

pasudo 11-2

93

38

LOIS D'USURE MANDIBULAIRE CHEZ *LOCUSTA MIGRATORIA* (ORTHOPT. ACRIDIDAE) SON UTILISATION POUR LA DATATION DES AILÉS

Lida ZOUHOURIAN-SAGHIRI (*), André KOBILINSKY (**)
Yves GILLON (*) (***) & Claude GAGNEPAIN (*)

(*) Laboratoire d'Entomologie, Université Paris XI, Centre d'Orsay, Bâtiment 446, F 91405 Orsay Cedex

(**) Laboratoire de Biométrie, INRA, Route de Saint-Cyr, F 78000 Versailles

(***) Laboratoire ECOTROP, 4, avenue du Petit-Château, F 91800 Brunoy

Mots-clés : Orthoptera, Acrididae, *Locusta migratoria*, usure des mandibules, vieillissement, classe d'âge.

Summary. — 12 measurements were performed on the adult mandibles of *Locusta migratoria*. These datas show how considerable is the abrasion in course of time. An estimation of the age is obtained from six relations between age and wear, with a precision of one week or less.

The clearest character on living individuals is the width of abraded part at the apex of the right mandible incisive process, which is covered by the tip of left process when mouth parts are closed. The height of left mandible molar process shows, also a drastic wear leading to vanishing after six weeks. The abrasion speed depends on rate of non assimilated part of food, but not siliceous grains only. The thickening of mandibular walls ought to set off, at least partly, the external "erosion".

Résumé. — Douze mesures sont prises sur les mandibules des adultes de *Locusta migratoria*. Ces mensurations montrent l'importance de l'abrasion au cours du temps. On donne une méthode d'estimation de l'âge, à une semaine près au maximum, à partir des relations âge-usure de six variables.

Le caractère le plus net sur l'animal vivant est la largeur de la surface abrasée sur le processus incisif de la mandibule droite, qui est recouverte par l'extrémité de la mandibule gauche. La hauteur du processus molaire gauche présente aussi une usure très importante qui va jusqu'à l'effacement total au bout de six semaines. La vitesse d'usure dépend de la proportion d'éléments inassimilables dans l'aliment. Un épaissement des parois mandibulaires permet d'en compenser, au moins partiellement, l'« érosion » externe.

Du fait de leur croissance discontinue, les insectes constituent un matériel commode pour les études démoécologiques, qui nécessitent la connaissance de la structure d'âge des populations.

En revanche, une fois passée la dernière mue, la taille des insectes étant définitive, la majorité des études de dynamique de population groupent tous les imagos en une même classe d'âge. Les femelles toutefois, chez qui les entomologistes distinguent, d'après l'état des ovaires, les individus reproducteurs des individus nulloipares, sont parfois analysées en groupes distincts. Ainsi, Launois (1972), distingue 6 à 7 classes d'âge chez les femelles de *Locusta migratoria*.

Manuscrit accepté le 29-III-1983.

Fonds Documentaire IRD



010024927

335

Fonds Documentaire IRD

Date: B* 24927

Ex: unip.

Le critère manque de précision car, suivant les conditions de milieu, l'évolution des ovaires peut se trouver largement dissociée de l'âge chronologique. De plus, après quelques pontes, toutes les femelles sont rangées dans une même classe (Launois-Luong, 1978). Launois & Launois-Luong (1980) ont aussi établi une relation entre la diminution de la pilosité thoracique ventrale et l'âge des ailés de *Locusta migratoria*.

Neville (1963) a montré que les dépôts cuticulaires quotidiens de résiline permettent de dater avec précision l'âge des imagos tant qu'ils ne sont âgés que de quelques jours, mais ce critère n'est pas utilisable pour les imagos plus âgés.

Sur *Anablepia granulata* (Ramme), un Acridien de savane, Gillon (1972) a montré que les mandibules des individus âgés se distinguent nettement de celles des imagos jeunes.

Chapman (1964) sur *Schistocerca gregaria*, et Dravé & Laugé (1978) sur chenille de *Chilo suppressalis* (Walker), ont établi expérimentalement que l'usure mandibulaire était liée au taux de substance abrasive ajoutée à l'aliment silice ici et là carborundum.

Le vieillissement des insectes, généralement abordé sous ses aspects biochimiques (Rockstein, 1966), intéresse aussi l'usure des organes externes.

Nous avons ici cherché à savoir d'une part si l'usure mandibulaire pouvait limiter la durée de vie imaginale, d'autre part quelles sont les meilleures mesures de cette abrasion, et avec quelle sécurité statistique elles permettent de déterminer l'âge d'un individu.

Matériel et méthodes

La souche de *Locusta migratoria migratorioides* utilisée pour cette étude provient du Mali. Elle est élevée en phase grégaire.

L'usure mandibulaire a été mesurée pendant six semaines consécutives en sacrifiant chaque semaine 10 imagos de chaque sexe nourris, depuis la mue imaginale, sur *Sasa japonica*.

La teneur en silice de ce Bambou (8,2 % du poids sec) est équivalente à celle des Graminées de savane : 6,4 % pour *Loudetia simplex*, 8,3 % pour des *Hyparrhenia*, 9,95 % pour *Brachiaria* sp. d'après Hedin (1967). L'usure mandibulaire des insectes élevés sur Blé germé, nourriture habituelle dans les élevages, est donnée à titre de comparaison. Ce Blé germé ne contient que 0,12 % de silice.

Les élevages sont réalisés à une thermopériode 30 °C-24 °C couplée à une photopériode 12 h-12 h.

L'apex de la mandibule gauche recouvre légèrement celui de la mandibule droite, et le processus molaire de la mandibule gauche, incliné vers l'arrière, agit comme une meule avec le processus molaire de la mandibule droite, qui est, lui, orienté vers l'avant. L'usure n'est donc pas obligatoirement symétrique. Nous avons donc étudié les modifications des deux processus de chaque mandibule.

Pour limiter les différences individuelles dues à la taille des individus, on rapporte chaque longueur (A) d'un élément qui s'use à une mesure (B) d'une partie dont on peut penser qu'elle varie peu avec l'âge (fig. 1).

Établies à l'aide de l'oculaire micrométrique d'une loupe stéréoscopique, les mesures retenues, après de nombreux essais comparatifs, sont les suivantes :

— sur la mandibule droite :

A1D et B1D mesurent respectivement la longueur et la largeur de l'ensemble du processus incisif examiné par la face postérieure de la mandibule (fig. 1);

A2D et B2D sont respectivement : la largeur de la surface abrasée (table d'usure) à l'apex de la dent centrale du processus incisif et la largeur de cette même dent (fig. 2);

A3D et B3D représentent respectivement la hauteur de la muraille molaire au-dessus de la brosse de soies basales et la distance entre le sommet de cette hauteur et l'angle postérieur du processus molaire (fig. 2).

— sur la mandibule gauche :

A1G est la longueur et B1G la largeur de l'ensemble du processus incisif observé à la face externe de la mandibule gauche (fig. 1);

A2G et B2G figurent la longueur, et la largeur, de l'apex libre de la troisième dent du processus incisif (fig. 2);

Enfin, A3G représente la hauteur de la crête molaire la plus basale, mesurée le long du bord postérieur de la crête voisine, et B3G la largeur du processus molaire entre la base de la crête basale, au niveau de la brosse de soies, et le sommet de la crête molaire apicale (fig. 3).

Les indices D, G ou 1, 2, 3 seront parfois omis lorsqu'on parlera d'un ensemble de mesures : ainsi A1 fait référence aussi bien à A1D qu'à A1G.

Des coupes ont été réalisées pour apprécier l'usure de l'épaisseur des parois mandibulaires (fig. 4). La technique utilisée est celle des lames minces obtenues par polissage après sciage du bloc d'inclusion en araldite (Cuif, 1968).

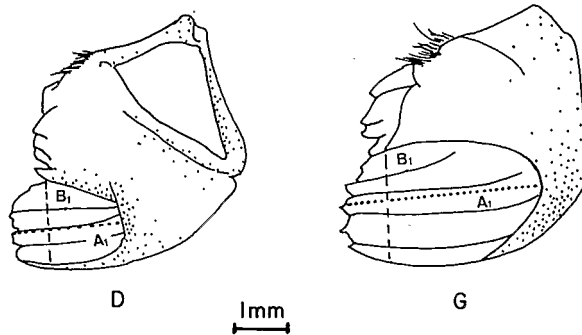


Fig. 1. — Vue postérieure de la mandibule droite (D) et vue antérieure de la mandibule gauche (G) d'une femelle adulte de *Locusta migratoria*. A1 et B1 mesurent respectivement la longueur et la largeur des processus incisifs.

RÉSULTATS

1. — DISTRIBUTION DES MESURES EN FONCTION DE L'ÂGE

Les moyennes des mesures A effectuées sur les mandibules droite et gauche sont présentées, avec les intervalles de confiance, dans les figures 5 à 10. Pour l'étude de l'usure sur *Sasa japonica*, on a cherché pour chacune des mesures A une courbe d'équation simple s'ajustant au mieux aux points moyens observés. Les équations de ces courbes sont données dans le tableau I. On a procédé de même pour les écarts-types, obtenant ainsi des courbes donnant l'écart-type en fonction de l'âge (tableau II). Il n'apparaît pas de distinction entre mâles et femelles. En effet, la dispersion des mesures est du même ordre, à un âge donné, pour les deux sexes. Aussi a-t-on retenu comme mesure de cette dispersion la racine de la moyenne des deux variances : celle des mâles et celle des femelles.

Ces courbes permettent de calculer pour chaque mesure une estimation $m(\theta)$ de la moyenne et $\sigma(\theta)$ de l'écart-type à un âge θ quelconque. Si l'on suppose que la distribution des A pour un âge et un sexe donnés est gaussienne, on obtient alors une bande de confiance au seuil 95 % de l'usure en reportant 1,96 fois l'écart-type $\sigma(\theta)$ autour de la moyenne $m(\theta)$ (fig. 6).

1.1. Usure de la mandibule droite.

— mesure A1D

En raison de l'usure apicale, la longueur globale du processus incisif de la mandibule droite tend à diminuer tout en restant constamment supérieure chez les femelles (fig. 5 et 6). La courbe $m(\theta)$ retenue, une droite, traduit une décroissance régulière. Au vu des points moyens, il pourrait sembler plus judicieux d'ajuster un polynôme de degré 3. Mais on constate que les termes de degré 2 et 3 (en θ^2 et θ^3) obtenus dans une régression polynomiale sont à peine significatifs aussi bien pour les mâles que pour les femelles. Il est donc impossible de déterminer si la vitesse d'usure diminue ou reste constante lorsque l'insecte vieillit.

Avec le Blé germé comme nourriture, l'usure est bien moindre. Elle est, à 6 semaines, moins importante qu'après 2 semaines d'alimentation sur Bambou (fig. 5).

— mesure A2D

Juste après la mue imaginale, le jeune imago ne présente aucune surface abrasée au bord apical externe de la mandibule droite, mais dès la première semaine, la largeur de la «table d'usure» dépasse 1/2 mm (fig. 5 et 6). Cette surface abrasée s'élargit progressivement au cours des semaines jusqu'à environ 1 mm au terme des 6 semaines étudiées.

De 2 à 5 semaines, la largeur de cette table d'usure est en moyenne un peu plus importante chez les femelles que chez les mâles, en relation avec la taille respective des imagos,

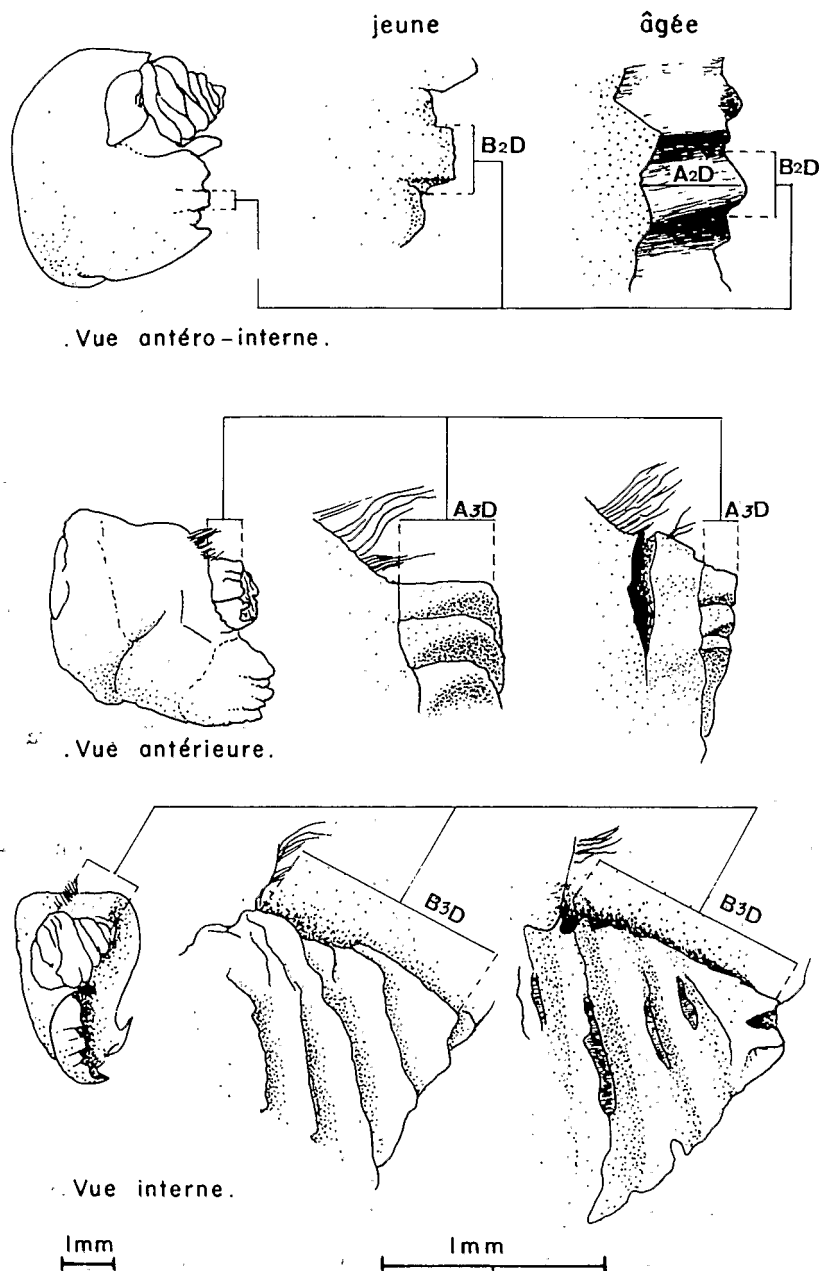


Fig. 2. — Mesures effectuées sur les mandibules droites : A2D et B2D sur le processus incisif, A3D et B3D sur le processus molaire.

mais on observe un résultat inverse à 6 semaines. Aussi a-t-on choisi une même courbe logarithmique pour décrire l'évolution de l'usure dans les deux sexes. Ce choix est sans conséquence pour l'estimation de l'âge.

Lorsque la nourriture est constituée de Blé germé, on trouve à 6 semaines une usure à peine équivalente à celle provoquée dès la première semaine par le Bambou. Le frottement propre des mandibules est donc peu responsable du développement de cette table d'usure (fig. 5).

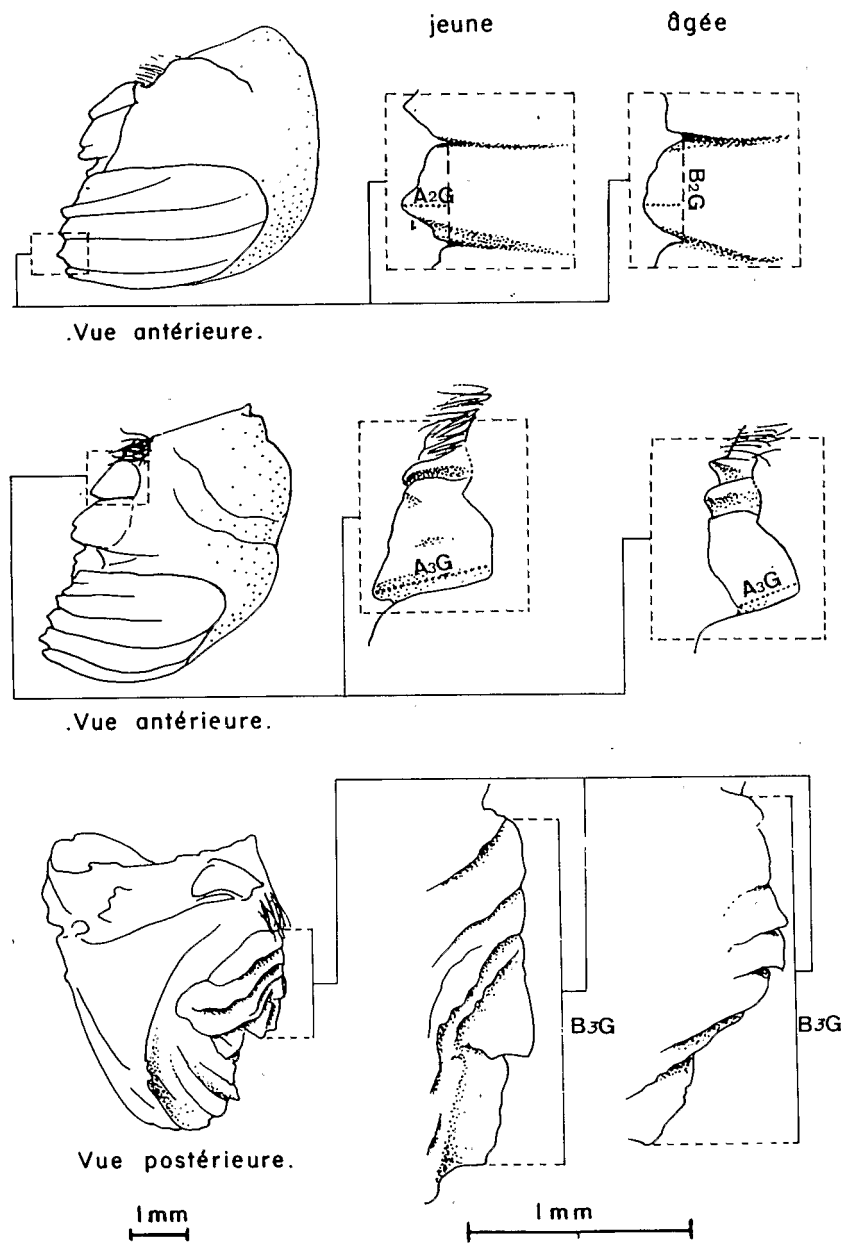


Fig. 3. — Mesures effectuées sur les mandibules gauches : A2G et B2G sur le processus incisif, A3G et B3G sur le processus molaire.

— mesure A3D

La hauteur du processus molaire de la mandibule droite décroît avec l'âge. En 2 semaines, il perd les 2/3 de sa hauteur, puis l'usure se poursuit plus lentement. Après 6 semaines, il mesure environ un huitième de sa hauteur initiale. L'usure est plus brutale chez les femelles que chez les mâles, si bien que la différence de hauteur entre mâles et femelles, nettement significative chez les jeunes imagos, s'estompe à partir de 2 semaines (fig. 5 et 6). Là encore, l'usure avec le Blé germé comme nourriture est bien moindre qu'avec le Bambou et, par suite, la hauteur décroît à peu près linéairement en fonction du temps.

En plus de son usure, le processus molaire de la mandibule droite tend à s'affaïsser par suite de la formation d'un repli cuticulaire au niveau de la frange des soies (fig. 2 et 4 G).

1.2. Usure de la mandibule gauche.

— mesure A1G

A nourriture et âge égaux, le processus incisif est pratiquement toujours plus long chez une femelle que chez un mâle. L'usure est assez régulière en moyenne au cours du temps,

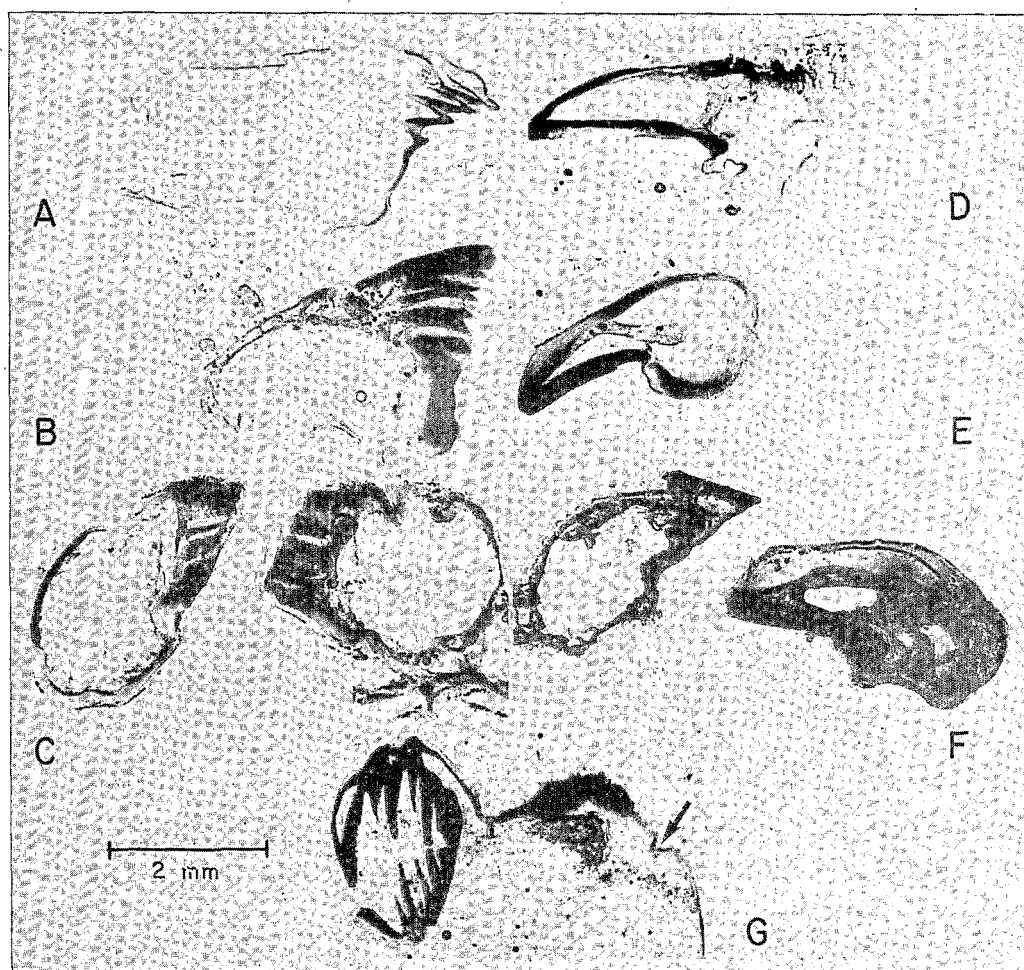


Fig. 4. — Coupes de mandibules de *Locusta migratoria* femelles nourries sur Bambou. Processus molaire gauche : à 1 jour (A), 7 jours (B) et 16 jours, avec le processus molaire droit (C). Processus incisif droit : à 1 jour (D), 7 jours (E) et 16 jours, avec le processus incisif gauche, (F). Coupe au travers du sillon situé sous le processus molaire droit (G).

mais la variabilité individuelle est importante. L'usure globale moyenne de la longueur du processus incisif dépasse 1 mm après 6 semaines de fonctionnement sur Bambou (fig. 5 et 6).

— mesure A2G

La dent centrale du processus incisif de la mandibule gauche s'use rapidement jusqu'à la troisième semaine, surtout chez les femelles, puis bien plus lentement par la suite.

Après 3 semaines de fonctionnement, cette dent a perdu les 3/4 de sa hauteur chez les femelles (fig. 5 et 6).

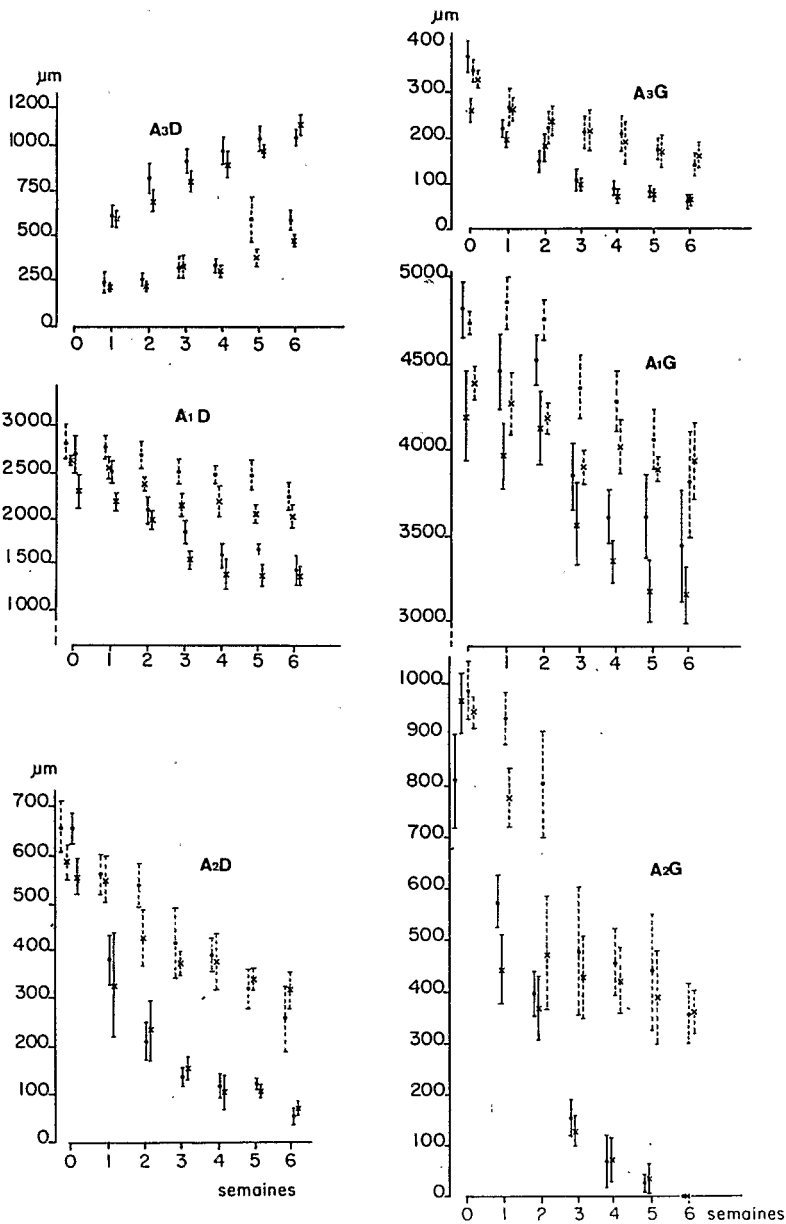


Fig. 5. — Évolution pendant 6 semaines de l'usure mandibulaire pour les mesures A1, A2 et A3 des mandibules droites et gauches chez des imagos nourris soit de Blé (intervalles de confiance en tirets), soit de Bambou (intervalles de confiance en traits pleins). Les femelles sont figurées par des x et les mâles par des points.

Sachant que l'usure du processus incisif dans son entier peut dépasser 1 mm, on peut s'étonner de la persistance de la mesure A2G puisque la dent mesurée ne dépasse pas 1/2 mm

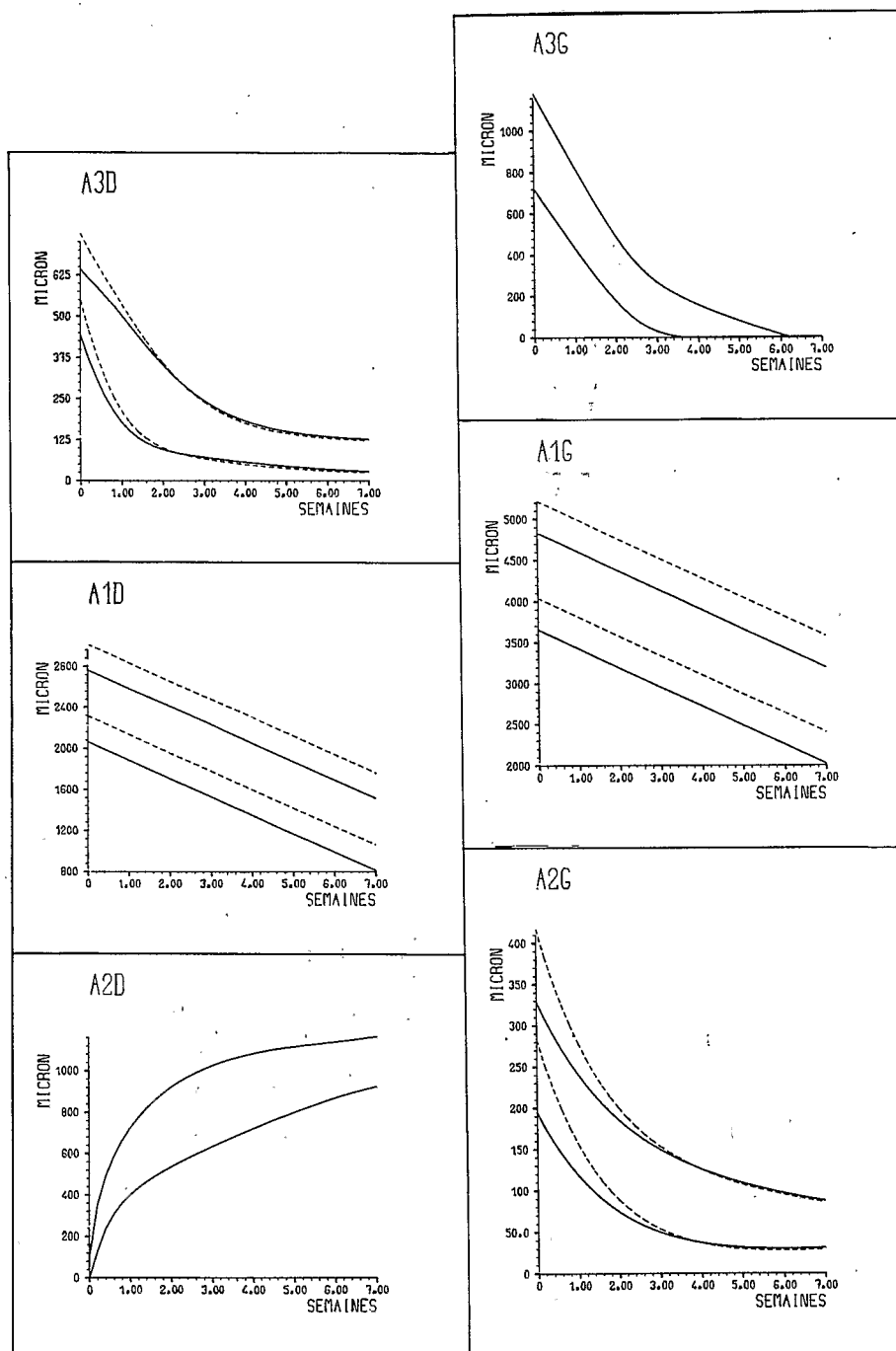


Fig. 6. — Bandes de confiance au seuil 95 % de l'usure pour un âge donné ou de l'âge estimé à partir des usures mesurées sur Bambou. Les graphiques des mesures A2D et A3G groupent les résultats des deux sexes. Dans les autres cas, les femelles sont figurées par les tirets et les mâles par les traits continus.

à l'origine. La forme dentée est en réalité conservée grâce à une usure en biseau des crêtes longitudinales internes du processus incisif gauche. Ceci explique pourquoi, après un certain temps, l'usure ne modifie pratiquement plus la hauteur ni la forme de cette dent.

Avec le Blé germé, l'usure est beaucoup plus lente mais on observe également une diminution de la vitesse d'usure après 2 semaines (fig. 5).

TABLEAU I

Équation des courbes ajustées donnant l'usure moyenne en fonction de l'âge (signification des symboles, fig. 1 à 3).

	Sexe	Usure moyenne (micron) en fonction de l'âge θ (semaines) et du sexe
A2D	♂	$263.15 \text{ Log } (1 + 7,44 \theta)$
	♀	
A1D	♂	$2410.3 - 178.7 \theta$
	♀	
A3D	♂	$66.386 + 474.62 \exp (-0.5541 \theta)$
	♀	
A2G	♂	$52.478 + 208.24 \exp (-0.4965 \theta)$
	♀	
A1G	♂	$4238.7 - 233.88 \theta$
	♀	
A3G	♂	$50.37 - 181.4 (\theta - 2.53)$
	♀	

TABLEAU II

Équations des courbes ajustées donnant l'écart-type (micron) en fonction de l'âge θ (semaines).

A2D	$48.45 + 44.46 \theta - 11.4 \theta^2 + 0.76 \theta^3$
A1D	179.4
A3D	$24.7 + 199.12 (\theta + 0.8)^3 \exp [-(\theta + 0.8) / 0.6]$
A2G	$34.2 - 2.85 \theta$
A1G	300.3
A3G	$117.8 - 19 \theta$

— mesure A3G

La mesure A3G de la hauteur du processus molaire de la mandibule gauche est, au départ, plus élevée que pour la mandibule droite. L'usure est considérable dès la première semaine puisque 50 % environ de la hauteur se trouve abrasée. Au bout de 3 semaines, il en reste moins de 20 %. L'usure se poursuit alors à un rythme plus lent et, vers 6 semaines, plus rien n'est mesurable au-dessus de la rangée des soies mandibulaires (fig. 5 et 6).

Avec le Blé, l'usure à 6 semaines est du même ordre qu'après 2 semaines sur Bambou. Cependant, on observe également un net ralentissement de l'usure au-delà de la troisième semaine (fig. 5).

Sur *Sasa japonica*, l'usure particulièrement active au point précis de la mesure A3G transforme parfois la crête initiale en dépression chez les animaux les plus âgés (fig. 3). Ceci correspond en réalité à l'évasement du sillon initial qui divise le processus molaire en deux. A l'extrême, la paroi latérale au niveau choisi disparaît totalement, ce qui ne signifie pas, évidemment, que l'ensemble du processus molaire ait totalement disparu.

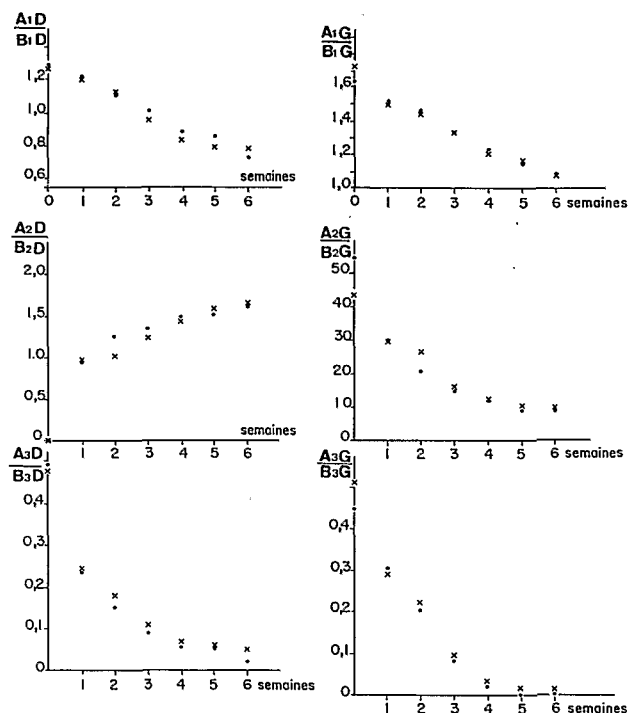


Fig. 7. — Usures mandibulaires relatives (rapports A/B), chez les imagos femelles (●) et mâles (x) nourris sur Bambou.

1.3. Usure en fonction de la taille.

Les mesures A1, A2 et A3 sont rapportées respectivement aux mesures B1, B2 et B3, définies au précédent chapitre, qui sont en principe invariables avec l'âge (fig. 1 à 3).

On pense ainsi atténuer les différences individuelles en éliminant le facteur de variation lié à la taille globale des individus, donc au sexe, puisque les femelles sont en moyenne plus grandes que les mâles.

L'allure générale des courbes d'usure ne devrait donc pas être modifiée; ce que l'on observe en effet (fig. 7).

Le rapprochement des mesures entre mâles et femelles est particulièrement sensible pour le rapport A1/B1 sur l'ensemble du processus incisif. Mesuré par la face interne, le processus incisif de la mandibule droite devient moins long que large à partir de la quatrième semaine de fonctionnement. A la face externe de la mandibule gauche, après 6 semaines d'usure, le processus incisif reste à peine plus long que large, alors qu'il est, initialement, plus d'une fois et demie plus long que large (fig. 1 G).

Cependant, la prise en compte des mesures B ne réduit pas les différences entre individus d'un même sexe. A un âge et pour un sexe donnés, les coefficients de variation d'une mesure A et de la mesure relative A/B associées sont pratiquement égaux.

Ceci est dû sans doute à la grande homogénéité des insectes de l'élevage. Les erreurs des mesures B, surtout sur les mandibules usées, sont vraisemblablement du même ordre ou

même plus importantes que les écarts entre individus. Dans une population naturelle, plus hétérogène, des mesures relatives A/B pourraient avoir un intérêt pour des différences individuelles de taille de l'ordre de celles observées ici entre les deux sexes. Par ailleurs, la longueur d'un organe de grande taille pourrait avantageusement remplacer les mesures B considérées ici.

2. — EFFET DE LA NATURE DES ALIMENTS

Suivant qu'ils sont alimentés sur Blé germé ou sur Bambou, la quantité de fèces émise par les Acridiens est très différente. La partie indigeste, cellulose, silice et lignine, est négligeable dans le premier cas, importante dans le second.

Par des mesures individuelles d'usure mandibulaire et d'émission de fèces, nous avons recherché une éventuelle relation entre ces deux paramètres. Un couple des animaux analysés fut sacrifié chaque semaine pour cette étude (fig. 8). La partie indigeste de l'aliment, dure et abrasive, entre en effet certainement pour une bonne part dans l'usure mandibulaire.

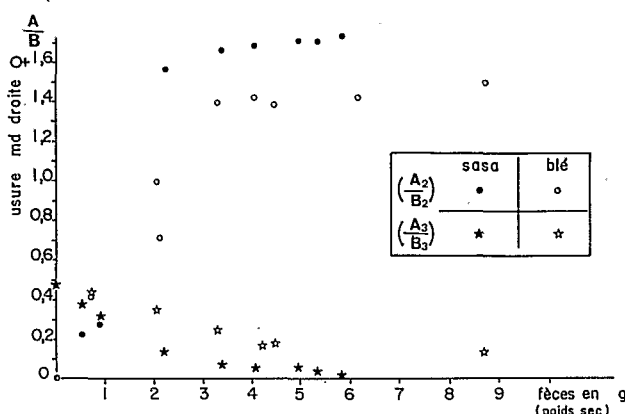


Fig. 8. — Usure du processus incisif (A_2D/B_2D) et du processus molaire (A_3D/B_3D) des mandibules droites en fonction du poids sec des fèces rejetés par les femelles.

Une même quantité de fèces est émise bien plus rapidement avec du Bambou pour nourriture qu'avec du Blé germé.

Pour une même quantité de fèces émis, l'usure relative A_2D/B_2D du processus incisif de la mandibule droite, reste plus importante avec du Bambou qu'avec du Blé. De plus, l'usure se ralentit considérablement après émission de 3 mg de fèces dans l'un comme l'autre cas, ce qui laisse penser que la largeur de la surface abrasée atteint une limite due à la conformation des mandibules.

Le ralentissement de l'usure est bien plus considérable que la légère diminution de prise de nourriture après les premiers jours de vie imaginale (Hill & al., 1968).

On retrouve pour le processus molaire droit (A_3D/B_3D) une différence, mais atténuée, entre les deux types de nourriture. La différence restante provient probablement des autres éléments inassimilables dont la teneur est supérieure dans les fèces d'animaux alimentés sur Bambou. D'autre part, il se peut que les grains de silice du Bambou aient une forme plus abrasive que ceux du germe de Blé. Gueguen & al. (1975) ont montré au microscope à balayage combien ces formes étaient variables.

3. — ESTIMATION DE L'ÂGE

On considère dans ce qui suit que l'échantillon de 140 insectes prélevés est représentatif de la population étudiée.

3.1. Estimation sur chacune des variables.

Les relations du tableau I permettent d'obtenir, à partir de chacune des mesures d'usure, une estimation de l'âge. Le tableau III donne les formules correspondantes, qui se traduisent immédiatement de celles du tableau II.

TABLEAU III

Relations donnant l'estimation de l'âge ($\hat{\theta}$) en fonction des différentes mesures de l'usure mandibulaire.

	Sexe	Estimation de l'âge (semaine) à partir de la mesure (microns)
A2D	♂ ♀	$\hat{\theta}_{A2D} = [\exp (A2D/263.15) - 1] / 7.44$
A1D	♂ ♀	$\hat{\theta}_{A1D} = (2410.3 - A1D) / 178.7$ $\hat{\theta}_{A1D} = (2660.3 - A1D) / 178.7$
A3D	♂ ♀	$\hat{\theta}_{A3D} = (-1/0.5541) \text{ Log } [(A3D - 66.386) / 474.62]$ $\hat{\theta}_{A3D} = (-1/0.64) \text{ Log } [(A3D - 66.386) / 581.59]$
A2G	♂ ♀	$\hat{\theta}_{A2G} = (-1/0.4965) \text{ Log } [(A2G - 52.478) / 208.24]$ $\hat{\theta}_{A2G} = (-1/0.5893) \text{ Log } [(A2G - 52.478) / 296.97]$
A1G	♂ ♀	$\hat{\theta}_{A1G} = (4238.7 - A1G) / 233.88$ $\hat{\theta}_{A1G} = (4623.2 - A1G) / 233.88$
A3G	♂ ♀	$\hat{\theta}_{A3G} = 2.53 - 0.0266 (A3G - 50.37)$ $+ \sqrt{10^{-4}} 5.588 (A3G - 50.37)^2 + 4.0154$

TABLEAU IV

Mesures des usures mandibulaires et estimations correspondantes de l'âge des insectes de l'échantillon de départ.
(Application des relations du tableau V.) N°=numéro de l'individu dans le lot.

âge vrai θ	sexe	n°	A2D	$\hat{\theta}_{A2D}$	A1D	$\hat{\theta}_{A1D}$	A3D	$\hat{\theta}_{A3D}$	A2G	$\hat{\theta}_{A2G}$	A1G	$\hat{\theta}_{A1G}$	A3G	$\hat{\theta}_{A3G}$
0	♂	2	0	0	2340	0.39	608	-0.24	285	-0.22	4485	-1.05	950	0
0	♀	7	0	0	2652	0.05	627	0.06	399	-0.26	4992	-1.58	988	-0.11
2	♂	3	570	1.04	2106	1.70	152	3.09	171	1.14	4095	0.61	437	1.62
2	♀	3	760	2.28	2418	1.36	247	1.83	171	1.56	4212	1.76	475	1.49
5	♂	9	950	4.83	1443	5.41	114	4.15	95	3.20	2535	7.28	95	3.61
5	♀	1	855	3.33	1950	3.97	133	3.39	114	2.67	4290	1.42	57	4.36

Exemple : Pour une largeur de la surface abrasée de 700 μm , à l'apex du processus incisif droit, la formule conduit à la valeur :

$$\hat{\theta}_{A2D} = \frac{\exp. (700/263,15) - 1}{7,44} s = 1,79 s = 12,5 \text{ jours}$$

Le $\hat{\theta}$ sur θ indique qu'il s'agit d'une estimation et non de l'âge réel.

Le tableau IV donne les mesures en microns et estimations correspondantes en semaines pour 6 insectes extraits au hasard de différents lots d'âge et de sexe déterminés. Les estimations négatives de l'âge doivent, bien entendu, être considérées comme des 0.

Les bandes de confiance des graphiques de la figure 6 peuvent être considérées comme des bandes de confiance de l'âge et permettent donc d'obtenir, à partir de chacune des mesures A, un intervalle de confiance de 95 % de l'âge. Par définition, si l'on échantillonne dans une population où la relation âge-usure est identique à celle observée pour les insectes de l'expérience, cet intervalle contient l'âge vrai inconnu dans 95 % des cas en moyenne.

Pour une largeur de la table d'usure de 700 μm , on obtient l'intervalle suivant (fig. 9) :
 $6,3 \text{ j.} = 0,9 \text{ sem.} \leq \theta \leq 3,8 \text{ sem.} = 26,6 \text{ j.}$

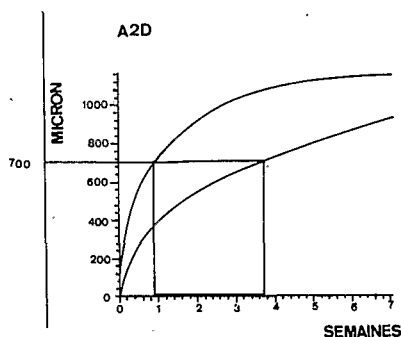


Fig. 9. — Détermination d'un intervalle de confiance de l'âge à partir de la mesure A2D. Le trait épais (0,9-3,8 semaines) donne l'intervalle de confiance de l'âge au seuil 95 %, lorsque la mesure A2D est égale à 700 μm .

L'intervalle de confiance associé à une mesure A peut se définir analytiquement comme l'ensemble des θ vérifiant les inégalités :

$$m(\theta) - 1,96 \sigma(\theta) \leq A \leq m(\theta) + 1,96 \sigma(\theta)$$

Si l'on fait l'hypothèse que la distribution de A pour les insectes d'âge θ est gaussienne de moyenne $m(\theta)$ et écart-type $\sigma(\theta)$, la probabilité d'avoir les inégalités ci-dessus est 0,95 lorsqu'on échantillonne dans une population d'âge θ . Ceci étant vrai pour tout θ , on en déduit que cette probabilité est 0,95 quelle que soit la distribution des âges dans la population échantillonnée.

TABLEAU V

Intervalle de confiance de l'âge pour les insectes du tableau IV.

Variable			A2D		A1D		A3D		A2G		A1G		A3G	
âge vrai θ	sexe	n°	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
0	♂	2	0	0.1	0	2.4	0	0.2	0	0.4	0	1.5	0	0.6
0	♀	7	0	0.1	0	2.0	0	0.5	0	0.1	0	0.9	0	0.5
2	♂	3	0.6	2.3	0	3.7	1.2	4.9	0.2	2.4	0	3.1	1.0	2.2
2	♀	3	1.1	4.5	0	3.3	0.8	2.9	0.8	2.6	0	4.3	0.8	2.0
5	♂	9	2.2	7.0	3.4	7.0	1.6	7.0	1.4	6.1	4.8	7.0	2.4	4.8
5	♀	1	1.6	5.8	2.0	5.9	1.5	5.6	1.5	4.6	0	3.9	2.7	5.3

On obtient aisément les limites θ_1 et θ_2 de l'intervalle de confiance en résolvant les équations :

$$A = m(\theta_1) - 1,96 \sigma(\theta_1)$$

$$\text{et } A = m(\theta_2) + 1,96 \sigma(\theta_2)$$

Ainsi, le tableau V donne les intervalles de confiance obtenus pour les 6 insectes considérés au tableau IV.

On notera que même si la distribution de A2D autour de sa moyenne $m(\theta)$ est symétrique, il n'en est pas de même de l'estimation $\hat{\theta}_{A2D}$, en raison de la courbure de la fonction $m(\theta)$ (fig. 10).

Si l'on voulait estimer l'âge d'une population homogène à partir des mesures A2D sur chaque insecte, l'utilisation de la moyenne des âges estimés entraînerait ainsi une erreur systématique. Il faudrait donc retenir comme âge de la population, soit la médiane des âges estimés, soit l'âge estimé à partir de l'usure moyenne.

3.2. Précision des estimations obtenues.

Supposons que l'on échantillonne dans une population d'âge θ et que l'on utilise la largeur A2D de la table d'usure (mandibule droite) pour prédire l'âge.

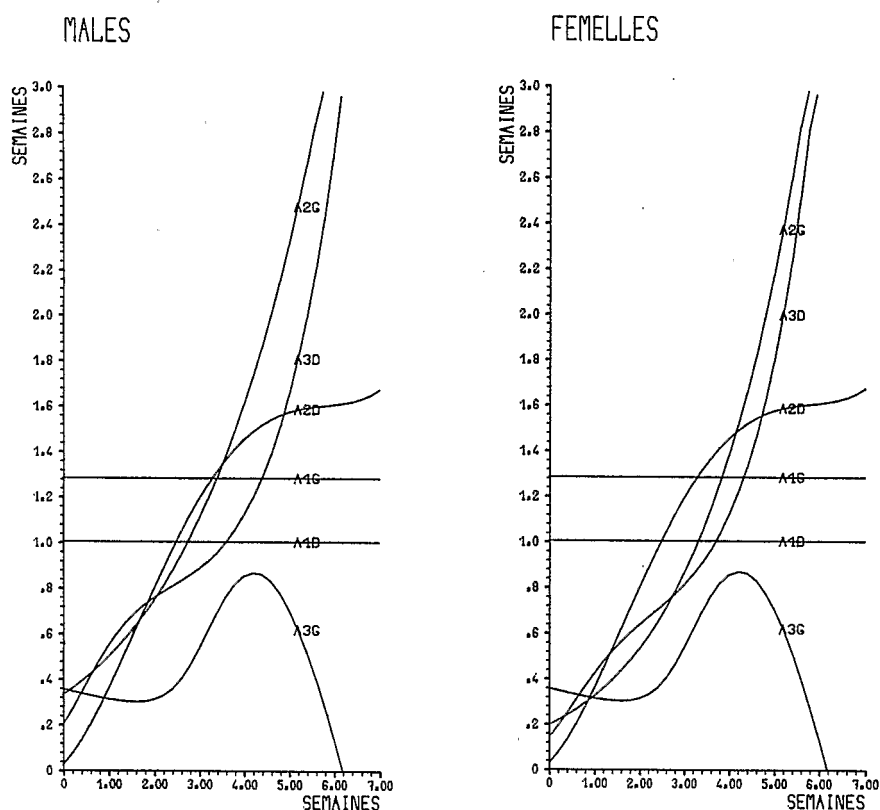


Fig. 10. — Écart-types des estimations obtenues à partir des différentes mesures d'usure, en fonction de l'âge. Pour un mâle de 3 semaines par exemple, les estimations de l'âge obtenues à partir de A3G et A1D ont pour écart-types respectivement 0,5 et 1 semaine.

L'intervalle de fluctuation de A2D autour de sa moyenne $m(\theta)$ étant petit, on peut considérer que la fonction m reliant l'âge et A2D est linéaire sur cet intervalle, $m'(\theta)$ désignant la dérivée de m en θ (la pente de la tangente à la courbe en θ), l'âge estimé $\hat{\theta}$ est défini à partir de A2D par la relation approchée :

$$\hat{\theta} = \theta + \frac{A2D - m(\theta)}{m'(\theta)}$$

La pente étant l'accroissement en ordonnée pour une unité en abscisse, $m'(\theta)$ correspond approximativement à l'accroissement de la table d'usure pendant une semaine.

Lorsque A2D fluctue autour de sa moyenne $m(\theta)$ avec un écart-type $\sigma(\theta)$, $\hat{\theta}$ fluctue donc autour de l'âge vrai θ avec un écart-type $\frac{\sigma(\theta)}{[m'(\theta)]}$.

Si l'on néglige la variation de $\sigma(\theta)$ au voisinage de θ , l'intervalle de confiance obtenu précédemment est voisin de :

$$\hat{\theta} \pm 1,96 \frac{\sigma(\theta)}{[m'(\theta)]}$$

Cet écart-type $\sigma(\theta)/m'(\theta)$ peut être calculé de même pour les autres mesures et il permet de comparer les différentes estimations entre elles. Sur la figure 10, on voit immédiatement que la mesure A2D donne une estimation précise de l'âge pour les Criquets jeunes et qu'il est préférable d'utiliser A3G pour les Criquets âgés de plus d'une semaine.

3.3. Combinaison des estimations : moyenne pondérée.

Si les estimations de l'âge obtenues à partir des différentes mesures d'abrasion sont cohérentes, on peut les regrouper en une détermination unique de l'âge, qui est une moyenne pondérée de ces différentes estimations. Le choix des poids dépend des variances et covariances des estimations. Si les différentes mesures et, par suite, les estimations associées sont peu ou pas corrélées, le poids à affecter à une estimation est proportionnel à l'inverse de sa variance. Dans le cas général, les poids, qui peuvent alors être négatifs, sont pris proportionnels à la somme des colonnes de l'inverse de la matrice de covariance (Théorème de Gauss Markov). Pratiquement, ces variances et covariances dépendent de l'âge vrai θ . Faute de connaître θ , on calcule une première estimation $\hat{\theta}_0$, par exemple la moyenne de $\hat{\theta}_{A2D}$, $\hat{\theta}_{A1D}$, $\hat{\theta}_{A3D}$, $\hat{\theta}_{A2G}$, $\hat{\theta}_{A1G}$ et $\hat{\theta}_{A3G}$. On peut alors obtenir par interpolation la matrice de covariance en $\hat{\theta}_0$ (Kobilinsky, 1982) et en déduire le poids (fig. 11).

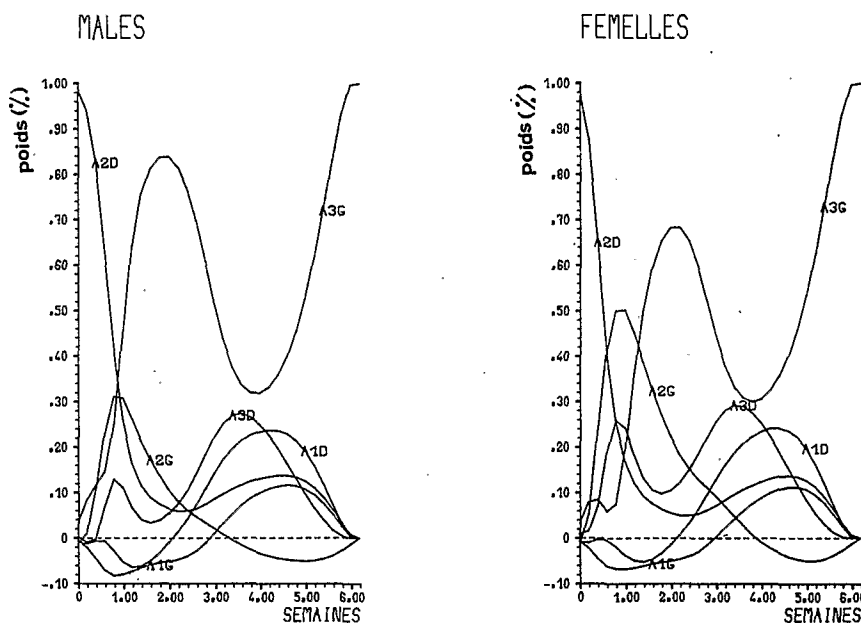


Fig. 11. — Poids pour l'estimation de l'âge par la moyenne pondérée. Un exemple d'utilisation de ces poids est donné dans le texte.

Exemple : Considérons les 6 insectes du tableau IV. L'examen de chacune des mesures suggère que les deux premiers sont très « jeunes ». L'absence de table d'usure prouve qu'il s'agit d'insectes venant de muer. Pour les 4 derniers insectes, on applique la méthode décrite

ci-dessus à partir des 6 mesures. Ainsi, pour le troisième insecte (mâle de 2 semaines n° 3), l'âge moyen $\hat{\theta}_0$ est :

$$\hat{\theta}_0 = (1,04 + 1,70 + 3,09 + 1,14 + 0,61 + 1,62)/6 = 1,53 \text{ semaine}$$

La figure 12 permet alors d'obtenir les poids correspondant à cette première estimation de l'âge : 10 % (A2D), - 5 % (A1D), 3 % (A3D), 18 % (A2G), - 6 % (A1G), 80 % (A3G) et de calculer l'estimation $\hat{\theta}$ recherchée, qui sera appelée estimation de la moyenne pondérée : $\hat{\theta} = 10\% \times 1,04 - 5\% \times 1,70 + 3\% \times 3,09 + 18\% \times 1,14 - 6\% \times 0,61 + 80\% \times 1,62 = 1,58$ semaine

Tant que la mesure A3G ne s'est pas annulée, l'estimation initiale de l'âge $\hat{\theta}_0$ ne peut être choisie qu'inférieure à 6,2 semaines. Lorsqu'elle s'annule, on estime l'âge à partir des cinq autres variables, étant entendu que le résultat n'est admissible que s'il est supérieur à 6,2. Dans le cas contraire, c'est cette valeur minimale de 6,2 semaines qui est adoptée.

On est en droit de se demander si le $\hat{\theta}$ obtenu dépend du choix arbitraire initial de $\hat{\theta}_0$. L'examen des courbes des poids montre que si les écarts entre les estimations de l'âge associés aux 6 variables sont assez petits, les poids, donc $\hat{\theta}$, dépendent peu du choix de $\hat{\theta}_0$.

Pour donner un intervalle de confiance de l'âge estimé, il faut savoir comment fluctue celui-ci lorsqu'on échantillonne dans une population d'âge θ . Une méthode simple d'étude de cette fluctuation consiste à simuler, pour un grand nombre de Criquets d'âge θ , des valeurs des six mesures, en supposant leur distribution normale et en respectant moyennes, variances et covariances. On peut alors calculer la moyenne $m(\theta)$ et l'écart-type $\sigma(\theta)$ de l'estimation et former un intervalle de confiance à 95 % :

$$m(\theta) - 1,96 \sigma(\theta) \leq \hat{\theta} \leq m(\theta) + 1,96 \sigma(\theta)$$

Si cette simulation est répétée à plusieurs âges θ , on peut construire les courbes $m(\theta) - 1,96 \sigma(\theta)$ et $m(\theta) + 1,96 \sigma(\theta)$ qui forment une bande de confiance de l'estimation $\hat{\theta}$.

L'intervalle de confiance de l'âge vrai θ correspondant à une estimation $\hat{\theta}$ s'obtient alors en prenant l'intersection de la bande de confiance avec la droite horizontale d'ordonnée $\hat{\theta}$. La figure 12 donne les bandes de confiance de la moyenne pondérée $\hat{\theta}$ obtenues par simulation.

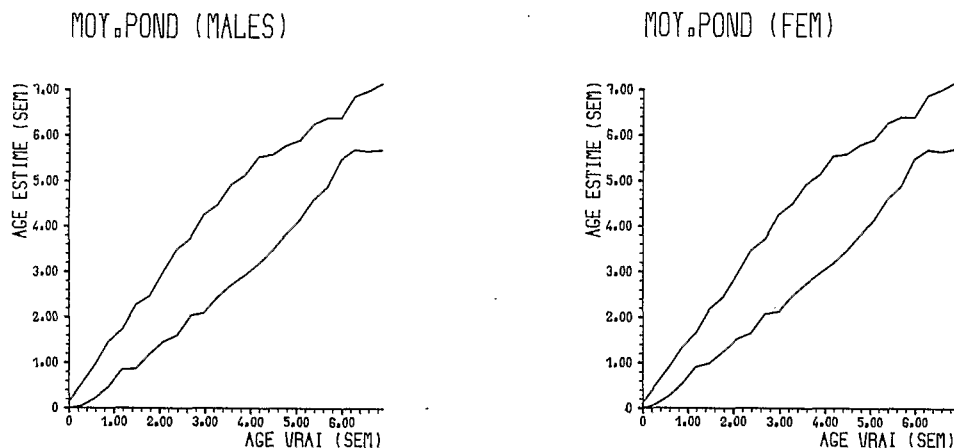


Fig. 12. — Bandes de confiance pour l'estimation de l'âge par la moyenne pondérée. L'analogie des graphiques mâles et femelles provient de l'utilisation de la même série de nombres aléatoires pour les deux simulations. Avec d'autres séries de nombres aléatoires, on obtient des graphiques très similaires.

Exemple : L'intervalle de confiance au seuil 95 % obtenu pour le mâle de 2 semaines n° 3 ; pour lequel $\hat{\theta} = 1,58$ est $1 \leq \theta \leq 2,2$.

CONCLUSIONS

La première conclusion à tirer de ce travail est l'importance quantitative de l'usure mandibulaire. Elle peut imposer une limite de longévité au fonctionnement d'un insecte broyeur qui s'alimente sur un feuillage riche en silice, malgré une certaine compensation par épaississement interne de la paroi.

Les mesures, tant sur les dents du processus incisif que sur le processus molaire, montrent que pendant les trois premières semaines de prise de nourriture, l'abrasion progressive des structures initiales est bien visible et laisse des traces assez nettes pour servir de critère d'âge.

Dans les conditions de cette étude, l'âge peut être déterminé, à une semaine près dans le plus mauvais des cas.

L'apparition et l'élargissement rapide de la « table d'usure » à la face externe du processus incisif de la mandibule droite est un caractère d'autant plus précieux qu'il peut être observé sur un animal vivant, ce qui doit permettre de suivre ce critère de vieillissement sur un même individu au cours de sa vie.

La taille globale des processus incisifs n'est en revanche guère utilisable en raison de la difficulté à obtenir des mesures précises sur ces surfaces galbées. Elle présente toutefois l'avantage d'une relative indépendance vis-à-vis du type d'aliment.

La hauteur du processus molaire offre le meilleur critère d'âge au-delà des trois premières semaines, du moins avec une nourriture normalement abrasive, surtout si l'on considère la mandibule gauche, dont l'usure est supérieure à celle de la mandibule droite.

Les mesures précises sont utilement complétées par des observations qualitatives globales qui, avec l'habitude, permettent de se faire une idée rapide de l'âge d'un individu. Le raccourcissement du processus incisif et l'abrasion générale de ses dents offre un bon critère, complété par celui de l'aplanissement des crêtes du processus molaire et, sur les mandibules prélevées, par l'observation de l'état du sillon qui se creuse sous le processus molaire de la mandibule droite.

De la présente étude, on peut retenir, quelle que soit la population étudiée, les mensurations les plus performantes et la méthode statistique d'analyse. En revanche, il n'est évidemment pas question d'utiliser directement les valeurs numériques. Elles sont en effet fonction et de facteurs internes à la population, qui peuvent se traduire par des moyennes et des variances différentes, et de facteurs externes, qui jouent sur la qualité et la quantité de nourriture prélevée, donc sur les taux d'abrasion.

Or, aucune recherche sur l'alimentation naturelle des Criquets n'a encore pris en compte cette abrasion mandibulaire. Par l'étude expérimentale de Chapman, on sait pourtant depuis 1964 que le temps mis par *Schistocerca gregaria* pour ingérer 100 mm² de nourriture augmente avec l'âge. Il est donc évident que les critères utilisés ici sont assez discriminants et leur incidence sur l'alimentation assez probables pour que l'étude mérite d'être entreprise sur le terrain.

Remerciements

Nous tenons à remercier très chaleureusement J.P. Cuif et les personnes du Laboratoire de Paléontologie d'Orsay, ainsi que MM. Plot et Roth à l'ORSTOM, grâce à qui furent réalisées les coupes de mandibules. Nous remercions également M.O. Aubert pour les figures, A.M. Mainguet pour les analyses de teneur en silice et M. Riebel pour la dactylographie.

AUTEURS CITÉS

- Chapman, R.F., 1964. — The structure and wear of the mandibles in some african grasshoppers. — *Proc. Zool. Soc. London*, 142 (1) : 107-121.
- Cuif, J.P., 1968. — Réalisation de deux lames minces séries pour l'étude de l'ontogenèse des madréporaires. — *C. R. Acad. Sc. (Géol.)*, France, 2 : 49-51.
- Dravé, E.H. & Laugé, G., 1978. — Étude de l'action de la silice sur l'usure des mandibules de la Pyrale du riz : *Chilo suppressalis* (F. Walker) (Lep. Pyralidae Crambinae). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 83 : 159-162.
- Gillon, Y., 1972. — Caractéristiques quantitatives du développement et de l'alimentation de *Anablepia granulata* (Ramme, 1929) (Orthoptera : Gomphocerinae). — *Ann. Univ. Abidjan*, 5 : 373-393.
- Gueguen, A., Cherouvrier, A. & Lefevre, J.C., 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cypéracées. Application à l'étude du régime alimentaire des Orthoptères Acridiens. — *C. R. Acad. Sc., Paris*, 181 : 929-932.

- Hedin, L., 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : la valeur fourragère de la savane. — *La Terre et la Vie*, 21 : 249-261.
- Hill, L., Luntz, A.J. & Steele, P.A., 1968. — The relationships between somatic growth, ovarian growth, and feeding activity in the adult desert locust. — *J. Insect Physiol.*, 14 : 1045-1204.
- Kobilinsky, A., 1982. — Estimation de l'âge d'un Criquet d'après l'usure de ses mandibules. — *Actes 2nd sémin. Biologie théorique. Ed. Fac. Sc. Rouen.*
- Launois, M., 1972. — Contribution à l'étude de fonctionnement ovarien du Criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Saussure dans la nature. — *Ann. Zool. Écol. anim.*, (n° hors série) : 55-116.
- Launois, L. & Launois-Luong, H., 1980. — Datation des ailés du Criquet migrateur *Locusta migratoria* dans la nature par examen de la pilosité thoracique ventrale. — *Ann. Soc. Ent. Fr.*, (N.S.), 16 (2) : 233-247.
- Launois-Luong, H., 1978. — Méthode pratique d'interprétation de l'état des ovaires des Acridiens du Sahel. — *Ann. Zool. Écol. anim.*, 10 : 569-587.
- Louveaux, A., 1977. — Mécanisme de la prise de nourriture du Criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. Film 16 mm couleur et sonore, 14 minutes, tourné par le SFRS.
- Neville, A.C., 1963. — Daily growth layers for determining the age of grasshopper populations. — *Oikos*, 14 : 1-6.
- Rockstein, M., 1966. — Biology of aging in insects. In "Topics in the biology of aging". P.L. Krohn Ed. Interscience publ., 43-61.