

Hybridation entre *Saga pedo* (Pallas 1771) et *Saga rammei* Kaltenbach 1965 (Orthoptera : Tettigoniidae)

MICHÈLE LEMONNIER-DARCEMONT & CHRISTIAN DARCEMONT

Groupe d'Etudes Entomologiques Méditerranée (G.E.E.M.), Hameau de St Donat, 240 chemin du Vignau, F-83440 Callian, France

Abstract. Hybridization between *Saga pedo* (Pallas 1771) and *Saga rammei* Kaltenbach 1965 (Orthoptera: Tettigoniidae). Since 2004, hybridizations in captivity were tested between *Saga pedo* (Pallas 1771), a parthenogenetic species, and various bisexual closely related species of the Balkans: *Saga hellenica* Kaltenbach 1967, *Saga rammei* Kaltenbach 1965 and *Saga campbelli* Uvarov 1921. Mating with formation of spermatophores were noted in all cases. The first hatching, resulting from a female of *S. pedo* with a male of *S. rammei*, occurred in April 2006.

Résumé. Depuis 2004, des hybridations en captivité ont été expérimentées entre *Saga pedo* (Pallas 1771), espèce parthénogénétique, et diverses espèces affines bisexuées des Balkans : *Saga hellenica* Kaltenbach 1967, *Saga rammei* Kaltenbach 1965, *Saga campbelli* Uvarov 1921. Des accouplements avec formation de spermatophore se vérifient dans tous les cas. Les premières éclosions, issues de l'accouplement d'une femelle de *S. pedo* avec un mâle de *S. rammei*, se sont produites en avril 2006.

Keywords: Orthoptera, Saginae, *Saga pedo*, *Saga rammei*, hybridization.

Nous nous sommes intéressés au lien éventuel qui pouvait exister entre *Saga pedo* (Pallas 1771), espèce parthénogénétique thélytoque, et le complexe balkanique des sagas bisexuées affines : *Saga hellenica* Kaltenbach 1967 ; *Saga rammei* Kaltenbach 1965 ; *Saga campbelli* Uvarov 1921.

Ces prédateurs entomophages présentent entre eux de fortes similitudes au niveau de l'habitus, de la biologie, de la phénologie et de l'écologie. *A priori*, l'aire de distribution, très vaste, de *Saga pedo*, ne chevauche pas celle nettement plus restreinte des espèces bisexuées. Néanmoins, quelques doutes subsistent dans certaines régions du sud des Balkans où la frontière ne nous paraît pas sûrement établie.

Plusieurs interrogations nous ont incités à entreprendre ces recherches : - Quelle est l'origine de *S. pedo* ? - Est-elle issue d'hybridation(s) ou de mutation(s) à partir d'espèces bisexuées dont la souche se trouve dans les Balkans ? - Les analyses cytogénétiques menées par Matthey (1941, 1946, 1948a, 1948b) ont démontré sa tétraploïdie, mais est-elle constante sur l'ensemble de son aire ? - S'agit-il vraiment d'une espèce à part entière ?

Depuis 2004, nous menons dans le sud de la France (département du Var) des expériences de cohabitation et d'accouplements croisés entre *S. pedo* et ces différentes espèces balkaniques. Les premiers hybrides sont nés en avril 2006, d'un mâle de *S. rammei*.

Saga pedo (Pallas 1771) est une espèce à distribution générale ponto-méditerranéenne. Elle est citée de la péninsule ibérique à l'ouest, jusqu'au nord-ouest de la Chine (Xinjiang) à l'est, via le centre et le sud de l'Europe, la partie méridionale de la Russie, de l'Ukraine, le Caucase et les Républiques du Kazakhstan et du Turkménistan. Au sud, elle atteint la Sicile. Dans les Balkans, elle n'est pas citée de Grèce ni d'Albanie, tout en étant signalée à la frontière de ces pays, entre les lacs Ohrid et Megali Prespa (Kaltenbach 1967 ; F. Willemse, comm. pers.).

Ses milieux électifs sont variés et composés de garrigues et de maquis lâches, de vignes, de pelouses steppiques, de prairies sèches ou mésophiles, de zones de fourrés et de ronciers en lisière forestière, et de fruticées claires en altitude. Plus on remonte en altitude et en latitude, plus les formations végétales xériques semblent recherchées. De la même façon, si le mode de vie des adultes est avant tout crépusculaire et nocturne en zone méditerranéenne, il demeure plutôt diurne dans le nord de son aire de répartition et dans les régions de montagne. Ce taxon possède la particularité de se reproduire par parthénogenèse thélytoque. Jusqu'à présent les différentes observations de mâles, ont été invalidées (Kaltenbach 1967). Récemment, en septembre 2005, un individu ayant l'habitus d'un mâle a été collecté dans le Valais Suisse par A. Baur (comm. pers.). Selon lui, des études sont en cours pour définir le statut exact de ce spécimen.

Saga rammei Kaltenbach 1965 est connue de l'Ex République Yougoslave de Macédoine (E.R.Y.M), de la Bulgarie méridionale et de la Macédoine Grecque. Les biotopes qu'elle fréquente s'échelonnent entre le bord de mer et 1000 m d'altitude (Willemse 1984, 1985, comm. pers.). En Grèce, nous l'avons surtout trouvé dans les friches, en bordure de champs de céréales, dans les maquis lâches et les garrigues, ou encore dans des fourrés denses en lisière de chênaie. Tout comme *S. pedo*, son activité estivale est essentiellement nocturne dans les régions chaudes.

Matériel et méthodes

Souches

Comme espèce bisexuée, *S. rammei*, deux mâles adultes collectés dans la région de Macédoine en Grèce du nord, commune de Stratoniki (40°32'N 23°46'E), altitude 200 m, le 30.VII.2004.



Figure 1
Mâle issu d'un croisement entre *Saga pedo* et *Saga rammei*; a, habitus; b, agrandissement des cerques.

Pour *S. pedo* (autorisation ministérielle de capture en 1998, renouvelée en 2005) : une femelle issue d'élevage originaire de France méridionale, département des Alpes-Maritimes, commune de Vence (43°44'N 07°07'E), altitude 650 m.

Enceinte d'élevage

L'élevage est installé en France méridionale, à Callian (Var). Plusieurs grandes cages en bois (L : 35 cm ; P : 35 cm ; H : 100 cm), recouvertes sur les quatre côtés de toile type moustiquaire et coiffées par un toit, sont disposées à l'extérieur, sur un terrain exposé au sud et protégé de l'ardeur du soleil par l'ombrage d'un vieux olivier. Des modèles de taille inférieure, conçus selon le même principe, sont également disponibles pour isoler certains individus, ou petits groupes de juvéniles dans les premiers stades.

Protocole

Dès leur naissance, les jeunes sont répartis par espèce dans des cages numérotées. Les adultes sont caractérisés par un marquage spécifique, à l'aide de produits apicoles. La plupart du temps, nous les regroupons à raison d'un mâle pour deux ou trois femelles. Deux bases de données informatiques sont constituées. La première prend en compte l'ensemble des juvéniles par cage et par espèce. La seconde assure un suivi par adulte identifié.

Les jeunes de *S. pedo* X *S. rammei* sont placés par deux ou trois dans des cages plus petites, afin de faciliter l'observation et la manipulation. Ils sont marqués dès le stade J2.

Local de stockage de pontes

Il s'agit d'une cabane de jardin en bois, qui dispose d'une ventilation qui permet d'entreposer les pontes en hiver, à l'abri des intempéries et du gel. Elles sont arrosées régulièrement - plus fréquemment en automne et au printemps - afin de maintenir un taux d'hygrométrie nécessaire à leur survie.

Résultats

De retour en France le 5 août 2004, les mâles de *S. rammei* sont installés dans une des grandes cages. Une femelle de *S. pedo* née de notre élevage au printemps, est introduite au bout de 48 heures. Une bonne semaine s'écoule avant le premier accouplement, qui nous est révélé par la présence d'un spermatophore à la base de l'oviscapte de la femelle. Cette observation se renouvelle plusieurs fois. Le 30 août, nous retrouvons la femelle morte, après une période de ponte active qui a duré plusieurs jours.

La première naissance se produit le 28 avril 2006, soit deux années plus tard, ce qui semble être un minimum pour la maturation des œufs de saga. Elle est suivie de six autres, entre le 29 avril et le 4 mai 2006. Nous ne notons qu'une seule perte, une larve vermiforme qui n'a pu s'extraire. Taille en J1 : 14–17 mm.

Les six jeunes sont répartis dans deux cages différentes, qui sont laissées en extérieur le jour mais

Table 1. Mesures comparatives, des mâles des différentes sagas bisexuées proches de *Saga pedo* (d'après Kaltenbach 1986), et des trois hybrides mâles (toutes les mesures en mm).

| Longueur en mm | <i>S. rammei</i> | <i>S. campbelli</i> | <i>S. hellenica</i> | <i>S. pedo</i> X <i>S. rammei</i> | | |
|------------------|------------------|---------------------|---------------------|-----------------------------------|---------|---------|
| | | | | Spéc. 1 | Spéc. 2 | Spéc. 3 |
| Corps | 45,0–60,0 | 49,5–58,5 | 48,0–76,0 | 50,0 | 50,9 | 55,0 |
| Pronotum | 8,5–11,0 | 8,6–9,6 | 8,3–15,0 | 9,3 | 9,3 | 9,9 |
| Tegmen | 6,5–8,8 | 6,0–7,0 | 8,0–11,6 | 6,7 | 6,8 | 7,0 |
| Fémur postérieur | 33,0–42,0 | 40,0–44,7 | 36,4–52,0 | 44,4 | 44,7 | 45,2 |

rentrées la nuit. Dans les premiers stades ils sont nourris à la main, de drosophiles, de pucerons, puis de juvéniles de sauterelles en J1–J2, principalement des Phaneropteridae.

Cinq individus parviennent en J3, ce qui nous permet désormais d'identifier avec certitude la présence de quatre mâles et d'une femelle. La mortalité touche principalement les sujets en train de muer qui se font dévorer par leurs congénères (même s'ils sont suffisamment nourris), ce qui est d'ailleurs le cas de la dernière femelle. Des conditions idéales d'élevage nécessiteraient qu'ils soient isolés jusqu'à l'âge adulte.

Les trois mâles encore vivants entreprennent leur transformation finale entre le 24 et le 26 juin. Ils commencent à striduler dès le 30 juin, en fin d'après-midi. Deux d'entre eux sont mis dans une grande cage, le troisième est apparié à une femelle subadulte de *S. rammei*, née en captivité. Le 2 juillet, les deux mâles sont retrouvés sans vie au fond de la cage, couverts de fourmis qui ont commencé à les dévorer. Il ne reste plus alors qu'un seul hybride. La fonctionnalité du mâle survivant et sa compatibilité mécanique avec la femelle désormais adulte de *S. rammei*, se vérifient à maintes reprises au cours du mois de juillet.

Le dernier mâle est sacrifié le 9 septembre 2006, pour être mis en collection de référence. La femelle meurt le 4 novembre 2006, soit 6 mois après sa naissance. La dissection révèle un intestin vide (elle ne se nourrissait plus depuis une dizaine de jours) et la présence de deux oeufs matures.

A l'état adulte, l'habitus des mâles hybrides (fig.1a) se rapproche davantage de celui de *Saga rammei* et de *S. campbelli* que de *S. pedo*. La forme de l'élytre (fig. 2) et celle des cerques (fig. 1b), rappellent plutôt *S. rammei*. La longueur du corps et du pronotum n'est pas discriminante (tab.1). La longueur du fémur postérieur correspond à celles de *S. hellenica* et de *S. campbelli*, et la longueur du tegmen se rapproche de celles de *S. rammei* et de *S. campbelli* (tab. 1).

Discussion

Si l'accouplement entre des femelles de *S. pedo* et des mâles d'autres espèces bisexuées a déjà été tenté avec succès par Kaltenbach (1970), la littérature ne nous donne pas d'exemple de naissance d'hybride. Notre expérience a démontré la possibilité d'un développement embryonnaire dans le cas d'un accouplement croisé avec *S. rammei*. La première génération qui en a résulté s'est avérée viable, bisexuée, comprenant des mâles fonctionnels, capables de s'accoupler à leur tour. Qu'il s'agisse d'une hybridation réussie est indiqué par la morphologie intermédiaire des hybrides, ainsi que par la production d'au moins quatre mâles, fait complètement exceptionnel pour une femelle de *S. pedo*.

Voici les seules conclusions que nous pouvons déduire de nos travaux à ce stade. Les générations futures éventuelles et leur taux de fécondité nous renseigneront vraisemblablement sur le véritable statut de ces hybrides. La poursuite de nos recherches passe incontestablement par des analyses cytogénétiques et de génétique moléculaire, menées en parallèle des expérimentations. Notre objectif est d'établir *in fine* le degré de spéciation de *S. pedo*. Cela sera un travail de longue haleine, compte tenu de l'importante durée de maturation des oeufs...



Figure 2
Tegmina d'un mâle issu d'un croisement entre *Saga pedo* et *Saga rammei*.

Remerciements. Nous tenons à remercier sincèrement les collègues et amis qui nous apportent leurs précieux conseils et leurs encouragements dans ce projet, plus particulièrement Claire et Jean-François Voisin ainsi que Fer Willemse. Un grand merci également à Simone Lemonnier et Eric Polidori, pour leur aide consciencieuse et indispensable dans la gestion des élevages, lors de nos déplacements en Grèce en 2006.

Références

- Kaltenbach A. 1967.** Unterlagen für eine Monographie der Saginae I. Superrevision der Gattung *Saga* Charpentier (Saltatoria: Tettigoniidae). *Beiträge zur Entomologie*, Berlin **17**: 3–107.
- Kaltenbach A. 1970.** Unterlagen für eine Monographie der Saginae II. Beiträge zur Autökologie der Gattung *Saga* Charpentier (Saltatoria: Tettigoniidae). *Zoologische Beiträge*, Berlin **16**: 155–245.
- Kaltenbach A. 1986.** Saginae Saltatoria-Tettigoniidae, p. 1–92 in : **Wermuth, H. & Möhn, E. (eds.),** *Das Tierreich*, **103**, Berlin, New York (W. de Gruyter).
- Matthey R. 1941.** Étude biologique et cytologique de *Saga pedo* Pallas (Orthoptera-Tettigoniidae). *Revue suisse de Zoologie* **48**(2): 91-142.
- Matthey R. 1946.** Démonstration du caractère géographique de la parthénogenèse de *Saga pedo* Pallas et de sa polyploidie, par comparaison avec les espèces bisexuées *S. ephippigera* et *S. gracilipes*. *Experientia* **2**(7): 1-3.
- Matthey R. 1948a.** Données nouvelles sur les chromosomes des Tettigoniides et la parthénogenèse de *Saga pedo* Pallas. *Revue suisse de Zoologie* **55**(2): 45-56.
- Matthey R. 1948 b.** A propos de la polyploidie de *Saga pedo* Pallas. *Experientia* **4**: 26.
- Willemse F., 1984** *Catalogue of the Orthoptera of Greece. Fauna Graeciae 1.* Hellenic Zoological Society, Athens, 275 p.
- Willemse F., 1985.** *A key to the Orthoptera species of Greece. Fauna Graeciae 2.* Hellenic Zoological Society, Athens, 288 p.