

Sécheresse : un mal nécessaire pour les acridiens ?

Le « tempérament écologique » des acridiens est souvent défini comme héliophile et xérophile. De fait, dans les milieux arides, ils présentent des peuplements diversifiés. Plus de cent dix espèces cohabitent sur quelques kilomètres carrés en zone soudanienne [1], pour un total de trois cent cinquante espèces dans l'ensemble des savanes ouest-africaines [2]. De plus, les ravages qu'ils occasionnent de temps à autre touchent principalement des zones sèches de la planète.

La sécheresse correspond-elle pour autant à une prédilection commune à tous ? Est-elle favorable tout au long de la vie des individus ? Intervient-elle comme facteur de succès démographique ? Enfin, les acridiens n'ont-ils pas, néanmoins, des besoins hydriques contraignants à satisfaire ?

La confrontation d'études de cas menées dans des conditions variées permet de répondre en grande partie à ces questions. Elle montre en quoi l'eau est directement indispensable ainsi que les répercussions favorables de la sécheresse.

Toutefois, la conception que nous avons actuellement des préférences écologiques de ces orthoptères sera certainement plus nuancée et plus diversifiée lorsque seront mieux connus les acridiens forestiers tropicaux, dont certains vivent dans les conditions ombragées des sous-bois tandis que d'autres habitent la cime ensoleillée des grands arbres. En région néo-tropicale au moins, cette méconnaissance des acridiens forestiers ne doit pas être considérée comme anecdotique. Rowell (cité dans [3]) trouve une richesse spécifique équivalente en forêt du Costa Rica (Finca La Silva) et en zone aride de Californie du Sud.

Il existe, qui plus est, des acridiens liés au milieu aquatique, comme *Cornops aquaticum*, inféodé à la jacinthe d'eau

[4], ou *Paulinia acuminata*, consommateur de *Pistia stratiotes* [5]. Les auteurs des études citées montrent même que le minimum de population de ces acridiens sur plantes flottantes correspond aux basses eaux de l'Amazone. Nunes *et al.* [6] parviennent à la même conclusion (diminution d'effectifs lors des basses eaux) chez *Stenacris fissicauda*, un acridien des plaines amazoniennes inondables (Varzea) qui s'alimente sur la graminée *Paspalum repens*.

En région aride, les étapes clés de la vie des acridiens (maturation sexuelle, développement embryonnaire, nutrition larvaire...) dépendent directement de l'approvisionnement en eau et les arrêts de développement biologique coïncident avec les périodes sèches. On parle, pour ces époques, de saisons ou conditions « défavorables ». De ce fait, depuis Golding [7] et Joyce [8], on classe les cycles des acridiens tropicaux en fonction du stade de leur cycle biologique au moment de la saison sèche.

Les relations entre pluie et succès reproductif ne sont pas proportionnelles. Farrow [9] calcule, chez *Chortoicetes terminifera*, qu'une augmentation de 100 millimètres de pluie conduit à un taux intrinsèque d'accroissement démographique d'une génération à l'autre (R_t) de 4 si la pluviométrie passe de 50 à 150 millimètres et de 10 si elle passe de 200 à 300 millimètres.

En termes de pluviosité, l'optimum n'est pas pour autant le maximum. Les saisons anormalement humides sont souvent préjudiciables aux acridiens en raison d'épizooties qui se déclenchent alors. Les besoins écologiques des acridiens sont donc complexes et difficilement explicables si l'on ne tient pas compte de trois facteurs :

- la variabilité de réponse suivant l'âge, le stade physiologique et l'individu ;

YVES GILLON

Antenne Orstom,
MNHN entomologie,
45 rue Buffon,
75005 Paris, France

Sécheresse n° 2, vol. 7, juin 96

Fonds Documentaire ORSTOM



Fonds Documentaire ORSTOM

Cote : B* 6559 Ex : 1

Références

1. Lecoq M. Biologie et dynamique d'un peuplement acridien de zone soudanienne en Afrique de l'Ouest (Orthoptera : Acrididae). *Ann Soc Entomol Fr* 1978 ; 14 : 603-82.
2. Mestre J. Les acridiens des formations herbues d'Afrique de l'Ouest. Paris : ministère de la Coopération, CIRAD-PRIFAS, 1988 ; 330 p.
3. Chapman RF, Joern A, eds. *Biology of grasshoppers*. New York : John Wiley and Sons, 1990 ; 563 p.
4. Guido AS, Perkins BD. Biology and host specificity of *Cornaps aquaticum* (Orthoptera : Acrididae), a potential biological agent for water hyacinth. *Environ Entomol* 1975 ; 4 : 400-4.
5. Vieira MDF, Adis J. Abundance and biomass of *Paulinia acuminata*, de Geer 1773 (Orthoptera : Pauliniidae) in a Varzea lake of central Amazonia. *Amazoniana* 1992 ; 12 : 337-52.
6. Nunes AL, Adis J, Mello JAND. Study on the life cycle and phenology of *Stenacris hissicauda hissicauda* (Bruner 1908) (Orthoptera : Acrididae) in a floodplain lake of Central Amazonia, Brazil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 1992 ; 8 (sér. Zoologia) : 349-74.
7. Golding FD. The Acrididae (Orthoptera) of Nigeria. *Trans R Ent Soc* 1948 ; 99 : 517-87.
8. Joyce R/V. The ecology of grasshoppers in East Central Sudan. *Anti-Locust Bull* 1952 ; 11 : 1-99.
9. Farrow RA. Population dynamics of the Australian plague locust (*Chortacetes terminifera*, Walker) in Central Western New South Wales. I. Reproduction and migration in relation to weather. *Aust J Zool* 1979 ; 27 : 717-45.
10. Capinera JL, Horton DR. Geographic variation in effects of weather on grasshopper populations. *Environ Entomol* 1989 ; 18 : 8-14.
11. Ben Halima T, Louveaux A, Gillon Y. Rôle de l'eau de boisson sur la prise de nourriture sèche et le développement ovarien de *Locusta migratoria migratorioides*. *Ent Exp Appl* 1983 ; 33 : 329-35.
12. Chapman RF. The ecology and distribution of grasshoppers in Ghana. *Proc Zool Soc Lond* 1962 ; 139 : 1-66.
13. Phipps J. The ecological distribution and life cycles of some tropical African grasshoppers (Acrididae). *Bull Ent Soc Nigeria* 1968 ; 1 : 71-97.
14. McCafery AR, Page WW. Oviposition behavior of the grasshopper *Zonocerus variegatus*. *Ecol Entomol* 1982 ; 7 : 85-90.



Photo 1. L'activité sexuelle et la maturation ovarienne de *Zonocerus variegatus* (Criquet puant des milieux préforestiers africains) nécessite une humidité de l'air élevée (clichés Yves Gillon).

– les répercussions des conditions précédentes sur les effets des conditions présentes ;

– les différences de préférences hydriques en fonction du contexte climatique.

Les conclusions tirées par Capinera et Horton [10], à partir d'une étude comparative des facteurs climatiques déterminants selon la latitude aux États-Unis, illustrent ce dernier point. Dans les États les plus septentrionaux, le facteur favorable aux acridiens est la chaleur sèche tandis que, dans les États du sud, c'est l'humidité du printemps et de l'été qui est favorable.

On peut examiner le cycle biologique en partant de la mise en place d'une nouvelle cohorte par les femelles reproductrices, puis analyser pas à pas le succès des stades successifs en fonction des conditions de milieu.

Production ovarienne et fécondité

Maturation

Tous les auteurs s'accordent à lier maturation ovarienne et disponibilité en eau. Mais, au-delà de ce principe général, les modalités varient.

Tout d'abord, même au niveau physiologique, l'eau peut avoir un effet direct et indirect sur la vitellogenèse. L'effet direct se manifeste par l'action de l'humidité de l'air, l'effet indirect le plus net est lié à l'alimentation. L'absence de maturation peut résulter d'un déficit alimentaire, lui-même consécutif au manque d'eau ingérée. Avec de la nourriture lyophilisée, il faut environ 300 millilitres d'eau par jour et par femelle de *Locusta migratoria* pour une alimentation et un développement ovarien identiques à ceux du témoin sur nourriture fraîche [11].

Une dormance sexuelle imaginale est adoptée par la majorité des espèces monovoltines des zones tropicales lors de la saison sèche [1, 12, 13].

Pour une espèce préforestière comme *Zonocerus variegatus* (photo 1), McCafery et Page [14] considèrent que le retour saisonnier de l'humidité de l'air peut suffire à déclencher la maturation ovarienne et que, si l'oogenèse attend les premières pluies pour se mettre en route, la période de reproduction se trouve réduite d'autant.

L'humidité atmosphérique peut avoir un effet direct sur la maturation. Dans la région de Sokoto (Nigeria) les conditions de maturation d'*Acrotylus humbertianus* ont été précisées par Majeed [15] en laboratoire. Toutes les femelles pondent entre 27 et 37 °C, mais à 42 °C, la proportion de pondueuses est d'autant plus faible que l'humidité relative est basse. A toutes les températures, la période de préoviposition est d'autant plus courte que l'humidité est élevée.

Même en climat tropical à faible saison sèche (zone guinéenne), la période de la ponte débute avec le retour des pluies comme le montre la comparaison des cycles dans le peuplement acridien de Lamto, en Côte d'Ivoire [16]. Dans cette station, l'étude précise du fonctionnement ovarien de l'une des espèces monovoltines, *Machaeridia bilineata*, révèle la concordance entre premières reproductions et premières pluies [17].

Une diapause imaginale reproductive se rencontre aussi en climat méditerranéen aux étés secs et chauds. Weissman et French [18] montrent, dans deux stations de Californie, que 14 % des espèces présentent cette particularité, avec une durée qui, chez *Trimerotropis occidentalis*, dépasse quatorze semaines, et se solde par une mortalité de la moitié des imagoes.

Références

15. Majeed Q. Development of various stages of *Acrotylus humberianus* Saussure (Orthoptera : Acrididae) under varying levels of temperature and relative humidity. *J Entomol Res (New Delhi)* 1990 ; 14 : 78-86.
16. Gillon Y. Variations saisonnières de populations d'acridiens dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Acrida* 1974 ; 3 : 129-74.
17. Mestre J, Lauge G. Caractéristique de la reproduction de *Machaeridia bilineata* dans une savane de Côte d'Ivoire. *Entomol Exp Appl* 1983 ; 33 : 155-62.
18. Weissman DB, French E. Autecology and population structure of *Trimerotropis occidentalis* (Bruner) (Orthoptera : Acrididae : Oedipodinae), a grasshopper with a reproductive dormancy. *Acrida* 1980 ; 9 : 145-57.
19. Orshan L, Pener MP. Effect of photoperiod and temperature on termination and reinduction of the reproductive diapause in males of the grasshopper *Oedipoda miniata*. *Israel J Zool* 1977 ; 26 : 271-2.
20. Orshan L, Pener MP. Termination and reinduction of reproductive diapause by photoperiod and temperature in males of the grasshopper, *Oedipoda miniata*. *Physiol Entomol* 1979 ; 4 : 55-61.
21. Launois-Luong MH. Étude de la production des œufs d'*Oedaleus senegalensis* (Krauss) au Niger (région de Maradi). *Bull IFAN* 1979 ; 41 : 128-48.
22. Edwards RL. Some ecological factors affecting the grasshopper populations of western Canada. *Canadian Entomologist* 1964 ; 96 : 307-20.
23. Ben Halima T, Gillon Y, Louveaux A. Utilisation des ressources trophiques par *Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthopt. : Acrididae). Choix des espèces consommées en fonction de leur valeur nutritive. *Acta Oecologica Oecol Gener* 1984 ; 5 : 383-406.
24. Farrow RA. Maturation and fecundity of the spur-throated locust *Austracris guttulosa* in New South Wales (Australia) during the 1974-1975 plague. *J Aust Entomol Soc* 1977 ; 1 : 27-39.
25. Majeed Q, Aziz SA. Influence of temperature and relative humidity on development and reproductive potentiality of adults of *Gastrimargus transversus* Thunb (Orthoptera : Acrididae). *Indian J Exp Biol* 1980 ; 18 : 475-7.
26. Qayyum HA, Atique MR. Some ecological studies on *Chrotogonus trachypterus* (Blanchard). *Pakistan J Zool* 1973 ; 5 : 75-8.
27. Launois M. Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du Criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. dans la nature. *Ann Zool Ecol Anim* 1972 ; n° hors série : 55-116.
- Dans de tels cas de « diapauses » imaginables estivales sous de hautes latitudes, la photopériode peut jouer un rôle déclencheur essentiel, comme Orshan et Pener [19, 20] le montrent pour les deux sexes d'*Oedipoda miniata*.

Expression du potentiel biotique

Pour Launois-Luong [21], la fécondité d'une génération à l'autre dépend de trois paramètres :

- le nombre de femelles participant à la ponte ;
- le nombre de pontes par femelle ;
- le nombre d'œufs par ponte.

D'une année à l'autre, il faut ajouter un quatrième facteur : le nombre de générations.

Le poids respectif de ces différentes composantes dépend des espèces et des conditions de milieu. Si le potentiel ovarien et le pourcentage de femelles aptes à se reproduire atteint 100 % dans des conditions définies, de ce fait, comme optimales, le nombre d'oothèques pondues reste toujours inférieur au potentiel en élevage. Ce nombre peut donc augmenter sensiblement lors d'années exceptionnelles.

Edwards [22] montre ainsi, sur les acridiens de l'Ouest canadien, l'effet déterminant des conditions de ponte à l'automne sur les pullulations acridiennes de l'été suivant.

De même, en climat méditerranéen, *Dociostaurus maroccanus* peut pulluler, bien que le cycle soit monovoltin, lorsque des pluies estivales assurent le reverdissement de la végétation et, donc, la capacité de l'insecte à prolonger sa période de reproduction [23].

Par l'observation minutieuse des conditions de reproduction chez *Oedaleus senegalensis* au Niger (région de Maradi), Launois-Luong [21] démontre l'effet direct d'une période déficitaire en pluies : celles de juin 1975 (23 % de la pluviométrie normale) et, dans une moindre mesure, de juillet (48 %). Il en résulte une totale incapacité de pondre en juillet pour plus du quart des femelles et, chez les autres, un taux élevé de résorption ovocytaire qui se traduit par un faible nombre d'œufs par oothèque. Cette étude permit à l'auteur d'identifier trois problèmes.

- Comment se fait-il que les femelles allochtones et autochtones aient un développement ovarien synchronisé alors que les conditions de leur maturation (en mai) ont été différentes ?

- Quelle est l'origine des variations importantes observées dans le succès reproducteur des femelles ? L'étude montre, par exemple, que même dans des conditions optimales, sans parasitisme ou pathologie décelable chez les femelles disséquées, 2 à 5 % d'entre elles présentent des résorp-

tions ovocytaires totales. On peut voir là une relativité du caractère « optimal » des conditions, liée à une hétérogénéité des populations acridiennes, en réponse à des conditions imprédictibles.

- Pourquoi l'absence de pluies en novembre (fin de l'époque de reproduction) ne se traduit-elle pas, comme en juin-juillet (début des pontes), par des résorptions ovocytaires ? Cette observation suggère que à chaque étape de la vie, correspond une adaptation à des conditions saisonnières.

Les conditions « favorables » et « défavorables » si souvent invoquées ne seraient donc pas des situations sèches ou humides mais correspondraient à des situations plus ou moins éloignées de la pré-adaptation des individus à un moment donné de leur vie.

Chez *Austracris guttulosa*, en Australie, Farrow [24] observe également un retard des ovipositions en période de sécheresse mais pas de diminution de la fertilité, les oothèques gardant en moyenne 136 œufs pour un potentiel de 160 d'après le nombre d'ovarioles.

Le simple taux d'humidité relative en conditions expérimentales peut avoir un effet sur l'expression du potentiel biotique comme le montrent Majeed et Aziz [25] avec des *Gastrimargus transversus* élevés dans des conditions d'humidité relative de 40, 65 et 80 %.

Chez *Chrotogonus trachypterus*, au Pakistan, les conditions optimales pour la maturation (30 °C et 90 % d'humidité relative) correspondent aussi au nombre maximal d'œufs par oothèque [26].

Launois [27] met en évidence, sur le Criquet migrateur malgache, que le fonctionnement ovarien est un révélateur sensible et rapide des changements climatiques. Des conditions optimales permettent en quelques jours à la fécondité réelle d'approcher la fécondité potentielle.

Oviposition

Sous le climat tropical, la maturation ovarienne étant généralement liée aux pluies, l'oviposition se produit tout naturellement dans un sol humecté et ameubli. Des pluies peu abondantes peuvent le maintenir longtemps humide si elles sont bien distribuées. L'imbibition du lieu de ponte peut aussi résulter de décrues, comme dans le delta intérieur du Niger ou sur les rivages lacustres, permettant des ovipositions en période d'assèchement climatique. Il peut en résulter une seconde génération pour des espèces ailleurs monovoltines, comme *Gastrimargus africanus* [28].

En zone tempérée, le sol est rarement trop déshydraté pour empêcher les acridiens de pondre. Toutefois, les conditions optimales de chaleur et d'humidité sont contradictoires car, en période estivale, les pluies abondantes se payent

Références

28. Davey JT, Descamps M, Demange R. Notes on the *Acrididae* of the French Sudan with special reference to the Central Niger Delta. *Bull IFAN* 1959 ; 21 : 60-112 et 565-600.
29. Kahn MWY, Ahmad J, Aziz SA. Soil and moisture preference for oviposition of *Chrotogonus trachypterus* Blanch. (*Orthoptera* : *Acrididae*). *J Entomol Research* 1980 ; 4 : 215-6.
30. Lea A. Recent outbreaks of the Brown Locust (*Locustana pardalina* Walk.) with special reference to the influence of rainfall. *J Entomol Soc South Africa* 1958 ; 21 : 162-213.
31. Harjai SC, Sikka HL. Effect of soil moisture on the phase characters of hatchlings in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *Indian J Entomol* 1970 ; 32 : 298-302.
32. Price RE. Oviposition by the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* in a crop environment of South Africa. *Entomol Exp Appl* 1991 ; 61 : 169-78.
33. Liu JP, Xi RH, Chen YL. A preliminary study on the oviposition selectivity of locusts. *Insect Knowl* 1984 ; 21 : 204-7 (en chinois).
34. Chandra S. Population dynamics of the desert locust (*Schistocerca gregaria* F.) in relation to summer-monsoon rainfall in western Rajasthan desert. A long-term study. *Plant Prot Bull* 1990 ; 42 : 1-5.
35. Roonwal ML. Ecology and biology of the grasshopper *Hieroglyphus nigrorepletus* (*Orthoptera* : *Acrididae*). 1. Egg pod diapause prolonged viability and annual hatching rhythm. *Z Angew Zool* 1976 ; 63 : 171-86.
36. Hunter DM, Gregg PC. Variation in diapause potential and strength in eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walker) (*Orthoptera* : *Acrididae*). *J Insect Physiol* 1984 ; 30 : 867-70.
37. Venkatesh MV, Ahluwalia PJ, Harjai SC. Influence of rainfall on the egg diapause of *Oedaleus senegalensis* Krauss (*Orthoptera* : *Acrididae*). *Plant Prot Bull* 1971 ; 23 : 20-7.
38. Matthée JJ. The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* (Walk.). *S Afr Dep Agric Sci Bull* 1951 ; 316 : 83 p. ; 19 figs.
39. Farrow RA. Population dynamics of the Australian plague locust *Chortoicetes terminifera* in Central Western New South Wales Australia. II. Factors influencing natality and survival. *Aust J Zool* 1982 ; 30 : 199-222.
40. Page WW. Occurrence of the grasshopper pest *Zonocerus variegatus* (L.) (*Orthoptera* : *Pyrgomorphidae*) in south-western Nigeria in relation to the wet and dry seasons. *Bull Entomol Res* 1980 ; 70 : 621-33.
- d'un déficit thermique ou, inversement, des conditions thermiques chaudes résultent d'un déficit pluviométrique. Des valeurs précises de conditions hydriques du sol au moment de la ponte sont fournies par des élevages. Pour *C. trachypterus*, au nord de l'Inde, Kahn *et al.* [29] établissent qu'une humidité du sol de 4 % est la plus favorable à la ponte, quel que soit le type de sol, bien que, à imbibition égale, le sol sableux soit préféré. Un taux de 6 % est moins apprécié et les sols contenant soit 0 soit 8 % d'eau sont délaissés. Sous le climat méditerranéen, les possibilités de ponte varient avec les réserves d'eau du sol et le retour des pluies de fin d'été. C'est dans ce type de climat que se rencontrent des espèces qui, comme *Locustana pardalina* en Afrique du Sud, sont, lors de la troisième génération estivale, amenées à pondre dans un sol sec [30]. Or, même le Criquet pèlerin évite de pondre si le sable n'est pas humide [31]. Sous un climat donné, les sites de ponte dépendent donc de la nature du sol et de son hydratation. Même dans un milieu apparemment homogène (champ cultivé), Price [32] montre, en Afrique du Sud, que le Criquet migrateur pond préférentiellement, en fonction de l'humidité et de la compaction du sol, entre les rangées de maïs et dans les zones clairsemées de cultures de blé. Au Sahel, la concentration d'oothèques sous l'ombrage des arbustes [observation personnelle] pourrait résulter, chez les espèces à diapause embryonnaire, d'une persistance de l'humidité au moment de l'installation de la saison sèche. Le durcissement des sols, corollaire de leur assèchement, a un effet déterminant sur toute vie animale et végétale des zones tropicales sèches, mais son rôle sur l'oviposition a encore été peu étudié. Il différerait suivant les espèces, d'après une étude publiée en chinois par Liu *et al.* [33]. Les possibilités d'oviposition dépendent, chez beaucoup d'espèces, de l'étendue de sol dénudé. Des épisodes climatiques secs peuvent, paradoxalement, favoriser les pontes en morcelant le couvert herbacé. C'est ce qu'observe Chandra [34] pour *Schistocerca gregaria* au Rajasthan, c'est-à-dire en limite de la zone de distribution du Criquet pèlerin. En situation désertique plus extrême, c'est bien la pluie, et non plus la densité du couvert végétal, qui est limitante.

Développements embryonnaires

Conditions globales

La durée de vie des acridiens est, « de l'œuf à l'œuf », d'un an pour les espèces

monovoltines. Nombre d'entre elles passent donc une grande partie de leur vie sous forme d'œufs. Tout dépend de la durée de la saison qui est défavorable au développement. Pour *Hieroglyphus nigrorepletus*, dix à onze mois sont nécessaires pour les œufs dont le développement est le plus rapide [35], mais c'est là un cas extrême.

On étudie le rôle de la sécheresse en laboratoire en comparant des conditions d'imbibition du sol à diverses températures. Cependant, comme le font remarquer Hunter et Gregg [36] à propos du taux de diapause chez *C. terminifera*, les facteurs naturels, en se combinant, provoquent des réactions biologiques plus intenses que les conditions expérimentales de laboratoire.

Venkatesh *et al.* [37] montrent que, au Rajasthan, *O. senegalensis* présente régulièrement une diapause de six à treize mois, alors que le développement direct, c'est-à-dire sans quiescence ni diapause, prend moins de deux semaines.

Lorsque les pontes ont lieu dans un sol sec, le développement embryonnaire ne débutera qu'à l'humectation du sol, au besoin après deux ans d'attente, comme Matthée [38] et Lea [30] l'ont montré chez *L. pardalina*. Cette résistance ne se retrouve pas chez d'autres espèces par ailleurs comparables, comme *C. terminifera*, sensible au dessèchement du sol [39]. La variabilité de durée du stade œuf tend à dissocier la chronologie des pontes et celle des éclosions correspondantes. En rompant la diapause embryonnaire, l'humectation d'un sol desséché synchronise les éclosions pour des œufs pondus tout au long de la période de maturité des femelles. La réalité, toutefois, est souvent moins simple.

Z. variegatus, largement répandu en Afrique, en fournit un exemple d'autant plus complexe que son cycle, bien que fondamentalement monovoltin, dépend des conditions locales. Page [40] montre que, dans le sud-ouest du Nigeria, des œufs pondus en mars-avril (par des imagos à ailes longues) éclosent en octobre-novembre, après une diapause, en même temps que ceux pondus en juin-juillet (par des imagos à ailes courtes), ce qui donne un afflux de population en saison sèche. Toujours au Nigeria, Iheagwam [41] constate que les éclosions sont ininterrompues de septembre-octobre à février, voire mars ou avril.

Exceptionnellement, une diapause embryonnaire correspond à la saison des pluies [13].

Les conditions optimales pour l'œuf (en termes de survie) varient au cours du développement embryonnaire mais, en élevage, une certaine sécheresse (10 % d'eau) associée à une température au moins égale à 30 °C convient pour un grand nombre d'espèces.

Références

41. Iheagwam EU. On the continuous hatching in time of eggs of the so-called wet and dry season Mendelian populations of the grasshopper pest, *Zonocerus variegatus* L. in southeastern Nigeria (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1985 ; 32 : 55-8.
42. Schmidt GH. Bionomics of *Acrotylus patruelis* (Insecta, Saltatoria, Acrididae). *Zool Beitr* 1980 ; 26 : 133-60.
43. Khan HR, Aziz SA. Effect of temperature and humidity on the incubation and hopper development periods of *Eyprepocnemis alacris* Serville (Orthoptera: Acrididae). *Acrida* 1974 ; 3 : 47-53.
44. Ingrish S. On the effect of different moisture conditions on water balance in eggs and on size in 1st larvae of central european grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Zool Anz (eiger)* 1983 ; 210 (5-6) : 357-68.
45. Mukerji MK, Gage SH. A model for estimating hatch and mortality of grasshopper egg populations based on soil moisture and heat. *Ann Entomol Soc Amer* 1978 ; 71 : 183-90.
46. Roberston IAD, Chapman RF. Notes on the biology of some grasshoppers from the Rukwa Valley, SW Tanganyika (Orthoptera: Acrididae). *EOS* 1962 ; 38 : 51-114.
47. Wintrebert D. Aire de grégarisation malgache du locuste migrateur *Locusta migratoria migratorioides* (R & F). *Acrida* 1976 ; 5 : 207-23.
48. Cheke RA, Fishpool LDC, Forrest GA. *Oedaleus senegalensis* (Krauss) (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae): an account of the 1977 outbreak in west Africa and notes on eclosion under laboratory conditions. *Acrida* 1980 ; 9 : 107-32.
49. Fishpool LDC, Cheke RA. Protracted eclosion and viability of *Oedaleus senegalensis* (Krauss) eggs (Orthoptera, Acrididae). *Entomol Month Mag* 1983 ; 119 : 215-9.
50. Guseva VS. The biotic potential and its realization as exemplified by 3 species of nongregarious grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Entomol Rev (Engl Transl Entomol Obozr)* 1979 ; 58 : 28-44.
51. White EG, Sedcole JR. A 20-year record of alpine grasshopper abundance, with interpretations for climate change. *N Zeal J Ecol* 1991 ; 15 : 139-52.
52. Wardhahaugh KG. The effects of temperature and moisture on the inception of diapause in eggs of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* Walker (Orthoptera: Acrididae). *Austr J Ecol* 1980 ; 5 : 187-91.
53. Wardhahaugh KG. Diapause strategies in the Australian plague locust *Chortoicetes terminifera* Walker. XVII^e international congress of entomology, Hamburg, West Germany, august 20-26, 1984 : 353.
54. Monk KA. Effect of habitat on the life history strategies of some British grasshoppers. *J Anim Ecol* 1985 ; 54 : 163-78.
- Chez *Acrotylus patruelis*, une teneur en eau de 5 à 15 % et une température de 30 °C permettent un taux d'éclosion de 90 % [42].
- Chez *Eyprepocnemis alacris*, Khan et Aziz [43] calculent un temps minimal d'incubation (14,8 jours) et un taux maximal d'éclosions (88,1 %) à 35 °C et 8 % d'eau dans le sol. Une humidité supérieure (12 %) ou inférieure (4 %) convient moins bien (taux d'éclosion respectivement de 56,1 et 59,5 %).
- Chez *S. gregaria*, Harjai et Sikka [31] trouvent, dans une gamme d'humidité qui va de 1 à 24 millilitres pour 100 grammes de sable (à 32,5 °C), un taux maximal d'éclosions (67,3 %) et une durée minimale d'incubation (11,7 jours) pour une teneur en eau de 8 millilitres pour 100 grammes de sable.
- En comparant huit espèces européennes avec des conditions d'incubation qui vont de 30 % d'humidité relative au recouvrement par l'eau, Ingrisch [44] montre que les conditions sont peu discriminantes du moment que de l'eau de contact est disponible. Toutefois, les espèces des milieux humides présentent une plus grande sensibilité au déficit hydrique. Le taux d'éclosion n'est pas réduit à partir du moment où les œufs atteignent 140 % de leur poids initial et pourvu que les jeunes à l'éclosion pèsent au moins 85 % du poids maximal, lorsque l'eau n'est pas un facteur limitatif.
- Dans une modélisation de l'estimation des éclosions de *Melanoplus sanguinipes*, Mukerji et Gage [45] établissent qu'un taux d'humidité du sol de 13,5 % (pour un point de flétrissement de 11,7 %) est la limite en dessous de laquelle l'œuf ne peut dépasser le stade anatrepsis. La durée d'un stress hydrique se répercute sur les taux de développement. Le seuil de 13,5 % doit même être dépassé si l'anatrepsis s'est effectuée avec un déficit hydrique.
- Si les pluies sont déterminantes pour la vie des acridiens, c'est d'abord en raison de l'imbibition des sols qu'elles occasionnent. D'ailleurs, Farrow [9] a montré que l'humidité du sol est une caractéristique que l'on peut plus aisément relier aux démographies acridiennes que les pluies. C'est une évidence en zones exondées ou irriguées auxquelles sont adaptées certaines espèces [28, 46]. De telles zones favorisent la pullulation de grégaires (aires grégariogènes). Toutefois, sur le terrain, on dispose plus souvent de données pluviométriques que de mesures de l'humidité du sol. Sur sol sableux et plat en fin de saison sèche, l'ordre de grandeur est de 10 centimètres imbibés par centimètre de précipitation. Pour des conditions géomorphologiques et pédologiques données, la relation est généralement suffisante pour lier les éclosions à la pluviométrie.
- La pluie est souvent identifiée aussi comme facteur de rupture de diapause [37].
- Dans le nord-ouest de Madagascar, des pluies abondantes entre décembre et mars (saison des pluies) se révèlent préjudiciables au taux d'éclosion des œufs de *L. migratoria* [47].
- La distribution spatiale des premières pluies introduit une hétérogénéité en fin de saison sèche qui s'estompe par la suite. Inversement, en fin de saison des pluies, c'est la topographie qui commande la distribution de l'eau résiduelle dans les sols. Pour une même pluviométrie, le milieu sera donc différent pour les espèces qui pondent en début ou en fin de saison des pluies. Pour les unes, l'emplacement des premières pontes serait commandé par celui, aléatoire, des premières précipitations, pour les autres, les dernières pontes auraient lieu dans les bas de pente ombragés qui concentrent et préservent l'humidité. En principe, les bas de pente constituent une référence topographique fixe ; toutefois, dans le Sahara, le pied des dunes mobiles fournit au Criquet pèlerin solitaire un lieu de ponte privilégié car relativement humide.

Variabilité de réponse

Il a souvent été observé que, dans une même oothèque, certains œufs éclosent tandis que d'autres restent en quiescence. Chez *O. senegalensis*, au moins un an serait nécessaire au développement de certains œufs d'après Cheke et al. [48]. Pour la même espèce, Fishpool et Cheke [49] trouvent une variation qui s'étend de 72 à 1 214 jours. Une durée d'incubation de 23 mois est établie pour 10 % des œufs de *H. nigrorepletus*, certains pouvant encore éclore après 5 ans [35]. Ce phénomène n'intéresse pas que les espèces tropicales et Guseva [50] estime à plus de 7 % la proportion d'œufs de *Chorthippus* qui restent en diapause prolongée dans les steppes de Russie. Dans des conditions d'altitude, les développements embryonnaires présentent une exceptionnelle variabilité, comme le montrent White et Sedcole [51] pour *Paprides nitidus* en Nouvelle-Zélande.

Il est probable que les éclosions différées concernent les œufs les plus éloignés de la surface du sol. La différence entre les deux types de développement résulterait alors d'une hétérogénéité des conditions édaphiques.

En Australie, *C. terminifera* pond, en automne (mars-avril), un mélange d'œufs pouvant entrer en diapause ou non. Cette hétérogénéité passe inaperçue lorsque les conditions d'humidité neutralisent la diapause [52]. Inversement, des

Références

55. Majeed Q, Aziz SA. Variations in population of hoppers and adults of *Gastrimargus transversus* (Orthoptera : Acrididae) during different months of the year. *J Entomol Res (New Dehli)* 1978 ; 2 : 167-71.
56. Hawkins E, O'Donnell MJ. Regulation of ooplasmic sodium and potassium activities in developing locust eggs. *Arch Insect Biochem Physiol* 1992 ; 20 : 23-34.
57. Hunter-Jones P, Lambert JG. Egg development of *Humbe tenuicornis* Schaum (Orthoptera : Acrididae) in relation to availability of water. *Proc R Ent Soc Lond* 1961 ; 36 (sér. A) : 75-80.
58. Salzen EA. The growth of the locust embryo. *J Embryol Exp Morph* 1960 ; 8 : 139-62.
59. Modder WWD. Respiratory and weight changes, and water uptake, during embryonic development and diapause in the African grasshopper *Zonocerus variegatus* (L.) (Acridoidea : Pyrgomorphidae). *Acrida* 1978 ; 7 : 253-65.
60. Bernays EA. Some factors affecting size in first-instar larvae of *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Acrida* 1972 ; 1 : 189-95.
61. Pickford. Water uptake in eggs of *Camnula pellucida* (Orthoptera : Acrididae) and its relationship to embryogenesis. *Can Entomol* 1975 ; 107 (5) : 533-42.
62. Shulov A. The role of water in eggs of Acrididae. *Proc XIV int Congr Zool, Copenhagen, 1953*. 1956 ; 6 : 395.
63. Lecoq M. Biologie et dynamique d'un peuplement acridien de zone soudanienne en Afrique de l'Ouest (Orthoptera : Acrididae). Note complémentaire. *Ann Soc Entomol Fr* 1980 ; 16 : 49-73.
64. Ohabuikie JE. The effects of selected food plants on growth and maturity of *Locusta migratoria migratorioides*. *Z Angew Entomol* 1979 ; 88 : 245-61.
65. Ren CG. A preliminary report on *Oedaleus infernalis infernalis* Sauss. *Insect Knowl* 1987 ; 24 : 205-7.
66. Hilbert DW, Logan JA, Swift DM. A unifying hypothesis of temperature effects on egg development and diapause of the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera : Acrididae). *J Theor Biol* 1985 ; 112 : 827-38.
67. Gegg P. Development of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera*, in relation to weather. I. Effects of constant temperature and humidity. *J Aust Entomol Soc* 1984 ; 22 : 247-51.
68. Lecoq M. Une structure de population originale chez *Poekilocerus bufonius hieroglyphicus* (Klug, 1932) dans le Tamesna nigérien, en saison sèche (Orthoptera : Pyrgomorphidae). *Bull Soc Entomol Fr* 1992 ; 97 : 55-60.
69. Schoener TW, Janzen DH. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Am Naturalist* 1968 ; 102 : 207-24.
- périodes de quiescence supplémentaires peuvent intervenir avant ou après la diapause effective, en fin d'anatrepsis, lorsque les conditions ne permettent plus l'embryogenèse [53].
- Des différences intraspécifiques de durée de développement embryonnaire existent a fortiori entre populations occupant plusieurs milieux dans une même région. En comparant trois biotopes vis-à-vis de deux espèces de *Chorthippus*, Monk [54] met en évidence un développement embryonnaire d'autant plus lent que le biotope est moins favorable (ce qui réduit d'autant la période de ponte) mais, surtout, il montre que, placés dans le biotope le plus favorable, les œufs provenant du biotope le moins favorable se développent encore plus rapidement que ceux pondus par les femelles résidentes. Le caractère plus ou moins favorable des milieux est apprécié par la densité des populations de *Chorthippus* et par la durée de la période propice aux ovipositions.
- Autrement dit, suivant les contraintes de l'environnement, il existe de fines différences adaptatives entre populations acridiennes d'une même espèce.
- Deux observations originales mériteraient des analyses plus approfondies. Les œufs de première génération de l'espèce bivoltine *G. transversus*, pondus en mars-avril, éclosent pour une part fin juin (après les premières averse) et pour une part en août-septembre. Les éclosions sont donc partiellement différées par la période de pluies maximales [55].
- Les premiers œufs pondus par *Chorthippus albomarginatus* et *Chorthippus bivittatus* se trouvent les derniers à éclore. La variabilité des durées de développement embryonnaire amène à inverser les chronologies initiales. Plus précisément, Guseva [50] a calculé la vitesse de développement en fonction de la date de ponte en conditions naturelles (oothèques mises dans la nature dans un tube ouvert en bas et fermé en haut par du coton). En conséquence, les oothèques pondues à la mi-juillet éclosent après hiversage, après celles qui ont été pondues de fin juillet à fin août.
- La responsabilité des conditions édaphiques dans ces deux cas serait à élucider.
- ### Étapes sensibles
- L'absorption d'eau par l'œuf des acridiens est générale mais n'a pas lieu à tout moment. Deux phases sont à distinguer : la première, peu après la ponte, la plus importante quantitativement et physiologiquement, la seconde, souvent facultative, peu avant l'éclosion. Ce sont aussi des périodes de moindre résistance dans un sol sec.
- Les oothèques étant très généralement pondues dans un sol humide, l'œuf trouve immédiatement les conditions nécessaires à son hydratation. Le poids de l'œuf chez *S. gregaria* augmente de 93,3 à 159 % suivant les auteurs. Avec seulement 40,3 %, l'œuf de *D. maroccanus* présente une augmentation pondérale minime.
- Dans de nombreux cas, le gonflement de l'œuf par l'eau du sol dans les premiers jours après la ponte suffit ensuite pour assurer le développement complet jusqu'à l'éclosion. Toutefois, lors de la première journée, non seulement la teneur en eau n'augmente pas mais, par étude de l'évolution des concentrations en sodium et potassium, Hawkins et O'Donnell [56] ont mis en évidence une diminution de 8 % de l'eau contenue dans l'œuf du Criquet migrateur.
- Dans une population italienne d'*A. parvulus*, Schmidt [42] a montré que, après la phase de gonflement de l'œuf, une humidité du sol entre 5 et 15 % était suffisante et qu'elle n'influenciat plus le développement embryonnaire.
- L'absorption d'eau lors de l'embryogenèse conduit à une augmentation du poids frais par rapport au poids initial d'environ 50 % (le poids sec, au contraire, ne peut que diminuer).
- Le stade embryonnaire d'arrêt de développement est un caractère spécifique qui ne semble pas lié aux milieux occupés par les acridiens. Dans les prairies nord-américaines, on trouve aussi bien des diapauses en blastocinèse (à 50 % du développement), comme chez *Camnula pellucida*, qu'en catatrepsis (80 % du développement), comme chez *Melanoplus bivittatus*.
- De nombreux auteurs ont mesuré l'évolution pondérale des œufs d'acridiens après la ponte. Hunter-Jones et Lambert [57] ont publié sur *Humbe tenuicornis* un graphique de l'évolution pondérale des œufs qui montre que leur imbibition n'est pas progressive mais brusque.
- Chez *C. trachypterus*, à développement direct de 28 jours (à 30 °C), l'augmentation de poids frais est de 141,4 %, le poids sec est abaissé de 2,7 % et la teneur en eau augmente de 46 %, rapidement les premiers jours, plus lentement jusqu'à la fin de la seconde semaine, puis ne reprend que dans les tout derniers jours.
- Chez *L. migratoria*, la teneur en eau est voisine de 50 % durant les trois premiers jours, puis monte brusquement à 70-75 % durant les deux jours suivants, pour ensuite suivre une lente courbe ascendante jusqu'à une teneur, à l'éclosion, proche de 80 % [58].
- La teneur en eau de l'œuf de *Z. variegatus* passe de 47 à 70 % durant les vingt-cinq à vingt-neuf premiers jours après l'oviposition (phase d'absorption rapide). Elle augmente ensuite graduellement pendant sept mois (jusqu'à l'éclosion) et atteint alors 78 % [59].

Références

70. Acknor JB. Laboratory studies on the effects of flood on egg development, survival and hatchling weight in *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche and Fairmaire). *Insect Sci Appl* 1989 ; 10 : 485-90.
71. Groeters FR, Shaw DD. Association between latitudinal variation for embryonic development time and chromosome structure in the grasshopper *Caledia captiva* (Orthoptera: Acrididae). *Evolution* 1992 ; 46 (1) : 245-57.
72. De Villiers WM. Studies on the general biology of *Acanthacris ruficornis* (Orthoptera: Acrididae) in South Africa. *Phytophylactica* 1989 ; 21 : 385-90.
73. Gillon Y. Caractéristiques quantitatives du développement et de l'alimentation d'*Orthochtha brachycnemis*, Karsch 1893 (Orthoptera : Acrididae). *Terre et Vie* 1970 ; 24 : 425-48.
74. Gillon Y. Bilan énergétique de la population d'*Orthochtha brachycnemis* Karsch, principale espèce acridienne de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann Univ Abidjan (E)* 1973 ; 6 : 105-25.
75. Louveaux A. Action des facteurs climatiques sur le développement de *Locusta migratoria capito* Sauss. à Madagascar sur le plateau de l'Horombe. *Ann Zool Ecol Anim* 1972 ; n° hors série : 189-224.
76. Fishpool LDC, Popov GB. Grasshopper faunas of the savannas of Mali, Niger, Benin, and Togo. *Bull IFAN* 1981 ; 43 (sér. A) : 275-410.
77. Joern A, Pruess KP. Temporal constancy in grasshopper assemblages (Orthoptera : Acrididae). *Ecol Entomol* 1986 ; 11 : 379-85.
78. De Gregorio R. Étude, au Togo, de la bioécologie du Criquet puant, *Zonocerus variegatus* (Orth.). III. Cycles évolutifs à Tchamba (Région centrale) et à Barakoissi (Régions des savanes). Tentatives de généralisation à l'Afrique de l'Ouest des résultats biologiques acquis au Togo. *Bulletin de la société d'histoire naturelle*, Toulouse. 1988 ; 124 : 111.
79. Shotwell RL. Life histories and habits of some grasshoppers of economic importance on the great plains. *USDA Tech Bull* 1941 ; 774 : 42 p ; 12 figs.
80. Launois-Luong MH. Étude comparée de l'activité génésique de sept acridiens du Sahel dans des conditions éco-météorologiques semblables. *Ann Zool Ecol Anim* 1979 ; 11 : 209-26.
81. Hunter DM. Adult development in the Australian plague locust *Chortoicetes terminifera* (Orthoptera, Acrididae). *Bull Entomol Res* 1982 ; 72 : 589-98.
82. Shen CY, Lu ZC, Shen BF, Huang BL. Studies on the bionomics of *Oxya chinensis* (Thunb) and its control. *Insect Knowl* 1988 ; 25 : 134-7.
83. Pickford R. Survival, fecundity and population growth of *Melanoplus bilituratus* (Wlk.) (Orthoptera : Acrididae) in relation to date of hatching. *Can Entomol* 1960 ; 92 : 1-10.
- Comme chez la plupart des espèces tropicales, la fin de la diapause est associée à un regain d'absorption d'eau chez les *Chorthippus* et autres acridiens européens [44] ou les *Melanoplus* et autres acridiens nord-américains. Cette seconde phase d'absorption d'eau assure aux larves, à l'éclosion, un poids maximal qui favorise la survie au cours du premier stade [60]. Cette absorption tardive d'eau ne correspond pas obligatoirement à une nécessité physiologique ainsi que Pickford [61] l'a montré avec les pluies de printemps sur l'œuf diapausant en blastocytose de *C. pellucida*. Cependant, pour Mathee [38], la seconde phase d'absorption d'eau serait nécessaire aux œufs de *L. pardalina* pour le déclenchement de la post-diapause. L'humidité stimulerait aussi le développement post-diapause de *Prionosthenus galericulatus* [62]. On voit donc que de bonnes conditions d'humidité pour les ovipositions constituent, de surcroît, un gage de succès pour le développement embryonnaire.

Stades juvéniles

Pour les espèces monovoltines, les éclosions de jeunes acridiens coïncident avec le début d'une période de croissance végétale (printemps, début de saison des pluies). Pour les espèces polyvoltines sédentaires, la première vague des éclosions se confond avec celle des espèces monovoltines, les cohortes ultérieures coïncidant inévitablement avec d'autres phases phénologiques de la végétation. Dans des milieux remaniés par l'homme, des espèces à reproduction continue présentent, le plus souvent, des éclosions tout au long de l'année [1, 63]. L'équilibre du bilan hydrique des juvéniles est assuré, pour l'essentiel, par l'eau de leurs aliments. Autrement dit, les effets de la sécheresse sur la vie active des acridiens emprunte, pour une bonne part, la voie trophique. Ohabuiké [64] montre, sur *L. migratoria*, de notables différences de qualité alimentaire des herbes entre saison sèche et saison des pluies et, donc, de performances entre générations acridiennes des deux saisons (vitesse de développement, temps de maturation, fécondité...). La température constitue, en période de croissance végétale, la principale source de variation dans le succès et la vitesse du développement des jeunes. Il en résulte que les espèces des régions tempérées, où les températures sont, d'une année à l'autre et d'une saison à l'autre, des plus fluctuantes, présentent une forte variabilité de vitesse de croissance des jeunes.

Un été chaud, et donc sec, est optimal pour la croissance en climat tempéré. Il en résulte des mues imaginales précoces, c'est-à-dire une période reproductive d'autant plus longue. Dans les conditions tropicales à forte évapotranspiration, les années favorables à la survie des jeunes sont, à l'inverse, marquées par une bonne pluviométrie. Cette apparente contradiction biogéographique montre que les conditions optimales de développement sont toutefois similaires : une température élevée sans déficit du bilan hydrique. Suivant le milieu, ces conditions microclimatiques sont réalisées pendant une période plus ou moins longue. Une même espèce peut, en conséquence, présenter une ou deux générations par an, comme c'est le cas pour *Oedaleus infernalis* [65]. Dans l'Ouest africain, *Cannula karschi* possède deux générations dans les savanes méridionales [16] mais une seule en zone soudanaïenne [1]. La zone tempérée offre quelques cas similaires, comme celui de *M. sanguinipes* analysé par Hilbert *et al.* [66] sur le continent nord-américain. Les tendances favorables poussées à l'extrême deviennent nuisibles, que ce soit un excès de sécheresse en zone tempérée ou de pluie en zone tropicale. L'ensoleillement du milieu procure à l'insecte le choix entre une exposition au rayonnement direct et une protection sous ombrage suivant l'heure de la journée, ce que ne permet pas un temps nuageux ni un milieu très densément couvert de végétation à la suite, par exemple, d'un développement inhabituel de la végétation. Dans de telles conditions de surabondance végétale, Farrow [39] observe une mortalité de 99,5 % chez *C. terminifera*. Qayyum et Atique [26] trouvent, pour *C. trachypterus*, des conditions de développement optimales à 35 °C pour une humidité relative de 75 %, tandis qu'une humidité de 90 % lui est fatale en moins d'un mois. Khan et Aziz [43] obtiennent des résultats différents suivant le sexe chez *E. alacris*. Élevés à 35 °C, les mâles ont le développement le plus rapide (38,1 jours) à 60 % d'humidité relative, tandis que l'optimum des femelles (51,7 jours) est obtenu à 45 % d'humidité relative. On peut y voir un effet de la taille moyenne au cours de la croissance, mais cette hypothèse ne peut être vérifiée faute de résultats par stade de développement. Pour les humidités relatives comme pour les températures, la vitesse maximale de développement post-embryonnaire ne coïncide pas avec le maximum de survie. Majeed [15] montre que, chez *A. humbertianus*, le développement est d'autant plus rapide, à température égale, que l'humidité est plus élevée. La différence atteint cinq jours pour un

Références

84. Smith RC. An analysis of 100 years of grasshopper populations in Kansas (1854 to 1954). *Trans Kansas Acad Sci* 1954 ; 57 : 397-433.
85. Dempster J.P. The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biological Reviews* 1963 ; 38 : 490-529.
86. Gage SH, Mukerji MK. A perspective of grasshopper population distribution in Saskatchewan and interrelationship with weather. *Environ Entomol* 1977 ; 6 : 469-79.
87. Louveaux A, Peyrelongue JY, Gillon Y. Analyse des facteurs de pullulation du Criquet italien (*Calliptamus italicus* L.) en Poitou-Charentes. *CR Acad Agric Fr* 1988 ; 74 : 91-102.
88. MacCarthy HR. A ten year study of the climatology of *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Sauss) (Orthoptera : Acrididae) in Saskatchewan. *Can J Agric Sci* 1956 ; 36 : 445-62.
89. Nerney NJ, Hamilton AG. Effects of rain fall on range forage and population of grasshoppers, San Carlos Apache Indian Reservation, Arizona. *J Econom Entomol* 1969 ; 62 : 329-33.
90. Singh OP, Dhamdhare SV, Misra US. Outbreak of rice grasshopper *Hieroglyphus banian* (Orthoptera) in northern Madhya Pradesh India. *Agric Sci Dig* 1983 ; 3 : 92-4.
91. Vyas NR, Singh OP, Dhamdhare SV, Misra US. An unusual outbreak of the rice grasshopper, *Hieroglyphus banian* Fabricius, and its host preference. *J Entomol Res* 1983 ; 7 : 194-5.
92. Giovanni G, de Pollini A, Testi V, Chiusa B, Martinbianco R. Infestazioni di cavallette in Emilia-Romagna. *Informatore Fitopatologico* 1986 ; 36 : 17-24.
93. Chapman RF, Page WW. Factors affecting the mortality of the grasshopper *Zonocerus variegatus* in southern Nigeria. *J Anim Ecol* 1979 ; 48 : 271-88.

mois de développement. Le taux de survie des jeunes à 32 °C est en revanche maximal (80,4 %) à humidité relative de 65 %. La survie est moindre à humidité relative supérieure ou inférieure.

C. terminifera, dont les générations successives rencontrent des conditions de milieu différentes, montre une grande insensibilité à l'humidité durant la croissance. Gregg [67] ne trouve pas de différences marquées de mortalité ni de vitesse de développement pour une gamme d'humidité allant de 10 à 96 %. Les résultats fournis par les élevages en conditions hygrométriques différentes peuvent être précis et servir à des comparaisons (espèces, provenances, stades, sexes), mais ils ne sont pas pour autant facilement interprétables car, d'une part, le bilan hydrique dépend d'abord de l'apport d'eau dans la nourriture, voire d'un accès possible à de l'eau libre (coton imbibé par exemple), et, d'autre part, l'hygrométrie présente dans la nature, au même titre que la température, de fortes fluctuations nyctémérales.

Quelques acridiens, surtout des *Pyrgomorphidae*, offrent des exemples de quiescence à un stade juvénile à mi-développement. D'après Golding [7], le *Poecillocerus* lié à *Calotropis procera* présente, dans l'extrême nord du Nigeria (région de Kalkala), un cycle annuel avec des jeunes de saison sèche « in a comatose state ». En revanche, dans le Tamesna nigérien, Lecoq [68] trouve jeunes et imagos ensemble au cœur de la saison sèche. L'espèce pourrait avoir un cycle opportuniste, suivant une stratégie fréquente des organismes adaptés aux déserts.

Synchronisation des cycles et des saisons

Si les espèces polyvoltines ne sont pas rares sous les tropiques, celles à cycle annuel sont bien plus nombreuses dans les mêmes conditions de milieu. Chez ces dernières, la moindre capacité de reproduction est inévitablement compensée par un avantage démographique en termes de fécondité individuelle et de survie. La grande taille, mise en avant par Schoener et Janzen [69], détermine le nombre d'ovarioles par ovaire et, donc, le nombre maximal d'œufs par ponte, mais beaucoup d'espèces à cycle annuel sont de petite taille et, par là, peu fécondes. Le facteur le plus favorable aux espèces monovoltines pourrait être une moindre mortalité grâce à la bonne synchronisation des besoins écophysiologiques de chaque étape du cycle avec les conditions saisonnières.

Les relations entre conditions saisonnières et succès démographique des acridiens peuvent se résumer en un schéma théorique simple : coïncidence entre oviposition (donc, aussi, maturation sexuelle et début d'embryogenèse) et phase d'humidité du sol, puis entre stades juvéniles et croissance des plantes nourricières.

La périodicité des épisodes d'assèchement du milieu introduit des discontinuités dans le déroulement du cycle biologique qui peuvent conduire les espèces sédentaires à vivre successivement en conditions d'extrême humidité et d'extrême aridité. Ainsi en Afrique, des zones d'inondation où des oothèques survivent plusieurs semaines sous l'eau [70] sont, en saison sèche, balayées par l'harmattan, un vent désertique particulièrement sec.

Lorsque son domaine vital est étendu, une même espèce peut présenter plusieurs types de cycles biologiques (une ou plusieurs générations annuelles) suivant les zones climatiques. Cette différence peut être commandée uniquement par le milieu – et alors une même espèce peut avoir un nombre de générations différent suivant les années – mais elle peut aussi revêtir un caractère génétique [71].

En un lieu donné, trois types de cycles biologiques peuvent coexister en réponse aux mêmes contraintes climatiques.

– Type 1 : coïncidence de chaque phase du cycle annuel de développement avec une saison, qui maximise l'adaptation de chacune des phases à des conditions de milieu différentes. De ce point de vue, parler de saison « défavorable » rend mal compte de la réalité. La sécheresse, ou le gel, devient un « mal nécessaire ».

– Type 2 : succession de plusieurs générations annuelles qui augmentent d'autant le potentiel reproducteur.

– Type 3 : reproduction opportuniste, souvent continue.

Ces catégories représentent des tendances marquées mais leur délimitation n'est pas absolue. La meilleure preuve en est fournie par les espèces dont une fraction des œufs reste plusieurs années en diapause. Il s'agit, pour les individus concernés, d'un cycle pluriannuel qui semble la règle chez certaines espèces alpines dont les œufs se développent à basse température [51]. Or, sous les tropiques, cette voie pluriannuelle se rencontre même chez des espèces polyvoltines.

Les espèces (ou populations) monovoltines présentent deux modalités alternatives de survie en période défavorable (saison sèche ou froide) :

- en quiescence embryonnaire ;
- en quiescence ovarienne.

Plusieurs mois séparent les périodes d'oviposition de ces deux modes. Le premier est adopté par les acridiens des hautes latitudes qui sont souvent, sous

les tropiques, des espèces « forbivores » (qui mangent des plantes non graminéennes) de grande taille, et donc aptes à pondre un grand nombre d'œufs par oothèque (compensation de la mortalité des œufs enfouis dans le sol pendant des mois ?). Le second mode est adopté par des espèces généralement de plus petite taille et, donc, potentiellement moins fécondes. Dans les deux cas, les éclosions accompagnent la renaissance du couvert végétal avec une durée de développement post-embryonnaire liée à la durée de la saison de végétation.

Ces deux modalités sont exclusives l'une de l'autre car les imagos correspondant à chacune d'entre elles ne parviennent pas à l'état adulte simultanément mais à plusieurs mois d'écart. Pourtant, De Villiers [72] signale qu'*Acanthacris ruficornis*, en Afrique du Sud, a la possibilité de passer la saison sèche soit sous forme d'œufs quiescents, soit, dans une moindre mesure, sous forme imaginale.

La prédominance des cycles monovoltins, même dans des milieux à longue période propice à l'activité des acridiens [16], montre l'efficacité d'une adaptation de chaque âge à un contexte saisonnier. Ainsi, des deux espèces dominantes de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire (un *Acridinae* monovoltin, *M. bilineata*, et un *Acridinae* bivoltin, *Orthochtha brachycnemis*), la plus féconde, dans un rapport de un à cinq (respectivement 75-100 œufs par femelle contre 15-20), est, paradoxalement, l'espèce bivoltine [17, 73]. Bien que leur comportement et leur morphologie soient proches, le taux de mortalité est inévitablement bien plus élevé chez l'espèce bivoltine. Or, les premières observations réalisées par Mestre sur le parasitisme respectif de l'une et de l'autre ne faisaient pas apparaître de différence notable.

Les variations climatiques, liées à la météorologie annuelle ou au contexte géographique, modulent le cycle biologique. Ainsi, *M. bilineata* passe deux mois en dormance reproductive dans la savane préforestière de Lamto, mais au moins trois mois et demi à Ouango Fiti, dans le nord de la Côte d'Ivoire, où la saison sèche est plus longue [17].

Dans tous les types de cycles, les variations individuelles de vitesse de développement engendrent des recouvrements de stades de développement. Si les cycles restent néanmoins marqués, c'est qu'un mécanisme de synchronisation s'oppose à cet étalement potentiel. L'humidification du sol à une profondeur donnée est d'autant plus efficace comme élément de synchronisation qu'elle atteint des embryons qui sont bloqués au même stade, quel que soit le moment où ils ont été pondus.

Chez *Orthochtha brachycnemis*, espèce bivoltine de savane guinéenne, une analyse de l'évolution des classes de taille

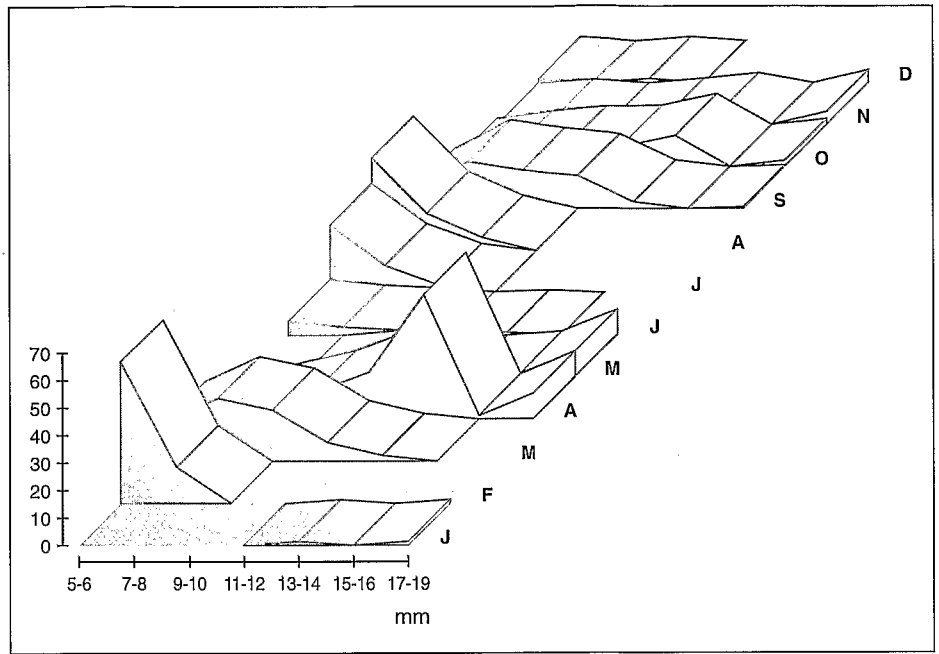


Figure 1. Synchronisation d'une espèce bivoltine en savane guinéenne par les éclosions en fin de saison sèche : répartition par classes de taille (longueur des fémurs postérieurs en millimètres) et par mois des jeunes d'*Orthochtha brachycnemis*, sur un hectare. La saison sèche dure de novembre à février (d'après Gillon [74]).

des jeunes montre des différences de vitesse de développement entre chacune des deux générations annuelles [74]. Aux structures d'âge de la première génération correspondent, six mois plus tard, des structures d'âge équivalentes mais bien moins synchronisées. On a tout lieu de penser que ce sont les premières pluies de l'année qui provoquent la synchronisation des éclosions (figure 1).

La variabilité individuelle de réponse aux signaux du milieu permet un ajustement de la structure d'âge lors d'épisodes secs précoces ou tardifs. Si tous les individus répondaient simultanément à une première pluie suivie d'une longue sécheresse, la population acridienne serait localement anéantie. A Madagascar, *L. migratoria capito* présente une vague principale d'éclosions encadrée par une vague précoce et une vague tardive bien distinctes [75]. On connaît, chez les plantes herbacées du Sahel, des mécanismes d'étalement des germinations. Les équilibres entre synchronisation et variabilité (désynchronisation) restent à étudier chez les acridiens.

Les espèces polyvoltines font preuve de plasticité écologique. Non seulement chaque stade de leur développement ne se trouve pas dans les mêmes conditions de milieu d'une génération à l'autre, mais aussi certaines s'avèrent capables (suivant les zones climatiques, voire les années) d'adapter le nombre de leurs générations aux conditions. Il y aurait donc lieu de distinguer, parmi les es-

pèces monovoltines, celles qui le sont inconditionnellement et celles qui, dans des conditions données, n'expriment que l'une des générations potentielles.

Les cycles monovoltins ne constituent pas l'unique moyen de faire coïncider éclosions et début des pluies. Un second moyen, développé par nombre d'acridiens africains, consiste à suivre le balancement saisonnier du front de pluie de la convergence intertropicale (CIT). Plusieurs générations profitent alors des mêmes conditions optimales, mais en des lieux différents.

Dans le troisième type de cycle biologique, à reproduction continue, l'insensibilité à la sécheresse se traduit par une présence simultanée de tous les stades de développement de l'acridien en toute saison. Les pluies ne constituent plus un mécanisme de synchronisation et les générations se chevauchent. L'amplitude climatique acceptée s'accompagne souvent d'une spécialisation en termes de biotopes. Ces espèces sténotopes occupent des milieux particuliers, parfois composites (écotones), qui atténuent les conséquences des fluctuations météorologiques (lisières, zones anthropisées à sol ameubli ou irrigué). Fishpool et Popov [76] établissent une liaison entre espèces à reproduction continue et milieux fortement anthropisés.

Il est possible que les acridiens des forêts tropicales, qui n'ont à surmonter ni période sèche marquée ni variation saisonnière des disponibilités trophiques,

illustrent aussi ce type de développement asynchrone.

Les mécanismes synchroniseurs ne s'exercent pas seulement sur les individus d'une cohorte. Ils manifestent aussi leurs effets par la similitude entre cycles de différentes espèces et par le parallélisme de variations démographiques pluriannuelles de diverses espèces sympatriques. L'acridofaune d'une région réagit de façon globale aux facteurs climatiques. Pour plusieurs espèces, les années favorables ou défavorables sont les mêmes.

Ainsi, Joern et Pruess [77] montrent que, parmi quarante-cinq espèces du Nebraska; toutes univoltines, des variations interannuelles similaires existent parmi les graminivores. Ils rappellent que le régime alimentaire n'est pas obligatoirement à mettre en cause car ces graminivores (*Gomphocerinae*, *Oedipodinae*) ont, par ailleurs, une parenté phylétique.

Wintrebert [47] observe, à Madagascar, que les pullulations de *Locusta* et de *Nomadacris* sont concomitantes. Il précise les conditions nécessaires à la réalisation d'une grégarisation en région aride : une bonne humidité du sol en zone aride, mais avec le nombre le plus faible possible de jours de pluie supérieure à 20 millimètres.

La synchronisation des cycles est liée à l'importance des pluies (ou de l'humectation du sol) comme facteur déterminant de plusieurs événements majeurs : maturation ovarienne (rupture de diapause imaginale), oviposition, rupture de diapause embryonnaire. Chez *Z. variegatus*, une des rares espèces tropicales étudiées hors des savanes, les durées de diapause diffèrent suivant la période de l'année, mais la pluie reste l'élément synchroniseur qui maintient, ou plutôt rétablit, chaque année, une synchronisation saisonnière [78].

Durant la période d'oviposition, la simultanéité des pontes peut être renforcée, d'une part, en raison du faible nombre d'oothèques pondues par rapport au potentiel et, d'autre part, en raison du nombre d'œufs dans les premières oothèques. Schmidt [42] a montré, chez *A. patruelis*, que ce nombre est maximal dans les premières oothèques, mais ce n'est pas un cas général.

La synchronisation se fait aussi par mortalité différentielle pour les cohortes précoces ou tardives (l'« avant-garde » et l'« arrière-garde » des éclosions). Shottwell [79] montrait déjà, en 1941, une mortalité accentuée des jeunes acridiens apparus les premiers dans la saison.

Certaines espèces anthropophiles, comme *Morphacris fasciata* en Afrique, sont à « reproduction continue » [1, 2]. Une étude détaillée de la reproduction n'en révèle pas moins une sensibilité aux conditions climatiques, notamment lorsque la période est déficitaire par rapport à la moyenne [80].

La synchronisation des cycles est renforcée par la synergie entre facteurs directs et indirects, ce que montre Hunter [81] pour *C. terminifera*, dont le développement est ralenti à la fois par la sécheresse et par l'assèchement de la nourriture.

Effets différés

Si les populations acridiennes réagissent clairement aux périodes de sécheresse, il n'est pas pour autant évident d'en distinguer les effets directs des indirects, ni si elle intervient comme facteur immédiat ou ultime.

Ainsi, sauf pour les latitudes les plus basses, la réaction à l'aridité peut dépendre de la réaction au raccourcissement de photopériode. Les effets de la photopériode peuvent être différés à la génération suivante (capacité des œufs à entrer en diapause), mais l'expression de la « diapause potentielle » reste influencée par les conditions écologiques (température et sécheresse) qui s'exercent sur la femelle et sur ses pontes, comme le montrent Hunter et Gregg [36] chez *C. terminifera*.

Les facteurs du milieu peuvent se manifester à retardement sur les populations acridiennes, en conséquence d'effets immédiats moins perceptibles. On a déjà vu, pour *D. maroccanus*, qu'un allongement de la période d'oviposition peut expliquer une bonne part des pullulations. Pour une autre espèce à cycle annuel (*Oxya chinensis*), c'est un hiver doux, à la suite d'un été sec et chaud, qui, combinant forte natalité avec faible mortalité des œufs, explique l'explosion démographique [82].

Pickford [83] établit un lien chez *Melanoplus bilituratus* entre la précocité des éclosions et la fécondité des femelles qui arrivent à maturité. Plus les développements débutent tôt et plus le temps utile pour la reproduction sera long, seule la précocité des éclosions est liée à un risque climatique durant les tout jeunes stades, qui sont les plus sensibles.

Dans une analyse portant sur un siècle de données, Smith [84] parvient à des conclusions claires, et relativement prédictives, sans pour autant pouvoir expliquer les observations. Les pullulations se manifestent l'année qui suit deux années de pluviométrie déficitaire. Des étés à pluies surabondantes ne sont ni accompagnés ni suivis d'années riches en populations acridiennes.

L'effet différé des périodes de sécheresse a été observé depuis longtemps (Lounsbury cité dans [30]), synthétisé par Dempster [85] et confirmé depuis dans des zones climatiques variées : par Gage et Mukerji [86] pour plusieurs

Melanoplus du Saskatchewan, par Louveaux *et al.* [87] pour *Calliptamus italicus*. Plus que le montant global des précipitations, c'est le moment des pluies qui importe. Pour une espèce polyvoltine comme *L. pardalina*, des pluies abondantes en début d'été précédent sont préjudiciables l'année suivante aux populations de cet acridien et importent plus que celles de la fin du même été. Inversement, dans une moindre mesure, un début d'été déficitaire en pluie tend à favoriser l'espèce l'année suivante.

En zone tempérée, la prise en compte de plusieurs facteurs météorologiques met en relief les effets de la température plus que de l'humidité lors de l'été précédent. C'est du moins ce que montre l'étude de MacCarthy [88] sur *Melanoplus mexicanus* au Saskatchewan.

Des résultats contradictoires apparaissent lorsque ne sont pas pris en considération ces décalages dans le temps. Ainsi, dans une étude rétrospective portant sur quinze années (1953-1967), Nerney et Hamilton [89] observent, au Canada (réserve de San Carlos au Manitoba), que trois périodes de densités acridiennes maximales correspondent à des années bien arrosées (1953-1954, 1957-1958 et 1962-1963), tandis que les années 1955, 1959 et 1964 ont connu à la fois un printemps sec, une végétation clairsemée et des populations acridiennes réduites.

Lorsqu'une année bien arrosée suit une année de sécheresse, un phénomène peut favoriser une prolifération acridienne : la simultanéité d'éclosions d'œufs pondus deux années de suite. Singh *et al.* [90] et Vyas *et al.* [91] expliquent ainsi une apparition brusque de nombreux *Hieroglyphus banian* en juin-juillet 1980 par le maintien en diapause d'une partie des œufs durant les deux années précédentes, anormalement sèches dans cette région de l'Inde (nord de Madhya Pradesh).

Une explication d'un autre ordre n'est pas exclusive de la première, voudrait que les périodes de sécheresse réduisent les prédateurs, parasites et pathogènes des acridiens, situation qui est mise à profit par la génération suivante. Farrow [39] montre que la plupart des agents biologiques régulateurs des populations de *C. terminifera* sont raréfiés par les épisodes de sécheresse.

Cependant, on ne peut s'attendre à une dynamique similaire pour des prédateurs et des pathogènes. Si la sécheresse prévient les épizooties fongiques comme dans le cas de *Calliptamus italicus* relaté par Giovanni *et al.* [92], une situation humide permet le développement rapide d'épizooties cryptogamiques (le plus souvent à *Entomophthora grylli*) aux dépens de la population présente, avant même qu'elle ne parvienne à l'âge reproducteur [93].

Conclusion

Parmi les groupes zoologiques qui savent tirer parti des zones arides, celui des acridiens apparaît comme particulièrement diversifié et adapté, à tel point que son succès démographique devient parfois préoccupant pour les activités humaines.

Cette diversité tient non seulement au nombre d'espèces concernées mais aussi à la variété de leurs « stratégies » face aux contraintes éco-climatiques : une ou plusieurs générations dans l'année (c'est-à-dire coïncidence ou non de chaque âge avec une saison particulière) ; espèces avec ou sans quiescence, obligatoire ou facultative lorsqu'elle existe, qui se manifeste à un stade de développement ou à un autre suivant le cas, sans parler des formes migratrices ou non. Toutes ces modalités concernent non seulement des espèces différentes mais, éventuellement, des populations conspécifiques, voire une même population à quelque temps d'écart.

Pour une même population, chaque stade du cycle biologique ne présente ni le même optimum, ni la même sensibilité vis-à-vis de la sécheresse. Une même étape morphologique de développement apparaît sous plusieurs états successifs dont les exigences diffèrent. De plus, les conditions vécues préalablement par un individu interfèrent avec ses besoins immédiats. Enfin, les conditions rencontrées par une génération influencent éventuellement la génération suivante.

Quel point commun trouver à ces conditions ?

A *contrario*, la similitude globale des besoins vis-à-vis des conditions hydriques au cours des différentes phases de la vie des acridiens est frappante, à tel point que l'on peut expliquer les apparentes contradictions entre facteurs favorables ou défavorables aux acridiens. Les conclusions de Capinera et Horton [10] rappelées en introduction peuvent être extrapolées à la comparaison entre monde tropical et tempéré. Plus un climat s'éloigne de l'optimum global de la plupart des acridiens, plus le facteur responsable de cet éloignement deviendra le facteur sensible. Lorsque la météorologie rapproche le climat local des conditions optimales globales (températures élevées, végétation discontinue, successions de pluies faibles et abondantes), les popula-

tions acridiennes s'en trouvent favorisées. L'eau est indispensable aux principales étapes de leur vie et la saison sèche est clairement la saison défavorable puisqu'elle correspond aux quiescences. Les pullulations sont même commandées par des épisodes pluvieux. Pourtant, les zones sèches, les biotopes arides et

même les années déficitaires en pluie conditionnent le succès des acridiens. Ces contraintes à première vue contradictoires permettent de dire que la sécheresse est bien un « mal nécessaire », non seulement pour les acridiens, mais certainement aussi pour la plupart des organismes dits « xérophiles » [1]

Résumé

Hormis les acridiens des forêts tropicales humides, dont la biologie est pratiquement inconnue, ceux qui ont fait l'objet d'études écologiques entretiennent avec la sécheresse des relations à première vue contradictoires : ils prolifèrent en régions arides, mais seulement si les pluies sont assez abondantes, tandis que, en climat tempéré, c'est la sécheresse estivale qui leur est favorable. De plus, les périodes sèches ont des effets opposés sur le court et sur le long terme. L'examen de l'expression du potentiel biotique, puis des facteurs de succès au cours de la vie, montre qu'une forte humidité est globalement préjudiciable mais qu'un apport d'eau est nécessaire à plusieurs étapes vitales : ovogenèse, oviposition, premiers jours du développement embryonnaire, rupture de diapause.

Des conditions de milieu déterminent plusieurs réponses démographiques. A *fortiori*, les variations géographiques, voire météorologiques, conduisent à divers cycles biologiques, y compris à l'intérieur de certaines espèces. La plupart privilégient la coïncidence de chaque étape de la vie avec un contexte saisonnier, d'autres le nombre de générations, d'autres enfin sont opportunistes. Diapauses et quiescences présentent une même adaptabilité : éclosions partiellement différées, diapauses potentielles inexprimées ou renforcées suivant les circonstances.

Les conditions géographiques du succès démographique des acridiens expliquent d'apparentes contradictions dans leurs besoins et attestent même de tendances écologiques communes au plus grand nombre.

Summary

Excluding species from the tropical rain forests, whose biology is largely unknown, locusts whose ecology has been studied present an apparently contradictory relation to drought. In arid regions, they proliferate only after sufficient rain has fallen, whereas in temperate climates the triggering factor is the summer drought. Similarly, dry periods have differing effect on the long- and the short-term.

Examining the expression of biotic potential and survival factors through the life-cycle reveals that high moisture levels are generally nefarious, while water is needed at several key biological stages : ovogenesis, oviposition, onset of embryonic development, and breaking from diapause.

Environmental conditions determine several demographic responses. Geographical or even meteorological variations lead to differing biological cycles, sometimes on the intra-specific level. Most species tend to concentrate on life stages coinciding with seasons, others on number of generations and yet others still on being opportunistic. Diapause and other forms of quiescence are also adaptable, with partially delayed hatching, and diapause which may or may not be expressed, or even prolonged according to circumstance.

The geographic conditions for locust's demographic success explain the apparent contradictions in their needs and even testify to global ecological trends.

SECHERESSE

VOLUME 7
NUMÉRO 2
JUN 1996

Pôle S

**Numéro
spécial**

Sécheresse et acridiens dans les régions arides et semi-arides

EDITORIAL

André Kergret

INTRODUCTION

Ville acridienne et affrontement hommes-criquets au Sahel

Michel Lounis

ÉTUDES DE CAS

Australie : Rapport entre pullulations du Criquet australien et pluviométrie dans l'intérieur aride de l'Australie

Afrique de l'Ouest : Sécheresse sahélo-saharienne et dynamique des populations acridiennes

Bésil : Adaptations d'un criquet opère à la sécheresse du Nordeste

Chine : Sécheresse et fleau acridien - le cas du Criquet migrateur

Russie : Conséquences du dessèchement de la mer d'Aral sur la situation acridienne dans la région

SYNTHÈSES

Le Criquet pèlerin dans un milieu de récession et de multiplication

Sécheresse et survie des sauteroux du Sahel ouest africain

Sécheresse et schémas de distribution des criquets en Asie centrale et septentrionale

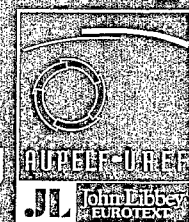
Sécheresse : un mal nécessaire pour les acridiens ?

METHODOLOGIES

Modélisation du Criquet sénégalais

Modélisation du Criquet pèlerin

PM 200
Sci. Env. I



ISSN 1147-7906

Prix du numéro:
120 FF pays du Nord
70 FF pays du Sud