

Extrait du Bulletin de la Société Zoologique de France.
Tome 108, n° 3, 1983, p. 453.

Printed in France.

nos vu de HZ

RECHERCHE DE LA SIGNIFICATION
DES DIFFÉRENCES DE VALEUR NUTRITIVE
OBSERVÉES ENTRE FEUILLES DE BLÉ JEUNES ET AGÉES
CHEZ *LOCUSTA MIGRATORIA* (R. ET F.)
(ORTHOPTERA, ACRIDIDAE),

PAR

Alain LOUVEAUX, Anne-Marie MAINGUET et Yves GILLON.

Des criquets migrateurs ont été nourris de la naissance à la mue imaginaire, de feuilles de blé lyophilisées soit jeunes, soit âgées. Ils ont assimilé une même quantité de nourriture bien qu'ayant ingéré plus de feuilles âgées.

Les différences nutritives sont analysées en fonction de la valeur énergétique, du contenu en azote et en fibres cellulosiques des feuilles. Une forte teneur en fibres est compensée par une surconsommation indépendamment du facteur hydrique, qui a été séparé de la nourriture dans les tests comparatifs. Qualitativement l'azote des feuilles jeunes assure une meilleure croissance que celui des feuilles âgées.

La capacité des criquets à compenser la sénescence des graminées est discutée en terme d'exploitation d'une ressource alimentaire limitée.

Meaning of differences between nutritive value of wheat leaves, young or matured, given as food to *Locusta migratoria*.

Locust were fed from hatching to adult moult on lyophilised wheat leaves either young or old. They assimilated a same amount of food though ingesting more old leaves. Differences of nutritive value are related to leaves energy, nitrogen and cellulose content. High fiber content is balanced by eating more, independantly of the water factor, which has been separated from food in comparative tests. Qualitatively young leaves nitrogen is of better value for somatic growth than old leaves nitrogen. Ability of locust to compensate senescence of grasses is discussed in terms of exploitation of a limited food resource.

Introduction.

Les populations acridiennes sédentaires n'exploitent qu'une faible partie de la nourriture disponible ; que ce soit en prairies, pelouses ou savanes tropicales la consommation n'excède pas quelques pourcents de la production primaire (WIEGERT, 1965 ; GYLLENBERG, 1969 ; WHITE, 1974 et 1978 ; GILLON, 1976).

Fonds Documentaire IRD



010024928

Fonds Documentaire IRD

Cote : Bx 24928 Ex: unique

Considérée globalement, la biomasse disponible n'est donc pas un facteur limitant, mais les espèces végétales qui la constituent ne sont pas toutes consommées et celles qui sont utilisées, selon l'espèce ou même le stade phénologique, ne sont pas toutes également favorables au développement ou à la reproduction. Plus généralement, il a été montré que de nombreux insectes consomment préférentiellement selon leurs besoins nutritionnels des parties végétatives différentes d'une même plante (LABEYRIE et MAISON, 1954 ; MC NEIL et SOUTHWOOD, 1978 ; BEYER, 1979 ; WOODRING, CLIFFORD et BECKMAN, 1979).

La maturation des graminées s'accompagne d'une mobilisation de la production végétale sous des formes difficilement exploitables pour les phytophages broyeur :

— polymérisation des sucres sous forme indigestible par les criquets (cellulose),

— stockage des sucres solubles dans la partie inférieure des entrenœuds de la tige, à l'abri des gaines foliaires,

— appauvrissement des feuilles en amidon, et protéines au profit des organes fructifères sous la protection des glumes (WAITE et BOYD, 1953 ; HEDIN, 1967 ; BUTLER et BAILEY, 1973).

L'appauvrissement de l'aliment en substances primaires est de portée plus générale que la présence des substances secondaires et peut conduire à une limitation de la croissance des insectes même si la quantité de plantes est globalement élevée. Les insectes, en contrepartie, développent, dans certaines limites, des mécanismes adaptatifs qui compensent cette limitation des ressources (MATTSON, 1980). En particulier, ils sont capables de modeler leur rythme de consommation en fonction de la richesse en azote de l'aliment (SMITH et NORTHOTT, 1951).

Ces processus de régulation ont été étudiés sur le plan physiologique en expérimentant avec des milieux artificiels plus ou moins dilués (MAC GINNIS et KASTING, 1967). Les performances nutritionnelles des insectes dans les conditions naturelles sont moins connues du fait que des difficultés méthodologiques limitent les possibilités d'investigations et que de nombreux facteurs covarient au cours du temps (SCRIBER et SLANSKY, 1981) ; ce sont aussi bien la qualité et la quantité des nutriments que les concentrations en substances secondaires dans l'aliment.

L'expérimentation avec une nourriture lyophilisée permet de supprimer le facteur variation de la teneur en eau des feuilles et de se libérer de la contrainte de temps en comparant simultanément des feuilles d'âge et de composition déterminés et constants (LOUVEAUX *et al.*, 1980).

I. — Matériel et Méthode.

1°) LE MATÉRIEL VÉGÉTAL.

Le blé cultivé en pleine terre est une variété d'hiver (Moisson de Vil-morin) ; elle a été semée dans la région parisienne en jardin expérimental à l'automne deux années successives. Les plantations n'ont subi aucun

traitement insecticide ou fongicide et il fut procédé à un apport d'engrais minéral.

Nous avons récolté le feuillage début mai pendant la montaison avant l'épiaison, au stade 4 selon la classification de WALDREN et FLOWERDAY (1979), en choisissant sur la plante deux stades de feuilles : d'une part, les premières feuilles de la base développées à la fin de l'hiver et au commencement du printemps (elles étaient en début de sénescence au moment de leur récolte), d'autre part les nouvelles feuilles du printemps au sommet de la plante (feuilles drapeaux qui étaient par contre en pleine croissance).

Le matériel végétal récolté fut immédiatement congelé à -35°C , puis lyophilisé avec un froid piège de -50°C .

Le blé lyophilisé est conservé sous emballage plastique scellé, à l'obscurité et à la température de la pièce.

Pour interpréter les résultats obtenus, une expérience complémentaire a été réalisée, comparant l'assimilation entre nourritures fraîche et lyophilisée de blé sous forme de germinations. La variété de blé est inchangée et la germination est obtenue en serre par semis sur vermiculite après 15 jours de croissance à 15°C - 25°C .

2°) MESURE DES INDICES DE CONSOMMATION ET D'ASSIMILATION DE LA NOURRITURE.

Les criquets soumis à l'expérimentation sont issus des élevages de masse du laboratoire, élevés sur germinations de blé frais complémentées avec du son.

Pour nos expériences, les criquets dès l'éclosion, sont répartis en plusieurs lots correspondant aux différentes nourritures à tester et l'eau leur est fournie à discrétion. Les élevages comparatifs sont synchrones. Le développement et la croissance pondérale sont mesurés sur la totalité du développement juvénile, soit cinq stades.

A partir de la quatrième mue, seules les femelles sont conservées et élevées individuellement dans des bonnettes de $0,9\text{ dm}^3$. Les indices de consommation et d'assimilation définis par PETRUSEWICZ et MAC FAYDEN (1970) sont évalués sur toute la durée du cinquième stade entre la quatrième mue et la mue imaginale.

Trois indices sont calculés :

$$P/C = \frac{\text{gain de poids sec pendant la durée du 5}^{\text{e}} \text{ stade}}{\text{poids sec de nourriture consommée}} = \text{ECI}$$

$$P/A = \frac{\text{gain de poids sec pendant la durée du 5}^{\text{e}} \text{ stade}}{\text{poids sec de nourriture assimilée}} = \text{ECD}$$

$$A/C = \frac{\text{poids sec de nourriture assimilée}}{\text{poids sec de nourriture consommée}} = \text{AD}$$

$$P/C = P/A \times A/C.$$

Le poids sec à la quatrième mue est déterminé sur un lot de 35 femelles déshydratées à 105° jusqu'à poids constant ; à la mue imaginale, les femelles des lots expérimentaux sont sacrifiées pour cette mesure.

Les élevages expérimentaux sont menés dans une enceinte climatisée dont la photopériode liée à la thermopériode est de 12 h - 12 h avec alternativement 20°C et 33°C. L'hygrométrie varie entre 60 % et 40 % HR. L'eau de boisson est fournie par un abreuvoir constitué d'un coton imbibé d'eau et alimenté par un tube retourné. La consommation d'eau n'est pas mesurée.

3°) ANALYSE DE LA COMPOSITION DES ALIMENTS ET DES FÈCES.

La cellulose brute est extraite par la méthode de JENKINS (1930) après traitement avec NaOH, HCl et l'hypochlorite de Na. Cette cellulose brute n'est pas totalement indemne de xylane. L'azote organique total des feuilles est dosé selon la méthode de KJELDAHL et le protocole de STRAUCH (1965). Dans les fèces, l'acide urique et l'acide allantoïque sont dosés à part afin d'en tenir compte pour déterminer l'azote assimilé ; ce sont les seuls catabolites excrétés en quantités notables (RAZET, 1961 ; MAINGUET et LE BERRE, 1973).

Ces deux produits d'excrétion sont solubilisés dans une solution saturée de carbonate de lithium. Après précipitation des protéines, l'acide urique est dosé par la méthode spectrophotométrique de KALCKAR (1947) et l'acide allantoïque est dosé par la réaction phényl-hydrazinique de Schryver-Fosse (VELLAS et BRUNEL, 1960).

La valeur énergétique, des aliments et des fèces, est mesurée avec un microcalorimètre non adiabatique PHILLIPSON (1964). Les échantillons testés sont réduits en poudre sèche et comprimés sous forme de pastilles.

II. — Résultats.

1°) CONSOMMATION ET ASSIMILATION DES FEUILLES D'ÂGES DIFFÉRENTS.

Des variations importantes de composition biochimique de la plante débutent au moment de la montaison du blé, stade de forte croissance du feuillage et qui précède la mobilisation des réserves pour l'épiaison. BUTLER et BAILEY (1973) ont fait la synthèse des travaux relatifs aux bilans de ces variations en relation avec le stade de développement des graminées. La teneur en azote total diffère beaucoup selon les tissus analysés et le stade de croissance (entre 0,03 % et 7 % du poids sec de la plante). Les plus fortes concentrations d'azote sont observées dans les feuilles en croissance (entre 3 % et 7 %) ; elles diminuent ensuite rapidement jusqu'à la sénescence (MATTSON, 1980).

Les feuilles jeunes du sommet de la tige, que nous avons prélevées sur le blé d'hiver, ont une teneur en azote total égale à 4,5 % du poids

sec ; les feuilles plus âgées qui se sont développées à la base de la plante ont 3 % d'azote (Tableau I).

TABLEAU I.

Composition comparée des feuilles de blé jeunes ou âgées en tant qu'aliment.
Résultats en pourcentage du poids sec total.
Energie en joules par mg de poids sec.

	Azote organique total %	Cellulose % (*)	Cendres %	Valeur énergétique sans cendres J/mg
Feuilles jeunes .	4,5	19,4	5,3	19,1
Feuilles âgées ..	3,0	22,1	7,9	16,7

(*) Les hémicelluloses ne sont pas dosées.

La teneur en cellulose est un élément important de l'aliment car les polysaccharides structuraux, non digestibles, affectent les coefficients d'utilisation digestive : dans le Ray-grass, les teneurs en cellulose de la feuille sont voisines de 8 à 10 % pendant les premiers stades de croissance et augmentent jusqu'à 21-22 % au moment de la maturité (in BUTLER et BAILEY, 1973).

TABLEAU II.

Composition comparée des fèces de criquets alimentés sur feuilles de blé jeunes ou âgées.
Résultats en pourcentage du poids sec total.
Energie en joules par mg de poids sec.

	Azote organique total %	Azote de l'excrétion (A. urique + A. allantique) %	Cellulose % (*)	Cendres %	Valeur énergétique sans cendres J/mg
Feuilles jeunes .	2,7	0,5	28,8	9,9	17,3
Feuilles âgées ..	1,4	0,1	22,5	18,6	17,3

(*) Les hémicelluloses ne sont pas dosées.

Nous avons des feuilles de blé dont la teneur en cellulose est élevée (19 à 22 %), mais normale pour une graminée (Tableau I).

La valeur énergétique globale est également un élément d'appréciation de la qualité d'un aliment mais ne fait pas la part de ce qui n'est pas assimilé par l'insecte. Nos résultats montrent que les jeunes feuilles drapées sont plus énergétiques que les feuilles en début de sénescence (Tableau I).

Les deux aliments donnés aux criquets sont étroitement apparentés puisque les feuilles drapeaux et sénescents sont prélevées sur les mêmes

TABLEAU IIIa.

Développement des criquets sur feuilles lyophilisées de blé de deux âges différents.

1^{re} expérience.

Durée en jours et poids en mg, $\bar{x} \pm S.E.$

	Feuilles jeunes n = 24	Feuilles âgées n = 18	Test F	Pr.
Durée du développement de la 1 ^{re} à la 4 ^e mue	24 \pm 0,3	24 \pm 0,3	—	—
Durée du 5 ^e stade	11 \pm 0,2	11 \pm 0,3	—	—
Poids sec des imagos à l'émergence	357 \pm 9	318 \pm 8	9,68 **	0,004
Gain de poids sec durant le 5 ^e stade	245 \pm 7	217 \pm 5	9,54 **	0,004
Quantité ingérée en poids sec au 5 ^e stade	1439 \pm 46	1764 \pm 60	19,03 **	< 0,001
Quantité assimilée en poids sec au 5 ^e stade	605 \pm 19	594 \pm 24	0,12	0,68

TABLEAU IIIb.

Développement des criquets sur feuilles de blé de deux âges différents.

2^e expérience.

Durée en jours et poids en mg, $\bar{x} \pm S.E.$

	Feuilles jeunes n = 12	Feuilles âgées n = 12	Test F	Pr.
Durée du développement de la 1 ^{re} à la 5 ^e mue	24	24	—	—
Durée du 5 ^e stade	11	11	—	—
Poids sec des imagos à l'émergence	388 \pm 8	368 \pm 6	3,90	0,06
Gain de poids sec durant le 5 ^e stade	266 \pm 7	246 \pm 5	5,14 *	0,03
Quantité ingérée en poids sec au 5 ^e stade	1844 \pm 67	2050 \pm 60	5,22 *	0,03
Quantité assimilée en poids sec au 5 ^e stade	756 \pm 57	754 \pm 51	3,10 ⁻⁴	0,99

* Différence significative.

** Différence hautement significative.

pieds. Leurs différences quantitatives (azote, cellulose et valeur énergétique) sont peu importantes mais suffisantes pour avoir des conséquences sur la croissance de l'insecte.

Bien que les criquets nourris depuis la naissance sur chacun des deux types de nourriture proposée, aient eu la même durée de développement (Tableau III a), leur croissance pondérale est nettement différente. Les adultes ont un poids sec plus important sur feuilles jeunes que sur feuilles âgées. La différence d'accroissement de poids pendant les 11 jours que dure le cinquième stade, est elle-même significative ($Pr = 0,01$). L'effet favorable de la qualité du feuillage jeune sur la croissance est d'autant plus probant que la consommation de feuilles âgées a été plus forte que celle de feuilles jeunes. Comme les quantités ingérées ou assimilées sont en rapport avec le poids de l'animal, nous avons effectué une analyse de covariance pour la comparaison des indices de consommation et de transformation de la nourriture (Tableau IV). Les variables quantités consommées et assimilées placées au dénominateur des rapports P/C, P/A, A/C sont mises en covariables.

TABLEAU IV.

Comparaison des taux, en pour cents, d'assimilation et de transformation des feuilles de blé de deux âges différents.

	n	P/C	P/A	A/C
Feuilles jeunes	24	17,0	40,6	42,0
Feuilles âgées	19	12,0	36,5	33,7
Test F		89,5 **	21,1 **	99,6 **

Le gain de poids corporel obtenu par gramme de feuilles âgées consommées (P/C), faible en comparaison du même taux sur feuilles jeunes, est dû à la baisse concomitante de la digestibilité des feuilles âgées A/C et du rendement de l'assimilation pour la croissance P/A.

Pour les deux types de nourriture proposés les différences entre ces rendements sont significatives (Tableau IV), mais non dues à des différences de quantités assimilées entre les deux groupes, ces quantités sont en effet très voisines (Tableau III a).

Les criquets qui se nourrissent de feuilles jeunes utilisent mieux les nutriments assimilés, puisqu'ils croissent plus vite pendant le cinquième stade ($\Delta P = 245$ mg) que les criquets ayant consommé des feuilles âgées ($\Delta P = 217$ mg) (Tableau III a). Une deuxième expérience faite l'année suivante (Tableau III b) a confirmé que les feuilles d'âges différents, mais présentes en même temps sur la plante, ont des répercussions alimentaires sensibles sur les criquets. Nourris depuis la naissance avec ces aliments, les jeunes imagos ayant un poids sec nettement plus élevé s'ils sont nourris de feuilles jeunes (388 mg, contre 368 mg avec des feuilles

âgées). Les différences de gain de poids considérées sur la durée limitée d'un stade sont encore sensibles et en faveur d'une alimentation sur feuilles jeunes.

La comparaison des tableaux III a et III b montre que les résultats d'une année sur l'autre diffèrent sensiblement. Le blé ayant poussé en extérieur, la qualité de l'aliment n'est pas contrôlée et a pu varier sur des paramètres non identifiés ; les dosages globaux n'ayant pas révélé de différences sensibles entre les lots. La croissance des criquets fut moins bonne dans la première expérience (III a), bien que les coefficients d'utilisation digestive soient très voisins entre III a et III b.

2°) INFLUENCE DE LA SÉPARATION DU FACTEUR HYDRIQUE DES AUTRES FACTEURS NUTRITIONNELS SUR LA CONSOMMATION ET L'ASSIMILATION DE LA NOURRITURE.

Le fait d'avoir lyophilisé la nourriture et présenté l'eau de boisson à part est susceptible de modifier le comportement alimentaire du criquet et ses capacités d'assimilation si l'eau est limitante. Pour mesurer l'incidence de ce mode de présentation de la nourriture nous avons effectué deux expériences.

a. — Préférence alimentaire et consommation de feuilles jeunes ou âgées, lyophilisées.

La consommation plus grande de feuilles âgées, pauvres en azote, peut s'interpréter comme une compensation nutritive (WILSON et MANNETTE, 1978) ou comme une différence d'appétence entre les feuilles (IKEDA *et al.*, 1977).

TABLEAU V.

Préférence alimentaire entre feuilles jeunes et feuilles âgées lyophilisées.

	n	Quantité de blé consommée en mg $\bar{x} \pm S.E.$	Test t pour des séries appariées
Feuilles jeunes lyophilisées	21	$22 \pm 1,8$	6,04** d.d.l. = 20
Feuilles âgées lyophilisées	21	$8 \pm 1,3$	

Pour tester cette dernière hypothèse nous avons réalisé une expérience de préférence alimentaire où une vingtaine d'individus du cinquième stade élevés isolément ont à leur disposition un mélange en quantités égales de feuilles lyophilisées jeunes et âgées.

Les criquets n'ont pas subi de conditionnement préalable à la nourriture présentée sous une forme lyophilisée. L'essai est arrêté lorsque les criquets ont consommé approximativement 50 % de l'un ou de l'autre des aliments proposés. Les consommations sont mesurées par différence de poids sec de nourriture entre le début et la fin de l'expérience.

Le tableau V montre que, lyophilisées, les feuilles jeunes sont nettement préférées aux feuilles âgées. Par conséquent, la surconsommation des feuilles âgées n'est pas liée à leur appétitivité, mais vraisemblablement à leur valeur nutritive déficiente.

b. — *Influence du facteur hydrique sur l'assimilation.*

L'égalité des quantités assimilées de feuilles âgées ou jeunes, respectivement 756 et 754 mg (Tableau III b), s'oppose à la différence entre les quantités de nourriture ingérée. Cette égalité des quantités assimilées peut résulter d'une limitation des capacités d'assimilation d'un aliment lyophilisé. Cette nourriture devant être réhydratée dans le tube digestif par l'eau de boisson, il n'est pas exclu qu'elle constitue un facteur limitant de l'assimilation (SCRIBER, 1979).

Nous avons donc comparé, dans les mêmes conditions expérimentales que précédemment, l'alimentation pendant le cinquième stade de criquets nourris depuis la naissance avec des germinations de blé soit fraîches, soit lyophilisées.

TABLEAU VI.
Comparaison du développement de *Locusta*
sur des germinations de blé fraîches ou lyophilisées.

	Blé frais n = 14	Blé lyophilisé n = 15	Test F	Pr.
Durée du développement de la 1 ^{re} à la 5 ^e mue	≈ 24	≈ 24	—	—
Durée du 5 ^e stade	11,5	11,7	—	—
Poids sec des imagos à l'émergence	324 ± 6	297 ± 7	7,78 **	0,01
Gain de poids sec durant le 5 ^e stade (mg)	214 ± 6	202 ± 5	1,94	0,18
Quantité ingérée au 5 ^e stade .	1271 ± 26	1645 ± 37	66,29 **	10 ⁻³
Quantité assimilée au 5 ^e stade.	708 ± 22	742 ± 21	1,25	0,28

Durées en jours et poids en mg $\bar{x} \pm S.E.$

Le tableau VI montre que le mode de présentation de l'aliment sous forme déshydratée n'a pas modifié la durée de développement des criquets mais a diminué le poids sec des adultes, sans toutefois que l'on puisse montrer une différence significative entre les accroissements de poids pendant le cinquième stade. Entre les deux groupes de criquets, les quantités assimilées sont voisines, nous ne trouvons pas ici non plus de différence (Pr = 0,28). L'assimilation n'est donc pas limitée par un manque d'eau, nous pouvons penser qu'elle dépend des besoins métaboliques de l'insecte. Toutefois, la quantité de blé germé consommé est plus grande lorsque le blé est déshydraté montrant que, sous cette forme, sa digestibilité est moindre.

3°) ASSIMILATION DE L'AZOTE ET VALEUR ÉNERGÉTIQUE.

On a vu que les criquets nourris de feuilles jeunes ou âgées assimilent des quantités très semblables, ce qui n'explique pas les différences de croissance observées. La teneur en azote ou la valeur énergétique des nutriments assimilés pourraient mieux rendre compte de ces différences que le poids global des éléments assimilés.

L'énergie métabolisable est calculée par différence entre la valeur énergétique de l'aliment ingéré et celle des fèces recueillis (Tableaux I, II et VII) ; de même, la quantité d'azote assimilable est estimée par différence entre l'azote ingéré et celui des fèces auquel on retranche l'azote d'excrétion.

TABLEAU VII.

Comparaison de la digestion et de l'assimilation des aliments exprimée en terme de valeur énergétique ou selon leur teneur en azote.

	Feuilles jeunes n = 24	Feuilles âgées n = 18	Test F	Pr.
Energie ingérée en joules	27524 ± 878	29450 ± 1007	2,83	0,10
Energie métabolisable en joules	13095 ± 417	9234 ± 391	43,04**	< 10 ⁻³
Coefficient d'utilisation de l'énergie en %	49,1	31,4	120,26**	< 10 ⁻³
Azote ingéré (mg)	64,8 ± 2,1	52,9 ± 1,8	20,64**	< 10 ⁻³
Azote assimilé (mg)	46,5 ± 1,7	37,7 ± 1,3	21,56**	< 10 ⁻³
Coefficient d'utilisation de l'azote en %	72,0	71,6	1,29	0,27

La valeur énergétique, sans cendres, des aliments ingérés est peu différente entre les deux types de feuilles, jeunes ou âgées. Ceci est dû à la part importante que prend la cellulose dans ce bilan (Tableau I), mais la partie métabolisable est plus importante dans l'assimilé des feuilles jeunes. A ingestion globale équivalente les criquets ingèrent et assimilent plus d'azote en consommant des feuilles jeunes (Tableau VII). Il est à remarquer que les coefficients d'utilisation de l'azote sont pratiquement égaux entre les deux types d'aliments.

Les différences de valeur nutritive de l'assimilé confirment le meilleur développement observé, des individus sur feuilles jeunes, mais la connaissance plus précise des nutriments assimilés par les individus permettrait de mieux comprendre quels éléments indispensables à la croissance peuvent devenir facteur limitant pour des consommateurs de graminées à évolution rapide.

III. — Discussion.

L'efficacité de conversion de la nourriture est influencée par des facteurs qui tiennent à la physiologie nutritionnelle de l'animal et aux variations ontogéniques de la plante consommée.

Locusta migratoria, qui est essentiellement graminivore, utilise mieux les graminées que les dicotylédones (MEHROTRA *et al.*, 1972) et, parmi les graminées qu'il peut consommer, les performances varient dans de fortes proportions comme l'ont montré HOEKSTRA et BEENAKKERS (1976) en nourrissant *Locusta migratoria* avec des graminées européennes.

Les besoins métaboliques et l'assimilation diffèrent selon que l'animal est dans une phase de développement somatique ou une période génésique : *Schistocerca gregaria* utilise plus les sucres pendant sa croissance somatique que pendant l'ovogenèse (MORDUE et HILL, 1970).

On sait que le transit digestif est plus rapide lorsque la teneur en matière sèche de l'aliment croît (MAC GINNIS et KASTING, 1967 ; LOUVEAUX, 1978). Les différences de teneur en matière sèche dans les feuilles sont dues principalement à des variations inverses du contenu en eau et en fibres celluloses (SCRIBER, 1979). SCRIBER et FEENY (1977) ont montré que la croissance des chenilles de lépidoptères et leur vitesse d'accumulation de l'azote sont toutes deux positivement corrélées à la teneur en eau de l'aliment. On peut se demander si l'insecte se développe mieux sur un aliment riche en eau parce qu'il couvre ses besoins hydriques ou parce que les matériaux indigestibles, présents en petites quantités, ne constituent pas un facteur limitant. En éliminant le facteur hydrique par une présentation de l'aliment sous forme lyophilisée, on se rend compte que les criquets consomment proportionnellement plus les feuilles de blé chargées en matériaux non digestibles que les feuilles jeunes, riches en nutriments. Les criquets compensent les différences nutritives par une surconsommation de l'aliment le plus pauvre en prenant des repas plus importants et/ou plus fréquents. Bien que globalement les quantités de nutriments assimilés soient très voisines, elles ne permettent pas les mêmes rendements de croissance. Un examen plus détaillé montre que l'azote des feuilles jeunes est le mieux utilisé et que ces feuilles fournissent le plus d'énergie métabolisable.

Les variations de composition chimique des plantes selon leur stade phénologique sont bien connues pour avoir des conséquences sur les insectes piqueurs suceurs de sève ; elles entraînent chez ceux-ci des localisations particulières et précises sur la plante-hôte (MC NEIL, 1971 ; LLEWELLYN et QURESHI, 1978).

Ces résultats montrent qu'il faudrait prendre en compte l'âge des organes végétaux consommés dans la nature par les Acridiens. Les estimations habituelles portent en effet sur les biomasses végétales globales sans tenir compte des différences de valeur alimentaire liées à cet âge.

Lab. Entomologie, Bât. 446, Université Paris-XI, 91405 Orsay Cedex.

Nous remercions le lecteur anonyme du manuscrit pour ces remarques constructives. Travail réalisé avec la collaboration technique de Mesdames DEMY et LAROCHE-ROY.

BIBLIOGRAPHIE.

- BEYER, R. (1979). — Über den Einfluss der Futterpflanzen auf die Entwicklung und Vermehrung der Indischen Stabhauschrecke *Carausius morosus* Br. (Phasmatodea). *Beitr. Trop. Landwirtsch. Veterinärmed.*, 17 (4), 409-416.
- BUTLER, G. W. and BAILEY, R. W. (1973). — Chemistry and Biochemistry of herbage. *Academic Press*, Vol. 1, 2, 3.
- GILLON, Y. (1976). — Etude bioénergétique du peuplement acridien de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Ecologie*, 9, 1-85.
- GYLLENBERG, G. (1969). — The energy flow through a *Chorthippus parallelus* (Zett.) (Orthoptera) population on a meadow in Tvärminne, Finland. *Acta Zoologica Fennica*, 123, 1-74.
- HEDIN, L. (1967). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : la valeur fourragère de la savane. *La Terre et la Vie*, 21, 249-261.
- HOEKSTRA, A. et BEENAKKERS, A. M. (1976). — Consumption, digestion and utilization of various grasses by fifth instar larvae and adults of the migratory locust. *Ent. exp. appl.*, 19, 130-138.
- IKEDA, T., MATSUMURA, F. and BENJAMIN, D. M. (1977). — Mechanism of feeding discrimination between matured and juvenile foliage by two species of pine sawflies. *J. chem. Ecol.*, 3, 677-694.
- JENKINS, S. H. (1930). — The determination of cellulose in straws. *Biochem. J.*, 24, 1428-1432.
- KALCKAR, H. M. (1947). — Differential spectrophotometry of purine compound by means of specific enzyme. *J. Biol. chem.*, 167, 429-443.
- LABEYRIE, V. et MAISON, P. (1954). — Sur les relations entre la ponte d'*Acanthoscelides obsoletus* Say. dans la nature et les stades phénologiques de *Phaseolus vulgaris* Linné. *C. R. Acad. Sci.*, 238, 1920-1922.
- LLEWELLYN, M. and QURESHI, A. L. (1978). — The energetics and growth efficiency of *Aphis fabae* Scop. reared on different parts of the broad bean plant (*Vicia fabae*). *Ent. exp. appl.*, 23, 26-39.
- LOUVEAUX, A. (1978). — Organisation et régulation de la prise de nourriture chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) (Orthoptère Acrididae). *Thèse d'Etat*, 167 p. Université Paris-XI.
- LOUVEAUX, A., MAINGUET, A. M. and GILLON, Y. (1980). — Feeding locusts on freeze-dried plants : a new rearing method for herbivorous insects. *Ent. exp. appl.*, 27, 255-259.
- MAC GINNIS, A. J. and KASTING, R. (1967). — Dietary cellulose : effect on food consumption and growth of a grasshopper. *Can. J. Zool.*, 45, 365-367.
- Mc NEIL, S. (1971). — The energetics of a population of *Leptopterna delabrata* (Heteroptera : Miridae). *J. anim. Ecol.*, 40, 127-140.
- Mc NEIL, S. and SOUTHWOOD, T. R. E. (1978). — The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. in *Biochemical Aspects of Plant and animal Coevolution*, Ed. Harborne, London, pp. 78-98.
- MAINGUET, A. M. et LE BERRE, J. R. (1973). — Nutrition du criquet migrateur, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera Acrididae). II. Excrétion azotée en fonction de divers aliments. *Arch. Sci. Physiol.*, 27, 91-113.
- MATTSON, W. J. (1980). — Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. ecol. syst.*, 11, 119-161.
- MEHROTRA, K. N., RAO, P. JK and FAROOQI, T. N. A. (1972). — The consumption, digestion and utilization of food by locust. *Ent. exp. & appl.*, 15, 90-96.
- MORDUE, A. J. and HILL, L. (1970). — The utilization of food by the adult female desert Locust *Schistocerca gregaria*. *Ent. exp. appl.*, 13, 352-358.

- PETRUSEWICZ, K. and MAC FAYDEN, A. (1970). — Productivity of terrestrial animals, principles and methods. *I. B. P. Handbook*, 13, 190 pp.
- PHILLIPSON, J. (1964). — A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, 15, 130-139.
- RAZET, P. (1961). — Recherche sur l'uricolyse chez les insectes. *Thèse Dr. Etat*, 206 p. *Université de Rennes*.
- SCRIBER, J. M. (1979). — Effects of leaf-water supplementation upon post-ingestive nutritional indices of forb shrub, vine, and tree-feeding Lepidoptera. *Ent. exp. appl.*, 25, 240-252.
- SCRIBER, J. M. and FEENY, P. (1977). — Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. *Ecology*, 60 (4), 829-850.
- SCRIBER, J. M. and SLANSKY, F. JR. (1981). — The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 26, 183-211.
- SMITH, D. S. and NORTHCOTT, F. E. (1951). — The effects on the grasshopper *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Sauss) (Orthoptera : Acrididae) of varying the nitrogen content in its food plant. *Can. J. Zool.*, 29, 297-304.
- STRAUCH, L. (1965). — Zeitschrift für Klitnische. *Chemie*, 5, 165-167.
- VELLAS, O. et BRUNEL, A. (1960). — Sur le dosage des uréides glycocycliques chez les végétaux : acide allantoïque. *C. R. Acad. Sc.*, 250, 2424-2426.
- WAITE, R. and BOYD, J. (1953). — The water soluble carbohydrates of grasses—changes occurring during normal life cycle. *J. sci. food agric.*, 4, 197-203.
- WALDREN, R. P. and FLOWERDAY, A. D. (1979). — Growth stages and distribution of dry matter N, P. and K in Winter Wheat. *Agronomy Journal*, 71, 391-397.
- WHITE, E. G. (1974). — Grazing pressures of grasshoppers in an alpine tussock grassland. *N. Z. Journal of Agricultural Research*, 17, 357-372.
- WHITE, E. G. (1978). — Energetics and consumption Rates of Alpine Grasshoppers (Orthoptera : Acrididae) in New Zealand. *Oecologia*, 33, 17-44.
- WIEGERT, R. G. (1965). — Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems. *Oikos*, 16, 161-176.
- WILSON, J. R. and MANNETTE, L. T. (1978). — Senescence, digestibility and carbohydrate content of buffel grassland green Panic leaves in swards. *Aust. J. Agric. Res.*, 29, 503-516.
- WOODRING, J. P., CLIFFORD, C. W. and BECKMAN, B. R. (1979). — Food utilization and metabolic efficiency in larval and adult house crickets. *J. insect Physiol.*, 25, 903-912.
-