGRAPHIE

- Bachelet, D. (1979). Contribution à l'établissement du bilan hydrique de trois espèces acridiennes différant par leur écologie de l'eau. Rapport de stage de D.E.A. Univ. Paris-Sud, Orsay, France, 40 pp.
- Bailey, R. W. (1973). Water in Herbage. In: *Chemistry and Biochemistry of Herbage*. G. W. Butler & R. W. Bailey (Eds.), Academic Press, London and New York. 2: 13—23.
- Baines, D. M. (1979). Studies of weight changes and movements of dyes in the caeca and midgut of 5th-instar *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) in relation to feeding and food deprivation. *Acrida* 8: 95—108.
- Barton-Browne, L., Moorhouse, J. E. & Van Gerwen, A. C. M. (1975). Sensory adaptation and the regulation of meal size in the Australian Plague locust, *Chortoicetes terminifera*. *J. Insect Physiol.* 21: 1633—1639.
- Barton-Browne, L. & Van Gerwen, A. C. M. (1976). Regulation of water ingestion by the Locust, *Chortoicetes terminifera*: the effect of injections into the hemolymph. *Physiol. Ent.* 1: 159—167.
- Bernays, E. A. (1977). The physiological control of drinking behaviour in nymphs of *Locusta migratoria*. *Physiol. Ent.* 2: 261—273.
- Bernays, E. A. & Chapman, R. F. (1973). The role of food plants in the survival and development of *Chortoicetes terminifera* (Walker) under drought conditions. *Aust. J. Zool.* 21: 575—592.
- Buscarter, L. A. & Proux, J. (1975). Étude à l'aide de l'eau tritiée du renouvellement de l'eau corporelle chez *Locusta migratoria migratorioides*. *C. R. Acad. Sci., Paris* 281: 1409—1411.
- Cesar, J. (1971). Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Thèse de 3ème cycle, Université Paris, 111 pp.
- Davey, P. M. (1954). "Quantities of food eaten by the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk.)", in relation to growth. *Bull. ent. Res.* 45: 581—583.
- Edney, E. B. (Ed.) (1977). *Water balance in land Arthropods. Zoophysiology and Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Vol. 9, 282 pp.
- Gangwere, S. K. (1960). Notes on drinking and the need for water in Orthoptera. *Can. Ent.* 92: 911—915.
- Gillon, Y. (1974). Variations saisonnières de populations d'Acridiens dans une savane préforestière de la Côte d'Ivoire. *Acrida* 3: 129—174.
- Launois, M. (1972). Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. dans la nature. *Ann. Zool. Ecol. anim., N° hors sér.*: 55—116.
- Louveaux, A., Mainguet, A. M. & Gillon, Y. (1980). Feeding locusts on freeze-dried plants: a

- new rearing method for herbivorous insects. *Ent. exp. & appl.* **27**: 255—259.
- Loveridge, J. P. (1974). Studies on the water relations of adults locusts. II. Water gain in the food and the loss in the faeces. *Proc. Trans. Rhod. Scient. Ass.* **56**: 1—30.
- (1975). Studies on the water relations of adults locusts. III. The water balance of non flying locust. *Zoologica afr.* **10**: 1—28.
- McKinlay, K. S. (1981). The importance of dry plant material in the diet of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Can. Ent.* **113**: 5—8.
- Norris, M. J. (1961). Group effects on feeding in adult males of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in relation to sexual maturation. *Bull. ent. Res.* **51**: 731—753.
- Robertson, I. A. D. & Chapman, R. F. (1962). Notes on the biology of some grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) from the Rukwa Valley S.W. Tanganyika. *E.O.S., Madr.* **38**: 51—114.
- Scriber, J. M. (1977). Limiting effects of the low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologica, Berlin* **28**: 269—287.
- (1978). The effects of larval feeding specialization and plant growth form on the consumption and utilization of plant biomass and nitrogen: an ecological consideration. *Ent. exp. & appl.* **24**: 694—710.
- Sinoir, Y. (1966). Interaction du déficit hydrique de l'insecte et de la teneur en eau de l'aliment dans la prise de nourriture chez le criquet migrateur, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), *C. R. Acad. Sc. Paris*, **262**: 2480—2483.
- Uvarov, B. (1966). *Grasshoppers and Locusts. A handbook of general acridology*. Cambridge, University Press, Vol. 1: 481 pp.

