

**VERS UNE GESTION INTÉGRÉE
DE LA BIOCÉNOSE PARASITAIRE DU MANIOC EN AFRIQUE**
*TOWARDS INTEGRATED MANAGEMENT
OF THE PARASITE BIOCENOSSES OF CASSAVA IN AFRICA*

par Gérard Fabres (*), Bernard Boher (**), Olivier Bonato (***),
Paul-André Calatayud (****), Denis Fargette (*), Philippe Le Gall (****),
Bruno Le Rü (****), Serge Savary (*) et Valérie Verdier (****)

(note présentée par Gérard Fabres)

RÉSUMÉ

Les travaux sur les ennemis des plantes cultivées s'organisent le plus souvent selon une approche binomiale qui prend en compte, par exemple, une plante et un parasite ou une plante et un ravageur. Dans le cas du manioc en Afrique, pour des ennemis peu nombreux et qui offrent une grande diversité de traits biologiques et de relations avec la plante, des travaux ont été conduits depuis près d'un quart de siècle par les chercheurs de l'ORSTOM en Côte-d'Ivoire, au Congo et au Togo et sont actuellement poursuivis au Bénin et en France. Il s'agit de la mosaïque africaine du manioc et de son insecte vecteur *Bemisia tabaci*, de la bactériose vasculaire dont l'agent est *Xanthomonas campestris* pv *manihoti*, de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti*, et de l'acarien vert, *Mononychellus progresivus*. Les couples manioc/maladie ou manioc/ravageur ont tout d'abord été envisagés sans considérer le système parasitaire dans son ensemble en dépit de convergences évidentes dues à un environnement commun, à des analogies d'effet sur la plante hôte et à des interactions probables entre les différents ennemis de la même culture. Nous avons ici élaboré une approche biocénotique qui permet d'intégrer différentes actions de recherche, orientée vers l'analyse du fonctionnement des systèmes plante-parasites et plante-ravageurs et qui permet de formuler et d'évaluer les options de gestion intégrée de cette biocénose parasitaire. La comparaison "transversale" des modèles plantes-parasites-ravageurs aborde successivement les agents nuisibles (maladies et ravageurs) et leur variabilité, leurs cycles biologiques et les facteurs environnementaux qui les conditionnent, les relations avec la plante (variabilité génétique, physiologie et conduite de la culture), l'incidence des entomophages et entomopathogènes sur les phytophages et les perspectives d'intégration offertes par la modélisation. Les études menées par l'ORSTOM mettent en évidence la complexité de l'écologie des ravageurs et des agents pathogènes de la biocénose manioc. L'étendue de l'aire de culture de cette plante, la diversité des situations de production, la variabilité des organismes nuisibles (maladies, phytophages et entomophages), la multiplicité des modes de relation entre la plante et ses satellites (parasites, phytophages, entomophages et vecteurs), le foisonnement des interactions entre les facteurs qui régissent les mécanismes épidémiques font que la connaissance se présente sous l'aspect d'une mosaïque dont nous faisons apparaître la structure. Les différentes séquences de l'analyse d'un système de contraintes parasitaires (variabilité des agents pathogènes, des vecteurs et des phytophages ; modalités des relations hôte-parasite ; épidémiologie et dynamique des populations ; modélisation), en regard des différents organismes que nous avons étudiés, ont été représentées de façon matricielle. Cette analyse met en lumière les acquis de la recherche ainsi que les lacunes de la connaissance, mais elle permet aussi d'identifier les domaines dans lesquels une intégration des activités de recherche est possible et doit être recherchée. La masse des connaissances, obtenue dans des sites différents, à

(*) Centre ORSTOM, BP 5045, 34032, Montpellier, France.

(**) Centre ORSTOM, BP 375, Lomé, Togo.

(***) IITA, PO Box 080932, Cotonou, Bénin.

(****) Centre ORSTOM, BP 181, Brazzaville, Congo.

des périodes différentes et sur des organismes variés, ainsi que l'analyse qui en est faite, montre qu'il n'est pas nécessaire à ce stade de recueillir de nouvelles informations, mais de travailler à une synthèse qui ouvrira des voies de recherche originales dans le sens de l'intégration des approches et des solutions à apporter.

Mots clés : plante légumière, agent pathogène, ravageur des plantes, *Manihot esculenta*, épidémiologie, cycle de développement, climat, vecteur de maladie, relation hôte-parasite, ennemi naturel, modèle, Afrique.

SUMMARY

Studies on pests and pathogens of cultivated plants are generally organized on a binomial basis with separate examination of a plant and of its parasite or pest. In the case of cassava in Africa, as there are few important ones and a range of biological features and interrelations with the crop, research has been carried out on each of them for nearly 25 years by ORSTOM researchers in Ivory Coast, Congo and Togo and currently in Benin and France. The diseases are African cassava mosaic and its whitefly vector Bemisia tabaci, cassava bacterial blight caused by Xanthomonas campestris pv manihoti, cassava mealybug Phenacoccus manihoti, and cassava green mite Mononychellus progresivus. Research initially concerned only cassava/disease and cassava/pest combinations, without attention to the pest/parasite system as a whole in spite of obvious epidemic convergences resulting from a common environment, analogies between effects on the host plant and probable interactions between the various pests of the same crop. A biocenotic approach is developed to integrate various research activities. It is aimed at analysing the functioning of plant-parasite and plant-pest systems and enables the design and evaluation of options for integrated management of populations. "Transversal" comparison of cassava parasite models covers both pests and pathogens and their variability, biological cycles and the climatic factors affecting them, relations with the plant (genetic variability, physiology and agronomy), the effect of entomophagous species and entomopathogens on phytophagous pests and the integration potential of modelling. The ORSTOM studies show the complexity of the ecology of cassava pests and pathogens in this parasite biocenoses. The vast extent of the area of cultivated cassava, the variety of production situations, the variability of pests, pathogens (and that of entomophagous organisms), the large number of types of relations between plant and other organisms and the many interactions between the factors regulating epidemic mechanisms make knowledge of the subject a complex mosaic in which we attempt to show the main structural lines. The various sequences of analysis of a system of parasite constraints are shown in a matrix form (variability of pathogens, insect vectors and pests, host-parasite interrelations, epidemiology and population dynamics, modelling) for the organisms investigated to date. The analysis reveals both the fundamental progress made, the gaps in knowledge and also the best opportunity for the integration of operations. The body of knowledge gathered at various sites, at different times and concerning a variety of organisms does not yet require fresh investigation but synthesis (with modelling tools) leading to original lines of research integrating approaches and solutions.

Key words : vegetable crops, pathogens, pests of plants, *Manihot esculenta*, epidemiology, life cycle, vectors, host parasite relations, natural enemies, models, Africa.

INTRODUCTION

À la suite des travaux conduits en Afrique par l'ORSTOM, depuis de nombreuses années, sur les ennemis du manioc, et à l'examen des résultats qu'ils ont produits, nous proposons une approche biocénotique qui permet d'intégrer différentes actions de recherche. Elle est orientée vers l'analyse du fonctionnement des systèmes plante-parasites et plante-ravageurs et permet de formuler et d'évaluer les options de gestion intégrée de cette biocénose parasitaire.

L'objectif de cette note n'est donc pas de recenser une masse considérable de résultats déjà publiés, mais d'en proposer une relecture "transversale", susceptible de déboucher sur des perspectives nouvelles en matière de recherche et d'application à la protection intégrée. La comparaison des différentes composantes de la biocénose parasitaire du manioc en Afrique abordera successivement les agents pathogènes et les ravageurs (mosaïque africaine du manioc et son insecte vecteur *Bemisia tabaci* Gennadius., bactérie vasculaire dont l'agent est *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis* Arthaud-Berthet et Bondar Starr., cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero., et acarien vert, *Mononychellus progresivus* Doreste) et leur variabilité, leurs cycles biologiques et les facteurs environnementaux qui les conditionnent, les relations avec la plante (variabilité génétique, physiologie et conduite de la culture), l'incidence des entomophages et entomopathogènes sur les phytophages et les perspectives d'intégration offertes par la modélisation.

1. ÉPIDÉMIOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Ces travaux ont été conduits aussi bien sur la mosaïque africaine et la bactériose du manioc que sur les ravageurs (cochenille et acarien) et sont fondés sur des observations répétées au cours de plusieurs cycles de culture successifs à l'échelle de la plante, de la parcelle ou de la région : étude de la distribution dans l'espace des parasites et des phytophages ainsi que des symptômes qu'ils induisent (l'habitat forestier est par exemple défavorable aussi bien à la bactérie vasculaire qu'à la cochenille et aux acariens), suivi des variations des prévalences et des densités dans le temps ; évolution de la structure d'âges pour les arthropodes. La mouche blanche (*B. tabaci*), vectrice de la mosaïque africaine du manioc, a fait l'objet d'études analogues.

Pour la bactériose vasculaire, par exemple, l'importance de la phase épiphyte (multiplication et conservation à la surface des feuilles en l'absence de symptômes) a été mise en évidence (8), (figure 1). Le développement épiphyte assure la contamination rapide des plantes de la parcelle, la constitution d'un inoculum qui permet la réussite de l'infection et une conservation temporaire. Les sites de survie de la bactérie pendant les périodes défavorables ont été définis ainsi que le rôle de *Zonocerus variegatus* L. dans la dissémination de l'agent pathogène (9).

Cette première approche, quantitative et descriptive, a conduit de façon logique à des interrogations sur la nature des agents pathogènes et l'homogénéité de leurs populations, leurs cycles biologiques, leurs relations avec la plante, l'influence directe ou indirecte des facteurs périodiques. Les résultats de ces études épidémiologiques préliminaires renvoient donc à des observations, des expérimentations et des analyses dont l'objectif est d'expliquer le fonctionnement du système plante-ravageurs.

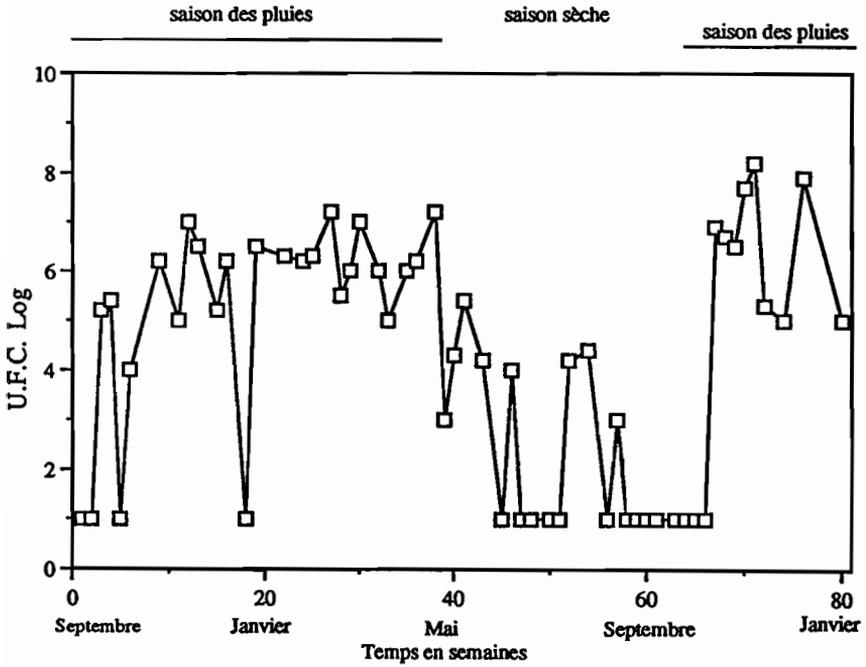


Figure 1 : Résultats des analyses hebdomadaires des niveaux de population de *Xanthomonas campestris* pv *manihotis* à la surface des feuilles du manioc (Brazzaville, Congo, 1981-82). Population exprimée en unités formant des colonies (U.F.C.).

Figure 1 : Population variation of *Xanthomonas campestris* on the surface of cassava leaves. Population expressed in colony forming units.

2. CARACTÉRISATION DES PARASITES ET DES RAVAGEURS

Les parasites et ravageurs sont présents dans toute la zone intertropicale de culture du manioc. La grande diversité des situations écologiques et épidémiques constitue le fondement de nos interrogations quant à l'homogénéité des populations. Cette question est renforcée par le fait que les acariens, la cochenille du manioc et la bactériose sont d'introduction récente sur le continent africain et sont peut-être à l'origine d'un mécanisme de "fondation".

Les résultats disponibles sur l'identité des populations de pathogènes et de ravageurs font ressortir des situations contrastées. Il existe bien des sous-populations de *Z. variegatus* et de *B. tabaci* qui se distinguent entre elles par leur voltinisme (1), par leurs gammes d'hôtes (16) et leurs profils enzymatiques (5). Des traits biologiques différents selon les régions (Sénégal et Afrique centrale) suggèrent aussi un polymorphisme des populations de la cochenille du manioc. Il s'avère que deux virus reconnus maintenant comme distincts sévissent en Afrique de l'Ouest et en Afrique de l'Est où ils sont responsables de la même mosaïque du manioc.

En revanche, les données disponibles suggèrent une relative homogénéité des populations de l'agent de la bactériose qui pourrait cependant manifester une variabilité du pouvoir pathogène (14) dont on a identifié le support moléculaire. Les isolats africains de *X. campestris* pv. *manihotis* présentent tous un même profil génomique alors que les isolats provenant d'Amérique du Sud peuvent être séparés en cinq groupes différents (19) (figure 2). Il est vraisemblable que l'application des outils moléculaires, que nous développons dans les laboratoires métropolitains, au matériel biologique, maintenant bien étudié dans les conditions tropicales, affinera la connaissance de cette variabilité intrapopulation. Elle permettra également, par une détection plus précise de l'agent pathogène, d'éviter l'introduction de nouvelles formes du parasite en Afrique.

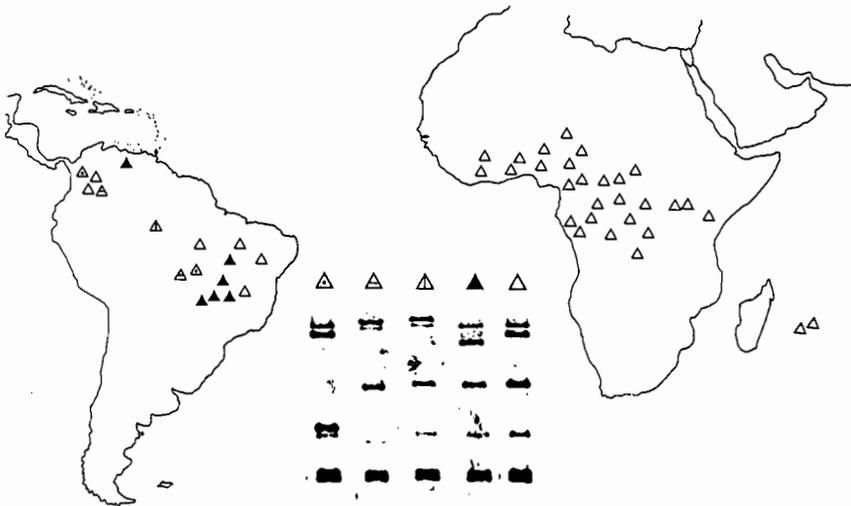


Figure 2 : *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis* : polymorphisme de la longueur des fragments de restriction de l'ADN avec la sonde universelle codant pour les ARN ribosomiques (16 + 233) : les cinq profils et leur répartition mondiale.

Figure 2 : *Restriction fragment length polymorphism of Xanthomonas campestris* pv. *manihotis* DNA using the universal probe coding rNA (16 + 233) : illustration of the five patterns obtained and their geographic distribution.

3. FACTEURS CLIMATIQUES ET CYCLES BIOLOGIQUES

Les climats de la zone intertropicale se distinguent de ceux de la zone tempérée par un régime des pluies plus contrasté, opposant saison sèche et saison humide, par une fluctuation de la température plus limitée et un régime des vents plus régulier.

La connaissance des cycles biologiques pour la bactériose et les arthropodes est fondamentale car elle renvoie, dans un premier temps, à l'influence directe des facteurs périodiques du climat : température, hygro-

métrie, régime des pluies et des vents, facteurs dont on doit tenir compte pour la régulation des populations.

Une corrélation étroite entre régime des pluies et développement de la bactériose (et du *Zonocerus* disséminateur), des acariens et de la cochenille (figure 3) a été mise en évidence au Congo, bien que les épidémies de bactériose se développent en saison des pluies alors que la saison sèche est plus favorable aux arthropodes. Il est cependant délicat de distinguer ce qui relève d'une action directe sur les organismes associés à la plante ou de l'influence indirecte par le biais du métabolisme du végétal.

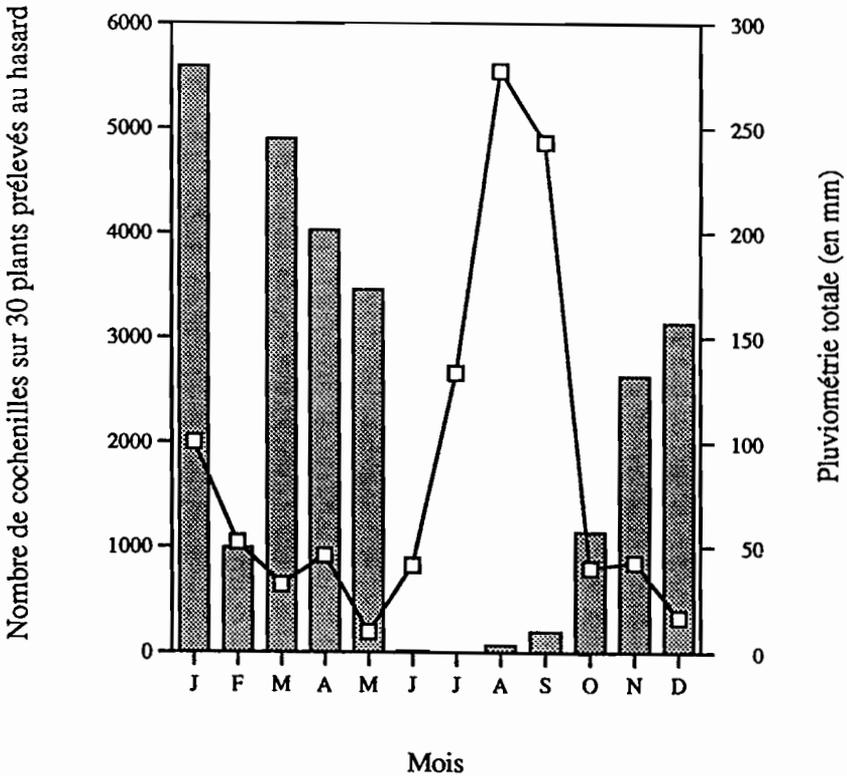


Figure 3 : Variations mensuelles de l'effectif naturel de cochenilles (histogramme) et de la pluviométrie totale (courbe) au cours de l'année 1991 à Brazzaville.

Figure 3 : Monthly changes of natural mealybug population (bar chart) and of total rainfall (curve) recorded throughout year 1991 at Brazzaville (Congo).

La température, bien que relativement stable, semble avoir également une incidence notable : en Côte-d'Ivoire, le développement des épidémies de la mosaïque africaine est déterminé par l'interaction pluviométrie/température. Ainsi, les fluctuations saisonnières des populations d'aleurodes vecteurs et de la pression d'inoculum suivent fidèlement les variations de la température dans les zones où la pluviométrie n'est pas limitante (figure 4).

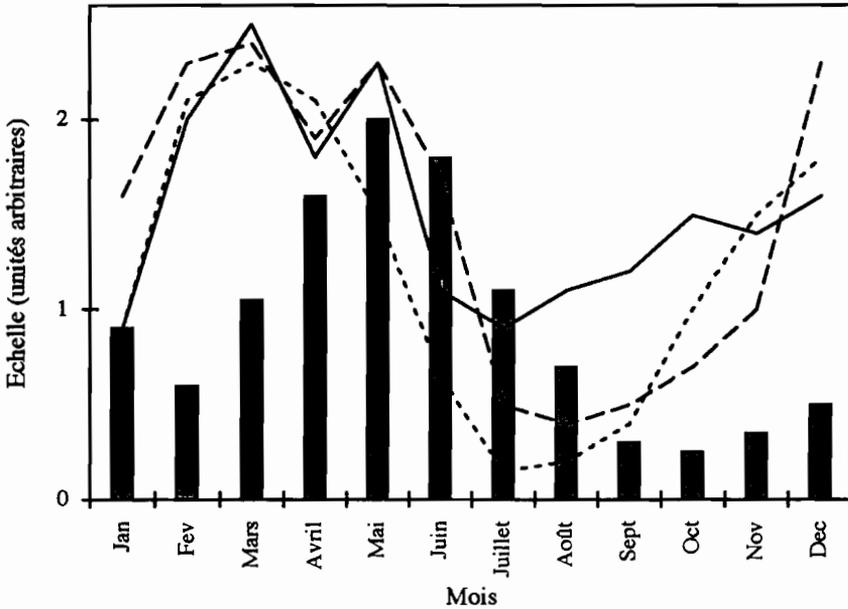


Figure 4 : Incidence mensuelle de la maladie (histogrammes), populations d'aleurodes (ligne brisée), croissance du manioc exprimée en production de feuilles par unité de temps (ligne pleine ; J.P. Raffailac, données non publiées) et température moyenne mensuelle (ligne pointillée). D'après Fargette et Thresh, 1994.

Figure 4 : Monthly spread of African cassava mosaic virus at Adiopodoume in Ivory Coast (grey histogram), average monthly maximum temperature (dotted line), whitefly numbers (broken line), monthly cassava growth expressed as the leaf area index (solid line); arbitrary scale.

Sa répartition ainsi que celle de *B. tabaci* sont aussi étroitement tributaires du régime des vents de la zone intertropicale. On observe une accumulation préférentielle de l'insecte vecteur et de la maladie le long des bordures exposées au sud et à l'ouest des parcelles (figure 5). On explique ces résultats par la direction sud-ouest du vent dominant qui déposerait les insectes vecteurs sur la bordure «au vent» des parcelles ce qui se traduirait par des gradients de contamination le long de l'axe sud/ouest - nord/est. Inversement, lors de périodes d'harmattan avec un vent de direction nord/est aux mois de janvier et février, on observe une accumulation préférentielle des aleurodes sur les bordures nord et est des parcelles (12). Au Congo, l'influence de la température sur les caractéristiques démographiques de la cochenille a fait l'objet d'études de laboratoire. Par la suite, une simulation des profils d'accroissement d'une population fictive a été réalisée et le résultat comparé avec les courbes d'accroissement observées sur le terrain. La comparaison montre que l'allure des profils de gradation de la cochenille est très nettement influencée par les conditions thermiques qui précèdent et accompagnent la pululation de la cochenille (figure 6) (17).

Bien que les disparités régionales interdisent les généralisations, ces résultats constituent des composants de recommandations pour une meilleure gestion des populations (régime des pluies-température et calendrier des plantations, direction des vents et haies protectrices) appliquées à tout ou partie des parasites-ravageurs. Elles mènent, également, à des hypothèses qui pourront, dans le futur, être testées dans des conditions d'environnement contrôlé.

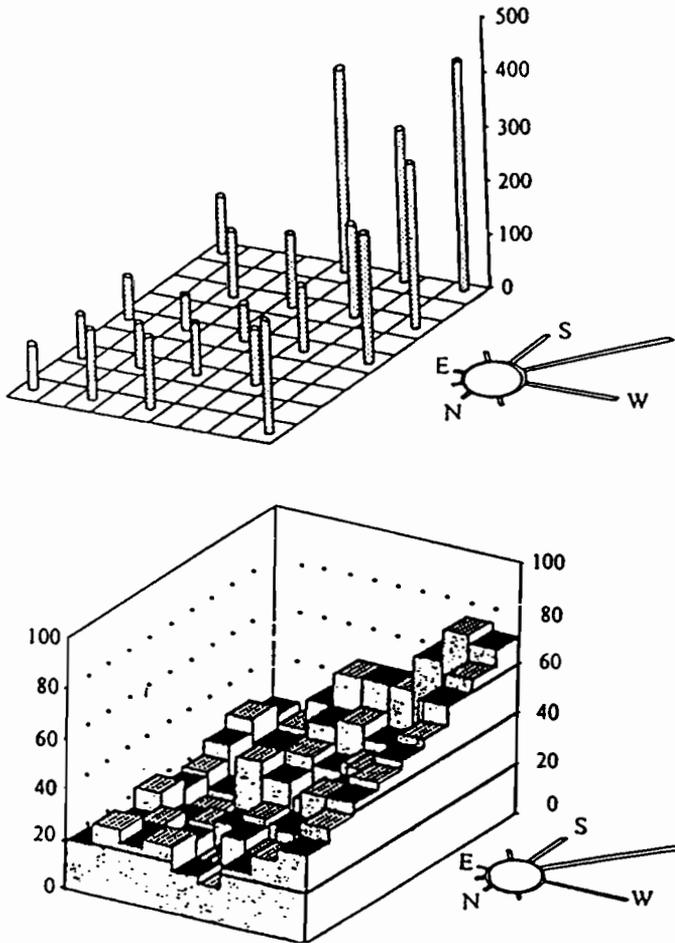


Figure 5 : Répartition des populations d'aleurodes (haut) et distribution de la mosaïque africaine du manioc (bas) au sein d'une parcelle d'un hectare et fréquence du vent dans chacune des directions. D'après Fargette, Fauquet et Thouvenel, 1985.

Figure 5 : Repartition of whiteflies (top) and distribution of African cassava mosaic (bottom) in a cassava field at Adiopodoume in Ivory Coast.

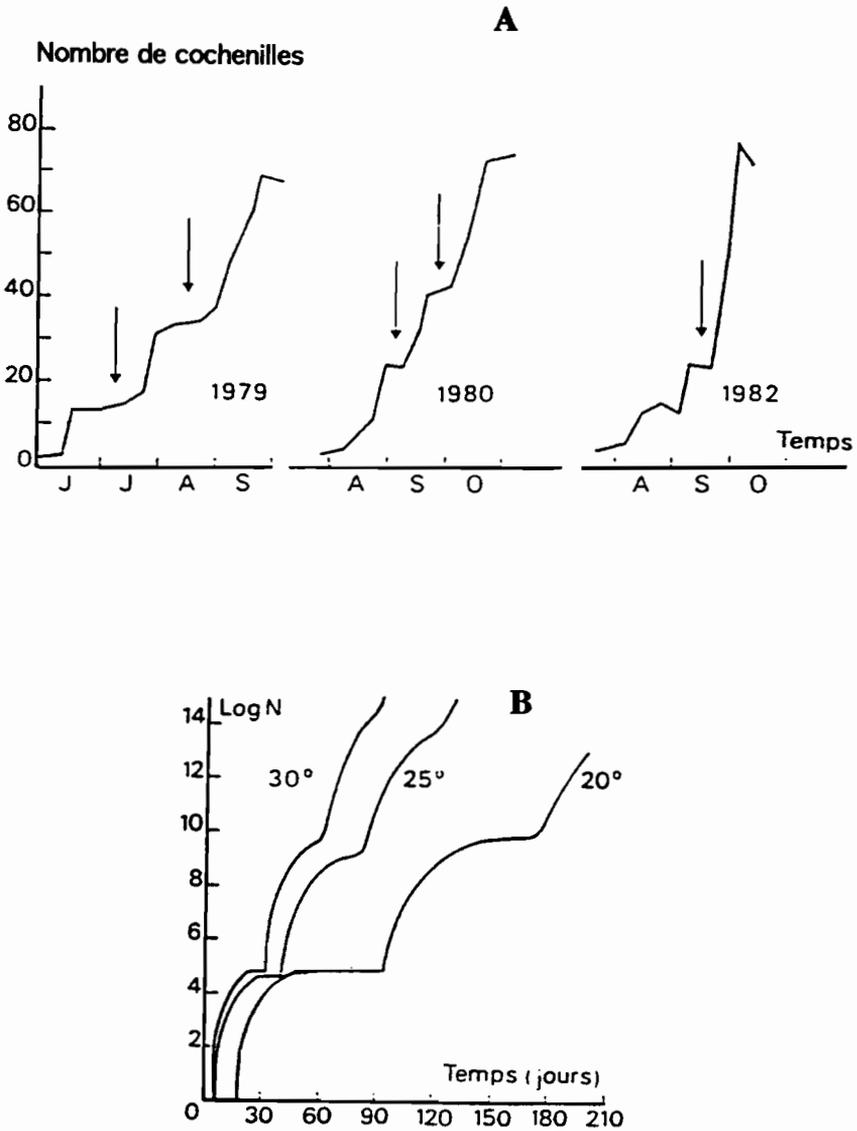


Figure 6 : Comparaison des profils observés avec des courbes simulées. A : profils d'abondance de *Phenacoccus manihoti* observés dans la région de Brazzaville en 1979, 1980 et 1982 ; B : courbes de simulation de l'accroissement d'une population de la cochenille à différentes températures sous une hygrométrie de 75 % (les flèches verticales correspondent aux générations successives). D'après Le Rü et Fabres, 1987.

Figure 6 : Comparison of the observed and simulated mealybug population dynamics. A : Observed mealybug population dynamics at Brazzaville, Congo in 1979, 1980 and 1982; B : Simulated mealybug population dynamics at 20, 25 and 30°C and 75% relative humidity (vertical arrows indicate three successive generations).

4. RELATIONS PLANTE-PARASITES ET RAVAGEURS

Comme nous venons de l'évoquer, la plante hôte, par ses caractéristiques propres, son adaptation à l'environnement et sa physiologie en relation avec les pratiques culturales, influence les dynamiques parasitaires. Il est donc apparu important de développer notre connaissance dans cette direction. Comparé à d'autres plantes cultivées en région tropicale comme le cotonnier ou l'arachide, le manioc est encore peu connu au plan génétique en dépit de travaux récents de l'ORSTOM sur la variabilité enzymatique ou génomique. On est en présence d'une diversité variétale qu'il convient de prendre en compte. L'étude de la physiologie de la plante, aussi bien au plan agronomique qu'au plan du métabolisme individuel, a été abordée, notamment dans le contexte des interactions plante-ravageur.

En Côte-d'Ivoire, les relations entre la croissance du manioc et le développement des épidémies de mosaïque africaine ont été mises en évidence. Les périodes de forte contamination sont associées à des pullulations de l'insecte vecteur, une croissance rapide du manioc et une température élevée (figure 4). Des analyses détaillées suggèrent que la température (et le rayonnement global dont elle dépend) influe simultanément sur la taille des populations d'aleurodes (augmentant sa sensibilité à la contamination) et peut-être aussi sur la concentration en virus (facilitant sa diffusion). La température serait, dans ces conditions, un facteur abiotique clé de la régulation des épidémies de la mosaïque africaine par son action intégrée sur l'agent pathogène, le vecteur et la plante hôte (11). Au Togo, l'effet de pratiques culturales variées sur le cycle biologique et l'épidémiologie de la bactériose du manioc a été suivi sur plusieurs saisons (3).

Au Congo, les pullulations de la cochenille du manioc interviennent le plus souvent en saison sèche et nous avons étudié l'influence du stress hydrique sur les modifications de la physiologie de la plante (métabolites circulants) et sur la relation manioc-cochenille. L'insecte se nourrit essentiellement de sève élaborée (6) et nous avons observé que la concentration en un composé phénolique (la rutine) varie selon la saison (diminution en saison sèche) lors de l'attaque du ravageur (7) (figure 7). Cette réponse du végétal au stress (hydrique comme parasitaire) est variable selon le génotype de manioc (diminution de la teneur en rutine chez des variétés sensibles à la cochenille).

On a observé par ailleurs que l'augmentation de la teneur en rutine est facilitée par une fertilisation organique (21). Les résultats de ces études permettent des propositions selon deux axes : (a) aménagement des pratiques culturales, date et mode de plantation, couverture du sol ou irrigation ; (b) aide à la sélection variétale par mise en évidence de mécanismes de résistance naturelle du végétal à l'attaque de la cochenille.

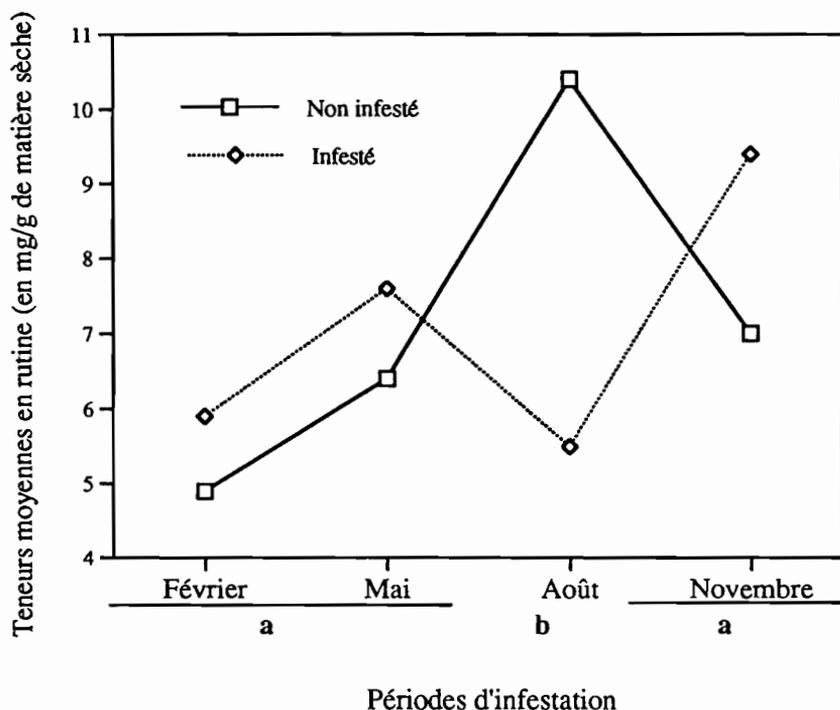


Figure 7 : Teneur moyenne en rutine foliaire selon la saison, pour un génotype favorable à la cochenille et selon que le plant est infesté (pointillés) ou non (trait plein). D'après Calatayud *et al.*, 1994.

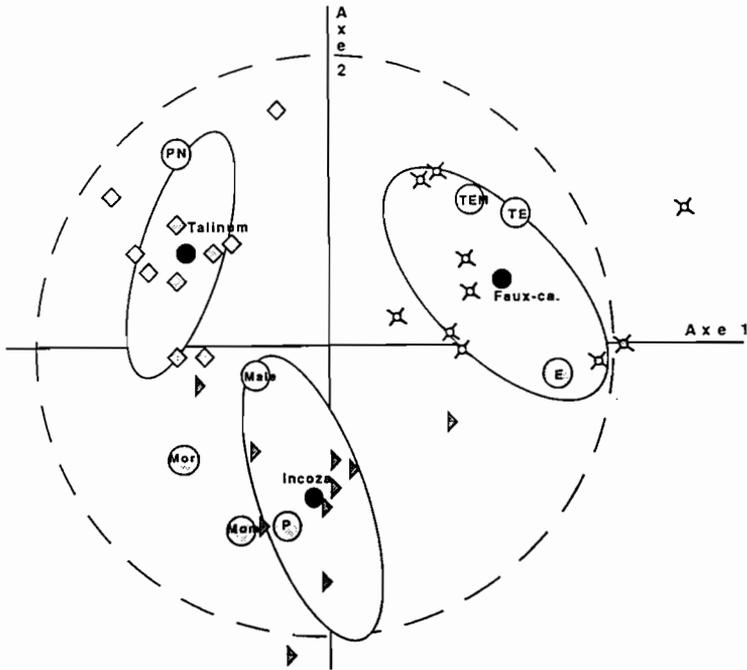
Figure 7 : Seasonal changes of mean foliar rutin contents on a favourable genotype to mealybug [infested (dotted line) and uninfested (continuous line) plants, a: rainy season; b: dry season].

5. PHYTOPHAGES ET ENTOMOPHAGES

Une composante importante de la biocénose du manioc est constituée par les entomophages (parasitoïdes et/ou prédateurs) des acariens, du criquet puant, des aleurodes ou de la cochenille. C'est pour cette dernière que les études sont le plus avancées avec la prise en compte de prédateurs coccinellidae indigènes (10), d'un parasitoïde exotique introduit à la faveur d'une campagne continentale d'acclimatation (2) et d'une entomophthorale (18). Chacune de ces associations ravageur-entomophage-entomopathogène constitue une voie potentielle vers le contrôle biologique des populations.

Cette approche écologique de la régulation biologique a permis d'intégrer l'entomophage exotique comme un nouveau facteur de régulation au sein de la biocénose et d'apprécier l'impact des auxiliaires indigènes. Comme ces agents biologiques sont, eux aussi, soumis aux mêmes conditions de l'environnement, les différents axes de recherche évoqués plus haut leur ont été appliqués. C'est ainsi que d'intéressantes observations ont été effectuées sur les relations tritrophiques plante-cochenille-parasitoïde.

Une analyse factorielle discriminante réalisée sur les valeurs des principaux paramètres conditionnant le potentiel de régulation de l'auxiliaire (taux de parasitisme, taux d'encapsulation, fécondité, *sex ratio*), (figure 8) montre une influence significative de la plante hôte sur les traits biologiques du parasitoïde (15). Ces résultats, qui doivent cependant être confirmés sur le terrain, sont d'une grande importance pour une lutte intégrée faisant appel à des variétés de manioc partiellement résistantes.



Corrélations entre les deux premiers axes et les variables (abréviations: voir texte)

Variables :	PN	Male	Mort	Mom	P	TEM	TE	E
Axe 1	-0,551	-0,267	-0,526	-0,328	-0,198	+0,490	+0,632	+0,786
Axe 2	+0,689	-0,109	-0,403	-0,672	-0,674	+0,517	+0,462	-0,120

Figure 8 : Influence de la plante hôte (Talinum, Faux caoutchouc et manioc variété incosa) sur quelques caractéristiques biologiques d'*Epidinocarsis lopezi*, parasite de la cochenille du manioc. PN = % de piqûres nutritionnelles, P = taux de parasitisme initial, E = % de cochenilles présentant des traces d'encapsulation, TE = taux d'encapsulation, Mom = % de momies obtenues, TEM = taux d'émergence, Male = % de mâles, Mort = mortalité totale. D'après Tertuliano, 1993.

Figure 8 : Influence of the host-plant on some biological characteristics of *Epidinocarsis lopezi*. PN = % of cassava mealybug killed by host-feeding, P= initial parasitism rate, E = % of cassava mealybug with encapsulation symptoms, TE= encapsulation rate, Mom = % of mummies, TEM = emergence rate, Male = % of male, Mort = total mortality.

6. LA MODÉLISATION

La prise en compte de nouvelles entités biologiques de la biocénose parasitaire illustre la complexité des relations croisées qui se développent dans le système étudié. La gestion d'un système plante-parasites-ravageurs si complexe n'est possible que grâce à une compréhension des mécanismes intervenant à l'échelle des individus constituant les populations et des interactions entre les différents composants du système (20). Les techniques d'analyse des systèmes et, plus spécifiquement, les méthodes de simulation permettent aujourd'hui cette synthèse quantitative. Ainsi, les épidémies simulées à partir d'un modèle mathématique simple basé sur la fluctuation cyclique de la pression d'inoculum (liée à la température) et la variation de la sensibilité de la plante au virus en fonction de l'âge sont-elles proches des épidémies observées (13) (figure 9). À partir d'un modèle plante (manioc) fondé sur des bases agronomiques et grâce à une adaptation aux conditions de l'Afrique centrale, un travail de modélisation d'un sous-système plante-phytophage a été conduit (figure 10) avec les données relatives aux acariens verts (4). C'est là un premier pas vers l'intégration des différentes données à notre disposition.

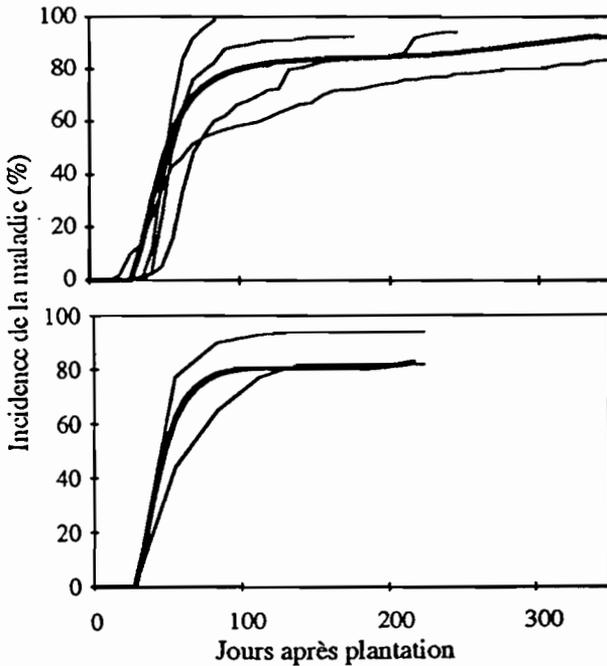


Figure 9 : Épidémies de mosaïque africaine du manioc observées en champ (traits fins) et simulées à partir du modèle épidémiologique (traits gras) en Côte d'Ivoire (haut) et en Tanzanie (bas), pour une plantation du mois d'avril avec la variété CB. D'après Fargette et Vié, 1994.

Figure 9 : Observed (plain line) and simulated epidemics (bold lines) of African cassava mosaic virus in Ivory Coast (top) and in Tanzania (bottom) for an April planting with the CB variety.

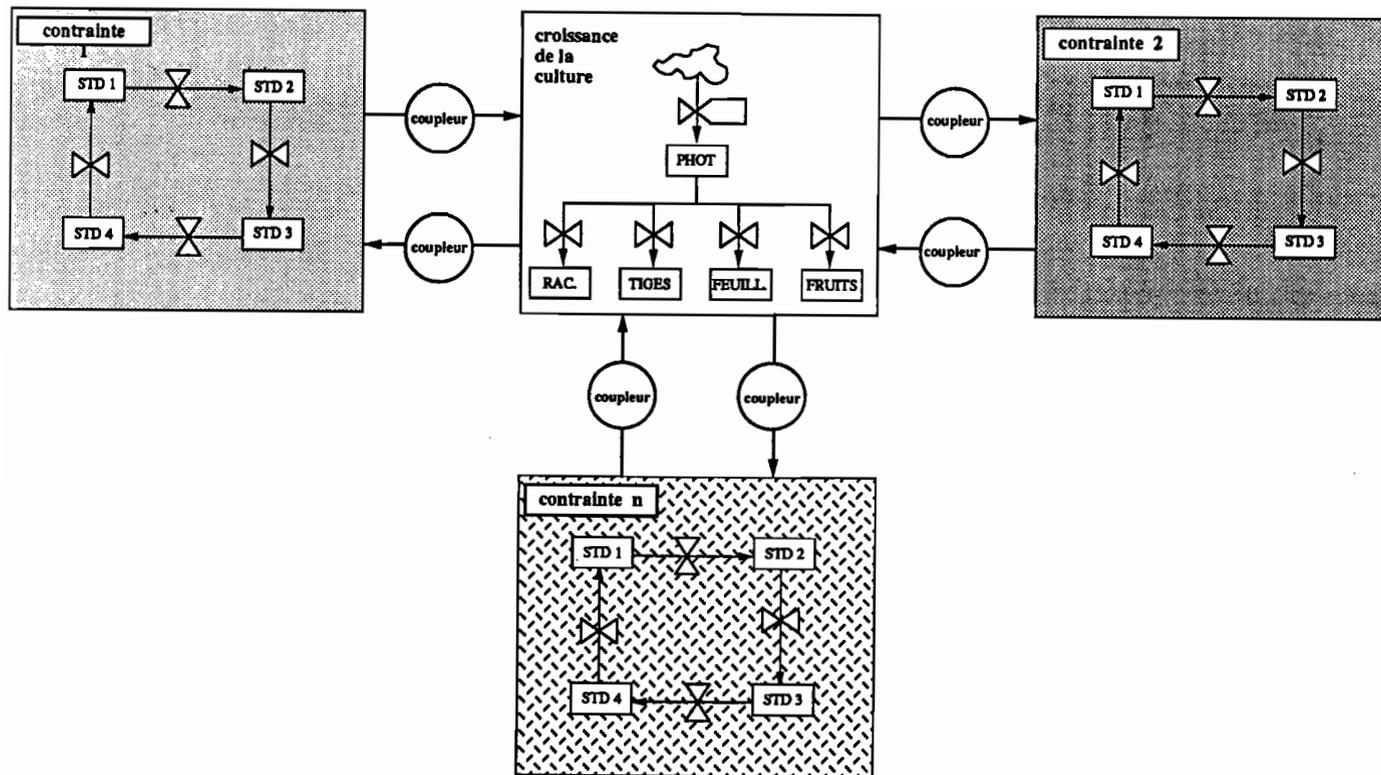


Figure 10 : Diagramme de flux représentant le couplage entre un modèle de croissance d'une culture et un ensemble de contraintes.
D'après Savary et Zadocks, 1991.

Figure 10 : Flow diagram representing the coupling between a crop growth model and a set of pest constraints.

7. DISCUSSION-CONCLUSION

Nous avons représenté de façon matricielle les différentes séquences d'une analyse d'un système de contraintes parasitaires (variabilité des agents pathogènes, des vecteurs et des phytophages ; modalités des relations hôte-parasite ; épidémiologie et dynamique des populations ; modélisation) en regard des différents organismes jusqu'ici étudiés (figure11).

		MAM	BVM	PTR	CFM	AVM	CP
A	Caractérisation :						
	- pathogènes -ravageurs	■	■	■	■	■	■
	- vection dissémin.	■	■	■	■	■	■
	- hôte	■	■	■	■	■	■
B	Interaction plante-vecteur :						
	- résistance de la plante	■	■	■	■	■	■
C	Interaction ennemi-hôte :						
	- rendement	■	■	■	■	■	■
	Résistance à path. ravag.						
	- symptômes	■	■	■	■	■	■
	- physio. végét.	■	■	■	■	■	■
D	Epidémio. Dyn. pop. :						
	- cycle	■	■	■	■	■	■
	- spatial	■	■	■	■	■	■
	- temporel	■	■	■	■	■	■
	- climat	■	■	■	■	■	■
	- façons culturales	■	■	■	■	■	■
	- modélisation	■	■	■	■	■	■

MAM	=	Mosaïque africaine du manioc	ACMV	
BVM	=	Bactériose vasculaire du manioc	<i>Xanthomonas pv manihoti</i>	
PTR	=	Pourritures tiges racines	<i>Botryodiplodia</i>	
CFM	=	Cochenille farineuse du manioc	<i>Phenacoccus manihoti</i>	
AVM	=	Acariens verts du manioc	<i>Mononychellus spp.</i>	
CP	=	Criquet puant	<i>Zonocerus variegatus</i>	

■	■	■	■	Densité décroissante de l'information acquise
---	---	---	---	---

Figure 11 : Représentation matricielle des acquis, des lacunes et des perspectives d'une recherche intégrative

Figure 11 : Matrix representation of achievements, gaps and prospects for integration in research

La caractérisation des organismes apparaît comme une composante forte de la virologie et de la bactériologie qui ont en commun les techniques appropriées (figure 11A). Pour les arthropodes, la situation est différente, car l'identification procède souvent de la simple étude morphologique. Cependant, la nécessité de mesurer le polymorphisme génétique des populations animales se fait de plus en plus forte et des études sont nécessaires pour mieux comprendre les relations avec la plante. Ce point a été abordé pour l'aleurode vecteur de la mosaïque (figure 11B) (question fondamentale aujourd'hui alors qu'une épidémie se développe en Ouganda) et pour le criquet puant. Les techniques d'investigation étant, pour l'essentiel, les mêmes que pour les pathogènes, il y a là une plateforme d'intégration méthodologique à développer.

Pour des raisons de séparation entre les disciplines qui étudient la génétique des plantes et celle des parasites ou ravageurs, il n'y a pas simultanément des recherches conduites dans ce domaine sur la plante hôte et sur ses parasites. Dans le cas du manioc, les connaissances à notre disposition sont assez limitées. Il y a une impérieuse nécessité de mieux connaître le végétal et sa variabilité génétique afin de progresser dans la connaissance des mécanismes de résistance aussi bien pour les maladies que pour les arthropodes. La plante et sa variabilité génétique sont également des éléments forts d'une intégration des travaux des différentes disciplines de la protection des cultures tropicales.

L'étude des interactions entre la culture et ses pathogènes nécessite une meilleure connaissance du végétal et demande que l'on s'intéresse aux modifications du rendement sous la pression parasitaire et aux mécanismes phénotypiques de la résistance (figure 11C). La phytopathologie s'intéresse à l'évaluation des symptômes de la maladie, ce qui permet de mettre en évidence les manifestations de la résistance du végétal. Pour les arthropodes, cette approche n'est pas généralisée, car elle est habituellement remplacée par la mesure directe de l'abondance des ravageurs. Avec l'étude des modifications de la biologie de la cochenille du manioc conditionnées par l'état physiologique du végétal, ainsi qu'avec les questions que pose la polyphagie du criquet puant, les entomologistes intègrent à présent cette composante. Il y a donc une similitude dans les concepts et les approches méthodologiques pour l'étude des mécanismes physiologiques et biochimiques de la résistance du végétal à l'agression parasitaire, ce qui représente un facteur d'intégration des recherches dans ce domaine.

Ces deux disciplines devraient de même se réunir pour étudier une composante commune, à savoir l'effet du parasitisme ou de la phytophagie sur les rendements. Cette approche est difficile, car elle exige des moyens en expérimentation agronomique et s'accommode mal des investigations en "champ paysan". Elle est plus délicate encore pour le manioc qui présente une grande variabilité individuelle de la production en tubercules. Un effort devrait être fait dans ce domaine pour une standardisation des méthodes et, de préférence, l'exercice de la recherche dans une même implantation expérimentale. Il s'agit d'une composante majeure de l'intégration des études, et cela pour trois raisons : (a) l'incidence sur le rendement est la résultante de l'action conjuguée des différents consom-

mateurs de la plante et l'approche doit être globalisante ; (b) l'étude du rendement implique la prise en compte des pratiques culturales qui représentent une possibilité commune à tous les travaux d'intervenir sur les mécanismes épidémiques ; (c) l'outil d'induction le plus approprié s'avère être un modèle physiologique de la culture et des sous-modèles parasites ou ravageurs (figure 10). Comme on le voit dans la matrice (figure 11), des travaux ont été conduits pour les acariens et la mosaïque, mais ils sont de nature différente. Pour la mosaïque, il s'agit de simuler la dynamique spatio-temporelle de l'épidémie alors que, pour les acariens, nous avons travaillé sur un modèle plante et des sous-modèles ravageurs. Cet objectif - un modèle agrophysiologique de croissance de la culture couplé aux dynamiques parasitaires et servant de support à une analyse des contraintes biotiques de la culture - requiert un nouvel effort de concertation et de standardisation méthodologique pour la mise en œuvre d'une approche commune et intégratrice de l'ensemble des résultats.

Un autre exemple d'intégration possible est représenté par la sanitation (production et utilisation de matériel végétal sain). Dans ce domaine, des techniques similaires (thermothérapie, culture *in vitro*, multiplication rapide) sont employées pour éliminer plusieurs ennemis. L'habitat forestier, qui assure un statut nutritionnel privilégié à la plante et une "sanitation naturelle" contre la bactériose, les acariens et la cochenille, peut garantir une production de boutures saines et vigoureuses.

L'épidémiologie et la dynamique des populations ont été largement étudiées (figure 11D). Ceci est dû au caractère fondamental de ces études de base qui assurent un premier descriptif des relations plante-parasites et à l'accès permanent au terrain que favorise la présence permanente des chercheurs ORSTOM dans les zones tropicales. Cette masse de connaissances obtenues dans des sites différents, à des périodes différentes et sur des organismes variés, nécessite une synthèse (modélisation) qui ouvrira des voies de recherche originales dans le sens de l'intégration des approches et des solutions à apporter.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Jean-Pierre **Raffailac** pour les données qu'il nous a transmises.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) BANI G., 1990. - Interactions *Zonocerus variegatus* (Orthoptère, Pyrgomorphidae) - manioc au Congo : bioécologie d'un ravageur vecteur de la bactériose. Thèse de l'Université de Rennes I, 195 p..
- (2) BIASSANGAMA A., FABRES G. et NENON J.P., 1988. - Parasitisme au laboratoire et au champ d'*Epidinocarsis lopezi*, auxiliaire exotique introduit au Congo pour la régulation de l'abondance de *Phenacoccus manihoti*. Entomophaga, **33**, 453-456.
- (3) BOHER B. et AGBOBLI C.A., 1992. - La bactériose vasculaire du manioc au Togo. Caractérisation, répartition géographique et sensibilité variétale. Agronomie Tropicale, **2**, 131-136.
- (4) BONATO O., 1993. - Dynamique des populations de l'acarien vert du manioc *Mononychellus progresivus* et de l'acarien rouge *Oligonychus gossypii* au Congo. Modélisation du sous-système acariens phytophages-manioc. Thèse de l'Université de Montpellier II, 146 p..

- (5) BURBAN C., FISHPOOL L.D.C., FAUQUET C. et THOUVENEL J.C., 1992. – Host associated biotypes within West-African populations of the whitefly *Bemisia tabaci* (Genn.) (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of applied Entomology*, **113**, 416-423.
- (6) CALATAYUD P.A., RAHBE Y., TJALLINGII W.F., TERTULIANO M. et LE RÛ B., 1994 a. – Electrically recorded feeding behaviour of cassava mealybug on host and non host plant. *Entomol. exp. appl.* (*sous presse*).
- (7) CALATAYUD P.A., RAHBE Y., DELOBEL B., KHUONG-HUU F., TERTULIANO M. et LE RÛ B., 1994 b. – Influence of secondary compounds in the phloem sap of cassava on expression of antibiosis towards the mealybug *Phenacoccus manihoti*. *Entomol. exp. appl.* (*sous presse*).
- (8) DANIEL J.F. et BOHER B., 1985a. – Epiphytic phase of *Xanthomonas campestris* pv *manihotis* on aerial parts of cassava. *Agronomie*, **5**, 111-116.
- (9) DANIEL J.F. et BOHER B., 1985b. – Étude des modes de survie de l'agent causal de la bactériose vasculaire du manioc, *Xanthomonas campestris* pv *manihotis*. *Agronomie*, **5**, 339-346.
- (10) FABRES G. et KIYINDOU A., 1985. – Comparaison du potentiel biotique de deux coccinelles (*Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta*) prédatrices de *Phenacoccus manihoti* au Congo. *Acta Oecologica*, *Oecol. Applic.*, **6**, 339-348.
- (11) FARGETTE D. et THRESH J.M., 1994. – Ecology of African cassava mosaïque. *In* : Ecology of Plant Pathogens, BLAKEMAN J.P. and WILLIAMSON B. Eds. CAB International. Oxford, pp 269-282.
- (12) FARGETTE D., FAUQUET C. et THOUVENEL J.C., 1985. – Field studies on the spread of African cassava mosaïque. *Annals of Applied Biology*, **106**, 285-294.
- (13) FARGETTE D. et VIE K., 1994. – Modelling the temporal primary spread of African cassava mosaic virus into plantings. *Phytopathology*, **84**, 378-382.
- (14) GROUSSON F., PAGES J. et BOHER B., 1990. – Étude de la variabilité d'un agent pathogène *Xanthomonas campestris* pv *manihotis* par l'analyse factorielle multiple. *Agronomie*, **4**, 627-640.
- (15) HERBRECHT F.F., 1993. – Étude d'un système tritrophique en conditions expérimentales : influence de la plante hôte sur les caractéristiques bioécologiques d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae), parasitoïde de la cochenille du manioc. Mémoire de DEA, Université de Rennes I, 134 p..
- (16) LE GALL Ph., BANI G. et MINGOUOLO E. – 1994. Importance de *Chromolaena odorata* dans l'alimentation de *Zonocerus variegatus*. Third Internat. Workshop on *Chromolaena odorata*. Abidjan, novembre 1993 (*sous presse*).
- (17) LE RÛ B. et FABRES G., 1987. – Influence de la température et de l'hygrométrie relative sur le taux d'accroissement des populations de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) au Congo. *Acta Oecologica* ; *Oecol. Appl.*, **8**, 165-174.
- (18) LE RÛ B. et IZIQUEL Y., 1990. – Nouvelles données sur le déroulement de la mycose à *Neozygites fumosa* sur la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti*. *Acta Oecologica*, **11**, 741-754.
- (19) VERDIER V., DONGO P. et BOHER B., 1993. – Assessment of genetic diversity among strains of *Xanthomonas campestris* pv *manihotis*. *Journal of General Microbiology*, **139**, 2591-2601.
- (20) SAVARY S. et ZADOKS J.C., 1991. – La culture et ses contraintes phytosanitaires en tant que système. pp. 11-12, *in* : Approches de la pathologie des cultures tropicales (sous la direction de S. SAVARY). Éditions Karthala-ORSTOM, Paris, 228 p..
- (21) TERTULIANO M., 1993. – Résistance du manioc à la cochenille farineuse *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) : rôle de quelques composés biochimiques foliaires. Thèse de l'Université de Rennes I, 98 p..

M. Rapilly. – Dans le domaine de la protection des plantes, je crois qu'il faut souligner l'importance de l'approche dynamique des populations à l'ORSTOM et l'orientation très originale de l'ORSTOM dans l'approche de la quantification des contraintes sanitaires dans l'étude des systèmes culturaux.

M. Cauderon. – Des programmes d'amélioration génétique du manioc sont-ils conduits en liaison avec les recherches sur la gestion intégrée de la biocénose parasitaire ?

M. Fabres. – Nous participons à la recherche de variétés génétiquement améliorées selon deux modalités qui encadrent les travaux d'amélioration proprement dits : (1) criblage de collections nationales pour l'identification de cultivars intéressants ; (2) étude des mécanismes physiologiques des réactions de la plante aux stress parasites et des systèmes génétiques impliqués.