id. 1420

Deux caractéristiques remarquables de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) au Brésil [*Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae*] : polymorphisme chromatique et géophagie.

par

M. LECOQ & I. PIEROZZI Jr.

Document 523

CE
CIRAD-GERDAT-PRIFAS
NMA/EMBRAPA

Montpellier, juin 1995

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES SIGLES II

RÉSUMÉ III

REMERCIEMENTS III

TABLE DES MATIÈRES V

INTRODUCTION 1

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES 2

2. DISCUSSION ET CONCLUSION 8

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 11

* *
*

INTRODUCTION

Rhammatocerus schistocercoides (Rehn, 1906) est un criquet ravageur de l'Etat du Mato Grosso, au Brésil (CARBONELL, 1988; COSENZA *et al.*, 1990). Signalée initialement uniquement dans cet Etat et des régions voisines, l'espèce semble en réalité être largement répartie dans les régions de savanes péri-amazoniennes d'Amérique du Sud. En effet, elle a été signalée récemment, bien qu'en faibles densités, du Pérou, du Costa Rica, d'Uruguay (AMEDEGNATO, c.p. 1995), de Colombie (collections du NRI) et de l'état du Rio Grande do Sul au Brésil (BARRIENTOS, 1992).

Cette espèce, au comportement grégaire manifeste, forme des bandes larvaires denses ainsi que des essaims à l'état imaginal. Ses zones de pullulations s'étendent d'est en ouest du Mato Grosso, couvrant une région connue sous le nom de Chapada dos Parecis (s.l.). Bien que parfois évoqué, un phénomène de transformation phasaire n'a, à ce jour, pas été démontré (LECOQ & PIEROZZI Jr., 1994a).

Ce criquet possède un cycle univoltin. Les pontes sont déposées fin septembre et en octobre. Les éclosions ont lieu en octobre et novembre. Le développement larvaire dure presque six mois et les mues imaginales se déroulent en avril. Les imagos passent la saison sèche à l'état immature, nomadisant localement au gré des vents pendant plusieurs mois avant de commencer leur maturation sexuelle à l'approche de la saison des pluies, à partir de la fin du mois d'août (LECOQ & PIEROZZI Jr., 1994a,b ; LAUNOIS-LUONG & LECOQ, 1995).

Décrit par REHN dès 1906, ce criquet n'est venu au premier plan de l'actualité que depuis une dizaine d'années, suite à la colonisation et à la mise en valeur de ses aires traditionnelles de reproduction et de pullulation, au Mato Grosso, par des immigrants venant essentiellement du sud du Brésil. Contrairement à l'opinion généralement en vigueur, nos recherches récentes ont montré que ces pullulations étaient anciennes et nullement liées au développement agricole accéléré des zones concernées à partir des années 80 (LECOQ & PIEROZZI Jr., 1995). C'est simplement l'importance économique prise par ce criquet qui est récente.

Une redescription de l'espèce a été réalisée récemment par CARBONELL (1988). *R. schistocercoides* est une espèce très polymorphe. De nombreux types pigmentaires peuvent être reconnus chez les imagos (CARBONELL, 1988 ; LAUNOIS, 1984 ; DURANTON et LAUNOIS-LUONG, 1988 ; COSENZA *et al*, 1990 ; LECOQ & PIEROZZI, 1994a). Certains individus sont de couleur marron clair uniforme. Quelques uns sont plus foncés avec des taches sur les élytres plus marquées. De larges taches noires peuvent être présentes sur la tête et les parties latérales du pronotum (comme dans le cas de l'exemplaire type). La partie supérieure de la région tête-pronotum peut être uniformément marron ou présenter, avec une intensité variable, une bande claire située entre deux bandes plus foncées. Des bandes foncées transversales peuvent exister sur la partie supérieure du fémur postérieur chez les exemplaires les plus mélanisés.

Une caractéristique pigmentaire remarquable, retrouvée chez tous les individus, est la couleur de la face interne des fémurs postérieurs qui est bleu intense dans les deux tiers à partir de la base et rouge-orange dans le tiers apical. Ces colorations vives se retrouvent au niveau du tibia postérieur, rouge-orange dans sa partie basale et bleu vif dans sa partie apicale. Cette coloration a vraisemblablement une fonction protectrice vis-à-vis d'éventuels prédateurs (ainsi que suggéré par DEARN, 1990, pour de telles colorations). En effet, nous avons observé très fréquemment, sur le terrain, des guêpes prédatrices (*Pryonix thomae* Fabricius, 1775 [*Hym. Sphecidae*]) chassant au dessus d'essaims de criquets posés au sol. L'approche de la guêpe, qui se fait en général par l'arrière du

criquet, provoque immanquablement de la part de ce dernier une levée rapide des pattes postérieures offrant au regard de la guêpe les teintes vives, bleu et orange, de leur face interne.

Dans toute la série examinée par CARBONELL, il y a seulement un exemplaire possédant la région faciale de la tête, les carènes latérales et les parties latérales de la métazone du pronotum de couleur vert clair. Cette couleur est absente chez tous les autres exemplaires examinés. Un pourcentage notable d'individus verts est cependant signalé par plusieurs auteurs. Assez fréquemment des larves vertes peuvent être observées, même au sein de bandes larvaires, dans des proportions cependant assez faibles, de l'ordre de quelques pour-cent. Chez les imagos, nous avions déjà noté que ce pourcentage d'individus "verts" (ou partiellement verts) semble varier considérablement d'une population à l'autre, sans qu'il soit possible de trouver une explication satisfaisante (LECOQ & PIEROZZI, 1994a). L'espèce n'ayant qu'une seule génération par an, on ne pouvait invoquer un polymorphisme saisonnier à l'égal de ce qui existe, par exemple, chez *Locusta migratoria* L. et de nombreux autres acridiens, où les individus de teinte verte sont majoritaires en saison des pluies alors que ce sont les individus bruns qui sont dominants en saison sèche.

En conséquence, nous nous sommes attachés à suivre de plus près, sur le terrain, la pigmentation des populations imaginales de *R. schistocercoides*, cherchant en particulier à la relier aux conditions écologiques et à l'état physiologique des populations.

Des recherches de terrain entreprises dans les zones de pullulation de ce criquet au Mato Grosso, entre 1992 et 1994, nous ont montré que la pigmentation verte n'était pas aussi rare que les données de la littérature (en particulier la description de CARBONELL) pouvaient le laisser croire et que les pourcentages respectifs d'individus verts et bruns évoluaient dans le temps, au sein des imagos d'une même génération, selon des modalités tout à fait originales.

Par ailleurs, à l'occasion de ces travaux, un comportement " alimentaire " tout à fait extraordinaire, de type géophagie, a été observé chez cet acridien. Il nous a paru mériter d'être rapporté.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des échantillons d'imagos de *R. schistocercoides* ont été prélevés régulièrement, tous les quinze jours en général, en diverses localités de la Chapada dos Parecis, au Mato Grosso, au sein de populations imaginales en essaim. Au cours du mois de septembre, période clé pour l'évolution de la pigmentation, des échantillonnages ont été effectués tous les jours.

La pigmentation a été notée en prenant en compte les catégories suivantes (Figure 1) :

B : pour les individus de teinte générale brune, sans aucune trace de coloration verte

V1 : coloration verte limitée à la région fasciale de la tête

V2 : identique à V1, la coloration verte s'étend, en plus, sur les parties latérales et/ou dorsale du pronotum

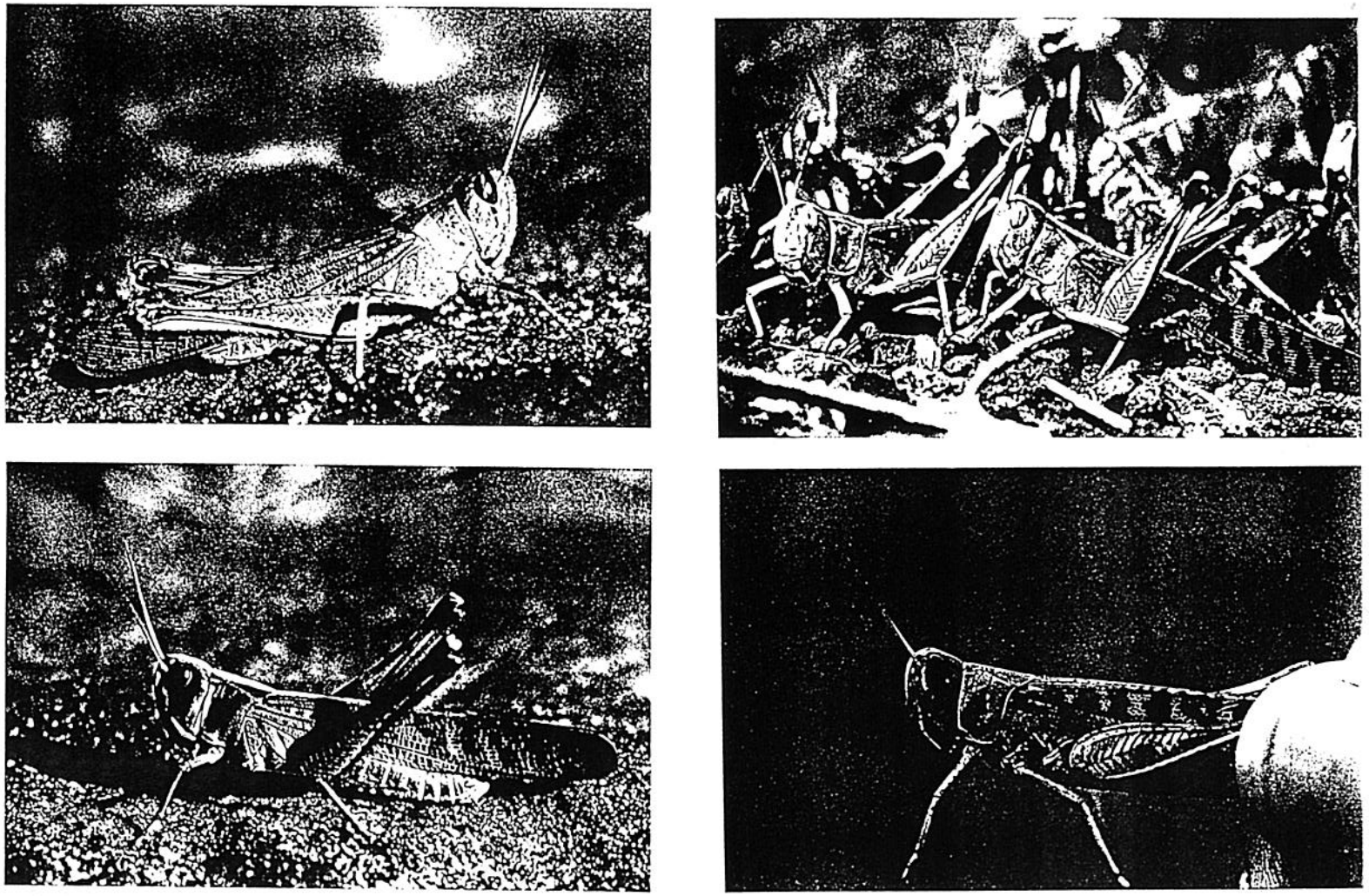

Fig. 1. — Différents types pigmentaires chez *Rhammatocerus schistocercoides*.

V3 : identique à V2, mais en plus la coloration verte s'étend à tout ou partie des épimérites et épisternites méso et métathoraciques, à l'aire anale des élytres ainsi que sur l'aire comprise entre les carènes supéro-interne et supéro-externe des fémurs postérieurs.

Il est rare d'avoir des individus présentant une extension plus grande des parties vertes. Par ailleurs, la présence ou l'absence des larges taches noires céphaliques et pronotales a également été notée. La pigmentation doit être examinée sur des individus fraîchement capturés car la coloration verte s'altére rapidement après la mort des individus qui peuvent paraître alors entièrement bruns. Ceci est particulièrement vrai lorsque les taches vertes sont minimes (V1 et V2).

Au total, 3673 individus ont été examinés entre novembre 1992 et octobre 1994.

Le cycle biologique a, parallèlement, été étudié par échantillonnages réguliers sur le terrain. Ce cycle ayant été identiques en 1992, 1993 et 1994 (mêmes dates de mue imaginale en particulier...), les résultats ont été cumulés sur ces trois années. Les observations comportementales ayant trait à la géophagie de cette espèce ont été réalisées à l'occasion de ces études de terrain, en diverses localités et à différentes dates.

• Résultats

— Polychromatisme

Le pourcentage d'individus présentant des taches noires pronotales est de 13,3 % ± 5,6 pour l'ensemble des populations étudiées. Il est de 12,0 % chez les mâles et de 13,8 % chez les femelles. Ce pourcentage reste constant (aux fluctuations aléatoires liées à l'échantillonnage près) tout au long de la vie des imagos. Le pourcentage d'individus "verts" suit, par contre, une évolution tout à fait différente.

La figure 2 constitue une synthèse des observations réalisées en 1992, 1993 et 1994. Le mois de septembre y est privilégié de façon à faire ressortir les modifications importantes de pigmentation qui se produisent durant cette période.

Les populations de jeunes imagos apparaissant au mois d'avril comportent plus de 95 % d'individus à téguments entièrement bruns. Les 5 % restants présentent des traces plus ou moins étendues de pigmentation verte. Le pourcentage d'individus bruns se maintient sensiblement identique pendant une grande partie de la saison sèche.

A l'approche de la saison des pluies, à la fin du mois d'août et en septembre, on note une évolution rapide des pourcentages des différentes catégories pigmentaires. Les imagos verdissent progressivement.

Ce verdissement est d'abord visible au niveau du front (classe V1). Début septembre, le pourcentage d'individus V1 passe de quelques pour-cent à environ 30-40 %. Puis le verdissement gagne les parties latérales postérieures du pronotum, voire l'ensemble du pronotum avec l'apparition massive d'individus V2 à partir, environ, du 18 septembre. Le pourcentage d'individus V2 se maintient aux environ de 50-60 % jusqu'à la fin du mois. Le verdissement s'étend ensuite aux épisternites et épimérites méso et métathoraciques et finalement - chez les individus les plus verts (V3) - gagne l'aire anale des élytres ainsi que l'aire comprise entre les carènes supéro-interne et supéro-externe des fémurs postérieurs. Dans le courant du mois d'octobre, ce sont les individus de classe 3 qui deviennent très largement majoritaires avec 90 à 95 % de la population à la fin de ce mois. Ce pourcentage se maintient jusqu'à la disparition des derniers imagos en novembre.

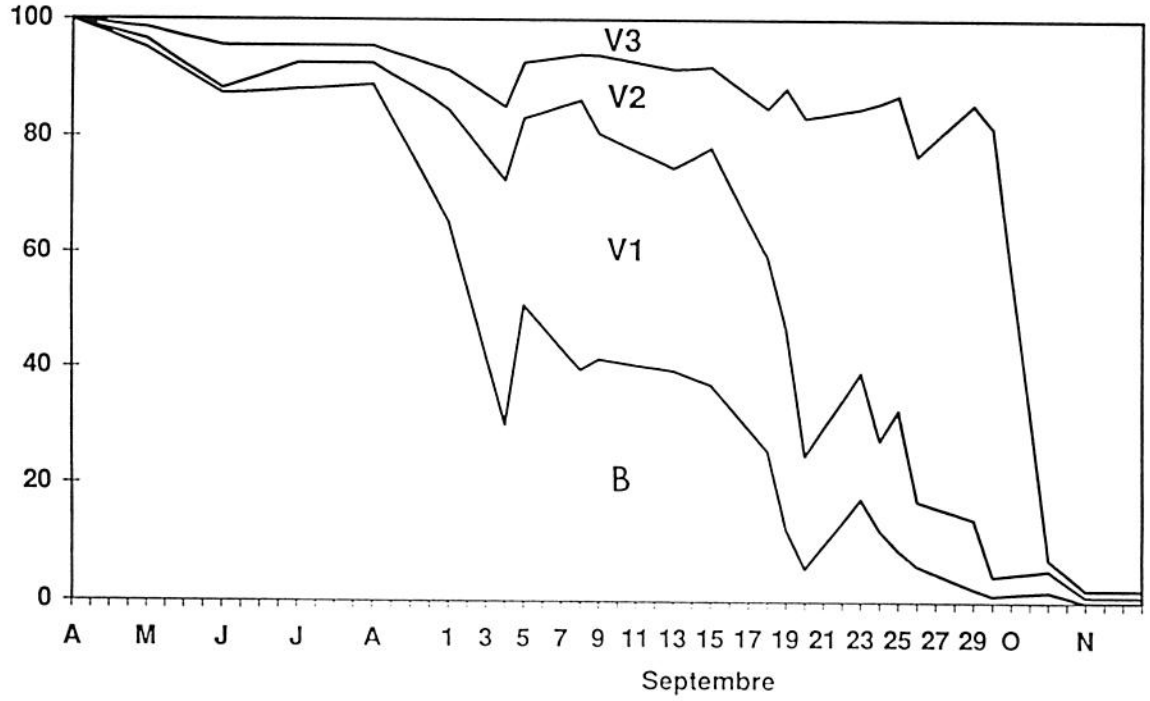

Fig. 2. — Evolution de la pigmentation imaginale au cours d'une même génération (synthèse des données obtenues en 1992, 1993 et 1994).
B individus entièrement marrons
V1, V2, V3 individus présentant une pigmentation verte plus ou moins étendue (voir texte)

Finalement, au sein d'une même génération, les pourcentages respectifs d'individus entièrement marron et d'individus présentant une pigmentation verte étendue s'inversent entre la mue imaginale, en avril, et la fin de la période reproductive, en octobre et novembre. Le même phénomène a été observé en 1992, 1993 et 1994.

Ce passage rapide du brun au vert au cours du mois de septembre s'effectue parallèlement à la maturation sexuelle de la population (Figure 3). Les imagos, qui étaient restés immatures depuis leur mue imaginale à la mi-avril, commencent leur maturation à la fin du mois d'août. La vitellogénèse de l'ovocyte 1 s'effectue pendant tout le mois de septembre et la première ponte a lieu à la fin de ce mois. Le dépôt massif des premières oothèques est réalisé, en 1994 (année étudiée plus précisément), en l'espace de quelques jours entre le 28 et le 30 septembre. Ces deux phénomènes, maturation sexuelle et verdissement, paraissent globalement liés à l'arrivée de la saison des pluies, sans que les précipitations constituent le facteur déclenchant de la levée de diapause imaginale.

En effet, nous avons pu montrer que le déterminisme du processus de maturation chez *R. schistocercoides* est vraisemblablement photopériodique (LAUNOIS-LUONG & LECOQ, 1995). La saison sèche doit être passée à l'état de diapause induite par la réduction de la durée du jour en avril et mai au moment de la mue imaginale. La reprise du développement ovarien débute dès la fin du mois d'août, en pleine saison sèche. Ainsi, en 1994, les premières pluies n'ont commencé que le 6 septembre alors que le reverdissement des imagos et la maturation sexuelle avaient déjà débuté en pleine période sèche, à la fin du mois d'août. Avant les premières pluies, le 4 septembre, le pourcentage d'individus verts est déjà de l'ordre de 50 % et 20 % des femelles ont déjà commencé à effectuer leur vitellogénèse.

Il est donc vraisemblable que les deux phénomènes - maturation sexuelle et verdissement - soient sous dépendance photopériodique et surviennent régulièrement chaque année aux mêmes dates. Il doivent évidemment correspondre à une adaptation de l'espèce à l'approche de la saison des pluies qui, statistiquement, a un maximum de probabilités de commencer en septembre, même s'il existe une importante variabilité interannuelle.

– Géophagie

L'alimentation de *R. schistocercoides* est essentiellement constituée de graminées naturelles des zones de *cerrado* et de *campo-cerrado* (COSENZA *et al*, 1990). Les dégâts sont surtout importants sur les cultures de riz, de maïs, de canne à sucre ainsi que sur les pâturages naturels. Sur le soja, principale production agricole du Mato Grosso, il y a plus déprédation que consommation proprement dite.

Nos observations de prise de nourriture dans la nature confirment que *R. schistocercoides* consomme régulièrement les graminées sauvages, aussi bien les parties vertes que les parties sèches, même lorsqu'il en a le choix. A une occasion, un individu a été observé consommant des termites. Par contre, à de nombreuses reprises, nous avons pu noter un comportement alimentaire tout à fait original consistant dans la consommation de sable et de terre en quantités importantes.

Des imagos ont souvent été observés, soit individuellement soit par groupes de plusieurs dizaines d'individus, rassemblés au sol, l'abdomen relevé, la tête inclinée vers l'avant, les mandibules raclant et fouillant le sol. Dans cette posture, les imagos consommaient des particules de sable ou de terre. La place occupée par les ailés est alors rapidement couverte d'un mélange de fèces végétales et de fèces de sable et de terre, ces dernières pouvant représenter le tiers du total. Certaines fèces sont composites, constituées pour partie de fragments végétaux et pour partie de terre. On a l'impression, à l'observation directe, d'un véritable "banquet de sable" que les participants paraissent particulièrement apprécier.

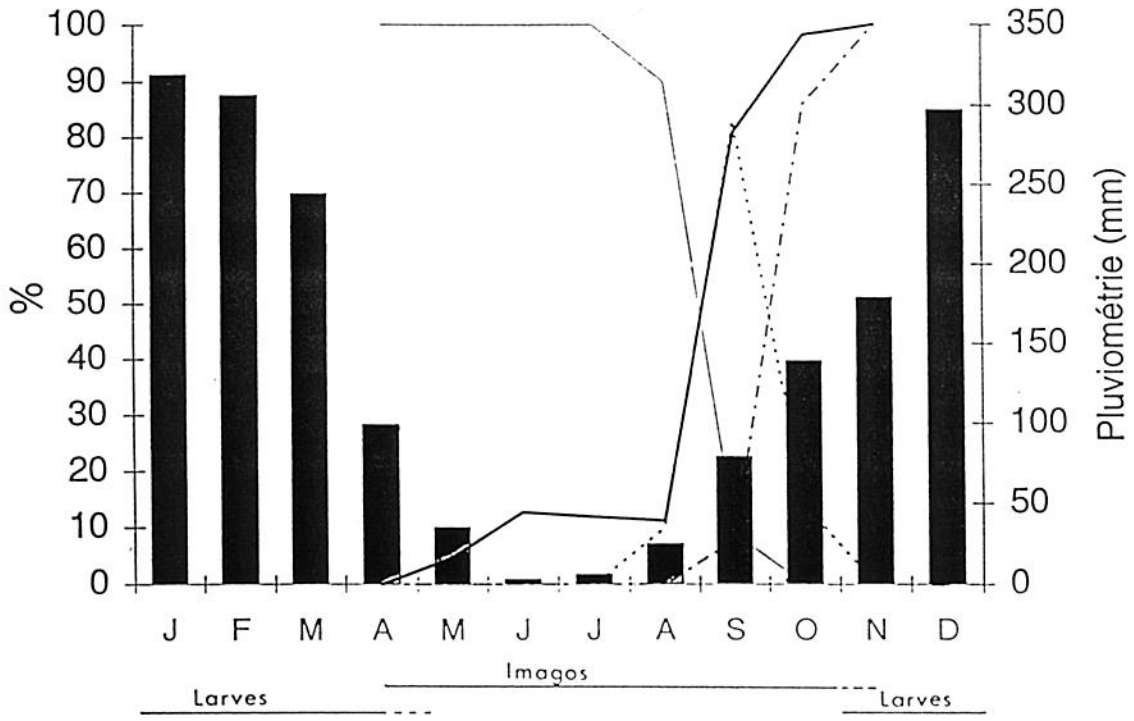

Fig. 3. — Evolution comparée du pourcentage d'imagos verts et de la maturation sexuelle de la population

——— imagos verts (classes V1, V2 et V3 confondues)

—— femelles immatures

- - - - - femelles nullipares en vitellogénèse

— — — femelles pares

Larves : période de présence des larves

Imagos : période de présence des imagos

Histogramme : pluviométrie en mm (moyennes mensuelles pour la période 1983-93 à la station de la société COPRODIA, commune de Campo Novo do Parecis, MT, Brésil)

Ce comportement géophage n'est pas exceptionnel chez cet acridien. Il a été fréquemment observé en diverses localités et à diverses saisons, aussi bien en début de saison des pluies, chez des populations imaginales âgées de quelques mois, qu'en pleine saison sèche chez des populations plus jeunes. Par ailleurs, même en l'absence d'imagos, de telles concentrations de fèces de terre ont été fréquemment observées au sol, alors même que ces fèces sont particulièrement fragiles, se désagrégent très facilement au toucher, et disparaissent naturellement sous l'influence du vent ou de la pluie.

Dans tous les cas, le sol était sec en surface et les imagos avaient à leur disposition des ressources végétales apparemment adéquates à proximité immédiate (graminées

natives du cerrado présentant un pourcentage important de parties vertes, canne à sucre...). Il ne s'agit donc pas d'un comportement de substitution mais d'un comportement normal de l'espèce, même lorsque des ressources alimentaires favorables sont disponibles.

Il est vraisemblable que de fines radicelles sont également consommées de cette manière, mais la plupart du temps il semblait bien que les imagos observés consommaient uniquement de la terre. A l'examen stéréomicroscopique, les fèces de sable ou de terre ne présentent presque pas de débris végétaux (à l'exclusion bien sûr des fèces mixtes mi-sable/mi-graminées). L'ensemble reste constitué essentiellement de fines particules de sol. Tout juste a-t-on pu parfois y découvrir quelques très rares fragments de racines.

2. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les données accumulées pendant plus de deux années de travaux de terrain sur la pigmentation des imagos de *Rhammatocerus schistocercoides* montrent que cette espèce présente une variabilité pigmentaire beaucoup plus importante que ce que pouvait laisser penser les descriptions effectuées jusqu'à ce jour par différents auteurs n'ayant eu chacun à leur disposition qu'un nombre limité d'exemplaires.

La pigmentation verte apparaît comme beaucoup plus fréquente que ce qui était supposé jusqu'à présent. En réalité, le pourcentage d'individus verts - ou présentant certaines parties du tégument teintées de vert - varie saisonnièrement en relation avec la phénologie des populations et leur état de maturité sexuelle.

Les observations réalisées - presque journellement à certaines périodes clés du cycle biologique - montrent qu'**au cours d'une génération, les mêmes individus passent progressivement du brun au vert**. Le changement le plus important se situe au cours du mois de septembre et s'effectue parallèlement à la maturation sexuelle de la population. Des phénomènes analogues sont observés en particulier chez *Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775) où la maturation, chez les individus grégaires, s'accompagne d'un passage d'une coloration générale rose à une coloration jaune vif (NORRIS, 1954). De telles modifications pigmentaires liées à la maturation sexuelle sont également connues chez d'autres espèces acridiennes, locustes comme sauteriaux (UVAROV, 1966). Cependant, un passage du brun au vert - chez des individus d'une même génération au cours de leur vie imaginale - ne semble pas, à notre connaissance, avoir été signalé par ailleurs. Cette modification, bien que paraissant indépendante de l'arrivée des pluies, doit correspondre à une adaptation à l'évolution saisonnière de l'environnement de l'acridien et, en particulier, du degré de verdure de la végétation. La livrée brune des imagos effectuant leur mue imaginale en fin de saison des pluies, en avril, les préadapte à se dissimuler dans la végétation couleur paille de saison sèche. Inversement, le passage de ces mêmes imagos du brun au vert en fin de saison sèche/début de saison des pluies leur permet d'être mieux dissimulé dans la végétation en court de reverdissement de celle-ci. en septembre et octobre.

La géophagie notée chez *R. schistocercoides* paraît également tout à fait originale. On a déjà signalé des acridiens mangeant quelques grains de sable, mais d'une façon anecdotique et très limitée (JAGO, c.p.). DURANTON (c.p.) rapporte également que certains individus de Criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria*, sont parfois trouvés - en l'absence de végétation - avec le tube digestif remplit de sable. Le phénomène signalé ici très différent puisque, dans tous les cas observés, les imagos avait une végétation propice à proximité. Par ailleurs, l'ampleur du phénomène est telle que l'on peut véritablement parler de géophagie. La signification d'un tel comportement demeure inconnue et mériterait bien évidemment d'être recherchée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARRIENTOS L. L., 1992. *Final report of mission on grasshoper control in Rio Grande do Sul. Brazil (5 novembre 91 - 31 january 92).* FAO/TCP/BRA/0152, Food and agriculture organization of the United nations (FAO), Rome. 15p. [Doc. multigr.]

CARBONELL C. S., 1988. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), especie perjudicial para la agricultura en la region centro oeste de Brasil (*Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae*).*Bol. M*us. *Nac. Rio J. Zool.*, 318:1-17.

COSENZA G. W., CURTI J. B. et PARO H., 1990. Comportamento e controle do gafanhoto *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) no Mato Grosso. *Pesq. agropec. bras.*, Brasilia, 25(2):173-180.

DEARN J. M., 1990. Color pattern polymorphism. In CHAPMAN R. F. et JOERN A., *Biology of grasshoppers*, p. 517-549. John Wiley & Sons, New York.

DURANTON J.F. & LAUNOIS-LUONG M.H., 1987. *Rapport de mission consultative auprès du CNPDA du 16 juillet au 4 septembre 1987. Inventaire floristique, acridologique et écologique de Fernando de Noronha. Prospections acridiennes au Rondônia et avancement des travaux en écologie opérationnelle.* CIRAD-PRIFAS (Montpellier). D.262. 92 p. [Doc. multigr.]

LAUNOIS M., 1984. *Introduction à l'étude des pullulations du criquet ravageur* Rhammatocerus pictus *(Bruner, 1900) (*Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae*) au Mato Grosso (Brésil).* Montpellier, France, CIRAD/PRIFAS. 26 p. [Doc. multigr.]

LAUNOIS-LUONG M.H. & LECOQ M., 1995. *Maturation sexuelle et fonctionnement ovarien de* Rhammatocerus schistocercoides *(Rehn, 1906) [Orthoptères, Acrididae, Gomphocerinae], acridien ravageur de l'état du Mato Grosso (Brésil).* D.508, CE / CIRAD-GERDAT-PRIFAS / EMBRAPA-NMA, Montpellier. 14 p. [Doc. multigr.]

LECOQ M. & PIEROZZI Jr. I., 1994a. Rhammatocerus schistocercoides *(Rehn 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil. Essai de synthèse bibliographique.* CCE / CIRAD-GERDAT-PRIFAS / EMBRAPA-NMA, Montpellier. 89 p.

LECOQ & PIEROZZI Jr. I. 1994b. 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): 447-558.

LECOQ M. & PIEROZZI Jr. I., 1995. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) Locust Outbreaks in Mato Grosso (Brazil) : a Long-standing phenomenon [Orth. Acrididae Gomphocerinae. *The International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, 2: 45-53.

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*. National Institute of Space Research, INPE, São José dos Campos. 30(7b): 67 - 72.

NORRIS M. J., 1954. Sexual maturation in the Desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) with special reference to the effects of grouping. *Anti-Locust Bull.* 18. 44p.

UVAROV B. P., 1966. *Grasshoppers and Locusts*. University Press, Cambridge. 481 p.