

**COMPORTEMENT DE VOL DES ESSAIMS
DE *RHAMMATOCERUS SCHISTOCERCOIDES*
(REHN, 1906) AU MATO GROSSO, BRÉSIL
(ORTHOPTERA : ACRIDIDAE, GOMPHOCERINAE)**

Michel LECOQ (*) & Ivo PIEROZZI, Jr (**)

(*) Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, B.P. 5035, F - 34032 Montpellier Cedex 1, France

(**) Empresa brasileira de pesquisa agropecuária - Núcleo de monitoramento ambiental e recursos naturais por satélite, Av. Júlio Soares de Arruda, 803, Pq. São Quirino, C.P. 491, 13.001-970 Campinas SP, Brasil

Résumé. - L'étude du comportement de vol des essaims de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil, montre que ces Insectes possèdent une capacité de dispersion limitée, contrairement aux hypothèses antérieures. Plusieurs essaims ont été suivis du matin au soir et leur comportement noté minute par minute. L'ampleur des déplacements quotidiens n'excède pas quelques centaines de mètres en moyenne, même dans les conditions thermiques les plus favorables. Le plus grand déplacement observé a été de 2,5 km en une journée. Les essaims ont un comportement classique de type « roulant », de nombreux individus restent posés pendant que les autres sont en vol. Chaque jour, si la température le permet, l'envol est régulier quel que soit le type de milieu où l'essaim est posé. La hauteur de vol est faible et n'excède pas 5 à 10 m ; leur direction est très largement déterminée par celle du vent. L'activité de vol semble être maximale en cours de maturation, pour s'arrêter temporairement au moment de la ponte. Ces mouvements migratoires locaux permettent aux essaims une exploration très large de leur environnement (régions de savanes arbustives et arborées) à une époque (saison sèche) où celui-ci est globalement peu favorable. La migration régulière vers l'est de ce criquet - hypothèse avancée depuis une dizaine d'années - paraît totalement exclue compte tenu de son comportement et des caractéristiques aérologiques locales.

Abstract. - Flight behaviour of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) swarms in the state of Mato Grosso in Brazil (Orthoptera : Acrididae, Gomphocerinae). - Flight behaviour study in *Rhammatocerus schistocercoides* swarms in the state of Mato Grosso, in Brazil, shows that this specie has a limited dispersal ability, in opposition to previous hypothesis. Several swarms have been studied daily, at one minute intervals. The distance covered in one day by swarm displacements is only of a few hundred meters, even in favorable thermal conditions. The largest daily displacement observed was of 2.5 km. Swarms have a classical « rolling » behaviour ; numerous individuals roost on the ground as the others are in flight. Each day, if the temperature is sufficient, the take off seems systematic, whatever the biotope, favourable or not. The height of flight is low and does not exceed 5 to 10 meters. Their direction is mainly determined by the wind. Flight activity seems maximal during sexual maturation ; it stops temporarily during oviposition. These local migratory movements enable the swarms to widely explore their environment (savanna and tree savanna areas) during the dry

and generally unfavourable season. The regular eastward migration of this grasshopper – hypothesis regularly put forward during the last ten years – seems completely impossible given its flight behaviour and local aerologic characteristics.

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 s.l., grossièrement située entre les 12^e et 15^e parallèles sud et s'étendant de l'est du Rondônia à la dépression du rio Araguaia, à l'est du Mato Grosso, entre les 52^e et 61^e méridiens ouest. Dans cette région, le développement massif, 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 & Pierozzi Jr, 1994a,b, 1995).

R. schistocercoides possède un cycle univoltin (Cosenza *et al.*, 1990 ; Lecoq & Pierozzi Jr, 1994a). Les pontes sont déposées de la fin septembre à la fin octobre, en début de saison des pluies. Les « larves » (ou jeunes) (8 à 9 stades) se développent pendant la saison des pluies, de fin octobre à la mi-avril (Lecoq & Pierozzi Jr, 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 (Launois-Luong & Lecoq, 1996).

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 au Mato Grosso 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 & Pierozzi Jr, 1995). Au cours des quinze dernières années (depuis l'introduction de l'agriculture intensive), les plus fortes pullulations ont été enregistrées entre 1984 et 1988 ainsi que, dans une moindre mesure, en 1992 et 1993 (fig. 1).

Les essaims passent la saison sèche à se déplacer, 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 pouvant laisser croire à 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.

Nos observations et nos enquêtes de terrain 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 & Pierozzi Jr, 1995 ; Miranda *et al.*, 1994), 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 être d'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.

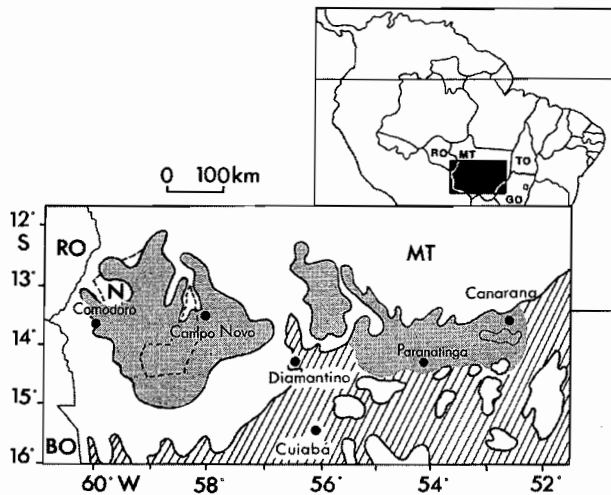


Fig. 1, principales zones de pullulations de *R. schistocercoides* au Mato Grosso.

Zones hachurées : régions de savanes sans pullulations ; zones grises : zones de pullulations situées dans les régions de savanes de la Chapada dos Parecis s.l. ; zones en blanc : régions de forêts (hors habitat du criquet) ; N : réserve indienne des Nambiquaras ; P : réserve indienne des Parecis ; GO : Goiás ; MT : Mato Grosso ; RO : Rondônia ; TO : Tocantins.

Matériel et méthode

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, zones de pullulations très fréquentes de *R. schistocercoides*.

Le paysage est uniforme, le relief très doucement ondulé, entrecoupé 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 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. Des pluies d'importance significative pour l'acridien (entre 20 et 100 mm) ne sont pas exceptionnelles pendant la "saison sèche", 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 (fig. 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).

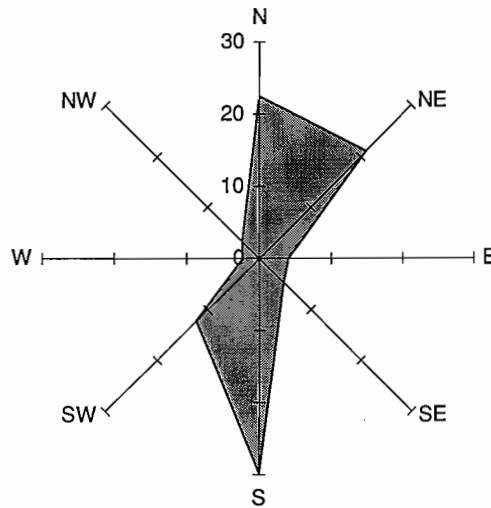


Fig. 2, direction des vents de mai à septembre à Diamantino (1983 – 1990), station bien représentative, au niveau aérologique, de l'ensemble de l'aire de pullulations.

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 situées dans les parties les plus basses.

Les observations d'essaims ont été conduites sur des populations d'âges divers : sur 42 essaims immatures, entre avril et juillet, puis sur 30 essaims en cours de maturation sexuelle et en période de ponte, en septembre. Sur les premiers, au comportement migratoire encore peu affirmé, les observations ont été ponctuelles et limitées à quelques dizaines de minutes ou à quelques heures par jour. Pour le second groupe, les observations ont été intensives, les essaims étant suivis en continu du matin au soir, pendant une ou deux journées. Position et taille de l'essaim sont enregistrés à l'aide d'un appareil de positionnement par satellite (GPS), en contournant l'essaim, tard le soir ou tôt le matin, pour éviter toute perturbation. L'essaim est ensuite suivi à pied, discrètement et avec le souci de ne pas perturber le comportement naturel de vol. Son activité est notée minute par minute afin de mieux rendre compte des modifications très rapides et très fréquentes du comportement de l'essaim. Les coordonnées fournies par le GPS (précision de 30 m en latitude et longitude) permettent de déterminer la direction moyenne du vol et l'amplitude du déplacement journalier.

Le comportement de l'essaim est apprécié, à chaque minute, à la fois qualitativement et quantitativement. On distingue les vols tourbillonnants et les vols directionnels. Dans les pre-

miers, chaque individu vole indépendamment des autres et en tous sens ; ces vols traduisent une activité sur place de l'essaim et sont en général notés en fin de journée ou chez les essaims pondant. Les vols directionnels correspondent à un déplacement de l'essaim dans une direction unique ; c'est le cas général en cours de journée chez tous les essaims immatures ou en cours de maturation. L'intensité de l'activité de vol est notée selon une échelle logarithmique correspondant à la perception visuelle de l'observateur (de 1, quelques dizaines d'individus en vol simultanément, à 6 pour quelques millions d'individus en vol). Diverses données météorologiques sont également régulièrement notées : direction et force du vent, température de l'air à un mètre au-dessus du sol, nébulosité, événements exceptionnels (pluie, orage...). Enfin, des photographies latérales des essaims en vol ont été prises afin de pouvoir calculer leur densité selon la méthode de Gunn *et al.* (1948).

RÉSULTATS

Le comportement de vol de *R. schistocercoides* dépend largement de l'âge des imagos et du degré de maturation des individus.

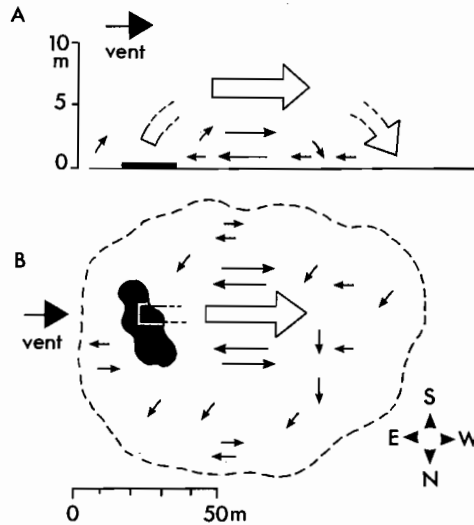


Fig. 3, représentation schématique du comportement d'un jeune essaim immature de *R. schistocercoides*. – A, vue de profil. – B, vue plane. Les flèches indiquent la direction du vol par rapport à celle du vent ; leur épaisseur est proportionnelle à la densité d'insectes en vol et leur longueur à la durée 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 1000/m² ; *zone délimitée par les tirets* : densité de l'ordre de 100 à 200 imagos par mètre carré.

Comportement des jeunes essaims immatures

En mai, juin et juillet les populations de *R. schistocercoides* sont à l'état ailé. 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 a été estimée à environ un essaim au kilomètre carré. Leur taille est en général petite, variable selon le moment de la journée. Le matin, avant toute activité, elle est en moyenne de 1 000 à 2 000 m². La densité est alors forte, de plusieurs centaines à 1000-2000 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 (fig. 3). En cours de journée, alors que l'essaim progresse par vol, sa taille augmente ; il couvre alors fréquemment entre 1 et 5 hectares.

A cette époque de l'année, les vols sont encore peu fréquents et les essaims sont souvent repérés au sol (tableau 1). Les individus sont alors difficiles à faire s'envoler malgré la température élevée (30°C ou supérieure). 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 s'envole, la majorité de la population restant au sol. 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 1. – Caractéristiques moyennes de 42 jeunes essaims de *Rhammatocerus schistocercoides* observés sur la Chapada dos Parecis en mai et juin 1993 (observations réalisées entre 9h et 16h selon les cas).

	T°C.	Densité (i/m ²)	S (ha)	Comportement lors de l'observation					Direction des vols								
				Posé	VBT	VBD	VC	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW		
Moyenne	30,5	514	1,68														
Ecart-type	2,93	570	1,24	20	3	18	1	2	0	1	1	7	5	2	1		
Max	35,4	1500	5														
Min	22,4	2,5	1														

T°C. : température moyenne de l'air sous abri lors des observations. **Densité** : densité des essaims posés (en imagos par mètre carré). **S** : superficie de l'essaim (en hectares). **VBT** : vols brefs tourbillonnants (toutes directions). **VBD** : vols brefs directionnels de type roulant. **VC** : vols continus de type roulant. **Direction des vols** : en nombre de cas, pour 19 essaims sur 42 où des vols directionnels ont été notés.

La direction des vols est très variable et globalement sous le vent. Les individus se déplacent au maximum sur une centaine de mètres, à une altitude de 5 à 10 mètres, puis se posent. On peut ensuite assister à de petits déplacements 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 déplacements secondaires permet aux individus de se rapprocher peu à peu du noyau dense de l'essaim (fig. 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 désagréger.

En mai et juin, les vols sont généralement de courte durée. Des périodes de repos (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). L'amplitude des vols individuels est courte, généralement de l'ordre d'une vingtaine de mètres, au maximum d'une centaine. Mais les remplacements continuels des individus en vol par des individus posés peuvent donner l'impression d'un essaim en vol permanent. La fréquence des vols augmente régulièrement en cours de journée avec 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 couvert 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 par 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 visuellement les plus spectaculaires sont observés en août et septembre.

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 essais sont généralement plus grands que ceux observés entre avril et juillet. Ils résultent vraisemblablement du rassemblement de plusieurs petits essais au cours des mouvements de nomadisme exploratoire caractérisant toute la saison sèche. Le tableau 2 fait une synthèse des observations réalisées en septembre 1994, aussi bien sur les essais en cours de maturation que sur les essais en phase de ponte. Il met en relation les caractéristiques des vols étudiés avec quelques paramètres météorologiques.

Tableau 2. – Caractéristiques de vol des essais étudiés en septembre 1994 et relation avec les conditions météorologiques.

N°	Date	D (m)	Cap (°)	Vent Direction			Vent Force			T. max	T. min	Ins
				8h	14h	20h	8h	14h	20h			
1	4/9/94	510	27	140	180	140	15	0	10	30,0	16,1	8,4
6	6/9/94	1120	94	330	320	140	3	14	11	33,1	20,1	6,9
7	7/9/94	?	180	90	320	80	0	25	10	32,1	18,0	4,6
8	8/9/94	730	9	180	130	180	21	25	20	28,3	18,2	5,2
8	9/9/94	740	359	150	180	150	30	5	10	28,0	14,1	8,2
12	10/9/94	1200	27	130	40	250	10	15	3	33,1	16,3	9,0
12	11/9/94	1620	87	300	280	150	5	10	0	32,3	20,0	4,9
15	14/9/94	330	178	310	330	270	2	15	5	29,4	19,2	4,1
15	15/9/94	240	205	50	20	20	10	12	0	29,0	18,2	1,9
17	15/9/94	>1200	351	50	20	20	10	12	0	29,0	18,2	1,9
17	16/9/94	2500	45	160	230	160	0	15	0	29,0	18,4	2,6
17	17/9/94	?	0	130	110	190	12	5	0	30,3	19,0	5,7
26	21/9/94	2380	8	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, essais en cours de maturation ; n° 29, essai pondant. *D (m)* : distance totale parcourue par l'essai au cours de la journée (en mètres). *Vent* : direction (en degrés) et force (en m/s) à 8 h 00, 14 h 00 et 20 h 00 locales. *T. min*, *T. max* : températures minimale et maximale sous abri (poste météorologique ALCOMAT, 14°16'S-59°14'W). *Ins* : durée d'insolation (en heures et 1/10^e).

a) Comportement des essais nomades en cours de maturation début septembre

Début septembre, les essais 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 représentent l'évolution journalière de l'intensité et du type de vol de quatre essais étudiés plus en détail. Ce comportement journalier est relativement standard. Chaque jour l'essai 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'essai s'est posé. Qu'elle soit favorable (campo-cerrado naturel, champ de jeune canne à sucre...) ou non (sol nu labouré...), le lendemain matin l'essai reprend systématiquement son envol, pour autant que la température soit suffisante.

L'essai n° 12, observé pendant toute la journée du 10 septembre 1994, nous servira d'exemple (fig. 4). A 7 h 00 du matin la température est de 18,4°C. L'essai 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

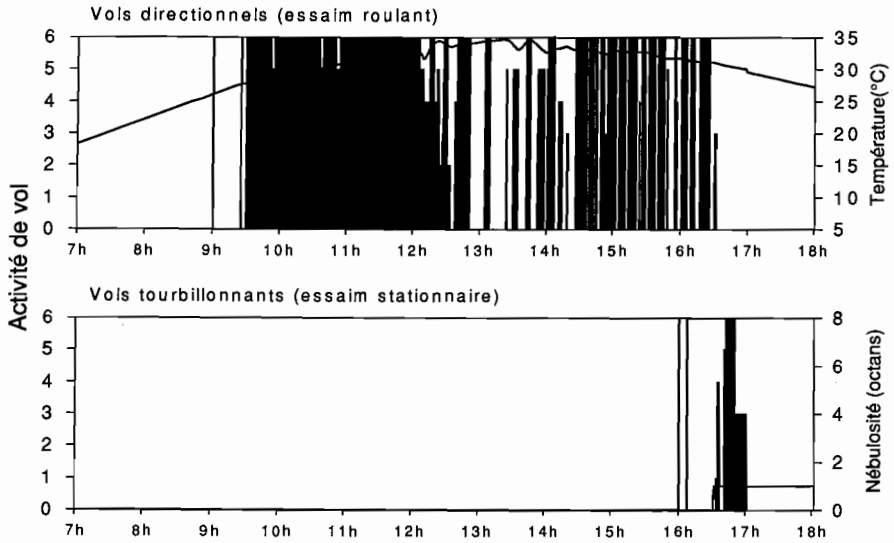


Fig. 4, graphiques d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 12 observé le 10 septembre 1994.

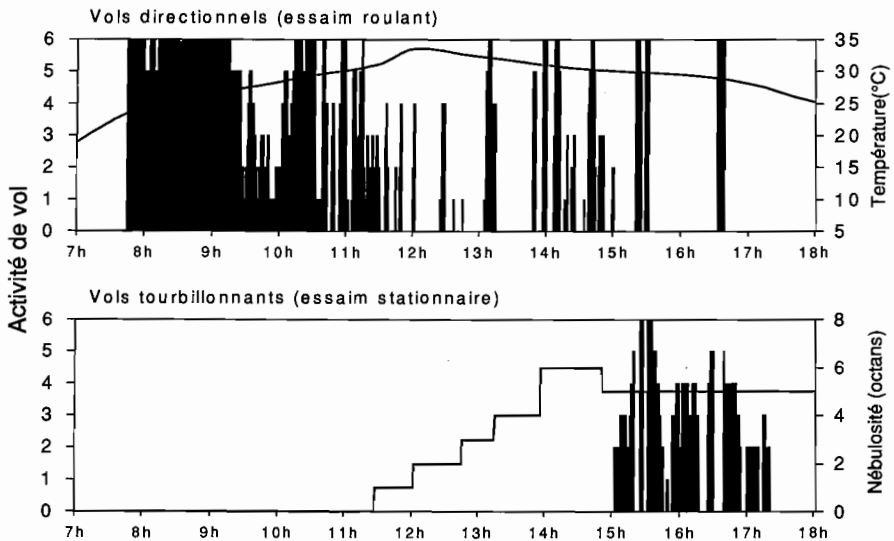


Fig. 5, graphiques d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 26 observé le 21 septembre 1994.

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.

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 demie ;

– 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

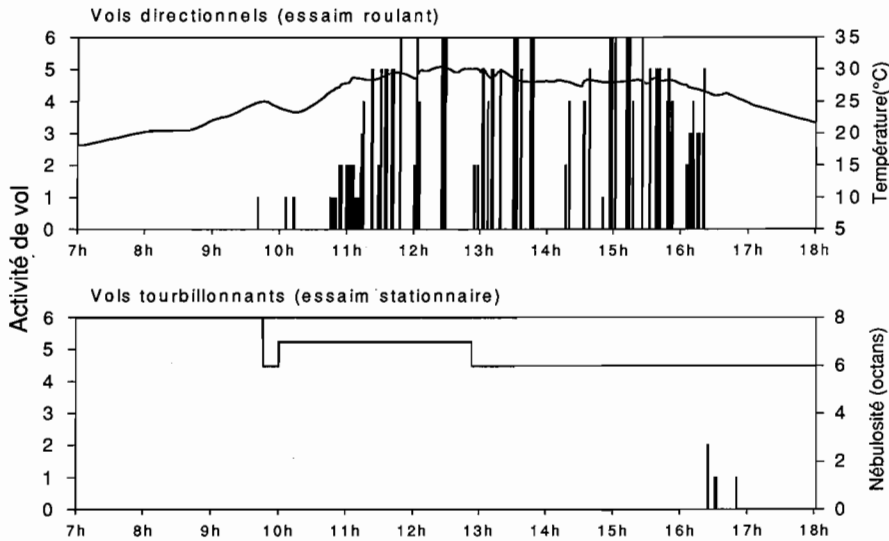


Fig. 6, graphiques d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 8 observé le 8 septembre 1994.

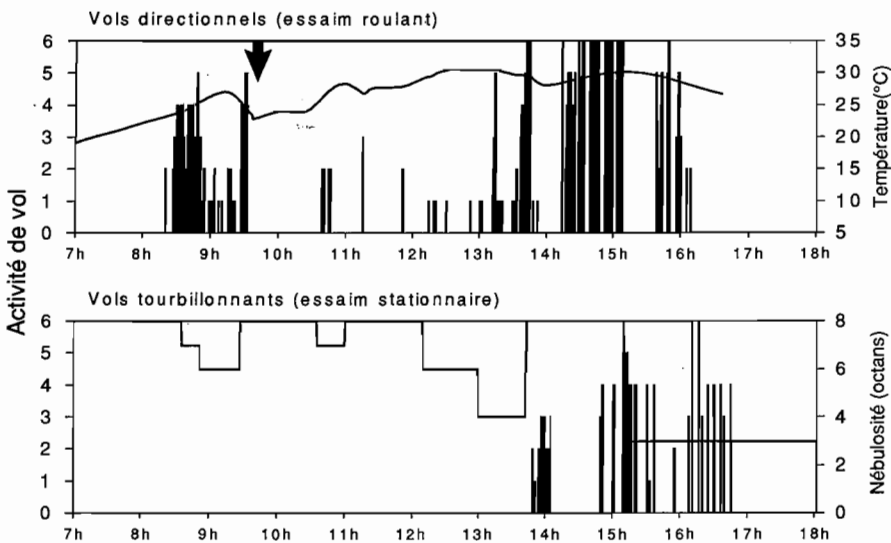


Fig. 7, graphiques d'activité journalière d'un essaim en période de nomadisme : essaim n° 15 observé le 14 septembre 1994. La flèche souligne l'incidence d'une petite pluie.

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 » (fig. 8). 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 (5 à 15 %).

En début de matinée, une heure environ après les premiers envols, la zone de départ est

vidée et l'essaim continue sa progression. Il occupe alors une superficie beaucoup plus importante. De 4 hectares (200 x 200 m) le matin, sa taille passe à 200 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 alors de l'ordre de 25 imagos/m² contre plusieurs centaines par mètre carré le matin.

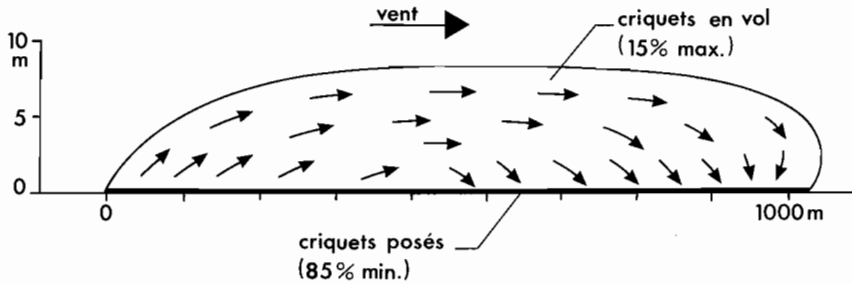


Fig. 8, comportement des criquets à l'intérieur d'un essaim « roulant » de *R. schistocercoides*. Les flèches indiquent le sens de déplacement des criquets.

A partir de 12 h 05, alors que la température atteint environ 33 °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 (33,1 °C sous abri) 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 radicelles superficielles des graminées. Dans de nombreux cas, ils ingèrent volontairement du sable ou de la terre, comportement géophage tout à fait original et inexplicable. Ce comportement est observé aussi bien chez les imagos que chez les larves ; il est prouvé par l'abondance, sur le terrain, de fèces constituées uniquement de terre (Lecoq & Pierozzi Jr, 1996).

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 (fig. 9). 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 (fig. 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 ainsi que l'activité de vol. A 17 h 00, la température est encore de 30 °C. mais les vols cessent 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 (fig. 5 et 9), 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, (conditions thermiques similaires : 20,1 °C à 7 h 00 et 33,6 °C à 12 h 00 sur le terrain ; minima de 19,0 °C et maxima de 31,0 °C enregistrés sous abri). 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.

L'essai n° 8 (fig. 6 et 9), 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 (28,3°C sous abri). L'activité de vol directionnel débute plus tardivement, la fréquence des vols (qui atteignent quand même le degré 6) est moins grande et la phase de regroupement crépusculaire est très discrète. La distance parcourue est de 734 m vers le nord.

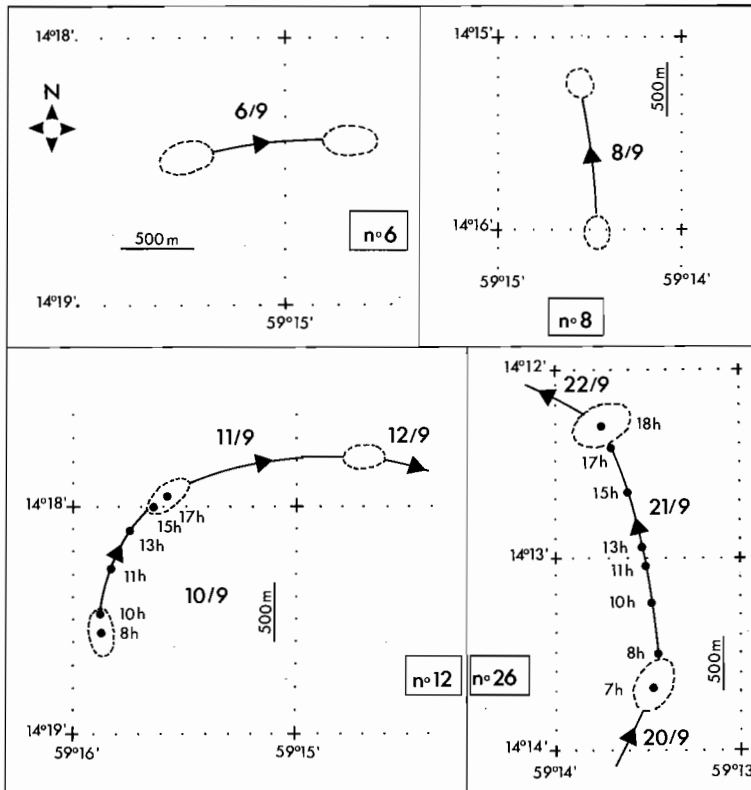


Fig. 9, exemples de trajectoires journalières d'essaims.- essais n° 6, 8, 12 et 26 observés les 6, 8, 10-12 et 20-22 septembre.- positions approximatives du centre de l'essai à 8, 10, 11, 13, 15 et 17 heures.

Enfin, le cas de l'essai n° 15 (fig. 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'essai demeure immobile pendant la plus grande partie de la matinée et ne reprend une activité de vol que tardivement, vers 13 h 30. L'après-midi voit une alternance de vols directionnels et tourbillonnants. L'essai 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'essai n'a parcouru que 240 m en direction du sud-sud-ouest. 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).

Pour l'ensemble des essaims étudiés à cette époque, l'écart entre la direction moyenne du vent en cours de journée et la direction moyenne prise par l'essai est de l'ordre de 60°, de part et d'autre (fig. 11). Les essaims volent donc globalement (dans 80 % des cas étudiés) sous le vent. Trois exceptions ont été observées où l'essai remontait légèrement contre le vent le matin et très nettement en milieu de journée.

La densité d'un essaim en vol a pu être déterminée assez précisément dans un cas par analyse d'une photographie (tableau 3). La densité moyenne a été évaluée à 2,73 criquets par mètre cube. Cette densité est plus faible dans la couche supérieure de l'essai

(1,41 criquets/m³) que dans les couches moyenne (2,71 criquets/m³) et inférieure (4,06 criquets/m³). Il s'agit certainement là de valeurs maximales, la densité ayant été calculée sur l'un des vols les plus denses observés, au cours d'une phase d'intense activité de vol (indice 6).

Tableau 3. – Densité de criquets au sein d'un essaim en vol. Analyse d'un essaim de forte densité photographié au cours d'une phase d'intense activité de vol.

D	<7	7-8	8-9	9-10	10-12	12-14	14-17	17-23	23-35	35-70	Moyenne
d (globale)	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 mètres. *d* : densité de criquets par mètre cube ; *globale* : pour l'ensemble de l'essaim ; *sup.*, *moy.* et *inf.* : dans les couches supérieure, moyenne et inférieure.

b) 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 période de ponte. Quelques individus ont commencé à déposer leurs oeufs dès le 21 septembre, mais les essaims pondent en quasi totalité (environ 80 % des individus) entre le 28 et le 30 septembre, d'une manière synchronisée. Du jour au lendemain, l'activité de vol des essaims se modifie. Pendant quelques jours, il semble que ces 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.

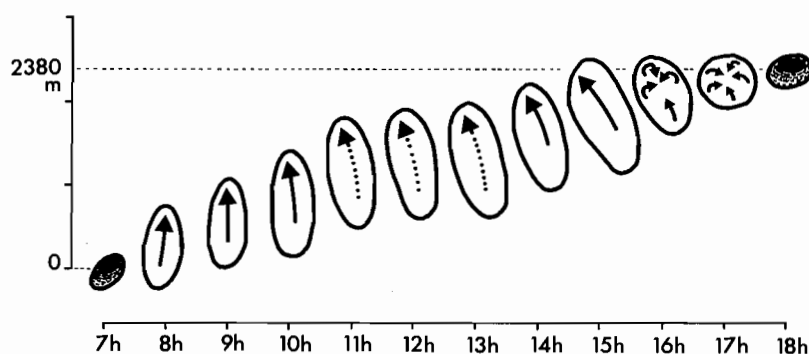


Fig. 10, mode de déplacement d'un essaim nomade de *R. schistocercoides* (exemple de l'essaim n° 26 observé le 21 septembre 1994).

Le cas de l'essaim n° 29 est exemplaire (fig. 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 33,1°C sous abri. 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 autour des valeurs 3 ou 4. Par ailleurs, et sauf exception, il ne s'agit pas de vols de progression dans une direction précise, mais de vols tour-

billonnants, 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.

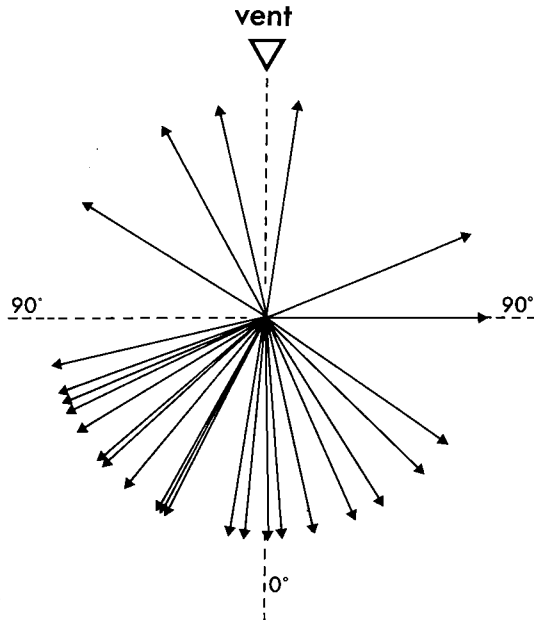


Fig. 11, écart entre la direction du vent et la direction moyenne prise par l'essaim en cours de journée.

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 pondent par groupes de plusieurs centaines sur des surfaces très réduites. L'essaim couvre environ 4 hectares mais le site de ponte est limité à un demi hectare. Sur ce site, la densité est très forte : sur un mètre carré il a été dénombré fréquemment un peu plus d'un millier de femelles pondieuses.

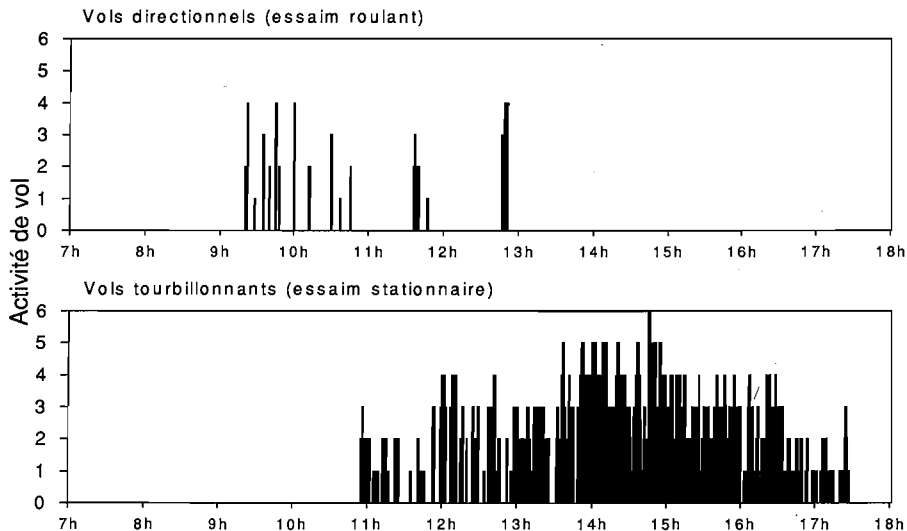


Fig. 12, graphiques d'activité journalière d'un essaim en période de ponte : essaim n° 29 observé le 26 septembre 1994.

Après une période de trois jours, du 28 au 30 septembre 1994, pendant laquelle tous les essais 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 la période de ponte suivante.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude des essaims de *Rhammatocerus schistocercoides* révèle de nombreux aspects comportementaux déjà connus chez d'autres espèces acridiennes. Ces essaims appartiennent tous à la catégorie des essaims volant à basse altitude, de type stratiforme (Waloff & 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, 1990). Dans le cas présent, ils sont cependant de taille plus modeste : un à cinq hectares généralement pour les essaims posés pour le repos nocturne et quelques dizaines d'hectares pour les essaims en vol. Les essaims jeunes sont en moyenne plus petits que les essaims âgés, ce qui s'expliquerait par des fusions résultant des déplacements tout au long de la saison sèche. Cette petite taille des essaims jeune 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. Il peut fort bien s'agir d'une vaste zone contaminée par plusieurs petits essaims relativement proches. Une telle confusion a déjà été maintes fois observée ainsi que le signale Uvarov (1977) qui remarque également que les cas d'exagération ne sont pas rares pour décrire les invasions de criquets et la taille des essaims, et que les observations visuelles courantes fournissent des données peu fiables. Quoi qu'il en soit, de tels éventuels grands essaims ne peuvent être ici qu'exceptionnels. La hauteur de vol reste très faible, toujours comprise entre un et dix mètres du sol, plus généralement entre un et cinq mètres. 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.

Le rapport entre la superficie occupée par l'essaim en vol et au sol est de l'ordre de 5 à 1. 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 1500 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 notées, les imagos conservant un comportement grégaire marqué.

La densité en vol estimée photographiquement à 2,73 criquets par mètre cube chez l'un des essaims les plus denses observé est à rapprocher des valeurs comprises entre 1 et 14 criquets par mètre cube notées chez le Criquet pèlerin par Gunn *et al.* (1948). La valeur obtenue chez *R. schistocercoides* est donnée 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.

L'une des caractéristiques les plus remarquables des essaims de *R. schistocercoides* est certainement leur comportement de progression selon un mode dit « roulant ». Il s'agit d'un phénomène classique décrit chez de très nombreuses espèces (Uvarov, 1977 ; Farrow, 1990). Il est observé pour la première fois chez un criquet brésilien. Ce comportement est trompeur et a vraisemblablement conduit les premiers observateurs à des conclusions erronées sur la capacité de déplacement de ce criquet. En effet, dans un essaim de type « roulant », seule une faible fraction des individus étant 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.

Nos estimations de taille et de densité 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 40 000 m² à la densité de 500 imagos par mètre carré. Le même essaim en vol va occuper en cours de journée une superficie approximative de 200 000 m², soit 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, et en prenant une épaisseur moyenne de l'essaim de 5 mètres, on peut estimer à 13,7 % seulement le pourcentage de criquets volant pendant que les autres sont posés. Ce chiffre correspond certainement à une valeur maximale. Par ailleurs, ce pourcentage varie en permanence au long d'une journée en fonction des rythmes journaliers d'activité de vol. A titre de comparaison, chez le Criquet pèlerin, espèce indiscutablement 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.

L'activité de vol de *R. schistocercoides* est 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. La nuit, les imagos restent au repos, 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 et toutes nos observations indiquent que les vols ont lieu uniquement de jour. Chaque matin, les essaims ont toujours été retrouvés à l'emplacement exact où ils s'étaient posés la veille.

L'activité de vol semble 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. On peut observer les imagos au sol, orientés perpendiculairement aux rayons du soleil dans une attitude classique caractéristique. Il semble qu'une température de l'air de l'ordre de 24 à 25°C. soit nécessaire pour permettre l'envol général de l'essaim, mais ce seuil est variable selon l'ensoleillement. Par ailleurs, l'influence de la température peut se manifester par une intensité de vol plus ou moins grande et par des vols plus ou moins prolongés. Des données complémentaires demeurent indispensables pour préciser le seuil thermique de vol. Par temps frais, les individus restent posés au sol au même endroit toute la journée. De telles conditions surviennent fréquemment sur la Chapada dos Parecis pendant la saison sèche, en particulier lorsque soufflent des vents violents de secteur sud. Les minimums nocturnes journaliers peuvent alors descendre jusqu'à 5°C, les maximums pouvant 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. 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, généralement, à un épisode pluvieux.

L'envol, chaque matin, présente un caractère régulier. Si les conditions thermiques le permettent, l'essaim reprend chaque jour son déplacement indépendamment du type de milieu où il se trouve. 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 à sucre pour retourner dans le campo et inversement. Il n'y a pas d'arrêt du déplacement si un milieu apparemment plus favorable est trouvé. L'essaim ne reste au même endroit que si les conditions thermiques n'autorisent pas le vol. Cette « insensibilité » à certains stimuli favorables du milieu constitue un indice du caractère migratoire vrai de ces déplacements (Drake *et al.*, 1995). En fin de journée, l'aire d'atterrissage ne semble pas choisie et paraît simplement résulter de la direction et de l'ampleur du déplacement journalier.

La distance parcourue journallement par les essaims reste très faible. C'est certainement là un point important et ayant de grandes répercussions sur la stratégie de lutte (Lecoq *et al.*, 1996). La moyenne des distances observées en septembre n'est que de 1200 m. La moyenne des distances parcourues, en ne considérant que les journées où les conditions thermiques ont été favorables, est de 1600 m. La distance maximale observée a été de 2500 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. 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 & Bament (1974) signalent, chez *Chortoicetes terminifera* que de tels essaims ne progressent pas plus de 3 à 5 km par jour. Au cours de leur vie, les imagos de *R. schistocercoides* doivent donc se déplacer très peu et, du fait de l'alternance assez régulière de vents opposés pendant toute la saison sèche, rester localisés dans une zone de faible rayon. 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 présent, 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 imaginale 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.

La capacité de vol semble augmenter progressivement au cours de la saison sèche. Nulle 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 jusqu'aux vols les plus spectaculaires en août et septembre. La mobilité des criquets est donc maximale pendant la période de 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'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 (Uvarov, 1977). Les vols de progression reprennent ensuite pendant les interpontes. En réalité, il n'y a certainement pas plus de 2 ou 3 pontes dans la nature et les essaims doivent devenir moins mobiles à cette époque de l'année. Fin octobre, l'étude des répartitions respectives des imagos de la génération parentale et des larves de premier stade de la génération fille révèle une nette association entre les deux. Celle-ci ne peut s'expliquer qu'en considérant que les imagos sont restés relativement sédentaires sur leur site de ponte pendant une grande partie de la période reproductive.

Les directions individuelles de vol des imagos dans les essaims 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 souvent décrit sous le terme d'effet de bordure, en particulier chez le Criquet pèlerin (Haskell, 1957 ; Waloff, 1972).

Pour l'essaim dans son ensemble, la direction du vol est globalement (dans 80% des cas) déterminée par la direction du vent, bien que les vols se déroulent en basse altitude. Nos observations vont à l'encontre de la distinction faite par Farrow (1990) entre les essaims de type « roulant », de basse altitude (moins de 100 m), qui voleraient contre le vent alors que seuls les essaims se déplaçant à haute altitude (100 à 1000 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 *Chortioctes terminifera*, Reid *et al.*, 1979), alors que parfois une direction fixe, sans rapport avec celle du vent a été notée (Casimir & Bament, 1974 ; Farrow, 1977, 1979, par exemple). Pour *R. schistocercoides*, bien que les vols soient globalement sous le vent, dans quelques cas, des essaims ont été observés remontant nettement contre le vent. Il convient de voir là, très certainement, 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 trois 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.

Le climat de la Chapada dos Parecis étant 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 plusieurs témoignages locaux. Une migration régulière vers l'est – hypothèse avancée depuis une dizaine d'années – paraît totalement exclue compte tenu du comportement de vol du criquet et des caractéristiques aérologiques locales. Les vents d'ouest, pouvant permettre un tel déplacement sont extrêmement rares en saison sèche. Un déplacement vers l'est n'est pas impossible, mais ne peut être qu'une exception au sein d'un système essentiellement orienté N-S.

Le comportement de vol des essaims de *R. schistocercoides* est donc classique. Au niveau quantitatif, toutes les valeurs observées de taille des essaims, de distance journalière parcourue, de densité en vol montrent qu'il s'agit d'une espèce faiblement migratrice. Les hypothèses antérieures en faisant un criquet aux fortes capacités de vol sont donc largement remises en cause. La stratégie de lutte contre *R. schistocercoides* peut être complètement revue en privilégiant largement des opérations locales et ponctuelles de lutte préventive (Lecoq *et al.*, 1996 ; Miranda *et al.*, 1996).

Les vols, qui se déroulent pendant toute la saison sèche, alors que le milieu naturel est globalement peu favorable, doivent permettre aux individus d'explorer et d'exploiter au mieux les ressources alimentaires qui leur sont alors offertes localement, 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. Bien que relativement homogènes, ces zones recèlent une micro-hétérogénéité liée à la répartition des types de sols ainsi qu'à la variabilité spatio-temporelle de la pluviométrie et des feux de brousse (provoquant l'apparition en pleine saison sèche de repousses favorables au criquet). C'est cette hétérogénéité dans la disponibilité des ressources alimentaires qui est exploitée au mieux grâce aux mouvements erratiques des essaims.

Bien que de faible amplitude, ces déplacements n'en possèdent pas moins les caractéristiques d'une migration au sens de Kennedy : mouvement de progression actif, régulièrement poursuivi, marqué également par une inhibition temporaire aux stimuli en provenance des biotopes favorables rencontrés en cours de route (Kennedy, 1961, 1985 ; Gatehouse, 1987 ; Drake *et al.*, 1995). Par ailleurs, à l'approche de la saison des pluies, ces mouvements migratoires permettent également la découverte des zones de reproduction, jouant par là même un rôle fondamental dans le cycle biologique de l'espèce et dans son adaptation au milieu local (Dingle, 1984).

Remerciements. – Nous tenons à remercier tout particulièrement le Secrétariat à l'agriculture de l'état du Mato Grosso pour son appui constant ; Monsieur Aristides Bittencourt Filho,

président du conseil de la société ALCOMAT, pour toutes les facilités accordées ; Messieurs Gonçalves Rodrigues de Farias et Clayton Salvador Teixeira, pour leur hospitalité dans les locaux de la distillerie ALCOMAT, sur la commune de Comodoro ; Monsieur Ivanil Volpato, Président de la Chambre municipale de Comodoro, pour son appui matériel et moral précieux ; Madame Marina Conceição P. e Silva, directrice du Service météorologique de Cuiabá, pour la mise à notre disposition de nombreuses données météorologiques. Le présent travail a bénéficié d'un appui financier de la Commission européenne.

LITTÉRATURE CITÉE

- 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 Museo 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 Memoir*, **12** : 1-26.
- 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** : 173-180.
- DINGLE H., 1984. – Behaviour, genes and life histories : complex adaptations in uncertain environments. In : Price P.W., Slobodchikoff C.N. & Gaud W.S. (eds), *A new ecology : novel approaches to interactive systems*, p. 169-194. New York : John Wiley.
- DRAKE V.A., GATEHOUSE A.G. & FARROW R.A., 1995. – Insect migration : a holistic conceptual model. In : Drake V.A. & Gatehouse A.G. (eds), *Insect migration : tracking resources through space and time*, p. 427-457. Cambridge : University Press.
- 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.
- 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 Australian Division of Entomology Report*, **9**.
- 1990. – Flight and migration in Acridoids. In : Chapman R.F. & Joern A. (eds), *Biology of grasshoppers*, p. 227-314. New York : John Wiley.
- GATEHOUSE A.G., 1987. – Migration : a behavioural process with ecological consequences. – *Antenna*, **11** : 10-12.
- 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** : 70 p.
- 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.
- 1961. – A turning point in the study of insect migration. – *Nature*, **189** : 785-791.
- 1985. – Migration, behavioural and ecological. In : Rankin M.A. (eds), *Migration : mechanisms and adaptive significance, Contributions in Marine Science*, vol. 27 (Suppl.), p. 5-26. Port Aransas, Texas, USA : Marine Science Institute, The University of Texas at Austin.
- LAUNOIS-LUONG M.H. & LECOQ M., 1996. – Sexual maturation and ovarian activity in *Rhammatocerus schistocercoides* (Orthoptera : Acrididae), a pest grasshopper in the state of Mato Grosso in Brazil. – *Environmental Entomology* (sous presse).
- LECOQ M. & PIEROZZI Jr I., 1994a. – *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906), criquet ravageur de l'état du Mato Grosso au Brésil. *Essai de synthèse bibliographique*. – Montpellier, France : CIRAD, 89 p.
- 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** : 525-535.
- 1995. – *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) Locust Outbreaks in Mato Grosso (Brazil) a long-standing phenomenon. – *The International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, **2** : 45-53.
- 1996. – Chromatic Polymorphism and Geophagy : Two Outstanding Characteristics of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn 1906) Grasshoppers in Brazil [Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae]. – *Journal of Orthoptera Research* (sous presse).
- LECOQ M., MIRANDA E. E. de, & PIEROZZI Jr I., 1996. – A new approach to the control of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) in Brazil. – In : Krall S. & Ba Diallo D. (eds), *New Strategies in Locust Control*. Basel : Birkhäuser Vlg (sous presse).

- MIRANDA E. E. de, LECOQ M., PIEROZZI Jr I., DURANTON J.-F. & BATISTELLA M., 1996. – *Le Criquet du Mato Grosso. Bilan et perspectives de 4 années de recherches : 1992-1996.* – Montpellier, France : CIRAD (sous presse).
- 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. – *Revista SELPER, Technical review for ibero-american and worldwide integration*, **10** : 67-71.
- NIMER E., 1989. – *Climatologia do Brasil.* – Rio de Janeiro : IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 422 p.
- REID D.G., WARDHAUGH K.G. & ROFFEY J., 1979. – Radar studies of insect flight at Benalla, Victoria in February 1974. – *CSIRO Division of Entomology Report*, **16**.
- UVAROV B.P., 1977. – *Grasshoppers and locusts.* – Vol. 2. London : Centre for Overseas Pest Research, 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** : 1-50.