

LE CHOIX DES PLANTES NOURRICIÈRES ET LA SPÉCIALISATION TROPHIQUE CHEZ LES ACRIDOIDEA (ORTHOPTÈRES)*

par Philippe LE GALL (ORSTOM)

Laboratoire d'Entomologie, Bt 446 Université Paris-Sud Orsay — 91405 ORSAY, France

MOTS-CLÉS : Spécialisation trophique - Relations insectes-plantes - Acridiens - Orthoptères-Acridoidea.

KEY-WORDS : Trophic specialization - Plant-insect relationships - Grasshoppers - Orthoptera acridoidea.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Les études récentes ont montré la diversité des régimes alimentaires et des relations acridiens-plantes. Toutes les étapes de la spécialisation trophique, de la monophagie à la polyphagie sont observées. Les différents facteurs susceptibles de réduire le spectre de plantes consommables par une population acridienne sont envisagés à travers les exemples pris dans la faune ouest-africaine et la littérature. La taxonomie des plantes intervient seulement dans la définition de trois grands types de régime : graminivore, non-graminivore et mixte. La constitution biochimique, la distribution spatiale, le cycle annuel des végétaux doivent être considérés ensemble pour tenter d'expliquer les situations décrites. La structure du tapis végétal est un élément fondamental dans la description de la niche écologique des criquets. Enfin, les Orthoptères sont l'objet d'une importante prédation. Les mécanismes d'échappement au prédateur créent des contraintes essentielles dans la mise en place des relations criquets-plantes. La plante est non seulement la source nutritive, mais aussi l'habitat du criquet. Les deux composantes peuvent être ou non confondues dans la même espèce végétale.

SUMMARY (Review paper)

The choice of nutritive plants and the trophic specialization of acridoidea (orthoptera)

Last years studies showed the diversity of diets and grasshoppers-plants relationships. All steps of trophic specialization from monophagy to polyphagy are observed. Factors which are responsible of the reduction of the consumed plant's spectrum are overviewed through examples taken in the West African fauna and the literature. The taxonomy of the plants consumed only explain the main types of diets, graminivorous, forbivorous and mixed one. The plant's biochemical constitution, spatial distribution and life-cycle must be considered to understand the different levels of trophic specialization observed. The vegetation structure is an important factor in the constitution of the ecological niche. Orioptera are an important source of prey. Mechanisms of scape from predators make constraints in the installation of grasshoppers-plants relationships. The plant is not only of food resource but also the grasshopper's habitat. The two components may be or not merged in the same plant species.

Les relations herbivores-plantes montrent tout un spectre de spécialisations plus ou moins étroites.

Les herbivores n'utilisent qu'une faible part du potentiel offert par un environnement végétal complexe : ils «sélectionnent» leurs sources alimentaires. Les critères décisifs pour la sélection des ressources alimentaires par l'espèce ou la population ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux du choix des plantes consommées par l'individu. L'animal se nourrit sur un végétal lui apportant les éléments nécessaires à son développement et à sa reproduction. Il choisit sa source alimentaire en fonction de critères visuels, olfactifs ou gustatifs.

Quelle est, alors, la part du monde végétal accessible aux acridiens ?

Comment un criquet reconnaît-il les sources alimentaires adéquates : reconnaît-il la plante par ses simples caractéristiques intrinsèques ou l'associe-t-il à son environnement ?

Dès 1913, VESTAL remarquait l'étroite association entre la distribution des criquets et les associations végétales. Aujourd'hui, de nombreuses études tentent de comprendre les mécanismes de cette association.

Il est souvent difficile de comparer les résultats acquis par l'étude des acridiens avec les théories actuellement en cours. En effet, la majorité des études sur les relations plantes-insectes concerne les Holométaboles, Coléoptères et Lépidoptères (voir KOGAN, 1977, GILBERT, 1977, DETHIER, 1980, JERMY, 1984, RHOADES, 1985, par exemple). Le hiatus séparant larves et adultes et le rôle déterminant du comportement de ponte de la femelle dans la définition de la plante-hôte chez les Holométaboles ne permet pas d'élargir aux autres Insectes les théories élaborées à partir d'études sur ces Holométaboles. En effet, les acridiens ont des juvéniles et des adultes dont l'écologie est généralement assez proche et leurs pontes s'effectuent le plus souvent dans le sol et non sur la plante-hôte.

Cet article aborde succinctement différents aspects des relations Acridiens-Plantes qui entrent en jeu dans la limita-

* Reçu le 7 avril 1988 ; version remaniée acceptée le 20 avril 1989.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 27.498 ex 1

19 FEVR. 1990

Cote : B

M

T 117

TABLEAU I

Exemples de travaux concernant les régimes alimentaires des acridiens

OT : Prises de nourriture observées sur le terrain.

PL : Préférences observées au laboratoire.

TD : Etude du contenu du tube digestif.

F : Etude du contenu des fèces.

Md : Etude de la morphologie mandibulaire.

Div : Utilisation des différentes méthodes.

AUTEURS	ANNÉE	MÉTHODE	ACRIDIEUS ÉTUDIÉS
Ball E.D.	1936	OT	Espèces de l'Arizona
Isely F.B.	1938	PL	Acridiens du Texas
Isely F.B.	1944	MD	Acridiens du Texas
Afzal Husain M. <i>et al.</i>	1946	PL	<i>Schistocerca gregaria</i>
Isely F.B.	1946	PL	5 acridiens du Texas
Williams L.H.	1954	OT	Acridiens britanniques
Chapman R.F.	1957	TD	<i>Nomadacris septemfasciata</i>
Gangwere S.K.	1961	diverses	Orthoptères du Michigan
Gangwere S.K.	1962	Forme des fécès	Divers Orthoptères
Chapman R.F.	1964	TD et MD	Faune du Ghana
Mulkern <i>et al.</i>	1964	TD	Acridiens du Dakota
Gangwere S.K.	1965	PL	<i>Arphia sulphurea</i>
Kaufmann T.	1965	PL	<i>Acridoidea bavarois</i>
Kaufmann T.	1965	PL	<i>Zonocerus variegatus</i>
Blackith R.E. et Blackith R.M.	1966	Couleur TD	Morabinae australiens (200 sp)
Abushama F.T.	1968	PL	<i>Poecillocerus hieroglyphicus</i>
Hummelen P. et Gillon Y.	1968	TD	Acridiens de Lamto
Hewitt G.B.	1968	PL	<i>Melanoplus sanguinipes</i>
Mulkern <i>et al.</i>	1969	TD	Acridiens des plaines des USA
Pruess K.P.	1969	PL	<i>Phoetaliotes nebrascensis</i>
Chu I.W. et Knutson H.	1970	PL	8 acridiens américains
Bernays E.A. et Chapman R.F.	1970	TD	<i>Chorthippus parallelus</i>
Bailey C.G. et Wiegert P.W.	1971	TD	<i>Encoptolophus sordidus costalis</i>
Ueckert D.N. et Hansen R.M.	1971	TD	Acridiens du Colorado
Gangwere S.K.	1973	diverses	Orthoptéroïdes des Canaries
Gangwere et Morales Agacijno	1973	diverses	Orthoptéroïdes espagnols
Banfill J.C. et Brusven M.A.	1973	TD	Acridiens de l'Idaho
Afolabi Toye S.	1974	OT	<i>Zonocerus variegatus</i>
Duke K.M. et Crossley D.A. Jr.	1975	PL	<i>Trimerotropis saxatilis</i>
Gangwere S.K. et Ronderos R.A.	1975	diverses	Acridoidea argentins
Otte D.	1975	PL	<i>Schistocerca</i>
Bernays E.A. <i>et al.</i>	1976	OT + TD + PL	<i>Locusta migratoria</i>
Gangwere S.K. <i>et al.</i>	1976	TD	Acrididae du Michigan
Launois M.H.	1976	PL	26 espèces du Sahel
Launois M.H.	1976	F	<i>Lucusta migratoria capito</i>
Vila de Arguelo N.F.	1977	Md + F	15 espèces d'Argentine
De Gregorio R. et Brunel J.F.	1977	OT	<i>Zonocerus variegatus</i>
Otte D. et Joern A.	1977	TD	Acridiens des déserts américains
Ba-Angood S.A.S.	1977	PL	<i>Sc. gregaria</i> , <i>L. migratoria</i> et <i>Poecillocerus hieroglyphicus</i>
Brunel J.F. et De Gregorio R.	1978	TD	<i>Zonocerus variegatus</i>
Fry B. <i>et al.</i>	1978	RI	25 espèces du Texas
Boys H.A.	1978	PL	<i>Oedaleus senegalensis</i>
Rowell H.F.	1978	?	Acridiens sud-américains
Sheldon J.K. et Rogers L.E.	1978	TD	8 sp. de l'état de Washington
Joern A.	1979	TD	Acridiens du Texas
Villalobos C. de	1980	Md + OT	19 espèces d'Argentine
Schaller G. et Kohler G.	1981	PL	3 acridiens de R.F.A.
Landa K. et Rabinowitz D.	1983	PL	<i>Arphia sulphurea</i>
Joern A.	1983	TD	Acridiens du Nebraska
Rowell <i>et al.</i>	1983	PL	2 sp. Eumastacoidea
Koman J.	1983	OT	<i>Zonocerus variegatus</i>
Patterson B.D.	1983	MD	Acridiens des déserts américains
Patterson B.D.	1984	MD	Acridiens des déserts américains
Ben Halima <i>et al.</i>	1984	F	<i>Dociostaurus maroccanus</i>
Mestre J.	1984	TD	<i>Machaeridia bilineata</i>
Capinera J.L.	1985	PL + TD	<i>Paropomala wyomingensis</i>
Joern A.	1985	TD	Acridiens du Nebraska
Rowell C.H.F.	1985a, b	PL + TD	<i>Rhachicreagra du Costa-Rica</i>
Chara B. <i>et al.</i>	1986	F	<i>Omocestus ventralis</i>
Chara B.	1987	F	<i>Calliptamus</i>
Pfadt R.E. <i>et al.</i>	1988	TD	3 espèces de l'Arizona
Le Gall P. et Gillon Y.	1989	F	Acridiens de Côte d'Ivoire

tion de la niche trophique des acridiens et montre le caractère particulier de ce groupe d'Insectes comparé aux Holométaboles.

I — RÉGIME ALIMENTAIRE DES ACRIDIENS

L'analyse de ces régimes est facilitée par la détermination aisée des fragments d'épidermes contenus dans le tube digestif ou dans les fèces (MULKERN et ANDERSON, 1959 ; BRUNSVEN et MULKERN, 1960 ; GANGWERE, 1961 ; CHAMPAN, 1964 ; GUEGEN *et al.*, 1975 ; LAUNOIS-LUONG, 1976a ; BEN HALIMA *et al.*, 1984, etc.). Toutefois, de nombreuses études se restreignent à l'observation des comportements sur le terrain ou au laboratoire (tab.I).

Le tableau I montre la localisation des principales études effectuées. Beaucoup d'auteurs ont analysé le régime des criquets nord-américains, dans les milieux désertiques ou les prairies. En milieu tropical, les études restent rares. Quelques unes portent sur l'Amérique du Sud et Centrale. En Afrique intertropicale, CHAPMAN (1964) décrit les grandes lignes du régime des acridiens ghanéens. La station de Lamto en Côte d'Ivoire est l'un des points où l'on connaît le mieux le régime alimentaire du peuplement acridien dans son ensemble (HUMMELEN et GILLON, 1968 ; MESTRE, 1984 ; LE GALL, 1986 ; LE GALL et GILLON, 1989). Enfin différents travaux définissent le régime des espèces potentiellement dangereuses pour les cultures (*Schistocerca sp.*, *Locusta migratoria*, *Zonocerus variegatus*, *Doclostaurus maroccanus*, *Calliptamus sp.*, etc.).

Deux grands types de régimes sont aisément séparables : les consommateurs de Graminées (= graminivores) et les consommateurs d'autres familles végétales (= non-graminivores). Les non-graminivores consomment autant des plantes herbacées que des feuilles d'arbres ou d'arbustes. Nous n'utiliserons donc pas le terme de forbivore, issu de la littérature anglo-saxonne, et qui ne devrait s'utiliser que pour les consommateurs d'herbacées non-graminéennes. Les graminivores sont aussi les consommateurs de Cypéracées.

Chez certaines espèces, le régime alimentaire varie au cours du cycle de développement, en montrant une tendance à se diversifier (BEN HALIMA *et al.*, 1984 ; BERNAYS et CHAPMAN, 1970 ; BERNAYS *et al.*, 1975 ; MULKERN *et al.*, 1969).

Comme dans tous les grands groupes d'herbivores, on observe chez les acridiens des espèces consommant de nombreuses espèces végétales et d'autres ne s'attaquant qu'à un petit nombre d'espèces, voire une seule espèce. Tous les intermédiaires entre ces deux états existent. Chez les Holométaboles, on retrace aisément une succession reliant les polyphages ou oligophages puis, enfin, aux monophages.

Chez les criquets la situation est plus compliquée, on observe une imbrication entre les différentes définitions du régime. Il est en effet possible d'assimiler les graminivores consommant plusieurs espèces de graminées à des polyphages. Pourtant la spécialisation des graminivores en fait des oligophages (cf. fig. 1 et ci-dessous).

Oligophagie

Les espèces oligophages sont celles dont le spectre trophique est limité à un genre ou une famille végétale donnée. Il y a correspondance entre les critères de sélection de la plante-hôte par l'Insecte et la taxonomie végétale.

Tout un ensemble de sous-familles d'acridiens consomme des Graminées à l'exclusion de toute autre plante (Fig. 2). Cette spécialisation alimentaire correspond à une diversification taxonomique importante. Le régime graminivore s'accompagne d'adaptations morphologiques des mandibules et de la partie antérieure du tube digestif. Ce régime est peu répandu. Il correspond au développement de groupes taxonomiques particuliers : Satyridae chez les Lépidoptères et Acrididae chez les Orthoptères.

Les graminivores sont le seul exemple d'une corrélation étroite entre taxonomie et spécialisation alimentaire chez les acridiens. Ce sont les seuls oligophages connus avec certitude.

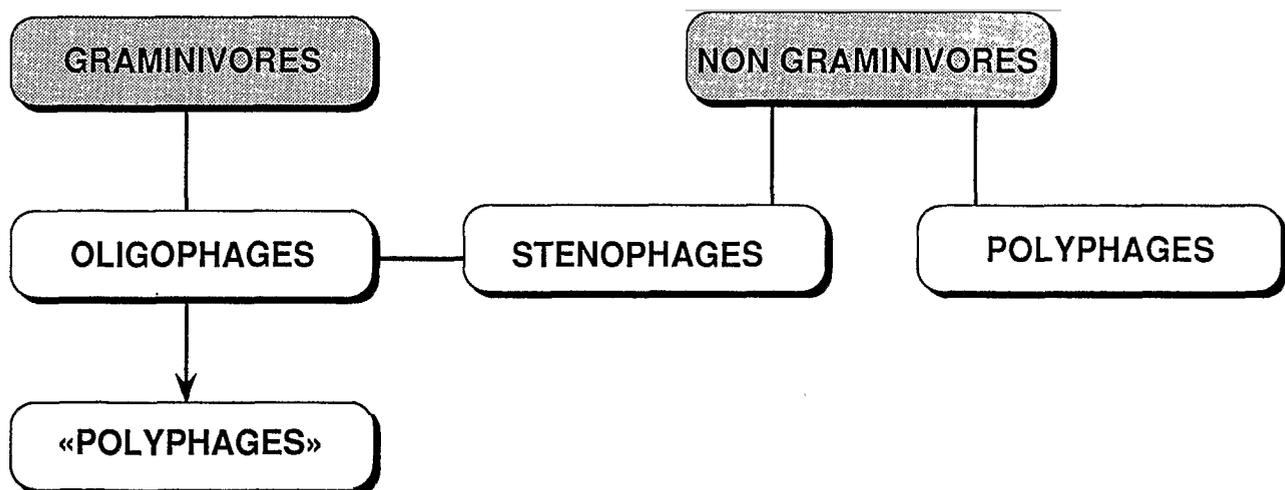


FIG. 1. — Relations entre les grands types de régime définis suivant la composition spécifique ou la composition en graminées et non-graminées.

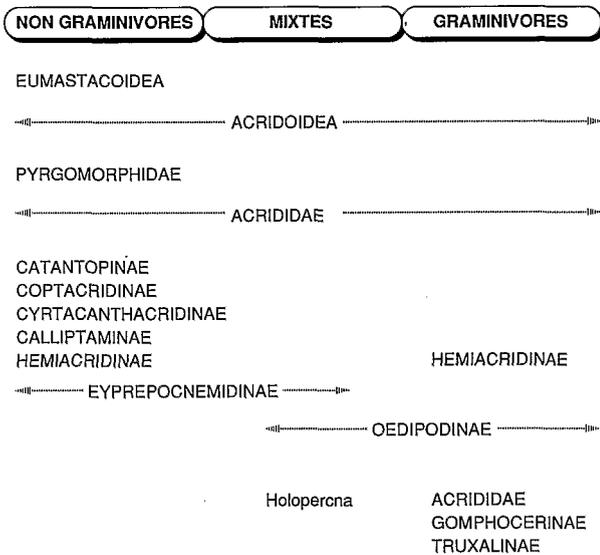


FIG. 2. — Type de régime alimentaire des familles acridiennes présentes en Côte-d'Ivoire.

Polyphagie

Selon la définition classique, le polyphage est un animal dont le régime comprend différentes espèces issues de plusieurs familles végétales.

Beaucoup d'espèces acridiennes sont de véritables polyphages consommant de nombreuses espèces végétales de familles différentes. Toutefois la notion de polyphagie recouvre divers comportements alimentaires. La population définie comme polyphage peut être composée d'individus eux-même polyphages ou bien au contraire d'individus ayant chacun un régime spécialisé sur un petit nombre de végétaux (BEN HALIMA *et al.*, 1985). De plus, la polyphagie peut être plus ou moins étendue, allant de la consommation de la majorité des végétaux disponibles à la consommation de seulement quelques espèces non apparentées sur le plan

taxonomique. Les proportions de plantes ingérées varient beaucoup suivant les espèces. Elles peuvent correspondre aux densités relatives des espèces végétales observées sur le terrain (BERNAYS et CHAPMAN, 1970, GUEGEN, 1976, BOYS, 1978, MESTRE, 1984) ou bien résulter d'un choix réel augmentant l'ingestion de certaines espèces, qu'elles soient abondantes ou rares (WILLIAMS, 1954 ; BAILEY et RIEGERT, 1971 ; LAUNOIS-LUONG, 1976a, JOERN, 1979, 1983). Certains polyphages se caractérisent par la consommation dans de fortes proportions d'une seule espèce végétale qui peut représenter jusqu'à 60 % du régime, «polyphages préférentiels». Cette plante est d'ailleurs la seule consommée au laboratoire face à un choix représentatif des plantes observées dans le milieu où vivent ces criquets. En Côte d'Ivoire, deux espèces présentent ce type de régime : *Dictyophorus griseus*, à l'état juvénile, préférant *Crinum ornatum*, une Amaryllidacée ; *Heteracris guineensis* préférant une Acanthacée de lisière, *Hypoesthes verticillaris*.

La majorité des acridiens se classe aisément soit en graminivores, soit en non-graminivores. Toutefois, il existe des espèces possédant un spectre alimentaire très large comprenant à la fois des graminées et des non-graminées. Parmi ces espèces on distingue deux types différents suivant le régime de base de leur groupe d'origine :

— les espèces appartenant à un groupe primitivement non-graminivore : elles donnent une image de ce qu'ont pu être les débuts de la graminivorie et appartiennent à des groupes anciens comme les Eyprepocnemidinae ;

— les espèces appartenant à des groupes primitivement graminivores ; ce sont des groupes plus récents dans leurs origines, moins distincts des groupes proches, comme les Oedipodinae.

Chez les Oedipodinae, à l'opposé des Eyprepocnemidinae, on observe des espèces typiquement graminivores, *Gastrimargus* par exemple.

L'adaptation à la géophilie est très fréquente chez les criquets à régime mixte. C'est le cas chez la majorité des Oedipodinae. Chez les Eyprepocnemidinae, la géophilie est plus ou moins accentuée suivant les espèces.

Un mode de vie moins lié à la plante, dans son rôle de support, est évidemment plus favorable à une niche trophique large (OTTE et JOERN, 1977).

TABLEAU II

Espèces acridiennes sténophages étudiées en Côte-D'Ivoire (Station de Lamto)

ACRIDIEN	FAMILLE	PLANTE-HÔTE	FAMILLE	LOCALISATION
<i>Afromastax zebra</i>	THERICLEIDAE	<i>Bersama abyssinica</i>	MELIANTHACÉES	Lisières
<i>Bocagella acutipennis</i>	COPTACRIDINAE	<i>Vernonia guineensis</i>	COMPOSÉES	Savane
<i>Eucoptacra spathulacauda</i>	COPTACRIDINAE	<i>Lippia multiflora</i>	VERBENACÉES	Savane arbustive
<i>Anthermus granosus</i>	CATANTOPINAE	<i>Lippia multiflora</i>	VERBÉNACÉES	Savane arbustive
<i>Staurocleis magnifica</i>	CATANTOPINAE	<i>Crotalaria goreensis</i>	PAPILIONACÉES	Piste de savane
<i>Stenocroblylus festivus</i>	CATANTOPINAE	<i>Harungana madagascariensis</i>	HYPERICACÉES	Lisière et plantations
<i>Podolula ancisa</i>	CATANTOPINAE	<i>Setaria sp.</i>	GRAMINÉES	Forêt
<i>Zacompsa festa</i>	ACRIDINAE	<i>Setaria sp.</i>	GRAMINÉES	Lisière-forêt
<i>Anablepia granulata</i>	GOMPHOCERINAE	<i>Brachiaria sp.</i>	GRAMINÉES	Savane

Sténophagie

L'herbivore monophage ne consomme qu'une seule espèce végétale, voire quelques espèces très proches d'un même genre.

On peut considérer comme sténophages les criquets dont la population est globalement monophage mais qui sont capables de consommer en très petite quantité d'autres plantes que celles constituant le régime de la population.

Les acridiens sténophages ont été peu étudiés, sauf sur le continent américain (OTTE et JOERN, 1977).

En Côte d'Ivoire, plusieurs espèces ont des régimes très spécialisés. Les cas de sténophagie sont observés aussi bien chez les non-graminivores que chez les graminivores (Tab. II). Dans la majorité des cas, la plante-hôte principale représente toujours moins de 90 % du régime observé. Il y a toujours une part d'infidélité au régime habituel de la population même chez les espèces apparemment les mieux adaptées à un régime monophage.

Particularités des acridiens

Chez les acridiens, une classification en polyphages et sténophages, liée au nombre d'espèces végétales consommées par rapport aux potentialités du milieu et du criquet, se substitue à la classification classique, polyphages - oligophages - sténophages, liée à la taxonomie des plantes consommées.

Les études réalisées jusqu'ici n'ont pas mis en évidence de réelle relation entre taxonomie végétale et consommation par les acridiens. On peut observer, tout au plus, que quelques familles végétales sont plus utilisées que les autres.

Ainsi, les Composées sont largement consommées tant par certaines espèces africaines que par certaines espèces américaines (ROWELL, 1985 a).

En Côte d'Ivoire, les criquets du genre *Stenocroblytus* fréquentent régulièrement les Hypéricacées, *Harungana madagascariensis* pour *St. festivus* et *Psorospermum febrifugum* pour *St. cinnabrinus*.

Les Eumastacidae sont connus pour avoir de nombreuses espèces inféodées aux fougères (ROWELL *et al.*, 1983). Toutefois, les deux espèces observées en Côte d'Ivoire se nourrissent sur *Bersama abyssinica* pour *Afromastax zebra* et sur des arbres de savane et de lisière pour *Euschmidia congana*. Par ailleurs, les Morabinae australiens se nourrissent aux dépens des diverses familles non-graminéennes (BLACKITH et BLACKITH, 1966).

Sur le plan écologique, graminivores et non-graminivores se placent au même niveau. Le développement intense des étendues graminéennes a déterminé l'importance numérique des espèces graminivores. La moitié des espèces du peuplement des savanes de Lamto en Côte d'Ivoire est composée de graminivores. La plupart des espèces dominantes en fréquence et en densité a un régime graminivore (LE GALL, 1986). Du fait de l'importance conjointe des Graminées et des criquets les consommant, on peut placer graminivores et non-graminivores à égalité sur un même niveau, bien que les uns soient de vrais polyphages alors que les autres ne sont qu'oligophages : on décrit de la même façon l'amplitude du régime des graminivores et des non-graminivores, et définit ainsi des «polyphages» et des «sténophages» aussi bien chez les graminivores que chez les non-graminivores.

II — RECONNAISSANCE DE LA SOURCE ALIMENTAIRE

On accorde généralement une part essentielle aux processus biochimiques dans la reconnaissance de la plante-hôte, la prise de nourriture et la définition du spectre de plantes utilisables par l'insecte phytophage (CHAMPAN, 1977 a, KOGAN, 1977, DETHIER, 1980). C'est, toutefois, un ensemble de stimulus physico-chimiques qui entrent en jeu dans la perception de la ressource alimentaire (MURALIRANGAN et MURALIRANGAN, 1985). L'insecte reconnaît sa ou ses plantes-hôtes par des stimulus visuels (PROKOPY et OWENS, 1983), olfactifs et gustatifs (FINCH, 1980, STAEDLER, 1982) ou même tactiles.

A — ORGANES IMPLIQUÉS ET SÉQUENCE COMPORTEMENTALE

La reconnaissance chimique de la plante-hôte est le fait d'organes sensoriels situés sur les antennes (ABUSHAMA, 1968) ou encore sur les pièces buccales (HASKELL et SCHOONHOVEN, 1969, SINOIR, 1969). Malgré son importance dans la recherche de l'hôte, au moins chez les non-graminivores, l'attraction par des stimulus olfactifs reste peu étudiée. HASKELL *et al.*, (1962) ont montré l'attraction de *Schistocerca gregaria* à jeun par diverses odeurs émises par des aliments, MODDER (1984) décrit l'attraction de *Zonocerus variegatus* par les inflorescences d'*Eupatorium odoratum*, composée très commune en Afrique de l'ouest et importée d'Amérique latine. Nous avons, de même, observé l'attraction de *Phymateus cinctus* par cette plante en Côte d'Ivoire.

La prise de nourriture est précédée d'une séquence comportementale de reconnaissance (SINOIR, 1969, BLANEY et CHAPMAN, 1970, LOUVEAUX, 1978, MORDUE, 1979). Généralement le criquet explore la surface de la feuille avec ses palpes avant de mordre. Le rejet du végétal s'effectue habituellement après la morsure. Toutefois, chez *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria*, il peut y avoir rejet de la plante inhabituelle juste après l'étape de palpation et sans morsure (BLANEY *et al.*, 1985). Ce comportement résulte d'une sorte d'apprentissage, l'insecte associant les stimulus enregistrés par ses palpes avec le rejet qui suit les premières morsures (BLANEY et SIMMONDS, 1985).

B — SUBSTANCES IMPLIQUÉES

De nombreuses substances végétales jouent le rôle de signal modulant le comportement de prise de nourriture des herbivores (KOGAN, 1977).

La recherche d'une source de nourriture adéquate passe par la reconnaissance de substances phagostimulantes ou bien répulsives, dont la nature est très variable.

Phagorépulsifs

De nombreuses molécules végétales ont été décrites comme toxiques vis-à-vis des phytophages. Le pouvoir toxique de certaines de ces substances se double souvent de la capacité à pouvoir bloquer certaines séquences du comportement de prise de nourriture. Ceci n'est toutefois pas obligatoire. Chez *Melanoplus bivittatus*, HARLEY et THORSTEINSON (1967) mettent en évidence la toxicité de certains stéroïdes qui n'affectent en aucune mesure la prise de nourriture de l'in-

secte lorsqu'on les ajoute dans le milieu artificiel qui leur sert de nourriture.

L'exemple des Méliacées est des plus caractéristiques. Ces plantes (en particulier *Azadirachta indica*, *Melia azedarach* et *Melia volkensii*) contiennent des substances phagorépusives très efficaces envers *Schistocerca gregaria* (LEVIÉ *et al.*, 1967, BUTTERWORTH et MORGAN, 1968 et 1971, MWANGI, 1982). En revanche, l'azadirachtine est totalement inefficace envers divers acridiens américains dont *Schistocerca lineata* et *Sch. vaga* (MULKERN et MONGOLKITI, 1975).

Plus d'une cinquantaine d'acides aminés non-protéiques ont été testés par NAVON et BERNAYS (1978). La plupart inhibe la prise de nourriture des espèces graminivores testées (*Locusta migratoria* et *Chortoicetes terminifera*). Par contre, *Schistocerca gregaria* est peu sensible à ces acides aminés.

La présence d'une substance active n'est pas le seul déterminant. Sa concentration dans l'organe végétal est un point capital dans la réalisation du blocage de la prise de nourriture.

Des extraits acétoniques de *Calotropis procera* déclenchent des comportements de prise de nourriture de la part de *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria* (MEHROTRA et RAO, 1966) alors que l'on peut en extraire une fraction phagorépusive (même en présence de saccharose) composée d'alcaloïdes (RAO et MEHROTRA, 1977). Dans ce cas, la concentration en alcaloïdes dans les extraits acétoniques est trop faible pour déclencher la répulsion.

Le faible impact des répulsifs à basse concentration est compensé par l'effet cumulatif que peuvent avoir différents répulsifs comme l'ont montré ADAMS et BERNAYS (1978) sur *Locusta migratoria* avec des composés phénoliques extraits de *Sorghum bicolor*.

La différence de réponse observée entre les spécialistes et les généralistes est souvent due à des différences de sensibilité aux phagorépusifs.

Les acides aminés non-protéiques des feuilles d'*Acacia* (homoarginine, acide pipécolique et acide 4-hydroxy pipécolique) ont un rôle phagorépusif marqué vis-à-vis de *Locusta migratoria*. Par contre, *Anacridium melanorhodon* (espèce non-graminivore à tendance arboricole) est insensible aux concentrations habituelles des feuilles en ces substances. Toutefois, pour l'homoarginine et l'acide pipécolique, les effets inhibiteurs sont additifs chez *Anacridium* et non chez *Locusta* (VANS et BELL, 1979).

Les lactones sesquiterpéniques d'*Artemisia ludoviciana*, comme l'achiléine, ont une activité phagorépusive sur un polyphage (*Melanoplus sanguinipes*) à des doses (0,5 %) inférieures à celles présentes dans le feuillage (2 %). Par contre, l'activité phagorépusive de l'achiléine vis-à-vis d'*H. alba* (spécialisé sur *A. ludoviciana*) apparaît à des concentrations doubles de celles des feuilles (BLUST et HOPKINS, 1987).

L'évolution physiologique de la plante modifie son attractivité pour les acridiens. Les jeunes pousses de graminées sont, en général, moins appétantes que les feuilles mûres (BERNAYS *et al.*, 1974).

Les acridiens graminivores étudiés se montrent particulièrement sensibles à de très nombreuses substances présentes dans les plantes de familles autres que les graminées. La barrière constituée par les phagorépusifs est un des mécanismes les plus efficaces du maintien de l'oligophagie des graminivores (BERNAYS et CHAPMAN, 1975, 1977).

Phagostimulants

A l'inverse des précédentes, un grand nombre de substances nutritives ou non (BERNAYS et CHAPMAN, 1978) initient ou stimulent la prise de nourriture.

Parmi les substances nutritives on peut citer les sucres (COOK, 1977 ; BERNAYS et CHAPMAN, 1978), des protéines et des acides aminés (THORSTEINSON et NAGAR, 1963, LE BERRE et MAINGUET, 1973). En ce qui concerne les substances non nutritives, leur rôle reste mal connu. Seuls *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria* ont fait l'objet de recherches (BERNAYS et CHAPMAN, 1977 ; CHAPMAN et BERNAYS, 1977).

Peu de chercheurs se sont attachés à mettre en évidence des substances phagostimulantes spécifiques pouvant intervenir dans le processus de reconnaissance. L'étude d'espèces sténophages permettrait peut-être de déceler l'existence de telles substances. *Hypochlora alba* est un criquet américain sténophage ne se nourrissant que d'*Artemisia ludoviciana*. BLUST et HOPKINS (1987) ont démontré que les fractions monoterpéniques de cette *Artemisia* sont appétantes pour *Hypochlora alba*.

Localisation des substances actives dans la plante

Les substances actives sont souvent présentes dans les tissus végétaux, mais on en décèle aussi à la surface de la feuille. Chez *Sorghum bicolor*, ce sont des esters à courte chaîne carbonée, plus volatils que ceux à longue chaîne, qui ont un effet répulsif vis-à-vis de *Locusta migratoria* (WOODHEAD, 1983). CHAPMAN (1977 b) évoque le rôle des cires de surface dans le choix de la plante consommée. BERNAYS *et al.* (1976) ont montré que la morsure par *Locusta migratoria* pouvait être provoquée par la présence d'extraits liposolubles de la surface de *Poa annua*.

C — CONDITIONNEMENT

POPOV *et al.* (1978) sont arrivés à conditionner des criquets migrateurs (*Schistocerca gregaria*) à ne consommer qu'une seule plante et à rejeter plus ou moins complètement les plantes présentées en alternative. A cet effet, les criquets sont nourris pendant un mois sur une seule plante puis mis en présence d'une deuxième plante en plus de la plante initiale. En conditions de choix, le conditionnement tient plus ou moins longtemps en fonction des qualités nutritives des plantes mises en compétition.

Il existe au moins deux niveaux de reconnaissance des plantes alimentaires pour le phytophage mobile. Au premier niveau, l'animal doit trouver la plante favorable dans son environnement : vision et olfaction sont les deux moyens utilisés. Ensuite, dans un deuxième temps, une fois la plante localisée, le phytophage confirme son diagnostic par une analyse olfactive proche (contacts antennaires ou avec des récepteurs localisés sur les pattes) et gustative.

Des phénomènes d'apprentissage, ou plutôt de conditionnement, reliant les différents niveaux de perception (gustatif, olfactif puis visuel) ou renforçant un niveau permettraient d'améliorer les performances des phytophages. Cet aspect de la recherche de la nourriture était très délaissé par les acridologues jusqu'à ces dernières années. Les résultats obtenus sont encore très fragmentaires. Il s'agit d'une voie de recherche apparemment très prometteuse.

L'apprentissage permet à l'acridien d'associer une source nutritive favorable (sans phagoréulsifs et avec phagostimulants) avec un environnement visuel et olfactif précis qui sera le guide de la recherche à longue et moyenne distance. Récemment, BERNAYS et WRUBEL (1986) ont montré que *Melanoplus sanguinipes* est capable d'associer la présence de la nourriture avec la couleur de la boîte qui la contient. LEE *et al.* (1987) ont montré que des individus de *Schistocerca americana* nourris sur menthe ont une plus forte attirance pour l'odeur de menthe que ceux nourris sur blé germé.

L'alimentation sur une source nutritive présentant des phagoréulsifs pourrait se réaliser grâce à l'acquisition d'une certaine accoutumance à ces substances. Ainsi, le blocage de prise de nourriture dû aux phagoréulsifs ne serait pas insurmontable. Ceci est supporté par les observations de SZENTESI et BERNAYS (1984) qui décrivent la possibilité d'une accoutumance de *Schistocerca gregaria* à la présence de phagoréulsif, en l'occurrence un dérivé de la nicotine.

III — INFLUENCE DES QUALITÉS NUTRITIVES DES VÉGÉTAUX

Les criquets ne sélectionnent pas obligatoirement les végétaux les plus riches sur le plan nutritif.

La majorité des plantes contient les éléments nutritifs indispensables aux acridiens. C'est plus l'accessibilité de ces éléments nutritifs qui jouera un rôle limitant dans le choix des plantes consommées par les criquets.

A — APPORT NUTRITIF

Besoins en substances organiques

Les besoins nutritifs sont largement discutés par DADD (1964). Les plantes-hôtes convenables sont essentiellement celles qui assurent un bon développement corporel et une bonne reproduction de par leur teneur en protéines. Celle-ci est mesurée directement (LEE et WONG, 1978), ou indirectement par dosage de l'azote libre (SMITH et NORTH-COTT, 1951; MC NEIL et SOUTHWOOD, 1978; WATTSON, 1980). Les besoins en acides aminés essentiels (ROCK, 1972) rejoignent ce besoin en protéines.

Beaucoup d'espèces d'Orthoptères ont besoin d'une alimentation riche en caroténoïdes afin de réaliser la coloration de leur tégument (DADD, 1961, NAYAR, 1964 a, ROWELL, 1971 et ROTSCILD, 1975), coloration jouant un rôle essentiel dans les comportements défensifs vis-à-vis de prédateurs potentiels.

Une carence en ces composés se solde par un retard de développement ou encore par des problèmes au moment de la mue. BERNAYS et WOODHEAD (1984) ont montré que le taux de phénylalanine limite la conversion de la nourriture ingérée en poids corporel chez les juvéniles de *Schistocerca gregaria*. L'acide linoléique se révèle nécessaire au bon déroulement de la mue chez *Melanoplus bivittatus* (NAYAR, 1964 b).

Des mécanismes comportementaux interviennent pour assurer l'apport en molécules essentielles. Les juvéniles de *Locusta migratoria* régulent leur prise de nourriture sur des milieux artificiels à teneur variable en protéines et en sucre, en fonction du taux de protéines, compensant la baisse de celui-ci par une augmentation de la fréquence des repas (SIMPSON et ABISGOLD, 1985).

Besoins en eau

L'eau est un facteur important pour bon nombre d'acridiens qui colonisent les milieux arides où atteignent leur période de reproduction aux moments les plus secs de l'année. Elle peut être considérée comme un phagostimulant (BARTON-BROWNE *et al.*, 1975). Si l'insuffisance en eau est néfaste, son excès constitue un facteur limitant la prise de nourriture (SINOIR, 1968) et peut affecter la croissance des acridiens (Mc KINLAY, 1981). Le bon équilibre hydrique de la plante est donc un facteur essentiel de son utilisation. Les juvéniles de *Schistocerca gregaria* sont capables de moduler leur alimentation sur des aliments secs ou frais en fonction des apports hydriques précédents et de leur équilibre osmotique interne (LEWIS et BERNAYS, 1985, ROESSINGH *et al.*, 1985).

En général, l'eau est apportée par l'alimentation dans les régions arides et en périodes de sécheresse, quand il n'y pas de rosée (BERNAYS et CHAPMAN, 1973). Dans les conditions normales, les acridiens sont capables d'absorber de l'eau libre (GANGWERE, 1960; LOVERIDGE, 1975; BERNAYS, 1977). BEN HALIMA *et al.* (1983) ont montré que chez *Locusta migratoria* nourri sur blé lyophilisé, selon la technique décrite par LOUVEAUX *et al.* (1980), la ration minimale d'eau permettant la survie de la femelle est de 100 $\mu\text{l}/\text{j}$ et qu'une vitellogenèse normale apparaît à partir d'une ration de 300 $\mu\text{l}/\text{j}$.

Dans les milieux arides, le manque d'eau peut induire une infidélité plus ou moins passagère au régime alimentaire habituel. Il oblige parfois les criquets à consommer certaines plantes peu propices au développement mais dont la teneur en eau est relativement élevée. Ainsi, *Doclostaurus maroccanus*, au moment de l'assèchement du tapis végétal, augmente sa consommation de *Scorzonera pygmaea*, Composée qui reste verte mais est défavorable au développement ovarien du criquet (BEN HALIMA *et al.*, 1984).

Assimilation des plantes consommées

La qualité première d'une source alimentaire est d'être convertible en nutriments utilisables dans le développement, le maintien de l'organisme et la reproduction. La quantité d'énergie et de substances utiles extraites de la plante consommée dépend des caractéristiques de la plante (présence de cellulose, silice ou de substances gênant la digestion comme les tannins) et des capacités de système digestif du phytophage (équipement enzymatique, pH de fonctionnement). Les Coefficients d'Utilisation Digestive et de Conversion des aliments ingérés (WALDBAUER, 1968) représentent la résultante des interactions entre tube digestif et composition de la plante-hôte.

Les Orthoptères phyllophages sont en moyenne moins efficaces que les autres phytophages (SCRIBER et SLANSKY, 1981). Toutefois, la majorité des résultats concernant les criquets portent sur des espèces graminivores. Or, on observe un décalage entre les valeurs de Coefficient d'Utilisation Digestive entre non-graminivores (valeurs les plus fortes) et graminivores (LE GALL, 1986). Ce décalage s'explique aisément par l'importance de la silice dans les feuilles de graminées.

L'hypothèse d'une meilleure efficacité des insectes spécialistes a parfois été émise. Elle va pourtant à l'encontre du fait que les phytophages se développent de la même façon que les sténophages. On n'observe pas de différence obligatoire entre l'efficacité digestive des sténophages et celle des polyphages (LE GALL, 1986). On peut seulement remarquer que

des sténophages (*Eucoptacra spathulacauda* et *Anthermus granosus*) présentent des Coefficients d'Utilisation Digestive élevés sur une plante indigeste pour un polyphage très proche (*Eucoptacra anguliflava*).

Polyphagie et complémentarité des apports

Le fait qu'une plante fasse l'objet d'un choix (sur le terrain ou *a fortiori* au laboratoire) n'implique pas obligatoirement qu'elle permette, à elle seule, le bon développement et la reproduction du criquet observé.

Avoir un régime polyphage peut signifier qu'un criquet est capable d'utiliser différentes plantes au gré de ses rencontres ou bien alors doit consommer un spectre défini d'espèces végétales afin de mener à bien son développement. Les polyphages étudiés montrent généralement un meilleur développement lorsqu'on les élève sur plusieurs plantes plutôt que sur une seule espèce (MC FARLANE et THORSTEINSON, 1980). Toutefois, chez certains *Melanoplus*, BAJOI et KNUTSON (1977) ont montré qu'une seule plante peut permettre un aussi bon développement qu'un mélange d'espèces,

B — «DÉFENSES» DES VÉGÉTAUX

Toxines végétales

De nombreuses substances végétales (alcaloïdes, sucres cyanogènes, lectines, acides aminés non-protéiques, etc.) sont des toxines puissantes vis-à-vis des animaux (BECK, 1965 ; ROZENTHAL et JANZEN, 1979 ; BELL, 1987 entre autres).

Pour certaines substances, un effet phagorépuif complète leur caractère toxique. L'azadirachtine, citée précédemment comme phagorépuif, est aussi un toxique qui diminue la motilité du tube digestif, ralentit la croissance, perturbe la mue et peut être mortel à des doses de 80 µg/g chez *Locusta migratoria* (MORDUE *et al.*, 1985).

De nombreux acridiens consomment préférentiellement les végétaux riches en toxines (Tab. III). Chez ces criquets, la substance dont le rôle premier est la défense de la plante devient l'élément orientant la consommation du phytophage.

Ainsi, *Zonocerus elegans* est attiré par des disques de papier Whatman imprégné d'alcaloïdes qu'il consomme sans problème (BOPRE *et al.*, 1984).

Chez les Pyrmorphidae, l'utilisation de toxines d'origine végétale s'accompagne d'une très grande polyphagie orientée toutefois vers la consommation de plantes riches en toxines. *Zonocerus variegatus*, le criquet puant répandu en Afrique de l'ouest, est capable de consommer du manioc, plante riche en sucres cyanogéniques et de causer des défoliations sévères sur cette plante. Toutefois, il la néglige si d'autres ressources sont disponibles (BERNAYS *et al.*, 1977). Par contre, chez *Stau-rocleis magnifica*, l'utilisation de toxines végétales s'accompagne d'une spécialisation sur *Crotalaria goreensis*, plante riche en alcaloïdes.

Les tannins sont souvent invoqués comme défenses des végétaux contre les herbivores (SWAIN, 1979). Chez les acridiens étudiés par BERNAYS *et al.* (1980), seules les espèces graminivores présentent des détériorations du tube digestif (lésions de l'épithélium du mésentéron). Les graminivores ne semblent pas touchés par les tannins. L'adjonction de tannin à la ration alimentaire a même un effet bénéfique sur la consommation et le développement de *Anacridium melanorhodon*, criquet arboricole.

La consommation des Graminées est très limitée par la teneur de ces plantes en silice (MC NAUGHTON et TARRANTS, 1983 ; MC NAUGHTON *et al.*, 1985). La silice entraîne en particulier une forte usure mandibulaire (ZOU-HOURIAN *et al.*, 1983). Les consommateurs de Graminées ont donc des adaptations très particulières du tractus digestif : mandibules spécialisées, jabot particulier du fait de la taille et de la forme des fragments ingérés.

Système de détoxification

Les phytophages qui consomment les plantes riches en substances toxiques doivent y être insensibles ou bien capables de les détruire (SOUTHWOOD et HASSELL, 1978 ; AHMAD, 1982 ; DOWN *et al.*, 1983). Chez les criquets, ce problème a été peu étudié.

Une autre solution est de stocker ces substances. *Zonocerus elegans* a la faculté de stocker les cannabinoïdes de *Cannabis sativa* (ROTSCHILD *et al.*, 1977) ; *Zonocerus variegatus*, les alcaloïdes de *Crotalaria* (BERNAYS *et al.*, 1979). Les cardé-

TABLEAU III

Exemples d'acridiens africains consommant des plantes reconnues pour leur toxicité

CRIQUETS	PLANTES	TOXINES	RÉFÉRENCES
<i>Poecilocerus pictus</i>	Asclépiadacées	Cardénolides	FISHELSON, 1960
<i>Poecilocerus bufonius</i>	Asclépiadacées	Cardénolides	FISHELSON, 1960
<i>Zonocerus variegatus</i>	<i>Manihot esculenta</i>	Sucres cyanogéniques	BERNAYS et coll., 1977
<i>Zonocerus variegatus</i>	<i>Chromolaena odorata</i>	Alcaloïdes	BERNAYS et coll., 1979 ; MODDER, 1984
<i>Phymateus cinctus</i>	<i>Chromolaena odorata</i>	Alcaloïdes	LE GALL, 1986
<i>Stau-rocleis magnifica</i>	<i>Crotalaria goreensis</i>	Alcaloïdes	LE GALL, 1986

nolides contenus dans *Calotropis procera* sont stockés par *Poeciloceris bufonius* (EUW *et al.*, 1967). Le stockage est souvent accompagné d'une utilisation des toxines d'origine alimentaire dans la défense du criquet contre ses prédateurs éventuels. Les différents criquets des genres *Zonocerus* et *Poeciloceris* possèdent des couleurs très marquées au rôle très probablement aposématique. Le stockage de toxines peut aussi être accompagné de la présence de glandes répugnatoires (UVAROV, 1966). Ces glandes sont d'ailleurs très certainement un lieu de stockage privilégié. Mais il n'existe pas de démonstration formelle de ce fait.

Enfin, la membrane péritrophique a été évoquée comme piège possible pour certaines toxines (BERNAYS, 1981 b).

Quand il n'y a ni détoxification, ni stockage, il peut exister une excrétion active des toxines. Ainsi, les tubes de Malpighi de *Zonocerus variegatus* sécrètent activement l'ouabaïne alimentaire, ce que ne font pas les tubes de Malpighi de *Locusta migratoria*, moins exposé aux toxines d'origine alimentaire (RAFAELI-BERNSTEIN et MORDUE, 1978).

Les tannins sont connus pour diminuer considérablement la digestibilité des aliments ingérés. Toutefois, BERNAYS (1978), BERNAYS *et al.* (1980) ont montré que l'adjonction de tannins ne modifie pas l'efficacité digestive des quinze espèces qu'ils ont étudiées.

C — INFLUENCE DU CYCLE PHOTOSYNTHÉTIQUE

Dès les années 70, certains auteurs se sont penchés sur l'influence des cycles photosynthétiques sur les caractéristiques nutritives des plantes. Deux voies photosynthétiques sont possibles. Dans la première, le gaz carbonique est fixé par du ribulose diphosphate et le cycle de Calvin commence par un phosphoglyceraldéhyde à trois carbones (voie en C3). Dans la voie en C4, le gaz carbonique réagit avec un phosphoenolpyruvate pour former un malate ou un aspartate à quatre atomes de carbone.

CASWELL *et al.* ont avancé l'idée d'une plus faible valeur nutritive des plantes en C4 par rapport à celles en C3, plus riches en protéines et moins riches en hydrates de carbone de structure. CASWELL et REED (1976) ont montré que les fèces de criquets nourris sur des plantes en C4 contiennent plus de parois cellulaires intactes que les fèces des mêmes espèces nourries sur des plantes en C3. Cette hypothèse controversée a été récemment soutenue par HEIDORN et JOERN (1984).

IV — SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE ET PRÉ-DICTIBILITÉ DE LA PLANTE-HÔTE

Trouver la plante qui va servir d'aliment est l'étape préliminaire indispensable à tout comportement trophique. La prédictibilité de la plante potentiellement consommable, c'est-à-dire la probabilité qu'a l'herbivore de la trouver, est liée (en plus de la capacité qu'a le criquet à la reconnaître) d'une part à sa distribution spatiale et d'autre part à son cycle annuel. La spécialisation alimentaire est une des réponses possibles au problème de la recherche de l'hôte.

A — SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE ET DISTRIBUTION SPATIALE

La mobilité de l'insecte influe sur sa distribution spatiale (TERMIER, 1988) et sur ses capacités de recherche de l'aliment (KAREIVA, 1982).

À côté d'une approche concernant l'aspect nutritionnel de la recherche de sources alimentaires (besoins nutritifs, appétants, répulsifs, etc.), il a été développé une approche prenant en compte l'optimisation de la recherche elle-même (PYKE *et al.*, 1977 ; BELOVSKY, 1984).

Relation avec l'abondance des plantes consommées

La dominance de certaines espèces végétales est souvent mise en cause dans la détermination du régime alimentaire des polyphages.

Chez *Phoetaliotes nebrascensis*, PREUSS (1969) observe une netcorrélation entre l'abondance du criquet et celle de sa plante préférée, *Agropyron smithi*, qui est aussi la graminée dominante du milieu où vit ce criquet. Toutefois, ce cas ne doit pas être généralisé.

Au laboratoire, en situation de choix face à des espèces végétales présentées deux par deux en proportions différentes, *Omocestus viridulus* consomme davantage la plante la plus abondante (COTTAM, 1985). Il y aurait alors conditionnement du choix sur la plante la plus abondante au départ.

Dans les milieux désertiques, les sténophages s'observent sur la plante la plus abondante et qui est disponible pendant la plus grande partie de l'année (OTTE et JOERN, 1977). ROWELL (1978), travaillant en forêt tropicale américaine, estime que la spécialisation alimentaire est apparue parce qu'elle favorise la rencontre des partenaires sexuels, la plante-hôte étant le lieu de rendez-vous. A Lamto, dans un milieu composite, frontière entre la savane et la forêt, il n'existe aucune règle générale. *Bocagella acutipennis* est spécialisé sur une plante commune et très répandue en savane, *Vernonia guineensis* (DUVIARD, 1970). Par contre, *Staurocleis magnifica* ne consomme que *Crotalaria goreensis*, très localisée et peu abondante. *Lippia multiflora* est une plante localisée dans les savanes arbustives. Elle est l'hôte presque exclusif de deux sténophages, *Anthermus granosus* et *Eucoptacra spathulacauda*. Les Rubiaceae du genre *Borreria*, parmi les plus abondantes en biomasse des espèces végétales non-graminéennes de savane, sont très rarement consommées, que ce soit par des acridiens sténophages ou par des polyphages. Il est donc impossible de tenter une quelconque généralisation concernant les relations entre spécialisation alimentaire et abondance des espèces végétales.

Sédentarité des criquets sténophages

L'utilisation d'une plante localisée par un sténophage s'accompagne vraisemblablement d'une sédentarisation plus ou moins poussée de l'insecte. La plupart des espèces acridiennes étudiées sont des ravageurs se déplaçant plus ou moins et peu liés à leur environnement végétal dans leur phase de pullulation. On dispose donc de peu d'éléments sur le comportement des criquets potentiellement sédentaires.

Stenocroblylus festivus, étudié en Côte d'Ivoire, est un bon exemple d'acridien sédentaire sur sa plante-hôte principale, *Harungana madagascariensis* (LE GALL, 1986).

St. festivus présente un comportement de fuite très stéréotypé adapté à la structure de l'arbuste. *H. madagascariensis*. On peut en observer quelques individus sur d'autres espèces végétales, comme *Nauclea latifolia*. Ces végétaux ont un port, une taille et une situation dans le milieu identiques à ce que l'on observe pour *H. madagascariensis*. Le comportement journalier de chaque individu s'effectue à l'intérieur d'un « territoire » découpé en trois zones : une zone de repos, une zone d'alimentation et une zone de fuite. Ce comportement nécessite sans aucun doute la mémorisation des diverses zones et les adultes ne quittent pas l'arbuste, voire même la zone dans laquelle ils vivent. Tous les arbustes d'une lisière ne sont pas occupés. Par contre, ceux habités en 1982-83 l'étaient encore en 1988.

Dans les déserts américains, OTTE et JOERN (1977) ont étudié *Ligurotettix coquilletti*, espèce spécialisée sur un arbuste de déserts américains, *Larrea divaricata*. Mâles et femelles de cette espèce montrent une répartition agrégative. Les deux sexes sont attirés par les mêmes arbustes. Les femelles recherchent un feuillage d'une certaine qualité chimique et choisissent les arbustes sur ce critère. Privées d'organes chémorécepteurs, elles se répartissent au hasard sur les arbustes présents (SHELLY *et al.*, 1987). D'une génération à l'autre, ce sont toujours les mêmes arbustes qui sont habités. Enfin, ils ont pu mettre en évidence une véritable territorialité dans laquelle les mâles défendent le territoire qu'ils occupent.

Rôle de l'environnement des ressources dans le régime alimentaire

Le choix d'une plante n'est pas uniquement lié à ses caractéristiques nutritionnelles propres. Son environnement est à l'origine de stimuli influençant la recherche d'une source nutritive pour l'insecte. Ainsi, le gradient d'humidité environnant cette plante fait partie des facteurs directionnels entrant en jeu dans le comportement de l'insecte (SAXENA, 1978).

La niche écologique des criquets est définie en grande partie par la structure de l'environnement (OTTE et JOERN, 1977; LE GALL, 1986). Ainsi, *Locusta migratoria* recherche les zones herbacées denses, savanes ou steppes. Son choix pour certaines graminées s'exprime ensuite dans les contraintes de cet environnement (LAUNOIS-LUONG, 1975).

En Europe, CLARK (1948) sur *Chorthippus parallelus* et *Ch. bicolor* et HUGUENY (1984) sur *Calliptamus barbarus* ont montré le rôle du recouvrement herbacé dans le choix du biotope par ces criquets.

Les criquets ayant un régime alimentaire très diversifié illustrent bien les relations entre espèce et structure du milieu. La répartition des Eypreocnemidinae de Lamto à régime mixte dépend du couvert arbustif ou arboré. Chaque espèce est majoritaire, parmi les Eypreocnemidinae, dans un seul type de milieu (savane herbeuse, arbustive, arborée, lisière, bord de piste forestière). Le régime alimentaire comprend de moins en moins de graminées lorsque l'on passe de zones herbeuses vers des zones à couvert plus dense.

Lieu de ponte et choix des ressources alimentaires

Chez la majorité des acridiens, la ponte s'effectue dans le sol. Les pontes endophytes sont rarement observées (GUEGEN, 1976; HILLIARD, 1982).

La ponte s'effectue dans des zones identiques aux zones d'alimentation ou en dehors. L'éclosion des juvéniles est généralement suivie d'une dispersion des individus qui

recherchent activement une ressource trophique convenable. Toutefois, chez certaines Pyrgomorphidae, comme les *Phymateus*, les jeunes d'une même ponte restent groupés en bandes qui se déplacent de buissons en buissons. La phase dispersive n'intervient qu'au moment de la mue imaginaire.

En Côte d'Ivoire, la présence de très jeunes larves de *Stenocrobylus festivus* ou *Staurocleis magnifica* sur les plants occupés précédemment par des adultes suggèrent la proximité de la ponte près de la plante-hôte.

Dans certains milieux, on observe une séparation nette entre les sites de ponte et les sites où s'effectue la vie imaginaire. *Chrysochraon dispar* se développe dans les zones de pontes (zones à fougère aigle) pendant les deux premiers stades. Les juvéniles du troisième stade migrent vers les zones à molinie (*Molinia coerulea*) où s'effectue le reste du développement et la maturation imaginaire (GUEGEN, 1976).

De même, juvéniles et adultes d'*Ailopus strepens* ont des affinités pour des milieux différents : pelouses pour les juvéniles et zones dénudées pour les adultes (LUQUET, 1984).

Chez *Doclostaurus maroccanus*, les zones de pontes sont situées dans les lieux surélevés secs, tandis que les zones d'alimentation des jeunes et des adultes se trouvent dans les bas-fonds. Les femelles se déplacent uniquement pour la ponte vers les zones sèches et retournent se nourrir dans les bas-fonds (BEN HALIMA, 1983).

B — CORRÉLATION AVEC LE CYCLE DE LA PLANTE

La spécialisation alimentaire peut être le meilleur système assurant une bonne synchronisation entre le cycle du phytophage et celui de ses ressources trophiques.

Spécialisation alimentaire et pérennité de la ressource

Les différents cas de spécialisation alimentaire observés en Côte d'Ivoire concernent des plantes pérennes (*Lippia multiflora* et *Harungana madagascariensis*) mais aussi des plantes annuelles (*Crotalaria goreensis* et *Vernonia goreensis*). Les criquets spécialisés sur les plantes pérennes montrent des cycles polyvoltins peu marqués. *Staurocleis magnifica* et *Bocagella acutipennis*, spécialisés sur les plantes annuelles (*C. goreensis* et *V. guineensis*), ont en revanche un cycle monovoltin. Lorsque la plante-hôte disparaît, il y a chez *B. acutipennis* un glissement vers des hôtes secondaires (cf. ci-dessus).

Impact de l'évolution physiologique de la plante sur l'acridien

L'évolution physiologique de la plante induit des modifications de la teneur en certaines molécules et modifie ainsi les qualités nutritives du feuillage pour les criquets.

Dans la nature, le régime alimentaire des *Schistocerca gregaria* est constitué en bonne partie de Crucifères. En élevage, si l'on nourrit des *Schistocerca gregaria* adultes avec des choux sénescents, la maturation sexuelle est retardée. Une supplémentation en gibbéréline et en monoterpénoïdes rétablit la situation (ELLIS *et al.*, 1965).

Les hormones végétales (Acide gibbérélique et acide abscissique) de la graminée *Agropyron smithii* influent sur la vitesse de développement, la morphologie et les capacités

reproductrices de l'un de ses consommateurs, le criquet *Aulocara elliotti* (VISSCHER, 1987).

L'augmentation de la concentration du régime alimentaire en acide gibbérélique augmente la vitesse de développement de cet insecte. Par contre la survie des jeunes est diminuée autant par la baisse que par l'augmentation de cette concentration en acide gibbérélique. La présence de cette substance est indispensable à la reproduction. L'augmentation de la concentration en acide gibbérélique diminue le nombre de femelles fertiles mais augmente le nombre d'oeufs viables pondus par ces femelles.

La corrélation entre la composition du végétal en certaines substances, et plus particulièrement en hormones, permettrait aux acridiens d'ajuster leur cycle sur celui de la végétation et du climat. Ce phénomène serait particulièrement important dans des régions où la photopériode varie peu.

V — IMPACT DE LA CONSOMMATION DES VÉGÉTAUX PAR LES DIFFÉRENTS HERBIVORES SUR LES ACRIDIENS

Les vertébrés herbivores influent sur les communautés végétales qu'ils fréquentent (WATT, 1957, 1960). On peut penser, par conséquent, qu'ils ont un impact non négligeable sur les peuplements d'invertébrés phytophages (MORRIS, 1967, 1968, 1969). Dès 1963, DEMPSTER émettait d'ailleurs l'hypothèse que les populations acridiennes étaient largement affectées par la pression des populations de vertébrés sur le pâturage.

GRAYSSON et HASSALL (1985) ont vérifié cette hypothèse par l'utilisation d'enclos protégeant les pâturages de leur utilisation par les lapins. En broutant le feuillage, les lapins modifient la croissance et la phénologie des plantes. Les feuilles des plantes broutées ont une teneur en protéines plus faible que celles des plantes maintenues hors du contact avec les lapins. Des criquets, *Chorthippus brunneus*, maintenus dans des enclos ont un développement plus rapide que ceux des populations se nourrissant sur des plantes consommées aussi par les lapins.

Diverses observations suggèrent que la prise de nourriture des invertébrés sur une plante modifie aussi les relations entre cette plante et les futurs consommateurs. Le stress engendré par les morsures de criquets ou d'autres phyllophages augmente l'attractivité du tournesol pour *Melanoplus differentialis* (LEWIS, 1984).

Les disparitions de la plante-hôte, consommée par le criquet ou d'autres consommateurs, est un facteur qui expliquerait le comportement trophique de certaines espèces, comme le souligne PARKER (1984) chez *Hesperotettix viridis*, spécialisé sur une Composée, *Gutierrezia microcephala*.

VI — SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE ET DÉFENSE CONTRE LES PRÉDATEURS

Les Orthoptères font partie des proies très appréciées par certains prédateurs. Ce sont tout autant des invertébrés, mantes (GILLON et ROY, 1968 ; CHARA, 1987), Asilidae (SEGUY, 1927 ; CHARA, 1987), araignées (BLANDIN et CELERIER, 1981), fourmis, que des vertébrés, amphibiens (BARBAULT, 1974), lézards (BARBAULT, 1975) et oiseaux (THIOLLAY, 1976).

La spécialisation alimentaire inclue toujours une composante liée à des processus de défenses contre ces prédateurs.

Ainsi a-t-on vu précédemment que le comportement de fuite de *St. festivus* était lié à sa spécialisation sur *H. madagascariensis*.

Les criquets sténophages peuvent avoir développé des coloris homochromiques ou même des formes homotypiques. On observe une très nette corrélation entre la forme ou les couleurs des criquets et celles des organes des plantes consommées. Les coloris verts et gris verts des deux consommateurs de *Lippia multiflora* font partie de ces adaptations. *Bocagella acutipennis* présente une forme et des couleurs qui le font ressembler aux capitules floraux de sa plante-hôte, *Vernonia guineensis*. Les juvéniles de *Staurocleis magnifica* ont une couleur bleu vert ornée de petits points oranges, couleur rappelant celle du feuillage de *Crotalaria goreensis* dans lequel percent les boutons floraux de couleur orange (LE GALL, 1986).

Homochromie et homotypie sont aussi présents chez les acridiens polyphages ou graminivores. Chez ces derniers, les adaptations sont souvent très poussées et correspondent à une spécialisation concernant l'utilisation d'une partie du végétal comme support (tige chez les graminicoles allongés comme *Cannula* ou *Mesopsis*), feuille chez d'autres, touffe de Graminées (*Orthochtha*). L'adaptation de la couleur peut varier dans le temps. La sécheresse induit le passage à une coloration verte chez *Acrida bicolor* et *Schistocerca vaga* (OKAY, 1956 et ROWELL et CANNIS, 1971). Après le passage des feux de brousse, on observe le noircissement de la coloration de divers acridiens (BURTT, 1951 ; GILLON, 1983).

Les acridiens géophiles, comme les Oedipodinae, certains Calliptaminae, certains Eyprepocnemidinae ont des coloris et des formes cryptiques non liés à un substrat végétal. Ces groupes sont composés d'insectes polyphages, voire même à régime mixte comme les Oedipodinae ou les Eyprepocnemidinae géophiles. Les Eyprepocnemidinae non-graminivores, comme les *Heteracris* du massif forestier ouest-africain, ont des coloris tout-à-fait différents, composés d'alternances de taches vert-sombre et blanches s'harmonisant avec l'alternance des tâches d'ombre et de lumière présentes sur la végétation de lisière que fréquentent ces espèces.

Les coloris et les formes des acridiens suggèrent qu'ils utilisent le camouflage comme moyen de défense vis-à-vis de leurs prédateurs potentiels. On manque d'observations et d'expérimentations concernant l'efficacité des prédateurs sur les formes considérées comme homotypiques ou homochromiques et les formes non camouflées.

A l'opposé on observe des criquets vivement colorés, dont on sait, pour certains, qu'ils stockent des toxines végétales. Divers comportements accompagnent ces coloris considérés comme aposématifs, exhibition des glandes répulsives (FISHELSON, 1960 ; UVAROV, 1966 ; ABUSHAMA, 1972), saignement réflexe (GRASSE, 1937).

Chaque type de comportement alimentaire correspond à une stratégie de défense particulière : choix d'espèces produisant des alcaloïdes pour les criquets aposématifs, sténophagie pour les insectes cryptiques, polyphagie pour ceux dont la stratégie défensive ne prend pas en compte l'environnement végétal.

CONCLUSION

Les interactions entre les acridiens et le monde végétal (Fig. 3) présentent des particularités qui font de ce modèle un complément indispensable aux études menées sur les Holo-métaboles. La souplesse d'adaptation des criquets face à leur environnement végétal est souvent très importante. Une

espèce sténophage dans son milieu d'origine peut se révéler capable de se nourrir sur de nouvelles plantes lors de la modification de son habitat. Ceci explique, en partie, le nombre de signalisations de dégâts sur des plantes introduites et donc absentes de la niche trophique originelle (C.O.P.R., 1981).

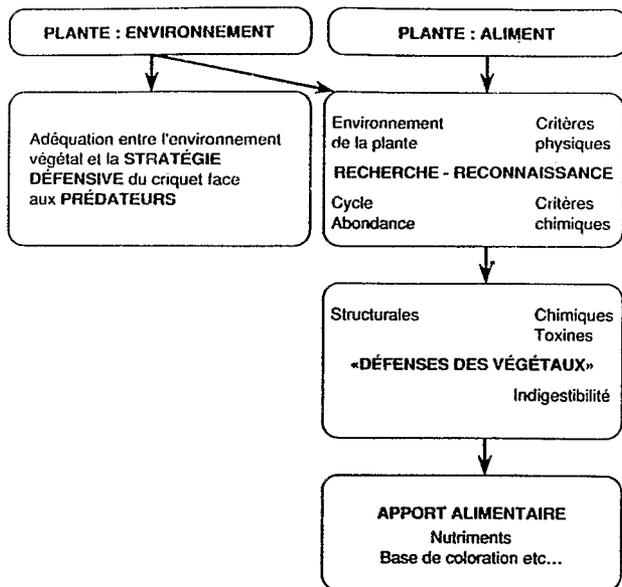


FIG. 3. — Facteurs déterminant la spécialisation alimentaire.

La plante est d'abord la source alimentaire qui fournit les nutriments. Chez les polyphages, cette source est recherchée avec plus ou moins de précision. L'insecte élimine une part plus ou moins importante des espèces végétales qui l'entourent parce qu'elles possèdent des phagorépulsifs ou une structure peu attractive (richesse en silice, en fibre, taille, etc.).

Il y a, ensuite, la ou les plante(s)-hôte(s) proprement dite(s) qui offrent généralement le couvert et le gîte. Les deux fonctions se confondent totalement chez les sténophages, alors que chez les polyphages, le support n'est pas obligatoirement la plante consommée. Pour certaines espèces consommatrices d'herbacées, les arbres ou les arbustes qui offrent un refuge contre d'éventuels prédateurs, sont une composante obligatoire de la niche écologique.

La spécialisation alimentaire n'est pas une stratégie unique qui aurait évolué face à un seul type de problème. Chaque cas est une conjonction d'adaptations particulières à une plante et son environnement.

Le spécialiste n'occupe pas toujours une niche trophique complètement vacante. La même plante peut être utilisée conjointement par des spécialistes et des généralistes.

Les relations existant entre le cycle de l'insecte et celui de sa ressource alimentaire sont encore mal comprises. Les effets de certaines hormones sur le développement et la reproduction des criquets laissent penser que ces substances jouent un rôle dans la synchronisation des cycles. Les sténophages, spécialisés sur des plantes annuelles et capables de suivre au plus près le cycle de leur plante-hôte offrent des possibilités d'études dans ce domaine.

Il faut situer le resserrement de la niche trophique dans un contexte de relations très larges au sein de l'écosystème. La plante consommée réagit au stress de la morsure par une modification biochimique. Ceci crée un système dynamique où l'appétance de la plante va diminuer ou, au contraire, pourquoi pas, augmenter pour le spécialiste.

La compétition interspécifique pose le problème du niveau auquel on doit l'étudier. La compétition entre groupes d'insectes phyllophages et même entre les divers herbivores pourrait bien jouer un rôle plus important que la compétition au sein des acridiens.

La structure du milieu apparaît de plus en plus comme l'un des éléments clés de l'écologie des acridiens. Le recouvrement végétal permet une bonne description de la distribution spatiale des acridiens. De plus, la distinction entre groupes graminivores et non-graminivores introduit la notion de répartition des criquets en fonction de l'importance du couvert graminéen donc de la structure du tapis végétal. L'utilisation ou non des végétaux comme habitat (criquets géophiles, graminicoles ou autres), l'utilisation des fourrés ou des arbres comme refuge, induisent une composante non alimentaire dans les relations criquets-plantes, composante décisive dans l'expression de la niche écologique des acridiens.

Remerciements

Je remercie les chercheurs du Laboratoire d'Entomologie de l'Université Paris-Sud pour leurs nombreux conseils et plus particulièrement A. LOUVEAUX pour son apport bibliographique, M. TERMIER et A.M. MAINGUET pour la rédaction du manuscrit. Les lecteurs anonymes ainsi que P. BLANDIN et M. GOYFFON ont été d'une aide précieuse par leurs remarques constructives.

RÉFÉRENCES

- ABUSHAMA F.T., 1968. — Food-plant selection by *Poecilocus hieroglyphicus* (Klug) (Acrididae : Pyrgomorphidae) and some receptors involved. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, **43**, 96-104.
- ABUSHAMA F.T., 1972. — The repugnatorial gland of the grasshopper *Poecilocus hieroglyphicus* (Klug). *J. Ent.*, **47**, 95-100.
- ADAMS C.M. & BERNAYS E.A., 1978. — The effect of combination of deterrents on the feeding behaviour of *Locusta migratoria*. *Ent. exp. & Appl.*, **23**, 101-109.
- AFZAL HUSSAIN M.A., MATHUR C.B. & ROONWALL M.L., 1946. — Studies on *Schistocerca* XIII. Food and feeding habits of the Desert Locust. *Indian J. Ent.*, **8**, 141-163.
- AHMAD S., 1982. — Roles of mixed-function oxydases in insect herbivory. *Proc. of the 5th. Int. Symp. on Insect-Plant relationships*, Wageningen, Netherlands, VISSSEN J.H. & MINKS A.K. Ed., Wageningen Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 41-48.
- ANDERSON N.L., 1964. — Some relationship between grasshoppers and vegetation. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **57**, 736-742.
- BA ANGOOD S.A.S., 1977. — Observation on food preferences and feeding habits of three important species of Acrididae in the Sudan. *Z. Ang. Ent.*, **83**, 344-350.
- BAILEY C.G. & RIEGERT P.W., 1971. — Food preferences of the dusky grasshopper *Encoptolophus sordidus costalis* Scudder (Orthoptera Acrididae). *Can. J. Zool.*, **49**, 1271-1274.
- BAJOI A.H. & KNUTSON H., 1977. — Effects when restricting an acridid species to a specific plant species. *Acrida*, **6**, 219-229.

- BALL E.D., 1936. — Food plants of some Arizona grasshoppers. *J. Econ. Entomol.*, **29**, 679-684.
- BANFILL J.C. & BRUNSVEN M.A., 1973. — Food habits and ecology of grasshoppers in the Seven Devils Mountains and Salmon River Breaks of Idaho. *Melandria*, **12**, 1-21.
- BARBAULT R., 1974. — Le régime alimentaire des amphibiens de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, **36** série A, 952-972.
- BARBAULT R., 1975. — Place des lézards dans la biocénose de Lamto : relations trophiques : production primaire et consommation des populations naturelles. *Bull. I.F.A.N.*, **37** série A, 467p-514.
- BARTON-BROWNE L., MOORHOUSE J.E. & VAN GERWEN A.C.M., 1975. — Sensory adaptation and the regulation of meal size in the Australian Plague locusts. *Chortoicetes terminifera*. *J. Insect Physiol.*, **21**, 1633-1639.
- BECK S.D., 1965. — Resistance of plants to insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **10**, 207-232.
- BELL E.A., 1987. — Secondary compounds and insects herbivores. *Insects-Plants. Proc. 6th Symp. on Insect-Plant relationships (Pau, 1986)*. LABEYRIE V., FABRES G. & LACHAISE D. éd., JUNK Publ., 19-23.
- BELOVSKY G.E., 1984. — Herbivore optimal foraging : a comparative test of three models. *Am. Nat.*, **124**, 97-115.
- BEN HALIMA T., 1983. — *Étude expérimentale de la niche trophique de Doclostaurus maroccanus (Thunberg, 1815) en phase solitaire au Maroc*. Thèse de Docteur Ingénieur, Univ. Paris Sud, Orsay, 178 p.
- BEN HALIMA T., GILLON Y. & LOUVEAUX A., 1984. — Utilisation des ressources trophiques par *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthopt. Acrididae). Choix des espèces en fonction de la valeur nutritive. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, **5**, 383-406.
- BEN HALIMA T., GILLON Y. & LOUVEAUX A., 1985. — Spécialisation trophique individuelle dans une population de *Doclostaurus maroccanus* (Orthopt. : Acrididae). *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, **6**, 17-24.
- BEN HALIMA T., LOUVEAUX A. & GILLON Y., 1983. — Rôle de l'eau de boisson sur la prise de nourriture sèche et le développement ovarien de *Locusta migratoria migratorioides*. *Ent. exp. Appl.*, **33**, 329-335.
- BERNAYS E.A., 1977. — The physiological control of drinking behaviour in nymph of *Locusta migratoria*. *Physiol. Ent.*, **2**, 261-373.
- BERNAYS E.A., 1978. — Tannins : an alternative viewpoint. *Ent. Exp. Appl.*, **24**, 44-53.
- BERNAYS E.A., 1981 a. — Plant tannins and Insect herbivores. — An appraisal. *Ecol. Entomol.*, **6**, 353-360.
- BERNAYS E.A., 1981 b. — A specialized region of the gastric caeca in the Locust *Schistocerca gregaria*. *Phys. Entomol.*, **6**, 1-6.
- BERNAYS E.A., BLANEY W.M., CHAPMAN R.F. & COOK A.G., 1976. — The ability of *Locusta migratoria* to perceive plant surface waxes. *Symp. Biol. Hung.*, **16**, 35-40.
- BERNAYS E.A., CHAMBERLAIN D.J. & MCCARTHY P., 1980. — The differential effects of ingested tannic acid on different species of Acrididae. *Ent. Exp. & Appl.*, **28**, 158-166.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1970. — Food selection by *Chorthippus parallelus* Zetterstedt (Orthoptera Acrididae) in the field. *J. Anim. Ecol.*, **39**, 338-394.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1973. — The role of food plants in the survival and development of *Chortoicetes terminifera* (Walker) under drought conditions. *Aust. J. Zool.*, **21**, 575-592.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1975. — The importance of chemical inhibition of feeding in host-plant selection by *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt). *Acrida*, **4**, 83-95.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1977. — Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, **2**, 1-18.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1978. — Plant chemistry and acridoid feeding behaviour in *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Ed. J.B. HARBORNE, Academic Press, 99-141.
- BERNAYS E.A., CHAPMAN R.F., HORSEY J. & LEATHER E.M., 1974. — The inhibitory effect of seedling grasses on feeding and survival of acridids (Orthoptera). *Bull. Ent. Res.*, **64**, 413-420.
- BERNAYS E.A., CHAPMAN R.F., LEATHER E.M. & MAC CAFFERY A.R., 1977. — The relationship of *Zonocerus variegatus* L. (Acridoidea : Pyrgomorphidae) with cassava (*Manihot esculenta*). *Bull. Ent. Res.*, **67**, 391-404.
- BERNAYS R.A., CHAPMAN R.F., MC DONALD J. & SALTER (J.E.R.), 1976. — The degree of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, **1**, 223-230.
- BERNAYS E.A., EDGAR J.A. & ROTHSCHILD M., 1979. — Pyrrolizidine alkaloids sequestered and stored by the aposematic grasshopper *Zonocerus variegatus*. *J. Zool. Lond.*, **182**, 85-87.
- BERNAYS E.A. & WOODHEAD S., 1984. — The need for high levels of phenylalanine in the diet of *Schistocerca gregaria* nymphs. *J. Insect Physiol.*, **30**, 489-493.
- BERNAYS E.A. & WRUBEL R.P., 1986. — Learning by grasshoppers : association of colour/light intensity with food. *Physiol. Entomol.*, **10**, 359-369.
- BLACKITH R.E. & BLACKITH R.M., 1966. — The food of Morabine grasshoppers. *Aust. J. Zool.*, **14**, 877-894.
- BLANDIN P. & CELERIER M.L., 1981. — Les araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, Bilans énergétiques, Place dans l'écosystème. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, n°21, 2 fasc., 586 p.
- BLANEY W.M. & CHAPMAN R.F., 1970. — The functions of the maxillary palps of acrididae (Orthoptera). *Entomol. Exp. & Appl.*, **13**, 363-376.
- BLANEY W.M. & SIMMONDS M.S.J., 1985. — Food selection by locusts : the role of learning in rejection behaviour. *Ent. Exp. & Appl.*, **39**, 273-278.
- BLANEY W.M., WINSTANLEY C. & SIMMONDS M.S.J., 1985. — Food selection by locusts : an analysis of rejection behaviour. *Ent. Exp. & Appl.*, **38**, 35-40.
- BLUST M.H. & HOPKINS T.L., 1987. — Gustatory responses of a specialist and a generalist grasshopper to terpenoids of *Artemisia ludoviciana*. *Ent. Exp. & Appl.*, **45**, 37-46.
- BOPRE M., SEIBT U. & WICKER W., 1984. — Pharmacophagy in grasshoppers ? *Zonocerus* attracted and ingesting pure pyrrolizidine alkaloids. *Entomol. Exp. & Appl.*, **35**, 115-117.
- BOYS H.A., 1978. — Food selection by *Oedaleus senegalensis* (Orthoptera Acrididae) in grassland and millet fields. *Ent. Exp. & Appl.*, **21**, 278-286.
- BRUNEL J.F. & DE GREGORIO R., 1978. — Détermination, à partir de l'étude du jabot, du régime alimentaire du criquet puaud, *Zonocerus variegatus* (L.), Orthoptera Pyrgomorphidae : I. Technique et critères de reconnaissance. *Ann. Univ. Bénin. Togo*, **4**, 103-123.
- BRUNSVEN M.A. & MULKERN G.B., 1960. — The use of epidermal characteristics for the identification of plants recovered in fragmentary condition from the crops of grasshoppers. *N. Dakota Agr. Exp. Sta. Res. Rept.*, **3**, 11 p.
- BURTT E., 1951. — The ability of adult grasshoppers to change colour on burnt ground. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. A.*, **26**, 45-48.
- BUTTERWORTH J.H. & MORGAN E.D., 1968. — Isolation of a substance that suppresses feeding in the locust. *Chem. Commun.*, **1**, 23-24.

- BUTTERWORTH J.H. & MORGAN E.D., 1971. — Investigation of the locust feeding inhibition of the seeds of the neem tree, *Azadirachta indica*. *J. Insect Physiol.*, **17**, 669-677.
- CAPINERA J.L., 1985. — Determination of host plant preferences of *Hemileuca oliviae* (Lepidoptera Saturniidae), *Parapomala wyomingensis* (Orthoptera Acrididae) and *Diapheroma veli* (Orthoptera Phasmatidae) by choice test and crop analysis. *g. Kansas Entomol. Soc.*, **58**, 465-471.
- CASWELL H. & REED F.C., 1976. — Plant-herbivore interactions. The indigestibility of C4 bunds sheath cells by grasshoppers. *Oecol. (Berl.)*, **26**, 151-156.
- CASWELL H., REED F.C., STEPHENSON S.N. & WERNER P.A., 1973. — Photosynthetic pathways and selective herbivory: an hypothesis. *Am. Nat.*, **107**, 465-480.
- CHAPMAN R.F., 1957. — Observations on the feeding of the red locust *Nomadacris septemfasciata* (Serville). *Brit. J. Animal Behaviour*, **5**, 60-75.
- CHAPMAN R.F., 1964. — The structure and wear of the mandibles in some african grasshoppers. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **142**, 107-121.
- CHAPMAN R.F., 1977 a. — The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: a review. *Bull. ent. Res.*, **64**, 339-363.
- CHAPMAN R.F., 1977 b. — The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. *Colloques Internationaux du C.N.R.S., n°265. Comportement des insectes et milieu trophique*, 132-149.
- CHAPMAN R.F. & BERNAYS E.A., 1977. — The chemical resistance of plants to insect attack. *Scr. varia pont. Acad. Sci.*, **41**, 603-643.
- CHARA B., 1987. — *Étude comparée de la biologie et de l'écologie des Calliptamus barbarus (Costa, 1836) et de Calliptamus wattenwylia-nus (Planel, 1896) (Orthoptera, Acrididae) dans l'ouest algérien*. Thèse Docteur-Ingénieur de l'Université d'Aix-Marseille, 190 p.
- CHARA B., BIGOT L. & LOISEL R., 1986. — Contribution à l'étude du régime alimentaire d'*Omocestus ventralis* Zetterstedt, 1821 (Orthoptera-Acrididae) dans les conditions naturelles. *Ecologia Mediterranea*, **12**, 25-31.
- CHU I.W. & KNUTSON H., 1970. — The preferences of eight grasshopper species among eleven species of cultivated grasses. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **43**, 20-31.
- CLARK E.J., 1948. — Studies on the ecology of British grasshoppers. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, **99**, 173-222.
- C.O.P.R., 1981. — *Locusts and grasshoppers agricultural manual*. Centre of Overseas Pest Research. London, 690 p.
- COOK A.G., 1977. — Nutrient chemicals as phagostimulants for *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, **2**, 113-121.
- COTTAM D.A., 1985. — Frequency-dependant grazing by slugs and grasshoppers. *J. Ecol.*, **73**, 925-933.
- COTTEE P.K., BERNAYS E.A. & MORDUE A.J., 1988. — Comparisons of detergency and toxicity of selected secondary plant compounds to and oligophagous and a polyphagous acridid. *Entomol. exp. Appl.*, **46**, 241-247.
- DADD R.H., 1961. — The nutritional requirements of locusts II. Utilization of sterols. *J. Insect Physiol.*, **5**, 161-168.
- DADD R.H., 1963. — Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. *Adv. Insect. Physiol.*, **1**, 47-109.
- DE GREGORIO R. & BRUNEL J.F., 1977. — Quelques observations nouvelles sur le régime alimentaire du criquet puant, *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera Pyrgomorphae). *Bull. I.F.A.N.*, **39**, 642-652.
- DEMPSTER J.P., 1963. — The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biol. Rev.*, **490**-529.
- DETHIER V.G., 1980. — Mechanism of host-plant recognition. *Ent. exp. Expl.*, **31**, 49-56.
- DOWD P.F., SMITH M. & SPARKS J.C., 1983. — Detoxification of plant toxins by insects. *Insect Biochem.*, **13**, 453-458.
- DUKE K.M. & CROSSLEY D.A., 1975. — Population energetics and ecology of the rock grasshopper, *Trimerotropis saxatilis*. *Ecology*, **56**, 1106-1117.
- DUVIARD D., 1970. — Place de *Vernonia guineensis* (Composées) dans la biocénose d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)*, **3**, 7-174.
- ELLIS E., CARLISLE D.B. & OSBORNE D.J., 1965. — Desert locusts: sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. *Science*, **149**, 546-547.
- EUW J.V., FISHELSON L., PARSON J.A., REISCHTEIN R. & ROTSHILD M., 1967. — Cardenolides (heart poisons) in a grasshopper feeding on milkweeds. *Nature*, **214**, 35-39.
- EVANS C.S. & BELL A., 1979. — Non-protein amino-acids of *Acacia* species and their effect on the feeding of the acridids *Anacridium melanorhodon* and *Locusta migratoria*. *Phytochem.*, **18**, 1807-1810.
- FINCH S., 1980. — Chemical attraction of plant-feeding Insects to Plants. *Appl. Biol.*, **5**, 67-143.
- FISHELSON L., 1960. — The biology and behaviour of *Poecilocus-bufonius* Klug, with special reference to the repellent gland (Orthoptera Acrididae). *Eos*, **36**, 21-62.
- FRY B., JOERN A. & PARKER P.L., 1978. — Grasshopper food web analysis: use of carbon ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, **59**, 498-506.
- GANGWERE S.K., 1960. — Notes on drinking and the need for water in Orthoptera. *Can. Ent.*, **92**, 911-915.
- GANGWERE S.K., 1961. — A monograph of food selection in Orthoptera. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, **87**, 67-229.
- GANGWERE S.K., 1962. — A study of the feculae of Orthoptera, their specificity and the role which the insect's mouthparts, alimentary canal and food habits play in their formation. *Eos*, **38**, 247-262.
- GANGWERE S.K., 1965. — Food selection in the Oedipodinae grasshopper *Arphia sulphurea* (Fabricius). *The Amer. Midland Nat.*, **74**, 67-75.
- GANGWERE S.K., 1973. — Notes on the food habits and behavior in selected Orthopteroidea of Tenerife, Canary Islands, Spain. *Misc. Zool.*, **3**, 19-31.
- GANGWERE S.K., EVANS F.C. & NELSON M.L., 1976. — The food habits and biology of Acrididae in an old field community in southeastern Michigan. *The great Lake Entomologist*, **9**, 83-103.
- GANGWERE S.K. & MORALES AGACINO E., 1973. — Food selection and feeding behaviour in Iberian Orthopteroidea. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, serie Proteccion vegetal*, **3**, 251-337.
- GANGWERE S.K. & RONDEROS R.A., 1975. — A synopsis of food selection in Argentine Acridoidea. *Acrida*, **4**, 173-194.
- GILBERT L.E., 1977. — The role of insect-plant coevolution in the organisation of ecosystems. *Coll. internationaux du C.N.R.S., N°265. Comportement des insectes et milieu trophique*. LABEYRIE éd., 400-413.
- GILLON Y., 1983. — The invertebrates of the grass layer. *In Tropical savannas*, ed BOURLIERE F., ELSEVIER Publ., 289-310.
- GILLON Y. & ROY R., 1968. — Les mantes de Lamto et des savanes de Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, **30**, 1038-1151.
- GRASSE P.P., 1937. — L'hémaphrorrhée, rejet réflexe de sang et d'air, par les acridiens phymatéides. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **204**, 65-67.
- GRAYSON F.W.L. & HASSALL M., 1985. — Effects of rabbit grazing on population variables of *Chorthippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos*, **44**, 27-34.

- GUEGUEN A., 1976. — *Recherches sur les Orthoptères des zones d'incultures de basse altitude. Cas particulier de Chrysochraon dispar (Germ.)*. Thèse de 3e cycle, Univ. de Rennes 176 p.
- GUEGUEN A., CHEROUVRIER A. & LEFEUVRE J.C., 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cypéracées. Application à l'étude du régime alimentaire des Orthoptères Acridiens. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **281**, 929-932.
- HARLEY K.L.S. & THORSTEINSON A.J., 1967. — The influence of plant chemicals on the feeding behaviour, development and the survival of two striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (Say) (Acrididae, Orthoptera). *Can. J. Zool.*, **45**, 305-319.
- HASKELL P.T., PASKIN M.W.J. & MOORHOUSE J.E., 1962. — Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the Desert Locust. *J. Insect. Physiol.*, **8**, 53-78.
- HASKELL P.T. & SCHOONHOVEN L.M., 1969. — The function of certain mouthpart receptors in relation to feeding in *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides*. *Ent. Exp. Appl.*, **12**, 423-440.
- HEIDORN T. & JOERN A., 1984. — Differential herbivory on C3 versus C4 grasses by the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera : Acrididae). *Oecologia (Berl.)*, **65**, 19-25.
- HEWITT G.B., 1969. — Twenty-six varieties of forage crops evaluated for resistance to feeding by *Melanoplus sanguinipes*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **62**, 737-741.
- HILLIARD J.R., 1982. — Endophytic oviposition by *Leptysma marginicollis* and *Stenocris vitreipennis* (Orthoptera : Acrididae : Leptysminae) with life history notes. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, **108**, 153-180.
- HUGUENY B., 1984. — *Étude comparative des caractéristiques du développement et de la démographie entre populations géographiquement isolées de Calliptamus barbarus*. D.E.A. Université Paris VI, 84 p.
- HUMMELEN P. & GILLON Y., 1968. — Étude de la nourriture des acridiens de la savane de LAMTO en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)*, **1**, 199-206.
- ISELY F.B., 1938. — The relations of Texas Acrididae to plants and soils. *Ecol. Monographs*, **8**, 551-604.
- ISELY F.B., 1944. — Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **37**, 47-67.
- ISELY F.B., 1946. — Differential feeding in relation to local distribution of grasshoppers. *Ecology*, **27**, 128-138.
- JERMY R., 1984. — Evolution of insect/host plant relationships. *Amer. Nat.*, **124**, 609-630.
- JOERN A., 1979. — Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera Acrididae). - factors influencing diet specialization. *Oecologia*, **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 a Nebraska sand hills prairie. *Trans. Nebraska Acad. Sc.*, **12**, 21-32.
- KAREIVA P., 1982. — Experimental and mathematical analyses of herbivore movement : quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecol. Monographs*, **52**, 261-282.
- KAUFMAN T., 1965 a. — Biological studies of some bavarian Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their feeding habits. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58**, 791-801.
- KAUFMAN T., 1965 b. — Observations on aggregation migration and feeding habits of *Zonocerus variegatus* (Orthoptera) in Ghana. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58**, 426-436.
- KOGAN M., 1977. — The role of chemical factors in insect/plant relationships. *Proc. XV Int. Cong. Entomol.*, **211-217**.
- KOMAN J., 1983. — Notes sur le régime alimentaire de *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera, Pyrgomorphidae) en République de Guinée. *Bull. I.F.A.N. sér. A.*, **45**, 118-125.
- LAMBLEY J.D., CAMPBELL J.C. & KNUTSON H., 1972. — Food preferences of grasshoppers in six planted pastures in eastern Kansas. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **45**, 59-92.
- LANDA K. & RABINOWITZ D., 1983. — Relative preference of *Arphia sulphurea* (Orthoptera Acrididae) for sparse and common prairie grasses. *Ecology*, **64**, 392-395.
- LAUNOIS-LUONG (M.H.), 1975. — *L'alimentation du criquet migrateur Locusta migratoria capito (Sauss.) en phase solitaire à Madagascar : Régimes et Effets*. Thèse de Doctorat, Paris, 202 p.
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1976 a. — Méthode d'étude dans la nature du régime alimentaire du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Saussure), *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **8**, 25-32.
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1976 b. — *Étude comparée des préférences alimentaires de 26 acridiens du Sahel vis-à-vis des feuilles d'arachide, de haricot, de mil et de sorgho*. *Maradi Niger. GERDAT/PRIFAS*, 22 p.
- LEE J.C., BERNAYS E.A. & WRUBEL R.P., 1987. — Does learning play a role in host location and selection by grasshoppers? *Insects-Plants. Proc. 6th Int. Symp. on Insect-Plant relationships (Pau, 1986)*. LABEYRIE V, FABRES G. & LACHAISE D. eds. JUNK Publ., 125-127.
- LEE S.S. & WONG I.M., 1979. — The relationship between food plants, haemolymph protein and ovarian development in *Oxya japonica* Willernse (Orthoptera : Acrididae). *Acrida*, **8**, 1-8.
- LE BERRE J.R. & MAINGUET A.M., 1973. — Nutrition du criquet migrateur (Orthoptera Acrididae). I. Comportement alimentaire, survie et variation pondérale en fonction de quelques substances. *Rev. Comp. Anim.*, **7**, 203-218.
- 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, Université Paris-Sud Orsay, 300 p.
- LE GALL P. & GILLON Y., 1989. — Partage des ressources et spécialisation trophique chez les acridiens (Insecta : Orthoptera, Acridomorpha) non graminivores dans une savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, **10**, 51-74.
- LEVIE D., JAIM M.K. & SHPAN-GABRIELITH S.R., 1967. — A locust phagorepellent from two *Melia* species. *Chem. Commun.*, **18**, 910-911.
- LEWIS A.C., 1984. — Plant quality and grasshopper feeding : effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. *Ecology*, **65**, 836-843.
- LEWIS A.C. & BERNAYS E.A., 1985. — Feeding behavior : selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomol. Exp. & Appl.*, **37**, 105-112.
- LOUVEAUX A., 1978. — *Organisation et régulation de la prise de nourriture chez Locusta migratoria (R. et F.) (Orthoptère Acrididae)*. Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud Orsay, 167 p.
- LOUVEAUX A., MAINGUET A.M., GILLON Y., 1980. — Feeding locusts on freeze-dried plants : a new method for herbivorous insects. *Ent. exp. appl.*, **27**, 255-259.
- LOVERIDGE J.P., 1975. — Studies on the water relations of adult locusts III. The water balance of non-flying locusts. *Zoologica afr.*, **10**, 1-28.
- LUQUET G.C., 1984. — Observations phénologiques, éthologiques et systématiques sur les acridiens du Mont Ventoux (Vaucluse), Orthoptera, Caelifera. *Ent. Gall.*, **1**, 117-136.
- MC FARLANE J.H. & THORSTEINSON A.J., 1980. — Development and survival of two-striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (SA Y) (Orthoptera Acrididae) on various, single and multiple plant diets. *Acrida*, **9**, 63-76.
- MC KINLEY K.S., 1981. — The importance of dry plant material in the diet of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera : Acrididae). *Can. Ent.*, **113**, 5-8.

- MC NAUGHTON S.J. & TARRANTS J.L., 1983. — Grass leaf silification : natural selection for and inducible defense against herbivores. *Proc. Nat. Acad. Sc. (U.S.A.)*, **80**, 790-791.
- MC NAUGHTON S.J., TARRANTS J.L., MC NAUGHTON M.M. & DAVIS R.H., 1985. — Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses. *Ecology*, **66**, 528-535.
- MC NEIL S. & SOUTHWOOD T.R.E., 1978. — The role of nitrogen in development of Insect/Plant relationships in, *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Ed., J.B. HARBORNE, London Academic Press., 77-98.
- MATTSON (W.J., Jr.), 1980. — Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 119-161.
- MESTRE J., 1984. — Régime alimentaire et consommation des adultes de *Machaeridia bilineata* (Lamto, Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, **5**, 63-70.
- MODDER W.W.D., 1984. — The attraction of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera Pyrgomorphidae) to the weed *Chromolaena odorata* and associated feeding behaviour. *Bull. Ent. Res.*, **74** (2), 239-247.
- MORDUE A.J., 1979. — The role of the maxillary and labial palps in the feeding behaviour of *Schistocerca gregaria*. *Entomol. Exp. & Appl.*, **25**, 279-288.
- MORDUE A.J., COTTEE, P.K. & MORDUE W., 1985. — Azadirachtin : its effect on gut motility, growth and moulting in *Locusta*. *Physiol. Ent.*, **10**, 431-437.
- MORRIS M.C., 1967. — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. I. Responses of some phytophagous insects to cessation of grazing. *J. Appl. Ecol.*, **4**, 549-474.
- MORRIS M.C., 1968. — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. II. The faunas of samole turbes. *J. Appl. Ecol.*, **5**, 601-611.
- MORRIS M.C., 1969. — Difference between invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. III. The heretopterous faunas. *J. Appl. Ecol.*, **6**, 475-487.
- MULKERN G.B. & ANDERSON J.F., 1959. — A technique for studying the food habits and preferences of grasshoppers. *J. Econ. Entomol.*, **52**, 342.
- MULKERN G.B. & MONOGOLKITI S., 1975. — Desert Locust feeding deterrent ineffective against north american grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). *Acrida*, **4**(2), 9-104.
- MULKERN G.B., PRUESS K.P., KNUTSON H., HAGEN A.F., CAMPBELL J.C. & LAMBLEY J.D., 1969. — Food habits and preferences of grasslands grasshoppers of the North Central Great Plains. *North Central Regional Pub. n°916, Agr. Exp. Sta. N. Dakota State Univ., Fargo, Bull. n°481*, 31 p.
- MULKERN G.B., TOCZEK D.R. & BRUNSVEN M.A., 1964. — Biology and ecology of North Dakota, Grasshoppers. II — Food habits and preferences of grasshoppers associated with sandhill prairie. *N. Dakota Exp. Sta. Res. Rept.*, **11**, 59 p.
- MURALIRANGAN M.C. & MURALIRANGAN M., 1985. — Physico-chemical factors in the acridid feeding behaviour (Orthoptera : Acrididae). *Proc. Ind. Acad. Sc. (Anim. Sci.)*, **94**, 283-294.
- MWANGI R.W., 1982. — Locust antifeedant activity in fruits of *Melia volkenii*. *Ent. exp. appl.*, **32**, 277-280.
- NAVON A. & BERNAYS E.A., 1978. — Inhibition of feeding in Acridids by non-protein amino-acids. *Comp. Biochem. Physiol.*, **59 A**, 161-164.
- NAYAR J.K., 1964 a. — The nutritional requirements of grasshopper. I. Rearing of the grasshopper *Melanoplus bivittatus* (SAY) on a completely defined synthetic diet and some effects of different concentrations of B-vitamin mixture, linoleic acid., and B-carotène. *Can. J. Zool.*, **42**, 11-22.
- NAYAR J.K., 1964 b. — The nutritional requirements of grasshoppers. II. Effects of plant phospholipids and extract of bran on growth, development and survival of grasshoppers, *Melanoplus bivittatus* (Say) and *Canula pellucida* (Scudder). *Can. J. Zool.*, **42**, 23-38.
- OKAY S., 1956. — The effect of temperature and humidity on the formation of green pigment in *Acrida bicolor* (Thunb.). *Arch. Int. Phys. Bioch.*, **64**, 80-91.
- OTTE D., 1975. — Plant preference and plant succession. A consideration of evolution of plant preference in *Schistocerca*. *Oecologia* (Berl.), **18**, 129-144.
- OTTE D. & JOERN A., 1977. — On feeding pattern in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proc. Acad. Nat. Science of Philadelphia*, **128**(6), 89-126.
- PARKER M.A., 1984. — Local food depletion and the foraging behavior of a specialist grasshopper. *Hesperotettix viridis*. *Ecology*, **65**, 824-835.
- PATTERSON B.D., 1983. — Grasshoppers mandibles and the niche variation hypothesis. *Evolution*, **37**, 375-388.
- PATTERSON B.D., 1984. — Correlation between mandibular morphology and specific diet of some desert grassland Acrididae (Orthoptera). *Am. Midland Nat.*, **111**, 296-303.
- PFADT R.E., 1949. — Food plants as factors in the ecology of the Lesser Migratory Grasshopper *Melanoplus mexicanus* (Saussure). *Wyo. Agr. Exp. sta. Bull.*, **290**.
- PFADT R.E., LOKWOOD J.A. & FODES T.M., 1988. — Diets of three grasshoppers (Orthoptera : Acrididae) inhabiting desert grassland. *Can. Ent.*, **120**, 415-424.
- PROKOPY R.J. & OWEND., 1983. — Visual detection of plants by herbivorous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **28**, 337-364.
- PRUESS K.P., 1969. — Food preference as a factor in distribution and abundance of *Phoetaliotes nebrascensis*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **62**(2), 323-327.
- PYKE G., PULLIAM H. & CHARNOV E., 1977. — Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Quarterly Rev. Biol.*, **52**, 137-154.
- RAO P.J. & MEHROTRA K.N., 1977. — Phagostimulants and antifeedants from *Calotropis gigantea* for *Schistocerca gregaria*. *Indian J. Exp. Biol.*, **15**, 148-150.
- RAFAELI-BERNSTEIN A. & MORDUE W., 1978. — The transport of the cardiac glycoside ouabain by Malpighian tubules of *Zonocerus variegatus*. *Physiol. Ent.*, **3**, 59-63.
- RHOADES D.F., 1985. — Offensive-defensive interactions between herbivores and plants : their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.*, **125**, 205-238.
- SIMPSON S.J. & ABISGOLD J.D., 1985. — Compensation by locusts for changes in dietary nutrients : behavioural mechanisms. *Physiol. Ent.*, **10**, 443-452.
- SINOIR (Y.), 1968. — Études de quelques facteurs conditionnant la prise de nourriture chez les larves du criquet migrateur, *Locusta migratoria migratorioides* (Orthoptera, Acrididae). I — Facteurs externes. *Ent. exp. Appl.*, **11**, 195-210.
- SINOIR Y., 1969. — Le rôle des palpes et du labre dans le comportement de prise de nourriture chez les larves du criquet migrateur. *Ann. Nutr. Alim.*, **23**, 167-194.
- SMITH D.S. & NORTHCOTT F.E., 1951. — The effects on the grasshopper, *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Orthoptera : Acrididae), of varying the nitrogen content in its foodplant. *Can. J. Zool.*, **29**, 297-304.
- STAEDLER E., 1982. — Sensory physiology of Insects-Plants relationships. Round table discussion. *Proc. 5th. Int. Symp. Insect-Plant relationships*. Wageningen, Visser & Minks éd., 81-90.
- SWAIN T., 1979. — Tannins and lignins. In : *Herbivores : their interaction with secondary plant metabolites utilization*. Eds G.A. ROSENTHAL and D.H. JANZEN, Academic Press, New York.

- SZENTESI A. & BERNAYS E.A., 1984. — A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.*, **9**, 329-340.
- TERMIER M., 1988. — Essai de représentation graphique de la distribution de doryphores, *Leptinotarsa decemlineata*, après plusieurs générations. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **113**, 75-82.
- THIOLLAY J.M., 1976. — Besoins alimentaires quantitatifs de quelques oiseaux tropicaux. *La Terre et la Vie*, **32**, 89-135.
- TOYE S.A., 1974. — Feeding and locomotory activities of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). *Rev. Zool. Afr.*, **88**, 205-211.
- UECKERT D.N. & HANSEN R.M., 1971. — Dietary overlap of grasshoppers on sandhill rangeland in northeastern Colorado. *Oecologia*, **8**, 276-295.
- UVAROV B.P., 1966. — *Grasshoppers and Locusts Vol. I*. Anti Locust Research Centre. Cambridge University Press, 481 p.
- VESTAL A.G., 1913. — Local distribution of grasshoppers in relation to plant associations. *Biol. Bull.*, **25**(3), 141-181.
- VILA E ARGUELO N.F., 1977. — Estudio de las mandibular y analisis de las heces en 15 especies de Kecuras colectadas en alfalfares de Cordoba. *Rev. Soc. Entomol. Argentina*, **36**, 113-123.
- VILLALOBOS L.C. DE, 1980. — Habitos alimentarios y morfologica mandibular de 19 especies de Melanoplinae (Orthoptera Acrididae). *Rev. Soc. Entomol. Argentina*, **39**, 325-333.
- VISSCHER S.N., 1987. — Plant growth hormone. — Their physiological effects on a rangeland grasshopper (*Aulocara eliotti*). *Insects-Plants. Proc. 6th Symp. on Insect-Plant relationship (Pau, 1986)*. LABEYRIE, V., FABRES G. & LACHAISE D., JUNK Publ., 37-41.
- WALBAUER G.P., 1968. — The utilization and consumption of food by insects. *Adv. Insect. Physiol.*, **5**, 229-288.
- WATT A.S., 1957. — The effect of excluding rabbits from grasslands B (mesobretum) in Breckland. *J. Ecol.*, **45**, 861-878.
- WATT A.S., 1960. — The effect of excluding rabbits from Acidiphilous grassland in Breckland. *J. Ecol.*, **48**, 601-604.
- WILLIAMS L.H., 1954. — The feedings habits and food preferences of Acrididae and the factors which determine them. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, **105**, 432-454.
- WOODHEAD S., 1983. — Surface chemistry of *Sorghum bicolor* and its importance in feeding by *Locusta migratoria*. *Physiol. entomol.*, **8**, 345-352.
- ZOUHOURIAN-SAGHIRI L., KOBILINSKY A., GILLON Y. & GAGNEPAIN C., 1983. — Lois d'usure mandibulaire chez *Locusta migratoria* (Orthopt. Acrididae). Son utilisation pour la datation des ailés. *Annls. Soc. ent. Fr. (NS)*, **19**(3), 335-352.