

La sécheresse et les schémas de distribution des criquets en Asie centrale et septentrionale

Le facteur d'aridité, qui tient compte du régime annuel des précipitations et des périodes de sécheresse, est considéré comme l'un des principaux éléments déterminant la distribution et la dynamique des acridiens [1-4]. Ainsi, dès 1935, Rubtsov suggérait d'intégrer les précipitations annuelles dans une formule empirique destinée à estimer les pullulations éventuelles.

C'est un facteur particulièrement important pour les zones continentales (intérieures) de l'Eurasie tempérée qui possèdent des caractéristiques très spécifiques et marquées concernant la distribution des toxons, populations et communautés acridiennes [2]. Ces territoires sont peuplés à la fois par de nombreuses espèces endémiques et par des formes très largement répandues. Il s'y trouve, en outre, un nombre important d'espèces acridiennes dangereuses [3, 4]. C'est pourquoi le schéma général de leur distribution doit être étudié en fonction de la répartition des zones de sécheresse.

Distribution générale

Les criquets grégoires et non grégoires des terres arides de l'Asie centrale et septentrionale ont souvent été décrits par les scientifiques. Cette partie de l'Eurasie peut se définir comme une zone complexe de la région paléarctique, divisée en deux grands types d'ensembles : les plaines et les montagnes, qui englobent chacun des zones géographiques bien définies, provinces, sous-provinces et districts [5, 6]. En général, les frontières entre les provinces de plaine et celles de montagne suivent

le relief et correspondent, par conséquent, à la limite entre les versants montagneux et les plaines de piémont.

Un plan de répartition biogéographique par région de l'Asie centrale et septentrionale a été proposé précédemment [5-7]. Nous avons analysé les aires de distribution des espèces acridiennes, comparé leurs limites aux frontières écogéographiques et tenté de classer les diverses limites, frontières et régions. Les différentes zones arides de l'Asie centrale et septentrionale appartiennent évidemment à différents territoires biogéographiques de la région paléarctique et peuvent donc présenter des paysages très variés. Les principaux territoires où sévit souvent la sécheresse se situent dans les sous-régions biogéographiques (faunistiques) suivantes (figure 1) :

- la sous-région eurosibérienne, qui est située dans la partie septentrionale (boréale) de l'Eurasie. Elle est essentiellement peuplée de différents types de forêts tempérées. La sécheresse y est un phénomène rare mais, en Sibérie orientale (principalement dans le centre de la Yakoutie), certains territoires présentent des conditions subarides relativement caractéristiques, favorables aux pullulations acridiennes. Environ soixante espèces acridiennes peuvent être observées dans l'ensemble de la sous-région, dont quelques-unes sont endémiques ;
- la sous-région scythe, délimitée par les zones de steppe et de steppe arborée. La sécheresse y apparaît régulièrement, surtout dans la partie méridionale. Cette sous-région englobe quatre provinces peuplées par plus de deux cents espèces, dont certaines sont endémiques ;
- la sous-région Soho-Gobi, principale zone de terres arides, caractérisée par de longues et fréquentes périodes de sécheresse. Cette sous-région com-

MICHAEL G. SERGEEV

Institut de systématique et d'écologie de la faune,
Division sibérienne de l'Académie des sciences russe,
11 Frunze St.,
Novosibirsk 630091, Russie,
et Département de Biologie générale,
Université d'État de Novosibirsk,
2 Pirogova St.,
Novosibirsk 630090, Russie

Références

1. Rubtsov IA. Historic factors of dynamics of living organism abundance. *Zhurnal Obshchej Biologii* 1947 ; 8 : 205-22 (en russe).
2. Bey-Bienko GJ. Fauna of Orthoptera of the Middle Asian deserts and tasks of its investigations. In : *Pustyni SSSR i ih osvoenie*. Vol. 1. Moscou : AN SSSR Publ., 1950 : 130-40 (en russe).
3. Uvarov BP. The aridity factor in the ecology of locusts and grasshoppers of the Old World. *Arid Zone Research* 1957 ; 8 : 164-98.
4. Uvarov BP. *Grasshoppers and locusts*. Vol. 2. Londres : Centre for Overseas Pest Research, 1977 ; 613 p.
5. Sergeev MMG. *Patterns of Orthoptera distribution in North Asia*. Novosibirsk : Nauka Publ., 1986 (en russe).
6. Sergeev MG. Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia. *J Orthoptera Res* 1992 ; 1 : 14-24.
7. Sergeev MG. The general distribution of Orthoptera in the main zoogeographical regions of North and Central Asia. *Acta Zool Cracov* 1993 ; 36 : 53-76.
8. Kazakova IG, Sergeev MG. Spatial organization of species populations system of short-horned grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Zhurnal Obshchej Biologii* 1992 ; 53 : 373-83 (en russe).
9. Pravdin FN. *Ecological geography of the Middle Asian insects. Orthopteroidea*. Moscou : Nauka Publ., 1978 (en russe).
10. Vinokurov NN, Averenskij AI, Kajmuk EL. About dynamics of abundance and biomass of Arthropoda horticobionts in flood-plain meadows of Aldan and Amga valleys. In : *Nasekimye lugovotaeshnyh biocenozov Yakutii*. Yakouts'k, 1988 : 3-20 (en russe).
11. Kurkin KA. *System studies of dynamics of meadows*. Moscou : Nauka Publ., 1976 (en russe).
12. Berezhkov RP. *Grasshoppers of West Siberia*. Tomsk : University Publ., 1956 (en russe).
13. Uvarov BP. Ecological and biogeographical relations of Eremian Acrididae. *Mem Soc Biogeogr* 1938 ; 6 : 231-73.

prend au moins vingt-deux provinces peuplées par plus de cinq cents espèces acridiennes. Parmi celles-ci se trouvent quelques « tribus » endémiques (*Diexini*, *Egnatiini*, *Iranellini*, *Uvaroviini*, etc.) et de nombreux genres et espèces endémiques, surtout dans les parties montagneuses. La plupart des taxons locaux haut placés dans la classification se composent de groupes tropicaux et subtropicaux. Certaines sous-familles (*Thrinchinae*, *Pamphaginae*) et « tribus » (*Uvaroviini*, *Egnatiini*, *Conophymatini*, *Chrysochraontini*, etc.) sont principalement établies dans la région paléarctique. En Asie centrale aride, les sauteriaux de la sous-famille *Thrinchinae* et des « tribus » *Calliptamini*, *Doclostaurini*, et *Sphingonofini* sont prédominants. Les spécimens de *Pyrgomorphiini*, *Tropidopolini*, *Phlaeobini*, *Eyprepocnemidini*, etc., essentiellement tropicaux, sont localisés dans les biotopes azonaux locaux. La sous-famille subendémique *Gomphomastacinae* et la tribu *Conophymatini* peuplent les zones montagneuses de la sous-région, qui se caractérisent également par la présence de « tribus » endémiques de sauteriaux : *Diexini*, *Egnatiini*, *Iranellini*, *Uvaroviini*, etc. Il existe de nombreux genres endémiques (*Diexis*, *Ferganacris*, *Mizonocara*, etc.). Les

espèces terricoles (géophiles) sont très répandues dans les plaines et zones montagneuses de faible altitude.

Centres de diversité et d'endémisme

L'analyse de la répartition des centres de diversité et d'endémisme pour chaque « tribu » et chaque genre permet de comprendre les processus de la spéciation. Ces centres reflètent historiquement l'emplacement des endroits favorables à la différenciation et, aussi, à la coexistence des espèces. En Asie centrale et septentrionale, sept zones principales regroupent la plupart des centres de diversité des « tribus » et d'endémisme des genres [6, 7]. Il est à la fois important et intéressant de constater que quatre d'entre elles sont situées dans les régions arides (figure 1) :

- A : les déserts touraniens (*Diexini*, *Doclostaurini*, etc.) ;
- B : les régions arides de Mongolie et de Chine (*Thrinchini*, *Gomphocerini*, *Bryodemini*) ;

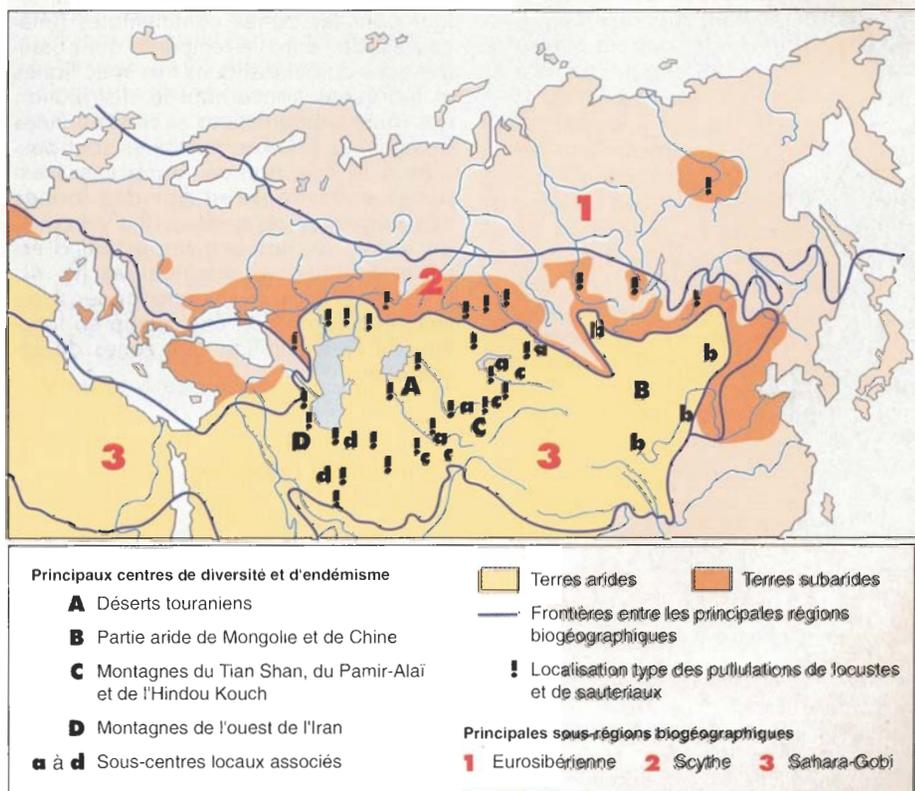


Figure 1. Principaux centres de diversité et de pullulation des locustes et des sauteriaux et acridiens dans les terres arides et subarides de l'Asie centrale et septentrionale.

– C : les montagnes du Tian Shan, du Pamir-Alaï et de l'Hindou Kouch (*Egnatiini*, *Conophymatini*, *Hypernephiini*, *Dociostaurini*, etc.);

– D : les montagnes de l'ouest de l'Iran (*Pamphagini*).

Chaque centre principal comporte quelques sous-centres très proches, habituellement situés à l'intérieur des cuvettes structurales locales ou dans les chaînes montagneuses. Les centres de diversité des genres et d'endémisme des espèces sont répartis de la même manière.

Il semble, par conséquent, que l'aridité et la sécheresse constituent véritablement le facteur essentiel de la spéciation. Il est possible qu'elles limitent l'importance des populations et leurs possibilités de dispersion, et qu'elles créent différents types de barrières aux migrations. L'analyse phénotypique [8] appuie cette thèse.

Distribution des populations et communautés

La distribution de la biomasse constitue la caractéristique générale des types de populations et de communautés. Cela nous permet de supposer que les principales zones paléoarctiques de dominance acridienne se situent dans l'est du Kazakhstan, le sud de Touva et certaines régions montagneuses. Le niveau de la biomasse (moins de 1 kg/ha de matière sèche) est faible dans la partie occidentale des zones semi-désertiques, dans les déserts du sud de la plaine touranienne et, surtout, dans le désert de Gobi. Des niveaux élevés de biomasse et d'abondance des sauteriaux sont atteints dans les plaines d'inondation, les terrasses peu élevées (jusqu'à 6 kg/ha) et les parties médianes des versants montagneux. Des niveaux très élevés de biomasse et d'abondance sont observés dans les plaines de piémont de l'Asie centrale (jusqu'à 19 kg/ha). Le schéma général de distribution des populations et communautés en Asie centrale et septentrionale a été décrit précédemment [6-9].

Dans la sous-région eurosibérienne boréale, la Yakoutie centrale est la seule zone où une forte abondance et des pullulations de sauteriaux (surtout *Chorthippus albomarginatus* et *Aeropus sibiricus* non *grégariaptes*) ont pu être observées. Les pullulations locales commencent normalement pendant les périodes estivales chaudes et sèches [4, 10].

Dans la sous-région scythe steppique, un ensemble de conditions favorables très diverses permet à de nombreuses espèces de sauteriaux de coexister en surabondance. Cette région se caractérise

par une très grande dispersion des espèces locales dans tous les paysages culturels. Les populations de sauteriaux autochtones sont réparties dans tous les biotopes herbacés et associées aux plaines des steppes de la Sibérie occidentale et du Kazakhstan. L'interdépendance des colonies de chaque espèce en provoque la forte abondance. Le fait que la partie optimale des aires d'habitat de nombreuses espèces steppiques se situe dans la sous-région scythe semble empêcher la spéciation et limiter la pénétration de formes étrangères à l'intérieur de la sous-région. En réalité, il est vraisemblable que leurs aires d'habitat se chevauchent. En raison des fluctuations climatiques, ces espèces peuvent échanger leurs rôles [11].

Dans cette région, d'importantes pullulations de sauteriaux (*C. albomarginatus*, *A. sibiricus*, etc.) et de Criquet italien (*Calliptamus italicus*) peuvent être observées après quelques printemps et étés secs [4, 11, 12].

Dans la sous-région Sahara-Gobi aride, de nombreuses espèces ont établi la partie optimale de leur aire d'habitat qui peut être de taille très réduite, d'autant plus que cet aspect est caractéristique des espèces endémiques locales. Les populations de sauteriaux autochtones sont disséminées et, généralement, peu abondantes [5, 7]. Les zones à la limite entre les montagnes et les plaines jouent un rôle essentiel. C'est habituellement là que peuvent être observés des changements très nets de types dans la distribution des colonies.

Il existe souvent un lien entre les acridiens et sauteriaux et les vallées fluviales. Il s'est en effet avéré que même certaines espèces associées habituellement au désert ou au semi-désert (par exemple *Dociostaurus tartatus*) avaient tendance à s'établir sur les terrasses fluviales [5]. Les données dont nous disposons montrent que les espèces largement distribuées pénètrent dans les paysages anthropiques de la sous-région. Dans les paysages naturels, ces espèces (*Dociostaurus maroccanus*, *C. italicus*, *A. sibiricus*) sont associées aux biotopes azonaux. Elles utilisent, pour se disperser, les biotopes perturbés linéaires qui se forment le long des canaux d'irrigation et des routes.

La situation générale des communautés acridiennes dans les semi-déserts et déserts a été décrite par Pravdin [9] qui a souligné qu'il existait un rapport entre les communautés des paysages perturbés et les communautés locales naturelles, que ce soit celles du désert ou des plaines d'inondation.

Dans les semi-déserts du Kazakhstan, nous avons observé des groupements acridiens présentant des niveaux élevés de diversité et d'abondance dans des paysages naturels et anthropiques. Les

paysages naturels sont colonisés par les espèces des steppes méridionales, du semi-désert et du désert (*D. tartarus*, *C. italicus*, *Euchorthippus pulvinatus*, etc.). Des pullulations de Criquet italien et de sauteriaux se produisent couramment après les années chaudes et sèches dans les différentes zones des semi-déserts.

En Mongolie et à Tuva, la dominance des espèces endémiques et subendémiques locales (surtout des acridiens territoriaux de « la tribu » *Bryodemini*) caractérise les communautés. Ce phénomène peut être observé dans les paysages naturels et anthropiques, y compris dans les champs portant différentes cultures annuelles, les jachères d'âges divers, sur les bords des routes et sur les berges des canaux.

Dans la plaine touranienne, les différents types de déserts sont colonisés par divers types de sauteriaux. Par exemple, *Sphingonotus rubescens* et *S. maculatus* sont des espèces dominantes types des déserts pierreux du sud du Tajikistan. À l'opposé, dans les déserts de sable de cette zone, l'espèce dominante est *Strumiger desertorum* (*Pamphagidae*). Les paysages anthropiques locaux sont habituellement colonisés par des groupes spécifiques de sauteriaux, largement distribués dans la région paléoarctique, et, surtout, dans sa partie méridionale. Ils occupent toutefois des biotopes de succession primaire (par exemple les plaines d'inondation ou les terrasses peu élevées dans les paysages naturels, les bords de routes ou les berges de canaux et les jachères dans les milieux perturbés). Il existe ainsi une grande variété de communautés acridiennes dans les paysages naturels et anthropiques de la plaine touranienne. Les pullulations importantes d'acridiens s'y produisent généralement lorsque le printemps est humide et démarrent souvent dans les plaines d'inondation ou près des champs irrigués (Criquet migrateur et Criquet italien).

Dans les déserts extrêmement arides de l'Asie centrale, les communautés acridiennes comportent peu d'espèces. Il s'agit de sauteriaux largement distribués (par exemple *Sphingonotus obscuratus*, terricole, et *Dericorys annulata*, arboricole), ou de formes endémiques en Asie centrale (*Myrmeleotettix palpalis*, *Bryodema* sp., terricoles).

Il faut souligner que, dans les montagnes d'Asie centrale, les communautés sont plus diversifiées que dans les plaines. Cela s'explique principalement par la différence d'altitude et d'exposition des paysages. Les biotopes anthropiques sont colonisés par les espèces de sauteriaux largement distribuées et sont composés de la même manière que les communautés du désert et des steppes.

Conclusion

Dans les zones arides et subarides de l'Eurasie tempérée, les taxons, populations et communautés acridiennes sont extrêmement variables. La diversité générale des taxons, y compris ceux qui sont endémiques, augmente du nord au sud des terres arides et subarides. Quelques centres importants de diversité et d'endémisme sont situés dans les plaines désertiques et dans les montagnes arides.

Dans la partie septentrionale de l'Eurasie aride et subaride se trouvent des populations et communautés denses et importantes de sauteriaux. Ce phénomène est associé à l'abondance d'espèces largement distribuées et à l'absence courante d'espèces endémiques. A l'opposé, la dominance des formes déserticoles est caractéristique des bassins hydrographiques et des pentes de la zone méridionale. Les sauteriaux sont trop nombreux par rapport aux dimensions réduites des aires d'habitat et aux faibles populations isolées. Cette situation se traduit par une baisse de l'abondance générale et une augmentation de la diversité des communautés. Les groupements et populations d'espèces sont habituellement plus homogènes dans les vallées.

Dans les régions arides et subarides, les communautés acridiennes des paysages anthropiques se distinguent nettement de celles des paysages azonaux par la présence dominante de sauteriaux. En revanche, dans les steppes, les champs cultivés sont généralement occupés par les formes steppiques courantes. Les champs irrigués sont principalement colonisés par les sauteriaux des plaines d'inondation. Les espèces endémiques et subendémiques ne pénètrent presque pas dans les paysages de cultures.

De toute évidence, il existe un lien entre les pullulations possibles de locustes et de sauteriaux et les périodes de sécheresse. Deux schémas se distinguent : en Yakoutie centrale et dans les régions de steppes, steppes arborées et de semi-dé-

sert, les pullulations commencent après les périodes de sécheresse alors que, au contraire, dans les zones désertiques, les pullulations sont essentiellement reliées à l'augmentation des précipitations annuelles et, en particulier, aux pluies printanières.

Par conséquent, il semble bien que le facteur aridité et sécheresse soit un élément important de l'évolution, de la distribution et de la dynamique des sauteriaux. Cela confirme le point de vue traditionnel [13] sur l'ancienne origine des acridiens du désert. Les situations varient toutefois dans les diverses zones des terres arides et subarides. Ainsi, il est impossible de comparer les schémas pendant une pullulation et sans pullula-

tion. C'est pourquoi des études à long terme de la distribution et de la dynamique des populations et des communautés acridiennes devraient être entreprises le plus tôt possible dans les territoires arides de l'Eurasie tempérée

Remerciements

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à A. Emeljanov, K. Gorodkov, A. Joern, O. Kryzhanovskij, J. Lockwood, M. Samways et I. Stebaev pour les discussions fructueuses que nous avons eues autour de ces idées. Je remercie le Comité d'État pour l'Education supérieure (Fédération russe, Programme « Universités de Russie ») et le Programme d'État pour la « Diversité biologique » pour l'appui financier vital accordé.

Résumé

Le schéma général de distribution des taxons, des populations et des communautés acridiennes à l'intérieur de l'Eurasie tempérée est discuté en fonction du facteur aridité. La diversité de ces insectes augmente des régions les plus septentrionales des zones arides et subarides aux régions les plus méridionales. Les terres arides de l'Asie centrale sont colonisées par des taxons variés et endémiques. Ceci corrobore le point de vue sur l'ancienne origine de l'acridofaune du désert et nous permet de penser que le facteur aridité, y compris la sécheresse, est l'un des plus importants de l'évolution acridienne. En Asie centrale et du Nord, il y a au moins deux types de régions où quelques pullulations de criquets non grégariaptés peuvent commencer : le plus septentrional comprend la Yakoutie du centre, les steppes arborées, les steppes et les semi-déserts ; le plus méridional, les déserts proprement dits.

Summary

General patterns of distribution of acridid taxa, populations and communities in the inner part of temperate Eurasia are discussed in connection with the aridity factor. The general diversity of these insects increases from the northern part of the arid and subarid areas to the southern one. The arid lands of Central Asia are settled by various endemic taxa. That supports the point of view concerning an ancient origin of the desert fauna of grasshoppers and allows us to suppose that the aridity factor including droughts is the one of the main factor of acridid evolution. In Central and North Asia, there are at least two types of areas where some outbreaks of non-swarming grasshoppers and locusts may begin : the northern one includes Central Yakutia, the forest-steppes, the steppes and the semi-deserts ; the southern one, the deserts properly.