

ORSAY
n° d'ordre :

UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

T H È S E

présentée
pour obtenir
le grade de DOCTEUR D'ÉTAT
spécialité : Sciences Naturelles

par
Alex DELOBEL

Sujet : ÉTUDE DES FACTEURS DÉTERMINANT L'ABONDANCE DES POPULATIONS
DE LA MOUCHE DU SORGHO, *ATHERIGONA SOCCATA* RONDANI
(DIPTERES MUSCIDAE)

soutenue le 1er février 1984 devant la Commission d'examen :

MM. J. BERGERARD Président
J. BRENIERE
A. CHALLIER
Y. GILLON
P. JOURDHEUIL
F. RAMADE

A Huong,
A mes parents.

DELOBEL Alex

FACTORS DETERMINING ABUNDANCE IN THE SORGHUM SHOOT FLY,
ATHERIGONA SOCCATA RONDANI (DIPTERA MUSCIDAE)

SUMMARY

An account is given of the eco-physiology of the sorghum shoot fly (Atherigona soccata) and of its population ecology in Kenya.

The effect of temperature and moisture on survival, rate of development, fecundity and longevity of the pest was assessed in the laboratory.

The main determinant of abundance in natural populations is intraspecific competition among newly hatched larvae; the intensity of competition is largely determined by the amount of water made available to the insect and its host-plant, sorghum. Under its various forms (soil moisture, storms, morning dew, air humidity), water is an essential component of the shoot fly environment.

The role of other factors, biotic or non-biotic, density dependant or independant, in the population dynamics of the insect, is discussed.

A number of control measures are proposed; they could form part of an integrated pest management programme.

KEY WORDS

Atherigona soccata, sorghum, populations, ecology.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	6
INTRODUCTION	8
CHAPITRE PREMIER. - Matériel d'étude et conditions expérimentales....	11
1. Statut taxinomique, répartition et plantes hôtes de la mouche du sorgho	11
1.1. Statut taxinomique (11) - 1.2. Plantes hôtes cultivées et sauvages (15) - 1.3. Répartition géographique d' <u>A. soccata</u> (17)	
2. Conditions générales des essais de terrain	20
2.1. Les différents habitats de la mouche du sorgho au Kenya (20) - 2.2. Choix et caractéristiques des stations (23) - 2.3. Techniques expérimentales (25)	
3. Techniques de laboratoire	27
3.1. Techniques d'élevage (27) - 3.2. Elevages à température et humidité relative constantes (30)	
CHAPITRE DEUX. - Etude des populations naturelles d' <u>A. soccata</u> au Kenya	32
1. Fluctuations des populations dans la région du lac Victoria	32
1.1. Phénologie de la plante hôte (32) - 1.2. Fluctuations saisonnières des populations d' <u>A. soccata</u> (36)	
2. Evolution des populations préimaginales à Nzai, à la limite de l'étage aride	51
CHAPITRE TROIS. - Facteurs responsables de la détermination des niveaux de populations	54
1. Le climat	55
1.1. Rôle de l'eau (55) - 1.2. Rôle de la température (59) - 1.3. Conclusions (61)	
2. Les ressources	62
2.1. Sélection du lieu de ponte (62) - 2.2. Migration larvaire (74) - 2.3. Caractéristiques de la nutrition larvaire (74) - 2.4. Caractéristiques de l'alimentation de l'adulte (83)	
3. Ennemis naturels	87
3.1. Les différents parasites et prédateurs d' <u>A. soccata</u> dans le monde (87) - 3.2. Les ennemis naturels d' <u>A. soccata</u> au Kenya (87)	

CHAPITRE QUATRE. - Mode d'intervention des mécanismes assurant la régulation des populations d' <u>A. soccata</u>	98
1. Populations préimaginale	98
2. Populations imaginale	102
3. Conclusions	105
CONCLUSIONS GENERALES	109
BIBLIOGRAPHIE	115
ANNEXE	124

REMERCIEMENTS

Que M. le Professeur G. CAMUS, Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M. jusqu'en 1981, veuille bien trouver ici l'assurance de ma respectueuse reconnaissance pour la confiance qu'il a bien voulu m'accorder. Il m'est agréable d'associer à ces remerciements M. A. RUELLAN, Directeur Général actuel de l'O.R.S.T.O.M.

M. le Professeur T. ODHIAMBO, Directeur de l'I.C.I.P.E. à Nairobi, a bien voulu m'accueillir et m'accorder les facilités nécessaires à la réalisation de ce travail; qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

M. le Professeur J. BERGERARD, qui accepta la direction scientifique de cette thèse, n'a cessé de me prodiguer suggestions et conseils; qu'il soit assuré de ma profonde gratitude.

Il m'est particulièrement agréable d'exprimer toute ma reconnaissance à M. P. JOURDHEUIL, qui fut dès mes débuts à l'O.R.S.T.O.M. mon directeur scientifique et dont j'ai pu apprécier en toutes occasions la très grande compétence et la disponibilité.

Le soutien amical et les conseils avisés de M. M. ROTH m'ont été bien souvent d'un grand réconfort; qu'il en soit ici remercié.

C'est avec un plaisir tout particulier que je veux exprimer mes remerciements à M. A. CHALLIER, qui m'a fait bénéficier de sa très profonde connaissance de l'écologie des Diptères et a bien voulu m'accorder son soutien amical tout au long de ce travail.

Je suis particulièrement sensible à l'honneur que représente la participation au jury de cette thèse de MM. J. BRENIERE, Y. GILLON et F. RAMADE, dont les travaux dans le domaine de l'écologie des insectes font autorité.

Cette étude n'aurait pu être menée à bien sans le soutien de mes collègues entomologistes G. UNNITHAN et A. RAINA, auprès desquels j'ai trouvé aide et compréhension.

Je tiens aussi à remercier l'ensemble du personnel administratif et technique de l'I.C.I.P.E. à Nairobi et M'Bitá, tout particulièrement MM. M. LUBEGA, P. AGINA, P. OLLIMO, D. MATHENGE

et S. OTHIENO, qui furent, pendant mon séjour au Kenya, des collaborateurs aussi dévoués qu'efficaces.

INTRODUCTION

Le sous-genre Atherigona Rondani (Diptères, Muscidae) est constitué d'espèces dont les larves sont toutes inféodées à des graminées et dont plusieurs sont des ravageurs d'importance économique; on en connaît un certain nombre qui infestent le riz, le maïs, la canne à sucre, les millets et le sorgho. Bien qu'elle ait été décrite dès 1871, ce n'est qu'au cours des années 1920 qu'Atherigona soccata Rondani a été reconnue, d'abord en Inde (BALLARD et RAMACHANDRA RAO, 1923) puis en Afrique (RITCHIE, 1927), comme un ravageur du sorgho. Ce Diptère est responsable du coeur mort du sorgho, affection maintenant répandue dans toute l'Afrique et une grande partie de l'Asie et connue sous le nom de "dead heart" chez les anglo-saxons.

Au début des années 1950, des tentatives pour évaluer son importance économique se sont bornées à mesurer le pourcentage de plantes attaquées; ce n'est qu'en 1972 qu'est faite en Thaïlande la première tentative d'estimation des pertes en grain (GRANADOS et al., 1972). Le seuil de tolérance économique est défini en 1978 pour deux variétés cultivées en Inde (RAI et al., 1978); les pertes, selon les chercheurs indiens, atteignent dans les cas extrêmes, 70 à 75% de la récolte. L'introduction en Inde d'hybrides à haut rendement mais très peu résistants à la mouche du sorgho semble être responsable de ces pertes élevées; en Afrique, où les variétés traditionnelles n'ont pas encore été remplacées, les dégâts restent peu importants: GAHUKAR (1979) évoque des pertes ne dépassant pas 2,5% de la récolte.

L'étude des populations de mouche du sorgho ne s'est développée que depuis la fin des années 1970; aucune des questions que soulève l'observation du déroulement des infestations n'a encore reçu de réponse satisfaisante. On considère généralement que la pluie joue un rôle majeur dans la dynamique des populations; mais

deux théories s'affrontent: selon certains auteurs, la pluie, en brisant une diapause larvaire (CLEARWATER et OTHIENO, 1977), nymphale (OGWARO, 1979) ou imaginaire (MEKSONGSEE et al., 1981), favorise l'apparition brutale d'adultes et l'infestation massive des semis. Selon d'autres, ce sont au contraire les périodes de sécheresse qui sont le plus favorables à l'accroissement des populations (SWAINE et WYATT, 1954). Les équipes indiennes ont d'autre part mis en évidence le rôle de la température dans les régions qui connaissent des saisons marquées: les hautes températures estivales tout comme les basses températures hivernales sont nuisibles à la mouche du sorgho (JOTWANI et al., 1970).

Le sorgho représente pour de nombreuses populations vivant dans les zones à pluviométrie insuffisante du Kenya, comme ailleurs en Afrique et en Asie, une ressource essentielle que les Services de l'Agriculture tentent de promouvoir. Mais, à la différence d'autres cultures pour lesquelles recherche et développement sont pris en charge par l'industrie privée ou des organismes paragouvernementaux (thé, café, coton, canne à sucre...), le sorgho est largement négligé; les statistiques de production elles-mêmes ne lui font pas justice, puisqu'étant en grande partie auto-consommé, il échappe dans une large mesure aux circuits commerciaux. Pourtant, 41 millions d'hectares lui sont consacrés chaque année dans les zones semi-arides du globe (YOUNG et TEETES, 1977).

La biologie du ravageur et les conditions socio-économiques dans lesquelles il sévit sont telles que les méthodes conventionnelles de contrôle sont pratiquement inapplicables; en effet, les méthodes de lutte mises au point pour les fermiers des pays industrialisés, essentiellement basées sur l'emploi de pesticides de synthèse, se révèlent d'un coût et d'une sophistication largement trop élevés pour le paysan africain (ODHIAMBO, 1981). C'est la raison pour laquelle la connaissance de l'écologie de la mouche du sorgho présente un intérêt fondamental; elle permet la mise au point de méthodes de lutte intégrée qui offrent des possibilités nouvelles d'influer sur les niveaux d'incidence de ce ravageur et de favoriser ainsi l'évolution des populations concernées vers l'indépendance alimentaire.

Nous avons cherché à expliciter les rapports existant entre les populations de mouche du sorgho et les principales composantes de leur environnement au sein de trois agro-écosystèmes caractéristiques du Kenya. Des expériences de laboratoire; dont les résul-

tats furent confrontés aux observations effectuées sur le terrain, ont permis de mettre en lumière les principaux facteurs responsables des fluctuations observées dans la nature. Le Kenya, par sa situation géographique et les particularités de son climat, se prête davantage à la mise en évidence du rôle de l'eau dans la dynamique des populations du ravageur que de celui de la température ou de la photopériode; le facteur hydrique a donc reçu toute notre attention, mais d'autres aspects ont également été abordés.

En guise de conclusion à ce travail, un certain nombre de points vulnérables dans la dynamique des populations de la mouche du sorgho ont été identifiés; l'exploitation judicieuse de ces points faibles (par la manipulation de différents constituants de l'écosystème) devrait se révéler d'un grand intérêt agronomique et économique.

CHAPITRE PREMIER

MATERIEL D'ETUDE ET CONDITIONS EXPERIMENTALES

1. STATUT TAXINOMIQUE, REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET PLANTES HOTES DE LA MOUCHE DU SORGHU

1.1. Statut taxinomique.

Le genre Atherigona fut créé en 1856 par RONDANI pour un Diptère européen précédemment décrit par MEIGEN, Anthomyia varia, alors classé dans la famille des Anthomyiidae; on range actuellement le genre Atherigona au sein de la famille des Muscidae, dans la sous-famille des Phaoniinae. Il s'agit d'un vaste genre à distribution surtout tropicale qu'on divise en deux sous-genres, Acritochaeta et Atherigona sensu stricto, selon des critères morphologiques et biologiques si tranchés qu'ils mériteraient probablement d'accéder au rang générique: le sous-genre Atherigona s.s. est caractérisé, chez le mâle, par la présence à l'extrémité abdominale d'un "processus trifolié" (VAN EMDEN, 1940) qui est, selon DEEMING (1971), une modification de la plaque cercale (Fig. 1); ses représentants ont des larves phytophages inféodées aux graminées. Le processus trifolié est absent chez toutes les espèces du sous-genre Acritochaeta, qui sont prédatrices d'autres larves d'insectes ou encore saprophages. Cette dualité des biologies, alliée à une remarquable identité morphologique (en dehors du caractère cité plus haut, dont l'importance réelle ne fut reconnue qu'en 1940), a entretenu la confusion au point que les Atherigona sensu stricto ont



Fig. 1. - Atherigona soccata Rondani; habitus de l'imago mâle (le processus trifolié a été dégagé).



Fig. 2. - Atherigona soccata Rondani; habitus de l'imago femelle. L'oeuf est déposé à la face inférieure de la feuille.

souvent été considérées comme des prédateurs ou des carpophages: RISBEC (1950, repris par APPERT en 1957), décrivant la biologie d'Atherigona quadripuncta Rossi, foreur des jeunes plants de mil au Sénégal, note que la larve se rencontre parfois dans les melons et les potirons, ce qui témoigne à l'évidence d'une confusion entre deux espèces appartenant à chacun des deux sous-genres. Des références anciennes citent d'autre part des espèces du genre Atherigona (sans précision de sous-genre) comme parasites de larves de Lépidoptères; ainsi LA CROIX (1967) range une espèce indéterminée d'Atherigona parmi les parasites de la Pyrale du maïs et du sorgho, Chilo partellus, au Kenya. DEEMING (1971, 1972) pour le continent africain et PONT (1972) pour l'Asie ont fait le point sur la biologie des différentes espèces du genre: alors que les Acritochaeta sont, soit des prédateurs de larves de divers insectes, soit des saprophages intervenant en ravageurs secondaires incapables de se nourrir du végétal vivant, les espèces du sous-genre Atherigona s.s., auquel appartient A. soccata (Fig. 2), sont des ravageurs primaires. L'oeuf (Fig. 3) est pondu sur la plante hôte, sur la feuille, la ligule ou la gaine foliaire; la larve néonate se nourrit de tissus vivants, elle sectionne la base des feuilles centrales autour du méristème apical, ce qui entraîne le pourrissement des tissus situés au-dessus de la section (Fig. 4). La larve des second et troisième stades se nourrit donc de tissus plus ou moins nécrosés, ce qui explique le refus de DEEMING (1972) de considérer les espèces du sous-genre Atherigona comme des phytophages stricts. En fait, lorsqu'elle est transférée sur une tige indemne, la larve du second ou du troisième stade est capable de se nourrir aux dépens des tissus vivants et se nymphose en général normalement (Fig. 13).

Le genre Atherigona est caractéristique de l'ancien monde; la seule espèce connue du continent américain, Atherigona (Acritochaeta) orientalis, a une vaste distribution pantropicale. DEEMING comptait en 1971 145 espèces (2 pour la région paléarctique, 66 pour la région orientale, 77 pour la région éthiopienne); on compte actuellement plus de 190 espèces, dont la taxinomie est extrêmement complexe et évolue rapidement; de nombreuses identifications antérieures à 1970 sont entachées d'erreurs, les anciens auteurs ayant une vision trop simpliste du genre.



Fig. 3. - Oeuf d'A. soccata en place, à la face inférieure d'une feuille de sorgho. L'éclosion a lieu par l'extrémité située à droite sur la photographie.

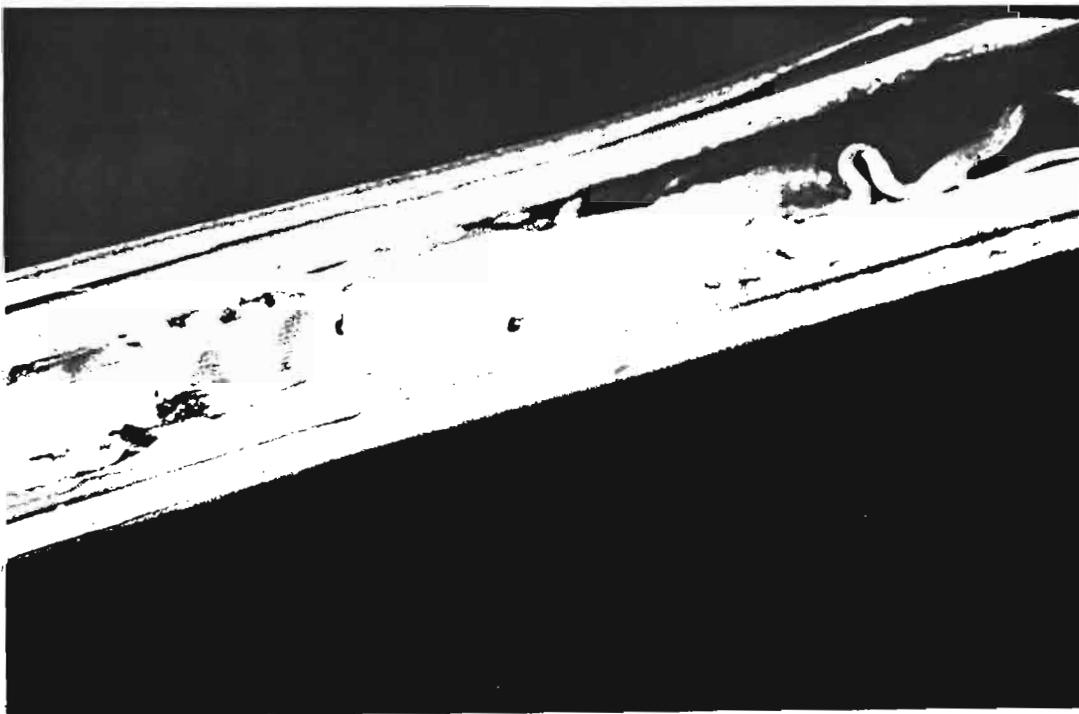


Fig. 4. - Larve du troisième stade d'A. soccata se nourrissant des tissus nécrosés d'une pousse de sorgho.

1.2. Plantes hôtes cultivées et sauvages.

Le sorgho (Sorghum bicolor) vient au cinquième rang des céréales cultivées dans le monde; c'est la principale céréale des zones à pluies d'été recevant de 500 à 1500 mm d'eau par an (DE WET et HUCKABAY, 1967). Botanistes et généticiens situent le centre de domestication du sorgho à la frontière soudano-éthiopienne; à partir de cette origine unique, la culture du sorgho se serait étendue dans deux directions opposées, entraînant avec elle des formes plus ou moins sauvages et donnant naissance à des centres de domestication secondaires: vers l'ouest jusqu'au Sénégal et vers l'est en direction de la Chine (DOGGETT, 1965).

Généticiens et sélectionneurs divisent les sorghos, d'une part en Parasorghos, regroupant de nombreuses espèces sauvages africaines et asiatiques, d'autre part en sorghos vrais ou Eusorghos, appartenant tous à une même espèce, S. bicolor. Cette espèce comprend deux sous-espèces, S.b. arundinaceum, forme restée sauvage qui semble à l'origine de toutes les formes cultivées, et S.b. bicolor, à laquelle appartiennent toutes les variétés actuellement cultivées. Les botanistes, fondant leur jugement sur des critères plus purement morphologiques, considèrent S.b. arundinaceum comme une bonne espèce, tout en reconnaissant qu'elle s'hybride aisément au sorgho cultivé; l'hybride, S. x drummondii, est une adventice aux grains sessiles redoutée des paysans africains qui l'éliminent systématiquement de leurs champs, refaisant ainsi le geste de leurs ancêtres qui domestiquèrent le sorgho.

Selon la plus récente révision du genre (CLINTON, *in litt.*), trois espèces de sorghos sauvages existent au Kenya: S. arundinaceum (Desv.) Stapf, S. versicolor Anderss. et S. purpureo-sericeum (A. Rich) Ascher. et Schweinf. (Fig. 5), les deux dernières étant des Parasorghos. Nous avons obtenu de très nombreux spécimens d'A. soccata de pousses de S. arundinaceum récoltées dans les parties méridionales et occidentales du Kenya; en revanche, nous n'avons rencontré aucun signe d'infestation des deux autres espèces sauvages par A. soccata; en ce qui concerne S. purpureo-sericeum, des essais conduits en 1981 à la station d'Hyderabad de l'ICRISAT (International Crops Research Institute for the semi-arid Tropics) ont montré qu'elle échappait totalement à l'infestation par la mouche du sorgho (PRASADARAO, comm. pers.). C'est pourquoi nous con-

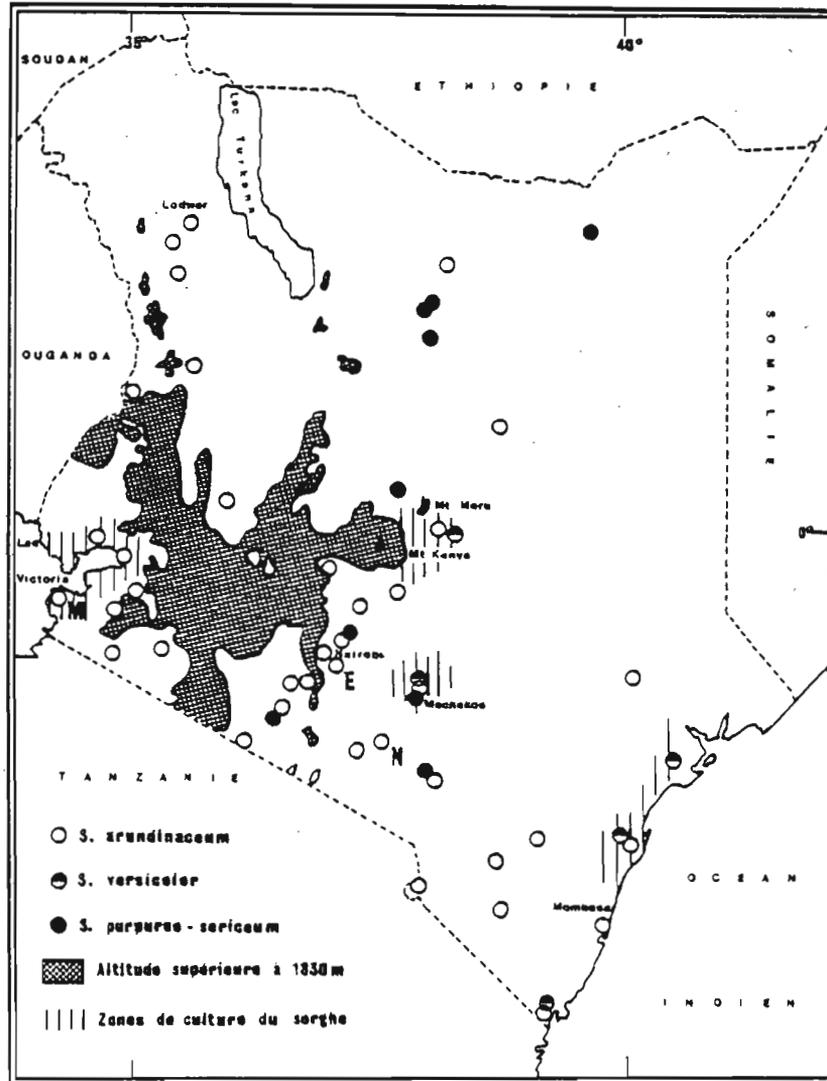


Fig. 5. - Distribution du genre *Sorghum* au Kenya (en partie d'après des données de l'Herbarium d'Afrique Orientale, Nairobi). Les stations où furent échantillonnées des populations d'*A. soccata* sont indiquées par les lettres M (M'Bitá), E (Embakasi) et N (Nzai).

sidérons qu'au Kenya seuls les Eusorghos sont hôtes d'A. soccata. Certaines références anciennes citant diverses graminées dont le blé ou le maïs (NYE, 1960) comme hôtes de la mouche du sorgho, ne peuvent être considérées comme valides, soit qu'il s'agisse d'observations faites uniquement au laboratoire, soit qu'il y ait eu confusion quant à l'identité exacte de l'athérigone.

En ce qui concerne la spécificité du sorgho envers les différentes espèces d'athérigones, il convient de noter, avec DEEMING (1972), que six espèces d'Atherigona s.s. (en plus d'A. soccata) infestent occasionnellement le sorgho cultivé en Afrique: A. laevigata (Loew), A. ponti Deeming, A. humeralis (Wiedemann), A. tomentigera Van Emden, A. steelae Van Emden et A. lineata (Adams). En dehors de cette dernière espèce, qui est commune sur jeunes pieds de sorgho en début de saison des pluies au Nigéria, les autres athérigones ne sont obtenues qu'exceptionnellement du sorgho. Il s'agit peut-être de cas aberrants où la plante hôte habituelle (une graminée sauvage) se trouvait à proximité immédiate des plants de sorgho et où la ponte a eu lieu "par erreur" sur les feuilles du sorgho; il est possible également qu'il y ait eu migration de larves du troisième stade ayant commencé leur développement sur leur hôte sauvage habituel. De tels cas ont été signalés en Inde: sur un total de 24.666 mâles obtenus de tiges infestées de sorgho par SESHU REDDY et DAVIES (1979), 24.400 appartenaient à l'espèce soccata, 29 à 9 autres espèces d'athérigones et 237 à l'espèce saprophage A. (Acritochaeta) orientalis. A. soccata représentait ainsi 99,88% de toutes les athérigones (au sens strict) récoltées sur sorgho. Les entomologistes qui se sont succédés au sein du programme "Mouche du sorgho" de l'ICRPE de 1975 à 1982 et ont élevé des milliers de larves d'athérigones du sorgho récoltées en divers endroits du Kenya n'ont obtenu que très exceptionnellement d'autres espèces que soccata; entre 1979 et 1982, nous n'avons rencontré qu'un seul mâle (resté non identifié) d'espèce différente. Pour la suite de cette étude, nous considérons donc qu'au Kenya le terme "mouche du sorgho" est strictement synonyme d'A. soccata, faisant ainsi abstraction d'une proportion infime de cas.

1.3. Répartition géographique d'A. soccata.

La mouche du sorgho est présente dans l'ensemble des régions tropicales et subtropicales de l'ancien monde, c'est à dire dans

pratiquement toute l'Afrique et la partie méridionale de l'Asie (HENNIG, 1961). Il semble que l'aire de distribution en Afrique ne soit limitée que par celle des sorghos, dont l'extension est elle-même limitée par l'altitude et le manque d'eau. On l'a élevée de plants de sorgho au Maroc (VAN EMDEN, 1940), au Sénégal (RISBEC, 1950), en Haute Volta et en Côte d'Ivoire (BRENIERE, 1972), au Tchad (CASTEL, 1965), au Soudan (CLINTON, 1960), au Nigéria (ADEYEMI, 1967), en Ouganda (VAN EMDEN, 1940), au Kenya (NYE, 1960), en Tanzanie (RITCHIE, 1927), au Rwanda (KIRBY, in litt.); en Afrique du sud, A. soccata a été récoltée au Natal et au Transvaal, où elle ne semble pas causer de dégât au sorgho (DEEMING, 1971).

En Eurasie, l'aire de distribution de la mouche du sorgho est limitée au nord par les basses températures hivernales; les récoltes les plus septentrionales furent réalisées, sur la façade ouest du continent, en Italie centrale (VENTURI, 1940) et, sur la façade est, dans la province chinoise du Sichuan (SHIE SHIANG LIN et al., 1981). Les régions situées au sud de l'isotherme 5°C en janvier comprennent l'ensemble des zones où est signalée la mouche du sorgho (Fig. 6); nous considérons donc cet isotherme comme la limite nord de l'extension du ravageur. A. soccata est absente des régions à pluviométrie trop faible pour permettre la culture du sorgho ou le développement des sorghos sauvages; mais l'irrigation, même si elle intervient dans des zones isolées au coeur de régions arides, entraîne un accroissement rapide des populations; ce fut le cas par exemple de la région d'Al Jazirah, au sud de Khartoum (ZEIN EL ABDIN, comm. pers.). Ceci semble témoigner de réelles possibilités migratoires.

La mouche du sorgho est absente d'Indonésie et d'Océanie. Le nouveau monde, qui produit pourtant plus de la moitié de la récolte mondiale de sorgho, a jusqu'à présent échappé au ravageur; ce fait n'est pas à négliger car il explique pourquoi l'étude d'A. soccata s'est développée si lentement, en restant l'apanage des chercheurs indiens, anglais et, à un bien moindre degré, français. La mouche du sorgho est typiquement un insecte du tiers-monde: présente essentiellement dans les pays pauvres de la zone intertropicale, elle s'attaque à la principale culture céréalière traditionnelle de ces pays, culture qui échappe pour la plus grande part aux circuits commerciaux et est pratiquement absente des marchés internationaux: 91% du sorgho produit dans l'état de Kano, au Nigéria, sont auto-consommés (WILLIAMS et al., 1980).



Fig. 6. - Répartition d'*A. soccata* dans le monde. En hachures: zones où la température moyenne du mois le plus froid dépasse 5°C; les points noirs correspondent à des stations relevées dans la littérature.

2. CONDITIONS GENERALES DES ESSAIS DE TERRAIN

2.1. Les différents habitats de la mouche du sorgho au Kenya.

2.1.1. Caractéristiques climatiques du Kenya.

Le climat du Kenya est dominé par des masses d'air qui se succèdent sans aucune régularité en suivant les fluctuations du front intertropical: de novembre à mars soufflent les alizés du nord-est; la mousson du sud-est, qui est la source principale des pluies sur l'ensemble du pays, sévit d'avril à août; vient ensuite une période d'instabilité où les orages succèdent aux périodes de sécheresse. L'effet de ces masses d'air, combiné à un relief extrêmement contrasté et à la présence de la mer et de l'important plan d'eau du lac Victoria, concourt à la définition d'un climat tout à fait imprévisible, caractérisé par des variations annuelles et locales de vaste amplitude, un climat particulièrement difficile pour l'agriculture et qui marque d'une empreinte très profonde la dynamique des populations de mouche du sorgho. Ces caractéristiques sont encore renforcées par une pluviométrie souvent insuffisante: selon GRIFFITHS (1972), 72% du territoire kenyan connaissent une pluviosité annuelle inférieure à 510 mm quatre années sur cinq; l'ensemble des régions ayant la même probabilité de recevoir de 510 à 760 mm de pluie par an ne représente que 13% du territoire; ces zones, qui sont impropres à la plupart des cultures, connaissent une pluviométrie qui permet celle du sorgho, avec malgré tout des risques de sécheresse très importants.

On observe généralement une concentration des pluies en deux saisons: une grande saison des pluies, de mars à mai, et une petite saison de septembre à novembre. Ce schéma s'altère dans l'ouest, où chaque année 11 à 12 mois connaissent des pluies supérieures à 50 mm.

2.1.2. Les grandes zones de culture du sorgho.

On ne peut définir d'une manière simple les besoins en eau du sorgho, puisque ceux-ci diffèrent selon la variété, le mode de culture, la répartition des pluies, le type de sol. Une pluviométrie annuelle de 400 mm, dans la mesure où elle est concentrée en une seule saison, est un minimum absolu (FRANQUIN et COCHEME, 1967); la valeur de 381 mm d'eau nécessaire au développement du sorgho indiquée par OJANY et OGENDO (1982) est du même ordre de grandeur. Près de la moitié de la superficie du Kenya n'est pas favorable à la culture du sorgho, puisqu'elle ne connaît que 2 à 4 mois de pluies d'au moins 50 mm (NIEUWOLT, 1978); même si la pluviométrie annuelle est théoriquement suffisante, le fait qu'elle soit répartie en deux saisons bien tranchées empêche en fait la plupart du temps le succès de la culture. Par ailleurs, le sorgho est pratiquement absent des zones d'altitude supérieure à 1700 ou 1800 m.

Les grandes zones de culture du sorgho sont, dans l'étage humide, les bords du lac Victoria, les pentes inférieures du mont Meru et du mont Kenya; dans l'étage semi-aride, la région de Machakos et certaines parties de la province côtière (Fig. 5); le sorgho est en somme cultivé surtout dans des régions qui conviennent assez bien à la culture du maïs, mais il se répand depuis quelques années dans des zones arides grâce à l'irrigation. La culture du sorgho tend peu à peu à être supplantée par celle du maïs à cause de ses qualités culinaires inférieures, de ses rendements plus faibles et d'une résistance moindre aux dégâts des insectes et des oiseaux (PURSEGLOVE, 1975). La substitution du sorgho par le maïs s'avérant dangereuse en cas de sécheresse anormale, le gouvernement kenyan tente actuellement de promouvoir la culture du sorgho dans les vastes zones qui sont impropres à celle du maïs.

2.1.3. Méthodes traditionnelles de culture du sorgho.

Le sorgho n'a guère bénéficié des améliorations apportées par les techniques modernes de culture; lors d'une enquête effectuée dans

l'état de Kano au Nigeria, WILLIAMS et al. (1980) ont constaté que 85% des agriculteurs cultivaient le sorgho en mélange avec d'autres plantes (millet, arachide, pois d'Angole); 91% d'entre eux utilisaient leur propre semence. Le semis est effectué à des densités extrêmement variables, puisque le nombre de plantes à l'ha lors de la récolte varie entre 11.630 et 23.840. Si 81% des paysans utilisent de l'engrais (surtout animal), 4% seulement utilisent un insecticide pour protéger la plante pendant son développement; ceci ne signifie pas qu'il n'y ait pas de problème entomologique, car la grande majorité des fermiers accusent les insectes d'être les premiers responsables de la faiblesse des rendements. Les résultats de cette enquête reflètent assez bien la réalité kényanne: le sorgho est cultivé sur de très petites parcelles, souvent en association avec le pois d'angole ou même le maïs; les semences proviennent en général de populations bien adaptées aux conditions locales, à tiges dépassant souvent 2 m, à développement lent. Les types à grain rouge sont les plus communs car ils sont réputés résistants aux attaques des oiseaux, en particulier au tisserin Quelea quelea; ils conviennent mieux, à cause de leur amertume, à la confection de boissons fermentées. De bonnes variétés furent élaborées dans le passé à la station de Recherche Agronomique de Serere, en Ouganda; ces variétés (tout particulièrement Serena), bien que recommandées par les Services kenyans de l'Agriculture, ne sont que très peu utilisées en dehors des stations de recherche; elles possèdent pourtant de bons niveaux de résistance à la mouche du sorgho, aux maladies foliaires et aux Striga (S. hermonthica et S. forbesi), qui sont des Scrofulariacées parasites. Il est certain que, s'agissant d'un produit agricole presque entièrement autoconsommé, les qualités organoleptiques et la tradition locale constituent un frein puissant à la pénétration de variétés nouvelles.

Les rendements en Afrique sont faibles: de 300 à 1.500 kg/ha selon les situations, soit une moyenne de 733 kg/ha pour l'année 1971 (ETASSE, 1977); il y a beaucoup de progrès à faire pour atteindre les rendements moyens des nations d'Amérique du nord et d'Europe (3.493 kg/ha) ou d'Amérique latine (1.735 kg/ha) (données extraites du "FAO Production Yearbook", 1972). La réduction des niveaux d'infestation par A. soccata est sans aucun doute un des moyens d'y parvenir.

2.2. Choix et caractéristiques des stations.

La ferme expérimentale de l'ICIPE, située à M'Bitá, sur les rives du lac Victoria, se trouve au coeur d'une communauté rurale composée de petites unités où est pratiquée une polyculture traditionnelle de subsistance; c'est dans cette station, ainsi que dans un certain nombre de fermes environnantes, que la plupart des travaux de terrain ont été conduits. Deux autres stations ont été choisies dans des biotopes très différents de la précédente (Fig. 5): à Embakasi, un peuplement de S. arundinaceum a été échantillonné à intervalles réguliers en 1979-80; à Nzai, des échantillonnages de S. bicolor et S. arundinaceum furent pratiqués durant la même période dans une ferme pratiquant une polyculture à base de sorgho et de maïs.

Nous avons adopté, pour représenter de manière synthétique les climats des trois stations, la méthode du diagramme climatique de WALTER et LIETH (1960), qui met clairement en évidence l'importance et la durée des saisons (Fig. 7). La station de M'Bitá, la plus proche de l'équateur (0° 26' S) connaît deux saisons humides peu marquées et pas de réelle saison sèche; juillet est le mois le plus froid (24,3°C en moyenne), octobre le plus chaud (25,5°C en moyenne, soit une amplitude annuelle de 1,2°C); l'amplitude diurne reste faible tout au long de l'année: elle varie de 5,6°C en janvier à 7,6°C en juillet. La station est en outre caractérisée par une pluviosité très variable d'une année à l'autre (1246 mm en 1979, 705 mm en 1980, 699 mm en 1981). La station d'Embakasi, située dans les Hauts Plateaux du centre, est à une latitude de 1° 23' S; elle subit une saison sèche bien marquée de juillet à septembre, mais le reste de l'année est relativement humide: novembre (petite saison des pluies), avril et mai (grande saison des pluies) connaissent des pluies supérieures à 100 mm. Le mois le plus froid est juillet (16,8°C en moyenne), mars le plus chaud (20,6°C en moyenne, soit une amplitude annuelle de 3,8°C); l'amplitude diurne moyenne est plus élevée qu'à Mbitá: elle varie de 10°C en mai à 17,1°C en janvier. Nzai est situé à une latitude de 2° 04' S, à une altitude de 1160 m; c'est celle des trois stations dont l'altitude est la plus basse; c'est aussi celle qui a la pluviométrie la plus faible. Elle connaît deux saisons humides marquées: une grande saison des pluies de mars à mai et une petite saison des pluies d'octobre à décembre.

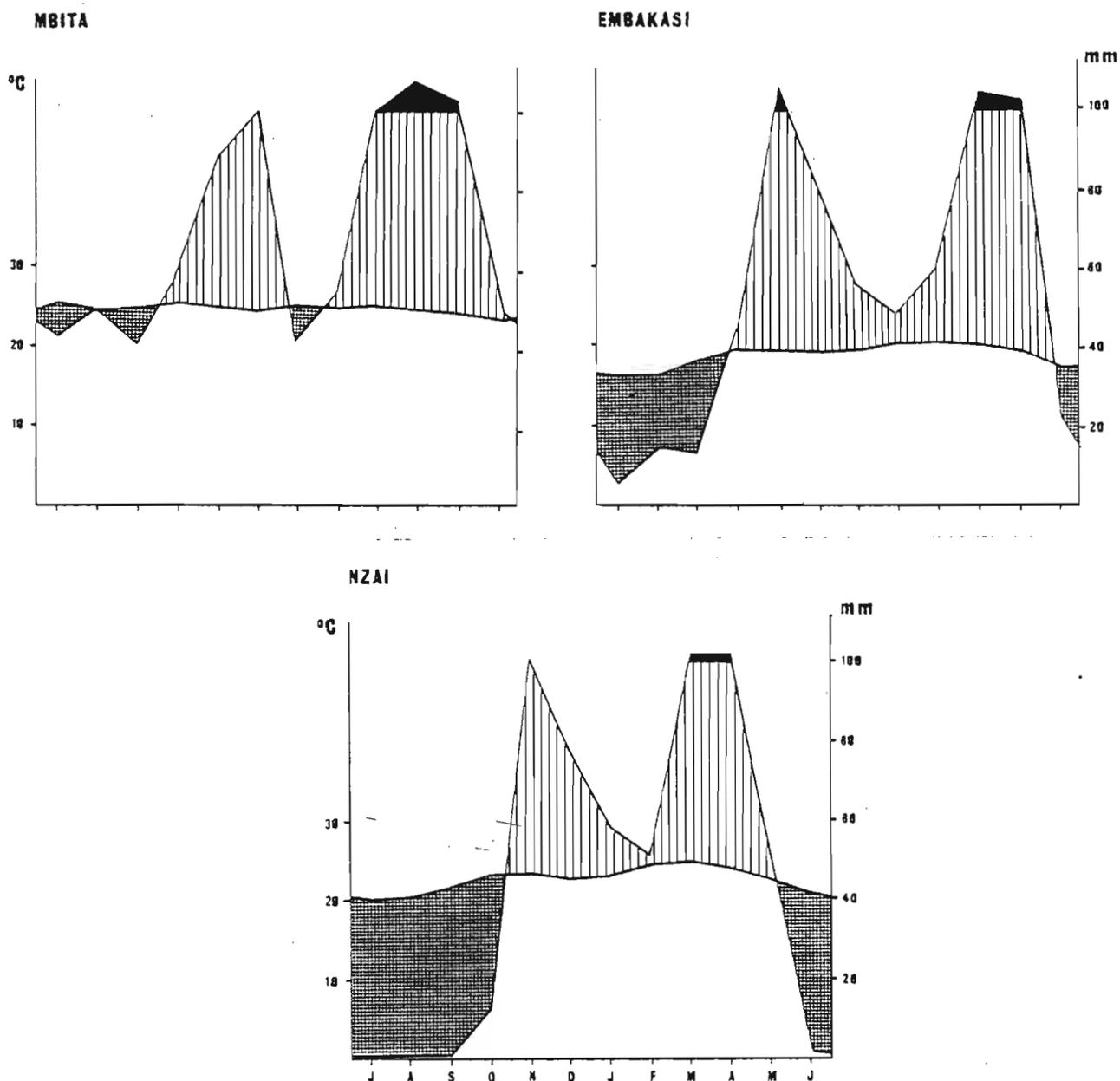


Fig. 7. - Diagrammes climatiques d'Embakasi, M'Bitá et Nzai. Une ordonnée de 20 mm de pluie correspond à 10°C; au-delà de 100 mm, l'échelle est 10 fois plus petite. En hachures: saisons pluvieuses; en noir: périodes où la pluviosité mensuelle dépasse 100 mm; en grisé: périodes de sécheresse.

2.3. Techniques expérimentales.

2.3.1. Echantillonnage des stades préimaginaux.

La distribution des oeufs de mouche du sorgho est conforme à une distribution binomiale négative, surtout lorsque leur densité excède 0,35 oeufs par plante (DELOBEL, 1981); il est donc possible de déterminer le nombre d'échantillons nécessaires pour connaître le nombre d'oeufs présents dans une parcelle avec une précision donnée, en utilisant la formule de ROJAS (SOUTHWOOD, 1966):

$$N = \frac{1/\bar{x} + 1/k}{D} ,$$

où \bar{x} est la densité moyenne d'oeufs, k le paramètre de la distribution binomiale négative et D la précision désirée (que nous fixons arbitrairement à 10%). Pour une densité de 0,672 (soit 672 oeufs pour 1000 plantes) et une valeur de k égale à 4,582 (valeurs effectivement observées à M'Bitá), le nombre d'échantillons nécessaires serait de 170. Il faut augmenter ce nombre lorsque la densité décroît puisqu'alors \bar{x} et k diminuent simultanément; pour une densité de 0,160 ($k = 1,483$), il faudrait échantillonner 692 pousses pour obtenir la même précision de 10%.

En ce qui concerne les larves et les pupes, on obtient le même degré de précision avec un nombre d'échantillons inférieur; en effet, la compétition interlarvaire conduit à une distribution des larves plus régulière que celle des oeufs (voir Chap. III, 2.3.3); $1/k$ a donc tendance à décroître, et N avec lui.

1° Echantillonnage sur *S. bicolor* cultivé dans la ferme expérimentale de M'Bitá:

Des semis de l'hybride d'origine indienne CSH-1, une des variétés les plus sensibles à la mouche du sorgho, sont effectués tous les mois, d'août 1979 à janvier 1982. Les parcelles, de 13 x 9,5 m², sont divisées en 9 sous-parcelles comptant chacune 8 lignes de 20 plantes, non irriguées, sauf en cas de nécessité au moment de la germination. Chaque parcelle est échantillonnée à 5 reprises, à intervalles de 5 ou 7 jours. L'unité d'échantillonnage est la pousse individuelle; le premier échantillonnage porte sur 12 pousses principales dans chaque sous-parcelle (soit 108 au total); les pousses sont tirées au hasard d'une rangée elle-même tirée au hasard parmi les 6 rangées centrales de chacune des 9 sous-parcelles.

Nous nous sommes volontairement limité à ces nombres pour

éviter des coûts excessifs en main d'oeuvre et en occupation du sol. S'ils sont clairement insuffisants pour les densités les plus faibles, ils permettent néanmoins une précision satisfaisante pour les densités plus élevées, ainsi que pour les stades larvaires et le stade nymphal. Une fois ramenés au laboratoire, les échantillons sont examinés de manière à relever les caractéristiques suivantes: existence d'un coeur mort provoqué, soit par la mouche du sorgho, soit par un Lépidoptère foreur; nombre d'oeufs de mouche du sorgho, soit fraîchement pondus, soit déjà éclos; nombre et stade des larves rencontrées à la dissection de la pousse; nombre de pupes.

Trois parcelles de dimensions plus importantes (8,3 x 16,2 m²) sont par ailleurs réservées, à trois époques différentes de l'année, à l'étude de la phénologie du sorgho (hybride CSH-1) dans les conditions de M'Bitá; l'échantillonnage est pratiqué de la même manière que précédemment, à intervalles d'une semaine.

2° Echantillonnage de *S. arundinaceum* et *S. bicolor* à Embakasi et Nzai:

La plupart des échantillonnages pratiqués dans ces deux stations le sont dans des peuplements de sorgho sauvage. La technique est adaptée aux conditions particulières de ces peuplements: de 200 à 600 talles, selon l'état de la végétation, sont tirées au hasard en différents endroits de chaque station lors de chaque échantillonnage. Quelques échantillonnages sont également effectués sur *S. bicolor* (une variété locale indéterminée) à Nzai; comme le semis est pratiqué à la volée, les parcelles sont divisées en sous-parcelles d'environ 100 m², d'où les talles sont tirées au hasard.

2.3.2. Piégeage des adultes.

L'utilisation du piégeage comme moyen d'étude des populations de mouche du sorgho est récente. Le piège lumineux à vapeur de mercure, s'il attire certaines espèces comme *A. orientalis*, *A. mirabilis*, *A. humeralis*, ne permet pas la capture d'*A. soccata* (DEEMING, 1971). BARRY (1972) est le premier à avoir utilisé un piège faisant appel à un attractif, le sulfure d'ammonium. Les chercheurs de l'ICRISAT (Rapport annuel 1976), reprenant une idée de STARKS (1970), décrivent un piège à eau fonctionnant avec d'autres attractifs:

levure de bière et farine de poisson. Des comparaisons entre diverses combinaisons d'attractifs ont permis de constater la forte attractivité de la farine de poisson, les pièges combinant les trois attractifs étant les plus efficaces. Mais la farine de poisson présente l'inconvénient d'attirer surtout des femelles et d'amener également dans le piège de nombreuses espèces vivant sur des graminées sauvages, ce qui complique beaucoup le tri des adultes; les pièges à eau sans attractif sont à cet égard beaucoup plus sélectifs, puisque leur rayon d'action est très limité (LE BERRE et ROTH, 1969). D'autre part, la variation dans le temps de l'attractivité de la farine de poisson est telle que ce type de piège convient mal à l'étude des fluctuations de populations d'A. soccata (DELOBEL, 1979).

Une série d'essais nous a permis de sélectionner un piège de couleur jaune citron, de 23 cm de diamètre (aire: 434 cm²); les pièges sont disposés sur des supports de bois, à une dizaine de cm du sol, dans des parcelles de sorgho. Ce type de piège convient particulièrement à des études de dynamique des populations; on observe en effet dans les élevages autant de mâles que de femelles, tandis que leurs longévités respectives sont de 25,4 et 32,6 jours à température ambiante (OGWARO, 1978). Si l'on fait l'hypothèse d'une population stable, on doit donc s'attendre à rencontrer dans la nature un pourcentage de femelles voisin de 56,2%, valeur très proche de ce que produit le piège jaune citron (57,6%, différence non significative au seuil de 5%).

3. TECHNIQUES DE LABORATOIRE

3.1. Techniques d'élevage.

3.1.1. Elevage sur jeunes plants de sorgho.

Nous utilisons, pour la plupart des expériences décrites ici, du matériel vivant obtenu d'élevage sur pousses de sorgho d'une variété hybride d'origine indienne, CSH-1. Cet hybride fut produit au début des années 1960 par le programme national indien "All India Co-ordinated Sorghum Programme" (RAO, in ICRISAT, Rapport annuel

1975); son parent femelle est la variété d'origine texanne CK 60A, pourvue d'une stérilité cytoplasmique. L'hybride CSH-1 s'est rapidement révélé très sensible à la mouche du sorgho; nous avons choisi de l'utiliser, aussi bien pour les essais de terrain que pour les expériences de laboratoire, parce que c'est la variété la plus utilisée depuis le milieu des années 1970 par les entomologistes étudiant la mouche du sorgho. A l'ICRISAT, elle est employée depuis 1977 (CLEARWATER et OTHIENO, 1977). Il faut rechercher les raisons de cet intérêt dans le succès de l'hybride en Inde, où il est apprécié pour la qualité de son grain et ses rendements élevés. D'autre part, l'utilisation d'un hybride garantit une grande uniformité dans le développement des plantes et une stabilité des rendements qu'il est impossible d'attendre d'une variété simple ou d'une population.

Les graines, obtenues grâce à la générosité de l'ICRISAT, sont mises à germer dans des boîtes de Pétri remplies de vermiculite; lorsque les plantules atteignent le stade 2 ou 3 feuilles, elles sont repiquées dans des pots de plastique contenant un mélange standardisé de sable de rivière, de terre noire provenant de M'Bitá et de terre franche de Nairobi. Pour certaines expériences, une solution d'engrais 15.30.15 fut dispensée en début de croissance.

Les plantes sont infestées, soit en laissant pondre des femelles récoltées dans la nature, soit à l'aide de larves du premier stade fraîchement écloses; dans ce dernier cas, les oeufs sont incubés à 30°C sur des ronds de papier filtre humide dans des boîtes de Pétri. Si la ponte a lieu dans la matinée, l'éclosion se produit environ 48 heures plus tard, vers 7 heures du matin (RAINA, 1982). Les larves sont prélevées à l'aide d'un pinceau très fin et déposées à la base d'une des dernières feuilles de la plante, si possible à l'intérieur du cornet foliaire (DELOBEL, 1983b).

Une autre technique d'élevage, consistant à utiliser comme substrat des plantes coupées, a été testée; les larves sont introduites dans des fragments de tiges mesurant 5 à 8 cm de long et placées dans des boîtes de Pétri. Cette technique dut être abandonnée car elle imposait un renouvellement fréquent de la nourriture; ce remplacement impliquait des manipulations néfastes au développement larvaire. Une autre raison, peut-être plus importante, nous a fait renoncer à cette technique d'élevage: la vitesse de

développement sur des fragments de tiges prélevés à différents niveaux de la plante n'est pas uniforme; elle est maximale sur une distance de quelques cm au-dessus du méristème apical et décroît à mesure que l'on se rapproche du sommet de la plante, d'où une grande difficulté à reproduire de façon précise les conditions d'une expérience.

A la fin du développement larvaire, les pupes sont récoltées par dissection des tiges; la technique suivante s'est avérée la plus efficace pour l'incubation des pupes, aussi bien dans le cas d'élevages de masse qu'individuels: les pupes sont lavées dans une solution d'hypochlorite de sodium à 1%, rincées deux fois dans l'eau distillée et placées dans des tubes de verre (7,5 x 2,5 cm) contenant 15 g de sable stérile humidifié par 5 gouttes d'eau distillée. Les tubes sont fermés par un bouchon de plastique percé de trous d'épingle empêchant la saturation de l'atmosphère à l'intérieur du tube.

En ce qui concerne les adultes, il convient de distinguer l'élevage de masse, effectué en cages de plexiglas, de l'élevage individuel (par couples), effectué dans des verres de lampe. Dans le premier cas, la cage mesure 18 x 18 x 30 cm de haut, elle est percée de deux orifices circulaires fermés, l'un par une étamine, l'autre par un manchon permettant les manipulations; chaque cage de ce type héberge une dizaine de couples. Les couples sont isolés dans des verres de lampe placés au-dessus de pots contenant un jeune plant de sorgho et fermés par un carré d'étamine. La nourriture consiste en un mélange en parties égales de sucre de canne raffiné et de levure de bière lyophilisée (UNNITHAN, 1981); de l'eau distillée est fournie sur un tampon de coton.

3.1.2. Elevage sur milieu artificiel.

Les tentatives pour libérer l'élevage d'A. soccata de son hôte naturel furent nombreuses; elles s'expliquent par le faible rendement des élevages traditionnels. Les premières tentatives remontent au début des années 1970: en Inde, DANG et al. (1971) essayèrent d'adapter le milieu à base d'agar-agar de KEASTER et HARRENDORF (1965), milieu destiné à l'élevage du foreur du sorgho Chilo partellus, en y incorporant de la poudre de feuilles de la

plante hôte; ils n'obtinrent qu'un taux de survie larvaire très faible. En 1979, SUKHANI et JOTWANI tentent une nouvelle approche en substituant de la pulpe de banane ou de haricot à l'agar-agar; ces milieux, bien qu'un peu plus satisfaisants, sont rapidement abandonnés. En 1983, SINGH, UNNITHAN et DELOBEL décrivent un milieu artificiel convenant pour l'élevage individuel ou de masse de la mouche du sorgho; l'originalité de ce milieu réside dans sa texture particulière, obtenue grâce à l'adjonction de papier Kleenex réduit en charpie. Après incubation des oeufs à 30°C, les larves néonates sont déposées à la surface du milieu, où la prise de nourriture commence immédiatement; le développement se poursuit normalement jusqu'à la pupaison, qui a lieu au sein même du milieu. La fécondité des femelles élevées sur ce milieu nutritif n'est pas différente de celle des femelles sauvages; à 26°C, le taux de survie de l'oeuf à l'adulte est de 53%, ce qui est tout à fait comparable aux valeurs obtenues sur hôte naturel. Il reste nécessaire d'apporter certaines améliorations à la composition de ce milieu: on note en particulier une baisse de la fécondité des femelles au cours des générations successives. Cette baisse de fécondité, qui est provoquée par une stérilité des mâles, pourrait être liée à une carence en vitamine E (B. DELOBEL, comm. pers.).

3.2. Elevages à température et humidité relative constantes:

Les élevages à température constante sont réalisés dans des enceintes de marque Warren-Sherer (modèle CEL 255-6). Les températures sont évaluées à l'aide d'un thermomètre enregistreur équipé d'un thermocouple (Grant Instruments); la précision est de 0,5°C pour les élevages à 20°C, de 1°C pour l'élevage à 15°C. La photopériode est réglée à 12 h de jour et 12 h de nuit, le jour commençant à 6 h 30 du matin (heure locale). Pour l'étude du développement larvaire, les plantes hôtes aussitôt infestées par des larves néonates, sont transférées de la serre où elles ont grandi à l'enceinte thermique; dans ce cas, la mesure de l'humidité ambiante n'aurait aucune signification puisque l'ensemble du développement larvaire se déroule à l'intérieur de la plante. En ce qui concerne les adultes, c'est pour des raisons techniques que les élevages n'ont pas été réalisés à des hygrométries fixes;

en effet, le maintien des adultes dans des atmosphères dont l'humidité aurait été réglable était rendu impossible par la nécessité de placer en permanence l'adulte en présence de sa plante hôte.

Le développement des oeufs est étudié sous différents régimes hygrométriques dans les mêmes enceintes à température contrôlée. Les boîtes de Pétri contenant les oeufs sont ouvertes et placées dans des dessiccateurs de 1 dm³ contenant 150 cl d'une solution saturée de divers sels permettant l'obtention de différentes hygrométries; les sels ou combinaisons de sels suivants furent utilisés: Ca Cl₂ · 6 H₂O; K₂CO₃ + NaHCO₃; NaNO₃ + NH₄NO₃; KCl + NaCl; (NH₄)₂SO₄; K₂SO₄. On trouvera les hygrométries correspondantes dans DELOBEL (1983a).

CHAPITRE DEUX

ETUDE DES POPULATIONS NATURELLES D'A. SOCCATA AU KENYA

1. FLUCTUATIONS DES POPULATIONS DANS LA REGION DU LAC VICTORIA

Nous avons, entre 1979 et 1982, collecté à la station de M' Bita et dans quelques fermes avoisinantes, des données concernant d'une part la phénologie de la plante hôte cultivée, Sorghum bicolor, d'autre part l'évolution temporelle des effectifs d'oeufs, de larves et de pupes dans des cultures de sorgho. Il convient d'ores et déjà de mentionner une lacune dans ce travail: faute d'un mode de piégeage adapté, la longévité, la fécondité et les mouvements migratoires des adultes n'ont pu être étudiés. Nous ne prétendons donc examiner dans ce qui suit qu'un aspect des fluctuations qui se produisent dans la nature.

1.1. Phénologie de la plante hôte (Fig. 8 et 9).

Nous verrons plus loin (Chap. III, 3.1.1) que seules les plus jeunes pousses de sorgho (celles mesurant moins de 25 cm environ dans le cas de l'hybride CSH-1) conviennent au développement de la larve d'A. soccata. Au cours de la saison des pluies, les plantes atteignent cette hauteur en 30 à 35 jours; comme les très jeunes pousses (celles âgées de moins d'une semaine) ne sont pas encore attractives, une pousse donnée reste susceptible d'être infestée pendant une période n'excédant guère 20 à 25 jours.

Mais ce qui vaut pour une pousse individuelle ne vaut pas



Fig. 8. - "Coeur mort" provoqué par A. soccata chez le sorgho cultivé, Sorghum bicolor.



Fig. 9. - "Coeur mort" provoqué par A. soccata chez le sorgho sauvage, S. arundinaceum; cette affection s'accompagne d'un tallage abondant.

pour l'ensemble d'une parcelle à cause de la capacité de tallage qui est une caractéristique du sorgho. Le tallage débute dès la troisième semaine après la levée de la plante et, si les conditions (en particulier la pluviosité) demeurent satisfaisantes, se poursuit indéfiniment. On observe même parfois après la récolte une activation des bourgeons axillaires des tiges fertiles de la saison précédente, qui aboutit à la production de talles épigées.

L'intensité du tallage dépend étroitement de l'humidité du sol: une étude comparative portant sur l'hybride CSH-1 (Fig. 10) montre, d'une part que chez cette variété le nombre moyen de talles produites est beaucoup plus élevé pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche, d'autre part, que la production de talles suit d'assez près l'évolution des pluies,

A l'intérieur de certaines limites, existe une corrélation positive entre la pluviométrie et le nombre de pousses réceptives produites, ainsi que le montrent trois semis effectués à M'Bita en 1979; ces semis reçurent, l'un 171 mm de pluie (saison sèche), l'autre 215 mm, le troisième 271 mm (saison humide) au cours des 12 semaines ayant suivi la levée. Pendant la même période, le nombre de pousses réceptives (celles-ci étant comptées toutes les deux semaines) pour 100 plantes était respectivement de 354, 578 et 955; la corrélation est significative au seuil de 5%.

L'intensité du tallage s'accroît également lorsque le méristème apical est détruit par l'action de la larve d'A. soccata, aussi bien d'ailleurs que par celle de divers Lépidoptères foreurs, en particulier Chilo partellus, qui était l'espèce la plus abondante pendant la période concernée. Le tallage est en effet beaucoup plus intense pendant les trois premiers mois de la vie de la plante chez celles dont le méristème apical est détruit que chez celles qui sont indemnes (Tableau I): onze semaines après la levée, 100 pousses indemnes de saison sèche ont produit au total 68 talles, contre 289 pour les plantes dont la tige principale est attaquée; la situation est essentiellement la même pendant la saison des pluies.

Il convient, en considérant l'action activatrice d'A. soccata et des foreurs sur le tallage du sorgho, de tenir compte des densités de ces ravageurs; ils sont en effet beaucoup plus nombreux pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche, ce qui

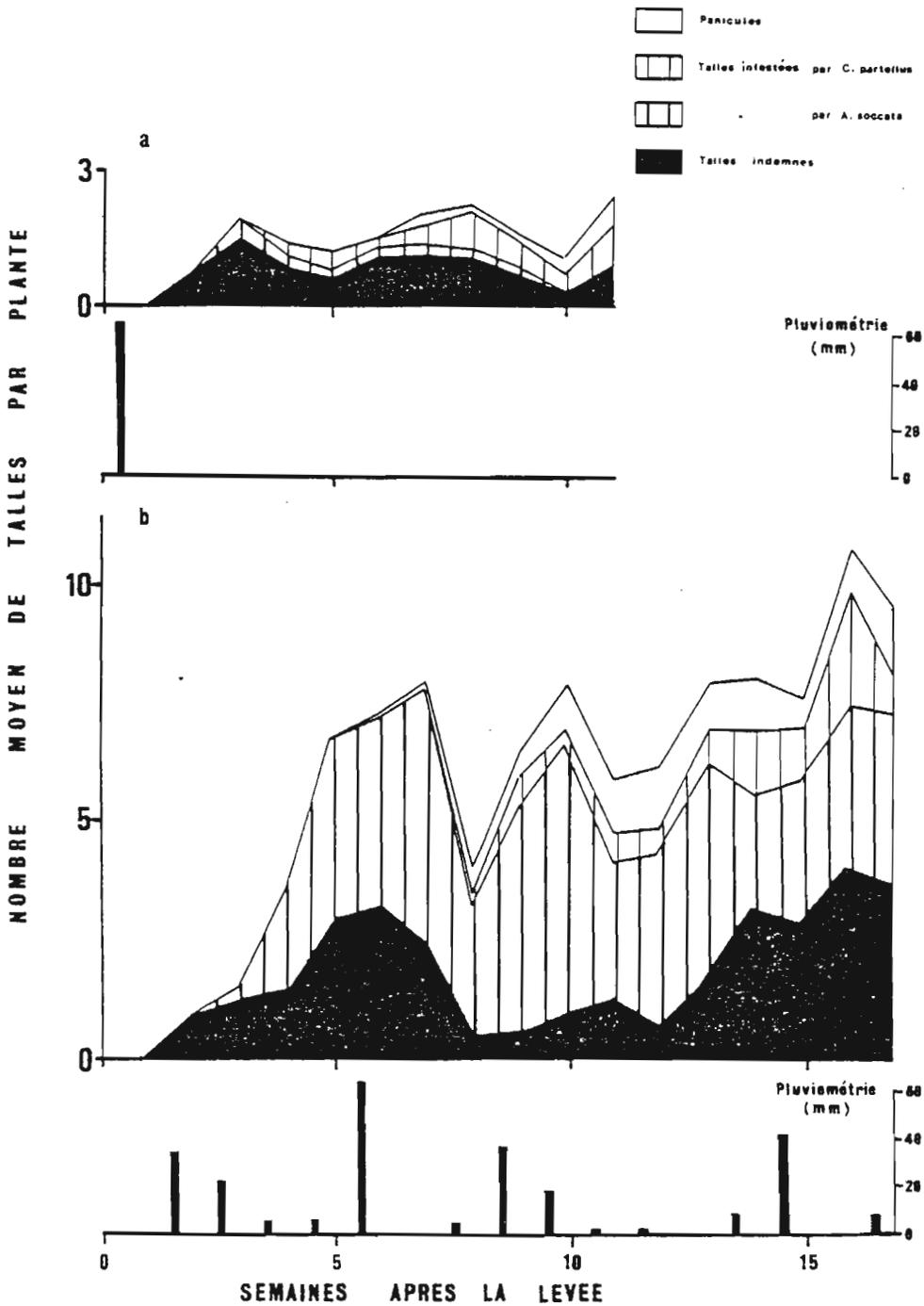


Fig.10. - Tallage du sorgho (hybride CSH-1): a) en saison sèche (parcelles non irriguées, novembre 1979-février 1980); b) en saison des pluies (mai-septembre 1979) à la station de M'Bitá. Moyenne de 30 plantes à chaque échantillonnage. Les histogrammes indiquent la pluviométrie hebdomadaire.

affecte le pourcentage de coeurs morts (Tableau I): 86,7% des plantes sont attaquées au bout de 77 jours en saison humide, contre 31,6% seulement en saison sèche.

Le mode de culture a une influence profonde sur la phénologie du sorgho; traditionnellement, le paysan attend le déclenchement des premières pluies pour semer; cette pratique peut se révéler dangereuse lorsque les premières pluies sont trop brèves ou sont suivies d'une période de sécheresse anormale. Néanmoins, les semis précoces ont toutes les chances de bénéficier du maximum de pluie; c'est ce qui explique que les semis aient lieu simultanément dans des zones géographiques étendues, provoquant l'apparition simultanée de quantités importantes de pousses réceptives. Le phénomène est plus net en début de grande saison des pluies (mars) qu'en début de petite saison des pluies (octobre) dans l'ensemble des régions productrices de sorgho.

1.2. Fluctuations saisonnières des populations d'A. soccata.

1.2.1. Cultures de type traditionnel.

Quelques observations, faites surtout en Inde (SHRI RAM et al., 1976; JANARDHANARAO et al., 1971), indiquent que la date de semis influe de manière déterminante sur les niveaux d'infestation constatés en agriculture traditionnelle: lorsqu'un semis est effectué en retard par rapport aux autres cultures d'une région, il subit généralement une forte infestation. Par contre, un semis précoce a toutes les chances d'échapper en grande partie à l'infestation.

Un site fut choisi dans le village de Kisui, quelques km à l'est de la station de M'Bitá, à environ 200 m du lac Victoria, dans le but d'étudier l'évolution de l'infestation dans des conditions aussi proches que possible de celles que connaît le paysan africain. La préparation du sol et le semis furent réalisés par le propriétaire du sol, selon les techniques locales; seule la variété était inhabituelle, puisqu'il s'agissait de l'hybride CSH-1.

Deux semis ont lieu dans deux parcelles adjacentes (Fig. 11): un premier semis le 20 février 1979, juste avant le déclenchement

Tableau I. - Influence de la pluviométrie et de l'infestation par A. soccata sur le tallage de l'hybride CSH-1. Station de M'Bitá, saison humide et saison sèche 1979-80.

Jours après la levée	Saison sèche					Saison humide				
	Coeurs morts		Plantes indemnes			Coeurs morts		Plantes indemnes		
	%	Nbre de talles pour 100 plantes	%	Nbre de talles pour 100 plantes	%	Nbre de talles pour 100 plantes	%	Nbre de talles pour 100 plantes	%	Nbre de talles pour 100 plantes
7	0	-	100	0	0	-	100	0		
14	0	-	100	0	20,0	0	80,00	0		
21	23,3	121	76,7	28	60,0	166	40,0	0		
35	41,7	260	58,3	68	96,6	379	3,4	0		
49	30,0	300	70,0	107	93,3	757	6,7	300		
63	40,0	354	60,0	108	90,0	444	10,0	0		
77	31,6	289	68,3	68	86,7	638	13,3	250		

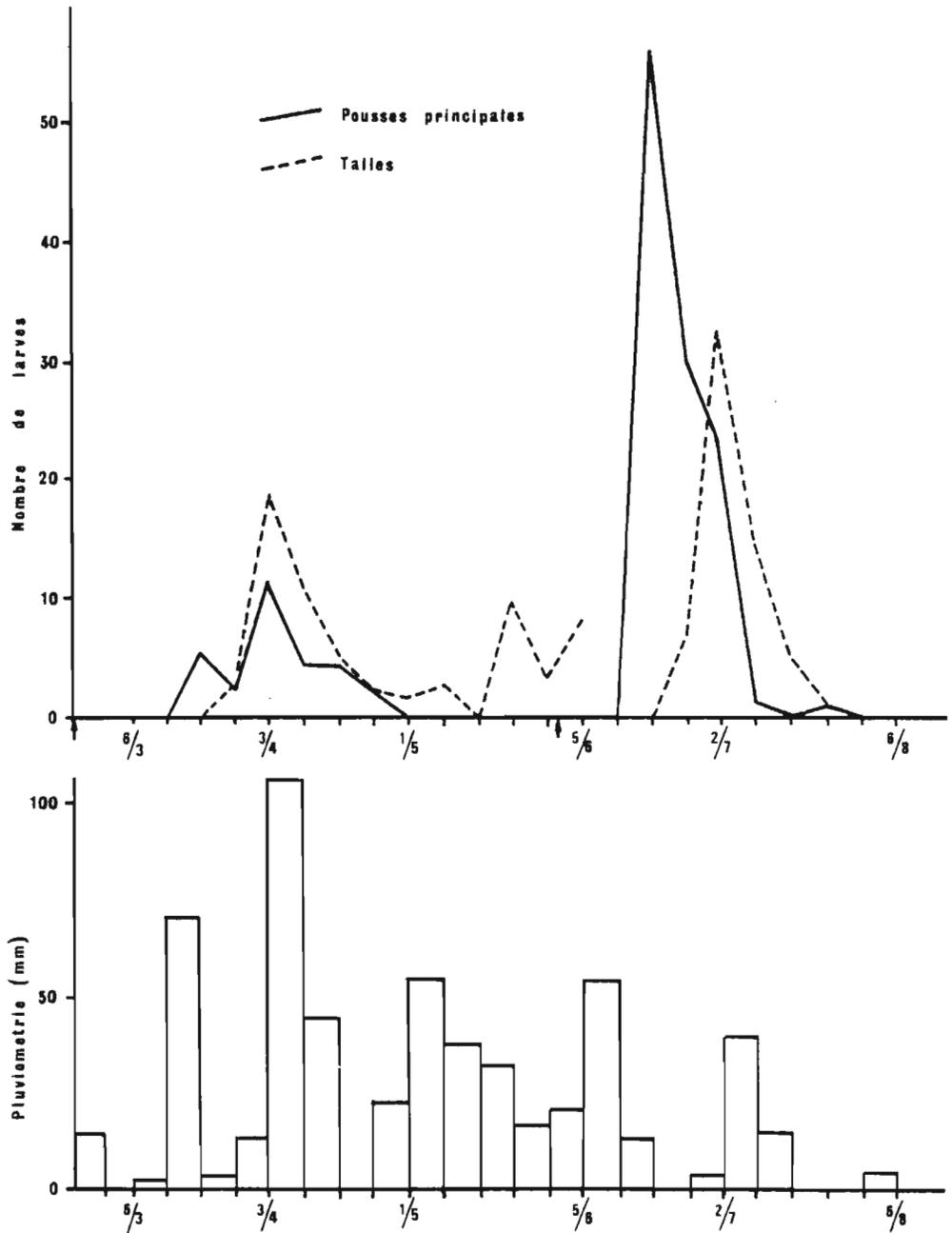


Fig.11 .- Larves d'*A. soccata* (1er et 2nd stades pour 100 pousses) infestant deux semis successifs de sorgho (premier semis le 20 février, second semis le 1er juin) et pluviométrie hebdomadaire. Kisui, près de M'Bitá, 1979.

de la grande saison des pluies; la germination se produit quelques jours plus tard, à la faveur d'une forte pluie. Un second semis est effectué trois mois plus tard, alors que l'intensité des pluies a beaucoup diminué. Le premier semis peut être qualifié de "normal" dans la mesure où il prend place au moment où l'ensemble des paysans de la région sèment également. Le second semis est en revanche très tardif: lorsqu'il est effectué, la récolte est proche dans beaucoup de champs environnants.

L'évolution temporelle du nombre de pousses infestées par au moins une larve du premier ou du second stade est représentée Fig. 11; ne sont comptabilisées à chaque recensement que des infestations nouvelles, puisque la durée de développement des deux premiers stades à température ambiante n'excède pas une semaine.

Lors du premier semis, l'infestation ne touche d'abord qu'une très faible proportion des pousses; la semaine suivante, quelques talles ont atteint une taille suffisante pour être à leur tour infestées. L'infestation des pousses principales ne dépasse guère par la suite 10%; elle cesse 6 semaines après le début de l'attaque, lorsque toutes les pousses ont une taille suffisante pour échapper à l'infestation (Chap. III, 2.1.1). Le taux d'infestation des talles est plus élevé que celui des pousses principales; il reste à un niveau très faible pendant plus de trois mois, jusqu'au moment où les échantillonnages sont interrompus; pendant tout ce temps, de nouvelles talles sont produites, le tallage étant favorisé par une pluviométrie abondante.

La situation est entièrement différente dans la seconde parcelle, semée au début du mois de juin: dès le second échantillonnage, on constate une attaque très virulente des pousses principales, près de 60% d'entre elles étant infestées. Trois semaines plus tard, seules quelques pousses demeurent attaquées. L'infestation des talles débute avec une semaine de retard par rapport aux pousses principales et suit une évolution parallèle. Elle cesse très rapidement, sans doute à cause d'une pluviosité insuffisante et d'une forte invasion de Striga (Fig. 12).

Si l'on raisonne, non plus en termes de population globale de larves des premier et second stades pour 100 pousses, mais de nombre de jeunes larves présentes dans 100 pousses réceptives (c'est à

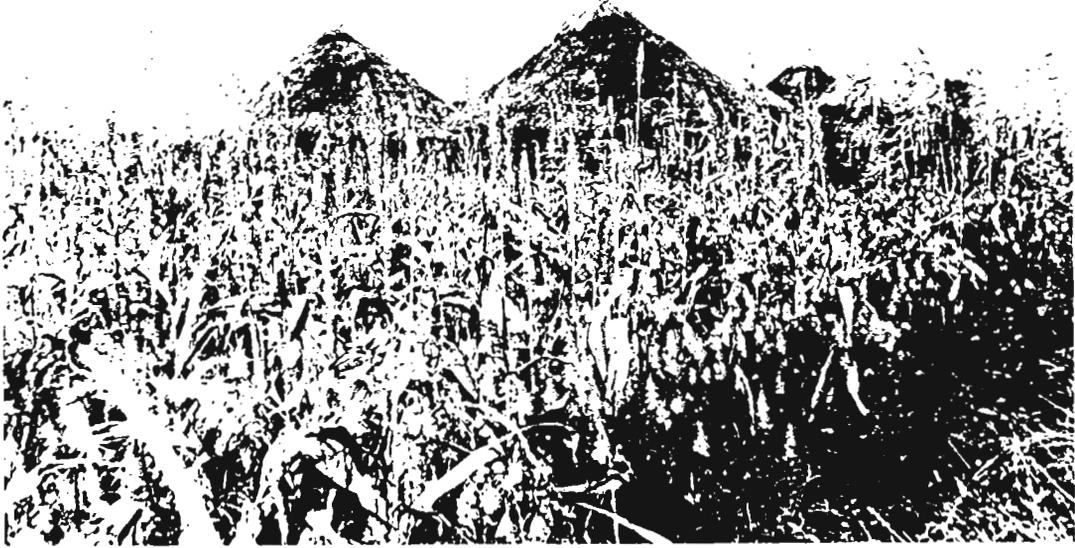


Fig. 12. - Parcelle d'hybride CSH-1 (Kisui, province du Sud-Nyanza) envahie par la Scrofulariacée parasite Striga hermonthica.

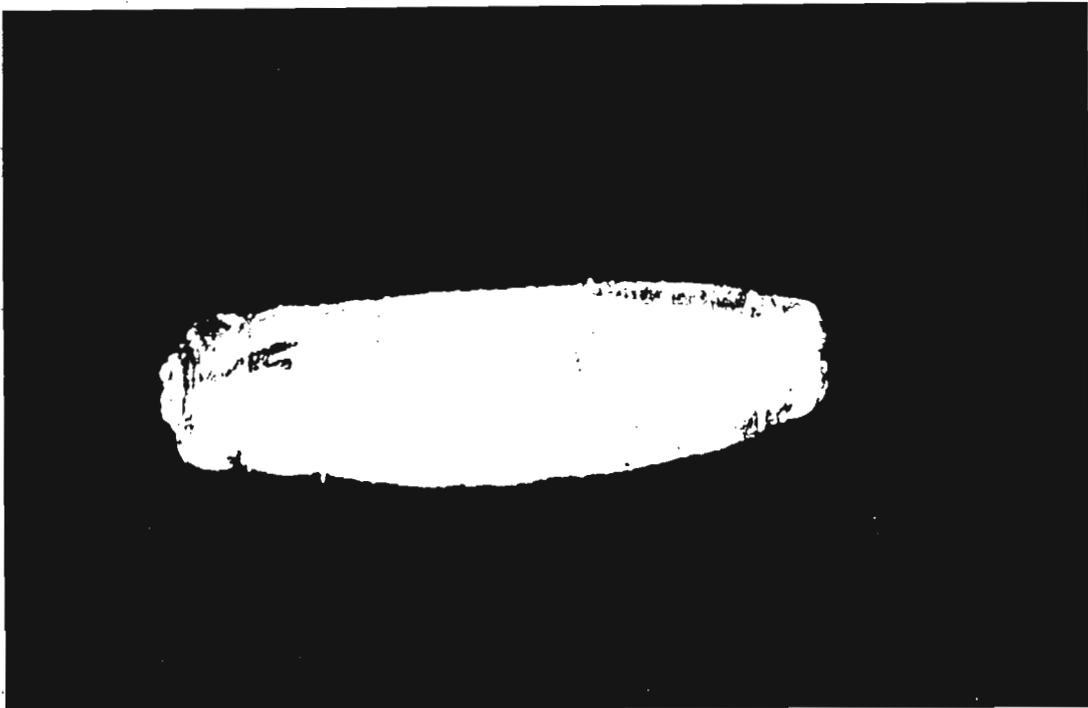


Fig. 13. - Pupa d'A. soccata; la partie antérieure est située à l'extrémité gauche de la photographie.

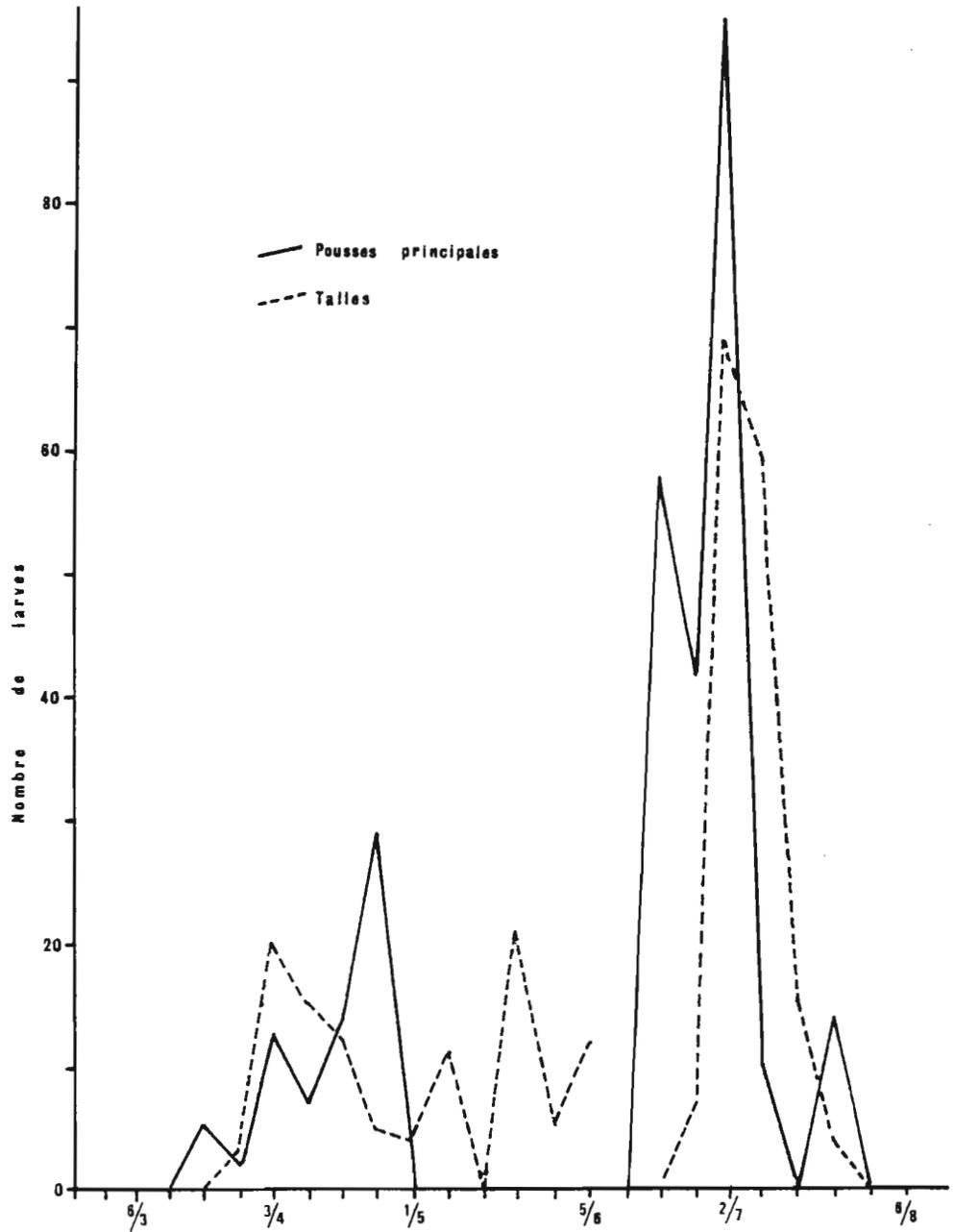


Fig.14.- Comme la Fig.11; nombre de larves des 1er et 2nd stades pour 100 pousses susceptibles.

dire en excluant les pousses trop âgées et celles déjà affectées par une larve d'A. soccata ou un Lépidoptère foreur), les phénomènes restent essentiellement identiques, quoique plus marqués (Fig.14). Au cours du second semis, jusqu'à 95% des pousses réceptives sont attaquées, ce qui est le signe d'une situation très proche de la pénurie.

Trois catégories de raisons s'imposent a priori pour expliquer les différences de taux d'infestation, d'une part entre les deux semis, d'autre part entre pousses principales et talles: ou bien les niveaux de population, qui sont très faibles au sortir de la saison sèche, s'accroissent rapidement par la suite; ou bien une mortalité importante des adultes se produit en début de saison des pluies, les populations reprenant par la suite une croissance normale; ou bien encore l'attractivité des plantes est plus forte en cas de semis tardif. Nous verrons par la suite quelles sont les explications qu'il convient de retenir.

1.2.2. Semis mensuels à la station de M'Bitá.

L'ensemble des données concernant les populations d'A. soccata furent collectées d'août 1979 à janvier 1982 dans des parcelles de sorgho établies à la station de l'ICRPE, où le sorgho est cultivé en permanence, soit sous irrigation, soit, lorsque cela est possible, en utilisant le régime des pluies. Les semis sont mensuels, avec plusieurs interruptions dues à des difficultés techniques; les onze premiers semis, entre août 1979 et août 1980, ont servi de base à l'établissement de tables de vie. L'intervalle d'un mois entre deux semis consécutifs est choisi parce qu'il correspond pratiquement (à trois jours près) à la durée moyenne d'une génération telle que nous l'avons déterminée expérimentalement à 25°C (DELOBEL et UNNITHAN, 1983).

1° Fluctuations des populations préimaginales: Le nombre d'oeufs déposés chaque mois sur 200 pousses de sorgho est déduit des recensements réguliers d'oeufs et de larves des différents stades par la méthode d'estimation de MANLY (1976). Nous avons d'autre part évalué le nombre de larves du premier stade

établies dans les mêmes pousses, c'est-à-dire celles ayant achevé leur migration vers le méristème apical. Pour cela, les plantes présentant un coeur mort ont été dénombrées; comme le symptôme reste décelable plusieurs mois, beaucoup plus longtemps que la durée totale des échantillonnages pour une parcelle donnée, les attaques s'accumulent à chaque recensement. Pour limiter dans une certaine mesure les erreurs d'échantillonnage, nous avons choisi de prendre, comme indicateur du nombre de larves du premier stade, la moyenne des deux valeurs maximales observées dans une parcelle.

L'examen de l'évolution respective des effectifs d'oeufs et de larves entre août 1979 et janvier 1982 amène les remarques suivantes (Fig. 15):

- les effectifs d'oeufs et de larves fluctuent à peu près parallèlement; mais l'ampleur des variations des effectifs d'oeufs est beaucoup plus importante que celle des larves. La grande saison des pluies 1980 constitue une période remarquable en ce que le nombre de larves décroît alors que le nombre d'oeufs atteint un maximum. La compétition intraspécifique peut expliquer une partie de la mortalité qui touche les larves néonates pendant cette période; il faut sans doute aussi faire intervenir l'accroissement de l'infestation par C. partellus (Fig.16): en juillet 1981, 79% des pousses sont infestées par ce foreur, et nous verrons que ceci a un effet négatif sur la survie des larves.

- la courbe représentative des fluctuations de populations larvaires se situe entièrement en dessous de la droite $y = 200$. Les maxima observés sont, en août 1979, de 167 larves pour 200 pousses (soit une densité de 0,84), 142 en mai 1980 (densité: 0,71), 153 et 147 en octobre et novembre 1980 (densité: 0,75). Les effectifs d'oeufs dépassent 1000 (soit en moyenne 5 oeufs par pousse) à plusieurs reprises: juin-juillet 1979, mai 1980, août à septembre 1980; le maximum absolu est de 2024 oeufs pour 200 pousses, soit un peu plus de 10 oeufs déposés sur une même pousse. Le rapport entre le nombre d'oeufs et le nombre de larves laisse supposer que la compétition intraspécifique joue un rôle central dans la dynamique des populations de la mouche du sorgho. La mortalité entre les stades oeuf et larve dépasse en général largement 50% (maximum:

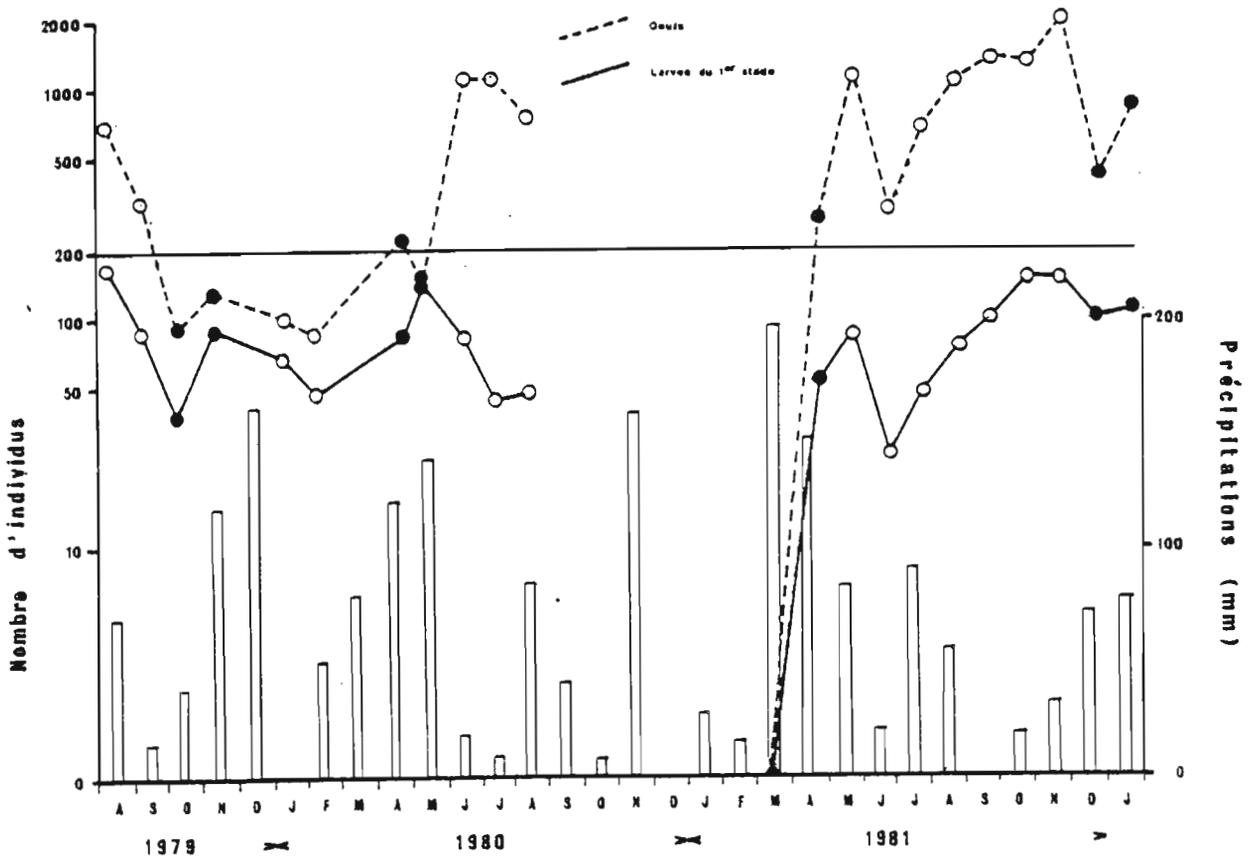


Fig. 15.- Fluctuations des effectifs d'oeufs et de larves du premier stade d'*A. soccata* et pluviométrie mensuelle à la station de M'Bitá d'août 1979 à janvier 1982. Nombre d'individus par échantillon de 200 pousses tirées au hasard. Les points noirs correspondent à des semis effectués pendant la saison des pluies.

93,7% en août 1980).

- Les semis effectués au cours des périodes pluvieuses ne reçoivent qu'un nombre relativement faible de pontes (points noirs sur la Fig.15); ceci est particulièrement net pour les semis de grande saison des pluies 1980 (avril et mai) et 1981 (mars et avril). Nous chercherons à élucider les raisons de cette baisse d'activité des adultes pendant les pluies; notons d'ores et déjà que celle-ci peut avoir pour origine un accroissement du nombre de coeurs morts causés par Chilo partellus. Le rôle de ce Lépidoptère apparaît très nettement à l'examen de la corrélation qui existe entre le nombre d'oeufs d'A. soccata et le nombre de coeurs morts (40 jours après le semis) dus à C. partellus entre août 1979 et janvier 1982: $R = - 0,632$; $P < 0,05$. Si ceci ne permet pas de déduire l'existence d'une relation de cause à effet entre infestation par C. partellus et baisse des pontes d'A. soccata, il est néanmoins évident que les deux phénomènes sont étroitement liés. La comparaison de la Fig.15 au graphique représentant l'évolution de l'infestation par C. partellus (Fig.16) illustre bien ce qui précède: au cours des premières semaines suivant le semis, l'infestation par A. soccata est surtout importante lorsque le sorgho échappe au moins partiellement à C. partellus; par la suite, le foreur envahit progressivement l'ensemble des plantes, remplaçant A. soccata partout où elle était présente. Les périodes où la densité d'oeufs de mouche du sorgho est inférieure à l'unité correspondent dans une large mesure aux périodes d'infestation maximale par C. partellus.

- Sauf exception (semis de mai 1981 et janvier 1982), l'infestation par C. partellus ne se développe que 20 à 25 jours après le semis; elle se déclenche donc en moyenne une semaine après les premières attaques de mouche du sorgho.

- L'absence totale d'infestation du semis de mars 1981 présente un intérêt tout particulier: celui-ci intervient en effet après une période de sécheresse très marquée (43 mm de pluie en 4 mois), pendant laquelle les populations de mouche du sorgho atteignent vraisemblablement en dehors de la station des niveaux extrêmement bas; en même temps, une panne du système d'irrigation entraîne un abandon momentané des cultures de sorgho dans la station. Les mois de mars et avril 1981 connaissent au contraire une forte pluviosité, avec de violentes averses (112 mm en 24 h les 24 et 25 mars), qui non seulement peuvent réduire l'activité des adultes, mais peut-être aussi entraîner leur mort. La conjonction des deux phénomènes peut expliquer le fait que le semis de mars soit resté indemne.

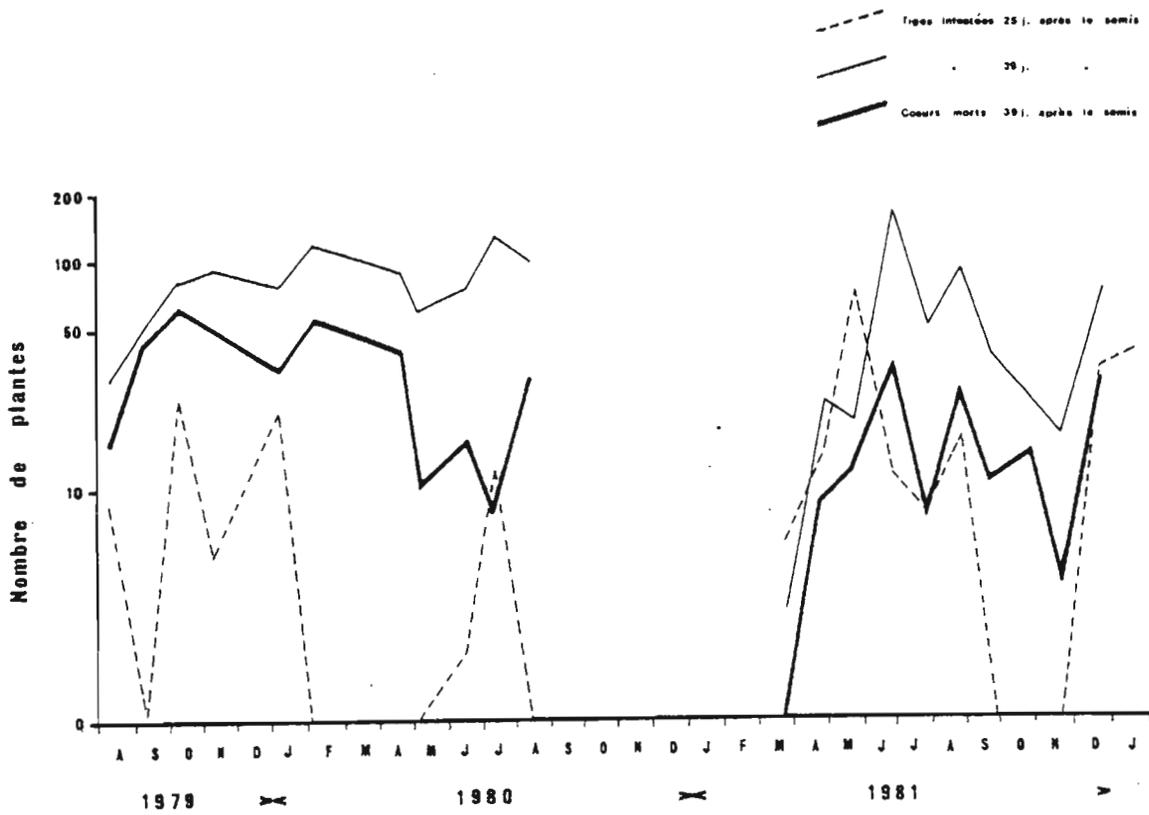


Fig.16. - Infestation des parcelles expérimentales par le Lépidoptère foreur Chilo partellus. Nombre de pousses affectées par échantillon de 200 plantes tirées au hasard. M'Bitá, 1979-1982.

2° Fluctuations des populations d'adultes:

Celles-ci sont échantillonnées entre septembre 1979 et octobre 1980; le régime des pluies est caractérisé pendant cette période par une relative régularité (Fig.17b); à la petite saison humide (novembre-décembre) succède cependant une période relativement sèche qui couvre les trois premiers mois de l'année 1980. La grande saison humide (avril-mai) débute par une forte pluie (105 mm en 5 jours) qui marque le début des semailles chez les agriculteurs de la région. Les mois suivants consacrent le retour de la sécheresse, entrecoupée d'averses dont l'effet sur l'humidité du sol est éphémère.

En ce qui concerne les captures d'adultes, nous divisons l'année en quatre parties d'inégale importance (Fig.17a): une première période, de septembre 1979 à mars 1980, est caractérisée par des captures généralement peu nombreuses, avec de longs intervalles sans aucune capture; c'est une période pendant laquelle le sorgho n'est cultivé que dans la station elle-même. Les populations préimaginales sont à un niveau très bas (Fig.15), sauf à la suite des pluies de novembre et décembre. Les périodes pendant lesquelles aucun adulte n'est capturé n'impliquent pas une disparition de l'espèce; en effet, des échantillonnages extensifs révèlent alors l'existence d'une population préimaginale très faible (de l'ordre d'une larve pour 200 ou 300 pousses) mais active, se développant sur les talles croissant à la base des chaumes laissés après la récolte et sur sorgho sauvage (UNNITHAN et al., 1984).

La seconde période couvre les mois d'avril à juin: après le déclenchement des pluies, les captures restent peu nombreuses pendant un mois, puis s'accroissent rapidement: d'une part, les semailles ont eu lieu, non seulement à la station, mais aussi et surtout dans toute la campagne environnante; d'autre part, le sorgho sauvage S. arundinaceum germe ou recommence à taller. La quantité de ressources disponibles s'accroît dans de fortes proportions, ce qui ne peut manquer de se traduire par un accroissement rapide des populations imaginale.

Les captures restent à un niveau élevé pendant environ deux mois; c'est la troisième période, pendant laquelle le nombre d'adultes capturés est, nous le verrons plus loin, surtout déterminé par les conditions météorologiques avant ou pendant le piégeage.

Les deux derniers mois voient une baisse des captures (quatrième période); la saison sèche sévit depuis près de trois mois, entraînant le déclin progressif des populations préimaginale. Les adultes ne

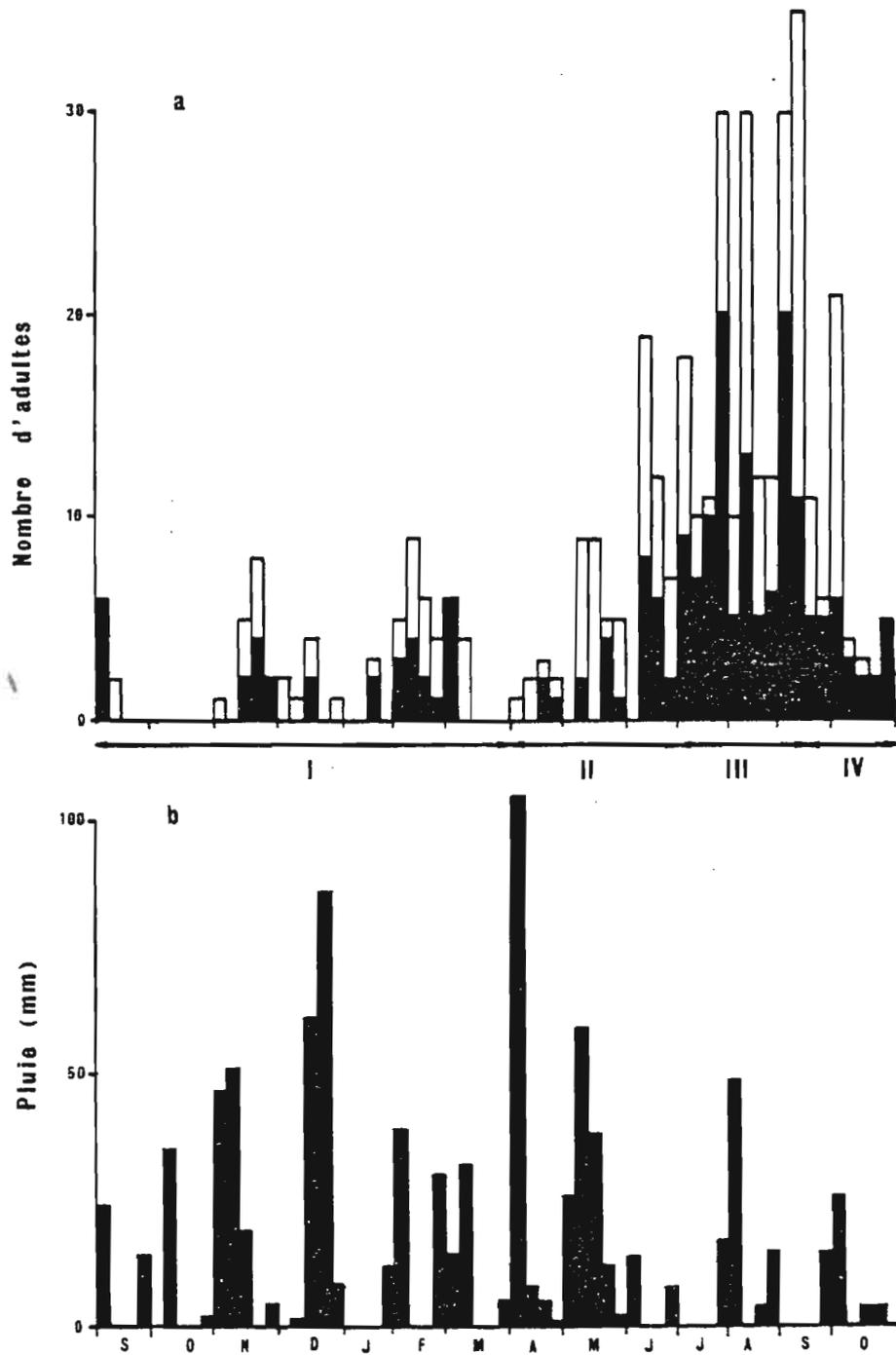


Fig. 17. - a) Captures d'adultes d'*A. soccata* dans des pièges jaunes placés dans des parcelles de sorgho; M'Bitá, septembre 1979-octobre 1980 (en blanc: mâles; en noir: femelles) - b) Pluviométrie en cours de piégeage.

trouvent probablement plus une nourriture suffisante au maintien à un niveau élevé de leur longévité et de leur fécondité.

Le pourcentage de femelles est de 49,4% pour l'ensemble de l'année considérée; il varie de 35,8% pendant la deuxième période à 53,8% pendant la dernière (Tableau II); un test d'homogénéité ne révèle aucune variation significative du pourcentage de femelles entre les quatre périodes successives. Le pourcentage de femelles, dans l'hypothèse d'une population stationnaire à 25°C, est de 56,2% (Chap. I, 2.3.2.); le fait que le pourcentage observé à M'Bitá soit un peu inférieur à cette valeur ($\chi^2 = 7,54$; différence significative au seuil de 1%) s'explique par le fait que la population n'est à peu près stationnaire que pendant quelques semaines, entre juillet et septembre; immigration et émigration peuvent également modifier le rapport des sexes.

3° Conclusions:

Un certain nombre de remarques sur la méthode employée s'imposent a priori: la technique des semis échelonnés, par sa nature même, provoque un accroissement artificiel de l'infestation au sein des parcelles expérimentales. Celles-ci jouent en effet pendant l'intersaison (c'est à dire en saison sèche) le rôle de "piège" pour les adultes issus des cultures paysannes; ce phénomène est accentué en fin de saison des pluies, lorsque les populations sont nombreuses mais les pousses disponibles de plus en plus rares. Il faut donc considérer les estimations de populations de saison sèche avec prudence; nous savons (UNNITHAN et al., 1984) que les niveaux de populations dans les cultures paysannes sont souvent inférieurs pendant la saison sèche à ce qu'on observe dans la station. La technique utilisée permet néanmoins de révéler les grands traits des fluctuations de populations lorsque les pousses sont disponibles en permanence, mais en nombre restreint; la situation, bien qu'artificielle, n'est pas essentiellement différente de celle qui prévaut chez les fermiers: là, les hôtes de saison sèche sont des talles issus de chaumes laissés en place après la récolte. Enfin, la méthode des semis échelonnés est la seule qui permette de mettre en évidence les facteurs de mortalité agissant tout au long de l'année sur les populations, comme nous le verrons plus loin.

En Afrique et surtout en Inde, quelques chercheurs ont utilisé la même technique pour expliquer les fluctuations observées; aucun d'eux n'est parvenu à dégager une explication satisfaisante des

TABLEAU II. - Fluctuations du pourcentage de femelles capturées dans des pièges colorés au cours d'une année. Station de M'Bitá, 1979- 1980.

Période	Femelles	Mâles	Pourcentage de femelles
Septembre 79 - Mars 80	34	35	49,3
Avril - Juin 1980	24	43	35,8
Juillet - Septembre 1980	108	97	52,7
Septembre - Octobre 1980	28	24	53,8
Total	194	199	49,4

$\chi^2 = 6,26$; 3 degrés de liberté; absence d'hétérogénéité.

phénomènes; leurs conclusions sont divergentes, parfois totalement opposées. Une constatation s'impose cependant à l'examen des résultats obtenus dans différentes stations de recherche: la continuité de l'infestation tout au long de l'année, aussi bien en Afrique qu'en Inde. En Ouganda, TAKSDAL et BALIDDAWA (1975) ont constaté, comme OGWARO (1979) et nous-mêmes au Kenya, que la mouche du sorgho ne disparaît jamais des parcelles expérimentales. En Inde, contrairement à certaines affirmations anciennes (NARAYAN et NARAYANA, cité par TAKSDAL et BALIDDAWA, 1975), il n'existe de période où l'infestation cesse réellement qu'aux latitudes les plus élevées.

Les zones de culture du sorgho en Inde ne connaissent que pendant des périodes relativement brèves de basses températures: au nord, Dehli connaît des températures proches de zéro en janvier; des semis effectués en janvier sont indemnes de toute infestation, mais les suivants sont de nouveau infestés (JOTWANI et al., 1970). A Udaipur, qui est à une latitude un peu plus méridionale, l'infestation est ininterrompue, quoiqu'à un niveau très faible pendant l'hiver (KUNDU et al., 1971). La Fig. 18 montre l'évolution, dans cette localité, des effectifs d'oeufs dans des parcelles expérimentales entre juillet 1968 et juillet 1969; il faut souligner le fait que la sécheresse, même très prolongée (12 mm de pluie entre le 5 août 1968 et le 1er juin 1969) n'empêche pas la propagation de la mouche du sorgho. Conformément à ce que nous avons observé à M'Bitá, l'infestation atteint son maximum plusieurs semaines après la fin des pluies et se maintient à un niveau élevé pendant plusieurs mois. De novembre à janvier, ce sont les basses températures (minimum enregistré en décembre: 0,7°C) qui semblent responsables d'une baisse des effectifs d'oeufs.

2. EVOLUTION DES POPULATIONS PREIMAGINALES A NZAI, A LA LIMITE DE L'ETAGE ARIDE.

Les échantillonnages effectués à Nzai de septembre 1979 à avril 1980 montrent la permanence des populations d'A. soccata, aussi bien sur sorgho cultivé (S. bicolor) que sur S. arundinaceum (DELOBEL et UNNITHAN, 1981). Les populations atteignent pendant la saison sèche des niveaux extrêmement bas, au point que la taille des échantillons (de 200 à 600 pousses) n'est pas suffisante, dans certains cas, pour mettre en évidence la faible po-

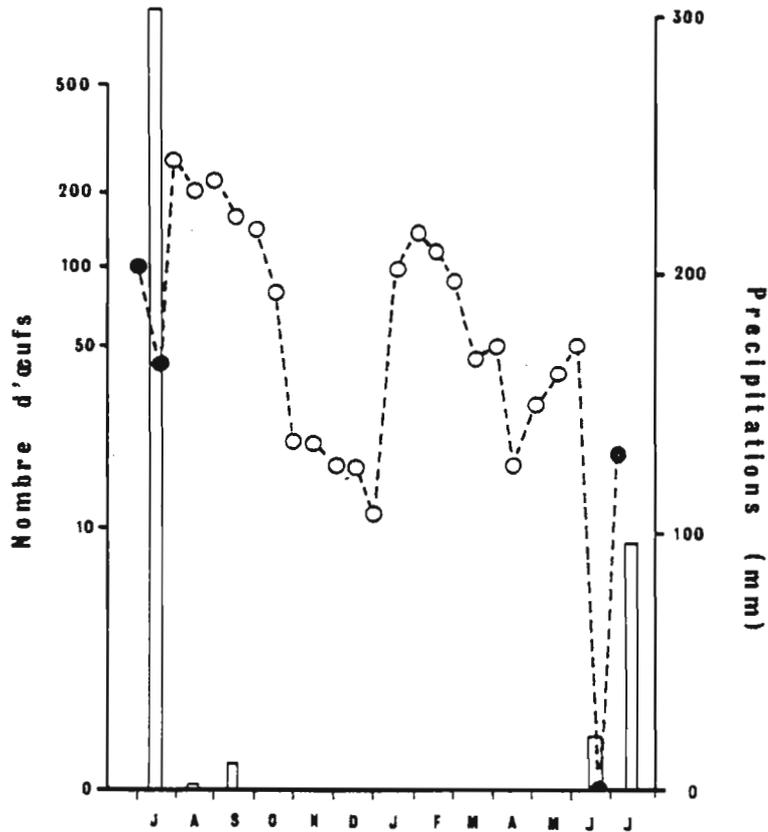


Fig. 18. - Fluctuations des effectifs d'oeufs d'A. soccata dans des parcelles de sorgho (hybride CSH-1) semées tous les 15 jours et précipitations mensuelles à Udaipur (Inde); les points noirs correspondent à des semis de saison des pluies (d'après KUNDU et al., 1971)

pulation résiduelle. Cependant, même alors, on rencontre des oeufs et des larves actives sur sorgho sauvage, mais seulement dans des localités privilégiées tels les lits de rivières asséchées ou les rives de rares cours d'eau permanents.

La densité maximale d'oeufs observée à Nzai le fut pendant la grande saison des pluies 1980, où jusqu'à 16 oeufs furent dénombrés parmi 200 pousses de S. arundinaceum (13 oeufs sur S. bicolor). Pendant la saison sèche, la densité maximale fut également observée sur sorgho sauvage (7 oeufs sur 200 pousses, contre 3 seulement sur sorgho cultivé). On peut comparer ces chiffres à ceux obtenus pendant la même période à la station de M'Bitá: jusqu'à 144 oeufs dénombrés en fin de saison des pluies et 11 oeufs au minimum en fin de saison sèche (sur sorgho cultivé).

Même si les modes d'échantillonnage ne sont pas absolument identiques dans les deux cas, la différence est néanmoins frappante. Il est vraisemblable que l'isolement de la station de Nzai par rapport à d'autres cultures de sorgho, ainsi que la brièveté de la saison des pluies doivent être pris en considération pour expliquer la différence des niveaux de populations d'A. soccata entre les deux stations.

CHAPITRE TROIS

FACTEURS RESPONSABLES DE LA DETERMINATION

DES NIVEAUX DE POPULATIONS D'A. SOCCATA

L'examen des populations naturelles de la mouche du sorgho dans plusieurs régions au climat contrasté laisse présager l'intervention, pour expliquer les fluctuations observées, d'un ou plusieurs des éléments suivants:

- le régime des pluies, c'est à dire leur importance et leur répartition, qui influent sur les peuplements de plantes hôtes et la physiologie du ravageur;

- la quantité de plantes hôtes disponibles, qu'il est difficile de mesurer précisément, mais qui semble déterminée, non seulement par la pluviométrie, mais aussi par l'activité humaine, la nature du sol, etc..

- la compétition intraspécifique et interspécifique;

- la température.

ANDREWARTHA (1970a, b) classe les différentes composantes de l'environnement qui déterminent l'abondance d'une population d'insectes selon les critères suivants:

- ressources,

- climat,

- ennemis naturels,

- partenaires sexuels,

- aléas.

Nous avons adopté dans ce qui suit cette vision à la fois simple et réaliste des phénomènes; notre effort portera sur les trois éléments de l'environnement que nous considérons comme fondamentaux et que nous avons donc étudiés avec un soin particulier: le climat, les ressources, les ennemis naturels. L'importance de ces derniers n'est pas apparue à l'examen des populations naturelles à M'Bitá, mais leur étude détaillée est justifiée par leur rôle

potentiel dans la lutte contre la mouche du sorgho.

1. LE CLIMAT

Les chercheurs qui ont étudié l'écologie de la mouche du sorgho accordent généralement à la pluie un rôle essentiel dans la détermination des niveaux de population, soit qu'elle induise l'émergence des adultes (OGWARO, 1979; MEKSONGSEE et al., 1981), soit qu'elle provoque la nymphose (CLEARWATER et OTHIENO, 1977). Mais l'effet réel du climat sur la démographie du ravageur reste un mystère: certains auteurs ont cru discerner une corrélation positive entre pluviométrie et densité de population (OGWARO, 1979); mais SWAINE et WYATT (1954) ont observé en Tanzanie que les régions arides sont davantage soumises aux attaques du ravageur que les régions plus humides. On sait que les températures élevées sont nuisibles à la mouche du sorgho (JOTWANI et al., 1970), mais les variations de température sont trop faibles dans les régions tropicales pour avoir un effet sensible sur la dynamique des populations.

1.1. Rôle de l'eau.

1.1.1. L'eau du sol.

On a observé, surtout en Afrique, que l'irrigation provoque des modifications profondes dans la distribution et l'abondance de nombreux ravageurs. C'est le cas par exemple d'Heliothis zea (SLOSSER et WATSON, 1972) ou des thrips du cotonnier (SHOEIB et HOSNY, 1972).

La même observation a été faite au sujet de la mouche du sorgho en Afrique de l'ouest (BRENIERE, 1972). Nous avons également constaté que ses populations étaient beaucoup plus abondantes dans la station de M'Bitá, où le sorgho est irrigué pendant une bonne partie de l'année, que dans les cultures environnantes.

Nous savons (Chap. II, 1.1) que la phénologie du sorgho (et tout particulièrement l'intensité du tallage) est affectée par la pluviométrie; mais l'eau du sol peut aussi induire des différences très sensibles dans la qualité et la quantité de nourriture disponible, donc provoquer des modifications profondes au sein des populations d'A. soccata.

En Haute Volta, BONZI (1981) a constaté un déplacement des populations de la mouche du sorgho en fin de saison des pluies des zones arides vers les bas-fonds où les adultes trouvent des hôtes qui restent réceptifs tout au long de la saison sèche. Nous avons rencontré à de nombreuses reprises des situations similaires au Kenya; à Embakasi, une partie du peuplement étudié en 1979-80 (DELOBEL et UNNITHAN, 1981) est établie dans une zone plus basse que le terrain environnant, où l'eau s'accumule après chaque pluie. L'humidité du sol dans les deux zones, distantes de quelques mètres seulement, a été mesurée à l'aide d'un hygromètre à cheveu pourvu d'une tige allongée. L'évolution de la moyenne des mesures d'humidité relative et celle des populations préimaginales observées sur 100 pousses de S. arundinaceum est résumée figure 19; les variations d'humidité relative du sol dans les deux zones sont marquées par l'effet des pluies, qui saturent momentanément le sol; alors, la zone élevée devient pour quelques jours aussi humide que le bas-fond, mais s'assèche rapidement par la suite. Le parallélisme existant entre l'humidité du sol et l'évolution des populations de la mouche du sorgho est remarquable: les populations préimaginales d'A. soccata sont toujours plus nombreuses dans le bas-fond, sauf à la suite des pluies, qui provoquent un regain d'activité dans la zone la plus élevée; au début d'avril surviennent les premières précipitations de la grande saison des pluies, qui se traduisent par un accroissement des populations préimaginales plus rapide dans la zone élevée que dans le bas-fond. Cette situation, apparemment anormale, s'explique par un envahissement du bas-fond par de nombreuses adventices dont le développement empêche celui

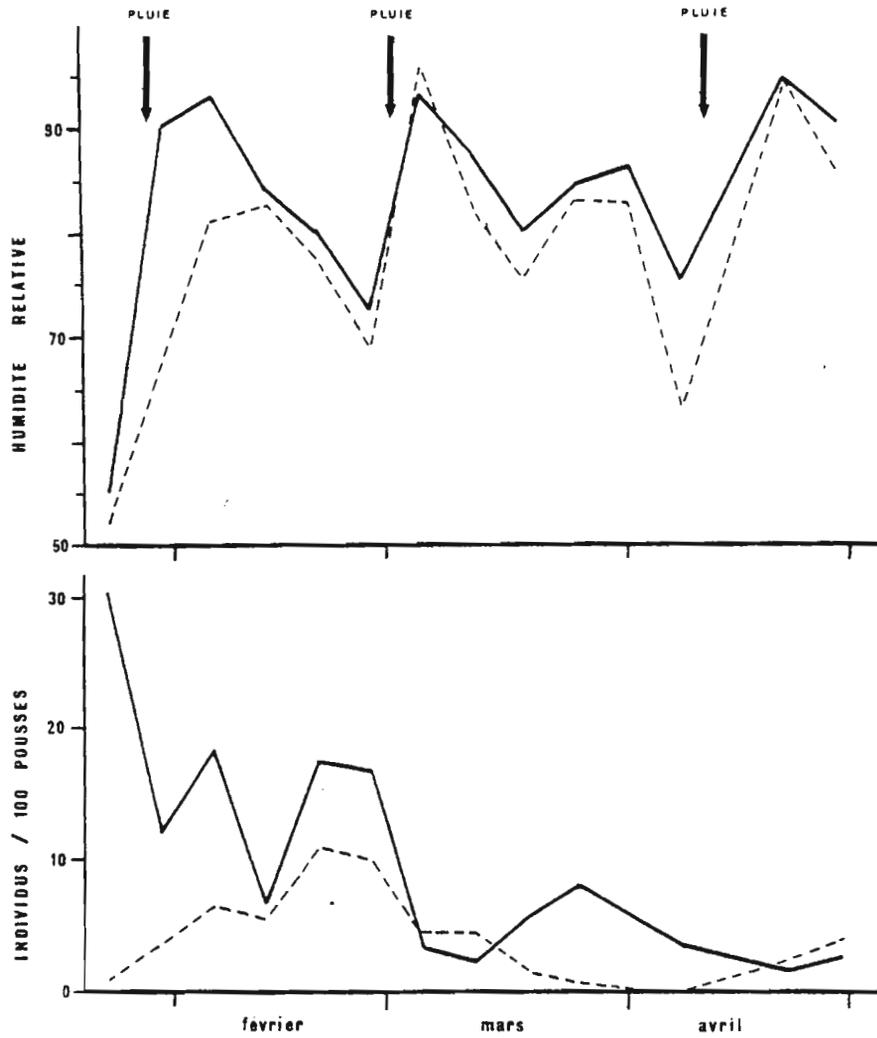


Fig. 19. - Fluctuations de l'humidité relative du sol (à 10 cm de profondeur environ) et des populations préimaginales de la mouche du sorgho en cours de saison sèche. En traits continus: zone la plus basse; entirets: zone surélevée. Embakasi, 1981.

du sorgho et qui jouent probablement un rôle répulsif à l'égard des femelles.

Les stades prénympgal et nympgal sont, d'après quelques observations faites au laboratoire, sensibles aux variations hygrométriques: lorsque les conditions sont suboptimales (dessiccation prématurée de la plante hôte par suite de la prise de nourriture ou d'une intense évaporation), les pupes formées sont plus légères, leur coloration est anormalement claire; la mortalité chez ces individus est importante. De même, une humidité anormalement faible au cours de la vie nymphale réduit le taux d'émergence ou produit des adultes anormaux. Le rôle précis de l'humidité du sol sur ces périodes de la vie du ravageur reste à déterminer.

1.1.2. Humidité de l'air.

L'humidité de l'air affecte le développement et la survie de l'oeuf des insectes (TSITSIPIS et ABATZIS, 1980; JONES et HEMING, 1979; HAYES, 1981), la survie larvaire (STRAUSS, 1978; SILVERMAN et RUST, 1983), la fécondité de l'adulte (BATEMAN, 1968) et sa survie (BESLY, 1962; BATEMAN et SONLEITNER, 1967).

Nous avons mis en évidence chez la mouche du sorgho l'existence d'une relation simple (hyperbolique) entre la durée du développement embryonnaire et l'humidité de l'air dans lequel l'incubation a lieu (DELOBEL, 1983a); à 25°C, la période d'incubation varie de deux jours dans l'air saturé d'eau à plus de huit jours dans l'air ayant un déficit de saturation de 7 mm. Il y a d'autre part proportionnalité entre le pouvoir évaporant de l'air et le taux de mortalité embryonnaire (le pouvoir évaporant est le produit d'un déficit de saturation par la durée pendant laquelle ce déficit est subi par l'insecte); au-dessus d'un certain pouvoir évaporant, la mortalité embryonnaire est totale. Mais les expériences conduites dans des conditions de température et d'humidité contrôlées montrent également que la mouche du sorgho parvient à éviter les situations suboptimales grâce à un certain nombre d'adaptations (ponte protégée par le feuillage, synchronisation des éclosions, qui ont lieu à l'aube, au moment où la rosée est la plus abondante, etc..). En ce qui concerne les stades larvaire et pupal, ils semblent parfaitement à l'abri des variations

d'humidité de l'air, puisqu'ils se déroulent entièrement à l'intérieur de la plante hôte; celle-ci reste en général vivante malgré la prise de nourriture par la larve.

La rosée matinale, dont le dépôt est fonction de l'humidité de l'air, est probablement la principale source d'eau pour les adultes durant la saison sèche, lorsque les points d'eau habituels ont tari; par ce biais, l'humidité de l'air influence certainement le taux de survie de l'adulte et la fécondité de la femelle (voir plus loin, paragraphe 2.4).

1.1.3. Les pluies violentes.

La pluie parvient à déloger les oeufs de certains insectes, tels Carpocapsa pomonella (WOOD, 1965) ou Colias alexandra (HAYES, 1981); elle peut accroître la mortalité larvaire (HUGHES, 1963; HAYES, 1981) et imaginale (MAELZER, 1977) par ses effets purement mécaniques.

Nous avons constaté chez A. soccata que le taux de survie embryonnaire n'est pas affecté par les pluies, même violentes (DELOBEL et LUBEGA, 1983). Par contre, nous avons observé à plusieurs reprises des adultes noyés dans le cornet foliaire de plants de sorgho à la suite de fortes pluies. L'examen des captures hebdomadaires d'adultes dans des pièges colorés installés dans une culture de sorgho à Nairobi nous a permis de montrer que le déclenchement des pluies est suivi d'une période où les captures sont moins nombreuses. Nous avons utilisé l'analyse par régression multiple pour démontrer que les pluies violentes sont responsables d'une mortalité au stade imaginal, surtout lorsqu'elles surviennent après une sécheresse prolongée.

1.2. Rôle de la température.

On ne connaît que très mal l'effet de la température sur les populations de la mouche du sorgho; quelques données très fragmentaires existent chez SWAINE et WYATT (1954), NYE (1960), BARRY (1972), TAKSDAL et BALIDDAWA (1975), DOHAREY et al., (1977) concernant essentiellement l'effet de la température sur la vitesse de

développement préimaginal.

Mais l'effet de la température sur la croissance et le développement de la plante hôte a été largement ignoré jusqu'ici; DUBEY et YADAV (1980) expliquent par exemple les fluctuations de populations d'A. soccata dans le nord de l'Inde, où les températures connaissent d'importantes fluctuations saisonnières, en ne tenant compte que de l'effet de la température sur le développement de l'insecte. Or la température est, avec la pluviométrie, la plus important facteur limitant pour la culture du sorgho. Au Kenya, par exemple, la limite fixée par l'altitude (Fig. 5) n'est en fait qu'une limite thermique; à Nairobi, la croissance du sorgho est pratiquement interrompue pendant les mois les plus froids (juillet et août). En revanche, ni M'Biti, ni Nzai ne connaissent de variations de température susceptibles de modifier la vitesse de développement du sorgho.

Nous avons défini avec précision les limites de température à l'intérieur desquelles le développement préimaginal est possible, ainsi que l'effet de la température sur la vitesse de développement embryonnaire, larvaire et nymphal: le seuil inférieur de développement est de 13,8°C, 10,2°C et 11,8°C pour l'oeuf, la larve et la pupa, respectivement; la durée de développement préimaginal est respectivement de 19,5, 26,3, 33,8 et 76,8 jours à 30, 25, 20 et 15°C. Le développement préimaginal et la survie sont optimaux à une température de 30°C, température qui se trouve être également la température optimale pour le développement du sorgho (PURSEGLOVE, 1975).

La température influe de manière décisive sur la reproduction de la mouche du sorgho (UNNITHAN et DELOBEL, 1983): aux températures inférieures à 20°C, les durées préreproductrice et reproductrice augmentent de manière significative, tandis que la fécondité et la fertilité décroissent. La fécondité est maximale à 25°C; bien qu'aux températures les plus basses, pupes et adultes soient les plus lourds, il n'existe pas de corrélation entre poids nymphal et fécondité.

Des tables de vie ont été établies pour des cohortes élevées au laboratoire à température constante sur des plants de sorgho (hybride CSH-1); ces tables servent de base au calcul des paramètres biologiques des populations de la mouche du sorgho: r_m , taux d'accroissement intrinsèque; R_0 , taux net de reproduction; T_m , durée moyenne

d'une génération. Ces paramètres permettent de simuler l'évolution temporelle de populations vivant dans des conditions malthusiennes. DELOBEL et UNNITHAN (1983) donnent le détail des modes de calcul et des enseignements que l'on peut tirer de cette simulation: les populations de la mouche du sorgho commencent à croître dès que la température atteint 16,3°C; la température a un effet positif sur l'accroissement des populations jusqu'à 30°C; au-delà, son effet est inverse: à 35°C, la mortalité larvaire est totale. La méthode de simulation décrite permet de prévoir la structure de populations malthusiennes à toutes les températures; la comparaison des structures de populations naturelles à celles de populations théoriques est une manière originale de faire apparaître des facteurs de mortalité en fonction de l'âge des individus.

1.3. Conclusions.

La température et l'eau jouent dans la dynamique des populations d'A. soccata un rôle primordial puisque ces deux éléments interviennent à chacun des stades du développement préimaginal et imaginal. Cependant, ce rôle est plus ou moins déterminant selon les saisons ou selon les régions; par exemple, dans les régions du monde où le sorgho est une culture d'été, les températures hivernales provoquent un allongement de la génération établie sur les chaumes après la récolte; cette génération dure en Chine plusieurs mois (SHIE SHIANG-LIN et al., 1981). Au Kenya, la station d'Embakasi connaît en juillet des températures moyennes qui ne sont que de 3°C supérieures au seuil thermique pour le développement embryonnaire; le rôle de la température est tout aussi important dans les montagnes d'Ethiopie, d'Ouganda ou du Soudan, où des variétés de sorgho sont adaptées à l'altitude.

En revanche, dans la plus grande partie du Kenya, comme dans beaucoup de régions où le sorgho représente la principale culture céréalière, c'est bien l'eau qui constitue le principal facteur limitant au développement des populations de la mouche du sorgho.

Certains auteurs (CLEARWATER, non publié; OGWARO, 1979) ont émis l'idée de l'existence d'une diapause (estivation) chez la mouche du sorgho; le programme "Mouche du sorgho" de l'ICIPE fut d'ailleurs mis sur pied dans le but de déterminer les conditions

de l'induction de cette diapause. Près de dix années de recherche au Kenya n'ont pas permis de réaliser cette ambition (DELOBEL et UNNITHAN, 1981); il n'est cependant pas interdit de penser que dans d'autres parties du monde la mouche du sorgho connaisse une diapause induite par le froid ou la photopériode, qui permettrait aux populations du ravageur de supporter des conditions autrement létales. Le nord de l'Inde ou la Chine conviendraient certainement à des recherches dans ce sens.

2. LES RESSOURCES

2.1. Sélection du site de ponte.

La larve de certains Diptères foreurs comme Leptohylemyia coarctata (RYAN, 1974) ou Delia brassicae (ELLIS et al., 1979) migre dans le sol à la recherche de son hôte. Chez certains Lépidoptères foreurs des graminées, comme Chilo partellus (ROOME, 1980) ou Chilo orichalcociliellus (DELOBEL, 1975), la larve néonate joue également un rôle actif dans la sélection de l'hôte. Chez A. soccata, au contraire, la sélection du site de ponte détermine entièrement l'accès de la larve à sa source de nourriture puisque la larve néonate est à peu près incapable de migrer d'une plante à l'autre (voir plus loin).

Les mécanismes qui permettent à la mouche du sorgho de sélectionner un hôte dont les caractéristiques soient telles qu'il favorise une croissance et un développement normaux de la larve sont donc essentiels. Bien que cette liste ne soit pas exhaustive, nous considérons que quatre caractéristiques de la plante jouent un rôle primordial dans cette sélection: son âge, sa condition physiologique, sa nature (espèce et variété), la densité du peuplement végétal. Nous discuterons en outre dans ce chapitre de la possibilité qui existe pour la femelle d'éviter la compétition intraspécifique.

2.1.1. Influence de la taille et de l'état physiologique de l'hôte.

Dans le processus qui aboutit chez les insectes au dépôt de l'oeuf par la femelle interviennent des mécanismes visuels et olfactifs (lors de la phase d'orientation), tactiles et gustatifs (lors de phase finale d'acceptation ou de rejet du substrat) (YAMAMOTO et al., 1969). Bien que la sélection de la plante hôte par la femelle ne se fasse pas obligatoirement dans le sens le plus favorable à la survie de la larve (RAUSCHER, 1979), la capacité de la femelle à sélectionner les hôtes les mieux aptes à assurer un développement optimal de la larve ne fait pas de doute chez la plupart des insectes.

La puissance de la sélection varie selon le degré de polyphagie de l'insecte; ainsi, chez Chilo partellus, dont la larve se nourrit des tiges de diverses graminées de tous âges, la taille de la plante est sans influence sur le choix des femelles; en revanche, la texture du substrat est très importante: les feuilles desséchées de la base de la plante sont préférées aux autres feuilles, sans doute parce que la survie de l'oeuf y est mieux assurée (ROOME, 1980).

Chez le foreur du riz Diopsis macrophthalma au contraire, l'attractivité des plantes est maximale lorsqu'elles mesurent 45 cm de hauteur; celles de plus de 90 cm de hauteur ne reçoivent pas d'oeufs (FEIJEN et SCHULTEN, 1981). De même, chez Cactoblastis cactorum, introduit en Australie en vue de l'éradication du cactus Opuntia stricta, MYERS et al. (1981) ont montré que la femelle pond de préférence sur des plantes bien vertes, constituées de plus de quatre cladodes; les auteurs ont découvert que les peuplements de cactus croissant sur des sols riches en azote supportaient des populations de C. cactorum plus denses que les peuplements croissant en terrain pauvre.

Les expériences réalisées sur A. soccata (DELOBEL, 1982b) révèlent chez cette espèce une capacité de sélectionner très précisément son hôte; les facteurs visuels jouent vraisemblablement un rôle dans la sélection à distance puisque l'éventail des hauteurs sélectionnées est beaucoup plus large lorsque les femelles sont confinées avec les plantes à l'intérieur de cages (l'orientation en vol peut alors difficilement avoir lieu) que dans la nature.

Reste posée la question des mécanismes qui entrent en jeu lors de la phase finale de la sélection; on peut supposer qu'interviennent des stimuli d'ordre olfactif (liés par exemple à la présence d'alcaloïdes ou de glucosides cyanogénétiques, dont la teneur dans la plante varie au cours du développement), visuels ou tactiles (la coloration et la rigidité des feuilles évoluant avec l'âge). Il existe une coïncidence presque parfaite entre le choix du lieu de ponte et les besoins nutritionnels de la larve: dans une expérience réalisée en plein champ, l'ensemble des oeufs fut pondus sur des plantes mesurant moins de 29 cm; or cette taille constitue la limite au-delà de laquelle la survie de la larve n'est plus assurée.

La sélection s'effectue non seulement au niveau de la plante, mais aussi de la feuille: OGWARO (1978) et DELOBEL (1982b) ont montré que chez l'hybride CSH-1, les oeufs sont pondus de préférence à la face inférieure des feuilles et que les feuilles supérieures reçoivent davantage d'oeufs que les autres (Note: une feuille n'est comptée que lorsqu'elle est entièrement déployée, donc lorsque sa ligule est visible; voir figure 20). Il ne semble pas que cette faculté de discrimination corresponde, comme le supposent SUKHANI et JOTWANI (1980), à une adaptation qui protège l'oeuf des intempéries; sa conséquence la plus évidente est plutôt de placer l'oeuf dans des conditions telles que la larve aura le plus de chances de pénétrer à l'intérieur de la plante. Accessoirement, l'oeuf se trouve placé dans des conditions d'humidité favorables à sa survie.

La condition physiologique de la plante hôte influe sur le choix de la femelle: on observe, au sein d'un même peuplement de sorgho sauvage ou dans une même culture de sorgho, des différences dans la densité d'oeufs selon la fertilité ou l'humidité du sol. Ces différences paraissent liées à des différences dans la coloration, la forme et la texture des feuilles; elles trouvent leur expression finale dans des différences de taux de survie et de vitesse de développement larvaire (DELOBEL, 1983b).

2.1.2. Influence de la nature de l'hôte sur la ponte.

Depuis les travaux de PONNAIYA (1951), DOGGETT (1972), BLUM

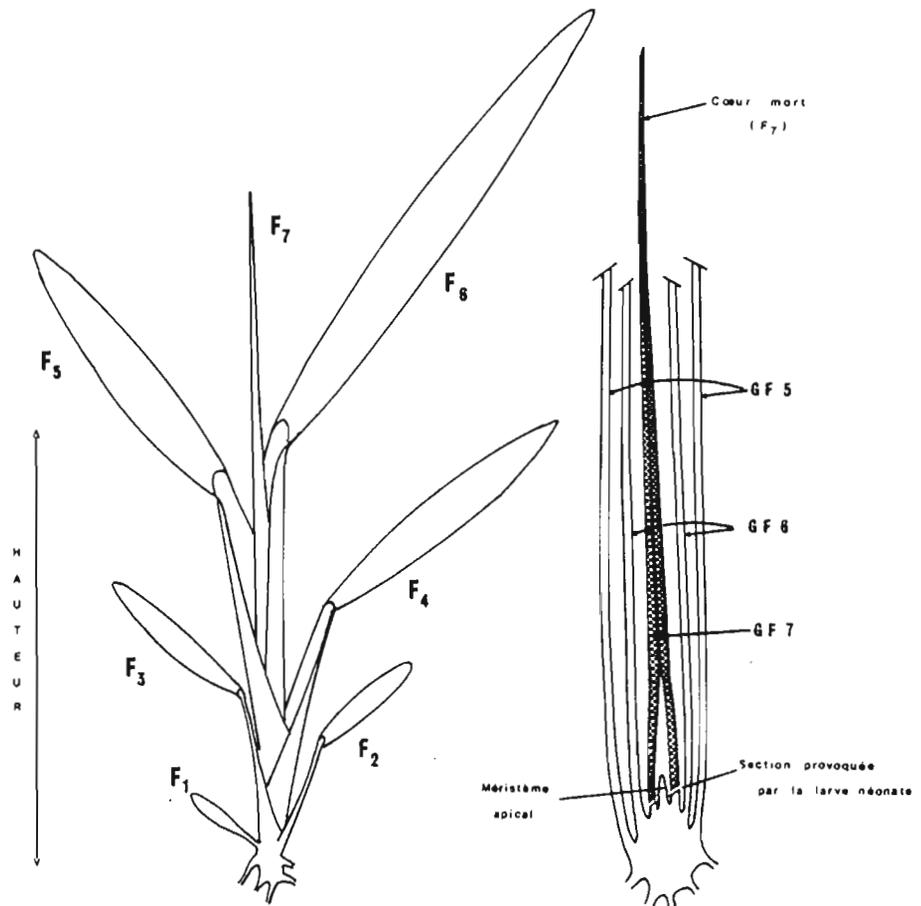


Fig. 20.- Jeune plant de *S. bicolor* au stade 6 feuilles. A gauche, aspect général, les gaines foliaires ayant été écartées; à droite, coupe schématique montrant le dégât provoqué par la larve d'*A. soccata* (F = feuille; GF = gaine foliaire).

(1969), JOTWANI et al. (1970), on connaît chez S. bicolor trois mécanismes de résistance à A. soccata: non-préférence, antibiose et récupération (c'est à dire tallage dû à l'activation des bourgeons axillaires par suite de la destruction du méristème apical). Le premier type de résistance est directement lié au processus de sélection de l'hôte car il consiste pour la femelle à éviter certaines variétés. C'est, selon JOTWANI et al. (1970), le principal mécanisme qui intervienne dans la détermination du niveau de résistance d'une variété; il semble associé à la présence de trichomes à la face inférieure des feuilles (MAITI et al., 1980), comme c'est le cas chez de nombreux végétaux, en particulier des graminées comme le blé (HOXIE et al., 1975; WELLSO et HOXIE, 1982) ou des légumineuses comme le soja (CHIANG et NORRIS, 1983) ou la luzerne (BREWER et al., 1983).

On peut mesurer le degré de préférence de la mouche du sorgho envers une variété donnée en dénombrant les oeufs déposés dans des parcelles de cette variété lorsque le niveau d'infestation est suffisamment élevé, c'est à dire 3 à 4 semaines en général après le semis (BLUM, 1969). Les variétés préférées sont caractérisées par un pourcentage de pousses infestées et un nombre total d'oeufs reçus plus élevés que les variétés non préférées (SOTO, 1974); mais BLUM (1968) a montré que les variétés préférées ne se distinguent de celles qui ne le sont pas que dans des conditions de densité de population élevée (plus de 13 à 15 oeufs par plante), sans doute à cause d'un effet de grégarisation. Des niveaux de population aussi élevés sont pratiquement inconnus dans la nature en Afrique, ce qui enlève une bonne partie de l'intérêt que peuvent présenter dans l'état actuel des choses les variétés ayant des caractères de non-préférence; il faut tenir compte également du fait que l'utilisation de variétés résistantes ne se développe qu'avec beaucoup de lenteur en Afrique.

En revanche, l'espèce sauvage S. arundinaceum est un hôte d'A. soccata qui joue un rôle majeur dans la dynamique des populations du ravageur; il est très commun dans l'ouest du Kenya, une des principales zones de production du sorgho (Fig. 5). L'herbier national du Kenya fournit des informations intéressantes sur la phénologie des sorghos sauvages; si l'on tient compte des dates de récolte effectuées par les botanistes depuis la fin de la dernière

guerre, on constate que la floraison de S. arundinaceum se poursuit tout au long de l'année, si bien que des talles se trouvent disponibles à tout moment en quelque endroit du Kenya (Fig. 21).

Une expérience a permis de comparer l'attractivité de S. arundinaceum à celle de S. bicolor (hybride CSH-1). Cinq graines de chacune des deux espèces sont semées, soit simultanément, soit avec un décalage pouvant atteindre plusieurs semaines, dans des bacs mesurant 45 x 30 x 10 cm; l'expérience a lieu dans une serre où la température est maintenue à $27,5 \pm 2,5^\circ\text{C}$, l'humidité relative à $60 \pm 10\%$. Cinq femelles gravides sont introduites pendant 24 h, au bout desquelles les oeufs déposés sur chaque plante sont dénombrés. Les résultats sont exprimés en fonction des tailles respectives des deux espèces (Tableau III); lorsque l'écart des tailles est nul ou très faible, aucune différence n'apparaît dans le nombre moyen d'oeufs par plante. En revanche, si l'écart dépasse 3 ou 4 cm dans l'un ou l'autre sens, une différence apparaît, toujours en faveur de la plante la plus haute (les différences entre traitements n'ont pas de signification car l'état physiologique des femelles est différent à chaque expérience).

S. arundinaceum et S. bicolor sont donc également attractifs envers les femelles d'A. soccata; ceci rend tout à fait évidente la nécessité de ne pas confiner la biocénose d'A. soccata dans les limites étroites de la culture de sorgho; idéalement, le domaine d'étude d'une population de la mouche du sorgho devrait être composé d'individus vivant non seulement dans des cultures de sorgho, mais aussi dans les peuplements de sorgho sauvage environnants.

2.1.3. Compétition interspécifique.

REYNOLDS et BELLAMY (1970) ont défini les critères qui permettent de s'assurer de l'existence d'une compétition interspécifique au sein d'un écosystème: il s'agit d'abord de démontrer que les deux espèces utilisent la même ressource, puis de prouver qu'il y a également compétition intraspécifique chez l'espèce étudiée (sinon, il n'y aurait pas de pénurie réelle); enfin, de parvenir, par une manipulation judicieuse des populations, à obtenir des résultats en accord avec l'hypothèse (en excluant

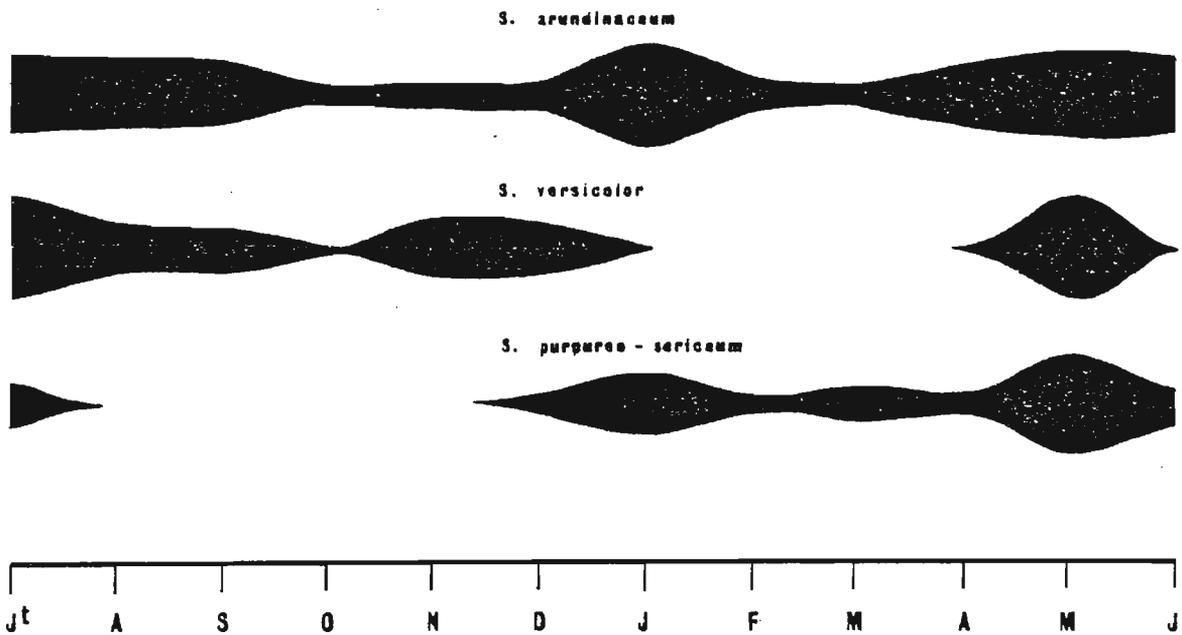


Fig. 21. - Périodes de floraison des sorghos sauvages au Kenya; données fournies par l'Herbarium d'Afrique Orientale. Les ordonnées sont proportionnelles au nombre d'échantillons récoltés chaque mois.

Tableau III. - Sélection de l'hôte chez A. siccata mis en présence de pousses de S. bicolor et S. arundinaceum de tailles différentes.

	S.a. \ll S.b.		S.a. < S.b.		S.a. = S.b.		S.a. > S.b.		S.a. \gg S.b.	
	S.a.	S.b.	S.a.	S.b.	S.a.	S.b.	S.a.	S.b.	S.a.	S.b.
Taille moyenne de la plante (cm)	5,09	8,53	7,04	9,24	9,31	9,63	11,45	8,79	10,77	4,96
Nombre d'oeufs par plante ¹ ($\bar{x} \pm \frac{s}{\sqrt{n}}$)	5,20 $\pm 0,94$	10,30 $\pm 1,55$	7,52 $\pm 0,99$	9,84 $\pm 0,85$	9,83 $\pm 1,29$	8,48 $\pm 1,07$	6,48 $\pm 1,02$	5,10 $\pm 0,54$	6,65 $\pm 1,01$	2,30 $\pm 0,41$
Différence ²	S.		N.S.		N.S.		N.S.		S.	

¹ Moyenne de 20 plantes de chaque espèce (4 répétitions de 10 plantes).

² S. = différence significative au seuil 5%; N.S. = différence non significative.

par exemple l'une des deux espèces, on doit voir les populations de l'autre croître). Nous n'avons pu satisfaire à cette dernière exigence, mais les deux premiers critères ont pu être vérifiés: la compétition intraspécifique sera démontrée plus loin, à l'occasion d'une étude de la nutrition larvaire. Nous montrerons ici comment A. soccata entre en compétition avec d'autres insectes au moment de la sélection du site de ponte.

Lors des échantillonnages que nous avons effectués en 1979-1982 à la station de M'Bitá, 94% des larves de Lépidoptères foreurs rencontrés appartenaient à l'espèce C. partellus; dans ce qui suit, nous considérons tous les foreurs comme appartenant à cette même espèce, négligeant ainsi quelques spécimens de Busseola fusca, Sesamia calamistis et Eldana saccharina (SESHU REDDY et al., non publié).

Le tableau IV montre l'évolution des pontes d'A. soccata sur des pousses de sorgho (hybride CSH-1) en début de saison des pluies à la ferme expérimentale de M'Bitá; seuls les oeufs non éclos, c'est à dire récemment pondus, sont pris en compte. On constate à chaque échantillonnage que les pousses déjà infestées par C. partellus sont significativement moins attractives envers les femelles d'A. soccata que les pousses indemnes. Si l'on adopte la phraséologie d'ANDREWARTHA (1970b), on peut dire que la présence de C. partellus fait subir à A. soccata une pénurie relative extrinsèque pendant les premières semaines suivant le semis; il s'agit d'une pénurie relative puisque certaines talles sont épargnées et restent disponibles en nombre plus que suffisant (Tableau V); la pénurie est extrinsèque puisqu'elle n'est pas occasionnée par l'activité d'A. soccata elle-même. La pénurie reste relative aussi longtemps que leur capacité de découverte permet aux femelles de trouver de nouveaux sites de ponte; elle tend à devenir absolue par la suite puisque la proportion de pousses indemnes décroît régulièrement jusqu'à devenir insignifiante après le cinquième échantillonnage. La part de la compétition interspécifique est pourtant difficile à distinguer de celle qui est due à la compétition intraspécifique puisque les populations d'A. soccata s'accroissent en même temps que celles des Lépidoptères foreurs.

La température ou la pluviométrie peuvent faire basculer l'équilibre entre A. soccata et C. partellus dans l'un ou l'autre sens: leur compétition est un facteur de régulation "imparfaitement

Tableau IV. - Compétition pour les sites de ponte entre C. partellus et A. soccata (hybride CSH-1). Station de M'Bitá, semis du 29 août 1981.

	Jours après le semis				
	21	26	31	36	41
Proportion de pousses attaquées par <u>C. partellus</u> qui le sont également par <u>A. soccata</u>	-(1)	-(1)	10,8	35,5	7,9
Proportion de pousses épargnées par <u>C. partellus</u> mais infestées par <u>A. soccata</u>	11,2	30,9	32,5 ^{***}	50,3 [*]	19,5 [*]

(1) Aucun oeuf déposé par A. soccata sur plantes infestées par C. partellus

^{*} Différence significative au seuil 5%. ^{***} Différence significative au seuil 1%. Les comparaisons portent sur des effectifs de 108 à 211 pousses (test de χ^2 à 1 degré de liberté).

Tableau V. - Evolutions respectives des attaques d'A. soccata et de C. partellus sur S. bicolor (variété CSH-1). Station de M'Bitá, semis du 29 août 1981.

	Jours après le semis				
	21	26	31	36	41
Nombre total de pousses	108	108	197	211	207
Pousses indemnes ⁽¹⁾	87 (76%)	76 (70%)	64 (33%)	26 (12%)	8 (4%)
Pousses infestées par <u>A. soccata</u> ⁽¹⁾	16	48	103	148	141
Pousses infestées par <u>C. partellus</u> ⁽¹⁾	6	12	43	72	93

(1) Le total par colonne est supérieur au nombre de pousses car certaines sont infestées à la fois par A. soccata et C. partellus.

dépendant de la densité", comme le remarque MILNE (cité par CLARK et al., 1978).

Remarquons enfin qu'au contraire du rôle répulsif que jouent les Lépidoptères foreurs envers A. soccata, cette dernière a un effet attractif sur un ensemble de Diptères Chloropidae dont les larves sont saprophages et qui ne déposent leurs oeufs que sur des plantes préalablement infestées par la mouche du sorgho; Scoliophthalmus micantipennis et Anatrichus erinaceus sont au Kenya les plus communs de ces Diptères.

2.1.4. Influence de la densité de semis.

A superficie identique, une plantation dense supporte un nombre d'insectes herbivores plus élevé qu'une plantation moins dense; ceci a été vérifié chez de nombreux insectes, et PIMENTEL (1961) en fournit plusieurs exemples. Si en revanche on considère le nombre d'insectes par unité de végétal (ou par unité de surface de végétal, comme le fait PIMENTEL), la relation s'inverse, c'est-à-dire que le nombre d'insectes par plante est plus faible dans une plantation dense que dans une plantation plus dispersée; ceci a été observé par ADESIYUN (1978) chez Oscinella frit dans des cultures d'avoine, par A'BROOK (1968) et SMITH (1976) chez les pucerons de l'arachide et du chou. Il y a là le simple effet d'une relation mathématique, établie chez la mouche du chou Erioischia brassicae par FINCH et SKINNER (1976) et chez la mouche du sorgho par DELOBEL (1982a).

Chez cette dernière espèce, l'effet de la densité se fait sentir au-delà d'une densité de 55 plantes au m² environ: alors que dans les parcelles de densité inférieure, chaque plante reçoit à peu près autant d'oeufs que si elle était isolée, le nombre d'oeufs que porte chaque plante décroît à partir de cette densité à mesure que la densité de semis s'accroît.

La densité de semis a également un effet propre sur l'attractivité des plantes: lorsque leur densité est trop élevée, les plantes sont moins vertes, ont des feuilles plus étroites, une croissance ralentie. Enfin, un effet de "bordure" se manifeste à densité élevée chez le sorgho; il se traduit par une densité d'oeufs moindre à l'intérieur des parcelles qu'à leur périphérie;

tout se passe comme si les femelles éprouvaient des difficultés à pénétrer dans des parcelles de densité trop élevée et déposaient de préférence leurs oeufs sur les plantes situées à la périphérie. Ce phénomène pourrait expliquer le fait que les talles soient moins fortement infestées que les pousses principales, comme nous l'avons observé précédemment.

2.1.5. Répartition des oeufs.

Si les insectes ne se répartissent qu'assez rarement au hasard, il est fréquent qu'à faible densité leur distribution ne diffère pas significativement d'une distribution de Poisson; celle-ci résulte d'une situation où chaque plante a des chances égales de recevoir un individu, qu'il y ait ou non d'autres individus de la même espèce sur la plante. En général, l'écart entre distribution observée et distribution de Poisson s'accroît à mesure que la densité de population augmente; on observe alors une tendance à l'agrégation. Ceci a été constaté notamment chez de nombreux insectes du cotonnier par WILSON et ROOM (1983) et chez Oulema melanoplus sur diverses graminées (LOGAN, 1980). Nos propres observations, aussi bien dans la nature qu'en insectarium, montrent que la situation est essentiellement la même chez A. soccata: aux densités inférieures à un oeuf par plante, les oeufs sont répartis au hasard et leur distribution est conforme à une distribution de Poisson; aux densités supérieures, se produit une agrégation croissante des oeufs, dont la répartition devient conforme à une distribution binomiale négative (DELOBEL, 1981).

Une interprétation des répartitions observées dans la nature s'impose a priori: tant que le nombre de femelles à la recherche d'un site de ponte reste faible par rapport au nombre de sites possibles, la sélection des plantes hôtes se fait au hasard; si un choix est opéré entre plantes disponibles, celui-ci est masqué par le nombre élevé de celles qui restent indemnes. Par contre, à mesure que le nombre de femelles croît, la quantité de sites disponibles pour chaque femelle décroît; certaines plantes sont alors préférées aux autres, ce qui explique l'agrégation observée. Les raisons de cette préférence restent mal définies, mais on peut supposer que des

facteurs tenant à la taille des plantes, à leur coloration, à la largeur des feuilles, etc., interviennent dans le choix des femelles.

2.2. Migration larvaire.

RAINNA (1981) a montré que la larve du premier stade est incapable de migrer d'une plante à l'autre. La migration au troisième stade semble possible, si l'on en juge par certains échantillons ne présentant pas le symptôme du coeur mort (c'est à dire dont la pousse terminale n'est pas sectionnée), mais où une larve du troisième stade se nourrit activement, le plus souvent à la partie supérieure de la plante; comme la larve du premier stade ne peut se développer que dans une plante dont la croissance est arrêtée, on peut en conclure que cette larve provient d'une autre plante.

Cette situation est cependant tout à fait inhabituelle; elle ne se produit vraisemblablement que lorsque la nourriture dont dispose la larve est prématurément épuisée. Il est par ailleurs probable qu'une telle migration ne puisse survenir qu'entre talles d'une même plante. Dans ces conditions, la nourriture dont disposera l'insecte au cours de sa vie larvaire est déterminée par la femelle; lorsque plusieurs oeufs sont pondus sur une même pousse, une seule larve survit au bout de quelque temps (voir plus loin, paragraphe 2.3.3).

2.3. Caractéristiques de la nutrition larvaire.

L'existence d'une corrélation positive entre la quantité de nourriture disponible et les chances qu'a un animal de survivre et de se reproduire a été mis en exergue par ANDREWARTHA (1970a). Chez les insectes, la nutrition larvaire influe sur l'évolution des populations, non seulement par l'intermédiaire du taux de mortalité (en cas de pénurie), mais aussi du taux de natalité (car elle modifie la fertilité et la fécondité des femelles), comme l'ont montré par exemple, dès 1935, TROUVELOT et GRISON chez le doryphore.

Nous avons estimé l'effet de la nutrition larvaire sur les

populations d'A. soccata en mesurant un certain nombre de paramètres tels le poids et la vitesse de développement de la larve, le poids à la nymphose, la longévité et la fertilité des femelles. Les caractéristiques de l'alimentation larvaire dont l'effet sur ces paramètres a été évalué sont d'une part d'ordre qualitatif (nature de l'hôte, son stade de développement, son état physiologique), d'autre part d'ordre quantitatif (compétition interspécifique et intraspécifique).

2.3.1. Influence de la taille et de la condition de l'hôte.

Dès 1951, PONNAIYA note que la survie de la larve néonate d'A. soccata dépend de l'âge de la plante hôte; cet auteur et BLUM (1967, 1968) montrent que c'est par la lignification des tissus et le dépôt de silice dans les feuilles et les gaines foliaires que l'âge de la plante intervient. Chez les plantes âgées, ces deux facteurs limitent les mouvements et la prise de nourriture de la larve, provoquant sa mort dans les cas extrêmes.

Pour survivre dans une pousse de sorgho, la larve néonate doit en effet, progressant entre les gaines foliaires des dernières feuilles, atteindre la base de la plante et pratiquer une incision annulaire autour des ébauches foliaires entourant le méristème apical; ce dernier reste souvent indemne, mais sa croissance est interrompue par la destruction des tissus environnants (Fig. 20). Nous avons montré (DELOBEL, 1982b) que la larve d'A. soccata ne peut survivre dans une plante mesurant plus de 29 cm de hauteur dans le cas de l'hybride CSH-1 (la hauteur d'une plante correspond à la distance entre le niveau des racines et la ligule de la dernière feuille déployée). Dans les plantes plus âgées, le méristème apical cesse de produire des feuilles, les ébauches florales apparaissent; l'élongation des entrenœuds commence lorsque la plante atteint vingt à trente cm de hauteur. Nous avons constaté (DELOBEL, non publié) que les plantes chez lesquelles l'ébauche florale mesurait plus de 0,5 cm de hauteur étaient indemnes de toute attaque de mouche du sorgho; il existe donc une relation entre le développement des ébauches florales et la perte de susceptibilité à A. soccata.

En ralentissant artificiellement le développement de la plante hôte, nous avons pu montrer que le taux de survie larvaire, la durée de développement larvaire et le poids nymphal dépendent étroitement de l'état physiologique de la plante (DELOBEL, 1983b). Dans des plantes à croissance ralentie, on observe au cours des quelques minutes suivant leur éclosion la mort de plus de 30% des larves, qui ne parviennent pas à pénétrer à l'intérieur de la plante; 20% d'entre elles meurent encore au cours de leur progression vers le méristème apical. Au total, la mortalité larvaire dans ces plantes dépasse 55%, contre 17% chez les plantes témoins. D'autre part, le poids des larves et celui des pupes est réduit et la durée de développement larvaire est accrue.

Il convient de faire état ici d'une observation faite dans l'état de Bihar, en Inde, par PREM CHAND et al. (1979): lorsque différentes doses d'urée sont appliquées à des parcelles d'hybride CSH-1, celles ayant reçu l'équivalent de 30 kg d'azote / ha ou n'en ayant pas reçu sont plus fortement infestées par la mouche du sorgho (le critère d'infestation étant le pourcentage de cœurs morts) que les parcelles ayant reçu 60 ou 90 kg d'azote / ha. Les auteurs ne proposent aucune explication à ce phénomène, qui va à l'encontre de ce qui est généralement constaté chez les plantes cultivées (MYERS et al., 1981). La contradiction avec nos propres résultats n'est qu'apparente: la vitesse de développement accrue des plantes ayant reçu une forte fertilisation azotée leur a permis d'atteindre plus rapidement la taille critique au-delà de laquelle elles perdent toute attractivité; ces plantes ont, dans les conditions particulières de l'expérience, échappé en partie à l'infestation par A. soccata. Il ne s'agit donc pas d'un manque d'attractivité des plantes, mais plutôt d'un défaut de coïncidence temporelle.

2.3.2. Influence de la nature de l'hôte.

Un mécanisme essentiel de résistance à A. soccata chez le sorgho est l'antibiose, processus par lequel une plante s'oppose de manière plus ou moins efficace au développement normal d'un ravageur; dans les cas extrêmes, celui-ci meurt ou est rejeté à l'extérieur. La résistance

par antibiose se manifeste chez le sorgho, soit par une impossibilité pour la larve d'A. soccata de sectionner la base des ébauches foliaires, soit par un développement larvaire ralenti ou la production d'adultes de petite taille. PONNAIYA (1951), BLUM (1968; 1972), SOTO et LAXMINARAYANA (1971) expliquent les phénomènes d'antibiose, qui sont en général associés à un certain degré de non-préférence, par la lignification et l'épaississement des parois des cellules foliaires; RAINA et al. (1981), associant l'antibiose à la présence de trichomes sur les feuilles, expliquent ce type de résistance par une évaporation de la rosée matinale plus rapide sur les feuilles pourvues de trichomes, ce qui provoquerait la mort de la larve par dessiccation. SINGH et JOTWANI (1980a) ont découvert une relation entre la rapidité d'élongation de la plante et ses caractères de résistance, ce qui confirme les observations faites au paragraphe précédent. D'autres explications font intervenir la présence de précurseurs de composés toxiques comme la dhurrine, un glucoside sulfocyanogénétique (WOODHEAD et BERNAYS, 1978) ou encore une carence en certains acides aminés essentiels (SINGH et JOTWANI, 1980b).

Le sorgho sauvage étant un élément essentiel de l'écosystème de la mouche du sorgho, nous avons étudié cette plante hôte sous l'angle particulier de l'antibiose (DELOBEL, non publié). Nous avons constaté que le taux de survie est un peu supérieur chez S. bicolor à ce qu'il est chez S. arundinaceum; cette différence est essentiellement due à l'incapacité de certaines larves d'atteindre le méristème apical, sans doute à cause de particularités morphologiques du jeune plant de sorgho sauvage. La vitesse de développement larvaire est la même chez les deux sorghos; le poids de la pupa est un peu inférieur chez les individus élevés sur sorgho sauvage à ce qu'il est chez ceux élevés sur plants de S. bicolor du même âge (5,04 mg contre 6,53 mg; différence significative au seuil de 1°/00); la jeune pousse de sorgho sauvage ne constitue apparemment pas une réserve de nourriture suffisante pour la larve du troisième stade. La différence de poids cesse d'ailleurs d'être significative si les plants de sorgho sauvage sont plus âgés.

S. arundinaceum possède des qualités telles qu'il convient presque aussi bien au développement de la larve d'A. soccata qu'

une variété particulièrement réceptive de sorgho cultivé, CSH-1. Il semble toutefois que les pousses de sorgho sauvage restent beaucoup plus longtemps sensibles à A. soccata que les pousses de sorgho cultivé. Chez S. arundinaceum, le début de l'allongement des ébauches florales ne marque pas la fin de la période réceptive: nous avons souvent observé des larves d'A. soccata se nourrissant activement à l'extrémité de tiges de sorgho sauvage dont de nombreux entrenoeuds étaient développés. Il faudrait, pour compléter la comparaison entre les deux espèces, tenir compte de différences sensibles dans la phénologie et la distribution; qui tendent à réserver à chacune un rôle bien différent dans la dynamique des populations de la mouche du sorgho (voir Chap. II).

2.3.3. Compétition intraspécifique.

De nombreuses larves d'insectes ont un comportement territorial, qui consiste pour la plus grosse larve à tuer les autres à mesure qu'elles parviennent à sa portée; c'est le cas chez des insectes phytophages, notamment Cydia pomonella (GEIER, 1963) et surtout des Hyménoptères parasites, par exemple Asolcus basalis, parasite des oeufs de Nezara viridula (WILSON, cité par ANDRE-WARTHA, 1970a).

Entre 1979 et 1981, un total de 19.496 pousses de sorgho furent disséquées à la station de M'Bitá; 1.578 larves des différents stades furent récoltées, soit en moyenne 0,08 larve par pousse. Seules 4 plantes contenaient deux larves et aucune n'en contenait davantage. Si les mêmes 1.578 larves avaient été réparties au hasard parmi les 19.496 pousses, leur répartition aurait été la suivante:

Plantes sans larve	:	17.980
Plantes avec une larve	:	1.456
Plantes avec deux larves	:	59
Plantes avec plus de deux larves	:	1

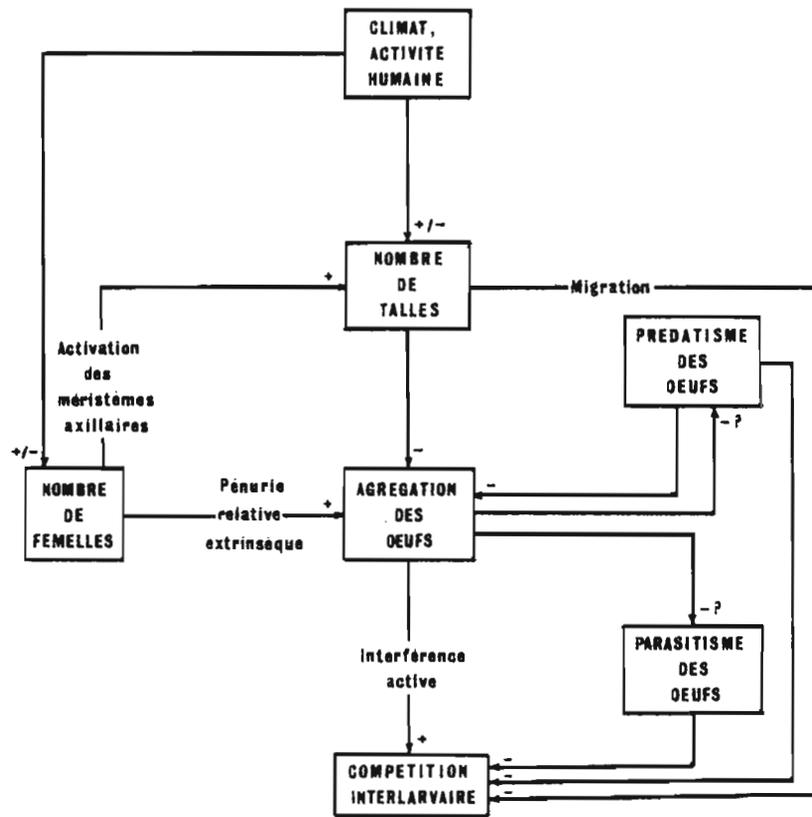
Un test de χ^2 (trois classes, un degré de liberté) révèle une différence hautement significative entre les deux répartitions. La répartition des larves au sein des pousses de sorgho découle, d'une part d'une certaine mortalité entre la ponte et l'établissement des larves dans les pousses, d'autre part de l'élimination des larves

surnuméraires par la plus grosse larve, vraisemblablement la première à pénétrer dans la plante; il y a donc compétition par interférence active (MILLER, 1967) chez la larve d'A. soccata.

Les principaux mécanismes qui sous-tendent la compétition interlarvaire, de la ponte à l'établissement de la larve, sont schématisés Fig. 22. Le comportement de la femelle et celui de la larve néonate sont tels que les populations d'A. soccata connaissent pratiquement toujours une pénurie relative de pousses de sorgho; il est en effet facile d'imaginer que si le nombre de pousses disponibles était supérieur à ce qu'il est en fait, l'agrégation des oeufs serait moins accentuée et la survie assurée pour davantage de larves. Nous avons déjà qualifié cette pénurie d'extrinsèque (JACKSON, 1937) car elle n'est nullement causée par l'activité du ravageur sur son hôte.

L'activité de l'insecte se traduit par une activation des méristèmes des bourgeons axillaires situés à la base de la plante; cette activation est à l'origine d'un tallage accru. Ceci a pu être démontré grâce à une expérience de simulation des dégâts d'A. soccata: lorsque, dans une parcelle de sorgho (hybride CSH-1), les méristèmes apicaux de jeunes plantes sont sectionnés à l'aide d'un scalpel de manière à simuler le dégât de la larve néonate, on observe la formation de coeurs morts; on constate quelques jours plus tard que le nombre de talles produites est proportionnel au nombre de coeurs morts dans la parcelle (Tableau VI).

Chez de nombreux insectes, on observe une rétroaction négative du ravageur sur la quantité de nourriture disponible à la génération suivante; on dit aussi que la régulation des populations se fait par un processus dépendant de la densité avec effet retardé et négatif; on trouve de nombreux exemples de ce mode de régulation chez ANDREWARTHA (1970a et b) et CLARK et al. (1978). Au contraire, la prise de nourriture par A. soccata présente la particularité de provoquer ce qu'on peut appeler une rétroaction positive; cette rétroaction n'est évidemment pas de nature à assurer la régulation des populations, puisqu'elle tend plutôt à les faire croître de manière incontrôlée; en fait, le nombre de pousses de sorgho disponibles est limité par un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques tels que pluviosité, fertilité du sol, activité de l'homme ou d'autres herbivores.



A $\xrightarrow{+}$ B B s'accroît lorsque A s'accroît

A $\xrightarrow{-}$ B B décroît lorsque A s'accroît

Fig. 22.- Principaux mécanismes déterminant l'intensité de la compétition interlarvaire chez la mouche du sorgho.

Tableau VI. - Effet de l'infestation simulée du sorgho (hybride CSH-1) sur le tallage. Kodiera, décembre 1981.

Pourcentage de coeurs morts 21 jours après germination [‡]	Nombre de talles par plante	
	30 jours après simulation	71 jours après simulation
78,5%	1,55	2,48
59,7%	1,61	1,77
35,9%	1,30	1,55
21,1%	1,23	1,30
1,0%	1,01	1,04

[‡] Plantes protégées par des applications successives de Carbofuran;
865 à 980 plantes par traitement.

2.3.4. Compétition interspécifique.

Nous avons vu (paragraphe 2.1.3) qu'A. soccata et certains Lépidoptères ont en commun deux plantes hôtes: S. bicolor et S. arundinaceum. L'interaction entre les populations des différentes espèces, qui prend tout d'abord la forme d'une compétition pour les sites de ponte, s'exerce aussi au niveau de la nutrition larvaire. Une expérience (DELOBEL, non publié) permet de démontrer l'existence et la complexité de cette compétition: lorsque des larves néonates d'A. soccata sont introduites dans des pousses de sorgho infestées 6 jours plus tôt par des larves néonates de C. partellus, elles meurent rapidement, soit qu'elles n'aient pu s'établir, soit qu'elles aient été consommées par les chenilles. Si par contre les larves néonates des deux espèces sont introduites simultanément, elles parviennent à cohabiter dans 50% des cas; dans le reste des pousses, c'est généralement A. soccata qui élimine C. partellus (dans plusieurs cas, la mélanisation du tégument de la chenille indique que la mort est due à des morsures).

Il est nécessaire de faire deux remarques au sujet de cette expérience: il faut tout d'abord distinguer entre le phénomène de compétition et ses conséquences; s'il paraît évident que la présence dans une pousse de sorgho d'une larve de C. partellus a souvent un effet négatif sur la survie d'A. soccata, nous n'avons cependant pas démontré que cette interaction a un effet régulateur sur les populations de la mouche du sorgho, ce qui est une condition absolue pour que le phénomène ne relève pas de la simple anecdote. D'autre part, l'interaction entre A. soccata et C. partellus présente des caractéristiques qui en font un phénomène plus complexe qu'une simple compétition; il est en effet nécessaire d'introduire la notion de sensibilité relative des deux espèces en présence. Cette sensibilité varie dans le temps en fonction des stades respectifs du Diptère et du Lépidoptère. La complexité du processus rend l'analyse de la compétition dans la nature particulièrement délicate.

2.4. Caractéristiques de l'alimentation de l'adulte.

2.4.1. Nature de l'alimentation de l'adulte.

Nous ne disposons que de bien peu d'information au sujet du régime alimentaire de l'adulte, probablement en raison des difficultés inhérentes à la collecte des données sur le terrain; en dehors des informations relativement précises que fournit l'élevage en insectarium, il faut se contenter de spéculations basées sur quelques observations fortuites. Les premières données datent du début des années 1970 et résultent de la nécessité de produire des insectes en quantité suffisante pour l'expérimentation; la productivité des élevages s'est sensiblement améliorée puisqu'on est passé d'une fécondité moyenne par femelle d'une vingtaine d'oeufs (SOTO, 1972; SRIVASTAVA et SINGH, 1973) à plus de deux cents (MEK-SONGSEE et al., 1978). Ces résultats ont été acquis grâce à l'amélioration de l'alimentation des adultes.

Le bilan de la question est fait par UNNITHAN en 1981: A. soccata est une espèce autogène, puisque l'apport protidique dans le régime de la femelle n'est pas nécessaire à la maturation d'un premier lot d'ovocytes; en revanche, l'apport de glucides et d'eau est absolument essentiel pour la survie et la maturation des oeufs. Le régime idéal pour l'élevage en insectarium est constitué d'un mélange en parties égales de sucre raffiné et de levure de boulanger; de l'eau doit être fournie en permanence. La nature de la levure a son importance: la levure de boulanger, Saccharomyces cerevisiae, convient mieux que la levure de bière, S. carlsbergensis (UNNITHAN, comm. pers.). Le miellat de puceron du sorgho (Schizaphis graminum), lorsqu'il remplace le sucre dans le régime de la femelle, accélère la vitellogénèse et réduit donc la période pré-reproductrice (UNNITHAN et MATHENGE, 1983).

Un certain nombre d'observations réalisées dans la nature permettent de compléter notre connaissance du régime alimentaire de l'adulte; nous avons fréquemment observé à Nairobi et à M'Bitwa des mouches du sorgho se nourrissant sur des pieds de sorgho, le plus souvent à l'intérieur du cornet foliaire et surtout lorsque les plantes étaient infestées de pucerons. Les mouches trouvent dans le cornet foliaire une source d'eau, puisque la rosée et la pluie

s'y accumulent et une source de glucides, du moins lorsque la plante héberge une ou plusieurs colonies de pucerons. En ce qui concerne l'apport protidique, nous avons isolé à plusieurs reprises un Pseudosaccharomycète, Cryptococcus laurentii¹, à partir de prélèvements effectués sur feuilles de sorgho dans la région de Nairobi; il s'agit d'une levure asporogène, non fermentative, commune sur sorgho et qui constitue peut-être la base de l'alimentation protidique de la mouche du sorgho. La dégradation rapide qui s'opère après ingestion (PHAFF et al., 1966) explique probablement que nous n'ayons pu déceler la présence de cette levure dans le contenu stomachal de femelles capturées au-dessus de la parcelle où C. laurentii avait été prélevé.

2.4.2. Effets régulateurs.

Bien que la mouche du sorgho soit une espèce autogène (UNNITHAN, 1981), la quantité et la qualité de la nourriture prise par la femelle ont une influence directe sur sa fertilité et sa longévité (UNNITHAN et MATHENGE, 1983). Il y a, selon toute vraisemblance, des périodes de l'année ou des zones géographiques où la nourriture de l'adulte joue un rôle limitant dans la dynamique des populations en empêchant l'expression entière du potentiel reproducteur, qui se situe au-delà de 210 oeufs par femelle. La mesure de la fécondité d'A. soccata dans des conditions absolument naturelles pose des problèmes que nous n'avons pas su résoudre. On sait évaluer, par des méthodes indirectes, la fécondité réelle de certains insectes, notamment des Diptères hématophages; la morphologie des organes reproducteurs d'A. soccata ne se prête pas facilement à une telle évaluation.

Nous disposons néanmoins, pour évaluer la fonction régulatrice de l'alimentation chez l'adulte, de quelques éléments d'information: d'une part, la présence de rosée matinale sur les feuilles et le cornet foliaire du sorgho est l'assurance d'un apport régulier d'eau sous forme liquide, sauf dans certaines régions particulièrement arides ou au cours de sécheresses prolongées; en ce qui concerne l'alimentation protidique, les Cryptococcus comptent parmi les

¹ Je remercie très sincèrement Mrs. B. KIRSHOP, Curator, National Collection of Yeasts, Norwich, Grande Bretagne, pour cette identification.

levures que l'on rencontre sous les tropiques à toute époque de l'année; elles prospèrent sur les feuilles de divers végétaux, en particulier des graminées, et dans de nombreuses fleurs. Une enquête réalisée en Nouvelle Zélande a permis d'estimer à 3×10^4 par gramme de prairie le nombre de levures présentes pendant la plus grande partie de l'année; ce nombre atteint 10^8 à la fin de la saison chaude. Les conditions climatiques des Hauts Plateaux kenyans, avec une alternance, non plus de saisons froides et chaudes, mais de saisons sèches et humides, affectent probablement les populations de levures d'une manière similaire à ce qu'on a pu observer en Nouvelle Zélande.

On peut supposer d'autre part que les athérigones trouvent des sources de protéines sur d'autres végétaux, dans des matières en décomposition ou même à la surface du sol. Le régime glucidique d'A. soccata semble essentiellement constitué de miellat de pucerons; les populations de ces Homoptères subissent au cours de l'année des variations de vaste amplitude: une série de piègées utilisant cinq pièges jaunes, réalisés dans une culture de sorgho à Nairobi, montre qu'existe une relation tout à fait claire entre pluviosité et niveaux de populations de pucerons (Fig. 23). L'influence de la pluie se fait d'ailleurs sentir avec un certain retard: la meilleure corrélation existe entre le logarithme des captures hebdomadaires et la quantité de pluie reçue six semaines plus tôt ($R = 0,386$; corrélation significative au seuil de 2%). Ces captures d'ailés, qui appartiennent à diverses espèces, mais en majorité aux pucerons des graminées Schizaphis graminum et Rhopalosiphum maidis, témoignent de fluctuations importantes des populations établies sur sorgho. La fécondité des femelles d'A. soccata, qui dépend dans une large mesure de leur alimentation glucidique, connaît vraisemblablement des variations du même ordre, avec des maxima à l'issue des périodes humides et des minima au cours des périodes sèches.

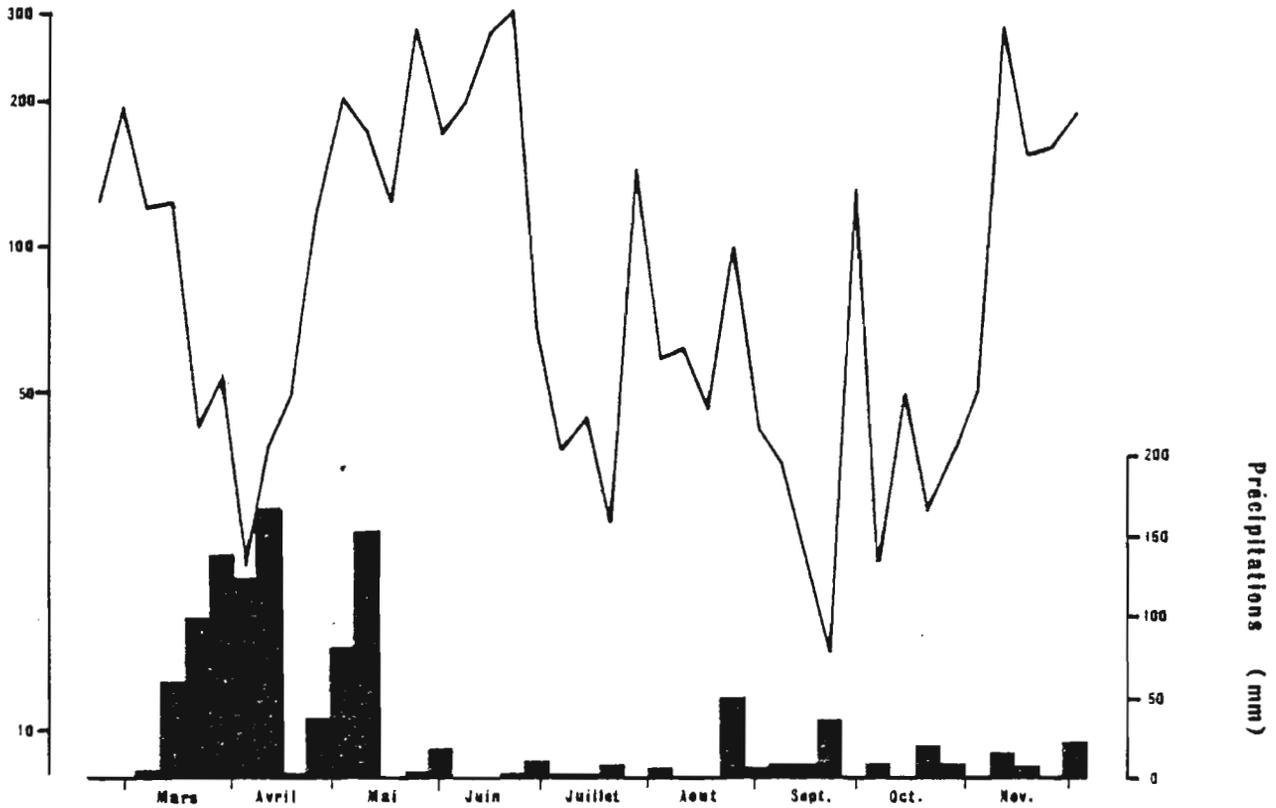


Fig. 23. - Fluctuations des populations de pucerons (toutes espèces confondues) capturées dans des pièges colorés et précipitations hebdomadaires en cours de piégeage (en noir). Nairobi, mars à novembre 1981.

3. ENNEMIS NATURELS

3.1. Les parasites et prédateurs d'A. soccata dans le monde.

On connaît un peu plus de vingt parasites d'A. soccata en Afrique et en Asie; tous sont des Hyménoptères appartenant aux super-familles des Ichneumonoidea, des Proctotrupeoidea, des Chalcidoidea et des Cynipoidea. On a signalé en Australie (FERRAR, 1977) un cas de parasitisme d'une athérigone adulte par une tachinaire, Hyalomyodes sp., et il n'est pas impossible que des cas similaires soient un jour signalés chez A. soccata.

En ce qui concerne les prédateurs de la mouche du sorgho, leur étude a été complètement négligée; seuls SESHU REDDY et DAVIES (1978) mentionnent l'existence en Inde d'un acarien prédateur des oeufs.

3.2. Les ennemis naturels d'A. soccata au Kenya.

3.2.1. Trichogramma kalkae Schulten et Feijen¹ (Fig. 24).

Cet Hyménoptère Trichogrammatide fut élevé d'oeufs du Diptère foreur des tiges de riz Diopsis macrophthalma et décrit par SCHULTEN et FEIJEN en 1978. L'espèce a une vaste répartition en Afrique, puisqu'on l'a récoltée dans des rizières du Togo et du Malawi. Ses hôtes, outre A. soccata, sont tous des Diptères Diopsidae. FEIJEN et SCHULTEN (1981) ont étudié en détail la biologie de T. kalkae sur son hôte D. macrophthalma; les oeufs de ce Diptère sont plus gros (longueur moyenne: 1,87 mm) que ceux de la mouche du sorgho, qui ne mesurent guère plus de 1,2 mm, si bien qu'ils hébergent en moyenne 5,3 oeufs (maximum observé: 10) de T. kalkae; les oeufs de la mouche du sorgho en contiennent en général deux, mais jamais davantage.

Les données dont nous disposons au sujet de la biologie du

¹ Je remercie M. le Professeur G. VIGGIANI, Université de Naples, pour cette identification.



Fig. 24. - Oeuf d'*A. soccata* montrant un orifice de sortie du parasite *Trichogramma kalkae* (Hyménoptère Trichogrammatidae)



Fig. 25. - Larve du troisième stade parasitée par l'Hyménoptère Eulophide *Tetrastichus nyemitawus*; la momification se produit au bout de 6 à 7 jours à 30°C.

parasite sont fournies au Tableau VII, où elles sont comparées aux résultats de FEIJEN et SCHULTEN (1981).

Nous avons suivi l'évolution des populations préimaginales de T. kalkae de mars 1979 à novembre 1981 (avec une interruption de 7 mois en 1980) en prélevant chaque mois environ 200 oeufs non éclos d'A. soccata dans des parcelles de sorgho situées à Nairobi; les parcelles étant irriguées, la plante hôte est présente à tout moment de l'année. Le taux de parasitisme atteint son maximum en juin 1979, avec 41,5% des oeufs parasités, mais commence à décliner aussitôt après pour ne plus dépasser 4% au cours des deux années suivantes. Au Malaïi, FEIJEN et SCHULTEN (1981) ont mesuré des taux de parasitisme bien supérieurs, croissant en même temps que les populations de l'hôte et atteignant 100% en fin de saison des pluies, lorsque la densité d'oeufs commence à décroître.

Nous ne pouvons trouver d'explication à la diminution brutale et prolongée du taux de parasitisme à Nairobi; nous n'avons pu mettre en évidence de lien entre les fluctuations d'effectifs de T. kalkae et aucun élément du climat; les densités d'oeufs hôtes ne furent pas mesurées au cours des trois années, mais les captures d'adultes dans des pièges colorés au-dessus des mêmes parcelles indiquent plutôt une augmentation des populations de la mouche du sorgho au cours de la période concernée. Nous avons surtout récolté T. kalkae dans la région de Nairobi, dont l'altitude correspond à peu près à la limite supérieure de la culture du sorgho; quelques rares individus ont été obtenus à Nzai et M'Biti, alors que le climat du Malaïi, où furent menés les travaux de SCHULTEN et FEIJEN, ressemble bien davantage à celui de M'Biti qu'à celui de Nairobi. Il faut peut-être rechercher les raisons de cette contradiction dans le fait qu'A. soccata ne constitue pour T. kalkae qu'un hôte accidentel, dont les fluctuations n'ont que très peu d'effet sur celles du parasite. Dans cette hypothèse, l'effet régulateur de T. kalkae sur les populations de mouche du sorgho ne saurait être que tout à fait mineur; les taux élevés de parasitisme de 1979 trouvent vraisemblablement leur explication dans une explosion des populations d'un autre hôte du trichogramme, peut-être un diopside foreur d'une graminée sauvage.

Tableau VII. - Données sur la biologie de Trichogramma kalkae (Hyménoptères Trichogrammatidae).

	Durée de développement préimaginal (en jours) ¹	Longévité		Fécondité	
		♀♀	♂♂	moyenne	maximum
<u>T. kalkae</u> ex <u>D. macrophthalma</u> (25°C)	11,5 ± 0,1	3,0 ± 0,2	-	27,8 ± 1,6	44
<u>T. kalkae</u> ex <u>A. soccata</u> (30°C) ²	9,3 ± 0,1	2,7 ± 1,0	3,0 ± 0,0	18,7 ± 6,1	32

¹ Moyenne ± erreur standard.

² Durée de développement préimaginal mesurée sur 12 individus; longévité et fécondité mesurées sur 6 individus auxquels étaient fournis du miellat de puceron du sorgho et de l'eau distillée.

Tableau VIII. - Taux de parasitisme par Tetrastichus nyemitawus (Hyménoptères Eulophidae) observés chez six athérigones des graminées sauvages. Nairobi, décembre 1981.

Plante hôte	Athérigone	Nbre d' hôtes (*)	Nombre de parasites (*)	Taux de parasitisme
<u>Setaria incrassata</u>	<u>A. sp.</u>	7	6	86%
<u>Cynodon dactylon</u>	<u>A. laevigata</u>	31	17	55%
<u>Pennisetum clandestinum</u>	<u>A. sp. près falkei</u>	24	8	33%
<u>Digitaria abyssinica</u>	<u>A. tridentata</u>	20	5	25%
<u>Panicum maximum</u>	<u>A. matilei</u>	10	1	10%
<u>Panicum purpureum</u>	<u>A. steelae</u>	14	1	7%

(*) Différences globalement significatives ($\chi^2 = 19,1$; 3 d.d.l.; $P < 0,001$).

3.2.2. Tetrastichus nyemitawus Rohwer¹ (Fig. 25).

1° Biologie:

Il s'agit d'un Hyménoptère Eulophide, décrit en 1921 par ROHWER d'après des spécimens issus d'"asticots de la tige du sorgho" provenant de Coimbatore, dans le sud de l'Inde; on le connaît également en Thaïlande (de GRAHAM, comm. pers.). On a élevé cet endoparasite solitaire des athérigones du blé A. bituberculata (RAWAT et SAHU, 1968) et A. naqvi (KUNDU et KISHORE, 1972). T. nyemitawus n'avait pas été signalé précédemment d'Afrique; nous l'avons élevé, non seulement d'A. soccata, mais aussi d'un certain nombre d'athérigones vivant sur des graminées sauvages à Nairobi (Tableau VIII).

En un même lieu (Nairobi) et à une même période (décembre 1981), nous avons observé des taux de parasitisme différents selon l'hôte (Tableau VIII); il faut sans doute voir dans l'accessibilité de la larve hôte l'explication de ces différences: S. in-crassata et P. clandestinum ont une tige aplatie, celle de C. dactylon est d'un faible diamètre; au contraire, P. maximum et surtout P. purpureum ont des tiges beaucoup plus épaisses, qui rendent probablement l'accès à la larve très difficile pour la femelle du parasite; cette hypothèse est renforcée par le fait que la ponte dans des larves d'A. soccata infestant S. bicolor ne se produit que si les pousses sont d'un diamètre suffisamment faible (en insectarium, un diamètre de 7 mm constitue un maximum).

La femelle de T. nyemitawus parasite avec le même succès les larves des premier et second stades; les larves du troisième stade ne sont en revanche parasitées que si elles sont âgées de moins de 8 jours (dans le cas d'élevage à 30°C). Selon TALEY et THAKARE (1979), il existe quatre stades larvaires; nous avons pu constater que la durée de développement depuis le dépôt de l'oeuf jusqu'au rejet du méconium ne dépend pas de l'âge de l'hôte: elle est en moyenne de 8,1 jours (+ 1,2) à 30°C; à cette température, l'émergence de l'adulte a lieu 16,5 jours (+ 4,0) après la ponte pour les femelles, 15,2 jours (+ 2,9) pour les mâles (différence significative au seuil de 5%).

¹ Je remercie le Dr. G. PRINSLOO, Plant Protection Research Institute, Pretoria, et le Dr. M. de V. GRAHAM, pour cette identification.

2° Fluctuations des populations du parasite dans la région de Nairobi:

La figure 26 montre les fluctuations du nombre d'adultes capturés chaque semaine dans des pièges jaunes au-dessus d'une culture de sorgho de mi-janvier à mi-décembre 1981. On constate la présence du parasite tout au long de l'année, mais en nombre beaucoup plus faible pendant la grande saison des pluies; la décroissance observée de janvier à mai correspond à la fin de la saison sèche et au début de la saison des pluies, période où les populations de la mouche du sorgho sont également à leur niveau le plus bas. Les populations s'accroissent ensuite régulièrement jusqu'en novembre (la petite saison des pluies, en septembre-octobre, amène une baisse assez marquée des effectifs capturés). Le taux de parasitisme des larves d'A. soccata dans la même culture de sorgho connaît des fluctuations qui expliquent dans une certaine mesure celles des adultes de T. nyemitawus (Fig. 27): après un minimum en février, où les larves parasitées deviennent très rares, le taux de parasitisme atteint un maximum de 28,6% en fin de saison des pluies. Un délai de deux mois entre l'apparition des premiers stades larvaires et celle des imagos ne paraissant pas excessif à des températures variant entre 15 et 20°C, l'accroissement des captures de juin à novembre trouve une explication logique dans les taux élevés de parasitisme constatés de mai à septembre.

3° L'activité de T. nyemitawus est-elle dépendante de la densité de son hôte ?

Nous avons comptabilisé chaque mois le nombre de larves d'A. soccata prélevées dans la même culture de sorgho pour servir aux expériences de laboratoire; il s'agit d'une estimation assez juste des niveaux de populations larvaires dans la mesure où les récoltes mensuelles sont fonction du nombre de coeurs morts dans les parcelles; le Tableau IX fournit les données brutes et transformées pour l'année 1981.

Il existe une corrélation négative entre le taux de parasitisme (T_p) et la densité larvaire d'A. soccata (D_1):

$$T_p = 23,79 - 7,04 D_1 \quad (R = -0,685; P < 0,02);$$

le taux de parasitisme est donc d'autant plus élevé que la densité de l'hôte est plus faible. Selon HASSELL (1966), ce type de relation est le signe d'une réponse "sub-proportionnelle" du parasite

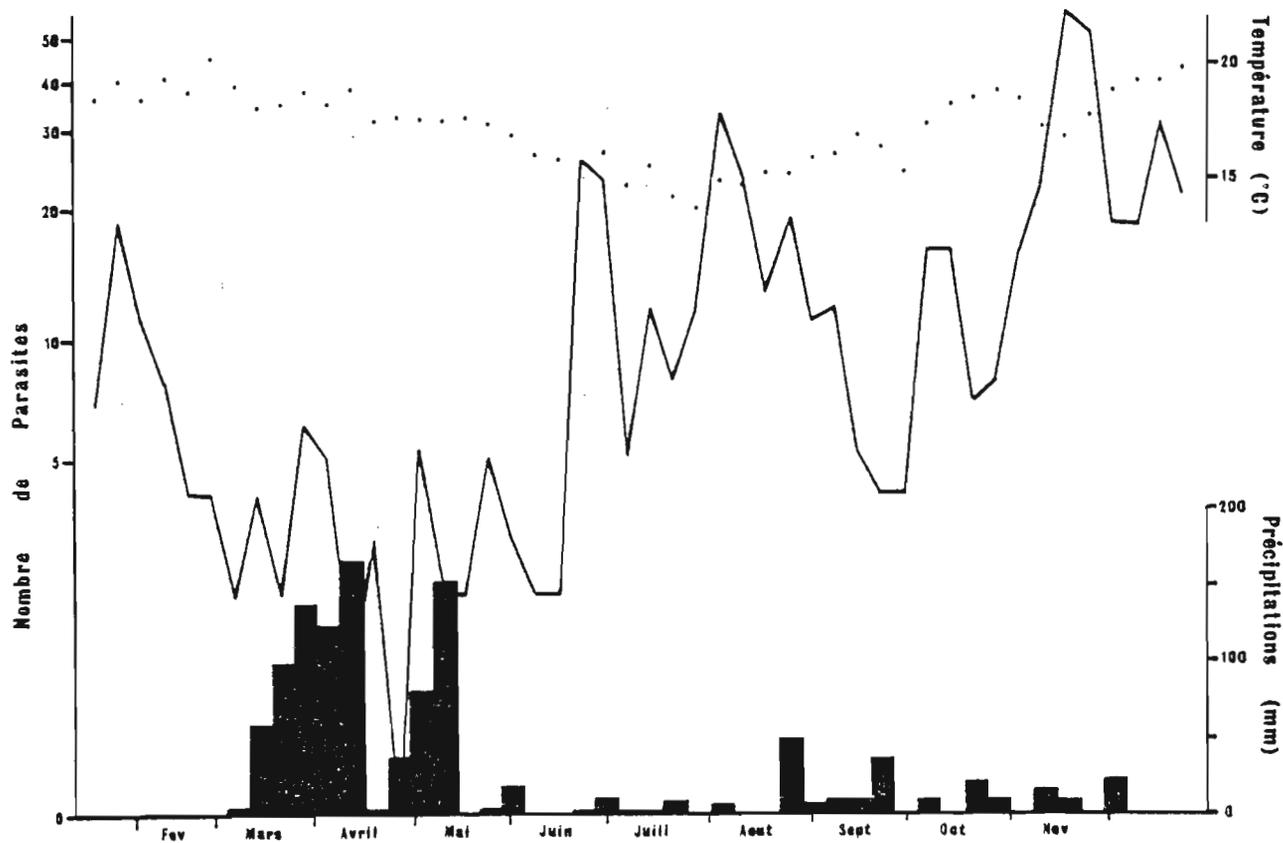


Fig. 26. - Fluctuations des captures d'adultes de *T. nyemitawus* dans des pièges colorés; précipitations (en noir) et températures moyennes (pointillés) en cours de piégeage. Nairobi, janvier à décembre 1981.

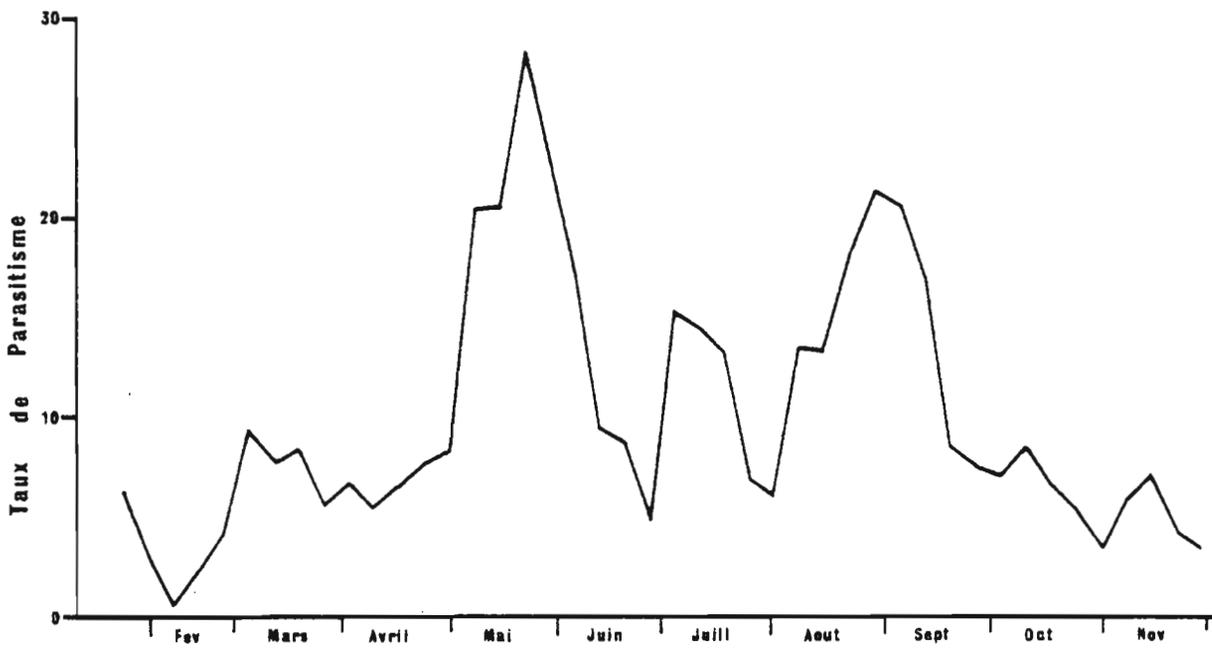


Fig. 27. - Fluctuations du taux de parasitisme dû à T. nyemitawus chez la larve d'A. soccata. Nairobi, hybride CSH-1, janvier à novembre 1981.

Tableau IX. - Fluctuations des populations larvaires d'A. soccata et T. nyemitawus au cours d'une année. Nairobi, 1981.

	Larves d' <u>A. soccata</u>		Larves parasitées par <u>T. nyemitawus</u>		Taux de parasitisme	
	N	log	N	log	%	arc sin
Janvier	621	2,793	30	1,477	4,8	2,77
Février	502	2,701	31	1,491	6,2	3,54
Mars	256	2,408	14	1,146	5,5	3,13
Avril	122	2,086	10	1,000	8,2	4,70
Mai	42	1,623	12	1,079	28,6	16,60
Juin	288	2,459	20	1,301	6,9	3,98
Juillet	539	2,732	66	1,820	12,2	7,03
Août	400	2,602	63	1,799	15,8	9,06
Septembre	510	2,708	69	1,839	13,5	7,78
Octobre	1137	3,056	78	1,892	6,9	3,93
Novembre	522	2,718	29	1,462	5,6	3,18
Décembre	860	2,934	45	1,653	5,2	3,00

aux fluctuations de populations du ravageur; le parasite agit en d'autres termes comme un facteur inversement dépendant de la densité de l'hôte (SOUTHWOOD, 1966). On ne saurait pourtant négliger les populations d'athérigones "sauvages" qui sont extrêmement abondantes à la périphérie de la culture et qui subissent des taux de parasitisme plus élevés que la mouche du sorgho elle-même (Tableau VIII); leur présence modifie certainement de manière fondamentale les niveaux de populations du parasite et leurs fluctuations au sein de la culture de sorgho. Les populations de la mouche du sorgho et de son parasite n'étant pas isolées, il serait illusoire de tenter de mettre en évidence une relation de dépendance, même purement statistique, entre les densités du parasite et de son hôte; les tests dont on dispose manquent d'ailleurs de fiabilité (ROYAMA, 1977).

3.2.3. Autres ennemis de la mouche du sorgho.

1° Parasites:

Deux parasites sont obtenus occasionnellement des pupes d'A. soccata: Alysia sp. est un endoparasite solitaire, élevé d'A. soccata sur S. bicolor et S. arundinaceum à Nairobi et M'Bitá, et d'A. matilei sur Panicum maximum à Nairobi; dans cette localité, le taux de parasitisme atteint 2,6% en mars 1979, ce qui constitue le maximum observé entre 1979 et 1982. Un Eulophide (Chalcidoidea) indéterminé fut obtenu à trois reprises seulement de pupes d'A. soccata récoltées à Nairobi sur S. bicolor; il s'agit d'un endoparasite grégaire.

2° Prédateurs:

Comme la tige de sorgho assure une certaine protection à la larve et à la pupa d'A. soccata, seuls l'oeuf et l'imago semblent soumis de manière régulière à la prédation; il existe un ensemble de prédateurs non spécifiques: araignées, Dictyoptères, Coléoptères, etc., qui font partie de l'agrocénose du sorgho et dont le régime comporte entre autres des oeufs et des adultes d'A. soccata. Nous n'avons pas identifié de prédateur spécifique de la mouche du sorgho ni même du genre Atherigona; nous avons en revanche pu constater qu'un certain nombre d'insectes sont des prédateurs habituels des nombreux oeufs de Diptères associés au sorgho et qui comprennent, outre l'athérigone, des Diopsides et des Chloropides.

C'est notamment le cas d'un acarien que nous avons observé à Nairobi se nourrissant d'oeufs de mouche du sorgho et d'autres Diptères. La piqûre pratiquée à l'une des extrémités du chorion est extrêmement ténue et la prise de nourriture conserve à l'oeuf une intégrité apparente, si bien qu'il est à peu près impossible de déceler l'activité de l'acarien par le simple examen des oeufs dans la nature. Des observations similaires ont été faites en Inde par SESHU REDDY et DAVIES (1978): l'espèce concernée est un acarien Prostigmaté appartenant à la famille des Erythraeidae, Abrolophus sp. Selon les auteurs, un individu consomme cinq oeufs de mouche du sorgho en 24 h.

On rencontre dans les champs de sorgho un coccinellide, Scymnus trepidulus Wse¹, qui parcourt activement la surface des feuilles à la recherche de proies. S. trepidulus ne consomme pas seulement les oeufs d'A. soccata, mais également les larves et les adultes de plusieurs espèces de pucerons. Le développement larvaire connaît trois stades, qui se nourrissent comme l'adulte. A la température du laboratoire (entre 20 et 30°C), la fécondité moyenne atteint 154 oeufs (moyenne mesurée sur 8 femelles; extrêmes: 11 et 446 oeufs). Des observations fragmentaires nous conduisent à estimer la consommation moyenne du prédateur à un peu plus d'un oeuf par jour; bien que tout reste à faire pour connaître le comportement de recherche des proies, la capacité de découverte et les préférences alimentaires de S. trepidulus, il apparaît doré et déjà que l'impact de ce prédateur sur les populations d'A. soccata ne doit pas être négligé.

3° Agents pathogènes:

Nous avons rencontré à Nairobi pendant la saison des pluies quelques adultes atteints par une infection due à un champignon entomopathogène; celui-ci n'a pu être identifié. Les tables de vie (Annexe) révèlent par ailleurs une mortalité aux stades oeuf, larve et pupa qui reste en partie inexpliquée; les agents responsables de cette mortalité, qu'il s'agisse de virus, de bactéries ou de champignons entomopathogènes, restent à identifier.

¹ Je remercie M. R. POPE, du British Museum, pour cette identification.

CHAPITRE QUATRE

MODE D'INTERVENTION DES MECANISMES ASSURANT

LA REGULATION DES POPULATIONS D'A. SOCCATA

Nous avons rendu compte au Chapitre II des fluctuations de populations d'A. soccata établies sur sorgho cultivé et sorgho sauvage dans deux régions distinctes du Kenya; quelques-uns des facteurs qui paraissent responsables de ces fluctuations ont été examinés au Chapitre précédent, soit grâce à des expériences de laboratoire, soit par l'observation des populations naturelles dans différents biotopes du Kenya.

Il est désormais possible d'apporter des éléments de réponse à la question essentielle du rôle précis et de l'importance respective des différents facteurs agissant sur le développement, la reproduction et la longévité de la mouche du sorgho. Nous examinerons successivement les populations préimaginales et imaginaires, car elles ont fait l'objet de traitements séparés.

1. Populations préimaginales.

Le rôle des facteurs de mortalité agissant sur les stades préimaginaux est évalué par la méthode des facteurs "k" de VARLEY et GRADWELL (1960); cette analyse est basée sur les tables de vie concernant les populations d'A. soccata dénombrées à M'Bitia entre août 1979 et août 1980 (Annexe). Certains éléments de ces tables de vie (effectifs d'oeufs et de larves du premier stade établies dans les pousses) ont été estimés précédemment (Chap. II, 1.2.2). Les autres sont évalués de manière indépendante: cinq femelles gravides sont mises en présence de vingt pousses de sorgho pendant trois heures au moment de chaque semis; les plantes sont placées dans des parcelles expérimentales et le nombre d'oeufs

éclos, parasités, stériles ou manquants est noté 72 heures après la ponte. Ceci fournit une estimation du taux de mortalité embryonnaire lors du semis; la connaissance de ce taux permet, par soustraction, d'évaluer le nombre d'oeufs éclos.

La mortalité en fin de troisième stade larvaire et pendant le stade nymphal est estimée de manière similaire: 100 pieds de sorgho artificiellement infestés par des larves du troisième stade sont transférés chaque mois dans les parcelles expérimentales; une semaine plus tard, les pupes sont récupérées dans les pousses et dans le sol, examinées puis incubées dans des boîtes de plastique remplies de terre et posées sur le sol. Le parasitisme et la mortalité due à des agents pathogènes au cours des trois stades larvaires sont estimés par la récolte périodique dans la station de quantités variables de larves des différents stades, qui sont élevées au laboratoire jusqu'à leur nymphose ou leur mort.

Chaque facteur k est égal à la différence entre les effectifs (exprimés en logarithmes) de deux stades successifs. Le facteur K , qui représente la mortalité préimaginale de toute une génération, peut être subdivisé en 5 facteurs k affectant chacun des stades que nous définissons pour l'établissement des tables de vie:

- k_0 représente la mortalité embryonnaire;

- k_1 , la mortalité au cours du premier stade larvaire (de l'éclosion à la formation du coeur mort);

- k_2 , la mortalité au cours des stades larvaires suivants (de la formation du coeur mort à la fin du troisième stade);

- k_3 , la mortalité prénymphe et nymphe (de la fin du troisième stade larvaire aux premiers jours suivant la nymphose);

- k_4 , la mortalité à l'émergence.

Les valeurs successives de ces facteurs figurent au Tableau X. Le facteur k dont la variation contribue le plus à celle de K , donc celui qui permet d'expliquer le mieux les fluctuations de populations préimaginale au cours de l'année, peut être reconnu visuellement: la Fig. 28 montre que k_1 est le facteur clé dans la mortalité totale; il intervient essentiellement pendant la saison sèche (août-septembre 1979 et juin-août 1980), lorsque les densités d'oeufs sont les plus élevées; k_4 est également un important facteur de mortalité, surtout lors de quatre premiers semis.

Tableau X. - Facteurs de mortalité agissant sur les populations préimaginales d'A. soccata. M'Bitá, 1979-80. Voir le texte pour la signification des différents facteurs k.

Semis	k_0	k_1	k_2	k_3	k_4	K
Aout 1979	0,047	0,594	0,005	0,038	0,878	0,562
Septembre	0,043	0,536	0,036	0,017	1,108	1,740
Octobre	0,079	0,307	0,012	0	1,079	1,477
Novembre	0,081	0,065	0	0	0,968	1,114
Janv 1980	0,013	0,150	0,033	0	0,544	0,740
Février	0,234	0,027	0	0	0,622	0,883
Avril	0,167	0,245	0,077	0,018	0,061	0,568
Mai	0,015	0,003	0,077	0,023	0,155	0,273
Juin	0,061	1,060	0,027	0,005	0,082	1,235
Juillet	0,130	1,276	0,031	0,011	0,046	1,494
Aout	0,112	1,091	0,018	0,020	0,388	1,629

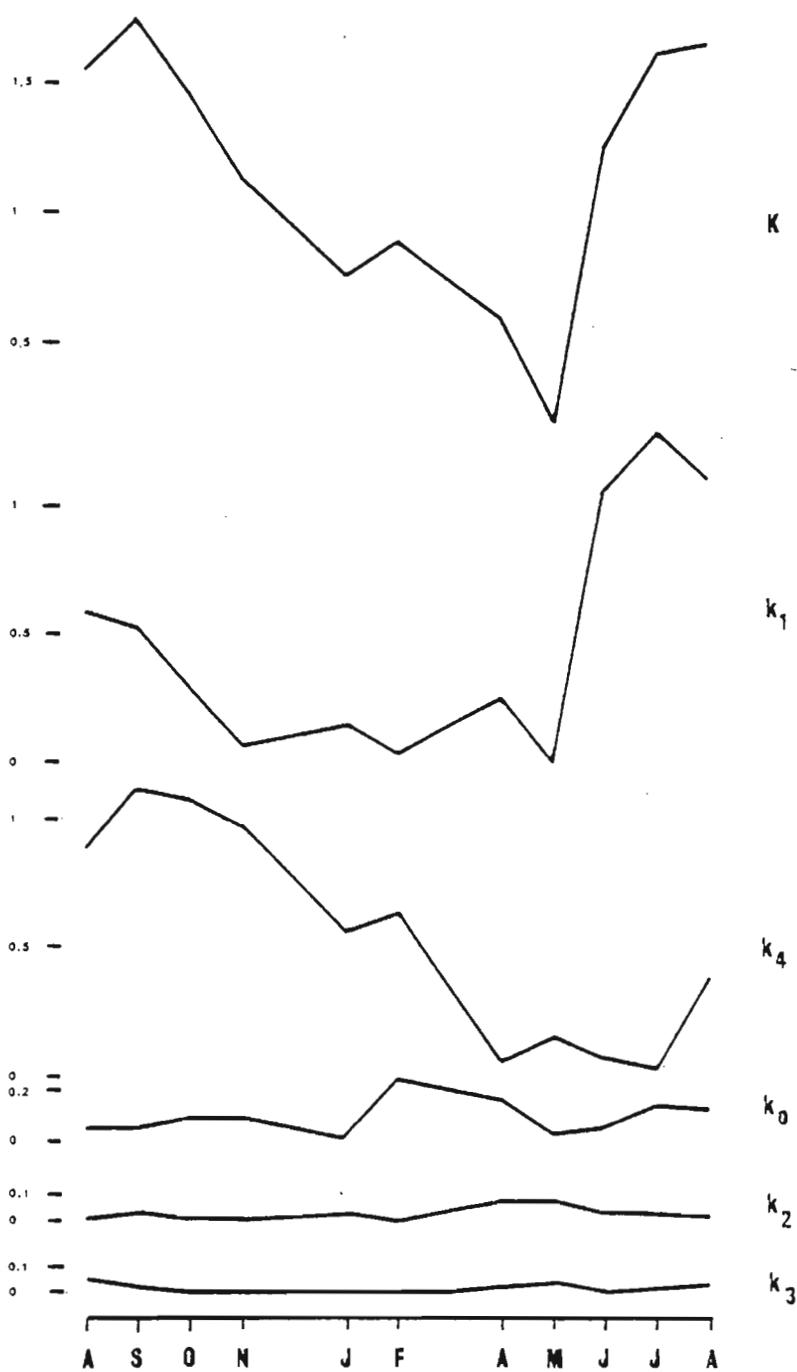


Fig. 28. - Analyse des facteurs de mortalité chez la mouche du sorgho: valeurs des différents facteurs "k". M'Bitá, août 1979 - août 1980.

Les valeurs des coefficients de corrélation entre les valeurs successives de k , ainsi qu'entre celles-ci et K , mortalité globale, ont été calculées (Tableau XI); il existe une forte corrélation entre k_1 et k_4 d'une part et K d'autre part, ce qui confirme les données du graphique. Il n'y a guère de relation entre les mortalités des différents stades, en dehors d'une corrélation négative existant entre la mortalité des jeunes larves et la mortalité à l'émergence (k_2/k_4); celle-ci semble traduire, plutôt qu'une interaction bien peu probable entre mortalités des deux stades, le fait que les conditions nécessaires à l'émergence de l'adulte sont antinomiques de celles qui permettent un déroulement satisfaisant de la vie larvaire (une pluviométrie élevée pendant une longue période peut être favorable au développement d'agents pathogènes infestant les larves, sans nuire à l'émergence des adultes).

La valeur de la corrélation entre le nombre (exprimé en logarithmes) d'individus survivant à la fin d'un stade donné (N_n) et le nombre d'individus présents au début de ce stade (N_{n-1}) a été calculée pour les quatre premiers stades des tables de vie (Fig. 29). A chaque étape du développement préimaginal existe une forte corrélation entre $\log(N_{n-1})$ et $\log(N_n)$, sauf entre le nombre de larves néonates et celui des larves établies dans les pousses. Ceci ne saurait surprendre, si l'on considère les taux de mortalité très différents auxquels sont soumises les larves néonates: de 94,7% lorsque la densité d'oeufs est la plus élevée, leur taux de mortalité s'abaisse jusqu'à 0,7% en mai 1980. Le nombre d'oeufs déposés dans une parcelle est donc sans grand effet sur l'infestation réelle, c'est à dire sur le nombre de coeurs morts, donc en définitive sur le nombre d'adultes qui émergent à chaque génération.

2. Populations imaginale.

Si l'on considère le chiffre de 210 oeufs par femelle (Chap. III, 2.4.2) comme la fécondité maximale pour les populations kenyennes d'A. soccata, il est évident que ce potentiel est la plupart du temps très loin d'être réalisé: la proportion de cette natalité potentielle qui se réalise est en moyenne de 13% environ; elle varie de 2% en mai 1980 à 41% en novembre 1980.

Ces chiffres ne traduisent pas seulement une forte mortalité

Tableau XI . - Coefficients de corrélation entre les différents facteurs de mortalité préimaginaire (k_n) et la mortalité préimaginaire globale (K)[⊗]

	k_1	k_2	k_3	k_4	K
k_0	0,014	-0,183	-0,231	-0,202	-0,039
k_1		-0,016	0,226	-0,355	0,654
k_2			0,297	-0,595	-0,604
k_3				-0,108	0,134
k_4					0,466

[⊗] L'analyse du degré de signification de ces coefficients n'est pas possible (SMITH, 1973).

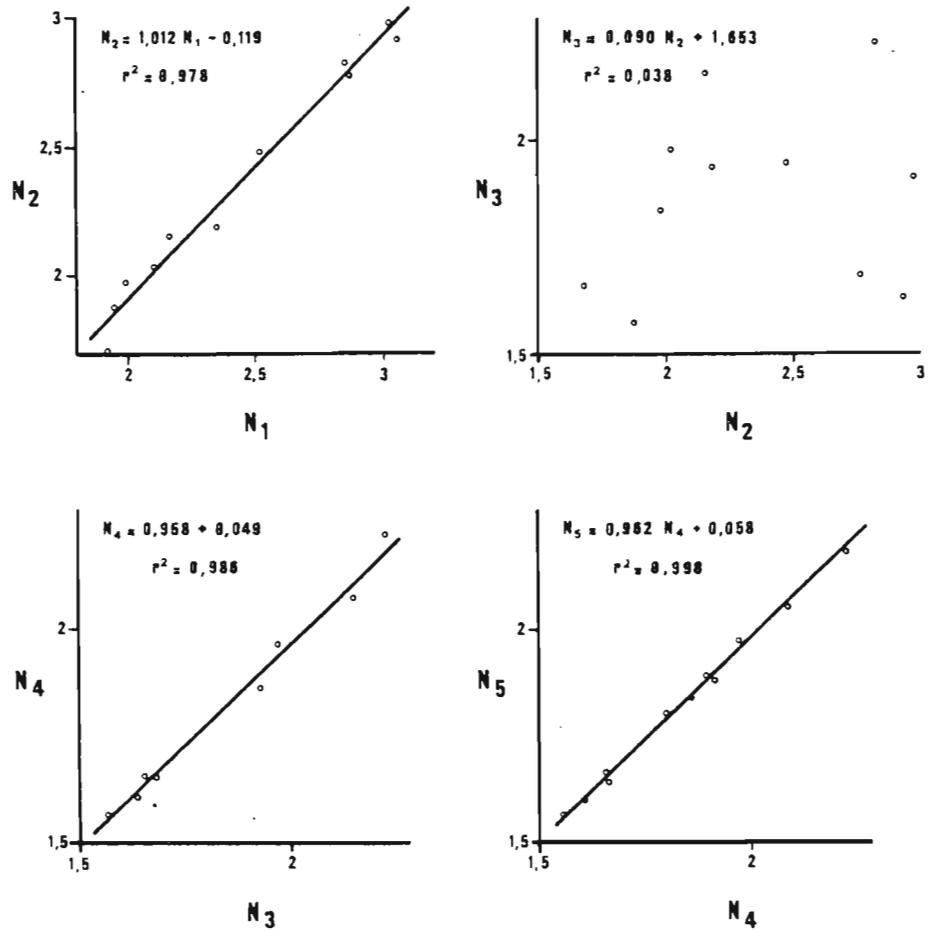


Fig. 29.- Corrélation entre les effectifs d'*A. soccata* existant à l'issue d'un stade donné et ceux existant au début du même stade; analyse basée sur les données recueillies à M'Bitá d'août 1979 à août 1980. N_1 : nombre d'oeufs. N_2 : nombre de larves néonates. N_3 : nombre de larves établies dans les pousses. N_4 : nombre de larves en fin de 3ème stade. N_5 : nombre de pupes.

au stade imaginal, mais aussi -et sans doute surtout- des variations importantes de fécondité ainsi que des capacités d'émigration dont nous ne savons rien actuellement.

Nous savons en revanche (Chap. III, 1.1.3) que les pluies violentes représentent, surtout en début de saison des pluies, un important facteur de mortalité; il semble que l'adulte venant d'émerger, lorsqu'il se trouve encore à l'intérieur du cornet foliaire, soit particulièrement vulnérable. D'autre part, la comparaison de la distribution stable à 20°C à la distribution par groupes d'âges observée à Nairobi chez des femelles capturées dans des pièges jaunes (DELOBEL et UNNITHAN, 1983) révèle l'existence d'une mortalité accrue chez les femelles âgées de plus de 10 jours; cette mortalité semble essentiellement liée à l'activité de différents prédateurs (Chap. III, 3.2.3).

En ce qui concerne les variations saisonnières de fécondité, elles sont également évidentes: contrairement à ce qu'on observe couramment chez les Lépidoptères (DEMPSTER, 1971; CHEW, 1975), il n'existe pas chez A. soccata de relation causale entre le poids de la puppe et la fécondité de l'adulte (Chap. III, 1.2); la fécondité dépend essentiellement du régime alimentaire de la femelle. Or, l'examen des populations naturelles révèle le lien existant entre diminution des pontes et périodes de sécheresse (Chap. II, 1.2.2 et 2); la sécheresse agit non seulement en réduisant la quantité d'eau disponible, mais aussi les populations de pucerons, dont le miellat est un élément important du régime de la femelle (Chap. III, 2.4.1).

3. Conclusion.

CLARK et al. (1978) reconnaissent aux facteurs abiotiques deux modes d'action sur les populations d'insectes: ceux-ci peuvent d'une part modifier la quantité et la qualité des ressources disponibles (action indirecte); ils agissent d'autre part sur les individus eux-mêmes, en modifiant les taux de natalité et de mortalité (action directe). Cette conception s'applique avec beaucoup d'à-propos au rôle du facteur hydrique dans la dynamique des populations de mouche du sorgho.

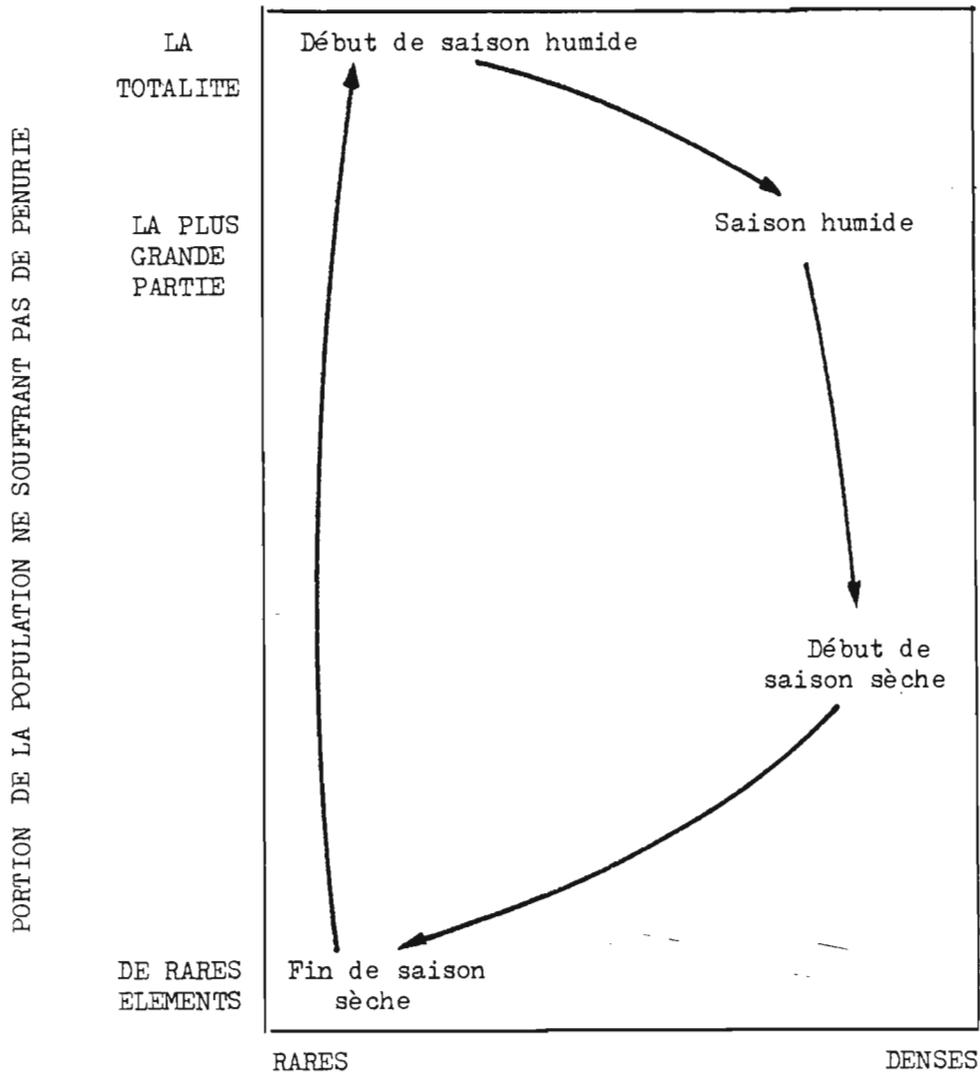
D'une part, l'analyse des facteurs de mortalité agissant sur les populations établies sur cultures échelonnées de CSH-1 révèle que le facteur clé dans la définition des niveaux de population est la compétition intraspécifique en cours de premier stade larvaire

(Chap. IV, 1); or c'est la pluie qui joue le rôle essentiel dans la mise à la disposition de l'insecte de ressources en quantité suffisante et qui détermine pour la plus grande part la qualité de la plante hôte. La pluie intervient par ce biais à chacun des stades de la vie de l'insecte; cette action indirecte affecte avec un certain retard les populations d'A. soccata, ce qui peut expliquer le décalage temporel observé entre les périodes pluvieuses et l'accroissement des populations de mouche du sorgho (Chap. II, 1.2.1. et 1.2.2).

Il est d'autre part certain que la pluie exerce un effet direct et immédiat sur ces mêmes populations: elle a un effet -positif ou négatif selon le cas- sur le développement embryonnaire, l'éclosion, la migration de la larve néonate vers la source de nourriture (Chap. III, 1.2.2), la survie imaginale et la fécondité (Chap. II, 2.4). Les deux modes d'action décrits précédemment agissent souvent de concert; ainsi en mars 1981, à M'Bitá (Chap. II, 1.2), conséquences d'une sécheresse prolongée et effet de pluies violentes se conjuguent pour réduire à presque rien le nombre d'adultes présents dans les parcelles expérimentales.

Les fluctuations des populations de la mouche du sorgho se trouvent ainsi rythmées par le cycle des saisons, c'est-à-dire par l'alternance entre périodes humides et périodes où les pluies sont insuffisantes à promouvoir la croissance de la plante hôte, qu'il s'agisse du sorgho cultivé ou du sorgho sauvage, S. arundinaceum. On peut résumer l'évolution au cours des saisons successives du rapport entre ressources disponibles et populations du ravageur par une "carte" (Fig. 30) librement inspirée d'ANDREWARTHA et BROWNING (1961); la période la plus favorable à un accroissement rapide des populations se situe dans l'angle nord-ouest: les populations sont peu nombreuses, puisqu'on sort de la saison sèche, mais la quantité de plantes hôtes s'accroît rapidement dès le déclenchement des pluies; cette période ne dure que très peu de temps, au plus une ou deux semaines. Les populations s'accroissent ensuite, occupant une proportion de plus en plus importante des ressources. La période la moins favorable se situe dans la moitié sud de la carte, et surtout dans son quart sud-est; à ce moment, les femelles, qui sont encore nombreuses, ne trouvent plus qu'un nombre de plus en plus restreint de plantes hôtes: la récolte a eu lieu, les nouvelles talles sont de plus en plus rares, car la sécheresse s'installe, et de plus en plus

Fig. 30. - Evolution, au cours de l'année, du statut de la mouche du sorgho par rapport à sa plante hôte.



NIVEAU DES POPULATIONS D'A. SOCCATA PAR RAPPORT
AU SORGHO

fortement infestées par les Lépidoptères foreurs; les Scrofulariacées parasites (Striga spp.) se développent de plus en plus vigoureusement aux dépens des plants de sorgho; la pénurie s'installe, elle durera jusqu'aux prochaines pluies. C'est probablement la période où les phénomènes de migration revêtent la plus grande importance.

C'est aussi la période où interviennent deux mécanismes qui jouent un rôle dans la sauvegarde de l'espèce: d'une part, le caractère autogène de la reproduction chez la femelle, d'autre part, l'absence de corrélation entre fécondité et poids de la puppe, concourent à assurer, quelque soit la dureté du climat, une descendance minimale à chaque femelle.

L'évolution temporelle des populations de la mouche du sorgho au sein des cultures traditionnelles (Chap. II, 1.2.1) s'inscrit très bien dans ce schéma: en cas de semis précoce, les populations immigrantes sont peu nombreuses et connaissent des taux de mortalité accrus du fait des pluies violentes; les dégâts aux cultures sont peu importants. Le semis tardif, lui, se situe dans le quart sud-est de la carte (Fig. 30) et est soumis à l'infestation maximale. C'est là une illustration supplémentaire du rôle tout à fait central que joue le facteur hydrique dans la dynamique des populations naturelles de la mouche du sorgho.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'urgence avec laquelle est ressenti, dans les pays en voie de développement, le besoin d'accroître les rendements des cultures vivrières traditionnelles, fait une obligation à l'entomologiste de mettre rapidement au point des méthodes de lutte efficaces contre les principaux ravageurs de ces cultures. Il n'est pas certain que les progrès décisifs en matière de contrôle de la mouche du sorgho doivent obligatoirement naître de la mise en oeuvre de méthodes sophistiquées telles que modélisation et détermination de seuils économiques; les dépenses correspondantes ne sont en effet justifiées que dans la mesure où elles permettent l'élaboration de modèles prévisionnels. Or les difficultés inhérentes à l'établissement de tels modèles s'allient au caractère imprévisible des pluies, surtout en zone tropicale, pour rendre toute prévision sérieuse, même à très court terme, tout à fait hypothétique.

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'un effort de recherche "explicative" visant à la connaissance des mécanismes régulateurs des populations de la mouche du sorgho. Les enseignements que nous en tirons sont de trois ordres: ils concernent l'écologie d'A. soccata, les méthodes d'étude de ses populations et certaines mesures de contrôle qu'il est possible de mettre en application sans délai.

1. ECOLOGIE D'A. SOCCATA

Le facteur hydrique intervient de toute évidence de façon déterminante, soit directement, soit indirectement, à chacun des stades du développement de l'insecte. En effet, la survie de l'oeuf et la vitesse de développement embryonnaire dépendent directement de l'humidité de l'air; de même, la présence d'eau à la surface des feuilles est nécessaire à la migration de la larve néonate vers le point germinatif; elle est également un élément essentiel du régime alimentaire du mâle aussi bien que de la fe-

melle; par contre, les pluies violentes provoquent une réduction sensible du taux de survie des adultes.

Par l'intermédiaire de son action sur la plante hôte, en l'occurrence les sorghos S. bicolor et S. arundinaceum, la pluie influe sur les mécanismes de sélection du site de ponte par la femelle, l'intensité de la compétition intraspécifique, le taux de survie et la vitesse de développement de la larve; la pluie exerce une influence déterminante sur le taux de survie imaginale et la fécondité par l'intermédiaire de son action sur les populations de pucerons (et probablement aussi sur le développement des levures entrant dans la composition du régime alimentaire de la femelle). Il est d'autre part vraisemblable que le taux de survie nymphale est, au moins dans certaines circonstances (lorsque la plante hôte est prématurément desséchée, par exemple), dépendant de l'humidité ambiante. La pluie est facteur "législatif" (au sens de NICHOLSON, 1954): elle définit le niveau auquel tous les autres facteurs (en particulier la compétition intraspécifique) agissent; son rôle régulateur est particulièrement important au cours de la saison sèche, puisqu'alors elle empêche les survivants de disparaître; l'effet de l'irrigation en zone aride témoigne également du rôle législatif de l'eau.

En revanche, pendant les périodes pluvieuses, lorsque la survie des populations n'est plus en jeu, leur régulation semble assurée principalement par des processus dépendant de la densité: compétition intraspécifique et interspécifique, activation du tallage par le ravageur, etc.. L'idée que la régulation des niveaux de populations d'un insecte puisse naître de mécanismes indépendants de la densité dans certaines circonstances, de mécanismes dépendant de la densité dans d'autres, a été émise par plusieurs chercheurs, notamment BATEMAN (1968) et CLARK et al. (1978); cette idée semble, une fois encore, illustrée par ce que nous connaissons désormais de la dynamique des populations de la mouche du sorgho.

Pourtant, la complexité et l'interdépendance des processus régulateurs mis en lumière par cette étude sont trop grandes pour que les modèles classiques de NICHOLSON (1954) et d'ANDREWARTHA et BIRCH (1954) puissent donner une image tout à fait satisfaisante des phénomènes. Par exemple, la compétition interlarvaire pour un nombre limité de pousses de sorgho a lieu même à densité très faible, en raison des particularités de la distribution des oeufs; de même, l'induction du tallage liée à l'activité de la larve (rétroaction

positive) ne peut se produire que si la plante est capable, grâce à une alimentation hydrique satisfaisante, de mobiliser suffisamment de matériaux constitutifs. D'autre part, le maintien de la mouche du sorgho dans des environnements éminemment instables (à cause du rythme des saisons et aussi parce que le sorgho est une plante cultivée) et souvent hostiles dépend de la capacité de certaines parties de la population (des sous-populations, au sens de den BOER, 1968) à survivre pendant la saison sèche dans des milieux particuliers, où le facteur hydrique n'est pas limitant et qui constituent ainsi des flots de stabilité.

Le rôle de l'eau et des autres facteurs de l'environnement dans l'écologie de la mouche du sorgho au Kenya est illustré par la figure 31, où l'importance des différents processus est indiquée par des traits d'épaisseur variable. Ajoutons qu'il est vraisemblable que la température, dans les régions plus éloignées de l'équateur que ne l'est le Kenya, influe sur chaque facteur biotique d'une manière tout aussi déterminante que la pluie; c'est du moins ce que laissent supposer les observations fragmentaires rapportées par des chercheurs indiens et chinois, ainsi que nos propres expériences de laboratoire.

2. METHODOLOGIE

Cette étude souligne l'importance qu'il convient d'attacher au rôle du sorgho sauvage; on ne peut en effet dissocier les fluctuations des populations d'A. soccata de l'évolution temporelle des peuplements de cet hôte. En ce sens, les variations climatiques doivent être considérées, non seulement en ce qu'elles influent sur la culture du sorgho, sur la vitesse de développement, la longévité et la fécondité du ravageur, mais aussi en ce qu'elles modifient la vitesse de croissance et de développement de la plante hôte sauvage.

S'il est d'autre part utile de connaître le statut de la mouche du sorgho en tant que ravageur d'intérêt économique (RAI et al., 1978), ce ravageur ne saurait être, pour ce qui concerne la mise au point d'un programme de lutte, isolé des autres ennemis du sorgho, ni de l'ensemble des autres composantes de l'agro-écosystème. Cette étude montre en particulier que le Lépidoptère foreur Chilo partellus est associé, de plus d'une manière, à A. soccata; les Striga sont d'autres éléments importants de l'agro-écosystème.

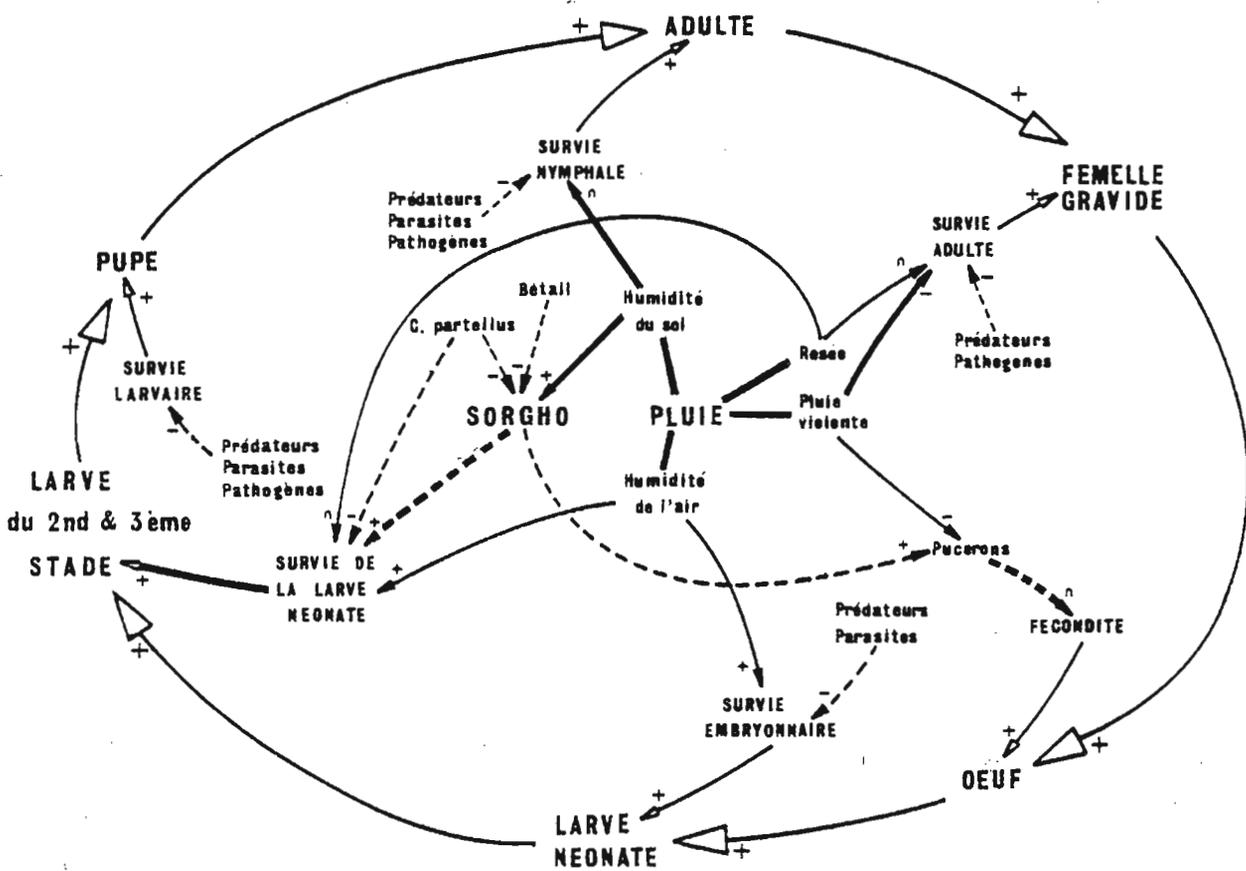


Fig. 31. - Facteurs responsables des fluctuations de populations de mouche du sorgho et leurs inter-relations dans les conditions particulières du Kenya.

- A $\xrightarrow{+}$ B: B décroît en même temps que A;
 A $\xrightarrow{-}$ B: B décroît lorsque A croît;
 A \xrightarrow{n} B: B connaît un maximum lorsque A croît.
- $\xrightarrow{\quad}$: phases du développement et facteurs intrinsèque;
 $\xrightarrow{\quad}$: facteurs abiotiques;
 $\xrightarrow{\quad}$: facteurs biotiques.

3. METHODES DE LUTTE

Les méthodes de contrôle de la mouche du sorgho ne prendront tout leur sens que lorsqu'elles s'intégreront dans un programme global de lutte contre les ravageurs du sorgho. Un certain nombre de manipulations de l'environnement doivent permettre de réduire à un niveau acceptable les populations d'A. soccata, tout en limitant également les possibilités de développement d'autres ravageurs.

Le premier type d'intervention a pour objet la réduction des peuplements de plantes refuges pendant la saison sèche: la destruction des chaumes et des touffes de sorgho sauvage, à condition qu'elle soit opérée sur une vaste échelle, est un moyen efficace, coûteux seulement en main d'oeuvre, de réduire les populations d'intersaison. Ainsi, les effectifs infestant les semis précoces devraient atteindre des niveaux suffisamment bas pour ne pas occasionner de dégâts significatifs. Une telle mesure se justifie d'autant mieux que le sorgho sauvage est la plante refuge de nombreux autres ravageurs du sorgho: divers Lépidoptères foreurs, des cécidomyies, des pucerons, des punaises, etc...

La date de semis doit être aussi précoce que possible; cette impérieuse nécessité se heurte pourtant à la réticence qu'éprouve le paysan africain à procéder aux semailles dès que surviennent les premières pluies; celles-ci sont en effet parfois suivies d'une période de sécheresse qui peut se prolonger suffisamment longtemps pour provoquer le dessèchement des plantules, mais pas suffisamment pour interrompre le tallage et la croissance des touffes de sorgho sauvage établies depuis plusieurs saisons. C'est là une raison supplémentaire de recommander la destruction des peuplements de S. arundinaceum.

La manipulation des densités de semis peut être un autre moyen de réduire les niveaux d'infestation: puisque les cultures denses sont relativement moins attractives envers la mouche du sorgho, un semis dense suivi d'un éclaircissage quatre semaines plus tard, lorsque les plantes ont dépassé le stade réceptif, est une autre méthode simple de contrôle à l'échelle de la culture individuelle. Il conviendrait néanmoins d'examiner les conséquences d'une telle pratique sur les populations d'autres ravageurs.

Enfin, l'analyse des facteurs clés qui régissent les taux de mortalité au cours du développement préimaginal nous trace la

direction dans laquelle doit se poursuivre l'effort de recherche futur. Elle nous apprend en particulier que la larve néonate et la pupa sont les deux stades sur lesquels l'efficacité de la lutte se révélera la plus grande; c'est par exemple par un effort de sélection de variétés nouvelles que l'on a le plus de chances d'atteindre la larve du premier stade; il est clair également qu'une manipulation ou une introduction de parasites nymphaux sera infiniment plus efficace qu'une opération équivalente portant sur des parasites de l'oeuf. L'Inde constitue une source de parasites nymphaux (TALEY et THAKARE, 1979) qu'il conviendrait d'explorer et d'exploiter.

La sécheresse et les difficultés économiques font actuellement du sorgho un ultime recours pour des populations éprouvées d'Afrique et d'Asie; notre espoir est que cette étude puisse concourir, dans une si faible mesure que ce soit, à l'amélioration de la productivité de cette céréale.

BIBLIOGRAPHIE

- A'BROOK, J. (1968). - The effect of plant spacing on the numbers of aphids trapped over groundnut crop. Ann. appl. Biol., 61: 289-294.
- ADESIYUN, A.A. (1978). - Effect of seeding density and spatial distribution of oat plants on colonization and development of Oscinella frit (Diptera: Chloropidae). J. appl. Ecol., 15: 797-808.
- ADEYEMI, S.A.O. (1967). - Fifty years of applied entomology in Nigeria. Proc. ent. Soc. Nigeria, Ibadan, 1967: 13-19.
- ANDREWARTHA, H.G. (1970a). - Introduction to the study of animal populations. Methuen, London, 2nd Ed.: 283 p.
- ANDREWARTHA, H.G. (1970b). - The concept of local population and the mechanisms of negative feed-back in natural populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynam. Numerus Popul., Oosterbeck, 189-198.
- ANDREWARTHA, H.G. et BROWNING, T.O. (1961). - An analysis of the idea of "resources" in animal ecology. J. theor. Biol., 1: 83-97.
- APPERT, J. (1957). - Les parasites animaux des plantes cultivées au Sénégal et au Soudan. Gouv. gén. A.O.F., C.R.A. Bambey: 272 p.
- BALLARD, E. et RAMACHANDRA RAO, Y. (1923). - A preliminary note on the life history of certain Anthomyid flies, Atherigona spp. and Acritochaeta excisa Thomson. Rep. Proc. fifth ent. Meeting, Pusa: 275-277.
- BARRY, D. (1972). - Chemical control of sorghum shootfly on a susceptible variety of sorghum in Uganda. J. econ. Entomol., 65: 1123-1125.
- BATEMAN, M.A. (1968). - Determinants of abundance in a population of the Queensland fruit fly. The abundance of insects, R.E.S. Symposium 4, Blackwell Sci. Publ.: 119-131.
- BATEMAN, M.A. et SONLEITNER, F.J. (1967). - The ecology of a natural population of the Queensland fruit fly, Dacus tryoni. I- The parameters of the pupal and adult populations during a single season. Austr. J. Zool., 15: 303-335.
- BESLY, M.A. (1962). - The effect of dryness upon loss of water and length of life in the Queensland fruit fly, Dacus tryoni. Thèse de Doctorat, Université de Sydney.
- BLUM, A. (1968). - Anatomical phenomena in seedlings of sorghum varieties resistant to the sorghum shootfly (A. varia soccata). Crop Sci., 8: 388-391.
- BLUM, A. (1969). - Oviposition preference by the sorghum shootfly (Atherigona varia soccata) in progenies of susceptible x resistant crosses. Crop Sci., 9: 695-696.
- BLUM, A. (1972). - Sorghum breeding for shootfly resistance in Israel. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Dehli: 180-191.
- BONZI, S.M. (1981). - Observations sur l'écologie de la mouche du sorgho en Haute Volta. Insect Sci. Application, 2: 59-62.

- BRENIERE, J. (1972). - Sorghum shootfly in West Africa. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Dehli: 129-136.
- BREWER, G.J., SORENSSEN, E.L. et HORBER, E.K. (1983). - Trichomes and field resistance of Medicago species to the alfalfa seed chalcid (Hymenoptera: Eurytomidae). Environ. Entomol., 12: 247-251.
- CASTEL, J.M. (1965). - Les principaux parasites et les principales maladies des cultures vivrières, maraichères et fruitières au Tchad. Congr. Prot. Trop. Crops: 49-53.
- CHEW, F.S. (1975). - Coevolution of Pierid butterflies and their cruciferous foodplant. I- The relative quality of available resources. Oecologia (Berl.), 20: 117-127.
- CHIANG, H.S. et NORRIS, D.M. (1983). - Morphological and physiological parameters of soybean resistance to Agromyzid beanflies. Environ. Entomol., 12: 260-265.
- CLARK, L.R., GEIER, P.W., HUGHES, R.D. et MORRIS, R.F. (1978). - The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen, London: 232 p.
- CLEARWATER, J.R. et OTHLENO, S.M. (1977). - Population dynamics of Atherigona soccata in the field. ICRPE 5th ann. Rep.: 14-20.
- CLINTON, P.K.S. (1960). - Some pests and diseases of sorghum, and their control in the central rainlands of the Sudan. Emp. J. exp. Agric., 28: 294-304.
- DANG, K., DOHAREY, K.L., SRIVASTAVA, B.G. et JOTWANI, M.G. (1971). - Artificial diet for the mass-rearing of Atherigona soccata Rondani. Entomologists' Newsletter, 1: 64-65.
- DEEMING, J.C. (1971). - Some species of Atherigona Rondani (Diptera, Muscidae) from northern Nigeria, with special reference to those injurious to cereal crops. Bull. ent. Res., 61: 133-190.
- DEEMING, J.C. (1972). - A review of the taxonomy of African shootflies of sorghum. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Dehli: 3-26.
- DELOBEL, A. (1975). - Chilo orichalcociliellus Strand (Lep. Pyralidae), foreur des tiges du sorgho et du maïs à Madagascar. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10: 3-16.
- DELOBEL, A. (1979). - Shootfly ecology. ICRPE 7th ann. Rep.: 34-39.
- DELOBEL, A. (1981). - The distribution of eggs of the sorghum shootfly Atherigona soccata Rondani (Diptera Muscidae). Insect Sci. Application, 2: 67-71.
- DELOBEL, A. et UNNITHAN, G.C. (1981). - The status of Sorghum arundinaceum as a host of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rondani in Kenya (Diptera Muscidae). Insect Sci. Application, 2: 67-71.
- DELOBEL, A. (1982a). - Effects of sorghum density on oviposition and survival of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rond. Ent. exp. & appl., 31: 170-174.
- DELOBEL, A. (1982b). - Oviposition and larval survival of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rond., as influenced by the size of its host plant (Diptera, Muscidae). Z. ang. Ent., 93: 31-38.
- DELOBEL, A. (1983a). - Humidity effects on Atherigona soccata: egg development and hatch. Ent. exp. & appl., 33: 269-275.

- DELOBEL, A. (1983b). - Influence of temperature and host plant condition on preimaginal development and survival in the sorghum shootfly. Insect Sci. Application, 4 (sous presse).
- DELOBEL, A. et LUBEGA, M. (1983). - Rainfall as a major mortality factor in the sorghum shootfly. Trop. Pest Management (sous presse).
- DELOBEL, A. et UNNITHAN, G.C. (1983). - Influence des températures constantes sur les caractéristiques des populations d'Atherigona soccata (Diptères Muscidae). Acta Oecol./Oecol. appl., 4: 351-368.
- DEMPSTER, J.P. (1971). - The population ecology of the cinnabar moth, Tyria jacobae L. (Lepidoptera Arctiidae). Oecologia (Berl.), 7: 26-67.
- Den BOER, P.J. (1968). - Spreading of risk and stabilization of animal numbers. Acta Biotheoret., 18: 165-194.
- DE WET, J.M.J. et HUCKABAY, J.P. (1967). - The origin of Sorghum bicolor. II- Distribution and domestication. Evol., 21 787-802.
- DOGGETT, H. (1965). - The development of cultivated sorghums. Essays on crop plant evolution, Hutchinson Ed., Cambridge Univ. Press.
- DOGGETT, H. (1972). - Breeding for resistance to sorghum shootfly in Uganda. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Dehli: 192-201.
- DOHAREY, K.L., SRIVASTAVA, B.G., JOTWANI, M.G. et DANG, K. (1977). - Effect of temperature and humidity on the development of Atherigona soccata Rondani. Indian J. Entomol., 39: 211-215.
- DUBEY, R.C. et YADAV, T.S. (1980). - Sorghum shootfly (Atherigona soccata Rondani) incidence in relation to temperature and humidity. Indian J. Entomol., 42: 273-274.
- ELLIS, P.R., HARDMAN, J.A., CRISP, P. et JOHNSON, A.G. (1979). - The influence of plant age on resistance of radish to cabbage root fly egg-laying. Ann. appl. Biol., 93: 125-131.
- ETASSE, C. (1977). - Sorghum and pearl millet. Food crops of the lowland tropics, Leakey et Wills Ed., Oxford Univ. Press: 27-39.
- FELJEN, H.R. et SCULTEN, G.G.M. (1981). - Egg parasitoids (Hymenoptera Trichogrammatidae) of Diopsis macrophthalma (Diptera Diopsidae) in Malawi. Netherlands J. Zool., 31: 381-417.
- FINCH, S. et SKINNER, G. (1976). - The effect of plant density on populations of the cabbage rootfly (Erioischia brassicae (Bouché)) and the cabbage stem weevil (Ceutorhynchus quadridens (Panz.) on cauliflowers. Bull. ent. Res., 66: 113-123.
- FRANQUIN, P. et COCHEME, J. (1967). - An agroclimatology survey of a semi-arid area in Africa south of the Sahara. WMO 210, TP 110, Genève.
- GAHUKAR, R.T. (1979). - Etat actuel de l'incidence et de la lutte des insectes ravageurs du sorgho au Sénégal. Proc. Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical, Marseille: 543-548.
- GEIER, P.W. (1963). - The life history of the codling moth Cydia pomonella (L.) (Lepidoptera: Tortricidae), in the Australian Capital Territory. Aust. J. Zool., 11: 323-367.
- FERRAR, P. (1977). - Parasitism of other adult Diptera by Tachinidae in Australia. J. Austr. ent. Soc., 16: 397-401.

- GRANADOS, R.G., GRANADOS, R. et JAMORNAMAN, R.S. (1972). - Effect of sorghum shootfly, Atherigona varia soccata Rondani infestation levels on sorghum yield in Thailand. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Dehli: 107-111.
- GRIFFITHS, J.F. (1972). - Climate. East Africa: its peoples and resources, W.T.W. Morgan Ed., Oxford Univ. Press, Nairobi: 107-118.
- HASSELL, M.P. (1966). - Evaluation of parasite or predator responses. J. anim. Ecol., 35: 65-75.
- HAYES, J.L. (1981). - The population ecology of a natural population of the Pierid butterfly Colias alexandra. Oecologia (Berl.), 49: 188-200.
- HENNIG, W. (1961). - Muscidae. Fliegen palaearkt. Reg., 63b: 481-528.
- HOXIE, R.P., WELLSO, S.G. et WEBSTER, J.A. (1975). - Cereal leaf beetle response to wheat trichome length and density. Environ. Entomol., 4: 365-370.
- HUGHES, R.D. (1963). - Population dynamics of the cabbage aphid, Brevicoryne brassicae (L.). J. anim. Ecol., 32: 393-424.
- JACKSON, C.H.N. (1937). - Some new methods in the study of Glossina morsitans. Proc. Zool. Soc. London, 1936: 811-896.
- JANARDHANARAO, P., PRASADARAO, G.P., JAGANMOHANRAO, S. et SUBBARAYUDU, V.C. (1971). - Optimum time of sowing of CSH-1 jonna in Nellore district (Andhra Pradesh). Andhra agric. J., 18: 40-41.
- JONES, M.P. et HEMING, B.S. (1979). - Effects of temperature and relative humidity on embryogenesis in eggs of Mamestra configurata (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). Quaest. Entomol., 15: 257-294.
- JOTWANI, M.G., MARWAHA, K.K., SRIVASTAVA, K.M. et YOUNG, W.R. (1970). - Seasonal incidence of shootfly (Atherigona varia soccata Rond.) in jowar hybrids at Dehli. Indian J. Entomol., 32: 7-15.
- KEASTER, A.J. et HARRENDORF, K. (1965). - Laboratory rearing of the southwestern corn borer, Zeadiatraea grandiosella, on a wheat germ medium. J. econ. Ent., 58: 923-924.
- KUNDU, G.G. et PREM KISHORE (1972). - New host record of Atherigona nagvii Steyskal (Anthomyiidae: Diptera) from India, together with new record of its three hymenopterous parasites. Indian J. Entomol., 34: 80-81.
- KUNDU, G.G., PREM KISHORE et JOTWANI, M.G. (1971). - New records of parasites of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rondani. Invest. Pests Sorghum Millets, 1965-1970. Ind. agric. Res. Inst., New Dehli: 145-146.
- LA CROIX, E.A.S. (1967). - Maize stalk borers in the coast province of Kenya. E. Afr. Agric. For. J., 33: 49-54.
- LE BERRE, J.R. et ROTH, M. (1969). - Les méthodes de piégeage des invertébrés. B- Les pièges à eau. L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres, Lamotte M. et Bourlière F. Ed., Masson et Cie, Paris: 65-78.
- LOGAN, P.A. (1980). - Spatial distribution of cereal leaf beetle (Oulema melanoplus (L.)) eggs and larvae and treatment of count data. Environ. Entomol., 9: 186-189.

- MAELZER, D.A. (1977). - The biology and main causes of changes in numbers of the rose aphid, Macrosiphum rosae (L.), on cultivated roses in South Australia. Aust. J. Zool., 25: 269-284.
- MAITI, R.K., BIDDINGER, F.R., SESHU REDDY, K.V., GIBSON, P. et DAVIES, J.C. (1980). - Nature and occurrence of trichomes in sorghum lines with resistance to the sorghum shootfly. Progr. Rep., ICRISAT, India: 40 p.
- MANLY, B.F.J. (1976). - Extensions to Kiritani and Nakasuji's method for analysing insect stage-frequency data. Res. Popul. Ecol., 17: 191-199.
- MEKSONGSEE, B., CHAWANAPONG, M., SANGKASUWAN, U. et POONYATHAWORN, P. (1981). - The biology and control of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rondani, in Thailand. Insect Sci. Application, 2: 111-116.
- MEKSONGSEE, B., KONKANJANA, A., SANGKASUWAN, U. et YOUNG, W.R. (1978). - Longevity and oviposition of sorghum shootfly adults on different diets. Ann. ent. Soc. Am., 71: 852-853.
- MILLER, R.S. (1967). - Pattern and process in competition. Adv. Ecol. Res., 4: 1-74.
- MYERS, J.H., MONRO, J. et MURRAY, N. (1981). - Egg clumping, host plant selection and population regulation in Cactoblastis cactorum (Lepidoptera). Oecologia (Berl.), 51: 7-13.
- NYE, I.W.B. (1960). - The insect pests of graminaceous crops of East Africa. Col. Res. Stud., vol. 31, HMSO, London.
- ODHIAMBO, T.R. (1981). - Foreword. Insect Sci. Application, 2: 1-2.
- OGWARO, K. (1978). - Ovipositional behaviour and host plant preference of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rond. (Diptera: Anthomyiidae). Ent. exp. & appl., 23: 189-199.
- OGWARO, K. (1979). - Seasonal activity of the sorghum shootfly Atherigona soccata (Diptera: Anthomyiidae). Ent. exp. & appl., 26: 74-79.
- OJANY, F.F. et OGENDO, R.B. (1982). - Kenya, a study in physical and human geography. Longman Kenya, Nairobi: 228 p.
- PHAFF, H.J., MILLER, M.W. et MRAK, E.M. (1966). - The life of yeasts. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- PIMENTEL, D. (1961). - The influence of plant spatial patterns on insect populations. Ann. ent. Soc. Am., 54: 61-69.
- PONNAIYA, B.W.X. (1951). - Studies in the genus Sorghum: II- The cause of resistance in sorghum to the insect pest Atherigona indica Mall. Madras Univ. J., 21: 203-217.
- PONT, A.C. (1972). - The oriental species of Atherigona Rondani. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Dehli: 27-104.
- PREM CHAND, SINHA, M.P. et KUMAR, A. (1979). - Nitrogen fertilizer reduces shootfly incidence in sorghum. Sci. Cult., 45: 61-62.
- PURSEGLOVE, J.W. (1975). - Tropical crops. Monocotyledons. Longman, London.
- RAI, S., JOTWANI, M.G. et JHA, D. (1978). - Estimation of losses at different levels of shootfly infestation in sorghum. Indian J. Ent., 40: 254-260.
- RAINA, A.K. (1981). - Movement, feeding behaviour and growth of

- larvae of the sorghum shootfly, Atherigona soccata. Insect Sci. Application, 2: 77-81.
- RAINA, A.K. (1982). - Daily rhythms in the sorghum shootfly, Atherigona soccata: oviposition, egg-hatch and adult eclosion. Physiol. Ent., 7: 65-70.
- RAINA, A.K., THINDWA, H.Z., OTHIENO, S.M. et CORKHILL, R.T. (1981). - Resistance in sorghum to the sorghum shootfly: larval development and adult longevity and fecundity on selected cultivars. Insect Sci. Application, 2: 99-103.
- RAUSCHER, M.D. (1979). - Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. Ecology, 60: 503-511.
- RAWAT, R.R. et SAHU, H.R. (1970). - Chemical control of the wheat stem-fly, Atherigona bituberculata Malloch (Muscidae: Diptera), by seed-furrow application of granular insecticides. Indian J. agric Sci., 40: 997-1000.
- REYNOLDS, T.B. et BELLAMY, L.S. (1970). - The establishment of interspecific competition in field populations, with an example of competition in action between Polycelis nigra (Mull.) and P. tenuis (Ijima) (Turbellaria, Tricladida). Proc. Adv. Study Inst. Dynam. Numbers Popul., Oosterbeck: 282-297.
- RISBEC, J. (1950). - La faune entomologique des cultures au Sénégal et au Soudan français. Trav. Lab. Ent. Secteur soudanais Rech. Agron., Gouv. gén. A.O.F., Dakar: 51-138.
- RITCHIE, A.H. (1927). - Entomological report, 1925-26. Tanganyika Terr. Rep. Dev. Agric.: 33-36.
- ROHWER, S.A. (1921). - Descriptions of new Chalcidoid flies from Coimbatore, South India. Ann. Mag. nat. Hist., 7: 123-135.
- RONDANI, C. (1856). - Dipterologiae Italicae Prodromus, 1: 1-97.
- ROOME, R.E. (1980). - Dispersal of newly hatched Chilo partellus (Swinhoe) larvae from sorghum cultivars. Z. ang. Ent., 90: 174-180.
- ROYAMA, T. (1977). - Population persistence and density dependence. Ecol. Monogr., 47: 1-35.
- RYAN, M.F. (1974). - The spatial distribution of the wheat-bulb fly, Leptohylemyia coarctata (Fall.) (Diptera Anthomyiidae). Res. Popul. Ecol., 16: 127-131.
- SCHULTEN, G.G.M. et FEIJEN, H.R. (1978). - Two new species of Trichogramma (Hymenoptera; Trichogrammatidae) from Malawi, egg parasitoids of Diopsis macrophthalma Dalman (Diptera; Diopsidae). Ent. Bericht., 38: 25-29.
- SESHU REDDY, K.V. et DAVIES, J.C. (1978). - A predacious mite on the eggs of sorghum shootfly Atherigona soccata (Diptera: Muscidae) at Hyderabad. Acarology Newsletter, 6: 9.
- SESHU REDDY, K.V. et DAVIES, J.C. (1979). - Pests of sorghum and pearl millet, and their parasites and predators, recorded at ICRISAT centre, India, upto August 1979. Depart. Progr. Rep. 2, Cereals Entomol., ICRISAT, India: 23 p.
- SHIE SHIANG LIN, FAN ZI DE et SU ZHOU HUA (1981). - Studies on the sorghum shootfly in China. Insect Sci. Application, 2: 39-47.
- SHOEIB, A.M. et HOSNY, M.M. (1972). - Effect of certain irrigation frequencies on the populations of Thrips attacking cotton seedlings in Egypt. Bull. Soc. ent. Egypte, 56: 171-175.

- SILVERMAN, J. et RUST, M.K. (1983). - Some abiotic factors affecting the survival of the cat flea, Ctenocephalides felis (Siphonaptera: Pulicidae). Environ. Entomol., 12: 490-495.
- SINGH, S.P. et JOTWANI, M.G. (1980a). - Mechanisms of resistance in sorghum to shootfly. II- Antibiosis. Indian J. Ent., 42: 353-360.
- SINGH, S.P. et JOTWANI, M.G. (1980b). - Mechanisms of resistance in sorghum to shootfly. III - Biochemical bases of resistance. Indian J. Entomol., 42: 551-566.
- SINGH, P., UNNITHAN, G.C. et DELOBEL, A. (1983). - An artificial diet for sorghum shootfly larvae. Ent. exp. & appl., 33: 122-124.
- SHRI RAM, HANDA, D.P. et GUPTA, M.P. (1976). - Effects of planting dates of fodder sorghum on the incidence of shootfly, Atherigona soccata Rond. Indian J. Entomol., 38: 290-293.
- SLOSSER, J.E. et WATSON, T.F. (1972). - Relationship between percent bollworm infestation and mean number of pink bollworm larvae per boll. J. econ. Ent., 65: 1493-1495.
- SMITH, J. (1976). - Influence of crop background on aphids and other phytophagous insects on Brussels sprouts. Ann. appl. Biol., 83: 1-13.
- SMITH, R.H. (1973). - The analysis of intra-generation change in animal populations. J. anim. Ecol., 42: 611-622.
- SOLOMON, M.E. (1964). - Analysis of processes involved in the natural control of insects. Adv. Ecol. Res., 2: 1-58.
- SOTO, P.E. (1972). - Mass rearing of the sorghum shootfly and screening for host-plant resistance under greenhouse conditions. Control of the sorghum shootfly, Jotwani et Young Ed., Oxford & IBH Publ. House Co., New Delhi: 137-148.
- SOTO, P.E. (1974). - Ovipositional preference and antibiosis in relation to a sorghum shootfly. J. econ. Ent., 67: 265-267.
- SOTO, P.E. et LAXMINARAYANA, K. (1971). - A method for rearing the sorghum shootfly. J. econ. Ent., 64: 553-554.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1966). - Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman & Hall, London.
- SRIVASTAVA, A.S. et SINGH, Y.P. (1973). - Zur Entwicklung und Lebensweise der Sorghum-Schösslingsfliege, Atherigona varia soccata Rond. (Diptera, Anthomyiidae) in Indien. Anz. Schädlingk., 46: 168-169.
- STARKS, K.J. (1970). - Increasing infestations of the sorghum shootfly in experimental plots. J. econ. Ent., 63: 1715-1716.
- STRAUSS, S.Y. (1978). - Colias larvae and their leguminous food plants. Undergrad. Hon. Thesis, Harvard Univ.
- SUKHANI, T.R. et JOTWANI, M.G. (1979). - A simple artificial diet for mass-rearing of the sorghum shootfly, Atherigona soccata (Rondani). Bull. Entomol., 20: 61-66.
- SUKHANI, T.R. et JOTWANI, M.G. (1980). - Ovipositional preference and damage of sorghum shootfly on different stages of tillers of ratoon crop. Indian J. Ent., 42: 488-493.
- SWAINE, G. et WYATT, C.A. (1954). - Observations on the sorghum shootfly. E. Afr. agric. J., 20: 45-48.

- TAKSDAL, G. et BALIDDAWA, C.W. (1975). - Studies on the biology of sorghum shootflies, Atherigona spp. (Muscidae: Diptera) and shootfly sorghum host plant relationship. Z. ang. Ent., 79: 239-249.
- TALEY, Y.M. et THAKARE, K.R. (1979). - Biology of seven new hymenopterous parasitoids of Atherigona soccata Rondani. Indian J. agric. Sci., 49: 344-354.
- TROUVELOT, B. et GRISON, P. (1935). - Variations de fécondité de fécondité de Leptinotarsa decemlineata Say avec les Solanum tubifères consommés par l'insecte. C.R. hebd. Acad. Sci., Paris, 201: 1053-1055.
- TSITSIPIS, J.A. et ABATZIS, C. (1980). - Relative humidity effects, at 20°C, on the eggs of the olive fruit fly, Dacus oleae (Diptera: Tephritidae), reared on artificial diet. Ent. exp. & appl., 28: 92-99.
- UNNITHAN, G.C. (1981). - Aspects of sorghum shootfly reproduction. Insect Sci. Application, 2: 87-92.
- UNNITHAN, G.C. et DELOBEL, A. (1983). - Influence of temperature on reproduction in the sorghum shootfly Atherigona soccata Rondani (Diptera: Muscidae). Bull. ent. Res. (sous presse).
- UNNITHAN, G.C., DELOBEL, A. et RAINA, A.K. (1984). - Off-season survival and seasonal carry-over of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rondani (Diptera, Muscidae). Trop. Pest Management (sous presse).
- UNNITHAN, G.C. et MATHENGE, D.N. (1983). - Influence of honeydew and artificial adult diets on longevity, fecundity and fertility of the sorghum shootfly, Atherigona soccata Rond. (Dipt., Muscidae). Z. ang. Ent., 95: 102-108.
- VAN EMDEN, F.I. (1940). - Muscidae: B - Coenosinae. Ruwenzori Exp. 1934-35. Vol. II (4). Brit. Mus. (Nat. Hist), London.
- VARLEY, G.C. et GRADWELL, G.R. (1960). - Key factors in population studies. J. anim. Ecol., 29: 399-401.
- VENTURI, F. (1940). - Contributi alla conoscenza dell'entomofauna delle graminee. Redia, 26: 27-70.
- WALTER, H. et LIETH, H. (1960). - Klimadiagramm Weltatlas. Iena.
- WELLSO, S.G. et HOXIE, R.P. (1982). - The influence of environment on the expression of trichomes in wheat. Crop Sci., 22: 879-886.
- WILLIAMS, L.B., THAKARE, R.B. et WADA HALILU (1980). Sorghum. Benchmark survey of three crops in Nigeria, Knipscheer, Menz et Khach Ed., IITA, Ibadan, Nigeria: 47-68.
- WILSON, L.T. et ROOM, P.M. (1983). - Clumping patterns of fruit and arthropods in cotton, with implications for binomial sampling. Environ. Entomol., 12: 50-54.
- WOOD, T.G. (1965). - Field observations on flight and oviposition of codling moth (Carpocapsa pomonella (L.)) and mortality of eggs and first instar larvae in an integrated control orchard. N.-Z. J. agric. Res., 8: 1043-1059.
- WOODHEAD, S. et BERNAYS, E.A. (1978). - The chemical basis of resistance of Sorghum bicolor to attack by Locusta migratoria. Ent. exp. & appl., 24: 123-144.
- YAMAMOTO, R.T., JENKINS, R.Y. et McCLUSKY, R.K. (1969). - Factors determining the selection of plants for oviposition by the tobacco hornworm, Manduca sexta. Ent. exp. & appl., 12: 504-508.

YOUNG, W.R. et TEETES, G.L. (1977). - Sorghum entomology. Ann. Rev. Ent., 22: 193-218.

ANNEXE

TABLES DE VIE POUR LA MOUCHE DU SORGHO (NOMBRE D'INDIVIDUS POUR 200 POUSSÉS DE SORGHO) A LA STATION DE M'BITA POINT, 1979-80.

Table 1. Aout 1979.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	731	Prédation Stérilité	75	10,3	10,3
Larve néonate	656	Compétition Dessication	489	75,5	77,2
Larve établie	167	<u>T. nyemitawus</u>	2	1,2	77,4
Fin de 3ème stade	165	? Pathogènes	14	8,5	79,3
Pupe	151	Défaut d'émergence Pathogènes	131	86,8	98,6
Adulte	20				
(Fécondité potentielle: 2100)					

Table 2. Septembre 1979.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	330	Prédation Stérilité Dessication	31	9,4	9,4
Larve néonate	299	Compétition Dessication	212	70,9	73,6
Larve établie	87	<u>T. nyemitawus</u>	7	8,0	75,8
Fin de 3ème stade	80	? Pathogènes	3	3,8	76,7
Pupe	77	Défaut d'émergence Pathogènes	71	92,2	98,2
Adulte	6				
(Fécondité potentielle: 630)					

Table 3. Octobre 1979.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	90	Prédation Stérilité	15	16,7	16,7
Larve néonate	75	Compétition	38	50,7	58,9
Larve établie	37	<u>T. nyemitawus</u>	1	2,7	60,0
Fin de 3ème stade	36				
Pupe	36	Défaut d'émergence Pathogènes	33	91,7	96,7
Adultes	3				
(Fécondité potentielle: 315)					

Table 4. Novembre 1979.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	130	Prédation	22	16,9	16,9
Larve néonate	108	Compétition	15	13,9	28,5
Larve établie	93				
Fin de 3ème stade	93				
Pupe	93	Défaut d'émergence Pathogènes	83	89,2	92,3
Adulte	10				
(Fécondité potentielle: 1050)					

Table 5. Janvier 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	99	Prédation Dessication	3	3,0	3,0
Larve néonate	96	Compétition	28	29,2	31,3
Larve établie	68	<u>T. nyemitawus</u>	5	7,4	36,4
Fin de 3ème stade	63				
Pupe	63	Défaut d'émergence	45	71,4	81,8
Adulte	18				
(Fécondité potentielle: 1890)					

Table 6. Février 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	84	Prédation Dessiccation	35	41,7	41,7
Larve néonate	49	Compétition	3	6,1	45,2
Larve établie	46				
Fin de 3ème stade	46				
Pupe	46	Défaut d'émergence	35	70,1	86,9
Adulte	11				
(Fécondité potentielle: 1155)					

Table 7. Avril 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	222	Prédation Stérilité	71	32,0	32,0
Larve néonate	151	Compétition	65	43,0	61,3
Larve établie	86	<u>F. nyemitawus</u> Indéterminé		4,4 <u>11,9</u>	
		Total	14	16,3	67,6
Fin de 3ème stade	72	? Pathogènes	3	4,2	68,9
Pupe	69	Défaut d'émergence	9	13,0	73,0
Adulte	60				
(Fécondité potentielle: 6300)					

Table 8. Mai 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	148	Prédation	5	3,4	3,4
Larve néonate	143	Compétition	1	0,7	4,1
Larve établie	142	<u>T. nyemitawus</u> Indéterminé		4,2 <u>10,0</u>	
		Total	23	16,2	19,6
Fin de 3ème stade	119	? Pathogènes	6	5,0	23,6
Pupe	113	Défaut d'émergence	34	30,1	46,6
Adulte	79				
(Fécondité potentielle: 8295)					

Table 9. Juin 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	1083	Prédation Dessiccation	141	13,0	13,0
Larve néonate	942	Compétition	860	91,3	92,4
Larve établie	82	<u>T. nyemitawus</u> Indéterminé		0,2 <u>5,9</u>	
		Total	5	6,1	92,5
Fin de 3ème stade	77	? Pathogènes	1	1,3	92,9
Pupe	76	Défaut d'émergence	13	17,1	94,2
Adulte	63				
(Fécondité potentielle: 6615)					

Table 10. Juillet 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	1120	Prédation Dessiccation	290	25,9	25,9
Larve néonate	830	Compétition	786	94,7	96,1
Larve établie	44	<u>T. nyemitawus</u> Indéterminé		0,3 <u>6,5</u>	
		Total	3	6,8	96,3
Fin de 3ème stade	41	? Pathogènes	1	2,4	96,4
Pupe	40	Défaut d'émergence	4	10,0	96,8
Adulte	36				
(Fécondité potentielle: 3730)					

Table 11. Aout 1980.

x	l_x	Facteurs de mortalité	d_x	$100q_x$	S_x
Oeuf	766	Prédation	174	22,7	22,7
Larve néonate	592	Compétition	544	91,9	93,7
Larve établie	48	<u>T. nyemitawus</u> Indéterminé		0,8 <u>3,4</u>	
		Total	2	4,2	94,0
Fin de 3ème stade	46	? Pathogènes	2	4,3	94,3
Pupe	44	Défaut d'émergence	26	59,1	97,9
Adulte	18				
(Fécondité potentielle: 1890)					

DELOBEL Alex

ÉTUDE DES FACTEURS DÉTERMINANT L'ABONDANCE DES POPULATIONS DE LA
MOUCHE DU SORGHO, *ATHERIGONA SOCCATA* RONDANI (DIPTERES MUSCIDAE).

RÉSUMÉ

Cette thèse présente le bilan de recherches concernant l'écophysiologie de la mouche du sorgho (*Atherigona soccata*) et l'écologie de ses populations au Kenya.

L'effet de la température et de l'eau sur la survie, la vitesse de développement, la fécondité et la longévité de l'insecte a été étudié au laboratoire.

Le principal facteur responsable des fluctuations de populations dans la nature est la compétition intraspécifique entre larves néonates ; son intensité dépend dans une large mesure de la quantité d'eau dont disposent le ravageur et sa plante hôte. Le rôle du facteur hydrique (humidité du sol, orages, rosée, humidité de l'air) est considéré comme fondamental pour chacun des stades de développement. L'importance d'autres facteurs, biotiques ou abiotiques, dont l'action dépend ou non de la densité de l'insecte, est discutée.

En conclusion sont proposées un certain nombre de mesures de contrôle pouvant s'insérer dans un programme de lutte intégrée.

MOTS CLÉS

Atherigona soccata, sorgho, populations, écologie.

