

pour m. de H Z

## Spécialisation trophique individuelle dans une population de *Dociostaurus maroccanus* (Orthopt. : Acrididae)

Thami Ben Halima <sup>(1)</sup>, Yves Gillon <sup>(2)</sup> et Alain Louveaux

Laboratoire d'Entomologie Université Paris-sud, Bât. 446, 91405 Orsay Cedex, France.

### RÉSUMÉ

Une population de *Dociostaurus maroccanus* a été placée dans une enceinte à ciel ouvert de 100 m<sup>2</sup>. Le régime alimentaire de 11 femelles et 6 mâles a été suivi quotidiennement pendant 4 jours successifs, par examen des fèces.

Sur 30 espèces végétales présentes, 16 furent consommées, dont 9 par les mâles et 14 par les femelles.

Les résultats montrent que le nombre d'espèces végétales ingérées par individu après 4 jours ne constitue pas encore tout à fait la totalité du spectre trophique individuel moyen qui est pourtant inférieur au total des espèces végétales consommées par l'ensemble des individus surtout dans le cas des femelles.

La permutation du régime d'un individu avec celui d'un autre individu pour les jours précédents confirme cette conclusion.

Cette espèce polyphage présente donc des particularités individuelles de choix alimentaires. La cause ne semble pas ici se trouver dans l'occupation de microhabitats différents suivant les individus.

MOTS-CLÉS : Régime individuel - Niche trophique - Polyphages -  
*Dociostaurus maroccanus* - Acrididae - Maroc.

### ABSTRACT

A *Dociostaurus maroccanus* population has been placed in a 100 sq. m uncovered enclosure. The diet of 11 females and 6 males was followed daily during 4 consecutive days, by feces analysis.

Among 30 plant species occurring there, 16 were ingested: 9 by males and 14 by females.

Results show that after 4 days, the number of plant species consumed by each grasshopper does not reach the totality of the mean individual trophic capacity, which is however below the total number of species ingested by the population, particularly in the case of females.

The permutation of the diet of one individual with that of another during the previous days matches this conclusion.

Therefore, this polyphagous species shows individual characteristics in food choices, the cause of which does not seem to be in the different occupation of microhabitats by various individuals.

KEY-WORDS: Individual diet - Trophic niche - Polyphagous -  
*Dociostaurus maroccanus* - Acrididae - Morocco.

(1) Groupement antiacridien d'Ait-Melloul, B. P. 125, Inezgane, Maroc.

(2) ECOTROP/CNRS, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France.



## INTRODUCTION

Dans une population animale, la niche trophique réalisée est d'autant plus représentative de la niche trophique potentielle (dans le sens donné par HUTCHINSON, 1958) que l'espèce est plus sténophage. A l'extrême, chez les monophages, niches trophiques potentielles et réalisées sont strictement superposables. Inversement, chez les polyphages, le spectre trophique d'une population en un lieu donné ne représente qu'une fraction des ressources exploitées par l'espèce. Cette portion est d'autant plus faible que l'aire de distribution du consommateur est plus vaste. On observe ainsi, pour une même espèce, des régimes dissemblables d'une population à l'autre, du seul fait des différences de leur environnement « comestible ».

La variabilité intraspécifique de régime alimentaire est-elle, pour autant, déterminée uniquement par les disponibilités? Les différences imposées par le milieu ne se combinent-elles pas aux choix réalisés par les individus? On le conçoit facilement lorsque les différences liées au milieu sont assez constantes pour agir sur la sélection des populations. Mais qu'en est-il dans une station donnée?

Chez des animaux peu mobiles, comme des chenilles, vivant en milieu trophique homogène, comme la frondaison d'un arbre, les individus s'alimentent là où ils sont nés. Une même population polyphage sera donc constituée d'individus se développant sur des plantes différentes imposées par le choix des femelles. Ce point est d'autant plus important à souligner que le concept de niche ne tient habituellement pas compte des différences individuelles (BLONDEL & BOURLIÈRE, 1979), alors que la polyphagie dans une espèce peut être l'expression soit d'une polyphagie individuelle, soit d'une juxtaposition d'individus plus ou moins spécialisés (BARBAULT, 1983).

Mais que se passe-t-il lorsque les ressources utilisables sont accessibles à chaque individu dans une population polyphage; chez une espèce, par exemple, se nourrissant en milieu herbacé diversifié et dont le lieu d'oviposition n'est pas directement lié à une ressource? C'est la réponse à cette question que nous avons recherchée dans le cas d'un acridien ravageur en phase solitaire : *Docostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815), le criquet marocain.

Cette espèce et les conditions dans lesquelles vit la population choisie, représentent un cas particulièrement peu favorable à la constitution des régimes individuels particuliers. Or il apparaît que non seulement les espèces utilisées varient d'un individu à l'autre, mais que les différences individuelles portent aussi sur l'étendue de la niche trophique (plus ou moins grande polyphagie). L'hypothèse d'une variabilité génétique de la niche (DOBZHANSKY, 1970) est alors comparée à l'hypothèse de différences induites par le milieu.

L'étude porte sur les aîlés, donc le stade potentiellement le plus mobile, celui aussi dont les besoins trophiques sont les plus importants et la diversité du régime la plus élevée. De fait, le nombre d'espèces végétales utilisées augmente au cours du développement (BEN HALIMA, 1983; BEN HALIMA *et al.*, 1984). De plus, le couvert herbacé de la station, sur la Gada Debdou au Maroc, habitat permanent de ce criquet, est extrêmement ras, très diversifié (tableau I) et dissocié du fait de l'abondance des pierres qui couvrent environ 30 % de la surface du sol. Un criquet ne peut donc guère s'alimenter toute une journée sur une seule plante. Il est ainsi amené à changer de place, opérant à chaque fois un nouveau choix. Il en résulte un constant mixage des consommateurs par rapport au substrat végétal.

TABLEAU I. — Abondance relative des principales espèces végétales dans l'enceinte à ciel ouvert de 100 m<sup>2</sup>.

<i>Poa bulbosa</i> .....	33 %
<i>Erodium triangulare</i> .....	21 %
<i>Festuca sp.</i> .....	15 %
<i>Scorzonera pygmaea</i> .....	8 %
<i>Koelleria vallesiana</i> .....	6 %
<i>Convolvulus lineatus</i> .....	6 %
<i>Salvia verbenaca</i> .....	3 %
<i>Leontodon hispanicus</i> .....	2 %
<i>Catantanche caespitosa</i> .....	2 %
<i>Minuartia campestris</i> .....	1 %
<i>Herniaria hirsuta</i> .....	1 %
<i>Filago germanica</i> .....	0,5 %
<i>Alyssum parviflorum</i> .....	0,5 %
<i>Ombellifere sp.</i> .....	0,5 %
<i>Helianthemum sp.</i> et autres .....	< 0,5 %

## MÉTHODE UTILISÉE

Nous avons construit, dans le biotope naturel, une enceinte à ciel ouvert de 100 m<sup>2</sup> (10 × 10 m), délimitée par une paroi grillagée verticale de 2 m de hauteur, dont le bord supérieur fut retourné vers l'intérieur pour limiter les évasions.

Le 7 juillet 1982, 116 mâles et 168 femelles portant des numéros individuels collés sur le pronotum, furent lâchés dans l'enceinte. Les recaptures, effectuées les jours suivants, permirent de retrouver quatre jours consécutifs, du 8 au 11 juillet, 6 de ces mâles et 11 de ces femelles. 77 individus furent retrouvés irrégulièrement et 190, probablement échappés, ne furent pas revus.

Les criquets étaient capturés en fin d'après-midi et libérés le matin. Tous les excréments émis pendant la nuit furent examinés pour déterminer les épidermes végétaux qui s'y trouvaient. Nous avons mis en évidence au préalable que le transit digestif dure en moyenne 8 heures. Les insectes étaient donc relâchés à jeun, ce qui correspond aux conditions habituelles en fin de nuit. Lorsqu'ils étaient repris, leur tube digestif contenait encore presque toute la nourriture de la journée pour les mêmes raisons de durée de transit du bol alimentaire.

## RÉSULTATS

Sur 30 espèces végétales présentes à cette époque dans l'enceinte de 100 m<sup>2</sup>, 16 furent retrouvées dans les excréments des 17 individus recapturés quatre jours consécutifs (tableau II). La végétation de cette enceinte est représentative de la station de Tarawet (BEN HALIMA *et al.*, 1984). Les espèces consommées correspondent aux végétaux les plus fréquents dans l'enceinte.

Le nombre d'espèces végétales participant au régime individuel journalier varie de 1 à 4 pour les femelles (moyenne 1,7) et de 1 à 5 pour les mâles (moyenne 2,5) (fig. 1).

Au bout de quatre jours, la somme des espèces végétales exploitées par individu va de 1 à 6 suivant les femelles (moyenne 3,8) et de 2 à 8 suivant les mâles (moyenne 5,5). Autrement dit, aucun individu n'a, au bout de quatre jours, exploité l'ensemble des 16 espèces consommées par l'ensemble d'entre eux. Au maximum, un mâle (n° 2) en a utilisé 8, donc la moitié (tableau II). Une seule espèce végétale, la composée

TABLEAU II. — *Espèces végétales identifiées d'après leurs épidermes dans les excréments de 6 mâles et 11 femelles de Dociostaurus maroccanus marqués individuellement dans la nature. L'expérimentation a porté sur 4 jours consécutifs : du 8 au 11 juillet 1982.*

	♂											♀											ESPECES VEGETALES INGEREES	Total des espèces consommées par jour	Total des espèces consommées sur 4 jours successifs	
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				11
1	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1	5
2	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	2	6
3	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	2	5
4	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	2	6
5	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	3	6
6	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1er J.	2ème J.	3ème J.	4ème J.	1	2
																									1	
																									1	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	
																									2	

*Scorzonera pygmaea*, est utilisée, durant cette période de quatre jours, par tous les individus.

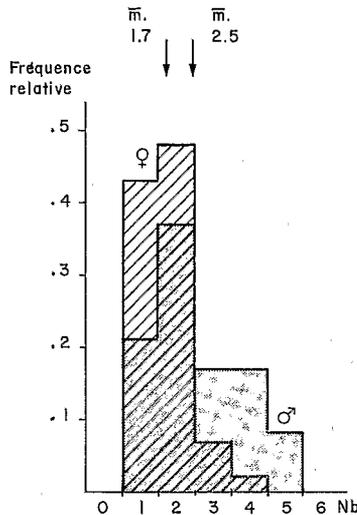


FIG. 1. — Diagrammes de fréquence du nombre d'espèces végétales (Nb) ingérées quotidiennement par individu, mâle ou femelle, de *Dociostaurus maroccanus*.

Cette restriction peut avoir deux causes non exclusives : une spécialisation individuelle ou une durée insuffisante pour que chacun exploite l'ensemble de sa niche trophique.

Dans l'hypothèse d'une alimentation individuelle à l'image de l'alimentation de la population, le cumul jour après jour des espèces végétales consommées en moyenne par individu doit tendre vers une asymptote égale au moins à 16 pour notre échantillon de population. Le nombre d'espèces nouvellement ingérées par rapport aux jours précédents est en effet décroissant. Les moyennes individuelles cumulées sont ainsi successivement de : 1,36 — 2,72 — 3,54 et 3,81 espèces pour les femelles, et de 2,00 — 4,00 — 5,17 et 5,50 pour les mâles.

L'ajustement à une relation de type  $Y = k[1 - e^{-a(j+b)}]$  montre que les asymptotes vers lesquelles tendent ces valeurs (5,9 pour les mâles et 4,5 pour les femelles) sont très inférieures au total, même en décomposant la valeur globale de 16 en 9 espèces consommées par les mâles et 14 espèces par les femelles (fig. 2). Dans cette relation,  $Y$  est le nombre d'espèces végétales consommées en fonction du nombre  $j$  de jours écoulés;  $a$  est une constante caractéristique de la relation et ici  $b = 0$  puisqu'une consommation nulle correspond à un temps nul.

Il faut noter la moindre diversité des régimes individuels chez les femelles malgré une consommation globalement plus variée que celle des mâles, en raison du plus grand nombre d'individus pris en considération. Une des femelles s'est même contentée d'une seule espèce végétale : *Scorzonera pygmaea* (composées) pendant quatre jours.

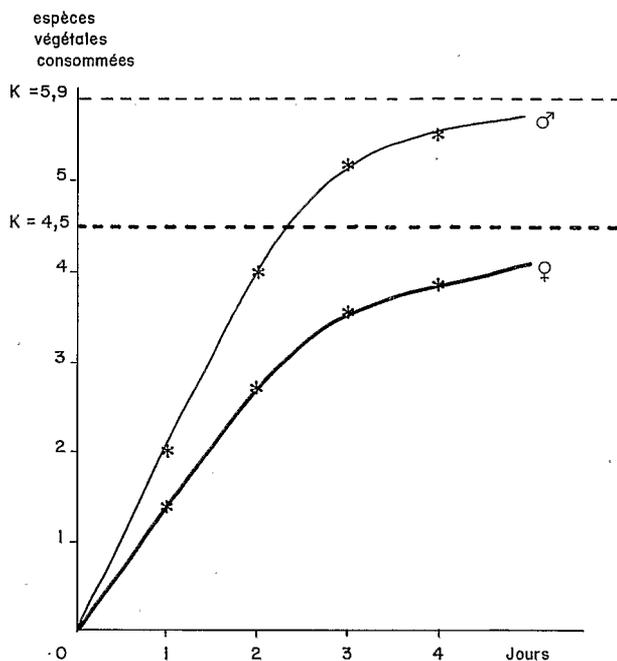


FIG. 2. — Nombre d'espèces végétales consommées en moyenne par mâle et par femelle de *Dociostaurus maroccanus* en fonction du nombre de jours d'observation.

Autrement dit, les femelles présentent une plus grande fidélité individuelle à leur alimentation mais, au total, un plus large éventail trophique que les mâles. Afin de vérifier directement cette fidélité individuelle à un régime, indépendamment du spectre trophique global, nous comparons le nombre d'espèces végétales nouvellement ingérées, par rapport aux jours précédents, avec les valeurs que donne le même calcul après permutation entre individus. C'est-à-dire que l'on compare le nombre d'espèces nouvellement consommées par un individu aux espèces déjà ingérées par un autre individu. Nous obtenons cette combinaison par permutations circulaires des résultats. Ainsi, la nourriture du premier jour de l'individu 1 est comparée à la nourriture du second jour de l'individu 2; la nourriture du premier jour de l'individu 2 à celle du second jour de l'individu 3, etc. La même permutation est effectuée pour les résultats des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> jours de chaque individu par rapport, respectivement aux 2 ou 3 jours précédents des individus  $i - 1$ . Si les individus s'alimentent au hasard, cette permutation ne changera rien. Si, inversement, les animaux cherchent à diversifier leur nourriture par rapport à celle de la veille, la valeur maximale sera sans permutation. Enfin s'il existe une fidélité individuelle à un régime, la permutation augmentera le nombre d'espèces nouvelles par rapport aux précédentes, ingérées par un autre individu (tableau III).

Les valeurs obtenues après permutation sont toutes supérieures aux valeurs de référence, à l'exception du 3<sup>e</sup> jour des femelles qui reste inchangé. Ceci confirme l'hypothèse d'une exploitation partielle des ressources par chaque individu. Autre-

ment dit, la niche trophique de *D. maroccanus* solitaire est composée de « sous-niches » qui se recouvrent en grande partie. On ne rencontre cependant pas, au total des 4 jours, deux régimes individuels identiques, hormis le mâle 6 et la femelle 9.

TABLEAU III. — Nombre d'espèces végétales nouvellement ingérées en plus de celles des jours précédents.

Jours	Femelles		Mâles	
	A	B	A	B
J	1,36		2,00	
J + 1	1,36	1,73	2,00	2,17
J + 2	0,82	0,82	1,17	1,67
J + 3	0,27	0,36	0,33	0,67

A = Moyennes individuelles de référence.

B = Valeurs obtenues après permutation des résultats entre individus.

### CONCLUSIONS

Ne faut-il pas voir dans cette spécialisation individuelle le résultat d'une occupation de micro-habitats différents? La spécialisation serait alors moindre mais de même nature que celle évoquée pour les chenilles du feuillage des arbres. Nous ne le pensons pas pour deux raisons. D'une part les criquets avaient été introduits dans la cage et n'occupaient donc pas un « territoire » habituel, d'autre part les individus recapturés chaque jour étaient remis dans l'enceinte à un endroit quelconque, indépendamment de l'emplacement de capture. Dans les conditions normales, *D. maroccanus* solitaire est sédentaire, et cette sédentarité ne peut que restreindre encore le régime alimentaire de chaque individu. Réciproquement, les choix alimentaires peuvent limiter les déplacements des acridiens (MULKERN, 1969).

Cette spécialisation individuelle, mise en évidence dans une population qui se prête particulièrement mal à ce phénomène, pour les raisons avancées en introduction, peut donc représenter une caractéristique générale chez les polyphages.

Il n'est en tout cas plus possible, dans le domaine de l'acridologie, de supposer que le régime alimentaire de chaque individu est représentatif de l'ensemble de la population comme l'avaient fait BERNAYS *et al.* (1975) pour *Zonocerus variegatus* et JOERN (1979) chez d'autres acridiens.

Reste à savoir quelles sont les causes du phénomène. On voit mal comment une imprégnation précoce, connue de chenilles (SCHOONHOVEN, 1967; YAMAMOTO, 1974) mais non des acridiens, pourrait se réaliser sur plusieurs espèces végétales. Il faut alors envisager l'existence d'un polymorphisme génétique du goût. Il existe aussi une variabilité sur la diversité des régimes, certains individus étant bien plus polyphages que les autres. Un seul individu (♂ 2) pouvant, en quatre jours, consommer 8 espèces végétales, dépassant la valeur maximale asymptotique pour la moyenne des mâles. Pour les individus qui, inversement, restreignent considérablement le nombre

de plantes possibles dans leur alimentation, il semble difficile, comme fait SCHOONHOVEN (1973) pour les insectes en général, de dénier la possibilité d'exercer un véritable choix.

### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement M. Georges ROUX pour les déterminations botaniques et M. Jean-Claude MORETEAU pour la mise en équation des résultats. Ces recherches ont été financées avec l'aide de la F. A. O. (Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture).

### RÉFÉRENCES

- BARBAULT R., 1983. — *Abrégé d'écologie générale*. Masson éd.
- BEN HALIMA T., 1983. — Étude expérimentale de la niche trophique de *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) en phase solitaire au Maroc. *Thèse Docteur-Ingénieur*, Université Paris XI, 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 consommées en fonction de leur valeur nutritive. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **5**, 4, 383-406.
- BERNAYS E. A., CHAPMAN R. F., COOK A. G., McWEIGH J. L. & PAGE W. W., 1975. — Food plants in the survival and development of *Zonocerus variegatus* (L.). *Acrida*, **3**, 33-46.
- BLONDEL J. & BOURLIÈRE F., 1979. — La niche écologique, mythe ou réalité? *La Terre et la Vie*, **33**, 3, 345-374.
- DOBZHANSKY Th., 1970. — *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- HUTCHINSON G. E., 1958. — Concluding remarks. Cold spring Harbor symp. *Quantitative Biol.*, **22**, 415-427.
- JOERN A., 1979. — Feeding patterns in Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Factors influencing diet specialization. *Oecologia*, **38**, 325-347.
- MULKERN G. B., 1969. — Behavioral influences in food selection in grasshoppers. *Ent. exp. & appl.*, **12**, 509-523.
- SCHOONHOVEN L. M., 1967. — Loss of host plant specificity by *Manduca sexta* after rearing on an artificial diet. *Ent. exp. & appl.*, **10**, 270-272.
- SCHOONHOVEN L. M., 1973. — What is « preference behaviour » in food selection by invertebrates? In: *Preference behaviour and chemoreception*, 183-192.
- YAMAMOTO R. T., 1974. — Induction of hostplant specificity in the Tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.*, **20**, 641-650.