

Contribution à l'étude de la bio-écologie de deux locustes péruviens, *Schistocerca* cf. *interrita* Scudder 1899 et *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga 1903 (Orthoptera, Cyrtacanthacridinae)

Authors: Duranton, Jean-François, Monard, Annie, and Morales, Ricardo Solano

Source: Journal of Orthoptera Research, 15(2) : 157-169

Published By: Orthopterists' Society

URL: [https://doi.org/10.1665/1082-6467\(2006\)15\[157:CLDLBD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1665/1082-6467(2006)15[157:CLDLBD]2.0.CO;2)

BioOne Complete (complete.BioOne.org) is a full-text database of 200 subscribed and open-access titles in the biological, ecological, and environmental sciences published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Complete website, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/terms-of-use.

Usage of BioOne Complete content is strictly limited to personal, educational, and non - commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

BioOne sees sustainable scholarly publishing as an inherently collaborative enterprise connecting authors, nonprofit publishers, academic institutions, research libraries, and research funders in the common goal of maximizing access to critical research.

Contribution à l'étude de la bio-écologie de deux locustes péruviens, *Schistocerca cf. interrita* Scudder 1899 et *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga 1903 (Orthoptera, Cyrtacanthacridinae)

Accepted: August 22, 2006

JEAN-FRANÇOIS DURANTON, ANNIE MONARD, RICARDO SOLANO MORALES

(J-FD) Ecobotaniste - Acridologue du CIRAD-amis UPR Acridologie (ex-Prifas), Montpellier France. Email: duranton@cirad.fr
 (AM) Acridologue de la FAO-AGPP - Rome Italie. Email: annie.monard@fao.org
 (RSM) Entomologiste du SENASA - Lima Pérou

Résumé

Les auteurs dressent un bilan bio-écologique et bio-géographique comparatif des deux principaux locustes ravageurs du Pérou. *Schistocerca cf. interrita* Scudder 1899, qui de 1997 à 2003 a grégariisé et envahi les départements de Lambayeque et Cajamarca et *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga 1903 dont les pullulations chroniques perdurent dans le centre-sud du pays. Les données analysées ont été collectées, entre 2000 et 2003, au cours du "Programme d'assistance à la lutte anti-acridienne au Pérou" (FAO-SENASA, Servicio Nacional de Sanidad Agraria). Une meilleure connaissance de la bio-écologie permet d'affiner les stratégies de surveillance et de lutte préventive contre ces deux ravageurs.

Mots-clés

Schistocerca interrita, *Schistocerca piceifrons peruviana*, Pérou, bio-écologie, biogéographie, Locustes

Abstract

The authors set up a bio-ecological and biogeographical assessment between the two main locust species in Peru: *Schistocerca cf. interrita* Scudder 1899, which from 1997 to 2003 has gregarized and invaded Lambayeque and Cajamarca regions and *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga, 1903, whose outbreaks last for long time in the central south part of the country. Analysed data were collected between 2000 and 2003 during the "Assistance programme on locust control in Peru" ((FAO-SENASA, Servicio Nacional de Sanidad Agraria). A better understanding of the bio-ecology of these two pests will permit a refinement of the strategies of survey and preventive control.

Key words

Schistocerca interrita, *Schistocerca piceifrons peruviana*, Peru, bio-ecology, biogeography, Locusts

Introduction

Durant plusieurs années (1997-2003), les départements de Lambayeque et Cajamarca ont subi une invasion du *Schistocerca cf. interrita* Scudder 1899, alors que des pullulations chroniques de *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga 1903, perduraient dans le centre-sud du pays (Fig. 1). A la demande du Gouvernement du Pérou, un "Programme d'assistance à la lutte anti-acridienne au Pérou" (Projet FAO TCP/PER/0065) a été financé et mis en œuvre par la FAO entre 2000 et 2003. Plusieurs missions d'expert ont été effectuées dans les aires grégariques des locustes péruvien ce qui a permis d'encadrer le personnel du SENASA (*Servicio Nacional de*

Sanidad Agraria) impliqué dans la lutte anti-acridienne, d'effectuer des observations bio-écologiques et de procéder à la synthèse des informations accessibles. Fondé sur une meilleure connaissance de la bio-écologie des locustes concernés, le diagnostic de situation conduit à une stratégie d'intervention pour la surveillance et la lutte préventive contre les locustes au Pérou (Duranton & Monard, 2002), mais des progrès indispensables dans les connaissances bio-écologiques des taxons restent à accomplir si on veut parvenir à une optimisation des protocoles de surveillance et de lutte préventive et diminuer les coûts récurrents d'une unité anti-acridienne péruvienne. Il faudrait également pouvoir accéder aux données météorologiques et climatiques, pour cerner avec précision leurs incidences respectives sur la dynamique des populations et la biogéographie de chacun des locustes.

Sur les 140 acridiens qui se rencontrent au Pérou (Beingolea 1989), on note la présence de deux locustes (ou acridiens grégariques) appartenant au complexe *Schistocerca americana*: *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga 1903 (Centre et Centre-Sud) et *Schistocerca cf. interrita* Scudder 1899 (Nord). L'existence de ce taxon a pu être contestée tant est complexe la systématique du groupe *S. americana* mais Amedegnato (2001 et 2002) la confirme; seules quelques réserves sont émises quant à la dénomination correcte du taxon du point de vue de la nomenclature. Par contre Song (2004) remet en question l'appartenance de *S. interrita* au groupe « *americana* ». L'essentiel du matériel collecté a été déposé au Muséum de Paris. Le nom vernaculaire de "*langosta migratoria*" est appliqué sans distinction aux deux taxons, voire à d'autres espèces secondaires; cela ne manque pas d'entretenir une préjudiciable ambiguïté lors de l'exploitation de certains rapports techniques. A partir de 1997 (année de phénomène *El Niño*) et jusqu'en 2001-2002, le nord-ouest du Pérou a été confronté à une invasion acridienne attribuable à *Schistocerca cf. interrita* Scudder 1899 [Anonyme (SENASA) 2001]. Au cours de ces 5 y, la situation acridienne a revêtu de multiples facettes, tant géographiques que saisonnières (Duranton 2001a). La lutte contre le fléau s'est progressivement organisée et ce dernier a été enrayé dans le courant de la campagne 2001-2002, grâce à l'effet des interventions de lutte amplifié par des conditions éco-météorologiques défavorables à l'insecte (Duranton, 2002).

En 1997, un phénomène *El Niño* entraînait d'abondantes chutes de pluies qui permettaient le développement d'une profusion de végétation herbeuse dans les régions côtières, ordinairement désertiques, des départements de Piura et de Lambayeque, dans le nord-ouest du pays. Sous l'effet de la sécheresse, cette végétation s'est progressivement flétrie de façon plus ou moins hétérogène. Il semble que ces conditions éco-météorologiques particulières aient permis le développement puis la grégariisation du *Schistocerca cf. interrita* puisque, dès le début de l'hiver austral 1998, apparais-

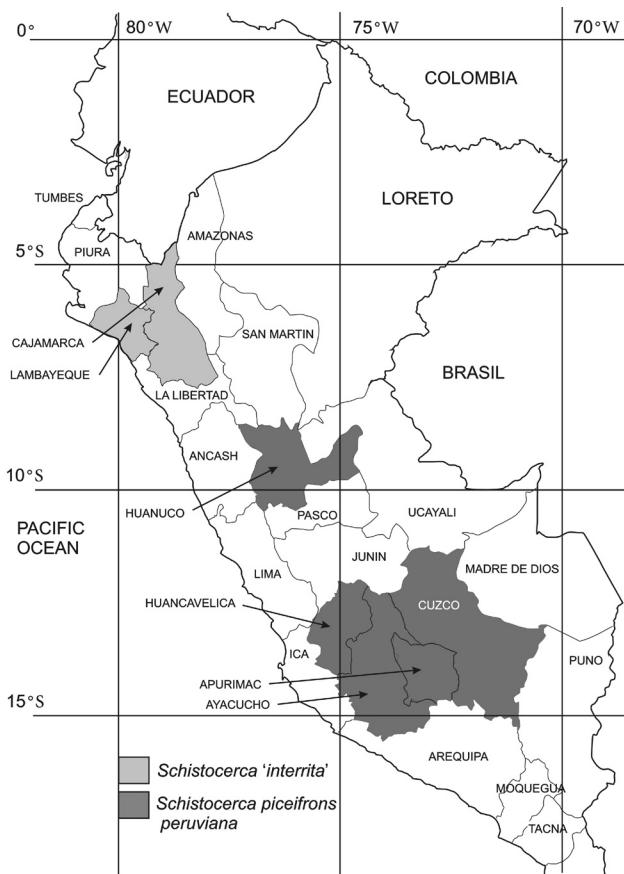


Fig. 1. Carte du Pérou (d'après FAO, 2000).

saient des essaims qui partaient à l'assaut des chaînes montagneuses et atteignaient la vallée du Rio Huacabamba (Région de Jaén).

Durant la saison chaude 1998-1999, les parties basses du nord-est du département de Lambayeque étaient le siège d'importantes reproductions, puis les essaims ont hanté les parties hautes (Cerro Negro...). Durant la saison chaude 1999-2000, les parties basses de l'est du département de Lambayeque et de la vallée du Rio Chotano abritaient des populations larvaires grégaires; celles-ci constituèrent, après leur mue imaginale, des essaims qui colonisèrent les parties hautes des confins des régions de Chota et de Cajamarca. La saison chaude 2000-2001 a vu la colonisation des parties basses du sud-est du département de Lambayeque mais surtout des parties basses de la région sud-ouest de Cajamarca (Rio Chilate, *sensu lato* et vallées affluentes). Durant l'hiver 2001, les hauts de Guzmango-Catán et de Contumaza ont été colonisés et l'on ne pouvait écarter l'hypothèse d'une contamination du flanc septentrional du haut bassin versant du Rio Chicama lors de la saison pluvieuse 2001-2002.

La campagne 2001-2002 a été le théâtre d'intenses opérations de lutte terrestre qui ont fortement contribué à réduire les populations grégaires présentes sur le versant septentrional du bassin du Rio Chilate (Niepos/Agua Blanca). Au sud du Rio Chilate, il n'a subsisté que quelques foyers de populations grégaires (Tembladera, Magdalena et San Benito, dans le département de la Libertad). Aucun de ces foyers de taches et bandes larvaires ne dépassait une cinquantaine d'hectares. Ils ont été, en grande partie, éliminés par des interventions terrestres. En fin de campagne, on pouvait donc estimer que l'espèce n'était plus en phase grégaire mais en voie de solitarisation (populations solitaires ou *transiens-degregans*).

Ces populations avaient néanmoins des effectifs (voire des densités) assez élevés qui pouvaient constituer un important *inoculum* en cas de nouveau phénomène *El Niño* intervenant au cours de la campagne suivante. L'invasion a donc duré près de cinq ans. Il est fort peu probable qu'une invasion puisse poursuivre sa progression vers le sud, au-delà du Rio Chicama car l'insecte ne trouve plus les complémentarités éco-météorologiques entre les parties basses, où s'opèrent les reproductions, et les parties hautes, suffisamment humides durant l'hiver et lui permettant de survivre dans une végétation sylvestre assez dense et verte durant la mauvaise saison. Il apparaît donc que les massifs montagneux de l'Ouest-Cajamarca constituent l'ultime foyer de fixation des populations grégaires tant que celles-ci bénéficient des indispensables complémentarités écologiques entre les zones de reproduction estivale (vallées et pentes entre 500 et 1500 m) et les zones de survie hivernale (hauts de pentes et sommets entre 2 800 et 3 200 m).

Concernant *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga, 1903 dans le centre et le centre-sud du pays, les premières signalisations d'un fléau acridien dans la région de Huanta remontent à 1901 (Anonyme (COPR), 1982). Les principales informations qui servent de référence proviennent de l'invasion de 1945-48 au cours de laquelle près de 100,000 km² ont été infestés dans les régions de Jaén et Bagua, la vallée du Rio Marañon constituant une voie privilégiée de déplacement et d'expansion des populations en période d'invasion. En période de rémission, plusieurs foyers de pullulations persistent entre Huanacavelica et Cusco mais aussi dans la région de Huanuco. Les effectifs et les densités des populations acridiennes oscillent d'une année à l'autre en fonction des conditions éco-météorologiques sans, pourtant, dépasser le niveau *transiens*. Les dégâts aux cultures peuvent être significatifs mais les agriculteurs ont appris à cohabiter avec les acridiens et la lutte est rarement virulente (Jara Pantigoso, 1990). Pour certains, l'absence de fléau lié à ce taxon depuis un demi siècle est interprété — de façon très optimiste — comme une perte de l'aptitude à une complète grégation. Des foyers de populations plus ou moins solitaires existent; ils sont certainement plus nombreux que ce qui est communément admis, en témoignent les stations de Santa Cruz (région de Chota), découvertes à l'occasion de la surveillance de *Schistocerca cf. interrita* (Duranton, 2001b).

Une rapide présentation de la bio-écologie de ces locustes peut être tentée mais il faut conserver à l'esprit que l'identification des espèces de *Schistocerca* présentes au Pérou n'est pas toujours fiable, même chez les grands auteurs ce qui impose d'interpréter les écrits disponibles avec circonspection. Sur la base des observations de terrain, confrontées aux informations bibliographiques, une synthèse bio-écologique est proposée pour chaque locuste avant de procéder à une comparaison permettant de dégager l'originalité de chacun d'eux.

Schistocerca cf. interrita, Scudder 1899 (Nord-Ouest)

L'environnement de Schistocerca cf. interrita. — En phase solitaire, le taxon est signalé en Amérique latine, de l'Equateur au nord du Chili, aux confins du versant occidental de la cordillère andine et de la plaine côtière désertique (Amedegnato 2001). L'aire de distribution est disjointe; cinq foyers séparés de plusieurs centaines de kilomètres ont été signalés. Le foyer de Lambayeque-Piura présente la particularité d'être à l'origine de pullulations susceptibles d'entraîner des phénomènes de transformation phasaire: 1983 (Beingolea 1983, 1985), 1997, et peut-être 1945 (Ego-Aguirre 1946, Beingolea 1950). Les populations transito-grégaires ont alors tendance à envahir les

départements voisins de Jaén, Chota, Cajamarca, voire de La Libertad. La zone concernée est approximativement comprise entre le 5ème parallèle sud (au nord) et la latitude de 7° 30' (au sud) ; la limite orientale coïncide avec une longitude de 78° 30', la plaine côtière constituant la limite occidentale. La surface globale est de l'ordre 5 à 6 degrés géographiques carrés, soit une superficie d'environ 6 millions d'hectares ou 60 000 km².

Deux compartiments géologiques distincts se partagent le territoire: 1) une plaine côtière alluviale dont la largeur passe progressivement de quelques dizaines de km de large (au niveau de Chepén) à plus d'une centaine au nord, au niveau du désert de Lambayeque-Piura; 2) une zone montagneuse d'une centaine de km de large située à l'est de cette plaine côtière et globalement limitée par la vallée du Rio Marañón.

L'altitude de la plaine côtière ne dépasse pas 125 m; les alluvions y sont récentes et constituent un glacis ordinairement plan, doucement incliné vers l'ouest. Quelques monticules et collines forment transition avec la zone montagneuse à l'est. Les sols sont généralement sableux, localement remaniés par l'érosion éolienne en petites barkhanes ou en buttes quand le sable est piégé par les touffes de *Capparis angularis*. En bordure de mer, quelques cuvettes endoréiques abritent des sols salins. L'ensemble est marqué par une forte aridité, l'érosion éolienne apparaît comme le principal facteur de modelage du paysage; alors que de nombreux oueds côtiers dévalant de la cordillère viennent se perdre dans cette plaine où ils apportent des alluvions qui seront ultérieurement remaniées et redistribuées par les vents. La zone montagneuse atteint communément plus de 3500 m. Les déclivités sont fortes, les reliefs tourmentés et cloisonnés. Ces jeunes montagnes ont subi une puissante orogénèse, les sols sont donc d'autant plus diversifiés que les pendages des roches (souvent plus de 75°), plus ou moins métamorphisées, sont importants. L'érosion hydrique est redoutable, engendrant de fréquents glissements de terrain; de puissants cônes de déjection se développent à la base des talwegs. L'érosion est décuplée en cas de phénomène *El Niño*. La diversité des sols est amplifiée par la puissance des alluvionnements et colluvionnements anciens des bas de pentes, ceux-ci étant fréquemment soumis à des reprises d'érosion récentes. Les substrats géologiques sont donc extrêmement diversifiés et le relief offre toutes les possibilités de pente et d'exposition auxquelles s'ajoute un cloisonnement spatial en massifs et vallées d'une grande complexité.

Du point de vue hydrologique, la zone montagneuse est typiquement exoréique; l'essentiel de la zone d'étude est drainé vers l'océan Pacifique mais toute la partie NE (Jaén et Chota) appartient au versant atlantique de la cordillère, via le Rio Marañón. Les limites du bassin versant et les seuils de partage des eaux permettent de hiérarchiser le cloisonnement du relief et de mieux comprendre les possibilités de déplacement ou de blocage des essais ainsi que les voies privilégiées de déplacement qu'ils empruntent. La plaine côtière est globalement aréique ; nombre de petits "oueds côtiers" ne parviennent pas à la mer, conférant à la zone un endoréisme flagrant qui alimente une nappe phréatique. Cette tendance à l'endoréisme est renforcée par les aménagements hydro-agricoles qui valorisent par l'irrigation (riziculture, canne à sucre...) les sols plans de la plaine côtière.

La morpho-pédologie est marquée par l'aridité de la plaine côtière et l'intensité de l'érosion hydrique dans la zone montagneuse ne favorisent pas la pédogénèse. Les sols sont donc très généralement peu évolués, de faible épaisseur, et reflètent les caractéristiques du substrat géologique, extrêmement diversifié en raison de fort pendages. Ainsi, les meilleurs sols se rencontrent dans les bas de pente ou

en altitude, dans les zones de planicie où, grâce à l'humidité, une végétation active peut se maintenir. L'anthropisation aussi ancienne qu'agressive a amplement contribué à la dégradation du patrimoine édaphique par l'élimination des formations ligneuses et des sols d'une grande fragilité, compte tenu de l'agressivité de l'érosion.

Sur le plan climatique, on retrouve la dualité plaine côtière/zone montagneuse mais il faut prendre en compte l'influence latitudinale qui impose un gradient de xéricité croissante du nord vers le sud, particulièrement net en zone montagneuse. Le principal facteur d'anomalie météorologique est lié aux phénomènes *El Niño* qui surviennent de façon sporadique et déclenchent une augmentation de température et des pluies diluviennes (Suplee 1999). Sur la plaine côtière, les précipitations sont exceptionnelles (moyenne annuelle inférieure à 10 mm à Lambayeque), les milieux sont extrêmement arides mais avec une humidité relative de l'air souvent assez élevée (entrées de masses d'air marin). Les pluies ne tombent de façon significative (mais alors excessives) que lors des phénomènes *El Niño* (plus de 800 mm en quelques jours en 1997), transformant, alors, le désert de Lambayeque-Piura en marécage avant qu'il ne se couvre de prairies verdoyantes. Durant l'hiver, les brumes et nuages bas sont fréquents et abondants si bien qu'une notable fraîcheur peut persister dans cette région (12°C dans le brouillard à Ascope le 17 octobre 2001, à 9h). Durant l'été, les températures sont beaucoup plus élevées, en absence de voile atmosphérique notable (température annuelle moyenne de l'ordre de 20°C pour une amplitude de 10 à 33°C).

La zone montagneuse est soumise à plusieurs influences: 1) une influence pacifique: entrée de masses d'air plus ou moins humides, 2) une influence atlantique, localement assortie d'effet de Foehn, 3) une influence altitudinale qui engendre un gradient pluviométrique croissant avec l'altitude, assortie d'une baisse des températures (Cajamarca: 2750 m d'altitude, moyenne pluviométrique annuelle: 850 mm, température moyenne mensuelle variant de 3°C à 23°C), 4) une influence latitudinale qui entraîne un gradient pluviométrique décroissant du nord vers le sud, 5) une influence hypsométrique qui contribue à diversifier les micro-climats en fonction du cloisonnement et de l'exposition.

Dans ce contexte, il est difficile, sinon impossible, d'accéder à une évaluation synoptique, exacte et précise des climats de la zone d'étude sans avoir recours aux données des stations météorologiques du réseau SENAMHI. Des analyses fréquentielles sur des séries de 30 ans consécutifs sont indispensables pour évaluer la dispersion des variations inter-annuelles et caractériser, dans le détail, les climats des biotopes acridiens. Il n'a été possible d'accéder qu'à des normales annuelles ou mensuelles et ceci pour un petit nombre de stations qui ne reflètent qu'imparfaitement la complexité climatique régionale soulignée par la diversité des paysages végétaux.

Dans la zone d'étude, l'état du tapis végétal est la résultante d'une double influence: 1) une tendance à une grande phyto-diversité, en réponse à une impressionnante éco-diversité, 2) une anthropisation ancienne et agressive pour la végétation naturelle, à tel point que les formations primaires sont exceptionnelles et confinées dans des sites très difficilement accessibles, voire inaccessibles. D'une manière générale, toutes les formations végétales sont peu ou prou anthropisées et donc plus ou moins sévèrement dégradées. La pratique omniprésente de l'irrigation contribue à diversifier la gamme des biotopes, tant en zone montagneuse (canaux d'irrigation à flanc de versant) que dans la plaine côtière, où des surfaces considérables sont mises en valeur, en lieu et place de la végétation désertique. L'usage de l'irrigation (par gravitation) est ancien; il remonte aux civilisations préhispaniques (Stierlin 1983, Karsten 1993). En dépit

de cette anthropisation et de la rudéralisation afférente, la distribution des groupements végétaux, plus ou moins secondarisés, met en évidence les principaux hiatus mésologiques et permet de distinguer les principales classes de milieux et, *ipso facto*, de biotopes acridiens.

Dans des milieux aussi diversifiés, les acridiens qui font partie intégrante des chaînes alimentaires propres aux divers écosystèmes de la région sont la cible de divers ennemis naturels qui ne sont d'ailleurs pas tous recensés: 1) oiseaux sauvages et principalement rapaces; ces derniers signalent, bien souvent, les regroupements de populations acridiennes grégaires; 2) oiseaux domestiques (poules, dindes...) qui constituent, localement, de redoutables prédateurs pour les taches larvaires, à proximité immédiate des habitations; 3) insectes parasites, localement le parasitisme peut concerner près de 25 % de la population acridienne; à plusieurs reprises des larves de tachynides parasitant des imagos ont été signalées ou observées; 4) nématodes parasites dont quelques rares cas ont été signalés; 5) champignons pathogènes; à certaines périodes de l'année, la mortalité imputable à des champignons pathogènes devient localement significative; la recherche et l'identification des souches propres aux écosystèmes péruviens devraient être intensifiées en période d'invasion alors que les effectifs sont les plus abondants; 6) plusieurs cas de mortalité imputables à des affections d'origine bactérienne ont été signalés par les prospecteurs.

L'incidence des ennemis naturels se fait généralement ressentir en fin de période d'invasion, quand leurs populations ont pu accroître les effectifs de façon significative. Dans le cas de cette dernière pullulation du *Schistocerca cf. interrita*, il y a eu localement mais à plusieurs reprises, des réductions effectives de population liées à l'activité d'ennemis naturels offrant des perspectives non négligeables de lutte biologiques utilisant des agents autochtones.

L'éco-régionalisation.—Les micro-climats, la nature des sols, l'exposition, l'anthropisation: induisent l'existence de toute une gamme de méso- et micro-milieux que caractérisent la structure et la composition floristique des groupements végétaux dont la distribution est étroitement dépendante de l'altitude et de la latitude. Certains de ces milieux servent de biotopes aux acridiens; il reste à les identifier, les décrire et les localiser.

Les étages: Le gradient altitudinal revêt une importance primordiale dans la répartition des groupements végétaux qui constituent le tapis végétal; il est ainsi possible de définir quelques principaux étages de végétation qui sont regroupés dans le tableau 1. L'analyse détaillée de la composition floristique de ces groupements apporterait une plus grande précision dans leur description et dans l'évaluation de leur diversité et de leurs potentiels écologiques pour les acridiens.

L'altitude influe non seulement sur la structure et la composition floristique des groupements végétaux mais aussi sur leur phénologie. A basse altitude, la saison sèche impose un arrêt de développement à tous les végétaux qui ne peuvent accéder à des ressources hydriques permanentes; en altitude, une majorité de végétaux reste en vie active durant la période hivernale, offrant nourriture verte et abri au criquet. Par ailleurs, la réduction de la pluviosité qui va de paire avec l'augmentation de la latitude entraîne une élévation progressive des limites altitudinales des différents étages de végétation et une réduction de l'extension des milieux mésotrophes.

Pour assurer la pérennité de l'espèce, *Schistocerca cf. interrita* a besoin de deux types fondamentaux et complémentaires de biotopes: des biotopes de reproduction exploités durant la période estivale et des biotopes de survie exploités durant la période hivernale. Durant la période hivernale (saison sèche et fraîche), les imagos

se réfugient en altitude (2800-3300 m) où persiste une humidité suffisante pour permettre l'activité photosynthétique d'une partie du tapis végétal. Les insectes trouvent ainsi abri et nourriture pour passer la mauvaise saison. Les basses températures qu'ils subissent, associées à une faible humidité relative, contribuent vraisemblablement à la levée de la diapause imaginale (hypothèse à confirmer ou infirmer). Ce comportement est facile à observer chez les grégaires qui hantent les lambeaux de végétation ligneuse sauvage; ils colonisent ordinairement des zones de fortes pentes d'accès difficile (le phénomène a été observé à maintes reprises par les agents du SENASA et par les missionnaires FAO: Monard, 2001). Pour les solitaires, il est possible que la plage altitudinale soit plus étendue mais à des altitudes plus basses. En septembre 2001, des populations dispersées ont été observées entre 2000 et 2800 m (Duranton, 2001b). Les biotopes de reproduction se situent à des altitudes inférieures. Durant l'invasion, les sites de ponte des populations grégaires étaient observés entre 500 et 1000 m puis les larves gravissaient progressivement les pentes, les mues imaginaires ayant souvent lieu à plus de 2000-2400 m. Les insectes bénéficient d'une humidité édaphique liée aux pluies qui atteignent les parties basses durant l'acmé de la saison pluvieuse (janvier-février) et de températures relativement élevées. Ces biotopes se rencontrent dans les bas de pentes: zones colluviales, à la limite supérieure des terrasses d'oued et de cours d'eau grands ou moyens. Ce sont des landes ou des fourrés clairs à cactus, entrecoupés de zones de cultures pluviales ou irriguées. Dans l'hypothèse d'un cycle à deux générations, il est vraisemblable que la génération printanière ait lieu à une altitude plus élevée: 1800 ± 400 m afin de bénéficier des pluies plus précoces en altitude, en association avec des températures relativement clémentes à cette période de l'année. Pour assurer sa pérennité et le maintien de l'état phasaire, l'espèce doit donc trouver des complémentarités éco-météorologiques assurant sa survie en altitude et sa reproduction à basse altitude. Les meilleurs résultats sont obtenus lorsque de tels types de biotopes sont proches les uns des autres (ce qui limite les pertes lors des déplacements) et appartiennent à un ensemble topographiquement cohérent (même bassin hydrographique). Lorsque les conditions éco-météorologiques sont bonnes (pluies régulières permettant un bilan hydrique équilibré) les effectifs se maintiennent; en cas de conditions défavorables (pluies déficitaires ou excessives), les effectifs régressent et la grégarité s'estompe, ce qui conduit à une solitarisation des populations résiduelles. La pluviosité durant la période de reproduction apparaît ainsi comme un facteur discriminant de la régulation des effectifs. Une nouvelle grégarisation ne peut intervenir qu'à la faveur d'un phénomène *El Niño*, s'il existe des effectifs suffisants pour exploiter la situation et réaliser une multiplication suivie d'une grégarisation dans le désert de Lambayeque-Piura.

Caractéristiques et limites de l'aire grégarienne.— La dynamique de l'invasion qui s'achève indique que l'on peut retenir plusieurs unités fonctionnelles structurant l'aire grégarienne de *Schistocerca cf. interrita*: 1) Les foyers de densation et de grégarisation. Situés dans la zone désertique côtière (Lambayeque-Piura), ils ont une existence fonctionnelle éphémère liée aux phénomènes *El Niño*; 2) Les aires de déambulation. Elles correspondent aux régions Est-Lambayeque, Jaén et Chota; 3) L'aire de fixation. Elle correspond à l'Ouest-Cajamarca; l'insecte y trouve les complémentarités écologiques nécessaires à sa reproduction, à sa survie et au maintien de la grégarité de ses populations; mais il faut souligner que l'équilibre est fragile et strictement dépendant de la dynamique des conditions éco-météorologiques, principalement durant la période de reproduction.

Dans les aires de déambulation comme dans l'aire de fixation, il faut distinguer les foyers de reproduction (colonisés durant une partie du printemps et de l'été, à des altitudes basses ou moyennes) et les zones de survie (colonisées durant l'hiver et situées en altitude). Le Rio Chicama constitue la limite méridionale d'extension des populations grégaires pérennes car, au-delà de cette limite, l'insecte ne peut plus rencontrer les complémentarités écologiques permettant la reproduction et la survie d'effectifs suffisants pour maintenir sa grégarité.

L'originalité de l'aire grégarigène de *Schistocerca cf. interrita* réside dans la précarité des foyers de densation et de grégarisation qui ne peuvent être exploités ni pour entretenir la grégarité des populations grégaires, ni pour assurer le maintien d'effectifs solitaires permettant la pérennité de l'espèce. Tout ou partie des aires de déambulation

et de fixation doivent donc correspondre à l'aire de dispersion des solitaires dont les exigences écologiques sont beaucoup plus strictes pour le choix de leurs biotopes. Il apparaît ainsi que le *Schistocerca cf. interrita* est particulièrement bien adapté aux milieux "équatoriaux andains" du nord-ouest du Pérou, voire de l'Equateur (approximativement jusqu'à la latitude de Guayaquil).

Bio-écologie de Schistocerca cf. interrita.— Le cycle bio-écologique, en phase grégaire, passe par deux étapes complémentaires: 1) une période de reproduction estivale (janvier à juin), qui concerne initialement les parties basses (400-600 m) écologiquement favorables puis, progressivement, les parties plus hautes (jusqu'à 1200-1400 m) des départements de Lambayeque, Cajamarca et de La Libertad; 2) une période de survie hivernale durant laquelle les essaims errent

Tableau 1. Etages de végétation dans les départements du nord-ouest du Pérou (d'après Duranton, 2002).

Alt. (m)	Végétation domestique	Végétation sub-naturelle
0	• Cultures irriguées des plaines • Friches irriguées des plaines • Cultures pluviales éphémères • Friches pluviales temporaires	• Mangroves • Sansouires • Pelouses éphémères • Pelouses arbustives éphémères à Capparis a. • Forêt-claire à Prosopis sp. • Lits et terrasses d'oued (épandages), steppes • Collines hyper-xériques à végétation éphémère
150	• Cultures irriguées sur terrasse d'oued • Friches irriguées sur terrasse d'oued	• Forêt claire à Prosopis sp. • Lits et terrasses d'oued (épandages) • Lande xéro à Cactus
350	• Cultures irriguées sur terrasse oued • Friches irriguées sur terrasse oued	• Lits et terrasses d'oued • Landes xériques à Cactus • Groupements rupicoles
600	• Cultures irriguées sur terrasse oued • Friches irriguées sur terrasse oued • Plantations fruitières irriguées • Cultures irriguées sur pente • Friches irriguées sur pente	• Lits et terrasses d'oued et ruisseaux • Landes xériques à Cactus • Fourrés plus ou moins denses xériques à Cactus • Groupements rupicoles
1600	• Cultures irriguées sur pente • Friches irriguées sur pente • Cultures pluviales • Friches pluviales • Pelouses pâturées plus ou moins xérique • Pelouses pâturées plus ou moins méso-hygro • Plantations forestières	• Lits de ruisseaux et de torrents • Fourrés plus ou moins denses méso-xériques • Forêts claires • Haies arbustives et arborées • Groupements rupicoles
2600	• Cultures irriguées sur pente • Friches irriguées sur pente • Cultures pluviales • Friches pluviales • Pelouses pâturées plus ou moins xéro • Prairies pâturées plus ou moins méso-hygro	• Lits de ruisseaux et de torrents • Fourrés plus ou moins denses méso-xériques • Forêts claires • Landes d'altitude • Groupements rupicoles
3400	• Cultures pluviales • Friches pluviales	• Lits de ruisseaux et de torrents • Mares et tourbières • Prairies pâturées extensives

et, éventuellement, se regroupent dans les parties hautes (2600 - 3200 m), essentiellement à l'ouest de Cajamarca (en fin d'invasion), avant de progressivement regagner des sites de reproduction dans les basses vallées.

La période de survie hivernale coïncide avec un arrêt de développement induit (diapause imaginale) durant lequel les imagos restent sexuellement immatures. Cet état de diapause disparaît au cours du mois de septembre. Elle est suivie par une période de quiescence dont la durée est étroitement dépendante des conditions éco-météorologiques. A ce schéma relativement simple, déjà mentionné par Beingolea (1995) ou Gonzales Bustamante (2002) et qui semble prévaloir en période d'invasion, il faut adjoindre la possibilité d'une reproduction printanière (septembre-janvier) pour les populations solitaires ou *transiens*. Cette reproduction a lieu à des altitudes moyennes (1800 « 400 m, hypothèse à confirmer). Des observations faites dans les régions de Chota et Cajamarca montrent que ces populations peuvent acquérir la maturité sexuelle dès la mi-septembre (Duranton, 2001b). Le versant occidental de la cordillère andine (en dessous de 3000 m), à des latitudes inférieures à lat 7° 30' S, peut être considéré comme l'aire d'habitat permanent des populations solitaires.

Schistocerca cf. interrita est donc une espèce univoltine, voire bivoltine à diapause imaginale durant la saison sèche et fraîche. Le développement larvaire passe par cinq stades pour la très grande majorité des individus, cependant quelques uns présentent un stade larvaire supplémentaire. Il importe de tenir compte de ce schéma général pour structurer le service anti-acridien en donnant la priorité aux réalités bio-écologiques au détriment des limites administratives.

Au cours de la campagne de 2000-2001, un certain nombre d'informations concernant les durées de développement des stades embryonnaires et larvaires ont été collectées par les agents du SENASA. Le tableau 2 fournit, à titre indicatif, une synthèse préliminaire de ces observations qui devront être poursuivies sur une plus longue période afin de gagner en fiabilité.

A Cajamarca, une fiche permettant de reconstituer la dynamique annuelle des populations a été mise au point; l'usage de cette fiche permettrait d'analyser, de façon systématique, les observations de surveillance effectuées lors des prospections. Un essai théorique confirme qu'il est possible d'envisager l'existence de deux générations annuelles pour une partie des populations de *Schistocerca cf. interrita*, en cas de conditions éco-météorologiques particulièrement favorables lorsque la saison pluvieuse est précoce (Fig. 2). Les du-

rées de développement des stades imaginaux sont beaucoup plus fluctuantes car étroitement dépendantes des conditions de levée de diapause puis des conditions écométéorologiques lors de la période de quiescence. La durée de préparation d'une ponte (vitellogénèse) est de l'ordre d'une quinzaine de jours (± 5 jours).

Bilan des observations.—La fin de l'invasion paraît avoir été accélérée par deux étés consécutifs écométéorologiquement défavorables au criquet et par les opérations de lutte menées par le SENASA, dont l'efficacité s'est significativement accrue au fil du temps. En fin de campagne 2001-2002, les populations étaient pour l'essentiel en phase solitaire ou transiens-degregans; les effectifs (et parfois les densités) étaient assez élevés et dispersés dans les basses vallées du département de Lambayeque (voire de Piura). En phase solitaire, il est possible que les sites de reproduction soient situés à des altitudes plus basses qu'en phase grégaire. Les connaissances bio-écologiques ont très nettement progressé pour la phase grégaire mais elles restent encore insuffisantes pour structurer définitivement un réseau de surveillance et optimiser la stratégie de lutte en toute connaissance de cause. Pour la phase solitaire, beaucoup d'observations restent à faire pour préciser le cycle bio-éco-géographique de l'acridien. Cet état de fait implique une certaine flexibilité pour la mise en place du réseau de surveillance. Il faut, en effet, compter quelques années d'observations complémentaires avant de pouvoir localiser et circonscrire avec précision, les zones de reproduction et évaluer les durées de développement, in natura, autant d'éléments indispensables pour optimiser, à terme, les coûts de fonctionnement d'un dispositif anti-acridien.

Les conditions écométéorologiques jouent un rôle déterminant dans la dynamique des populations acridiennes, aussi bien lors de la grégarisation que lors de la dégrégarisation. Il est regrettable que le SENASA ne puisse accéder librement aux données météo-climatiques du SENAMHY qui lui permettraient d'identifier les exigences thermo-hydriques de l'acridien et la distribution spatio-temporelle des zones favorables à la reproduction et à la survie de l'insecte. Cette dernière invasion du *Schistocerca cf. interrita* a duré près de 5 ans. Des moyens de lutte importants et diversifiés ont été déployés pour en limiter les effets et en restreindre la durée. A la lumière de l'expérience acquise, il reste maintenant à mettre en œuvre une lutte préventive pour éviter le retour d'une nouvelle invasion faisant suite à une recrudescence non maîtrisée.

Tableau 2. Durées de développement des stades embryonnaires et larvaires de *Schistocerca cf. interrita* dans la région de Cajamarca en 2000-2001 (d'après Duranton, 2002).

Durée en jours	Total		Œuf	Stades larvaires					Imago mou	Total dvpt larv.		
	jours	mois		L1	L2	L3	L4	L5		jours	mois	
Moyenne	110	3.7	21	14	10	15	16	22	13	76	2,5	
Médiane	104	3.5	22	15	9	12	16	21	10	73	2,4	
Ecart-type	39	1.3	4	6	4	8	6	6	5	30	1,0	
Evaluation	moy	118	3.9	22	14	12	16	18	26	10	86	2,9
	±	29	1.0	4	4	4	4	6	3	22	0,7	
Développement larvaire, <i>sensu stricto</i> , en jours				mini								
				moy								
				max								
Durée totale, en jours				mini								
				moy								

Ministère de l'agriculture – Pérou		
DYNAMIQUE ANNUELLE DE POPULATION ACRIDIENNE		
bis/année :/..... À mois/année/..... Province : District : Observateur :		
G0 : gris G1 : vert G1+G2 : rouge G2 : orange	Altitude en m	
Précipitations	Fortes Moyennes Faibles	Indiquer seulement les périodes pluvieuses
STADES PHENOLOGIQUES		
		Indiquer les interventions de lutte pour la période par un numéro explicité au dos de la fiche
IMAGOS ADULTES (jaunes si Grég)	Senescent (extinction)	DOM NOMB PEU PRE
	Adultes > P1	DOM NOMB PEU PRE
	Oviposition	DOM NOMB PEU PRE
	Accouplement	DOM NOMB PEU PRE
	En maturation sexuelle < P1	DOM NOMB PEU PRE
IMAGOS JUVENILS (rouges si Grég)	Imagos immatures (cuticule durcie)	DOM NOMB PEU PRE
	Imagos mous (cuticule ± molle)	DOM NOMB PEU PRE
LARVES	L5	DOM NOMB PEU PRE
	L4	DOM NOMB PEU PRE
	L3	DOM NOMB PEU PRE
	L2	DOM NOMB PEU PRE
	L1	DOM NOMB PEU PRE
ŒUFS	Ecllosion	DOM NUM POC PRE
	Développement embryonnaire	DOM NUM POC PRE
Abondance :	TEMPERATURA QUALITATIVA :	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36
DOM = DOMINANT	TC = Très chaud	DECADE ☒ QUINZAINE ☐
NOMB = NOMBREUX	C = Chaud	MAXIMALE
PEU = PEU	T = Tempéré	MOYENNE
PRE = PRESENT	F = Frais	MINIMALE
	FF = Froid	

Fig. 2. Exemple de diagramme (annuel) de dynamique de population (d'après Duranton, 2002).

Schistocerca piceifrons peruviana Lynch Arribalzaga, 1903
(Centre-Sud)

L'environnement de Schistocerca piceifrons peruviana.—La chorologie exacte de la sous-espèce *peruviana* de *Schistocerca piceifrons* (Walker 1870) reste à préciser tout comme la limite chorologique entre les deux sous-espèces, encore mal définie. Le taxon se rencontre sur les plateaux andins, à des altitudes comprises entre 1500 et 2500 m; en période de rémission, les foyers sont disjoints mais il est vraisemblable que des prospections plus intenses mettraient en évidence une aire de dispersion nettement plus étendue que celle communément admise, limité, en quelque sorte, à l'enveloppe des foyers de pullulation et de grégarisation, ordinairement estimés à 4 ou 5 (Fig. 1): région de Huánuco, région de Huanta-Ayacucho, région d'Andahuaylas-Apurímac, région de Cusco (2 petits foyers).

Les foyers sont circonscrits à des zones de plateaux et de montagnes plus ou moins escarpées, d'altitude moyenne (2000 m plus ou moins 500 m), qui coïncident, *pro parte*, avec des étages où sont pratiquées les cultures. Ces foyers se répartissent dans le fossé compris entre les cordillères orientale et occidentale. Les terrains sont sédimentaires ou métamorphiques, intensément modelés par l'orogénèse andine; ils sont de natures fort diverses et les pendages, souvent importants, induisent une grande diversité des substrats géologiques. Ce relief montagneux jeune est caractérisé par un cloisonnement important de l'espace, si bien que les foyers de grégarisation sont relativement isolés les uns des autres, fonctionnant de façon autonome hors des périodes d'invasion.

Les foyers de pullulation s'organisent en fonction du réseau hydrographique: zone de confluence (Huanuco et Huanta-Ayacucho), zone de vallées plus étroite correspondant à des cours d'eau moyens (Apurímac).

Dans tous les cas, les gradients d'humidité et la palette des expositions (pente et orientation des versants) sont exploités par l'acridien qui, pour survivre et prospérer, doit satisfaire ses exigences écologiques en dépit de l'amplitude des variations saisonnières et des fluctuations inter-annuelles. Les points d'affleurement de sources locales peuvent avoir une incidence non négligeable sur la localisation des populations voire sur le nombre de cohortes annuelles, en maintenant une humidité édaphique localisée mais perdurant au-delà des épisodes pluvieux.

Du point de vue morpho-pédologique, les cycles successifs d'érosion et de sédimentation contribuent à diversifier les substrats car les alluvions de bas de pente et des fonds de vallée ont été et sont encore puissamment retravaillées. Les biotopes favorables à la reproduction occupent généralement les bas de pente, les terrasses des cours d'eau, les versants ou les plateaux (replats).

Le climat est de type tropical sec de moyenne altitude. Les pluies tombent durant l'été austral, les températures sont rarement élevées le jour et souvent fraîches la nuit d'autant que les effets de Foehn sont fréquents, que les vents viennent de l'Est ou, pour une moindre part, de l'Ouest. D'une manière générale, l'humidité atmosphérique est basse, beaucoup plus basse que dans les biotopes à *Schistocerca cf. interrita*. Les micro-climats sont donc nombreux en réponse aux effets de l'exposition et des courants aériens (phénomènes de brises de pente). Les fluctuations inter-annuelles sont déterminantes pour favoriser ou défavoriser le développement acridien par le biais des conditions écométéorologiques. Les précipitations pluvieuses constituent un facteur clé: durée de la saison des pluies, quantité de pluie et répartition des épisodes pluvieux sont autant d'éléments à prendre en compte pour la réussite d'une, voire deux générations et l'incidence sur les effectifs acridiens.

D'une façon générale, le tapis végétal est fortement anthropisé; cette anthropisation est ancienne, et les formations ligneuses moyennes et hautes sont exceptionnelles aux altitudes fréquentées par l'acridien. La gamme des groupements végétaux colonisables est relativement restreinte et s'organise en fonction des gradients thermiques et hydriques. En période de reproduction, les biotopes les plus fréquentés sont les friches, les pelouses (l'une et l'autre plus ou moins arbustives) et les cultures de bas de pente, en expositions chaudes; les haies vives sont particulièrement appréciées par l'acridien qui y trouve abri et nourriture et peut optimiser son exposition au soleil, régulant ainsi sa température interne.

Les ennemis naturels sont globalement les mêmes que pour *Schistocerca cf. interrita*. Cependant, il est vraisemblable que l'humidité atmosphérique plus basse diminue les risques de mycoses massives; par contre, quelques stations où les acridiens étaient victimes de fortes infections par des nématodes parasites ont été signalées par les chercheurs du projet de lutte biologique basés à Ayacucho. En tout état de cause, il serait souhaitable de poursuivre l'inventaire des ennemis naturels des locustes péruviens mais aussi d'identifier clairement la place que sont susceptibles d'occuper ces acridiens dans les éco- et agro-systèmes auxquels ils participent. En effet c'est là, une condition *sine qua non* pour envisager une stratégie de lutte intégrée, en réelle connaissance de cause.

L'éco-régionalisation.—En l'état actuel des connaissances, il apparaît que l'aire grégarigène de *Schistocerca piceifrons peruviana* soit de type disjuncte. Quatre à cinq foyers majeurs sont assez clairement identifiés dans le centre et le centre-sud du pays où l'on rencontre de façon chronique des pullulations engendrant des populations plus ou moins transiens. La distribution des populations solitaires paraît beaucoup plus vaste et pourrait concerner l'ensemble du fossé inter-cordillères. Compte tenu du peu d'informations fiables concernant la chorologie précise de ces populations, il est bien difficile d'évaluer leur éventuelle participation à des phénomènes de grégarisation de grande ampleur (cas des années 1940-49). Dans un premier temps, il est donc préférable de limiter l'étude mésologique aux foyers chroniques puis de l'étendre aux régions adjacentes lorsque l'on disposera de davantage d'informations concernant la chorologie des populations solitaires de cette sous-espèce.

Contrairement à *Schistocerca cf. interrita*, *S. p. peruviana* exploite une gamme d'altitudes plus restreinte: cette sous-espèce apparaît assez franchement montagnarde, colonisant des biotopes compris entre 1500 et 3000 m d'altitude, à des latitudes variant entre 9° et 14° sud. On retrouve une dualité entre les biotopes de reproduction (de moyenne altitude, chauds et plus ou moins humides durant l'été austral) et les biotopes de survie (d'altitude plus élevée, offrant des températures tempérées ou fraîches, voire froides, où il persiste une certaine humidité durant l'hiver austral). Les zones les plus favorables sont celles qui présentent une gamme diversifiée de conditions écométéorologiques avec des surfaces suffisantes pour que l'acridien parvienne à trouver les complémentarités écologiques lui permettant de boucler son cycle biologique en maintenant ou en accroissant ses effectifs, en dépit des aléas météorologiques saisonniers. Tous les foyers identifiés présentent une même structure globale mais avec des caractéristiques particulières qui les rendent plus ou moins productifs. Les biotopes de reproduction occupent ordinairement les expositions les plus chaudes; le facteur de régulation devrait donc être la disponibilité hydrique (séquence pluvieuse entre décembre et avril). Ils se situent au niveau des terrasses supérieures des cours d'eau, en bas de pente, à mi-pente, voire sur les replats ou les bas plateaux. Le substrat est généralement alluvial, colluvial ou sédi-

mentaire. Les cultures pluviales, les friches (bordées de haies vives), les pelouses arbustives en exposition ensoleillée sont appréciées. La localisation des sites favorables est donc fortement influencée par le réseau hydrographique; les fonds de vallée avec de grands espaces de confluence apparaissent comme les plus propices aux pullulations grégaires en permettant le regroupement des populations parentales (Huanuco et Huancavelica /Ayacucho). Le réseau de vallées plus ou moins encaissées d'Andahuaylas paraît moins favorable car plus dispersif et globalement plus frais; quant à Parna et Cusco, les surfaces y sont relativement restreintes et les effectifs des populations sont *ipso facto* plus réduits mais aussi plus vulnérables aux aléas météorologiques. Concernant les biotopes de survie, chaque foyer est cerné de groupements d'altitude plus ou moins ligneux conservant une activité photosynthétique durant l'hiver austral et susceptibles d'offrir abri et nourriture aux imagos qui survivent alors en diapause imaginale. Au-delà de ces formations plus ou moins hospitalières, s'étendent des groupements de plus en plus hostiles avec l'augmentation de l'altitude (au dessus de 3500 m), tant et si bien qu'en période de rémission, les différents foyers fonctionnent de façon plus ou moins autonome, étant quelque peu isolés par ce cloisonnement lié au relief.

Caractéristiques et limites de l'aire grégarigène.—Plusieurs problèmes apparaissent quand il s'agit de caractériser l'aire grégarigène de *Schistocerca piceifrons piceifrons*: 1) l'aire de distribution du taxon est mal définie, en particulier dans ses confins avec l'aire de distribution de *Schistocerca cf. interrita*; 2) l'aire de dispersion des solitaires en période de rémission est mal connue; 3) l'aire de dispersion des grégaires en période d'invasion est également mal connue; les seules informations accessibles remontent à l'invasion de 1945-48 et des confusions entre taxons ne peuvent être totalement exclues; 4) le comportement actuel du taxon dans ses foyers sub-autonomes, où un équilibre dynamique s'est instauré entre la dynamique des populations acridiennes locales et la lutte intégrée qui leur est imposée, ne prédispose pas à l'étude de la dynamique des phénomènes de recrudescence. En l'état actuel des connaissances, on peut retenir que l'aire grégarigène de *Schistocerca piceifrons peruviana* est disjointe en plusieurs foyers situés dans le centre et le centre-sud du pays.

Parmi ces foyers, ceux de Huánuco et de Ayacucho présentent les structures les plus diversifiées, les plus complexes mais les plus cohérentes pour initier des phénomènes de recrudescence significatifs sous l'effet de conditions écométéorologiques particulièrement favorables. La dispersion des populations solitaires sur l'ensemble du fossé intercordillère est une composante qui reste à détailler, d'autant que l'axe Apurímac-Marañón est susceptible de constituer une voie privilégiée de déplacement.

Bioécologie du locuste.—La biologie de *Schistocerca piceifrons peruviana* est fort voisine de celle du *S. cf. interrita*: 1) Cycle biologique à une (ou deux) génération(s) annuelle(s); 2) Diapause imaginale en jours courts, assortie d'une possibilité de quiescence à partir de septembre-octobre; 3) Nombre de stades larvaires (5 à 6), et durées de développement similaires à ceux de l'autre espèce. Par contre, le seuil de grégation est moins élevé (50 à 35% de celui de *S. cf. interrita*); 4) L'anatomie de cet acridien diffère quelque peu de celle de *Schistocerca cf. interrita*; le taxon est plus "coriace" (chitination plus accusée), ce qui en facilite la dissection mais le rend vraisemblablement moins vulnérable à certains insecticides.

Les principales différences concernent l'écologie. *Schistocerca piceifrons peruviana* apparaît comme un insecte de zone tropicale sèche et d'altitude moyenne. Les sites de reproduction sont situés

à plus de 1500 m au-dessus du niveau de la mer; quant aux zones de survie, elles se situent à moins de 3000 m mais des informations fiables, relatives à la façon dont *Schistocerca piceifrons peruviana* passe la mauvaise saison, sont rares et les "observations" contradictoires fréquentes.

Bilan des observations

Les conditions éco-météorologiques de la saison 2001-2002 n'ont pas été favorables à l'acridien (saison pluvieuse tardive, courte et parcimonieuse); une seule génération a eu lieu et, dans la majorité des cas, il semble que seulement deux cohortes aient été détectées; une troisième assez tardive mais aussi toujours localisée a été observée. Les opérations de lutte, avec application d'insecticides en UBV, ont donné de bons résultats, si bien que les effectifs de fin de campagne étaient relativement faibles et la grégarité des imagos modérée (25% du maximum, tout au plus) dans le foyer d'Ayacucho. A Andahuaylas, il ne restait que des populations subsolitaires en fin de campagne; quelques sites avaient été traités et des populations solitaires très dispersées ($d < 10/\text{ha}$) ont pu être observées.

La bioécologie de *Schistocerca piceifrons peruviana* reste relativement mal connue; des progrès notables doivent être accomplis par une observation régulière et continue des populations des foyers de pullulation mais aussi par l'observation et la localisation des populations solitaires qui se dispersent sur un territoire beaucoup plus vaste (fossé inter-cordillère) que généralement admis. Des investigations chorologiques plus précises s'imposent; il faudra les confronter à des données météoclimatiques afin d'appréhender la biogéographie de ce taxon.

Discussion: dualité bio-écologique des deux taxons

Les deux principaux locustes du Pérou, trop souvent confondus sous la même appellation vernaculaire de "*langosta migratoria*", présentent, certes, quelques ressemblances biologiques mais occupent des niches écologiques et biogéographiques nettement différentes, même si des populations sont susceptibles de cohabiter à certaines périodes de l'année.

Identité des taxons.—*Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga, 1903 et *Schistocerca cf. interrita* Scudder, 1899, correspondent à des entités biologiques bien distinctes mais les relations taxonomiques du groupe compréhensif auquel ils appartiennent restent mal connues et des ajustement de nomenclature restent toujours possibles à l'occasion d'une révision circonscrite du groupe *Schistocerca americana* Drury, 1773. L'identification des imagos est relativement aisée; celle des larves l'est beaucoup moins, surtout en phase solitaire. Les confusions avec d'autres taxons appartenant au même genre ont été fréquentes dans le passé; elles peuvent encore l'être dans le présent. Il conviendrait, en effet, de disposer de clefs illustrées prenant en compte l'identité taxonomique, la phase et le stade phénologique: il n'est pas exclu que de vieux imagos *transiens* de *Schistocerca piceifrons peruviana* soient encore confondus avec des imagos de *S. pallens* (Thunberg 1815).

Cycles biologiques.—Les cycles biologiques paraissent assez similaires et des études complémentaires sont nécessaires pour préciser les nombres et durées des stades larvaires en conditions naturelles. Au plan biologique, les différences apparaissent au niveau des seuils de grégation comme au niveau de particularités anatomiques; morphologie et coloration (en fonction des phases) sont également suf-

fisamment différentes pour éviter les confusions d'identification.

Écologie et distribution.— Les différences paraissent beaucoup plus grandes au plan écologique, les deux taxons occupant des niches écologiques bien distinctes: 1) *Schistocerca cf. interrita* Scudder, 1899, manifeste une préférence pour les milieux "équatoriaux" et exploite des biotopes de basse et moyenne altitude. On l'a rencontré principalement au cours des dernières années dans le Nord-Ouest du pays (plaine côtière et cordillère occidentale, entre 0 et 3500 m); 2) *Schistocerca piceifrons peruviana* Lynch Arribalzaga, 1903, recherche les zones tropicales sèches de moyenne altitude (fossé inter-cordillère du centre et du centre-sud, entre 1500 et 3000 m).

Ces différences sont à relativiser car, si *S. cf. interrita* était essentiellement en phase grégaire, *S. p. peruviana* était observé en phase solitario-transiens.

L'aire grégarigène de *S. cf. interrita*, présente des caractéristiques originales mais conserve une structure globalement cohérente qui permet d'émettre des hypothèses de travail assez solides; par contre, les limites de l'aire de distribution de *Schistocerca piceifrons peruviana* restent beaucoup plus floues et seuls les foyers de pullulation peuvent être assez clairement délimités. Au plan strictement mésologique, il est intéressant de se reporter à la carte écologique du Pérou (Fernández Gutiérrez, R., 1995) fondée sur le système Holdridge (Holdridge, L. R., 1960, 1967).

L'examen des cartes écologiques permet d'identifier les différents types de milieux présents dans les aires de distribution des deux locustes péruviens; il est alors facile d'évaluer l'écodiversité des différentes unités prises en considération. Le tableau 3 souligne l'extrême éco-diversité théorique du territoire péruvien (l'anthropisation n'est pas prise en compte, seuls sont utilisés les bioclimats et les formations végétales) or, au plan qualitatif plus de 60% des milieux participent à la définition des biotopes acridiens (37 % pour *S. cf. interrita* et 24 % pour *S. p. peruviana*). L'évaluation quantitative (en ha ou km²) mériterait d'être entreprise.

Le tableau 4 dresse l'inventaire détaillé des milieux (selon Holdridge) qui participent aux différents types de biotopes acridiens. Ainsi, les différents types de foyers de pullulation du *Schistocerca piceifrons peruviana* sont ils parfaitement caractérisés et l'originalité de chacun d'eux est soulignée. Les milieux participant aux biotopes des deux taxons de locustes sont essentiellement des milieux d'altitude (biotopes de survie); les biotopes de reproduction sont nettement plus spécifiques. L'examen de la carte permet d'identifier de manière

aisée et pertinente chaque foyer et d'en dégager l'originalité.

L'examen de la carte comme la typologie des milieux est fort instructive pour évaluer et délimiter l'aire grégarigène de *Schistocerca cf. interrita*, dont les limites théoriques se trouvent ainsi corroborées dans le principe et précisées dans le détail. Dans ce contexte, le "bassin de Jaén", à la confluence des rios Huancabamba et Marañón, présente un potentiel remarquable sur le plan aérologique (carrefour de voies privilégiées de déplacement) pour des acridiens "migrateurs" comme ces deux locustes; une prospection approfondie de cette région devrait être très intéressante.

Les aires grégarigènes de ces deux locustes présentent des structures fort différentes: 1) pour *Schistocerca cf. interrita*, les foyers grégarigènes (désert de Sechura) sont extérieurs à l'aire d'invasion et ne constituent qu'une petite partie de l'aire de dispersion des solitaires; ils ne sont fonctionnels qu'à la suite de phénomènes *El Niño* exceptionnels et à condition qu'une population solitaire puisse suffisamment importante puisse exploiter ces biotopes éphémères pour y grégiser; 2) pour *Schistocerca piceifrons peruviana*, les foyers grégarigènes sont situés à l'intérieur de l'aire d'invasion; ils sont dis-joints, fonctionnent de façon plus ou moins autonome sous l'effet des conditions météorologiques. Un départ d'invasion requiert donc une forte activité synchronisée des principaux foyers pour obtenir une masse critique puis une coalescence et une extension de la zone de pullulation.

Stratégies d'intervention.— A l'issue de cette rapide et succincte présentation de la bioécologie des deux locustes il apparaît: 1) que la maîtrise des populations de chaque taxon relève d'une même stratégie globale fondée sur: a) une surveillance continue et régulière des populations solitaires ou transiens; b) une lutte préventive efficace et durable permettant de limiter les effectifs et les densités afin de maintenir les populations acridiennes en deçà de la masse critique qui permet le démarrage d'une brutale recrudescence en cas de conditions éco-météorologiques favorables aux acridiens. 2) Que la tactique d'intervention à déployer doit être adaptée à chaque cas particulier (taxon et niveau de population): a) dans tous les cas et en travail de fond, élimination de toute population acridienne dont la densité avoisine le seuil de grégisation et dont la surface est significative; b) dans le cas du *Schistocerca cf. interrita*, il importe de prévoir un niveau de lutte intermédiaire, pouvant être qualifié de curatif, en se réservant la potentialité opérationnelle d'applications aériennes dans le désert de Sechura dont aucun essaim ne devrait

Tableau 3. Utilisation des milieux floristico-climatiques par les acridiens (d'après Duranton, 2002).

	Nombre de	Absolu	Relatif en %
milieux, théorique, au niveau de la planète selon le système Holdridge		103	123
milieux identifiés au Pérou		84	100
milieux identifiés au Pérou (milieux simples et transitionnels)		101	120
milieux figurés dans la légende de la carte écologique du Pérou		58	69
milieux colonisables par les locustes		41	49
milieux colonisables par <i>Schistocerca cf. interrita</i> (SINT)		31	37
milieux colonisables par les deux taxons		10	12
milieux colonisables par <i>Schistocerca piceifrons peruviana</i> (SPPE)		20	24
milieux colonisables par SPPE dans le foyer de Huanuco		9	11
milieux colonisables par SPPE dans le foyer de Tarna		6	7
milieux colonisables par SPPE dans le foyer d'Ayacucho/Huancavelica		10	12
milieux colonisables par SPPE dans le foyer d'Andahuyalas		7	8
milieux colonisables par SPPE dans le foyer de Cusco-Nord		5	6
milieux colonisables par SPPE dans le foyer de Cusco-Sud		4	5

Tableau 4. Détail des milieux selon Holdridge (1960, 1967) participant aux différentes entités chorologiques acridiennes.

Typ	Code	Formation	Hygrophilie	Etages	Zone sub-latitudinale	In	PP	Ho	Ta	Ay	Ad	CN	CS
1	dd-PT	desierto	desechado	Premontano	Tropical	•							
2	dd-S	desierto	desechado		Subtropical	•							
5	ds-T	desierto	superarido		Tropical	•							
6	ds-PT	desierto	superarido	Premontano	Tropical	•							
10	md-T	matoral	desértico		Tropical	•							
11	dp-PT	desierto	perárido	Premontano	Tropical	•							
14	dp-MBS	desierto	perárido	Montano Bajo	Subtropical	•							
18	mte-T	monte espinoso			Tropical	•							
19	md-PT	matoral	desértico	Premontano	Tropical	•							
T01	md-PT //	matoral /matoral	desértico /desértico	Premontano /...	Tropical /Tropical	•							
21	md-MBT	matoral	desértico	Montano Bajo	Tropical	•							
27	bms-T	bosque	muy seco		Tropical	•							
T02	mte-PT //	monte /monte	espinoso /espinoso	Premontano /...	Tropical /Tropical	•							
37	bs-T	bosque	seco		Tropical	•							
T03	bs-T //	bosque /bosque	seco /húmedo	... /Premontano	Tropical /Tropical	•							
T04	bs-T //	bosque /bosque	seco /húmedo	... /...	Tropical /Subtropical	•							
54	ph-SaT	páramo	húmedo	Subalpino	Tropical	•							
61	bmh-MBT	bosque	muy húmedo	Montano Bajo	Tropical	•							
72	bp-MT	bosque	pluvial	Montano	Tropical	•							
76	tp-AT	tundra	pluvial	Alpino	Tropical	•							
82	NT			Nival	Tropical	•							
28	mte-PT	monte	espinoso	Premontano	Tropical	•	•	•					
30	ee_MBT	estepa	espinosa	Montano Bajo	Tropical	•	•	•					
38	bs_PT	bosque	seco	Premontano	Tropical	•	•	•					
48	bh-PT	bosque	húmedo	Premontano	Tropical	•	•	•					
40	bs-MBT	bosque	seco	Montano Bajo	Tropical	•	•	•	•				
65	pmh-SaT	páramo	muy húmedo	Subalpino	Tropical	•	•	•	•				
74	pp-SaT	páramo	pluvial	Subalpino	Tropical	•	•	•	•				
42	e-MT	estepa		Montano	Tropical	•	•		•				
63	bmh-MT	bosque	muy húmedo	Montano	Tropical	•	•	•	•	•			
50	bh-MBT	bosque	húmedo	Montano Bajo	Tropical	•	•			•			
52	bh-MT	bosque	húmedo	Subalpino	Tropical		•	•	•				
29	mte-S	monte	espinoso		Subtropical		•			•	•		
51	bh-MBS	bosque	húmedo	Montano Bajo	Subtropical		•			•			
64	bmh-MS	bosque	muy húmedo	Montano	Subtropical		•			•	•		
39	bs-S	bosque	seco		Subtropical		•				•		
43	e-MS	estepa		Montano	Subtropical		•			•		•	
31	ee-MBS	estepa	espinosa	Montano Bajo	Subtropical		•			•	•	•	•
41	bs-MBS	bosque	seco	Montano Bajo	Subtropical		•			•	•	•	•
53	bh-MS	bosque	húmedo	Subalpino	Subtropical		•			•	•	•	•
66	pmh-SaS	páramo	muy húmedo	Subalpino	Subtropical		•			•	•	•	•

Légende :

Typ: número du type de milieu

In: SINT

Code: code de la carte

PP: SPPE

Formation: nature de la formation végétale

Ho: Foyer de Huánuco

Hygrophilie: régime hydrique global

Ta: Foyer de Tarna

Etages: étage altitudinal

Ay: Foyer de Huancavelica-Ayacucho

Zone sub-latitudinale: Zone sub-latitudinale

Ad: Foyer d'Andahuaylas

CN: Foyer de Cusco Nord

CS: Foyer de Cusco Sud

sortir si la lutte antilarvaire a été correctement menée. 3) Que les connaissances bio-écologiques relatives à chacun des deux locustes restent encore insuffisantes pour pouvoir optimiser, en toute connaissance de cause, une stratégie de surveillance et de lutte préventive; il faudrait donc, dans un premier temps sur-dimensionner le dispositif de surveillance pour compléter les connaissances de base relatives à chaque taxon et procéder à un ajustement ultérieur, une fois les données bio-écologiques indispensables acquises.

Conclusion

Les observations de terrain réalisées au cours des récentes années d'invasion permettent de mieux connaître la bioécologie des locustes ravageurs au Pérou. Cela ne manquera pas de faciliter l'amélioration de la stratégie et des tactiques d'intervention. Toutefois, des progrès indispensables dans les connaissances bio-écologiques des taxons doivent être accomplis si l'on veut parvenir à une optimisation des protocoles de surveillance et de lutte préventive et diminuer les coûts de fonctionnement récurrents d'une unité anti-acridienne péruvienne. Au cours des dernières années, les agents du SENASA ont accompli un travail considérable qui, avec l'aide des conditions écométéorologiques, leur a permis d'en terminer avec la situation d'invasion qui s'était instaurée dans le nord-ouest du pays. Des connaissances anciennes ont été valorisées et des compétences nouvelles ont été acquises, en particulier dans le domaine des applications d'insecticides en ultra bas volume. Une stratégie de mise en œuvre progressive d'une unité anti-acridienne est proposée pour éviter le retour d'un fléau acridien au Pérou et pallier un déficit de connaissance bio-écologique des taxons concernés (Duranton & Monard 2002).

Au bout de quelques années de fonctionnement (5 à 10 ans), il sera vraisemblablement possible d'alléger le dispositif de surveillance de *Schistocerca cf. interrita* car la bio-écologie de la phase solitaire sera alors mieux connue; la surveillance pourra alors se limiter aux zones des reproductions [ou « de reproduction » ?].

L'efficacité de l'unité acridienne serait considérablement renforcée par une collaboration avec les services météorologiques nationaux car les conditions météorologiques ont une forte incidence sur la dynamique saisonnière des populations de locustes. Les conditions climatiques (les seules administrativement accessibles) n'influent que sur la biogéographie des taxons; les données climatiques (moyennes et normales) n'ont aucun intérêt en terme d'alerte précoce. Il serait judicieux de profiter de la situation de rémission acridienne pour mettre en place une unité anti-acridienne permettant au Pérou de se prémunir durablement de tout retour d'invasion acridienne.

Remerciements

La disponibilité, l'efficacité, la motivation et la bienveillance du personnel du SENASA sont autant de facteurs qui ont permis de tirer le meilleur parti des travaux entrepris. Les auteurs tiennent à exprimer leur profonde gratitude, à l'ensemble du Personnel du SENASA affecté à la lutte anti-acridienne dans les années 2001, 2002 et 2003.

Bibliographie

- Amedegnato C. 2001. Espèces de *Schistocerca* gr. *americana* du Pérou, formes solitaires (données préliminaires). Muséum National d'Histoire Naturelle: Paris, 1 p. (affiche A3 coul).
- Amedegnato C. 2002[sd]. Clarification de la position systématique des espèces de *Schistocerca* du complexe *americana* impliquées dans les pullulations acridiennes au Pérou. (Version provisoire, diffusion restreinte). Muséum national d'Histoire naturelle: Paris (Rapport de mission). 12 p., 12 cartes (Doc. électronique).
- Anonyme (COPR). 1982. The Locust and Grasshopper Agricultural Manual. Centre for Oversea Pests Research: London. 690p.
- Anonyme (FAO). 2000[sd]. Programme d'assistance à la lutte anti-acridienne / Apoyo al control de langostas (familia Acrididae). Document de projet. TCP/PER/0065(A). Rome/Lima. 22 p.
- Anonyme (SENASA), 2001. Plan operativo para el control integrado de la *Langosta migratoria* año 2001. SENASA-Dirección de Programas Fitosanitarios: Lima. 18 p., + annexes (Doc. multigr.).
- Beingolea G.O. 1950. El problema de la langosta en Jaén. Tesis de Ing. Agr., Escola Nacional de Agricultura, Lima.
- Beingolea G.O. 1983. Informe sobre la plaga de langosta en el departamentol de Lambayeque, 10 de Set.de 1983. Direction de la Región Agraria III, Ministerio de Agricultura: Lambayeque (Perú). 5 p.
- Beingolea G.O. 1985 (Date de diffusion: 1987). La Langosta *Schistocerca interrita* en la costa norte del Perú durante 1983. Revista Peruana de Entomologia., 28 (1-dic.): 35-40.
- Beingolea G.O. 1989 (Date de diffusion: 1990). Lista de Acrididos (Orthoptera: Caelifera: Acrididae) registrados para el Perú. Revista Peruana de Entomologia, 32 (dic.): 37-40.
- Beingolea G.O. 1995. Langostas y su control. Editorial RAAA/SENASA: Lima, 143 pp.
- Duranton J.-F., 2001a. Appuis techniques et scientifiques auprès du SENASA pour la lutte contre les fléaux acridiens. Rapport de mission au Pérou (5 février-19 mars 2001). FAO. Lima, Rome. 50pp.
- Duranton J.-F. 2001b. Appuis techniques et scientifiques auprès du SENASA, pour la lutte contre le fléau acridien. Rapport de mission au Pérou (24 septembre - 26 octobre 2001). FAO/CIRAD-Amis-PC-Prifas, Lima, Rome Montpellier, 73 pp.
- Duranton J.-F., 2002. Appui technique et scientifique auprès du SENASA pour la lutte contre le fléau acridien. Rapport de mission au Pérou (1er avril - 27 mai 2002). Projet FAO TCP/PER/0065. CIRAD-Amis-PC-Prifas: Montpellier. Rapport No. 79/2002. 76 pp.
- Duranton J.-F., Monard A. 2002. Structuration d'une unité anti-acridienne au Pérou. Projet FAO TCP/PER/0065, Programme d'assistance à la lutte antiacridienne au Pérou. CIRAD-Amis-PC-Prifas: Montpellier / FAO/ Lima & Rome. Rapport No. 38/2002. 36 pp.
- Ego-Aguirre A., 1946. Las langostas de Jaren. Informe del viaje efectuado a la zona infestada por la langosta. Informe Estac.exp.agric., La Molina, 61: p.25.
- Fernández Gutiérrez R. 1995. Mapa ecológico del Perú. Guía explicativa [y 8 hojas por 1/ 1 000 000]. Pérou. Reimpression de la 2da ed, 1976 ; ed orig: 1960. Instituto Racional de Recursos Naturales (IRENA): Lima, 220+V p., 84 ph., 1 carte en 8 feuilles.
- Gonzales Bustamante L. 2002. Manual de manejo integrado de plagas de acrididos. Servicio Nacional de Sanidad Agraria (SENASA) DGSV-DPF: Lima, 52 p., + annexes, 19 fig., 7 tab. 4 pl. ph.
- Holdridge L.R. 1960. Sistema para clasificar las formaciones del Mundo. Lima.
- Holdridge L.R. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- Jara Pantigoso B. 1990. Control de la langosta. Séria didactica, Boletín tecnico (Instituto Nacional de Investigacion Agraria y Agroindustrial, La Molina-Lima), (1-Mayo): 1-12p.
- Karsten R. 1993 (1952). La civilisation de l'Empire Inca. Un état totalitaire du passé. Traduit de l'anglais par René Jouan. Coll.: Bibliothèque historique Payot, Payot & Rivages, Paris, 272 p.

- Monard A. 2001. Mission d'évaluation de la situation acridienne et de suivi du projet TCP/PER/0065(A), du 10 au 27 juin 2001. FAO: Rome, 30 p., dont 2 annexes.
- Song H. 2004. On the origin of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera: Acrididae: Cyrtacanthacridinae). Proceedings Royal Society London B, 271: 1641-1648.
- Stierlin H. 1983. Nasca, la clé du mystère. Le défrichage d'une énigme archéologique. Albin Michel : Paris, 260 p., 36 ph, 18 fig.
- Suplee C. 1999. El Niño/La Niña. National Geographic (En español, Revista oficial de nacional Geographic Society) (México), 4: 72-95.