

id. 1471



Comportement de vol des essaims  
de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906)  
au Mato Grosso, Brésil  
(Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae)

par

Michel LECOQ & Ivo PIEROZZI Jr

---

Document 524

## TABLE DES MATIERES

LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS .....	II
REMERCIEMENTS .....	III
RESUME .....	III
TABLE DES MATIERES .....	V
TABLE DES ILLUSTRATIONS .....	VI
INTRODUCTION .....	1
1. MATERIEL ET METHODE .....	3
2. RESULTATS .....	6
2.1. Comportement des jeunes essaims immatures en mai, juin et juillet .....	6
2.2. Observations en septembre .....	9
2.3. Comportement des essaims nomades en cours de maturation début septembre .....	11
2.4. Comportement des essaims en phase de ponte fin septembre .....	20
3. DISCUSSION ET CONCLUSION .....	23
3.1. Type d'essaims et hauteur de vol .....	25
3.2. Taille et densité des essaims .....	25
3.3. Horaires de vol .....	27
3.4. Comportement de vol .....	27
3.5. Influence de la température .....	27
3.6. Distances parcourues .....	28
3.7. Direction des vols (essaims et individus) .....	29
3.8. Déterminisme de l'envol .....	30
3.9. Déplacements et maturité sexuelle .....	31
3.10. Biotopes explorés et dégâts aux cultures .....	31
3.11. Menaces pour le reste du Brésil : ou comment l'hypothèse d'une espèce fortement migratrice a-t-elle pu naître et se perpétuer ? ....	32
3.12. Conséquences sur la stratégie de lutte .....	35
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	37
ANNEXE I : Analyse des photos d'essaims .....	39

## TABLE DES ILLUSTRATIONS

## Liste des figures

<b>Figure 1.</b> Principales zones de pullulations de <i>R. schistocercoides</i> au Mato Grosso. ....	2
<b>Figure 2.</b> Direction des vents de mai à septembre à Diamantino (1983-1990). ....	4
<b>Figure 3.</b> Représentation schématique du comportement d'un jeune essaim immature de <i>R. schistocercoides</i> . ....	7
<b>Figure 4.</b> Graphique d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 12 observé le 10 septembre 1994. ....	12
<b>Figure 5.</b> Graphique d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 26 observé le 21 septembre 1994. ....	13
<b>Figure 6.</b> Graphique d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 8 observé le 8 septembre 1994. ....	14
<b>Figure 7.</b> Graphique d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 15 observé le 14 septembre 1994. ....	15
<b>Figure 8.</b> Exemples de trajectoires journalières d'essaims. ....	16
<b>Figure 9.</b> Comportement des criquets à l'intérieur d'un essaim "roulant" de <i>R. schistocercoides</i> . ....	17
<b>Figure 10.</b> Mode de déplacement d'un essaim nomade de <i>R. schistocercoides</i> (exemple de l'essaim n° 26 observé le 21 septembre 1994). ....	19
<b>Figure 11.</b> Ecart entre la direction du vent et la direction moyenne prise par les essaims de <i>R. schistocercoides</i> en cours de journée, en septembre 1994 (26 essaims étudiés). ....	21
<b>Figure 12.</b> Graphique d'activité journalière d'un essaim en période de ponte : essaim n° 29 observé le 26 septembre 1994. ....	22
<b>Figure 13.</b> Photographie d'un essaim de <i>R. schistocercoides</i> et grille d'analyse pour le calcul de la densité de criquets en vol. ....	24

## Liste des tableaux

<b>Tableau I.</b> Caractéristiques des jeunes essaims de <i>R. schistocercoides</i> observés sur la Chapada dos Parecis en mai et juin 1993. ....	8
<b>Tableau II.</b> Caractéristiques de vol des essaims étudiés en septembre 1994 et relation avec les conditions météorologiques. ....	10

## INTRODUCTION

*Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) est un acridien vivant dans les régions de savanes arbustives et arborées sur les hauts plateaux des états du Mato Grosso et du Rondônia, au Brésil. L'espèce est particulièrement abondante et pullule régulièrement dans la région de la Chapada dos Parecis *lato sensu*, grossièrement située entre les 12e et 15e parallèles sud et s'étendant de l'est du Rondônia à la dépression du rio Araguaia, à l'est du Mato Grosso, entre les 52e et 61e méridiens ouest. Dans cette région, l'introduction massive, depuis une quinzaine d'années, d'une agriculture intensive - en plein coeur des zones de pullulation - a transformé ce criquet en ravageur, en particulier des cultures de riz et de canne à sucre (Carbonell, 1988 ; Cosenza *et al.*, 1990 ; Lecoq et Pierozzi, 1994ab, 1995).

*R. schistocercoides* possède un cycle univoltin (Cosenza *et al.*, 1990 ; Lecoq et Pierozzi, 1994a). Les pontes sont déposées de la fin septembre à la fin du mois d'octobre, en début de saison des pluies. Les larves (8 à 9 stades) se développent pendant la saison des pluies, de fin octobre à la mi-avril (Lecoq et Pierozzi, 1994b). Les imagos apparaissent à la mi-avril et passent une grande partie de la saison sèche, de mai à septembre, à l'état immature, vraisemblablement en diapause. L'activité reproductrice débute à partir de la fin du mois d'août, indépendamment des pluies, conduisant à des premières pontes à la fin du mois de septembre (Lecoq et Launois-Luong, 1994).

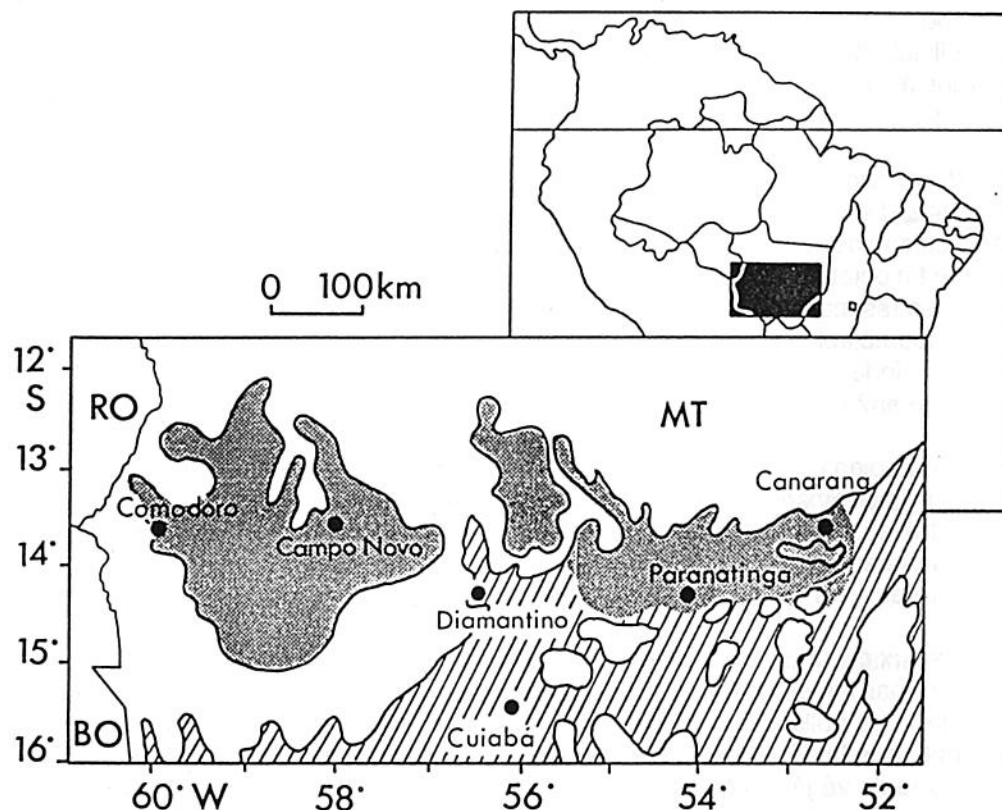
Cette espèce, bien que ne présentant pas de phénomène de transformation phasaire, possède un comportement grégaire très marqué. Elle constitue des bandes larvaires de quelques centaines à quelques milliers de mètres carrés et des essaims dont la taille, au sol, reste généralement modeste de l'ordre de quelques milliers de mètres carrés à quelques hectares (leur taille en vol pouvant être beaucoup plus grande).

Les dégâts aux cultures sont occasionnés soit par les bandes larvaires en fin de saison des pluies, soit par les essaims du début de la saison sèche au début de la saison des pluies suivante. Les pullulations de ce criquet sont fort anciennes. Leur ampleur semble principalement sous la dépendance des conditions pluviométriques, des feux de brousse et de l'état du tapis végétal en début de saison des pluies, à l'époque de la maturation sexuelle des populations (Lecoq et Pierozzi, 1995). Au cours des quinze dernières années (depuis l'introduction de l'agriculture), les plus fortes pullulations ont été enregistrées entre 1984 et 1988 ainsi que, dans une moindre mesure, en 1992 et 1993 (Figure 1).

Les essaims passent la saison sèche à nomadiser, d'une manière souvent spectaculaire, principalement en août et septembre (Cosenza *et al.*, 1990), explorant l'ensemble des formations herbeuses disponibles localement. Au moment de la ponte, ils se regroupent essentiellement sur les zones où le sol est plus sableux. Pendant longtemps on a cru que ce criquet était capable de migrer sur de grandes distances, en particulier vers l'est, et pouvait de ce fait menacer les états brésiliens voisins, à l'agriculture riche, en particulier l'état de Goiás. Cette crainte était basée sur l'ampleur supposée des vols déduite, d'une part, de l'observation des essaims laissant paraître des capacités de migration importantes et, d'autre part, sur le déplacement apparent vers l'est des zones de pullulations au cours des premières années "d'invasion", de 1984 à 1988. Les premiers essaims avaient, à l'époque, été notés dans la région de la réserve des indiens Parecis,



à l'ouest du Mato Grosso. Puis d'autres essaims furent observés plus à l'est, en particulier dans les régions de Paranatinga puis de Canarana. Une capacité de migration vers l'est au rythme de 300 km par an a même été avancée (Cosenza *et al*, 1990). De ce fait, pendant longtemps la stratégie de lutte a consisté à essayer de stopper les essaims dans leur progression, supposée, vers l'est et les états voisins.



**Figure 1.** Principales zones de pullulations de *R. schistocercoides* au Mato Grosso.

Zones hachurées : régions de savanes sans pullulations ; zone grise : zones de pullulation situées dans les régions de savanes de la Chapada dos Parecis s.l. ; zones blanches : régions forestières.

Nos observations et nos enquêtes conduites sur le terrain entre 1992 et 1995 nous ont rapidement montré que les essaims de ce criquet avaient été, de tout temps, répartis d'est en ouest du Mato Grosso dans la plupart des formations végétales de type savane et savane arborée (Lecoq et Pierozzi Jr, 1995), que leur capacité de déplacement était vraisemblablement surestimée et que la direction des vols ne pouvait qu'être différente de celle couramment avancée. Or, une appréciation correcte du comportement de vol ainsi que de la capacité de migration des essaims constituaient des points fondamentaux déterminant largement la stratégie de lutte à adopter. Ce criquet était-il capable de se déplacer très rapidement sur de grandes distances, auquel cas toute action individuelle et locale de lutte au niveau des agriculteurs risquait d'être de peu d'efficacité, les criquets éliminés localement pouvant être rapidement remplacés par d'autres d'origine plus ou moins lointaine ? Ou bien la capacité de déplacement était-elle plus limitée, des opérations locales de lutte préventive pouvant alors revêtir un intérêt indéniable ?

Pour tenter d'apporter des éléments de réponse, une étude du comportement des essaims de *Rhammatocerus schistocercoides* a été réalisée en différentes localités de la Chapada dos Parecis, au coeur des zones traditionnelles de pullulation de cette espèce.

## 1. MATERIEL ET METHODE

Les études ont été réalisées en 1993 et 1994, entre avril et octobre, pendant la période de présence des imagos, sur la Chapada dos Parecis, principalement dans les régions de Comodoro et de Campo Novo.

Le paysage est uniforme, monotone ; le relief très doucement ondulé, entrecoupé de loin en loin par quelques rivières bordées de galeries forestières. La région fait partie du domaine phytogéographique des "cerrados". Les principales formations végétales sont des savanes pures et des savanes arbustives ou arborées répondant localement (terminologie brésilienne) aux dénominations de campo, campo-cerrado et cerrado selon l'importance de la strate ligneuse.

Le climat est tropical chaud semi-humide, avec 4 à 5 mois secs, de mai à septembre. La température annuelle moyenne est de l'ordre de 24 degrés. Les mois les plus chauds sont septembre et octobre. La température maximale absolue est de l'ordre de 36°C. Juin et juillet sont les mois les plus froids, avec un minimum absolu se situant aux environs de 5°C. Le régime des pluies est typiquement tropical. La saison des pluies dure de septembre à avril. La pluviométrie annuelle moyenne est de l'ordre de 2 000 mm. Les mois de janvier, février et mars sont les plus pluvieux. En saison sèche, les pluies sont rares et peu abondantes. Des pluies d'importance significative pour l'acridien (entre 20 et 100 mm) ne sont cependant pas exceptionnelles, en particulier en août et septembre où la variabilité de la pluviométrie est maximale.

Pendant la période de présence des essaims, en saison sèche, les vents sont généralement de secteur Nord-Est à Est et le temps est stable sous l'influence de l'anticyclone subtropical de l'Atlantique Sud (Figure 2). Cette situation alterne fréquemment avec une situation perturbée, marquée par des vents de secteur sud dus à une pénétration de l'anticyclone polaire. Cette situation provoque généralement une chute des températures et des pluies frontales et post-frontales sur toute la région pendant 1 à 3 jours consécutifs (NIMER, 1989).

L'emprise agricole est récente et la colonisation humaine a progressé de façon considérable à partir des années 1980. Les zones de végétation naturelle (fréquemment occupées par des réserves indiennes) voisinent maintenant avec de grandes propriétés agricoles aux cultures intensives totalement mécanisées de canne à sucre, soja, maïs, riz pluvial ainsi que quelques plus rares zones de pâturages artificiels.

Les formations de savanes (campo et campo-cerrado) constituent les biotopes naturels de *R. schistocercoides*. Elles sont fréquentées pendant toute la saison sèche par les essaims qui, à l'approche de la saison des pluies, se reproduisent dans les zones les plus sableuses fréquemment située dans les parties les plus basses.

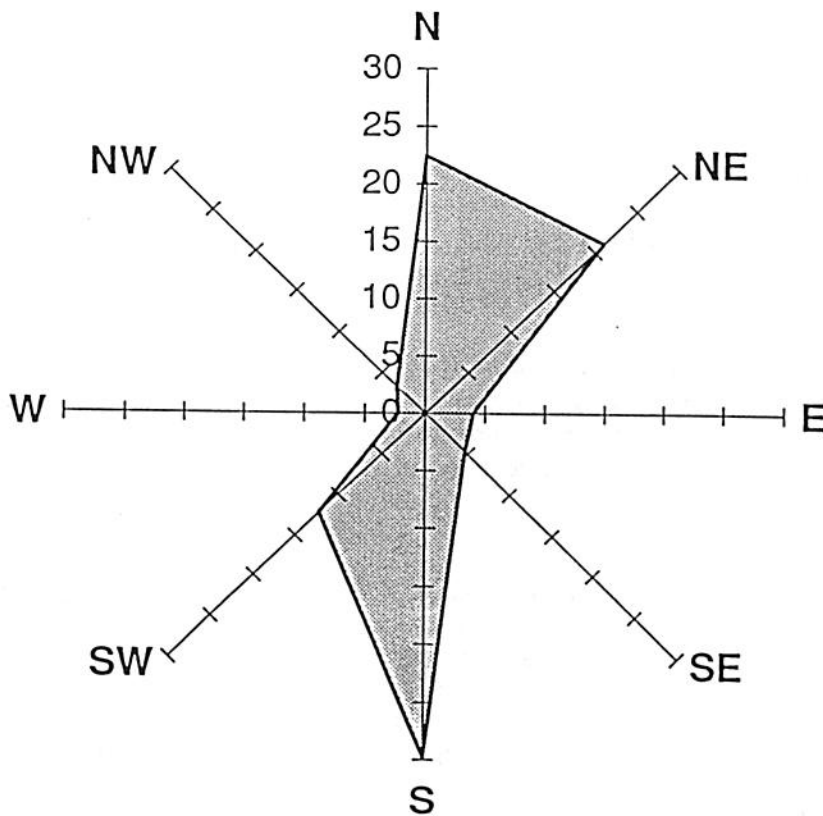


Figure 2. Direction des vents de mai à septembre à Diamantino (1983-1990).

Le grand nombre d'essaims présents dans la zone d'étude a largement facilité les travaux. Les essaims ont pu être repérés de manières très diverses, soit directement, soit indirectement. Directement par la vue de l'essaim lui-même : individus posés en travers de la piste ; vue de l'essaim en vol traversant ou au voisinage de la piste (criquets visibles individuellement). Indirectement, par le repérage d'indices signalant la présence ou le passage plus ou moins récent d'un essaim (qu'il est alors possible de rechercher dans les environs) : léger scintillement de l'air à l'horizon indiquant la présence d'un essaim en vol à basse altitude, repérable ainsi jusqu'à 300 ou 400 mètres de distance ; nombreux cadavres écrasés sur le bord de la piste ; nombreux fèces sur le sol ; couleur marron de la végétation, repérable d'assez loin et signalant un essaim posé ; présence de trous laissés par les guêpes prédatrices (*Pryonix thomae* Fabricius, 1775 *Hymenoptera Sphecidae*) dans le sol sableux ; présence de nombreux hérons garde-boeufs.

L'essaim sélectionné, pour être étudié le jour suivant, est suivi jusqu'au moment où il se pose le soir et où l'ensemble des individus se regroupe pour passer la nuit. La position de l'essaim est alors notée précisément avec un GPS. Le lendemain matin, à partir de 7 h 00, avant que les criquets ne commencent à s'agiter et à reprendre leur vol, on vérifie (toujours avec le GPS) la position et la taille de l'essaim. Celui-ci est ensuite observé pendant toute la journée.

Les observations sur le comportement de vol des essaims ont été conduites sur des populations d'âges divers : sur 42 jeunes essaims immatures, entre avril et juillet, puis sur 30 essaims en cours de maturation sexuelle et essaims en période de ponte, en

septembre. Au cours de ce mois, réputé pour correspondre à la principale période de "migration", les observations ont été particulièrement intensives. Plusieurs essaims ont été suivis du matin au soir pendant plusieurs jours et les données sur le comportement de vol notées minute par minute.

Deux types d'observations ont été conduits :

1. Soit des observations ponctuelles limitées à quelques dizaines de minutes ou à quelques heures. Ce fut le cas essentiellement pour les essaims immatures au comportement migratoire encore peu affirmé, d'avril à juillet.
2. Soit des observations visuelles systématiques, continues, plus précises, sur un essaim particulier suivi durant toute une journée au minimum, parfois durant deux journées consécutives. L'essaim est alors repéré la veille au soir de façon à pouvoir être retrouvé dès le lendemain matin avant même le début de toute activité de vol.

En cours de journée les paramètres suivants sont notés :

- Position et taille de l'essaim enregistrés à l'aide d'un appareil de positionnement par satellite (GPS), en contournant l'essaim, tard le soir ou tôt le matin, pour ne pas perturber les individus. En cours de journée, le déplacement de l'essaim est suivi à pied, du matin 7 h 00 avant la moindre activité de vol, jusqu'au soir 18 h 00 après cessation de toute activité de déplacement. Les coordonnées fournies par le GPS sont ensuite reportées sur une carte. La direction du vol et l'amplitude du déplacement journalier peuvent ainsi être déterminées.

De façon à apprécier la taille de l'essaim en vol, la position du front de l'essaim et la position des derniers individus en queue d'essaim sont notées régulièrement en effectuant de temps à autre des allers et retours à pied. L'essaim doit être suivi très discrètement avec le souci constant de ne pas perturber le comportement naturel de vol. Le matin, en particulier, une approche discrète puis une immobilité complète de l'observateur sont requises afin de ne pas provoquer un envol artificiel. En cours de journée, l'essaim est suivi en parallèle, à quelques dizaines de mètres de ses bords latéraux. Des incursions discrètes en son sein sont cependant possibles afin, en particulier, d'apprécier la largeur de l'essaim en vol.

- Comportement global de l'essaim posé ou en vol.

- Type de vol : vols tourbillonnants (où chaque individu vole indépendamment des autres et en tous sens) correspondant à une activité sur place de l'essaim (en général vol de rassemblement en fin de journée ou activité de vol des essaims pondant) ou vols directionnels correspondant à un déplacement de l'essaim dans une direction déterminée (cas général en cours de journée chez tous les essaims immatures ou en cours de maturation).

- Nombre d'individus en vol : noté minute par minute selon une échelle logarithmique correspondant à la perception visuelle de l'observateur (1 : quelques individus isolés en vol simultanément ; 2 : quelques dizaines d'individus en vol ; 3 : quelques centaines... jusqu'à 6, quelques millions d'individus en vol).

- Hauteur de vol.



- Activité dominante des individus posés au sol (repos, marche, alimentation, accouplement, ponte...).
- Données météorologiques diverses : direction et force du vent (notées à chaque minute), température de l'air à un mètre au dessus du sol (rapportée ensuite à la température d'une station synoptique située dans le voisinage), couverture nuageuse, événements exceptionnels (pluie, orage...).

Par ailleurs, des photographies latérales des essaims en vol ont été prises afin de pouvoir calculer leur densité selon la méthode de Gunn *et al* (1948).

Il convient d'insister sur le fait que seule une observation continue de l'essaim, du matin avant toute activité de vol jusqu'au repos nocturne, permet de comprendre la séquence journalière des événements et d'expliquer d'éventuelles particularités de forme, de taille ou de direction par rapport au vent.

## 2. RESULTATS

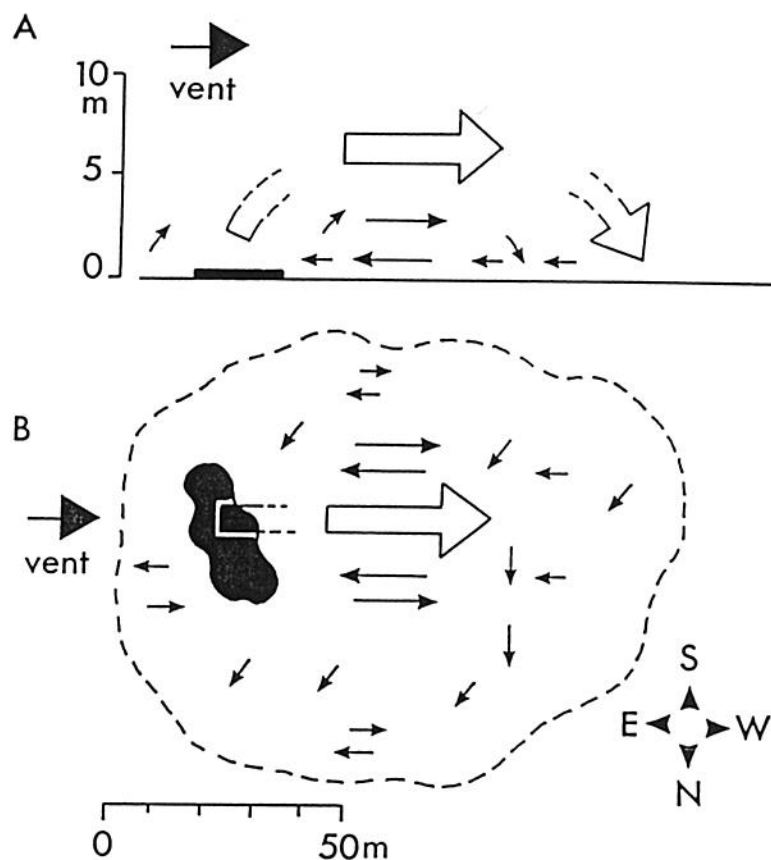
Le comportement de vol de *R. schistocercoides* dépend largement de l'âge des imagos et du degré de maturation des individus. Nous analyserons donc successivement les essaims immatures jeunes, les essaims en cours de maturation et les essaims en cours de ponte.

### 2.1. Comportement des jeunes essaims immatures en mai, juin et juillet

En mai, juin et juillet les populations de *R. schistocercoides* sont à l'état ailé. La majorité des mues imaginale a eu lieu vers la mi-avril. Les populations larvaires disparaissent complètement dans le courant du mois de mai. Les jeunes imagos resteront immatures jusqu'à la fin du mois d'août, vraisemblablement à l'état de diapause.

Les imagos sont regroupés en formations grégaires, constituant des essaims en nombre souvent important. En 1993, sur certaines portions de la zone d'étude, la densité d'essaim a été estimée à environ un au kilomètre carré.

La taille de ces essaims est en général petite. Elle varie selon le moment de la journée. Le matin, avant toute activité, leur taille est en moyenne de 1 000 à 2 000 m<sup>2</sup>. La densité est alors forte, de plusieurs centaines à plusieurs milliers d'individus par mètre carré. Une densité moyenne de 200 à 300 imagos par mètre carré est fréquemment observée. Cette densité varie au sein de l'essaim. Il est généralement possible de distinguer un noyau plus dense à partir duquel la densité décroît plus ou moins régulièrement vers le bord de l'essaim (Figure 3). En cours de journée, alors que l'essaim progresse par vol, sa taille augmente, elle est alors comprise le plus fréquemment entre 1 et 5 hectares.



**Figure 3.** Représentation schématique du comportement d'un jeune essaim immature de *R. schistocercoides*.

A, vue de profil; B, vue plane. Les flèches indiquent la direction du vol par rapport à celle du vent ; leur épaisseur est proportionnelle à la densité d'insectes en vol et leur longueur à la durée du vol. Ces vols ne concernent, au même instant, qu'une faible fraction de la population qui, dans sa grande majorité, reste au sol.

Zone noire : densité d'imagos de l'ordre de 1 000/m<sup>2</sup> ; zone délimitée par les tirés : densité de l'ordre de 100 à 200 imagos par m<sup>2</sup>.

A cette époque de l'année, les vols sont encore peu fréquents et les essaims sont souvent repérés au sol (Tableau I). Les individus sont alors difficiles à faire lever malgré la température élevée (30°C ou supérieure) traduisant en cela une aptitude au vol encore faible. En cas de perturbation importante, l'essaim finit par s'envoler massivement mais se repose rapidement quelques dizaines de mètres plus loin.

De nombreux vols spontanés sont cependant observés en cours de journée. Dans leur majorité, les vols partent du "noyau" le plus dense de l'essaim. Chaque fois, même si l'impression visuelle est celle d'un envol massif et spectaculaire, seule une faible fraction de l'essaim se lève, la majorité de la population restant au sol (ainsi qu'il est facile de s'en rendre compte en se dirigeant à pied vers la zone d'où sont partis les individus). Ce comportement, classique, est caractéristique des essaims de type roulant. Il est beaucoup plus affirmé chez les essaims nomades étudiés en septembre et décrits plus loin.

**Tableau I.** Caractéristiques des jeunes essaims de *R. schistocercoides* observés sur la Chapada dos Parecis en mai et juin 1993.

Date	Heure	T°C.	Densité au m2	Taille de l'essaim	Comportement	Direction des vols
7/5/93	1 5h00		10-25	1,5ha	Vols brefs tourbillonnants	
8/5/93	9h45		10-20	2ha	Vols brefs	Sud
8/5/93	11h00		?		Posé	
8/5/93	14h20	35.4	500	5ha	Posé	
9/5/93	13h20		250	5ha	Vols brefs tourbillonnants	
9/5/93	14h00		?	1,5ha	Vols brefs	Sud
9/5/93	14h50		25-50	1ha	Posé	
10/5/93	8h00		100	1ha	Vols brefs tourbillonnants	
10/5/93	12h00	31.0	150	?	Vol continu	Sud-ouest
10/5/93			?	1ha	Vols brefs	Sud-ouest
10/5/93			?	1ha	Posé	
10/5/93			?	1ha	Posé	
10/5/93			?	1ha	Posé	
10/5/93			?	1ha	Posé	
10/5/93			?	1ha	Posé	
10/5/93			?	1ha	Posé	
10/5/93			?	1ha	Vols brefs	Sud
10/5/93			?	1ha	Posé	
11/5/93	10h00	30.5	1000	3ha	Vol bref	Sud
11/5/93	12h15		1000	3ha	Vols brefs	Sud-ouest
11/5/93			?	?	Posé	
11/5/93	13h40		?	?	Posé	
11/5/93			150	2ha	Posé	
12/5/93			?	1ha	Posé	
24/6/93	15h00		>1000	1ha	Posé	
24/6/93	16h00		?	1ha	Posé	
25/6/93	9h15		10	1ha	Posé	
25/6/93	10h05	29.0	250	1ha	Posé, 1vol spontané bref	Ouest
25/6/93	10h35	29.5	250	2ha	Vols brefs	Ouest, Nord
25/6/93	13h00		?	1ha	Vols brefs	Nord-ouest
25/6/93	13h30		1500	4ha	Vols brefs	Sud-ouest
25/6/93	14h00	30.1	2,5	1ha	Vols brefs	Est, Ouest
25/6/93	15h05	30.6	1500	2ha	Vols brefs	Nord, Est, O.
25/6/93	15h10		?	1ha	Vols brefs	Sud-est
26/6/93	7h30	22.4	50	1ha	Posé	
26/6/93	11h00	30.8	1500	2ha	Vols brefs	Sud
26/6/93	11h45	32.2	?	?	Vols brefs	Sud-S-ouest
26/6/93	12h05	31.0	250	4ha	Vols brefs	Sud
26/6/93	12h30		?	1ha	Posé	
26/6/93	12h35	33.0	1500	2ha	Vols brefs	Nord
26/6/93	12h40	31.0	250	1ha	Vols brefs	Sud
			0,02			

La direction des vols est globalement sous le vent. Les individus se déplacent au maximum sur une centaine de mètres, à une altitude de 5 à 10 mètres, et se posent. On peut ensuite assister à de petits déplacements plus locaux, de plus faible ampleur, à une altitude plus faible (0 à 1 m), et dans des directions variées, éventuellement contre le vent. L'ensemble de ces petits déplacements secondaires permet aux individus de se rapprocher peu à peu du noyau dense de l'essaim (Figure 3). On a l'impression très nette d'un maintien de la cohésion de l'essaim, malgré les nombreux vols spontanés de diverses parties de la population qui pourraient contribuer à le disperser.

En mai et juin, les vols sont généralement de courte durée. Des périodes de calme (1 à 5 minutes), sans aucun vol, alternent avec des périodes d'envol d'une partie de l'essaim (vols brefs de 10 à 60 secondes, plus rarement de quelques minutes). La fréquence des vols est plus grande aux heures chaudes de la journée. L'amplitude des vols individuels est courte, généralement de l'ordre d'une vingtaine de mètres, au maximum d'une centaine. Mais les échanges continuels entre individus en vol et individus posés peuvent donner l'impression d'un essaim en vol permanent.

La fréquence des vols augmente régulièrement en cours de journée à mesure de l'élévation de la température pour connaître un maximum entre 12 et 15 heures.

A cette époque de l'année, la distance journalière de vol est peu importante, de l'ordre de quelques centaines de mètres par jour. Les essaims se déplacent essentiellement au sein des zones de savanes et savanes arbustives ; lorsqu'ils traversent des zones de savane arborée le tronc des arbres peut se retrouver entièrement tapissé de criquets, les individus étant regroupés aussi densément que possible sur le tronc et les branches. La densité peut alors atteindre plusieurs milliers d'individus au mètre carré.

L'aptitude au vol augmente progressivement au cours de la saison sèche. Nuls immédiatement après la mue imaginale, vers la mi-avril, les vols augmentent progressivement d'ampleur et de fréquence. Les vols les plus spectaculaires sont observés en août et septembre.

## 2.2. Observations en septembre

La maturation sexuelle de la population débute vers la fin du mois d'août. Elle se poursuit pendant la plus grande partie du mois de septembre et les premières pontes ont lieu au cours de la dernière décade de ce mois.

Les essaims sont, à cette époque, généralement plus grands que ceux observés entre avril et juillet. Ils résultent vraisemblablement du rassemblement de plusieurs petits essaims au cours des mouvements de nomadisme exploratoire caractérisant toute la saison sèche.

Le tableau II fait une synthèse des observations réalisées au cours du mois de septembre 1994, aussi bien sur les essaims en cours de maturation que sur les essaims en phase de ponte. Il met en relation les caractéristiques des vols étudiés avec quelques paramètres météorologiques.



**Tableau II.** Caractéristiques de vol des essaims étudiés en septembre 1994 et relation avec les conditions météorologiques.

N°	Date	D (m)	Cap (°)	Cap	Vent Direction			Vent Force			T. max	T. min	Ins.
					8	14	20	8	14	20			
1	4/9/94	510	27	NNE	140	180	140	15	0	10	30.0	16.1	8.4
6	6/9/94	1120	94	E	330	320	140	3	14	11	33.1	20.1	6.9
7	7/9/94	?	180	S	90	320	80	0	25	10	32.1	18.0	4.6
8	8/9/94	730	9	N	180	130	180	21	25	20	28.3	18.2	5.2
8	9/9/94	740	359	N	150	180	150	30	5	10	28.0	14.1	8.2
12	10/9/94	1200	27	NNE	130	40	250	10	15	3	33.1	16.3	9.0
12	11/9/94	1620	87	E	300	280	150	5	10	0	32.3	20.0	4.9
15	14/9/94	330	178	S	310	330	270	2	15	5	29.4	19.2	4.1
15	15/9/94	240	205	SSW	50	20	20	10	12	0	29.0	18.2	1.9
17	15/9/94	>1200	351	N	50	20	20	10	12	0	29.0	18.2	1.9
17	16/9/94	2500	45	NE	160	230	160	0	15	0	29.0	18.4	2.6
17	17/9/94	?	0	N	130	110	190	12	5	0	30.3	19.0	5.7
26	21/9/94	2380	8	N	300	360	190	5	3	0	32.0	19.0	6.8
29	28/9/94	0	-	-	140	50	250	5	10	4	33.1	18.0	7.5
29	29/9/94	0	-	-	290	230	50	5	2	15	31.0	19.4	7.4

N°1 à 26 Essaims en cours de maturation

N° 29 Essaim pondant

D (m) Distance parcourue par l'essaim (en mètres)

Direction (en degrés) et force (en m/s) du vent à 8 h 00 et 20 h 00 locales

T.min T. max : Températures minimale et maximale sous abri

I : Durée d'insolation (en heures et 1/10e)

Deux types de comportement journalier ont été observés chez les essaims pendant le mois de septembre selon qu'il s'agit d'essaims nomadisants ou immobiles, en cours de ponte.

### 2.3. Comportement des essaims nomades en cours de maturation début septembre

Début septembre, les essaims occupent encore largement les zones de campo-cerrado où ils nomadisent depuis leur naissance, vers la fin du mois d'avril. Ils ne sont pas encore regroupés dans les zones de reproduction aux sols plus sableux, ce qui n'interviendra que vers la fin du mois.

Les figures 4 à 7 schématisent le comportement de quatre essaims (n° 8, 12, 15 et 26) étudiés plus en détail. Ce comportement journalier est relativement standard. Chaque jour l'essaim s'envole, parcourt une certaine distance, puis se pose le soir, peu avant le crépuscule. Ce comportement survient quelle que soit la végétation du site où l'essaim s'est posé le soir. Qu'elle soit favorable (campo-cerrado naturel, champ de jeune canne à sucre...) ou non (sol nu labouré...), le lendemain matin l'essaim reprend systématiquement son envol, pour autant que la température soit suffisante.

L'essaim n° 12, observé pendant toute la journée du 10 septembre 1994, nous servira d'exemple (Figures 4 et 8).

A 7 h 00 du matin la température est de 18,4°C. L'essaim est posé, occupant une superficie d'environ 4 hectares sur une zone de campo-cerrado, au sol sableux, légèrement humide à partir de 3 cm de profondeur. Aucune activité de vol n'est observée à cette heure matinale. Un premier vol important est noté à 9 h 00 par une température de 27,0°C. Le vent est de secteur sud-est, d'environ 35 km/h. Le vol se dirige vers le nord. Les individus se reposent assez rapidement au bout d'une minute environ, à quelques centaines de mètres de leur point de départ. Un deuxième vol similaire est ensuite observé à 9 h 25 par une température de 28,0°C., toujours vers le nord et avec un vent identique. Un troisième vol survient à 9 h 30. Puis, à partir de 9 h 33, l'essaim peut être observé en vol permanent, et ce jusqu'à 12 h 05 environ, heure à partir de laquelle l'activité de vol baisse progressivement puis demeure peu importante pendant la mi-journée.

Cette première partie de la journée peut être divisée en deux phases :

- une phase d'envol pendant laquelle peu à peu la zone où l'essaim était posé pendant la nuit se vide. Cette phase dure de une heure à une heure et demi ;
- une phase de progression pendant laquelle l'essaim vole pratiquement en permanence et réalise la plus grande partie du parcours de la journée.

Pendant la phase d'envol, les individus se lèvent de la zone de départ les uns après les autres, volent sur quelques dizaines ou centaines de mètres (à une altitude comprise entre 1 et 5 m en général, 10 m au maximum) et se posent un peu plus loin. Ce mouvement de décollage et d'atterrissage est permanent et le phénomène se poursuit pendant toute la phase de progression. Sans arrêt des criquets se lèvent à l'arrière de l'essaim, s'envolent et vont se poser vers l'avant à quelques centaines de mètres de leur point d'envol. Ce comportement est caractéristique des essaims de type "roulant" (Figure 9). L'impression générale est celle d'un essaim en vol en continu. En réalité, même si l'essaim donne une impression de taille et de densité fortes, il y a beaucoup plus d'individus au sol (85 à 95 %) qu'en vol (15 à 5 %).

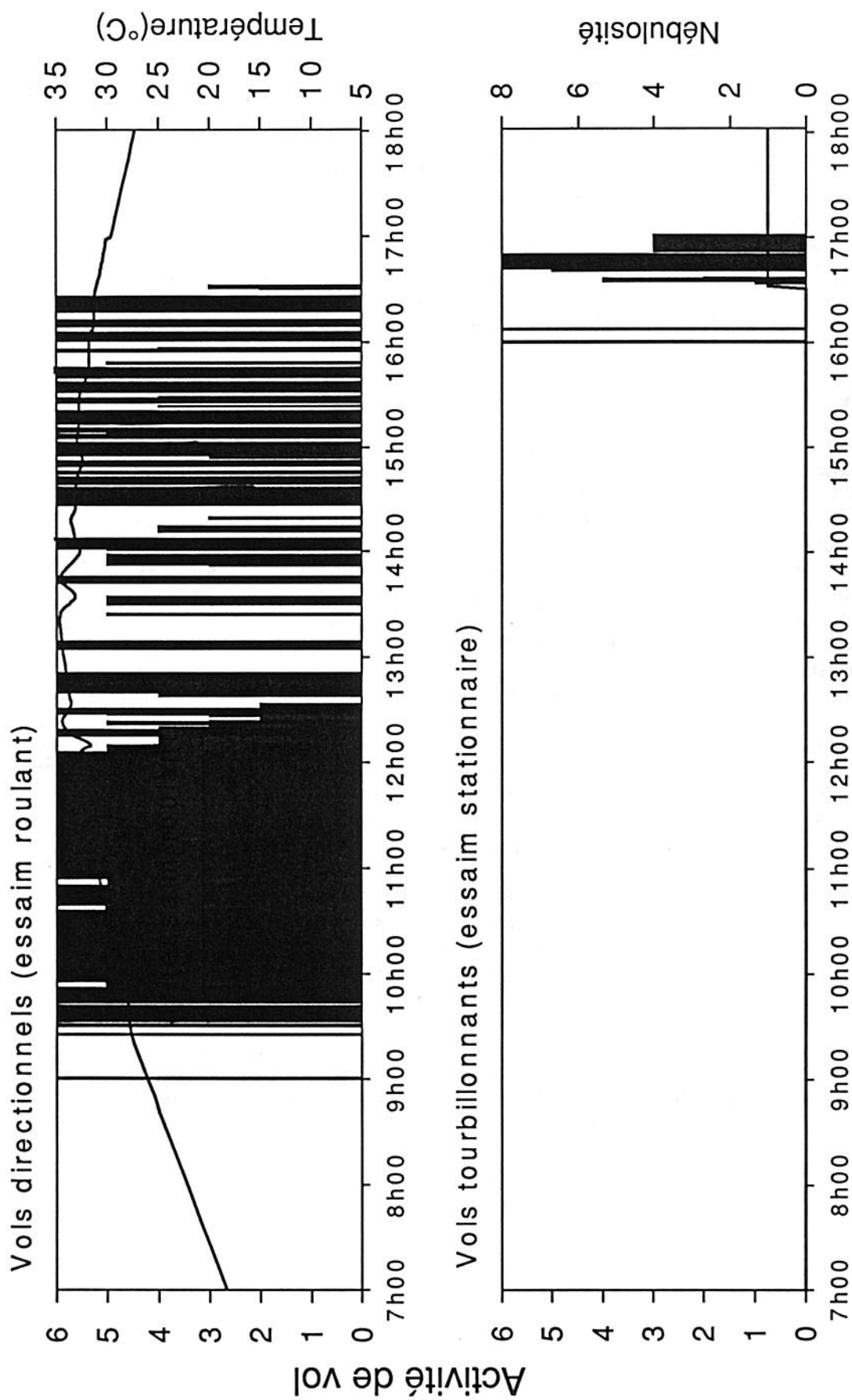


Figure 4. Graphique d'activité journalière d'un essai en période de nomadisme : essai n° 12 observé le 10 septembre 1994.

Lever du soleil : 5 h 48, coucher : 17 h 47 (heure locale).

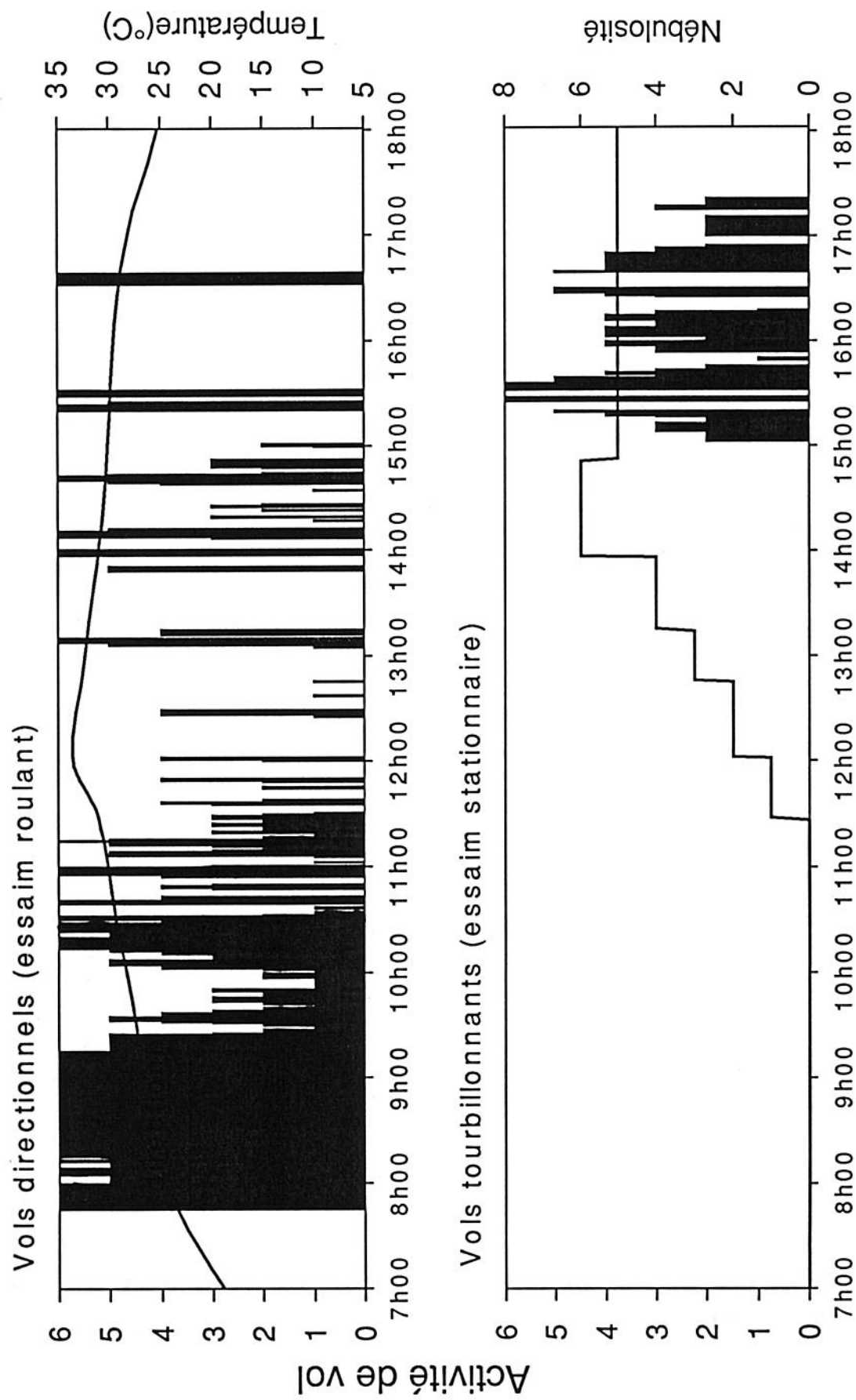


Figure 5. Graphique d'activité journalière d'un essai en période de nomadisme : essai n° 26 observé le 21 septembre 1994.



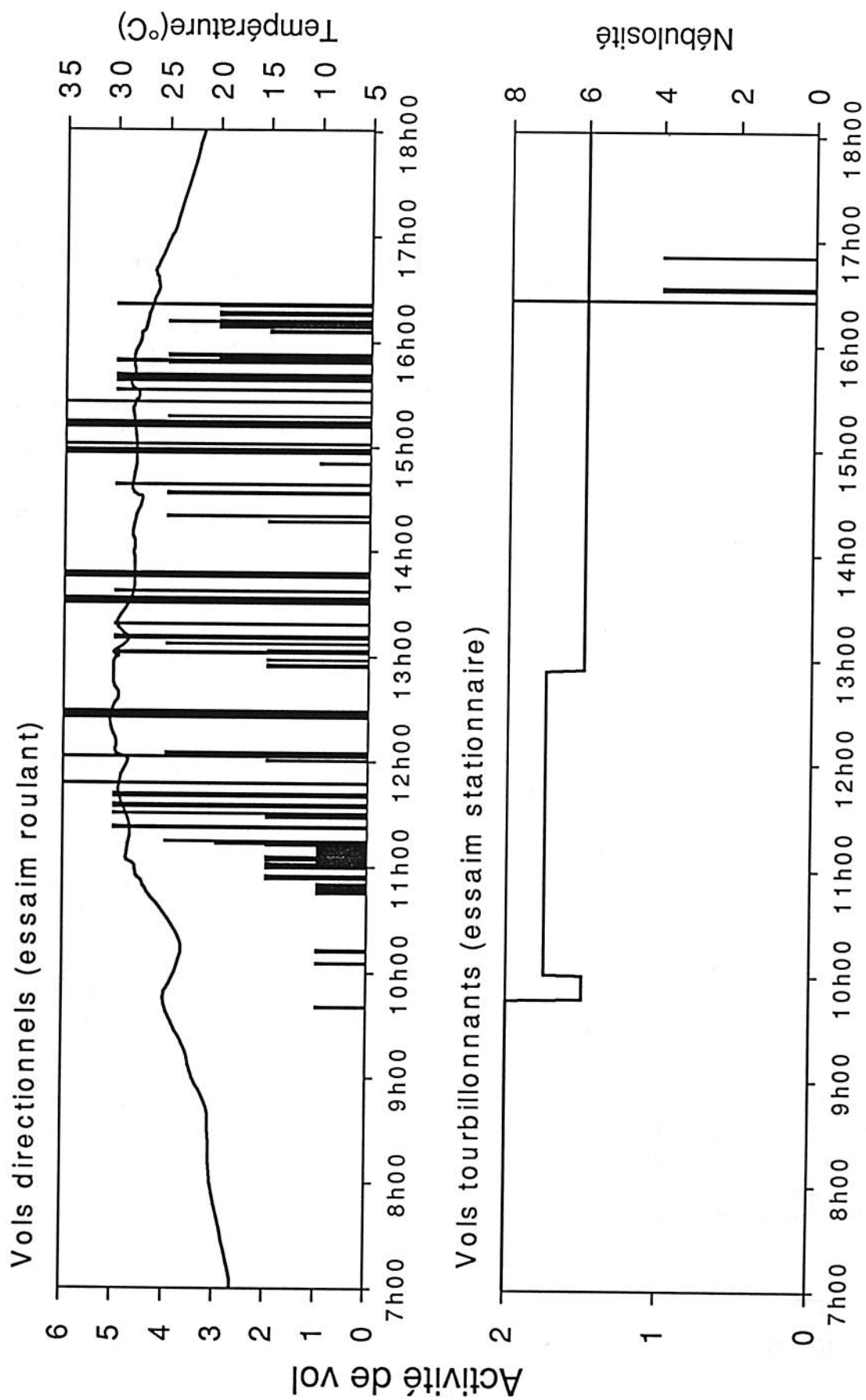


Figure 6. Graphique d'activité journalière d'un essai en période de nomadisme : essai n° 8 observé le 8 septembre 1994.

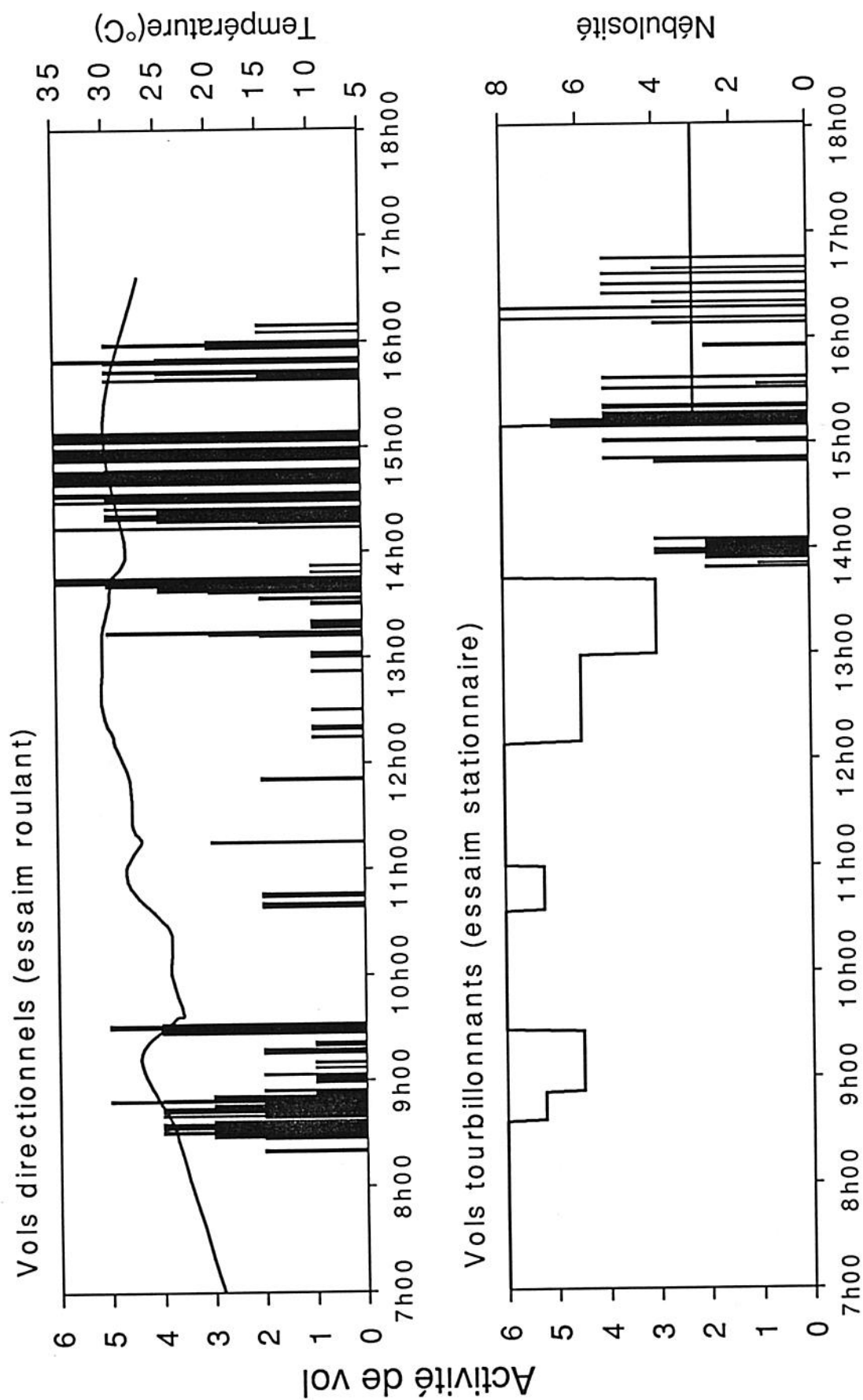
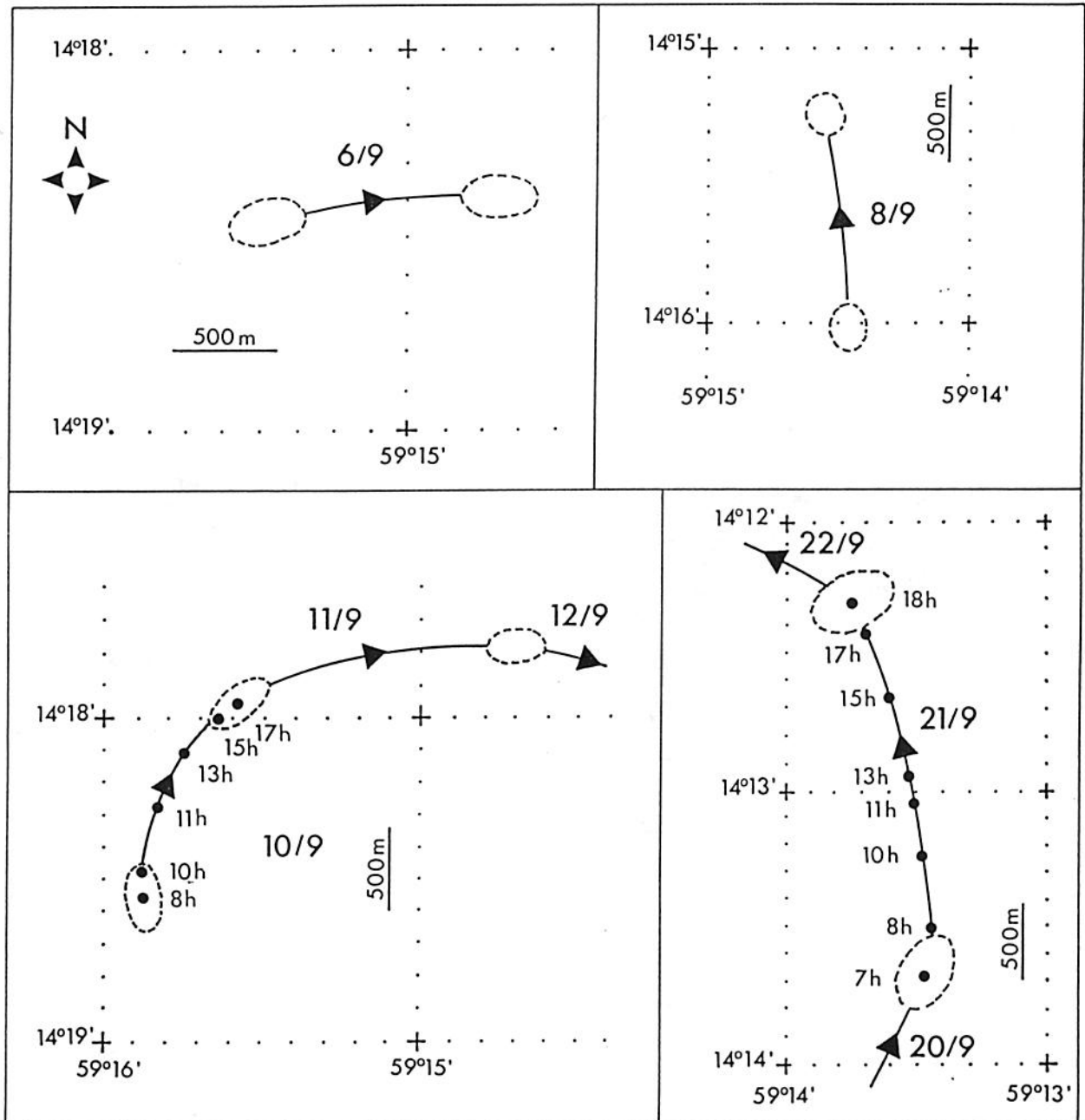


Figure 7. Graphique d'activité journalière d'un essai en période de nomadisme : essai n° 15 observé le 14 septembre 1994.



**Figure 8.** Exemples de trajectoires journalières d'essaims.

- a, essaim n° 6 observé le 6 septembre
- b, essaim n° 8 observé le 8 septembre
- c, essaim n° 12 observé entre le 10 et le 12 septembre
- d, essaim n° 26 observé entre le 20 et le 22 septembre

8, 10, 11, 13, 15, 17 positions approximatives du centre géométrique de l'essaim à 8, 10, 11, 13, 15 et 17 heures.

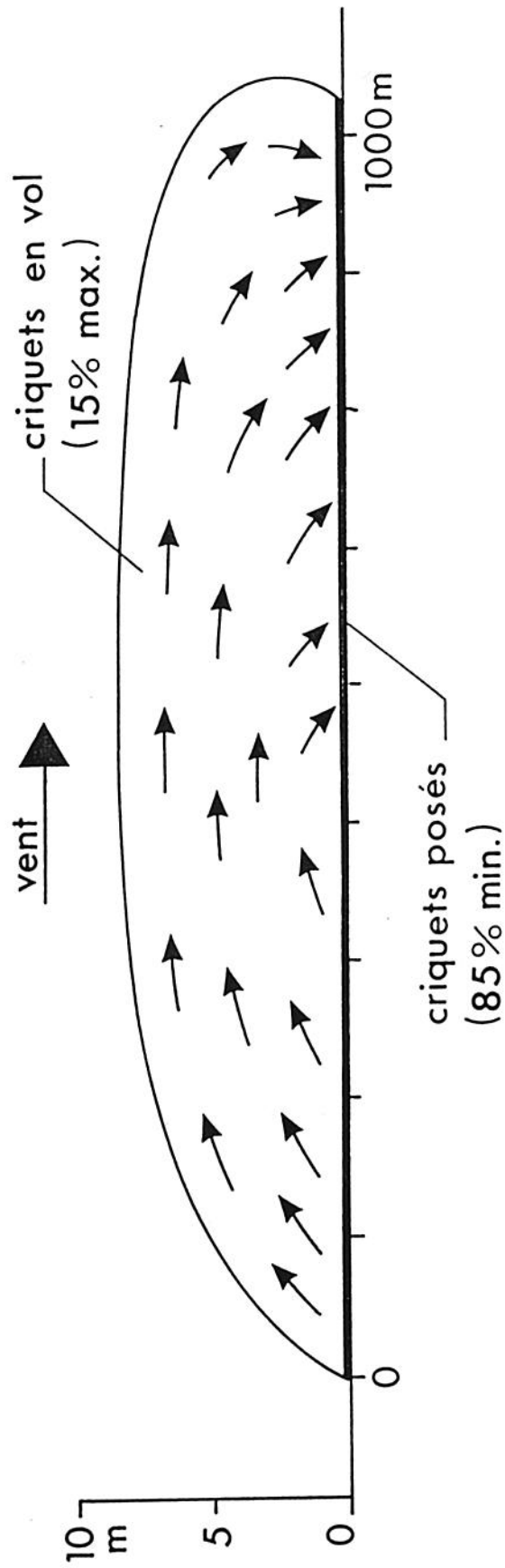


Figure 9. Comportement des crickets à l'intérieur d'un essai "roulant" de *R. schistocerca*.

Les flèches indiquent le sens de déplacement des crickets.



En début de matinée, une heure environ après les premiers vols, la zone de départ est vidée et l'essaim continue sa progression. Il occupe alors une superficie beaucoup plus importante. De quatre hectares (200 m x 200 m) le matin, sa taille passe à 200 m x 600 m environ en cours de matinée. Certains essaims ont été observés s'étalant fréquemment en cours de journée sur un kilomètre de longueur alors que la superficie occupée pendant la nuit n'excédait pas quelques hectares. L'essaim étant dispersé sur une plus grande surface, la densité au sol est évidemment plus faible que sur le site de repos nocturne. Elle est de l'ordre de 25 imagos/m<sup>2</sup> contre plusieurs centaines par mètre carré le matin.

A partir de 12 h 05, alors que la température atteint environ 33,0°C, la fréquence et l'importance des vols diminuent progressivement. La température monte jusqu'à 34,7°C entre 12 h 30 et 13 h 30 puis redescend progressivement jusqu'à 27,4°C à 18 h 00. Jusqu'à 14 h 40, l'activité de vol de l'essaim est considérablement réduite. Dans leur quasi-totalité, les individus restent au sol et s'alimentent. Même si la prise de nourriture survient régulièrement tout au long de la journée, c'est surtout pendant cette période que les criquets recherchent fébrilement à s'alimenter, soit au sol soit perchés dans la végétation, se nourrissant des graminées du cerrado, aussi bien sur les parties vertes que sur les chaumes. Certains individus grattent le sol, mettant à jour et consommant les fines racines superficielles des graminées. Dans de nombreux cas, ils ingèrent volontairement du sable ou de la terre, comportement géophage tout à fait original (Lecoq et Pierozzi Jr, 1995).

A partir de 14 h 40 environ, l'activité de vol reprend assez rapidement. Il y a de nouveau une phase de progression, mais la distance parcourue reste faible (Figure 8). Puis, vers 15 h 50, le type de vol change. Alors qu'ils étaient directionnels, les vols deviennent progressivement tourbillonnants : les individus peuvent alors être observés volant dans toutes les directions (Figure 4). Les imagos qui étaient dispersés en cours de journée sur une superficie très vaste, se regroupent peu à peu sur le site de repos nocturne. A partir de 16 h 30, la luminosité baisse sensiblement et l'activité de vol également. A 17 h 00, la température est encore de 30°C. mais l'activité de vol cesse complètement. L'essaim est de nouveau regroupé sur une superficie de l'ordre de 4 à 5 hectares.

Finalement, au cours de toute la journée et en dépit d'une activité de vol intense et spectaculaire pendant plusieurs heures, l'ensemble de l'essaim n'a parcouru que 1200 m.

Ce type de comportement est caractéristique de tous les essaims observés et suivis dans la région de Comodoro, sur la Chapada dos Parecis, pendant la plus grande partie du mois de septembre, époque où l'activité de vol est maximale.

L'essaim n° 26 (Figures 5 et 8), observé le 21 septembre 1994, constitue un autre exemple d'essaim ayant connu une activité de vol voisine de celle de l'essaim n° 12, (dans des conditions thermiques similaires : 20,1°C à 7 h 00 et 33,6°C à 12 h 00). L'essaim est un peu moins actif au cours de la seconde partie de la journée mais présente une phase de regroupement plus intense entre 15 h 30 et 17 h 30 environ. Il a parcouru au cours de la journée 2 380 m vers le nord, plus grand déplacement observé au cours de tout le mois de septembre. La figure 10 illustre le mode de déplacement de l'essaim qui, à partir du site de repos nocturne, s'étire peu à peu en cours de journée tout en progressant (jusqu'à atteindre plus de 1 km de long), puis se regroupe en fin d'après-midi pour retrouver sensiblement sa taille initiale.

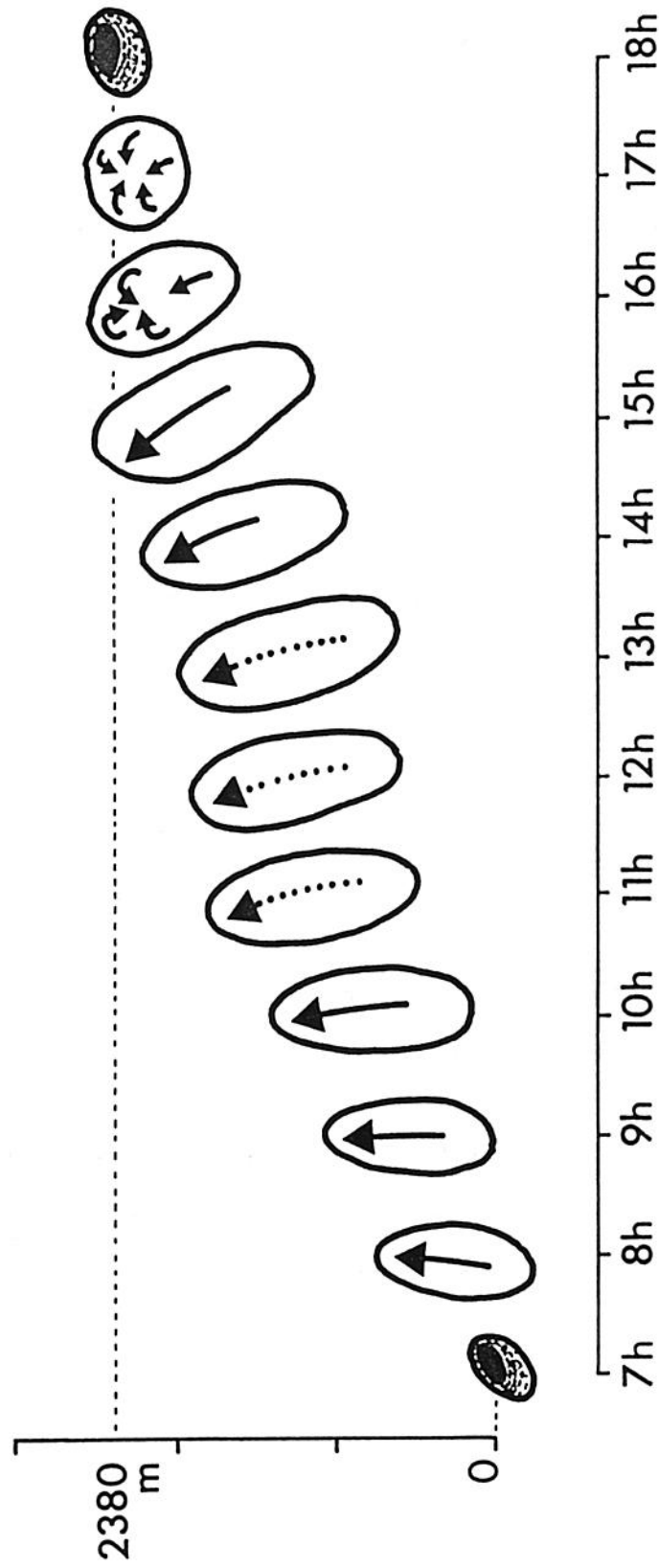


Figure 10. Mode de déplacement d'un essaim nomade de *R. schistocercoides* (exemple de l'essai n° 26 observé le 21 septembre 1994).

Les flèches soulignent la direction des vols.

L'essaim n° 8 (Figures 6 et 8), observé le 8 septembre, représente un exemple d'activité de vol lors d'une journée légèrement plus fraîche au cours de laquelle la température n'a pas dépassé 30°C. On note un début plus tardif de l'activité de vol directionnel, une moins grande fréquence des vols (qui atteignent quand même le degré 6) et une phase de regroupement crépusculaire très discrète. La distance parcourue est de 734 m vers le nord.

Enfin, le cas de l'essaim n° 15 (Figure 7), observé le 14 septembre, constitue l'exemple de l'incidence d'une pluie, survenue entre 9 h 30 et 10 h 00 et ayant entraîné, du fait de la baisse soudaine de la température, un arrêt brutal de l'activité de vol qui avait débuté vers 8 h 20. L'activité de vol est presque complètement interrompue pendant la plus grande partie de la matinée et ne reprend que tardivement, vers 13 h 30. L'après-midi voit une alternance de vols directionnels et tourbillonnants. L'essaim fini de se regrouper à partir de 16 h 00 et toute activité de vol cesse à partir de 16 h 45. Au total, l'essaim n'aura parcouru que 240 m en direction du SSW.

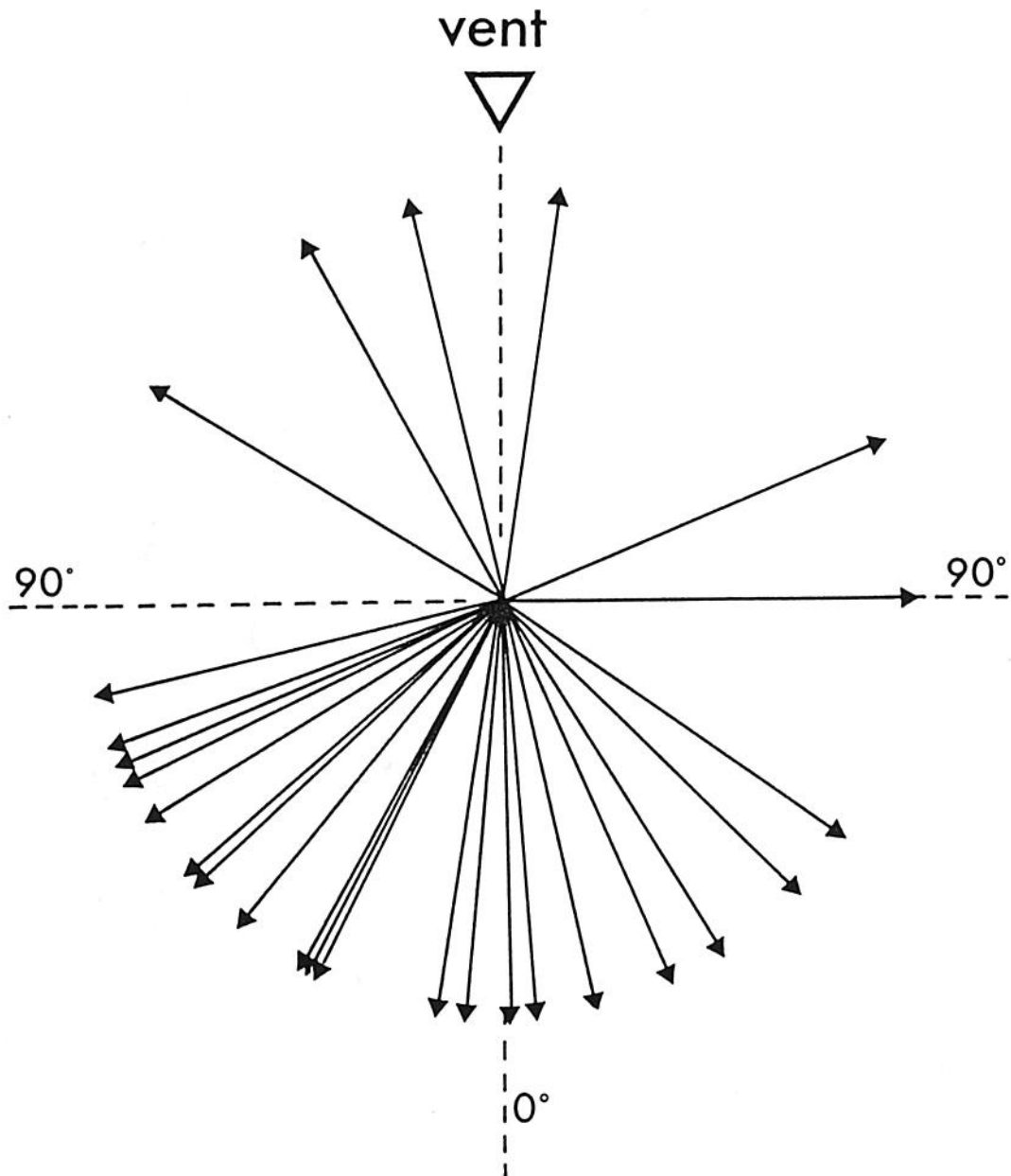
De tels cas de perturbation du comportement de vol ne sont pas rares en septembre qui correspond au début de la saison des pluies. Ainsi, un essaim (n° 17 le 16/9) surpris par un orage en début d'après-midi n'a pas eu le temps de se regrouper et est resté, la nuit suivante, dispersé sur toute la surface occupée en cours de journée, soit une vingtaine d'hectares (au lieu des 4 hectares occupés la nuit précédente).

La figure 11 indique l'écart entre la direction moyenne du vent en cours de journée et la direction moyenne prise par l'essaim. Cet écart est en moyenne de 60°, de part et d'autre. L'essaim vole donc globalement (dans 80 % des cas étudiés) sous le vent. Trois exceptions ont été observées où l'essaim remontait légèrement contre le vent le matin et très nettement en milieu de journée.

#### **2.4. Comportement des essaims en phase de ponte fin septembre**

Les essaims en phase de ponte ont un comportement radicalement différent de celui décrit précédemment pour les essaims constitués d'imagos immatures ou en cours de vitellogénèse.

A partir du 28 septembre 1994, dans la région de Comodoro, la population acridienne qui était en cours de maturation depuis la fin du mois d'août, atteint la phase de ponte. Quelques individus ont commencé à déposer leurs oeufs dès le 21 septembre, mais les essaims dans leur ensemble pondent en quasi-totalité (environ 80 % des individus) entre le 28 et le 30 septembre, d'une manière très synchrone. Du jour au lendemain, l'activité de vol des essaims se modifie. Il devient plus difficile de les repérer. Pendant quelques jours, il semble que les essaims ont disparu. En fait, ceux-ci se reproduisent hors des zones de cultures, dans des endroits d'accès difficile, peu fréquentés et non desservis par des pistes : les zones de campo-cerrado sur sol sableux, ne faisant généralement pas l'objet d'une mise en valeur agricole. De tels essaims en phase de ponte ne progressent plus et présentent simplement une activité de vol réduite, sur place.



**Figure 11.** Ecart entre la direction du vent et la direction moyenne prise par les essaims de *R. schistocercoides* en cours de journée, en septembre 1994 (26 essais étudiés).

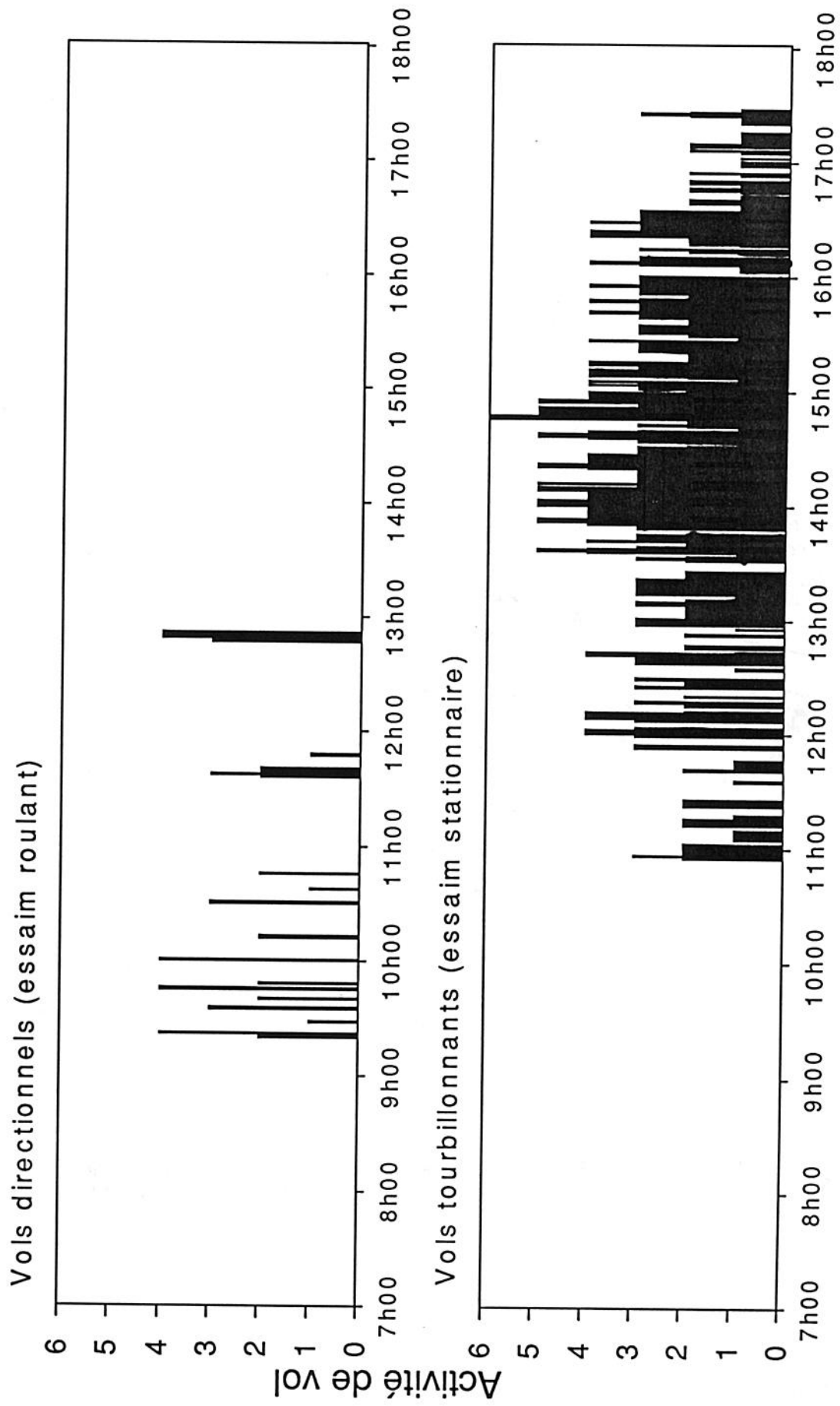


Figure 12. Graphique d'activité journalière d'un essai en période de ponte : essai n° 29 observé le 26 septembre 1994.



Le cas de l'essaim n° 29 est exemplaire (Figure 12). Le 28 septembre au matin, cet essaim est repéré au même endroit que la veille en fin d'après-midi. Les individus sont posés au sol, quelques-uns sont dans la végétation. La température est élevée. Le maximum atteint dans la journée sera de 33°C. Cependant, l'activité de vol ne commence qu'à 9 h 20 et reste faible. Elle augmente progressivement au cours de la journée mais n'atteint l'indice 6 qu'à une seule occasion, pendant moins d'une minute, et reste en moyenne plutôt autour des valeurs 3 ou 4 de l'indice de vol. Par ailleurs, et sauf exception, il ne s'agit pas de vols de progression dans une direction précise, mais de vols tourbillonnants, sur place, dans toutes les directions. Ce comportement est identique à celui observé chez les essaims nomades lors du regroupement crépusculaire. Cette activité de vol tourbillonnant passe par un maximum entre 14 et 15 heures puis décroît et s'annule à partir de 17 h 27. L'essaim occupe alors exactement la même place et la même superficie que le matin.

Si l'activité de vol reste réduite et localisée, l'activité reproductrice de l'essaim est par contre intense pendant toute la journée. La majorité de la population est au sol. Les accouplements sont nombreux. Les femelles sont regroupées pour pondre par paquets de plusieurs centaines sur des surfaces très réduites. L'essaim occupe une superficie d'environ 4 hectares mais le site de ponte ne couvre environ qu'un demi-hectare. Sur ce site, la densité est très forte : sur un mètre carré il a été dénombré fréquemment plus d'un millier de femelles pondeuses.

Après une période de trois jours, du 28 au 30 septembre 1994, pendant laquelle tous les essaims de la région semblent avoir quasi simultanément déposé leur première ponte, l'activité de vol reprend et les essaims peuvent de nouveau être observés en vols directionnels jusqu'à l'approche de la ponte suivante.

### 3. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude du comportement de vol des essaims de *Rhammatocerus schistocercoides* révèle de nombreux aspects déjà connus chez d'autres espèces acridiennes mais dont la combinaison est ici tout à fait originale.

Les essaims de cette espèce sont en fait de taille réduite, volent de jour, selon un comportement classique dit de type "roulant" ; température et état physiologique des populations influent sur l'activité de vol ; les distances parcourues sont faibles et bien inférieures à ce qui était supposé jusque là ; la direction des vols est largement déterminée par celle du vent local dans les très basses couches de l'atmosphère (quelques mètres), les axes privilégiés de déplacements sont plutôt orientés NE-SW en fonction des directions de vents prédominantes ; enfin, l'envol semble chaque jour obligatoire, quel que soit le type de milieu. On a affaire plus à un comportement de nomadisme local qu'à un comportement migratoire véritable. Nos résultats, enfin, permettent d'envisager une révision de la stratégie de lutte actuellement préconisée.

Les hypothèses antérieures qui faisaient de *R. schistocercoides* une espèce fortement migratrice capable de se déplacer de 25 km par jour, de migrer régulièrement vers l'est au rythme de 300 km par an et de menacer ainsi les autres états du Brésil (CURTI et BRITTO, 1987 ; COSENZA *et al.*, 1990) sont donc amplement remises en cause.

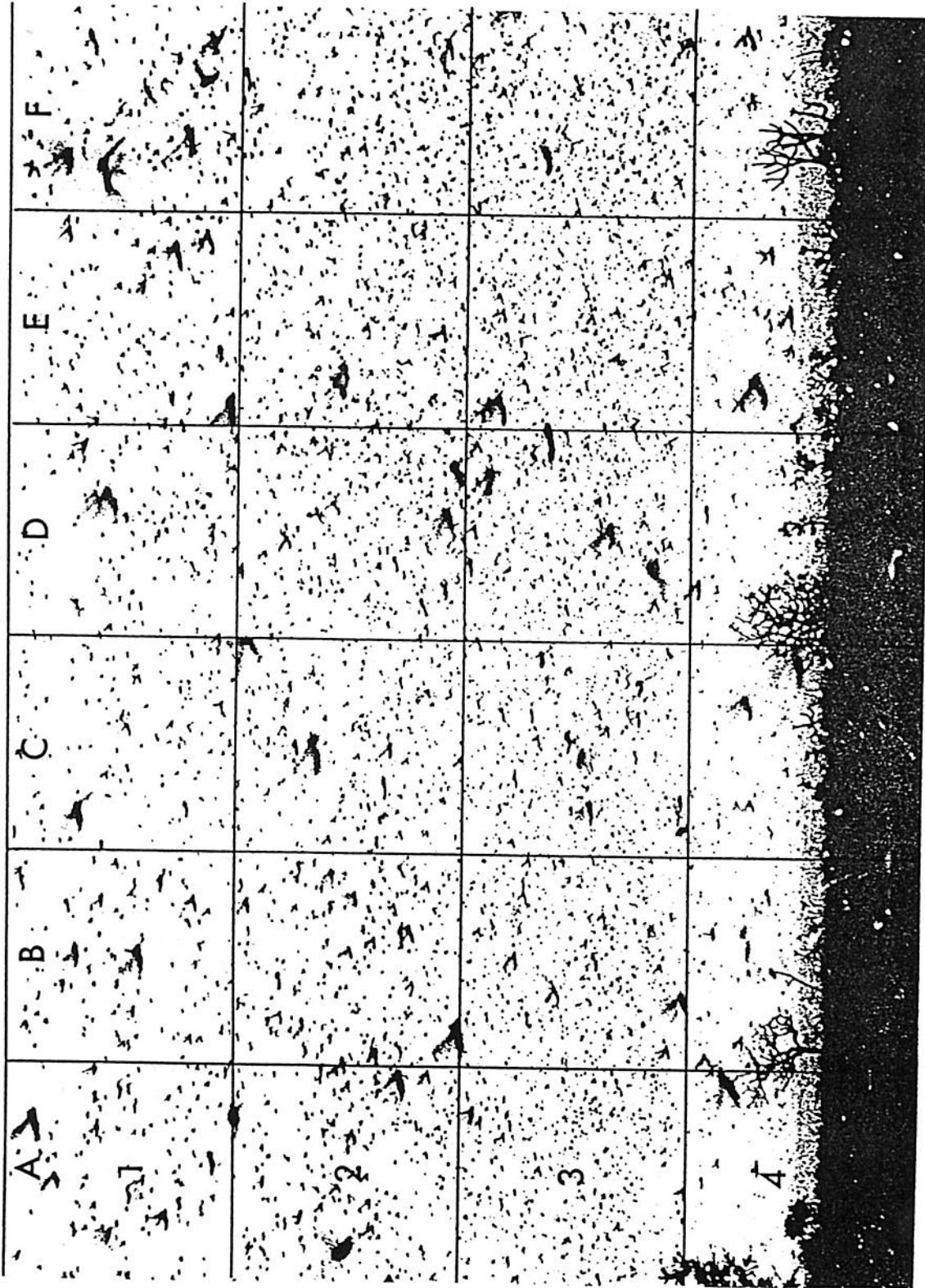


Figure 13. Photographie d'un essaim de *R. schistocercoides* et grille d'analyse pour le calcul de la densité de criquets en vol.

A l'opposé, nos résultats contredisent également les affirmations de CARBONELL (1988a) qui considérait les espèces de *Rhammatocerus* comme typiquement sédentaires et ne produisant des migrants qu'en proportions limitées quand les populations augmentent de façon considérable sous l'influence de conditions météorologiques ou autres. En fait, le nomadisme de *R. schistocercoides* paraît une caractéristique constante des populations rapportées depuis les temps les plus anciens (LECOQ et PIEROZZI, 1995).

### 3.1. Type d'essaims et hauteur de vol

Les essaims de *R. schistocercoides* sont des essaims volant à basse altitude ("low-flying swarms" de FARROW, 1990), de type stratiforme (WALOFF et RAINEY, 1951), tel qu'on peut en observer chez *Locusta migratoria* L. 1758, *Chortoicetes terminifera* Walker 1870, ou *Schistocerca gregaria* Forskål 1775... (UVAROV, 1977 ; FARROW, l.c.). Les essaims sont cependant, dans le cas présent, de taille plus modeste et la hauteur de vol reste très faible, toujours comprise entre un et dix mètres du sol, ainsi que le confirment également tous les témoignages recueillis localement.

Nous n'avons jamais observé d'essaims de type cumuliforme, et il est peu probable qu'il puisse en exister du fait des conditions aérologiques stables régnant au cours de la saison sèche au Mato Grosso.

Un agriculteur de la région de Paranatinga, Bernardino Gomes Bezerra, nous a signalé que les essaims semblent capables de passer en vol au-dessus des galeries forestières de quelques dizaines à 200 m de largeur. Les individus montent haut en vol, se laissent emporter par le vent au-dessus de la forêt, puis redescendent de l'autre côté.

### 3.2. Taille et densité des essaims

Tous les essaims de *R. schistocercoides* observés de 1992 à 1994 sont de taille relativement réduite : quelques hectares (1 à 5) pour les essaims posés, lors du repos nocturne et quelques dizaines d'hectares pour les essaims en vol (un essaim de 2 hectares peut se trouver étiré en cours de journée sur 1 km de longueur et 200 à 300 m de largeur). La petite taille des essaims paraît une caractéristique confirmée par de nombreux témoignages des populations locales.

COSENZA *et al.* (1990) rapportent l'existence d'essaims stratiformes de 30 km de long, 2,5 km de large et 30 m de hauteur. Cependant, la méthode pour réaliser une telle estimation n'est pas fournie par les auteurs. Il peut également fort bien s'agir d'une zone d'une telle dimension contaminée par plusieurs essaims relativement proches et pouvant facilement passer (lors d'une prospection rapide aérienne ou au sol) pour un seul essaim de grande taille.

UVAROV (1977) signale que les cas d'exagération ne sont pas rares pour décrire les invasions de criquets et la taille des essaims, que les observations visuelles courantes fournissent des données peu fiables et que plusieurs petits essaims proches sont souvent considérés comme un seul grand essaim.

Certaines personnes ont rapporté avoir été impressionnées par la taille des essaims et la longue durée pendant laquelle ceux-ci peuvent passer sur un même site. Elles en déduisent alors la taille de l'essaim en question... d'une manière bien sûr erronée, le

phénomène d'essaim roulant n'étant bien évidemment pas pris en compte. Par ailleurs, la confusion est certainement fréquente entre la taille des essaims en vol et celle des essaims posés.

Quoi qu'il en soit, même si l'hypothèse d'observations non fiables paraît la plus probable, de tels éventuels grands essaims ne peuvent être qu'exceptionnels.

Peu de données fiables ont été publiées concernant la taille des essaims d'acridiens (UVAROV, 1977). La plupart concerne le Criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*. RAINEY (1963b) mentionne ainsi une taille des essaims variant de 0,03 à 150 km<sup>2</sup>. L'un des plus grands mesuré en vol faisait 600 km<sup>2</sup>. Les données sur les autres espèces sont fragmentaires : 10 à 12 km<sup>2</sup> chez *Chortoicetes terminifera*, 18 à 25 km<sup>2</sup> chez *Dociostaurus maroccanus* Thunberg 1815, 100 km<sup>2</sup> chez *Locusta migratoria*, 43 km<sup>2</sup> chez *Locustana pardalina* Walker 1870, 400 km<sup>2</sup> chez *Nomadacris septemfasciata* Serville 1839 (in UVAROV, l.c.)

Le rapport entre la superficie occupée par l'essaim en vol et au sol est de l'ordre de 5 à 1 chez *R. schistocercoides* (200 x 200m posé, 200 x 1 000m en vol). GUNN *et al.* (1948), pour le Criquet pèlerin, signalent un rapport variant entre 12 à 1 et 900 à 1.

La densité des essaims posés de *R. schistocercoides* est très fréquemment de l'ordre de 500 imagos par mètre carré. La densité maximale observée a été de 1 500 imagos par mètre carré (ce qui n'est pas loin de la densité maximale possible, sur un sol nu dépourvu de végétation, compte tenu de la taille des individus). Des densités de quelques dizaines, voire quelques individus au mètre carré, sont également parfois observées, les imagos conservant un comportement grégaire marqué.

La densité en vol a pu être estimée photographiquement (cf. annexe). Pour les vols les plus denses la densité a été évaluée à 2,73 criquets par mètre cube. Cette densité est plus faible dans la couche supérieure de l'essaim (1,41 criquets /m<sup>3</sup>) que dans les couches moyennes (2,71 criquets/m<sup>3</sup>) et inférieure (4,06 criquets/m<sup>3</sup>). Ces chiffres sont donnés à titre indicatif, la densité de l'essaim en vol variant en permanence en cours de journée en fonction de l'intensité de l'activité de vol. Ils sont à rapprocher des valeurs observées chez le Criquet pèlerin où la densité en vol a été estimée par GUNN *et al.* (1948) entre 1 et 14 criquets par mètre cube.

Ces chiffres permettent d'estimer le pourcentage de la population en vol à un instant donné. A titre d'exemple, un essaim de taille moyenne fréquemment observé en septembre 1994, occupe une superficie au sol de 200 x 200 m, soit 40 000 m<sup>2</sup>. Sa densité moyenne est de l'ordre de 500 imagos par mètre carré, soit un effectif de 20 000 000 d'individus. Le même essaim en vol va occuper en cours de journée une superficie approximative de 200 x 1000 m, soit 200 000 m<sup>2</sup> et une densité théorique au sol de 100 imagos par mètre carré. Si la densité d'individus en vol est de l'ordre de 2,73 imagos par mètre cube au maximum, et en prenant une épaisseur moyenne de l'essaim de 5 mètres, 13,7 % seulement des criquets volent pendant que les autres sont posés. Il ne s'agit là, bien sûr que d'un ordre de grandeur, mais qui semble assez représentatif de tous les essaims que nous avons pu étudier. Des variations sont bien évidemment possibles, en particulier en fonction des rythmes journaliers d'activité de vol.

A titre de comparaison, chez le Criquet pèlerin, espèce hautement migratrice, WALOFF (1972) a estimé que seulement 13 à 30 % des criquets sont en vol en même temps dans les essaims stratiformes de basse altitude.



### 3.3. Horaires de vol

L'activité de vol de *R. schistocercoides* semble uniquement diurne. Des déplacements nocturnes sont fréquemment observés chez d'autres espèces acridiennes, locustes (en phase grégaire) comme sauteriaux (FARROW, 1990). Dans le cas présent aucun indice de tels déplacements nocturnes n'a été noté, tout au moins chez les populations regroupées en essaims. Toutes les observations réalisées ont montré que les individus restent au repos en cours de nuit, perchés dans la végétation herbacée et arbustive. Aucune capture de nuit aux lumières n'a jamais été effectuée. Tous les témoignages recueillis sur le terrain indiquent que les vols ont lieu uniquement de jour. Le début de la phase de progression de l'essaim se produit le matin, plus ou moins tôt en relation avec la température de l'air. L'atterrissage a lieu en fin d'après-midi, très certainement en relation avec la baisse de luminosité, ou plus tôt en cas de rafraîchissement important lié, d'ordinaire, à un épisode pluvieux.

### 3.4. Comportement de vol

L'une des caractéristiques les plus importantes des essaims de *R. schistocercoides* est certainement leur comportement de progression selon un mode dit "roulant". Ce phénomène est classique. Cette manière de voler "en rouleau" a été décrite par de nombreux auteurs chez de très nombreuses espèces : *Locustana pardalina*, *Locusta migratoria*, *Dociostaurus maroccanus*, *Chortoicetes terminifera*, *Nomadacris septemfasciata*, *Schistocerca gregaria* (UVAROV, 1977 ; FARROW, 1990). Il est cependant décrit pour la première fois chez un criquet brésilien. Par ailleurs, ce comportement est trompeur et a vraisemblablement conduit les premiers observateurs à des conclusions erronées sur la capacité de déplacement de ce criquet, les conduisant à la surestimer très largement. En effet, dans un essaim de type "roulant", seule une faible fraction des individus est en vol en même temps ; il en résulte que la distance parcourue par l'essaim est de loin inférieure à ce que pourrait laisser supposer la seule appréciation de la vitesse des individus en vol.

### 3.5. Influence de la température

L'activité de vol est globalement sous la dépendance de la température de l'air. Le décollage de l'essaim se situe plus ou moins tôt le matin selon les conditions thermiques. Si la nuit est fraîche, les imagos prennent plus de temps pour se réchauffer. On pourra les observer au sol, orientés perpendiculairement aux rayons du soleil dans une attitude classique très caractéristique. La phase d'envol pourra ainsi commencer plus ou moins tôt durant la matinée. Certains essaims, après une nuit fraîche, n'ont ainsi commencé à se déplacer qu'à partir de 11 heures. Schématiquement, il semble qu'une température de l'air de l'ordre de 28°C soit nécessaire pour permettre l'envol général de l'essaim, mais ce seuil est variable selon que le soleil est ou non voilé et que les criquets disposent ou non d'une source de rayonnement direct leur permettant de se chauffer plus rapidement. Par ailleurs, l'influence de la température peut se manifester par une intensité de vol plus ou moins grande et des vols plus ou moins prolongés. Des données complémentaires demeurent indispensables pour préciser le seuil thermique de vol, en particulier en ce qui concerne la température interne des imagos.



Par temps frais, les individus restent posés au sol au même endroit toute la journée. De telles conditions empêchant le vol surviennent fréquemment sur la Chapada pendant toute la saison sèche qui est également fraîche, en particulier lorsque soufflent des vents violents de secteur sud. Les minimums nocturnes journaliers peuvent alors descendre jusqu'à 5°C, les maximums pouvant alors ne pas dépasser 20°C.

L'activité de vol est assez généralement ralentie en milieu de journée, même lorsque les conditions thermiques sont favorables, pour laisser place à une phase d'alimentation.

### 3.6. Distances parcourues

La distance parcourue journalièrement par les essaims reste très faible (Tableau II). C'est certainement là le point important de cette étude ; celui ayant le plus de répercussions opérationnelles. La moyenne des distances observées en septembre n'est que de 1 200 m. La moyenne des distances parcourues, en ne considérant que les journées où les conditions thermiques ont été favorables, est de l'ordre de 1 600 m. La distance maximale observée a été de 2 500 m.

Il s'agit donc de déplacements journaliers de faible amplitude sans rapport avec les distances que les essaims étaient supposés parcourir jusqu'à présent, alors que le mois de septembre est réputé être celui où les essaims sont les plus mobiles. Il est en fait vraisemblable que les observateurs antérieurs ont été trompés par le phénomène d'essaim "roulant" qui associe, au caractère spectaculaire du vol, de faibles capacités de progression, même si la vitesse individuelle de vol des criquets est souvent voisine de celle du vent, soit fréquemment de l'ordre de 15 à 20 km/h.

De nombreux autochtones (fermiers, éleveurs...) fréquentant la région depuis longtemps nous ont confirmé que, selon leurs observations, les essaims ne volent pas très loin (un kilomètre ou moins par jour), à basse altitude, ils vont et viennent dans toutes les directions. Par ailleurs, nos enquêtes nous ont révélé que les fermiers "voient" généralement les essaims arriver des zones de végétation naturelle (où se reproduit le criquet) les plus proches de leurs champs, indice supplémentaire de la faible capacité de déplacement de *R. schistocercoides*.

Cette faible capacité de déplacement est connue chez d'autres espèces possédant également des essaims stratiformes de type "roulant" volant à basse altitude. Ainsi, par exemple, CASIMIR et BATMENT (1974) signalent, chez *Chortoicetes terminifera* que de tels essaims ne progressent pas plus de 3 à 5 km par jour.

Cette faible distance parcourue résulte du comportement de vol des essaims et du peu de temps que chaque individu passe en vol. Au sein d'un essaim roulant, si une partie de la population semble rester en vol en permanence, il existe en réalité un va et vient permanent entre une grande partie de la population qui reste au sol et une faible partie qui est en vol. L'ensemble donne l'impression d'un essaim volant en continu quand, en fait 85 à 95 % de la population est au sol. Il s'agit là d'un phénomène classique connu chez de nombreuses autres espèces à capacités de déplacement variées (UVAROV, 1977 ; FARROW, 1990).

La non-prise en compte de ce phénomène par les premiers observateurs a entraîné une très large surestimation de la capacité de déplacement des essaims de *R. schistocercoides* et les a conduit à conclure, d'une manière erronée, qu'il pouvait très rapidement gagner les Etats voisins du Mato Grosso et représenter pour eux une importante menace.

Au cours de leur vie, les imagos se déplacent certainement très peu et doivent rester relativement localisés dans la même zone du fait de l'alternance plus ou moins régulière de vents opposés pendant toute la saison sèche. FARROW (1990) signale que, chez la plupart des espèces, les essaims roulants de basse altitude se déplacent de 20 à 100 km au cours de leur durée de vie si celle-ci dure de 3 à 6 semaines mais que, s'il existe une longue période immature, de plus longues distances de 100 à 200 km peuvent être parcourues. Dans le cas de *R. schistocercoides*, les simulations effectuées en prenant en compte les conditions météorologiques journalières et les caractéristiques de vol des essaims indiquent que la distance parcourue au cours de la vie imaginaire ne dépasse certainement pas une centaine de kilomètres et surtout, du fait de mouvements de nomadisme erratique au gré des vents, que ces essaims doivent rester dans un rayon limité de 20 ou 30 km autour de leur zone d'origine.

### 3.7. Direction des vols (essaims et individus)

Au sein des essaims, les directions individuelles de vol des imagos sont variées. Elles dépendent en particulier de la position des individus dans l'essaim, selon qu'ils sont au centre ou sur les bords, à l'avant ou à l'arrière. Globalement, la direction des criquets se situe dans le sens de progression de l'essaim. Cependant sur les bords latéraux de l'essaim des directions de vol différentes peuvent être observées, ramenant les criquets vers le centre de l'essaim et évitant ainsi sa dispersion. Il s'agit d'une manifestation évidente du comportement grégaire et d'un phénomène déjà décrit sous le terme d'effet de bordure ("edge effect") en particulier chez le Criquet pèlerin (HASKELL, 1957 ; WALOFF, 1972).

Pour l'essaim dans son ensemble, alors que UVAROV (1977) signale que l'on ne dispose pas d'enregistrement détaillé, heure par heure, de la direction des essaims, nos observations apportent de premières données sur ce sujet. La direction du vol est globalement (dans 80 % des cas) déterminée par la direction du vent. Nos observations vont à l'encontre de la distinction faite par FARROW (1990) qui considère que les essaims de type "roulant", de basse altitude (moins de 100 m), volent contre le vent alors que seuls les essaims se déplaçant à haute altitude (100 à 1 000 m) voleraient sous le vent.

En fonction des espèces, des observations très diverses ont cependant pu être effectuées. De tels essaims de basse altitude ont déjà été rapportés volant contre le vent (chez *Schistocerca gregaria* par exemple, WALOFF, 1972), ou sous le vent (chez *Chortoicetes terminifera*, REID *et al.*, 1979), alors que parfois une direction relativement fixe, sans rapport avec celle du vent a été notée (CASIMIR et BAMENT, 1974 ; FARROW, 1977, 1979, par exemple).

Pour *R. schistocercoides*, bien que les vols soient globalement sous le vent, dans certains cas, des essaims ont été observés remontant contre le vent. Il convient très certainement de voir là l'influence du comportement grégaire. Cette tendance des individus à maintenir leur direction correspond à ce que KENNEDY (1951) a appelé "l'inertie grégaire". Nous avons pu en observer les effets à plusieurs occasions. Lorsque la direction du vent change en cours de journée, l'essaim ne modifie pas sa trajectoire immédiatement. Les vols tendent à conserver la même direction et ce n'est que peu à peu (quelques heures, si le vent conserve sa nouvelle direction) que la trajectoire de l'essaim s'infléchit et que l'essaim vole de nouveau sous le vent. Il y a donc une interférence nette entre la

direction du vent et le comportement grégaire de l'essaim. La direction générale de l'essaim est la résultante de ces deux forces. Ceci peut expliquer des divergences momentanément importantes entre direction de l'essaim et direction du vent. Des observations ponctuelles peuvent donc se révéler trompeuses.

Comme le climat de la Chapada est caractérisé pendant la saison sèche par une alternance de vents de secteur nord-nord-est et de secteur sud-sud-ouest, on doit assister à une sorte d'aller et retour permanent des essaims, volant tantôt dans une direction, tantôt dans une autre. De telles orientations préférentielles N/S ou NE/SW sont d'ailleurs confirmées par les témoignages de diverses personnes contactées sur place.

Les vents d'ouest, pouvant permettre un déplacement vers l'est des essaims tel que supposé par les premiers observateurs, sont extrêmement rares en saison sèche, pendant la période de présence des essaims. Un tel déplacement vers l'est n'est pas impossible mais ne peut être qu'une exception au sein d'un système de déplacements essentiellement orientés N-S.

En particulier, une migration régulière vers l'est (hypothèse avancée depuis une dizaine d'années) paraît totalement exclue compte tenu du comportement de vol de ce criquet et des caractéristiques aérologiques locales. Cette hypothèse reposait surtout sur l'observation d'une extension apparente des zones de pullulations de l'ouest vers l'est à partir de 1984 ; la réserve des indiens Parecis étant considérée comme zone d'origine de ce que l'on a, à l'époque, appelé une invasion. En réalité, on a actuellement la preuve que des pullulations de *R. schistocercoides* ont de tout temps été réparties sur l'ensemble des zones de cerrado de la Chapada dos Parecis, d'est en ouest du Mato Grosso, de Canarana à Comodoro (LECOQ et PIEROZZI, 1995). Il n'est nul besoin de faire appel à une migration des essaims d'ouest en est pour expliquer les pullulations des régions de Paranatinga et de Canarana. Il n'y a pas d'invasion. Il semble exister des foyers de pullulations disséminés un peu partout, plus ou moins actifs en fonction des conditions écométéorologiques locales, et des déplacements dans un rayon limité autour de ces foyers.

Le système de déplacements des essaims, schématiquement orienté nord-sud, peut être assimilé à un nomadisme exploratoire. Il survient à une époque (saison sèche) où le milieu naturel est globalement peu favorable et permet aux individus d'explorer et d'exploiter au mieux les ressources alimentaires qui leur sont alors offertes au sein de leur aire d'habitat sur la Chapada dos Parecis, soit sur une étroite bande de savanes et de savanes arbustives d'environ 300 km du nord au sud. Ces déplacements permettent ultérieurement, en septembre, la découverte de sites de ponte acceptables.

### 3.8. Déterminisme de l'envol

Un autre point important observé est le caractère systématique des vols. Chaque jour, si les conditions thermiques le permettent, l'essaim reprend son déplacement indépendamment du type de milieu où il se trouve, que celui-ci lui soit apparemment favorable ou non. On a ainsi pu voir des essaims quitter des zones de campo-cerrado pour aller se déplacer vers des zones de labour au sol nu, d'autres quitter des champs de canne pour retourner dans le campo et inversement, etc. Il n'y a pas d'arrêt du déplacement si un milieu apparemment plus favorable est trouvé, mais un phénomène de nomadisme systématique, régulier, permettant une exploration très large de l'environnement local. L'essaim ne reste au même endroit que si les conditions thermiques n'autorisent pas le vol. Sinon, il décolle le matin (à une heure variable fonction de la température) et progresse tout au long de la journée selon un schéma type fort

ressemblant à celui décrit plus haut pour l'essaim n° 12, se reposant le soir sur la zone qui aura été atteinte, quelle que soit cette dernière. L'aire d'atterrissage ne semble pas choisie et paraît simplement résulter de la direction et de l'ampleur du déplacement journalier, autrement dit de la température et de la direction du vent.

### 3.9. Déplacements et maturité sexuelle

L'aptitude au vol semble augmenter progressivement au cours de la saison sèche. Nuls immédiatement après la mue imaginale vers la mi-avril, chez les jeunes essaims immatures, les vols augmentent peu à peu d'ampleur et de fréquence. Les vols les plus spectaculaires sont observés en août et septembre. Des essaims peuvent alors être aperçus en vol, en continu, pendant plusieurs heures. On a pu constater une légère tendance (toutes conditions étant égales, par ailleurs) à l'augmentation de la distance quotidienne de vol courant septembre, cette distance passant, environ, en moyenne de 1 à 2 km. La mobilité des criquets est donc maximale pendant la maturation ovarienne. En conséquence, la superficie explorée par les essaims augmente et avec elle, ainsi que le remarque UVAROV (1977), la probabilité de rencontrer un milieu de ponte propice.

A l'époque de la ponte, l'activité de vol change radicalement. L'essaim ne progresse plus. L'activité de vol se limite pendant quelques jours à des vols tourbillonnants, sur place, ainsi que cela a déjà été observé chez d'autres espèces (in UVAROV, 1977). Les vols de progression doivent reprendre ensuite pendant les interpontes. En réalité, il n'y a certainement pas plus de 2 ou 3 pontes dans la nature (LAUNOIS-LUONG & LECOQ, en préparation ; LECOQ & LAUNOIS-LUONG, 1994) et les essaims doivent devenir plus sédentaires à cette époque de l'année. Fin octobre, les premières éclosions de larves de premier stade sont observées et l'étude des répartitions respectives des imagos et des larves donne la nette impression d'une association entre les imagos de la génération parentale et les larves de stade 1 de la génération fille. Les plus fortes concentrations d'imagos sont observées au niveau même des bandes larvaires. Cette association ne peut s'expliquer qu'en considérant que les imagos sont restés relativement sédentaires sur leur site de ponte depuis plusieurs semaines, pendant une grande partie de la période reproductive.

### 3.10. Biotopes explorés et dégâts aux cultures

Les biotopes de reproduction de *Rhammatocerus schistocercoides* (au moins dans la partie ouest de son aire d'habitat au Mato Grosso, du rio Arinos au rio Guaporé) sont concentrés dans les zones à végétation de campo ou campo-cerrado, au sol sableux. Ces zones sableuses sont elles-mêmes liées au réseau hydrographique et se trouvent généralement, sur la Chapada dos Parecis, au niveau des vallées (à l'exception des franges sud et ouest de la Chapada dos Parecis où les sols sont entièrement sableux sur de vastes étendues). Les parties planes des interfluvies sont occupées par des sols plus lourds, sablo-argileux actuellement largement cultivées (soja en particulier) (LECOQ et PIEROZZI, 1994).

Dans les biotopes de reproduction les femelles déposent préférentiellement leurs pontes. C'est là que sont observées les plus fortes concentrations de bandes larvaires en saison des pluies et de jeunes essaims immatures peu aptes à voler en tout début de saison sèche. C'est à partir de ces zones que les essaims vont peu à peu, en cours de saison sèche, gagner l'ensemble des zones non boisées regroupant aussi bien des zones de campo et campo-cerrado sur sol plus lourds que des zones de cultures. C'est dans



toutes ces régions que les essaims vont nomadiser de mai à septembre envahissant les zones de cultures et pouvant causer des dégâts sur riz et maïs non encore récoltés en début de saison sèche et surtout sur canne à sucre pendant toute la saison sèche. En début de saison des pluies, des dégâts pourront également être notés sur semis.

La cartographie des biotopes de *R. schistocercoides* (MIRANDA *et al.*, 1994) montre très clairement la juxtaposition des biotopes de reproduction de l'acridien et des zones de cultures, ces dernières étant véritablement, en de nombreux endroits, "cernées" par des foyers potentiels de pullulation.

Ainsi et pour l'essentiel, dans toute cette partie ouest de la Chapada do Parecis (qui constitue l'aire principale de pullulation), les cultures se sont implantées (depuis les années 1980) hors des biotopes de reproduction des criquets, sur les sols argilo-sableux. Ces biotopes favorables persistent en grande partie, souvent au sein même des fazendas qui ne cultivent que les zones les plus fertiles, laissant intactes les régions plus sableuses qui constituent précisément les biotopes acridiens. Les cultures sont ainsi implantées non loin des zones de reproduction des criquets (dont certaines sont situées "au fond de la fazenda"). Ces derniers peuvent alors, malgré leur capacité de déplacement limitée, facilement envahir les cultures, par déplacement au sol pour les bandes larvaires, au cours des déplacements erratiques qui caractérisent la saison sèche pour les essaims.

Il n'est nullement besoin de faire appel à des mouvements de migration de grande ampleur de la part des essaims pour expliquer les dégâts aux cultures. Le problème paraît essentiellement local et les cultures sont en fait envahies, en premier lieu, par des essaims aux capacités de déplacement limitées, nés à proximité immédiate.

### 3.11. Menaces pour le reste du Brésil : ou comment l'hypothèse d'une espèce fortement migratrice a-t-elle pu naître et se perpétuer ?

On sait maintenant que les pullulations de *R. schistocercoides* sont fort anciennes et ont, de tout temps, concerné l'ensemble de la Chapada dos Parecis. Les zones de pullulations sont restées les mêmes depuis le début du siècle, pour le moins, et correspondent à des zones d'écologie bien précise. Tout indique actuellement que les pullulations n'ont pas été provoquées par l'introduction de l'agriculture intensive mécanisée. Il est probable qu'il n'y pas d'invasion, mais selon les conditions écologiques locales des foyers de pullulation plus ou moins étendus au sein et à la périphérie desquels les essaims vont se déplacer dans un rayon limité.

Cependant, depuis le début du problème, en 1983, plusieurs faits ont contribué à faire croire à la présence d'une espèce fortement migratrice, se déplaçant inexorablement, année après année, vers l'est et en particulier vers les riches plantations de l'état de Goiás :

- l'apparition des zones de pullulations d'abord à l'ouest puis à l'est de l'état du Mato Grosso (même si certaines pullulations, apparues secondairement plus à l'ouest au niveau du Rondônia, ont été négligées ; des pullulations avaient également déjà été signalées à l'est, dans la région de Paranatinga, antérieurement à celles ayant fait parler d'elles à l'ouest, dans la région de la réserve des indiens Parecis) ;

- le caractère spectaculaire des vols (même s'ils n'ont rien de comparable avec ceux des espèces véritablement migratrices comme *Locusta migratoria* ou *Schistocerca gregaria* par exemple dans l'ancien monde, ou même *Schistocerca cancellata* en Argentine) ;



- l'absence d'expérience similaire au Brésil avec pour corollaire un manque de points de comparaison ;
- l'absence d'une méthodologie adéquate d'observation du comportement des essaims.

Cette hypothèse d'une migration importante et rapide vers l'est, mise en place dès 1983/84, a été reprise par les journaux et la télévision, amplifiée, elle est devenue une sorte de vérité première, admise depuis sans aucune démonstration ou preuve scientifique, alors même qu'elle contredisait les observations de terrain d'un certain nombre de personnes ayant vécu depuis longtemps sur la Chapada et connaissant bien les criquets. Elle va de plus à l'encontre des données de base de la climatologie de la région.

L'ampleur supposée du phénomène de migration (on a vu que l'on supposait que les essaims pouvaient avancer vers l'est à raison de 300 km par an) laissait planer une forte menace pour les autres états du Brésil et a été à l'origine d'une stratégie de lutte destinée à stopper l'avance vers l'est des essaims.

Plusieurs personnes interrogées (en général celles impliquées dans les opérations de lutte), nous ont affirmé que les essaims se déplaçaient vers l'est. Ce n'est qu'après une enquête plus poussée qu'elles ont convenu que cette direction était supposée d'après ce qu'ils avaient lu ou entendu à la radio ou à la télévision ou que leur propres observations avaient été "passées au moule" de la théorie officielle.

En règle générale, les personnes non impliquées dans les opérations de lutte mais ayant vécu longtemps sur la Chapada et connaissant les criquets de longue date nous ont donné une version très différente. Tout d'abord, ils étaient parfaitement conscients de l'ancienneté du phénomène et de son absence directe de relation avec l'agriculture. Ils nous ont ensuite indiqué un comportement de vol correspondant tout à fait à un nomadisme exploratoire pendant toute la saison sèche avec des directions de vols très variées fonctions de la direction du vent, les directions dominantes étant vers le sud, le nord ou l'ouest mais très rarement vers l'est. Ces indications sont conformes avec les données climatologiques de la région, les vents d'est étant très rares en saison sèche et les vents de nord et nord-est prédominants.

Pendant 10 ans on a donc brandi cette menace et pendant 10 ans les criquets n'ont jamais envahi l'état de Goiás. Ils sont restés au Mato Grosso, dans leurs zones traditionnelles de pullulation, celles en réalité que l'on connaît (maintenant) depuis le début du siècle.

Le seul avantage de cette menace est qu'elle a permis d'attirer en permanence l'attention sur ce problème acridien et d'attribuer le non envahissement du Goiás au succès des opérations de lutte. En réalité, si l'on ne peut nier l'intérêt des opérations de contrôle pour l'agriculture et l'élevage du Mato Grosso, l'espèce est restée cantonnée dans cet état, limitée dans son expansion vers l'est par des barrières naturelles : conditions écologiques favorables à sa reproduction (qui déterminent les limites naturelles des zones potentielles de pullulation au Mato Grosso) et direction des vents (qui ont globalement tendance à accumuler les essaims vers l'ouest de l'état, les déplacements massifs vers l'est étant beaucoup plus improbables).

Comment expliquer que la théorie d'une espèce fortement migratrice ait pu persister aussi longtemps ?

Il semble, tout d'abord, que le comportement de vol très spectaculaire de *R. schistocercoides* ait pu tromper jusqu'à présent les observateurs mal informés. Il est en effet possible, en restant au même endroit, d'assister pendant plusieurs heures voire pendant une journée entière au passage d'un essaim en vol. En cas de fortes pullulations et de présence d'un grand nombre d'essaims dans la même zone, le même phénomène peut se répéter au même endroit plusieurs jours de suite laissant les spectateurs d'un tel événement particulièrement impressionnés et persuadés que ce criquet est un insecte aux fortes capacités de migration.

Ensuite, il convient de remarquer que la prétendue migration vers l'est (rendue absolument impossible de par les caractéristiques aérologiques au cours de la saison sèche) a été essentiellement déduite de la découverte, successivement, de zones de pullulations d'abord vers l'ouest du Mato Grosso, ensuite de plus en plus orientales. On sait maintenant que l'espèce a de tout temps été répartie sur l'ensemble du Mato Grosso et que des zones de pullulation avaient dans le passé déjà été signalées aussi bien à l'ouest qu'à l'est de l'état. Il existe en réalité, très certainement, différentes zones privilégiées de pullulation pouvant fonctionner indépendamment les unes des autres en fonction des conditions écologiques locales. La découverte successive de diverses zones de pullulation de plus en plus vers l'est entre 1983 et 1985 correspond plus à une onde de sensibilisation au problème acridien qu'à une réelle migration vers l'est des essaims. Il faut par ailleurs remarquer que les premières signalisations, très médiatisées, ont été effectuées dans les zones de Campo Novo do Parecis, là où se trouvent les plus grandes fazendas et où avaient été réalisés les plus forts investissements agricoles. Il s'agissait donc de groupes financiers importants dont les investissements étaient menacés et qui avaient la taille et le poids pour faire parler du problème et exiger une solution immédiate. Par la suite, le problème vulgarisé par la presse, la télévision et les recherches s'étendant à l'ensemble de l'état, d'autres pullulations ont été signalées en d'autres zones. On a cru alors à une invasion de l'ensemble de l'Etat, "l'invasion" ayant pris son origine dans la réserve des Indiens Parecis, et menaçant bien évidemment (vu le rythme apparent de progression) les Etats voisins.

De là, la polémique sur les traitements dans les réserves indiennes, accusées d'être à l'origine des pullulations (tout spécialement la réserve des Indiens Parecis, mais également celle des Baikiri...). De là également, la stratégie de lutte postulant que chaque année des essaims risquaient de s'échapper de la réserve des Parecis et que, pour protéger les Etats voisins, il convenait de chercher à enrayer leur progression en effectuant des traitements tout d'abord dans la zone immédiatement à l'est (région de Campo Novo) puis dans celle de Paranatinga plus à l'est et située naturellement sur le chemin supposé des essaims.

Progressivement s'est ainsi échafaudée une théorie quant à l'origine et au développement de ces pullulations, théorie reposant essentiellement sur des *a priori*, d'une part (l'introduction de l'agriculture a modifié les biotopes acridiens et est responsable des pullulations ; le développement des zones cultivées a réduit les ennemis naturels et favorisé les pullulations...), sur des observations partielles mal interprétées, d'autre part (les essaims sont tous originaires de la réserve des Indiens Parecis ; les essaims progressent très rapidement vers l'est...). Ces *a priori* et ces observations fragmentaires et partiales ont été d'autant plus facilement acceptés qu'ils correspondaient à une sensibilité "écologique" largement répandue (et de laquelle la presse se faisait largement écho), considérant que les modifications apportées au milieu naturel ne pouvaient qu'avoir rompu un équilibre ancestral et être à l'origine du problème.

Dans ce contexte, on voit combien il était important d'apporter enfin des observations précises sur le comportement effectif de vol des essaims de *R. schistocercoides* et sur les capacités réelles de migration de l'espèce. En fait, c'est toute la stratégie initiale de lutte contre ce ravageur qui est remise en cause.

### 3.12. Conséquences sur la stratégie de lutte

Du fait des capacités de déplacement limitées des essaims, le problème est beaucoup plus local qu'il n'y paraissait jusqu'à présent. La conséquence en est que les agriculteurs doivent maintenant se sentir plus responsables et intervenir directement dans les opérations de contrôle qui ont pendant longtemps été réalisées par des services de l'Etat. Jusqu'à présent les agriculteurs étaient plutôt démotivés puisqu'ils pouvaient penser que toute action locale n'avait que peu d'effet, les essaims de criquets pouvant arriver de fort loin.

Nos résultats apportent pour la première fois des faits concrets permettant de justifier une stratégie de lutte préventive locale pouvant être conduite par les agriculteurs eux-mêmes avec de bonnes chances de succès. Les essaims envahissant les zones cultivées naissent de bandes larvaires ayant effectué tout leur développement dans des sites relativement proches. Il en découle que des actions localisées de lutte préventive (au voisinage des cultures à protéger) peuvent revêtir très certainement une grande efficacité pour faire baisser localement le niveau des populations acridiennes (Lecoq *et al.*, 1995). Cette lutte peut être conduite contre les essaims, mais surtout contre les bandes larvaires au niveau des biotopes de reproduction, donc largement hors des zones de cultures. Elle devrait avoir des conséquences durables et faire baisser significativement le niveau local des populations de criquet inquiétant les agriculteurs.

L'observation et la description objectives des déplacements des essaims de *R. schistocercoides* permettent de réviser une stratégie empirique et erronée, et confère aux agriculteurs l'espoir de tirer un profit réel des efforts de lutte rationnellement consentis.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARBONELL C. S., 1988. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), especie perjudicial para la agricultura en la region centro oeste de Brasil (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). *Boletim do Museu Nacional de Rio de Janeiro, Zoologia*, 318, 1-17.
- CASIMIR M. & BAMENT R.C., 1974. An outbreak of the Australian plague locust, *Chortoicetes terminifera* (Walk.), during 1966-67 and the influence of weather on swarm flight. *Anti-Locust Bulletin* 44.
- COSENZA G. W., CURTI J. B. & PARO H., 1990. Comportamento e controle do gafanhoto *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) no Mato Grosso. *Pesquisa agropecuaria brasileira*, Brasília, 25(2), 173-180.
- CURTI J. B. & BRITTO J. S., 1987. *National Program of locust control*. Ministério da Agricultura/SDSV. Brasília. 14 pp. [Doc. multigr.].
- FARROW R.A., 1977. Origin and decline of the 1973 plague locust outbreak in central western New South Wales. *Australian Journal of Zoology*, 25 : 455-489.
- FARROW R.A., 1979. Changes in the distribution and abundance of the migratory locust (*Locusta migratoria* L.) in Australia between 1973 and 1977 in relation to outbreaks. *CSIRO Aust. Div. Entomol. Rep.* 9.
- FARROW R.A., 1990. Flight and migration in Acridoids. In Chapman R.F. et Joern A. *Biology of grasshoppers*. John Wiley, New York, p. 227-314.
- GUNN D. L., PERRY F.C., SEYMOURT D.F.C., TELFORD T.M., WRIGHT E.N. & YEO D., 1948. Behaviour of the Desert Locust in Kenya in relation to aircraft spraying. *Anti-Locust Bulletin*, 3.
- HASKELL P.T., 1957. The influence of flight noise on behaviour in the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Journal of Insect Physiology*, 1 : 52-75.
- KENNEDY J.S. 1951. The migration of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). I. The behaviour of swarms. II. A theory of long range migrations. *Philosophical transactions of the Royal Society (B)*, 235 : 163-290.
- LAUNOIS-LUONG M.H. & LECOQ M. (en préparation). Sexual Maturation and Ovarian Activity in *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) [Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae] a Pest Locust of Mato Grosso State (Brazil).
- LECOQ M. & LAUNOIS-LUONG M.H., 1994. *Mission d'études sur Rhammatocerus schistocercoides (Rehn, 1906) au Mato Grosso (août/octobre 1994)*. D. 499, CIRAD-PRIFAS : Montpellier (France). 60 p. [Doc. multigr.].
- Lecoq M. & Pierozzi Jr, I., 1994. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil. Essai de synthèse bibliographique. CIRAD : Montpellier (France). 89 p.

- LECOQ M. & PIEROZZI JR I., 1994. Les stades larvaires de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) [Orthop. Acrididae Gomphocerinae], criquet ravageur de l'état du Mato Grosso, au Brésil. *Bulletin de la société entomologique de France*, 99(5) : 525-535.
- LECOQ M. & PIEROZZI JR I., 1994. Le criquet ravageur du Mato Grosso, *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906). Rapport de la cinquième mission d'étude sur le terrain en avril/mai 1994. D. 491, CIRAD-GERDAT-PRIFAS : Montpellier (France). 36 p. [Doc. multigr.]
- LECOQ M. & PIEROZZI JR I., 1995. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) Locust Outbreaks in Mato Grosso (Brazil) a long-standing phenomenon. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, 2 : 45-53.
- LECOQ M. & PIEROZZI Jr. I., 1996 (sous presse). Chromatic Polymorphism and Geophagy Two Outstanding Characteristics of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) Grasshoppers in Brazil [Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae]. *Journal of Orthoptera research*.
- LECOQ M., MIRANDA E. E. DE & PIEROZZI Jr. I., 1996 (sous presse). Vers une nouvelle stratégie de lutte contre *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) au Brésil. In : KRALL S. et BA DIALLO D. (Eds) *New Strategies in Locust Control*. Birkhäuser Vlg, Basel.
- MIRANDA E. E. DE, PIEROZZI JR. I., BATISTELLA M., DURANTON J.-F. & LECOQ M., 1994. Static and dynamic cartographies of the biotopes of the grasshopper *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) in the state of Mato Grosso, Brazil. In *International Symposium on Resource and Environmental Monitoring (International Society for Photogrammetry and Remote Sensing), ECO'RIO, Rio de Janeiro, Brazil, 26-30 septembre 1994*. Proceedings 30(7b) : 67-72. (São José dos Campos, Brazil National Institute of Space Research).
- NIMER E., 1989. *Climatologia do Brasil*. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 422 p.
- RAINEY R.C., 1963. Meteorology and the migration of Desert Locusts. Applications of synoptic meteorology in locust control. *Anti-Locust Memoire* n° 7 : x + 115 pp. Also as World meteorological Organization, Technical Note n° 54 x + 115 p.
- REID D.G., WARDHAUGH K.G. & ROFFEY J., 1979. Radar studies of insect flight at Benalla, Victoria in February 1974. *CSIRO Div. Entomol. Rep.* 16.
- UVAROV B.P., 1977. *Grasshoppers and locusts*. Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London. 613 p.
- WALOFF Z., 1972. Orientation in flying locusts (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in migrating swarms. *Bulletin of Entomological Research*, 62 : 1-72.
- WALOFF Z. & RAINEY R.C., 1951. Field studies on the factors affecting the displacement of desert locust swarms in eastern Africa. *Anti-Locust Bulletin*, 9.



## ANNEXE I

Analyse des photos d'essaims (méthode de GUNN *et al.*, 1948)

## Estimation de la distance d'un criquet :

$$(1) D = Lfm / i'$$

D	distance des criquets par rapport à l'objectif
L = 4 cm	taille du criquet de la tête à l'extrémité de l'abdomen
f = 21 cm	focale de l'appareil photographique
m = 8,3	rapport d'agrandissement négatif / papier
i'	taille des criquets sur la photo

i' (cm)	D (m)	D (mètres) valeur approchée
1	7.0	7
0.9	7.8	8
0.8	8.7	9
0.7	10.0	10
0.6	11.6	12
0.5	13.9	14
0.4	17.4	17
0.3	23.2	23
0.2	34.9	35
0.1	69.7	70

## Superficie couverte par la photo en fonction de la distance par rapport à l'objectif :

$$(2) A = aD^2 / f^2 \text{ m}^2$$

A	superficie couverte par la photo
a = 600 cm <sup>2</sup>	format du tirage papier
f = 0,21 m	focale de l'objectif Angénieux 21 cm
m = 8,3	agrandissement négatif / tirage papier
D	distance par rapport à l'objectif

D (m)	A (m <sup>2</sup> )
7	0.98
8	1.26
9	1.60
10	1.97
12	2.84
14	3.87
17	5.71
23	10.45
35	24.19
70	96.77

## Résultats des mesures sur photographies :

Schéma d'analyse de la photographie d'un essaim :

A1	B1	C1	D1	E1	F1
A2	B2	C2	D2	E2	F2
A3	B3	C3	D3	E3	F3
A4	B4	C4	D4	E4	F4

B1, B2 = différentes zones de l'image selon schéma ci-dessous

(la zone 4 ne peut être analysée, les criquets se confondant avec la végétation)

Résultats des mesures :

Zones	Taille des criquets sur la photo en mm										Total
	1-1,9	2-2,9	3-3,9	4-4,9	5-5,9	6-6,9	7-7,9	8-8,9	9-9,9	10et +	
B1	66	25	10	3	1		1				106
B2	140	20	11	7						1	179
B3	283	16	3	3			1				306
C1	88	17	5		1	1					112
C2	174	20	1	1	1				1		198
C3	269	24	5	5	1						304
D1	68	26	5	2	1						102
D2	210	18	6	1	2	2					239
D3	279	21	9	1	2		1	1			314
Total	1577	187	55	23	9	3	3	1	1	1	1860

Les criquets de taille inférieure à 1mm sur la photo (distance supérieure à 70m) demeurent indiscernables.

Calcul de la densité de criquets en vol :

i' (cm)	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	
D (m)	70	35	23	17	14	12	10	9	8	7	
S (cm <sup>2</sup> )	96,77	24,19	10,45	5,71	3,87	2,84	1,97	1,60	1,26	0,98	
Bornes	35-70	23-35	17-23	14-17	12-14	10-12	9-10	8-9	7-8	< 7	
V	1539,5	162,1	40,4	12,7	6,2	4,7	1,8	1,5	1,3	4,6	1818
n	1577	187	55	23	9	3	3	1	1	1	1860
N	4205	499	147	61	24	8	8	2,7	2,7	2,7	4960
N/V	2,73	3,08	3,64	4,80	3,87	1,70	4,44	1,80	2,08	0,59	2,73

Bornes = bornes des classes de distance par rapport à l'observateur en mètres

V = volume d'air délimité par chaque borne (en m<sup>3</sup>)

n = nombre de criquet sur les surfaces échantillonnées (9 zones)

N = nombre de criquet pour l'ensemble de la photographie (24 zones) (x 24/9)

N/V = nombre de criquets par mètre cube

Autres symboles : cf. plus haut

Soit une densité moyenne de 2,73 criquets par mètre cube ; la plus faible densité pour les distances rapprochées ( $i'=1,0$ ) est sans doute la conséquence de la perturbation apportée par l'observateur.

Les calculs peuvent être refaits en fonction de la hauteur de vol en distinguant les zones 1, 2 et 3 (4 n'a pas été considérée car cette zone comporte une surface de sol importante sur laquelle les criquets sont difficilement discernables).

Zone 1 : 1,41 criquet / mètre cube.

i' (cm)	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	
D (m)	70	35	23	17	14	12	10	9	8	7	
S (cm <sup>2</sup> )	96,77	24,19	10,45	5,71	3,87	2,84	1,97	1,60	1,26	0,98	
Bornes	35-70	23-35	17-23	14-17	12-14	10-12	9-10	8-9	7-8	< 7	
V	1539,5	162,1	40,4	12,7	6,2	4,7	1,8	1,5	1,3	4,6	1818
V1	384,8	40,5	10,1	3,2	1,6	1,2	0,45	0,38	0,33	1,15	455
n1	222	68	20	5	3	1	1	0	0	0	320
N1	444	136	40	10	6	2	2	0	0	0	640
N1/V1	1,15	3,36	3,96	3,13	3,75	1,67	4,44	0	0	0	<b>1,41</b>

$N1/n1 = 2$  (3 zones sur 6 étudiées).

Zone 2 : 2,71 criquets par mètre cube.

i' (cm)	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	
D (m)	70	35	23	17	14	12	10	9	8	7	
S (cm <sup>2</sup> )	96,77	24,19	10,45	5,71	3,87	2,84	1,97	1,60	1,26	0,98	
Bornes	35-70	23-35	17-23	14-17	12-14	10-12	9-10	8-9	7-8	< 7	
V	1539,5	162,1	40,4	12,7	6,2	4,7	1,8	1,5	1,3	4,6	1818
V2	384,8	40,5	10,1	3,2	1,6	1,2	0,45	0,38	0,33	1,15	455
n2	524	58	18	9	3	2	0	0	1	1	616
N2	1048	116	36	18	6	4	0	0	2	2	1232
N2/V2	2,72	2,86	3,56	5,63	3,75	3,33	0	0	6,06	1,74	<b>2,71</b>

Zone 3 : 4,06 criquets par mètre cube.

i' (cm)	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0	
D (m)	70	35	23	17	14	12	10	9	8	7	
S (cm <sup>2</sup> )	96,77	24,19	10,45	5,71	3,87	2,84	1,97	1,60	1,26	0,98	
Bornes	35-70	23-35	17-23	14-17	12-14	10-12	9-10	8-9	7-8	< 7	
V	1539,5	162,1	40,4	12,7	6,2	4,7	1,8	1,5	1,3	4,6	1818
V3	384,8	40,5	10,1	3,2	1,6	1,2	0,45	0,38	0,33	1,15	455
n3	831	61	17	9	3	0	2	1	0	0	924
N3	1662	122	34	18	6	0	4	2	0	0	1848
N3/V3	4,32	3,01	3,37	5,63	3,75	0	8,89	5,26	0	0	<b>4,06</b>

Conclusion : la densité moyenne est de 2,73 criquets par mètre cube ; cette densité est plus faible dans la couche supérieure de l'essaim (1,41 criquet/m<sup>3</sup>) que dans les couches moyenne (2,71 criquets par mètre cube) et inférieure (4,06 criquets par mètres cube). Il s'agit de valeurs maximales observées, la densité ayant été calculée sur l'un des vols les plus denses.

### Résumé des résultats :

Bornes (en m)	35-70	23-35	17-23	14-17	12-14	10-12	9-10	8-9	7-8	< 7	Total
Essaim dans son ensemble :											
d (global)	2,73	3,08	3,64	4,80	3,87	1,70	4,44	1,80	2,08	0,59	2,73
Couches supérieure, moyenne et inférieure de l'essaim :											
d (sup.)	1,15	3,36	3,96	3,13	3,75	1,67	4,44	0	0	0	1,41
d (moy.)	2,72	2,86	3,56	5,63	3,75	3,33	0	0	6,06	1,74	2,71
d (inf.)	4,32	3,01	3,37	5,63	3,75	0	8,89	5,26	0	0	4,06

D	<7	7-8	8-9	9-10	10-12	12-14	14-17	17-23	23-35	35-70	Total
d (global)	0,58	2,02	1,75	4,44	1,67	3,75	4,80	3,63	3,08	2,73	2,73
d (sup.)	0	0	0	4,44	1,67	3,75	3,13	3,96	3,36	1,15	1,41
d (moy.)	1,74	6,06	0	0	3,33	3,75	5,63	3,56	2,86	2,72	2,71
d (inf.)	0	0	5,26	8,89	0	3,75	5,63	3,37	3,01	4,32	4,06

D, distance par rapport à l'observateur en mètre

d, densité de criquets par mètre cube (global, pour l'ensemble de l'essaim; sup., moy. et inf., dans les couches supérieure, moyenne et inférieure).