

Table des matières

Résumé	2
Summary	2
Remerciements	3
Table des matières	4
Table des illustrations.....	5
Figures.....	5
Tableaux.....	5
Introduction.....	6
1. Matériel et méthodes.....	8
1.1. Le criquet nomade	8
1.1.1. Distribution, biologie et migrations saisonnières	8
1.1.2. Le phénomène phasaire chez le criquet nomade	15
1.2. Protocole d'étude	18
1.2.1. Conception générale	18
1.2.2. Choix des sites de relevés.....	18
1.2.3. Collecte et description des échantillons	18
2. Résultats	22
2.1. Les informations collectées.....	22
2.2. L'analyse des données	22
2.2.1. Analyse factorielle du tableau de données [observations x variables pigmentaires]	22
2.2.2. La classification des variables (caractères pigmentaires) en fonction de leurs coordonnées factorielles.....	24
2.2.3. La classification des observations (individus larvaires) en fonction de leurs coordonnées factorielles.....	26
2.3. La typologie des larves du Criquet nomade	26
2.3.1. Relation entre types pigmentaires et densité de la population larvaire.....	26
2.3.2. Description des types pigmentaires.....	29
2.3.3. Les classes de pigmentation larvaire pouvant être utilisées pour décrire, dans la pratique, la phase des individus	32
Discussion et conclusions	39
Références bibliographiques	40
Annexes.....	41
Annexe 1 - Le Centre national antiacridien	42
Annexe 2 - Le projet PLPA de la BAD – Actions du FOFIFA et du CIRAD	45
Annexe 3 - Résumé de la fiche de stage	46
Annexe 4 - Liste des abréviations.....	47
Annexe 5 - Quelques photographies sur le déroulement des travaux.....	48
Annexe 6 - Notes sur les méthodes d'analyse utilisées	58

Table des illustrations

Figures

Figure 1. Le criquet nomade (phase solitaire, en haut ; femelle mature de phase grégaire en bas).....	7
Figure 2. Carte de distribution du criquet nomade (d'après COPR, 1982).....	8
Figure 3. Le cycle biologique du criquet nomade dans le sud de Madagascar (d'après Lecoq, com. pers.).....	10
Figure 4. Principales caractéristiques des larves du Criquet nomade (d'après Têtefort et Winterbert, 1963).....	10
Figure 5. Stries oculaires chez les larves de <i>Nomadacris septemfasciata</i> (Burnett, 1934).....	11
Figure 6. Les ébauches alaires des larves de <i>Nomadacris septemfasciata</i> (Burnett, 1934) (développement solitaire en 7 stades).....	11
Figure 7. Les zones de reproduction et de grégarisation du criquet nomade dans le sud de Madagascar (d'après Lecoq et al., 2006 et CIRAD, 2008).....	13
Figure 8. Exemple d'évolution des densités larvaire et imaginale sur une station refuge de saison sèche (en haut) et sur une station de la zone de reproduction –en bas) (d'après Lecoq, in litt. et CIRAD, 2008).....	14
Figure 9. Criquet nomade : imagos solitaires et grégaires (d'après Faure, 1935).....	17
Figure 10. Les larves du criquet nomade, solitaire, transiens et grégaire (d'après Faure, 1935).....	17
Figure 11. Carte de localisation des sites d'échantillonnage des populations larvaires.....	19
Figure 12. Codification de la pigmentation des larves.....	20
Figure 13. Fiche de notation pour l'étude de la pigmentation larvaire du Criquet nomade.....	21
Figure 14. Classement des échantillons de populations larvaires en fonction de la densité de larves.....	22
Figure 15. Résultat de l'analyse des correspondances multiples sur le tableau [individus x variables pigmentaires]. Plan des deux premiers axes factoriels.....	23
Figure 16. Résultat de la classification des variables selon leurs coordonnées factorielles sur les 5 premiers axes résultant de l'analyse du tableau [individus x variables pigmentaires].....	25
Figure 17. Les 15 classes de variables pigmentaires résultant de l'analyse du tableau [individus x variables pigmentaires].....	25
Figure 18. Les 15 classes de larves résultant de l'analyse du tableau [individus x variables pigmentaires].....	26
Figure 19. Pour chaque classe pigmentaire, fréquence d'apparition dans les différentes classes de densité larvaire.....	28
Figure 20. Pourcentage des divers types pigmentaires dans chaque classe de densité larvaire.....	28
Figure 21. Fiches descriptives des 4 classes principales de larves : solitaires, solitaro-transiens, transiens et grégaires.....	33
Figure 22. Bande larvaire de criquet nomade observée le 2 février 2008 dans les clairières du plateau Mahafaly (photos. A. Chamouine, CIRAD).....	38

Tableaux

Tableau 1. Les classes de variables pigmentaires (15 classes).....	24
Tableau 2. Les classes de variables pigmentaires (7 classes).....	24
Tableau 3. Répartition des 15 classes pigmentaires de larves en fonction de la densité de la population larvaire.....	27
Tableau 4. Pourcentage de chaque modalité de variable dans chacune des classes pigmentaires de larves.....	30
Tableau 5. Pourcentage de chaque modalité de variable dans chacune des classes de densité larvaire.....	31
Tableau 6. Résumé des caractères pigmentaires des 4 classes principales de larves : solitaires, solitaro-transiens, transiens et grégaires.....	32

Introduction

Le Criquet nomade, *Nomadacris septemfasciata* (Serville, 1838) [Orthoptera, Acrididae, Cyrtacanthacridinae], tire son nom de son comportement. Il est également appelé le Criquet rouge (Red locust, en anglais) à cause de la couleur de ses ailes, mais aussi de la teinte rouge foncé des individus grégaires observés dans les essaims. A Madagascar, où cette espèce constitue depuis fort longtemps un problème important et chronique de défense des cultures, il est fréquemment appelé « valala mena ». Les premiers vols grégaires de ce criquet ont été signalés dès les années 1930 (Frappa, 1935-1936). Depuis, par l'importance des dégâts causés aux cultures et l'ampleur de ses déplacements en vols spectaculaires, il a continué à créer bien des inquiétudes. Il s'agit, après le Criquet migrateur, *Locusta migratoria capito* (Saussure), de la deuxième espèce acridienne d'importance économique dans la Grande Ile (Têtefort et Wintrebert, 1967).

Cet insecte a été bien étudié en Afrique, en particulier grâce à l'International Red Locust Control Organization (IRLCO), organisation internationale africaine chargée de la surveillance et de la lutte contre ce criquet (Bahana, 1999 ; Bahana et Byaruhanga, 1999 ; Byaruhanga, 1999 ; Morant, 1947... pour ne citer que quelques références). A Madagascar, jusqu'à la fin du 20^{ème} siècle, peu de travaux lui avaient été consacrés. Parmi ces travaux, on ne pouvait guère citer à l'époque que ceux de Frappa dans les années 1930 (1935, 1936, 1938), puis de Têtefort et Wintrebert (1963, 1967) et de Randrianasolo (1978), ces deux derniers réalisés dans la même localité, à Betioky-Sud, au voisinage du centre antiacridien malgache.

Les pullulations de grande ampleur ayant accompagné la récente invasion du Criquet migrateur de 1996 à 2000, ont mis en évidence, une fois de plus, l'insuffisance de nos connaissances sur ce ravageur rendant difficile l'adoption d'une stratégie de lutte adéquate (Luong-Skovmand et al. 2004). Ses dommages se sont récemment étendus très largement dans la zone nord du pays, sans doute sous l'influence de l'anthropisation croissante.

Depuis 2001, devant le manque de données sur l'écologie du criquet nomade, des travaux de recherche ont été engagés sur cette espèce en collaboration entre le Centre antiacridien malgache et le CIRAD, le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement. Ces travaux ont été tout d'abord réalisés dans le cadre du Projet de contribution à la lutte antiacridienne (le PCLA) financé par la France de 2001 à 2003 (Franc et al., 2005). Ils se sont poursuivis dans le cadre d'un autre projet, financé par la Banque africaine pour le développement, le Projet de lutte préventive antiacridienne (le PLPA) durant la période 2005-2008 en collaboration entre le CNA, le FOFIFA et le CIRAD.

Le présent stage, s'est déroulé d'avril à octobre 2006 puis de janvier à avril 2007. Il s'inscrit dans le cadre de cet effort de recherche engagé récemment par le CNA. L'objectif était de préciser les critères permettant de mieux décrire l'état phasaire des larves de criquet nomade en se basant essentiellement sur la pigmentation.

Le présent rapport est organisé en 2 parties. Après une présentation du criquet nomade et des méthodes utilisées, les différents résultats obtenus seront présentés et discutés. Le rapport se termine par une typologie phasaire simple des larves de criquet nomade et la présentation de fiches descriptives permettant de caractériser et d'identifier aisément les types larvaires retenus.

On trouvera en annexe des informations sur le contexte institutionnel du stage, à la fois sur le Centre national antiacridien où le travail a été réalisé, que sur le Projet de recherche sur le criquet nomade actuellement conduit par le FOFIFA et le CIRAD sur financement de la Banque africaine pour le développement.



Photos : Michel Lecoq, CIRAD



Photo : Alex Franc, CIRAD

Figure 1. Le criquet nomade (phase solitaire, en haut ; femelle mature de phase grégaire en bas).

Nomadacris septemfasciata (Serville 1838)

Orthoptera, Caeilifères, Acrididae, Cyrtacanthacridinae

Synonymes :

Acridium septemfasciatum Serville, 1838
Acridium coagutatum Lucas, 1862
Cyrtacanthacris fascifera Walker, 1870
Cyrtacanthacris purpurifera Walker, 1870
Cyrtacanthacris subsellata Walker, 1870
Acridium sanctaemariae Finot, 1907
Nomadacris insularis Chopard, 1936

Placé un temps dans le genre *Patanga* par Jago 1981, le criquet nomade a par la suite été rétabli dans le genre *Nomadacris* par la Commission internationale de nomenclature taxonomique (Anonyme, 1987).

1. Matériel et méthodes

1.1. Le criquet nomade

1.1.1. Distribution, biologie et migrations saisonnières

Distribution - L'aire de distribution de *N. septemfasciata* est essentiellement sud-africaine (Figure 2). On trouve des populations solitaires de Criquet nomade dans l'ensemble de l'Afrique sub-saharienne non forestière, dans les régions tropicales soumises à une alternance de saisons sèches et pluvieuses, et sur les îles de Cap Vert, sur la Réunion et de Maurice. Le Criquet nomade s'y trouve limité aux grandes étendues herbacées des plaines et des vallées saisonnièrement inondées (COPR, 1982 ; FAO, 1967).

Ce criquet présente un phénomène de transformation phasaire et ses aires grégarigènes et principaux foyers de grégarisation sont situés essentiellement situés en Afrique de l'Est, dans la région des grands lacs, en Tanzanie, Zambie, Malawi et Mozambique (Bahana et Byaruhanga, 1999). Des grégarisations plus limitées ont également eu lieu dans le passé dans la région du lac Tchad ainsi que dans le delta central du fleuve Niger et au Mali. Au cours des périodes d'invasion, des essaims et des bandes larvaires peuvent envahir toute l'Afrique sub-saharienne, à l'exception des forêts équatoriales. La dernière grande invasion africaine commencée en 1929 s'est terminée en 1944.

A Madagascar, où le Criquet nomade se rencontre sur l'ensemble du territoire, il n'y a jamais eu véritablement d'invasion, même si des essaims ont été fréquemment signalés. Il semble exister deux aires grégarigènes principales, l'une – traditionnelle - dans le sud du pays, l'autre – d'apparition récente et liée au déboisement – dans l'extrême nord (région de la Sofia). Lors de la dernière invasion du Criquet migrateur, entre 1997 et 2000, le Criquet nomade a formé des bandes larvaires et des essaims, dont certains se sont mélangés aux pullulations de Criquet migrateur.

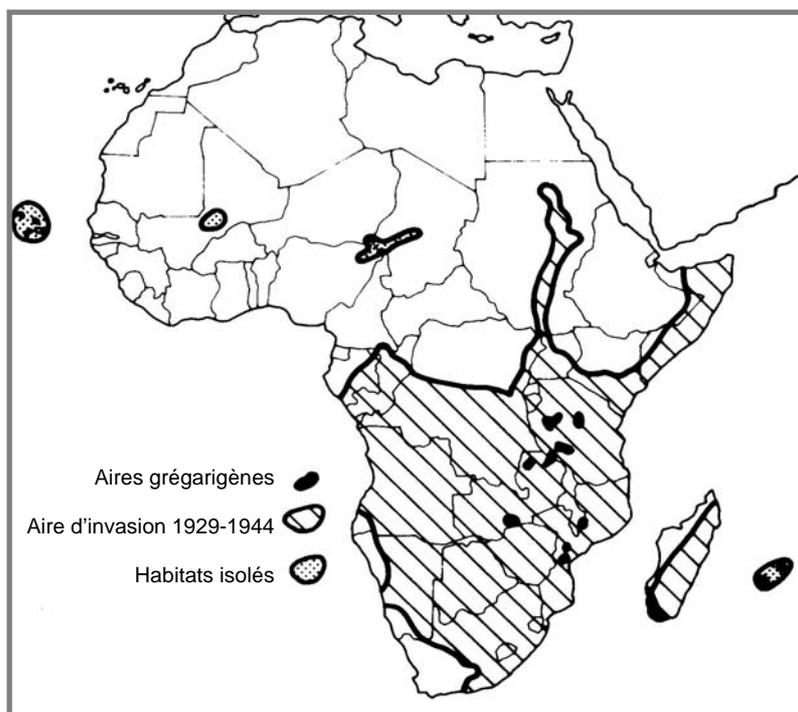


Figure 2. Carte de distribution du criquet nomade (d'après COPR, 1982).

On notera que, pour Madagascar, cette carte de distribution s'avère incorrecte. On sait maintenant que le criquet nomade est, de fait, présent dans toute l'île.

En Afrique, les principales aires grégarigènes, dans la région des grands lacs, sont indiquées sous forme de taches noires. C'est de ces zones que partent les invasions qui peuvent prendre des dimensions continentales. La zone hachurée correspond à l'extension de la dernière grande invasion des années 1929 à 1944. On notera la remontée des essaims le long de la vallée du Nil.

La population des îles du Cap Vert apparaît très isolée et les conditions locales ne permettent pas de pullulations. Par contre, les populations du delta central du fleuve Niger au Mali et celles du bassin du lac Tchad bénéficient de conditions favorables et donnent parfois naissance à des pullulations locales importantes avec grégarisation et formation d'essaims.

Biologie - Le criquet nomade est un acridien au tempérament semi-arboricole, au régime alimentaire diversifié, D'après Têtefort et Wintrebert (1963), les plantes exploitées (dont cultures) sont de plus en plus hautes en fonction du développement du criquet. D'abord *Eragrostis sp.*, *Bracharia deflexa*, *Eriochloa acroticha*, *Chloris virgata*, *Digitaria biformis*, *Vigna catjang* et (arachide). Puis : (maïs), *Heteropogon contortus*, *Echinochloa colonum*, *Panicum maximum*, *Indigofera richardia*, *I. tinctoria*, (manioc), roseau quenouille. Et enfin : (Sisal), (cane à sucre), (bananier), (manguier), *Hyphaene shatan*, *Acacia farnesiana*, *Euphorbia laro*, *Jatropha mahafalensis*.

Le criquet nomade effectue une génération par an, en Afrique comme à Madagascar, et passe toute la mauvaise saison à l'état d'imagos en diapause reproductive (Descamps et Wintrebert, 1966 ; Têtefort et Wintrebert, 1963, 1967).

A Madagascar, les accouplements et les pontes sont observées en novembre et décembre (jusqu'à mi-janvier), avec le début de la saison des pluies qui s'étend jusqu'en avril. La maturation sexuelle dure en moyenne un mois. Les femelles pondent en général 2 à 3 fois, déposant leurs œufs dans le sol à intervalle de 10 à 15 jours. Elles produisent à chaque ponte de 20 à 100 œufs pour les grégaires (moyenne 85) et de 20 à 195 (moyenne 121) pour les solitaires. La ponte a lieu la nuit sur le sol découvert aux alentours des perchoirs, quelques heures à quelques jours après l'accouplement. La période des pontes atteint son maximum en décembre et peut se prolonger jusqu'en février. Les derniers ailés de la génération parentale disparaissent au mois de février, alors que ceux de la nouvelle génération commencent à apparaître.

Les œufs se développent en 24 à 36 jours. Les larves apparaissent à partir de décembre. Le développement larvaire dure environ deux mois (50 à 70 jours). Le nombre de stades larvaires dépend de la phase : il est de 7 chez les solitaires et de 6 chez les grégaires. Le stade supplémentaire chez les solitaires se situe juste avant le retournement des ébauches alaires.

Les imagos de la nouvelle génération apparaissent à partir de mars. Les jeunes ailés durcissent leur tégument en une dizaine de jours. Ils ont des ailes hyalines (transparentes). Le rosisement de l'aile est acquis progressivement et va s'accroître en juin et juillet. Ces imagos passent la saison sèche (d'avril à septembre) en diapause. Leur maturation sexuelle coïncide avec l'abaissement des températures maximales diurnes, l'arrivée des premières pluies et le changement de direction des vents (Frappa, 1935 ; Descamps & Wintrebert, 1966 ; Randriamanantsoa, 1998 ; Randrianasolo, 1978 ; Têtefort & Wintrebert, 1963 ; Franc et al., 2005).

Le stade embryonnaire constitue une période critique du cycle de cet acridien. Des pluies trop peu abondantes en début de saison peuvent avoir des conséquences importantes sur la réussite du développement des œufs et entraîner une mortalité embryonnaire qui peut parfois être totale. L'intercalation de périodes sèches en saison des pluies entraîne une importante mortalité embryonnaire et se traduit, certaines années, par des taux de reproduction très bas, voire nuls, alors qu'une répartition régulière des pluies permet un excellent accroissement de la population (Franc et al., 2005). En Afrique, de nombreux auteurs ont d'ailleurs également montré que le stade embryonnaire est le maillon faible du cycle biologique du criquet nomade et que l'intercalation d'une période sèche après le dépôt des premières pontes est sans doute la première cause d'échec de la reproduction (Albrecht 1956 ; Du Plessis 1937, 1938 ; Gunn, 1956 ; Hemming 1964 ; Lea et Webb, 1939).

La figure 3 illustre le cycle biologique du criquet nomade. Il permet de montrer la succession des différents stades biologiques au cours d'un cycle annuel et met en évidence les migrations saisonnières des zones de reproduction vers les zones refuge de saison sèche, en fin de saison des pluies, et en sens inverse en début de saison des pluies.

Les figures 4 à 6 illustrent les principales caractéristiques des divers stades larvaires du Criquet nomade, objet de notre étude, et en l'évolution des ébauches alaires, des stries oculaires et des génitalia, tous critères nous ayant permis d'identifier les stades.

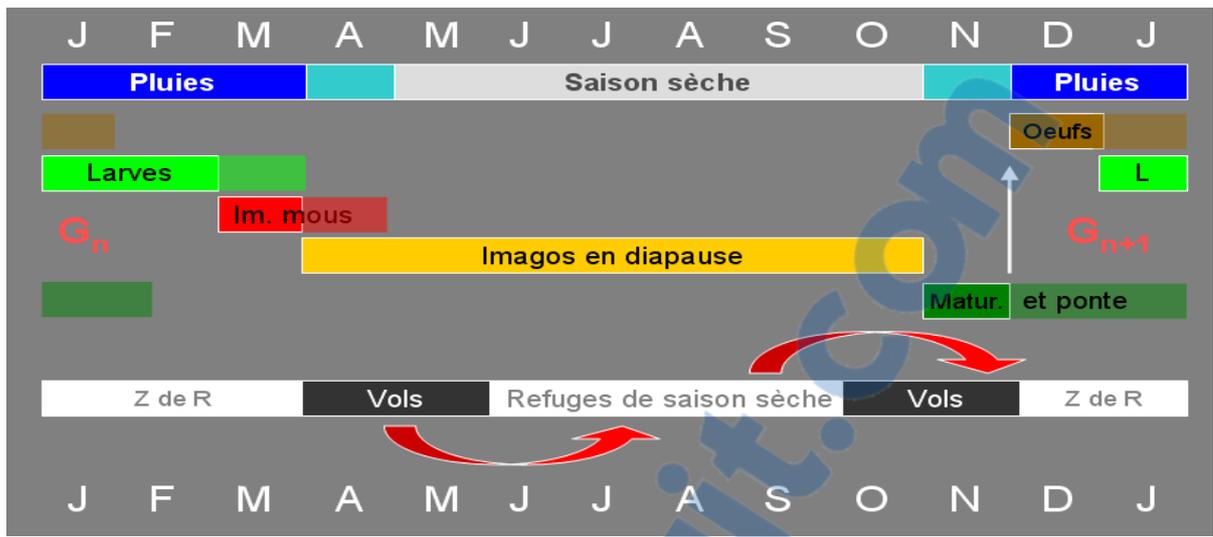


Figure 3. Le cycle biologique du criquet nomade dans le sud de Madagascar (d'après Lecoq, com. pers.).

Z de R, zone de reproduction ; Im. Mous, imagos jeunes à téguments mous ; Matur., maturation ; G_n et G_{n+1} , générations de l'année n et génération fille de l'année $n+1$. Les flèches rouges soulignent les mouvements saisonniers de migrations des zones de reproduction vers les zones refuge de saison sèche, en fin de saison des pluies, et en sens inverse en début de saison des pluies.

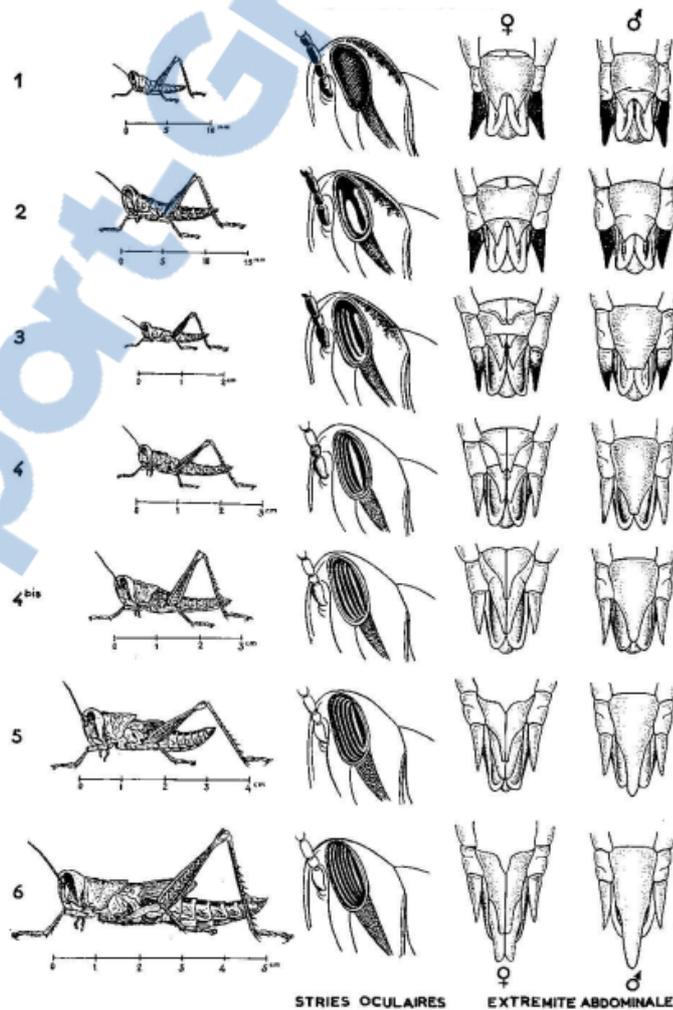


Figure 4. Principales caractéristiques des larves du Criquet nomade (d'après Têtefort et Winterbert, 1963).

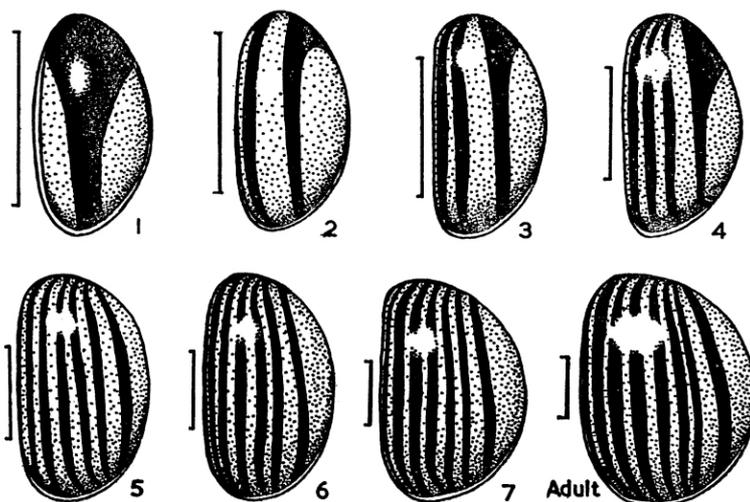


Figure 5. Stries oculaires chez les larves de *Nomadacris septemfasciata* (Burnett, 1934).

Les larves de Criquet nomade acquièrent à chaque mue une strie oculaire supplémentaire. Le premier stade possède une strie, le second deux stries et ainsi de suite. Le nombre de stries oculaires chez les imagos renseigne ainsi sur le nombre de stades larvaires par lequel l'individu est passé. Huit stries chez un imago indiquent un développement en 7 stades larvaires. L'état phasaire d'une population – plus ou moins solitaire ou plus ou moins grégaire – peut ainsi être déterminé par le nombre

de stries oculaires : 7 chez les imagos grégaires, 8 chez les *transiens* et 9 chez les solitaires (Burnett, 1951 ; Têtefort & Wintrebert, 1963. Abasa (1980) en conclut que, la majorité des grégaires issus d'essaims ayant 7 stries et les solitaires 8 stries, si la proportion d'individus solitaires à 7 stries est supérieure à 50%, cette population doit être considérée comme étant en voie de grégarisation. Ce phénomène de stries oculaires est, cependant, essentiellement visible chez les solitaires. Chez les grégaires, la couleur sombre de l'œil masque largement les stries et rend très difficile le dénombrement. Par ailleurs, presque toutes les larves du premier stade présentent des yeux sombres, les stries n'apparaissant qu'aux stades suivants. Burnett (1951) a, de plus, constaté dans une étude détaillée sur des larves solitaires qu'un certain nombre d'individus ont des yeux opacifiés au-delà du 1^{er} stade.

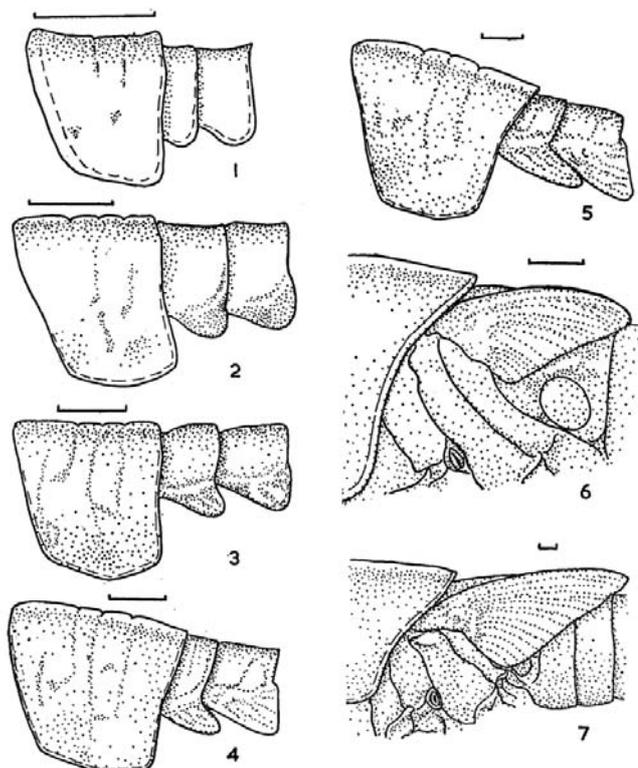


Figure 6. Les ébauches alaires des larves de *Nomadacris septemfasciata* (Burnett, 1934) (développement solitaire en 7 stades).

Chez les solitaires, l'extrémité des ébauches alaires est dirigée vers le bas du 1^{er} au 4^{ème} stade. Le redressement de ces ébauches alaires (ou ptérothèques) se fait au 5^{ème} stade. Au 6^{ème} stade larvaire, les ptérothèques sont de même taille que celles des larves grégaires de 5^{ème} stade avec une extrémité touchant le bord postérieur de 1^{er} segment abdominal. Au 7^{ème} et dernier stade, les ptérothèques dépassent le pronotum (Burnett, 1951 ; Têtefort et Wintrebert, 1967).

Migrations saisonnières - Les migrations chez le criquet nomade étaient soupçonnées depuis assez longtemps, en particulier sur la base de la disparition des populations de certaines zones en fin de saison des pluies et de leur réapparition au début de la saison des pluies suivantes (Têtefort et Wintrebert, 1967 ; Randrianasolo 1978). Ces migrations ont pu être récemment démontrées sur la base d'une analyse des données d'archives du Centre national antiacridien malgache ainsi que d'enquêtes en milieu paysan (Lecoq et al., 2006 et rapport final du projet PLPA) (Figures 9 et 10). Le schéma de migrations a été plus particulièrement étudié au sein du SW du pays où les informations recueillies étaient les plus nombreuses. L'analyse de ces données a montré que les populations de criquet nomade effectuent des migrations orientées schématiquement NE-SW et SW-NE en fonction des systèmes de vents et sous l'influence de l'évolution des pluies.

En fonction de ces migrations et des conditions offertes pour la reproduction du criquet en différentes régions du SW, 5 grandes zones ont été récemment distinguées (Lecoq et al., 2005) : zone refuge de saison sèche, zone de transition, zone de reproduction principale, zone de reproduction secondaire, zone limite sud. Plus récemment, Lecoq (com. pers. et CIRAD 2008) distingue (figure 7) :

- **S - Zone refuge de saison sèche** (recevant plus de 800mm d'eau par an) : il n'y a aucune reproduction (ou très peu) Les imagos immatures en diapause arrivent dans cette zone en début de saison sèche et en repartent en début de saison des pluies.
- **R - Zone de reproduction de saison des pluies** (recevant entre 400 et 800 mm d'eau par an) : les imagos en cours de maturation y arrivent en début de saison des pluies (novembre/décembre) pour s'y reproduire. Les jeunes imagos immatures en diapause en repartent en début de saison sèche. Pendant la saison sèche, sauf exception locale, la population imaginale disparaît donc presque entièrement de cette zone. Cette zone est divisée en deux parties :
 - Une zone de reproduction ordinaire.
 - Une zone de reproduction optimale : c'est dans cette zone que sont observés les taux maximum de reproduction. Elle renferme, dans sa bordure sud-ouest, les foyers de grégarisation les plus actifs.
- **L - Zone limite sud** : située dans l'extrême sud cette zone n'est que très faiblement et très tardivement colonisée par quelques imagos en début de saison des pluies. Aucune reproduction n'y est généralement observée. Les populations imaginale arrivent dans cette zone tardivement et les femelles ont certainement, en majorité, déjà pondu plus au nord. Par ailleurs, la pluviométrie locale est sans doute trop faible (moins de 400 mm d'eau par an) et ne doit pas permettre la réussite des développements embryonnaire et larvaire.

Chacune de ces cinq grandes zones du sud-ouest du pays est donc caractérisée par un cycle biologique spécifique qui illustre bien les relations de migration et les complémentarités saisonnières remarquables avec les cycles observés dans les zones voisines. Chaque zone se caractérise également par un taux de reproduction moyen spécifique, reflet des conditions écologiques - tout spécialement pluviométriques - qui sont plus ou moins favorables à la reproduction du Criquet nomade (Figure 11).

Ce sont bien sûr les conditions écologiques, et tout spécialement les pluies, qui sont responsable des migrations de population. Les phénomènes d'émigration se manifestant lorsque ces conditions se dégradent et que le milieu devient défavorable pour l'espèce. En début de saison des pluies, entre octobre et décembre au moment de l'avance du front de mousson vers le sud, les populations émigrent sous l'effet de l'accroissement de l'humidité et quittent les zones refuge de saison sèche. Elles viennent se stabiliser et se reproduire dans la zone principale de reproduction où la pluviométrie moyenne annuelle est comprise entre 500 et 700 mm et permet en moyenne un développement optimal. Les zones voisines, tout en permettant une certaine reproduction, sont certainement soit trop humide (vers le nord-est) soit trop sèches (vers le sud-ouest). Vers l'extrême sud, les zones où la pluviométrie est inférieure à 300 mm ne permettent aucune reproduction. Vers le nord, celles où la pluviométrie est supérieure à 900 mm sont entièrement délaissée par les imagos en pleine saison des pluies et aucune reproduction (ou très faible) n'y est observée.

Ce schéma moyen de migrations saisonnières varie naturellement dans le détail en fonction des particularités de l'évolution pluviométrique, hautement variable d'une année à l'autre. Cette variabilité inter-annuelle module largement le taux de reproduction, par son impact sur la production des œufs, la réussite du développement embryonnaire et le succès du développement larvaire.

Ces migrations par vol ont vraisemblablement lieu de nuit. On dispose en fait de très peu d'information sur le comportement du criquet nomade dans sa phase solitaire. On sait que les essaims grégaires – comme ceux du criquet migrateur – volent de jour. Il est vraisemblable que les individus solitaires du criquet nomade volent de nuit, là encore comme les solitaires du criquet migrateur pour lesquels le comportement de vol est mieux documenté. Chez le criquet nomade on ne dispose guère que de données de Chapman (1959) suggérant que ces vols ont lieu de nuit et commencent dès le crépuscule.

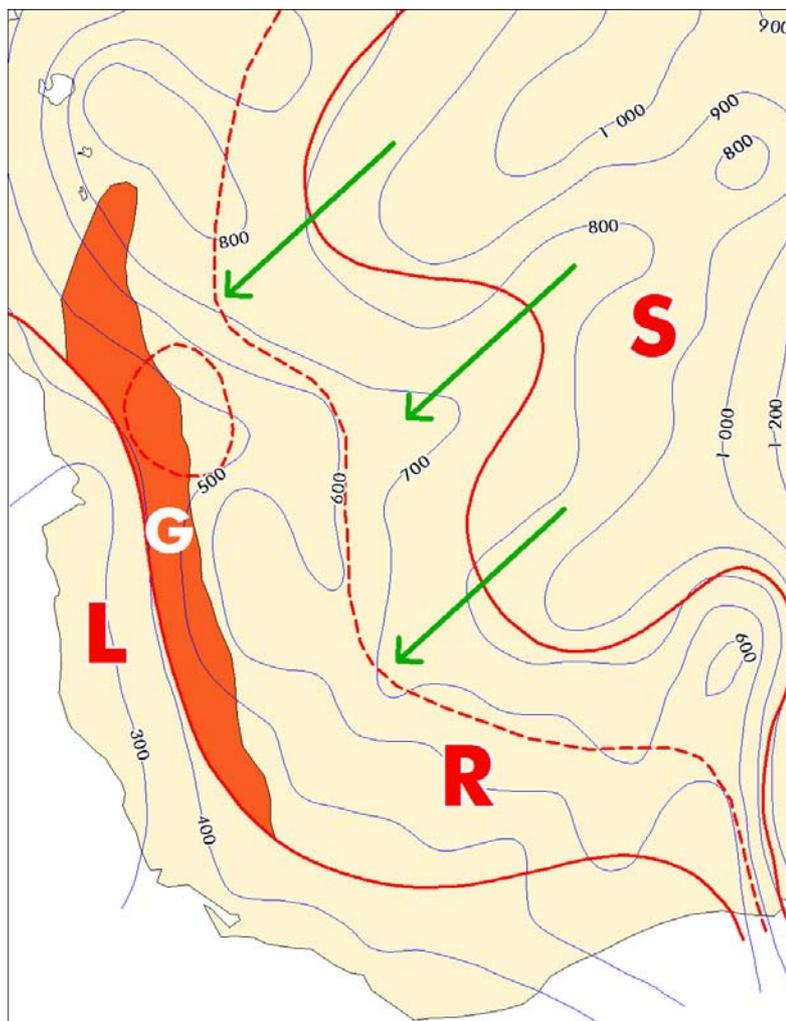


Figure 7. Les zones de reproduction et de grégarisation du criquet nomade dans le sud de Madagascar (d'après Lecoq et al., 2006 et CIRAD, 2008).

Synthèse prenant en compte les données sur le cycle biologique du criquet nomade et ses taux de reproduction, la pluviométrie, la végétation et la géologie.

- S Zone refuge de saison sèche (plus de 800mm d'eau par an)
- R Zones de reproduction de saison des pluies (entre 400 et 800 mm d'eau par an)
- L Zone limite de l'extrême sud et sud-ouest (moins de 400mm d'eau par an)
- G Zone renfermant les foyers de grégarisation les plus actifs

Le pointillé rouge délimite, au sein de la zone de reproduction, la région (à l'ouest du trait) où sont observés en moyenne les taux de reproduction les plus élevés (zone de reproduction optimale). Les flèches vertes soulignent le mouvement de migration de début de saison des pluies, des zones refuges vers la zone de reproduction (et l'accumulation des imagos sur la limite est des massifs forestiers du plateau Mahafaly). La zone de reproduction optimale se situe sensiblement entre les isohyètes annuels moyens 450 et 700 mm d'eau. Cependant, la grégarisation - au sein de la zone G renfermant les foyers de grégarisation les plus actifs - semble nécessiter une pluviométrie supérieure à la normale.

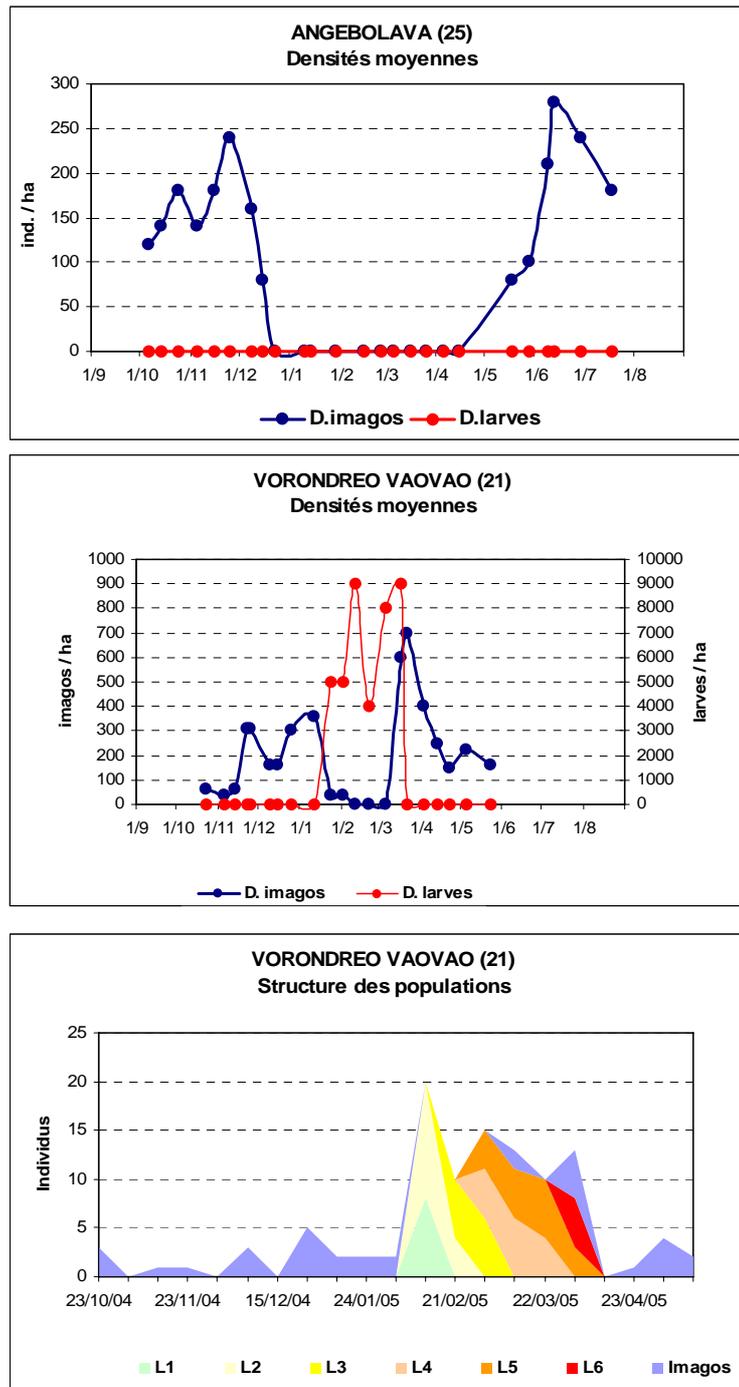


Figure 8. Exemple d'évolution des densités larvaire et imaginales sur une station refuge de saison sèche (en haut) et sur une station de la zone de reproduction –en bas) (d'après Lecoq, in litt. et CIRAD, 2008).

NB. Le graphique du bas représente l'évolution de la structure des populations larvaires et imaginales sur la station de Vorondreo Vaovao, dans l'aire de reproduction.

1.1.2. Le phénomène phasaire chez le criquet nomade

Le Criquet nomade appartient à la catégorie des locustes, c'est-à-dire qu'il peut se présenter sous deux phases, grégaire ou solitaire, selon les conditions de son environnement, les phases intermédiaires étant qualifiées de *transiens congregans* ou *degregans*. Les différences phasaires sont très profondes : le comportement, l'écologie, la morphologie, la physiologie sont affectés. L'amplitude des changements dépend de l'importance de la variation de densité subie par la population de criquets. Ces modifications sont renforcées à la génération suivante si la densité évolue dans le même sens. On estime que les premières manifestations de grégarisation chez le criquet nomade sont observées à partir de densités de l'ordre de 5000 imagos par hectare (Franc et al., 2005), ce qui est assez élevé. A titre de comparaison, une densité de 500 imagos par hectare semble suffire à déclencher la grégarisation du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* Forskål (1775), et il en faut environ 2000/hectare pour le Criquet migrateur, *Locusta migratoria* L. 1758. De plus, il est généralement admis qu'il faut 3 générations de criquets nomades ayant vécu en conditions grégarisantes - c'est-à-dire à des densités supérieures au seuil de grégarisation - pour obtenir des individus véritablement grégaire et non pas seulement la forme *transiens* intermédiaire.

Les individus solitaires du criquet nomade, larves comme imagos, vivent dispersés dans des formations herbacées ouvertes. Ils sont actifs de nuit et ont des exigences écologiques strictes. Quand leur nombre s'accroît, les ailés forment quelquefois des concentrations sédentaires sur des herbes hautes, surtout en fin de saison des pluies. Ils se regroupent aussi pour l'accouplement, mais se dispersent avant la ponte (Michelmore, 1947). Les larves grégaire (figure 4) se rencontrent sous forme de taches ou de bandes. Les taches sont des regroupements de larves qui ne se déplacent pas nécessairement suivant une direction précise et commune. Les taches peuvent provenir de la concentration des ailés qui leur ont donné naissance. Une bande larvaire est un rassemblement très dense et durable de larves en agrégats organisés et mobiles, issus des taches larvaires. Le sens de déplacement est commun à tous les individus (Balança et de Visscher 1992). Les premiers imagos restent à proximité des larves (Dean, 1967).

Les ailés grégaire (figure 3) vivent en essaims plus ou moins denses. Les essaims peuvent mesurer de quelques hectares à plusieurs centaines de km² et contenir plusieurs milliards d'individus. La mobilité des essaims dépend de l'âge des criquets et des conditions météorologiques. Les essaims se déplacent rarement plus de vingt à trente kilomètres par jour, progressant dans la direction du vent. Les ailés se posent généralement en soirée en groupes très denses sur des ligneux. Leur régime alimentaire est plus diversifié que celui des solitaires et, de manière générale, ils sont plus résistants aux conditions adverses que ces derniers (COPR, 1982).

A Madagascar, Roblot (1951) et Roy (1965) considéraient que la phase grégaire extrême ne semble pas pouvoir s'exprimer et que, dans cette île, du fait de conditions écologiques supposées moins propices à la grégarisation qu'en Afrique, le phénomène de grégarisation s'arrête à une phase *transiens congregans* avancée. Cette hypothèse est restée en vigueur pendant de nombreuses années, à tel point que les fiches d'observation du centre antiacridien ne faisaient même plus mention de la possibilité d'observer localement des individus grégaire. Seuls des individus solitaires ou transiens (sur la base de critères d'ailleurs mal définis) pouvaient être rapportés sur ces fiches. Cependant, il a été montré récemment que la phase grégaire véritable du criquet nomade existe bien à Madagascar (Franc et al., 2005). Sur la base de mesures morphométriques classiques utilisées pour distinguer les phases solitaires et grégaire, des individus pleinement grégaire - aux caractéristiques morphométriques identiques aux individus considérés comme grégaire sur le continent africain - ont été observés dans toutes les régions du pays, du sud à l'extrême nord. Il est probable que dans le passé, faute de critères de reconnaissance adéquats, de tels individus étaient jusqu'à présent rattachés à la phase transiens.

Comme conséquence de l'a priori sur l'absence de la phase grégaire à Madagascar, les fiches du CNA n'ont jamais comporté de case pour noter la présence d'individus grégaire et les critères pour reconnaître clairement les individus solitaires, transiens et grégaire n'ont jamais été réellement maîtrisés. Il en résulte que les données collectées sur l'état phasaire des populations de criquets nomades – larves et imagos – sont largement sujettes à caution (M. Lecoq, com. Pers.).

La reconnaissance de l'état phasaire des individus et des populations de criquets nomades pose donc de sérieux problèmes. Une étude était indispensable pour préciser les critères de reconnaissance phasaire - des imagos comme des larves - et rendre plus fiables les observations réalisées par le CNA. L'objectif étant d'aboutir à quelques classes simples, pouvant être identifiées aisément par les prospecteurs grâce à des critères précis, faciles d'usage et parfaitement illustrés.

Notre étude a concerné les larves.

L'objectif de notre stage - inscrit dans le cadre général des recherches conduites par le CNA et le CIRAD - était de contribuer à clarifier la situation et d'identifier les critères pouvant permettre de reconnaître avec précision les diverses catégories de larves de criquet nomade en fonction de leur état phasaire, en mettant l'accent sur le caractère graduel du processus et la caractérisation des états intermédiaires (individus qualifiés de « transiens », par opposition aux deux phases extrêmes que sont les « solitaires » et les « grégaires »).

Des modifications chromatiques majeures en fonction des densités ont naturellement été constatés par le passé chez les larves par de nombreux auteurs (Faure, 1932, 1935 ; Michelmore & Allan, 1934; Burnett, 1951). Cependant, observer les modifications pigmentaires en prise directe avec des populations larvaires à des densités très contrastées est une initiative qui, à notre connaissance, n'a jamais été entreprise de manière aussi systématique sur le terrain, à Madagascar comme en Afrique australe où le Criquet nomade a été amplement étudié et régulièrement combattu.

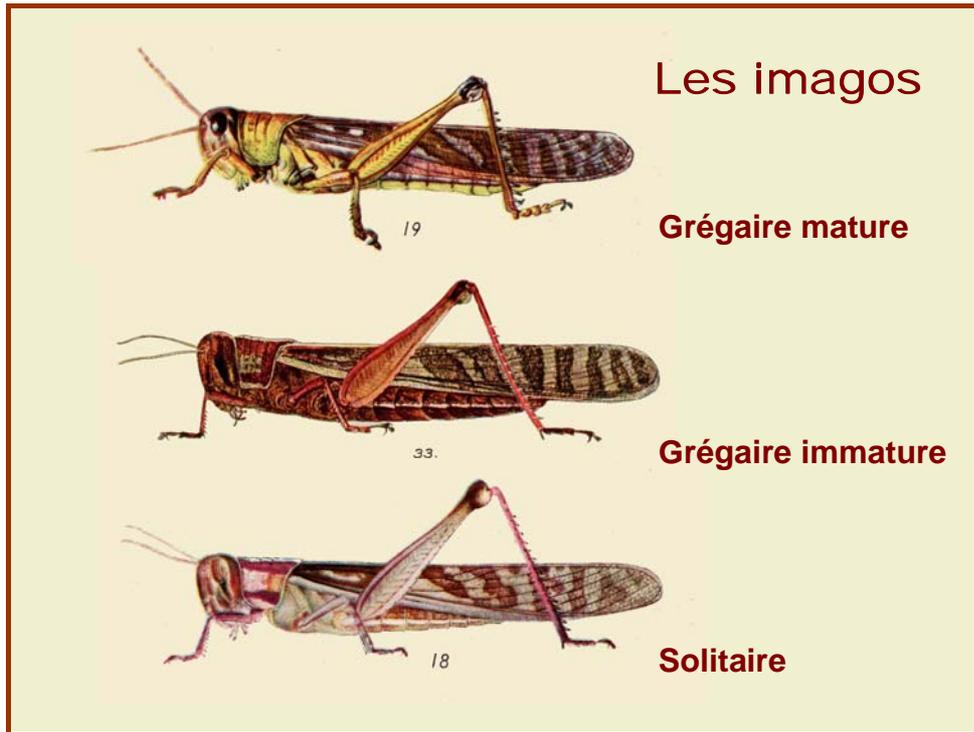


Figure 9. Cricet nomade : imagos solitaires et grégaires (d'après Faure, 1935).

On notera le jaunissement important des imagos grégaires matures et la teinte brun rougeâtre des grégaires immatures qui, associée à la couleur rouge des ailes, a valu à cette espèce le nom de « criquet rouge ».

Les larves

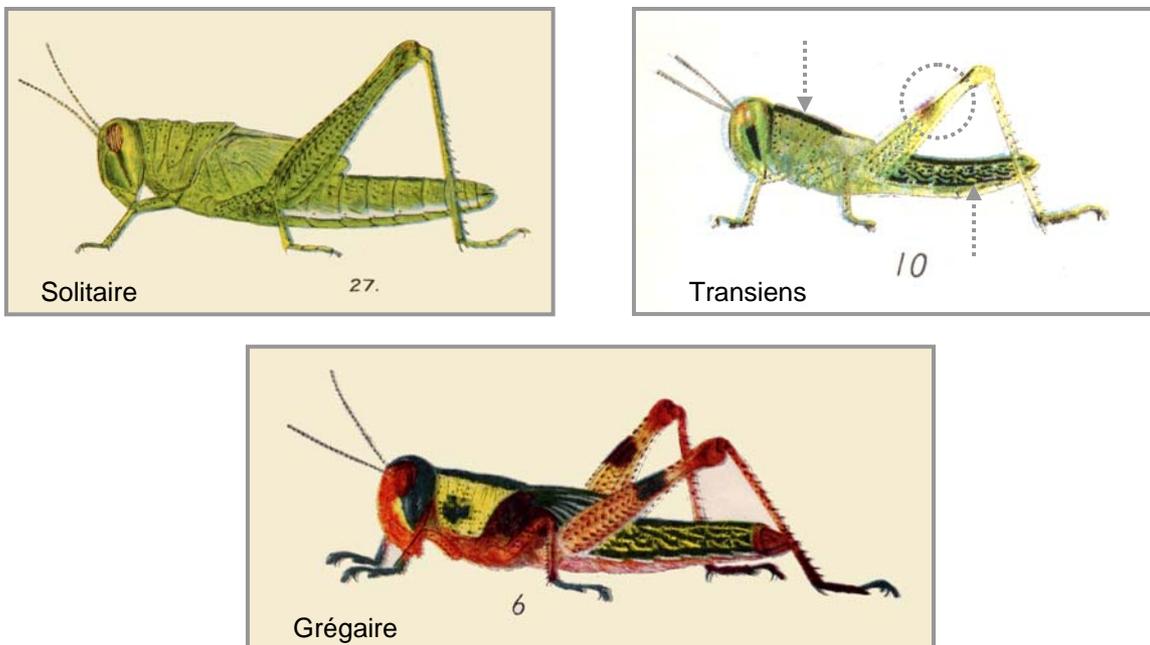


Figure 10. Les larves du criquet nomade, solitaire, transiens et grégaire (d'après Faure, 1935).

On notera, chez la larve transiens, la mélanisation de la carène dorsale du pronotum, l'apparition d'une tache noire au tiers apical du fémur postérieur (la tache fémorale), ainsi que la mélanisation prononcée des parties dorsales et latérales des segments abdominaux.

1.2. Protocole d'étude

1.2.1. Conception générale

Sachant que l'état phasaire des populations larvaires se traduit essentiellement – ou pour le moins d'une manière très visible – au niveau de la pigmentation, l'objectif de cette étude était de mettre au point une typologie des larves reflétant les principales étapes de la transformation phasaire dans la nature, des solitaires aux grégaires (sous l'effet de la densité populationnelle), et de proposer des critères précis pour affecter chaque larve à une catégorie phasaire particulière.

On a donc :

- défini les critères pigmentaires permettant de décrire rapidement mais précisément la pigmentation des larves ;
- échantillonné des populations larvaires de densités très diverses, des plus faibles aux plus fortes ;
- décrit la pigmentation des larves ainsi collectées ;
- réalisé une typologie des larves selon leur pigmentation ;
- relié les divers types pigmentaires de larves à la densité des populations larvaires et attribué à chaque type pigmentaire – ou à chaque ensemble de types pigmentaires – un état phasaire en fonction de la densité des populations au sein desquelles il était le plus fréquemment observé.

Deux campagnes d'échantillonnage ont été effectuées sur de nombreux sites du Sud-Ouest malgache. Sur chaque site, la densité de la population larvaire a été évaluée, des échantillons de larves (une trentaine sur chaque site) ont été prélevés et les caractéristiques pigmentaires des larves notées selon une procédure codifiée.

Sur le terrain, l'appui du CNA - de ses chefs de poste et chefs de zone acridiennes - a été déterminant à la fois pour la signalisation des zones à échantillonner et pour la logistique afin de pouvoir se rendre sur le terrain, pour effectuer les collectes et les observations.

L'étude a été réalisée en deux étapes. Un premier échantillonnage de larves a été conduit au cours de la saison des pluies 2005-2006 ; un second, destiné à compléter la diversité des situations densitaires rencontrées, a été effectué entre janvier et avril 2007 (saison des pluies 2006-2007).

Le protocole suivi est exposé dans les points suivants.

1.2.2. Choix des sites de relevés

Les recherches ont été concentrées au sein de l'aire de reproduction principale du Criquet nomade, zone en arc de cercle, d'une cinquantaine de kilomètres de large, s'étendant grossièrement entre Ankazoabo au nord et la région d'Ampanihy au sud (voir figure 7). Les échantillonnages ont été réalisés en fonction des informations mises à disposition par le CNA (Service de surveillance, PA, ZA) de façon à procéder à des prélèvements de larves dans une gamme de densités aussi large que possible, de moins de une à plus de 150 larves par mètre carré.

1.2.3. Collecte et description des échantillons

Au total 42 échantillons ont été réalisés, totalisant un prélèvement de 1139 larves dont la pigmentation a été décrite en détail. Pour chaque population larvaire échantillonnée (30 larves environ pour chaque échantillon), les renseignements suivants sont notés :

- localité, coordonnées, date
- densité de la population larvaire (larves/m²),
- stade de développement de la larve
- caractéristiques pigmentaires des larves selon une procédure codifiée (Figure 2) :
 - capsule céphalique (teinte de fond, mélanisation),
 - œil composé (stries visibles ou non),

- pronotum (teinte de fond, carène dorsale et faces latérales)
- ébauches alaires (mélanisées ou non)
- fémur postérieur (tache pigmentaire sur la partie distale supposée constituer un des premiers signes de grégarisation).

Chaque larve a été photographiée constituant ainsi une archive photographique très précieuse pour documenter les types pigmentaires et leur grande variabilité en fonction de la densité des populations.

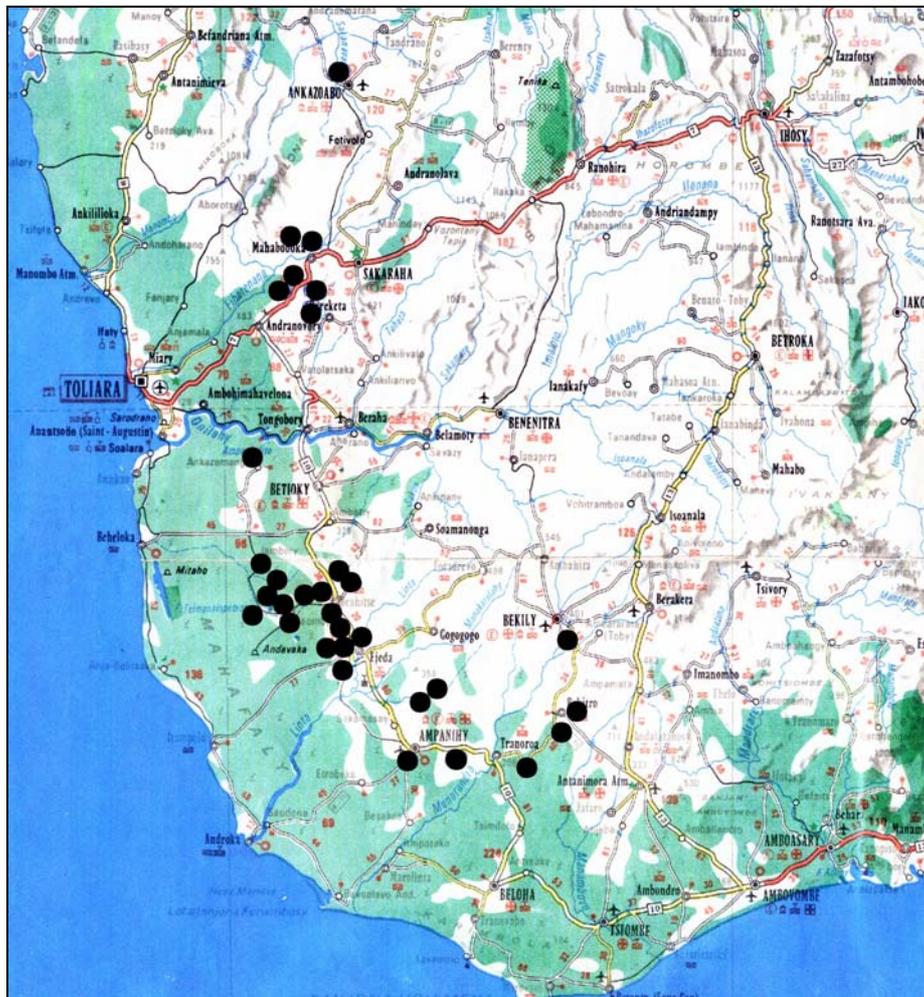


Figure 11. Carte de localisation des sites d'échantillonnage des populations larvaires.

Chaque point noir correspond à un site où a été prélevé un échantillon de larves. Tous ces sites sont localisés dans la zone principale de reproduction du Criquet nomade à Madagascar.

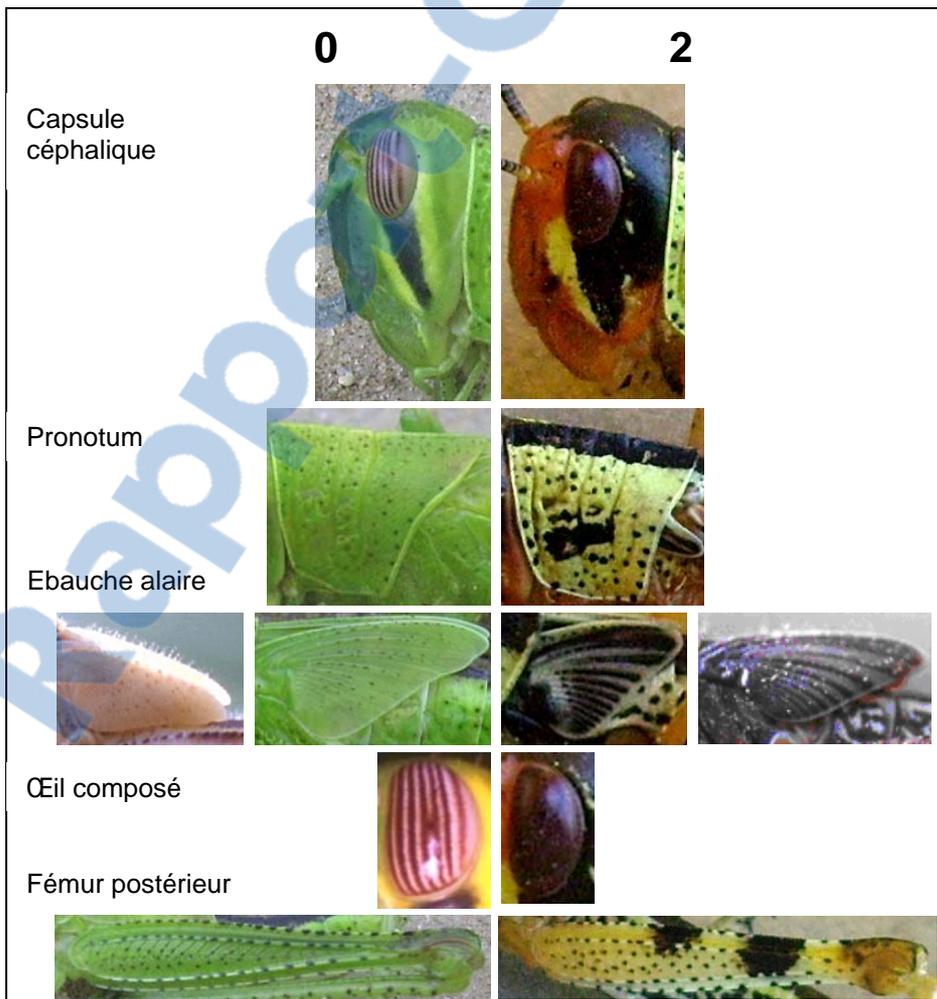
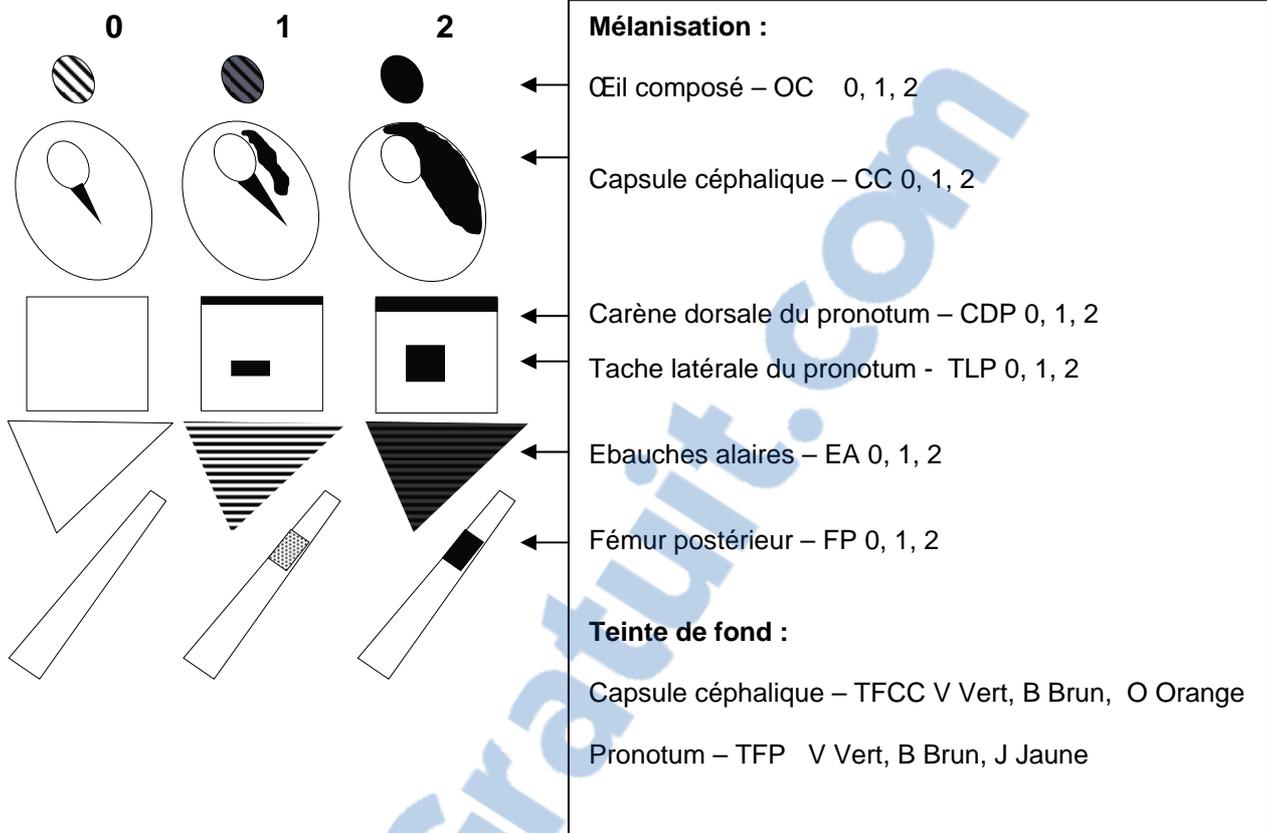


Figure 12. Codification de la pigmentation des larves.

Schémas théoriques (en haut) et illustrations photographiques (en bas) pour les cas extrêmes (0 et 2). La valeur 1 correspond à une situation intermédiaire (voir figure 11).

N° de fiche : _____	Localité : _____	Commune : _____
Observateur: _____	Faritany : _____	Latitude : S _____
Date : _____	Fivondrona : _____	Longitude : E _____

Densité larvaire : _____ /m² (larves diffuses / groupées)

Type de végétation : _____

Hauteur de la végétation : _____ cm Recouvrement au sol : _____ %

Type de sol : _____

N°L	Stade	OC	CC	TFCC	CDP	TLP	TFP	EA	FP
	123456	0 1 2	0 1 2	V B O	0 1 2	0 1 2	V B J	0 1 2	0 1 2
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									
T									
m									

Figure 13. Fiche de notation pour l'étude de la pigmentation larvaire du Criquet nomade.

2. Résultats

2.1. Les informations collectées

Au cours des deux campagnes de collecte de larves réalisées au cours des saisons des pluies 2005-2006 (de mi-novembre 2006 à mi-mai 2007) et 2006-2007 (de janvier à avril 2007), environ un millier de larves (1147) a été collecté et étudié, la pigmentation décrite selon la procédure codifiée exposée précédemment et plusieurs centaines de larves photographiées (environ la moitié). Les échantillons ont été prélevés dans des populations larvaires dont la densité allait de moins de une larve à plus de 150 larves par mètre carré (figure 14). Dans ce dernier cas, il s'agissait de bandes larvaires bien constituées dont la densité pouvait sans doute atteindre plusieurs centaines de larves au mètre carré et ne pouvait donc être estimée d'une manière précise.

Le tableau de données comporte 1147 observations (individus larvaires de divers stades), chaque larve étant décrite par 8 variables pigmentaires. Les divers stades larvaires ont été échantillonnés. On a ainsi collecté et décrit 36, 129, 123, 283, 233 et 343 larves des stades respectivement 1, 2, 3, 4, 5 et 6.

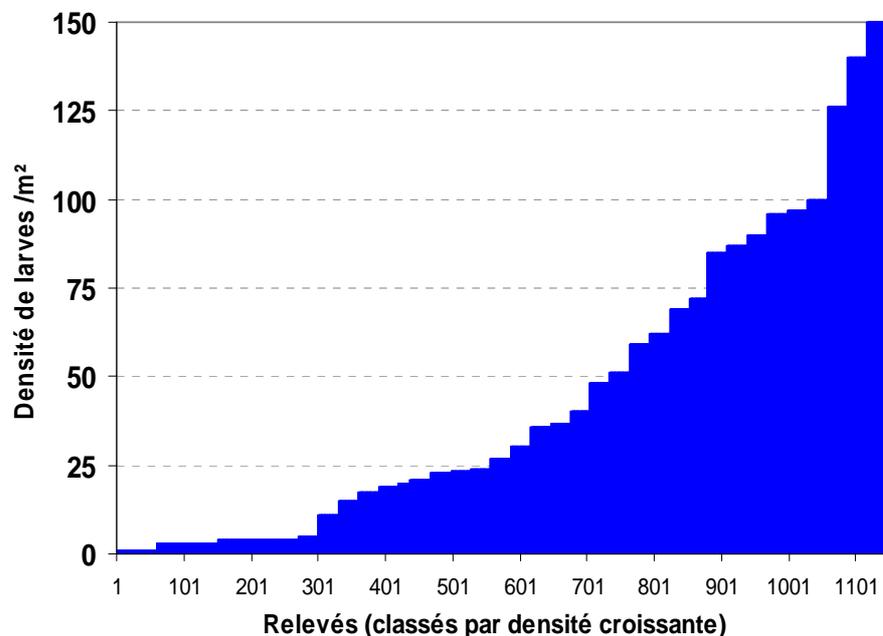


Figure 14. Classement des échantillons de populations larvaires en fonction de la densité de larves.

On notera que l'échantillonnage des larves a été réalisé pour des populations régulièrement distribuées tout au long d'un gradient de densité allant de moins de 1 larve au mètre carré, jusqu'à des populations de forte densité avec 100 larves ou plus au mètre carré, permettant ainsi une bonne étude de la pigmentation depuis les très basses jusqu'aux très fortes densités. On notera que pour la classe 150 larves / m² la densité pouvait être en réalité beaucoup plus forte, de plusieurs centaines de larves par mètre carré, et donc de ce fait non dénombrable précisément.

2.2. L'analyse des données

2.2.1. Analyse factorielle du tableau de données [observations x variables pigmentaires]

Les résultats ont été analysés en utilisant le logiciel XLSTAT d'analyse de données. Le tableau de données du type [observations x variables pigmentaires] a été transformé en un tableau disjonctif sur lequel il a tout d'abord été procédé à une analyse en composante multiple (ACM). Cette analyse a permis d'établir les relations/affinités entre variables pigmentaires, d'une part, entre larves selon leurs caractères pigmentaires, d'autre part. Les résultats de cette analyse, sur le plan des deux premiers axes factoriels, sont figurés sur la figure 15. L'axe 1 totalise à lui seul 82% de l'inertie du nuage de

point. Il oppose l'absence de mélanisation et les teintes vertes, côté négatif, à une mélanisation forte et aux teintes jaune ou orange, côté positif. Il oppose donc, très schématiquement, les individus à caractéristiques solitaires à ceux présentant des caractéristiques grégaires. L'axe 2, avec 5,9% de l'inertie oppose les caractéristiques pigmentaires extrêmes (0 vs 2 pour la mélanisation, V vs O pour la pigmentation de fond) aux valeurs intermédiaires (1 pour la mélanisation avec en particulier FP1, OC1 et CC1). Cet axe signe donc les premières manifestations de grégarisme. Enfin, l'axe 3, avec seulement 2,9% de l'inertie du nuage de points, est entièrement déterminé par les rares individus possédant une teinte de fond brune, qui correspondent très certainement à une variante de pigmentation solitaire.

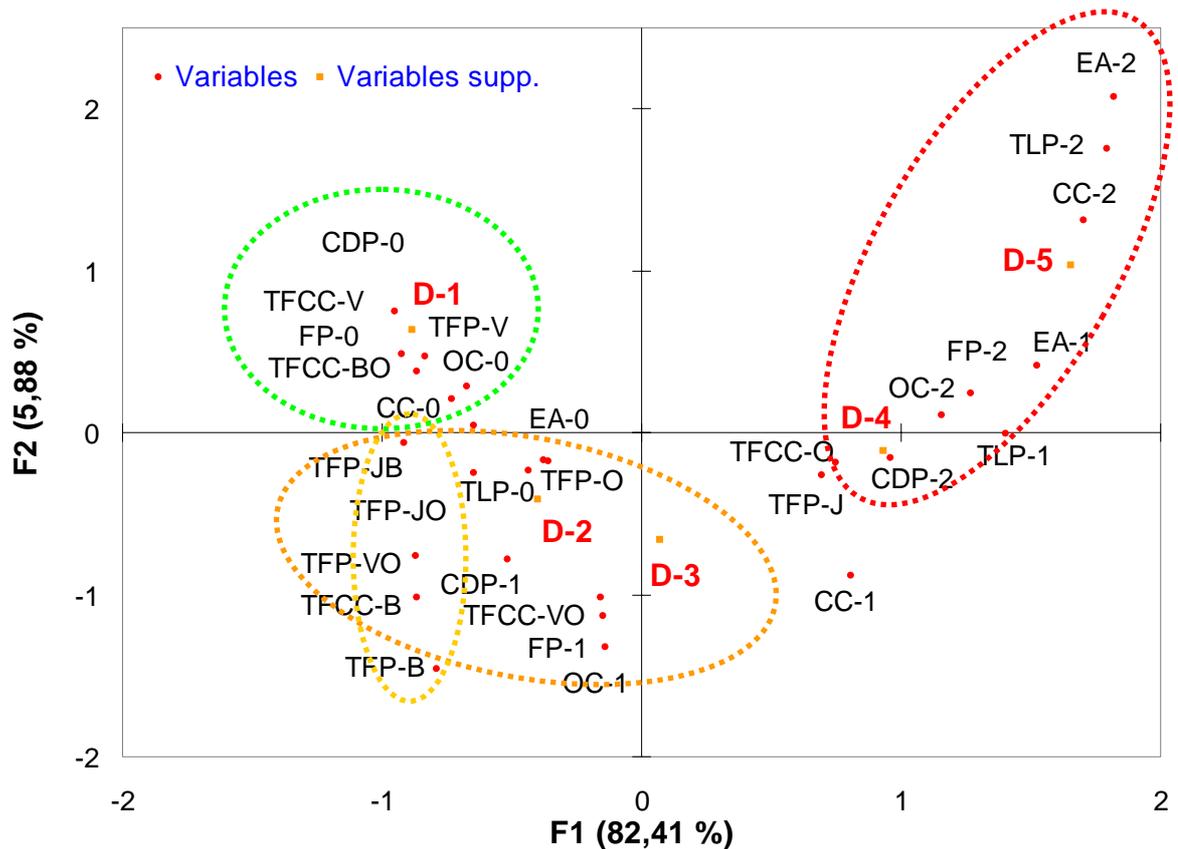


Figure 15. Résultat de l'analyse des correspondances multiples sur le tableau [individus x variables pigmentaires]. Plan des deux premiers axes factoriels.

Variations liées à la pigmentation noire (0, 1 ou 2 selon l'intensité de la mélanisation) : OC, œil composé ; CC, capsule céphalique ; CDP, carène dorsale du pronotum ; TLP, tache latérale du pronotum ; EA, ébauches alaires ; FP, fémur postérieur. Variations liées à la teinte de fond du tégument (V, vert ; B, brun ; O, orange ; J, jaune) : TFCC, capsule céphalique ; TFP, pronotum.

D1 à D5 : densité de la population larvaire ; variables placées, dans l'analyse factorielle, en éléments supplémentaires (D1 < 10, D2 = [10-30[, D3 = [30-70[, D4 = [70-100[, D5 > 100 / m²).

On a ensuite procédé à une classification des individus puis à une classification des variables selon leurs coordonnées sur les 5 premiers axes factoriels de l'analyse précédente :

(1) La classification des variables en fonction de leurs coordonnées factorielles permet tout d'abord de dresser une typologie des variables pigmentaires et de créer des groupes de variables évoluant sensiblement toujours ensemble

(2) La classification des larves (observations) en fonction de leurs coordonnées sur les 5 premiers axes de l'analyse en composantes multiples permet ensuite de créer une typologie des larves, c'est-à-dire de créer des classes d'individus appartenant à un même type pigmentaire, chacun de ces types pigmentaires pouvant être caractérisé par quelques variables et modalités de variables clés. Ces types pigmentaires peuvent être mis en relation avec la densité des populations larvaires et rattachés à l'un ou l'autre des pôles phasaires solitaire, transiens et grégaire.

2.2.2. La classification des variables (caractères pigmentaires) en fonction de leurs coordonnées factorielles

Les résultats de la classification des variables selon leurs coordonnées factorielles sont figurés dans les figures 6 et 7. Les différentes variables sont regroupées en 15 classes (C1 à C15 sur la figure 7). Ces 15 classes sont chacune constituées de plusieurs modalités de variables pigmentaires (voir tableau 1). Chaque classe regroupe les variables évoluant sensiblement toujours ensemble. Il en va ainsi, à titre d'exemple, de TLP-2 et EA-2 (tache latérale du pronotum et ébauches alaires fortement mélanisées) constituant la classe 11, ou de TFCC-O, CDP-2 et TFP-J (teinte de fond de la capsule céphalique orange, carène dorsale du pronotum fortement mélanisée et teinte de fond du pronotum jaune) constituant la classe 6.

Ces classes peuvent, par facilité et en fonction de leurs affinités, être regroupées en un nombre plus limité de classes en ne retenant que les nœuds les plus élevés de la classification. Sept classes de variables ont ainsi été finalement retenues : 2 pour les variables caractérisant les solitaires (qu'ils soient verts ou bruns), une pour les variables caractérisant les larves grégaires (mélanisation forte et teinte orange) et 4 pour les variables caractérisant des larves à pigmentation intermédiaire rattachées à la phase transiens (tableau 2).

Tableau 1. Les classes de variables pigmentaires (15 classes).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
OC-2	OC-0	OC-1	CC-1	CC-2	TFCC-O	TFCC-V	TFCC-VO	TFCC-B	TFCC-BO	TLP-2	TFP-B	TFP-JO	TFP-VO	TFP-JB
TLP-1	CC-0	FP-1			CDP-2	CDP-0	CDP-1			EA-2		TFP-O		
EA-1	TLP-0				TFP-J	TFP-V								
FP-2	EA-0					FP-0								

Tableau 2. Les classes de variables pigmentaires (7 classes).

Solitaires verts		Solitaires bruns		Transiens 1		Transiens 2		Transiens 3		Transiens 4		Grégaires		
2	7	9	12	14	15	10	13	3	8	1	4	6	5	11
OC-0	TFCC-V	TFC-C-B	TFP-B	TFP-VO	TFP-JB	TFCC-BO	TFP-JO	OC-1	TFCC-VO	OC-2	CC-1	TFCC-O	CC-2	TLP-2
CC-0	CDP-0						TFP-O	FP-1	CDP-1	TLP-1		CDP-2		EA-2
TLP-0	TFP-V									EA-1		TFP-J		
EA-0	FP-0									FP-2				

NB. Les variables sont ici regroupées en 7 classes en fonction de leurs affinités (on a gardé pour mémoire le détail des 15 classes d'origine). Une dénomination a été affectée à chaque classe selon quelles sont caractéristiques, plus ou moins, des phases solitaire, grégaire ou transiens. Les classes sont ici dans un ordre allant du pôle solitaire au pôle grégaire.

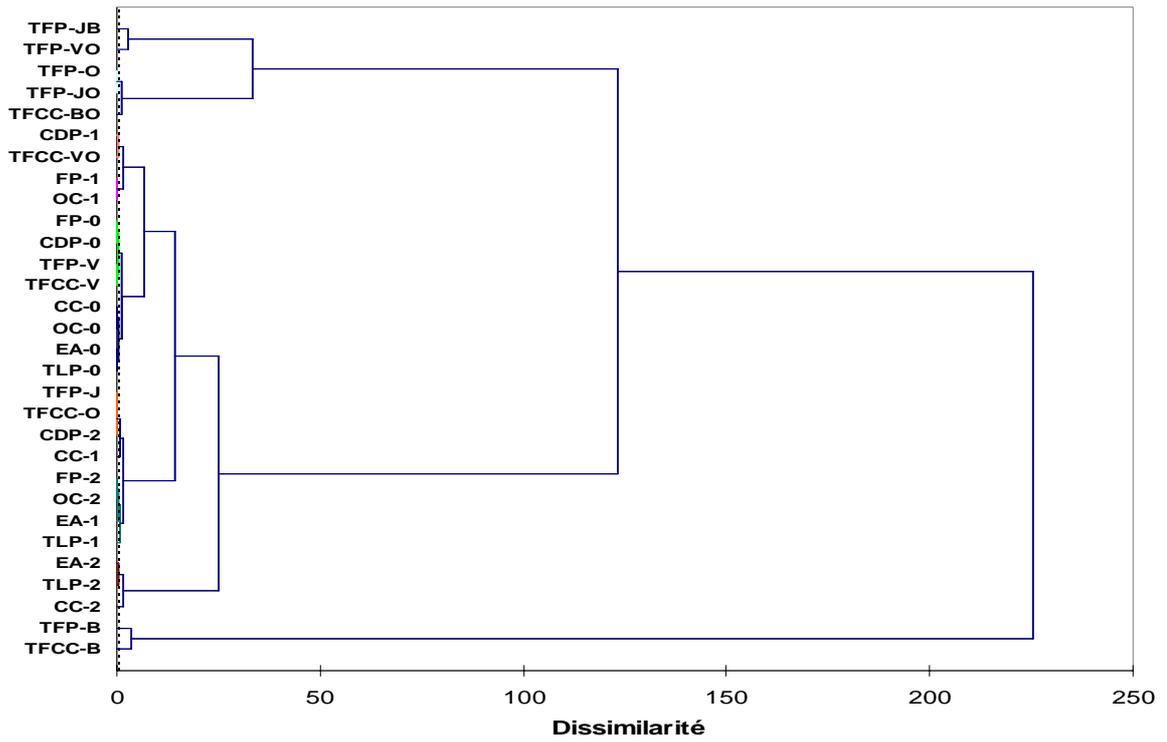


Figure 16. Résultat de la classification des variables selon leurs coordonnées factorielles sur les 5 premiers axes résultant de l'analyse du tableau [individus x variables pigmentaires].

NB. Pour la codification des variables pigmentaires, voir figures 12 et 15.

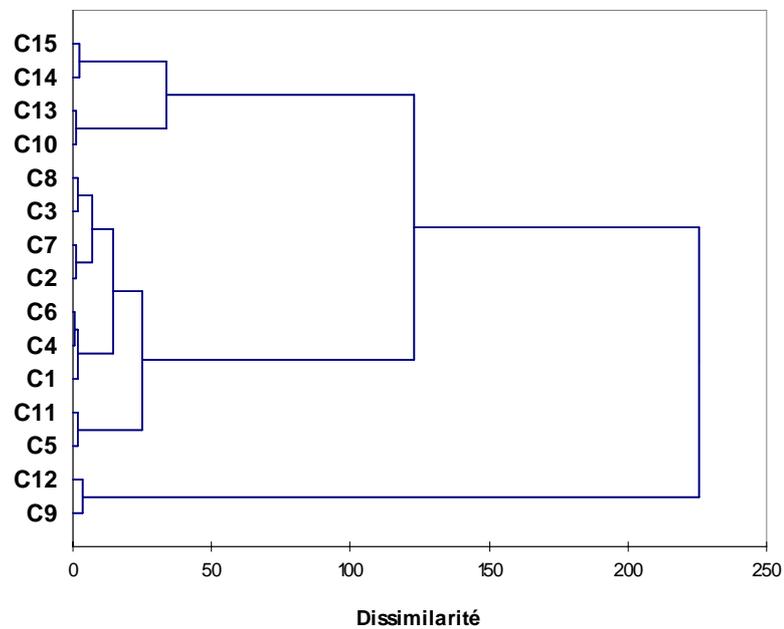


Figure 17. Les 15 classes de variables pigmentaires résultant de l'analyse du tableau [individus x variables pigmentaires].

2.2.3. La classification des observations (individus larvaires) en fonction de leurs coordonnées factorielles

Les **individus larvaires** ont, par ailleurs, été également classés selon leurs coordonnées sur les 5 premiers axes de l'analyse des correspondances. Quinze classes d'individus ont été ainsi distinguées (figure 8).

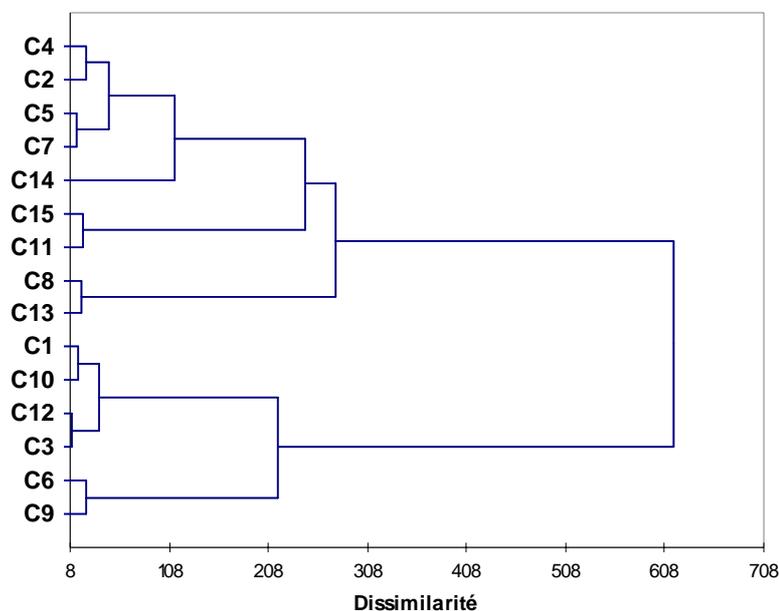


Figure 18. Les 15 classes de larves résultant de l'analyse du tableau [individus x variables pigmentaires].

2.3. La typologie des larves du Criquet nomade

Les analyses précédentes nous montrent que l'on peut aboutir à une typologie des larves et à la création de classes d'individus appartenant à un même type pigmentaire.

Ces types pigmentaires peuvent :

- tout d'abord être mis en relation avec la densité de la population larvaire (voir figure) ;
- ensuite être définis en fonction d'un ensemble de modalités de variables pigmentaires ;
- enfin regroupés en un nombre plus limité de classes afin d'aboutir à des types pigmentaires pouvant facilement être utilisés par le CNA et les prospecteurs (les 15 classes initiales, dans un souci de simplification, ont été regroupées en 5 classes).

2.3.1. Relation entre types pigmentaires et densité de la population larvaire

Pour chaque classe de larves on a déterminé l'effectif observé en fonction de la densité de la population larvaire. Les différentes classes de larves ont ensuite été ordonnées, depuis les classes pigmentaires rencontrées essentiellement dans les populations de faible densité jusqu'à celle présentes dans les populations de forte densité et les bandes larvaires (tableau 4). On observe alors un gradient régulier des divers types pigmentaires, depuis les classes 15, 8 et 13 caractéristiques des populations de basse densité et représentant des types solitaires (tout spécialement la classe 13 la

plus abondante), jusqu'aux classes 6 et 9 que l'on trouve dans les populations où la densité est supérieure à 60 larves / m², plus généralement dans celles où la densité excède 100 larves / m², et représentant des individus de type grégaire. Entre les deux, les 9 autres classes correspondent à des situations intermédiaires, donc à des larves de type transiens. Chaque classe larvaire n'est pas associée à une densité précise, mais sa fréquence augmente puis décroît régulièrement avec la densité. Ainsi, la classe 5 est présente, mais en faible proportion (2 larves) pour les densités inférieures à 10 larves / m² ; elle est plus abondante (27 larves) pour des densités comprises entre 20 et 30 [larves / m², puis elle décroît régulièrement et ce type de larves n'est plus présent pour des densités supérieures à 100 larves / m².

La figure 9 représente pour chaque type pigmentaire donné (de 1 à 15) les différentes classes de densité (en %) où on le rencontre.

Inversement, la figure 10 représente, pour chaque classe de densité, les différents types pigmentaires que l'on est susceptible d'y rencontrer.

Ces deux figures constituent une représentation très visuelle du gradient pigmentaire entre les basses et les fortes densités larvaires.

Il a donc, comme on pouvait s'y attendre, une évolution pigmentaire nette entre les populations larvaires de faible et de forte densité. Cependant, cette évolution est ici suivie précisément, les larves sont regroupées en classes en fonction de leurs caractéristiques pigmentaires et chaque classe pigmentaire est affectée à une gamme donnée de densités larvaires. Il est maintenant possible de caractériser chaque classe de larve en fonction des variables pigmentaires les plus significatives.

Tableau 3. Répartition des 15 classes pigmentaires de larves en fonction de la densité de la population larvaire.

Densité /m ²	Classes de larves															
	15	14	13	8	4	5	2	7	11	12	3	1	10	6	9	
< 10	4	7	221	42	24	2										
10-20 [16	28	12	21	12	17	3		5	5					
20-30 [30	11	19	27	33	21	1	14	11					
30-40 [15	4	8	15	14	11		7	8	5	3			
40-50 [4	5	4	13	11	6		5	4	5				
50-60 [3	2	6	13	12	2	2		16	4				
60-70 [4		6	16	3	3	3	5	9	7	2			2
70-80 [2	1	3	3	1			5	7		1		2
80-90 [3	1	2	8	5	5		2	12	12	3	4		3
90-100 [2	1	2	2		6	17	23	18	10		7
100-150 [1	2	19	29	25		13
> 150												1	2	13		14

Nombre de larves de chaque classe pigmentaire observées pour une classe de densité larvaire donnée.

NB. Voir également figures 9 et 10.

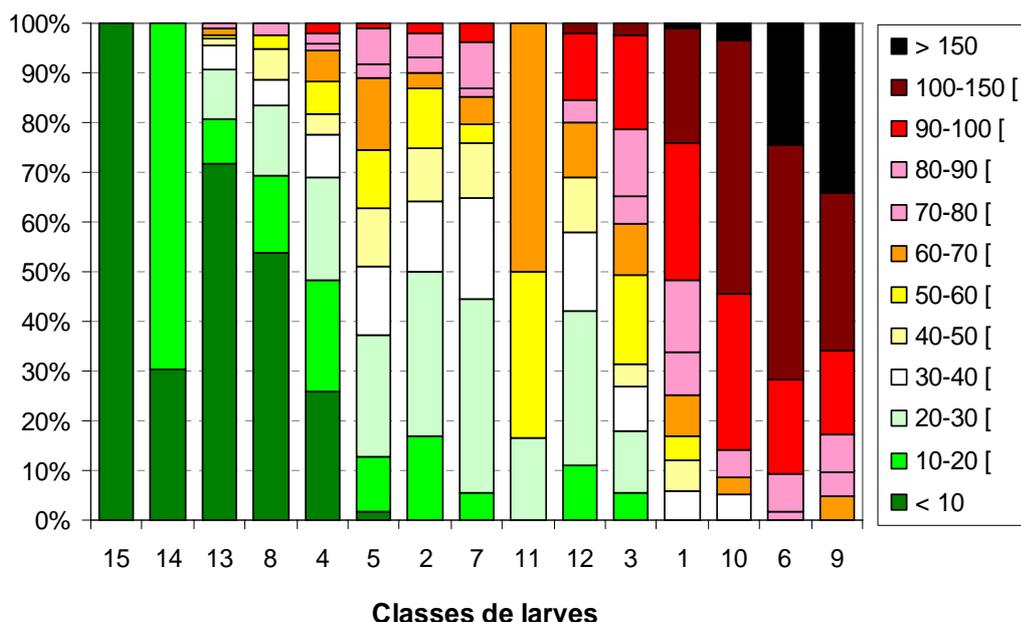


Figure 19. Pour chaque classe pigmentaire, fréquence d'apparition dans les différentes classes de densité larvaire.

A titre d'exemple, la classe pigmentaire 13 est rencontrée à 72% pour des densités inférieures à 10 larves / m², à 9% pour des densités comprises entre 10 et 20[, et à 10% pour des densités comprises entre 20 et 30[larves / m² (les 10% restant pour des densités supérieures). Inversement, la classe 9 est rencontrée à 32 et 34% pour des densités respectivement de 100-150[et > 150 larves / m² ; 34% sont observés pour des densités comprises entre 60 et 100[/ m².

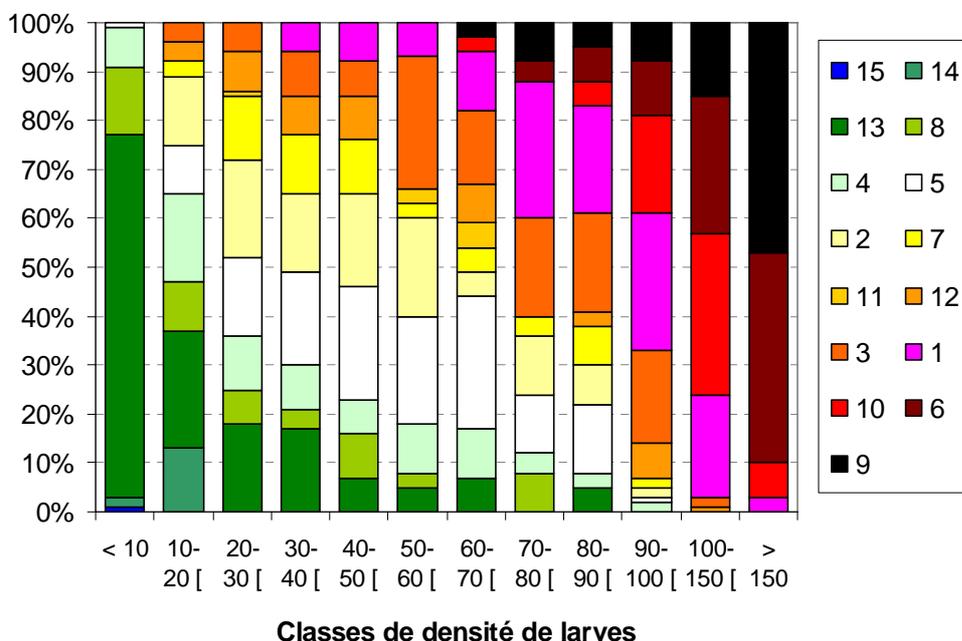


Figure 20. Pourcentage des divers types pigmentaires dans chaque classe de densité larvaire.

Classes de larves : 1 à 15. A titre d'exemple, pour les faibles densités (> 10 / m²) on trouve 74% de larves appartenant à la classe 13, et respectivement 1, 2, 14 8 et % de larves appartenant aux classes 15, 14, 8, 4 et 5. Pour les fortes densités (> 150 / m²) on trouve 43 et 47 % de larves appartenant aux types pigmentaires 6 et 9 et quelques larves - 3 et 7% - appartenant aux types 1 et 10.

2.3.2. Description des types pigmentaires

Le tableau 4 donne le pourcentage de chaque modalité de variable dans chacune des classes pigmentaires de larves. Les classes sont agencées, de la gauche vers la droite, selon un gradient d'occurrence des densités les plus faibles vers les densités les plus élevées, donc des types les plus solitaires vers les types les plus grégaires.

On constate que certaines variables évoluent très précocement et peuvent ainsi marquer les premiers signes de transformation phasaire. Ainsi, la tache pigmentaire noire sur le fémur postérieur (**tache fémorale**) apparaît, faiblement marquée (FP1) de la classe 4 à la classe 11. Elle devient nettement marquée (FP2) à partir de la classe 12. D'autres variables ne se modifient que pour des densités beaucoup plus élevées et vont donc signer des étapes plus avancées du processus de transformation phasaire. Ainsi, les **ébauches alaires** n'acquièrent une mélanisation significative (EA1) qu'à partir de la classe 3, et une mélanisation importante pour les classes 6 et 9 rencontrées dans les populations de très forte densité ($> 100 / m^2$). Il en va de même de la **tache latérale du pronotum** qui ne commence à apparaître qu'au niveau de la classe 3 (TLP1) et devient bien marquée dans les classes 10, 6 et 9 (TLP2). La mélanisation de la **capsule céphalique** est marquée dès la classe 5 (CC1) et devient très forte (CC2) à partir de la classe 10.

Le tableau 5 montre l'évolution des différentes variables pigmentaires en fonction de la densité de la population larvaire. On constate bien que les modifications pigmentaires liées à l'augmentation des densités n'apparaissent pas en même temps sur les différentes parties du corps de l'insecte. A mesure de l'augmentation de la densité larvaire, les caractéristiques pigmentaires évoluent progressivement, certaines variables réagissant plus précocement que d'autres et pouvant donc être considérées comme indicatrices des premiers signes de grégarisation.

- Les **stries oculaires** sont toujours visibles chez la moitié des larves prélevées entre 30-69/m². Les yeux ne s'obscurcissent pour la majorité des individus qu'à la densité de 70-100[/m².
- La mélanisation de la **capsule céphalique**, amorcée dès 10-30[/m², est surtout nette entre - 70-99/m².
- La **teinte de fond de la capsule céphalique** est verte pour la majorité des larves de très faibles densités et orangé pour le reste. C'est entre 30-70[/m² que la tendance s'inverse.
- La mélanisation de la **carène dorsale du pronotum** apparaît déjà dès 10-30[/m², et la moitié des larves est fortement marquée pour les densités de 30-70[/m².
- Inversement, la **tache latérale du pronotum** n'est vraiment marquée que chez 1/3 des larves de fortes densités à 70-100[/m². Elle devient marquée fortement chez toutes les larves pour les densités supérieures à 100/m².
- La **teinte de fond du pronotum**, majoritairement verte chez les très faibles densités, devient jaune chez une majorité de larves dès 10-30[/m².
- Le noircissement des nervures des **ébauches alaires** intervient tardivement. Il n'est remarqué chez 1/3 des individus qu'à partir des fortes densités 70-100[/m². Au dessus de 100/m² toutes les larves ont des ébauches alaires fortement mélanisées.
- Par contre, la **tache fémorale** apparaît dès 10-30[larves par mètre carré et gagne la moitié des larves entre 30-70[/m². Elle est présente et fortement marquée chez toutes les larves en forte densité ($> 100/m^2$).

En résumé, c'est dès les densités supérieures à 10 larves au mètre carré (classe 10-30[/m²) que l'on voit nettement apparaître les premières modifications de pigmentation liées à la phase (même si ce seuil doit varier en fonction du stade larvaire, mais il n'a pas été possible ici de prendre ce paramètre en compte). Ces modifications concernent tout d'abord la carène dorsale du pronotum (CDP), les yeux composés (OC), la tache fémorale (FP) et, dans une moindre mesure, la capsule céphalique (CC). C'est à partir des densités supérieures à 100/m² que la mélanisation est bien marquée pour toutes les variables et sur tous les individus (OC, CDP, TLP, EA, FP égal à 2 dans presque 100% des cas). On note, par ailleurs, un jaunissement progressif de la teinte de fond du pronotum (TFP) passant du vert au jaune des basses aux fortes densités, ainsi que de la teinte de fond de la capsule céphalique (TFCC) qui passe du vert à l'orangé.

Tableau 4. Pourcentage de chaque modalité de variable dans chacune des classes pigmentaires de larves.

Variables	Classes de larves														
	15	14	13	8	4	5	2	7	11	12	3	1	10	6	9
OC 0	100	96	100	93	93	38	57	0	67	36	8	1	0	0	0
OC 1	0	4	0	6	6	20	32	100	33	0	3	0	0	0	0
OC 2	0	0	0	1	1	42	12	0	0	64	89	99	100	100	100
CC 0	100	100	100	100	97	44	97	67	83	71	9	0	0	0	0
CC 1	0	0	0	0	3	56	3	33	17	18	91	100	5	2	0
CC 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	95	100	100
TFCC V	0	9	100	43	1	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0
TFCC B	100	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
TFCC VO	0	17	0	19	30	14	17	26	0	9	17	0	0	0	0
TFCC O	0	74	0	38	69	86	83	74	0	80	83	100	100	100	100
CDP 0	50	35	100	65	0	0	3	0	66	0	0	0	0	0	0
CDP 1	50	61	0	35	100	16	78	37	17	7	0	1	0	0	0
CDP 2	0	4	0	0	0	84	19	63	17	93	100	99	100	100	100
TLP 0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	82	30	7	0	0
TLP 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	70	5	13	0
TLP 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	88	87	100
TFP V	25	0	100	49	11	5	99	13	0	16	7	1	0	0	0
TFP B	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
TFP VO	25	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TFP O	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TFP JO	0	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TFP J	50	21	0	51	89	95	1	87	0	84	93	99	100	100	100
EA 0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	96	83	37	18	0	0
EA 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	17	63	82	15	0
EA 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	85	100
FP 0	100	100	100	98	64	7	8	0	50	29	0	0	0	0	0
FP 1	0	0	0	2	36	79	88	100	50	2	11	0	0	1	0
FP 2	0	0	0	0	0	14	4	0	0	69	89	100	100	100	100
Effectif	4	23	310	79	93	110	100	54	6	45	89	83	57	53	41

Variables liées à la pigmentation noire (0, 1 ou 2 selon l'intensité de la mélanisation) : OC, œil composé ; CC, capsule céphalique ; CDP, carène dorsale du pronotum ; TLP, tache latérale du pronotum ; EA, ébauches alaires ; FP, fémur postérieur. Variables liées à la teinte de fond du tégument (V, vert ; B, brun ; O, orange ; J, jaune) : TFCC, capsule céphalique ; TFP, pronotum.

Les classes de larves sont ordonnées selon un axe allant des solitaires (à gauche) aux grégaires (à droite).

Tableau 5. Pourcentage de chaque modalité de variable dans chacune des classes de densité larvaire.

Variables	Classes de densité larvaire (/ m ²)				
	< 10	10 - 29	30 - 69	70 - 99	> 100
OC 0	100	62	48	10	0
OC 1	0	21	19	5	0
OC 2	0	17	33	85	100
CC 0	100	82	58	16	0
CC 1	0	18	39	33	9
CC 2	0	0	4	51	91
TFCC V	77	43	27	7	0
TFCC B	2	0	0	0	0
TFCC VO	0	13	13	1	0
TFCC O	18	44	60	82	100
CDP 0	90	22	26	3	0
CDP 1	10	44	73	8	0
CDP 2	0	34	46	89	100
TLP 0	100	100	91	35	0
TLP 1	0	0	7	35	1
TLP 2	0	0	2	30	99
TFP V	79	44	33	17	0
TFP B					
TFP VO					
TFP O					
TFP JO	0	4	0	0	0
TFP J	21	52	67	83	100
EA 0	100	100	82	47	1
EA 1	0	0	18	30	0
EA 2	0	0	0	23	99
FP 0	100	53	21	11	0
FP 1	0	36	45	17	0
FP 2	0	11	34	72	100

Variables liées à la pigmentation noire (0, 1 ou 2 selon l'intensité de la mélanisation) : OC, œil composé ; CC, capsule céphalique ; CDP, carène dorsale du pronotum ; TLP, tache latérale du pronotum ; EA, ébauches alaires ; FP, fémur postérieur. Variables liées à la teinte de fond du tégument (V, vert ; B, brun ; O, orange ; J, jaune) : TFCC, capsule céphalique ; TFP, pronotum.

2.3.3. Les classes de pigmentation larvaire pouvant être utilisées pour décrire, dans la pratique, la phase des individus

Sur la base des analyses précédentes on constate que les solitaires se distinguent aisément des grégaires. Les larves solitaires sont de couleur typiquement verte¹. La teinte de fond du corps peut aussi être jaune ou orange mais pratiquement sans aucune pigmentation noire. Inversement, les grégaires sont tous uniformément colorés et fortement mélanisés sur de nombreuses parties du corps. Entre ces deux états très contrastés, solitaires et grégaires, se rencontre une gamme d'individus intermédiaires – les transiens - où apparaissent progressivement, en fonction de la densité, des modifications pigmentaires de plus en plus marquées.

Afin d'aboutir à une classification pratique, d'usage facile pour les prospecteurs du CNA, les 15 classes pigmentaires précédentes (tableau 4) ont été regroupées en 4 classes pigmentaires de larves : solitaire, solitario-transiens, transiens et grégaire (en abrégé : S, ST, T, G). Pour aboutir à ce résultat, les regroupements suivants ont été effectués sur la base des ressemblances entre classes telles qu'elles ressortent de l'arborescence et de la figure 8 :

- Classes 15, 14, 13, 8 et 11 : classes qui sont proches dans la classification et les seules présentes dans les populations de basse densité (< 10 / m²). On peut considérer qu'elles rassemblent les populations pouvant être qualifiées de solitaires.
- Classes 6 et 9 : classes qui sont quasi les seules présentes dans les populations de très forte densité (> 100 / m²) et dont on peut considérer qu'elle représentent les populations de types grégaires.
- Classes 4, 2, 5 et 7 : classes relativement proches dans l'arborescence et majoritaires dans les populations de densité moyenne (10-70[/ m²). Ces classes regroupent les populations solitario-transiens.
- Classes 12, 3, 1 et 10 : classes également proches dans la classification et majoritaires dans des populations de plus forte densité que la précédente (70-100[/ m²). cette classe regroupe les populations transiens.

Tableau 6. Résumé des caractères pigmentaires des 4 classes principales de larves : solitaires, solitario-transiens, transiens et grégaires.

Critères pigmentaires		Phase			
		Solitaires	Solitario – transiens	Transiens	Grégaires
Œil composé	OC	0	0 - 1 - 2	1 - 2	2
Capsule céphalique	CC	0	0 - 1	0 - 1	2
Teinte de fond capsule céphalique	TFCC	Vert / brun	Vert, vert-orangé, jaune ou orangé	Orangé	Orangé
Carène dorsale du pronotum	CDP	0 - 1	1 - 2	2	2
Tache latérale du pronotum	TLP	0	0	0 - 1 - 2	2
Teinte de fond du pronotum	TFP	Vert ou jaune	Vert ou jaune	Jaune	Jaune
Ebauches alaires	EA	0	0	(0) - 1	2
Tache fémorale	FP	0	1	2	2

NB. Les cases en jaune soulignent les caractères pigmentaires essentiels permettant de caractériser les différentes catégories phasaires de larves et qui se modifient significativement d'une catégorie phasaire à la suivante.

¹ Les rares individus de teinte générale brun clair (4 en classe 15 et 6 en classe 11) doivent être considérés comme des solitaires dans le cadre d'un polychromatisme vert brun classique. Cependant, ils ont été trouvés – au moins pour la classe 11 – à des densités de population assez élevées, de l'ordre de 20 à 69 larves / m².

Les fiches ici présentées (Figure 11) fournissent la description de ces 4 classes pigmentaires - solitaires, solitaro-transiens, transiens et grégaires – et devraient permettre au CNA, et aux prospecteurs en particulier, de noter la phase des larves d'une manière beaucoup plus fiable que par le passé. Ces fiches devraient également être intégrées aux outils de formation permanente du CNA.

Figure 21. Fiches descriptives des 4 classes principales de larves : solitaires, solitaro-transiens, transiens et grégaires.

(pages suivantes)

Solitaires généralement trouvés dans les population de densité < 10 / m²

Caractère	Code	Commentaires	Valeur
1 Couleur du corps		Vert dans la grande majorité des cas ; quelques individus bruns, mais aussi quelques individus jaune ou légèrement orangé	
2 Antennes		Peu mélanisées (une seule face de l'antenne)	
3 Stries oculaires	OC	Bien visibles. Pas d'obscurcissement de l'oeil	0
5 Capsule céphalique mélanisée	CC	Pas de mélanisation sur le vertex (sommet de la tête). Seule tache noire : la bande sous-oculaire	0
4 Teinte de la capsule céphalique	TFCC	Vert dans la majorité des cas. Quelques larves brunes. Nuances orangées chez certaines larves.	Vert / brun / orange
7 Carène dorsale du pronotum	CDP	Légère mélanisation possible	0 - 1
8 Tache latérale du pronotum	TLP	Absente	0
6 Couleur du pronotum	TFP	Vert dans la majorité des cas	Vert ou jaune
9 Nervures des ébauches alaires	EA	Pas de mélanisation sur les ébauches alaires	0
10 Tache noire sur le fémur postérieur	FP	Absente	0
11 Pigmentation segments abdominaux		Mélanisation discrète. Bande Quelques points	
12 Couleur des tarsi		Couleur du corps	



Stade 3 / OC 0 / CC 0 / TFCC V / CDP 0 / TLP 0 / TFP V / EA 0 / FP 0



Stade 5 / OC 0 / CC 0 / TFCC V / CDP 0 / TLP 0 / TFP V / EA 0 / FP 0



Stade 6 / OC 0 / CC 0 / TFCC V / CDP 0 / TLP 0 / TFP B / EA 0 / FP 0



Stade 6 / OC 0 / CC 0 / TFCC B / CDP 0 / TLP 0 / TFP B / EA 0 / FP 0

Solitars-transiens généralement trouvés dans les population de densité [10 – 70] / m²

Caractère	Code	Commentaires	Valeur
1 Couleur du corps		Vert, brun, jaune ou orangé	
2 Antennes		Noircissement plus important	
3 Stries oculaires	OC	Variable, souvent moins visibles, mais caractère hétérogène au sein de cette catégorie	0 - 1 - 2
5 Capsule céphalique mélanisée	CC	Début de mélanisation chez la plupart des individus	0 - 1
4 Teinte de la capsule céphalique	TFCC	Généralement vert-orangé à orangé. Aucun individu vert ou brun	Vert-orangé ou orangé
7 Carène dorsale du pronotum	CDP	Toujours mélanisée, mais d'une manière plus ou moins intense	1 - 2
8 Tache latérale du pronotum	TLP	Absente chez tous les individus	0
6 Couleur du pronotum	TFP	Jaune (en majorité) ou verte	Vert ou jaune
9 Nervures des ébauches alaires	EA	Non mélanisées chez tous les individus	0
10 Tache noire sur le fémur postérieur	FP	Faiblement marquée (1), mais nette. L'apparition de cette tache fémorale marque bien le passage des solitaires aux solitars-transiens	1
11 Pigmentation des segments abdominaux		De plus en plus importante	
12 Couleur des tarsi		Début de mélanisation	



Stade 4 / OC 0 / CC 0 / TFCC O / CDP 2 / TLP 0 / TFP JO / EA 0 / FP 0



Stade 4 / OC 0 / CC 0 / TFCC J / CDP 2 / TLP 0 / TFP JO / EA 0 / FP 0



Stade 6 / OC 1 / CC 1 / TFCC O / CDP 1 / TLP 0 / TFP J / EA 0 / FP 1



Stade 5 / OC 1 / CC 1 / TFCC V / CDP 2 / TLP 0 / TFP V / EA 0 / FP 1

Transiens généralement trouvés dans les population de densité [70 – 100] / m²

	Caractère	Code	Commentaires	Valeur
1	Couleur du corps		Jaune et orangé largement dominant Quelques rares larves verdâtre	
2	Antennes		De plus en plus noires	
3	Stries oculaires	OC	Presque non visibles, masquées par le noircissement général de l'oeil	1 - 2
5	Capsule céphalique mélanisée	CC	Pigmentation noire plus développée	0 - 1
4	Teinte de la capsule céphalique	TFCC	Très généralement orangé	Orangé
7	Carène dorsale du pronotum	CDP	Bien soulignée de noir	2
8	Tache latérale du pronotum	TLP	Présente ou non selon les individus et avec une intensité variable	0 - 1 - 2
6	Couleur du pronotum	TFP	Jaune pour la grande majorité des individus	Jaune
9	Nervures des ébauches alaires	EA	Commencent à se marquer de noir, mais chez certains individus seulement	0 - 1
10	Tache noire sur le fémur postérieur	FP	Bien développée chez tous les individus	2
11	Pigmentation segments abdominaux		De plus en plus sombre	
12	Couleur des tarse		Mélanisation plus accentuée	



Stade 3 : OC 1 / CC 1 / TFCC 0 / CDP 2 / TLP 0 / TFP J / EA 0 / FP 2



Stade 4 / OC 2 / CC 1 / TFCC 0 / CDP 2 / TLP 1 / TFP J / EA 1 / FP 2



Stade 4 / OC 2 / CC 1 / TFCC 0 / CDP 2 / TLP 1 / TFP J / EA 0 / FP 2



Stade 6 / OC 1 / CC 1 / TFCC 0 / CDP 2 / TLP 1 / TFP J / EA 0 / FP 2

Grégaires généralement trouvés dans les population de densité > 100 / m²

	Caractère	Code	Commentaires	Valeur
1	Couleur du corps		Jaune et orangé, plus de larves verdâtres	
2	Antennes		Noires	
3	Stries oculaires	OC	Non visibles	2
5	Capsule céphalique mélanisée	CC	Presque tout le vertex et les joues	2
4	Teinte de la capsule céphalique	TFCC	Orangé	Orangé
7	Carène dorsale du pronotum	CDP	Fortement marquée de noir	2
8	Tache latérale du pronotum	TLP	Bien marquée en général	2
6	Couleur du pronotum	TFP	Jaune	Jaune
9	Nervures des ébauches alaires	EA	Bien soulignées de noir	2
10	Tache noire sur le fémur postérieur	FP	Bien développée	2
11	Pigmentation segments abdominaux		Densément marquée de noir	
12	Couleur des tarsi		Noirs	



Stade 4 / OC 2 / CC 2 / TFCC O / CDP 2 / TLP 2 / TFP J / EA 2 / FP 2



Stade 4 / OC 2 / CC2 / TFCC O / CDP 2 / TLP 1 / TFP J / EA 2 / FP 2



Stade 4 / OC 2 / CC2 / TFCC O / CDP 2 / TLP2 / TFP J / EA 1 / FP 2



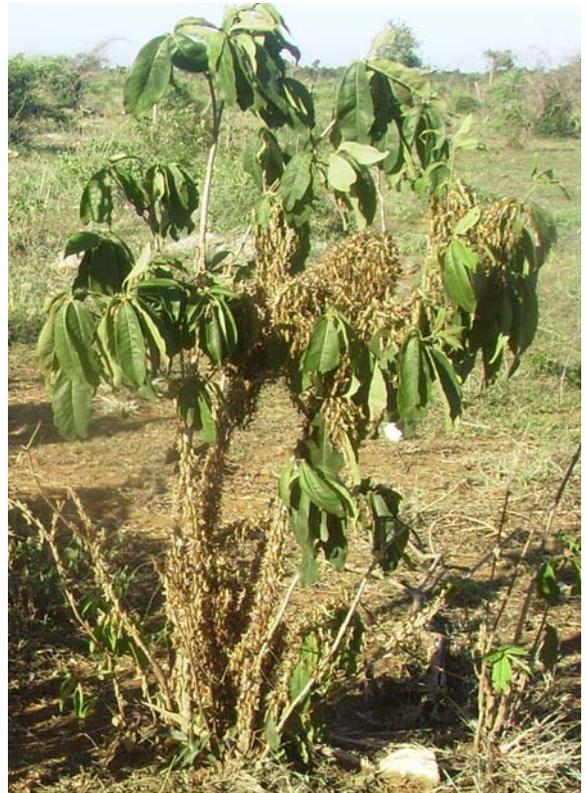
Stade 6 / OC 2 / CC 2 / TFCC O / CDP 2 / TLP 2 / TFP J / EA 2 / FP 2



Figure 22. Bande larvaire de criquet nomade observée le 2 février 2008 dans les clairières du plateau Mahafaly (photos. A. Chamouine, CIRAD).

Vue générale en haut, divers détails en bas.

Toute la végétation de couleur orangé est couverte de larves de criquet nomade. La densité de larves est telle qu'elle est impossible à évaluer avec précision. Dans le cadre de la présente étude, une telle situation a été rangée dans la catégorie des densités supérieures à 150/m². Il est évident que par endroit, tout spécialement lorsque les larves peuvent se répartir comme ici dans une végétation haute et sur les arbustes, la densité doit localement atteindre plus centaines, voire plusieurs milliers de larves par mètre carré.



Discussion et conclusions

La coloration des larves du Criquet nomade, variant avec la densité, donne de précieuses indications sur l'état phasaire d'une population. Le criquet nomade étant une espèce d'importance économique majeure, tout spécialement en Afrique, diverses données étaient naturellement d'ores et déjà disponibles dans la littérature. Ainsi, Michelmore et Allan (1934) ont décrit avec beaucoup de détails les différences de couleur des larves grégaires. Ils ont également étudié les changements de couleur qui font suite à la dégrégarisation et décrits les individus *transiens dissocians* (le premier signe en est la réduction de la mélanisation céphalique, le ternissement des couleurs marron orange et une légère diminution de la tache pronotale). Faure (1932, 1935) a aussi décrit de manière très précise la livrée des larves grégaires. La coloration des solitaires a été précisée par Burnett (1951) ainsi que par Brédo (1938) qui donne également une description des larves *transiens dissocians*. Cependant, comparativement aux grégaires, les larves de forme solitaire sont restées longtemps peu connues. Elles présentent une grande variété de couleurs. La couleur verte, très commune, provient d'une alimentation verte et d'une ambiance hydrique élevée. Les autres teintes des larves solitaires - gris, brun, jaune - résulteraient du mimétisme avec le substrat. Ce point a été démontré par Botha (1934) par élevage de larves dans des cages de couleurs différentes. A Madagascar, Têtefort et Wintrebert donnent quelques indications très générales sur la pigmentation des larves et Randrianasolo (1978) signale que la proportion des larves vertes diminue en fin de saison des pluies. Cependant, l'absence d'une typologie précise, claire, facile à utiliser sur le terrain, a fait que jusqu'à présent l'état phasaire des larves de criquet nomade – apprécié grâce à leur pigmentation – est resté fort mal noté et que les résultats accumulés tout au long du travail des prospecteurs du Centre antiacridien se sont révélés inexploitable car dénués de toute fiabilité (M. Lecoq, com. pers.).

Notre présent travail sur les changements de pigmentation des larves en relation avec la densité des populations a permis de clarifier le statut phasaire des larves de criquets nomades et de montrer :

- qu'il existe bien dans le sud de Madagascar de vraies larves solitaires, transiens et grégaires ;
- qu'il est possible de caractériser la pigmentation des larves d'une manière codifiée à partir de quelques critères simples ;
- que la pigmentation des larves, reflet de leur état phasaire, est très étroitement corrélée à la densité de la population larvaire ;
- que le passage de la phase solitaire à la phase grégaire se réalise de manière très progressive ; les diverses modifications pigmentaires se font graduellement en fonction de la densité de la population et les divers critères utilisés ne changent pas tous au même rythme, certains se modifient à partir de densités relativement basses (tache fémorale du pronotum, par exemple), d'autres ne changent de valeur que pour des densités beaucoup plus élevées (mélanisation des ébauches alaires, par exemple) ;
- que chaque densité larvaire est associée à un mélange, en proportions variables, de divers types pigmentaires.

Au niveau de l'individu, en utilisant les critères mis au point, il est très rapidement possible d'affecter chaque larve à l'une des 4 catégories phasaires distinguées.

Au niveau des populations larvaires, elles sont constituées d'un mélange de larves pouvant appartenir à des catégories phasaires différentes. Les pourcentages de chaque catégorie évoluent progressivement des densités les plus faibles - forte proportion d'individus solitaires - vers les densités les plus élevées avec des proportions de plus en plus fortes d'individus solitario-transiens, transiens puis grégaires. On pourra qualifier la population de solitaire, solitario-transiens, transiens ou grégaire en fonction de la phase dominante au sein de la population.

Les premières modifications pigmentaires liées à la phase se remarquent sur les larves trouvées dans des populations où la densité atteint 10 larves au m². Les premiers vrais grégaires se rencontrent, ponctuellement, à partir de 70 larves /m², mais elles ne sont majoritaires qu'à partir de 150/m².

L'utilisation d'une méthode simple de description de la pigmentation larvaire et l'échantillonnage de larves du Criquet nomade dans des populations de densité très variées, des plus basses aux plus fortes, a donc permis de dégager une typologie très nette des larves et de relier les divers types pigmentaires à la densité de la populations et donc aux divers états phasaires du criquet.

Au final, le CNA dispose maintenant d'une méthode simple devant permettre de consigner d'une manière beaucoup plus fiable et précise l'état phasaire des larves de criquet nomade, et donc de renforcer très significativement la qualité des observations réalisées par les chefs de zone et prospecteurs sur ce paramètre clé de la biologie de ce ravageur.

Références bibliographiques

- Bahana J.W., Byaruhanga E.K.**, 1999. Advances and review of strategies for Red Locust Plague prevention : The control of Red Locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serville) into the 21st century. *Insect Science and its Applications*, 19(4), 265-272.
- Burnett G.F.**, 1951. Observations on the life-history of the Red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.) in the solidarity phase. *Bulletin of Entomological Research*, 42(2), 473-490.
- COPR**, 1982. Locust and Grasshopper Manual. Centre for Overseas Pest Research. London. 697 p.
- Descamps M., Wintrebert D.**, 1966. Pyrgomorphidae et Acrididae de Madagascar. Observations biologiques et diagnoses (Orth. Acridoidea). *Eos (Revista Española de Entomología)*, 42 (1-2), 41-263.
- FAO**, 1967. *Manuel antiacridien*. FAO et Anti-Locust Research Centre, Rome et Londres. 162 p.
- Faure J.C.**, 1932. The phases of Locusts in South Africa. *Bulletin of Entomological Research*, 23(3), 293-405.
- Faure J.C.**, 1935. The life history of the red locust (*Nomadacris septemfasciata*, Serville). *Bulletin of Department of Agriculture and Forestry, South Africa*, 144, 5-32.
- Franc A., Rabesisoa L., Luong-Skovmand M.H., Lecoq M.**, 2005. Phase polymorphism in the Red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Orthoptera: Acrididae) in Madagascar. *International Journal of Tropical Insect Science (Nairobi)*, 25 (3), 182-189.
- Frappa C.**, 1935. Etude sur la sauterelle migratrice *Nomadacris septemfasciata* Serv. et sa présence à Madagascar de 1926 à 1935. *Bull. écon. Mad. (N. sér.)*, 3, 203-221.
- Frappa C.**, 1936. Observations nouvelles sur la biologie de *Nomadacris septemfasciata* Serv. à Madagascar. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, 27, 326-358.
- Luong-Skovmand M.H., Franc A., Rabesisoa L.F., Lecoq M.**, 2004. *Le Criquet nomade à Madagascar. Eléments de bibliographie*. Centre National Antiacridien / Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement / Projet français de contribution à la lutte antiacridienne : Montpellier (France), Tuléar (Madagascar). 96 p.
- Michelmore B.A.**, 1947. The habits and control of the red locust in outbreak areas and elsewhere. *Bulletin of Entomological Research*, 37, 331-379.
- Michelmore A.P.G., Allan W.**, 1934. Observations on phases of the Red-winged Locust in Northern Rhodesia. *Bulletin of Entomological Research*, 25 (1), 101-128.
- Randriamanantsoa M.**, 1998. *Manuel sur la lutte antiacridienne*. Projet DPV – GTZ « Promotion de la protection intégrée des cultures et des denrées stockées ». Antananarivo. 284 p.
- Randrianasolo, E.**, 1978. *Biologie et écologie comparées de deux acridiens (Orthoptera, Cyrtacanthacridinae) Cyrtacanthacris tatarica tatarica (Linné, 1758) et Nomadacris septemfasciata (Serville, 1838) dans le Sud-Ouest de Madagascar*. Thèse d'Université, Paris XI.
- Roblot M.**, 1951. Le Criquet nomade (*Nomadacris septemfasciata* Serv.) au Soudan français. *Agronomie Tropicale*, 6 (11-12), 565-605.
- Roy J.**, 1965. La situation acridienne en 1964 en Afrique du nord, Afrique occidentale et Madagascar. *L'Agronomie Tropicale*, 643-656.
- Têtefort J.P., Wintrebert D.**, 1963. Eléments d'acridologie pratique à Madagascar. *L'Agronomie Tropicale*, 9 (sept.), 875-932.
- Têtefort J.P., Wintrebert D.**, 1967. Ecologie et comportement du Criquet nomade dans le Sud-Ouest Malgache. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 3, 3-30.

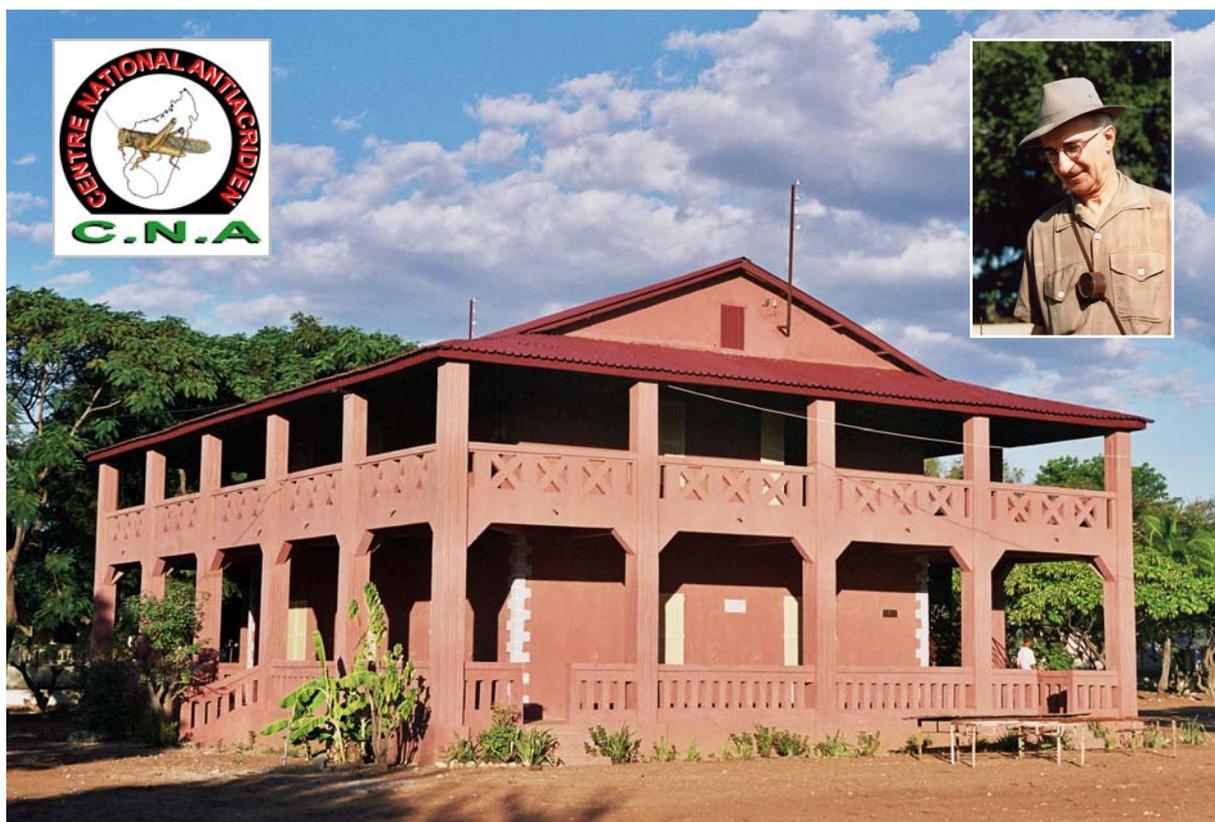
Annexes

Annexe 1. Le Centre national antiacridien

Créé en avril 2000, suivant le décret N° 2000-251, le Centre national antiacridien (CNA) a pour rôle de mener la lutte antiacridienne sur tout le territoire national, contre deux espèces acridiennes majeures : le criquet migrateur malgache et le criquet nomade. Son objectif est de conduire une politique de surveillance et de prévention afin d'éviter les invasions acridiennes. Son action doit permettre de mieux protéger les cultures et les pâturages des dégâts acridiens et ainsi de renforcer la sécurité alimentaire des populations malgaches.

Le CNA dispose d'une direction et de services administratifs centraux basés à Tuléar et de Départements Technique et Logistique basés à Betioky Sud. Par ailleurs, dépendant du département technique, diverses zones antiacridiennes sont réparties dans l'aire grégarigène du criquet migrateur. Chaque zone possède plusieurs Postes antiacridiens. Zones et postes antiacridiens sont en charge de la surveillance des populations de criquets dans leur territoires respectifs et des opérations éventuelles de lutte. Ce dispositif de surveillance recouvre l'ensemble de l'aire grégarigène du criquet migrateur, c'est-à-dire la zone d'où peuvent partir les invasions.

Par ailleurs, le CNA dispose, à Betioky, d'un service de surveillance (en charge de l'analyse de la situation acridienne et de la réalisation des bulletins de surveillance et de prévision), d'un service de recherche opérationnelle et environnementale (pour poursuivre des travaux de recherche destinés à améliorer la surveillance et la lutte contre les acridiens), ainsi que de services d'intervention et d'encadrement.

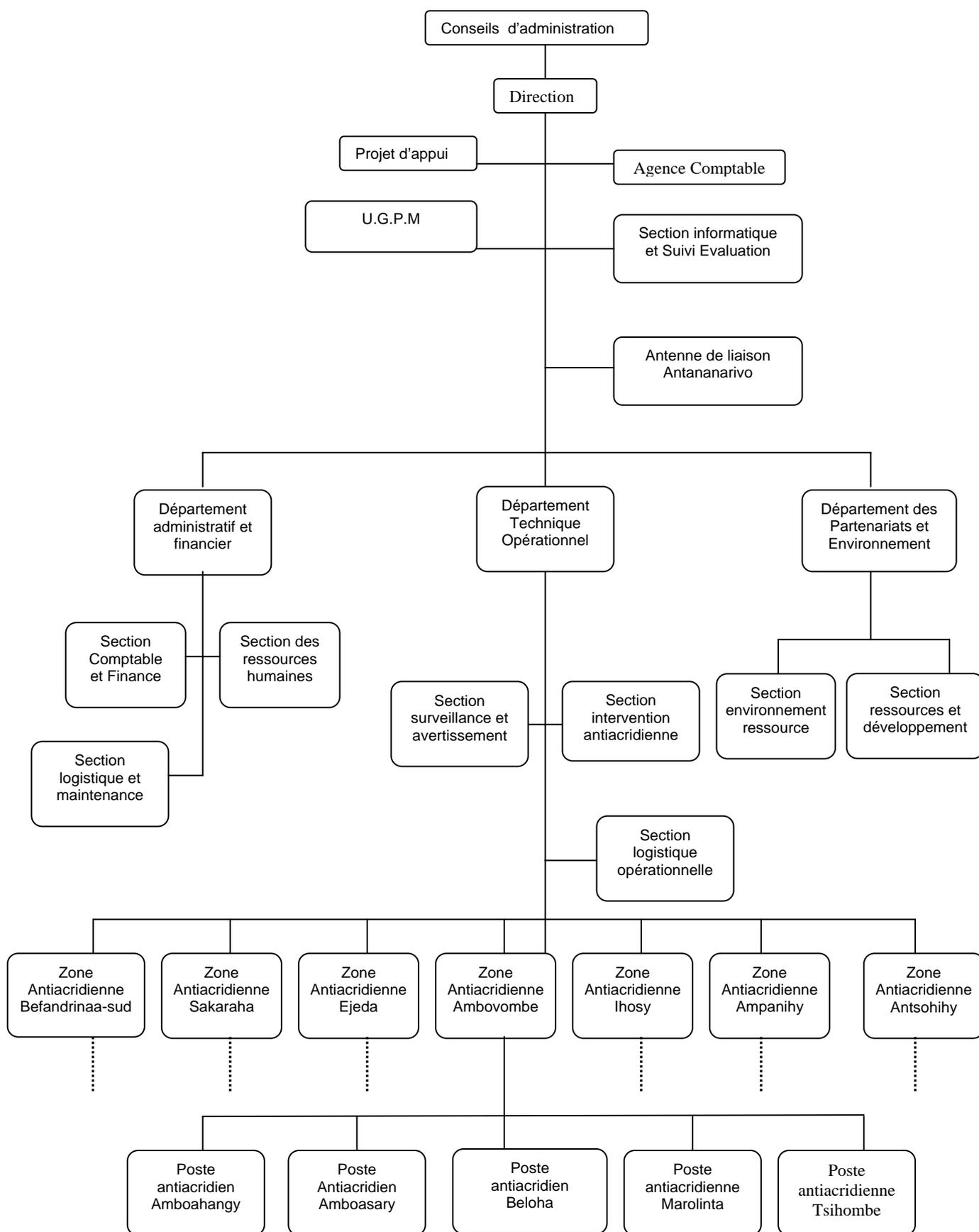


Les locaux du Centre national antiacridien à Betioky Sud : la « trano mena ».

La « trano mena » (ou « maison rouge ») est le bâtiment emblématique du centre antiacridien. Construit en 1933 - suite aux études de B.N. Zolotarevsky (encadré) et à la découverte de l'aire grégarigène du criquet migrateur, il a été réhabilité en 2006 avec l'appui financier de l'Union européenne.

(photo Trano mena : Michel Lecoq ; photo B.N. Zolotarevsky : André Duhart)

L'organigramme du Centre national antiacridien.



Les zones et postes acridiens du CNA.

ZONES ANTIACRIDIENNES	POSTES ANTIACRIDIENS
I. Befandriana-sud	Befandriana-sud
	Ankaraobato
	Miary Soahazo
II. Sakaraha	Sakaraha
	Ankilivalo
	Berinty-Betsileo Miary
III. Ejeda	Ejeda
	Beahitse
	Beheloky
	Beomby Betioky-sud
IV. Ambovombe	Ambovombe
	Amboasary
	Amboahangy
	Beloha
	Marolinta Tsihombe
V. Ihosy	Ihosy
	Betroka
	Ianakafy
	Ihosy
	Jangany Ranohira
VI. Ampanihy	Ampanihy
	Androka
	Bekily
	Fotadrevo Tranoroa
VII. Antsohihy	Antsohihy
	Befandriana-nord
	Mandritsara
	Marotandrano Port-Berger

Annexe 2. Le Projet PLPA de la BAD – Actions du FOFIFA et du CIRAD

Le Projet de lutte préventive antiacridienne (PLPA), est financé par la BAD pour une période de 5 années, de 2004 à 2008. Il est destiné à aider le CNA à renforcer son potentiel de surveillance et de lutte contre les criquets ravageurs à Madagascar en privilégiant les actions préventives et les alternatives à la lutte chimique. Ce projet comporte un important volet de réhabilitation des infrastructures du CNA ainsi qu'un volet recherche/formation sous-traité au FOFIFA (Centre national de la recherche appliquée au développement rural). C'est dans le cadre de ce volet que le CIRAD intervient comme sous-contractant du FOFIFA.

Les actions de recherche conduites par ces deux organismes ont les objectifs suivants :

Pour le **FOFIFA**, il s'agit de :

- a) Permettre à la lutte antiacridienne d'utiliser d'autres alternatives de lutte respectueuses de l'environnement et moins onéreuses en devises. Ces études compléteront celles effectuées par le projet Locust Biocontrol financé il y a quelques années par l'USAID et qui ont abouti à l'identification de la souche SP9 du champignon entomopathogène *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* pour contrôler *Locusta migratoria*. Ces études permettront également, à partir des travaux effectués ultérieurement dans d'autres lieux, de faire la situation sur la lutte biologique en général, et plus particulièrement sur l'utilisation de microorganismes pathogènes d'insectes.
- b) De déterminer l'importance, qualitative et quantitative, des ennemis naturels des criquets dans leurs habitats. La mise à la disposition du CNA des informations sur l'importance des facteurs biotiques de régulations naturelles des populations de criquets permettra d'améliorer le choix des insecticides à utiliser et de leur moment d'utilisation.

Les actions du **CIRAD** doivent, quant à elles :

- a) Permettre au CNA de disposer d'un outil d'aide à la décision pour le suivi de la situation acridienne et l'alerte précoce. Cet outil sera basé sur le perfectionnement et la mise en phase opérationnelle du système d'information géographique (SIG) développé par le CIRAD dans le cadre du Projet de contribution à la lutte antiacridienne (PCLA) de 2001 à 2003 sur financement français, ainsi que sur une cartographie des biotopes du criquet migrateur dans toute l'aire grégarigène réalisée à partir de la méthodologie mise au point dans la zone Saodona-Soamanonga au cours de ce précédent projet¹.
- b) Compléter les connaissances sur la biologie et l'écologie du criquet nomade afin d'améliorer la stratégie de surveillance et de lutte contre cette espèce dans le sud de Madagascar (étude de la distribution saisonnière, biologie, dynamique des populations et migrations, lien entre migrations, pullulations et conditions écologiques y compris les conséquences de l'anthropisation, amélioration des connaissances sur le polymorphisme phasaire et les critères de caractérisation des phases).

Voir également le site internet du CIRAD à Madagascar :

URL < <http://www.cirad.mg/fr/acrido.php> >

¹ Certains membres de l'unité de recherche « Ecologie et maîtrise des populations d'acridiens » du CIRAD oeuvrant dans le cadre du PLPA ont participé, entre 1969 et 1973, aux travaux de recherche ayant permis d'établir les bases scientifiques d'un système de surveillance et de lutte préventive contre le criquet migrateur à Madagascar (voir, en particulier, FAO, 1973, Launois, 1974, Lecoq, 1995).

Annexe 3. Résumé de la fiche de stage

Présentation générale de l'étude

Cette étude repose sur l'utilisation de critères pigmentaires pour caractériser la phase des larves du Criquet nomade.

Objectif de l'étude

L'objectif est de préciser les relations entre l'état phasaire d'une population larvaire de Criquet nomade et sa densité. On cherchera à relier densité de la population larvaire avec les caractéristiques pigmentaires des larves.

Principe

Il s'agit de collecter sur un maximum de sites du Sud-Ouest malgache, des échantillons de larves, de mesurer la densité de la population et de noter, sur un échantillon d'une trentaine d'individus, les caractéristiques pigmentaires.

Modalités pratiques de conduite des observations

Les observations pourront être réalisées régulièrement sur la station de la région de Betioky (Ankiliarivo) sur laquelle des prospections régulières sont prévues deux fois par semaine pour étude de la dynamique des populations.

Elles devront également être conduites sur un maximum d'échantillons de larves, collectées dans des situations densitaires variées, à l'occasion de déplacements effectués dans toutes les zones de reproduction du Criquet nomade.

Observations à réaliser

Pour chaque population larvaire échantillonnée on notera :

- localité, coordonnées, date
- densité de la population larvaire (larves/m²),
- caractéristiques de la végétation (type, hauteur, recouvrement) et du sol (type).
- stade de chaque larve observée,
- caractéristiques pigmentaires des larves selon une procédure codifiée (voir ci-dessous).

On s'attachera à noter la pigmentation de la capsule céphalique (teinte de fond, mélanisation), de l'œil composé (stries visibles ou non), du pronotum (teinte de fond, mélanisation de la carène dorsale et présence ou non d'une tache noire latérale), des ébauches alaires (mélanisées ou non) et du fémur postérieur (tache mélanisée sur la partie distale pouvant constituer un des premiers signes de grégarisation).

Matériel nécessaire

GPS, filet de capture, flacon à cyanure, fiche de notation

Vulgarisation des résultats

Suite à l'analyse des résultats, une synthèse finale sera effectuée à l'issue du projet avec les prospecteurs qui bénéficieront à cette occasion d'une formation complémentaire sur le Criquet nomade.

Annexe 4. Liste des abréviations

AFC	Analyse factorielle des correspondances
BAD	Banque africaine pour le développement
CIRAD	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
CNA	Centre National Antiacridien
FAO	Food and Agriculture Organization (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture)
FOFIFA	Centre national de la recherche appliquée au développement rural (Madagascar)
IRLCO	International Red Locust Control Organization (Organisation internationale contre le criquet nomade)
MAE	Ministère des affaires étrangères, France
Min Agri	Ministère de l'Agriculture, Madagascar
PCLA	Projet de contribution à la lutte antiacridienne (financement Ministère des affaires étrangères, France)
PLPA	Projet de lutte préventive antiacridienne (financement BAD)
PV	Service de la protection des végétaux
SIG	Système d'information géographique

Annexe 5. Quelques photographies sur le déroulement des travaux : appui du CNA, moyens de transport et d'hébergement, contacts avec les villageois, pullulations larvaires, collecte des criquets et opérations de lutte.



En prospection avec une équipe du Centre antiacridien.



L'appui toujours indispensable des chefs de poste et chefs de zone du CNA.



En route vers un site d'échantillonnage de larves.



La moto, instrument de travail indispensable.



Un moyen de transport bienvenu en cas de panne moto.



Le riz : l'aliment de base du bon prospecteur.



Les villageois : toujours de précieux informateurs pour localiser les pullulations de criquets.



Le campement au village.



Le campement en brousse sur un site de prospection.



Dégâts de criquets nomades sur bananiers.



Dégâts de criquets nomades sur manioc.



Une bande larvaire de Criquets nomades : des centaines de larves par mètre carré.



Collecte des larves au filet.



Capture des larves au filet.



Un moyen de lutte ancestral : chasser les criquets avec des branchages.



Traitement insecticide contre des larves de criquets nomade.

Annexe 6. Note sur les méthodes d'analyse utilisées

L'analyse factorielle des correspondances

L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) est une méthode qui permet d'étudier l'association entre deux variables qualitatives. Les travaux de J.-P. Benzécri commencés au début des années 60 ont permis l'émergence de la méthode. Ses disciples ont ensuite permis différentes évolutions. On citera notamment les contributions de M.J. Greenacre (1984) qui a permis de généraliser l'approche et de la diffuser dans le monde anglo-saxon, et les travaux de C. Lauro qui a notamment mis au point une variante non symétrique de la méthode.

La mesure de l'association entre deux variables qualitatives est un sujet complexe qui nécessite une transformation préalable des données : en effet, il n'est pas possible de calculer un coefficient de corrélation en utilisant directement les données, comme on pourrait le faire avec deux variables quantitatives.

La première transformation consiste en un recodage des deux variables qualitatives V1 et V2 en deux tableaux disjonctifs Z1 et Z2. Pour chaque modalité de la variable Vj, une colonne est créée dans Zj. A chaque fois qu'une modalité m de la variable Vj correspond à un individu i, on affecte 1 à X1(i,m). Les autres valeurs de Z1 et Z2 sont nulles. La généralisation de cette idée à plus de deux variables correspond à l'Analyse des Correspondances Multiples. Lorsqu'il n'y a que deux variables, il est suffisant d'étudier le tableau de contingence des variables, qui n'est autre que le produit Z1'Z2 (où ' correspond à la transposition d'une matrice).

Un tableau de contingence a la structure suivante :

V1 \ V2	Modalité 1	...	Modalité j	...	Modalité m2
Modalité 1	n(1,1)		n(1,j)	...	n(1,m2)
...
Modalité i	n(i,1)	...	n(i,j)	...	n(i,m2)
...
Modalité m1	n(m1,1)	...	n(m1,j)	...	n(m1,m2)

où $n(i,j)$ est la fréquence des observations présentant à la fois la caractéristique i pour la variable V1, et la caractéristique j pour la variable V2.

La distance du χ^2 a été proposée pour mesurer la distance entre les modalités. La somme de ces distances pour l'ensemble des cases du tableau donne la statistique du χ^2 qui suit asymptotiquement une loi du χ^2 à $(m1-1)(m2-1)$ degrés de liberté. Cette statistique permet de tester l'hypothèse d'indépendance entre les lignes et les colonnes du tableau de contingence.

La notion d'inertie inspirée de la physique est utilisée en Analyse Factorielle des Correspondances. L'inertie d'un nuage de points est la moyenne pondérée des carrés des distances au centre de gravité. Dans le cas de l'AFC, l'inertie totale du nuage des modalités est donnée par :

$$\varphi^2 = \frac{\chi^2}{n} = \sum_{i=1}^{m_1} \sum_{j=1}^{m_2} \frac{\left(\frac{n_{ij}}{n} - \frac{n_{i.} n_{.j}}{n^2} \right)^2}{\frac{n_{i.} n_{.j}}{n^2}}, \text{ avec } n_{i.} = \sum_{j=1}^{m_2} n_{ij} \text{ et } n_{.j} = \sum_{i=1}^{m_1} n_{ij}$$

et où n est la somme des fréquences du tableau de contingence. On voit ici que l'inertie totale est proportionnelle à la statistique du χ^2 de Pearson mesurée sur le tableau de contingence.

Le but de l'AFC consiste à représenter un maximum de l'inertie totale sur le premier axe factoriel, un maximum de l'inertie résiduelle sur le second axe, et ainsi de suite jusqu'à la dernière dimension. On montre que le nombre de dimensions de l'espace de représentation est inférieur ou égal à $\min(m_1, m_2) - 1$.

L'**Analyse Non Symétrique des Correspondances** (ANSC) proposée par Lauro et D'Ambra (1984) permet d'étudier l'association entre les lignes et les colonnes d'un tableau de contingence tout en introduisant la notion de dépendance entre les lignes et les colonnes, d'où l'asymétrie. L'exemple historique présenté par Lauro et D'Ambra consiste en l'étude d'un tableau de contingence contenant les fréquences de prescription de 6 médicaments pour 7 maladies, et ce pour 69 patients. On voit bien ici qu'il y a une dépendance des médicaments vis-à-vis de la maladie. Afin de prendre en compte cette dépendance l'indice tau de Goodman et Kruskal (1954) a été retenu. L'indice correspondant au cas où les lignes dépendent des colonnes est donné par :

$$\tau_{k/RC} = \frac{\sum_{i=1}^{m_1} \sum_{j=1}^{m_2} (n_{ij} / n_j - n_j / n)^2}{1 - \sum_{i=1}^{m_1} (n_{i.} / n)^2}$$

Comme pour l'inertie totale, il est possible de calculer un espace de représentation des modalités, tel que la proportion du tau de Goodman et Kruskal conservée soit maximisée sur les premiers axes.

Greenacre (1984) a mis au point une approche calculatoire permettant de traiter dans un même cadre mathématique ces deux méthodes.

L'**analyse d'un sous-ensemble** de modalités (ou catégories), est une méthode très récemment mise au point par Greenacre et Pardo (2005), qui permet de focaliser l'étude sur quelques catégories uniquement, tout en prenant en compte toutes les données du tableau de contingence grâce au maintien des sommes marginales du tableau. Sur des tableaux de taille importante cela permet de découper l'analyse en plusieurs sous-analyses.

L'analyse des correspondances multiples

L'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) est une méthode qui permet d'étudier l'association entre au moins deux variables qualitatives. L'ACM est aux variables qualitatives ce que l'Analyse en Composantes Principales est aux variables quantitatives. Elle permet en effet d'aboutir à des cartes de représentation sur lesquelles on peut visuellement observer les proximités entre les catégories des variables qualitatives et les observations.

L'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) peut aussi être vue comme la généralisation de l'AFC au cas où l'on a plus de deux variables. S'il est possible de synthétiser un tableau à n individus et p ($p > 2$) variables qualitatives dans un tableau dont la structure est proche d'un tableau de contingence, il est beaucoup plus commun en ACM de partir d'un tableau observations/variables (par exemple à la suite d'une enquête, où l'on a posé p questions à n individus). XLSTAT permet aussi de travailler à partir d'un tableau disjonctif complet.

La construction du tableau disjonctif complet est de toute manière l'une des étapes préalables au calcul de l'ACM. Les p variables qualitatives sont éclatées en p tableaux disjonctifs Z_1, Z_2, \dots, Z_p , composés d'autant de colonnes qu'il y a de modalités pour chacune des variables. A chaque fois qu'une modalité m de la j ème variable correspond à un individu i , on affecte 1 à $Z_j(i,m)$. Les autres valeurs de Z_j sont nulles. Les p tableaux disjonctifs sont alors concaténés en un tableau disjonctif complet.

A partir du tableau disjonctif complet sont calculées les coordonnées des modalités des variables qualitatives, ainsi que les coordonnées des observations dans un espace de représentation optimal pour le critère d'inertie. Dans le cas de l'ACM on montre que l'inertie est égale au nombre moyen de modalités moins un. Elle ne dépend donc pas uniquement de l'association entre les variables. Greenacre (1993) a proposé une mesure ajustée de l'inertie, inspirée de la Joint Correspondence Analysis (JCA). Cet ajustement permet d'avoir des pourcentages plus élevés et plus informatifs pour les axes de représentation.

L'**analyse d'un sous-ensemble** de modalités (ou catégories), est une méthode très récemment mise au point par Greenacre et Pardo (2005), qui permet de focaliser l'étude sur quelques catégories uniquement, tout en prenant en compte toutes les données du tableau de données initial. XLSTAT vous permet de sélectionner les catégories sur lesquelles vous souhaitez focaliser l'analyse.

La classification ascendante hiérarchique

Description

La classification ascendante hiérarchique (CAH) est une méthode de classification qui présente les avantages suivants :

- on travaille à partir des dissimilarités entre les objets que l'on veut regrouper. On peut donc choisir un type de dissimilarité adapté au sujet étudié et à la nature des données.
- L'un des résultats est le dendrogramme, qui permet de visualiser le regroupement progressif des données. On peut alors se faire une idée d'un nombre adéquat de classes dans lesquelles les données peuvent être regroupées.

L'inconvénient de cette méthode est qu'elle est lente. Par ailleurs, le dendrogramme peut devenir illisible si on l'utilise avec trop de données.

Principe de la CAH

La classification ascendante hiérarchique (CAH) est une méthode de classification itérative dont le principe est simple.

On commence par calculer la dissimilarité entre les N objets. Puis on regroupe les deux objets dont le regroupement minimise un critère d'agrégation donné, créant ainsi une classe comprenant ces deux objets. On calcule ensuite la dissimilarité entre cette classe et les N-2 autres objets en utilisant le critère d'agrégation. Puis on regroupe les deux objets ou classes d'objets dont le regroupement minimise le critère d'agrégation. On continue ainsi jusqu'à ce que tous les objets soient regroupés.

Ces regroupements successifs produisent un arbre binaire de classification (dendrogramme), dont la racine correspond à la classe regroupant l'ensemble des individus. Ce dendrogramme représente une hiérarchie de partitions.

On peut alors choisir une partition en tronquant l'arbre à un niveau donné, le niveau dépendant soit des contraintes de l'utilisateur (l'utilisateur sait combien de classes il veut obtenir), soit de critères plus objectifs.

Similarités et dissimilarités

La mesure de la proximité entre deux objets peut se faire en mesurant à quel point ils sont semblables (similarité) ou dissemblables (dissimilarité). Si l'utilisateur choisit une similarité, XLSTAT la convertira ensuite en dissimilarité, car l'algorithme de la CAH utilise les dissimilarités. La conversion pour chaque couple d'objets consiste à prendre la similarité maximale pour l'ensemble des couples, et de lui soustraire ensuite la similarité du couple en question.

Les indices de **similarité** proposés pour des calculs à partir de données quantitatives sont les suivants : Cooccurrence, Cosinus, Covariance (n-1), Covariance (n), Indice de Dice, Inertie, Indice de Jaccard, Coefficient de corrélation de Kendall, Indice de Kulczinski, Indice d'Ochiai, Coefficient de corrélation de Pearson, Phi de Pearson, Similarité générale, Indice de Rogers & Tanimoto, Indice de Sokal & Michener (*simple matching coefficient*), Indice de Sokal & Sneath(1), Indice de Sokal & Sneath(2), Coefficient de corrélation de Spearman.

Méthodes d'agrégation

Pour calculer la dissimilarité entre deux groupes d'objets A et B, différentes stratégies sont possibles. XLSTAT propose les méthodes suivantes :

Lien simple : la dissimilarité entre A et B est la dissimilarité entre l'objet de A et l'objet de B les plus ressemblants. L'agrégation par le lien simple a tendance à contracter l'espace des données et à écraser les niveaux des paliers du dendrogramme. Comme la dissimilarité entre deux éléments de A et de B suffit à relier A et B, ce critère peut conduire à relier des classes très allongées (effet de chaînage) alors qu'elles ne sont pas homogènes.

Lien complet : la dissimilarité entre A et B est la plus grande dissimilarité entre un objet de A et un objet de B. L'agrégation par le lien complet a tendance à dilater l'espace des données et produit des classes compactes.

Lien moyen : la dissimilarité entre A et B est la moyenne des dissimilarités entre les objets de A et les objets de B. L'agrégation selon le lien moyen est un bon compromis entre les critères précédents et respecte assez bien les propriétés de l'espace des données.

Lien proportionnel : la dissimilarité moyenne entre les objets de A et de B est calculée comme une somme de dissimilarités pondérée de telle sorte qu'un poids égal soit attribué aux deux groupes. Comme le lien moyen, ce critère respecte assez bien les propriétés de l'espace des données.

Lien flexible : ce critère fait intervenir un paramètre bêta variant dans l'intervalle $[-1, +1[$ qui permet de générer une famille de critères d'agrégation. Pour $\beta = 0$ on retrouve le lien proportionnel. Quand β est proche de 1, on obtient un fort effet de chaînage, mais à mesure que β décroît et devient négatif, on obtient une dilatation de plus en plus forte.

Méthode de Ward : on agrège deux groupes de sorte que l'augmentation de l'inertie intra-classe soit la plus petite possible, afin que les classes restent homogènes. Ce critère, proposé notamment par Ward (1963), ne peut s'utiliser que dans le cas des distances quadratiques, c'est-à-dire ici, dans le cas de la distance euclidienne et de la distance du χ^2 .