

## Partage des ressources et spécialisation trophique chez les acridiens (Insecta : Orthoptera : Acridomorpha) non-graminivores dans une savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire)

Philippe Le Gall <sup>(1)</sup> et Yves Gillon <sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Laboratoire d'Entomologie, Bâtiment 446,  
Université Paris Sud/Orsay, 91405 Orsay, France.

<sup>(2)</sup> O. R. S. T. O. M., 213, rue Lafayette, 75400 Paris Cedex 10  
et ECOTROP, C. N. R. S., 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France

### RÉSUMÉ

Le régime alimentaire de 27 espèces acridiennes non-graminivores d'une savane préforestière de Côte-d'Ivoire est décrit à partir de la détermination des épidermes végétaux contenus dans les fèces. La largeur de la niche trophique est définie par le nombre d'espèces végétales consommées et l'indice probabiliste de Simpson. Cinq acridiens sont reconnus comme sténophages et consomment plus de 80 %, d'une seule espèce végétale. Les sténophages ne sont pas seulement spécialisés sur des plantes toxiques ou non consommées par les autres acridiens, mais aussi sur des plantes largement utilisées par les polyphages. L'observation quantitative du spectre trophique met en évidence une catégorie de « polyphages préférentiels ». Ce sont des acridiens susceptibles d'ingérer un grand nombre d'espèces végétales, bien qu'une seule domine le régime, atteignant jusqu'à 60 % des observations. De même que les graminivores peuvent ingérer autre chose que des graminées, réciproquement, on retrouve des graminées ingérées en faible proportion par les non-graminivores.

Les relations entre largeur et recouvrement de niches sont liées à l'existence d'un petit groupe d'espèces sténophages vivant sur des végétaux non utilisés par les polyphages. Ce fait va dans le sens de l'hypothèse accordant un rôle prédominant à la compétition interspécifique entre acridiens pour les ressources nutritives dans le processus de spécialisation trophique. Toutefois, on ne retrouve pas chez les polyphages la ségrégation de niche qui devrait correspondre à cette hypothèse.

MOIS-CLÉS : Acridiens - Acridomorpha - Niche écologique - Trophiques (Relations) - Régimes alimentaires - Côte-d'Ivoire.

### ABSTRACT

Diets of 27 grasshopper species from Ivory Coast are described upon the determination of plant fragments in faeces. Trophic niche breadth is defined as the number of plants consumed or by Simpson's probabilistic index. Five stenophagous species eat more than 80 % of one plant. Stenophages are not only specialized on toxic or less consumed plant species but also on largely used species. Among the polyphages, 2 species are specialized on one plant species, consuming more than 30 % of this species. Nevertheless, they consume different other species. They are not true polyphages or stenophages, but "preferential polyphages". Herbivorous acridids may eat grasses and graminivorous acridids may eat forbs. High values of niche overlaps (PIANKA'S index) and lack of correlation between niche overlap and breadth show that competition for food is not very important in savanna grasshoppers.

KEY-WORDS: Grasshoppers - Acridomorpha - Ecological niche - Trophic relationships - Diets - Ivory Coast.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 27.497 ex 1

Cote : B

P477

19 FEVR. 1990

## INTRODUCTION

Les Orthoptères Acridoidea constituent un matériel favorable pour les études de régimes alimentaires et de niches trophiques (GANGWERE, 1961; OTTE & JOERN, 1977; BEN HALIMA *et al.*, 1984, etc.). Le régime alimentaire de ces insectes, démographiquement importants dans les milieux herbacés, est facilement accessible par l'étude du contenu du tube digestif (ISELY, 1938; GANGWERE, 1961; CHAPMAN, 1964; HUMMELIN & GILLON, 1968; JOERN, 1983) ou des fèces (LAUNOIS, 1976; BEN HALIMA *et al.*, 1984; ROWELL, 1985; CHARA *et al.*, 1986).

L'apport des connaissances acquises sur ce groupe se situe de façon tout à fait particulière du fait que les Orthoptères ne sont pas des Holométaboles. En effet, le « comportement écologique » des acridiens, possédant une mobilité potentielle élevée, pondant le plus souvent dans le sol, possédant des juvéniles et des adultes écologiquement peu différents dans la majorité des cas, fait que ce groupe réagit très différemment des autres groupes de phyllophages comme les Coléoptères ou les chenilles de Lépidoptères. Les critères de spécialisation trophique ne découlent pas de la reconnaissance sensorielle du végétal nourricier de la descendance par la femelle, comme chez de nombreux phytophages Holométaboles.

Ce groupe a longtemps été considéré comme constitué d'espèces très polyphages (UVAROV, 1977). Mais des travaux comme ceux d'OTTE & JOERN (1977) illustrent la monophagie de certains criquets des déserts américains associés au « Creosote bush » (*Larrea* sp.). Par ailleurs, ROWELL (1978) a attiré l'attention sur la sténophagie des criquets des forêts sud-américaines. Certains milieux, uniquement sur le continent américain, ont révélé d'étroites associations acridiens-plantes. Sur le continent africain, les études visant à rechercher les aspects de la spécificité trophique de ces insectes sont pratiquement inexistantes. Les principales données sur l'alimentation des criquets en Afrique, au sud du Sahara, sont celles de CHAPMAN (1964) sur la faune du Ghana et de HUMMELIN & GILLON (1968). CHAPMAN s'est arrêté à la séparation entre les consommateurs de Graminées et les autres types de consommateurs. Des études détaillées ont été réalisées sur les acridiens ravageurs comme *Zonocerus variegatus* (VUILLAUME, 1953; KAUFMANN, 1965; DE GREGORIO & BRUNEL, 1977).

En ce qui concerne le peuplement acridien de la région de Lamto en Côte-d'Ivoire, les travaux d'HUMMELIN & GILLON (*op. cit.*) décrivent le régime des principaux graminivores de savane et ceux de MESTRE (1984) détaillent le régime alimentaire de *Machaeridia bilineata*, espèce principale parmi les graminivores de savane. Sur la base d'observations visuelles, HUMMELIN & GILLON (1968) citent un exemple de sténophagie, *Bocagella acutipennis* vivant uniquement sur *Vernonia guineensis* (Composée), et suite à l'étude des contenus stomacaux, celui d'*Anablepia granulata* qui ne consomme que des *Brachiaria* (Graminées).

On distingue aisément deux grands ensembles de consommateurs parmi les acridiens : les consommateurs de Graminées et de Cypéracées (= Graminivores) et les consommateurs des autres familles végétales (= Non-graminivores) (UVAROV, 1977). Nous préférons le terme de non-graminivore à celui de forbivore qui, étymologiquement, ne désigne que les consommateurs d'herbacées n'appartenant pas aux Graminées.

Classiquement, on retient trois degrés de spécialisation (CATES, 1980) :

- 1) monophagie : consommation de une ou plusieurs espèces d'un même genre;
- 2) oligophagie : consommation de deux ou plusieurs genres de la même famille;
- 3) polyphagie : au moins deux familles végétales sont consommées.

Nous utiliserons fréquemment la notion de sténophagie dans un sens restreint aux insectes consommant en majorité une seule espèce végétale mais capables d'ingérer en très faibles quantités d'autres espèces.

Le concept de niche écologique a été l'objet de nombreuses définitions. Dans cet article, la niche écologique est définie par l'ensemble des interactions entre la population et les composants biotiques et abiotiques. Dans la pratique, la définition est réduite à l'étude de certaines des composantes, soit les plus fondamentales, soit les plus accessibles : espace, temps, ressources nutritives. Cet article s'attache uniquement aux composantes trophiques de la niche.

Ce concept permet de définir des dimensions, largeurs ou recouvrements des niches, qui sont pratiques pour la description et la comparaison de l'utilisation des ressources par les populations composant un peuplement.

En ce qui concerne les acridiens, une telle approche a déjà été utilisée, surtout dans l'étude des peuplements américains (UECKERT & HANSEN, 1971; JOERN, 1979, 1983, 1985).

Nous avons choisi d'analyser le régime des espèces non-graminivores des milieux couverts de Lamto en saison des pluies, à un moment où la végétation est en plein développement. Les préférences des acridiens peuvent donc s'exprimer avec le minimum de contraintes.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 1) Le milieu

Cette étude a été réalisée sur le territoire de Lamto, station d'écologie tropicale de l'Université d'Abidjan. Elle est située à la pointe du « V » Baoulé dans une région de savanes préforestières au contact entre les savanes guinéennes et les forêts semi-décidues. Une synthèse des travaux réalisés sur cet écosystème a été publiée par LAMOTTE (1979). Le climat, de type tropical humide, est décrit par LECORDIER (1975).

Les paysages de Lamto sont variés et composés autant de savanes que de formations forestières. Ces dernières sont favorisées par les conditions climatiques et les savanes ne se maintiennent que par le passage des feux de brousse (VUATTOUX, 1970; MENAUF, 1971).

L'hétérogénéité des formations végétales est plus grande que celle déjà conférée par cette imbrication forêt-savane. En effet, si toutes les savanes sont marquées par la présence du palmier-rônier, *Borassus aethiopicum*, elles diffèrent essentiellement par leur couvert arbustif et arboré et leur composition en graminées. On distingue ainsi deux grands types, les savanes à *Loudetia simplex* et les savanes à Andropogonées.

De même les formations forestières sont représentées par différents faciès. On y trouve en plus des multiples galeries forestières, dépendantes des deux fleuves, le N'zi et le Bandama, la forêt-galerie du Bandama, une forêt dense sèche dite « forêt de plateau » et des formations forestières secondaires issues de l'action humaine sur les reliques forestières.

## Les savanes

La végétation des savanes est dominée par la présence des graminées, 22 espèces de cette famille représentent environ 90 % de la biomasse végétale de la strate herbacée (CESAR, 1971).

## a) La strate herbacée

C'est la strate qui représente la biomasse d'organes vivants chlorophylliens la plus importante (fig. 1). Si les graminées forment dans cette strate la famille la plus abondante en quantité (fig. 2), il existe de nombreuses espèces d'autres familles peu importantes sur le plan biomasse mais non négligeables sur le plan de la diversité du milieu. On y trouve des Légumineuses, des Composées

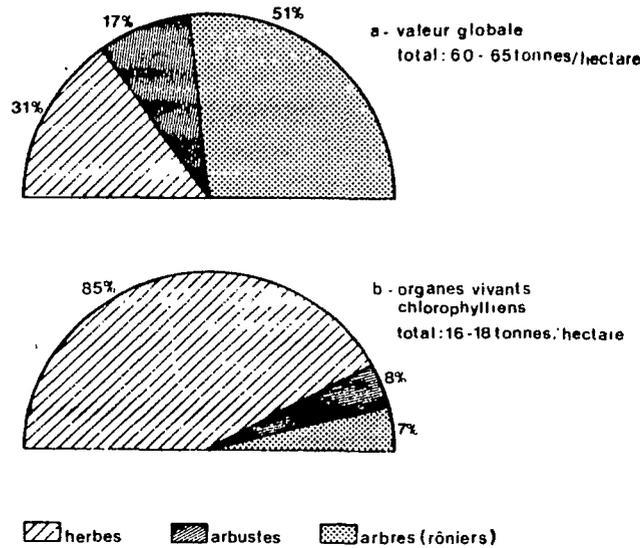


FIG. 1. — Biomasses végétales (en poids frais) dans la savane de Lamto vers la fin de la période de croissance : importance relative des strates herbacée, arbustive et arborée (d'après ROLAND, 1967).

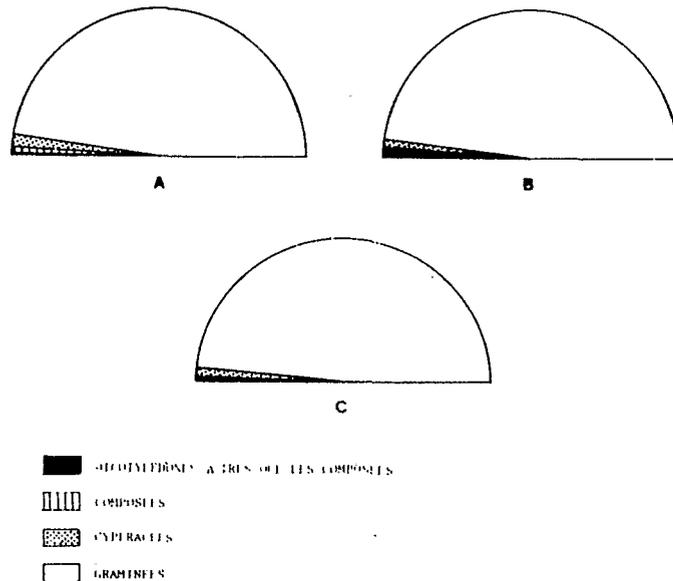


FIG. 2. — Spectres de composition floristique en poids de matière sèche en savane arbustive sur trois parcelles (d'après CÉSAR, 1971).

(comme *Vernonia guineensis* et *V. nigritiana*), des Rubiacées (*Boreria*), des Cochlospermacées (*Cochlospermum planchonii*), des Verbénacées (*Lippia multiflora*), des Zingibéracées (*Afromomum*) et des Orchidacées.

b) La strate ligneuse arbustive et arborée.

La densité des arbustes est très variable dans les savanes de Lamto. Leur répartition est irrégulière même sur un substrat homogène. Le recouvrement varie de 10 à 20 %, mais permet toutefois la distinction entre savanes herbeuse, arbustive ou arborée (CÉSAR & MENAUT, 1974).

En ce qui concerne la composition spécifique, quelques espèces dominent en nombre : *Bridellia ferruginea*, *Crossopertix febrifuga*, *Cussonia barteri* et *Piliostigma thonningii* représentent 90 % des ligneux parmi une flore très riche.

L'élément qui se distingue au premier abord par son port et son comportement écologique est le palmier-rônier. C'est le premier élément visible, il est présent dans toutes les formations. Sa densité est très variable : s'il est présent en peu de pieds dans les savanes herbeuses de versant, on en rencontre jusqu'à une vingtaine de pieds à l'hectare dans les savanes à Andropogonées. Sa densité est maximale en bas de pente au contact de la lisière.

La savane boisée.

La savane boisée se caractérise par un développement important de la strate arbustive et la présence d'arbres nombreux et parfois de grande taille. BONVALLOI *et al.* (1970) décrivent un transect correspondant à la zone de notre étude. Le couvert arbustif et arboré dépasse 20 %. La strate herbacée est très différente de celle observée par ailleurs avec une abondance d'*Imperata cylindrica* et de *Schizachyrium platyphyllum*. Les Papilionacées dont *Cassia mimosoides* sont nombreuses. *Lippia multiflora* est ici très abondant alors qu'il est rare ou absent ailleurs. Il y forme des sortes de buissons de 1,50 m à 2 m de haut régulièrement répartis entre les arbustes. *Afromomum latifolium* est une autre espèce répandue dans ce milieu. Ce biotope est très diversifié de par la présence d'un grand nombre d'espèces végétales s'y installant en fonction de leur préférence vis-à-vis du couvert arboré.

Les lisières

Ce milieu a été étudié plus particulièrement par DEVINEAU (1975 et 1976). Les lisières savane-forêt forment un des milieux les plus complexes de Lamto. Non seulement on y trouve un gradient dans le sens savane-forêt mais il s'y ajoute une étonnante imbrication de petits habitats alternant le long de cette frontière. On passe de la coupure franche forêt-savane à la dégradation progressive de la strate arborée en un couvert arbustif. La zone de contact peut être un non fermée par un fourré constitué d'arbustes, de lianes ou des basses branches des arbres forestiers. Le remplacement des espèces sciaphiles de forêt par les espèces héliophiles de savane donne une répartition des végétaux en groupes imbriqués en écailles. La flore, mélange d'espèces savaniques, forestières et d'éléments typiques de cet interface, y est très riche.

Les formations forestières

Diversifiées et morcelées elles sont composées d'îlots forestiers sur sols ferrallitiques, de lambeaux forestiers, de forêts-galeries et de la forêt riveraine du Bandama (DEVINEAU, 1976). Les lambeaux forestiers généralement dispersés sur les pourtours de la réserve sont souvent dégradés par l'activité humaine : plantations ou exploitation forestière mécanisée.

Les galeries forestières soulignent le réseau hydrographique et morcellent les savanes. Elles donnent au paysage son aspect de mosaïque. Les prospections que nous y avons effectuées ne nous ont pas permis d'y trouver des éléments typiquement forestiers.

Les acridiens sont très abondants au niveau des pistes forestières et des trouées correspondant aux plantations.

La physionomie de ce milieu est très proche de celle des lisières. Certains éléments de la flore sont communs aux deux biotopes :

*Hypoesthes verticillaris*, *Opilesmus* sp., *Afromomum sceptrum*, *Mallotus oppositifolius*, *Bersamib abyssinica*, *Paullinia pinnata*, *Sctaria* sp.

L'éclaircie créée par l'homme favorise le développement de certaines espèces acridiennes présentes dans les sous-bois clairs.

### 2) Le peuplement acridien

Sur les 25 000 ha de la station, 119 espèces d'acridiens ont été capturées. Ils appartiennent aux Eumastacoidea (Euschmidtidae et Thericleidae) et aux Acridoidea (Pyrgomorphidae et Acrididae) et présentent des affinités variées (africaines, inter-tropicales africaines, savanicoles ou forestières). Le peuplement qu'ils constituent est présenté en détail par ailleurs (GILLON, 1974; LE GALL & MESTRE, 1986).

La liste des espèces étudiées ici et leur appartenance taxonomique sont détaillées en annexe. Notre travail considère 27 des 49 non-graminivores de la région. Les 22 espèces restantes sont des éléments de la faune forestière que nous n'avons pas étudiée ou encore des espèces migratrices présentes essentiellement en saison sèche (divers Cyrtacanthacridinae).

### 3) Les méthodes

Les plantes consommées sont déterminées, en microscopie photonique, d'après les restes d'épidermes végétaux contenus dans les fèces. Ces fèces sont conservées à sec après un séchage à l'étuve à 60° C. Au laboratoire, après réhydratation en présence d'un agent mouillant, suivie de la dilacération des fèces à la pince, puis passage à l'eau de javel à 15 % et déshydratation à l'alcool, les fragments végétaux sont montés entre lame et lamelle dans de l'Euparal.

Une collection de référence des débris végétaux a été constituée à partir de fèces obtenues par alimentation exclusive en élevage d'une espèce très polyphage, *Oxyacantops spissus*, sur les diverses plantes qui ont été recensées dans les parcelles d'étude. Cette collection nous a permis de déterminer 81 espèces de non-graminées de savane et de lisière à partir des seules caractéristiques des fragments constitutifs des fèces.

La fréquence de l'espèce végétale  $i$  dans les fèces de l'espèce  $j$  est calculée selon la formule suivante :

$$p_{ij} = \frac{O_i}{O_j}$$

où  $O_i$  est le nombre de fois où des fragments du végétal  $i$  sont observés dans les fèces de l'espèce  $j$  et  $O_j$  est la somme des  $O_i$ .

Les acridiens sont capturés au filet, en évitant au maximum d'effectuer un choix, dans des parcelles choisies en fonction de leur représentativité des différents faciès. La structure de peuplements a été analysée par ailleurs (LE GALL, 1986).

Les acridiens étant capturés le matin après 8 heures, les fèces observées sont généralement constituées du résultat d'une prise de nourriture unique, résultat auquel s'ajoutent quelques fragments d'autres végétaux. On observe donc, pour chaque individu, un ou, au maximum, deux repas.

Adultes et juvéniles, mâles et femelles ont été groupés après qu'une étude préliminaire en ait montré l'identité des régimes. Dans un certain nombre de cas (signalés dans le texte), un seul état de développement a pu être étudié.

Pour trois exemples (*Parapropacris notatus*, *Eucoptacra anguliflora* et *Oxyacantops spissus*), nous avons analysé le nombre d'espèces végétales déterminées en fonction du nombre d'individus pris en compte. Lorsque cela a été possible, nous avons déterminé les courbes de régression exponentielle suivant les lois de Mitscherlich (SNEDECOR & COCHRAN, 1957), courbes dont la formule générale est du type :

$$y = A - B(e^{-cx})$$

où  $A$  est l'asymptote de la courbe.

Nous décrivons aussi le régime alimentaire en terme de niche trophique à l'aide de trois paramètres qui sont :

$N$  : le nombre d'espèces consommées.

$A'_s$  : largeur de niche calculée à partir de l'utilisation de 6 catégories végétales retenues a posteriori d'après leur fréquence de consommation par les principaux acridiens savanicoles et leur homogénéité taxonomique : Graminées, Composées, Légumineuses, *Lippia multiflora*, Malvacées, autres.

—  $A'_s$  : largeur calculée sur l'ensemble des espèces végétales présentes dans les fèces de l'acridien considéré.

Deux indices ont été mesurés :

— l'indice de Shannon-Weaver :

$$-A'_s \text{ et } A_s = - \sum_i p_i \log_2 p_i$$

— l'indice de Simpson :

$$-A_s \text{ et } A'_s = I_s = 1/C - 1 \quad \text{avec} \quad I_s = 1/\sum p_i^2$$

avec  $p_i$ , fréquence d'utilisation de la ressource  $i$  et  $C$ , nombre de catégories de ressources.

Les recouvrements de niche trophique entre les différentes espèces, prises deux à deux, sont calculés à l'aide de l'indice  $O_{jk}$  de Pianka :

$$O_{jk} = \frac{\sum_i p_{ij} \times p_{ik}}{\sqrt{\sum_i p_{ij}^2 \times \sum_i p_{ik}^2}}$$

où  $p_{ij}$  est la fréquence d'utilisation de la ressource  $i$  par l'espèce  $j$  et  $p_{ik}$  la fréquence d'utilisation de cette ressource  $i$  par l'espèce  $k$ .

## RÉSULTATS

### RÉGIMES ALIMENTAIRES (tableau I)

Dans les fèces, les espèces végétales communes en savane et la plupart des espèces courantes en lisière sont déterminées. Un certain nombre d'épidermes de plantes absentes de notre herbier, ou de plantes très abîmées lors du transit intestinal sont restés indéterminés.

Comme nous l'indiquons dans notre description du protocole de récolte, la majorité des fèces est constitué d'une seule espèce végétale. 7 % des fèces des polyphages et 9 % de ceux des monophages sont constitués de plus de deux espèces végétales. La plupart de ces cas sont des criquets ayant ingéré des fragments de graminées en plus de leur repas habituel : 78 % des séries de fèces où deux espèces végétales sont présentes simultanément.

Les acridiens polyphages s'attaquant aux herbacées (annexe I) sont les plus nombreux.

*Holopterna gerstaeckeri* est un Acridinae (sous-famille composée essentiellement de graminivores) forestier qui est à Lamto, un polyphage non-graminivore. Il vit plus particulièrement en sous-bois dans les taches de lumière et au bord de layon.

Nous n'avons observé qu'une seule bande larvaire de *Phymateus cinctus*. Celle-ci se déplaçait de buisson en buisson de *Chromolaena odorata*, seule plante retrouvée dans les fèces.

*Dictyophorus griseus* est très fréquemment rencontré près de l'Amaryllicacée, *Crinum ornatum*. En captivité, face à un choix de plantes de savane, il ne consomme



TABLEAU II. — Largeurs de niche trophique de 25 espèces de criquets présents à la station de Lamto.

$N$  : Nombre d'espèces végétales consommées.

$A_s$  : Largeur de niche (indice de Simpson) calculée sur les 6 catégories définies dans le texte.

$A'_s$  : Largeur de niche (indice de Simpson) calculée sur toutes les espèces consommées par l'échantillon étudié.

ESPECES	EFFECTIF	LARGEUR DE LA NICHE TROPHIQUE						
		N	$A_s$	$A'_s$	S	E	S'	E'
<i>Catantopsilus taeniolatus</i>	100	30	0,38	0,40	1,98	0,55	4,14	0,84
<i>Oxyacatantops spissus</i>	100	20	0,51	0,30	1,71	0,66	3,15	0,73
<i>Exopropacris modica</i>	31	16	0,32	0,62	1,65	0,64	3,75	0,90
<i>Exopropacris mellita</i>	29	19	0,10	0,41	0,89	0,34	3,98	0,95
<i>Catantops sylvestris</i>	25	11	0,18	0,65	1,29	0,50	3,00	0,87
<i>Oriocacatantops pulchripes</i>	16	5	0,26	0,72	1,34	0,52	2,25	0,87
<i>Trichacatantops villosus</i>	5	3	0,25	0,20	1,27	0,49	1,27	0,63
<i>Eucoptacra anguliflava</i>	75	22	0,69	0,30	1,85	0,71	3,30	0,74
<i>Epistaurus succineus</i>	14	7	0,22	0,70	0,58	0,22	2,20	0,85
<i>Acorypha</i> sp.	8	8	0,25	1,00	1,42	0,55	2,99	1,00
<i>Pyrgomorpha vagnaudii</i>	21	10	0,09	0,62	0,86	0,33	3,00	0,91
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	4	1	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00	1,00
<i>Atractomorpha occidentalis</i>	10	5	0,20	0,65	1,08	0,42	1,78	0,88
<i>Holopocra gerstaedkeri</i>	53	17	0,03	0,62	0,38	0,15	3,61	0,88
<i>Parapropacris notatus</i>	61	16	0,40	0,20	1,91	0,75	2,22	0,53
<i>Dictyophorus griseus</i>	51	22	0,12	0,20	1,15	0,45	3,70	0,82
<i>Heteracris guineensis</i>	25	4	0,26	0,26	0,86	0,33	1,46	0,73
<i>Hemiacris uvarovi</i>	5	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Aundakeros strenuus</i>	19	9	0,21	0,35	0,08	0,03	2,45	0,77
<i>Eucoptacra spathulacantha</i>	91	9	0,05	0,03	0,58	0,22	1,26	0,37
<i>Antheremus granceus</i>	77	5	0,05	0,06	0,55	0,21	0,70	0,30
<i>Stenomerylus festivus</i>	63	5	0,01	0,08	0,67	0,26	0,86	0,37
<i>Stauracelis magnifica</i>	18	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Brachella acutipennis</i>	8	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Afromastax zebra</i>	11	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Fleximidiella congnam</i>	2	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

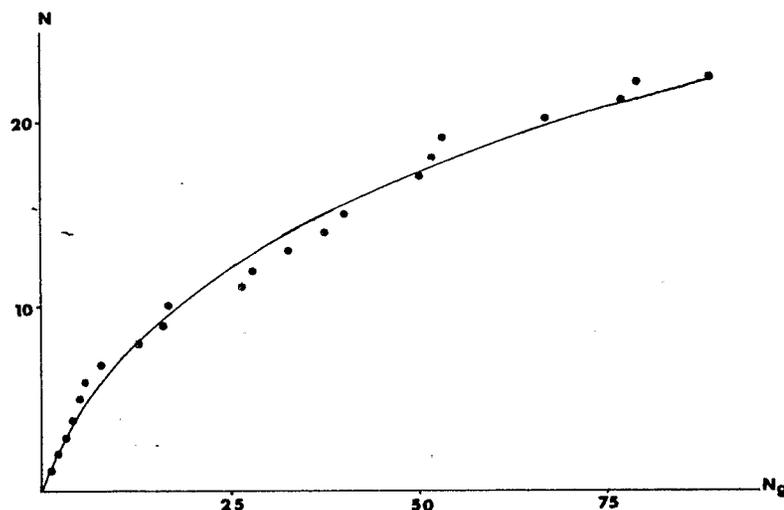


FIG. 3. — Relation entre le nombre de plantes consommées ( $N$ ) et le nombre de criquets étudiés ( $N_g$ ) chez *Eucoptacra anguliflava*.

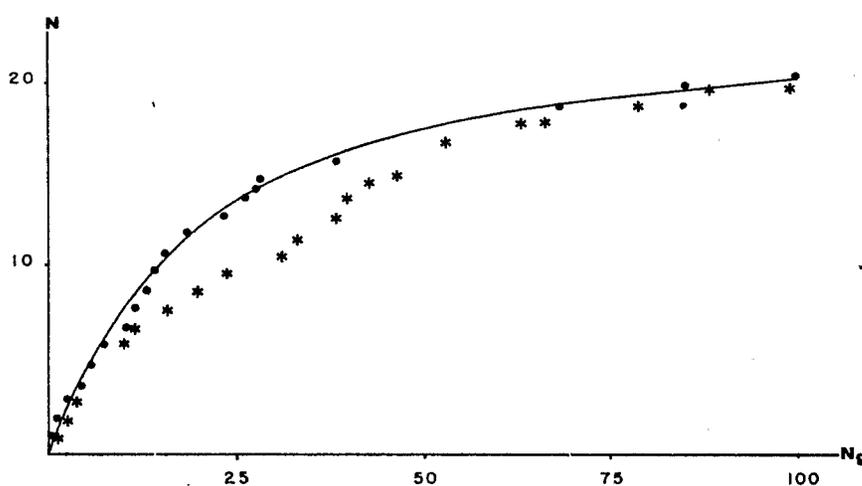


FIG. 4. — Relation entre le nombre de plantes consommées ( $N$ ) et le nombre de criquets étudiés ( $N_g$ ) chez *Oxyacatantops spissus*. Les données sont rangées soit au hasard (points) soit suivant la date de capture des criquets (étoiles).

Chez *Parapropacris notatus*, on observe une courbe comportant plusieurs points d'inflexion (fig. 5). L'avancement dans la saison des pluies intervient peut-être en

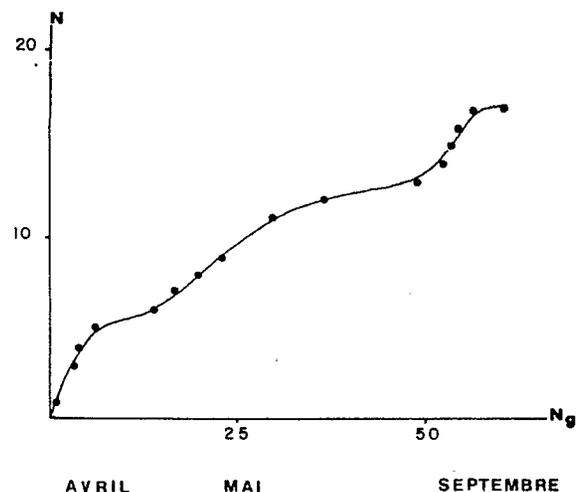


FIG. 5. — Relation entre le nombre de plantes consommées ( $N$ ) et le nombre de criquets étudiés ( $N_g$ ) chez *Parapropacris notatus*. Les données sont rangées en fonction de la date de capture des criquets.

modifiant la disponibilité des ressources végétales pour cette espèce des milieux secondaires. La troisième partie de la courbe montre une pente aussi importante que celle à l'origine. Cette troisième partie intervient au moment de la fin de la petite saison sèche (juillet-août) et du début de la petite saison des pluies (septembre-novembre). A ce moment, la structure de la végétation se modifie, la strate herbacée gagne en hauteur et certaines espèces végétales commencent à se dessécher.

L'indice de Shannon-Weaver et l'équitabilité qui lui correspond se sont révélés moins efficaces pour apprécier l'équilibre du régime sur les diverses espèces végétales consommées. Les valeurs généralement très élevées sont plus resserrées. Elles dépendent plus du nombre d'espèces consommées que de l'étalement du régime sur ces différentes espèces. Nous utiliserons donc l'indice de Simpson dans la suite de notre texte.

La distribution des largeurs de niche (fig. 6) montre l'importance des faibles valeurs : 2 espèces sur 26 présentent un  $A_s$  (étalement sur les 6 catégories) supérieur à 0,5 et 7 espèces sur les 23 retenues présentent un  $A'_s$  (étalement sur les espèces consommées) supérieur à 0,5.

Les deux indices de largeur de niche ( $A_s$  et  $A'_s$ ) des sténophages sont compris entre 0 et 0,1. Ces valeurs faibles sont liées à la consommation d'une seule plante ou de quelques espèces dont une seule constitue plus de 80 % du régime. Six espèces, *Afromastax zebra*, *Eucoptacra spathulacauda*, *Anthermus granosus*, *Stenocrobylus festivus*, *Bocagella acutipennis* et *Staurocleis magnifica* ont ainsi un régime monophage ou presque. *Euschmidia congana* semble bien avoir un régime alimentaire très limité. Le faible effectif observé ne permet pas d'en être sûr. *Phymateus cinctus* est un cas bien particulier. L'espèce est polyphage au vu des observations consignées par les auteurs précédents. Les bandes de juvéniles sont apparemment très liées à une espèce végétale.

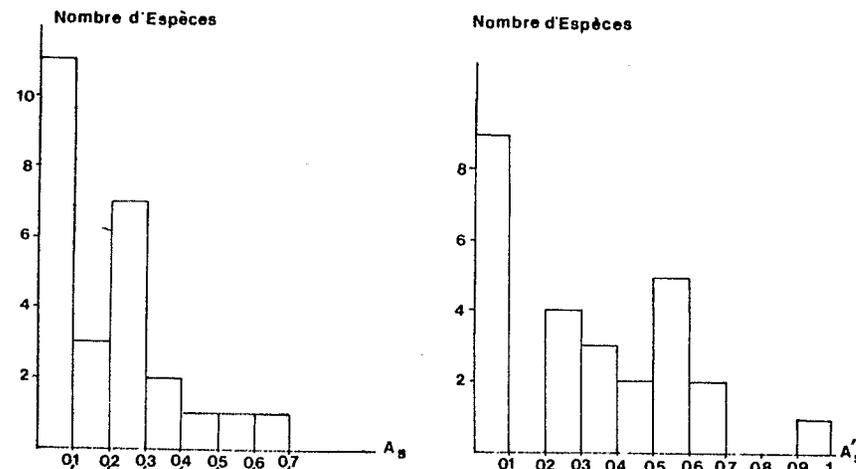


FIG. 6. — Distribution des largeurs de niche trophique des 23 principales espèces de criquets non-graminivores étudiées à Lamto.  $A_s$  : largeur de niche calculée à l'aide de l'indice de Simpson en prenant en compte les 6 catégories définies dans le texte;  $A'_s$  : largeur de niche calculée à l'aide de l'indice de SIMPSON en prenant en compte toutes les espèces consommées par l'échantillon étudié;  $N$  : nombre d'espèces de criquet.

Seules trois espèces ont les deux indices compris entre 0,1 et 0,3. *Dictyophorus griseus* a une largeur de niche, calculée sur l'ensemble des espèces consommées ( $A'_s$ ) de 0,20 pour un nombre d'espèces consommées égal à 22. *Heteracris guineensis* a de même une largeur de niche de 0,26 pour un nombre d'espèces consommées égal à 7. Ce décalage entre les deux valeurs est dû à l'utilisation préférentielle d'une seule espèce végétale : *Crinium ornatum* pour *D. griseus* et *Hypoesthes verticillaris* pour *H. guineensis*. Les observations menées en laboratoire confirment la nette préférence alimentaire pour les plantes consommées dans la nature. Ainsi, en cage, *D. griseus* s'alimente uniquement sur *C. ornatum*, délaissant les autres végétaux.

*Parapropacris notatus*, dont l'échantillon étudié marque une forte préférence pour les Malvacées a une largeur de niche du même ordre que celles des deux espèces précédentes. En élevage, cette espèce ne montre aucune véritable préférence, ce qui la distingue nettement des précédentes.

Les polyphages montrent au moins l'un de ces deux indices supérieur à 0,3. Les catégories les mieux consommées dépendent de l'espèce et de sa localisation en savane ou en milieu forestier. L'indice  $A_s$ , prenant en compte seulement les familles végétales, est plus faible que l'indice  $A'_s$ .

#### RECouvreMENT DE NICHE

*Holoperca gerstaeckeri*, qui vit uniquement en sous-bois et *Phymateus cinctus*, dont une seule bande larvaire a été observée, ne sont pas pris en compte dans l'étude des recouvrements de niche (tableau III).

TABLEAU III. — Recouvrement de niche trophique (indice de Pianka) entre 24 espèces de criquets non-graminivores étudiés à Lamto.

Ac s : *Acorypha* sp.; Ca t : *Catantopilus taeniolatus*; Ox s : *Oxyacantops spissus*; Ex mo : *Exopropacris modica*; Ex me : *Exopropacris mellita*; Ca s : *Catantops sylvestris*; Pa n : *Parapropacris notatus*; Eu a : *Eucoptacra anguliflata*; Di g : *Dictyophorus griseus*; He g : *Heteracris guineensis*; Eu s : *Eucoptacra spathulacauda*; An g : *Anthermus granosus*; St f : *Stenocrobilus festinus*; St m : *Staurocleis magnifica*; Bo a : *Bocagella acutipennis*; Af z : *Afromastax zebra*; Cr p : *Criovicantops pulchripes*; Eps : *Epistaurus succineus*; He u : *Hemicacris ururovi*; Ac s : *Acridoderes strenuus*; Py v : *Pyrgomorpha vignaudii*; Ch s : *Chrotogonus senegalensis*; At o : *Atractomorpha occidentalis*; Tr v : *Trichocantops villosus*.

	Ca t	Ox s	Ex mo	Ex me	Ca s	Pa n	Eu a	Di g	He g	Eu s	An g	St f	St m	Bo a	Af z	Cr p	Eps	He u	Ac s	Py v	Ch s	At o	Tr v			
Ca t	0,27																									
Ox s	0,36	0,27																								
Ex mo	0,00	0,00	0,27																							
Ex me	0,00	0,00	0,00	0,27																						
Ca s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27																					
Pa n	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27																				
Eu a	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27																			
Di g	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27																		
He g	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27																	
Eu s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27																
An g	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27															
St f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27														
St m	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27													
Bo a	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27												
Af z	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27											
Cr p	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27										
Eps	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27									
He u	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27								
Ac s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27							
Py v	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27						
Ch s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27					
At o	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27				
Tr v	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27			
Di g	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27		
He g	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	
Eu s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	
An g	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
St f	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
St m	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Bo a	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Af z	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Cr p	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Eps	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
He u	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Ac s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Py v	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Ch s	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
At o	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27
Tr v	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27

Acta Ecologica/Ecologia Generalis

Une proportion assez importante de sténophages et de polyphages utilisant les mêmes catégories de ressources (Composés, Légumineuses, etc.) explique la distribution des recouvrements de niche observée (fig. 7). On obtient deux pôles opposés, l'un centré sur les faibles valeurs (sténophages et distinction entre éléments forestiers et savanicoles) et l'autre sur les fortes valeurs (polyphages). Les très fortes valeurs, de 0,7 à 1 sont largement dominantes.

Les relations entre largeur et recouvrement de niche trophique (Coefficient de corrélation  $r = 0,54$ ) (fig. 8) sont dues à l'existence d'espèces spécialisées sur des

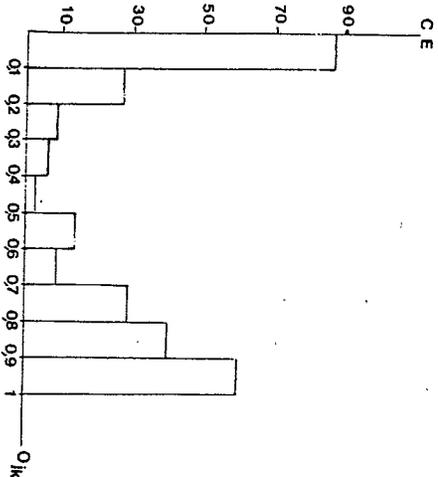


Fig. 7. — Distribution des recouvrements de niche trophique entre les 23 principales espèces de criquets non-graminivores étudiés à Lamto. N : nombre d'espèces de criquets; Ojk : moyenne des recouvrements de niche (indice de Pianka); C/E : nombre de couples d'espèces de criquets.

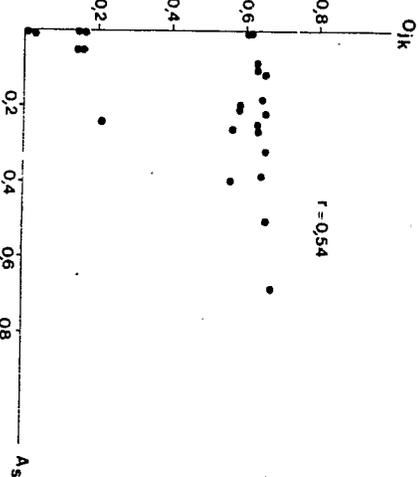


Fig. 8. — Moyenne des recouvrements de niche trophique ( $O_{jk}$ ) d'une espèce acridienne avec les 22 autres espèces étudiées en fonction de la largeur de niche de cette espèce ( $A_j$ ).

plantes rarement consommées par les autres acridiens. Ces espèces forment un groupe, proche de l'origine des axes, distinct de l'autre paquet caractérisé par un fort recouvrement des niches trophiques et des largeurs de niche très variables (de 0 à 0,70).

## DISCUSSION

### Familles végétales consommées

La répartition spatiale des acridiens commande en partie la sélection des familles végétales consommées.

Malgré la présence d'une flore très riche (cf. Annexe II), peu de familles sont représentées régulièrement dans le régime des non-graminivores.

Les Composées et les Légumineuses, familles bien représentées en savane tant chez les herbacées (ROLAND & HEYDACKER, 1963) que chez les arbres et arbustes (MÉNAUT, 1971), sont des constituants essentiels du régime des acridiens savanicoles polyphages et de certains sténophages.

La consommation de ces familles n'est pas exclusive aux acridiens africains. En Amérique tropicale, ROWELL (1985) observe lui aussi l'importance des Composées dans le régime d'acridiens forestiers.

Les Malvacées, quoique moins consommées que les familles précédentes, forment une part importante de l'alimentation de *Parapropacris notatus* et une petite part du régime de divers autres polyphages.

Aucune autre famille ne se rencontre systématiquement dans les régimes alimentaires.

Les Rubiacées sont très peu utilisées par les criquets de Lamto. Pourtant, le genre *Borreria* comprend les non-graminées les plus abondantes, en biomasse, en savane (CÉSAR, 1971).

### Consommation de Graminées

Les Graminées ne sont pas totalement absentes des observations réalisées chez les non-graminivores. On en observe un pourcentage variable suivant les acridiens considérés mais toujours inférieur à 15 %.

Les graminivores consomment aussi des non-graminées, toujours à des taux inférieurs à 15 %. Certains Eyprepocnemidinae ou Oedipodinae ont de véritables régimes mixtes. Les taux de Graminées et de non-graminées dépassent toujours 15 % et même très généralement 20 %.

### Largeur de niche trophique

En ce qui concerne les criquets étudiés ici, la situation ne correspond pas exactement à la classification classique.

La monophagie stricte n'est pas toujours la règle dans les populations sténophages. Les espèces sténophages peuvent en effet ingérer des fragments de plantes d'espèces autres que celles composant le régime de la population. Ces observations sont à mettre en parallèle avec la consommation de fragments de Graminées par les non-graminivores étudiés.

Les sténophages ont des largeurs de niche qui se situent dans une gamme restreinte de valeurs (0 à 0,1).

*Bocagella acutipennis* est un exemple de sténophage consommant plusieurs

espèces végétales, trois Composées apparentées. Le pluralisme des Composées ingérées est lié à l'utilisation de plantes de remplacement, *Vernonia nigriflora* et *Gutenbergia macrocephala*, lorsque la plante-hôte habituelle, *Vernonia guineensis*, est sénescence.

Sur les 119 espèces connues de la région, ce sont 6 non-graminivores et 3 graminivores que l'on peut considérer comme monophages, 2 non-graminivores comme très sélectifs (LE GALL, 1986). Du fait de la rareté de certaines espèces rencontrées à Lamto et dont on ne connaît pas le régime, ces chiffres ne peuvent être que des approximations. Le nombre de sténophages observés est déjà élevé si on le compare à l'état de nos connaissances : à titre de comparaison, on peut citer la trentaine d'espèces monophages ou oligophages connues du continent nord-américain (OTTE & JOERN, 1977), le plus étudié en ce qui concerne les régimes alimentaires des acridiens.

Les sténophages de la région de Lamto appartiennent tous, à part *Stenocroblytus festinus* et *Afromastax zebra* qui sont thamnophiles, à la strate herbacée tandis que sur le continent nord-américain, de nombreux monophages sont arboricoles.

Lamto est, de par sa nature de savane préforestière, à l'opposé des déserts, où sont connus divers sténophages (Continent américain). Dans ces déserts, la dominance du végétal consommé est un facteur essentiel de spécialisation. Ce n'est pas le cas à Lamto. Si *Vernonia guineensis*, hôte d'un sténophage, est une plante abondante et très répandue, *Lippia multiflora* et *Crotalaria goreensis*, elles aussi hôtes de sténophages, sont beaucoup plus localisées. On ne peut pas non plus considérer la rareté et la dispersion des plantes-hôtes en tant que facteur essentiel de la monophagie comme le fait ROWELL (1978) pour les acridiens forestiers sud-américains.

La polyphagie des non-graminivores ne correspond pas, en général, à l'utilisation de toutes ou de la plus grande part des ressources disponibles comme le font de nombreux graminivores. *Machaeridia bilineata* consomme les Graminées des savanes de Lamto en fonction de leur abondance relative (MESTRE, 1984). En France, *Omocestus ventralis* consomme 80 % des espèces présentes dans le biotope, mais exprime toutefois des préférences qui ne sont pas en relation avec l'abondance relative des Graminées (CHARA *et al.*, 1986).

*Calliptamus barbarus* et *C. wattenwylanus*, deux Calliptaminae très polyphages, font preuve d'une forte sélectivité dans leur alimentation (26 % et 15 % des espèces végétales présentes sont consommées respectivement par les deux espèces) (CHARA, 1987). De même, quel que soit leur degré de polyphagie, les acridiens non-graminivores de Lamto font preuve d'une sélection de leurs sources nutritives.

L'utilisation des ressources alimentaires est variable en fonction du milieu où vit l'acridien. Le choix de la plante-hôte est basé non seulement sur les relations biochimiques Insecte-Plante, mais aussi sur la structure du milieu. Ainsi, hors de son contexte naturel, comme c'est le cas dans les cultures, le criquet peut consommer des plantes totalement étrangères à son spectre trophique habituel (voir les listes de végétaux attaqués dans C. O. P. R., 1981). La sélectivité ne dépend pas que du milieu, elle dépend aussi de l'acridien; des acridiens polyphages vivant dans un même milieu ne consommeront pas les végétaux présents dans les mêmes proportions. Il est alors difficile de reprendre le cliché classique du criquet polyphage capable d'ingérer toutes sortes de plantes sans restrictions.

La polyphagie recouvre plusieurs types de comportement. Si l'on connaît beaucoup de polyphages *sensu stricto*, populations dont les individus possèdent un spectre alimentaire proche de celui de la population, BEN HALIMA *et al.* (1985)

décrivent une situation où la population polyphage est constituée d'individus relativement sélectifs dans leurs choix alimentaires. A Lamto, nous observons une étape intermédiaire entre sténophages et polyphages, représentée par les « polyphages préférentiels ». Ces acridiens consomment en majorité une espèce végétale déterminée dans un régime qui comprend autant d'espèces différentes que celui des autres polyphages. Ce ne sont pas de véritables sténophages du fait de leur aptitude à consommer de nombreuses espèces végétales. Toutefois, ils ne sont pas comparables aux vrais polyphages. Il s'agit d'insectes assez peu mobiles (*D. griseus* est brachypète) capables de consommer les végétaux qu'ils rencontrent mais fortement attirés par une espèce particulière. Si ce végétal ne constitue pas la seule ressource alimentaire, il est néanmoins la base du régime de la population.

Seuls les graminivores sont, par définition, des groupes oligophages; nous n'avons pas déterminé de véritable oligophagie chez les consommateurs d'autres familles végétales.

#### Recouvrement de niche trophique

La spécialisation alimentaire ne diminue pas obligatoirement les interactions de compétition trophique entre espèces sténophages et entre ces sténophages et les polyphages. Chaque exemple est un cas particulier. Ainsi, *Vernonia guineensis* est consommé à la fois par un sténophage et de nombreux polyphages; *Lippia multiflora* est l'hôte de deux sténophages; par contre, *Crotalaria goreensis* est fort peu consommé et abrite un seul acridien. Les ressources faisant l'objet d'une compétition interspécifique sont certainement autres.

La plupart des sténophages présents à Lamto consomment des plantes évitées par les autres groupes de phyllophages. *Lippia multiflora* et *Brachiaria* sp. sont peu consommés par les acridiens polyphages. *L. multiflora* est aussi évitée par les chenilles de Lépidoptères (VUATTOUX, comm. pers.; LE GALL, obs. pers.). *Crotalaria goreensis* est une Légumineuse très riche en alcaloïdes, peu visitée par les insectes hormis *St. magnifica*.

Les espèces majoritaires dans les régimes sont souvent les mêmes pour les différentes espèces polyphages de savane. Il ne semble pas y avoir d'exclusions mutuelles pour ces ressources qui n'apparaissent pas limitantes pour les acridiens (en saison des pluies en tout cas).

#### Spécialisation trophique et spéciation

La séparation écologique entre une forme forestière et une forme savanicole est fréquente en Afrique de l'Ouest, *Catantops sylvestris* et *Catantops stramineus* par exemple. Le genre *Exopropacris* est lui aussi représenté par deux espèces, l'une savanicole, *E. modica*, l'autre forestière, *E. mellita*. La différence de milieu se traduit par des différences dans les groupes végétaux consommés : Légumineuses et Composées présentes dans le régime d'*E. modica* et moins abondantes ou absentes du régime d'*E. mellita*. Le régime alimentaire est dans ce cas la résultante directe du choix proposé par l'habitat.

Le genre *Eucoptacra* est représenté à Lamto par trois espèces : *E. busidens*, espèce du massif forestier, très rare sur la station, *E. anguliflava*, espèce polyvalente et *E. spathulacauda*, vivant uniquement en zone boisée et sténophage. Les deux dernières espèces sont très proches morphologiquement. La distinction entre les femelles des deux espèces est malaisée hors du contexte écologique. La plus grande différence réside dans leur alimentation : *Lippia multiflora*, uniquement, pour *E. spa-*

*thulacauda*; régime polyphage, à l'exception de *L. multiflora* pour *E. anguliflava*. *E. anguliflava* nourri uniquement sur *L. multiflora* consomme peu, a un coefficient d'utilisation digestive faible sur cet aliment et finit par mourir au bout de quelques jours. La spécialisation trophique est ici un élément important du processus de spéciation.

#### CONCLUSION GÉNÉRALE

Les différences de régime alimentaire correspondent d'abord à des différences d'habitats (savanes-forêts), puis à l'utilisation différente des ressources de cet habitat. Les spectres trophiques observés diffèrent pour toutes les espèces étudiées, même pour les polyphages habitant les mêmes milieux.

Le choix des acridiens ne correspond pas complètement à l'impossibilité totale d'utiliser les autres ressources trophiques. Les « erreurs » ou « infidélités » au régime alimentaire de base sont bien tolérées par l'organisme acridien. Les acridiens semblent d'ailleurs tout à fait capables de faire face à un environnement chimique agressif. On observe des exemples de sténophages consommant des végétaux toxiques (*Crotalaria goreensis*) ou indigestes (*Lippia multiflora*) pour la majorité des espèces. Mais les exemples de polyphages ingérant à des périodes données de grandes quantités de végétaux toxiques sont courants chez les acridiens. *Zonocerus variegatus* (exemple classique de Pyrgomorphidae) se nourrit à certains moments de l'année essentiellement sur le manioc qui a des feuilles riches en sucres cyanogéniques (BERNAYS *et al.*, 1977). Les relations biochimiques entre les acridiens et leur environnement végétal sont donc loin d'être simples et de cadrer avec les théories habituelles. En particulier, la distinction entre monophage, étroitement adapté à un cortège donné de toxines, et polyphage, n'ingérant que de faibles quantités de chaque type de toxine par la multiplication des espèces végétales consommées, n'est pas possible chez ces insectes, comme le montre l'exemple des Pyrgomorphidae. D'autre part, dans un milieu humide où les végétaux sont de grande taille, les repas sont apparemment monospécifiques. Dans ce cas, s'il y a toxicité directe sans accumulation, monophages et sténophages sont exposés aux mêmes risques. La différence d'effet ne se fera sentir que pour des effets cumulatifs. L'hypothèse et les résultats sur *Dociaustorus maroccanus* de BEN HALIMA *et al.* (1985), selon lesquels certains polyphages seraient constitués d'individus spécialistes, vont aussi dans le sens de l'existence de processus d'adaptations à des aliments potentiellement toxiques identiques chez les spécialistes et les généralistes.

La spécialisation alimentaire, quel que soit le niveau auquel elle intervient, concourt essentiellement à un processus d'optimisation de l'intégration de l'espèce dans son milieu.

Les Insectes font partie de l'alimentation de nombreux Invertébrés et Vertébrés. Les Orthoptères sont des proies intéressantes pour de nombreux Vertébrés. Les morphologies et les comportements cryptiques, ainsi que les comportements de fuite sont souvent très élaborés et font entrer en jeu l'environnement végétal. Les pressions sélectives ayant modelé ces adaptations ont certainement beaucoup influé sur le choix d'un environnement végétal en accord avec les protections contre les prédateurs que possède l'espèce. Chaque exemple de sténophagie ou de polyphagie observé à Lamto s'intègre dans un ensemble morphologique et comportemental diminuant l'apparence du criquet ou augmentant ses capacités de fuite. Ce que l'on peut appeler « l'espace d'échappement au prédateur », est une composante essentielle dans les phénomènes de spécialisation.

L'environnement végétal joue un rôle très important dans la mise en place des adaptations écologiques des acridiens, rôle qui n'est pas essentiellement trophique.

### REMERCIEMENTS

ECOTROP, Laboratoire d'Écologie du C. N. R. S. a financé ce travail. Nous tenons à remercier R. VUATTOUX pour son accueil sur la station de Lamto. C. GAGNEPAIN, A. LOUVEAUX, A. M. MAINGUET & M. TERMIER pour leurs conseils lors de la rédaction du manuscrit.

### BIBLIOGRAPHIE

- BEN HALIMA T., GILLON Y. & LOUVEAUX A., 1984. — Utilisation des ressources trophiques par *Dociaustaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthoptera, Acrididae). Choix des espèces en fonction de la valeur nutritive. *Acta Œcol., Œcol. Gener.*, 5 (4), 383-406.
- BEN HALIMA T., GILLON Y. & LOUVEAUX A., 1985. — Spécialisation trophique individuelle dans une population de *Dociaustaurus maroccanus* (Orthoptera, Acrididae). *Acta Œcol., Œcol. Gener.*, 6 (1), 17-24.
- BERNAYS E. A., CHAPMAN R. F., LEATHER E. M., MCCAFFERY A. R. & MODDER W. W. D., 1977. — The relationships of *Zonocerus variegatus* (L.) (Acridoidea, Pyrgomorphidae) with cassava (*Manihot esculenta*). *Bull. Entomol. Res.*, 67, 391-404.
- BONVALLOT J., DUGERDIL M. & DUVIARD D., 1970. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : répartition de la végétation dans la savane préforestière. *La Terre et la Vie*, 24, 3-21.
- CATES R. G., 1980. — Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insects herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. *Œcologia (Berl.)*, 46 (1), 23-31.
- CÉSAR J., 1971. — Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire). Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Paris, 125 p.
- CÉSAR J. & MENAUT J. C., 1974. — Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. Liaison des chercheurs de Lamto*, n° spécial, fasc. 2, 161 p.
- CHAPMAN R. F., 1964. — The structure and wear of the mandibles in some african grasshoppers. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 142, 107-121.
- CHARA B., 1987. — Étude comparée de la biologie et de l'écologie de *Calliptamus barbarus* (COSTA, 1836) et de *Calliptamus wattenwylanus* (PANTEL, 1896) (Orthoptera, Acrididae) dans l'Ouest algérien. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université d'Aix-Marseille, 190 p.
- CHARA B., LOISEL & BIGOT, 1986. — Contribution à l'étude du régime alimentaire d'*Omocestus ventralis*, Zetterstedt, 1821 (Orthoptera, Acrididae) dans les conditions naturelles. *Œcologia mediterranea*, XII, 25-32.
- C. O. P. R., 1981. — *The Locust and Grasshopper agricultural manual*. Centre of Overseas Pest Research, 690 p.
- DI GRIGORIO R. & BRUNEL J. F., 1977. — Quelques observations nouvelles sur le régime alimentaire du Criquet puant, *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera, Pyrgomorphidae). *Bull. I. F. A. N.*, 39, série A, 642-652.
- DEVINEAU J. L., 1975. — Étude quantitative des forêts-galeries de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire). Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Univ. de Paris VI.
- DEVINEAU J. L., 1976. — Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Série E (Écologie)*, 11, 274-303.
- GANGWERE S. K., 1961. — A monograph of food selection in Orthoptera. *Trans. Amer. Entomol. Soc.*, 87, 67-120.
- GILLON Y., 1974. — Variation saisonnière des populations d'acridiens dans une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. *Acrida*, 3, 129-174.
- HUMMELEN P. & GILLON Y., 1968. — Étude de la nourriture des acridiens de la savane de Lamto en Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, Sér. E (Écologie)*, 1 (2), 199-206.

- ISELY F. B., 1938. — The relations of Texas Acrididae to plants and soils. *Ecol. Monographs*, 8, 551-604.
- JOERN A., 1979. — Feeding patterns in Grasshoppers on Sandhill rangeland in Northeastern Colorado. *Œcologia*, 38, 325-347.
- JOERN A., 1983. — Host plant utilization by grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) from a sandhill prairie. *J. Range Manage.*, 36, 793-797.
- JOERN A., 1985. — Grasshopper dietary (Orthoptera, Acrididae) from Nebraska Sand Hills Prairie. *Trans. Nebraska Acad. Sc.*, 12, 21-32.
- KAUFMANN T., 1965. — Observations on aggregation, migration and feeding habits of *Zonocerus variegatus* in Ghana (Orthoptera, Acrididae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 58, 426-436.
- LAMOTTE M., 1979. — Structure and functioning of the savana ecosystem of Lamto (C. I.). In: *Tropical grazing land ecosystems*. UNESCO, Natural Resources Research, 16 (665 p.), 511-561.
- LAUNOIS M. H., 1976. — Méthode d'étude dans la nature du régime alimentaire du criquet migrateur, *Locusta migratoria capito* (Sauss.). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 8, 25-32.
- LECORDIER C., 1975. — Les peuplements de carabiques (Coléoptères) dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Publ. Lab. Zool. E. N. S.*, 234 p.
- LE GALL P., 1986. — Spécificité trophique des Orthoptères (Acridomorpha) d'une savane préforestière tropicale (Lamto, Rép. de Côte-d'Ivoire). Contribution à l'étude de la niche écologique. Thèse de Doctorat, Paris-Sud, Orsay, 300 p.
- LE GALL P. & MESTRE J., 1986. — Les acridiens (Insecta, Orthoptera) de la région de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan, Série E (Écologie)*, 1985-1986, 18, 41-61.
- MENAUT J. C., 1971. — Étude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte-d'Ivoire. Thèse de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle, Paris, 141 p.
- MESTRE J., 1984. — Régime alimentaire et consommation des adultes de *Machaeridia bilineata* (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Acta Œcol., Œcol. Gener.*, 5 (1), 63-70.
- OTTE D. & JOERN A., 1977. — On feeding pattern in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proc. Acad. Nat. Sci. of Philadelphia*, 128 (6), 89-126.
- ROLAND J. C., 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. *La Terre et la Vie*, 21, 228-248.
- ROLAND J. C. & HEYDACKER F., 1963. — Aspects de la végétation dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Rev. Gén. Bot.*, 70, 605-620.
- ROWELL C. H. F., 1978. — Food plant specificity in neotropical rain forest Acrididae. *Ent. Exp. Appl.*, 24, 651-662.
- ROWELL C. H. F., 1985. — The feeding biology of a species-rich genus of rainforest grasshoppers (*Rhachicreagra*: Orthoptera, Acrididae). *Œcologia*, 68, 87-98.
- SNEDECOR G. W. & COCHRAN W. G., 1957. — *Statistical Methods*, 6<sup>e</sup> édition, Iowa State University Press, Ames Iowa, USA.
- UECKERT D. N. & HANSEN M., 1971. — Dietary overlap of grasshoppers on sandhill rangeland in northeastern Colorado. *Œcologia (Berl.)*, 8, 276-295.
- UVAROV B. P., 1977. — *Grasshoppers and Locusts*. Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research. Cambridge University Press, 631 p.
- VUATTOUX R., 1970. — Observation sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Série E (Écologie)*, 3, 285-313.
- VUILLAUME M., 1953. — Chimiotropisme, préférences alimentaires de *Zonocerus variegatus* (Acrid., Pyrgomorphinae). *Rev. Path. Vég. Ent. Agric. Drance*, 32, 161-170.

## ANNEXE I

## Acridiens étudiés.

Eumastacoidea
Eumastacidae
<i>Afromastax zebra</i> (Gerstaecker, 1889)
Euschmidtidae
<i>Euschmidtia congana</i> Rehn, 1914
Pyrgomorphidae
<i>Atractomorpha occidentalis</i> Kevan & Chen, 1969
<i>Chrotogonus senegalensis</i> Krauss, 1877
<i>Dietyophorus griseus</i> (Reiche & Fairmaire, 1850)
<i>Phymateus cinctus</i> (Fabricius, 1793)
<i>Pyrgomorpha vignaudii</i> (Guérin-Meneville, 1849)
Acrididae
Hemiacridinae
<i>Hemiacris uvarovi</i> Ramme, 1929
Eyprepocnemidinae
<i>Heteracris guineensis</i> (Krauss, 1890)
Calliptaminae
<i>Acorypha</i> sp.
Catantopinae
<i>Anthermus granosus</i> Stal, 1878
<i>Catantops sylvestris</i> Jago, 1984
<i>Catantopsilus taeniolatus</i> (Karsch, 1893)
<i>Criotocatantops pulchripes</i> (Karny, 1915)
<i>Exopropacris modica</i> (Karsch, 1893)
<i>Exopropacris mellita</i> (Karsch, 1893)
<i>Parapropacris notatus</i> (Karsch, 1891)
<i>Staurocleis magnifica</i> Uvarov, 1923
<i>Stenocrobylus festinus</i> Karsch, 1891
<i>Trichocatantops villosus</i> (Karsch, 1893)
<i>Oxyecatantops spissus</i> (Walker, 1870)
Coptacridinae
<i>Bocagella acutipennis</i> Miller, 1932
<i>Epistaurus succineus</i> (Krauss, 1877)
<i>Eucoptera spathulicauda</i> Jago, 1965
<i>Eucoptera anguliflora</i> (Karsch, 1893)
Cyrtacanthacridinae
<i>Acridoderes strenuus</i> (Walker, 1870)
Acrididae
<i>Holopercna gerstaeckeri</i> l. (Bolívar, 1890)

## ANNEXE II

## Liste des espèces végétales de la collection de référence.

Espèces	Famille	Forme	Milieus
<i>Afromomum latifolium</i>	Zingiberaceae	Herbacée	Savane, lisière
<i>Aloe buttneri</i>	Liliaceae	Herbacée	Savane
<i>Alysicarpus glumaceus</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Anona senegalensis</i>	Annonaceae	Arbuste	Savane
<i>Aspilia bussei</i>	Composaceae	Herbacée	Savane, lisière
<i>Aspilia helianthoides</i>	Composaceae	Herbacée	Lisière, savane
<i>Assystasia gangetica</i>	Acanthaceae	Herbacée	Lisière
<i>Bersama africana</i>	Melanthaceae	Arbuste	Lisière
<i>Borreria octodon</i>	Rubiaceae	Herbacée	Savane
<i>Borreria radiata</i>	Rubiaceae	Herbacée	Savane
<i>Bridellia ferruginea</i>	Euphorbiaceae	Arbuste	Savane
<i>Brillantaisia lamium</i>	Acanthaceae	Herbacée	Savane
<i>Canthium</i> sp.	Rubiaceae	Liane	Lisière
<i>Cassia mimosoides</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Celtis prantlii</i>	Ulmaceae	Arbre	Savane
<i>Christiana africana</i>	Tiliaceae	Arbuste	Forêt
<i>Cissus aralioides</i>	Ampellidaceae	Liane	Lisière
<i>Cochlospermum planchonii</i>	Cochlospermaceae	Buisson	Savane
<i>Cola laurifolia</i>	Sterculariaceae	Arbre	Forêt
<i>Costus afer</i>	Zingiberaceae	Herbacée	Lisière
<i>Crinium ornatum</i>	Amarylidaceae	Herbacée	Savane
<i>Crossopteryx febrifuga</i>	Rubiaceae	Arbuste	Savane
<i>Crotalaria goreensis</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane, pistes
<i>Crotalaria retusa</i>	Papilionaceae	Herbacée	Anthropisés
<i>Desmodium gangeticum</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Dissotis irvingiana</i>	Melastomataceae	Herbacée	Lisière
<i>Eriosema flemingoides</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Eriosema griseum</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Eriosema molle</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Eriosema psoraleoides</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Erythroxylum emarginatum</i>	Erythroxylaceae	Arbuste	Lisière
<i>Eupatorium odoratum</i>	Composaceae	Herbacée	Anthropisés
<i>Fagara xanthoxyloides</i>	Rutaceae	Herbacée	Lisière
<i>Ficus valis-schoudeae</i>	Moraceae	Arbre	Divers
<i>Fleurya aestuans</i>	Urticaceae	Herbacée	Anthropisés
<i>Galactea tenuiflora</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Harungona madagascariensis</i>	Hypericaceae	Arbre	Anthropisés
<i>Hibiscus asper</i>	Malvaceae	Herbacée	Savane
<i>Hibiscus squarrosus</i>	Malvaceae	Herbacée	Savane
<i>Hoslundia opposita</i>	Labiaceae	Liane	Lisière
<i>Hypoestes verticillaris</i>	Acanthaceae	Herbacée	Lisière
<i>Jatropha gossypifolia</i>	Euphorbiaceae	Arbuste	Anthropisés
<i>Jatropha multiflora</i>	Euphorbiaceae	Arbuste	Anthropisés
<i>Leea guineensis</i>	Ampellidaceae	Liane	Lisière
<i>Lippia multiflora</i>	Verbenaceae	Arbuste	Savane boisée
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Mallotus oppositifolius</i>	Euphorbiaceae	Herbacée	Lisière
<i>Manihot glazovii</i>	Euphorbiaceae	Arbuste	Lisière
<i>Mimusops kummeli</i>	Sapotaceae	Arbre	Savane
<i>Mucuna pruriens</i>	Papilionaceae	Arbuste	Anthropisés

Espèces	Famille	Forme	Milieux
<i>Nauclea latifolia</i>	Rubiaceae	Arbuste	Savane
<i>Ocimum</i> sp.	Labiatae	Arbuste	Anthropisés
<i>Paullinia pinnata</i>	Sapindaceae	Liane	Forêt
<i>Piliostigma thonningii</i>	Caesalpiniaceae	Arbuste	Savane
<i>Polygala arenaria</i>	Polygalaceae	Herbacée	Savane
<i>Pseudarthria hookeri</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Psorospermum febrifugum</i>	Hypericaceae	Arbre	Savane
<i>Pygidium guajava</i>	Myrtaceae	Herbacée	Anthropisés
<i>Rhynchosia sublobata</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Sesamum radiatum</i>	Pedaliaceae	Herbacée	Lisières
<i>Setaria</i> sp.	Graminaceae	Herbacée	Lisières, pistes
<i>Sida rhombifolia</i>	Malvaceae	Herbacée	Anthropisés
sp	Passifloraceae	Liane	Anthropisés
<i>Tephrosia bracteolata</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Tephrosia elegans</i>	Papilionaceae	Herbacée	Savane
<i>Terminalia glaucescens</i>	Combretaceae	Arbre	Savane
<i>Turrea heterophylla</i>	Meliaceae	Arbre	Lisière
<i>Uraria ovata</i>	Annonaceae	Liane	Lisière
<i>Vernonia guineensis</i>	Composaceae	Herbacée	Savane
<i>Vernonia nigriflora</i>	Composaceae	Herbacée	Savane
<i>Vigna fillicaulis</i>	Papilionaceae	Liane	Savane
<i>Vigna multinervis</i>	Papilionaceae	Liane	Savane
<i>Vismia guinensis</i>	Hypericaceae	Arbuste	Savane, forêt