

*Les Dysdercus*  
du Cotonnier  
en Afrique Occidentale

Écologie  
et Migrations

dominique duviard

**TRAVAUX  
ET DOCUMENTS  
DE L'O.R.S.T.O.M.**

**Les *Dysdercus* du Cotonnier  
en Afrique Occidentale**

**Écologie et Migrations**



**dominique duviard**



**ÉDITIONS DE L'OFFICE  
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
ET TECHNIQUE OUTRE-MER**

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

**SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'O.R.S.T.O.M.  
70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY (France)**

Les paiements sont à effectuer par virement postal au nom de *Service des Publications ORSTOM*, C.C.P. 22.272.21.Y PARIS (à défaut par chèque bancaire barré à ce même libellé).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M.

N° 135

**Les *Dysdercus* du Cotonnier  
en Afrique Occidentale**

**Écologie et Migrations**

**dominique duviard**

---

Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'État à l'Université de Paris-Sud pour obtenir le grade de Docteur ès-Sciences Naturelles, le 24 juin 1977, sous le titre :

Écologie de *Dysdercus voelkeri* en Afrique Occidentale :  
Migrations et Colonisation des nouveaux habitats

---

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations « dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou « partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est « illicite (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc « une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal ».

**Les *Dysdercus* du Cotonnier  
en Afrique Occidentale**

**Écologie et Migrations**

**dominique duviard**

# *Table des matières*

	pages
Abstract .....	7
Prologue .....	9
INTRODUCTION .....	11
<b>1. L'INSECTE ET SON MILIEU .....</b>	<b>13</b>
1. Inventaire taxonomique .....	13
2. Les plantes hôtes .....	14
3. Les conditions climatiques .....	22
4. Discussion .....	32
<b>2. LE SYNDROME MIGRATOIRE .....</b>	<b>35</b>
1. Données bibliographiques .....	35
2. L'invasion du champ de coton .....	38
3. Discussion .....	59
<b>3. LA COLONISATION DES NOUVEAUX HABITATS .....</b>	<b>63</b>
1. L'arrivée des migrants .....	63
2. Le développement de la nouvelle génération .....	76
3. Discussion .....	108

<b>4. LES VOLS DE DISPERSION</b> .....	111
1. Le départ des sites de reproduction .....	111
2. Les vols migratoires .....	115
<b>5. DYNAMIQUE ET GÉOGRAPHIE DES MIGRATIONS</b> .....	129
1. Les données du problème .....	129
2. Expérimentation multilocale en Côte d'Ivoire .....	136
3. Mécanismes des déplacements migratoires .....	145
4. Discussion .....	156
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE</b> .....	159
<b>Bibliographie</b> .....	163

## *Abstract*

The genus *Dysdercus* is widely spread in the Tropics. Its pest status - the bug is commonly known as the cotton stainer - is still preeminent everywhere cotton is grown, even if the insect may be fairly well controlled by the use of insecticide.

Easily reared in the laboratory, *Dysdercus* spp. has been extensively used as material for physiological and ethological studies. Its biology is thus quite well understood.

Field studies of the ecology of *Dysdercus* have, nevertheless, poorly attracted entomologists, except those strictly involved with the problem of pest control. If migratory habits are said to be a typical feature of the biology of cotton stainers, no comprehensive study of these has been undertaken since the early observations made during the 'twenties.

During several years, investigations have been pursued in the Ivory Coast (West Africa), completed by punctual observations in Ghana and Mali. In that part of Africa, five species of *Dysdercus* occur, among which two are common : *D. voelkeri* (until recently confounded with *D. superstitiosus* under the taxon *superstitiosus*), which is the local cotton stainer, and *D. melanoderes*.

The bugs live on seeds and fruits of plants belonging to the *Malvaceae*, *Sterculiaceae*, *Bombacaceae*, but *D. voelkeri* has a wider range of hosts, and may live on some *Gramineae*.

If *D. voelkeri* covers an extensive geographical area (from the Southern Sahel limit to the Atlantic coast), it is not found everywhere simultaneously.

The habitats of the species are restricted to the immediate vicinity of host plants (and thus scattered among forests and savannas) where seeds or fruits may be dispersed, and obviously temporary, according to the fruiting period.

Colonization of these habitats by the bugs is the fact of young adults. The insects are able to fly, but once they have encountered both their specific food and sexual partners, food ingestion and copulation quickly induce the histolysis of flight muscles. The bugs are thus fixed in their habitat and reproduce.

The new generation develops at the foot of their arboreal host plant, where it finds the fallen seeds and fruits, or on the host plant itself, if it is an herbaceous or a shrub (such as cotton). Generally the young population presents a strong demographic development, according to the fertility of females. But high mortality occurs among larvae (especially the second and third instars), the food resources, intensively exploited, may be a limitant factor, but climatic conditions are of prime importance : both low hygrometry (dry season) and heavy rainfall (rain season) may be responsible of severe losses. The development of any population of *Dysdercus* thus depends on the phenology of host plants and on climate.

The newly produced adults generally leave their habitat by flight. Flight activity is also extremely dependent on climatic conditions. Young adults usually congregate before flight, but take off may only be «triggered» by high hygrometry and rather warm temperature (circa 25° C). This explains the quite different patterns of flight activity, as observed by the mean of light traps, at different latitudes : in a given area both life and flight activity of the bugs may only occur if the local climate is adequate.

Thence, a close relationship between the presence of the bugs and the structure of the Inter Tropical Convergence Zone (ITCZ) may be enhanced. *D. voelkeri* is able to live and fly in a rather wide belt just south of the Inter Tropical Front, where climate is warm, sunny and wet. Excessive dryness (north of the ITF) or rainfall (south of the favourable belt) are drastically unsuited.

The ITCZ is subject to annual displacements (northwards during the arctic summer, southwards during the arctic winter). Thus, the climatic belt, favourable to *D. voelkeri*, does not cover the same geographic area all year round. The bugs make profit of this displacements to colonize new habitats on long range migrations. Flight activity occurring mainly in climatic conditions linked with higher convective activity of the low atmosphere, the migrating bugs are transported upwards by convection and horizontally by dominant winds. This connection between flight and atmosphere movements inside the ITCZ accounts perfectly for the seasonal presence of the cotton stainers in the different parts of their very wide geographic area. Direct confirmation of the author's hypothesis may be found in the alternance of the geographically and seasonally restricted coloured forms of *D. voelkeri*.

# Prologue

Un énorme soleil rouge s'enfonçait dans la brume sèche, et les gigantesques silhouettes des fromagers effeuillés détaient sur le ciel orangé du couchant leurs mille branches grises chargées de capsules gonflées de kapok.

Depuis le matin, nous avons réussi à parcourir 250 km de route goudronnée, bloqués au départ du Foro-Foro par une panne de pompe à eau de notre véhicule de tournée, consommant ensuite 8 litres d'huile dans les 70 premiers kilomètres - durite éclatée - et, par la grâce d'une direction au jeu miraculeusement passé au travers du contrôle Véritas, frôlant de près un «taxi-brousse» enthousiaste qui faisait «avion-la route» malgré sa cargaison d'humains et de bananes foutou.

Avant d'aller inspecter le piège lumineux de Lamto, un arrêt s'imposait à la buvette de G'Pakobo, tout au sud du pays Baoulé, ce village qui, comme son nom l'indique, s'endort chaque soir «sous le cocotier». C'est là, entre deux bouteilles tièdes de bière d'arachide que Kouamé me fit raconter par un Vieux du village, la légende qui retrace la vie et les mœurs de *Dysdercus voelkeri* Schmidt (*Hemiptera :Pyrrhocoridae*), plus poétiquement connu, chez les Baoulés, sous le nom de «Nana Niamien Yi Ago», Ago, fille de Dieu.

La voici, transcrite aussi fidèlement que peut le faire l'écriture. Le visage mobile et l'accent du vieil homme noir resteront bien malheureusement absents.

*«Histoire là, c'est vraiment ancien. En ce temps là, hommes et z'animaux i'vivaient toujours ensemble et, tous, i' parlaient même façon. Le Roi de ce pays, on 'pélé lui Nana, c'est-à-dire Vieux ; mais ce Roi-là était trop fort même, et les Anciens disent qu'il était Dié - même chose. Dié avait trois femmes, mais Ago était si tellement jolie, Dié était content trop. Aussi il avait demandé au Peuple trois jours de nocés pour son mariage avec celui-là. Nana i'donné elle collier cadeau ; c'était collier en or fétiche du pays des Ashantis. Dié parla en cachette au bijou :*

*— «Collier, dit Dié, voilà mon femme, la plus aimée, la plus belle. Si quelqu'un va lui demander la main, tu vas te décrocher*

de son cou ; et tu racontes pour moi ce que tu vu i entendu». Puis, il mit l'or au cou de Ago.

Femme Ago i'parti voyager un peu, visiter tous les villages du Roi Nana. Partout, gens i'posaient sur son passage ; on regardait elle ; et tous disaient :

— «Façon Dié il a gagné la chance avec moussou !»

Ago portait des couleurs si brillantes qu'aujourd'hui encore on 'pélé une façon de pagne, avec les rayures comme le corps de la femme du Vieux : pagne Ago ! Femme comme ça, c'est goût.....

Un matin, Ago marchait sur la piste, dans la forêt-galerie ; déjà le chaud soleil montait dans le ciel ; hippopotames l'jouaient trompette dans le fleuve, tout près. Ago vit un joli garçon, très joli qu'elle n'en avait jamais vu. Elle 'péla lui, mais il refusa de venir :

— «Dis-moi pourquoi tu te caches ? Il ne faut pas me craindre ;»

— «Pardonne-moi, dit le jeune, mais ici chacun sait que tu es femme pour Nana, et je n'oublie pas la consigne !»

— «Ne crains rien ; est-ce que ce n'est pas moi qui t'ai demandé de me saluer ? Dis-moi ton nom, et viens près de moi».

Le jeune garçon s'approche et elle lui dit «Je vous aime tant» ; et puisqu'elle est la plus belle du monde, le garçon n'eut pas le temps de s'abstenir, et alla avec la femme.....

En la quittant, le jeune donna son nom à la femme : Bléga Allou. C'était le Grand Touraco doré de la forêt, un grand chanteur et batteur de tam-tam.

Après le départ du Touraco, l'or que la femme portait se détacha de son cou et alla à la rencontre de Dié. Quand il vit l'or, il comprit ce qui s'était passé. Il fit venir ses soldats : — «Ligotez cette femme, et qu'elle dénonce avec quel garçon elle est partie».

Alors, Ago reprend la chanson que le Touraco avait chantée, en lui disant de venir à son aide :

— «Bléga Allou-é, Bléga Allou mi ono, mi oun Bléga Allou, Blao ; Bléga Allou, je meurs ; mon mari Bléga Allou, viens à mon secours».

Quand le Touraco a entendu la chanson, il se précipita vers la cour de Dié, et se posa sur la palissade. Dans la cour, il y avait un monde inoui. Dié demanda à Ago :

— «C'est lui le garçon avec qui tu es partie ?»

— «Oui» répond Ago ;

Le Touraco reprend la même chanson que la femme avait chantée, et tout le monde se dressa. C'est ainsi que Dié ordonna à ses hommes de détacher la femme, et dit au Touraco :

— «Tu es le plus beau du monde, et tu as été le seul à connaître ma femme, mais je ne te tuerai pas, ni la femme aussi ; mais tu restes mon griot et partout où je passe, tu chanteras mon louange et chanteras mon arrivée. Quant à toi, Madame, tu resteras telle que tu es ; pour te punir, tu mangeras rien, si ce n'est des graines de kapok.»

C'est ainsi que Ago quitta Dié pour vivre sur la Terre, où se trouve le Fromager pour qu'elle puisse se nourrir.

Chez nous, les Baoulés, ce petit kakaba qui bouffe les graines de kapokier, avec son ventre rayé, cette pinaise, on 'pélé lui toujours «Ago, fille de Dié».

# Introduction

*Lorsqu'en fin d'année 1969, le programme de recherches qui devait déboucher sur le présent travail était établi, le souci principal qui l'animait était d'essayer de préciser, à l'aide d'exemples judicieusement choisis, les modalités d'infestation, par les insectes déprédateurs, des cultures annuelles en milieu tropical.*

*L'existence d'infrastructures scientifiques solides en Côte d'Ivoire désignait tout naturellement ce pays, et la culture des cotonniers était retenue.*

*La faune des insectes attaquant le cotonnier en Afrique Occidentale est diverse et bien connue. Mais si de nombreux travaux appliqués, appuyés sur une longue et déjà ancienne connaissance de la biologie des insectes concernés avaient déjà vu le jour, la provenance et le devenir des ravageurs, en dehors des périodes relativement courtes de culture cotonnière (5 mois par an), restaient et restent, pour beaucoup d'espèces, des phénomènes mal connus ou totalement ignorés.*

*Si, en Côte d'Ivoire, les ravages occasionnés par les punaises rouges du cotonnier (*Dysdercus* spp.) sont bien limités par une organisation rigoureuse des traitements insecticides, elles demeurent, en de nombreux pays africains, l'une des causes majeures de déboires pour le paysan.*

*La biologie de l'insecte est bien connue ; son élevage, facile au laboratoire, a permis des recherches physiologiques variées ; mais beaucoup de points de son écologie restent obscurs. Les invasions spectaculaires qu'il effectue dans les cotonneries sont bien connues des cultivateurs pour leur caractère massif et ponctuel. Ses hôtes*

*sauvages repertoriés de longue date ne l'hébergent que très temporairement. Que devient alors cet insecte, qui pullule dans les champs de coton, en dehors de la présence de son hôte cultivé ? D'où vient-il ? Autant de questions restées jusqu'ici sans réponse satisfaisante.*

*Le choix de l'insecte Pyrrhocoridae **Dysdercus voelkeri** Schmidt, espèce déprédatrice dominante en Côte d'Ivoire, s'est donc rapidement imposé. Les connaissances biologiques et physiologiques déjà acquises pouvaient nous dispenser de longues études préliminaires. L'abondance saisonnière de l'insecte, dans les champs ou les milieux naturels, pouvait rendre plus aisées nos investigations sur le terrain.*

*Dans un premier temps, les recherches ont été entreprises à une échelle régionale, au centre de la Côte d'Ivoire ; très rapidement, il nous a semblé difficile d'expliquer les modalités des échanges «milieu naturel - champ de coton» en nous limitant à une étude ponctuelle ; c'est d'ailleurs, semble-t-il, ce qui a interdit tout aboutissement effectif des recherches antérieures dans ce domaine. Peu à peu s'est imposé dans notre esprit une hypothèse explicative faisant intervenir des échanges à une échelle géographique beaucoup plus vaste ; l'étude des phénomènes migratoires et de leurs aspects tant physiologiques qu'éco-éthologiques est ainsi devenue la préoccupation centrale de nos travaux, la colonisation des nouveaux habitats par l'insecte formant le terme ultime d'un processus adaptatif remarquablement évolué.*

*La poussière des pistes, les hautes herbes coupantes de la savane, les essaims de Mélipones avides de sueur sous le soleil, les «poto-potos» rouges ou gris des saisons des pluies ont été, sans doute, à nos investigations, la perfection que l'on est en droit d'attendre d'un chercheur de laboratoire.*

*Puisse l'opinion du lecteur n'en être point trop affectée.*

# 1

## L'insecte et son milieu

### 1. INVENTAIRE TAXONOMIQUE

#### 1.1. Liste des espèces

Le genre *Dysdercus* Guérin-Menneville, 1831, est représenté en Côte d'Ivoire, comme dans l'ensemble de l'Afrique Occidentale, par cinq espèces :

- fasciatus* Signoret, 1861
- haemorrhoidalis* Signoret, 1858
- melanoderes* Karsch, 1892
- superstitiosus* Fabricius, 1775
- voelkeri* Schmidt, 1932

Deux d'entre elles ont été longtemps confondues sous le taxon *superstitiosus* (FREEMAN, 1947). Cette ambiguïté taxonomique, sur laquelle DELATTRE (1950) attire l'attention, sera levée par PIERRARD (1967), qui en fait l'historique (1972) ; mais si les critères de coloration donnés par cet auteur sont valables, sa description des paramères mâles s'applique mal dans la pratique. LESTON (1972) donne une clé de détermination des espèces que nous avons utilisée sans difficulté en Côte d'Ivoire.

L'ensemble de la littérature se référant à *D. supersticiosus* s'applique à ce groupe de deux espèces, parmi lesquelles certains auteurs distinguent cependant deux formes. La rareté relative de *D. supersticiosus* sensu stricto incite à penser que les auteurs ont en réalité le plus souvent, ou même uniquement, étudié *D. voelkeri*, et LESTON (1972) le précise bien pour certains travaux ayant été réalisés au Ghana.

### 1.2. Clé de détermination des espèces d'Afrique Occidentale

- 1 – corie sans tache ou bande noire ; insecte uniformément brun-jaune pâle . . . . . *melanoderes*
- corie avec une tache ou une bande noire ; insectes ne présentant jamais la coloration précédente . . . . . 2
- 2 – corie avec une tache circulaire, ou transversalement ovale, n'atteignant jamais la marge externe ni la membrane ; aile postérieure présentant la moitié basale pâle, la moitié apicale noire et transparente . . . . . *voelkeri*
- corie avec une bande atteignant à la fois les marges externe et interne ; aile postérieure présentant un autre type de coloration . . . . . 3
- 3 – face ventrale de l'abdomen présentant les sternites 2 à 5 beaucoup plus pâles que les sternites 6 à 7 (la tête et le pronotum à coloration rouge remarquable) . . . . . *haemorrhoidalis*
- face ventrale de l'abdomen présentant une autre coloration . . . . . 4
- 4 – face ventrale rayée de rouge et blanc-jaune ; pattes rouges . *supersticiosus*
- face ventrale rayée de rouge et blanc-jaune, le premier envahi latéralement par du noir ; pattes brunes . . . . . *fasciatus*

La figure 1 complète cette clé.

### 1.3. Abondance relative des espèces

Comme nous le verrons plus loin, l'importance relative des espèces varie considérablement d'une localité à l'autre. *D. voelkeri* et *D. melanoderes* sont des espèces communes, mais si la première se trouve tant en forêt qu'en savane, la seconde est plus nettement forestière. *D. haemorrhoidalis* est présente dans toute la Côte d'Ivoire, mais elle est plus abondante dans la zone méridionale humide du pays. Quant à *D. supersticiosus* et *D. fasciatus*, leur capture est très occasionnelle, cette dernière espèce semblant nettement savanicole (LESTON, 1972).

## 2. LES PLANTES HOTES

### 2.1. Généralités

Les *Dysdercus* sont des punaises consommatrices de graines, qu'elles piquent de leur rostre ; le contenu de la graine est dissous par la salive que l'insecte y injecte avant de réabsorber le lysat. Cependant, ces insectes peuvent enfoncer leur rostre dans d'autres organes végétaux que les graines ; enfin, tant en élevage que dans la

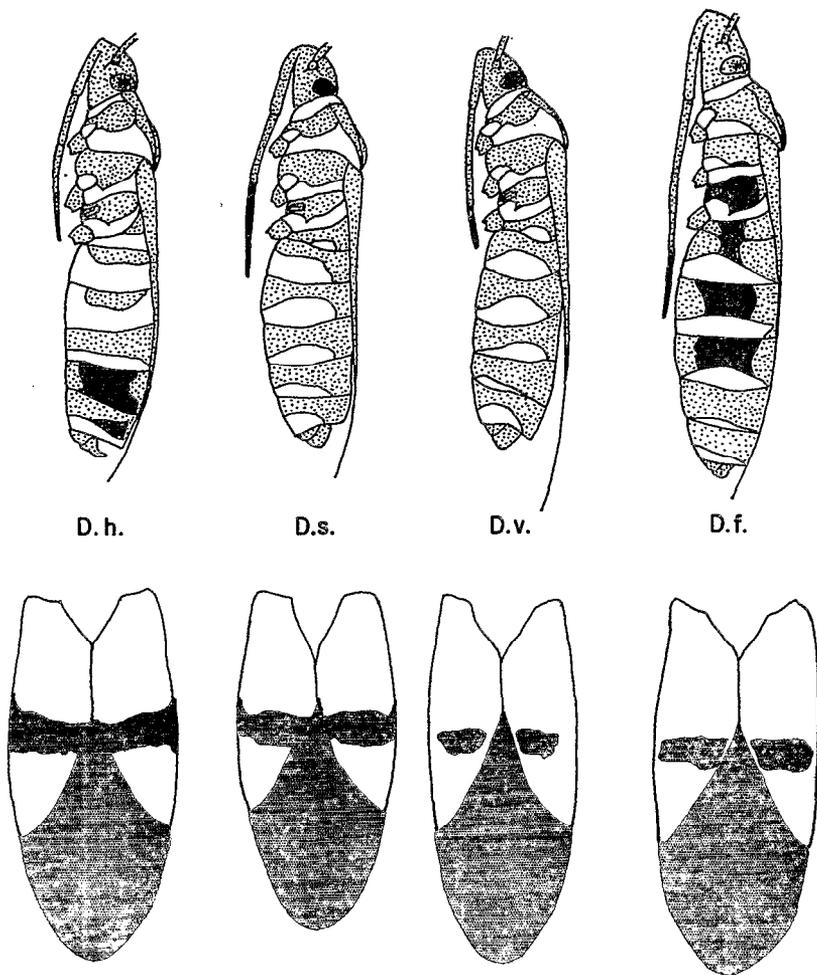


Fig. 1 — Aspects de 4 espèces de *Dysdercus* d'Afrique Occidentale.

D.h. : *D. haemorrhoidalis* ; D.s. : *D. superstitiosus* ; D.v. : *D. voelkeri* ; D.f. : *D. fasciatus* ;  
 profil du corps (en haut) et face dorsale des ailes repliées (en bas). En partie d'après  
 FREEMAN (1947).

nature, des cas de cannibalisme ne sont pas rares ; ces faits sont généralement interprétés comme une recherche de l'eau par les punaises (PEARSON, 1958). Les plantes hôtes du genre *Dysdercus* appartiennent essentiellement à l'ordre des Malvales. La seule exception notable est présentée par *D. voelkeri*, capable d'effectuer son cycle complet sur des Graminées, Sorgho et Maïs (GEERING & COAKER, 1960). Sur leurs plantes hôtes, les *Dysdercus* exploitent les graines, indispensables au déroulement complet de leur cycle (PEARSON, 1958). Les punaises peuvent se rencontrer sur d'autres plantes que leurs hôtes véritables, parfois en quantités considérables, mais ne semblent les utiliser que pour l'eau,

ou comme site d'aggrégation, et ne peuvent y effectuer leur développement complet. Ainsi, on a signalé, sur cacaoyer, *D. melanoderes*, au Ghana (LESTON, 1972), *D. longirostris*, au Brésil (ABREU & SILVA, 1972) ; *D. voelkeri* se rencontre fréquemment sur de nombreuses plantes appartenant à des groupes taxonomiques très divers, mais il n'y effectue jamais son cycle.

## 2.2. Liste des plantes hôtes en Afrique Occidentale

Le Tableau I présente une liste des plantes hôtes observées en Côte d'Ivoire et au Mali, par nous-même, ainsi qu'au Ghana, par LESTON (1972). Les déterminations ont été effectuées dans les deux cas à l'aide de la Flore de HUTCHINSON & DALZIEL (1954-1958).

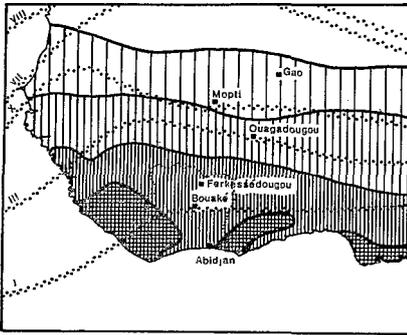
Tableau I

		<i>Dysdercus</i>				
		f	h	m	s	v
Sterculiacées						
<i>Sterculia tragacantha</i>	F			O		O +
<i>Sterculia rhinopetala</i>	F			+		+
<i>Sterculia foetida</i>	F	+		+		+
<i>Sterculia setigara</i>	S	O			O	O
Bombacacées						
<i>Adansonia digitata</i>	S	O				O +
<i>Bombax buonopozense</i>	F			O		O +
<i>Bombax costatum</i>	S					O
<i>Ceiba pentandra</i>				O +	O	O
Malvacées						
<i>Urena lobata</i>	R	O +	O		O	O
<i>Thespesia populnea</i>	R	+				
<i>Hibiscus cannabinus</i>	C					O +
<i>Hibiscus esculentus</i>	C		+			O +
<i>Hibiscus micranthus</i>	R					+
<i>Hibiscus asper</i>	S, R					O
<i>Hibiscus rostellatus</i>	F, S	O				O
<i>Gossypium</i> spp.	C	+		O +	+	O +
<i>Abutilon mauritianum</i>	R					+
Graminées						
<i>Zea maïs</i>	C					O
<i>Sorghum</i> spp.	C					O

Liste des plantes hôtes de *Dysdercus fasciatus* (f), *haemorrhoidalis* (h), *melanoderes* (m), *superstitiosus* (s), *voelkeri* (v) en Côte d'Ivoire et au Mali (O), au Ghana (+, d'après LESTON, 1972). C : plante cultivée ; F : espèce forestière ; R : espèce rudérale ; S : espèce savanicole.

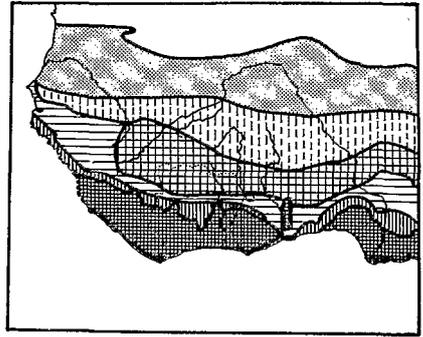
### 2.3. Remarque sur la distribution des plantes hôtes

L'aire géographique couverte par les Malvales hôtes de *Dysdercus* en Afrique Occidentale est immense. Elle représente l'ensemble des zones soudanienne, sub-soudanienne et guinéenne, et des paysages végétaux aussi différents que la forêt dense humide, sempervirente ou semi-décidue, la mosaïque forêt-savane, et les savanes humides à sèches comprises entre la frange septentrionale de la forêt dense et la bordure méridionale des steppes sahéliennes. Certaines espèces s'avancent même dans le Sahel (*Sterculia setigera*, par exemple) (Fig. 2 b). Cependant, la totalité de cette aire, aux conditions climatiques très diverses (Fig. 2 a) n'est



DISTRIBUTION SAISONNIERE DES PLUIES  
 mois humides: 0 1 à 3 4 à 6 7 à 9 10 à 12  
 TRACE AU SOL DU FRONT INTER TROPICAL  
 ..... VII. mois de l'année

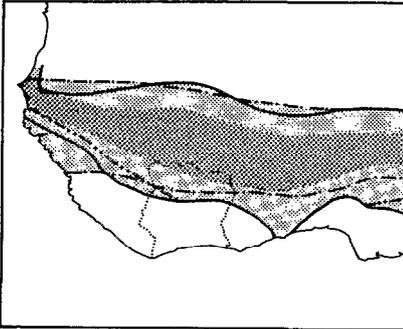
a



ZONES DE VEGETATION

désert zone sahélienne zone soudanienne zone sub-soudan. zone guinéenne savane secteur préforestier forêt dense humide

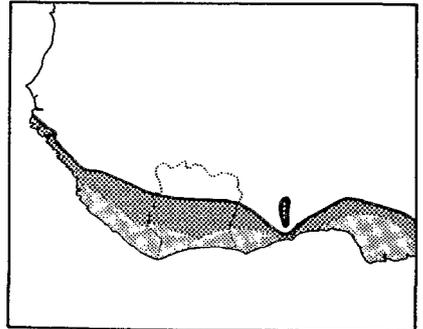
b



REPARTITION DES MALVALES SAVANICOLES

Adansonia digitata  
 Bombax costatum  
 Sterculia setigera

c



REPARTITION DES MALVALES FORESTIERES

Bombax buonopozense  
 Ceiba pentandra  
 Sterculia tragacantha

d

Fig. 2 – Conditions climatiques, zones de végétation et aires de distribution des principales Malvales en Afrique Occidentale.

pas occupée par les mêmes espèces. Celles-ci sont soit forestières, comme les Fromagers (*C. pentandra*), les Kapokiers (*B. buonopozense*) ou plusieurs *Sterculia*, soit savanicoles, comme le Baobab (*A. digitata*), *B. costatum*, ou *S. setigera* (Fig. 2 c, d). Quant aux Malvales cultivées, elles sont soit franchement savanicoles, comme le coton ou le kénaf (*H. cannabinus*), soit plus ou moins ubiquistes, comme le Gombo (*H. esculentus*). Les Graminées hôtes de *D. voelkeri* préfèrent les climats humides, comme le Maïs, ou les climats secs, comme le Sorgho.

#### 2.4. Exemple d'un cas particulier : le Foro-Foro.

Une grande partie de notre travail de terrain a été effectuée sur le domaine de la «Forêt classée»\* du Foro-Foro, en Côte d'Ivoire centrale, dont une fraction du territoire est occupée par la Ferme Annexe de l'I.R.C.T.

Au cours d'une année d'investigation sur le terrain, nous avons cherché à préciser la distribution des Malvales hôtes de *Dysdercus*, et la phénologie de ces espèces végétales.

Nous disposons des photographies aériennes de la Couverture générale de l'Afrique Occidentale pour le Foro-Foro, ce qui nous a permis, dans un premier temps, de repérer les différents milieux végétaux représentés. Puis, sur le terrain, nous avons systématiquement exploré tous les grands biotopes ainsi repérés, en y cherchant la présence de Malvales, et en notant leur répartition et leur abondance.

#### Situation

La forêt classée du Foro-Foro (Fig. 3) est située entre 7° 55' et 8° de latitude Nord, 4° 55' et 5° 02' de longitude Ouest. Sans entrer dans le détail, une analyse géomorphologique succincte du milieu est indispensable dans la mesure où elle permet d'expliquer, par les différents accidents topographiques, les grands traits du peuplement végétal, voire la répartition des espèces. Nous emprunterons à AVENARD (1975) sa description générale du site.

Le paysage de la région est constitué de vastes plateaux et de collines massives, culminant vers 320 m et dominant des fonds de vallées évasées (vers 220 m d'altitude). Localement, le plateau peut s'interrompre brusquement par un escarpement cuirassé pouvant atteindre une dizaine de mètres de commandement.

La forêt classée est bordée à l'ouest par la route Bouaké-Katiola, et limitée au nord et au sud par deux marigots importants, affluents du N'zi, le Foro-Foro et la M'bé, qui coulent vers l'est et dont la confluence marque l'extrémité de la Réserve.

L'interfluve ainsi défini se présente comme un plateau s'inclinant et se rétrécissant d'ouest en est, entaillé par un réseau très serré de marigots généralement orientés nord-sud, et n'ayant pas tous atteint le profil d'équilibre.

---

\* Ce terme administratif utilisé par les Eaux et Forêts ne préjuge pas des formations végétales rencontrées à l'intérieur du territoire classé.

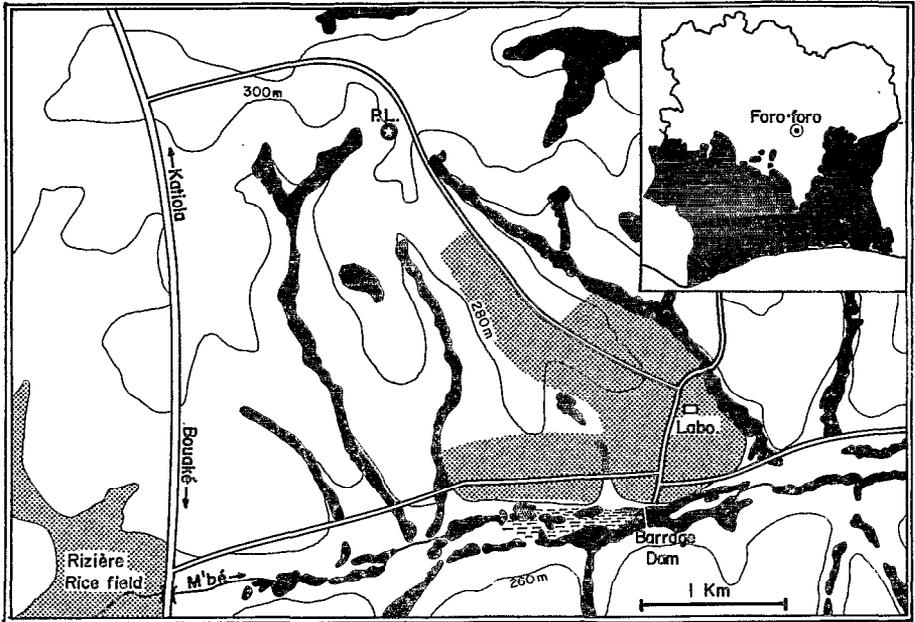


Fig. 3 – Forêt classée du Foro-Foro.

En médaillon, carte de situation en Côte d'Ivoire.

Détail d'une partie de la «forêt classée». Aire en grisé : zones cultivées par l'I.R.C.T. (coton, riz pluvial). En blanc : savanes ; en noir : forêts galeries et forêts semi-décidues de plateau. P.L. : situation du piège lumineux et du parc météorologique. Les courbes de niveau ont été représentées.

SPICHIGER (1975) précise très nettement les corrélations existant entre géomorphologie et végétation : «sur le haut glacis cuirassé à couverture argileuse ou sur cuirasse démantelée, on trouve soit de la forêt semi-décidue, soit de la savane arborée ou boisée. Les épandages sablo-gravillonnaires développent une savane arbustive plus ou moins dense. En bas versant, on trouve une savane arbustive claire, ou une savane herbeuse, suivant le degré d'hydromorphie des sols. Les entailles actuelles, à complément alluvio-colluvial, sont frangées de forêts-galeries de constitution semi-décidue ou mixte. Souvent ces franges se séparent en deux bandes parallèles qui suivent les extensions maximum du lit mineur».

D'après la carte de la végétation de la Côte d'Ivoire (GUILLAUMET, 1971), la forêt classée appartient encore, quoique située à leur limite nord, aux savanes préforestières à *Brachyaria brachylopha* et *Panicum phragmitoides*. Mais, floristiquement, les observations de DUVIARD (1971) sont confirmées par celles de SPICHIGER (1975), concernant le caractère soudanien marqué du Foro-Foro, dont «les savanes sont plus proches de celles des formations sub-soudaniennes que des formations préforestières guinéennes».

### *Distribution des plantes hôtes*

Les Malvales sauvages, hôtes de *Dysdercus*, sont présentes dans toutes les formations végétales du Foro-Foro. Cependant, la distribution de chaque espèce, loin d'être continue, est étroitement liée à un ou plusieurs types de végétation, à l'intérieur desquelles l'espèce est répartie en taches dispersées.

Certains milieux sont plus particulièrement riches en Malvales : les divers types de forêts semi-décidues abritent les grandes Bombacacées arborescentes. Les zones inondables des savanes et les lisières forestières abondent en Malvacées herbacées ou buissonnantes. Les savanes drainées sèches ne possèdent pratiquement que de petits peuplements dispersés de *Sterculia setigera*, au port arboré typiquement savanien.

### *Phénologie annuelle*

La phénologie des diverses Malvales sauvages, hôtes de *Dysdercus*, a été suivie pendant treize mois. Dix individus de chaque espèce étaient observés deux fois par mois. Toutes les observations ont été faites au Foro-Foro, à l'exception du cas du Baobab, dont trois individus seulement ont pu être recensés dans la forêt classée ; tous les autres individus observés étaient situés dans un rayon de 40 km (Fig. 4).

En ce qui concerne les *Dysdercus*, seule la présence de graines est importante à considérer. Les jeunes capsules et les capsules mûres déhiscents des espèces herbacées (*Hibiscus*, *Urena*) sont recherchées par les punaises, larves ou adultes. C'est aussi le cas des capsules vertes de Fromager (*Ceiba*), piquées par les adultes ailés (WYNIGER, 1970). Mais l'essentiel des déprédations des *Dysdercus* sur les espèces arborescentes se fait par les larves et les adultes, sur les graines tombées au sol. Il est en fait peu commun (et fort difficile dans le cas des très grands arbres) d'observer des adultes sur les fruits en place ; nous n'avons observé qu'une seule fois en six ans des larves de *D. voelkeri* escaladant un tronc de *Sterculia tragacantha* pour s'alimenter sur les graines contenues dans les follicules déhiscents. Ce comportement semble avoir été observé régulièrement chez d'autres espèces (JANZEN, 1972) mais ne semble pas être le cas général (MYERS, 1927 ; PEARSON, 1958 ; nos propres observations). Dans le cas du Baobab, les graines ne sont accessibles aux punaises que lorsque les fruits, à péricarpe très dur, tombés au sol, sont attaqués par les termites, et que les pluies ont entraîné la pulpe farineuse rose (pain de singe) qui enveloppe les graines.

Au Foro-Foro, la phénologie comparée des Malvales montre que la dispersion des graines se produit essentiellement de décembre à avril, mais que le reste de l'année (mai à novembre) il n'y a pas de nourriture disponible pour les *Dysdercus* dans les divers milieux.

### *Place occupée par la culture cotonnière*

D'une manière générale, si la culture cotonnière est introduite de longue date en Côte d'Ivoire, elle n'a pris un réel essor qu'au cours des vingt dernières années, les superficies cultivées passant de 137 hectares en 1960-61 à 48 140 hectares en 1968-69, et ne cessant de s'accroître depuis (MONNIER, 1971). Elle est implantée exclusivement en zone de savane et ne pénètre en forêt qu'à l'occasion de vastes déforestations régionales (Bouaflé, Daloa).

Ainsi, les surfaces cultivées sont encore faibles et les champs de coton dominant rarement le paysage. Seuls les plateaux et hauts-de-pentes sont occupés, en pays granitique (comme le Foro-Foro), les pentes et bas-de-pentes l'étant en zone schisteuse.

Au Foro-Foro, la ferme annexe de l'I.R.C.T. cultive une vingtaine d'hectares, y compris les deux parcelles expérimentales d'un demi hectare chacune, réalisées pour les besoins de notre programme de recherche.

En Côte d'Ivoire, la variété vulgarisée à l'époque de notre travail sur le terrain était le triple hybride Bouaké-HAR 444-2. Le cycle du cotonnier s'étale sur 130 jours environ, de la levée à l'ouverture des premières capsules. En ce qui concerne plus particulièrement les *Dysdercus*, la fructification et l'ouverture des capsules s'étalent, au Foro-Foro, de la mi-octobre à la fin janvier (Fig. 4).

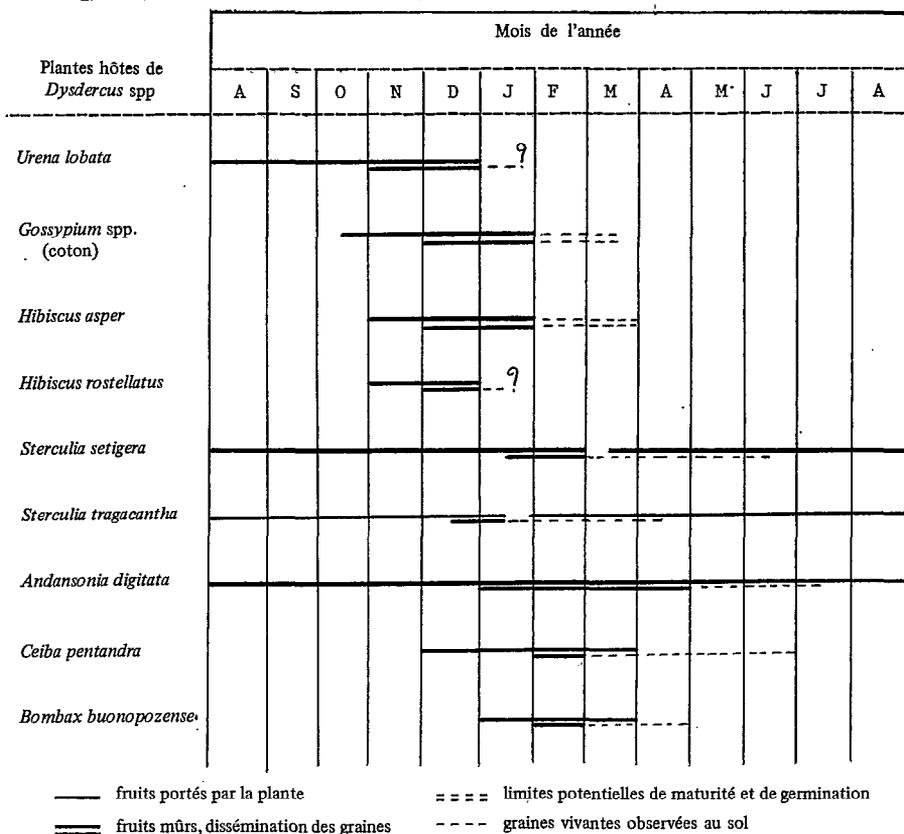


Fig. 4 – Phénologie reproductrice des plantes hôtes de *Dysdercus* spp au Foro-Foro (Côte d'Ivoire). La phénologie de chaque espèce est établie par l'observation bi-mensuelle de dix individus.

**Valeur de l'exemple pour la Côte d'Ivoire et l'Afrique Occidentale;**

En Côte d'Ivoire, la forêt classée du Foro-Foro s'inscrit, dans les savanes centrales, comme un type intermédiaire entre les savanes guinéennes humides, qui bordent au nord le bloc forestier, et les savanes sub-soudaniennes qui occupent le tiers septentrional du pays. C'est cependant un exemple bien

représentatif de ces savanes centrales du pays, dont la vocation cotonnière est attestée par l'importance du nombre des planteurs (voir MONNIER, 1971, Fig. 4). La forêt semi-décidue y est progressivement remplacée par la forêt claire, mais, si elle est transformée, la mosaïque des formations végétales demeure présente.

En ce qui concerne les Malvales, le site étudié s'avère particulièrement intéressant, puisque sur un territoire restreint se mêlent les flores guinéennes et soudaniennes, que les fromagers y côtoient *Sterculia setigera* et Baobabs.

## 2.5. Cas particulier des limites d'aires

### *Bordure nord-soudanienne*

Nous ne possédons que peu ou pas de données sur la distribution et la phénologie des Malvales hôtes de *Dysdercus* à la limite soudano-sahélienne. Des observations précises sur la phénologie du Baobab et de *Sterculia setigera* ont été effectuées au Ferlo, dans la zone sahélienne du nord-Sénégal (POUPON et BILLE, 1974), mais le site étudié est nettement trop sec pour les *Dysdercus*.

### *Bordure maritime sud*

Si, en Côte d'Ivoire, la forêt dense s'avance jusqu'à la mer, dont elle n'est séparée que par un fourré littoral plus xérophile, à l'exception des savanes lagunaires dont l'origine reste mal expliquée (GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971), plus à l'est (Togo, Dahomey), les savanes s'avancent jusqu'à la mer. Un cas particulier est offert par la distribution des formations végétales sur la côte ghanéenne, aux environs d'Accra. L'importance des reliefs (chaîne des Akvapim, collines Shai), jointe à la constance de vifs vents de mer, créent une juxtaposition altitudinale de conditions climatiques si diverses que l'on passe, en quelques dizaines de kilomètres, de savanes sèches à Baobabs (à l'est) à la forêt dense semi-décidue à fromagers et *Sterculia tragacantha* (au nord et à l'ouest). Comme nous le verrons, cette situation très particulière n'est pas sans conséquence sur les populations de *Dysdercus* (FUSEINI, 1972).

## 3. LES CONDITIONS CLIMATIQUES

### 3.1. Les climats régionaux

#### *Généralités*

Les migrations annuelles du Front Inter Tropical (F.I.T.), sur lesquelles nous aurons l'occasion de revenir longuement plus loin, délimitent, en Afrique Occidentale, cinq grandes zones climatiques, définies en fonction de l'évolution des types de temps au cours de l'année et qui sont, du nord au sud, selon LEROUX (1972) (Fig. 5) :

- **Zone 1** : une saison sèche de longue durée (exception faite des pluies de Heug) est interrompue par une courte saison orageuse de faible efficacité (orages isolés et queues de lignes de grains).

- **Zone 2** : la saison sèche prend fin par une période d'orages isolés, bientôt organisés en lignes de grains qui déversent l'essentiel des précipitations. Une seconde période d'orages isolés ramène la saison sèche.

- **Zone 3** : la saison sèche, de durée de plus en plus courte, est suivie d'une première saison orageuse qui annonce la saison des pluies («hivernage»), suivie d'une seconde saison orageuse plus courte que la précédente, avant le retour de la saison sèche.

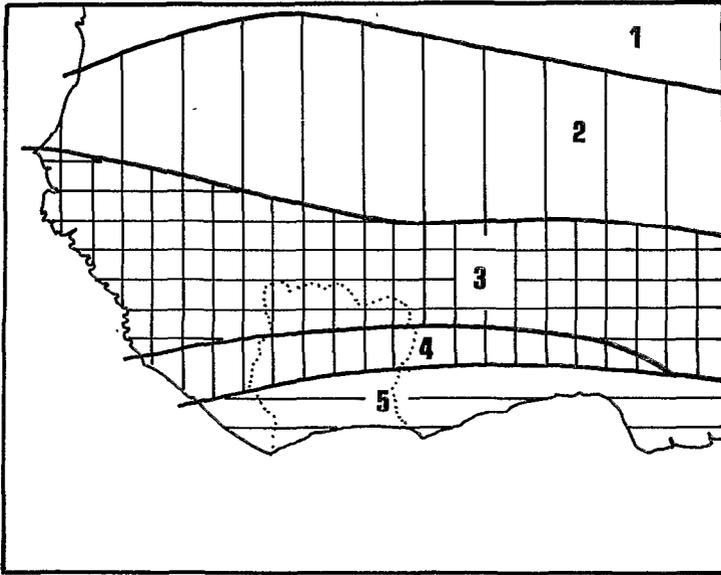


Fig. 5 – Zones climatiques en Afrique Occidentale (simplifié d'après LEROUX, 1972).  
Explications dans le texte.

- **Zone 4** : cette zone est caractérisée par une très courte saison vraiment sèche d'hiver suivie d'une saison d'orages, d'une saison des pluies, d'une très courte «petite saison sèche», d'une nouvelle saison des pluies brève dans laquelle s'intègre la deuxième saison de lignes de grains. Cette zone, faiblement étendue, n'est qu'une transition vers la zone 5.

- **Zone 5** : elle se différencie de la précédente par l'absence de saison vraiment sèche, la grande saison sèche (pendant l'hiver boréal) et la petite saison sèche (pendant l'été boréal) apportant de faibles précipitations. Elle possède par contre, comme la précédente, deux saisons orageuses et deux saisons des pluies.

### **Cas de la Côte d'Ivoire**

Le climat de la Côte d'Ivoire, décrit par ELDIN (1971), s'inscrit dans les zones 3, 4 et 5 définies ci-dessus, qui correspondent approximativement à la répartition des grands paysages végétaux : savane, mosaïque forêt-savane, forêt dense.

La zone 4 correspond à la limite sud atteinte par la trace au sol du F.I.T. au nord de cette zone, la grande saison sèche («d'hiver») est dominée par les alizés continen-

taux, l'Harmattan, soufflant du nord-nord-est, dont les conséquences écologiques, encore mal connues, n'en semblent pas moins très importantes (JENIK & HALL, 1966 ; DUVIARD, 1971). Au sud de cette zone, le pays reste soumis toute l'année aux vents de Mousson, venant de l'Atlantique tropical, chargés d'humidité. En Côte d'Ivoire ces vents sont déportés vers l'est, et leur direction générale en fait des vents de sud-ouest. Bien entendu, il arrive que, certaines années, le F.I.T. descende plus au sud que d'habitude, et la zone 4 peut atteindre la côte du Golfe de Guinée, voire même s'avancer en mer.

### *Distribution des Dysdercus*

Si *D. melanoderes*, insecte forestier, semble ne pouvoir s'accommoder que des conditions climatiques offertes par les zones 4 et 5, *D. voelkeri*, dont la limite géographique septentrionale peut être fixée, avec SAREL WHITFIELD (1928) approximativement à l'isohyète 500 mm qui correspond à la limite entre les zones 1 et 2, occupe une aire recouvrant des conditions climatiques aussi diverses que celles rencontrées dans les zones 2, 3, 4 et 5. Ceci est d'autant plus frappant que l'espèce semble ne pouvoir subsister que dans des conditions climatiques assez strictes, les œufs et les jeunes larves étant particulièrement sensibles à la dessiccation et aux températures élevées.

### 3.2. Exemple des conditions de vie rencontrées par l'insecte : le Foro-Foro

#### *Milieux prospectés et techniques d'étude*

Nous avons montré (DUVIARD, 1972) que dans les conditions écologiques du Foro-Foro, des populations de *D. voelkeri* pouvaient être observées, entre octobre et juin, dans différents milieux offrant à ces insectes les ressources alimentaires nécessaires à leur développement. Nous avons ainsi observé diverses populations établies :

- d'octobre à décembre, en champ de coton ;
- de novembre à avril, en savane à *Sterculia setigera* ;
- en février-mars, en forêt semi-décidue à Bombacacées.

Dans l'impossibilité matérielle où nous étions d'étudier avec précision les conditions écologiques dans lesquelles se trouvent placés les œufs, pondus dans des anfractuosités du sol, ou sous les débris de litière, les larves L 1, qui ne quittent pas les lieux de ponte, puis les divers stades larvaires et une fraction de la population imaginaire, qui circulent à la surface du sol et sur les plantes basses, nous nous sommes limités :

- à l'enregistrement de la température régnant dans la couche des deux premiers centimètres du sol. Les mesures étaient effectuées à l'aide de thermographes enregistreurs Richard, dont la sonde était placée horizontalement dans une gouttière creusée dans le sol, et recouverte d'une mince couche de terre. Les courbes présentées sont établies à l'aide des températures maximum et minimum moyennes hebdomadaires ;
- à la mesure de la température et de l'hygrométrie de l'air à différents niveaux au-dessus du sol. Les mesures étaient effectuées à l'aide d'un psychromètre à

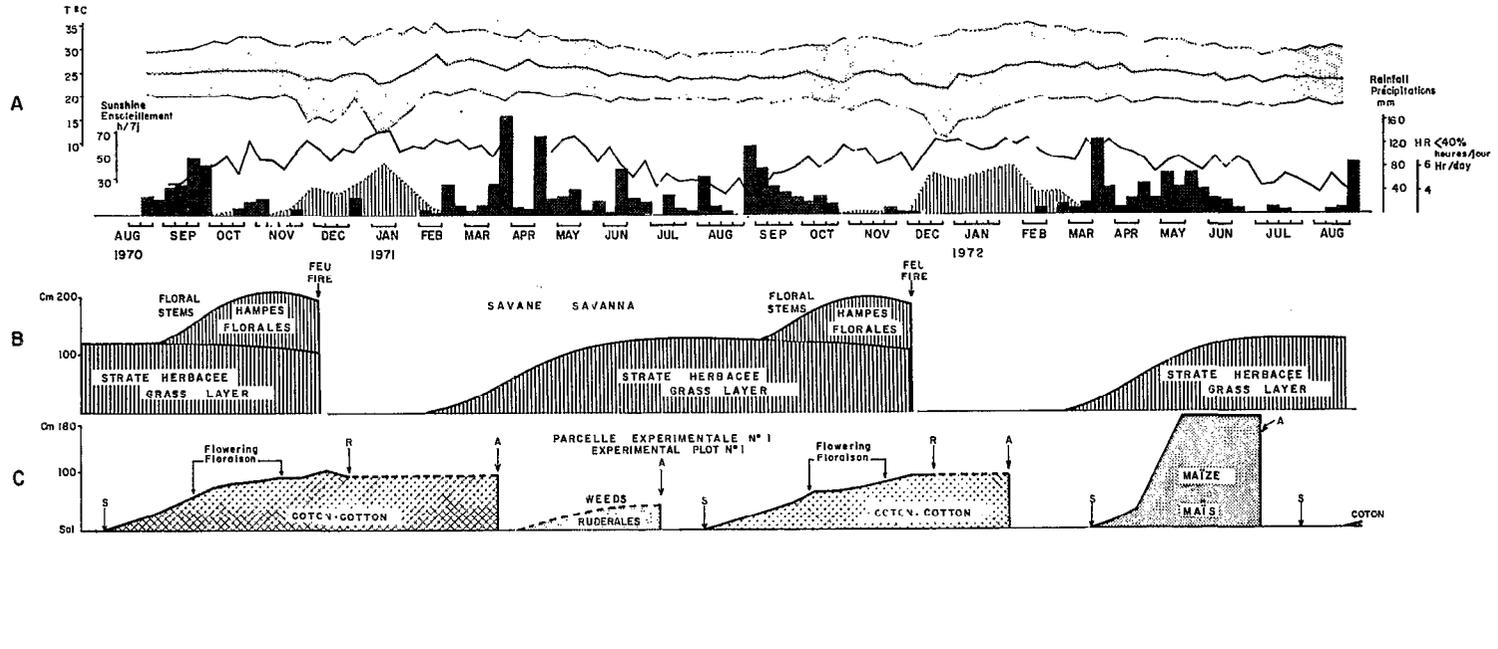


Fig. 6 – Climat régional du Foro-Foro et phénologie de la végétation naturelle et cultivée.

**A. Facteurs climatiques**

- en haut : courbes des températures maximum, moyenne et minimum ; moyennes hebdomadaires
- au centre : courbe de l'insolation hebdomadaire
- en bas : histogramme : pluviométrie hebdomadaire  
 courbe hachurée : chute de l'hygrométrie en dessous de 40 % en heures/jour

**B. Évolution de la végétation herbacée en savane**

**C. Évolution des cultures pratiquées sur la parcelle expérimentale.**

aspiration Haenni, placé sur un portoir métallique à sept niveaux (5, 12, 25, 50, 100, 150, 200 cm au-dessus du sol). Pour des raisons matérielles, ces mesures n'ont pu être réalisées que dans deux milieux, savane et champ de coton ; elles étaient effectuées 5 fois par jour (06.00, 09.00, 12.00, 15.00 et 18.00 h), successivement sur 3 portoirs dans chaque milieu. Les courbes établies représentent la moyenne des trois mesures, par heure d'observation et niveau considéré ; nous n'avons retenu ici que les courbes établies lors de journées bien caractéristiques d'un type de temps saisonnier ;

— à ces mesures particulières s'ajoutent celles effectuées régulièrement sur le parc météorologique que nous avons mis en place en savane (la totalité des arbres avait été abattue, et la strate herbacée était entretenue rase) de août 1970 à avril 1975. De plus, des thermohygromètres enregistreurs avaient été placés sous abri, en forêt semi-décidue et en savane, à titre de comparaison avec les données de l'abri météorologique de référence.

### *Conditions climatiques générales*

Le parc météorologique établi pendant plus de 5 ans au Foro-Foro (7° 58 N, 5° 01 O, 290 m d'altitude) complète, par les données qu'il a permis d'obtenir celles fournies par l'A.S.E.C.N.A. pour les deux villes voisines de Bouaké et Katiola. Le climat de la région appartient au type Cl défini par ELDIN (1971) : 2 ou 4 saisons dont une grande saison sèche de 5 à 6 mois, avec 1 à 3 mois d'Harmattan ; 1100 à 1600 mm de pluie, 1800 à 2300 heures d'insolation annuelle, une température moyenne mensuelle oscillant entre 19 et 34° C (moyenne annuelle 25 à 28° C) (Fig. 6).

Le Foro-Foro se trouve en réalité à la limite des zones 3 et 4 définies par LEROUX (paragraphe : Généralités). La « petite saison sèche » n'existe pas, en moyenne l'évapotranspiration réelle (E.T.R.) restant presque toujours inférieure à l'évapotranspiration potentielle (E.T.P.) au cours de cette période (DUVIARD, 1971). Nous aurons plus loin l'occasion de revenir sur la succession des saisons, et nous ne nous y attarderons pas pour le moment.

### *Conditions de vie dans les habitats de *Dysdercus* spp.*

A la surface du sol, la température minimum moyenne hebdomadaire varie peu pendant les périodes où ces milieux sont fréquentés par les *Dysdercus* : 17 à 23° C dans le champ de coton, 16 à 23° C dans la savane à *Sterculia*, 21 à 22° C dans la forêt semi-décidue ; par contre, les variations de la température maximum moyenne hebdomadaire sont très différentes selon que l'on considère la forêt semi-décidue : 23 à 25° C, ou la savane à *Sterculia* : 22 à 53° C, soit 31 degrés d'amplitude ; la parcelle de coton se comporte de façon identique à la savane : 23 à 43° C ; cette amplitude moindre s'explique par le fait que le champ de coton reste vert alors que la savane avoisinante voit sa strate herbacée détruite par le passage des feux de brousse (Fig. 7).

Au-dessus du sol, les conditions climatiques se modifient très rapidement et se stabilisent à des valeurs beaucoup moins contrastées, dès qu'une certaine altitude est atteinte (Fig. 7), mais bien entendu, l'évolution journalière de la température

et de l'hygrométrie (Fig. 8) dépend du type de temps et de l'état de la végétation. D'octobre à mars, les conditions deviennent de plus en plus contraignantes.

La période où souffle l'Harmattan est caractérisée par des écarts journaliers très importants, mais si l'hygrométrie tombe en dessous de 40 % plusieurs heures par jour, l'air reste relativement plus humide près du sol ; quant aux températures, elles s'élèvent moins qu'au cours de la saison sèche sans Harmattan.

L'eau sous toutes ses formes joue un grand rôle dans la vie et le comportement des *Dysdercus*.

L'hygrométrie varie considérablement au cours de l'année. Pendant toute la période non sèche, elle reste assez proche de la saturation, oscillant entre 70 et 100 %. Avec l'installation de la saison sèche, et surtout de l'Harmattan, les écarts hygrométriques s'accroissent beaucoup, l'Harmattan seul assurant une chute régulière et prolongée au-dessous de la valeur de 40 %. Lorsque ce vent est établi depuis un certain temps, l'hygrométrie peut tomber en dessous de 20 % plusieurs heures par jour, et n'atteindre que des valeurs maximum de 50-60 %. Le retour de la saison sèche à vents de sud-ouest dominants, puis des précipitations (orages isolés puis lignes de grains) restaure des conditions moins sévères.

Les précipitations n'interviennent directement, dans la vie des *Dysdercus*, qu'avec l'installation de la saison des pluies. Leur rôle est double, et néfaste : direct, par noyade des colonies ; indirect, par leur effet sur l'hygrométrie qui, devenant saturante, permet le développement des maladies cryptogamiques.

Enfin, la rosée joue un rôle considérable à certaines phases de la vie de l'insecte. C'est surtout en saison sèche océanique, c'est-à-dire dans la bande de saison sèche située au sud du F.I.T., que des dépôts de rosée considérables ont lieu chaque nuit ; le ciel est clair à cette période de l'année, entraînant d'importants refroidissements nocturnes qui, joints à la forte hygrométrie (vents dominants de sud-ouest, venant de la mer, et chargés d'eau) permettent ce phénomène.

La savane est littéralement détrempée par la rosée, qu'accompagnent souvent des brouillards matinaux intenses. Dès que la région se trouve dépassée par le F.I.T., alors en migration vers le sud, brouillards et rosée disparaissent immédiatement. La démarcation climatique de part et d'autre du Front est si nette qu'elle peut être mesurée (RAINEY, 1973) et permet de localiser avec précision la position du F.I.T. Nous avons observé visuellement ce phénomène sur la route de Katiola-Bouaké, en terrain plat, où le passage du Front se faisait en quelques dizaines de mètres, d'une zone brumeuse, à rosée abondante, au sud, à une zone de ciel clair, sans aucune trace de rosée au nord.

### *Valeur de l'exemple pour la Côte d'Ivoire et l'Afrique Occidentale*

Située un peu au nord de la limite méridionale moyenne atteinte par la trace au sol du F.I.T. lors de sa « descente » annuelle vers le sud, la forêt classée du Foro-Foro présente un climat intermédiaire entre celui de la zone forestière et celui de la zone savanienne. Cette situation particulière permet mieux d'apprécier l'influence des variations interannuelles de certains facteurs climatiques, comme l'importance de l'Harmattan, que si le site choisi se trouvait placé dans une région

## SAVANE

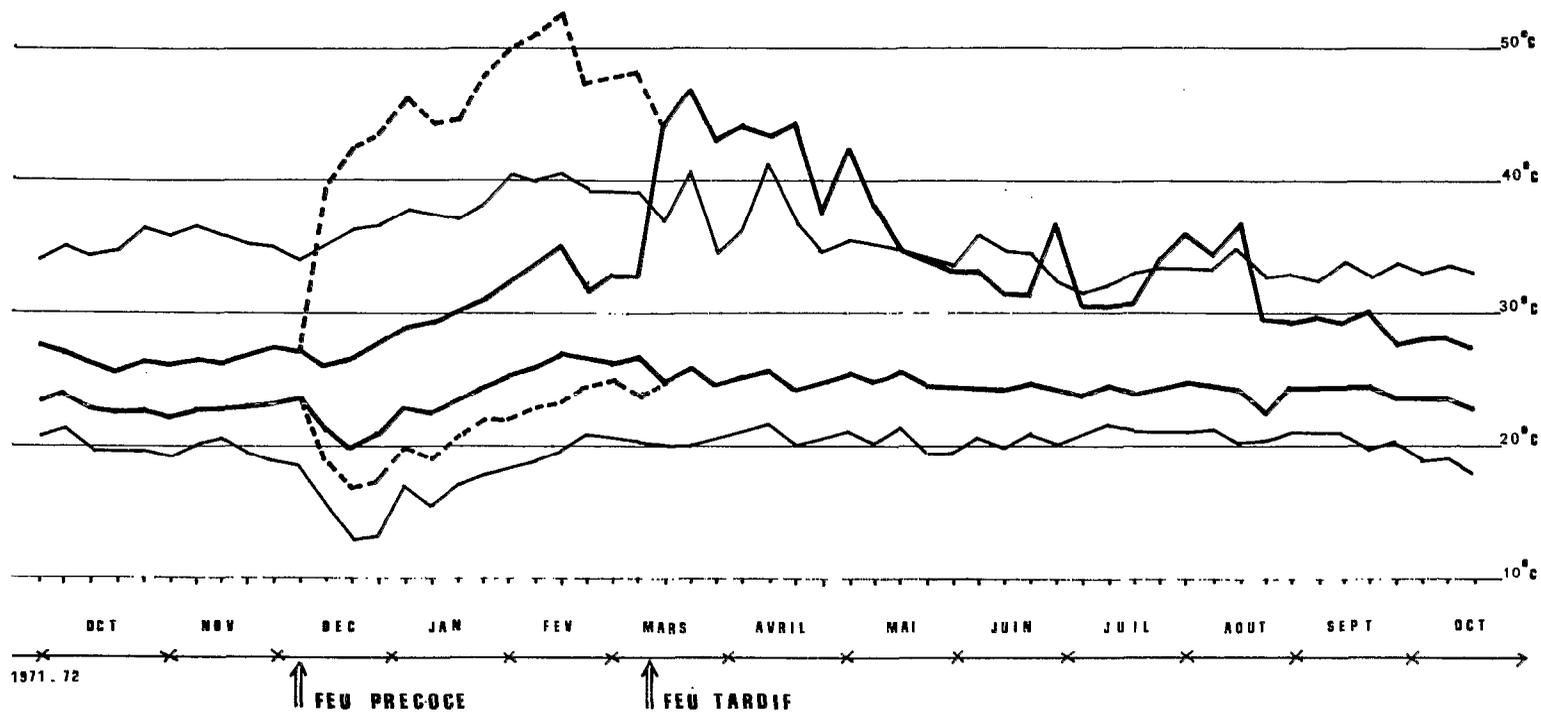


Fig. 7

CHAMP DE COTON

FORET DE PLATEAU

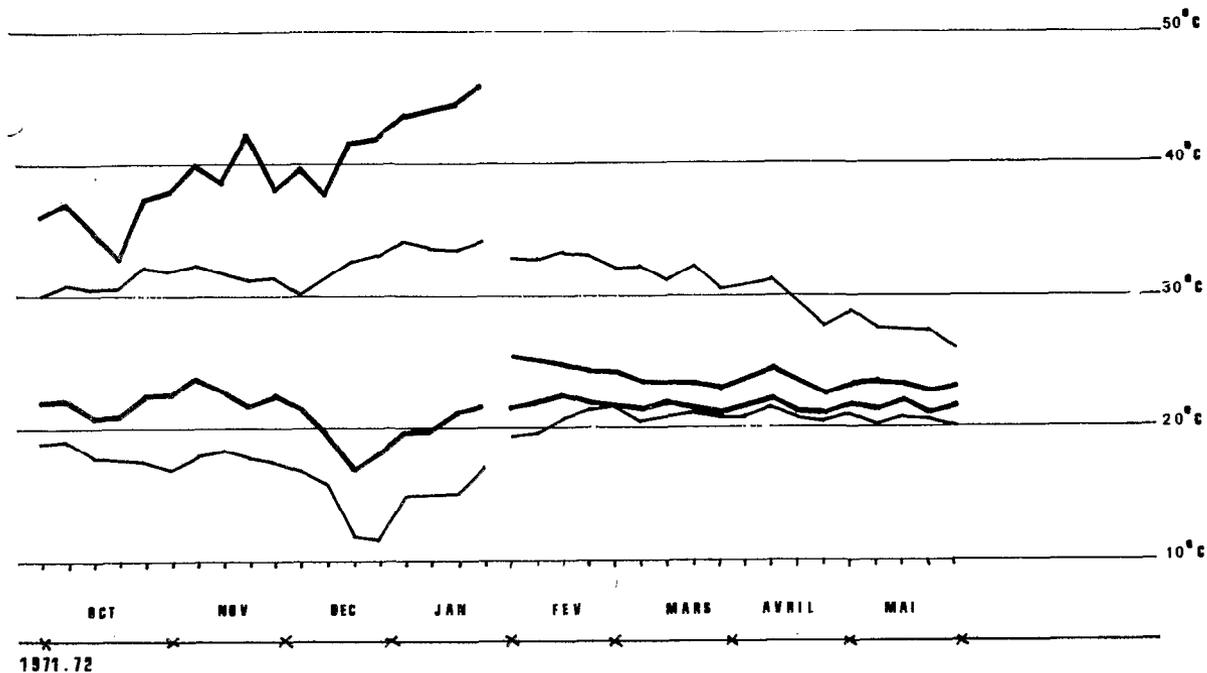


Fig. 7 – Conditions de température régnant dans les habitats fréquentés par *Dysdercus voelkeri*, et pendant la période de fréquentation, dans le sol (0 à 2 cm de profondeur ; trait gras) et dans l'air (30 à 50 cm au-dessus du sol ; trait fin). Évolution des valeurs maximum et minimum moyennes hebdomadaires.

où ce facteur est plus constant. Mieux qu'ailleurs sans doute, il est possible d'apprécier, au Foro-Foro, le jeu antagoniste des deux grandes masses d'air, boréale et australe, qui s'affrontent au-dessus des Tropiques.

Cette situation entraîne la succession plus ou moins régulière de tous les types de temps rencontrés en Afrique Occidentale non aride, à l'exception des conditions particulières régnant dans les régions montagneuses, ou subissant l'influence du proche océan (Fig. 6).

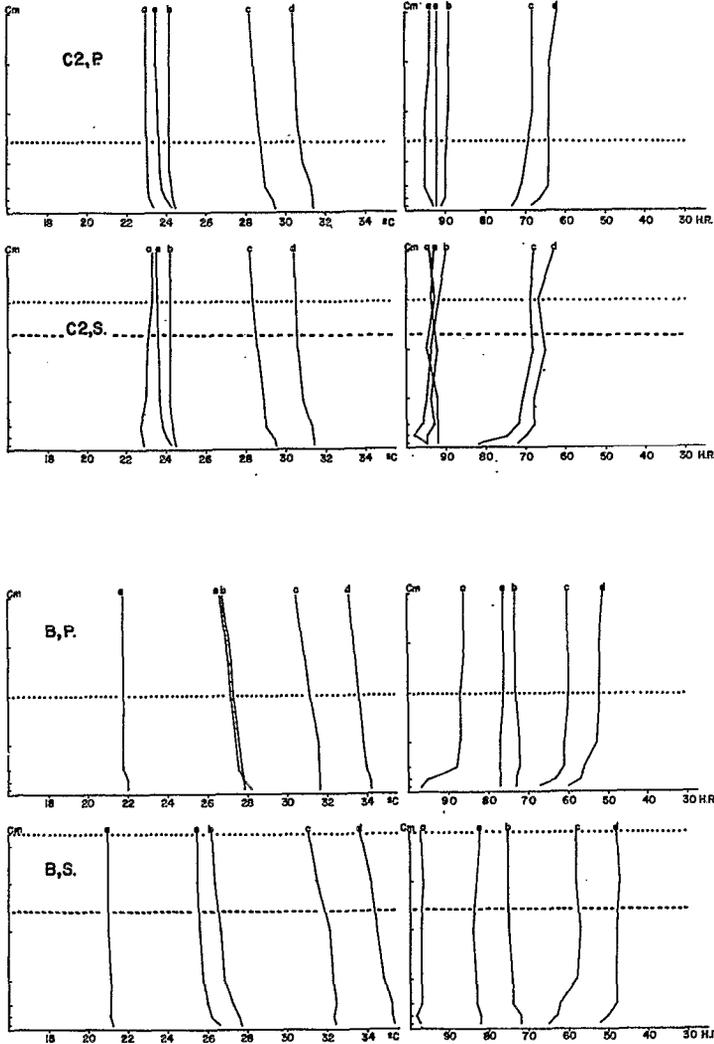


Fig. 8

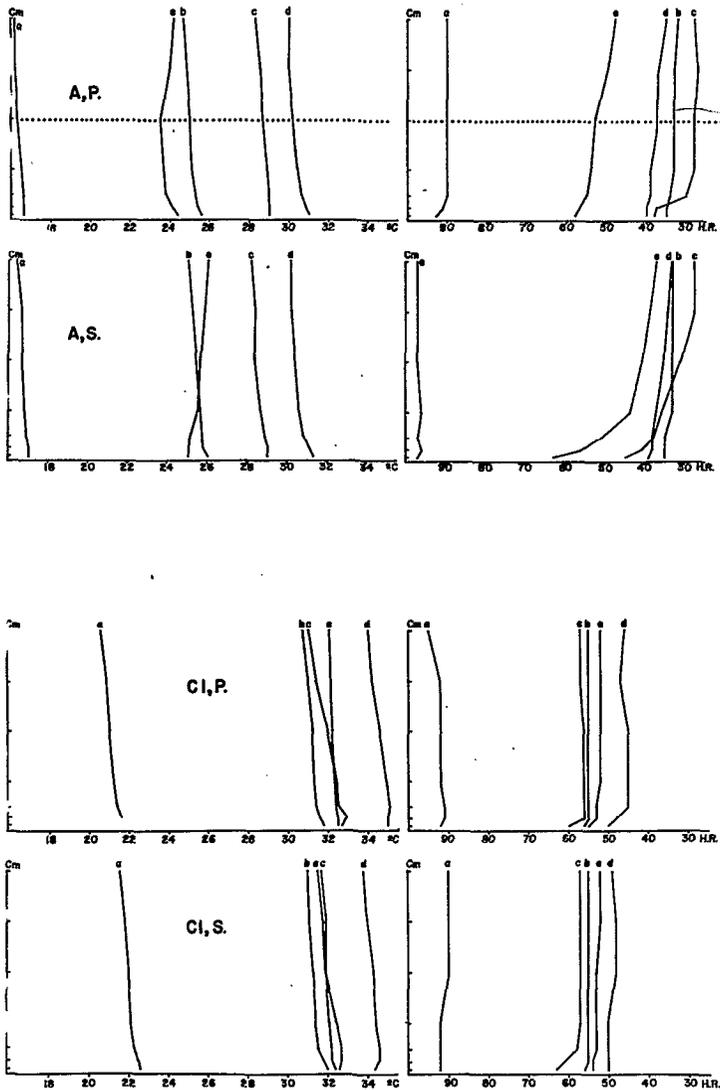


Fig. 8 – Températures et humidités relatives de l'air mesurées à 5, 12, 25, 50, 100, 150 et 200 cm au-dessus du sol dans une savane (S) et une parcelle expérimentale de cotonniers (P), à quatre périodes de l'année, au cours de quatre journées typiques des climats saisonniers.

C 2 : intersaison suivant la saison des pluies (octobre) ;

B : saison sèche océanique (décembre, avant le passage des feux de savane) ;

A : saison sèche continentale, avec Harmattan (janvier) ;

C 1 : intersaison suivant la grande saison sèche (mars).

Les mesures sont effectuées aux heures suivantes :

a : 06.00 h ; b : 09.00 h ; c : 12.00 h ; d : 15.00 h ; e : 18.00 h.

Le travail de terrain s'est déroulé essentiellement de 1970 à 1974. Au cours de cette période de cinq années, le climat de l'Afrique sahélienne a été marqué par une sécheresse croissante et dramatique, qui s'est fait sentir, à un moindre degré certes, dans les savanes humides de la Côte d'Ivoire centrale. De 1970 à 1973, nous avons pu assister à une diminution régulière de la pluviométrie et à un allongement de la grande saison sèche, qui nous ont permis de mieux comprendre le rôle de ces facteurs dans l'écologie de *D. voelkeri*.

A cette grande variabilité du climat régional s'ajoute, de par la diversité des formations végétales présentes, et fréquentées par les *Dysdercus*, la différenciation, au sein d'un climat saisonnier donné, des niches microclimatiques particulières bien individualisées.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Diversité des conditions alimentaires et climatiques

L'aire géographique occupée par les *Dysdercus* en Afrique Occidentale est constituée par l'ensemble des territoires situés au sud du Sahel. Dans cet immense espace, les climats et les paysages végétaux varient considérablement du nord au sud. Si les Malvales, plantes hôtes dont les *Dysdercus* exploitent les graines, sont représentées dans tout ce vaste territoire, les espèces ne sont pas uniformément réparties et, comme le montre bien l'exemple du Foro-Foro, leur distribution, dans une zone limitée, est discontinue. Les périodes de dissémination des fruits varient d'une espèce à l'autre et durent peu de temps. Aux pieds des plantes mères, là où tombent les graines mûres, les conditions climatiques peuvent être fort différentes selon la formation végétale habitée par l'espèce, et s'écarter nettement des conditions climatiques régionales dont elles sont cependant dépendantes. Enfin, la succession des saisons, d'autant plus nombreuses qu'on va vers le sud, d'autant plus contrastées qu'on va vers le nord, modifient cycliquement les conditions de vie d'une région particulière.

Les habitats des *Dysdercus* sont ainsi caractérisés par :

- leur fugacité (phénologie annuelle des plantes hôtes)
- leur faible étendue (zone de dispersion des graines)
- leur discontinuité spatiale (distribution des plantes hôtes)
- la variété de leurs conditions micro-climatiques.

### 4.2. Réponse adaptative des insectes

Les auteurs ont depuis longtemps constaté que les différentes espèces ouest-africaines de *Dysdercus* ne semblaient pas toutes fréquenter les mêmes zones climatiques, les mêmes formations végétales (PEARSON, 1958).

SOUTHWOOD (1962) a clairement montré que la migration est, chez les insectes, l'une des réponses adaptatives à l'exploitation d'habitats temporaires. Qui plus est, «the level of migratory movement (by definition, away from the habitat) is positively correlated with the degree of impermanence of the habitat, and the prime

evolutionary value of migration lies in the colonization of changing, or temporary habitats». Cet auteur définit, par ailleurs, l'habitat temporaire comme un habitat qui cesse, après un temps court, de répondre aux besoins environnementaux de l'animal, le temps étant mesuré en termes de générations.

L'existence de phénomènes migratoires chez *Dysdercus* est, nous l'avons vu (cf Introduction), soupçonné ou connu depuis longtemps. Récemment, les travaux anglo-saxons en ont démontré le mécanisme physiologique. Mais curieusement, aucune étude de terrain n'a été entreprise avec succès depuis les années 20. ■

## 2

# Le syndrome migratoire

### 1. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Très tôt, les chercheurs étudiant la biologie des *Dysdercus* ont été amenés à supposer l'existence de phénomènes migratoires chez ces insectes. Les observations de terrain, effectuées en raison de l'importance économique de ce ravageur du cotonnier, mettaient toutes en évidence l'apparition brutale des punaises dans les champs. Des explications partielles, souvent purement subjectives, étaient alors avancées. *D. supersticiosus* envahissait les champs, attiré par la floraison des cotonniers (GOLDING, 1925, 1928), mais BEBBINGTON & ALLAN (1936) affirmaient que *D. fasciatus* migrait vers les cotonniers en raison de l'insuffisance des plantes hôtes sauvages à produire assez de nourriture. Et pourtant BALLARD et EVANS (1928) signalaient que *D. sidae* effectuait ses migrations alors que l'alimentation était largement disponible.

Ces derniers auteurs ont décrit minutieusement le début d'une migration massive de *D. sidae*. Chez cette espèce australienne, des effectifs très importants de larves de 5<sup>o</sup> stade s'agglomèrent sur le sol, en des sites abrités, sur une surface de terrain réduite. La mue imaginale donne naissance à des adultes qui demeurent en aggrégats serrés. Puis, après une phase d'intense activité locomotrice, apparaît «l'impulsion migratoire». Les insectes grimpent rapidement au sommet des buissons sous lesquels

ils s'abritaient, et s'envolent. Le vol des mâles, spiralé, est dirigé vers le ciel, tandis que les femelles volent bas, selon une trajectoire rectiligne. Les insectes sont alors perdus de vue. Certains sont retrouvés à une distance de 2 km. Cependant, les auteurs ne décrivent pas l'état sexuel des femelles ; certains mâles copulaient avant de s'envoler, et étaient donc sexuellement matures ; les auteurs signalent aussi que la plupart des femelles migraient, mais pas toutes ; l'état reproductif de ces dernières n'est pas décrit.

A cette époque, et hormis l'hypothèse de l'existence d'une attractivité des cotonniers fleuris pour les *Dysdercus*, reprise en 1972 par PIERRARD, les auteurs constatent la migration, sans qu'un sens bien précis soit donné à ce terme, mais n'avancent aucune explication véritable. Seul, GOLDING (1928) constate, à propos de *D. supersticiosus* «à taches» (= *D. voelkeri*), que ses observations tendraient à montrer qu'il existe, au Nigeria, une tendance des insectes à migrer vers le sud, conséquence possible de l'établissement de l'Harmattan, vent sec venant du Sahara. Les *Dysdercus* sont absents du nord Nigeria (Zaria, Kano) après le mois d'octobre, tandis que s'installe un sévère Harmattan. De plus, les migrations les plus intenses s'observent plus tôt au nord du pays qu'au sud. Mais, pendant 40 ans, cette constatation, pourtant essentielle, sera totalement oubliée. Certes, GALICHET (1956) établit la relation existant entre certains facteurs climatiques et l'extinction totale des populations forestières de *D. voelkeri*. BOWDEN (communication parsonnelle) trouve une corrélation très significative entre les périodes de vol de *Dysdercus* spp. et la descente vers le sud du F.I.T., au Ghana ; le sens de ces observations sera exploité par DUVIARD (1972, 1973, 1975) qui les intégrera en une hypothèse explicative (voir chapitre V)

La seule conclusion qui se dégage avec clarté de ces premiers travaux est tirée par PEARSON (1958) dans sa revue générale de la bibliographie du genre : les habitats fréquentés par les *Dysdercus* sont précaires ; ce facteur serait déterminant dans le mécanisme des migrations.

Les années suivantes apportent peu d'observations de terrain originales. Elles ont été plus ou moins abandonnées, sans doute en raison de l'efficacité de la lutte insecticide contre *Dysdercus*. ALZA (1959) et SILDARRIAGA (1959) signalent que *D. peruvianus* est capable, en un mois environ, de traverser un désert de 50 km sur la côte péruvienne.

SWEENEY (1960), in JOHNSON (1969), décrit les migrations de *D. intermedius*, *D. fasciatus*, *D. nigrofasciatus*, *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri*), dans les termes suivants : «there has been observed a strong tendency for newly metamorphosed adults to fly away from their hosts on which they were reared, and this is regarded as an innate urge».

PIERRARD (1965 et suiv.) considère que les individus de *D. voelkeri* «qui arrivent dans les cotonneries seraient des jeunes adultes vierges ; le rythme de ponte concourt à le confirmer». Quelques observations sur le contenu des spermathèques des femelles émigrantes montrent que la plupart sont vierges.

Mais, c'est à cette époque que s'élabore une vision globale et rationnelle du phénomène migratoire, avec les travaux de KENNEDY (1961), SOUTHWOOD (1962) et surtout de JOHNSON (1969) qui établissent clairement la nature multiple :

physiologique, éthologique et écologique de la migration. JOHNSON définit alors la migration en ces termes :

«Migration is essentially a transference of adults of a new generation from one breeding habitat to others...»

et décrit trois étapes dans le phénomène migratoire : 1. l'insecte s'envole hors de son habitat, d'une manière qui réduit les chances d'un retour possible, au moins jusqu'à ce que l'habitat soit à nouveau propice à la reproduction de l'espèce ; 2. après cet exode, le vol doit être suffisamment prolongé et continu afin qu'une partie au moins des insectes puissent atteindre un site où ils pourront se reproduire, ou entrer en diapause avant d'achever leur migration ; 3. la plupart des insectes sont transportés jusqu'aux sites de reproduction ou à leur proximité immédiate par les courants aériens ; ensuite, ils sont à même de découvrir leurs hôtes par des vols appétitifs et au moyen de leurs organes sensoriels. Cet auteur distingue ensuite trois classes de migrations ; le cas de *Dysdercus* lui permet d'inclure cet insecte dans la classe IA : «plus ou moins toute la population, génération après génération, abandonne régulièrement ses anciens habitats pour en découvrir de nouveaux, l'espèce - sinon les individus - étant réellement nomade». C'est la forme la plus simple de dispersion adaptative, quoiqu'elle puisse être hautement évoluée. C'est à cette définition de la migration que nous nous tiendrons dans ce travail, en ce qui concerne ses aspects étho-écologiques chez *Dysdercus*.

Dans les années suivantes, l'accent est mis sur l'aspect physiologique de la migration. Ce sont tout d'abord les travaux d'EDWARDS (1969 a, b, 1970), qui mettent en évidence l'existence de mécanismes responsables de l'histolyse des muscles alaires chez *D. intermedius*. Ces travaux sont essentiels. L'auteur caractérise histologiquement la lyse des muscles du vol, qui se produit chez toutes les femelles adultes et chez une partie des vieux mâles, aboutissant, lorsqu'elle est complète, à la disparition de tout le tissu musculaire, à l'exception du sarcolemme, des noyaux et des trachées. Chez les femelles, le jeûne empêche l'histolyse des muscles alaires ainsi que la vitellogenèse ; la copulation stimule l'histolyse, même chez les femelles à jeun, mais pas la vitellogenèse. Quoique l'activité des cellules neurosécrétrices ne soit pas corrélée avec l'histolyse, la croissance maximum du corpus allatum coïncide cependant, chez les femelles, avec la reproduction, et l'histolyse des muscles alaires. Le jeûne inhibe croissance et activité du corpus allatum, qui n'est pas stimulé par la copulation. Histolyse des muscles alaires et vitellogenèse sont contrôlés par des hormones du complexe post-cérébral, tandis que la sécrétion hormonale serait probablement sous la dépendance du système nerveux.

Ces résultats joints à l'évolution des idées sur la migration permettent à DINGLE (1972), DINGLE et ARORA (1972) de poursuivre l'exploration physiologique du phénomène migratoire, et d'avancer d'intéressantes hypothèses sur l'évolution du caractère migratoire chez les Pyrrhocoridae.

DINGLE (1972) conclut : «Migration in any animal cannot be understood until viewed in its entirety as a physiological, behavioural and ecological syndrome».

Nous venons de voir que l'aspect physiologique de la migration chez *D. Dysdercus* est maintenant assez bien connu. L'éthologie de ces insectes a fait l'objet d'inté-

ressants travaux concernant le phénomène d'aggrégation (YOUDEOWEI, 1966, 1968, 1969) et la recherche de la nourriture au pied des plantes hôtes (JANZEN, 1972). Par contre, l'aspect écologique n'a guère progressé depuis la synthèse de PEARSON (1958), sur laquelle s'appuient d'ailleurs DINGLE et ARORA (1972).

## 2. L'INVASION DU CHAMP DE COTON

### 2.1. Techniques d'échantillonnage

La mise au point de techniques d'échantillonnage satisfaisantes est indispensable à toute étude écologique. En ce qui concerne les *Dysdercus*, la ou les techniques d'échantillonnage doivent permettre de répondre aux questions suivantes :

- comment évoluent les populations de *Dysdercus* d'un site donné, quelle est leur structure ?
- à quel moment de la vie imaginaire, et dans quelles conditions écologiques se produisent les migrations ?

tout en donnant une image aussi fidèle que possible des variations saisonnières ou géographiques des populations. L'aspect quantitatif «absolu» est relativement secondaire, notre but n'étant pas une étude de la dynamique des populations.

Des contraintes matérielles diverses, dont la moindre n'était pas de devoir assurer des observations régulières à des distances allant de 200 à 700 km du Laboratoire pendant de longues périodes, nous ont amené à sélectionner des techniques de piègeage simples, dont les résultats soient aussi peu dépendants que possible du facteur «opérateur». Il était, par ailleurs, impossible d'envisager l'achat et d'assurer le fonctionnement normal, sur le terrain, de pièges à succion (TAYLOR, 1951), dont l'efficacité vis-à-vis de *Dysdercus* est inconnue, qui ont été utilisés avec succès dans l'étude écologique de divers Hémiptères.

#### *Les pièges à graines*

Jusqu'en 1970, les auteurs ont utilisé essentiellement une technique d'étude pour les populations de *Dysdercus* : le comptage, qu'il soit direct, sans récolte de matériel (PEARSON, 1958 ; GALICHET, 1956) ou indirect, après ramassage manuel des insectes (PIERRARD, 1965 à 1971 ; FUSEINI, 1972).

Le comptage direct revêt de sérieuses difficultés lorsque le milieu n'est pas parfaitement dégagé, comme le souligne GALICHET (1956) en forêt dense secondarisée.

Le comptage après récolte dépend bien sûr des moyens en main d'œuvre dont dispose le chercheur. Dans les meilleurs des cas (PIERRARD, 1965), et malgré les précautions prises par cet auteur, les résultats sont plutôt médiocres : il est impossible de construire une pyramide d'âge correcte à l'aide des données ainsi récoltées (Fig. 9 B).

Nous avons repris une idée ancienne, destinée à améliorer la lutte contre les punaises dans les cotonneraies infestées de *Dysdercus*, avant l'ère des insecticides.

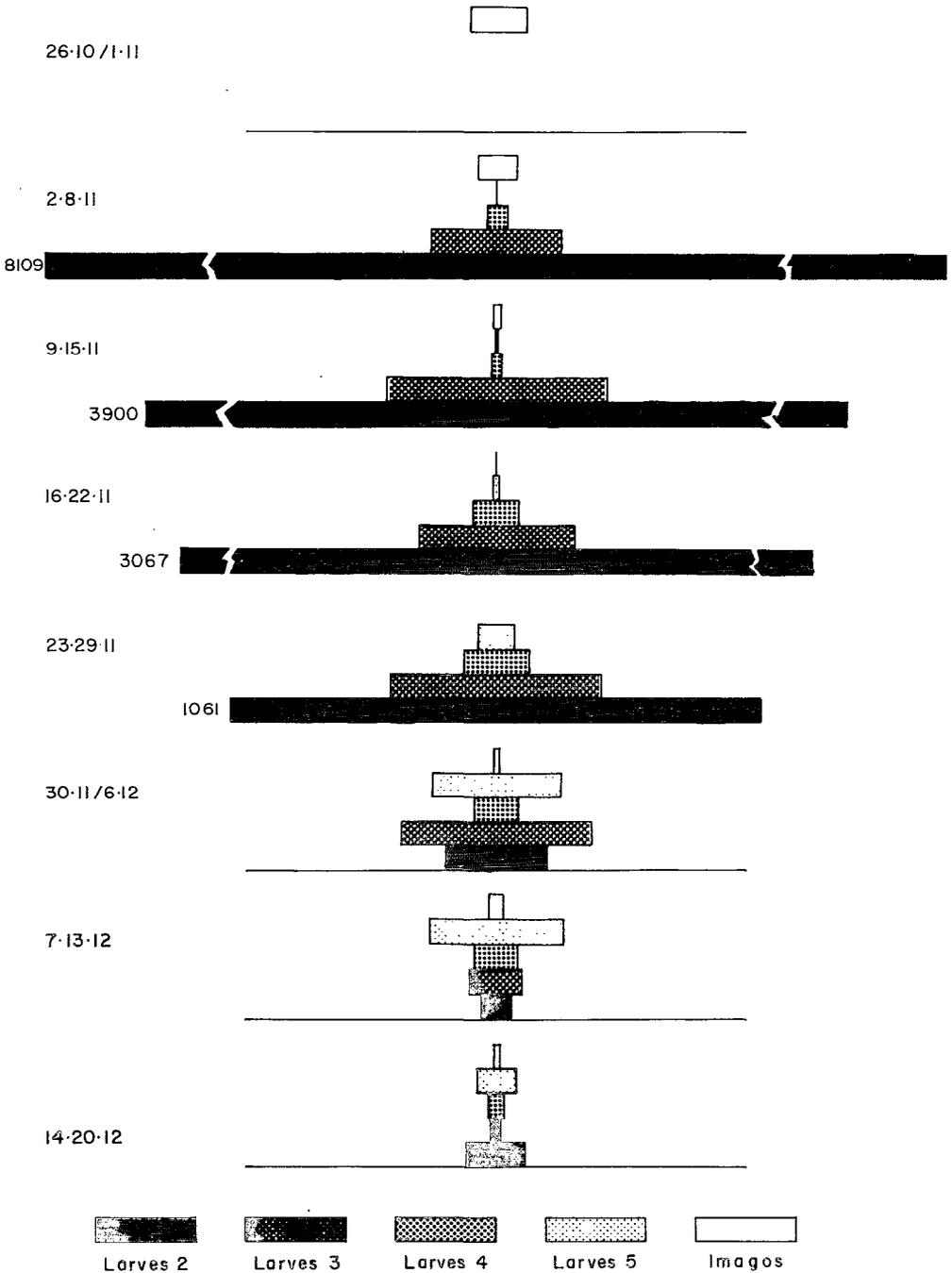


Figure 9 – Pyramides des âges construites à l'aide de deux méthodes de captures de *Dysdercus* en champ de coton.

A. Pièges à graines (DUVIARD, 1970, en Côte d'Ivoire).

B. BAMBARI, d'après PIERRARD (1965, champ D 4)

7 10 65



A. FORO-FORO

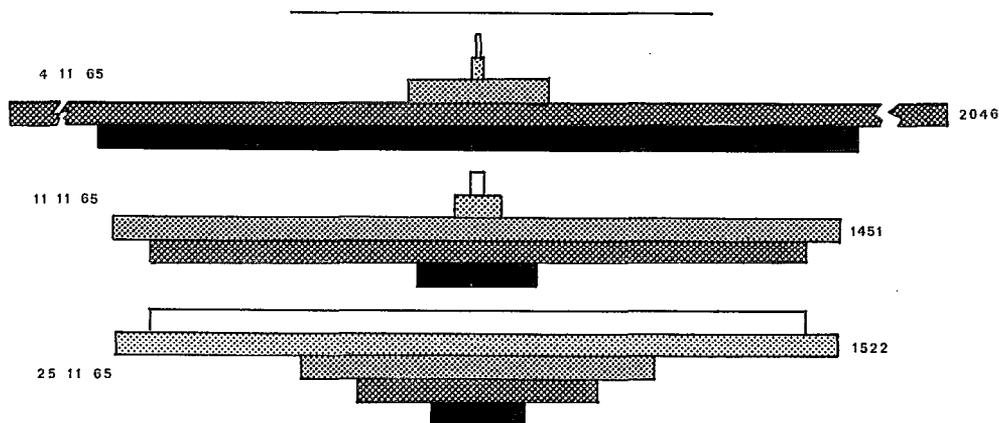


Fig. 9 (suite) – B. Comptage et ramassage manuel (PIERRARD, 1965, en République Centre Africaine).

Creusées çà et là dans les champs, des fosses contenant des graines de coton retenaient prisonniers les *Dysdercus* ainsi attirés ; ils pouvaient alors être facilement détruits. Nous avons été amené à utiliser des pièges extrêmement simples, constitués par des flacons de plastique opaque (emballage de produits chimiques récupérés) percés d'orifices latéraux pour l'entrée des punaises, et de plus petits orifices sur la face posée sur le sol, pour leur éventuel drainage (Fig. 10). Une poignée de graines (de coton, de *Sterculia*, de Fromager, selon l'habitat prospecté) placée dans le flacon, attirait les insectes. L'importance du repérage olfactif chez *D. fasciatus* est connue (YOUDEOWEI, 1966) et la découverte des graines tombées au sol est extrêmement rapide (JANZEN, 1972). PIERRARD (1972) ayant mis en évidence un rythme d'activité nyctéméral marqué chez *D. voelkeri* et, en particulier, une fuite hors des champs de coton aux heures chaudes, il était vraisemblable qu'un ramassage matinal des pièges donnerait une idée plus fidèle de la structure des populations de punaises. Nos pièges étaient donc relevés chaque jour entre 06.00 et 08.30 h et, le plus souvent, les captures ont été rassemblées par période d'une semaine.

Les résultats obtenus par cette technique en champ de coton diffèrent très nettement de ceux de PIERRARD (1972) obtenus par ramassage manuel ; si le nombre d'insectes piégés ne peut être aisément rapporté à une surface de terrain

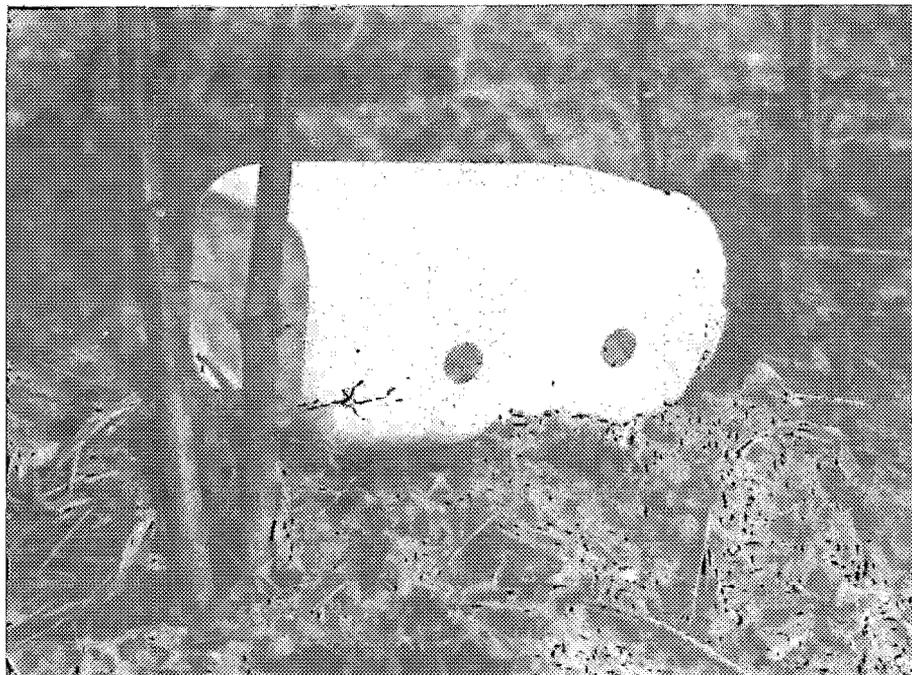


Fig. 10 – Piège à graines pour *Dysdercus* spp., en place dans un champ de coton.

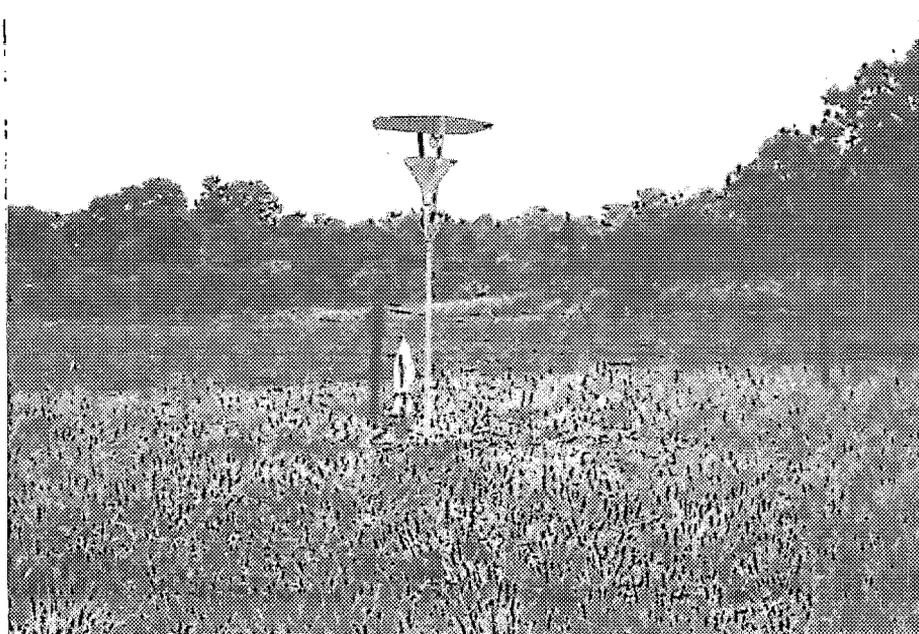


Fig. 11 – Le piège lumineux Jermy utilisé au cours de cette étude.

donnée, ce qui, dans le cadre de notre étude, ne gêne guère, le piègeage est beaucoup moins perturbateur que le ramassage manuel : les *Dysdercus* se cachent rapidement à la vue du récolteur à qui de nombreux individus doivent échapper, malgré les précautions utilisées par PIERRARD ; mais surtout, l'image démographique des populations de *Dysdercus* obtenue par les deux techniques est très différente. Dans le cas du ramassage manuel, les pyramides d'âge sont toujours inversées, ce qui n'est pas le cas des pyramides construites à l'aide des données de piègeage (à l'exception des populations âgées, et c'est alors une image normale). Le ramassage manuel sous-estime systématiquement, et obligatoirement, les jeunes stades larvaires, dont les effectifs sont cependant considérables, comme le montrent les résultats de piègeage (Fig. 9).

Il semble donc bien que les pièges à graines soient une technique d'échantillonnage satisfaisante pour le but que nous poursuivons.

### *Le piège lumineux*

Dès 1927, MYERS signale l'attractivité de la lumière pour les espèces cubaines de *Dysdercus*, et GOLDING (1928) le fait pour différentes espèces africaines. BAGLEY (1958) utilise le piègeage lumineux pour estimer les populations de *D. peruvianus*. Mais c'est SOUTHWOOD (1961) qui rapporte les premiers résultats de captures de ces insectes effectuées au piègeage lumineux en Uganda et au Ghana. GIBBS & LESTON (1970) publient les données obtenues au Ghana par cette technique, concernant *D. haemorrhoidalis*, *D. melanoderes* et *D. voelkeri* (sous le taxon *superstitiosus* ; voir le correctif de LESTON, 1972). Le Dr BOWDEN nous a aimablement communiqué des résultats alors inédits, et depuis publiés (BOWDEN, 1973), obtenus également au Ghana. Seul, PIERRARD (1972) estime que « si quelques espèces de *Dysdercus* ont une phototaxie positive, il n'en est pas de même de *D. voelkeri*, du moins pour les longueurs d'onde habituellement utilisées et dans les conditions d'une cotonnerie ». Cependant, comme cet auteur ne semble avoir utilisé de piège lumineux que pendant les périodes de développement des populations de *Dysdercus* dans les champs de coton, nous comprendrons plus loin comment il a pu être amené à avancer une telle affirmation.

Il semble donc bien que le piège lumineux puisse être une technique d'échantillonnage des adultes ailés, au moins pendant leurs périodes de vol, complétant utilement les informations apportées par les pièges à graines lorsque les insectes sont au sol. Outre la récente revue de LE BERRE (in LAMOTTE et BOURLIERE, 1969), les travaux de BOWDEN (1964, 1973), BOWDEN & CHURCH (1973), BOWDEN & MORRIS (1975) apportent une importante étude critique de cette technique, lorsqu'elle est utilisée sous les Tropiques. Nous citerons simplement les conclusions de BOWDEN (1964), dont la remarquable étude sur les Sphingidae du Ghana montre que l'utilisation d'un piège lumineux, si elle s'appuie sur une connaissance adéquate de la biologie des espèces étudiées et sur l'utilisation convenable des données de la météorologie synoptique, permet d'améliorer considérablement les connaissances sur les insectes ravageurs majeurs d'Afrique.

Nous avons utilisé un piège lumineux de type Jermy (GAGNEPAIN, 1969 ; LE BERRE, 1969), simple et robuste, doté d'une lampe Philips HPL 125, au

spectre enrichi en rayons Ultra-violets (Fig. 11). L'alimentation était fournie par un groupe électrogène ; le piège fonctionnait deux nuits par semaine, de 18.30 à 06.30 h ; les captures étaient ensuite triées et conservées dans l'alcool.

## 2.2. Phase migratoire et phase reproductrice

### Les données de piègeage

Des pièges à graines ont été disposés, au Foro-Foro, dans une parcelle expérimentale de cotonniers, établie dans une zone de savane vierge et ne recevant aucune application d'insecticide. Simultanément, un piège lumineux placé en bordure du champ fonctionnait deux nuits par semaine.

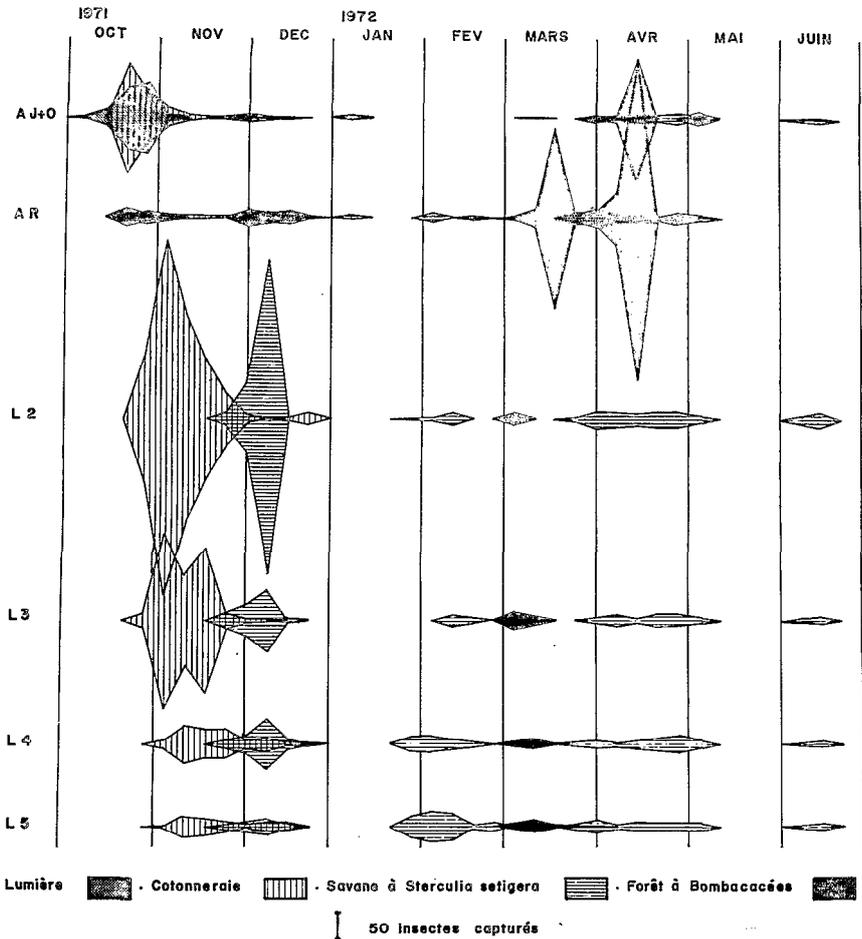


Fig. 12 - Fluctuations saisonnières des captures de *D. voelkeri* effectuées par piègeage lumineux et pièges à graines au Foro-Foro en 1971-72.

AJ + O : adultes à coloration jaune ou orange ; AR : adultes à coloration rouge ; L2, 3, 4, 5 : larves de stades 2 à 5.

Les résultats obtenus (Fig. 12) permettent de tracer un graphique des fluctuations saisonnières de *D. voelkeri*, telles qu'elles peuvent être appréciées par ces deux techniques. Nous y trouvons la confirmation très nette de l'existence de migrations à chaque génération, mais également de sérieux indices sur le mécanisme possible du phénomène migratoire :

- les captures à la lumière précèdent immédiatement l'établissement d'adultes dans un habitat favorable (champ de coton, savane à *Sterculia*), mais ne se poursuivent pas, même si des adultes immigrants sont présents à proximité du piège lumineux (coton) ;
- après le développement d'une population larvaire caractérisée par une mortalité très élevée des premiers stades (surtout L2 et L3 ; L1, comme nous l'avons vu, ne peut être capturé par nos techniques : c'est un stade immobile qui ne s'alimente pas), les jeunes adultes formés ne sont pas capturés dans les pièges à graines ;
- par contre, une nouvelle période de capture à la lumière apparaît alors, suivie de l'installation d'immigrants dans un nouveau biotope.

Ces observations confirment bien les vues de JOHNSON (1969) sur le phénomène migratoire. L'emploi simultané de deux techniques de piégeage permet de dégager les conclusions suivantes : dans la vie des *Dysdercus* adultes, il existerait deux phases bien distinctes. Les jeunes adultes éprouvent un besoin impérieux de voler (pas ou très peu d'adultes dans les pièges à graines après la mue imaginale mise en évidence par la disparition des L5) ; après le vol migratoire nocturne (pendant lequel ces insectes sont attirés par la lumière et capturés en abondance au piège lumineux), les adultes qui ont découvert un nouvel habitat s'y fixent et ne volent plus. Ils cherchent à s'alimenter (importantes captures dans les pièges à graines ; captures nulles dans le piège lumineux). Des observations directes sur les populations d'immigrants prouvent amplement que l'accouplement est alors, avec la prise de nourriture (ces choses allant souvent de pair) l'occupation majeure des insectes.

### *Le sex-ratio*

Mâles et femelles sont présents tant dans les captures à la lumière que dans celles des pièges à graines. Il ne semble pas y avoir de déséquilibre marqué d'un sexe par rapport à l'autre (Tableau II).

Tableau II

	Pièges lumineux		Pièges à graines	
	1971 1972	octobre à janvier	mars à mai	coton <i>Sterculia</i>
Effectifs		266	1630	382 106
Mâles		52 %	47 %	53 % 44 %
Femelles		48 %	53 %	47 % 56 %

Remarquons, cependant, qu'il existe tantôt une légère prédominance des mâles sur les femelles, tantôt l'inverse. Dans la période d'octobre à janvier, les mâles sont plus abondants, tant chez les immigrants que dans les populations en place dans les cotonneries, ce que pourrait expliquer leur longévité plus grande que celle des femelles, observée en élevage par DINGLE (1966) chez *D. fasciatus*, et par THOMAS (1966) chez *D. cingulatus*. Entre mars et mai, ce sont les femelles qui prédominent légèrement, sans que nous puissions interpréter correctement cette inversion du sex-ratio. Quoi qu'il en soit, le faible écart des chiffres montre bien que la migration affecte à la fois mâles et femelles.

### 2.3. État physiologique des migrants et non migrants chez *D. voelkeri*

#### *Méthode d'étude*

Il paraît donc maintenant important de pouvoir connaître l'âge des adultes composant les populations en vol migratoire et celles en place dans leurs habitats, de façon à confirmer les hypothèses avancées au vu des résultats de piègeage.

N'ayant pas la possibilité matérielle d'étudier l'évolution de la structure lamellaire de la chitine au niveau des téguments qui, comme l'a montré NEVILLE (1965), permet de connaître avec beaucoup de précision l'âge des jeunes imagos, nous avons recherché une autre technique susceptible de nous fournir des informations semblables. Par ailleurs, les contraintes matérielles (400 km entre le lieu de récolte et le laboratoire ; nécessité de piéger régulièrement chaque jour, toute l'année) rendaient nécessaire la préservation du matériel dans l'alcool. Les organes internes des insectes ainsi fixés sont rendus fragiles et cassants à la dissection, et peu aptes à certains examens histologiques (en particulier, à l'étude de la spermiogenèse, ou à celle du contenu des spermathèques). De plus, la nécessité d'examiner un très grand nombre de spécimens nous a conduit à ne considérer que les femelles ; mais, comme ce sont celles-ci qui placent les œufs dans les nouveaux habitats «they are therefore of greater significance than the males in the study of migration» (JOHSON, 1969).

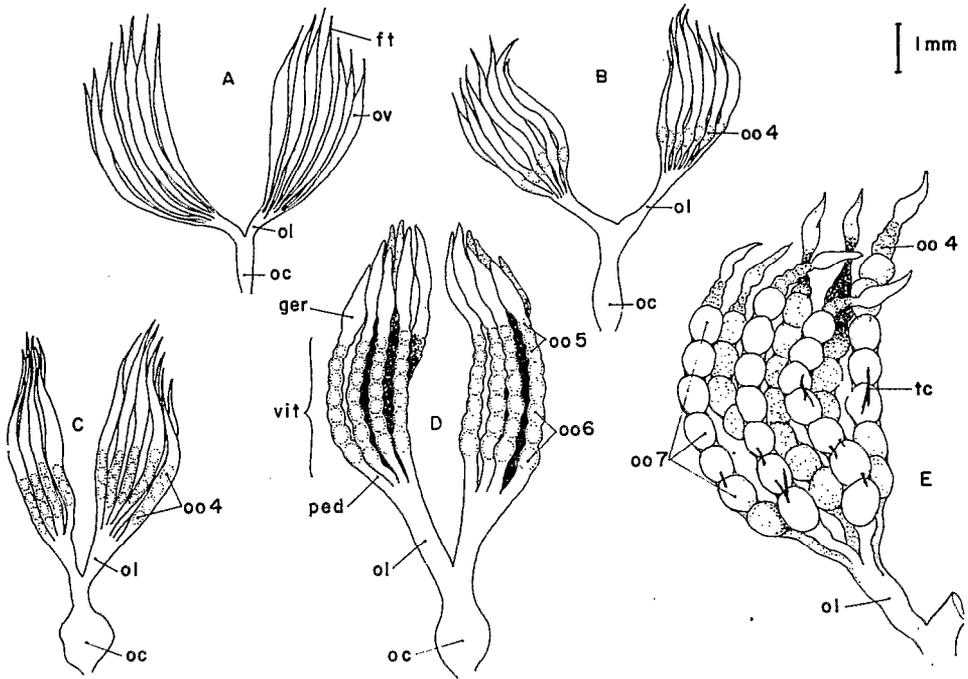
Afin de déterminer l'âge physiologique approximatif des femelles capturées sur le terrain, l'étude succincte de l'évolution morphologique des ovaires s'est révélée tout à fait satisfaisante, ainsi que l'a montré SOLBRECK (1972) chez *Lygaeus equestris*. La description détaillée des voies génitales des Pyrrhocoridae par PLUOT (1970), et l'étude de l'évolution histologique de l'ovariole jusqu'à la première ponte chez *D. fasciatus* par BRUNT (1971) permettent d'ailleurs d'utiles comparaisons. A ce dernier auteur, nous emprunterons en particulier la distinction de sept stades dans le développement de l'oocyte.

Chez des femelles d'élevage d'âge connu, à 12 h près, les différentes étapes du développement ovarien ont été décrites schématiquement. Nous leur avons comparé ultérieurement les ovaires de femelles sauvages capturées dans la nature. Si la durée du développement varie avec les facteurs climatiques, la succession des stades bien distincts n'en est pas moins toujours la même, et si les femelles sauvages, dont les conditions de vie exactes ne sont pas connues, ne peuvent être datées dans le temps, leur âge physiologique peut être apprécié par cette méthode avec une précision très satisfaisante.

## Maturation des oocytes chez les femelles d'élevage

Les femelles disséquées provenaient d'un élevage effectué à l'insectarium d'Adiopodoumé (température moyenne : 28°C ; hygrométrie oscillant entre 80 et 100 %). Dès la mue imaginale, elles étaient placées en cages, isolées des mâles, et recevaient de la nourriture sous forme de graines de coton et d'eau régulièrement renouvelées. A l'âge voulu, elles étaient tuées par immersion dans l'alcool à 70°, puis disséquées.

L'observation, sous loupe binoculaire, des femelles disséquées, permet de distinguer cinq stades (A-E) bien différents dans la maturation des oocytes (Fig. 13).



**Abréviations :** ft : filament terminal ; ger : germarium ; vit : vittellarium ; ped : pédicelle ; ol : oviducte latéral, pair ; om : oviducte médian, impair ; oo4 : oocyte de stade 4 ; oo5 : oocyte de stade 5 ; oo6 : oocyte de stade 6 ; oo7 : oocyte de stade 7, chorioné ; tc : trabécule cytoplasmique ; v : vagin ; pdv : poche dorsale du vagin ; gpv : glande pariéto-vaginale ; csp : canal de la spermatheque ; sp : spermatheque ; g : gouttière de fécondation ; ur : uradénie.

**Stade A :** ovaires immatures ; femelles de moins de 24 heures. Les ovarioles se présentent sous un aspect rubané. Dans chaque ovaire, les 7 ovarioles sont situées pratiquement sur un même plan. A la loupe binoculaire, on ne distingue aucun oocyte ; ceux-ci sont pourtant différenciés, mais appartiennent aux stades de développement 1 à 3 de BRUNT (1971) et ne peuvent être vus sans une préparation spéciale des pièces. L'oviducte commun ne présente aucun renflement.

**Stade B :** ovaires immatures ; femelles de 24 à 48 heures. Les ovarioles sont encore situées dans un même plan. Chacune contient un oocyte parvenu au 4<sup>e</sup> stade de développement de BRUNT (1971) qui distend légèrement les parois de l'ovariole. L'oviducte commun se renfle légèrement.

**Stade C :** ovaires immatures ; femelles de 48 à 72 heures. La longueur des ovarioles s'accroît nettement. On compte 3 à 4 oocytes par ovariole parvenus au 4<sup>e</sup> stade de développement de BRUNT (1971). Au niveau de chacun d'eux, les parois de l'ovariole sont légèrement distendues. L'oviducte commun est nettement renflé, atteignant sa taille définitive.

**Stade D :** ovaires immatures ; femelles de 72 à 120 heures. Les ovarioles sont très allongées ; à la loupe binoculaire, on compte 7 (6 à 9) oocytes appartenant aux stades de développement 5 et 6 de BRUNT (1971). A chaque oocyte correspond un renflement bien individualisé de l'ovariole. Le germarium est plus volumineux. Cependant les ovaires n'occupent qu'une faible part, encore, de la cavité abdominale.

**Stade E :** ovaire gauche mûr ; femelles de plus de 120 heures. Les ovaires occupent totalement la cavité abdominale, distendant fortement l'abdomen. Les ovarioles sont déformées « en chaplet » par les oocytes, arrivés à maturation et chorionés (7<sup>e</sup> stade de développement de BRUNT). On distingue nettement les trabécules cytoplasmiques, caractéristiques des ovaires télotrophiques. Chez ces femelles, parvenues à maturité sexuelle, l'oviposition est proche.

Fig. 13 — Aspects morphologiques du développement ovarien chez des femelles d'élevage de *D. voelkeri*, tels qu'ils peuvent être observés à la loupe.

Certes l'évolution n'est pas hachée, et des formes intermédiaires existent entre les différents stades, mais ils peuvent être rattachés aisément à l'une des étapes typiques que nous avons choisies. Dans les conditions de l'élevage, la maturité (stade E) était atteinte 120 à 150 h (5 à 6 jours) après la mue imaginale.

### *Maturation des oocytes des femelles capturées à la lumière*

L'examen des oocytes de femelles appartenant à quatre populations distinctes du Foro-Foro (deux populations d'octobre, 1970 et 1971 ; une de mars 1972 ; une d'avril 1972) montre que ce sont essentiellement les femelles des stades B, C et D qui sont capturées à la lumière et effectuent donc les migrations. Aucune femelle en état de maturité n'est capturée à la lumière (Fig. 14).

En octobre - première période de vol au Foro-Foro de *D. voelkeri* après la saison des pluies - ce sont les femelles de stade C qui dominent ; en mars 1972, à la fin d'une saison sèche particulièrement marquée, les femelles de stade D sont les plus abondantes, tandis que le mois suivant, les femelles des stades B et C représentent la quasi totalité des captures.

Une conclusion importante peut être tirée immédiatement de ces observations : l'attractivité du piège lumineux ne varie pas pour les femelles effectuant leur migration, quel que soit le degré de maturation atteint par les oocytes ; la dominance saisonnière de l'un ou l'autre état physiologique le montre bien.

Une interprétation de l'âge physiologique différent des populations consiste à rapprocher ces données des températures moyennes atteintes au cours des différentes périodes de migration analysées (Tableau III) :

Tableau III

Température, °C	Octobre 1971	Mars 1972	Avril 1972
Minimum	16°5	17°0	17°5
Maximum	33°5	37°2	33°9
Moyenne	24°5	26°3	25°5
Stades de maturation des oocytes	A.B.C.	C.D.	B.C.

On sait (PEARSON, 1958 ; CLARKE & SARDESAI, 1959 ; EDWARDS, 1970 ; voir plus loin) qu'il existe une relation étroite entre la température ambiante et la vitesse de développement ovarien des femelles. L'examen du Tableau III montre que, dans les limites thermiques observées, plus la température moyenne est élevée, plus les femelles migrantes ont atteint un stade physiologique avancé.

### *Maturation des oocytes des femelles capturées par les pièges à graines*

L'examen des ovaires de femelles appartenant à deux populations distinctes (femelles immigrantes dans un champ de coton au cours des deux premières semaines de l'invasion ; femelles piégées aux pieds de *S. setigera*) montre (Fig. 15) que

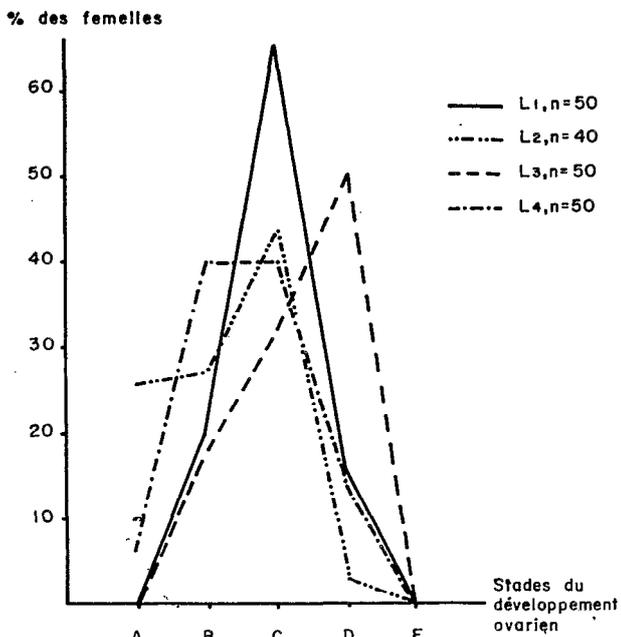


Fig. 14 - État ovarien de quatre populations de femelles de *D. voelkeri* migrantes capturées à la lumière. L1 : octobre 1970 ; L2 : octobre 1971 ; L3 : mars 1972 ; L4 : avril 1972.

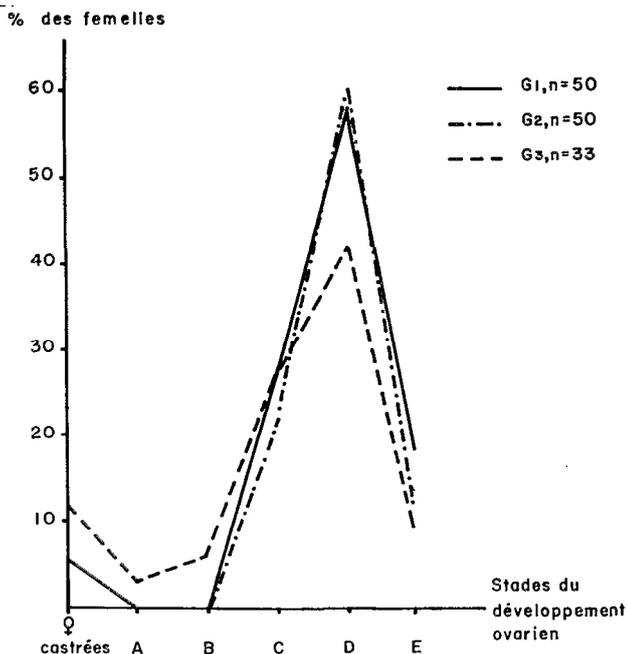


Fig. 15 - État ovarien de deux populations de femelles de *D. voelkeri* capturées par les pièges à graines. G1 : population établie dans une cotonneraie, piégeage du 18 au 24.10.1971 ; G2 : même population, piégeage du 25 au 31.10.1971 ; G3 : population établie dans une savane à *S. setigera*, piégeage du 27.3 au 7.5.1972.

dans les deux cas, les populations sont essentiellement composées de femelles appartenant aux stades C, D, E (dominance du stade D). Il n'y a pas de différences marquées entre les deux populations. Signalons cependant quelques individus présentant une castration parasitaire (parasitisme par Tachinaire et Nématode ; voir III). La population est donc en moyenne plus âgée que celle des migrants. Il s'agit surtout de femelles matures ou prématures. La technique de piégeage alimentaire fausse certainement en partie les résultats car, seules, les femelles cherchant à se nourrir sont attirées et prises dans les pièges. Les femelles éprouvant le besoin de pondre - on sait combien l'oviposition est une nécessité impérieuse chez les insectes - ne sont probablement pas attirées de façon significative. L'échantillonnage sous-estime donc la proportion de femelles de stade E de ces populations.

### *Contenu du tube digestif*

L'examen de ce caractère apporte des informations complémentaires intéressantes. Chez les femelles l'élevage, au stade A de développement ovarien, le tube digestif postérieur seul contient des restes alimentaires ; ce sont les déchets non excrétés de l'alimentation prise au cours des stades larvaires chez lesquels il n'y a pas de communication fonctionnelle entre l'intestin moyen et le proctodeum (GLASGOW, 1914 ; SAXENA, 1955 ; BERRIDGE, 1965). Aux stades B et C, les femelles d'élevage ont commencé à se nourrir et le tube digestif se remplit. EDWARDS (1969) a montré l'importance de l'alimentation pour la vitellogenèse.

Chez les femelles capturées à la lumière, comme chez les mâles d'ailleurs, nous avons constaté d'une manière absolument générale la vacuité totale du tube digestif, à l'exception toutefois de quelques jeunes femelles de stade A qui n'avaient pas encore rejeté le contenu du proctodeum. Chez les femelles migrantes, le tube digestif est distendu par un gaz indéterminé. EDWARDS (1970) observe le même phénomène, en élevage, chez des femelles vierges et à jeun depuis plusieurs jours.

Chez les femelles capturées aux pièges à graines, nous avons toujours observé une nette réplétion du tube digestif, à l'exception de vieilles femelles bien caractérisées par l'aspect frotté et plus sombre des téguments, par leurs ailes déchirées, qui présentent une cavité générale totalement vide ; peut-être s'agit-il d'animaux survivant à une infestation parasitaire ?

### *Autres observations*

La dissection de femelles de diverses espèces de *Dysdercus* capturées à la lumière dans différentes localités fait apparaître des résultats concordant avec ceux obtenus pour *D. voelkeri* au Foro-Foro. Sur 328 femelles de *D. voelkeri*, piégées à Adiopodoumé, Lamto, Foro-Foro, Ferkéssédougou, 214 femelles de *D. melanoderes*, piégées dans les mêmes localités, 33 femelles de *D. haemorrhoidales* piégées au Foro-Foro (Fig. 16), aucun spécimen ne présentait de maturation complète des oocytes (stade E).

Il semble donc bien établi que les femelles migrantes sont de jeunes adultes n'ayant encore pris aucune nourriture, et sexuellement immatures.

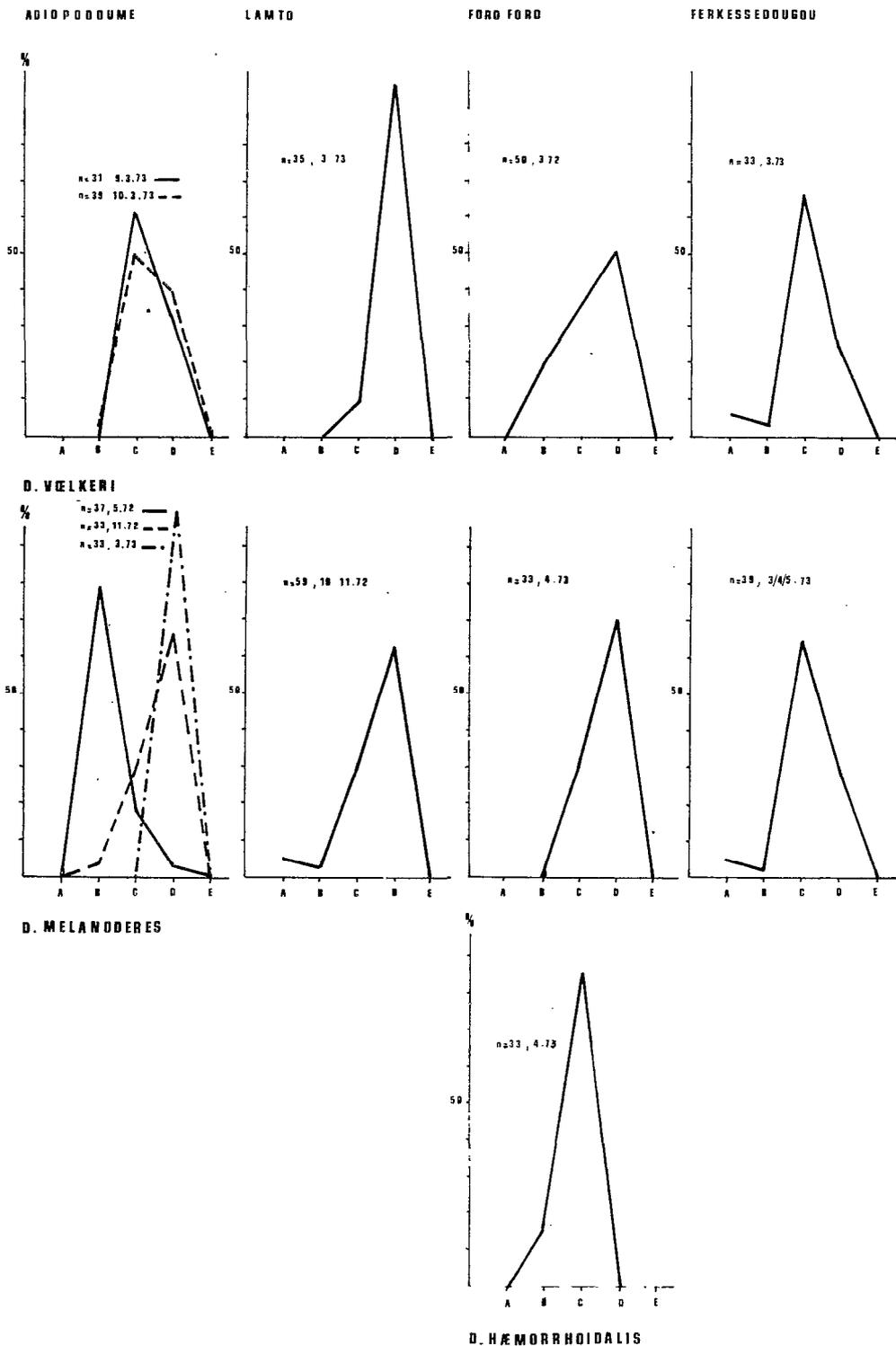


Fig. 16 – État ovarien de plusieurs populations de femelles de *D. voelkeri*, *D. melanoderes*, *D. haemorrhoidalis*, capturées à la lumière en diverses localités de Côte d'Ivoire. Même légende que pour les Figures 14 et 15.

## 2.4. État des muscles alaires chez *Dysdercus* spp.

### Méthode d'étude

Des dissections systématiques ont été pratiquées sur des *D. voelkeri* capturés dans la nature. Lorsqu'il s'agissait de spécimens conservés dans l'alcool, récoltés soit par piégeage lumineux, soit par piégeage alimentaire, l'état des tissus ne permettait pas l'examen sous microscope des fragments de muscles du vol. Néanmoins, les indications primaires ainsi obtenues montraient que :

- chez les individus capturés à la lumière, les muscles occupaient la majeure partie du volume thoracique ;
- chez les individus capturés dans les pièges à graines, et en particulier chez les femelles gravides, les muscles alaires avaient parfois disparu totalement, mais ce cas n'était pas le plus fréquent.

Cette dernière observation paraissait contradictoire avec les résultats de EDWARDS (1969a, b) et de DINGLE et ARORA (1972). Ces derniers auteurs affirment que chez *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?) l'histolyse complète des muscles alaires est la règle chez les femelles âgées.

Afin de pouvoir travailler sur des effectifs suffisants, nous avons mis en route, à l'insectarium d'Adiopodoumé, un petit élevage de masse de *D. voelkeri*. Nous n'avons pas réussi à élever de manière suivie *D. melanoderes*, l'autre espèce abondante de *Dysdercus* en Côte d'Ivoire.

Des spécimens étaient tués à l'acétate d'éthyle à un âge connu, et disséqués immédiatement dans du liquide de Ringer. Des fragments de muscles alaires étaient alors observés directement au microscope, maintenus entre lame et lamelle dans du Ringer ; c'est la technique qu'utilisait EDWARDS (1969a) pour ses observations directes.

Histologiquement, nos observations se conforment exactement aux descriptions données par EDWARDS (1969a). Nous avons comparé les images microscopiques aux photographies publiées par cet auteur, et il ne nous a pas été possible de les distinguer, quoique les espèces étudiées (*D. voelkeri*, *D. melanoderes*, ici ; *D. intermedius* pour EDWARDS) aient été différentes. Avec cet auteur, nous distinguerons donc, pour les tissus vivants (Fig. 17) :

- le muscle non histolysé, très nettement strié ;
- le muscle en histolyse ; des gouttelettes apparaissent, cachant plus ou moins complètement les fibrilles restantes, qui ne peuvent être quelquefois observées que lorsque le sarcolemme est brisé. Le degré d'histolyse est difficile à apprécier sur le tissu vivant ; EDWARDS signale cependant que le nombre des gouttelettes est un élément d'appréciation important ;
- le muscle complètement histolysé est caractérisé par la disparition totale des fibrilles et des gouttelettes ; il ne reste en place que les trachées, les noyaux et le sarcolemme.

### Cas de *D. voelkeri*

Six cas ont été examinés :

- femelles vierges ne recevant pas de nourriture ;
- femelles vierges recevant des graines de coton ;

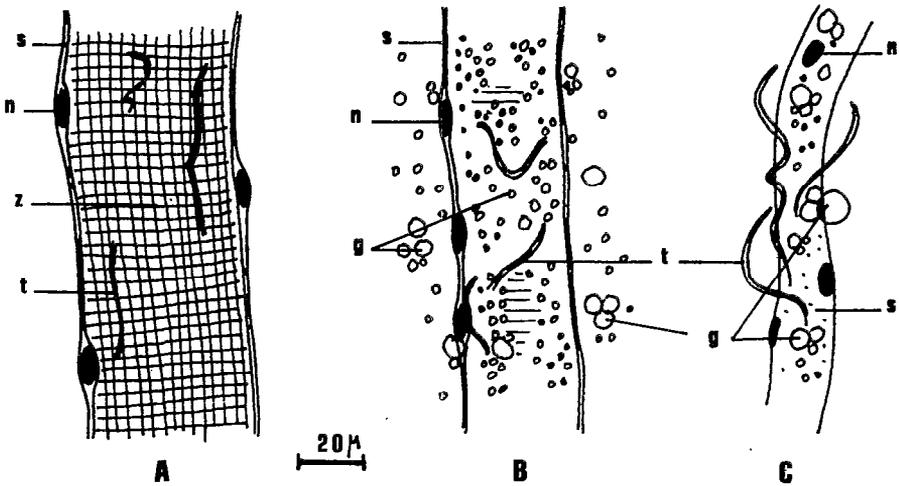


Fig. 17—Fibres des muscles indirects du vol de *D. voelkeri* observés au microscope optique. Les fibres, prélevées sur des insectes fraîchement tués, sont montées entre lame et lamelle, dans quelques gouttes de liquide de Ringer.

- A. Muscle normal, présentant une striation caractéristique prélevé chez une femelle vierge de 2 jours.
- B. Muscle en histolyse, prélevé chez une femelle accouplée de 4 jours. La striation disparaît ; de nombreuses gouttelettes apparaissent sur la fibre et autour d'elle.
- C. Muscle complètement histolysé, prélevé chez une femelle de 10 jours, ayant pondu. Le diamètre de la fibre a beaucoup diminué. Il ne reste aucune trace des fibrilles.

s : sarcolemme ; n : noyau ; z , membrane Z ; t : trachéole ; g : gouttelette.

Dessin semi-schématique.

- femelles disposant de mâles et recevant des graines de coton ;
- mâles disposant de femelles et ne recevant pas de nourriture ;
- mâles disposant de femelles et recevant des graines de coton.

Dans les quatre dernières catégories, il s'agissait bien entendu des mâles et femelles provenant des mêmes groupes (alimentés ou non) qui étaient examinés. Dans tous les cas, les insectes provenaient d'un élevage réalisé à l'insectarium dans les conditions décrites plus haut. Chaque jour, mâles et femelles fraîchement éclos étaient prélevés dans les cages d'élevage. Leur âge était alors considéré de 1 jour, quel que soit le moment de la mue (24 h au maximum). Les spécimens étaient placés par petits groupes de 8 à 10 insectes dans des cages disposant d'un tampon de coton mouillé et d'un fond de sable. L'alimentation était fournie, le cas échéant, sous forme de graines de coton préalablement débarrassées de leurs fibres.

Les individus ayant atteint l'âge requis étaient tués et immédiatement disséqués, jusqu'à concurrence de 10 insectes par jour d'âge et par type d'observation (si possible). Les résultats sont présentés dans les Tableaux IV et V.

Tableau IV

État des muscles alaires chez *Dysdercus voelkeri*, femelles vierges, nourries ou non

Type d'alimentation	Muscles du vol	État de développement ovarien	Jours après la mue imaginale												
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	18	20	
EAU SEULE	non histolysés	A	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		B	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		C	—	8	3	3	1	—	1	2	2	—	—	—	
		D	—	—	3	2	2	1	2	1	—	2	3	—	
		E	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	en histolyse	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		B	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		C	—	—	1	2	4	3	5	6	4	5	1	—	
		D	—	—	—	3	3	6	2	1	3	3	3	—	
		E	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	complètement histolysés	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		D	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	
		E	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
EAU + GRAINES DE COTON	non histolysés	A	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		B	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
		C	—	8	1	1	—	—	—	—	—	—	—		
		D	—	—	1	3	—	—	—	—	—	1	3	—	
		E	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	en histolyse	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		B	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		C	—	—	5	—	—	—	—	—	2	—	—	—	
		D	—	1	3	6	10	8	7	6	7	6	1	—	
		E	—	—	—	—	—	1	2	3	—	2	—	—	
	complètement histolysés	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
		D	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	
		E	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	

**Tableau V**  
 État des muscles alaires chez *Dysdercus voelkeri*,  
 femelles disposant de partenaires sexuels, nourries ou non

Type d'alimentation	Muscles du vol	État de développement ovarien	Jours après la mue imaginale											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	14	17
EAU SEULE	non histolysés	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		B	5	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		C	-	4	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-
		D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
		E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	en histolyse	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		B	5	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		C	-	2	4	7	6	5	3	1	2	1	2	3
		D	-	-	-	2	4	5	7	9	8	8	8	7
		E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	complètement histolysés	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EAU + GRAINES DE COTON	non histolysés	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		B	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		C	2	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	
		D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		E	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	
	en histolyse	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		B	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		C	3	6	6	3	-	2	1	-	1	-	-	
		D	-	1	3	3	2	3	5	5	5	4	1	4
		E	-	-	-	3	4	1	1	1	-	1	3	1
	complètement histolysés	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		D	-	-	-	-	1	1	1	2	2	2	3	3
		E	-	-	-	-	2	1	2	2	2	3	3	2

**Tableau V (suite)**  
 État des muscles alaires chez *Dysdercus voelkeri*,  
 mâles diposant de femelles, nourries ou non

Type d'alimentation	Muscles du vol	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	14
EAU SEULE	non histolysés	4	2	2	2	1	1	—	—	—	2	—	1
	en histolyse	6	8	8	8	9	8	5	4	10	7	—	8
	complètement histolysés	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1	—	1
EAU + GRAINES DE COTON	non histolysés	6	—	1	3	2	2	—	—	1	—	—	2
	en histolyse	4	10	9	6	7	8	1	3	9	8	2	8
	complètement histolysés	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—

Chez les femelles vierges, la présence de nourriture accélère le phénomène d'histolyse des muscles alaires, qui atteint plus de la moitié des individus dès le troisième jour après l'éclosion, alors que les femelles vierges et à jeun n'atteignent ce stade qu'au cinquième jour. L'histolyse complète peut apparaître dans les deux cas, mais reste limitée ; elle est plus fréquente chez les femelles vierges alimentées que chez les autres (5 cas contre 1).

Chez les femelles diposant de mâles, l'histolyse débute pour la moitié des individus dès le premier jour, que l'alimentation soit disponible ou non, mais si, du 5ème au 7ème jour, toutes les femelles sont en état d'histolyse, seule une partie des femelles alimentées parviendront, à partir du 5ème jour, à l'histolyse complète des muscles alaires. Nous n'avons jamais observé plus de six femelles sur dix présentant une histolyse complète.

Chez les mâles diposant de femelles, le phénomène d'histolyse débute dès le 1er jour, que l'alimentation soit disponible ou non. L'histolyse complète peut être observée, elle ne touche qu'un nombre restreint d'individus, à partir du 4ème jour. Nous n'avons pas pu réaliser l'expérience complémentaire, avec des mâles vierges, en raison d'une violente épidémie survenue dans notre élevage avec l'installation de la saison des pluies.

Ces résultats sont plus nuancés que ceux d'EDWARDS (1969). En particulier, la rapidité de l'installation du phénomène d'histolyse et le fait que même les femelles vierges et à jeun puissent en présenter les signes s'intègrent mal dans le schéma admis jusqu'ici. Cependant, l'importance de l'histolyse (nombre de femelles atteintes) et son degré (nombre de femelles totalement histolysées) semblent bien

être sous la dépendance de la prise de nourriture (encore que présence de nourriture et prise de nourriture par les femelles n'aillent pas obligatoirement de pair, comme l'observe EDWARDS ; nous avons disséqué des femelles âgées et disposant de nourriture dont le tube digestif était parfaitement vide) et de l'accouplement, qui les favorisent. Chez les mâles, l'histolyse se produit de manière régulière, et ne semble pas influencée par la présence ou l'absence de nourriture ; elle est beaucoup plus rarement totale que chez les femelles.

Nos résultats diffèrent très sensiblement de ceux de DINGLE et ARORA (1972) que nous reproduisons ici :

Tableau VI (d'après DINGLE et ARORA, 1972)

Histolyse des muscles du vol chez les femelles de *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?) 10 femelles étaient disséquées chaque jour (3 jours d'observations) ; les chiffres du tableau indiquent le nombre d'individus dont les muscles du vol étaient complètement histolysés à la dissection.

Jour après la mue imaginale	1	2	3	4	5	6	7	8
Femelles alimentées et disposant de mâles.....	—	0	—	0	—	—	—	9
Femelles à jeun et disposant de mâles.....	—	0	—	0	—	—	—	2

Dans l'expérience menée par ces auteurs, aucun examen histologique des muscles n'était effectué ; seule «the gross morphological condition of the muscle (was) noted». En retenant ces critères d'examen, nos propres résultats se présenteraient de la manière suivante :

Tableau VII

D'après le Tableau V ; mêmes légendes que pour le Tableau VI.

Jour après la mue imaginale	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	14	17
Femelles alimentées et disposant de mâles .....	0	0	0	0	4	2	3	4	4	5	6	5
Femelles à jeun et disposant de mâles .....	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Les conclusions deviendraient alors beaucoup plus faciles ...

D'autre part, lorsque DINGLE et ARORA indiquent que chez les mâles «no histolysis was detected, a result consistent with the datas of EDWARDS (1969 a)», deux remarques peuvent se faire : 1. manque de précision des observations comme

ci-dessus ; 2. interprétation un peu rapide des résultats cités d'EDWARDS, que nous reproduisons ci-dessous :

Tableau VIII (d'après EDWARDS, 1969 a)

Age des mâles, en jours		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	17
État des muscles	non histolysés	10	10	13	10	9	9	8	9	7	5	7	7	34
	en histolyse	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	—	—	3
	complètement histolysés	—	—	—	—	1	1	1	—	1	1	1	1	11
Total .....		10	10	13	10	10	10	10	10	8	8	8	8	48

Cet auteur observe quand même 18 cas d'histolyse complète pour 163 mâles observés, soit 11 %.

Il semble donc que l'on ne puisse retenir raisonnablement les catégories proposées par DINGLE et ARORA (1973) : muscles non histolysés ou complètement histolysés, mais qu'il faille plutôt considérer l'absence ou l'existence d'histolyse ; que cette dernière soit ou non complète n'a en fait que peu d'importance (voir ci-dessous : *Conséquences de l'histolyse des muscles alaires*). De nombreux mâles de *D. voelkeri* présentent en fait une histolyse des muscles alaires, rarement complète.

Le phénomène d'histolyse des muscles du vol, s'il est bien influencé par les facteurs mis en évidence jusqu'ici par les divers auteurs, semble plus complexe qu'on ne le pensait. GATEHOUSE & HALL (1976) ont montré que l'isolement précoce des larves de 3ème stade de *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?) entraînait un allongement de la période de préoviposition chez les adultes ainsi obtenus, qui restent donc plus longtemps capables de voler. Il n'est donc pas exclu que les conditions de confinement et de groupement artificiels réalisés en élevage aient une influence sur le déclenchement du processus. EDWARDS (1970) a d'ailleurs bien montré l'influence du système nerveux dans le processus d'histolyse. Comment expliquer autrement l'importance des effectifs atteints d'histolyse dans les élevages ? Les femelles et mâles capturés au piège lumineux d'Adiopodoumé, et disséqués dans les mêmes conditions, ne présentaient jamais de début d'histolyse. Mais BALLARD et EVANS (1928) ne signalent-ils pas que certaines femelles ne s'envolent pas avec les autres lors des envols migratoires massifs observés par eux (voir aussi chap. IV, *Les vols migratoires*) ? Et le comportement des femelles vis-à-vis de la nourriture offerte n'est-il pas parfois fort différent ? Il semble bien qu'éthologiquement parlant, *Dysdercus* ait encore beaucoup à révéler.

#### Cas de *D. melanoderes*

Nous n'avons pas pu réaliser d'expérience identique sur cette espèce, dont l'élevage, au laboratoire, s'éteignait rapidement après une génération. Nous présentons ici les résultats d'un sondage effectué sur quelques insectes, qui laissent supposer que tout se passe, pour cette espèce, comme pour les autres *Dysdercus*.

Tableau IX

Jour après la mue imaginale		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Femelles</b>												
muscles du vol	non histolysés	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	en histolyse	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0
	complètement histolysés	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<b>Mâles</b>												
muscles du vol	non histolysés	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
	en histolyse	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0
	complètement histolysés	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

### Conséquences de l'histolyse des muscles alaires

Afin de tester l'influence de l'état des muscles alaires de *D. voelkeri* sur son aptitude au vol, des insectes provenant soit de captures au piège lumineux, soit d'élevage, ont été jetés en l'air devant une haute fenêtre, à l'intérieur du laboratoire, et leur type de vol a été observé. Les insectes étaient ensuite tués, et leurs muscles alaires observés au microscope. Les résultats sont présentés dans le tableau suivant :

Tableau X

État des muscles alaires	Vol ascendant ou horizontal		Vol descendant		Pas de vol (chute)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
non histolysés	14	14	1	1	0	1
en histolyse	1	0	14	13	0	2
complètement histolysés	0	0	0	0	3	10

Nous voyons donc que les insectes, dont les muscles alaires sont intacts, sont, pour la plupart, capables de voler ; que ceux dont les muscles présentent des signes d'histolyse ne se laissent pas tomber s'ils sont projetés en l'air, mais sont pratiquement tous incapables d'un vol horizontal ou ascendant ; que les insectes ayant des muscles totalement histolysés ne volent plus, bien évidemment. Ainsi, d'un point de vue écologique, des muscles en histolyse équivalent, pour l'insecte, à leur lyse complète, puisqu'ils ne sont plus capables de quitter leur habitat, ce que seul permet un vol ascendant ou tout au moins horizontal.

## 2.5. Conclusions

Il est possible de dresser maintenant un tableau assez complet des conditions physiologiques dans lesquelles se déroulent les deux phases principales de la vie imaginale de *D. voelkeri* ; cette description reste assez proche de ce qui se produit chez les autres espèces du genre.

La phase migratoire concerne de jeunes adultes, mâles et femelles, qui ne se sont pas alimentés, et chez qui l'histolyse des muscles alaires n'a pas encore débuté. Ces insectes sont sexuellement immatures, au moins en ce qui concerne les femelles, dont le développement ovarien peut cependant avoir atteint des stades divers, en relation avec les conditions thermiques du milieu ; plus la température moyenne est élevée, plus les oocytes sont développés ; mais aucune femelle migrante ne présente d'oocytes mûrs avant d'avoir découvert une nouvelle source alimentaire ; cette découverte d'un nouvel habitat coïncide avec la découverte des partenaires sexuels ; l'action conjointe de la prise de nourriture et de l'accouplement déclenche ou accélère l'histolyse des muscles alaires. Cette dernière, une fois entamée, et même si elle reste incomplète - ce qui est le cas le plus fréquent - entraîne pour les mâles et les femelles l'incapacité d'effectuer de nouveaux vols. A la phase migratoire fait suite une phase reproductrice. Il semble cependant que le déroulement des phénomènes ne suive pas obligatoirement cette voie ; des individus immatures peuvent être empêchés de migrer par une histolyse précoce des muscles alaires, observée au laboratoire et qui a son pendant dans la nature. Mais des femelles ayant migré ou non, s'étant accouplées ou non, peuvent ne pas s'alimenter et donc demeurer stériles, la vitellogenèse ne s'effectuant pas.

Quoi qu'il en soit, la réalité de la phase migratoire suivie d'une phase reproductrice est clairement mise en évidence sur le terrain, confirmant, même si elle les nuance, les résultats obtenus jusqu'alors au laboratoire. C'est là ce que nous serions tentés d'appeler «rythme migratoire endogène», apparaissant à chaque nouvelle génération d'adultes, et probablement inscrit dans le génotype de l'espèce. Son mode d'expression, son «phénotype» est cependant très vivement influencé par de multiples interactions de l'environnement, comme nous le verrons ultérieurement.

## 3. DISCUSSION

Des phénomènes d'histolyse des muscles alaires ont été observés chez divers Hétéroptères.

Bien qu'ils n'intéressent pas les muscles du vol, les travaux de WIGGLESWORTH (1956) sur la formation et l'involution des muscles intersegmentaires ventraux de *Rhodnius prolixus*, qui mettent en évidence leur caractère cyclique, lié aux mues larvaires de cet insecte, montrent que l'histolyse, comme chez *D. intermedius* (EDWARDS, 1969) est réalisé sans intervention de phagocytes de l'hémolymphe ; les muscles, qui atteignent leur complet développement au moment de l'éclosion ou de la mue, involuent rapidement et, après 3 ou 4 jours, leurs

fibrilles ont disparu, les noyaux, entourés d'un peu de cytoplasme contenant des mitochondries demeurent en place dans le sarcolemme fortement plissé. Lors de la croissance cyclique de ces muscles, le développement de la contractilité coïncide avec l'apparition de la striation ; les muscles sectionnés se contractent alors fortement, tandis que, dans leur forme involuée, cette contraction disparaît. Chez *Dysdercus*, WIGGLESWORTH (1956) observe que les muscles sternaux sont vestigiaux au niveau de l'abdomen, excepté dans les segments 5, 6 et 7, où ils sont bien développés chez la jeune larve de 5ème stade. Un jour après la mue, ils deviennent nettement moins biréfringents et disparaissent généralement 3 ou 4 jours après la mue.

Cependant, l'histolyse des muscles alaires est un aspect peu visible et relativement mal connu d'un ensemble de phénomènes qui, chez les Hétéroptères et d'autres groupes d'insectes, se traduit par une limitation des possibilités de vol des imagos ; le polymorphisme alaire, souvent observé et décrit, peut se ranger dans le même ensemble. En fait, il est possible de distinguer deux grands groupes d'Hétéroptères : 1. ceux chez qui le vol fait partie des activités imaginaires quotidiennes de l'insecte, et revêt des fonctions différentes selon qu'il assure les besoins vitaux de l'espèce («vol trivial» ; SOUTHWOOD, 1962 ; JOHNSON, 1969) ou qu'il permette sa dispersion (vol migratoire) ; 2. ceux chez qui le vol est une activité occasionnelle dont la fonction est limitée à la dispersion de l'espèce (vol migratoire).

### Cas des Hétéroptères à vols triviaux et migratoires

Chez ces punaises, le comportement de vol diffère selon l'état physiologique de l'insecte. D'une manière générale, les mâles semblent sexuellement mûrs dès la mue imaginale, tandis que les femelles ne parviennent à la maturité sexuelle qu'après un certain délai. Typiquement, les vols migratoires sont le fait de femelles immatures ou n'ayant pas encore pondue et des mâles jeunes, tandis que les vols triviaux s'observent chez les individus sexuellement mûrs et plus âgés. Chez les Lygaeidae *Nysius vinitor* Bergroth (KEHAT & WYNDHAM, 1973 a, b, 1974), cette distinction est nette et affecte même l'altitude de vol, les migrants volant plus haut que les non migrants ; en outre, les femelles sexuellement mûres ne sont plus photosensibles. Mais, dans des conditions alimentaires adverses, les femelles mûres peuvent effectuer des vols de type dispersif en même temps que des femelles immatures. Cependant, les vols migratoires n'interviennent généralement qu'à un moment particulier de la vie des insectes, assurant la dispersion de l'espèce ou son regroupement provisoire dans des sites d'hibernation ou d'estivation avant la dispersion vers de nouveaux habitats. C'est le cas des Pentatomidae comme *Aelia* (VOEGELE, 1970), *Eurygaster* (BROWN, 1962, 1965), *Nezara* (KIRITANI, 1965, 1973), des Lygaeidae comme *L. equestris* (SOLBRECK, 1971, 72) et *Oncopeltus* (DINGLE, 1965, 66), de divers Miridae (WALOFF & BAKER, 1963), des Largidae du genre *Physopelta* (DUVIARD, 1975).

Néanmoins, dans des conditions de milieu particulièrement favorables, les vols migratoires peuvent complètement cesser, comme chez *Nysius vinitor*, lorsque les larves et les imagos ont pu disposer d'une nourriture adéquate et abondante (KEHAT & WYNDHAM, 1973).

## Cas des Héétéoptères à vols uniquement migratoires

Dans divers groupes d'Hétééroptères, chez lesquels, seuls, les vols migratoires sont observés, certains mécanismes, que traduisent des modifications anatomiques et physiologiques profondes, interviennent pour limiter les possibilités de vol des adultes, et qui peuvent être :

### *a - une réduction de la taille des ailes*

En dehors des Cimicidae, totalement aptères, des formes brachyptères, incapables de voler, sont particulièrement fréquentes chez les Héétéroptères aquatiques ou semi-aquatiques vivant dans des habitats permanents (rivières, lacs), comme le Gerridae *Gerris najas*, ou divers *Velia* (Veliidae), ainsi que chez de nombreuses espèces tropicales de Gerridae (MØLLER ANDERSEN, 1973). Le brachyptérisme peut n'affecter qu'une génération seulement au cours de l'année, chez les espèces vivant dans des habitats temporaires (mares) comme chez *Gerris odontogaster*, *G. lacustris* (POISSON, 1924 ; BRINKHURST, 1963 ; VESPALAINEN, 1971 ; MØLLER ANDERSEN, 1973).

### *b - des modifications des muscles du vol*

De même qu'il existe un polymorphisme alaire, un polymorphisme musculaire peut être observé chez des espèces proches, comme chez les Corixidae (YOUNG, 1963, 1965 a, b, c) qui, quoique dotés d'ailes, présentent différents degrés de développement des muscles alaires, comme d'ailleurs les punaises normalement ailées des genres *Ranatra*, *Nepa*, *Naucoris* qui, dans l'ordre, présentent des muscles du vol de moins en moins développés (POISSON, 1921, 1922, 1924).

Outre cette modification morphologique permanente des muscles alaires, l'histolyse des muscles du vol est un mécanisme efficace pour la limitation des déplacements aériens. Ce phénomène peut n'affecter que l'une des générations annuelles de l'espèce, comme c'est le cas pour certaines formes macroptères de *G. odontogaster* et *G. lacustris* (VESPALAINEN, 1971 ; MØLLER ANDERSEN, 1973, ou intervenir à chaque génération, comme chez certains Belostomatidae (CULLEN, 1969).

C'est évidemment ce dernier cas que l'on observe chez *Dysdercus*, mais chez ces punaises, l'histolyse des muscles alaires peut intervenir plus ou moins précocement au cours de la vie imaginaire, ne permettant généralement qu'une courte période de vol, comme chez *D. nigrofasciatus*, *D. voelkeri*, ou *D. fulvoniger* (DUVIARD, 1972 et ci-dessus ; DINGLE et ARORA, 1973 ; DAVIS, 1975) mais pouvant aller jusqu'à interdire toute possibilité de vol, comme chez *D. fasciatus* (DINGLE et ARORA, 1973).

Le cas le plus complexe, puisqu'il présente une sommation de tous les mécanismes est celui de *G. odontogaster* et *G. lacustris* ; les individus macroptères ayant hiverné, volent au printemps vers de nouveaux habitats, où, une fois installés, ils histolysent leurs muscles alaires et donnent naissance à une génération nouvelle, constituée de microptères incapables de voler. Ces microptères donneront à leur tour naissance à une nouvelle génération, des macroptères qui émigreront vers les lieux d'hibernation (VESPALAINEN, 1971 ; MØLLER ANDERSEN, 1973).

Le mécanisme précis qui déclenche l'histolyse des muscles alaires est encore imparfaitement compris mais, dans plusieurs cas, le rôle de l'hormone juvénile a pu être établi. En dehors des Hétéroptères, BORDEN & SLATER (1968) ont pu induire la dégénérescence des muscles du vol par application d'hormone juvénile de synthèse chez le Coléoptère *Ips confusus* Le Conte. Par ailleurs, l'histolyse normale des muscles alaires de l'Orthoptère *Acheta domestica* L. a été inhibée par l'amputation des corpora allata (CHUKADOVA & BOCHAROVA-MESSNER, 1968). A l'opposé de ces résultats, la dégénérescence réversible de la musculature du vol du Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata*) est déterminée par l'absence de l'hormone juvénile (STEGNEE *et al.*, 1963 ; DE KORT, 1969).

Le site d'action de l'hormone juvénile dans l'initiation de l'histolyse des muscles du vol n'est pas établi. Il est possible d'envisager 1. un rôle direct sur les mécanismes de l'histolyse du tissu musculaire ou 2. un rôle indirect par l'intermédiaire du système nerveux. On sait que la dégénérescence des muscles fait souvent suite à leur dénervation, et que l'innervation des muscles est souvent nécessaire au développement musculaire normal chez les insectes (NUESCH, 1968). LOCKSHIN & WILLIAMS (1964, 1965) ont montré que la dégénérescence des muscles intersegmentaires des adultes de *Bombyx mori* est préparée par la présence d'ecdysone, tôt dans la vie imaginale, et déclenchée ensuite par un arrêt brutal des influx nerveux moteurs. L'arrêt fonctionnel des nerfs joue le même rôle qu'une dénervation artificielle des muscles. Chez *D. fulvoniiger*, DAVIS (1975) apporte les premières preuves directes du rôle essentiel du système nerveux dans l'histolyse des muscles alaires.

Sur le plan métabolique, le devenir des produits de l'histolyse des muscles alaires n'est pas connu. Il paraît raisonnable de penser qu'ils puissent être utilisés, par les femelles, pour la vitellogenèse, mais rien ne permet de l'affirmer. Comme la vitellogenèse ne démarre que lorsque les insectes disposent d'une alimentation adéquate, ces produits ne sont sans doute qu'un complément à l'alimentation, et pendant la première couvée d'œufs. De plus, la masse des muscles histolysés est bien faible, comparée à celle des œufs produits. En l'absence d'études histochimiques précises, nous nous garderons de conclure.

Par ailleurs, il ne nous a pas été possible de distinguer, chez *D. voelkeri*, divers stades de développement du corps gras, qui, chez *Nezara viridula* (KIRITANI, 1965) ou *Lygaeus equestris* (SOLBRECK, 1972), constitue une réserve alimentaire pour la période d'hibernation.

Ainsi, l'histolyse des muscles alaires apparaît, chez *Dysdercus* comme chez d'autres Hétéroptères, comme un moyen destiné à assurer l'exploitation, le temps d'une génération, d'un habitat adéquat, mais temporaire, nouvellement colonisé, en prévenant le départ des adultes à haut potentiel reproducteur. A cet égard, l'isolement spatial des habitats des punaises aquatiques est tout à fait comparable à celui des *Dysdercus*, constitué par les aires de dissémination de graines des Malvales-hôtes ; l'homologie des adaptations spécifiques, assurant une exploitation optimale des biotopes, déployées tant par les punaises d'eau que par les *Dysdercus* est significative. L'aspect précaire de l'habitat est plus accentué encore en ce qui concerne le Pyrrhocoride, et l'histolyse des muscles alaires, tant par la finalité qui sous-tend le phénomène que par les stimuli qui la mettent en jeu, est une réponse dont l'apparente simplicité ne doit pas cacher le caractère très évolué. ■

# 3

## La colonisation des nouveaux habitats

### 1. L'ARRIVÉE DES MIGRANTS

#### 1.1. Fin du vol migratoire

L'arrêt du vol migratoire, au cours d'une nuit donnée, peut sans doute être partiellement imputé à la chute de la température nocturne. Mais, chez un insecte en vol, le fonctionnement des muscles élève la température interne, probablement de manière considérable par rapport à la température extérieure. L'arrêt du vol migratoire est probablement dû en grande partie à un phénomène de fatigue. L'insecte qui cesse de présenter des battements d'ailes suffisamment vigoureux tombe alors vers le sol.

De l'endroit où il atterrit dépend la suite de son comportement. S'il se pose loin de toute plante-hôte, il lui sera possible de reprendre son vol migratoire la (les) nuit (s) suivante (s), à condition que ses réserves énergétiques le lui permettent. JOHNSON (comm. person.) a pu faire voler 25 heures d'affilée des *D. intermedius* suspendus dans un couloir ventilé ; nous avons estimé (voir plus loin) à trois heures consécutives la durée moyenne des vols effectués chaque nuit par les migrants. Rien ne s'oppose donc, en principe, à ce que les vols migratoires puissent se poursuivre plusieurs nuits consécutives, jusqu'à épuisement des réserves énergétiques totales, mobilisables en plusieurs fois.

Si l'insecte atterrit à proximité d'une plante-hôte, la situation peut évoluer de manières différentes. Deux cas peuvent se présenter : ou l'insecte trouve des congénères en même temps que son alimentation spécifique, ou il n'en trouve pas.

GATEHOUSE et HALL (1976) ont montré, en effet, que des femelles isolées de *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?) pouvaient continuer à présenter une activité de vol, même après s'être alimentées, tandis que l'on sait (EDWARDS, 1970 ; DINGLE et ARORA, 1973 ; DUVIARD, ci-dessus) que les individus accouplés et nourris histolysent très rapidement leurs muscles alaires et deviennent incapables de voler.

L'allongement de la période de préoviposition, pendant laquelle s'effectuent les vols migratoires, chez les femelles vierges isolées, par rapport à des femelles vierges maintenues en groupe, a été observé également chez *D. intermedius* (YOUDEOWEI, 1967), comme chez *D. supersticiosus* (GATEHOUSE et HALL, 1976).

Il semble donc que la découverte de plantes-hôtes par les individus en migration ne soit pas une condition suffisante pour que cesse la capacité de voler. Cette découverte de la plante-hôte doit se faire simultanément par plusieurs individus. Ainsi, outre la découverte de l'alimentation, se réalise la rencontre de partenaires sexuels, qui sont, comme nous l'avons montré plus haut, les deux facteurs essentiels régissant l'histolyse des muscles alaires, interdisant toute poursuite de l'activité migratoire, et assurant la colonisation du nouvel habitat découvert.

## 1.2. Découverte de l'alimentation

Ayant atterri à proximité d'une plante-hôte, les insectes dépendent de leurs moyens sensoriels pour percevoir le milieu et découvrir tant leur nourriture que leurs congénères et donc leurs partenaires sexuels.

Les organes sensoriels, dont l'utilisation a pu être mise en évidence, sont les yeux (YOUDEOWEI, 1966, 1969), les chémorécepteurs de l'olfaction situés sur les antennes (MAGDE, 1965 ; YOUDEOWEI, 1966) et les chémorécepteurs du goût, situés sur les pièces buccales (SAXENA, 1963 ; SCHOONHOVEN & HENSTRA, 1971).

En réalité, la découverte de l'alimentation et celle des congénères semblent étroitement liées et se traduisent par la formation des agrégats de prise de nourriture, si caractéristiques chez ces insectes. Il ne semble pas qu'il y ait repérage olfactif des plantes-hôtes à grande distance (PEARSON, 1958). On a pu simplement mettre en évidence qu'une fraction aromatique, présente dans l'extrait à l'éther des feuilles de Malvacées, attirait les insectes à faible distance et les empêchait de s'éloigner (SAXENA, 1965). De même, les graines de Malvales déjà percées, ou fendillées, ou encore écrasées, se révèlent plus attractives par l'odeur qu'elles émettent que les graines intactes (PEARSON, 1958 ; YOUDEOWEI, 1966). Comment d'ailleurs expliquer autrement le rendement remarquable des pièges à graines utilisés tout au long de ce travail : les graines en place dans les pièges, et les groupements d'insectes sur ces graines sont invisibles de l'extérieur. Il faut donc envisager une attractivité olfactive des graines pour expliquer le fonctionnement

de ces pièges. Mais la découverte de la graine ou de la plante par un premier insecte semble bien essentiellement due au hasard de ses pérégrinations qui l'amènent à proximité de cette source de nourriture. Si l'on en croit les observations de JANZEN (1972), la découverte de graines de *Sterculia carthaginensis* nouvellement tombées (ou placées par l'expérimentateur) au sol, au pied de l'arbre-mère, dans un site peuplé de *D. fasciatus*, se fait généralement en moins de 3 h 30, mais dépend de la densité du peuplement en insectes, et donc de la distance de la graine au tronc de l'arbre-mère.

Parvenu à quelques centimètres de la graine, l'insecte est attiré par un stimulus olfactif émis par celle-ci, qui induit l'extension et l'application du proboscis sur l'aliment. Ce stimulus est provoqué par certains lipides. Une fois le proboscis appliqué sur la graine, un troisième type de substance chimique stimule les récepteurs du goût situés à l'extrémité du labium ; ces substances sont surtout des sucres (sucrose, glucose, raffinose) et, à l'inverse des précédentes, ne sont pas spécifiquement présentes chez les plantes de l'ordre des Malvales. La stimulation des organes du goût entraîne l'insertion des stylets dans la graine et l'ingestion de nourriture, dont le déroulement continu est en outre stimulé par l'action de ces mêmes substances au niveau des récepteurs du goût de l'épipharynx (SAXENA, 1965 ; PEREGRINE, 1972). Cependant, l'ensemble de ce comportement est fortement dépendant du contenu hydrique de l'insecte et de la durée du jeune préalable.

Mais dès que, dans une zone donnée, une graine tombée au sol a été découverte par un insecte et que celui-ci a commencé à s'y alimenter, tout sera plus simple pour ses congénères.

En effet, aux stimuli olfactifs et gustatifs vont s'ajouter de très importants stimuli visuels dont le rôle est prépondérant dans la formation des agrégations de prise de nourriture, comme l'ont bien mis en évidence les travaux de YOUDEOWEI (1966) sur *D. intermedius*. La vue d'autres individus de la même espèce est éminemment attractive pour *Dysdercus*, qui semble vivement attiré par tout objet perçu. Ces insectes semblent à même d'apprécier la forme de l'objet et, à faible distance, semblent reconnaître une « forme *Dysdercus* ». Lorsque le contact physique est établi, les stimuli tactiles ou olfactifs (à l'aide des antennes et du rostre) renforcent la tendance de l'insecte à maintenir un contact étroit avec son congénère (YOUDEOWEI, 1969).

Cet auteur ne s'est pas intéressé au rôle de la couleur. Quoi que l'on ait beaucoup écrit et peu montré au sujet des « warning colorations », dont le genre *Dysdercus* est un bon exemple dans le monde tropical (Cf JANZEN, 1972), il ne semble pas que les auteurs aient envisagé que la couleur rouge-vif présentée par ces insectes, et dont le contraste est si marqué avec la couleur de fond - gris à brun - de leurs habitats, puisse jouer un rôle dans la constitution de ces agrégats, dont nous verrons plus loin l'intérêt pour l'insecte. Or, les agrégats de prise de nourriture, particulièrement sur les graines tombées au sol (*Ceiba*, *Bombax*, *Sterculia*) forment des signaux nettement repérables, les larves et les adultes s'empilent sur plusieurs centimètres de haut ; nous avons trouvé plus de 80 individus de *D. voelkeri* sur un fruit tombé ouvert de *S. setigera* contenant 5 graines, plus de 200 insectes sur une capsule

ouverte de Fromager tombée au sol ; JANZEN (1972) observe des agrégats de plus de 40 *D. fasciatus* par graine de *S. carthaginensis*. Nous avons souvent observé des agrégats plurispécifiques : *D. voelkeri* et *D. melanoderes* étroitement mêlés sur des graines de Fromager en zone forestière ; *D. voelkeri* et *D. haemorrhoidalis* sur les graines de *S. setigera*, en savane.

Dans ces denses agrégats d'insectes, tous cherchent à piquer la graine pour s'y alimenter (YOUDEOWEI, 1966 ; nos observations) et la bousculade permanente dont l'amas d'insectes est le siège modifie constamment la structure du groupe.

Afin de suivre la découverte et l'exploitation de graines par les *Dysdercus*, nous avons disposé au pied d'un *Sterculia setigera*, en savane, habitat d'une forte population de *D. voelkeri*, des graines encore intactes de cette espèce ligneuse, prélevées dans des follicules en place sur l'arbre. Dix graines ont été placées au sol, à une distance du tronc n'excédant pas le rayon de la couronne de l'arbre. A intervalles de temps réguliers, les larves présentes sur ces graines sont décomptées (Tableau XI et Fig. 18). Pour ce faire, un petit cylindre de carton placé autour de l'amas d'insectes empêche ceux-ci de se sauver pendant le comptage. Le cylindre est retiré quelques minutes après, lorsque les larves ont repris leurs occupations. Les densités maximum (15 à 85 insectes par graines, moyenne 34,5) sont observées 2 h 30 à 5 h après le début de l'expérience qui commence à 07.00 h le matin. Toutes les graines sont découvertes 1 h 30 après le début de l'expérience ; 6 h après le début de l'expérience, la densité de larves est beaucoup plus faible, mais ceci semble lié à la forte élévation de température qui se produit au milieu de la journée. Une faible reprise

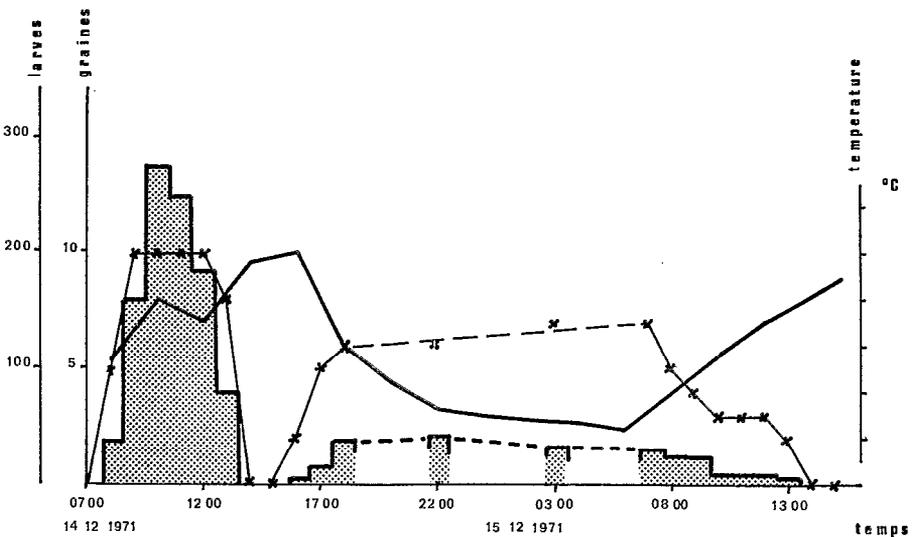


Fig. 18 — Exploitation de 10 graines de *Sterculia setigera* par *D. voelkeri* au cours de deux journées successives, au Foro-Foro (14 et 15 décembre 1971).

Histogramme : nombre de larves comptées

courbe x—x : nombre de graines exploitées

courbe — : température mesurée à la surface du sol.

Tableau XI

Variation du nombre de larves de *D. voelkeri* observées sur des graines de *S. setigera* en fonction du temps écoulé après la mise en place des graines (07.00 du matin-temps 0.00) ; expérience réalisée au Foro-Foro, décembre 1971.

Moment de l'observation		n° des graines										Total
heure locale	temps écoulé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
07.00	0.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0.30	0	0	0	1	0	0	2	0	0	4	
08.00	1.00	0	0	11	12	0	2	8	0	0	4	
	1.30	2	6	35	18	3	7	15	1	3	9	
09.00	2.00	9	17	54	21	4	8	27	1	7	11	159
	2.30	15	22	60	25	7	16	31	3	14	17	196
10.00	3.00	21	37	62	26	13	24	45	9	14	24	276
	3.30	20	35	29	23	15	27	52	14	26	21	
11.00	4.00	20	12	29	12	11	27	71	21	23	18	244
	4.30	11	0	21	15	13	27	85	19	24	17	
12.00	5.00	8	0	15	8	6	21	69	22	17	18	184
	5.30	3	1	6	7	3	14	29	16	15	6	
13.00	6.00	0	0	6	2	3	9	27	11	15	5	78
	7.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
15.00	8.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	9.00	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	4
17.00	10.00	2	5	0	0	2	2	0	4	0	0	15
	11.00	3	11	0	4	5	7	0	4	0	0	34
22.00	15.00	2	15	0	4	3	10	0	7	0	0	41
03.00	20.00	1	8	0	5	3	9	0	5	2	0	33
07.00	24.00	1	2	0	5	3	6	0	2	8	0	27
	25.00	0	1	0	7	1	6	0	0	8	0	23
10.00	26.00	0	0	0	2	3	6	0	0	11	0	22
	27.00	0	0	0	1	0	4	6	0	1	0	6
12.00	28.00	0	0	0	1	0	4	0	0	1	0	6
	29.00	0	0	0	1	0	4	0	0	2	0	7
15.00	30.00	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
	31.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
18.00	32.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	33.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	34.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	35.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

d'activité est observée dans la soirée et se maintient, à travers la nuit, jusqu'au matin suivant. Puis le nombre des larves diminue, et les graines sont toutes abandonnées après la 30<sup>e</sup> heure, au moment des fortes chaleurs du milieu du jour. Elles ne seront plus recherchées par les insectes par la suite : 48 h après le début de l'expérience, aucun insecte n'est observé sur les graines. Cette série d'observations, effectuée sur une population de larves âgées (surtout 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> stades) montre une exploitation particulièrement rapide des graines. Sur une population de larves plus jeunes, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> stades, les agrégats se maintiennent plus longtemps en place (5 à 8 jours), comme nous avons pu l'observer sur des graines de *S. tragacantha*, à Adiopodoumé. L'ensemble de ces observations concorde avec celles de JANZEN (1972), déjà citées.

Lorsqu'il s'agit de fruits entiers (capsules de coton, d'*Hibiscus*, de Fromager) offrant, par le nombre de graines qu'ils contiennent, des possibilités alimentaires plus importantes, les agrégations de prise de nourriture peuvent être observées pendant près d'une semaine.

Dans le cas des Malvales arborescentes (*Ceiba*, *Bombax*, *Sterculia*, *Adansonia*) le site colonisé est la surface du sol située au pied de l'arbre-mère où se trouvent disséminées les graines. Cette aire peut être de dimension analogue à celle de la couronne de l'arbre (cas des Malvales barochores, comme *Sterculia*, *Adansonia*), ou largement supérieure à celle de la couronne (cas des Malvales anémochores, comme *Ceiba*, *Bombax* ; voir plus loin). Il ne semble pas que la prise de nourriture au niveau des fruits encore portés sur l'arbre soit une règle générale. WINIGER (1970) signale les dégâts de *Dysdercus* sur les capsules vertes de Kapokier, et nous avons observé une fois des adultes de *D. voelkeri* se posant sur les capsules vertes d'un petit fromager. Il est difficile, en raison de la taille habituelle de ces arbres, de savoir si ce comportement est une règle. En zone forestière, il y aurait là un avantage évident pour l'espèce en migration, qui serait à même de localiser ses plantes-hôtes sans devoir pénétrer sous le couvert forestier. Cependant, l'examen systématique de très nombreuses capsules de fromager ne nous a jamais permis de déceler les traces caractéristiques que sont les cicatrices de piqûres de l'insecte, sur la face interne de la paroi de la capsule (WYNIGER, 1970). Si JANZEN (1972) signale la présence de nombreuses larves de *D. fasciatus* dans les fruits déhiscents de *S. carthaginensis* encore sur l'arbre, ceci ne nous semble pas être le cas général. PEARSON (1958) n'y fait aucune allusion et il a compilé de nombreux travaux. Pour notre part, en six ans d'observations sur le terrain, nous n'avons observé le fait qu'une seule fois ; des larves (L4 et L5) de *D. voelkeri* montaient et descendaient le long d'un tronc de *S. tragacantha*, à Adiopodoumé, et s'alimentaient sur les graines des follicules déhiscents, en place sur l'arbre ; cet arbre, situé contre notre maison, hébergeait chaque année une importante population de *D. voelkeri* sur ses graines tombées au sol, mais hormis les agrégats immobiles de larves dans les creux abrités des contreforts, à faible hauteur au-dessus du sol (jusqu'à 20-50 cm de haut), cette ascension observée une fois ne s'est jamais renouvelée sous nos yeux. Les observations de MYERS (1927) vont également dans ce sens.

Dans le cas des Malvales herbacées et basses (coton, *Hibiscus* spp.), au contraire, les insectes se trouvent en permanence sur leur hôte même. Les agrégations de

prise de nourriture se font sur les capsules déhiscentes. Dans le cas du coton, les piqûres alimentaires effectuées par les punaises (adultes ou stades larvaires avancés) entraînent un développement anormal des fibres (dégâts en quartier d'orange ; teinture de la fibre d'où le nom anglais de «stainer»), voire une pourriture de la capsule (stigmatomycose transmise par les rostrés infectés).<sup>4</sup> Entre les masses de fibres qui ne se déploient pas normalement, les insectes peuvent former de très denses agrégats. Sur *Hibiscus*, où la graine n'est pas entourée de fibres, les insectes dévorent le contenu des graines avant qu'elles n'aient été disséminées.

Nous reviendrons plus loin sur les modalités de prise de nourriture.

### 1.3. Découverte des partenaires sexuels

Comme nous venons de le voir, le repérage de l'alimentation va de pair avec celui des congénères. Pour les *Dysdercus* immigrants, la découverte d'un nouvel habitat est, comme chez d'autres Hétéroptères grégaires (LOHER et GORDON, 1968), le mécanisme simple qui assure la rencontre des sexes, sans que l'espèce ait besoin d'un mode d'attraction sexuel spécifique assurant la reproduction.

Mâles et femelles migrent en nombres équivalents, quoique l'on ait pu observer une colonisation des habitats de quelques jours plus précoces par les mâles que par les femelles (GOLDING, 1928), et se rencontrent lors de la recherche de nourriture. Le rapprochement des sexes est très comparable à celui décrit chez *Pyrrhocoris apterus* L. (HEEWIG & LUDWIG, 1951 ; ZDAREK, 1970). Nous l'avons observé dans nos élevages, à Adiopodoumé. Que ce soit en terrarium ouvert, ou dans des cages fermées, ce comportement est très constant, et peut être décrit comme suit :

Le besoin d'accouplement n'apparaît pas immédiatement après la mue imaginale, mais dans un délai de 1 à 6-7 jours, qui semble, chez *D. voelkeri*, dépendre au moins partiellement de la température (VRYDAGH, 1941 ; CLARKE & SARDESAI, 1959).

Il semble que l'initiative du rapprochement sexuel revienne aux mâles qui tentent de copuler avec tout objet, mobile ou immobile qui, par quelque stimulus émis, déclenche chez ces derniers les réflexes, conditionnés ou non, qui sont les composantes du comportement sexuel.

Le mâle, ayant approché jusqu'à quelques millimètres l'objet reconnu comme un partenaire possible, et qui peut être un autre mâle, une femelle sexuellement immature ou mature, un *Dysdercus* mort, une femelle d'une autre espèce (nous avons trouvé dans la nature plusieurs couples hétérosécifiques : ♂ *voelkeri* x ♀ *melanoderes*, mais nous n'avons fait aucune tentative pour reproduire ce fait au laboratoire. GOLDING, 1928, et VRYDAGH, 1942, signalent le même phénomène), se précipite alors sur celui-ci et monte brusquement sur son dos ; si l'objet est un mâle, ce dernier ne semble pas troublé et s'immobilise, tandis que son agresseur, fermement accroché sur son dos, et parallèlement à lui, se laisse glisser latéralement pour tenter de s'accoupler. L'agresseur «réalise» assez rapidement son erreur et se retire.

Si l'objet découvert est une femelle, cette dernière répondra différemment aux avances du mâle selon son état physiologique. Une jeune femelle, vierge et à jeun,

refuse généralement l'accouplement par des oscillations latérales et répétées de l'abdomen, et de rapides mouvements et déplacements. Dans les cas d'élevage, ces tentatives sont souvent interrompues par la chute des deux partenaires depuis les parois verticales de la cage.

Une femelle ayant commencé à s'alimenter accepte l'accouplement lorsqu'elle atteint l'âge de 4 à 5 jours, dans les conditions de notre élevage (stade D ou E de développement ovarien). Le mâle, se maintenant fermement à l'aide de ses pattes, se glisse sur le côté et, par une torsion de l'abdomen, tente d'assurer le contact de ses organes sexuels avec ceux de la femelle, qui reste alors immobile ou se déplace lentement. La réussite n'est pas toujours assurée. Dès que le contact est établi, la femelle reprend ses déplacements et le mâle, plus ou moins déséquilibré, quitte sa position de cavalier et se retourne, entraîné par le poids plus grand de la femelle, dans une position opposée ; les deux partenaires sont alors placés dans l'axe l'un de l'autre, se « tournant le dos » dans une position classique chez les punaises, seulement retenus par leurs organes sexuels joints.

L'absence de nourriture semble être, pour les femelles, un obstacle majeur à l'accouplement chez *D. voelkeri*, *D. melanoderes* (VRYDAGH, 1941, 1942). EDWARDS (1970) obtient des accouplements entre mâles adultes et femelles vierges, à jeun, chez *D. intermedius*, mais DAVIS (1975) observe, chez *D. fulvoviger*, que de tels accouplements sont rapidement interrompus ; les femelles ne semblent accepter les mâles que si elles disposent simultanément de nourriture. Dans ces dernières conditions, les femelles de *D. voelkeri* présentent, comme nous l'avons montré, à la fois l'histolyse des muscles alaires et le développement des oocytes (la vitellogenèse est rapidement bloquée, comme nous l'avons vu, en l'absence d'alimentation). Les femelles qui ont pu s'accoupler de manière sporadique, tout en restant à jeun, semblent conserver - au moins une partie d'entre elles - la faculté de voler, mais les observations varient d'une espèce à l'autre (EDWARDS, 1970 ; DAVIS, 1975 ; DUVIARD, ci-dessus). D'une manière générale, ces faits concourent à assurer la réussite de la migration, c'est-à-dire l'établissement des adultes dans des habitats adéquats : la présence de nourriture, si elle est indispensable à la réussite des accouplements, est aussi nécessaire au développement de la progéniture à venir. Le comportement de refus des femelles vierges et à jeun vis-à-vis des mâles peut donc être considéré comme un processus adaptatif favorisant la survie de l'espèce.

Comme chez tous les Pyrrhocoridae, l'accouplement est très long, pouvant durer, chez *D. voelkeri*, de 24 h à une centaine d'heures (Fig. 19). Ces observations confirment celles de VRYDAGH (1941) et ces chiffres sont comparables à ceux observés chez *D. cingulatus* (SRIVASTAVA & BADAHUR, 1958 ; THOMAS, 1966). Or, PLUOT (1970) montre que, dans cette dernière espèce, l'éjaculation se produit entre 2 h 30 et 4 h après le début du coït, fournissant d'emblée une quantité de spermatozoïdes suffisante à fertiliser la femelle pour une longue période. La raison d'un si long coït ne paraît pas claire. Il semble que l'hypothèse d'un rôle favorable d'un si long accouplement sur la fécondité de la femelle ne puisse être retenue (ODHIAMBO, 1968 ; ODHIAMBO & ARORA, 1973) quoique l'accouplement soit connu pour stimuler le développement des œufs et l'oviposition chez de nombreuses espèces d'insectes.

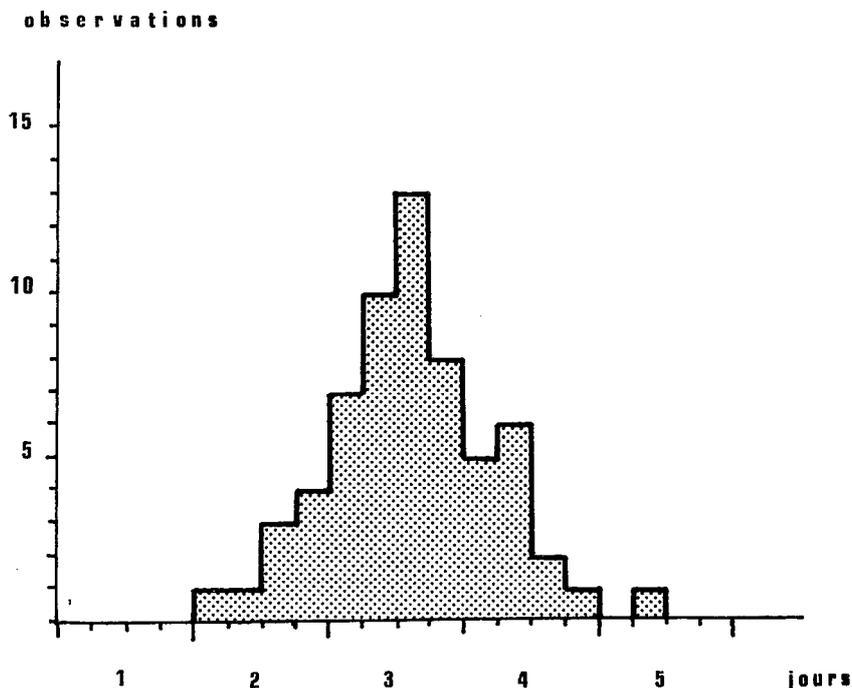


Fig. 19 – Durée de l'accouplement chez *D. voelkeri*, en élevage. L'intervalle de classe est de six heures.

DINGLE & ARORA (1973) émettaient l'hypothèse suivante : étant donné que les femelles de *Dysdercus* présentent une histolyse des muscles alaires et non les mâles (nous avons vu plus haut avec quelle réserve il fallait admettre cette conclusion) la copulation pourrait servir à maintenir les mâles près des femelles incapables de voler. DAVIS (1975) remarque que les données manquent totalement (et pour cause...) pour étayer cette hypothèse. Il semble donc que la question ne soit pas résolue. Cependant, nous avons vu plus haut que, s'il ne la déclenchait pas, l'accouplement accélérerait l'histolyse des muscles alaires, probablement par un relais neuro-endocrine (EDWARDS, 1970 ; DAVIS, 1975 ; nous-même ci-dessus), favorisant ainsi la fixation des insectes dans un habitat où la nourriture est présente, et l'établissement d'une nouvelle génération dans un biotope adéquat.

Comme chez *Oncopeltus* (LOHER et GORDON, 1968), la «solidité» de l'accouplement varie dans le temps. Chez *D. voelkeri*, en élevage, les couples formés depuis moins d'une heure ou deux se détachent facilement, particulièrement lorsqu'ils sont dérangés. Par la suite, l'accouplement semble extrêmement solide et on peut transporter un couple en ne tenant que l'un des partenaires. Nous n'avons jamais pu assister à la séparation d'un couple formé depuis longtemps. Chez *D. voelkeri*,

VRYDAGH (1941) observe que les couples se désunissent 12 h environ après la ponte, mais chez *D. cingulatus*, SRIVASTAVA & BADAHUR (1958) donnent des chiffres plus nuancés de 8 à 24 h, qui correspondent à ce que nous avons observé chez *D. voelkeri*.

La femelle qui a terminé de pondre peut être, à nouveau, et immédiatement chevauchée par un mâle. Les individus peuvent s'accoupler plusieurs fois au cours de la vie imaginale. Une femelle peut s'accoupler à 3, 4 ou 5 mâles successifs, quoiqu'un seul de ses accouplements soit suffisant pour produire des œufs viables pendant la vie entière (THOMAS, 1966 ; PLUOT, 1970). Un mâle peut s'accoupler plus souvent encore, jusqu'à plus de 10 femelles différentes, comme chez *D. koenigii* (CHATERJI, 1960) ou *D. cingulatus* (THOMAS, 1966). Mais le premier accouplement semble être toujours le plus long.

#### 1.4. La ponte

##### *Le comportement de ponte*

Sur le terrain, la ponte a lieu soit dans la terre, soit sous des débris végétaux, parfois aussi sous les amas de graines tombées au sol. Au laboratoire, en terrarium ou en cage d'élevage munie d'un fond de terre, la femelle choisit souvent un site qui présente une discontinuité dans le substrat : petite crevasse du sol, fente réalisée entre la terre et une masse de graines ou l'enveloppe d'un fruit. Dans les conditions de l'élevage, à Adiopodoumé, un sol humide est toujours préféré à un sol sec par la femelle qui, généralement, aménage elle-même la cavité où elle déposera ses œufs et peut même la creuser totalement elle-même. Nous avons pu observer à de nombreuses reprises le comportement de ponte, qui peut être décrit comme suit :

Le site est repéré après une longue période de recherche, qui peut durer plusieurs heures, interrompue d'arrêts plus ou moins prolongés. La femelle touche le sol de ses antennes à de nombreuses reprises, et déplace les grains de terre ou de sable avec les tarsi antérieurs. Lorsque le site est choisi définitivement, la femelle entreprend alors de creuser une cavité verticale d'environ un centimètre de profondeur, à l'aide de ses tarsi antérieurs, rejetant les matériaux sur les côtés. Le creusement est interrompu de fréquentes palpations des antennes. La réalisation de la cavité peut durer une heure, une heure et demie. Ensuite, la femelle se retourne et engage son abdomen dans la cavité, s'y laissant descendre de telle sorte que seul le thorax et la tête en dépassent, ainsi que les deux paires de pattes antérieures. La ponte commence alors, qui dure environ une heure et demie à deux heures, et quelquefois beaucoup plus longtemps ; SRIVASTAVA & BADAHUR (1958) observent des durées extrêmes de 7 h chez *D. cingulatus* ; si la femelle est dérangée pendant la ponte, celle-ci peut être interrompue, mais la femelle ne reprendra pas cette activité sur le même site. Si elle n'est pas interrompue, la femelle dépose alors la totalité de ses œufs. La ponte achevée, la femelle ressort de la cavité et la rebouche à l'aide des matériaux du creusement. Le rebouchage est fréquemment interrompu par des palpations des antennes dans la cavité, nos observations confirmant ainsi celles de HARGREAVES & TAYLOR (1938) citées par VRYDAGH (1942) chez *D. nigrofasciatus*.

## La fécondité des femelles

Ce point a fait l'objet de nombreux travaux portant essentiellement sur les espèces de l'ancien monde. En ce qui concerne plus particulièrement *D. voelkeri*, VRYDAGH (1941) estime que les femelles effectuent en moyenne 3,3 pontes et déposent un nombre moyen total de 292,7 œufs (variations de 45 à 135 œufs par ponte). D'après cet auteur, les femelles commencent à pondre 9 jours après la mue imaginale et continuent ensuite, tous les quatre jours, jusqu'à leur mort.

Sans reprendre complètement les travaux de cet auteur, nous avons nous-même observé, en élevage au laboratoire, la fécondité des femelles primipares (Fig. 20) ; sur 33 pontes observées, la fécondité moyenne est de 104 œufs, avec des pontes variant de 72 à 140 œufs. Ces chiffres sont légèrement supérieurs à ceux donnés par VRYDAGH (1941) pour les pontes de primipares (moyenne sur 10 femelles : 97,08 œufs, variant de 45 à 135). Par ailleurs, nous observons que les pontes, dans les conditions de notre élevage (femelles alimentées et mises en présence de mâles dès la mue imaginale) débutent nettement plus tôt que dans les élevages de VRYDAGH ; dès le 5<sup>e</sup> jour après la mue imaginale, on trouve des pontes de primipares, le maximum se situant les 7 et 8<sup>e</sup> jours (Fig. 21) ; la différence des conditions climatiques suffit à expliquer la relative précocité des femelles d'Adiopodoumé, élevées à une température moyenne de 28°C, contre 25°C pour les femelles étudiées par VRYDAGH.

Parmi les *Dysdercus*, *D. voelkeri* ne semble pas être une espèce particulièrement prolifique. HARGREAVES & TAYLOR (1958) observent, sur 8 couples de *D. nigrofasciatus*, une fécondité oscillant entre 491 et 835 œufs. Pour cette même espèce, VRYDAGH (1942) observe des fécondités allant de 386 œufs à 968 œufs avec une moyenne de 599,3 œufs. Ce même auteur observe, chez *D. melanoderes* une fécondité plus grande encore, avec des variations de 215 à 1365, et une moyenne de 646,5 œufs. Cependant, THOMAS (1966) observe chez *D. cingulatus* une fécondité allant de 63 à 464, avec une moyenne de 210,08 œufs.

Divers facteurs, dont le rôle n'est pas toujours parfaitement clair, peuvent modifier la fécondité des femelles. Chez *D. fasciatus*, CLARKE & SARDESAI (1959) ont montré le rôle important de la température sur la longévité des femelles et leurs possibilités reproductrices. Après la mue imaginale, les modifications pondérales observées chez les femelles traduisent largement l'état de développement des œufs : à 15°C, celui-ci est si lent que les œufs ne parviennent pas à maturité avant la mort de la femelle ; à 40°C, les ovaires ne se développent pas ; mais à 28°C, par exemple, la croissance est rapide et l'ovaire est mûr en quatre jours. Ceci est à rapprocher de nos observations sur l'état de développement des oocytes chez les femelles migrantes, d'autant plus avancé que la température moyenne est plus élevée. Le nombre des femelles pondeuses varie également avec la température : il est de 90% à 28°C, mais de 30% à 20°C. Le nombre des pontes par femelle dépend aussi de la température : 28°C est l'optimum pour cette espèce ; à cette température, la période de pré-copulation et le temps passé en accouplements sont minimum ; il y a alors plus de pontes, donc plus d'œufs totaux produits. Enfin, l'influence de la taille des femelles est certaine : les grands individus pondent davantage d'œufs que les petits. Les facteurs susceptibles d'influencer la taille des

observations

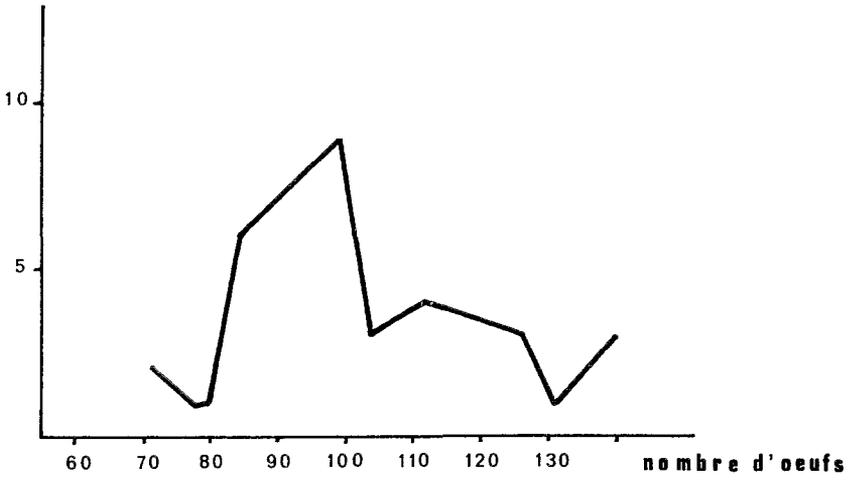


Fig. 20 – Fécondité des femelles primipares de *D. voelkeri* au laboratoire.

observations

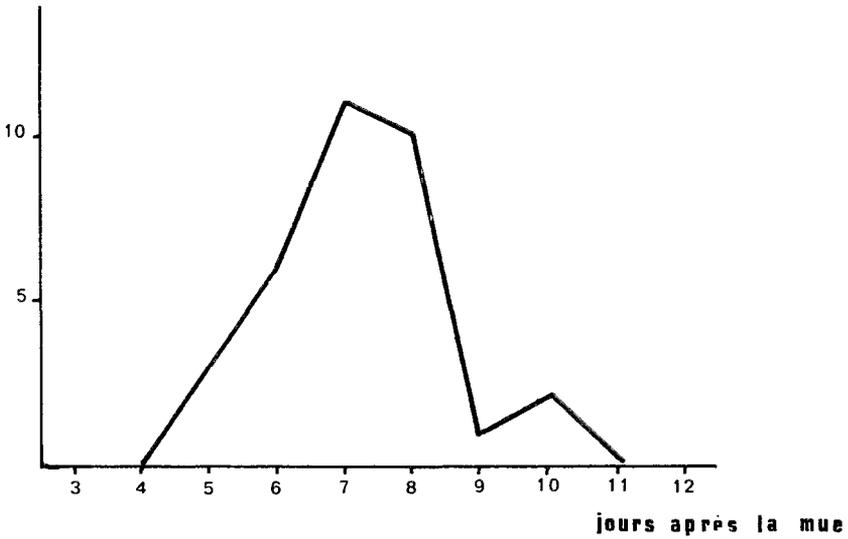


Fig. 21 – Age des femelles de *D. voelkeri* effectuant leur première ponte.

imagos (rationnement en eau, température), par leur action sur le développement post-embryonnaire, ont donc un rôle indirect sur la fécondité des femelles.

GEERING & COAKER (1960) ont mis en évidence le rôle de l'alimentation sur la fécondité des femelles de *D. voelkeri*. Cette espèce est capable, nous l'avons vu, d'exploiter un grand nombre de plantes-hôtes, n'appartenant pas toutes à l'ordre des Malvales, et d'effectuer leur cycle complet à leur dépens. Des recherches entreprises par ces auteurs, dont les conclusions manquent de précision, il ressort que les régimes autres qu'à base de graines de coton mûres sont moins adéquats pour la reproduction, si l'on considère la fécondité des femelles. Mais les graines de coton fraîchement récoltées assurent une meilleure fécondité que les graines stockées longtemps. Les femelles élevées sur sorgho sont plus petites et moins fécondes que celles élevées sur graines de coton. Si des adultes sont élevés sur capsules de cotonnier, la fécondité des femelles augmente avec l'âge des capsules.

### *Viabilité des œufs*

Les facteurs modifiant à proprement parler la fertilité des femelles semblent être uniquement d'ordre alimentaire. Les travaux de GEERING & COAKER (1960) laissent supposer que le pourcentage d'œufs viables dépend partiellement de l'alimentation maternelle.

Cependant, la viabilité des œufs dépend très étroitement de l'hygrométrie comme l'a montré VRYDAGH (1941) chez *D. voelkeri*. Les œufs sont extrêmement sensibles à une diminution de l'hygrométrie. A 30°C, par exemple, 100 % des œufs éclosent à 95 % d'humidité relative, mais 59 % seulement pour une hygrométrie de 72 %. PEARSON (1958) présente des exemples comparables pour d'autres espèces.

La température joue également un rôle important, par son influence sur la durée d'incubation, et son action létale sur les œufs au-dessus et au-dessous de certains seuils. Chez *D. voelkeri*, VRYDAGH (1941) montre que la durée d'incubation passe de 6 jours, à 25°C, à 4 jours, à 30°C, et calcule que celle-ci ne se fait plus au-dessous de 13,4°C. De même, BATHIA & KAUL (1966) montrent, chez *D. koenigii*, qu'en dessous de 15°C et au-dessus de 32°C il n'y a pas de développement des œufs, et que la durée d'incubation passe de 11,19 jours à 20°C à 5,55 jours à 30°C.

La teneur en eau du sol semble un facteur important. Des expériences réalisées au laboratoire d'Adiopodoumé mettent bien ce facteur en évidence. 30 femelles gravides ont été réparties en trois lots de 10. Chaque femelle était placée dans une cage particulière, constituée d'un pot de fleurs rempli de sable pur, coiffé d'un cylindre en altuglass fermé à son sommet par un grillage moustiquaire. Dans 10 pots, le sable avait été séché en étuve à 105°C pendant une nuit ; dans un second lot de 10 pots, le sable avait été humidifié par bassinage, mais avait ressuyé lorsque les femelles y étaient déposées ; dans le dernier lot, les 10 pots étaient maintenus dans de hauts cristallisoirs remplis d'eau qui entretenaient une saturation complète du sable. En raison du climat local, l'hygrométrie, à l'intérieur des cylindres, dépassait toujours 85 %.

Les résultats de cette expérience (Fig. 22) montrent que si, sur sable humide mais ressuyé, les œufs sont normalement viables, leur mortalité est très élevée dans les deux autres cas. Il est certain que, dans la nature, des conditions d'extrême sécheresse (saison sèche avec Harmattan) ou d'engorgement des sols par l'eau (saison des pluies) auront une grave répercussion sur les potentialités reproductrices de l'espèce.

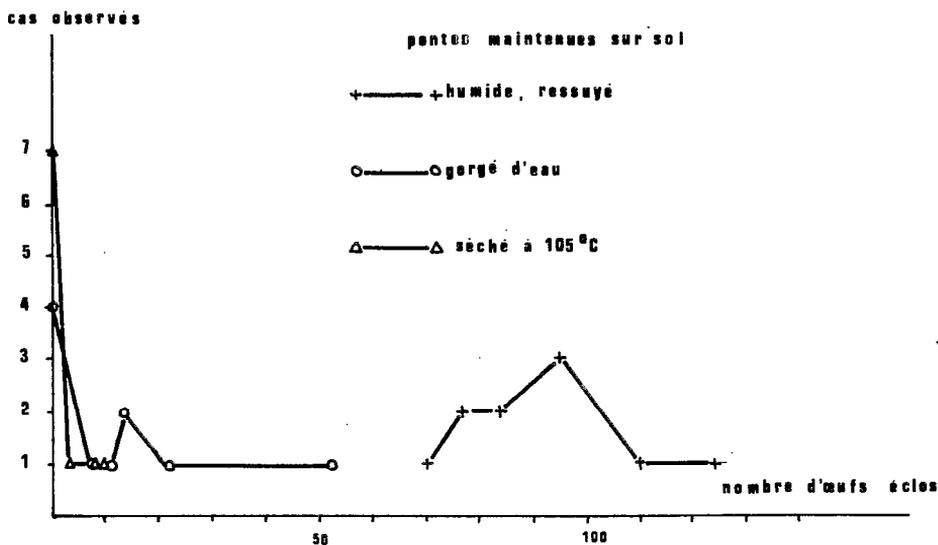


Fig. 22 - Viabilité des œufs de *D. voelkeri* dans diverses conditions d'humidité du sol.

## 2. LE DÉVELOPPEMENT DE LA NOUVELLE GÉNÉRATION

### 2.1. Le comportement grégaire

#### *Alternance d'activité et d'immobilité*

Chez *D. voelkeri*, après l'éclosion des œufs, les jeunes larves de stade 1 restent groupées dans la cavité de ponte. Leur coloration, orangée à l'éclosion, peut rapidement virer au rouge vif, mais dans certains cas, comme nous l'avons observé en élevage, se maintenir au delà de la première et même de la seconde mue. Le rostre, court, ne dépasse pas les hanches postérieures. Ces jeunes larves, fragiles à la dessiccation, ne se nourrissent pas, mais selon VRYDAGH (1941) consommeraient un peu d'eau. PIERRARD (1971) observe qu'elles peuvent se nourrir occasionnellement des œufs non éclos de leur couvée.

La première mue a lieu dans le sol ; les larves de second stade prennent rapidement une teinte rouge vif, tête et appendices devenant noirâtres. Les larves quittent le lieu de ponte et se séparent ; elles commencent à se nourrir et, en conséquence, l'abdomen se distend progressivement. Le rostre, qui peu après la mue atteignait

l'extrémité de l'abdomen, n'atteindra plus, en fin de stade, que le bord postérieur du 2<sup>e</sup> segment abdominal.

Dès la deuxième mue, les ébauches alaires deviennent visibles ; l'insecte présente toujours sa coloration rouge vif, mais les franges blanches des sternites apparaissent et s'accroissent au cours des stades larvaires ultérieurs.

Avant chaque mue, les larves présentent une phase de repos bien caractérisée, débutant lorsque les insectes se sont nourris à satiété. Ils se groupent alors et restent immobiles.

Outre les agrégations de prise de nourriture dont nous avons parlé plus haut, il existe en effet des « agrégations immobiles » observées sur le terrain chez plusieurs espèces ; MYERS (1928) signale le fait chez les larves de 5<sup>e</sup> stade de *D. andreae*, BALLARD et EVANS (1928) chez *D. sidae*, en Australie. Nous avons observé le même phénomène.

Aux heures chaudes de la journée, les larves L2 à L5 de *D. voelkeri* qui se nourrissent sur les graines de *S. setigera* tombées au sol, dans les savanes du Foro-Foro, quittent leur site de prise de nourriture lorsque la température de la surface du sol dépasse 35° C (Fig. 18) ; au même moment, la température de l'air, mesurée sous abri à 50 cm au-dessus du sol, est de 32° C, mais ne dépasse pas

Tableau XII

		18 h 30	21 h 30	0 h 30	3 h 30	6 h 30	9 h 30	12 h 30	15 h 30
		21 h 30	0 h 30	3 h 30	6 h 30	9 h 30	12 h 30	15 h 30	18 h 30
30.1.72 au 31.1.72	L2		3	3	2				
	L3								
	L4	8	7	9	2	6	8	9	2
	L5	5	10	7	7	10	5	18	14
	A				1	4	3		1
-----									
6.2.72 au 7.2.72	L2		4	1	3	2			
	L3	1	2		7	3			
	L4	6	4	5	4	1	4	7	3
	L5	16	6	11	11	9	11	19	11
	A					1		1	
-----									
13.2.72 au 14.2.72	L2	1	2		1				
	L3	1				1	4	3	5
	L4	1			2			2	3
	L5	5	6	5	6	7	2	2	4
	A			1			-1		1

Captures, par les pièges à graines, de *D. voelkeri* au cours de trois périodes de 24 h, au Foro-Foro. Les pièges étaient relevés toutes les trois heures.

35° C lorsque la température de la surface du sol atteint 42° C (voir aussi Fig. 7 et 8). Les larves se réfugient alors sur les touffes d'herbe qui ont repoussé après le passage des feux de brousse et sur les chaumes desséchés partiellement épargnés par le feu ; au delà de 20 cm au-dessus du sol, la température de l'air est très nettement inférieure à celle de la surface du sol, pendant les heures caniculaires du milieu du jour (voir Fig. 8). Les larves forment alors de petits agrégats immobiles et ne reprennent leur activité que lorsque la température de la surface du sol redescend en dessous de 35° C ; la température de l'air, mesurée comme ci-dessus, est alors de 28° C.

Des observations complémentaires ont été réalisées, non plus par comptage direct des larves en place sur les graines, mais par piégeage dans le même milieu. Au cours de trois périodes de 24 h, 3 pièges à graines, placés dans la savane du Foro-Foro, aux pieds de *Sterculia setigera*, ont été relevés à intervalles réguliers de 3 h. Les observations, débutant à 18 h 30 s'achèvent le lendemain à la même heure. Les résultats sont présentés dans le Tableau XII.

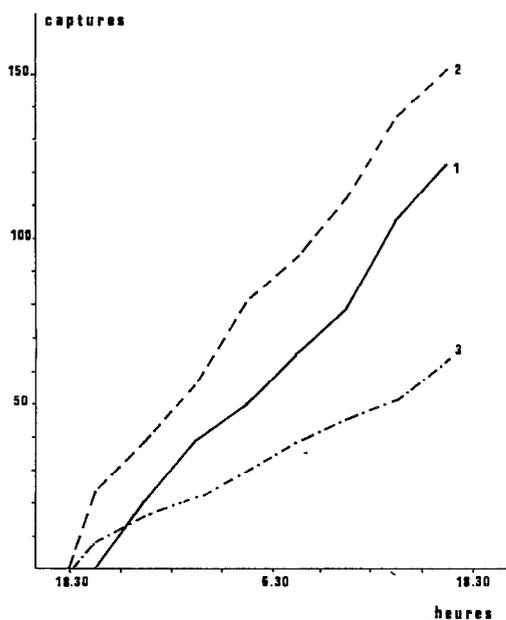


Fig. 23 - Courbes de captures cumulées de *D. voelkeri*, dans des pièges à graines relevés toutes les 3 h, au cours de trois périodes de 24 h, au Foro-Foro : 1. du 30 au 31.1.1972 ; 2. du 6 au 7.2.1972 ; 3. du 13 au 14.2.1972.

Mais les autres stades larvaires sont capturés en nombre équivalents tout au long du nyctémère, comme le montrent bien les courbes de captures cumulées (Fig. 23).

Il existe une apparente contradiction entre ces résultats de piégeage et ceux des observations directes réalisées ci-dessus. La seule explication plausible repose sur

Au cours de la période étudiée, située en pleine saison sèche, la température et l'hygrométrie de l'air, mesurées sous abri à 50 cm au-dessus du sol, dans le site de piégeage, ont varié respectivement de 19° C et 95 % à 06.30 h, à 41° C et 18 à 35 % à 15.00 h. La température de la surface du sol, enregistrée au pied d'un *S. setigera*, oscillait entre 23° C à 06.30 h et 54° C à 15.00 h.

Dans ces conditions extrêmement contrastées, seules les larves de second stade ne sont pas représentées dans toutes les périodes de captures ; leur présence n'est observée dans les pièges qu'entre 18.30 h et 09.30 h, soit aux heures relativement fraîches et plus humides de la fin du jour, de la nuit et du petit matin (les dépôts de rosée sont abondants au cours de la période considérée : saison sèche océanique, sans Harmattan).

le fait que les conditions climatiques qui règnent dans les pièges à graines doivent être plus tempérées que celles qui existent sur le sol nu. Le piège joue sans doute, outre son rôle alimentaire, un rôle de refuge, comparable à celui des touffes d'herbes ; les larves s'y regroupent dans des conditions climatiques relativement tamponnées. Mais le renouvellement régulier des larves, récoltées toutes les trois heures, tout au long des trois nyctémères étudiés, suppose l'existence de déplacements constants des insectes au sein de la population, ce qui est en opposition avec les résultats des observations directes et en apparence contradiction avec ce que l'on sait du rôle de la température et de l'hygrométrie sur le comportement d'agrégation des *Dysdercus* (YOUDEOWEI, 1968). Certes, dans la nature, la densité des peuplements de *Dysdercus* n'est pas toujours aussi élevée que celle qui peut être réalisée au Laboratoire, comme c'était le cas des insectes étudiés par cet auteur, qui montre que le comportement d'agrégation dépend, pour une bonne part, de la densité des insectes. L'augmentation de l'activité et parallèlement la diminution de la tendance à l'agrégation qui accompagnent l'élévation de température, clairement mis en évidence par YOUDEOWEI (1968) ne ressort pas clairement de nos propres observations qui ont été réalisées dans des conditions moins artificielles que celles où a travaillé cet auteur.

Il est regrettable que, faute de moyens, ces recherches de terrain n'aient pu être poursuivies.

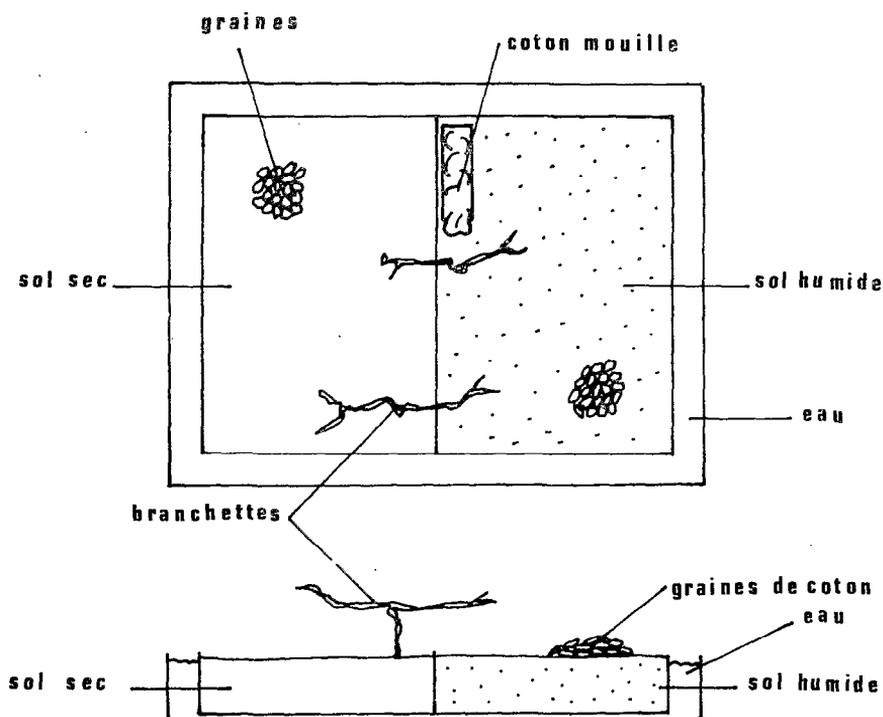


Fig. 24 – Disposition du terrarium double utilisé pour l'observation photographique d'une population de *D. voelkeri* au laboratoire.

Nous avons cherché à savoir si, dans des conditions climatiques variant peu, un rythme d'activité quelconque pouvait être mis en évidence. Pour cette expérience particulière, un matériel spécial a été utilisé. Les insectes sont élevés dans un terrarium (Fig. 24) constitué d'un bac de tôle rectangulaire, divisé en deux par une cloison étanche, rempli de terre à ras-bord ; dans l'une des moitiés, le sol est maintenu humide en permanence, dans l'autre il reste sec. Des graines de coton régulièrement renouvelées dans chaque demi-bac et une source d'eau (coton mouillé placé dans un pilulier à la limite commune des deux demi-bacs), assurent l'alimentation, tandis que des branchettes piquées dans le sol servent de refuge et de support pour les mues. L'ensemble est placé dans un bac plus grand, et l'espace libre, rempli d'eau, forme un barrage efficace contre les fuites d'insectes non aptes à voler. Plusieurs couples de *D. voelkeri*, placés sur le terrarium, sont retirés lorsqu'une première ponte est observée. Dès l'apparition des larves de 2<sup>e</sup> stade, un appareil photographique prend une vue en couleur de l'ensemble du terrarium, toutes les heures. Les prises de vue s'effectuent automatiquement, l'appareil étant armé et déclenché, en même temps que le flash électronique, à l'aide d'un mouvement d'entraînement mécanique monté sur minuterie, dont la réalisation est due à M. CHEFSON, O.R.S.T.O.M., que nous sommes heureux de remercier ici. Parallèlement, la température du sol dans deux autres terrariums témoins, la température et l'hygrométrie de l'air ambiant sont enregistrées. L'expérience a été réalisée dans les conditions climatiques très tamponnées d'une salle fermée mais aérée de l'insectarium du Laboratoire d'Adiopodoumé (24 à 30° C, 70 à 95 % H.R.). Des images photographiques ont pu être prises pendant toute la durée du développement larvaire de *D. voelkeri*. Cette expérience n'a malheureusement pu être renouvelée.

Ces observations révèlent que, placées dans les conditions de l'expérience, les larves présentent trois types d'occupation :

- prise de nourriture ; les larves se regroupent sur les graines de coton offertes et s'y alimentent en agrégats (voir ci-dessus) ;
- «repos» ; les larves se regroupent sur les branchettes piquées dans le sol du terrarium et s'y maintiennent en contacts corporels étroits avec leurs congénères ; une certaine mobilité est cependant observée à l'intérieur des agrégats, dont l'ordre se modifie sensiblement d'heure en heure ;
- déplacements ; les larves se déplacent isolément sur le terrarium.

L'importance relative de ces trois types d'occupations varie considérablement dans le temps (Fig. 25) :

• *les agrégations de prise de nourriture*

Si, au cours des 26 jours d'observation, les photographies montrent qu'il y a toujours des larves occupées à s'alimenter, la prise de nourriture semble bien obéir cependant à un rythme très marqué. Au cours de chaque stade larvaire, il existe une seule période pendant laquelle plus de 40 % des larves s'alimentent simultanément : deuxième moitié de l'intermue chez L2 et L3, milieu de l'intermue chez les L4 et L5. A la suite de cette phase de prise de nourriture en commun, peu de larves sont observées sur les graines (moins de 20 % de la population) mais c'est seulement à la fin du 5<sup>e</sup> stade larvaire que l'on peut observer des périodes où aucun insecte ne se nourrit.

PERIODES DE MUES

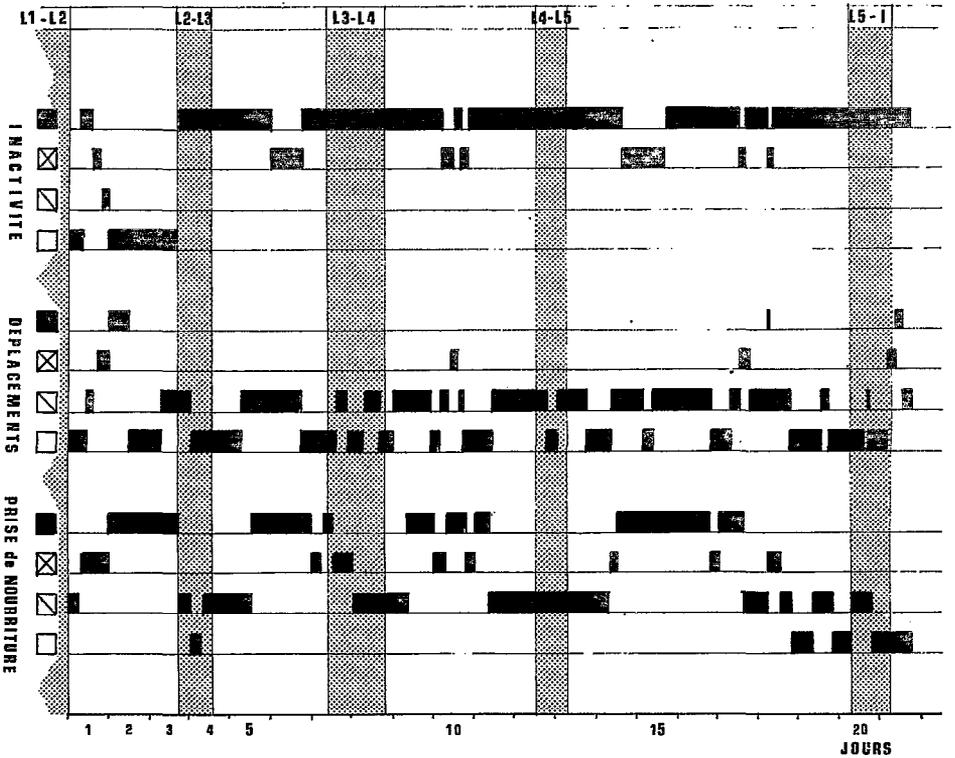


Fig. 25 —Évolution dans le temps des types d'occupation mis en évidence par prises de vues photographiques, chez *D. voelkeri* : inactivité (en haut), déplacement au sol (au milieu), prise de nourriture en bas. Dans chaque cas, les effectifs sont regroupés en 4 catégories :

- : > 40 %
  - ▣ : 20 à 40 %
  - ▤ : < 20 %
  - : 0
- des effectifs totaux

Les périodes de mues sont indiquées (colonnes pointillées)

• *les agrégations de repos*

Les agrégations de repos concernent au moins 20% des larves et souvent plus de 40% des individus sont observés dans cette situation ; au cours du second stade larvaire, les larves n'ont cependant présenté aucune période de repos pendant 39 heures consécutives. Ces agrégations immobiles revêtent donc une importance considérable au cours de la vie larvaire.

• *les déplacements*

Ils sont le plus souvent de brève durée et ne concernent, à un moment donné, qu'une faible fraction de la population observée (moins de 20%). Deux cas de déplacements massifs de la population ont été mis en évidence : 1. au moment de

la phase de dispersion des L2, de 20 à plus de 40 % des larves sont alors observées en déplacement pendant 14 heures consécutives ; 2. immédiatement après la mue imaginale, une intense activité de marche est observée pendant plus de 4 heures, mobilisant plus de 20, puis plus de 40 % de la population.

Les larves vivent donc presque perpétuellement en agrégation, partageant leur temps entre repos et prise de nourriture. Les insectes cessent de s'alimenter pendant les heures qui précèdent et qui suivent chaque mue. Mais, à l'exception de la seconde mue (L2-L3), synchrone pour l'ensemble de la population (aucune prise de nourriture n'est observée pendant 9 heures consécutives), le phénomène ne touche qu'une fraction de la population, à un moment donné, au cours des mues suivantes. Cependant, la presque totalité de la population cesse de s'alimenter simultanément plus de trois jours avant la mue imaginale ; moins de 20 % des individus sont encore, mais sporadiquement, observés sur les graines pendant cette période ; l'ensemble des larves se trouve agrégé en amas dense, dont l'ordre se modifie d'heure en heure, pendant les trois derniers jours de la vie larvaire.

Au cours des 26 jours d'observation, les conditions climatiques régnant dans la salle d'expérience sont très tamponnées, et il ne nous a pas été possible de mettre en évidence une relation quelconque entre les types d'activités observées, les changements d'activités, et les faibles modifications des conditions physiques de la vie.

Si, dans la nature, les facteurs microclimatiques semblent, comme nous l'avons vu, pouvoir moduler considérablement les activités larvaires, il n'en demeure pas moins probable qu'il existe un rythme fondamental interne, régissant la vie des larves, particulièrement évident en ce qui concerne l'alimentation ; si notre expérience a permis d'en déceler l'existence, il n'en est que plus regrettable que nous n'ayons pu poursuivre des investigations dans ce sens.

### *Grégarisme et alimentation*

SAXENA (1963) a étudié en détail le mécanisme de la prise de nourriture chez *D. koenigii*. Cet auteur montre que, lorsque l'insecte s'alimente sur un substrat solide, comme des graines de coton ou de gombo, leurs cotylédons, les feuilles de ces plantes, dont les surfaces ne peuvent être absorbées par l'insecte, celui-ci maintient son labium à l'extérieur, et seuls les stylets pénètrent l'aliment. Si la surface non consommable de l'aliment est dure et non poreuse, comme l'enveloppe des graines ou la cuticule couvrant une feuille, l'insecte dépose un «étui salivaire» acide qui assure une plus grande rigidité au labium durant l'insertion des stylets. Un tel étui n'est jamais formé à l'intérieur des tissus de la graine ou de la feuille, ni même à l'extérieur d'aliments ayant une surface tendre, poreuse ou consommable. A l'intérieur d'un substrat solide, les stylets se meuvent selon des trajets divers, mais toujours proches les uns des autres, et souvent entrecroisés. Au cours de ces mouvements, des gouttelettes de «salive liquide», alcaline, sont émises et réabsorbées immédiatement selon une rapide succession, à l'extrémité des stylets. Les liquides contenus dans un substrat tel qu'une feuille, ou une graine à son stade «laiteux», sont aspirés de cette façon. Les constituants solides d'un substrat sont ingérés après leur liquéfaction, par dissolution des particules solubles et mise en suspension des particules fines et insolubles, dans la salive liquide émise. La digestion externe des constituants de l'alimentation solide n'est pas nécessaire pour leur ingestion.

L'insecte absorbe un liquide en y enfonçant l'extrémité de son rostre ; les stylets ne dépassent alors que faiblement du labium. L'ingestion d'un liquide est 8-12 fois plus rapide que celle des constituants d'un aliment riche en eau, elle-même quatre fois plus rapide que l'ingestion d'aliments solides pauvres en eau.

ABDEL RAHMAN (1975) a récemment montré que l'isolement de larves et de jeunes adultes des deux sexes de *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?) se traduit par une ingestion de nourriture significativement plus faible que celle observée chez des punaises maintenues en groupes de deux ou plus. La réponse à l'isolement est immédiate et se traduit chez les larves isolées par un allongement de la durée de développement.

Dans la nature, l'isolement absolu est rarement réalisé. Par contre, d'un site à l'autre, ou pour un même site, d'une année à l'autre, la quantité de nourriture disponible peut varier considérablement. Nous avons cherché à voir l'effet d'une telle variation sur le développement de l'insecte.

Des larves de 2<sup>e</sup> stade, fraîchement écloses et effectuant leur première dispersion, étaient prélevées avec soin dans l'élevage et placées par groupes de 10 ou 20 dans de petites cages cylindriques. Une certaine quantité de graines leur était fournie, ainsi que de l'eau en abondance, selon les modalités du Tableau XIII.

Tableau XIII

GRAINES	Nombre de graines dans les cages n°							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>D. voelkeri</i>								
	Coton	1	5	10	15	20	25	30
10 larves par cage	<i>C. pentandra</i>	1	5	10	15	20	25	30
	<i>B. buonopozense</i>	1	5	10	15	20	25	30
	<i>S. tragacantha</i>	1	2	3	4	5	10	15
20 larves par cage	<i>A. digitata</i>	1	2	3	4	5	10	—
graines renouvelées tous les 3 jours, en excès								
<i>D. supersticiosus</i>								
10 larves par cage	<i>C. pentandra</i>	1	5	10	15	20	25	30

Les résultats de cette expérience sont présentés dans les Tableaux XIV à XVI. L'influence de la quantité de nourriture disponible peut se mesurer selon deux critères :

- la réussite du développement peut être exprimée par le pourcentage de larves ayant atteint le stade suivant ; la figure 26 montre que la réussite augmente avec la quantité de graines fournies jusqu'à un optimum qui est atteint pour un nombre de graines différent selon les espèces végétales : 25 graines de coton, 25 à 30 graines de *Sterculia*, mais nécessite parfois le renouvellement constant

Tableau XIV

*D. voelkeri*

Nombre de graines

	Cages n°								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
	1	5	10	15	20	25	30	R	
COTON	L2	10 8,4	10 9,6	10 4,2	10 5,0	10 4,7	10 4,8	10 6,2	10 6,1
	L3	4 5,5	3 7,3	6 5,3	8 6,6	8 4,5	10 3,8	8 6,6	7 4,7
	L4	3 2	3 13,6	4 6,3	6 6,5	7 3,7	8 3,2	6 5,6	4 4,0
	L5	0	2 19	4 9,3	6 15,3	6 11,8	8 5,3	6 5,6	4 7,2
	I	0	0	1 2	0	1 2	7 17,1	0	0

CEIBA PENTANDRA

L2	10 5,8	10 3,0	10 5,6	10 3,2	10 3,2	10 6,0	10 6,0	10 6,0
L3	10 6,7	10 4,0	10 4,0	10 5,8	10 6,0	10 3,0	10 3,7	10 3,1
L4	3 5,0	10 11,5	10 9,7	8 5,2	9 2,3	10 7,2	9 6,7	10 3,7
L5	0	1 8	2 9,5	5 14,0	9 12,2	8 10,0	6 7,3	10 8,5
I	0	0	0	0	4 6,7	0	1 11,0	7 8,4

BOMBAX BUONOPOZENSE

L2	10 7,0	10 7,4	10 7,0	10 7,6	10 5,0	10 5,0	10 3,2	10 3,6
L3	0	10 3,1	0	10 3,4	10 2,1	10 2,6	10 3,8	10 3,0
L4	0	8 7,0	0	9 8,7	10 4,4	10 4,2	10 4,1	3 4,6
L5	0	3 8,6	0	4 12,7	10 15,5	9 11,2	9 10,5	1 4,0
I	0	0	0	0	0	5 9,6	6 9,0	0

Développement de *Dysdercus* en fonction de la quantité de graines de diverses plantes-hôtes.

Pour chaque stade larvaire, deux chiffres ont été portés dans chaque case : la réussite, exprimée par le nombre d'individus ayant atteint le stade considéré (en haut, à gauche) et la durée moyenne de vie (en bas, à gauche) calculée sur l'ensemble des individus du stade considéré.

Tableau XV

<i>D. voelkeri</i>		Cages n°							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre de graines		1	2	3	4	5	10	15	R
STERCULIA TRAGACANTHA	L2	10 12,9	10 7,8	10 7,2	10 7,0	10 11,5	10 3,4	10 3,9	10 12,9
	L3	0	6 7,1	3 5,6	10 3,2	0	10 5,0	8 4,0	0
	L4	0	0	1 4	8 6,3	0	10 5,7	7 4,4	0
	L5	0	0	1 7	8 8,8	0	9 6,5	0	0
	I	0	0	1 12	7 14,4	0	7 11,4	0	0

ADANSONIA DIGITATA	L2	20 7,0	20 4,1	20 3,2	20 2,4	20 3,4	20 2,1		
	L3	9 5,0	9	0	0	0	0		
	L4	0	0	0	0	0	0		
	L5	0	0	0	0	0	0		
	I	0	0	0	0	0	0		

Tableau XVI

<i>D. supersticiosus</i>		Cages n°							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre de graines		1	5	10	15	20	25	30	R
L2	10 4,3	10 4,3	10 4,2	10 4,8	10 3,7	10 3,0	10 4,0	10 3,7	
L3	9 9,6	10 4,6	10 4,3	9 3,2	8 3,4	6 3,8	10 4,0	9 4,0	
L4	3 4,0	8 14,1	10 8,5	9 10,1	8 6,8	6 4,0	10 4,0	9 4,0	
L5	0	6 10,6	2 6,5	6 2,6	6 11,6	6 8,5	10 10,1	9 9,3	
I	0	0	0	0	0	3 11,0	7 10,7	8 6,6	

Développement de *Dysdercus* en fonction de la quantité de graines de diverses plantes-hôtes.

Pour chaque stade larvaire, deux chiffres ont été portés dans chaque case : la réussite exprimée par le nombre d'individus ayant atteint le stade considéré (en haut, à gauche) et la durée moyenne de vie (en bas, à droite) calculée sur l'ensemble des individus du stade considéré.

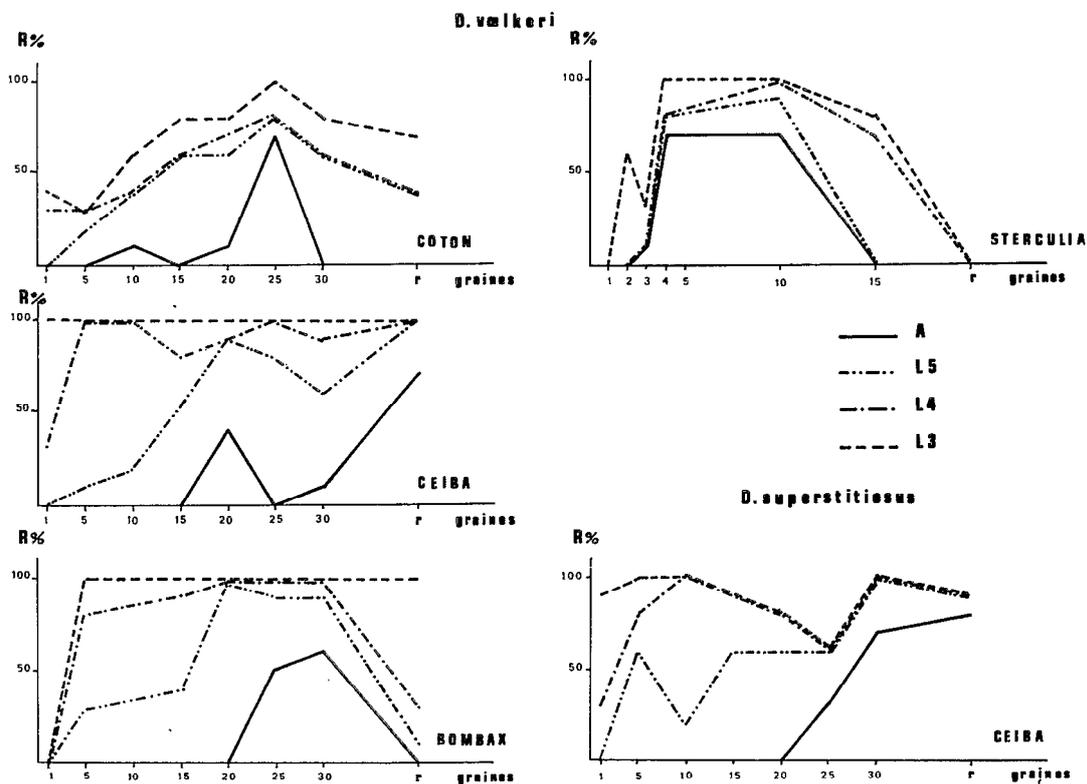


Fig. 26 — Réussite (R, exprimée en % des effectifs de départ) des élevages de *Dysdercus* sur différentes plantes-hôtes, en fonction du nombre de graines fournies.

des graines, comme dans le cas de *Ceiba*, qu'il s'agisse de l'élevage de *D. voelkeri* ou de *D. supersticiosus*. En dehors de ce dernier cas, le renouvellement régulier des graines, ou la présence de graines en nombre élevé obèrent considérablement la réussite de l'élevage (cas des graines de coton, *Bombax*, *Sterculia*). Il y a donc nombre d'aléas, et l'interprétation de ces résultats n'est pas aisée. Si l'alimentation est en excès, les larves, au lieu de se concentrer sur un petit nombre de graines qu'elles exploitent en groupe, se dispersent et forment plusieurs petits agrégats. Le développement est alors ralenti et peut même ne pas se terminer. Faut-il incriminer l'isolement, relatif, des larves dispersées sur une nourriture trop abondante, dont ABDEL RAHMAN (1975) a montré l'effet dépressif sur la croissance ? N'y aurait-il pas, grâce au groupement des larves sur une même graine, une plus facile mise en suspension de la substance alimentaire par l'effet mécanique de nombreux rostrés allant et venant dans la graine, la fractionnant plus aisément et la rendant plus rapidement absorbable par les insectes ? Il est certain qu'une certaine dispersion des graines sur le terrain favorise leur consommation par des punaises regroupées, alors qu'une trop forte densité entraîne l'exploitation simultanée et incomplète de nombreuses graines (cas des capsules

de Fromager) dans un tohu-bohu d'insectes qui n'est sans doute pas profitable à une bonne alimentation. DINGLE (1966) constate par ailleurs que, dans un élevage surpeuplé de *Dysdercus*, la mortalité est plus élevée que dans un élevage où la densité est plus faible, mais ne donne aucune explication du phénomène. Dans un élevage à forte densité, il est vraisemblable que les insectes qui se déplacent fréquemment se gênent considérablement les uns les autres.

- la durée des stades larvaires (Fig. 27) ; hormis le cas des insectes élevés sur graines de Baobab, trop dures pour le rostre des jeunes larves\* qui meurent rapidement, plus la quantité de graines fournies aux larves est faible, plus la durée moyenne de vie au cours de chaque stade s'allonge, et la mort prématurée peut interrompre le développement de l'insecte. En général, le stade L2, et assez fréquemment les stades L3 et L4, achèvent leur développement dans ces conditions de sous-alimentation, alors que le stade L5 ne se métamorphose en adulte que si la nourriture est largement suffisante. Cependant, à partir d'un certain nombre de graines, la durée totale de développement atteint une durée minimum qui demeure approximativement constante, quelle que soit la quantité supplémentaire d'aliments disponible.

L'ensemble de ces résultats ne permet pas de tirer des conclusions bien précises, et nos travaux trop brefs sur ce point manquent, comme ceux de GEERING & COAKER (1960), de netteté.

### *Grégarisme, isolement et migration*

Les faits actuellement connus suggèrent que l'effet du groupement sur la durée de la période de préoviposition, chez *D. cardinalis* (ODHIAMBO ET ARORA, 1973), et sur la vitesse de développement larvaire chez *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?) (ABDEL RAHMAN, 1975) dépend des contacts physiques entre les individus. YOUDEOWEI (1967) montre d'ailleurs que chez les femelles vierges de *D. intermedius*, la vitesse de développement ovarien est directement fonction de la densité des insectes.

Chez *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri* ?), et plus particulièrement chez les femelles, l'isolement des insectes dès le troisième stade larvaire affecte clairement la potentialité de vol chez les adultes. La persistance de l'activité de vol 7 jours après la mue imaginale chez les femelles isolées, nourries mais vierges, contraste avec l'arrêt des vols après le 5<sup>e</sup> jour chez des femelles semblables, mais élevées par paire ou par petit groupe. De même, chez des femelles non isolées, la première ponte est observée au bout de 6 jours, la plupart des femelles pondent 7 à 8 jours après la dernière mue, alors que chez les femelles isolées, la première

---

\* Dans la zone écologique des Baobabs, les *Dysdercus* ne sont présents qu'en saison des pluies. A cette époque de l'année, les termites attaquent les enveloppes des fruits de Babobab tombés au sol, et les pluies diluent la «farine» rose qui enveloppe les graines et ramollissent le tégument de ces dernières qui ne tardent pas à germer. C'est alors que les jeunes punaises peuvent s'y alimenter.

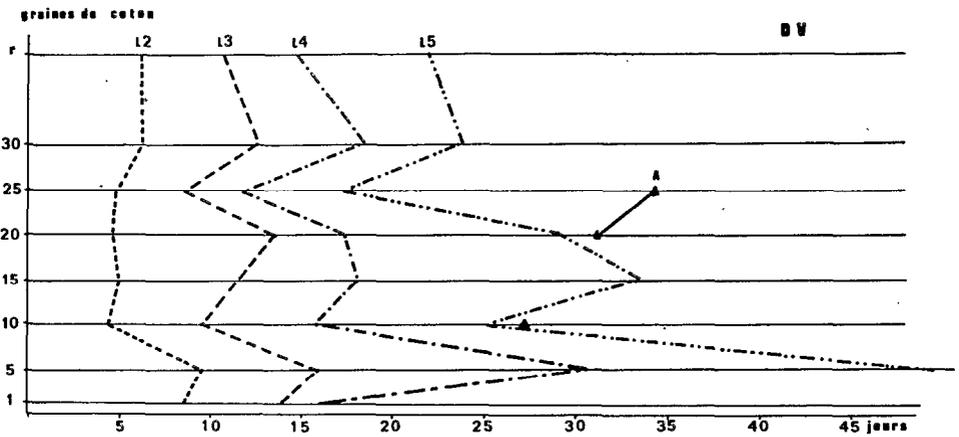
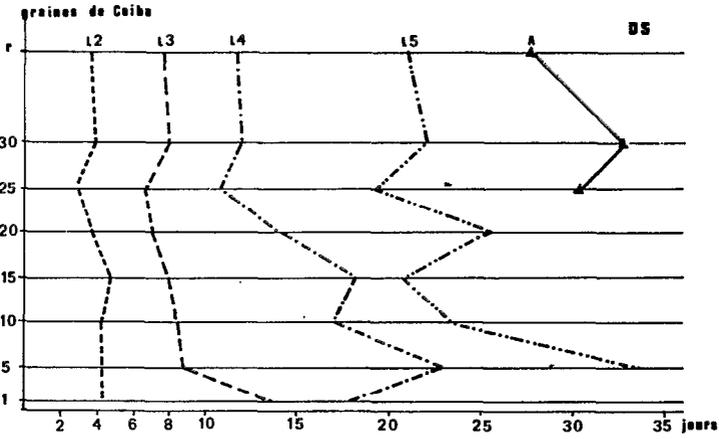
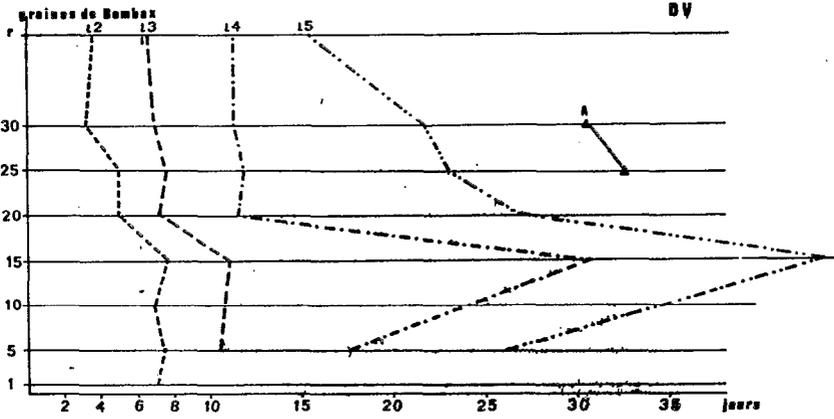


Fig. 27 - Durée moyenne des stades larvaires en fonction du nombre de graines fournies.

ponte étant observée au bout de 7 jours, la plupart des femelles pondent 8 et 9 jours après la dernière mue (GATEHOUSE & HALL, 1976). Des observations similaires sont rapportées pour des femelles élevées isolément ou en très petits groupes et celles élevées à plus fortes densités chez *D. intermedius* (YOUDEOWEI, 1967), entre des femelles disposant de mâles, élevées soit par couple, soit en cultures populeuses chez *D. fasciatus*, *D. nigrofasciatus*, *D. cardinalis* (ODHIAMBO & ARORA, 1973).

Parallèlement à cette influence du grégarisme sur la physiologie de l'insecte, les agrégats de repos, réalisés au moment des mues, assurent, en plaçant un grand nombre d'insectes dans des conditions microclimatiques identiques, une homogénéisation de la durée des stades larvaires. Les sites d'agrégation de repos sont assez limités dans les habitats colonisés par *D. voelkeri*. Chez les jeunes stades, les agrégats de repos se forment soit dans les crevasses du sol, plutôt rares, ou dans les enveloppes ouvertes et vides des gros fruits de *Sterculia setigera*, soit, le plus souvent, au sommet des touffes de Graminées en repousse après le passage des feux, en zone de savane. Les jeunes larves, en forêt dense, et les larves de derniers stades, tant en savane qu'en forêt, choisissent généralement la partie basse des troncs d'arbres, se groupant dans les crevasses du tronc lorsqu'elles existent (*S. tragacantha*), ou simplement en larges plaques rouges sur le rythidôme des grands contreforts ailés de leurs hôtes forestiers (*C. pentandra*). Toutes ces situations offrent des conditions climatiques relativement tamponnées par rapport à celles des sites de prise de nourriture, à la surface du sol, qui peuvent varier considérablement en fonction du milieu environnant (Cf. Fig. 7, 8).

Outre l'influence de ces conditions sur le rythme de croissance, de nombreux adultes qui, nous l'avons vu, restent groupés un certain temps après la mue imaginale (Cf. également MYERS, 1928 ; BALLARD et EVANS, 1928) vont se trouver placés dans des conditions climatiques identiques au moment où ils sont prêts à effectuer leurs vols migratoires. Ceci va assurer la synchronisation de l'envol qui, nous le verrons, dépend pour une très grande part du climat et permet de comprendre l'existence de vagues migratoires brutales. Un tel phénomène a été observé chez d'autres Hétéroptères : *Blissus leucopterus* Say (LEKKY & PARKS, 1911), *Eurygaster integriceps* Put (BROWN, 1965), *Nysius vinitor* (KEHAT & WYNDHAM, 1973), *Aelia* spp. (VOEGELE, 1970).

## 2.2. Développement des populations

### Généralités

Peu d'études précises ont été effectuées sur le développement des populations de *Dysdercus*. La plupart des travaux publiés se rapportent à des recherches effectuées en champ de coton sur *D. voelkeri*, en Afrique, avant l'ère des insecticides, dont PEARSON (1958) fait la revue. Les résultats sont généralement le fruit de comptages directs ou d'évaluations approximatives des populations, et ne se réfèrent souvent qu'aux insectes adultes, moins nombreux et plus faciles à recenser. Des recherches semblables ont été entreprises récemment par PIERRARD (1972) qui utilise à grande échelle des comptages d'insectes de divers stades. Si les

résultats ainsi obtenus sont suffisants pour assurer une bonne efficacité de la lutte insecticide, nous avons vu que l'image démographique qui peut être construite à l'aide de données ainsi obtenues est extrêmement déformée.

Sur le plan démographique, peu de travaux ont été effectués en dehors du milieu cotonnier. Les recherches de GALICHET (1956) en Côte d'Ivoire forestière, et de FUSEINI (1972) dans les savanes et forêts côtières du Ghana font appel à des évaluations de populations plus qu'à des recensements réels.

Il nous a semblé utile d'effectuer l'étude précise de l'évolution de plusieurs populations de *D. voelkeri* à l'aide de la technique des pièges à graines malgré le côté extrêmement pesant d'une telle investigation (plus de 20 000 larves dénombrées en champ de coton pour la seule saison cotonnière 1970-71 ; plus de 30 000 insectes dénombrés au pied d'un fromager de la zone forestière, pendant 7 semaines de piégeage en 1974).

### *Les infestations annuelles d'un champ de coton*

L'étude porte sur une parcelle d'un demi-hectare, ne recevant aucun traitement insecticide, défrichée dans les savanes vierges d'un haut versant bien drainé du Foro-Foro, l'année où débutent les investigations. Au cours de trois campagnes successives (1970-71, 1971-72, 1972-73) trois pièges à graines de coton, placés au centre du champ expérimental ont été relevés chaque jour, avant 08.00 h, pendant toute la durée du cycle cotonnier. Les résultats sont présentés dans les Figures 28 à 30, établies à l'aide de la transformation  $\log(n + 1)$  où  $n$  est le nombre des insectes capturés.

#### • *Arrivée des adultes immigrants*

Nous avons vu plus haut que les captures d'adultes au piège lumineux précèdent toujours les captures d'adultes aux pièges à graines dans un site donné ; ces derniers sont des insectes immigrants ayant découvert un nouveau site de reproduction.

Au cours des trois années d'observation, l'apparition des adultes immigrants, dans les pièges à graines, en milieu cotonnier, se situe, avec une grande régularité, entre le 10 et le 20 octobre, période qui correspond au passage de la bande climatique C (intersaison) au-dessus de la localité (voir plus loin). Cette phase d'immigration s'étale sur une période de quatre (1972) à six (1970, 1971) semaines, mais l'essentiel des captures est effectué pendant deux ou trois semaines consécutives. L'importance de l'immigration varie considérablement d'une année à l'autre : 244 adultes capturés en 1970-71, 410 en 1971-72, 1275 en 1972-73 (Tableau XVII).

#### • *Développement de la nouvelle génération*

Au cours des trois années d'observation, l'évolution de la population de *Dysdercus* s'est faite de manière très différente. En 1970-71, 20 615 larves sont capturées de début novembre à la mi-février, soit pendant 3 mois 1/2 ; trois générations d'importance décroissante se succèdent de manière continue sur des cotonniers bien développés, arrachés tardivement (fin mars). Les pics successifs de capture des adultes en montrent l'origine, mais il existe un chevauchement

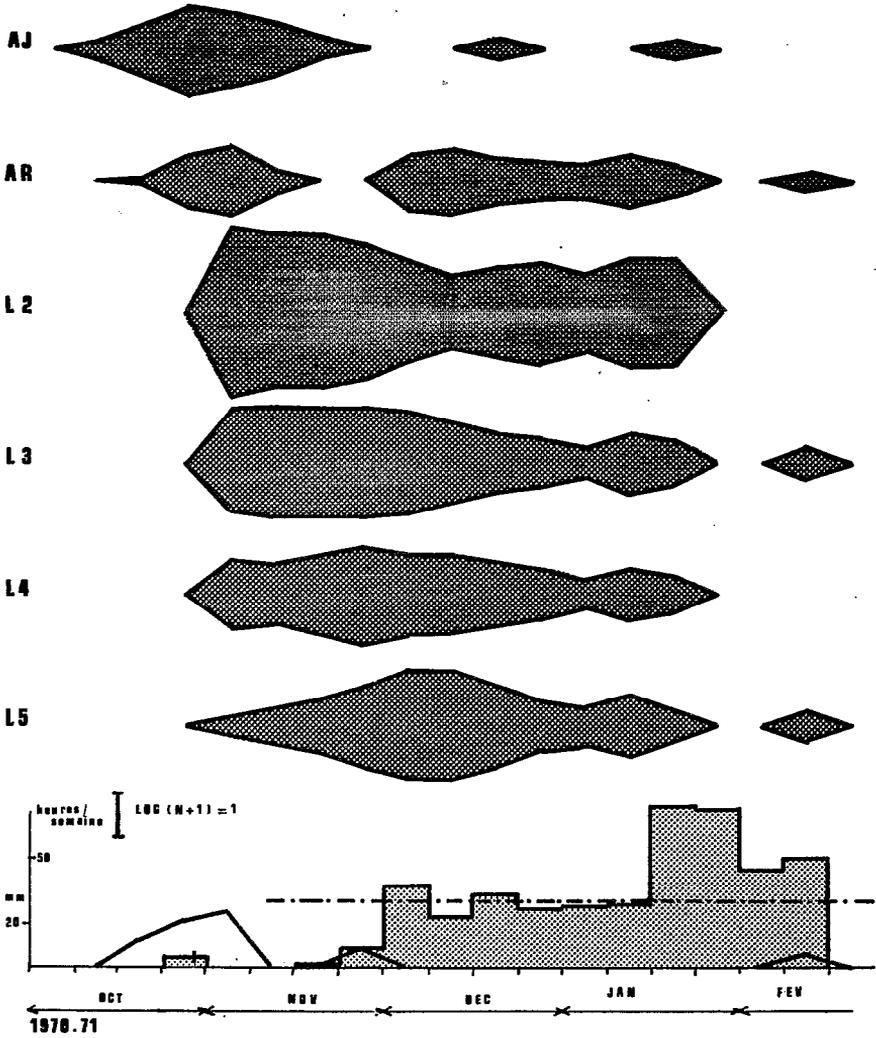


Fig. 28 – Évolution des populations de *D. voelkeri* capturées par piège à graines au Foro-Foro. Le nombre des captures a été transformé en  $\text{Log}(n+1)$ .  
 En bas de la figure : courbe : pluviométrie hebdomadaire ; histogramme : durée, en heures/semaine, de la chute de l'hygrométrie en dessous de 40%.  
 Année 1970-71.

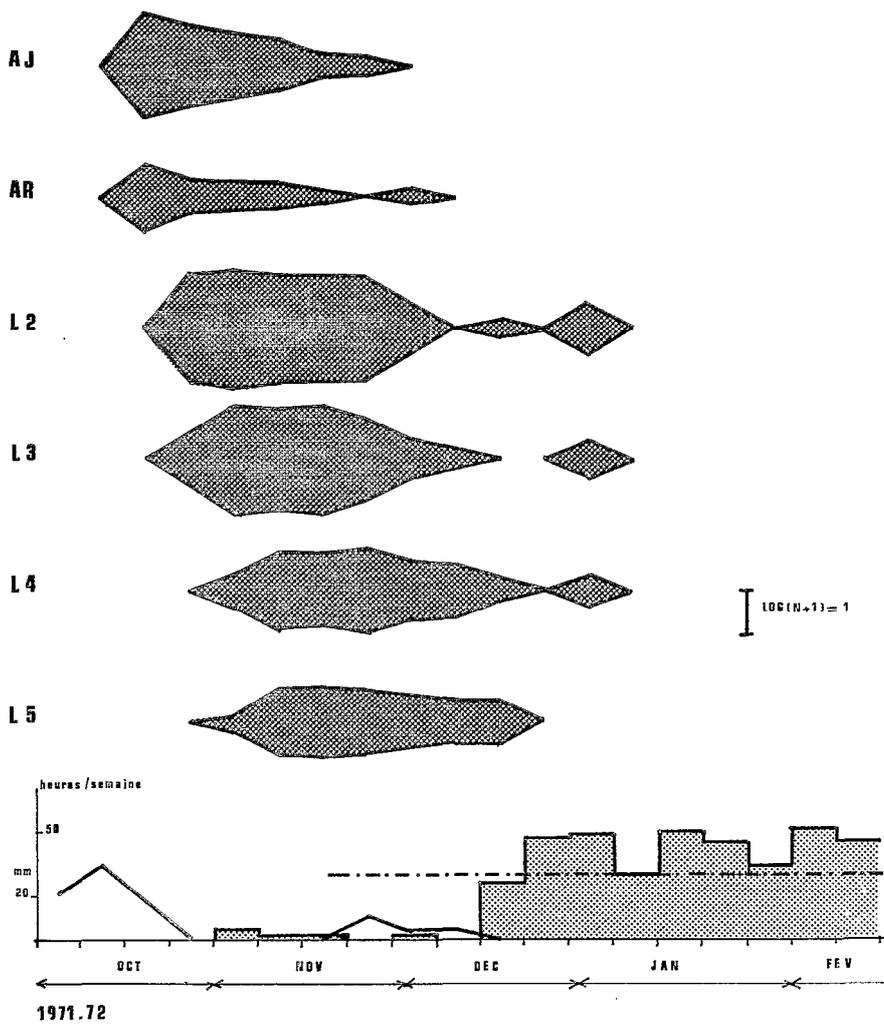


Fig. 29 – Même légende que pour la figure 28. Année 1971-72.

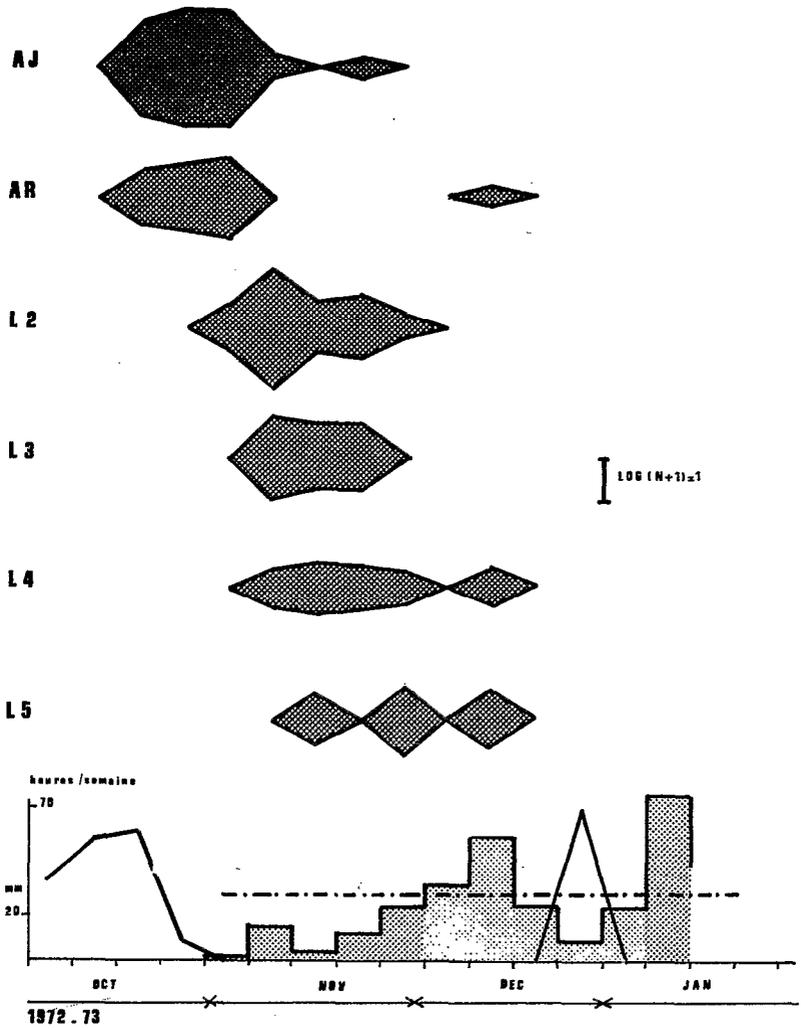


Fig. 30 – Même légende que pour la figure 28. Année 1972-73.

Tableau XVII

	1970 - 1971	1971 - 1972	1972 - 1973
Adultes .....	244	410	1 275
Larves L 2 .....	17 281	1 847	542
Larves L 3 .....	1 935	939	247
Larves L 4 .....	740	253	109
Larves L 5 .....	659	149	65
Total des larves .....	20 615	3 188	963
Fertilité apparente :			
$\frac{\text{Nombre de L 2}}{\text{Nombre d'adultes}} \times 100$	141,6 %	9,00 %	0,85 %
Pouvoir de multiplication :			
$\frac{\text{Nombre de L 5}}{\text{Nombre d'adultes}} \times 100$	270 %	36 %	5 %
Mortalité 2 <sup>e</sup> mue .....	88,8 %	49,1 %	54,4 %
Mortalité 3 <sup>e</sup> mue .....	61,7 %	73,0 %	55,8 %
Mortalité 4 <sup>e</sup> mue .....	10,9 %	41,1 %	40,3 %

obligatoire des générations, chacune d'entre elles étant constitué par le produit de pontes successives réalisées par les femelles immigrantes.

En 1971-72, une seule génération se développe complètement, la seconde s'éteint rapidement. 3188 larves sont capturées entre le 25 octobre et le 12 janvier, soit pendant deux mois et demi. En 1972-73, les pièges ne capturent que 963 larves, entre le 30 octobre et le 17 décembre, soit au cours d'un mois et demi. Une seule génération se développe complètement sur des cotonniers chétifs (la levée des plantules s'est effectuée avec un mois de retard, en raison de la sécheresse très marquée au moment des semis) et l'existence d'une ébauche de seconde génération n'est pas certaine.

Les trois années d'observation se caractérisent par une dynamique de population bien différente, telle qu'elle peut être estimée par le piégeage. Si les femelles de 1970-71 produisent en moyenne 141,6 larves de 2<sup>e</sup> stade par tête, celles de 1971-72 n'en produisent plus que 9, et celles de 1972-73 tombent au chiffre de 0,85 larve de 2<sup>e</sup> stade par femelle (Tableau XVII).

Si l'on estime le pouvoir de reproduction de l'espèce par le nombre de larves L5 (estimation du nombre d'adultes de la nouvelle génération, qui ne sont pas capturés dans les pièges) produit par rapport au nombre d'adultes immigrants, nous obtenons

les chiffres de 270 % (1970-71), 36 % (1971-72) et 5 % (1972-73) qui montrent que seule la première année est largement excédentaire, alors que les deux autres sont déficitaires.

L'examen de la mortalité au moment des mues montre des différences très nettes d'une année à l'autre. Les stades L2 et L3 sont les plus fragiles alors que les L4 présentent une mortalité nettement plus faible. Mais les différents stades ne sont pas également sensibles d'une année à l'autre (Tableau XVII).

Le nombre des insectes immigrants a régulièrement augmenté au cours des trois années d'observation, mais il n'est pas possible de donner une interprétation de ce phénomène : la provenance exacte des immigrants, ainsi donc que les conditions qui ont pu influencer leur genèse, sont inconnues. Par contre, les conditions locales sont connues et permettent de comprendre l'aspect des courbes observées.

Les trois années étudiées sont caractérisées par l'installation progressive d'une sécheresse relative, écho atténué des conditions drastiques qui ravagent alors le Sahel. Nous n'avons pas les données complètes pour la pluviométrie de 1970 au Foro-Foro. Le dernier quadrimestre, avec 361,25 mm de pluies, s'avère «normal». 1971 reçoit 1298,75 mm, ce qui est tout à fait normal, mais 1972 ne reçoit que 1023,75 mm, et 1973, 910,9 mm. Remarquons cependant que ces variations ne sortent pas des limites observées jusqu'ici dans cette région (ROMUALD ROBERT & BOUCHY, 1965).

Les conséquences de l'importance et de la distribution des pluies sur la croissance des cotonniers, et donc sur la production de capsules et les ressources alimentaires des *Dysdercus* sont surtout nettes en 1972-73 ; l'allongement considérable de la «petite saison sèche» (période climatique E) entraîne un retard d'un mois pour la germination des cotonniers. Cependant, l'installation de la saison sèche se fait à une date normale (fin octobre) et le relèvement de l'ensoleillement moyen induit la floraison à la date habituelle, sur des cotonniers dont le développement végétatif a été écourté d'un mois. Moins ramifiées, les plantes fleurissent moins et le nombre des capsules est plus faible. Ceci explique sans doute partiellement la faible importance des populations d'insectes en 1972-73, malgré une importante immigration.

A la période où les premières pontes sont déposées par les adultes nouvellement immigrés dans le champ de coton, les conditions climatiques varient sensiblement au cours des trois années (Tableau XVIII).

— en 1970, les pluies sont nulles ou faibles (4-5 mm maximum par 24 h) et ne dépassent pas 24 mm par semaine ;

— en 1971, les précipitations sont plus fortes (18 mm dans la nuit du 20 octobre 1971), dépassant 30 mm par semaine ;

— en 1972, les précipitations sont plus fortes encore (27,5 mm dans l'après-midi du 16 octobre 1972 ; 16,5 mm le matin du 18 octobre 1972), atteignant 40 à 60 mm par semaine. Or, une inondation superficielle des sols accompagne toujours ces pluies relativement courtes et violentes, surtout au niveau des interlignes, en champ de coton, où les billons retiennent de longues mares d'eau. Nous avons vu ailleurs que les précipitations violentes étaient une cause importante de mortalité pour les jeunes larves.

En 1972, il existe un retard très marqué, par rapport à 1970 et 1971, entre l'apparition des adultes immigrants et celle des L2 dans les pièges. L'abondance relative des L2 (plus de 100 L2 par semaine) n'est d'ailleurs observée que pendant une semaine, cette année-là, contre quatre à cinq semaines en 1970 et 1971. Il semble probable que les larves issues des premières pontes déposées par les adultes immigrants aient été détruites par les pluies et que seules les pontes ultérieures, moins nombreuses, tant en raison du vieillissement des adultes que des faibles ressources alimentaires dont ils disposent cette année-là, aient pu se développer. Ces deux facteurs réunis suffisent à expliquer le retard de l'apparition des larves et leurs faibles effectifs. Un phénomène semblable, mais de plus faible amplitude, a pu atteindre une partie des premières larves de la saison 1971-72. Ces réflexions, assez largement conjecturales, sont néanmoins solidement étayées par les observations de GALICHET (1956) en basse Côte d'Ivoire, ainsi que par les résultats de notre expérience relative à l'influence de l'humidité du sol sur la survie des œufs.

Outre les facteurs biotiques de mortalité, sur lesquels nous reviendrons plus loin, un autre facteur climatique peut limiter considérablement le développement des populations et entraîner une mortalité importante : il s'agit de la chute prolongée de l'humidité relative, liée au retour saisonnier de l'Harmattan. Nous avons observé qu'au delà d'une période de 5-6 h par jour (soit 35-42 h par semaine) pendant laquelle l'hygrométrie tombe au-dessous de 40 % (saison sèche continentale, période climatique A), les larves cessent toute activité et ne s'alimentent plus, finissant par mourir si ces conditions se maintiennent trop longtemps. Dans un premier temps, cet arrêt d'activité retentit bien évidemment sur les résultats des piégeages, qui sous-estiment la population réellement existante.

La chute de l'hygrométrie qui caractérise le temps d'Harmattan, commence, en 1970-71, à partir du 18 janvier ; en 1971-72, à partir du 20 décembre ; en 1972-73, à partir du 11 décembre. Au delà de ces dates, les captures de *Dysdercus* cessent très rapidement (15 jours après le début de ces conditions, les insectes ont complètement disparu). La période climatique favorable est ainsi plus courte chaque année et explique simplement la diminution du nombre de générations observé dans les champs de coton.

Au total, si l'on considère que le nombre des L5 capturées est une indication, par excès, du nombre d'adultes produits dans une population dont le nombre des fondateurs est connu, on constate que certaines années sont largement excédentaires (659 L5 pour 244 immigrants en 1970), d'autres nettement ou gravement déficitaires (65 L5 pour 1275 immigrants en 1972 - voir Tableau XVII).

Ces comparaisons ne peuvent d'ailleurs avoir de valeur absolue : si les adultes immigrants, à la recherche de nourriture dans un champ de coton qui ne présente encore que des capsules vertes, sont sans doute fort bien capturés dans les pièges à graines, les larves - et plus particulièrement les L5 - trouvent dans le champ de coton une abondante source de nourriture (capsules ouvertes) qui entre en compétition avec les graines disposées dans les pièges. Aussi, le nombre de L5 capturées est-il probablement une estimation par défaut de l'importance réelle de la population.

**Tableau XVIII**  
 Nombre d'heures d'humidité relative <40 %  
 au cours de trois campagnes cotonnières

	1970-1971	1971-1972	* 1972-1973
Octobre . . . . .	5	0	0
Novembre . . . . .	10	5	61
Décembre . . . . .	121	125	125
Janvier . . . . .	218	159	224
Février . . . . .	86	154	166
Total . . . . .	440	443	576

***L'infestation d'un champ de coton et de ses abords***

Sur une même parcelle expérimentale de cotonniers, les populations de *Dysdercus* ne subissent pas uniquement des variations annuelles, mais présentent également des fluctuations spatiales. Le cas particulier d'un champ établi au cœur d'un milieu non modifié par l'homme, et les éventuels échanges entre la culture et la savane environnante ont surtout retenu notre attention. Au cours de la campagne cotonnière 1971-72, nous avons effectué des piégeages systématiques non seulement, comme précédemment, au centre de la parcelle, mais également en bordure de champ, à la lisière de la bande de sol nu entourant le champ et de la savane (deux lisières opposées ont été prospectées ; l'une, au sud de la parcelle, était riche en *Hibiscus asper*, l'un des hôtes de *D. voelkeri*, dont la phénologie est très comparable à celle des cotonniers), enfin, en savane, à 25 m de la lisière (Fig. 31). Les résultats de ces piégeages, effectués dans chaque biotope à l'aide de trois pièges à graines relevés chaque matin avant 08.00 h, sont représentés dans les Figures 30 et 32. Notons tout de suite que dans le biotope savane, totalement dépourvu de plantes hôtes de *D. voelkeri*, aucune capture n'a été effectuée, malgré la proximité du champ de coton.

Par rapport à ce qui a été observé au centre de la parcelle, les captures effectuées dans les trois autres sites sont, de manière générale, moins étalées dans le temps. Les fluctuations observées dans les deux types de lisière (nord, sans *Hibiscus* ; sud, avec *H. asper*) sont très comparables à celles du centre du champ, mais y débent avec un certain retard (une semaine) et s'y achèvent sensiblement plus tôt.

Les fluctuations observées en bordure de champ, mais pourtant encore dans les cotonniers, sont très différentes. Elles débutent au moment où les captures commencent à décliner considérablement dans les autres biotopes et s'achèvent au moment où une nouvelle génération va apparaître au centre du champ, sans pouvoir s'y développer. Il est étonnant de constater la similitude des captures, tant en ce qui concerne les effectifs que les fluctuations, entre le centre du champ et les deux types de lisière, alors que la bordure du champ semble faiblement, et très tardivement, colonisée par les punaises.

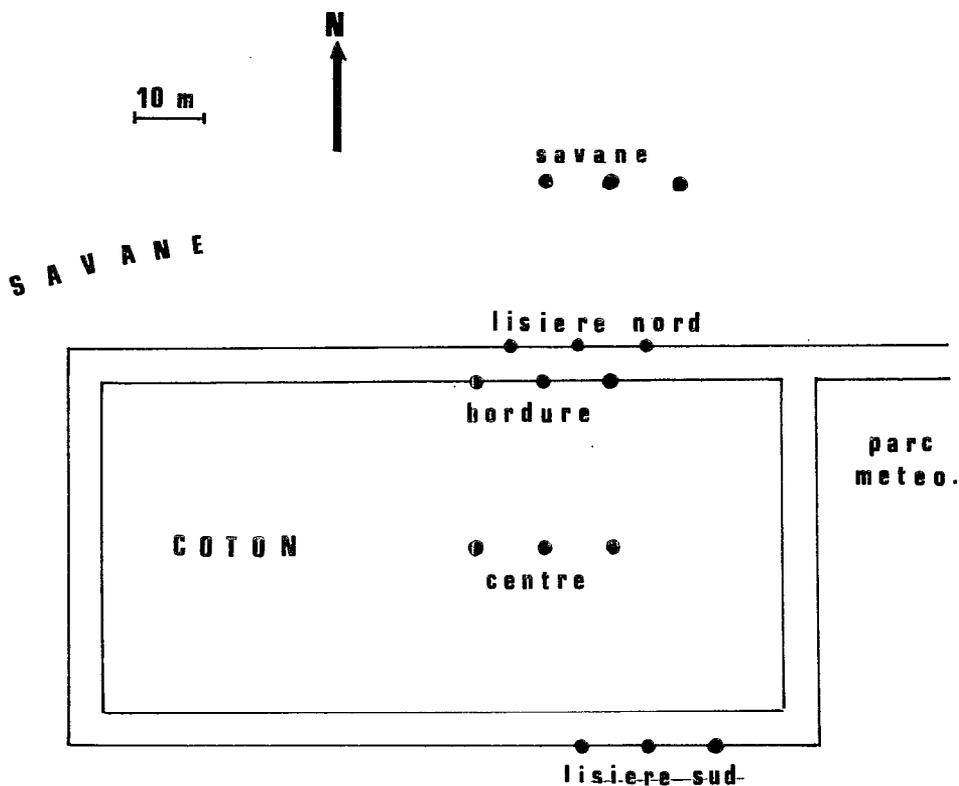


Fig. 31 — Disposition des pièges à graines de coton (●) dans les divers biotopes prospectés, dans et autour de la parcelle expérimentale de cotonniers, au Foro-Foro.

Dans un champ de coton de plus grande superficie, PIERRARD (1971) observe, au contraire, une colonisation progressive des cotonniers à partir de la périphérie de la parcelle, et constate l'existence de fuite des insectes hors du champ, vers la végétation naturelle environnante, pendant les heures chaudes de la journée. Ces phénomènes n'apparaissent pas clairement ici, où la colonisation du champ semble plutôt se faire du centre du champ à la périphérie, mais où les insectes semblent ne pas s'arrêter à la bordure du champ, pour se regrouper à la lisière de la savane. En lisière, la présence d'hôtes sauvages ne semble pas favoriser le développement d'une population distincte de celle du champ. Il semble probable que les échanges soient assez intenses à l'intérieur de la zone défrichée, et à faible distance des plantes hôtes. Au delà de la lisière, les punaises ne s'avancent pas en savane.

Les différences de captures observées entre le centre du champ, sa bordure et la lisière de la savane, peuvent sans doute s'expliquer en grande partie par la structure spatiale du peuplement, d'une part, et par l'attractivité du piège, d'autre part (Fig. 33).

Il semble, en effet, assez logique de penser que les pièges à graines soient plus attractifs pour *Dysdercus* si aucune autre source alimentaire ne se trouve à proximité. Les pièges captureraient alors proportionnellement plus d'insectes en lisière, où ils représentent la seule source de nourriture, qu'en champ de coton, où ils se trouvent concurrencés par les cotonniers eux-mêmes.

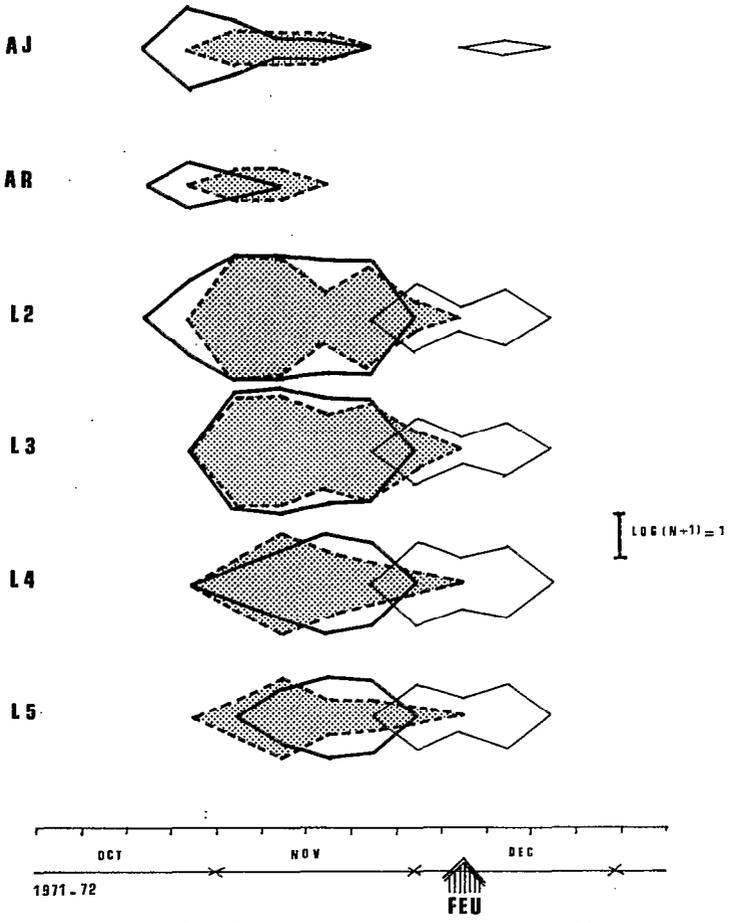


Fig. 32 – Même légende que pour la figure 28. Année 1971-72.  
 Infestation du champ de coton et de ses abords (voir figure 31).

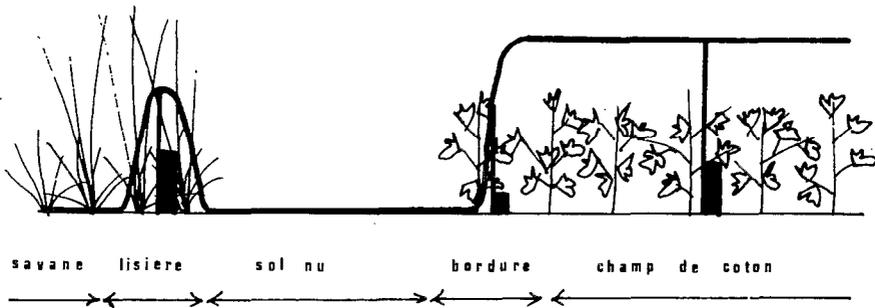


Fig. 33 – Schéma d'interprétation des différences de piégeages observées dans les différents biotopes prospectés.  
 – courbe en gras : importance de la population de *Dysdercus* ;  
 – barres verticales : importance relative des captures par rapport à la densité locale d'insectes.  
 Voir les commentaires dans le texte.

Le relèvement important du nombre de captures en bordure du champ se produit à un moment où la population s'éteint au centre de la parcelle. Ce phénomène correspond à un développement ultime de la population du champ, dont la bordure est restée jusqu'alors peu exploitée par les insectes ; les cotonniers y sont plus bas et plus chétifs. Mais en fin de campagne cotonnière, il ne doit plus rester beaucoup de nourriture disponible au centre de ce champ qui a hébergé une dense population de punaises depuis six ou sept semaines, et il est probable que les insectes se rabattent sur les bordures jusque là plus ou moins délaissées.

**Développement d'une population en zone forestière**

Des observations ont été effectuées en zone forestière humide, à Adiopodoumé, pendant la période de dissémination des graines d'un fromager (*C. pentandra*), en mars-avril 1974. Au pied d'un grand fromager, situé en lisière forestière, sur le haut d'un escarpement surplombant la lagune Ébrié, et placé au vent (les vents de S-W sont dominants toute l'année dans cette région) d'une pelouse bien entretenue du Centre de Recherches, des pièges à graines ont été disposés tous les dix mètres, selon une ligne partant du pied du tronc et s'éloignant dans une direction S.W.-N.E. Dix séries de deux pièges ont été mis en place, relevés chaque jour avant 08.00 h pendant toute la durée de colonisation du site par *Dysdercus* (Fig. 34). Les résultats de ces piégeages sont présentés dans les Tableaux XIX et XX. Plus de 30 000 insectes ont été ainsi capturés en sept semaines.

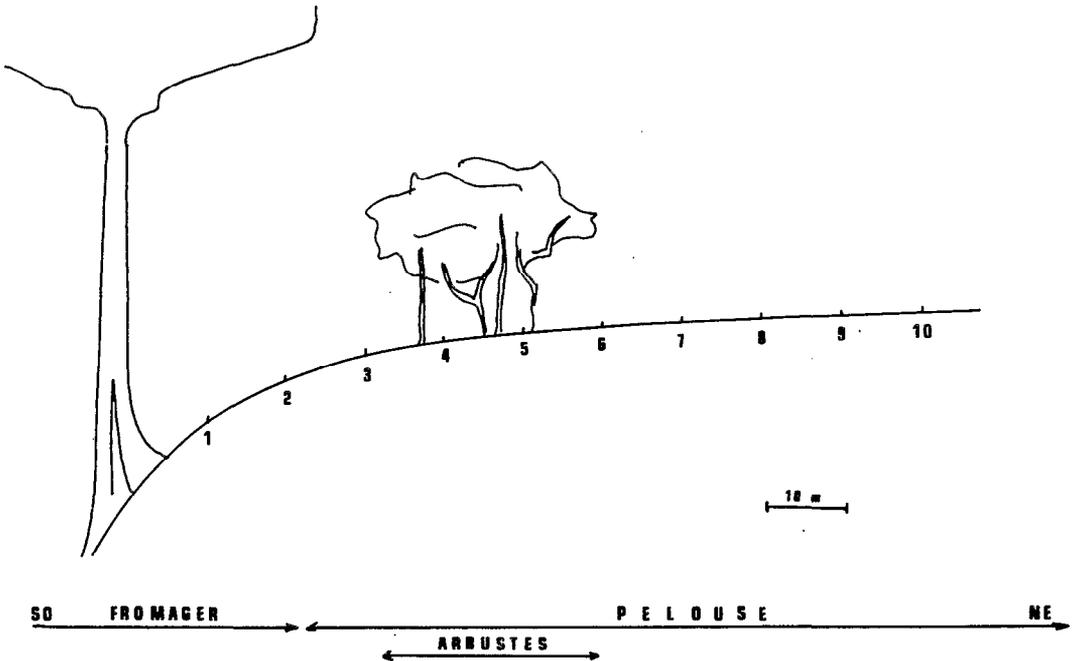


Fig. 34 – Mise en place des pièges à graines au pied d'un Fromager (*Ceiba pentandra*) en 1974 à Adiopodoumé.

Tableau XIX

Effectifs des captures de *D. voelkeri* par pièges à graines, au cours de 7 semaines de piégeage, à Adiopodoumé

1974	18.24	25.31	1.7	8.14	15.21	22.28	29.4	1974	18.24	25.31	1.7	8.14	15.21	22.28	29.4
	3	3	4	4	4	4	5.6		3	3	4	4	4	4	5 6
	L2	10	7	3	705	204		L2			321	2676	127	84	
	L3			5		31	27	L3			45	17	1013	812	
1	L4				4		13	6	L4		1		29	142	
	L5						51	L5			3			94	
	A		3	5	5			A			31	1		3	
	L2			64	2097	820	386	L2				1033	67		
	L3	12				237	140	55	L3			14	459	37	
2	L4					42	109	11	7	L4			30	327	
	L5				1		43		L5					53	
	A		14	3			8	3	A						
	L2			20	2386	975	2		L2		11		1412	32	3
	L3	3	13	3	19	426	180		L3			11	469	59	
3	L4					116	586	13	8	L4		3		106	319
	L5					2	43		L5						118
	A		4	43	1			29	A			4	1	1	
	L2		61	298	1793	125	74		L2	1			591	36	4
	L3		2	2	13	310	209		L3				88	464	8
4	L4						860		9	L4				78	208
	L5						150	41	L5						37
	A		2		4			11	A	1		1	1		
	L2		3		2871	607	154		L2				179	52	2
	L3				16	401	575		L3				83	124	6
5	L4					3	389	15	10	L4				126	214
	L5						46		L5						41
	A			51	4			2	A	1					29

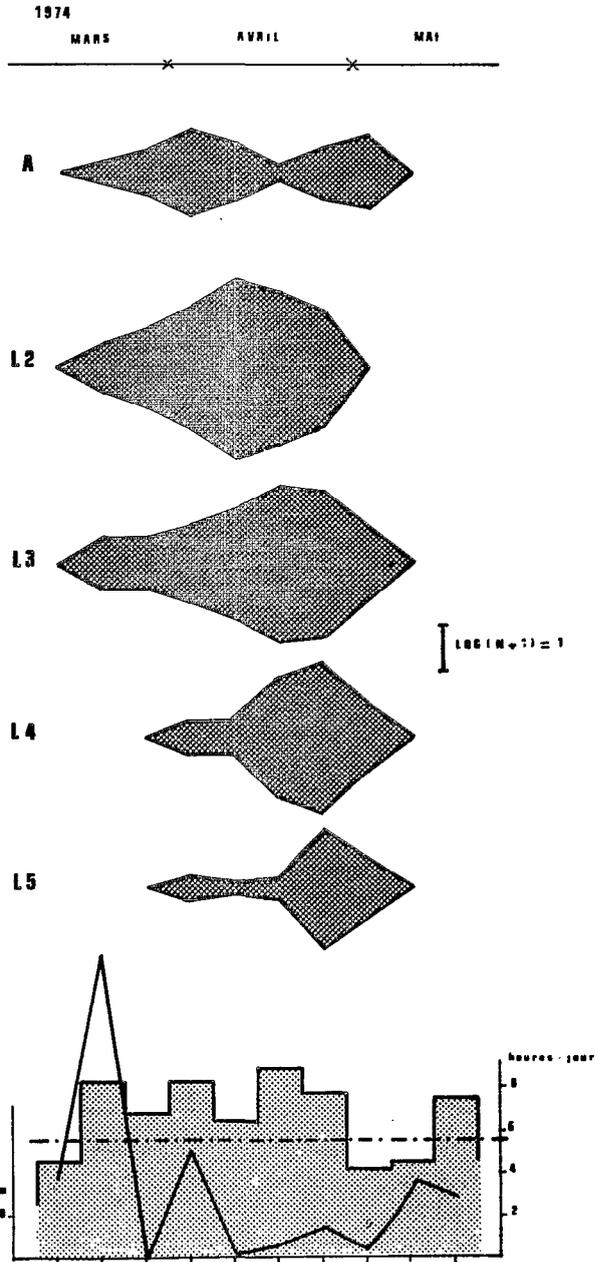


Fig. 35 – Même légende que pour la figure 28. Adiopodoumé, année 1974.

Voir figures 34 et 36.

En bas : courbe : pluviométrie, en mm ;

histogramme : ensoleillement quotidien moyen (heures/jour : moyennes sur 7 jours).

Données climatiques recueillies par le Laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM, Adiopodoumé.

**Tableau XX**  
**Totaux de captures hebdomadaires de *D. voelkeri* à Adiopodoumé**

Adiopodoumé	10.17	18.24	25.31	1.7	8.14	15.21	22.28	29.4	6.5
1974	3	3	3	4	4	4	4	5.5	13.5
Adultes	—	2	7	99	20	1	12	45	—
L2	—	11	82	706	15 743	3 052	709	0	—
L3	—	15	15	55	261	3 934	2 053	55	—
L4	—	—	—	4	4	4	530	39	—
L5	—	—	—	3	3	1	2	41	—

L'évolution de la population ne diffère pas sensiblement de celles observées au Foro-Foro (Fig. 35). Les captures mettent en évidence le développement complet d'une génération. Mais, à l'opposé de ce qui se passe en savane, où les adultes de la nouvelle génération ne sont pas capturés dans les pièges, trouvant dans le climat de ces régions les conditions favorables à un envol migratoire rapide, à Adiopodoumé, un nombre assez important d'adultes sont capturés à la fin du cycle de développement ; il semble que les conditions climatiques (ensoleillement faible surtout) inhibent l'envol migratoire de certains insectes qui, au hasard de leurs pérégrinations sur un sol encore jonché de graines (voir plus loin), découvrent à la fois nourriture et partenaires sexuels : ces deux facteurs déclenchent l'histolyse des muscles-alaires et les insectes se trouvent alors incapables de quitter un habitat que le retour des pluies rendra rapidement défavorable ; cette dernière génération est donc condamnée, sans profit pour l'espèce.

Par ailleurs, le taux de mortalité larvaire semble comparable à celui observé au Foro-Foro : le stade L2 représente 66 % des captures totales de larves, mais ici, la production de jeunes adultes, appréciée par excès, par le nombre des L5, est largement excédentaire, même si l'on admet qu'une fraction non négligeable d'entre eux se fixe sans migrer (129 adultes immigrants, 672 L5, 57 adultes de la nouvelle génération capturés dans les pièges).

La distribution des insectes au pied de l'arbre-hôte n'est pas homogène (Tableau XIX).

Un premier facteur intervenant est la densité des graines tombées au sol. Les mesures de densité, effectuées sur des quadrats de 10 m<sup>2</sup>, sur une bande de 100 m sous le vent de l'arbre (Fig. 36) montrent que les densités les plus élevées (aux alentours de 70 graines/10 m<sup>2</sup>) sont observées entre 30 et 40 m du tronc de l'arbre. Elles diminuent régulièrement jusqu'à une valeur de 20-25 graines/10 m<sup>2</sup> à 100 m du tronc, mais plus près de l'arbre, la densité des graines est beaucoup plus faible. Ceci s'explique naturellement, chez cette espèce anémochore, par le rôle du vent dans la dissémination des graines, entourées d'une sphère légère de kapok.

L'importance du peuplement de *D. voelkeri* peut être appréciée plus commodément par l'examen des captures des stades larvaires les plus peuplés, L2 et

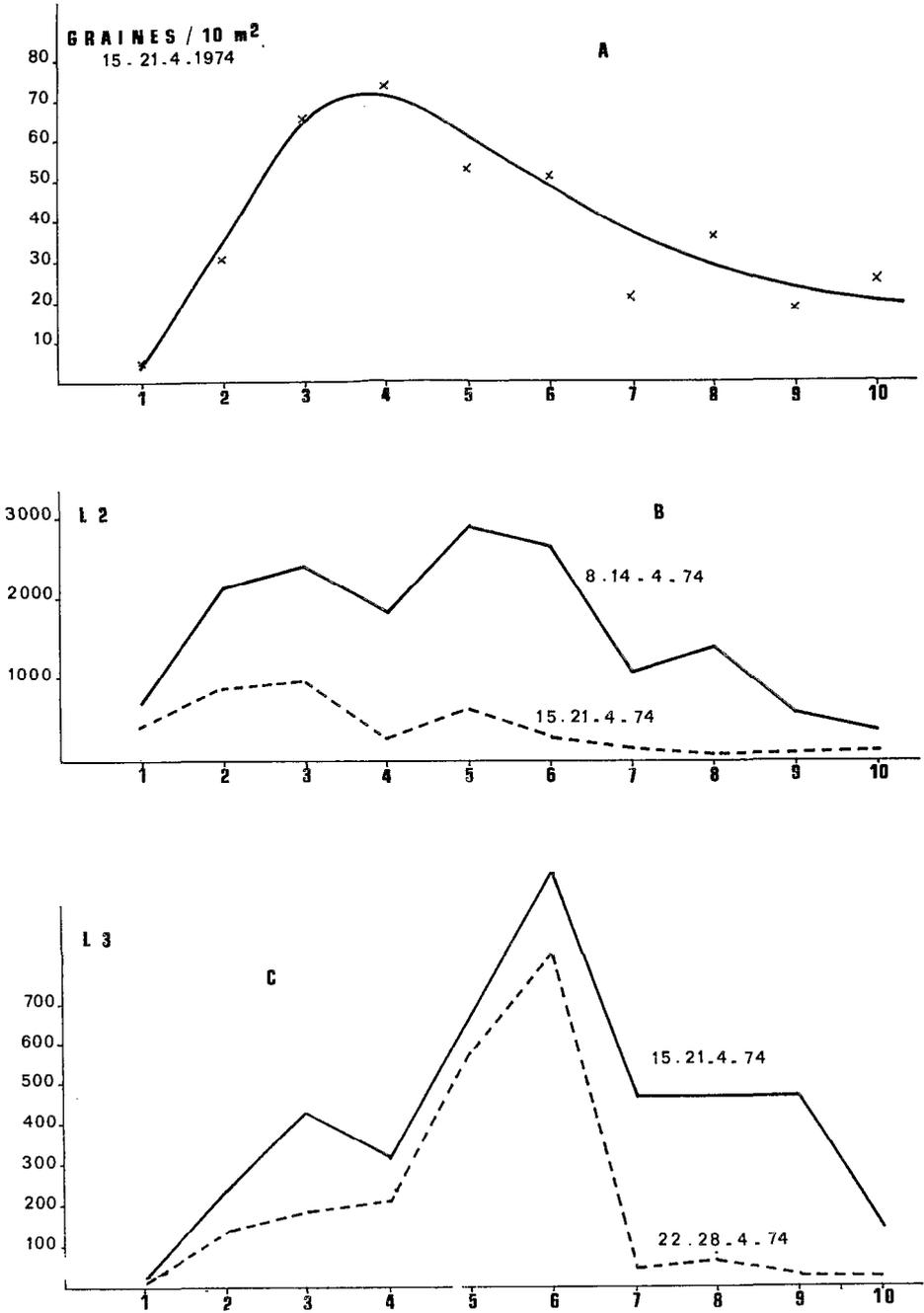


Fig.36

A. Evolution de la densité des graines tombées au sol sur la ligne de piégeage ;

B. Variations du nombre de captures des larves de 2<sup>e</sup> stade au cours de 2 semaines de piégeage ;

C. Variations du nombre de captures des larves de 3<sup>e</sup> stade au cours de 2 semaines de piégeage.

L3 (Fig. 36). Dans l'ensemble, les courbes de captures se calquent assez bien sur celle de la densité des graines. Pourtant, à 40 m du pied de l'arbre, là où les graines sont les plus nombreuses, les courbes de captures présentent un net fléchissement. Or, entre 35 et 50 m du pied de l'arbre, la pelouse est surplombée par les couronnes de petits arbustes de la proche lisière forestière, qui font un ombrage important sur le sol. VRYDAGH (1941) avait remarqué le caractère « thermophile » de *D. voelkeri* et GALICHET (1956) observait, à Adiopodoumé, que dans les zones densément peuplées par l'espèce, les taches d'ombre et la végétation dense des recrus étaient soigneusement évitées par les insectes. Nos résultats confirment bien ces observations, et montrent qu'en milieu forestier, même en présence d'abondante nourriture, les insectes (et plus les larves L3 que les L2) évitent les zones ombragées de leurs habitats. Il n'est sans doute pas sans signification d'observer que les plantes hôtes forestières de *D. voelkeri*, *C. pentandra*, *B. buonopozense*, *S. tragacantha*, sont des essences de lumière, colonisatrices de zones défrichées, présentes dans les zones nettement secondarisées. Ainsi, l'Homme lui-même joue-t-il probablement un rôle essentiel dans l'écologie de *D. voelkeri* en zone forestière humide, assurant, par ses pratiques culturales, le renouvellement constant d'aires favorables au développement de plantes hôtes de l'insecte. Si l'on songe, en outre, aux diverses Malvales hôtes cultivées (coton, *Hibiscus* spp) ou protégées (Baobab, kapokiers), un curieux lien de commensalisme semble se dessiner entre la punaise et l'Homme...

Avant de terminer cette étude des facteurs écologiques et éthologiques qui conditionnent le développement des populations de *Dysdercus*, nous allons examiner les informations que nous avons pu recueillir sur le rôle du parasitisme et du prédatismo dans la vie de ces insectes grégaires.

### *Parasitisme et prédatismo*

En Côte d'Ivoire, *D. voelkeri* est parasité par trois espèces de Tachinidae. Deux d'entre elles, récoltées au Foro-Foro, sont peu fréquentes et n'ont pu être déterminées jusqu'à présent. Mais *Epineura helva* Wied, déjà signalée en basse Côte d'Ivoire par GALICHET (1956) a été fréquemment rencontrée. Cet auteur a étudié le mode d'action de ce parasite sur son hôte. La mouche pond un œuf qui est solidement fixé au tégument de l'hôte, au niveau des pleurites ou sternites abdominaux ou thoraciques, sur les fémurs, ou sur l'espace sous-oculaire, et nous avons retrouvé ces localisations avec, en plus, l'antenne. Mais si l'importance relative de ces différentes localisations ne sont pas totalement comparables dans les deux séries d'observations, celles-ci confirment les deux sites de ponte majeurs : sternites abdominaux et fémurs (Tableau XXI).

La coque de l'œuf reste fixée au tégument jusqu'à la mue suivante, ou, chez les adultes, jusqu'à la mort.

La larve néonate pénètre dans le corps de l'hôte en perforant le tégument au point de fixation de l'œuf, dont la coque vide reste en place. La larve se met rapidement en relation avec le système trachéen de l'hôte par un siphon respiratoire chitineux où se trouve encastrée l'extrémité postérieure du corps du parasite, tandis que la partie antérieure explore la cavité générale de l'hôte. Des faits similaires sont rapportés par PANTEL (1910), BREAD (1940) et, en ce qui concerne

plus particulièrement les Pyrrhocoridae, par BADAHUR (1965) au sujet d'*Alophora* sp., Tachinide parasite de *Dysdercus* sp. aux Indes.

A la fin du cycle larvaire, le parasite perfore les téguments de l'hôte pour se nymphosier à l'air libre. Généralement, le *Dysdercus* meurt des suites de ce traumatisme, alors qu'il semble supporter assez bien son parasite.

Tableau XXI  
Sites de ponte d'*Epineura helva* chez *Dysdercus voelkeri*

	Sternites		Fémurs	Espace sous-oculaire	Antennes.
	abdominaux	thoraciques			
GALICHET (1956)	43 %	16 %	27 %	14 %	0 %
Nos observations Foro-Foro	51 %	7 %	33 %	3 %	6 %

Quoiqu'elle n'ait pas été observée par GALICHET, la castration parasitaire liée à la présence d'*Epineura* existe chez *D. voelkeri*, comme chez *Dysdercus* sp. parasité par *Alophora* sp. (BADAHUR, 1965). Mais l'influence de ce parasitisme sur le développement des ovaires (nos observations sur ce point portent sur les seules femelles) dépend du stade d'infestation. 50 femelles capturées par les pièges à graines dans la parcelle de cotonniers ont été disséquées. Aucune des trois femelles castrées, hébergeant toutes une larve d'*Epineura*, ne portaient d'œuf, alors que toutes les femelles non castrées, et parasitées, portaient au moins un œuf chacune, même si toutes n'hébergeaient pas encore de larve décelable. Ainsi, seules les femelles parasitées avant la mue imaginale (l'œuf disparaît avec la dernière exuvie) sont castrées par le parasite : les ovaires ne se développent pas, conservant un aspect proche de celui des larves L5, ou même involuant jusqu'à n'être plus aisément décelables.

Au cours de nombreuses dissections que nous avons effectuées à d'autres fins, nous n'avons jamais observé de femelles sexuellement mûres parasitées. Ceci laisse supposer que l'attaque d'*Epineura* ne se produit pas souvent après la mue imaginale, ou seulement dans les tout premiers jours, avant le développement des ovaires.

L'importance relative du parasitisme par *Epineura* varie avec la saison. GALICHET (1956) avait signalé la sensibilité de cette Tachinide à l'hygrométrie : l'éclosion des adultes ne se produit pas, après la pupaison, si l'humidité relative est inférieure à 80 %.

Au Foro-Foro, seules les populations de *Dysdercus* d'octobre, puis de mars à juin (soit celles vivant dans des conditions climatiques relativement humides) présentent un taux de parasitisme important (11 à 27 % ; voir Tableau XXII). Mais, dans les conditions du Foro-Foro, nous observons, presque exclusivement, un parasitisme qui touche surtout les adultes, et plus les mâles que les femelles ; les larves L2 et L3 portent parfois des œufs, contrairement à ce qu'observe GALICHET (1956), mais ce parasitisme larvaire semble peu important, sans doute

en raison des conditions climatiques qui règnent pendant le développement des populations de larves, au Foro-Foro ; dans cette localité, seuls les adultes capturés à la lumière en octobre, puis de mars à mai, sont parasités par *Epineura* ; il s'agit d'adultes migrants provenant d'autres secteurs de l'aire habitée par l'espèce, où le parasitisme a dû revêtir une importance plus grande au niveau de la population en place, «marquant» ainsi les adultes produits et confirmant indirectement l'importance géographique du phénomène migratoire. Il est regrettable que des recherches plus approfondies sur ce point particulier n'aient pu être envisagées.

Tableau XXII

Parasitisme par *Epineura helva* et Nématodes observé au Foro-Foro d'octobre 1971 à mai 1972-

Parasités	Champ de coton				Savane à <i>Sterculia setigera</i>			
	18-24 10/71	25-31 10/71	1-8 11/71	8-21 11/71	23/11 5/12/71	24/1 13/2/72	20/3 7/5/72	st.
<i>Epineura helva</i>	9	14	—	—	2	0	12	♂
	2	13	—	—	0	0	3	♀
	—	0	1	0	0	0	0	L2
	—	—	2	1	0	0	0	L3
	—	—	0	1	0	0	0	L4
	—	—	—	0	0	0	0	L5
Nématodes	0	0	—	—	0	0	9	♂
	0	0	—	—	0	0	5	♀

- Un tiret indique qu'il n'y a pas eu d'observations (stade de développement présent en quantité insuffisante).
- Les effectifs portés correspondent à 50 insectes observés pour chaque stade et chaque période considérée.
- En ce qui concerne les larves internes d'*Epineura* et les Nématodes, seuls les adultes ont été considérés et disséqués.
- Les larves de *Dysdercus* ont été observées à la loupe pour la recherche des œufs, externes, d'*Epineura helva*.

Un Nématode Mermithoïde de grande taille, et resté indéterminé, a été observé sur *D. voelkeri* en Centre Afrique (PIERRARD, 1971). En Côte d'Ivoire centrale, nous avons également observé un Nématode de ce type, lors des dissections systématiques d'adultes capturés par les pièges à graines, parasitant 10 % des femelles et 17 % des mâles après la saison sèche (mars à mai ; voir Tableau XX). La présence de ces Nématodes, dont un individu peut occuper la totalité de la cavité générale d'un *Dysdercus* adulte, s'accompagne, chez les femelles, de l'arrêt du développement des ovaires, qui restent atrophiés (10 cas observés). Nous n'avons pu obtenir l'isolement du Nématode à partir d'insectes capturés sur le terrain et mis en élevage à cette fin.

Quoique son incidence paraisse nulle sur la biologie des *Dysdercus*, l'Acarien Otopheidomenidae *Hemipteroseiùs indicus* (Erautz & Khot, 1962)\*, déjà connu de l'Inde, d'Israël et du Congo, peut former des colonies populeuses sur les téguments de *D. voelkeri*, en zone forestière de Côte d'Ivoire. Les différents stades de l'Acarien se fixent par les chélicères à la cuticule de l'hôte et semblent se nourrir de la couche pigmentée du tégument, sans que l'hôte semble en souffrir sensiblement.

Enfin, si leur extraordinaire mimétisme avec leur proie exerce un attrait philosophique considérable sur les entomologistes, les prédateurs de *Dysdercus* ne semblent pas jouer un rôle considérable dans la limitation des populations de leurs hôtes. Les espèces les plus remarquables sont sans conteste les *Reduviidae* du genre *Phonoctonus* : *P. fasciatus* et *P. subimpictus*, longuement étudiés par STRIDE (1954,56) et PARKER (1972), mais dont GALICHET (1956) souligne déjà le rôle effacé, dans la nature, confirmé par PIERRARD (1971) bien que ces punaises aient été utilisées expérimentalement en Côte d'Ivoire centrale, pour des essais de lutte biologique contre *D. voelkeri* (ANGELINI, comm. person.).

En fait, si la présence de *Phonoctonus* est constante dans les populations denses de *D. voelkeri*, tant en savane qu'en forêt, les effectifs de ces insectes sont si faibles qu'il n'est pas possible de suivre les fluctuations de populations aussi clairsemées.

Il semble donc que l'influence de parasites et de prédateurs sur la dynamique des populations de *D. voelkeri* soit très secondaire par rapport au rôle essentiel des conditions climatiques. Celles-ci dominent fortement la biologie de ces insectes grégaires et nomades, exploitant, le temps d'une génération, des habitats temporaires où de fortes densités de prédateurs/parasites n'ont pas le temps de se constituer.

### 3. DISCUSSION

Le caractère massif et brutal des invasions de leurs habitats, sauvages ou cultivés, par les *Dysdercus*, est une conséquence logique de leurs migrations, elles-mêmes étroitement liées, comme nous l'avons vu, aux grands phénomènes météorologiques ouest-africains.

Le lien étroit que nous avons pu mettre en évidence entre les vols migratoires et les conditions climatiques permet de comprendre ces immigrations dont le caractère saisonnier avait, depuis longtemps, attiré l'attention des cultivateurs. Ce n'est pas, comme on a pu le croire, l'état phénologique des cotonniers qui attire mystérieusement les insectes au niveau du champ. Les cotonniers ne sont réellement producteurs, dans les conditions ouest-africaines, que si les semilles sont faites de manière à leur permettre de fleurir, et donc de fructifier, dès le relèvement suffisant de l'ensoleillement, soit au retour de ce que nous avons appelé l'intersaison (bande

---

\* Nous sommes heureux de remercier Madame C. ATHIAS, I.N.R.A., qui a bien voulu déterminer cet Arthropode.

climatique C), après la saison des pluies. Or, les conditions climatiques qui prévalent en intersaison sont aussi celles qui déterminent une activité migratoire intense chez *Dysdercus*. Ainsi les partenaires se trouvent-ils réunis dans le temps.

Leur réunion dans l'espace dépend alors des facultés de repérage de l'insecte. Certes, les plantes hôtes jouent un rôle attractif sur l'insecte, mais ce rôle est limité et n'intervient qu'à faible distance. En réalité, la découverte des hôtes, sauvages ou cultivés, est essentiellement due au hasard de l'arrêt des vols ; elle accompagne régulièrement la découverte des partenaires sexuels. L'arrêt de la migration dépend à la fois de la présence de partenaires sexuels et d'alimentation adéquate, qui entraînent l'accouplement et la prise de nourriture ; ces deux facteurs induisent alors l'histolyse des muscles alaires et fixent les insectes dans le nouvel habitat découvert.

La dynamique des populations locales présente un caractère explosif, lié à l'importante fécondité des femelles. Si le parasitisme et le prédatorisme jouent un rôle saisonnier effacé, les facteurs climatiques ont, eux, un impact considérable sur le développement des populations : sécheresse et excès de pluie et d'humidité atmosphérique sont les facteurs importants d'une mortalité qui affecte surtout les larves, et ce d'autant plus qu'elles sont plus jeunes. Leur variabilité d'une année à l'autre se traduit par des différences marquées dans la dynamique des populations. L'exemple du champ de coton suivi pendant trois ans est bien caractéristique à ce point de vue.

Mais la quantité d'aliments disponible est également un facteur limitant, comme l'ont montré des expériences de laboratoire.

La vie des larves semble d'ailleurs partagée entre deux occupations principales : le « repos » et la prise de nourriture, qui se caractérisent toutes deux par une profonde tendance au grégarisme. Mais la prise de nourriture n'occupe, contrairement au repos, qu'une fraction réduite de l'emploi du temps des larves, et semble répondre à un rythme bien établi.

Les déplacements terrestres sont toujours brefs mais ils permettent la découverte de l'alimentation et des sites de repos. L'attractivité mutuelle exercée par ces insectes facilite d'ailleurs la recherche et le repérage des graines : dans un site propice, les stimuli visuels émis par un *Dysdercus* en train de s'alimenter s'ajoutent aux stimuli olfactifs émis par la graine percée par le rostre de la punaise. L'exploitation des graines tombées au sol dépend, en outre, de facteurs du milieu : l'ombrage est nettement répulsif pour les *D. voelkeri*, comme le montrent les observations effectuées en zone forestière. La température ambiante semble également déterminante du type d'occupation des larves.

Le développement rapide et massif des colonies de *Dysdercus* assure ainsi l'exploitation optimale des habitats temporaires colonisés par ces insectes. La brièveté du cycle et l'explosion démographique limitée dans l'espace (plantes hôtes isolées ou en petits groupements dans la nature, champ de coton de modestes superficies dans les conditions actuelles de culture) et dans le temps (phénologie des hôtes, intensité de l'exploitation des ressources par les punaises) sont sans doute les raisons qui expliquent le faible impact des ennemis naturels de l'insecte. ■

# 4

## Les vols de dispersion

### 1. LE DÉPART DES SITES DE REPRODUCTION

#### 1.1. Phase préparatoire à l'envol

MYERS (1927) est le premier à signaler l'existence de l'agrégation des larves de 5<sup>e</sup> stade, chez *D. andreae*, sur les troncs de *Sterculia carthaginensis*, en dehors de toute recherche de nourriture. BALLARD et EVANS (1928) constatent que cette agrégation des larves âgées ne se termine pas avec la mue imaginale, plus ou moins synchrone, dans la population de *D. sidae* observée : les jeunes adultes restent groupés quelque temps encore, puis s'activent et s'envolent.

Nous avons retrouvé le même phénomène chez *D. voelkeri*, au laboratoire, mais nous ne l'avons pas observé de manière aussi caractéristique sur le terrain. Au laboratoire, les larves L5 disposant de nourriture en abondance cessent de s'alimenter de 2 à 4 jours avant la mue imaginale et se groupent en petits amas compacts sur les branchettes plantées dans leur terrarium, destinées à faciliter la mue. Après quelques jours d'immobilité presque totale, pendant lesquels les agrégats ne semblent guère se modifier si les insectes ne sont pas dérangés, la mue imaginale se produit rapidement. Celle-ci présente une tendance à la synchronisation chez les

larves ayant eu la possibilité d'entretenir des contacts corporels étroits avec leurs congénères, comme le montre YOUDEOWEI (1967) chez *D. intermedius*.

A leur émergence, les jeunes adultes présentent des téguments mous et une pigmentation pâle. En quelques heures, l'insecte durcit ses téguments et sa coloration prend son aspect définitif, susceptible cependant de se mélaniser encore avec l'âge (les adultes de plus de 10-12 jours sont plus sombres que les jeunes imagos). Les insectes restent groupés encore quelque temps (jusqu'à 3-4 jours). Or, le développement des muscles alaires, étudié chez *D. intermedius* par EDWARDS (1969a) s'effectue en grande partie au cours du 5<sup>e</sup> stade larvaire, mais ne s'achève qu'au cours des 2-3 premiers jours de la vie imaginale : ils cessent alors de présenter une apparence ondulée, sans doute en raison du durcissement des téguments imaginaires, et de nouveaux myofilaments se différencient ; les fibrilles s'épaississent et la striation devient visible après 3 jours. Le vol est alors possible. WIGGLESWORTH (1956) a d'ailleurs montré, chez *Rhodnius*, que l'apparition de la contractilité des muscles sternaux coïncidait avec le développement de la striation des fibrilles.

YOUDEOWEI (1966, 67, 68, 69) étudie, chez *D. intermedius*, les facteurs régissant l'agrégation des insectes, et sa rupture. La formation d'agrégats est sous la dépendance de stimuli optiques - la perception visuelle des congénères favorise l'agrégation - et thermiques, le groupement ne se réalisant que dans des conditions particulières de température : en l'absence de gradient thermique, des agrégations se forment en dessous de 30°C, mais au-dessus de cette température, les insectes commencent à se disperser et à 43°C ils ne forment plus d'agrégats. Si les agrégats peuvent être rompus par l'élévation de température, des modifications hygrométriques ne sont pas sans conséquence sur le comportement de l'insecte qui présente :

- une tendance à l'agrégation en atmosphère sèche, marquée chez tous les stades excepté les larves L1) qui est inversée dès que les insectes sont exposés pendant une durée prolongée à la dessiccation. Ils recherchent alors les hygrométries élevées et s'agglomèrent dans ces nouvelles conditions.
- une réduction de dispersion très nette au contact d'un substrat mouillé suivie d'une activité motrice intense, ou, au contraire, une réaction d'agrégation et d'immobilité au contact d'un substrat sec.

## 1.2. L'envol

Lorsque les jeunes imagos posséderont des muscles aptes au vol, ils devront recevoir du milieu des stimuli susceptibles de rompre leurs agrégats. Dans la nature, nous avons observé que ceci ne se produisait qu'à deux moments bien particuliers du nyctémère, pour des raisons qu'expliquent bien les travaux de YOUDEOWEI :

- lorsque la température s'élève rapidement, et de manière importante, soit en savane, dans la matinée, 2 à 3 heures après le lever du jour, et en forêt plus tardivement, en fin de matinée ou début d'après-midi, les insectes quittent les graines tombées au sol, sur lesquelles ils formaient jusque-là des groupements serrés, et présentent une activité motrice intense ; ils grimpent sur les touffes d'herbes, les buissons bas, les troncs d'arbres ; une élévation de quelques dizaines de centi-

mètres au-dessus du sol les plonge dans une ambiance thermique plus fraîche et un peu plus sèche ; leur activité motrice diminue ; des groupes se forment, parfois de denses agrégats, marbrant de plaques vermillon les contreforts des fromagers, en forêt, ou tachant de rouge les jeunes touffes de graminées, en savane. Les imagos, rarement présents dans ces agrégats, sont des individus en copulation, ou des femelles ayant l'abdomen distendu par des œufs.

— à la tombée du jour, la chute de température entraîne généralement (excepté dans les régions et pendant la période où souffle l'Harmattan) un important dépôt de rosée, qui détrempe le sol et les plantes basses de la savane, mais ne se fait pas sentir sous le couvert de la forêt. Ce phénomène représente l'un des stimuli, mis en évidence au laboratoire par YOUDEOWEI (substrat mouillé), susceptible de disperser les agrégats de *Dysdercus*. Sur le terrain, on observe alors une forte activité des insectes au sol ou sur les plantes basses. C'est en fin d'après-midi que BALLARD et EVANS (1928) observent l'envol migratoire de *D. sidae*. C'est au crépuscule et dans les premières heures de la nuit que sont capturés la plupart des *Dysdercus* au piège lumineux (voir ci-dessous).

Il est donc probable que les jeunes adultes, groupés pendant les premières heures de la vie imaginale, au cours desquelles s'achève le développement des muscles alaires, se dispersent à la faveur des conditions microclimatiques s'installant à la tombée de la nuit, et s'envolent alors. Il est d'ailleurs rare d'observer des *Dysdercus* en vol au cours de la journée, sur le terrain.

Au laboratoire, des envols spontanés se produisent régulièrement dans les cages d'élevage, lorsque la température s'élève fortement au milieu de la journée. Les jeunes imagos déploient une activité motrice intense et, dans les conditions climatiques régnant dans les cages (forte hygrométrie, sol humide), effectuent de nombreux envols. Nous avons cependant constaté que, dans un terrarium ouvert, dont les insectes, entourés d'une barrière d'eau, pouvaient à tout moment s'échapper en volant, les envols se produisaient essentiellement la nuit ; notons que les punaises disposaient d'un plus grand choix de conditions climatiques (sol humide, sol sec, abris, branchettes surélevées). Il n'est donc pas exclu que des envols migratoires puissent avoir lieu le jour dans la nature ; il est pourtant plus probable qu'ils soient essentiellement nocturnes, comme nous allons le voir plus loin.

### 1.3. Discussion

La période au cours de laquelle les insectes sont capables de voler se situe donc immédiatement après les premières heures de la vie imaginale. Au cours de cette phase ténérale, à laquelle correspond un comportement grégaire particulier, les imagos achèvent de subir les transformations anatomiques indispensables à l'exécution des vols. Ceux-ci prendront fin lors de la découverte de nouveaux sites de reproduction, par l'histolyse des muscles alaires accompagnée, chez les femelles, de la maturation des ovocytes.

Le vol migratoire joue un rôle essentiel dans l'écologie de l'espèce, dont il assure la dispersion au moment où les individus qui la composent sont le plus

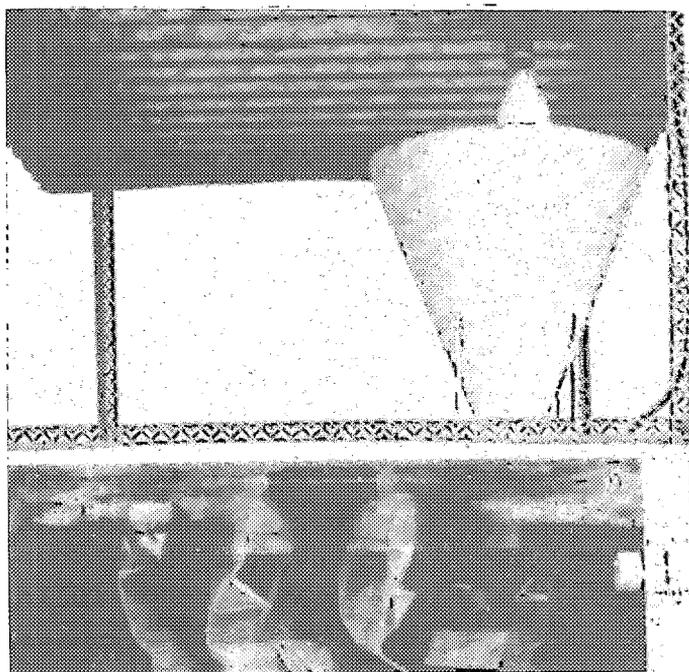


Fig. 37 – Piège lumineux Jermy modifié pour sélectionner les captures heure par heure.  
En haut, situation au Foro-Foro ; en bas, détail du système de récolte et de fractionnement des captures.

aptes à coloniser activement des milieux encore non exploités, grâce à leur potentiel reproducteur intact.

## 2. LES VOLS MIGRATOIRES

### 2.1. Influence de la température et de l'hygrométrie

#### *Technique d'observation*

Afin de pouvoir comprendre quels facteurs climatiques régissaient l'activité de vol des *Dysdercus*, sur le terrain, nous avons procédé à une expérimentation particulière, au Foro-Foro.

D'octobre 1971 à avril 1972, le piège de cette station a été remplacé par un piège modifié de façon à pouvoir sélectionner les prises heure par heure. Nous nous sommes inspiré du travail de SIDDORN & BROWN (1971) mais le mécanisme de notre appareil était totalement différent\* (Fig. 37). Comme précédemment, le piège était mis en route deux nuits par semaine, de 18.30 à 06.30 heures. La lampe Philips HPL 125, et l'entonnoir collecteur sont les mêmes que ceux utilisés pour les autres pièges. Mais la lampe reste allumée 50 minutes toutes les heures ; une extinction de 10 minutes permet d'assurer la dispersion de l'essaim qui ne manque pas de se former autour de la source lumineuse et fausserait les résultats (SIDDORN & BROWN, 1971). Toutes les heures, le sac plastique où s'accumulent les captures, tuées par des plaquettes insecticides Vapona, est changé automatiquement. A la fin de la nuit, on dispose donc de douze sacs représentant chacun près d'une heure de piégeage.

#### *Les résultats*

Les résultats portent sur les captures effectuées au cours de quatre phases migratoires bien distinctes, observées en 1971-72, qui se sont déroulées au cours des périodes suivantes :

- phase I : octobre-novembre 1971 ; 9 nuits de piégeage ; n = 310 insectes ;
- phase II : décembre 1971-janvier 1972 ; 9 nuits de piégeage ; n = 54 insectes ;
- phase III : mars 1972 ; 7 nuits de piégeage ; n = 420 insectes ;
- phase IV : mars-avril 1972 ; 6 nuits de piégeage ; n = 1001 insectes.

Les captures ont été sommées, heure par heure, pour l'ensemble des nuits de piégeage d'une même phase migratoire (Fig. 38).

Chacune des phases migratoires présente un aspect phénologique distinct. Au cours de la phase I, les insectes sont capturés essentiellement au début de la nuit (plus de 50% des captures pendant la première heure ; aucune capture après 02.30 heures) alors qu'au cours de la phase III, les insectes migrants sont capturés

---

\* C'est à M. CHEFSON, O.R.S.T.O.M., que nous sommes redevables de la construction et de la mise au point de l'appareil. Qu'il en soit vivement remercié ici.

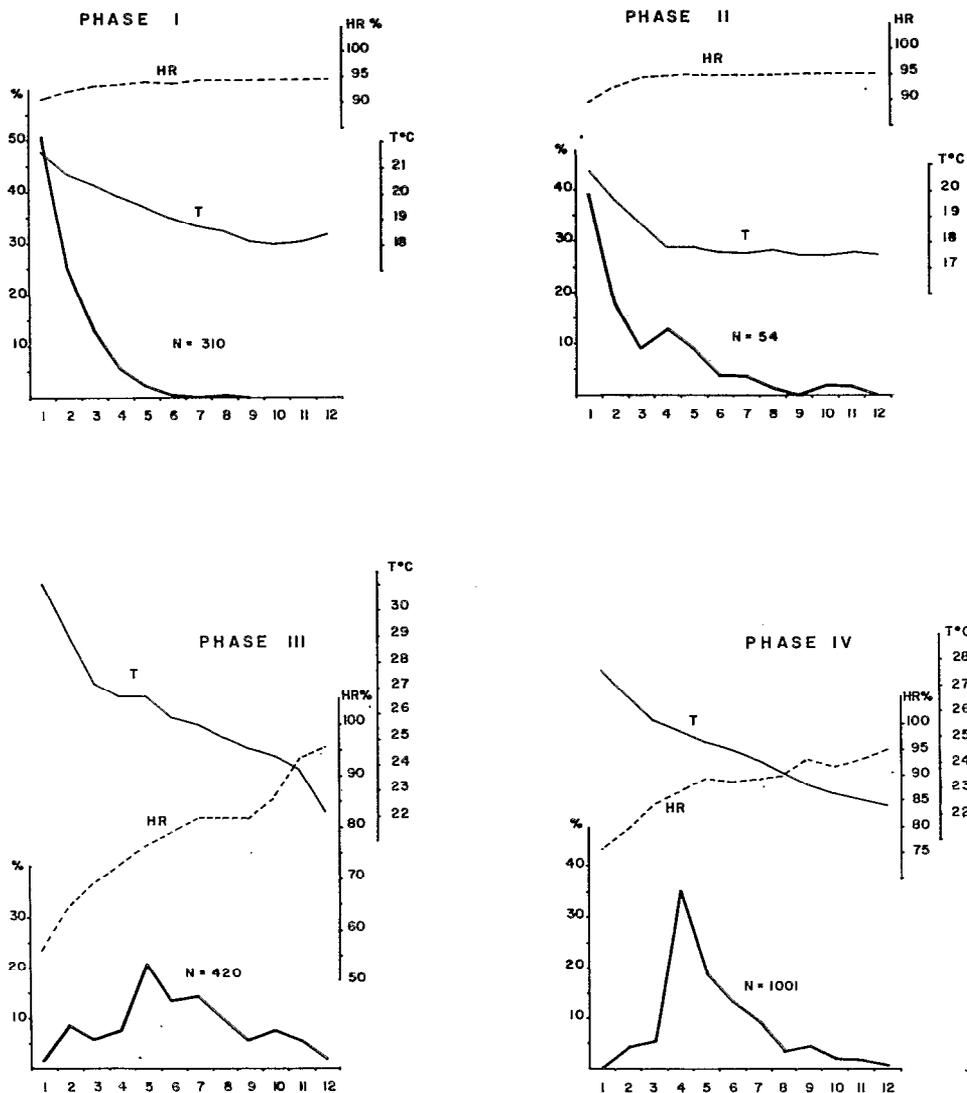


Fig. 38 — Horaires de l'activité migratoire nocturne de *D. voelkeri* au Foro-Foro.

En abscisse, les intervalles horaires, numérotés de 1 à 12 (18.30-19.30 : 1 ; 19.30-20.30 : 2 ; etc.

En ordonnées :

- courbe en trait gras : % des captures effectuées au cours des différents intervalles ;
- courbe en trait fin : température observée en °C ;
- courbe en tireté : humidité relative observée en %.

Les résultats portent sur quatre phases migratoires ; pour chacune d'elles, l'effectif des captures est donné (N).

beaucoup plus tard (maximum des captures entre 22.30 et 23.30 heures) et plus longtemps (2 % encore après 05.30 heures). Les deux autres phases présentent des aspects intermédiaires.

Nous avons également représenté dans la Figure 38, parallèlement à l'évolution de l'activité nocturne des *Dysdercus* migrants, les fluctuations de la température et de l'hygrométrie mesurées sous abri (moyenne heure par heure pour l'ensemble des nuits de piégeage d'une même phase migratoire ; l'abri météorologique et le piège lumineux sont situés à quelques mètres l'un de l'autre). Aux quatre périodes de vol migratoire correspondent quatre types de climat nocturne bien différents :

— phase I : hygrométrie saturante dès la tombée de la nuit ; température décroissant régulièrement de 21° 5 (19.00 h) à 17° 8 (04.00 h) puis montant légèrement jusqu'à 18° 4 (06.00 h) ;

— phase II : hygrométrie saturante dès la tombée de la nuit ; température décroissant rapidement de 20° 7 (19.00 h) à 17° 8 (22.00 h) et se maintenant ensuite entre 17° 5 et 17° 7 jusqu'au lever du jour ;

— phase III : hygrométrie très faible au crépuscule (56 % à 19.00 h) croissant régulièrement jusqu'à 82 % (01.00 h), se maintenant en plateau à cette valeur jusqu'à 03.00 h, puis se rapprochant rapidement de la saturation à la fin de la nuit ; température décroissant régulièrement, mais plus rapidement pendant les premières heures de la nuit, de 31° (19.00 h) à 22° 1 (06.00 h) ;

— phase IV : hygrométrie croissant régulièrement de 76 % (19.00 h) à la saturation (06.00 h) ; température décroissant régulièrement au cours de la nuit depuis 27° 6 (19.00 h) jusqu'à 22° 4 (06.00 h).

Seules donc les phases migratoires I et II se sont déroulées dans des conditions hygrométriques constantes. La phase II présentant des effectifs réduits, c'est sur la phase I que nous avons recherché l'existence d'une corrélation entre le nombre d'insectes capturés et la température. Le calcul du coefficient de corrélation donne la valeur de  $r = + 0,98$ , significatif à moins de 0,01. Cette corrélation positive, totalement significative, montre donc que pour une hygrométrie constante, et dans les limites de température considérées (17° 5 - 21° 5), l'intensité des vols migratoires dépend étroitement des conditions thermiques. La droite de régression, dont la pente, calculée, a la valeur + 0,7, possède l'équation suivante :

$$y = 0,7 x - 12,68$$

soit encore, pour la courbe exponentielle correspondante, l'équation :

$$y = e^{0,7 x - 12,68}$$

L'examen de la courbe permet de déterminer une température minimum (environ 17° 5) au-dessous de laquelle aucune activité de vol n'a lieu. Cette corrélation explique l'aspect décroissant de tout (phases I et II) ou partie (phases III et IV) des courbes d'activité nocturne, mais ne permet pas d'interpréter les périodes où l'intensité des captures augmente quand la température diminue (début de nuit des phases III et IV). Au cours de ces périodes - nous l'avons vu - la température est élevée et l'hygrométrie baisse à la tombée de la nuit. Il est impossible, au vu des seules données de piégeage, de dissocier les rôles possibles des deux facteurs climatiques, et les calculs de corrélation donnent des valeurs de  $r$  non significatives.

Mais on sait (PERTTUNEN & HAYRINEN, 1969 a, b) que chez certains Scolytidae, le pouvoir d'envol diminue progressivement lorsque la température s'élève au-dessus d'un certain seuil ; l'envol est même totalement inhibé pour certaines valeurs élevées de température (40°C et 45°C chez les deux espèces étudiées). Bien que ceci reste à démontrer chez *D. voelkeri*, et qu'aucune étude n'ait été réalisée, à notre connaissance, sur cet aspect du vol migratoire des Hétéroptères, il est possible que la température cesse d'être un facteur favorable au vol du Pyrrhocoride, au-dessus d'un seuil de 25 à 27°C (zone d'inflexion des courbes de captures lors des phases III et IV) ; au delà de 32°C, l'envol ne serait plus possible. Nous avons réuni sur la Figure 39 l'ensemble des courbes de captures de *D. voelkeri* en fonction des températures moyennes de chaque heure de piégeage, lors des phases I, III et IV. Nous avons tenté de tracer la courbe résultante de l'ensemble des captures, mais son tracé est imprécis et il est certain, comme nous l'avons vu plus haut, que les diverses populations migrantes ne sont pas identiques. De plus, on sait (JOHNSON, 1969) que certains insectes sont susceptibles de s'adapter à des conditions climatiques changeantes. Les insectes des phases I et III, présentant un seuil thermique minimum d'activité différent, en sont peut-être un exemple.

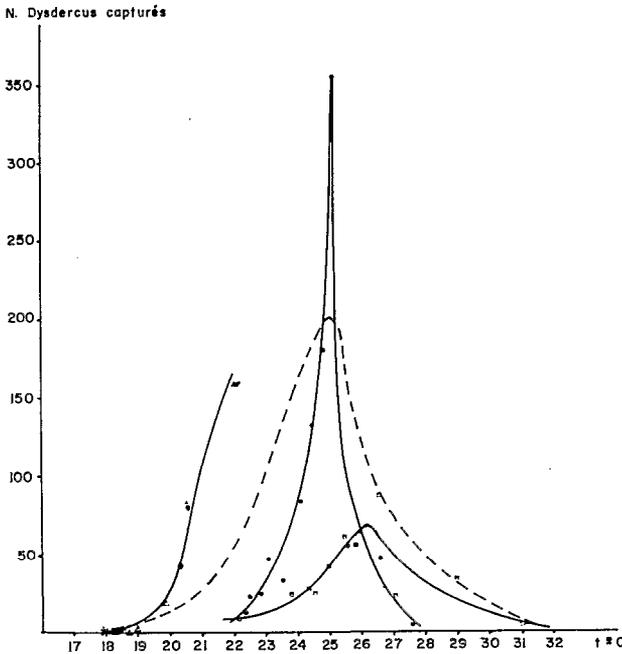


Fig. 39 – Influence de la température nocturne sur le *D. voelkeri* au piège lumineux.

En abscisse, les températures ; en ordonnée, les effectifs de captures.

Courbes en traits pleins :

– triangles : phase migratoire I

– carrés : phase migratoire II

– points : phase migratoire III.

Courbe en tireté : résultante théorique des trois courbes observées.

Mais température élevée et hygrométrie basse sont deux facteurs indissociables au cours de ces phases migratoires. Nous avons vu plus haut le rôle inhibiteur des faibles humidités relatives sur l'activité motrice des larves et des adultes de *Dysdercus*. Sur la figure 38, nous constatons que les vols débutent plus tardivement lorsque l'hygrométrie est faible au cours des premières heures de la nuit. Les phases migratoires III et IV prennent place au cours de la fin de la saison sèche océanique, puis de l'intersaison. Au cours de ces périodes, la rosée est déposée en abondance, mais longtemps après le crépuscule. Nous pouvons donc expliquer, en partie tout au moins, l'envol tardif des *Dysdercus* migrants en invoquant à nouveau les observations de YOUDEOWEI (1967). Les basses hygrométries joueraient aussi un rôle inhibiteur indirect, par l'intermédiaire du retard de l'apparition de la rosée, sur l'envol des migrants.

Si les courbes des captures des phases III et IV (Fig. 38) montrent qu'à cette période de l'année les vols sont réellement effectués pendant la nuit, il est logique de se demander, au vu des courbes de capture des phases I et II, si les vols n'ont pas commencé plus tôt, avant la tombée de la nuit, puisque le maximum des captures observées au piège lumineux, qui n'est évidemment attractif que de nuit, se situe dans l'heure qui suit la fin du jour. Les observations effectuées tant en élevage que sur le terrain, et relatées brièvement ci-dessus laissent supposer que *D. voelkeri* vole peu pendant le jour ; mais il est regrettable que nous n'ayons pu disposer de pièges à suction pour comparer les résultats obtenus par cette technique à ceux du piège lumineux, comme l'ont fait KEHAT & WYNDHAM (1973). *Nysius vinitor*, étudié par ces auteurs, effectue cependant ses vols massifs uniquement pendant les nuits où la température, à 21 h, est supérieure à 19°C.

Nos résultats sont à rapprocher des rares observations effectuées dans ce sens en milieu tropical, compte non tenu des insectes hématophages. En Uganda, NEW & HADDOW (1973) observent que les captures des Mantispidae ont essentiellement lieu au cours de la première moitié de la nuit, avec un pic marqué entre 20 et 21 h. Mais les courbes obtenues sont la sommation des captures d'une année et les auteurs ne peuvent donc préciser les conditions climatiques des vols. Chez *Diplonychus nepoides* (Belostomatidae), capturé au Foro-Foro, à la lumière, DUVIARD (1974) montre que le vol est très directement fonction de la température nocturne, les captures décroissant avec sa diminution au cours des premières heures de la nuit ; le seuil d'activité semble se situer, pour cette espèce, aux alentours de 18°C, comme nous l'observons ici chez *D. voelkeri*. Cette valeur est fort proche de celle (19°C) attribuée par KEHAT & WYNDHAM (1973) comme limite inférieure d'activité pour la punaise *Nysius vinitor* en Australie. Remarquons également que chez les Miridae du Cacaoyer, LESTON (1973) estime que le seuil d'activité de *Salberghella singularis*, présentant des vols nocturnes, est probablement inférieur à celui trouvé pour *Distantiella theobromae*, dont l'activité de vol, essentiellement diurne, cesse si la température est inférieure à 22°C. Chez les Sphingidae, étudiés par BOWDEN (1964) au Ghana, les seuils minima d'activité ont pu être évalués à 17°C pour *Hippotion celerio*, et à 10°C pour trois autres espèces ; mais on sait que ces gros Lépidoptères sont capables d'élever leur température corporelle en faisant vibrer très rapidement leurs puissants muscles alaires avant l'envol, et qu'ils possèdent

une véritable fourrure isolante qui leur permet de conserver une température interne bien supérieure à la température ambiante.

## 2.2. Durée des vols

Si les conditions thermiques et hygrométriques semblent avoir une influence décisive sur les vols nocturnes de *D. voelkeri*, les questions relatives à la durée et à l'orientation du vol restent sans réponse précise.

En ce qui concerne la durée, les résultats des piégeages lumineux donnent des informations indirectes. Au cours des quatre phases observées, 50 % au moins des insectes sont capturés en 1 à 4 heures consécutives de piégeage, 80 % l'étant en 3 à 8 heures (Tableau XXIII).

**Tableau XXIII**  
Évolution du nombre de captures (en % des captures totales)  
en fonction de la durée du piégeage

Phase migratoire observée	Nombre d'heures consécutives de piégeage							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Phase I . . .	50,9	77	90,5					
Phase II . . .	38,8	57,3	66,5	89,4				
Phase III . . .	20,9	34,2	48,7	58,4	64,8	70,6	75,8	83,8
Phase IV . . .	35,5	55,5	68,5	76,8	82,2			

Ceci n'est guère qu'une indication sur le comportement général de l'espèce et ne permet pas d'affirmer que chaque individu vole plus longtemps au cours des nuits chaudes qu'au cours des nuits fraîches. On peut seulement le supposer. L'ensemble des insectes présente une activité de vol de plus longue durée si les nuits sont chaudes (voir les températures à la figure 38), mais, même au cours des nuits fraîches, l'activité de vol se poursuit au moins pendant trois heures consécutives. Certes, ces observations de terrain sont bien éloignées des vols de plus de 25 heures d'affilée observés au laboratoire sur des *D. intermedius* suspendus par le thorax dans un couloir ventilé (JOHNSON, communication personnelle) mais se rapprochent beaucoup de celles effectuées au Soudan par SCHAEFFER (1972) qui observe que la durée moyenne des vols nocturnes d'insectes suivis par radar dans des conditions parfaitement naturelles est de trois heures.

## 2.3. Vitesse et orientation du vol ; problème de la «couche limite»

Si BALLARD & EVANS (1928) donnent quelques indications sur l'orientation du vol des mâles, spirale et dirigé vers le ciel, et des femelles, rectiligne et plus ou moins horizontal, au moment de l'envol migratoire chez *D. sidae*, aucune observation directe ne vient compléter ces observations. Cependant, une orientation à l'envol ne présente qu'une importance tout à fait secondaire, comme nous allons le voir.

En réalité, le problème essentiel, pour l'insecte migrant à vol nocturne, qui ne peut constamment disposer de repères topographiques pour orienter sa migration, consiste à échapper à sa «couche limite» (boundary layer) définie par TAYLOR (1974) comme l'altitude, au-dessus du sol, à laquelle la vitesse du vent devient égale à celle du vol de l'insecte. Au-dessous de cette surface virtuelle, parallèle au sol, les insectes sont maîtres de leur direction ; au-dessus d'elle, la direction du déplacement, sinon celle dans laquelle vole l'insecte, est celle du vent, qui devient le véhicule principal de la migration.

Nous avons tenté d'évaluer la vitesse de vol de *D. voelkeri* au laboratoire. Les insectes étaient projetés en l'air, la nuit, à l'une des extrémités d'une salle fermée de l'insectarium. A l'autre extrémité, derrière une porte vitrée, une lampe était allumée. Lorsque l'insecte acceptait de voler vers la lumière, le temps mis pour parcourir la distance du lieu de lâcher à la porte vitrée, soit 5 mètres, était mesurée à l'aide d'un chronomètre. Les résultats présentés ci-dessous (Tableau XXIV) doivent être acceptés avec beaucoup de prudence, car ils ne portent que sur quelques individus et ont été obtenus avec difficulté.

Tableau XXIV

Vitesse de vol de *D. voelkeri* mesurée en air calme sur une distance de 5 mètres  
Température :  $\pm 27^\circ$  ; humidité relative : 85 %

		temps observé secondes et 1/10e	vitesse m/s	vitesse moyenne m/s      Km/h	
Mâles	1	2,0	2,5	3,1	11
	2	1,5	3,3		
	3	1,7	2,9		
	4	1,5	3,3		
	5	1,3	3,8		
Femelles	1	1,5	3,3	3,4	12
	2	1,3	3,8		
	3	1,5	3,3		
	4	1,1	4,5		
	5	2,1	2,4		

Ces résultats semblent, sinon très fiables, du moins vraisemblables. Ils sont proches de ceux observés par LESTON (1973) qui donne pour le Miridae *Distantiella theobromae* une vitesse moyenne de vol de  $3,1 \pm 0,5$  m/s à  $23^\circ\text{C}$ , et s'inscrivent sans discordance dans les observations de LEWIS & TAYLOR (1967) sur les relations existant entre la vitesse du vol d'un insecte et sa «surface» (envergure x longueur, en  $\text{mm}^2$ ). Pour *D. voelkeri*, cette «surface» varie, des plus petits mâles ( $l = 13,1$  mm ;  $e = 25$  mm) aux plus grandes femelles ( $l = 16,6$  mm ;  $e = 26,6$  mm) entre  $328 \text{ mm}^2$  et  $441 \text{ mm}^2$ . D'après le Tableau donné par ces auteurs, *D. voelkeri* serait un voilier moyennement rapide parmi les insectes de «surface» comparable. Ces résultats s'accordent

également avec les observations par radar effectuées par SCHAEFFER (1972) qui trouve une vitesse moyenne de 3,5 m/s, soit 12 km/h pour l'ensemble des insectes à vols nocturnes détectés par cette technique.

Or, aux périodes de l'année où les *Dysdercus* effectuent leurs vols, les vitesses de vent enregistrées à 2 mètres au-dessus du sol, au Foro-Foro, montrent qu'entre 17 h et 03 à 04 h, le temps est généralement calme. Les insectes peuvent donc se déplacer dans toutes les directions à proximité du sol sans être gênés par le vent. Cependant, l'existence d'un vent vif (low level jet stream) dont le courant se situe, au début de la nuit, aux environs de 150 m d'altitude au-dessus du sol, est attestée par les mesures de ballons-sondes et semble constante en zone tropicale (SCHAEFFER, 1972 ; LEROUX, 1972). La couche limite pour *D. voelkeri* (vents de vitesse supérieure ou égale à 3,1 m/s) se situerait alors entre 30 et 80 mètres au-dessus du sol, en fonction de la vitesse maximum du «low level jet stream» (SCHAEFFER, 1972, observe pour ce vent, une vitesse de 10 m/s).

Dans les conditions topographiques du Foro-Foro, par exemple (voir Fig. 3), un insecte quittant une forêt semi-décidue de plateau, ou une savane de haut de pente en vol horizontal, se trouverait, après quelques centaines de mètres de vol, à plusieurs dizaines de mètres au-dessus du sol, et pourrait déjà rencontrer sa couche limite. De plus, la convection thermique, dans la basse atmosphère des Tropiques, doit toujours être présente à l'esprit ; LEROUX (1972), citant FLOHN (sans date) et HAMILTON & ARCHBOLD (1945) écrit : «l'activité convectrice est la plus forte à 300-600 km au sud du F.I.T. Des calculs effectués au Nigeria révèlent des ascendances moyennes horaires de l'ordre de 3 miles (5 km/h) et des vitesses instantanées de 15 à 20 miles par heure (25 à 34 km/h)».

Ainsi, le jeu de l'activité convectrice peut suffire à transporter des *Dysdercus* migrants au-dessus de leur «couche limite» et les placer dans la zone du «low level jet stream». Ce qu'ils deviennent alors sera étudié ultérieurement.

## 2.4. Variations saisonnières de l'activité de vol

### *Les données du piégeage lumineux*

L'utilisation régulière d'un piège lumineux pendant deux ans (septembre 1970 - septembre 1972) au Foro-Foro a permis de suivre l'activité de vol de *D. voelkeri* au cours des cycles saisonniers (Fig. 40).

L'activité migratoire n'est pas continue tout au long de l'année. Nous pouvons distinguer deux grandes périodes :

- une période (mai-octobre) pendant laquelle les captures de *D. voelkeri* à la lumière sont excessivement rares ;
- une période (octobre à mai) pendant laquelle des vagues successives de captures peuvent être observées selon le déroulement suivant :
  - 1ère phase de vols migratoires ; elle débute brutalement à la mi-octobre ; les insectes appartiennent en grande majorité à la forme de coloration jaune ;
  - 2ème phase de vols migratoires ; plus étalée dans le temps, elle dure de novembre à janvier. Les insectes migrants appartiennent essentiellement

à la forme de coloration rouge ; les captures sont moins abondantes qu'au cours de la première phase migratoire ;

- 3ème phase de vols migratoires ; elle est plus éparpillée (mars à mai) et on peut y distinguer plusieurs pics, plus ou moins fusionnés. C'est à cette période que les captures atteignent à nouveau des effectifs au moins aussi élevés qu'au cours de la première phase migratoire. Les insectes sont représentés par une proportion décroissante d'individus de la forme rouge, et par un nombre grandissant d'individus de la forme orange.

### *Rôle des facteurs biotiques*

L'examen des courbes de captures (Fig. 40) et des courbes de captures cumulées établies pour chacune des deux périodes allant de septembre à août (Fig. 41) fait apparaître une série de paliers entre chaque période migratoire intense, chaque palier correspondant à l'arrêt, plus ou moins prolongé, de la production d'insectes adultes capables de migrer.

Au Foro-Foro, après le mois de juin, nous n'avons pu retrouver de *D. voelkeri* sur le terrain, que ce soit par l'utilisation régulière de pièges à graines dans les habitats connus, ou par les recherches systématiques effectuées tant en savane qu'en forêt. PIERRARD (1972), en Centre Afrique, et dans un milieu assez comparable à celui du Foro-Foro, disposant d'importants moyens d'investigation, ne parvient pas non plus à retrouver les insectes. Aucune plante-hôte ne dissémine de graines à cette période de l'année en Côte d'Ivoire, et les insectes, s'ils étaient présents, se trouveraient alors sans aucune alimentation.

Même si l'abaissement de la température moyenne au cours de cette période de l'année peut entraîner un allongement de la durée des stades larvaires et de l'ensemble de la vie de l'insecte (PEARSON, 1958), le passage de quatre à cinq mois de saison pluvieuse ou humide ne peut s'expliquer par une telle survie d'insectes privés d'alimentation.

Par ailleurs, comme l'a bien montré GALICHET (1956), les pluies sont un facteur important de mortalité chez les insectes qui vivent au sol : les violentes précipitations tropicales noient les colonies ou les individus qui y sont soumis. Les fortes hygrométries observées alors déclenchent, de plus, des maladies cryptogamiques. Celles-ci interdisent l'élevage de l'insecte dans les conditions climatiques naturelles, comme nous avons pu l'observer à Adiopodoumé.

Le déclenchement brutal de la première phase migratoire et sa faible durée dans le temps expliquent très certainement la dépression de novembre ; au cours de cette période, les imagos, qui se sont reproduits de manière assez synchrone après la migration, meurent ; l'espèce n'est plus représentée que par des larves. Il n'y a plus d'insectes en état de migrer.

L'examen systématique de *D. voelkeri* capturés dans les pièges à graines au cours de la période 1971-1972 fait apparaître l'importance saisonnière du parasitisme. *D. voelkeri* est la proie de plusieurs espèces de Tachinides qui sévissent essentiellement dans les populations fixées d'octobre-novembre (en savane et en cotonneraie) puis seulement de mars à mai (savane et forêt semi-décidue). Les mâles parasités sont plus fréquents dans les captures que les

Histogramme: nombre de captures/15 jours  
 Courbe: nombre de captures/mois en  $\text{Log}(n+1)$

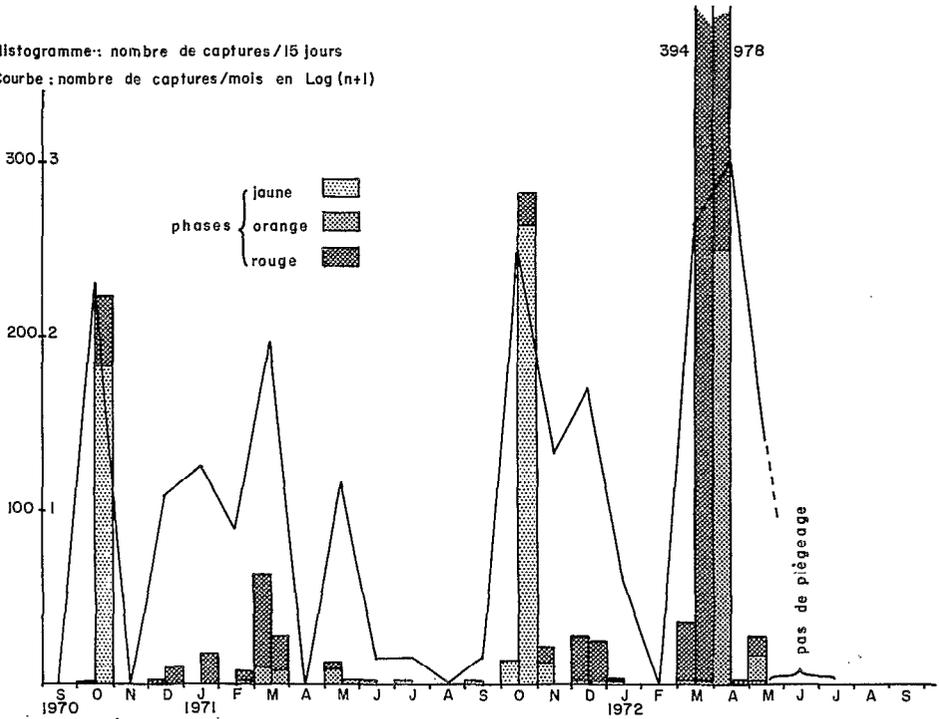


Fig. 40 - Captures de *D. voelkeri* au piège lumineux du Foro-Foro. Les histogrammes représentent le nombre de captures par quinze jours (1-15 et 16-31 de chaque mois). La courbe représente ces mêmes données, à l'échelle du mois, après transformation logarithmique ( $\text{L}(n+1)$ ). Les trois formes de coloration observées ont été représentées seulement dans l'histogramme.

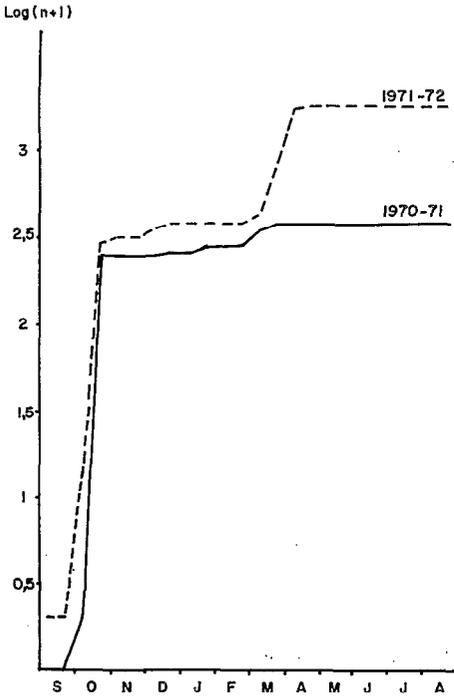


Fig. 41 - Captures cumulées en  $\text{Log}(n+1)$ , de *Dysdercus voelkeri* au piège lumineux au cours des deux années phénologiques (septembre à août).

femelles, mais peut-être s'agit-il d'une sélection qui défavorise très rapidement les femelles en les tuant ? Le taux de parasitisme atteint 20 à 30 % des insectes et ces observations concordent avec celles de GALICHET (1956) en basse Côte d'Ivoire. De mars à mai, les insectes sont de plus parasités par un Nématode indéterminé, déjà signalé par PIERRARD (1965 et suivantes) en République Centre Africaine, et présent chez 10 % des femelles, 17 % des mâles, au Foro-Foro. La baisse de production d'adultes précédant la seconde puis la dernière phase migratoire peut donc être en bonne partie expliquée par le jeu des endoparasites. Sur les populations nombreuses de *Dysdercus* s'établissent également des Réduviides prédateurs mimétiques (*Phonoctonus* spp surtout), mais nous n'avons pas pu évaluer leur influence avec précision (Voir STRIDE, 1956, a, b ; GALICHET, 1956).

Cependant, l'absence totale de parasitisme au cours des mois de décembre à mars nous oblige à considérer que d'autres facteurs sont alors responsables des fluctuations du nombre d'insectes migrants.

### Rôle des facteurs climatiques

Les deux grandes périodes de la phénologie migratoire de *D. voelkeri*, mises en évidence au Foro-Foro correspondent en fait à une division climatique très nette de l'année en ce qui concerne la durée d'insolation et la valeur de la température moyenne :

- de juin à octobre, l'ensoleillement quotidien moyen tombe en dessous de 5 h 30/jour et la température maximum moyenne est inférieure à 30°C ;
- d'octobre à juin, l'ensoleillement quotidien moyen est toujours supérieur à 5 h 30/jour et la température maximum moyenne est supérieure à 30°C.

On sait, depuis les travaux de LE BERRE (1947 et suivantes), le rôle déterminant du rayonnement solaire direct sur le pouvoir d'envol des insectes, même si leur activité de vol est crupusculaire. La température maximum, corollaire de l'insolation, joue également un rôle important : l'activité de vol nocturne des insectes semble dépendre de la température maximum du jour précédent (SOUTHWOOD, 1960).

Il semble bien que l'un ou l'autre facteur (Fig. 42) soit responsable du pouvoir d'envol de *D. voelkeri*. C'est, en effet, uniquement au moment où l'insolation s'élève au-dessus de la valeur de 5 h 30/jour, et la température maximum moyenne au-dessus de 30°C que débute la période des vols migratoires qui se poursuit aussi longtemps que ces deux facteurs se maintiennent au-dessus de ces seuils. Lorsque l'insolation et température maximum moyenne retombent en dessous de ces valeurs critiques, les vols migratoires ne sont plus observés.

Cependant, à l'intérieur de la période d'octobre à mai, où le niveau d'ensoleillement est toujours largement suffisant pour permettre les vols migratoires, les limitations dues aux facteurs biotiques ne peuvent expliquer toutes les fluctuations observées et, en particulier, la seconde phase dépressive. Celle-ci survient au cœur de la saison sèche, et nous avons pu la relier à la présence de l'Harmattan, vent desséchant de secteur nord-est, dont l'importance au Foro-Foro, varie beaucoup d'une année à l'autre ; ses conséquences écologiques, encore mal connues, se

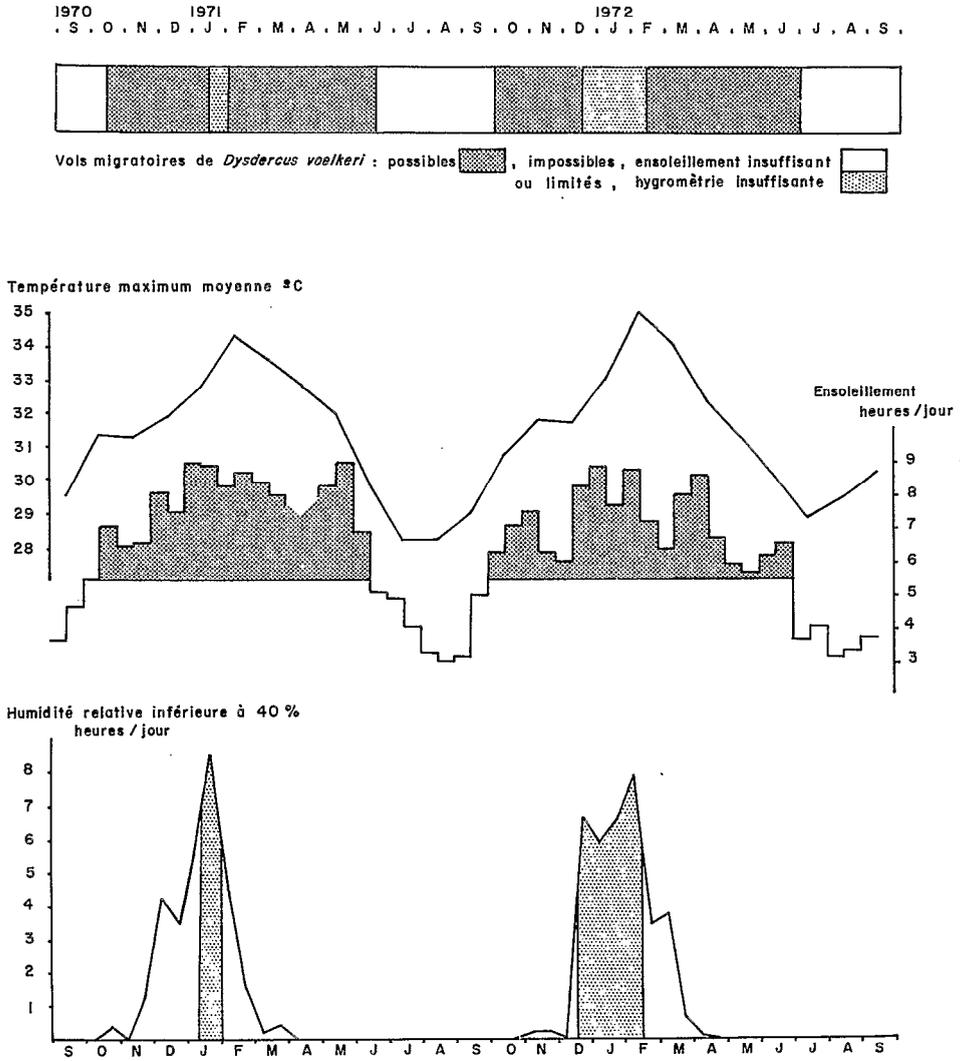


Fig. 42 – Facteurs climatiques influençant les migrations annuelles de *D. voelkeri* au Foro-Foro.

L'ensoleillement (au centre de la figure) varie du simple au triple au cours de l'année. Au-dessus de 5 h 30 mn par jour (zone pointillée dense), il permet aux *Dysdercus* d'atteindre le niveau énergétique nécessaire à l'envol.

L'humidité relative ne descend en dessous de 40 % que pendant la saison sèche (octobre à mars). Pendant la période où l'Harmattan souffle de manière dominante, l'hygrométrie tombe en dessous de 40 % plus de 5 h 30 mn par jour (zone pointillée claire), réduisant l'activité migratoire de l'insecte.

En haut de la figure sont représentées les périodes climatiques favorables ou non aux migrations ; comparer avec la figure 39.

manifestent essentiellement par une chute brutale de l'hygrométrie. L'évaluation du déficit hydrique par la méthode de TURCK (évapo-transpiration potentielle) en rend très mal compte. Or, on connaît (MAGDE, 1965 ; YOUDEOWEI, 1967) la très grande sensibilité des *Dysdercus* à l'hygrométrie. Empiriquement, nous avons été amené à considérer la durée quotidienne pendant laquelle l'hygrométrie tombe en dessous de la valeur 40 %, ce qui caractérise, en saison sèche, le temps d'Harmattan (des valeurs hygrométriques inférieures à 20 % peuvent être observées en cas de durée prolongée de ce type de temps). Lorsque, pendant plus de 5 h 30 par jour l'hygrométrie est inférieure à 40 %, l'activité migratoire de *D. voelkeri* subit un très net fléchissement. Si la période dure peu (15 jours, en 1971), la phase dépressive dans l'activité migratoire est de courte durée ; par contre, si la période sèche est très marquée (plus de deux mois en 1972), les vols migratoires cessent totalement. Dès que la période sèche disparaît, l'activité migratoire reprend, et le nombre des captures est tel que la migration semble avoir été simplement différée.

Ce retard est, en fait, dû à deux causes très différentes, bien mises en lumière par les travaux de laboratoire de YOUDEOWEI, toutes deux d'origine éthologique : un arrêt momentané du développement larvaire, retardant la production d'adultes, et une inhibition de l'envol chez les adultes. La signification écologique de ces résultats est la suivante : en saison sèche sans Harmattan, la rosée vespérale et nocturne, qui persiste pendant les premières heures de la journée, est très abondante. Sur le sol et les végétaux mouillés, les *Dysdercus* s'égaillent. Les larves cherchent leur nourriture et les jeunes imagos actifs sont prêts à migrer. Dès que s'installe l'Harmattan, la rosée ne se forme plus le soir, parfois seulement très tard dans la nuit. Les *Dysdercus*, après quelques jours de ce climat desséchant réagissent en s'agglomérant dans les zones où l'hygrométrie est encore relativement élevée (fissures du sol, crevasses des écorces d'arbres de savane, fruits de Malvales ouverts), mais en cette période sèche sans rosée, les substrats sur lesquels ils se trouvent ne sont jamais mouillés ; aucun stimulus ne vient donc jamais briser leur tendance à l'agrégation et à l'immobilité ; les larves jeûnent et ne muent plus ; les jeunes adultes ne migrent plus, attendant des conditions plus favorables.

## 2.5. Conclusions

Au Foro-Foro, l'activité migratoire de *D. voelkeri* n'est observée, au cours de l'année, que dans des conditions climatiques particulières : ensoleillement et température maximum élevés et forte hygrométrie ; lorsque ces conditions se trouvent réalisées, et si l'insecte est en état de migrer, l'envol est sous la dépendance de l'hygrométrie, la durée du vol lui-même dépendant de la température.

Ainsi, l'activité migratoire de *D. voelkeri* paraît clairement liée à un certain type de temps bien défini : chaud, humide et ensoleillé. Or, la succession annuelle des types de temps, ou des climats saisonniers, est placée sous la dépendance des mouvements annuels de la Zone de Convergence Inter Tropicale (Z.C.I.T.), dont la structure détermine l'existence de cinq grandes zones climatiques, réparties de part et d'autre du Front Inter Tropical (F.I.T.) ; ELDIN (1971), dont nous adoptons ici la nomenclature, et surtout LEROUX (1972) en donnant de bonnes descriptions (Fig. 51).

Les vols migratoires débutent, au Foro-Foro, avec l'arrivée de la zone climatique C, lors de la descente du F.I.T. vers le sud ; ils se poursuivent pendant le passage de la zone B, et sont bloqués plus ou moins longtemps lorsque la zone A recouvre la région. Lorsque le F.I.T. remonte vers le nord, les vols reprennent avec le retour successif des zones B et C, puis disparaissent totalement lors des passages des zones D, E, et à nouveau D. Le cycle annuel se referme avec le retour de la zone C et la reprise des vols migratoires.

L'activité migratoire maximum s'observe dans les zones B et C, qui s'étalent entre 0 et 600 km (selon LEROUX, 1972), 0 et 900 km selon ELDIN (1971) au sud de la trace au sol du F.I.T. Remarquons que c'est là que s'observe l'activité convectrice la plus intense (300 à 600 km au sud du F.I.T. d'après LEROUX, 1972) et que les *Dysdercus* en vol ont alors le plus de chance d'être emportés bien au-dessus de leur «couche limite» par la convection thermique pour être livrés au jeu des courants aériens. ■

# 5

## Dynamique et géographie des migrations

### 1. LES DONNÉES DU PROBLEME

#### 1.1. La précarité des habitats

Nous avons déjà examiné l'aspect éminemment temporaire des habitats colonisés par *D. voelkeri*. Sans revenir sur les détails, nous pouvons cependant envisager cette question sous un aspect plus général ; deux types de facteurs sont responsables de l'aspect précaire des habitats de l'insecte :

- **facteurs alimentaires** : les plantes hôtes «mettent à la disposition» de l'insecte des fruits (capsules, follicules) et des graines indispensables au déroulement normal du cycle biologique de l'espèce. Cette source de nourriture n'est disponible qu'au cours d'une partie de l'année, chaque espèce ne disséminant ses graines que pendant quelques semaines à quelques mois dans une zone déterminée. De plus, les diverses plantes hôtes ne présentent pas la même phénologie annuelle dans une région donnée, et la même espèce végétale présente une phénologie qui peut varier considérablement en fonction de la latitude (nous avons observé, par exemple, des écarts de plus d'un mois, pour les dates de fructification des fromagers, *Ceiba pentandra*, entre le sud et le nord de la Côte d'Ivoire). Même si les périodes de dissémination des fruits des diverses plantes hôtes ne sont pas totalement synchrones, il ne semble

pas qu'une fois additionnées, elles puissent permettre à l'insecte de vivre une année entière dans une même région de son aire géographique.

- **facteurs climatiques** : la sensibilité des *Dysdercus* aux facteurs thermiques et hygrométriques, tant en ce qui concerne la survie des œufs et des jeunes larves qu'en ce qui a trait à l'activité des larves et des adultes, est clairement démontrée. Nous avons vu qu'en général, les conditions climatiques favorables coïncident avec les périodes pendant lesquelles l'alimentation est disponible pour l'insecte. Cependant, cette synchronisation n'est pas parfaite. En saison sèche, la migration du F.I.T. vers le sud peut, avec l'établissement de l'Harmattan, interdire de façon plus ou moins prolongée l'exploitation d'habitats de savane où la nourriture est disponible, la sécheresse et la température élevée entraînant d'abord l'arrêt de toute activité des insectes, puis la mort des œufs et des larves. A l'opposé, en zone forestière, l'arrivée de pluies précoces rend inhabitables pour *D. voelkeri* des zones encore richement pourvues de graines exploitables ; la mortalité élevée, due tant aux noyades de colonies d'insectes qu'au développement de maladies cryptogamiques, est liée à une forte pluviométrie.

Ainsi les habitats fréquentés deviennent alternativement favorables et défavorables au cours du cycle saisonnier, ou plus exactement les habitats existent puis cessent d'exister et, lorsqu'ils existent, peuvent être ou non utilisables par les insectes.

## 1.2. Les invasions saisonnières

Les auteurs ayant étudié *D. voelkeri* en Afrique occidentale ou centrale ont tous constaté que, dans une région où l'espèce était totalement absente depuis plusieurs mois, l'apparition des insectes est le plus souvent massive, brutale, réalisée en un laps de temps très court. Il est significatif que le terme d'immigration, utilisé dès 1928 par GOLDING, ait été successivement repris par les différents auteurs jusqu'aujourd'hui.

L'examen des données éparées de la littérature fait apparaître, en fait, deux types d'immigration :

- **immigration de début de saison sèche** : c'est elle qui est le plus souvent décrite car elle s'observe dans les zones de culture cotonnière, au moment où les cotonniers sont susceptibles d'héberger des populations de *Dysdercus* (PIERRARD, 1965 et suiv. à Bambari, R.C.A. ; GOLDING, 1928, à Ibadan, Nigeria ; BOWDEN, comm. personn. et 1973 à Kwadaso, Ghana ; GIBBS & LESTON, 1970, à Tafo, Ghana ; DUVIARD, 1973, au Foro-Foro, Côte d'Ivoire). Elle fait suite à une disparition totale de l'espèce pendant la saison des pluies et n'est observée que dans la partie sud de l'aire géographique de l'espèce.

- **immigration de début de saison des pluies** : plus rarement décrite, car elle ne se produit pas à une période de culture cotonnière (SAREL WHITFIELD, 1933, au Soudan ; GOLDING, 1928, à Kano, Nigeria ; DUVIARD, ci-dessous, à Ferkessedougou, Côte d'Ivoire ; ISSA KONE, comm. personn., à Bamako, Mali). Elle fait suite à une disparition de l'espèce pendant la saison sèche, et a été observée dans la partie nord de l'ère géographique de *D. voelkeri*.

Il se dessine ainsi dans l'immensité de l'aire exploitée par *D. voelkeri*, deux zones bien distinctes : l'une, méridionale (approximativement guinéenne-et subsoudanienne) où les insectes s'installent avec la saison sèche, mais dont ils disparaissent avec la saison des pluies ; l'autre, septentrionale (approximativement soudanienne), où les insectes s'installent avec la saison des pluies mais dont ils disparaissent en saison sèche.

### 1.3. Les formes de coloration

#### *Les pigments des Pyrrhocoridae*

Dès 1894, PHISALIX se penchait sur cette question et estimait que chez *Pyrrhocoris apterus*, le pigment rouge responsable de la coloration de cet insecte était proche du carotène. En 1913, SCHULZE montre que, chez *P. apterus*, il existe en fait, deux types de pigments :

— de petits grains jaune-rouge disposés dans les cellules hypodermiques (= épidermiques de la terminologie actuelle) de tout le corps donnent la couleur rouge là où elle n'est pas cachée par la mélanine cuticulaire ; ces granules ne donnent pas, avec  $H_2SO_4$ , une réaction comparable à celle du carotène ;

— de grosses masses de pigments en forme de gouttes, à répartition irrégulière, donnent, avec  $H_2SO_4$ , une réaction comparable à celle du carotène.

En 1924, HENKE montre définitivement que les petits grains intracellulaires ne sont pas du carotène. Cet auteur expérimente chez *P. apterus* et montre l'évolution ontogénique de la coloration. Celle-ci apparaît progressivement sur l'œuf, puis sur les jeunes stades larvaires. Ses expériences mettent en particulier en évidence que «le devenir rouge des animaux fraîchement éclos est accéléré par une température élevée et ralenti par une température basse». En 1924 également, PALMER & KNIGHT, étudiant les pigments responsables de la coloration rouge dans plusieurs familles d'Hémiptères, montrent que «water soluble pigments rather than pigments of the carotinoid type predominate as the cause of the red colour in phytophagous forms, and, therefore, in Hemiptera in general, in as much predaceous families are in the minority among these insects».

Dans son travail désormais classique sur la physiologie de la cuticule et de la mue chez *Rhodnius prolixus*, WIGGLESWORTH (1933) établit la parenté du pigment rouge de cette punaise avec l'acide urique et, par des coupes histologiques, met en évidence sa formation, dans les cellules épidermiques, autour des sphérules d'acide urique. Mais il faut attendre les travaux de BERRIDGE (1965) sur l'excrétion azotée chez *D. fasciatus*, pour que la nature exacte des pigments responsables de la coloration de cet insecte soit déterminée. L'acide urique est localisé dans les cellules épidermiques, et plus particulièrement dans les zones blanches dessinées à la face ventrale de l'abdomen ; les cellules épidermiques des zones rouges ne contiennent pas d'acide urique, mais un ensemble de ptérides qui en sont chimiquement proches ; l'auteur, comparant le spectre d'absorption des différentes ptérides extraites des cellules épidermiques et leurs caractéristiques de fluorescence à ceux de substances standard, identifie les pigments de *D. fasciatus* comme étant l'erythroptéride, l'isoxanthoptéride, la leucoptéride et la 2-amino-4-hydroxypte-

ridine. Enfin, HALFENBERG & STEIN (1971) montrent que les pigments rouges de *D. intermedius* sont des ptérides.

Chez les Pyrrhocoridae, la nature chimique des pigments jaune-rouge semble donc bien établie ; il s'agit de plusieurs ptérides. Les purines, comme l'acide urique, sont les précurseurs réels des ptérides chez les insectes (GILMOUR, 1965). Les ptérides les plus sombres seraient synthétisées les premières, les plus claires apparaissant ensuite par oxydation (WIGGLESWORTH, 1949). Les ptérides sont de plus particulièrement aptes à des modifications structurales dues à l'absorption de l'énergie lumineuse (GILMOUR, 1965). Comme le remarque VUILLAUME (1969), le facteur externe responsable de la biosynthèse des pigments tégumentaires est l'irradiation lumineuse sans laquelle il n'y a jamais de pigmentation, d'autres facteurs externes pouvant également entrer en ligne de jeu (température, humidité, taux de gaz carbonique, groupement). Enfin, il a été démontré, chez de nombreux Invertébrés, que la réponse au facteur déclenchant dépend d'un processus hormonal neuro-endocrinien.

Ainsi, la coloration de *Dysdercus* a pour origine son alimentation azotée et plus précisément le métabolisme des purines - ptérides. Or, on sait que ces substances sont rarement présentes dans les végétaux ou, si elles le sont, ne sont que très peu assimilables par les insectes. D'autre part, la pigmentation se différencie à la suite des mues, à des périodes où les insectes ne prennent pas de nourriture ; ceci est particulièrement net pour les larves de 1er stade qui ne s'alimentent pas et pour les jeunes adultes qui ne se nourrissent qu'après avoir effectué leur vol migratoire. Il semble donc raisonnable de penser que l'alimentation ne joue qu'un rôle très indirect dans la synthèse de ces pigments. Par contre, l'influence des facteurs climatiques (température, lumière : intensité et composition spectrale) semble indiscutable.

### *L'alternance des formes de coloration dans la nature*

Dès 1950, DELATTRE rappelle que «divers auteurs ont ... signalé la variation saisonnière rencontrée chez *D. supersticiosus* (= *D. voelkeri*), et ont parlé de «forme migrante» vers le cotonnier et de «forme de retour» vers les Malvales sauvages en fin de saison cotonnière». Sans retenir l'idée de liaison entre forme de coloration et type de plante hôte (les travaux de PIERRARD, 1965 et suiv. ; nos propres résultats, voir ci-dessous), les faits exposés au paragraphe précédent excluant totalement l'idée d'une influence alimentaire, nous avons pu mettre nettement en évidence le caractère cyclique de la succession des formes de coloration, déjà entrevue par GOLDING (1928), et les relier à des types de temps bien déterminés, au Foro-Foro (DUVIARD, 1973).

L'immigration de début de saison sèche est essentiellement le fait d'insectes de forme jaune (GOLDING, 1928 ; PIERRARD, 1965 et suiv. ; DUVIARD, 1973). Les descendants appartiennent tous à la forme rouge qui se maintient pendant quelques générations, cédant peu à peu le pas à une forme orange, qui apparaît avec le début des pluies (mars, au Foro-Foro). Avec cette forme orange s'éteignent les populations de Côte d'Ivoire méridionale et centrale. Parallèlement, nous avons constaté que l'immigration de début de saison des pluies observée à Ferkessedougou

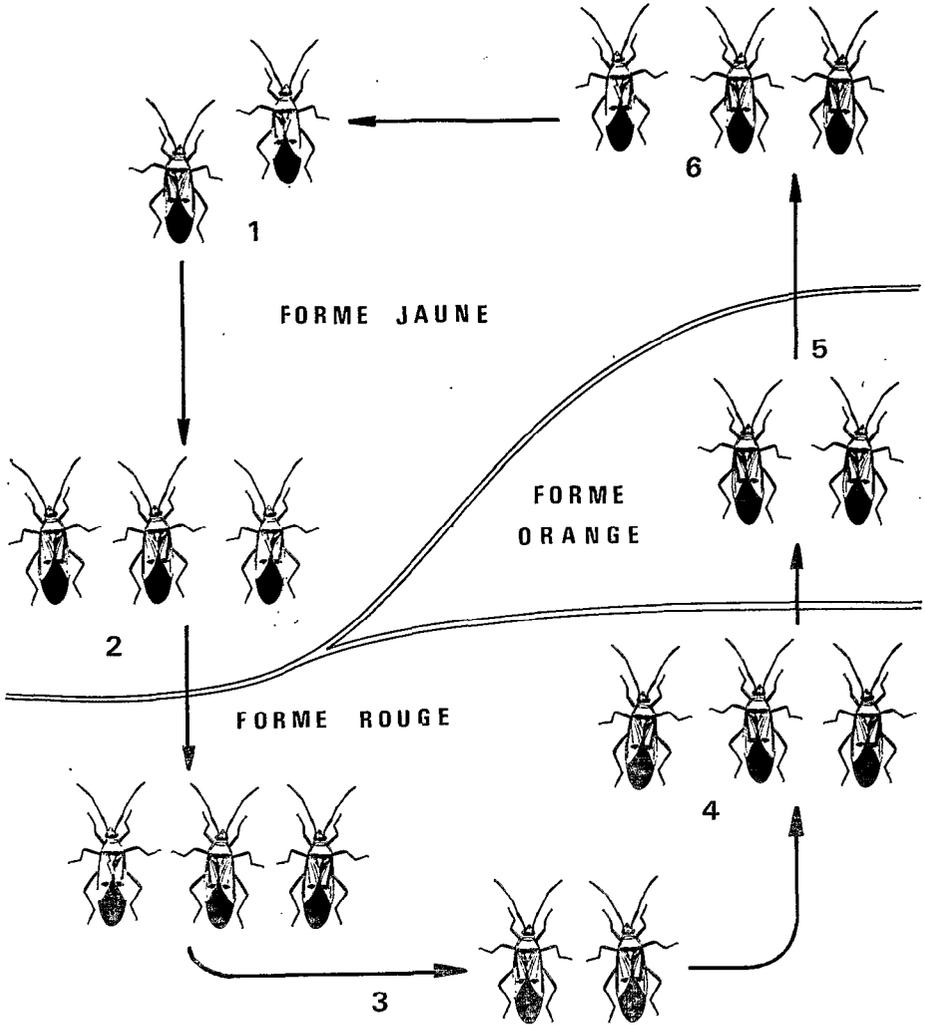


Fig. 43 – Succession dans le temps et dans l'espace des trois formes de coloration de *Dysdercus voelkeri*.

1 – forme jaune soudanienne colonisant le nord de la zone guinéenne (2).

3/4 – générations successives de la zone guinéenne (forme rouge).

5 – forme orange apparaissant en zone guinéenne et recolonisant, avec la forme rouge, la zone soudanienne.

6 – générations successives de la zone soudanienne (forme jaune).

(voir ci-dessus) et surtout dans la région de Bamako, au Mali (ISSA KONE, communication personnelle), en mars-avril, après une période au cours de laquelle les insectes avaient totalement disparu, est partiellement (Ferké.) ou totalement (Bamako) le fait d'insectes de la forme orange. Les populations qui s'installent ensuite dans la région soudanienne pendant la saison pluvieuse, ainsi que les rares spécimens capturés en zone guinéenne pendant les pluies, présentent tous la forme jaune (par exemple, dans les champs de Kénaf, à Ferkessédougou, en juin ; sur *Hibiscus cannabinus* (Kénaf) ou *H. esculentus* (Gombo) en juillet autour de Bamako, ou sur maïs et sorgho, en août au centre du Mali).

Tout se passe donc comme si la forme jaune, apparue dans les conditions particulières de la zone soudanienne en saison des pluies, colonisait la zone guinéenne avec l'installation de la saison sèche ; là, la forme jaune disparaît au profit de la forme rouge, qui cède à son tour la place, plus ou moins totalement, à une forme orangée, qui assurerait la recolonisation de la zone soudanienne avec le retour des pluies, remplacée à nouveau par la forme jaune (Fig. 43).

Si l'on s'appuie sur l'ouvrage de VUILLAUME (1969), les changements de coloration chez *D. voelkeri* pourraient traduire une adaptation morphologique encore incomprise car il s'agit bien, chez notre insecte, d'une modification lente, prolongée, qui se réalise par l'élaboration en quantité variable de différents pigments.

Le facteur responsable du changement de coloration pourrait être la luminosité ou la composition spectrale de la lumière, dont on connaît l'action oxydante sur les ptérides ; une lumière plus forte entraînerait une oxydation des ptérides rouges et la formation de ptérides jaunes, plus oxydées. Or, la luminosité atmosphérique est incomparablement plus élevée en zone soudanienne, pendant la saison des pluies, qu'en zone guinéenne pendant la saison sèche, qui est pourtant la période la plus ensoleillée de l'année à ces basses latitudes. Il y aurait là un champ d'expérimentation intéressant que nous n'avons malheureusement pas pu aborder.

#### 1.4. L'influence de la latitude

Peu d'observations phénologiques sur les périodes de vol de *D. voelkeri* en Afrique Occidentale ont été publiées jusqu'ici. Les résultats de piégeage lumineux accessibles dans la littérature ont été obtenus dans les localités suivantes (Fig. 44) :

- KWADASO, 6° 42 N, 0° 38 O au Ghana (BOWDEN, 1973) ;
- TAFO, 6° 13 N, 0° 22 O, au Ghana (GIBBS & LESTON, 1970) ;
- FORO-FORO, 7° 58 N, 5° 01 O, en Côte d'Ivoire (DUVIARD, 1973).

Par ailleurs, des données partielles obtenues par comptage ou observations concernent les localités suivantes :

- IBADAN, 7° 25 N, 3° 55 E approximativement, au Nigeria
- KANO, 12° N, 8° 35 E approximativement, au Nigeria
- ADIOPODJUMÉ, 5° 19 N, 4° 08 O, en Côte d'Ivoire (GALICHET, 1956)
- ACCRA, 4° 15 N, 0° 15 O, au Ghana (FUSEINI, 1972).

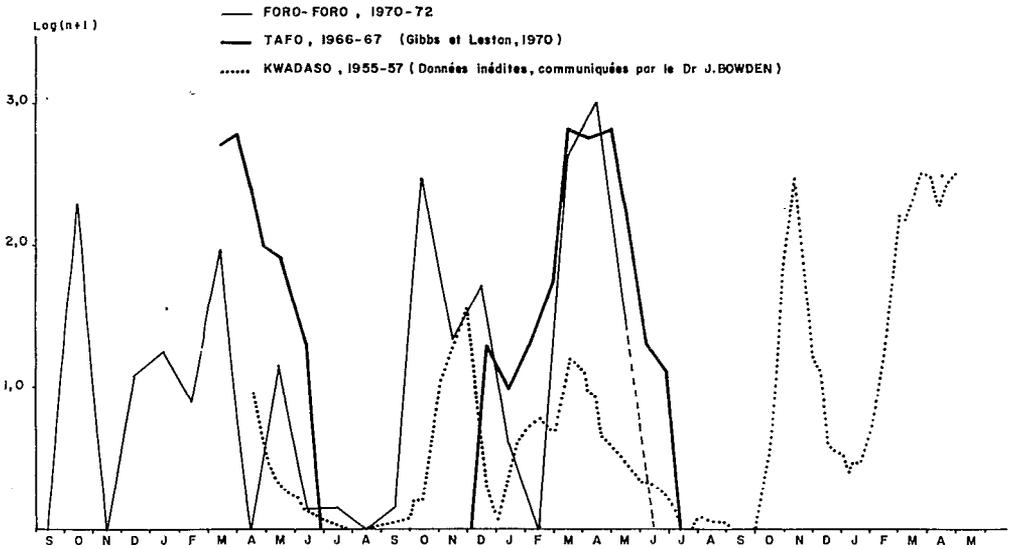


Fig. 44 – Courbes de captures de *D. voelkeri* au piège lumineux exprimées en  $\text{Log}(n+1)$ , observées dans trois stations du Ghana et de la Côte d'Ivoire (partiellement d'après GIBBS & LESTON, 1970, et BOWDEN, 1973).

La comparaison de ces observations fait ressortir les faits suivants :

- plus on s'élève en latitude, plus les immigrations de début de saison sèche débutent tôt : mi-octobre au Foro-Foro, début novembre à Kwadaso, mi-décembre à Tafo ;
- plus on s'abaisse en latitude, plus la disparition des populations est précoce : avril à Adiopodoumé, mai-juin à Tafo et Kwadaso, juin au Foro-Foro.

Cependant, ces comparaisons sont partiellement caduques du fait qu'elles n'ont pas été réalisées simultanément. Il semble bien, comme l'avaient pressenti GOLDING (1928), puis BOWDEN (communication personnelle), et comme nous l'avions montré au Foro-Foro, que les périodes de vols migratoires soient liées à des types de temps bien déterminés en relation avec les mouvements du F.I.T. En effet, dans toutes les localités étudiées, qui se situent en zone guinéenne, l'exception de Kano, sise en zone soudanienne, et où l'invasion des cotonneries se produit à la suite du développement de populations de punaises en saison des pluies, l'activité migratoire se déroule au cours de la période peu ou pas pluvieuse (intersaison, grande saison sèche) ; les vols migratoires semblent alors, comme au Foro-Foro, modulés par les conditions climatiques, l'arrêt de l'activité lié à l'Harmattan étant, comme ce vent saisonnier, de moins en moins marqué vers le sud.

## 1.5. Discussion.

Le caractère nomade de l'espèce *D. voelkeri* apparaît clairement ; les habitats exploités par cet insecte sont toujours temporaires. L'activité migratoire, contrôlée à la fois par des facteurs internes (rythme migratoire endogène) et par des facteurs

externes (rythme migratoire saisonnier, rythme nyctéméral d'activité) doit permettre la colonisation régulière de ces habitats saisonniers.

Cependant, un faisceau de présomptions permet de se poser la question de l'importance géographique des migrations. S'agit-il, comme l'ont supposé les anciens auteurs résumés par PEARSON (1958), d'une sorte de parcours cyclique à l'intérieur de limites régionales restreintes ? Dans une région donnée, la disparition saisonnière totale des insectes s'accommode mal de cette explication. L'étendue complète des zones écologiques habitées par l'espèce, avec leurs différences climatiques considérables ne semble pouvoir être habitée simultanément par l'insecte, si l'on considère ses besoins thermiques et hygrométriques tels qu'ils sont connus.

L'alternance, dans l'espace et le temps, des périodes d'immigration brutale ; la répartition cyclique et saisonnière des différentes formes de coloration ; les indications données par les observations phénologiques effectuées en différentes localités : autant de présomptions qui laissent supposer l'existence de migrations à grande échelle.

Il est nécessaire, à ce stade, de compléter les observations disparates de la littérature afin de confirmer, ou non, une telle hypothèse ; de préciser les conditions d'exécution des migrations et d'en comprendre le mécanisme dans le cadre géographique ouest-africain.

## 2. EXPÉRIMENTATION MULTILOCALE EN COTE D'IVOIRE

### 2.1. Le piégeage lumineux

Quatre pièges lumineux ont été utilisés dans quatre localités échelonnées du sud au nord de la Côte d'Ivoire (Fig. 45). Trois pièges (Lamto, Foro-Foro, Ferkessedougou) fonctionnaient deux nuits par semaine (18 h 30 à 06 h 30 GMT, heure légale de Côte d'Ivoire) alors que celui d'Adiopodoumé fonctionnait aux mêmes heures, toutes les nuits. Au Foro-Foro, le piégeage a fonctionné 41 mois (septembre 1970 à janvier 1974) ; 22 mois à Adiopodoumé (avril 1972 à janvier 1974) ; 19 mois à Lamto (juillet 1972 à janvier 1974) ; 13 mois à Ferkessedougou (janvier 1973 à janvier 1974). Au cours des 13 derniers mois, les quatre pièges ont donc fonctionné simultanément.

- **Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé** (5° 19 N ; 4° 08 O ; 25 m d'altitude)

Placé sur le balcon du Laboratoire d'Entomologie, le piège domine une clairière forestière où sont établis les bâtiments du Centre. Le milieu végétal est constitué par une forêt dense humide sempervirente très secondarisée. Le climat de la région appartient au type D1 défini par ELDIN (1971) : quatre saisons, dont une grande saison sèche de 3 à 4 mois, avec 0 à 1 mois d'Harmattan ; 1600 à 2500 mm de pluies, 1800 à 2200 heures d'insolation annuelle ; une température moyenne oscillant entre 21 et 33° C (moyenne annuelle : 26-27° C). Les données climatiques de juillet 1972 à janvier 1974 sont présentées dans la Figure 48 a.

- **Station d'Écologie Tropicale de Lamto** (6° 13 N ; 5° 02 O ; 104 m d'altitude)

Le piège est placé dans une savane surplombant la forêt galerie du fleuve Bandama, à 150 m environ de la lisière forestière. Le site est caractéristique du contact forêt

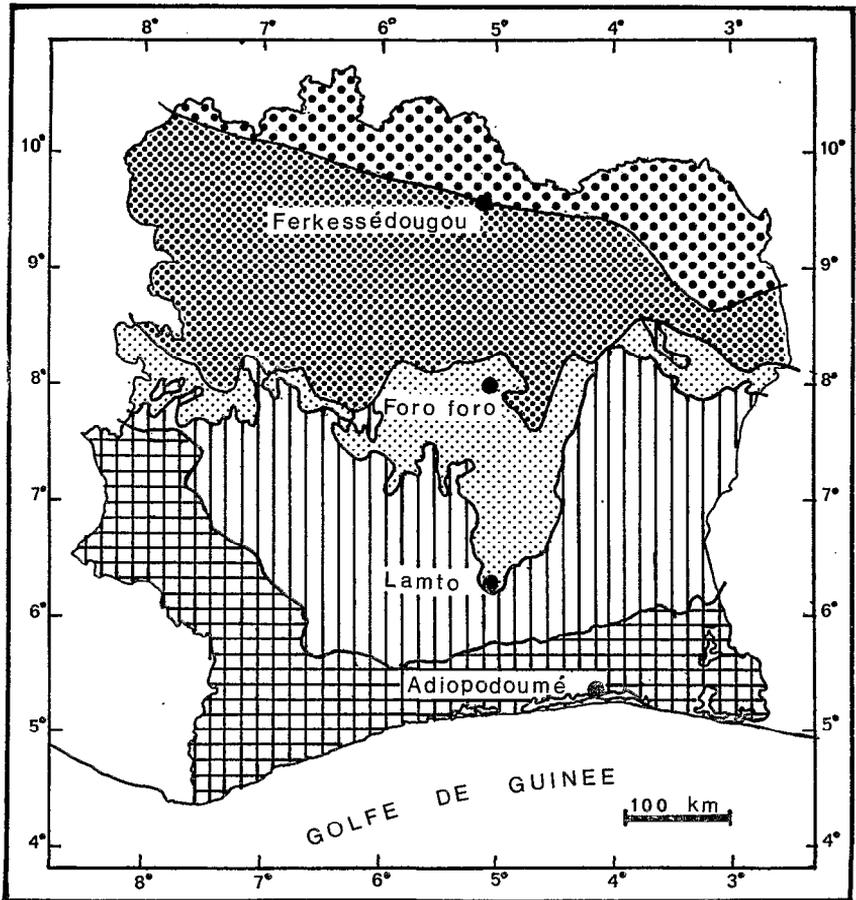


Fig. 45 – Localités prospectées à l'aide de pièges lumineux en Côte d'Ivoire. Les zones de végétation sont représentées ; du nord au sud :

- gros pointillé : zone soudanienne
- pointillé moyen : zone subsoudanienne
- pointillé fin : savanes préforestières
- hachures : forêt dense semi-décidue
- quadrillage : forêt dense sempervirente.

dense semi-décidue - savane préforestière. Le climat de la région appartient au type C2 défini par ELDIN (1971) : quatre saisons dont une grande saison sèche de 4 à 5 mois, avec 15 jours à 2 mois d'Harmattan ; 1200 à 1800 mm de pluie, 1800 à 2000 heures d'insolation annuelle, une température moyenne mensuelle oscillant entre 19 et 33°C (moyenne annuelle 25-28°C). Les données climatiques de juillet 1972 à janvier 1974 sont présentées dans la Figure 48a.

- Ferme I.R.C.T. du Foro-Foro (7° 58 N ; 5° 01 O ; 290 m d'altitude)

pour mémoire

- Station I.R.A.T. de Ferkessédougou (9° 35 N ; 5° 14 O ; 325 m d'altitude)

Le piège est placé dans la cour de la station. Ferkessédougou se trouve à la limite des secteurs sub-soudanais et soudanais, caractérisés par des savanes boisées, arborées ou arbustives. Mais la région présente des paysages extrêmement humanisés, dont les milieux naturels ont presque totalement disparu d'un terroir bien mis en valeur par le paysan Sénoufo. Le climat de la région appartient au type B défini par ELDIN (1971) : deux saisons, dont une grande saison sèche de 7 à 8 mois, avec 3 à 5 mois d'Harmattan ; 1100 à 1700 mm de pluies, 2200 à 2700 heures d'insolation annuelle ; une température moyenne mensuelle oscillant entre 16 et 36°C (moyenne annuelle de 26 à 27°C). Les données climatiques de janvier 1973 à janvier 1974 sont présentées dans la Figure 48a.

Nous tiendrons compte également d'autres résultats de piégeage lumineux effectués antérieurement aux nôtres, au Ghana, par GIBBS & LESTON (1970) et BOWDEN (1973), dans deux localités de la zone forestière semi-décidue de ce pays : Kwadaso (6° 42 N ; 0° 38 O) et Tafo (6° 13 N ; 0° 22 O).

## 2.2. Les résultats

### *Les espèces recensées*

Les cinq espèces de *Dysdercus* d'Afrique Occidentale ont été capturées dans nos pièges. L'ensemble des piégeages a permis, pour un total de 95 mois/pièges, la capture de 18 693 punaises, dont la répartition selon les différentes espèces est donnée dans le Tableau XXV. Les espèces *fasciatus* et *superstitiosus* ne sont représentées que par un seul individu, *haemorrhoidalis* a été capturé 212 fois, alors que *melanoderes* et *voelkeri* totalisent respectivement 8 882 et 9 597 captures.

Comme le montrent le Tableau XXV et la Figure 46, la composition spécifique du peuplement de *Dysdercus* d'un lieu donné, telle qu'elle peut être appréciée à l'aide du piégeage lumineux, varie avec la latitude. *D. melanoderes* est une espèce forestière qui s'aventure peu dans les savanes du nord du pays. *D. haemorrhoidalis* se rencontre surtout dans les savanes du Centre, alors que *D. voelkeri* est plus abondant en savane qu'en forêt.

L'évolution du sex-ratio, dans les captures mensuelles des trois espèces principales, telle qu'elle peut être observée dans les différents points de piégeage (Fig. 47), confirme bien les résultats préalablement obtenus pour la seule espèce *D. voelkeri*. Chez cette espèce, les mâles sont plus abondants que les femelles de juillet à février, le rapport s'inversant en faveur des femelles de mars à juin. Chez *D. melanoderes*, les femelles sont le plus souvent plus nombreuses que les mâles ;

TABLEAU XXV

Effectifs des captures des cinq espèces de *Dysdercus*  
réalisées à l'aide de quatre pièges lumineux, en Côte d'Ivoire

Pièges lumineux et effectifs des captures	Espèces capturées	<i>Dysdercus voelkeri</i>	<i>Dysdercus melanoderes</i>	<i>Dysdercus haemorrhoidalis</i>	<i>Dysdercus supersticiosus</i>	<i>Dysdercus fasciatus</i>
<b>Ferkessedougou</b> 9° 35 N; 5° 14 O 01-1973 01-1974 13 mois 2 nuits/semaine	♂	1298	76	1	—	—
	♀	1504	84	—	—	—
	Total	2802	160	1	—	—
	♂/♀	0,86	0,90	—	—	—
<b>Foro-Foro</b> 7° 58 N, 5° 01 O. 09-1970 01-1974, 41 mois 2 nuits/semaine	♂	2508	381	98	—	—
	♀	3303	796	90	—	1
	Total	5811	1177	188	—	1
	♂/♀	0,75	0,47	1,08	—	—
<b>Lamto</b> 6° 13 N, 5° 02 O 07-1972 01-1974 19 mois 2 nuits/semaine	♂	199	2840	10	—	—
	♀	175	2767	8	—	—
	Total	374	5706	18	—	—
	♂/♀	1,13	1,02	1,25	—	—
<b>Adiopodoumé</b> 5° 19 N, 4° 08 O 04-1972 01-1974 22 mois 7 nuits/semaine	♂	327	719	3	—	—
	♀	283	1120	2	1	—
	Total	610	1839	5	1	—
	♂/♀	1,15	0,64	1,50	—	—
<b>TOTAL GÉNÉRAL</b>		9597	8882	212	1	1

TABLEAU XXVI

Pourcentages des trois phases de coloration - rouge, orange et jaune - chez les *Dysdercus voelkeri*  
capturés mensuellement à la lumière, dans les quatre localités étudiées (observations de 1973 seulement)

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<b>Ferkessedougou</b>	rouges	—	100	100	99,2	93,2	43	50	15	7,5	18	100	—
	oranges	—	—	—	0,8	6,8	21	—	—	14,5	35	—	—
	jaunes	—	—	—	—	—	36	50	85	78	47	—	—
<b>Foro-Foro</b>	rouges	—	100	99,8	99,8	100	—	—	—	—	6	—	—
	oranges	—	—	0,2	0,2	—	—	—	50	—	4	—	—
	jaunes	—	—	—	—	—	—	100	50	—	90	—	—
<b>Lamto</b>	rouges	100	89	100	100	100	—	—	—	—	—	—	—
	oranges	—	11	—	—	—	—	—	100	—	—	—	—
	jaunes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Adiopodoumé</b>	rouges	100	100	100	78,5	100	—	—	—	100	—	100	92
	oranges	—	—	—	21,5	—	—	—	—	—	—	—	8
	jaunes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

les effectifs sont assez souvent équivalents, mais les mâles dominent parfois, principalement à Lamto, entre juillet et février. Chez *D. haemorrhoidalis*, les deux observations mensuelles, dont les effectifs ont été suffisants pour permettre un calcul du sex-ratio, montrent que les deux sexes sont capturés en nombres égaux. Ces observations sont à rapprocher de celles de BÉNEDEK & JADZAI (1973) sur les captures de *Sigarā* spp (Corixidae) et de DUVIARD (1975) sur les captures de *Physopelta* spp. (Largidae), qui montrent l'existence d'une importante variation saisonnière du sex-ratio des punaises migrantes capturées à la lumière.

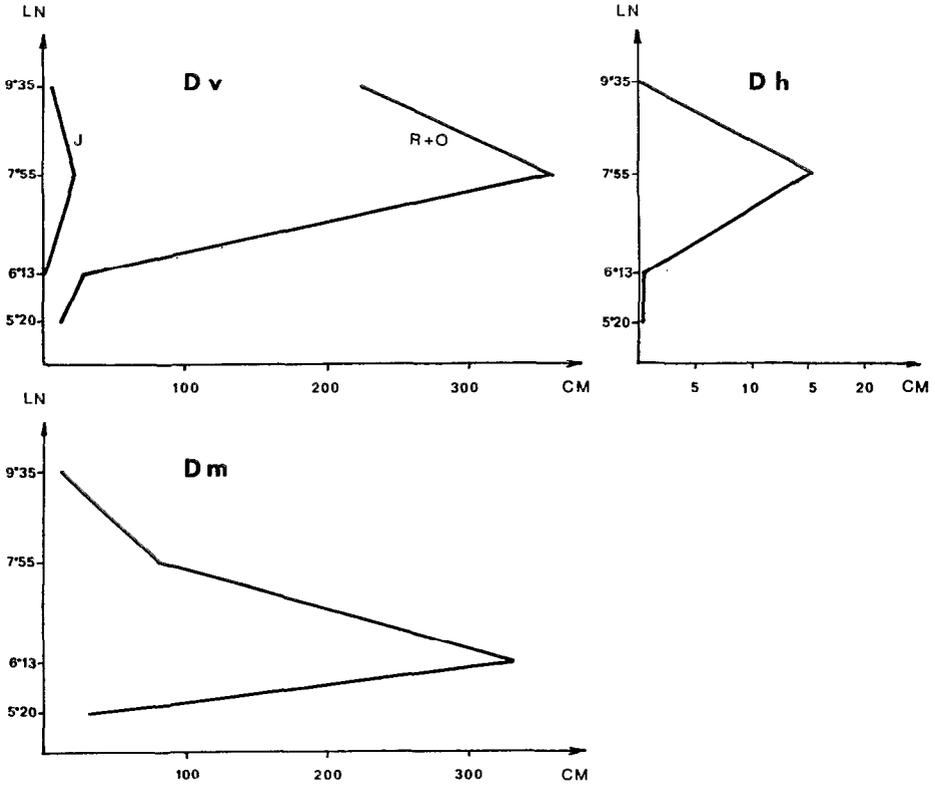


Fig. 46 – Variations avec la latitude Nord (LN) du nombre moyen de captures mensuelles (CM) (observées ou ramenées à une périodicité de piégeage de 2 nuits par semaine) des trois espèces principales de *Dysdercus* : *voelkeri* (Dv ; les individus rouges et oranges, R + O, et jaunes, J, ont été séparés) ; *haemorrhoidalis* (Dh) ; *melanoderes* (Dm).

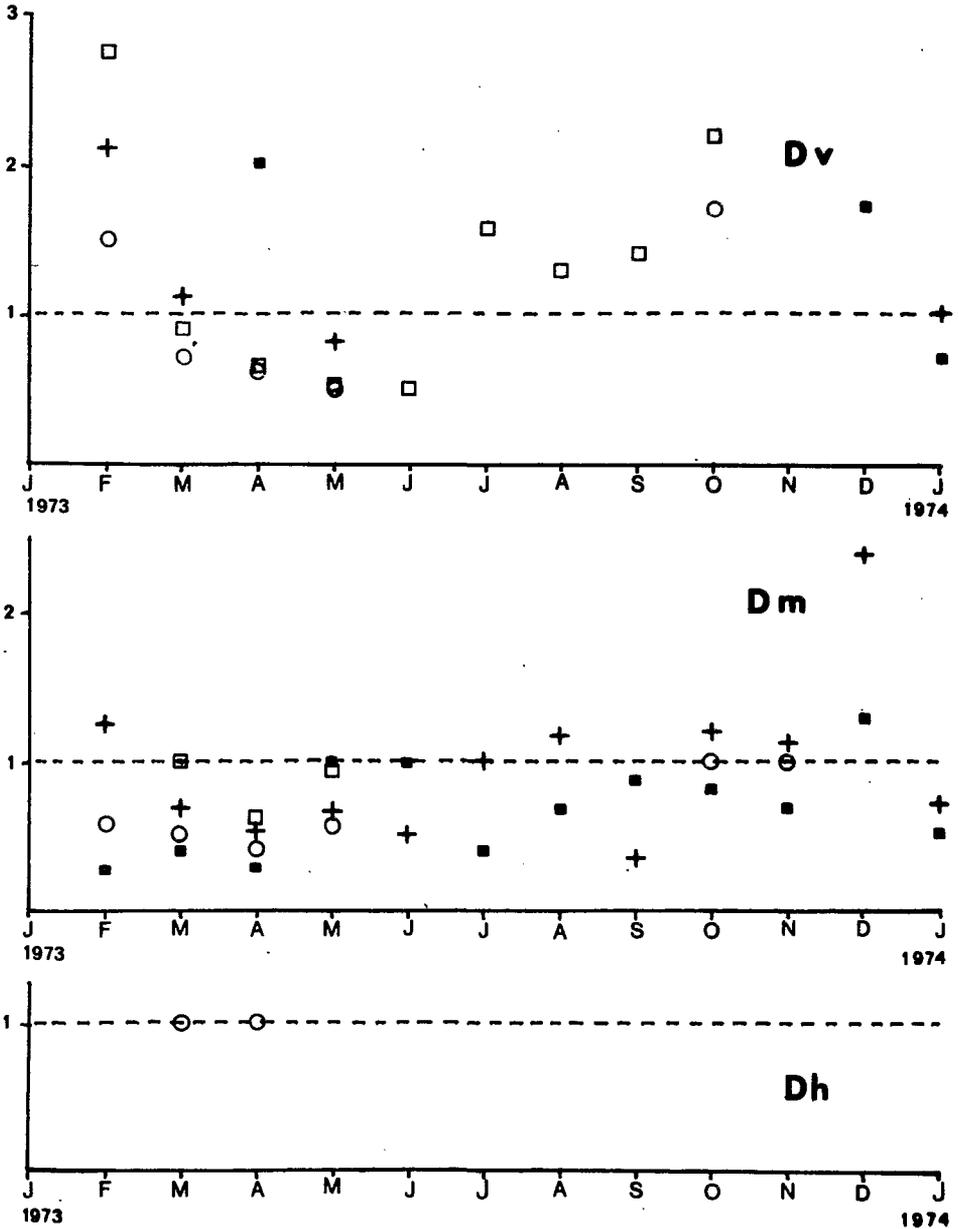


Fig. 47 – Évolution mensuelle du sex ratio (mâles/femelles) chez trois espèces de *Dysdercus* : *D. voelkeri* (Dv), *D. melanoderes* (Dm), *D. haemorrhoidalis* (Dh), capturées à la lumière en quatre localités de la Côte d'Ivoire : Adiopodoumé (■), Lamto (+), Foro-Foro (○), Ferkessédougou (◻).

**Cas de *D. voelkeri* (Fig. 48 b)**

La phénologie migratoire de l'espèce est très différente selon les localités.

A Ferkessedougou, après une diminution marquée de l'activité de vol au cours de la courte saison très pluvieuse et relativement peu ensoleillée (juin à août), les captures augmentent au cours de l'intersaison. Un premier maximum est atteint alors (septembre). Le nombre de captures décroît jusqu'à mi-novembre, avec la diminution des pluies. L'activité migratoire s'arrête totalement au cœur de la saison sèche (décembre-janvier), reprend en février, atteint un autre maximum fin mars, avec les premières pluies, mais se poursuit, tout en déclinant pendant la période des fortes précipitations.

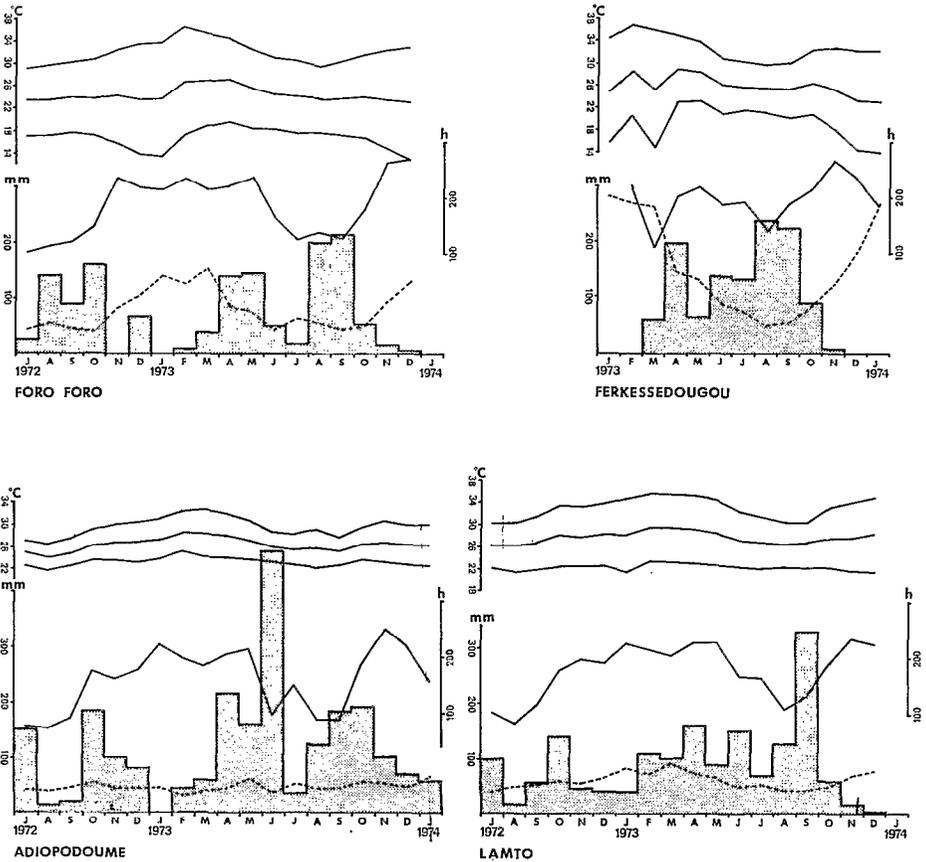


Fig. 48 a – Données climatiques pour les quatre localités étudiées pendant la période de piégeage.

Dans chaque graphique, sont représentés :

- au sommet : température maximum, moyenne, minimum (moyennes mensuelles ; °C) ;
- au centre : ensoleillement mensuel (heures/mois) ;
- en bas : histogramme : précipitations mensuelles (mm) ; courbe tiretée : évapo-transpiration potentielle mensuelle calculée (mm).

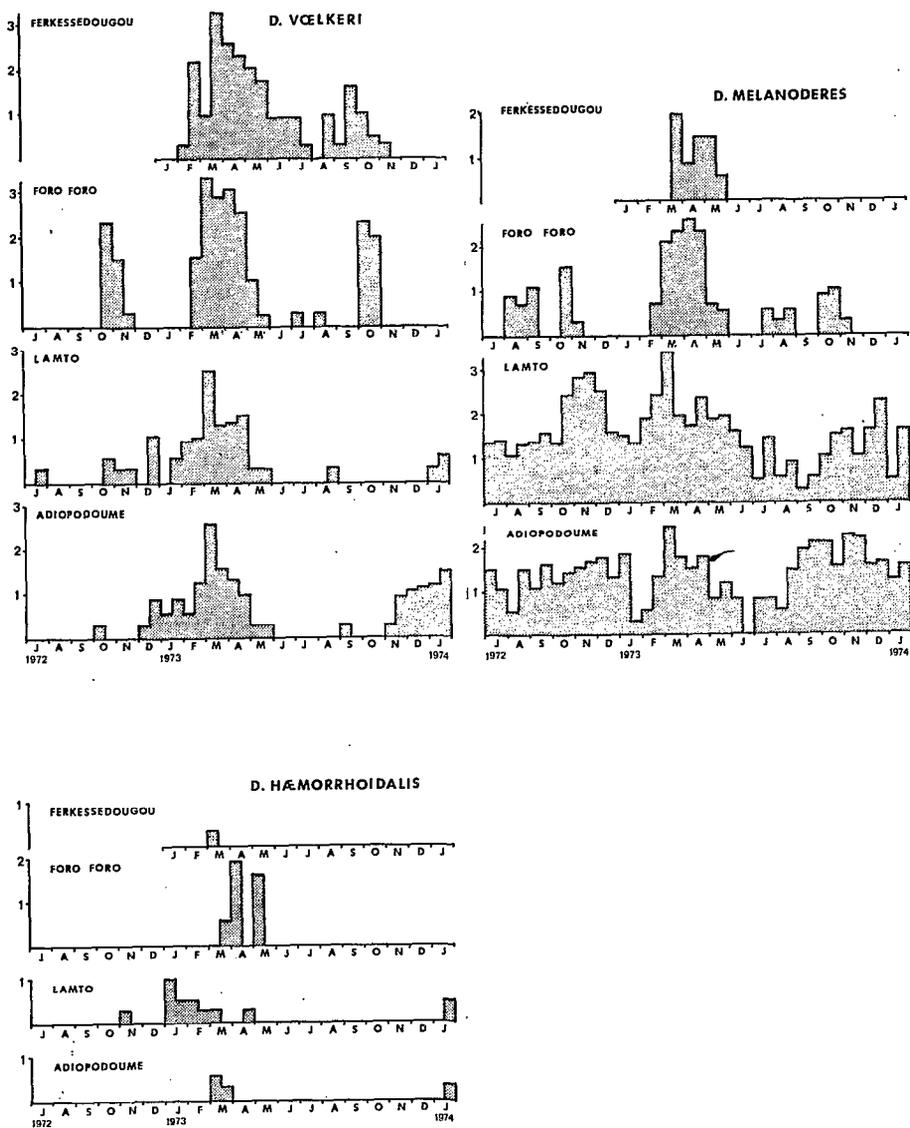


Fig. 48b – Captures par quinze jours des trois espèces principales de *Dysdercus* dans les quatre localités étudiées. Les histogrammes sont réalisés à l'aide de la transformation en  $\text{Log}(n + 1)$  des chiffres de captures (échelle de 0 à 3).

Au Foro-Foro, les vols apparaissent brusquement en octobre, dès l'arrêt des grosses pluies, et durent peu (un mois). Puis, après une interruption marquée au cours de la saison sèche, les vols reprennent intensément de février à avril, période chaude, ensoleillée et humide, pour décroître très vite ensuite. A partir de fin mai, seuls de rares insectes sont encore capturés.

A Lamto, les insectes apparaissent en petit nombre avec la saison sèche, entre octobre et janvier, mais les vols ne sont très abondants qu'en mars-avril, période d'intersaison, chaude, humide et ensoleillée. Pendant le reste de l'année, au climat pluvieux et couvert, il n'y a que très peu ou pas du tout de captures d'insectes.

A Adiopodoumé, les punaises sont capturées à la lumière seulement au cours de la saison sèche et de l'intersaison suivante, de décembre à avril. En basse Côte d'Ivoire, le climat est alors ensoleillé chaud et humide. Le reste de l'année, très pluvieux, les insectes ne sont pas capturés.

L'importance relative des trois formes de coloration, aux différents mois de l'année, dans les quatre localités étudiées, est présentée dans le Tableau XXVI. La forme rouge est représentée partout, ainsi que la forme orange, alors que la forme jaune est absente de Lamto et d'Adiopodoumé. L'importance relative des formes varie dans le temps : la forme jaune domine les autres en saison pluvieuse dans les deux localités où elle est alors représentée, mais c'est la forme rouge qui domine en saison sèche, partiellement remplacée par la phase orange lors de l'arrivée des premières pluies.

#### Cas de *D. melanoderes* (Fig. 48 b)

La phénologie migratoire de cette espèce varie grandement d'une localité à l'autre. A Adiopodoumé et à Lamto, en zone forestière, les vols ont lieu toute l'année. L'activité des insectes présente cependant des oscillations. Les seuls «creux» bien marqués apparaissent en saison sèche (décembre à février) ou en période très humide (forte pluviométrie, ou forte nébulosité de la «petite saison sèche») et faiblement ensoleillée (juin à septembre).

Au Foro-Foro, les captures sont épisodiques. Les plus importantes sont réalisées au cours de l'intersaison suivant la saison sèche (février à mai), mais d'autres peuvent avoir lieu au cours de la «petite saison sèche» (juillet à septembre, selon les années) ou de l'intersaison qui précède la grande saison sèche (octobre-novembre). Il n'y a pas de capture pendant cette dernière, ni au cours des périodes très pluvieuses.

A Ferkessedougou, l'espèce n'est capturée en nombre appréciable qu'au cours de l'intersaison suivant la saison sèche, de mars à mai.

#### Cas de *D. haemorrhoidalis* (Fig. 48 b)

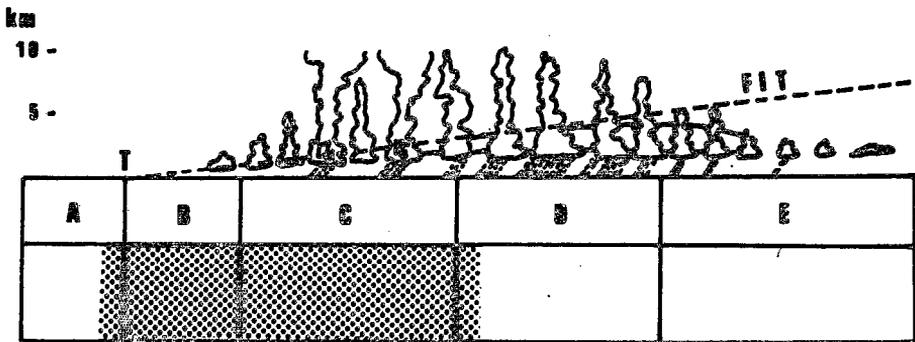
Cet insecte est bien moins abondant, dans nos captures, et l'échantillonnage semble trop insuffisant pour que l'on puisse décrire avec précision sa période de vol. Il apparaît cependant clairement que l'insecte effectue ses vols dans la période qui va de novembre à mai : dans les quatre localités, au cours des intersaisons qui précèdent et suivent la saison sèche ; dans les localités forestières seulement, au cours de la saison sèche.

### 3. MÉCANISMES DES DÉPLACEMENTS MIGRATOIRES

#### 3.1. Activité de vol, type de temps, survie

Nous avons longuement analysé, dans le cas du Foro-Foro, les liaisons existant entre l'activité de vol et les types de temps saisonniers.

Les résultats de l'expérience multilocale réalisée en Côte d'Ivoire confirment pleinement les premières observations (Fig. 49). Dans tous les cas où elle est observée, l'activité migratoire de *D. voelkeri* est liée au climat chaud, humide et ensoleillé régnant dans les zones climatiques B et C déterminées par la structure de la Z.C.I.T., soit une bande large de 600 à 900 km, selon les évaluations des météorologistes.



F. 49 – Zones climatiques déterminées par le Front Inter Tropical :

A : saison sèche continentale ; B : saison sèche océanique ; C : intersaison ; D : saison des pluies ; E : «petite saison sèche», et types de temps associés avec l'activité migratoire et la survie de *Dysdercus voelkeri* ; la surface pointillée situe les limites climatiques à l'intérieur desquelles se rencontre l'espèce.

T : trace au sol du Front Inter Tropical (FIT) représenté schématiquement par le trait pointillé. Voir aussi les figures 24 A et B.

Dans la zone climatique A, située au nord du F.I.T., où règne l'Harmattan, la survie de l'espèce n'est possible que pendant peu de temps. Si la zone considérée est soumise longtemps à ce type de temps (cas de Bamako, Ferkessedougou, Kano), *D. voelkeri* disparaît : les conditions thermiques et hygrométriques sont incompatibles avec la survie des œufs, des larves et même des adultes.

Dans les zones climatiques D, où se produisent de fortes précipitations, et E, où les pluies sont rares mais où l'hygrométrie reste élevée, la noyade des colonies de *Dysdercus*, et le développement d'épizooties fongiques léthales interdisent la survie de l'espèce qui disparaît (cas d'Adiopodoumé, Lamto, Foro-Foro, Tafo, Kwadaso, Ibadan) ; un mésoclimat régional plus aride peut permettre un maintien prolongé de l'espèce (cas des plaines d'Accra). Par ailleurs, aucune alimentation n'est disponible dans la zone géographique considérée, au moment où elle est touchée par ce type de temps.

C'est dans les zones B et C, «saison sèche océanique» et «intersaison» que se rencontrent l'activité migratoire et le déroulement du cycle biologique de *D. voelkeri*. Nous avons vu que c'est là également que se manifeste l'activité convective la plus intense, susceptible d'entraîner les insectes migrants au-dessus de leur «couche limite» et de les jeter dans la circulation générale de la basse atmosphère (Fig. 50b).

La mise en évidence d'une liaison étroite entre activité migratoire et zones climatiques particulières va permettre d'expliquer les phénomènes les plus frappants de l'écologie de *D. voelkeri*.

### 3.2. La Zone de Convergence Inter-Tropicale

Aux basses latitudes, la circulation générale de l'atmosphère est caractérisée par l'une des discontinuités majeures de la troposphère : la Zone de Convergence Inter-Tropicale, ou Z.C.I.T.

La structure de la Z.C.I.T. est complexe, et son existence n'est pas constante tout autour de la Terre. Cette discontinuité n'est réellement marquée que lorsque les alizés des deux hémisphères conservent une puissance suffisante jusqu'à l'Équateur. Leur confluence provoque alors une vigoureuse ascendance dynamique tout le long d'une zone dite «de convergence inter-tropicale». Le plan de rencontre des alizés boréaux et austraux - lorsqu'il est individualisé - reçoit le nom de Front Inter-Tropical (F.I.T.). En altitude, l'inversion des alizés avait donné naissance à l'hypothèse de l'existence des «cellules de Hanley», aujourd'hui abandonnée.

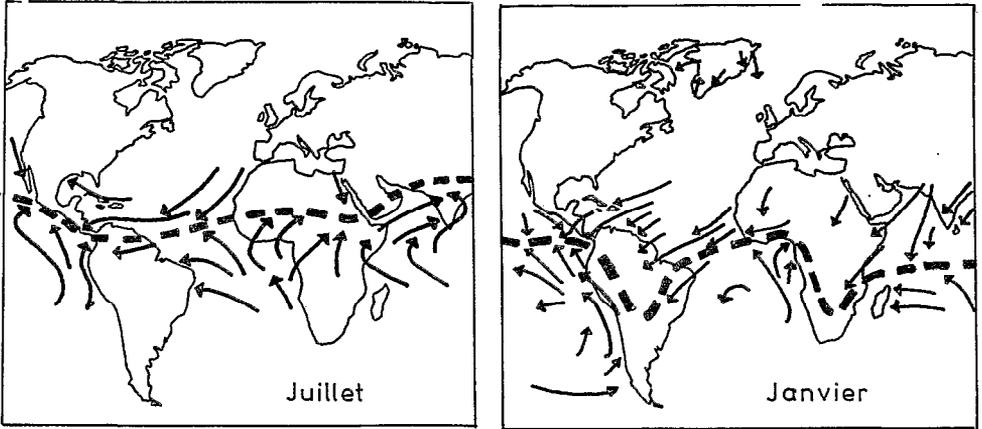
En Afrique Occidentale, et au-dessus de la presque totalité de l'Atlantique tropical, la Z.C.I.T. est très fortement différenciée, en raison de la puissance des alizés, liée à l'existence des anticyclones des Açores et de Sainte-Hélène (Fig. 50a).

La circulation générale dans la troposphère revêt, de part et d'autre de la discontinuité: de la Z.C.I.T. une allure complexe (Fig. 50b). De part et d'autre du plan oblique du F.I.T., on peut observer, depuis la surface du sol jusqu'à la tropopause (plus élevée sous les Tropiques qu'aux latitudes moyennes ou hautes) :

- une convergence des alizés, puis
- une ascension dynamique des masses atmosphériques en contact et enfin
- une divergence en altitude qui donne naissance aux «contre-alizés».

Au nord de la Z.C.I.T., les vents dominants sont de secteur N.E. (au-dessus de l'ouest africain ces alizés continentaux reçoivent le nom local d'Harmattan). Au sud de la Z.C.I.T., les alizés soufflant primitivement du sud-est, sont peu à peu déviés pour prendre aux faibles altitudes, une direction sud, puis sud-ouest, sur tout le Golfe de Guinée et l'Atlantique équatorial. Ce phénomène est surtout marqué pendant l'hiver austral, où l'anticyclone de Ste-Hélène perd une partie de son influence au profit de l'anticyclone des Açores.

La puissance relative de ces deux grands anticyclones varie annuellement avec le déplacement apparent du soleil dans le plan de l'écliptique. La Z.C.I.T. subit ainsi des oscillations annuelles qui dépendent de la dominance alternée de chacun des deux anticyclones.



Juillet

Janvier

(a)

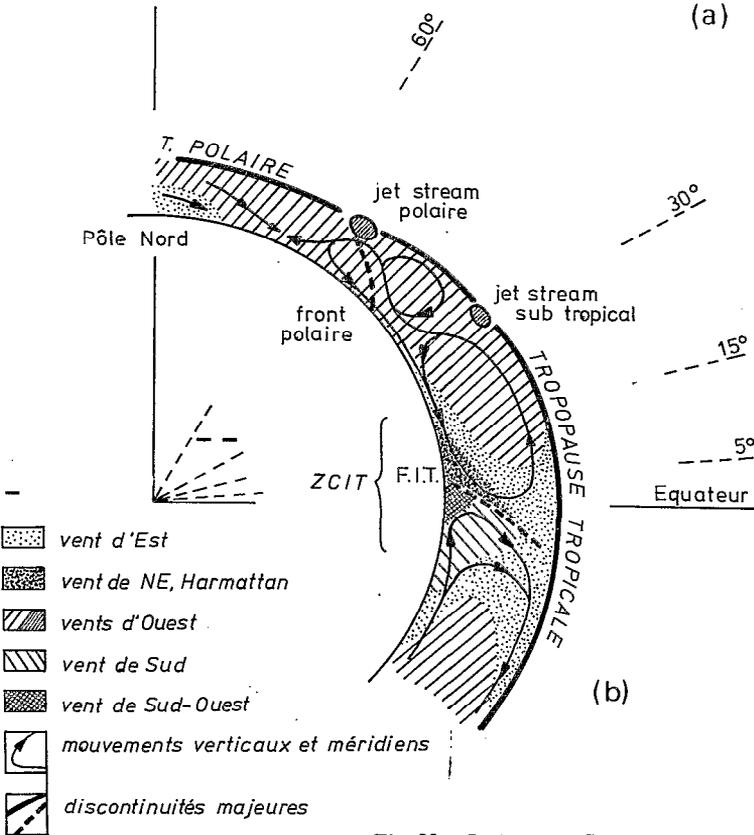


Fig. 50 – La Zone de Convergence Inter Tropicale :

a : Traces au sol du Front Inter Tropical en juillet et janvier, et vents de surface associés à la Z.C.I.T.

b : Coupe schématique de la Troposphère dans l'hémisphère Nord à la latitude de Greenwich (en partie, d'après ESTIENNE et GODARD, 1970).

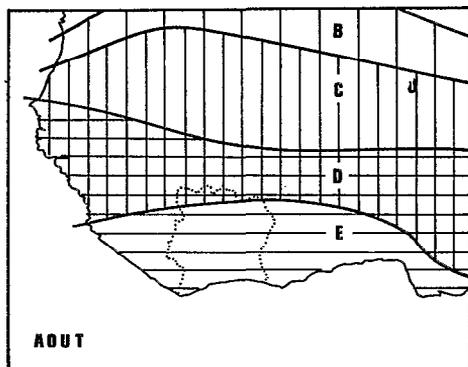
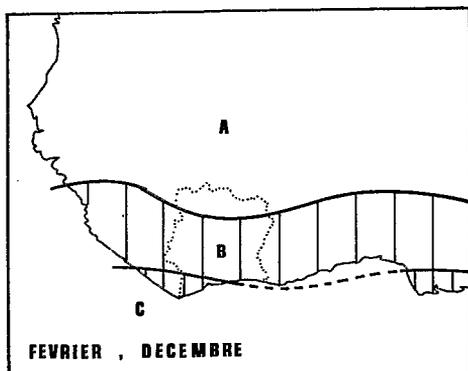
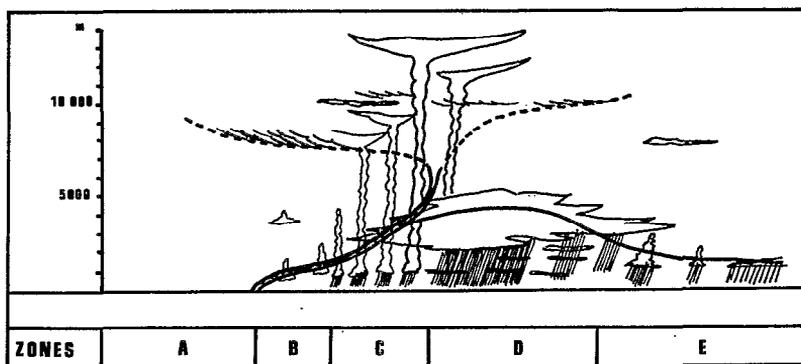


Fig. 51 – Coupe schématique de la Troposphère au niveau de la Zone de Convergence Inter-Tropicale et positions approximatives des zones climatiques définies par le Front Inter-Tropical à deux périodes de l'année (modifié, d'après LEROUX, 1972)

Trait double : Front Inter Tropical ; trait simple : limite supérieure de la Mousson ; tiretés : limite inférieure de l'air équatorial d'altitude.

Zone A : saison sèche continentale ; ciel clair et brume sèche ; vent de N-N.E. dominant (Harmattan).

Zone B : saison sèche océanique ; ciel peu nuageux ; vent de S-O. dominant ; précipitations isolées ; largeur moyenne de la zone : 200 km.

Zone C : intersaison ; ciel couvert, nuages à grand développement vertical, averses, orages, lignes de grains ; largeur de la zone : 200 à 400 km.

Zone D : saison des pluies ; ciel couvert, nuages à développement horizontal dominant, pluie continue dite «pluie de mousson», longueur de la zone : 200 à 500 km.

Zone E : petite saison sèche, temps couvert, pluies faibles ou bruines.

L'ensemble de la Z.C.I.T. se déplace, selon un mouvement d'aller-retour annuel, entre des limites extrêmes, qui peuvent être définies, pour la trace au sol du F.I.T., comme les latitudes  $7^{\circ} 30' N$ , limite sud moyenne atteinte en janvier, et  $22^{\circ} N$ , limite nord atteinte en août, à la longitude de la Côte d'Ivoire (Fig. 52 A). Cependant, cette position moyenne n'est qu'une schématisation de la réalité, car le F.I.T. subit d'importantes migrations diurnes ainsi que des oscillations de moyenne amplitude. Nous dirons avec LEROUX (1972) que le F.I.T. oscille autour de sa position extrême méridionale de décembre à février, et autour de sa position extrême septentrionale de juillet à septembre. A l'exclusion de ces positions extrêmes, le F.I.T. migre sur l'Afrique Occidentale, du sud vers le nord pendant six mois, du nord vers le sud pendant quatre mois. La « descente » vers le sud est donc plus rapide que la « remontée » vers le nord.

L'ensemble des zones climatiques dépendant de la Z.C.I.T. se déplace avec le F.I.T. Il existe une certaine « élasticité » de l'ensemble du système : la pente du Front est plus forte à sa position méridionale extrême qu'à sa position septentrionale extrême et, par conséquent, les différentes zones climatiques sont plus étalées au cours de l'été boréal qu'au cours de l'hiver boréal (Fig. 52 A).

Outre les migrations annuelles cycliques, il existe des variations de « moyenne amplitude » (LEROUX, 1972) qui peuvent atteindre  $5^{\circ}$  de latitude, et même dépasser  $8^{\circ}$ , soit presque 900 km, et qui s'étalent sur des périodes de 3 à 15 jours. Enfin, le F.I.T. est susceptible de présenter des oscillations journalières importantes, et de très grande variabilité, couvrant quotidiennement des distances de 50 à 250 km, et même davantage, avec une vitesse de déplacement qui peut dépasser 50 km/h (LEROUX, 1972). Ces oscillations journalières subissent un rythme nycthéral marqué, lié aux phénomènes thermiques locaux ; l'oscillation quotidienne est en fait la résultante de déplacements plus brefs encore. D'après les données de LEROUX (1972), il semble qu'entre 18.00 et 24.00 h, le déplacement du F.I.T. soit de même sens que sa migration saisonnière générale.

Ces déplacements de la Z.C.I.T. entraînent l'alternance de deux régimes opposés dans la circulation atmosphérique basse au-dessus de l'ouest africain.

Lorsque le F.I.T. stagne à sa position septentrionale extrême, l'ensemble de l'Afrique Occidentale est balayé par des vents humides de secteur sud-ouest. Lorsque le F.I.T. oscille autour de sa position méridionale extrême, l'Afrique Occidentale présente deux régimes de vents : au sud et sous le F.I.T., les vents de secteur sud-ouest continuent à prédominer, alors qu'au nord et au-dessus du F.I.T. (et parfois jusqu'à plusieurs centaines de km au sud de la trace au sol du F.I.T.) règnent les Alizés de N-E et l'Harmattan. Cette avance méridionale des alizés boréaux dominant la Mousson (parfois bien visible à l'œil nu) est plus marquée lors de la descente vers le sud du F.I.T., dont le profil présente l'aspect d'une surface plane, que lors de sa remontée vers le nord, où le Front se bombe, et peut même, à une certaine altitude, s'avancer plus vers le nord que sa trace au sol (Fig. 52C).

Outre ces vents saisonniers, liés à la structure même de la zone de convergence, les oscillations du Front, par leur importance et leur rapidité, entraînent d'importants déplacements atmosphériques. En particulier, la masse d'air située au sud et sous le Front se trouve bloquée par le véritable obstacle physique que constitue le F.I.T. ; lors des brusques mouvements de celui-ci vers le sud, elle se trouve toute entière refoulée dans la même direction (ROCHE, communication personnelle).

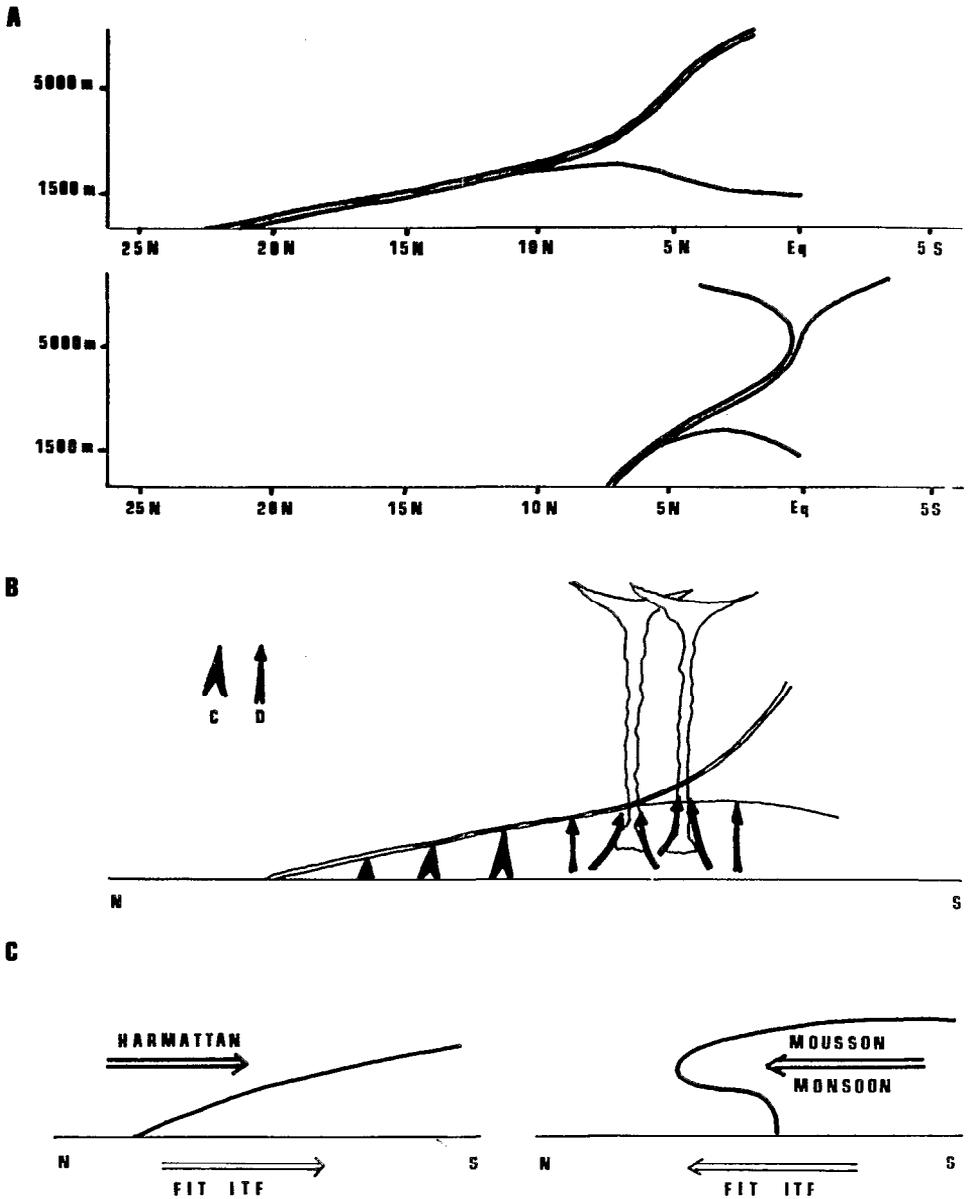


Fig. 52 – Mouvements atmosphériques liés à la Zone de Convergence Inter-Tropicale (modifié, d'après LEROUX, 1972)

- A. Schéma du F.I.T. à ses deux positions extrêmes (en haut, août ; en bas, janvier) ; trait double F.I.T. ; trait simple : limite supérieure de la Mousson.
- B. Mouvements ascendants liés au F.I.T. ; C : convection thermique ; D : ascendance dynamique liée aux nuages de grand développement vertical.
- C. Profils du F.I.T. lors de sa migration vers le Sud (à gauche) et lors du mouvement inverse (poussée de Mousson ; à droite).

### 3.3. Déplacements annuels de *D. melanoderes*

Cette longue digression météorologique était indispensable pour pouvoir interpréter les résultats des piégeages multilocaux en Côte d'Ivoire, et intégrer les résultats publiés précédemment.

Le cas de *D. melanoderes* est relativement simple. Cet insecte vit essentiellement en zone forestière humide, où les vols dispersifs ont lieu toute l'année. L'existence de deux phases dans la vie de l'espèce, l'une migratoire caractéristique des jeunes adultes, l'autre reproductrice, semble être ici aussi la règle, comme nous l'avons vu plus haut.

Les jeunes adultes quittent les habitats où ils sont nés, lors de leurs vols migratoires. Ils échappent à leur «couche limite» sans beaucoup de difficulté semble-t-il. Nous avons, en effet, observé, à plusieurs reprises, des captures de *D. melanoderes* dans des pièges à eau colorés (qui ne sont pourtant pas spécialement attractifs pour ces insectes) suspendus à des pylônes à 12 m au-dessus du sol ; les pylônes, eux-mêmes placés dans une savane de haut de pente, à Lamto (voir pour plus de détails DUVIARD et POLLET, 1973 ; COUTURIER et DUVIARD, 1975) dominaient de plus de 250 m de dénivellation les plus proches habitats connus de l'insecte (forêt-galerie du fleuve Bandama). Les insectes s'étaient donc élevés de 250 m au-dessus du sol, par un vol ascendant. L'absence de captures dans les bacs placés plus près du sol laisse supposer que le niveau 12 m n'était pas un maximum.

Lors de la remontée du F.I.T. vers le nord, les vents sont assez vifs dans la première moitié de la nuit, une fois passées les deux heures qui encadrent le coucher du soleil, pendant lesquelles le temps est calme. A une certaine altitude, l'existence du «low level jet stream» est attestée par les observations radar de SCHAEFFER (1972) et par l'observation des nuages bas, lors des nuits claires.

Les insectes qui volent assez haut se trouvent alors entraînés par les vents de sud-ouest, et l'espèce sort de son aire géographique habituelle. Comme le montrent les pics de captures effectuées au Foro-Foro et à Ferkessédougou (Fig. 48 b), cette montée vers le nord se produit en février et mai, pendant l'intersaison (zone climatique C) où, nous l'avons vu, l'activité convectrice est très forte. Les insectes sont emportés par les vents dominants qui sont de même sens que le déplacement général du F.I.T. (Fig. 54).

Au Foro-Foro, où subsistent des lambeaux de forêt semi-décidue, l'espèce peut se perpétuer pendant toute la période humide mais disparaît en saison sèche. Les habitats sont recolonisés chaque année par un apport nouveau de jeunes migrants. A Ferkessédougou, les conditions de vie deviennent impossibles pour l'espèce. Les individus transportés jusque-là par la Mousson ne peuvent survivre dans un climat trop sec pour que la forêt semi-décidue puisse se maintenir. Les migrants qui atteignent cette latitude sont condamnés et n'assurent pas même une colonisation temporaire du milieu : il n'est observé aucune autre période de vol, supposant l'existence de nouveaux adultes, à la suite de cette immigration annuelle (Fig. 48b).

### 3.4. Déplacements annuels de *D. voelkeri*

L'aire géographique de l'espèce est réduite à ses dimensions minimum aux deux périodes opposées de l'année (Fig. 53) :

- lorsque le F.I.T. atteint sa position méridionale extrême, l'insecte ne peut vivre que dans une bande comprise entre la trace au sol du F.I.T. et la côte, soit une bande de terrain large de 200 à 500 km ;
- lorsque le F.I.T. stagne à sa position septentrionale extrême, l'insecte ne peut vivre que dans une bande comprise entre l'isohyète 500 mm (si l'on admet, avec SAREL WHITFIELD, 1933, cette limite nord de l'espèce, qui nous paraît, au demeurant, trop généreuse ; l'isohyète 650 mm semble mieux répondre à nos trop brèves observations effectuées au Mali) et la limite nord atteinte par la zone climatique D (fortes pluies), telle qu'elle est définie par LEROUX (1972), soit une bande de terrain de 100 à 400 km de large.

Lorsque le F.I.T. commence sa migration méridionale, la bande s'élargit progressivement vers le sud, conservant sans doute sa limite nord jusqu'à ce que la trace au sol du F.I.T. s'y superpose. Ensuite, l'ensemble de la zone, large alors de 600 à 900 km se déplace vers le sud jusqu'à ce qu'elle soit « mangée » progressivement par l'Atlantique tropical (la mer n'arrête pas obligatoirement les migrations d'insectes ; en décembre 1973, une violente et exceptionnelle poussée d'Harmattan entraînait au-dessus de la mer, qui en rejetait en grand nombre sur les plages du littoral ivoirien, entre Abidjan et Grand Bassam, des criquets *Zonocerus variegatus*, alors dans leur phase de dispersion annuelle). Le phénomène inverse se produit lors de la migration du F.I.T. vers le nord.

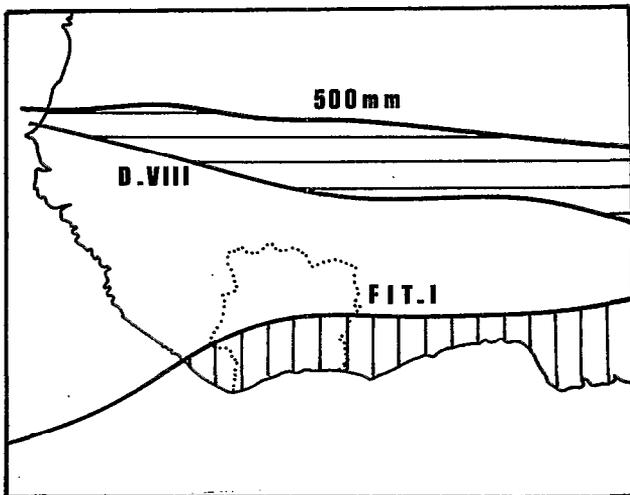


Fig. 53 – Aires géographiques extrêmes occupées par *D. voelkeri*.

- hachures horizontales : aire située entre l'isohyète 500 mm et la limite nord atteinte par la zone climatique D en août (D VIII) durant l'été boréal.
- hachures verticales : aire située au sud de la position extrême méridionale atteinte par le F.I.T. en janvier.

Ceci suppose que l'insecte dispose d'un mécanisme susceptible de lui permettre d'effectuer de tels déplacements, dont l'ampleur maximum, entre côte du Golfe de Guinée et isohyète 500 mm varie de 900 km (longitude 4° E) à 1250 km (longitude 8° O). En réalité, on l'aura compris, l'insecte, quelle que soit la partie de l'aire qu'il occupe à un moment donné, reste en permanence soumis aux conditions climatiques des zones B et C (surtout C à la limite nord de l'aire, surtout B à sa limite sud). Il trouve là les conditions les plus aptes à lui permettre d'effectuer ses vols migratoires, et à échapper, convection thermique aidant, à sa «couche limite», à l'intérieur de laquelle ses vols ne sont pas orientés de manière significative (voir SCHAEFFER, 1972, mais aussi TAYLOR, 1974).

Lors de la migration de l'espèce vers le nord, le mécanisme est du même type que celui utilisé par *D. melanoderes* : utilisation des vents dominants de secteur S-O, soufflant régulièrement aux heures où se produisent les vols (du crépuscule à minuit), et renforcés à faible altitude par le «low level jet stream» (Fig. 54). Ce déplacement vers le nord rend compte des immigrations brutales de la fin de saison sèche observées au Foro-Foro, à Ferkessédougou et Kano (Fig. 48b).

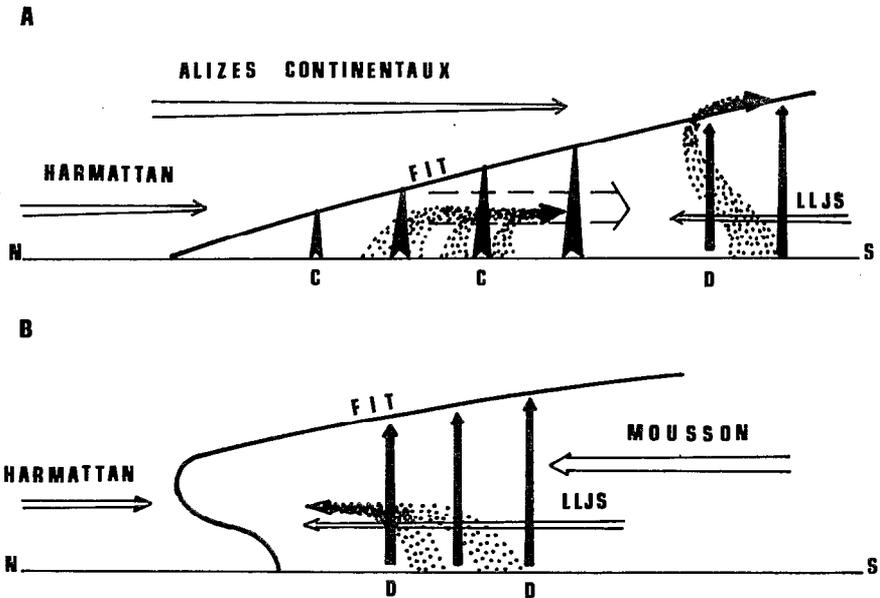


Fig. 54 – Mécanismes atmosphériques assurant l'exécution des migrations de *D. voelkeri* et de *D. melanoderes*.

- A. Migrations vers le sud de *D. voelkeri*. Lors de la migration vers le sud du F.I.T., les insectes situés dans la région proche du Front sont entraînés en altitude par les mouvements de convection thermique (C) et entraînés vers le sud par les masses d'air qui refluent vers le sud, bloquées sous le Front. Plus au sud, les insectes sont entraînés par les mouvements d'ascendance dynamique (D) et, s'ils dépassent l'altitude du Front, sont entraînés vers le sud par les Alizés continentaux qui soufflent au-dessus du Front.
- B. Migrations vers le nord de *D. voelkeri* et *D. melanoderes*. Emportés en altitude par les mouvements d'ascendance dynamique (D), les insectes sont chassés vers le nord par le «low level jet stream» (LLJS) qui se déplace dans le sens général de la Mousson.

Il existe une contradiction apparente entre le mouvement vers le sud de l'espèce, lors de la migration méridionale du F.I.T. et l'existence, au sud du Front, de vents réguliers de secteur S-O. Mais l'examen détaillé de l'environnement météorologique lève cette difficulté :

— à cette période de l'année, la première partie de la nuit est généralement caractérisée par un temps calme ;  
— il existe, lors des oscillations rapides du F.I.T., un refoulement vers le sud des masses d'air coincées sous le Front\*, qui peut atteindre une amplitude de 50 à 250 km et plus, et une vitesse de 50 kmH. Les insectes en vol dans ces masses d'air peuvent donc être rapidement refoulés vers le sud (Fig. 54).  
— l'importance de la convergence atmosphérique peut également entraîner les insectes à plus grande altitude (Fig. 54A), ce que n'infirmant pas les observations de SCHAEFFER (1972) ; l'épaisseur de la Mousson, dans les zones B et C, étant relativement faible lors de la descente du F.I.T. vers le sud (au maximum 1 000 à 1 200 m), les insectes peuvent se retrouver jetés dans le courant des alizés continentaux d'altitude (de secteur N-E) qui soufflent encore à 700 km au sud de la trace au sol du F.I.T., séparés du courant de Mousson par le calme de la Zone de Convergence. Nous ignorons l'altitude à laquelle peuvent voler les *Dysdercus*. ROBERTSON (Com. pers.) remarque, au Kenya, que peu de *Dysdercus* viennent à la lumière au-dessus de 1 200 m d'altitude, en raison sans doute des faibles températures nocturnes. Nous avons observé, personnellement, de nombreux *D. voelkeri*, en début de saison sèche, dans la prairie d'altitude du Mont Nimba (1 300 m) où ils avaient pu être entraînés par les forts courants aériens ascendants, fréquents en cette saison dans ces montagnes (LECLERC *et al.*, 1955).

Si le transport des insectes par les masses d'air refoulées nous semble, comme à ROCHE (com. pers.) l'explication la plus plausible à proximité du Front (zone B), à plus grande distance (zone C, par exemple), les observations de SCHAEFFER (1972) montrent que les déplacements d'insectes vers le sud ne se font qu'au-dessus du F.I.T. et il est permis de penser que *Dysdercus* puisse être entraîné à cette altitude. Il faut enfin garder à l'esprit l'extrême mobilité du F.I.T. ; les conditions sont susceptibles de se modifier au cours d'une même nuit, comme le montrent les résultats de BONDEN & GIBBS (1973) et de HAGGIS (1971).

Ce mouvement vers le sud rend compte des immigrations brutales de la fin de saison des pluies, observées au Foro-Foro, à Lamto, Adiopodoumé, Tafo, Kwadaso, Ibadan, et de leur décalage dans le temps (Fig. 55).

Ce passage annuel d'une aire écologique à une autre peut être comparé à une véritable transhumance de l'espèce, et cette notion n'est pas déplacée sur un continent où de nombreuses espèces animales, et plusieurs ethnies humaines (GOUROU, 1970) ont adopté des modes d'existence similaires, trouvant ainsi le moyen de faire face à l'alternance sévère des conditions de vie.

Il est cependant exclu de penser que, comme chez les Peuhls, ou les Hérons Garde-bœufs, ce soient les mêmes individus qui, chez *Dysdercus*, effectuent ces vastes voyages. Ceux-ci se réalisent par petites étapes d'une génération, colonisant progressivement les habitats devenus temporairement favorables, et le restant assez

\* Les masses d'air atlantique, humide et relativement frais, et saharien, sec et relativement plus chaud, ne se mélangent pas.

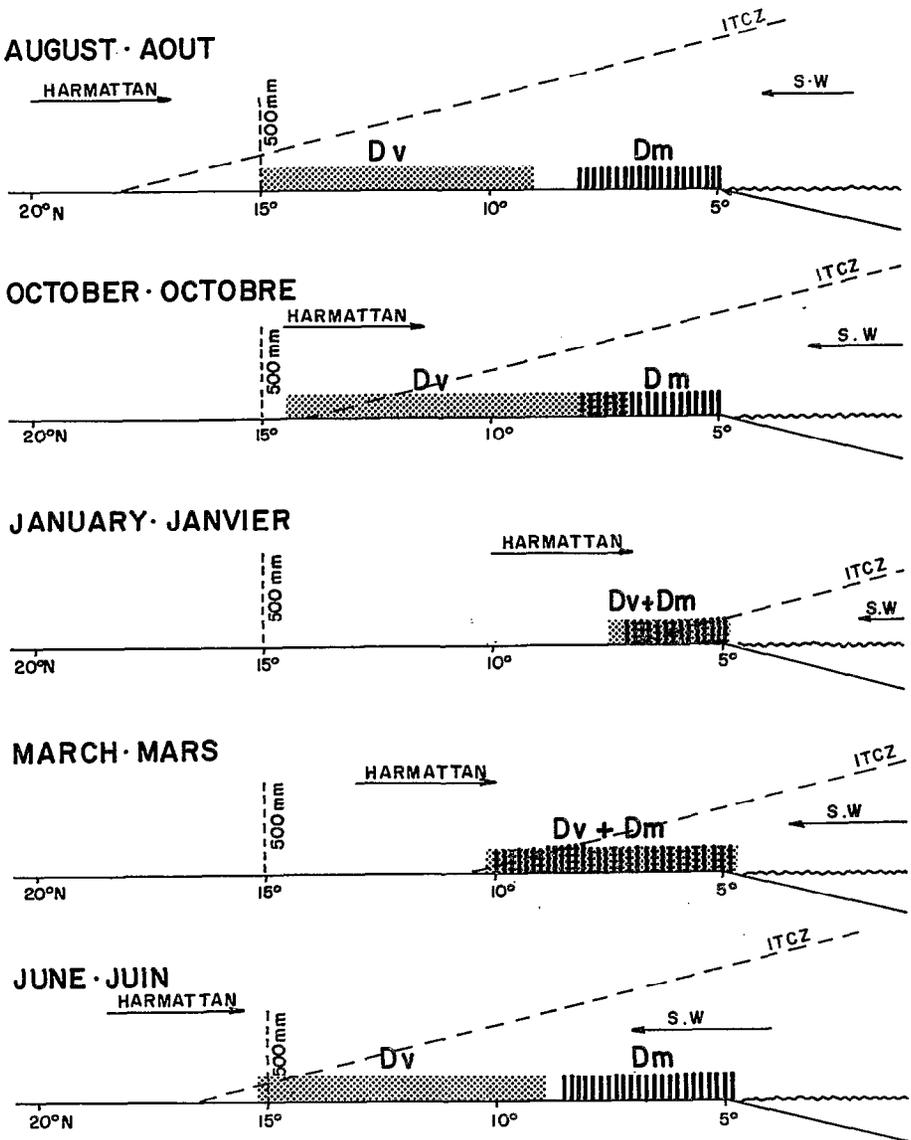


Fig. 55 – Modifications latitudinales des aires géographiques de *D. voelkeri* (Dv, pointillés) et de *D. melanoderes* (Dm, hachures) en fonction des mouvements saisonniers du F.I.T. Les flèches représentent les vents dominants ; les latitudes sont indiquées ; l'isohyète 500 mm (limite nord approximative de *D. voelkeri*) est représenté. La Zone de Convergence Inter Tropicale (ITCZ) est représentée schématiquement.

longtemps pour qu'une génération complète au moins puisse s'y développer. Les adultes apparus dans ce nouvel habitat poursuivent cette impérative transhumance. C'est ce que permet de comprendre clairement la succession spatiale et temporelle des diverses formes de coloration de l'espèce (Fig. 43).

Il n'est pas impossible d'évaluer, grosso modo, le parcours moyen que doit parcourir chaque génération: Si nous tablons sur une succession de 8-9 générations par an, soit 4-5 pour chaque parcours, chaque génération doit parcourir 250 à 300 km au maximum pour que la transhumance puisse s'effectuer normalement. Mais si l'on considère que les populations se déplacent en masse, les insectes quittant, par exemple, les zones les plus méridionales de l'aire occupée à un moment donné pour aller coloniser les zones les plus septentrionales de l'aire qui va être nouvellement occupée, le parcours diminue d'un tiers à la moitié. Chaque insecte devrait alors parcourir des distances de 100 à 150 km.

Si l'on tient compte de la vitesse propre des insectes (nos mesures donnent un ordre de grandeur de 10-12 kmH), la vitesse «sur le fond» des insectes en vol sera celle du vent régnant à l'altitude de croisière (ou celle du refoulement des masses d'air) diminuée ou augmentée de la vitesse propre de l'insecte selon la direction de son vol. Les mesures de SCHAEFFER (1972) donnent une évaluation de 10-80 kmH, avec une moyenne de 30 kmH. Si, comme nous l'avons évalué, les insectes volent en moyenne trois heures d'affilée, un parcours de 90 km par nuit semble une estimation raisonnable ; en deux-trois nuits consécutives de migration, *D. voelkeri* pourrait effectuer 100 à 150 km, sans pour autant brûler toutes ses réserves : JOHNSON (Com. pers.) évalue à 25 heures consécutives le pouvoir de vol de *D. intermedius*.

Enfin, il n'est pas exclu que des transports d'insectes puissent être assurés d'est en ouest par les passages des lignes de grains, si caractéristiques (sous le nom erroné de «tornades») du climat des intersaisons (Zone C). Des indications dans ce sens sont données par SCHAEFFER (1972).

#### 4. DISCUSSION

BOWDEN (1973) et RAINEY (1973) ont récemment fait la revue des cas d'association entre les migrations régulières, à grande échelle, de plusieurs espèces d'insectes et les grands systèmes de convergence atmosphérique. En Afrique, les exemples les plus connus sont ceux du criquet *Schistocerca gregaria* (RAINEY, 1963, 1973) ou de la noctuelle *Spodoptera exempta* (BROWN *et al.*, 1969 ; HAGGIS, 1971). Dans ces deux cas, plus particulièrement étudiés en Afrique orientale, comme dans les exemples donnés par SCHAEFFER (1972), BOWDEN & GIBBS (1973) au Soudan, on constate à la fois :

1. l'association de l'activité de vol des insectes avec un type de temps, dépendant bien sûr d'un système climatique général (Z.C.I.T.) ou plus localisé (African Rift Convergence Zone ; lignes de grains) ;
2. le transport d'insectes sur de longues distances favorisé par les mouvements verticaux de convection thermique qui permettent à l'insecte d'échapper à sa

«couche limite», et par des mouvements horizontaux (vents ; déplacements de masses d'air) qui assurent les déplacements migratoires proprement dits.

En Afrique Occidentale, les exemples d'association de vols migratoires avec des types de temps donnés ne manquent pas :

- Orthoptères : *Locusta migratoria*, au Mali (FARROW, 1970) ;
- Lépidoptères : divers Sphingidae, au Ghana (BOWDEN, 1964) ;
- Hétéroptères : divers Belostomatidae, au Ghana (BOWDEN, 1964) et en Côte d'Ivoire (DUVIARD, 1974) ; Largidae, en Côte d'Ivoire (DUVIARD, 1975) ; Pyrrhocoridae : le cas de *Dysdercus* spp. complète ce tableau. *D. melanoderes*, espèce sylvicole, effectue toute l'année de courts vols dispersifs liés à des conditions climatiques humides ; lors de la remontée du F.I.T. vers le nord, les insectes, entraînés en altitude par l'importante convection atmosphérique qui accompagne le retour des précipitations peuvent être emportés au delà de leur aire écologique habituelle, colonisant des habitats forestiers plus septentrionaux dont ils disparaissent en saison sèche, ou même atteignant des latitudes totalement inhospitalières pour l'espèce, et y disparaissant. *D. voelkeri*, par son éclectisme alimentaire et par sa grande plasticité écologique, pratique l'exploitation d'habitats beaucoup plus variés. Il accomplit de vastes migrations saisonnières, associées, dans le cadre des déplacements annuels du F.I.T., à des conditions climatiques chaudes, humides et ensoleillées, responsables elles-mêmes de la transformation des habitats exploités par l'insecte, qui deviennent favorables sous leur influence. Il y a là un bel exemple d'adaptation évolutive qui confirme parfaitement les idées de BOWDEN (1964), émises à la suite de son étude sur les Sphingidae du Ghana, liant l'évolution de la stratégie migratoire de l'insecte à la structure du système météorologique dominant.

Certes, comme le remarque JOYCE (1973), de tels exemples démontrent la nécessité impérative d'adapter la politique de lutte contre les insectes ravageurs aux réalités écologiques. L'époque où les déplacements d'insectes n'étaient envisagés qu'à petite échelle (déplacements haies-champs, par exemple) semble bien révolue. L'Afrique Tropicale ne présente-t-elle pas, comme le soulignait BOWDEN (1973) les conditions optimales pour la mise en place d'une entomologie synoptique ? ■

## Conclusion générale

Nous nous sommes efforcé, à la fin de chaque chapitre, de tirer les conclusions partielles des faits alors établis. Sans vouloir reprendre les résultats auxquels nous avons abouti, nous allons tenter, plutôt, de voir de quelle façon nos travaux permettent d'éclairer la question qui nous était posée : quelles sont les modalités d'infestation, par les insectes déprédateurs, des cultures annuelles en milieu tropical ?

Pour répondre à cette question, il importe de connaître le mode de vie de l'insecte choisi dans le milieu naturel où il se rencontre, en dehors de toute culture.

Dans le site des savanes retenu pour étudier ce point précis, comme dans d'autres milieux prospectés par nous ou par d'autres auteurs, les habitats de *D. voelkeri* sont caractérisés par leur fugacité (période de dissémination des fruits ou des graines des plantes-hôtes), leur faible étendue (zone de dispersion des graines), leur discontinuité spatiale (distribution des plantes-hôtes) et la variété des conditions microclimatiques qu'ils présentent. Les champs de coton, mis en place par l'homme sur certains types de sols de savane, ne se distinguent pas fondamentalement des habitats naturels de l'insecte. Ils ont la même fugacité et ne peuvent héberger les insectes qu'au cours des deux à trois mois qui séparent le début de la formation des capsules de la récolte du coton. Leur étendue est, en général, supérieure à celle des habitats naturels, mais la discontinuité des sites géomor-

phologiques et pédologiques interdit toute culture de type « openfield » ; les champs restent donc, le plus souvent, dispersés. Sur le plan microclimatique, ces milieux cultivés offrent des conditions assez voisines de celles rencontrées par les insectes dans leurs habitats des zones de savane.

Comme chez d'autres Hétéroptères exploitant des habitats temporaires, il existe, chez *Dysdercus*, un mécanisme physiologique assurant la fixation des insectes adultes dans un biotope favorable nouvellement découvert. Si les jeunes adultes possèdent la faculté de voler, celle-ci est rapidement perdue dès la rencontre de partenaires sexuels et de nourriture. En effet, la prise de nourriture et l'accouplement fournissent des stimuli qui, par relais neuro-endocrine, déclenchent à la fois l'histolyse des muscles alaires et la maturation des oocytes chez les femelles. Chez *D. voelkeri*, nous avons pu montrer que ce phénomène de l'histolyse des muscles alaires est responsable de l'arrêt du vol même s'il n'entraîne pas obligatoirement la fonte totale de ces organes.

Ces observations de laboratoire se vérifient dans la nature et permettent de diviser la vie imaginaire en deux phases successives et bien distinctes : une phase migratoire, en cours de laquelle l'insecte présente une intense activité de vol mais pendant laquelle il ne s'alimente ni ne se reproduit, suivie d'une phase reproductrice, induite par la découverte de nouveaux habitats (alimentation et partenaires sexuels).

Un tel mécanisme représente une adaptation évolutive remarquable au type d'habitat temporaire exploité par l'espèce, puisqu'il permet d'assurer la reproduction et le développement d'une génération dans un biotope favorable seulement pendant une courte durée.

Seuls des mouvements d'échange peuvent alors permettre à ces insectes de quitter les habitats exploités et devenus défavorables pour en découvrir d'autres encore vierges. Ces échanges peuvent être aériens ou terrestres. Terrestres, ils concernent les larves et les adultes devenus incapables de voler.

Or, tant au laboratoire que sur le terrain, nous avons vu que la marche n'occupait qu'une fraction de temps très faible au cours de la vie de l'insecte, qui utilise essentiellement ce mode de locomotion à la recherche d'une proche alimentation, de sites de repos, de partenaires sexuels, et ne s'éloigne donc jamais beaucoup de son habitat. A ce propos, les tentatives de piégeage en savane, à quelques mètres d'un champ de coton hébergeant une forte population de *Dysdercus*, montrent que les insectes, s'ils se déplacent activement, ne le font que sur de faibles distances. En zone forestière, nous avons également observé que lorsqu'on s'éloigne du pied de l'arbre-hôte, un fromager, la raréfaction des captures de *Dysdercus* accompagne la diminution de densité des graines tombées au sol ; on trouve encore des graines bien au delà de la surface prospectée par les punaises, mais leur exploitation occasionnerait sans doute des déplacements trop importants, pour qu'ils aient quelque chance d'aboutir. Ces échanges terrestres sont donc, semble-t-il, bien incapables d'assurer le passage des insectes entre les habitats successifs. Dans une même région, les divers habitats se succèdent, comme nous l'avons vu, dans le temps et dans l'espace. A ce titre, le champ de coton ne représente rien de plus qu'une étape supplémentaire possible ; mais la grande quantité d'aliments apparemment disponible dans un champ traité par les insecticides diminue singulièrement lorsque le champ est laissé

à lui-même, par le fait de nombreuses espèces déprédatrices qui précèdent *Dysdercus* dans le cortège continu des ravageurs. Quelle que soit l'importance des pullulations d'insectes dans ces milieux anthropiques, l'énorme mortalité larvaire limite les incidences à long terme de ces pullulations très localisées.

Seuls les échanges aériens, qui ne concernent donc que les jeunes adultes capables de voler, peuvent assurer le passage entre les divers habitats successifs d'une région donnée. Mais si, dans le cas du Foro-Foro, les *Dysdercus* peuvent trouver une alimentation adéquate d'octobre à mai, ils ne peuvent subsister de mai à octobre. Avec des calendriers différents, c'est la situation qui a été observée dans les quelques autres localités d'Afrique Occidentale où ces insectes ont donné lieu à des études. De plus, la présence d'alimentation adéquate ne signifie pas que l'habitat soit colonisable par l'insecte ; certaines conditions climatiques (sécheresse ou pluviométrie excessives) sont une barrière absolue.

Se pose alors le problème de la survie au cours des mois défavorables, pendant lesquels les aliments font défaut et/ou les conditions climatiques ont une influence létale drastique. Or, l'examen de l'activité de vol des insectes nous a permis de concevoir différemment le problème des échanges aériens, non plus comme un phénomène assurant uniquement le passage entre petits habitats isolés d'une région donnée, mais plutôt comme un vaste mouvement de population entre les habitats de régions voisines, l'échelle géographique de tels échanges n'étant plus de l'ordre du kilomètre mais de la centaine de kilomètres.

Dans le site du Foro-Foro, nous avons pu montrer que l'activité de vol, qui caractérise la phase migratoire de la vie imaginaire, est essentiellement nocturne et dépend étroitement de la température, plus indirectement de l'hygrométrie. Mais la phénologie migratoire observée dans cette station présente des variations saisonnières cycliques et nous avons pu montrer qu'elle dépendait des conditions climatiques régionales : l'ensoleillement et l'hygrométrie sont des facteurs limitants en dessous de certains seuils. En réalité, l'activité migratoire est étroitement inféodée aux déplacements du Front Inter Tropical, qui déterminent les climats saisonniers.

En élargissant notre expérimentation à l'ensemble du territoire de la Côte d'Ivoire, en la complétant d'investigations ponctuelles au Mali et au Ghana, en examinant soigneusement les rares données de la littérature sur ce point, nous sommes parvenus à resituer les observations ponctuelles du Foro-Foro dans un cadre géographique plus vaste, couvrant l'ensemble de la zone écologique fréquentée par *D. voelkeri*.

Les échanges aériens qui assurent la colonisation des nouveaux habitats ne peuvent avoir lieu que dans des conditions climatiques caractérisées par un ensoleillement et une hygrométrie élevés ; ces conditions sont réalisées, pour une région donnée, lorsque le Front Inter Tropical, qu'il se déplace vers le nord ou vers le sud, détermine, au-dessus de la région considérée, les climats correspondant à la «saison sèche océanique» ou à «l'intersaison». Si le Front est dans une position qui détermine, au-dessus de la région considérée, un autre type de climat, trop sec ou trop humide, les vols migratoires deviennent impossibles, comme d'ailleurs la survie de l'insecte dans la zone considérée. Il est important de remarquer que ces conditions climatiques favorables aux vols de *Dysdercus* sont également celles dans lesquelles se produit la dissémination des fruits de la plupart des plantes-hôtes de l'insecte.

Les déplacements de ces punaises sur d'aussi grandes distances s'effectuent par étapes d'une génération. Les jeunes adultes migrants utilisent alors les mouvements atmosphériques liés aux déplacements de l'ensemble de la Z.C.I.T. La convection thermique et les mouvements d'ascendance dynamique, dont l'importance dans la zone climatique favorable aux *Dysdercus* est connue, permettent à l'insecte d'échapper à sa couche limite et d'atteindre les faibles altitudes où soufflent régulièrement les vents de sud-ouest liés à la structure de la Z.C.I.T. ; la recolonisation des savanes à partir de la forêt est ainsi assurée lors des déplacements du F.I.T. vers le nord. Lors des déplacements du F.I.T. vers le sud, le refoulement des masses d'air humide emprisonnées sous les alizés continentaux chauds et secs assure le transport des insectes de la savane vers la forêt.

Mettant à profit un système météorologique dont la pérennité et la régularité de fonctionnement n'ont rien en commun avec la fragilité des structures analogues des latitudes tempérées, cette espèce tropicale remarquablement nomade a développé une étonnante stratégie colonisatrice. Celle-ci lui permet d'exploiter, selon un processus régulier dont les aléas sont compensés par une forte natalité, des habitats étalés sur 15° de latitude, nombreux mais dispersés et de faible étendue, riches en ressources mais temporaires, dans des conditions climatiques qui ne sont favorables que le temps d'une ou deux générations.

Le cas de *D. voelkeri* ne semble pas être un exemple isolé en Afrique Tropicale. Plusieurs autres espèces d'insectes présentent des comportements écologiques comparables. Des hommes même ont élaboré des us migratoires similaires. Dans les années à venir, beaucoup d'insectes prédateurs tropicaux se révéleront sans doute être de grands migrants. Il nous semble que l'on puisse voir, dans les migrations associées à de vastes systèmes climatiques, un type de réponse adaptative de l'insecte à son environnement aussi caractéristique du monde tropical que la diapause peut l'être du monde tempéré.

Ainsi, pour achever ce mémoire sur la question qui a suscité nos recherches, il nous apparaît, à la lumière de l'exemple que nous avons étudié, qu'il faille ne pas se limiter à une approche régionale, certes indispensable, des modalités d'infestation d'une culture annuelle en milieu tropical. Seule une entomologie synoptique, telle qu'il existe une météorologie synoptique à laquelle elle ne peut qu'être étroitement inféodée, permettra, dans un premier temps, de comprendre d'où et comment viennent les ravageurs, et, ultérieurement d'établir un véritable réseau d'avertissement phytosanitaire, dont l'expérience ici relatée montre, en Afrique Occidentale tout au moins, qu'il ne devrait pas tenir compte des frontières politiques. ■

## *Bibliographie*

- ABREU, J.M. de, SILVA, P. - 1972 - Pragas potenciais de cacauero na Bahia e no Espírito Santo. Ca. Atual., Ilhéus, 9, 3 : 4-9.
- ABDEL RAHMAN, A.M. - 1975 - Studies on the effects of crowding on the Cotton Stainer *Dysdercus supersticiosus* (F.). Pf. D. Thesis, University of Wales.
- ALZA, D. - 1959 - Normas y conocimientos preliminares en el estudio de la migración del arrebatiado (*Dysdercus peruvianus* Guérin) en la Costa Central. Revta peru. Ent. agric. 2, 86-91.
- AVENARD, J.M., ELDIN, M., GIRARD, G. et coll. - 1971 - *Le milieu naturel de Côte d'Ivoire*. Mémoires ORSTOM, n° 50, Paris.
- AVENARD, J.M. - 1965 - Géomorphologie et répartition des formations végétales dans la région du Foro-Foro (nord de Bouaké). Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé, 53 p.
- BADAHUR, J. - 1965 - Parazitization of *Dysdercus* by *Alophora* (Diptera) and its effects on reproduction. Indian J. Ent., 27, 243-245.
- BAGLEY, R.W. - 1958 - Algunos recientes essays para el control del arrebatiado (*Dysdercus peruvianus* Guérin). Rev. Perua. Ent. agric. 1, 37-38.

- BALLARD, E., EVANS, M.G. - 1928 - *Dysdercus sidae* Montr. in Queensland. Bull. ent. Res., 18, 405-432.
- BATHIA, S.K., KAUL, H.N. - 1966 - Effect of temperature on the development and oviposition of the red cotton bug *Dysdercus koenigii* (Fabricius) (Hemiptera : Pyrrhocoridae) and applications of Pradham's equation relating temperature to the development. Indian J. Ent., 28, 45-54.
- BILLE, J.C., POUPON, H., - 1972 - Recherches écologiques sur une savane sahé-lienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. Terre et Vie, 26, 351-365.
- BEBBINGTON, A.G., ALLAN, W. - 1936 - The food-cycle of *Dysdercus fasciatus* in *Acacia* savannah in Northern Nigeria. Bull. ent. Res., 27, 237-249.
- BENEDEK, P., JASZAI, V.E. - 1973 - On the migration of Corixidae (Heteroptera) based on light trap data. Acta Zool. Acad. Sc. Hung., 19, 1-9.
- BERRIDGE, M.J. - 1965 - The physiology of excretion and osmoregulation. J. Exp. Biol., 43, 511-521.
- BORDEN, J.H., SLATER, C.E. - 1968 - Induction of flight muscle degeneration by synthetic juvenile hormone in *Ips confusus* (Coleoptera : Scolytidae). Z. Vergl. Physiol., 61, 366-368.
- BOWDEN, J. - 1964 : The Sphingidae (Lepidoptera) of Kwadaso, Ghana, with special reference to their phenology, the influence of moonlight on activity and the effect of weather conditions on abundance and activity. Ph. D. thesis, University of Bristol, 165 p.
- BOWDEN, J. - 1970 - Cotton Pests, pp: 178-187 in *Agriculture in Uganda*, Ed. J.D. JAMESON, Oxford University Press, 1970.
- BOWDEN, J. - 1973 - Migration of pests in the Tropics. mededelingen Fakulteit Landbouwwetenschappen, Gent, 38, 785-796.
- BOWDEN, J. - 1973 - The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa. I. The moon and moonlight. Bull. ent. Res., 63, 113-128.
- BOWDEN, J., GIBBS, D.G. - 1973 - Light-trap and suction-trap catches of insects in the northern Grzira, Sudan, in the season of southward movement of the Inter-Tropical Front. Bull. ent. Res., 62, 571-596.
- BOWDEN, J., CHURCH, B.M. - 1973 - The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa. II. The effect of moon phase on light-trap catches. Bull. ent. Res., 63, 129-142.
- BOWDEN, J., MORRIS, M.G. - 1975 - The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa. III. The effective radius of a mercury-vapour light-trap and the analysis of catches using effective radius. Bull. ent. Res., 65, 303-348.

- BRINKHURST, R.O. - 1959 - Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *J. Anim. Ecol.*, 28, 211-230.
- BROWN, E.S. - 1962 - Researches on the ecology and biology of *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Scutelleridae) in Middle East Countries, with special reference to the overwintering period. *Bull. ent. Res.*, 53, 445-514.
- BROWN, E.S. - 1965 - Notes on the migration and direction of flight of *Eurygaster* and *Aelia* species (Hemiptera, Pentatomoidea) and their possible bearing on invasions of cereal crops. *J. Anim. Ecol.*, 34, 93-107.
- BROWN, E.S., BETTS, E., RAINEY, R.C. - 1969 - Seasonal changes in Distribution of the African Armyworm. *Spodoptera exempta* (Wlk.) (Lep., Noctuidae) with special reference to Eastern Africa. *Bull. ent. Res.*, 58, 661-728.
- BRUNT, A.M. - 1971 - The biology of the first batch of eggs and associated tissues in the ovariole of *Dysdercus fasciatus* Signoret (Heteroptera-Pyrrhocoridae) as seen with the light microscope. *J. Morph.*, 134, 105-130.
- CHATTERJI, S., SETHI, G.R., SAXENA, P.N., RAHALKER, G.W. - 1960 - Significance of multiple mating in red cotton bug, *Dysdercus koenigii* F. *Ind. J. Ent.*, 22, 294-296.
- CHUDAKOVA, I.V., BOCHAROVA-MESSNER O.M. - 1968 - Endocrine regulation of the wing musculature in the house cricket (*Acheta domestica* L.) *Akad. Nauk S.S.S.R. Doklady Biol. Sci.*, 179, 157-159.
- CLARKE, K.U., SARDESAI, J.B. - 1959 - Analysis of the effects of temperature upon the growth and reproduction of *Dysdercus fasciatus* Sign. (Hemiptera : Pyrrhocoridae) I. The intrinsic rate of increase. *Bull. ent. Res.*, 50, 387-405.
- COUTURIER, G., DUVIARD, D. - 1975 - Éthologie des peuplements de Dolichopodidae (Diptera) des savanes vierges et cultivées de Côte d'Ivoire centrale. *Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé*, 14 p.
- CULLEN, M.J. - 1969 - The biology of giant water bugs (Hemiptera : Belostomatidae) in Trinidad. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond. (A)*, 123-136.
- DAVIS, N.T. - 1975 - Hormonal control of flight muscle histolysis in *Dysdercus fulvoniiger*. *Ann. ent. Soc. America*, 68, 710-714.
- DELATTRE, R. - 1950 - A propos des *Dysdercus* du cotonnier (Hem. Pyrrhocoridae). *Cot. Fib. trop.*, 5, 93-94.
- DINGLE, H. - 1965 - The relation between age and flight activity in the Milkweed Bug, *Oncopeltus*. *J. exp. Biol.*, 42, 269-283.
- DINGLE, H. - 1966 - The effect of population density on mortality and sex ratio in the milkweed bug (*Oncopeltus*) and the cotton stainer (*Dysdercus*) (Heteroptera).
- DINGLE, H., - 1972 - Migration Strategies of Insects. *Science*, 175, 1327-1335.

- DINGLE, H., ARORA, G. - 1973 - Experimental studies of Migration in Bugs of the genus *Dysdercus*. *Oecologia* (Berl.), 12, 119-140.
- DINGLE, H. - 1974 - The experimental analysis of migration and life-history strategies in insects, pp. 329-342 in *Experimental analysis of Insect Behaviour*, Ed. L. BARTON BROWNE, Springer Verlag Berlin, 1974.
- DUVIARD, D. - 1971 - Les Malvales de la Côte d'Ivoire centrale. Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé, 32 p.
- DUVIARD, D. - 1971 - L'Harmattan et ses conséquences écologiques pour l'entomocénose du champ de coton en Côte d'Ivoire centrale. Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé, 6 p.
- DUVIARD, D. - 1972 - Les vols migratoires de *Dysdercus voelkeri* Schmidt (Hemiptera, Pyrrhocoridae) en Côte d'Ivoire. I. Le rythme endogène fondamental. *Cot. Fib. trop.*, 27, 379-388.
- DUVIARD, D. - 1973 - Les vols migratoires de *Dysdercus voelkeri* Schmidt (Hemiptera, Pyrrhocoridae) en Côte d'Ivoire. II. Les rythmes exogènes. *Cot. Fib. trop.*, 28, 239-252.
- DUVIARD, D. - 1974 - Flight activity of Belostomatidae in Central Ivory Coast. *Oecologia* (Berl.), 15, 321-328.
- DUVIARD, D. - 1974 - Les migrations de *Dysdercus* spp. (Hemiptera, Pyrrhocoridae) et les mouvements du Front Inter Tropical. Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé, 21 p.
- DUVIARD, D. - 1975 - Vols migratoires et développement ovarien chez *Physopelta* spp. (Hemiptera : Largidae) en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 10, 25-33.
- DUVIARD, D., POLLET, A. - 1973 - Spatial and seasonal distribution of Diptera, Homoptera and Hymenoptera in a moist shrub savanna. *Oikos*, 24, 42-57.
- EDWARDS, F.J. - 1969a - Development and histolysis of the indirect flight muscle in *Dysdercus intermedius*. *J. Insect Physiol.*, 15, 1591-1599.
- EDWARDS, F.J. - 1969b - Environmental control of flight muscle histolysis in the bug *Disdercus intermedius*. *J. Insect. Physiol.*, 15, 2013-2020.
- EDWARDS, F.J. - 1970 - Endocrine control of flight muscle histolysis in *Dysdercus intermedius*. *J. Insect Physiol.*, 16, 2027-2031.
- ELDIN, M., - 1971 - voir AVENARD, J.M. *et coll.*
- FARROW, R.A. - 1970 - Phase changes in the African Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.), in its main outbreak area on the middle Niger in 1967-68 in relation to out breaks. *Proc. Int. Study Conf. Current and Future Problems of Acridology*, London, 315-329.

- FLOHN, H. (sans date) - Structure de la zone de convergence inter tropicale, STM, Doc 7, O.M.M.
- FREEMAN, P. - 1947 - A revision of the genus *Dysdercus* Boisduval (Hemiptera Pyrrhocoridae) excluding the American species. Trans. R. ent. Soc. Lond., 98, 373-424.
- FUSEINI, B.A. - 1972 - The biology of cotton stainers, *Dysdercus* spp. (Heteroptera, Pyrrhocoridae) in southern Ghana. M. Sc. Thesis, University of Ghana, Legon, 146 p.
- GAGNEPAIN, C. - 1969 - Première étude d'un peuplement en Lépidoptères faite à l'aide d'un piège lumineux de type «Jermy». Alexanor, 6, 101-111.
- GALICHET, P.F. - 1956 - Quelques facteurs de réduction naturelle dans une population de *Dysdercus supersticiosus* Fab. (Hemiptera, Pyrrhocoridae). Rev. Path. veg. Ent. agric. Fr., 35, 27-49.
- GATEHOUSE, A.G., HALL, M.J.R. - 1976 - The effect of isolation on flight and on the pre-oviposition period in unmated *Dysdercus supersticiosus*. Physiol. Ent., 1, 15-19.
- GEERING, Q.A., COAKER, T.H. - 1960 - The effects of different plant foods on the fecundity, fertility and development of a cotton stainer, *Dysdercus supersticiosus* F. Bull. ent. Res., 51, 61-76.
- GIBBS, D.G., LESTON, D. - 1970 - Insect phenology in a forest cocoa-farm locality in West Africa. J. appl. Ecol., 7, 519-548.
- GUILLAUMET, J.L., ADJANOCHOUN, E. - 1971 - La végétation de la Côte d'Ivoire. in AVENARD, J.M. et coll.
- GLASGOW, H. - 1914 - The gastric caeca and the caecal bacteria of the Heteroptera. Biol. Bull. Woods Hole, 26, 101-170.
- GOLDING, F.D. - 1925 - A statistical survey of the infestation of *Dysdercus* spp. on Cotton in Nigeria. Fourth Ann. Bull. Agric. Dept., Nigeria.
- GOLDING, F.D. - 1927 - Notes on the food plants and habits of some southern Nigerian Insects. Bull. ent. Res., 18, 95-99.
- GOLDING, F.D. - 1928 - Notes on the bionomics of cotton stainers (*Dysdercus*) in Nigeria. Bull. ent. Res., 18, 319-334.
- GOUROU, P., - 1970 - L'Afrique. Hachette, Paris.
- HAGGIS, M.J. - 1971 - Light-trap catches of *Spodoptera exempta* (Walk) in relation to wind direction. East Afr. Agric. & Forest. J., 37, 100-108.
- HALFENBERG, R., STEIN, G. - 1971 - Uber das rote Pigment der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Distant. Z. Naturforsch., 26, 71.
- HUTCHINSON, J., DALZIEL, J.M. - 1954, 1958 - Flora of West Tropical Africa, 2nd edn ed. by R.W.J. KEAY 1 (1, 2). - 295 pp, 828 pp, London, Crown Agents.

- JANZEN, D.H. - 1972 - Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. Ecology, 53, 350-361.
- JENIK, J., HALL, J.B. - 1966 - The ecological effects of the Harmattan Wind in the Djebobo Massif (Togo Mountains, Ghana). J. Ecol., 54, 767-779.
- JOHNSON, C.G. - 1969 - Migration and dispersal of insects by flight. London, Methuen & C<sup>o</sup>, 763 p.
- JOYCE, R.J.V. - 1973 - Insect mobility and the philosophy of crop protection with reference to the Sudan Gezira. Pans, 19, 62-70.
- KEHAT, M., WYNDHAM, M. - 1973a - Flight activity and displacement in the Rutherglen Bug *Nysius vinitor* (Hemiptera : Lygaeidae). Aust. J. Zool., 21, 413-426.
- KEHAT, M., WYNDHAM, M. - 1973b - The relation between food, age, and flight in the Rutherglen Bug, *Nysius vinitor* (Hemiptera : Lygaeidae). Aust. J. Zool., 21, 427-434.
- KEHAT, M., WYNDHAM, M. - 1974 - Differences in flight behaviour of male and female *Nysius vinitor* Bergroth (Hemiptera : Lygaeidae). J. Aust. ent. Soc., 13, 27-29.
- KELLY, E.D., PARKS, T.H. - 1911 - Chinch Bug investigations west of the Mississippi River. Bull. Bur. Ent. U.S. Dep. Agric. n<sup>o</sup> 95.
- KENNEDY, J.S. - 1961 - A turning point in the study of insect migration. Nature, Lond., 189, 785-791.
- KIRITANI, K. - 1963 - The change in reproductive system of the Southern Green Stink Bug, *Nezara viridula*, and its application to forecasting of seasonal history. Jap. J. appl. Ent. Zool., 7, 327-337.
- KIRITANI, K., HOKYO, N., KIMURA, K., NAKASUJI, F. - 1965 - Imaginal dispersal of the Southern Green Stink Bug, *Nezara viridula*, in relation to feeding and oviposition. Jap. J. Appl. Ent. Zool., 9, 291-296.
- KORT de, C.A.D. - 1969 - Hormones and the structural and biochemical properties of the flight muscles in the Colorado beetle. Med. Landbouwhogeschool Wageningen, 69, 1-63.
- LE BERRE, J.R. - 1947 - Action des facteurs climatiques sur l'incitation au vol du Doryphore. C.R. Acad. Sci., 224, 620-622.
- LE BERRE, J.R. - 1950 - Contribution à l'étude du déterminisme de l'envol du Doryphore, *Leptinotarsa decemlineata* Say. C.R. Acad. Sci., 321, 1096-1098.
- LE BERRE, J.R. - 1953 - Déterminisme du vol de l'insecte. Rev. Zool. Agric. appl., 7-9, 1-7.
- LE BERRE, J.R. - 1969 - Les pièges lumineux, 79-96, in M. LAMOTTE et F. BOURLIERE. Problèmes d'Écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres, Paris, Masson et C<sup>o</sup>, 303 p.

- LEROUX, M. - 1972 - La dynamique des précipitations en Afrique Occidentale. Publications de l'Asecna, Dakar, 281 p.
- LESTON, D. - 1972 - The identity and hostplants of *Dysdercus* spp. (Hem., Pyrrhocoridae) in Ghana. *in press* Bull. entomol. Res.
- LESTON, D. - 1973 - The flight behaviour of Cocoa-capsids (Hemiptera : Miridae). Ent. exp. & appl., 16, 91-100.
- LEWIS, T., TAYLOR, L.R. - 1967 - Introduction to experimental ecology. Academic Press, London & New-York, 401 p.
- LOHER, W., GORDON, H.T. - 1968 - The maturation of sexual behaviour in a new strain of the large Milkweed Bug, *Oncopeltus fasciatus*. Ann. Ent. Soc. America, 61, 1566-1572.
- LOCKSHIN, R.A., WILLIAMS, C.M. - 1964 - Programmed cell death. II. Endocrine potentiation of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect Physiol., 10, 643-649.
- LOCKSHIN, R.A., WILLIAMS, C.M. - 1965 - Programmed cell death. III. Neural control of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect Physiol., 11, 601-610.
- MADGE, D.S. - 1965 - The responses of cotton stainers (*Dysdercus fasciatus* Sign.) to relative humidity and temperature and the location of their hygroreceptors. Ent. exp. et appl., 8, 135-152.
- MONNIER, Y. - 1971 - Le complexe agro-industriel de Côte d'Ivoire, notion de schéma standard de croissance industrielle. Ann. Univ. Abidjan, sér. G., 39-121.
- MOLLER ANDERSEN, N. - 1973 - Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine Pondskaters (Hem. Gerridae). Ent. scand., 4, 1-20.
- MYERS, J.C. - 1927 - Ethological observations on some Pyrrhocoridae of Cuba (Hemiptera, Heteroptera). Ann. Ent. Soc. America, 20, 279-300.
- NEVILLE, A.C. - 1965 - Circadian organisation of chitin in some insects skeleton. Q.J. microsc. Sci., 106, 315-325.
- NEW, T.E., HADDOW, A.J. - 1973 - Nocturnal flight activity of some African Mantispidae (Neuroptera). J. Ebt. (A), 47, 161-168.
- ODHIAMBO, R.R. - 1968 - The effects of mating on egg production in the cotton stainer *Dysdercus fasciatus*. Entomol. Exp. Appl., 11, 379-388.
- ODHIAMBO, T.R., ARORA, G.K. - 1973 - A comparative study of oocyte development in cotton stainers (*Dysdercus* spp., Pyrrhocoridae) and the factors that control egg production. Entomol. Exp. Appl., 16, 455-470.
- PALMER, L.S., KNIGHT, H.H. - 1924 - Anthocyanin and flavone like pigments as cause of red colorations in the Hemipterous families Aphididae, Coreidae, Lygaeidae, Miridae and Reduviidae. J. Biol. Chem., 59, 451-455.

- PARKER, A.H. - 1972 - The predatory and sexual behaviour of *Phonoctonus fasciatus* (P. de B.) and *P. subimpictus* Stal (Hem., Reduviidae). Bull. ent. Res., 62, 139-150.
- PEARSON, E.O. - 1958 - The insect pests of cotton in tropical Africa. London, Emp. Cott. Grow. Corp. & Commonwealth Inst. Ent., 355 p.
- PEREGRINE, D.J. - 1972 - Some evidence of gustatory discrimination in the cotton stainer *Dysdercus fasciatus* Sign. (Hem., Pyrrhocoridae). Bull. ent. Res., 62, 211-214.
- PERTTUNEN, V., HAYRINEN, T. - 1969 - The effect of temperature on the spontaneous take-off activity of *Blastophagus piniperda* L. (Col., Scolytidae) in the laboratory at different seasons of the year. Ann. Ent. Fenn., 35, 105-122.
- PERTTUNEN, V., HAYRINEN, T. - 1969 - The effect of temperature and light intensity on flight initiation and take-off rate in *Acanthoscelides obtectus* Say (Col., Bruchidae). Ann. Ent. Fenn., 35, 190-204.
- PHISALIX, M. - 1894 - Recherches sur la matière pigmentaire rouge de *Pyrrhocoris apterus* L. C.R. Acad. Sci., 118, 2.
- PIERRARD, G. - 1965-1966 - 1966-1967 - 1967-1969 - Rapports annuels de la Section d'Entomologie. Station de Bambari, I.R.C.T., Paris, Multigr.
- PIERRARD, G. - 1967 - Sur la confusion de deux espèces du genre *Dysdercus* Guérin-Meneville (Pyrrhocoridae) : *D. supersticiosus* Fabricius et *D. voelkeri* Schmidt sous le taxon *supersticiosus*. Cot. Fib. trop., 22, 421-424.
- PIERRARD, G. - 1972 - Le contrôle de *Dysdercus voelkeri* Schmidt défini par l'acquisition de connaissances de la biologie de l'insecte et de ses dégâts. Thèse Doctorat Sci. Agr., Gembloux, 297 p.
- PLUOT, D. - 1970 - La spermathèque et les voies génitales femelles des Pyrrhocoridae (Hemiptera). Ann. Soc. Ent. Fr., 6, 777-807.
- POISSON, R. - 1921 - Recherches sur le déterminisme de la perte de la faculté du vol chez les Hémiptères aquatiques. C.R. Acad. Sci. Paris, 172, 1322-1324.
- POISSON, R. - 1922 - L'histogenèse des muscles du vol chez la Ranâtre, la Nèpe et les Naucorises. C.R. Acad. Sci. Paris, 174, 770-773.
- POISSON, R. - 1924 - Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. Bull. biol. Fr. Belg., 58, 49-305.
- POLLET, A. - (à paraître) - Utilisation des gouttières de piégeage en savanes préforestières éburnéennes.
- RAINEY, R.C. - 1963 - Meteorology and the migration of Desert Locusts. Applications of synoptic meteorology in locust control. WMO, Geneva, Technical note n° 54, 117 p.

- RAINEY, R.C. - 1973 - Airborne pests and the atmospheric environment. *Weather*, 28, 224-239.
- ROMUALD ROBERT, C., BOUCHY, C. - 1965 - Pluviométrie et culture cotonnière en Côte d'Ivoire. *Cot. Fib. trop.*, 20, 407-460.
- SALDARRIAGA, Y. - 1959 - Contribucion al estudio de las migraciones del arriatado Revta peru. *Ent. Agric.*, 2, 105-108.
- SAREL-WHITFIELD, F.G. - 1933 - The bionomics and control of *Dysdercus* (Hemiptera) in the Sudan. *Bull. ent. Res.*, 24, 301-313.
- SAXENA, K.N. - 1955 - Studies on the passage of food, hydrogen ion concentration and enzymes in the gut and salivary glands of *Dysdercus koenigii* (Fabr.) (Hemiptera : Pyrrhocoridae). *J. zool. Soc. India*, 7, 145-154.
- SAXENA, K.N. - 1965 - Mode of ingestion in a Heteropterous insect *Dysdercus koenigii* (F.) (Pyrrhocoridae). *J. Insect. Physiol.*, 9, 47-71.
- SCHAEFFER, G.W. - 1972 - A preliminary report of radar observations of : I, the nocturnal flight activity of Gezira Insects ; II, the relationship of airborne concentrations to synoptic and mesoscale meteorological features during the periods 8-27 X and 15-20 XI 1971. Uncorrected First Draft.
- SCHOONHOVEN, L.M., HENSTRA, S. - 1973 - Morphology of some rostrum receptors in *Dysdercus* spp. *Netherlands J. Zool.*, 22, 343-346.
- SCHULZE, P. - 1913 - Studien über tierische Körper der Carotin gruppe. I. Insecta. *Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin*.
- SIDDORN, J.W., BROWN, E.S. - 1971 - A Robinson light-trap modified for segregating samples at predetermined time intervals, with notes on the effect of moonlight on the periodicity of catches of insects. *J. appl. Ecol.*, 8, 69-75.
- SOLBRECK, Ch. - 1971 - Displacement of marked *Lygaeus equestris* (L.) (Het., Lygaeidae) during pre-and posthibernations migrations. *Acta Ent. Fenn.*, 28, 74-83.
- SOLBRECK, Ch. - 1972 - Sexual cycle, and changes in feeding activity and fat body size in relation to migration in *Lygaeus equestris* (L.) (Het., Lygaeidae). In press, *Ent. scand.*
- SOUTHWOOD, T.R.E. - 1960 - The flight activity of Heteroptera. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 112, 173-220.
- SOUTHWOOD, T.R.E. - 1961 - Notes on light-trap catches of Heteroptera made in the Tropics. *Ent. mon. magazine*, 96, 114-117.
- SOUTHWOOD, T.R.E. - 1962 - Migration of terrestrial Arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.*, 37, 171-214.
- SPICHIGER, R. - 1975 - Contribution à l'étude du contact entre flores septentrionale et méridionale sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire centrale). Thèse, Centre Suisse de recherches scientifiques, FNRS, sous presse.

- SRIVASTAVA, U.S., BADAHUR, J. - 1958 - Observations on the life history of red cotton bug, *Dysdercus cingulatus* (Hemiptera ; Pyrrhocoridae) Indian J. Ent., 20, 228-233.
- STEGWEE, D., KIMMEL, E.C., de BOER, J.A., HANSTRA, S. - 1963 - Hormonal control of reversible degeneration of the flight muscle in the Colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera). J. Cell. Biol., 19, 519-527.
- STRIDE, G.O. - 1954 - On the specific status of *Phonoctonus subimpictus* Stal Rev. Zool. Bot. afr., 50, 13-16.
- STRIDE, G.O. - 1956 - On the mimetic association between certain species of *Phonoctonus* (Hemiptera, Reduviidae) and the Pyrrhocoridae. J. Ent. Soc. sth. Afr., 19, 12-28.
- SWEENEY, R.C.H. - 1960 - Cotton insect pest investigations in the Federation of Rhodesia and Nyasaland. II. Cotton stainer investigations. Emp. Cott. Grow. Rev., 37, 32-44.
- TAYLOR, L.R. - 1951 - An improved succion trap for insects. Ann. appl. Biol., 38, 582-591.
- TAYLOR, L.R. - 1974 - Insect migration, flight periodicity and the boundary layer. J. Anim. Ecol., 43, 225-238.
- THOMAS, V - 1966 - Studies on life history and biology of *Dysdercus cingulatus* F. (Hemiptera : Pyrrhocoridae) a pest of Malvaceous crops in Malaysia. Malaysian Agric. J., 45, 417-428.
- VESPALAINEN, K. - 1971 - The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary polymorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* (Zett) population (Heteroptera, Gerridae) in South Finland. Ann. Acad. Sci. fenn. A, IV Biologica : 183, 1-25.
- VOEGELE, J. - 1970 - Les *Aelia* du Maroc et leurs parasites oophages. Thèse de Doctorat d'État, Orsay, 323 p.
- VRYDAGH, J.M. - 1941 - Étude sur la biologie de *Dysdercus supersticiosus* F. (Hemiptera) Publications de l'INFAC, 24, 19 p.
- WUILLAUME, M. - 1969 - Les Pigments des Invertébrés. Biochimie et biologie des colorations. Masson, Paris, 184 p.
- YOUNG, E.C. - 1965c - Flight muscle polymorphism in British Corixidae : ecological observations. J. Anim. Ecol., 34, 353-389.
- ZDAREK, J. - 1970 - Mating behaviour in the bug *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera) : ontogeny and its environmental control. Behaviour, 37, 253-268.



**OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
ET TECHNIQUE OUTRE-MER**

*Direction générale :*

*24, rue Bayard - 75008 PARIS*

*Service des Publications :*

*70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY*

---

O.R.S.T.O.M. Éditeur  
Dépôt légal : 4è trim. 1981  
I.S.B.N. : 2-7099-0609-0

