

SUR UNE DES CAUSES DE LA GREGARISATION CHEZ LES ACRIDIENS: LA DENSATION

●

La grégarisation, chez les Acridiens, consiste essentiellement en l'acquisition - par des individus de la phase *solitaria* - de l'instinct grégaire (psychisme grégaire ou grégarisme), dont la manifestation élémentaire est celle d'une interattraction (1).

Si le mécanisme intime de la grégarisation ne paraît pas devoir être bientôt saisi, ses causes extérieures aux individus se trouvent apparemment dominées par l'une d'elles : l'accroissement préalable de la *densité* de la population des « solitaires » sur le lieu, de superficie plus ou moins restreinte, le foyer grégarigène, où se réalise la transformation phasée dans le sens *solitaria-congregans-gregaria* (accessoirement dans le sens *dissocians-gregaria*).

C'est ce phénomène d'accroissement de la densité de la population que, dans cet exposé, je nommerai *densation*, donnant au terme non pas le sens étymologique de sa racine latine *densatio* mais celui que suggérerait plus exactement le mot *biodensation* (densation biologique), compte tenu du fait que le phénomène que je veux désigner est plus complexe que la simple augmentation de la densité superficielle, de signification uniquement arithmétique.

De la densation résulte l'augmentation des interactions entre les individus d'où, en partie tout au moins, l'augmentation du métabolisme individuel, nutrition, assimilation et désassimilation.

Des auteurs ont avancé ou démontré que, en raison d'une activité accrue, même sous l'influence d'autres causes que la densation (élévation de la température, mouvements provoqués), la consommation d'aliments et d'oxygène d'une part, d'autre part l'excrétion -- et par voie de conséquence l'étendue et l'intensité de la coloration noire --

(1) E. Rabaud : Phénomène social et sociétés animales. Paris. 1937.

croissaient. L'intensification du fonctionnement de certaines masses musculaires pourrait elle-même provoquer, plus ou moins directement, des changements dans la forme de l'enveloppe squelettique.

Dans les conditions du terrain, aux changements physiologiques initiaux difficiles à percevoir, succèdent des changements de comportement d'abord assez peu nets, puis d'autant plus sensibles que le grégarisme se substitue plus complètement au psychisme solitaire (solitarisme), soit qu'il le masque, soit qu'il l'abolisse ; d'autant plus sensibles donc que l'état de grégarité atteint par les individus considérés est plus poussé. Ces variations psychiques, sans doute assez étroitement liées aux antécédents physiologiques signalés, précèdent des variations chromatiques et morphologiques. Il suffira toutefois ici de noter que la seule apparition de colorations identiques — ou plutôt analogues — à celles présentées par les congrégés et grégaires vrais, sans acquisition décelable de grégarisme, semble bien ne pas appartenir inéluctablement à la série, même incomplète, des phénomènes que comporte la grégarisation. En bref, la densation, si elle est bien à l'origine de toute grégarisation réelle, pourrait, en certains cas, n'être susceptible que de déclencher la seule mélanisation (terme ne préjugant nullement de la qualité des pigments noirs accumulés), comme le seraient aussi, éventuellement, l'élévation de la température et le mouvement provoqué.

Le but de ce papier n'est d'ailleurs que de mettre en relief la complexité certaine du phénomène même de la densation, de préciser au moins quelques-uns des facteurs entrant en jeu pour la réaliser et, sans prétention d'y réussir, d'essayer de dégager l'importance relative du rôle de ceux-ci. On tentera d'atteindre ce dernier point, non pas malheureusement en s'appuyant uniquement sur les solides données de l'observation, mais en construisant à partir de prémisses pouvant ne représenter les faits connus qu'avec une très lointaine approximation. En particulier, on osera, pour mettre la densation « en formule », comparer une population de criquets à une masse de molécules gazeuses, infiniment plus populeuse, dans laquelle l'ordre uniquement physique semble bien venir d'un parfait désordre. La comparaison est grossière et, peut-être, abusive (1). Cette intégration, en une expression mathématique, de différents facteurs reconnus ou

(1) Mes remerciements vont à mes Collègues, MM. les Professeurs E. Beltrau et M. Isman, dont j'ai sollicité les avis au sujet de cette comparaison.

soupçonnés efficaces — mais dont on sait si peu —, n'est d'ailleurs, au fond, qu'accessoirement utile (1). Il est seulement espéré que les idées qui en seront plus ou moins logiquement dégagées susciteront une critique constructive.

Enfin, de nombreux néologismes seront proposés pour désigner les différents modes et variétés de densation paraissant non limitativement possibles. L'utilité de certains n'apparaîtra peut-être pas immédiatement évidente mais, devant la complexité du phénomène en cause et la nécessité de le mieux analyser, ma pensée rejoint celles de FRAENKEL et GUNN (2), si toutefois la traduction suivante ne trahit pas ces auteurs : « Il est banal de dire qu'une chose n'est pas expliquée simplement parce qu'on lui a donné un nom ; mais les noms conviennent aussi bien pour distinguer sobrement des choses différentes que pour montrer la similitude de choses semblables ; que ce soit d'ailleurs en éthologie, en morphologie ou en toute autre science. Il n'est alors pas besoin de plus ample justification pour échafauder une classification ». Et, par ailleurs, « ...il est mieux d'inventer un mot nouveau auquel on peut donner le sens que l'on désire plutôt que d'utiliser un mot déjà dans la langue et dont on devrait modifier la signification pour l'adapter à celle que l'on se propose d'exprimer ».

Dans un milieu permettant une certaine activité physiologique et psychique, on peut considérer, pour un individu acridien :

s_m = sa surface individuelle, celle matériellement occupée par lui ;
 et s_i = la surface d'interaction entourant s_m ,

surface dans laquelle l'insecte ressent la présence de tout individu de son espèce y pénétrant éventuellement. Ces surfaces seront considérées comme des cercles concentriques de diamètres respectifs

$$d_m \text{ et } d_i \quad (d' = d_i + d_m)$$

Deux individus, se rapprochant l'un de l'autre, commencent à réagir dès qu'ils ne se trouvent plus séparés que par une certaine distance d_i . Ces réactions sont évidemment d'abord différentes suivant

(1) Car les calculs ne nous restituent que ce que nous apportons nous-mêmes. G.L.-S. Mercier : Le Dynamisme ascensionnel. Paris, 1949.

(2) G. Fraenkel et D.L. Gunn : The orientation of animals ; kineses, taxes et compass reactions. Oxford. 1940, p. 17.

qu'il s'agit d'individus interattractifs, interindifférents ou interrépulsifs. Cependant, la distance les séparant allant s'amenuisant, il vient un moment où ils ne se montrent plus qu'interrépulsifs.

Si l'on fait abstraction de toute interattraction possible autre (interattraction sexuelle par exemple), l'interrépulsion qu'ils manifestent tôt ou tard devient d'autant plus vive qu'ils se rapprochent encore davantage pour être maxima lorsque leurs corps sont sur le point d'entrer ou entrent en contact.

On admettra que deux individus réagiront de façon telle qu'ils cesseront ordinairement de se rapprocher lorsqu'ils se trouveront dans une position intermédiaire entre celle où débute l'interaction et celle où leurs corps entrent en contact.

Et cela amène à considérer, pour chaque individu, une « surface d'exclusion » s_e comprenant la surface de l'individu s_m et sa surface d'influence exclusive s_p :

$$s_e = s_m + s_p$$

Si des individus, en nombre N , habitent une aire de superficie S , n représente alors la population unitaire, la densité superficielle de ce peuplement : $n = N/S$.

Dans leur milieu naturel, l'activité des individus se traduit, au moins en partie, par des déplacements de hasard (tychérokinèse). Ceux-ci, de direction changeante (clinokinèse) et coupés d'arrêts, sont normalement effectués à une vitesse assez variable (orthokinèse). On estimera cette dernière en moyenne à v , dans un milieu idéal, champ uniforme d'actions externes diffuses constantes, où l'activité des individus ne serait ni polarisée, ni entravée, si ce n'est par la présence de leurs semblables.

Suivant alors le raisonnement que les physiciens appliquent aux molécules gazeuses (tout en n'oubliant pas que leurs objets sont en nombre considérablement plus grand que les nôtres et animés de vitesses incomparablement plus élevées), on aboutit à l'égalité ci-dessous qui exprime le nombre des rencontres entre individus dans le temps :

$$r_{nt} = K. n^2. \sqrt{(s_m + s_p)}. v. t. \quad \dots (E)$$

A un coefficient près le nombre des rencontres r entre individus d'une population donnée, dans le temps et dans les conditions d'un milieu idéal, est proportionnel :

- 1° au carré de la densité ;
- 2° à la racine carrée de l'espace individuel ;
- 3° à la vitesse de déplacement ;
- 4° à la durée d'action des facteurs autorisant l'activité.

Si maintenant on considère le nombre des rencontres possibles comme étant un indice de l'intensité de la densation ; si on admet que la vitesse de déplacement représente l'activité instantanée d'un individu ; si, d'une façon générale, on accepte la formule (E) comme fixant de façon plus ou moins approchée les importances relatives des différents facteurs susceptibles d'intervenir pour la réaliser, on peut alors dire que :

la densité n , qui intervient comme son carré, a un rôle très important dans la densation ; ceci est peut-être une explication au fait que, jusqu'ici, on l'a considérée comme en étant la cause essentielle, sinon unique.

la dimension des individus, qui intervient comme la racine carrée, de leur surface s_m est un facteur non négligeable. Pour le criquet marocain $\sqrt{s_m}$ passe approximativement de 3 à près de 20 quand la larve passe du I^{er} au V^e stade.

la dimension de l'espace individuel d'influence exclusive s_p a une action variant de façon analogue, fonction d'ailleurs de conditions tant internes qu'externes.

L'activité, que représente le produit $v.t$ (activité instantanée par le temps), est fonction d'une part des possibilités propres aux individus, et d'autre part : -- tant de l'intensité de tous les facteurs du microclimat (parmi lesquels la température a sans doute le rôle le plus important) et de leurs interactions ; -- que de la durée (temps pendant lequel se poursuit l'action efficace de ces facteurs externes).

Dans le cas d'une transformation phasée dans le sens *solitaria-gregaria* et pour n donnée, s_p et v devront être assez élevés pour que

la densation requise par la grégarisation se puisse produire, à partir d'un certain stade, dans les limites de temps que fixe le cycle évolutif individuel.

Ci-après sont examinés ces différents facteurs de la densation et nommées, d'après eux, certaines modalités de celle-ci.

1° DENSITE

La densation résultant de l'augmentation de la densité superficielle (nombre d'individus par unité de surface) est la *Numérodensation*.

La densité n est fonction de N , la population du lieu considéré, et de S , la surface de celui-ci.

Elle augmente quand :

S étant stable : N augmente

N étant stable : S diminue

S et N variant : N augmente proportionnellement plus que S .

N diminue proportionnellement moins que S .

Si S donnée est stable, N est susceptible, soit d'être élevé d'emblée, soit d'augmenter :

— par apports extérieurs plus ou moins lointains (immigration) :

c'est à l'origine l' *Ecésis* (1)

puis l' *Addensation*

— par pullulation autochtone *Pullodensation*

résultant :

.. d'une augmentation du potentiel biotique *Génodensation*

.. accroissement de la fécondité individuelle (nombre d'œufs par ponte et nombre de pontes) *Fétodensation*

.. accroissement du nombre de générations *Multiétodensation*

.. d'une diminution de l'intensité d'action des facteurs limitants, physiques ou biotiques *Défrénodensation*

(1) F.E. Clements : Research methods in Ecology. Lincoln, 1905.

- par régularité ou régularisation du développement, surtout embryonnaire, (éclosion simultanées massives postulant, pour certaines espèces, des pontes également simultanées ou presque) *Simuldensation*
- Si N est stable, S est susceptible de diminuer :
- de façon sporadique, parfois plus ou moins périodique : taches ensoleillées ou ombragées ; abris contre le vent ; plantes appétibles ; zones humides ; sols convenant à la ponte, etc. *Identidodensation*
 - de façon plus ou moins continue :
 - .. la diminution, graduelle et limitée, entraîne des déplacements locaux forcés :
 - . déplacements centripètes *Centrodensation*
(= concentration)
 - . déplacements vers les thalwegs (dans le sens de la pente) *Alvéulodensation*
 - . avec arrêt éventuel sur un obstacle... *Obicodensation*
 - . déplacements centrifuges se produisant souvent dans le sens opposé à celui de la pente, sous l'action de facteurs divers : croissance de la végétation, inondation, incendie *Extrodensation*
 - .. la diminution, très poussée, entraîne :
 - . si des déplacements forcés non locaux permettent la survie, l'émigration individuelle *Dissémination*
 - . si de tels déplacements ne permettent pas la survie, la mortalité générale.. *Extinction*

2° ESPACE INDIVIDUEL

- L'accroissement de l'espace individuel s réalise P *Interdensation*
- L'espace individuel est fonction :
- de la surface s occupée par l'individu lui-même, de sa taille donc, laquelle à son tour varie avec le stade, le sexe, la phase. La densation résultant de l'accroissement de la surface individuelle est la..... *Crescidensation*

de la surface d'influence exclusive s_p laquelle dépend :

.. d'une part de facteurs intrinsèques : stade, état de maturité sexuelle, phase en tant que ces facteurs influent sur les caractères psychiques.

.. d'autre part de facteurs extrinsèques, notamment de la température (Aux seuils d'activité t_m^o et t_M^o , s_p est réduit à 0) (1).

La densation résultant de l'accroissement de la surface d'influence exclusive est l' *Intusdensation*

3° ACTIVITE INSTANTANEE

L'activité instantanée est fonction :

de facteurs intrinsèques en rapport avec :

.. des caractéristiques structurales, dépendant de la taille et de la forme (stade, sexe, phase) lesquelles offrent des possibilités mécaniques diverses au déplacement.

.. des caractéristiques physiologiques liées à la coloration, au stade et à l'âge, au sexe, à la phase en tant qu'elles influent sur les grandes fonctions : excitabilité, motilité, résistance aux infections, digestion, respiration, reproduction, etc...

Du stade et de la phase dépendent notamment les seuils d'activité t_m^o et t_M^o (1).

- (1) t_m^o = seuil minimum ou zéro d'activité.
 t_M^o = seuil maximum d'activité.
 t^{op} = point optimum d'activité.

... de facteurs extrinsèques (mésologiques) :
température, luminosité, humidité ; faci-
lité des déplacements ; quantité et qua-
lité de la nourriture, etc...

L'action de la température sera par exemple
d'autant plus marquée qu'elle se rapproche-
ra davantage de t° (1, page précédente).

op

4° DUREE

L'action cumulative du temps « durée » est
fonction du nombre d'heures pendant les-
quelles règnent, au cours du développement
individuel, des conditions convenant à l'ac-
tivité, en particulier de la somme des laps
de temps quotidiens au cours desquels sont
subies des températures plus élevées que
 t°_m , moindres que t°_M , et plus ou moins
voisines de t° . Jouent alors : d'une part :

op
longueur relative des jours, fraction d'inso-
lation, etc. ; d'autre part : stade et âge des
insectes en tant que ceux-ci ménagent, aux
facteurs précédents, un temps suffisant pour
leur action efficace.

La densation provenant de l'accroissement de
l'activité (produit de l'activité instantanée
par le temps) est l' *Activodensation*

RESUME

Dans le cadre de la grégation des Acridiens, la *densation* est
définie comme étant l'augmentation de la densité biologique.

Le nombre de « rencontres » possibles entre individus d'une
population donnée étant considéré comme un indice de la densation,
une formule est proposée qui intègre : la densité superficielle (comme
son carré), l'espace individuel (comme sa racine carrée), l'activité
(activité instantanée par le temps).

Une nomenclature est proposée concernant les différentes moda-
lités de la densation.