

Caractéristiques des générations successives de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens, Tetranychidae) pendant la saison cotonnière, dans le sud-ouest de Madagascar

J. GUTIERREZ

Laboratoire d'Entomologie
Mission ORSTOM à Tananarive,
B.P. 434, Tananarive, Madagascar.

RÉSUMÉ

A l'aide d'une technique d'élevage reproduisant de très près les conditions naturelles, treize générations successives de *T. neocaledonicus* ont été élevées sur cotonnier pendant la période de végétation de cette culture en 1971-1972.

Les tables de vie complètes de onze générations ont été dressées. L'évolution des caractéristiques de ces générations en fonction des éléments du macroclimat est discutée. Le potentiel net de reproduction (R_0) atteint sa valeur la plus faible lorsque la température moyenne est la plus élevée. Une bonne indication des époques les plus favorables aux pullulations est fournie par les variations du taux intrinsèque d'accroissement de la population (r_m). En année « normale », deux périodes paraissent susceptibles de convenir à l'accroissement des populations : début janvier et mars-avril.

ABSTRACT

Characteristics of successive generations of *Tetranychus neocaledonicus* André (Acarina : Tetranychidae) during the growing season of cotton in the South-West of Madagascar.

Using rearing devices under near natural conditions, thirteen successive generations of *T. neocaledonicus* have been bred on cotton leaves during the growing season of this crop in 1971-1972.

The life tables of eleven generations have been constructed. The evolution of the characteristics of these generations is discussed as a function of the macroclimatic conditions. The reproduction rate (R_0) is the lowest when the mean temperature reaches its maximum. The variations in the intrinsic rate of increase (r_m) give a good indication of the most favourable periods for outbreaks. During a « normal » year, two moments seem suitable for an increase of populations : the beginning of January and March-April.

INTRODUCTION

Tetranychus neocaledonicus André est l'espèce de Tetranychidae la plus répandue à Madagascar et celle qui semble avoir la plus grande importance économique. Les dégâts en région aride apparaissent chaque année sur cotonnier, manioc, pois du Cap, arachide, cultures potagères. Le cotonnier est particulièrement sensible aux attaques et les pullulations sont d'autant plus importantes que cette culture est l'objet de nombreux traitements insecticides, cause de déséquilibres biologiques.

Dans la région de Tuléar et dans les basses vallées alluvionnaires du Sud-Ouest, les cultures sont irriguées ; les fleuves amènent en saison des pluies (novembre à mai), des quantités d'eau suffisantes pour permettre l'irrigation.

Dans le cas du cotonnier, les semis ont lieu vers la mi-novembre, la récolte commence en mai et se prolonge jusqu'en juillet ; dès la fin du ramassage, les plants sont détruits.

Le cycle de *T. neocaledonicus* se poursuit sans interruption toute l'année. Les acariens très polyphages passent la saison sèche sur des plantes refuges : adventices, repousses, arbustes appartenant surtout aux familles des malvacées, des légumineuses, des convolvulacées, des cucurbitacées, des euphorbiacées.

En mai et juin 1965, nous avions entrepris, à la station IRCT de Tuléar, l'étude d'une génération de *T. neocaledonicus* sur cotonnier et nous avons déterminé la durée des différents stades de développement, ainsi que la longévité et la fécondité des femelles (GUTIERREZ, 1967). À la suite de ce travail préliminaire, il nous a paru intéressant d'étudier, non pas une génération, mais toutes les générations possibles au cours d'une saison cotonnière.

L'étude de l'évolution des caractéristiques de chaque génération, en fonction des modifications des éléments du macroclimat, doit permettre d'obtenir des informations sur la dynamique des populations d'acariens et sur un plan plus pratique, de délimiter, dans une certaine mesure, les périodes les plus favorables aux pullulations.

Il aurait été séduisant d'étudier ce problème en plein champ, mais nous nous sommes rapidement rendu compte que trop de facteurs intervenaient et

que, en particulier, du fait de la pression exercée par les ravageurs, aucune culture de cotonnier n'était possible sans l'application de nombreux traitements insecticides.

En admettant que l'on puisse isoler quelques plants dans des cages appropriées, l'observation et le comptage précis des tétranyques, des pontes et des différents stades de développement auraient été extrêmement malaisés. En cours de saison, les éléments du macroclimat interviennent directement sur la physiologie de l'acarien, mais d'autres facteurs jouent, tels que la modification de l'état physiologique du cotonnier ou le changement des conditions microclimatiques résultant de l'évolution du feuillage.

De façon à sérier les problèmes, nous avons adopté une technique d'élevage éliminant l'influence de ces facteurs secondaires. Nous avons essayé de reproduire le plus fidèlement possible les conditions naturelles, en

utilisant cependant en permanence de jeunes feuilles détachées, ou de jeunes plants. Enfin, nous avons éliminé l'action mécanique de la pluie, celle-ci n'intervenant plus que pour modifier l'hygrométrie ambiante.

1. CONDITIONS MÉTÉOROLOGIQUES DE LA CAMPAGNE 1971-1972

La figure 1 fournit l'évolution de la température moyenne mensuelle pendant la saison cotonnière étudiée et pendant les quatre mois qui l'ont précédée. Nous avons comparé ces températures aux températures moyennes mensuelles correspondantes de la période 1938-1970. Précisons qu'il s'agit de moyennes mensuelles obtenues à partir des températures moyennes quotidiennes : maximum + minimum / 2.

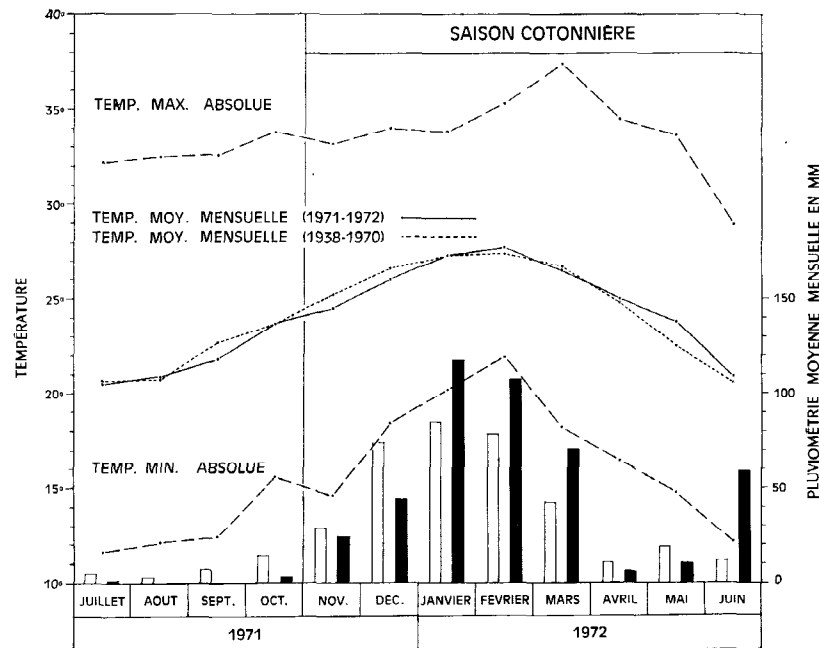


Fig. 1. — Evolution de la température moyenne mensuelle de Tuléar-aérodrome (maximum + minimum / 2) pendant la saison cotonnière 1971-1972 et pendant les quatre mois qui l'ont précédée, ainsi que les températures extrêmes atteintes pendant chaque mois de cette période. La pluviométrie est indiquée à l'aide de rectangles noirs, elle est comparée à la pluviométrie moyenne mensuelle au cours des années 1938-1970, figurée par des rectangles clairs

A titre indicatif, nous avons mentionné les températures mensuelles extrêmes pendant cette saison : minimums et maximums absolus mensuels.

La pluviométrie moyenne mensuelle mesurée en millimètres est indiquée à l'aide de rectangles noirs, et elle est comparée chaque mois à la pluviométrie moyenne mensuelle au cours des années 1938-1970, figurée par des rectangles clairs.

Nous nous sommes posé la question de savoir si du point de vue température et pluviométrie, les conditions en 1971-1972 étaient comparables à celles d'une année moyenne ou si, au contraire, l'année était exceptionnelle.

De novembre 1971 à juin 1972 : la moyenne des moyennes mensuelles a été de 25,2 °C, comme celle des moyennes mensuelles de la période 1938-1970. La

pluviométrie totale au cours de ces huit mois a été de 440,1 mm, alors que la moyenne correspondante des années 1938-1970 n'est que de 351,1 mm. Pour obtenir davantage de précision, les deux séries de températures ont été comparées par la méthode des couples ; la valeur de t obtenue (0,27) permet de dire qu'elles ne diffèrent pas significativement au seuil de 5%. Un test de χ^2 complémentaire comparant la distribution des températures observées à la distribution théorique (période 1938-1970), donne une valeur de 0,11, si bien que l'on peut affirmer que les deux distributions ne diffèrent pas significativement au seuil de 1%.

Des rapprochements basés sur les mêmes principes ont été établis pour la pluviométrie. Par la méthode des couples, nous obtenons une valeur de t de 1,18 et par conséquent, la pluviométrie de la période étudiée n'est pas significativement différente de pluviométrie « normale » au seuil de 5%. Par contre, un test de χ^2 comparant les distributions des pluviométries mensuelles, donne une valeur très supérieure à 14 ; la distribution dans le temps des deux séries de pluviométrie est donc différente.

En d'autres termes, au cours de la période étudiée : la température moyenne mensuelle correspond à la température moyenne mensuelle « normale », en valeur et en répartition dans le temps. Pour la pluviométrie, les deux moyennes sont comparables, mais la répartition des pluies au cours des huit mois considérés a été différente de celle que l'on peut établir à partir de la moyenne des années 1938-1970.

2. CONDITIONS GÉNÉRALES DES ESSAIS

— Matériel : nous avons utilisé une souche récoltée sur des plants de cotonnier traités, sur la station IRCT de Tuléar.

— Techniques : deux techniques d'élevage déjà décrites (GUTIERREZ, 1967), ont été employées :

— élevage sur jeune feuille détachée, dans des logettes en plexiglas, pour la détermination de la durée des différents stades de développement.

— élevage sur feuille isolée sur jeune plant de cotonnier, pour l'étude de la longévité et de la fécondité des femelles.

Les plaques en plexiglas, protégées par une moustiquaire sont disposées dans un abri où l'on enregistre la température et l'hygrométrie.

Les jeunes plants sont cultivés dans des pots en matière plastique, disposés en plein air sur caillebotis et protégés par un cadre portant une toile moustiquaire à mailles fines et laissant passer la lumière de façon satisfaisante. Le cadre est recouvert d'une bâche en matière plastique formant toit, en cas de forte pluie, de façon à mettre les pots à l'abri de l'action mécanique de la pluie. Les feuilles isolées, sur la face inférieure desquelles vivent les tétranyques étudiés, sont à environ 50 cm au-dessus du sol. D'après les

travaux de FYE et BONHAM (1969), la corrélation entre la température à la face inférieure des feuilles de cotonnier (y) et la température de l'air sous abri (x) est hautement significative. On peut estimer la température à la face inférieure des feuilles par l'expression $y = 0,98x - 0,47$.

Nous avons fait une approximation n'entraînant pas une erreur importante, en considérant que les stades de développement et les adultes étaient élevés à la température enregistrée sous abri.

La technique d'élevage sur feuille isolée, bien qu'assez difficile à mettre en œuvre, paraît être plus naturelle ; nous avons établi (GUTIERREZ, 1967), qu'elle assurait une ponte très supérieure aux pontes obtenues par les méthodes d'élevage en logettes, dont différents modèles sont en général utilisés par les expérimentateurs.

À l'échelle de la femelle pondreuse, la feuille isolée assure une nourriture et un espace pratiquement illimités. L'élevage des stades de développement en logettes ouvertes, permet un contrôle fréquent et aisé, la surface offerte paraît suffisante pour la nourriture et les faibles déplacements des stades actifs, qui ne durent que trois ou quatre jours.

3. PRINCIPE DE L'ÉTUDE DE LA SUCCESSION DES GÉNÉRATIONS

Nous avons considéré que chaque génération avait une durée T , T étant la longueur moyenne d'une génération telle qu'elle est définie par l'expression mathématique :

$$T = \frac{\log_e R_0}{r_m}$$

où R_0 désigne le potentiel net de reproduction (« net reproduction rate ») et r_m le taux intrinsèque d'accroissement de la population (« intrinsic rate of increase ») (BIRCH, 1948).

T peut être également définie comme le temps moyen s'écoulant de la naissance des parents à la naissance de la descendance (« the mean time from birth of parents to birth of offspring » - ANDREWARTHA et BIRCH, 1954). Comme le signalent LAUGHLIN (1965) puis SOUTHWOOD (1971), cette valeur correspond à un concept qui n'a pas de signification biologique précise et la détermination exacte de T nécessite celle de R_0 et de r_m , par conséquent l'établissement d'une table de vie complète.

À l'aide de nos élevages, nous avons l'intention d'étudier de façon indépendante chaque génération. Si nous désignons par T_1 la durée de la première génération exprimée en jours, nous devons commencer l'élevage d'une ponte groupée marquant le début de la seconde génération, T_1 jours après le début de la première génération. Du fait du recouvrement des générations, la difficulté consistait donc à déterminer avec la meilleure approximation, la durée d'une génération en cours, de façon à décider du moment auquel devait commencer la génération suivante.

LAUGHLIN (1965) a créé le paramètre T_c qui, selon lui, constitue une très bonne approximation de T dans certaines conditions. C'est l'âge moyen des femelles à la naissance de la descendance (« *mean age of mothers in cohort at birth of female offspring* ») ou encore l'âge des femelles au moment où la moitié des œufs destinés à donner des femelles a été déposée (la moitié des œufs, en supposant la *sex ratio* constante tout au long de la ponte).

T_c à l'inverse de T , n'a qu'une définition biologique. A partir de T_c , LAUGHLIN a défini une valeur r_c ou capacité d'accroissement (« *capacity for increase* ») beaucoup plus simple à calculer que r_m :

$$r_c = \frac{\log_e R_0}{T_c}$$

T_c s'écarte de T lorsque R_0 s'accroît et lorsque le rapport période de ponte (n) sur âge des femelles à la fin de la période de ponte (ω) augmente.

Pour un R_0 de 100 et un rapport n/ω rectifié de 0,6, les graphiques établis par LAUGHLIN donnent une valeur de T_c supérieure à T de près de 15%. La rectification est opérée selon les recommandations de LAUGHLIN, elle consiste à négliger la période pendant laquelle est déposée la dernière fraction de la ponte (10/100), de façon à tenir compte de la forme de la courbe $l_x m_x$ en fonction du temps.

En nous basant sur les résultats que nous avons précédemment obtenus (GUTIERREZ, 1967 ; GUTIERREZ et CHAZEAU, 1972), pour une durée totale des stades de développement de huit à dix jours et en admettant que les femelles aient déposé la moitié de leurs œufs au bout de six à dix jours, nous pouvions obtenir des valeurs de T_c situées entre quatorze et dix-neuf jours, par conséquent nous pouvions compter sur une valeur de T voisine de quinze jours. Nous avons donc décidé d'espacer l'étude de nos générations de quinze jours, nous réservant la possibilité de modifier légèrement cet intervalle au cas où la durée des stades de développement augmenterait.

4. MÉTHODE

Pour chaque génération, nous avons opéré en deux temps. Nous avons étudié d'une part la durée moyenne des stades de développement, en élevant une ponte groupée, d'autre part la longévité (l_x) et la fécondité (n_x) des femelles, en prélevant dans un élevage auxiliaire, des larves destinées à donner des femelles, au stade R_2 , au moment où la moitié des larves élevées en logettes atteignent ce stade.

4.1. ETUDE DU POURCENTAGE D'ÉCLOSIONS ET DE LA DURÉE DES DIFFÉRENTS STADES DE DÉVELOPPEMENT

Nous avons pris pour chaque génération cinq jeux de plaques correspondant à trente logettes dans les-

quelles ont été déposées trois femelles prises dans la nature. Les femelles pondent pendant deux heures puis on les retire. Les œufs déposés sont détruits à l'exception d'un seul, on obtient ainsi trente œufs d'âge semblable, à raison d'un par logette.

Pendant les huit à seize jours que dure le développement, on examine les plaques et on effectue des notations toutes les six heures. Le pourcentage d'éclosions a été déterminé sur les trente œufs précédents, nombre qui a été porté à une centaine à l'aide d'autres œufs pondus groupés au même moment que les autres, sur trois jeux de plaques complémentaires.

4.2. ETUDE DE LA LONGÉVITÉ ET DE LA FÉCONDITÉ DES FEMELLES

Nous utilisons quinze plants en pots, au stade deux feuilles (deux feuilles cotylédonaire + deux feuilles) dont nous pinçons le bourgeon terminal. Les deux jeunes feuilles sont isolées par un anneau de glu et par conséquent, on dispose de trente feuilles sur chacune desquelles on dépose, à l'aide d'un pinceau, un mâle et une larve destinée à donner une femelle, prise au stade R_3 .

On effectue observations et notations à heure fixe toutes les vingt-quatre heures jusqu'à la fin de l'essai. Le jour de leur sortie, les jeunes femelles se nourrissent et s'accouplent. Les jours suivants on compte les pontes sous une loupe binoculaire et on détruit les œufs au fur et à mesure à l'aide d'une minutie. On évite de déranger les femelles pondueuses et en particulier on ne touche pas aux toiles qu'elles tissent. Les femelles fécondées, qui se déplacent peu, ainsi que l'avaient déjà signalé HUSSEY et PARR (1963) pour *Tetranychus urticae* Koch, se maintiennent en général de façon satisfaisante sur les feuilles isolées. Les mâles, beaucoup plus mobiles, sont remplacés lorsqu'on constate leur disparition. A chaque génération, quelques rares femelles ont pourtant accidentellement disparu dès les premiers jours de leur vie et ont été éliminées des calculs servant de base à l'établissement des tables de vie.

5. RÉSULTATS

5.1. CARACTÉRISTIQUES DES GÉNÉRATIONS

La durée des stades de développement de treize générations successives a été déterminée, mais nous n'avons étudié de façon complète que onze générations.

5.1.1. Durée des stades de développement

Le tableau I donne le pourcentage d'éclosions et la durée des différents stades de développement de treize générations. Le pourcentage d'éclosions varie de 88,9% à 98,8%. Quoique d'un niveau très élevé, il est

TABLEAU I

POURCENTAGE D'ÉCLOSION DES ŒUFS ET DURÉE, EN JOURS,
DES DIFFÉRENTS STADES DE DÉVELOPPEMENT DE CHAQUE GÉNÉRATION ÉTUDIÉE
(intervalle de confiance des moyennes à 5%)

	Génération													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
% d'œufs éclos	98,8	95,5	92,5	90,6	90,1	92,4	88,9	97,1	93,3	89,3	97,1	94,5	96,3	
Nombre de larves élevées	30	27	24	29	27	27	26	29	28	27	29	28	28	
Durée moyenne des différents stades de développement	ω	3,3	3,1	3,5	3,3	3,3	3,0	3,1	3,9	3,6	3,7	4,4	4,5	6,2
	L	1,0	1,4	1,2	0,7	1,1	1,1	1,1	1,1	0,9	0,9	1,0	1,5	1,9
	R ₁	0,7	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7	0,9	0,9	0,9	1,2
	P	0,8	1,1	0,7	0,8	0,8	0,7	0,7	0,6	0,7	0,7	0,8	1,0	1,5
	R ₂	0,7	0,7	0,6	0,6	0,7	0,7	0,6	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	1,3
	D	1,2	1,3	1,0	1,1	0,9	1,0	1,0	1,0	1,0	1,1	1,1	1,6	1,7
	R ₃	1,0	0,9	0,8	0,7	0,8	0,7	0,8	0,9	0,8	0,9	1,0	1,5	1,6
	Durée totale du développement $\pm t \cdot s_m$	8,7 \pm 0,3	9,3 \pm 0,5	8,6 \pm 0,2	8,0 \pm 0,2	8,4 \pm 0,3	8,0 \pm 0,2	7,9 \pm 0,2	8,9 \pm 0,2	8,4 \pm 0,1	8,9 \pm 0,3	9,9 \pm 0,1	11,7 \pm 0,2	15,4 \pm 0,2

souvent inférieur à celui qui a été obtenu en laboratoire à partir d'une souche pure et dans des conditions de température et d'hygrométrie voisines. Il est possible que l'abaissement de ce pourcentage, acquis à partir de pontes de femelles prélevées sur des parcelles non traitées, provienne d'incompatibilités partielles entre souches (GUTIERREZ et VAN ZON, 1973), ou encore de l'influence de traitements insecticides sur l'ascendance des femelles pondueuses. On peut considérer que le taux de survie des larves a été de 100%, dans la mesure où l'on ne tient pas compte de quelques individus englués accidentellement.

5.1.2. Autres caractéristiques

Ainsi que nous avons pu l'établir dans nos élevages préliminaires, et conformément aux observations effec-

tuées sur d'autres espèces (HELLE et OVERMEER, 1973), nous n'avons pas remarqué de modifications dans la *sex ratio*, d'une génération à l'autre. La proportion des femelles dans la population totale chez *T. neocaledonicus* de l'ordre de 75% : plus faible les deux premiers jours, elle finit par dépasser ce chiffre en fin de ponte (GUTIERREZ, *en préparation*). En supposant que la proportion des femelles dans la population totale soit de 75% pendant toute la période de ponte et pour toutes les générations, nous avons calculé le nombre d'œufs femelles par femelle (m_x) et nous avons obtenu les tables de vie complètes de onze générations.

Les valeurs de r_m ont été déterminées à partir des tables de vie par interpolation linéaire (WATSON, 1964 ; LAING, 1969 ; GUTIERREZ et CHAZEAU, 1972).

TABLEAU II
TABLE DE VIE DE LA 6^e GÉNÉRATION ET CALCUL DE LA VALEUR APPROCHÉE DE r_m
(nombre de femelles étudiées N = 29)

Age (en jours)	% de ♀ survivantes	Nombre d'œufs ♀ (par ♀ et par jour)	Valeurs provisoires de r_m		
			$r_m = 0,23$	$r_m = 0,24$	
x	l_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$l_x \cdot m_x \cdot e^{\delta - r_m \cdot x}$	$l_x \cdot m_x \cdot e^{\delta - r_m \cdot x}$
0-9	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
10	1,00	0,31	0,31	4,61	4,17
11	1,00	1,61	1,61	19,03	17,05
12	1,00	2,54	2,54	23,85	21,16
13	1,00	2,54	2,54	18,95	16,64
14	1,00	3,31	3,31	19,63	17,08
15	1,00	3,44	3,44	16,20	13,97
16	1,00	4,52	4,52	16,90	14,42
17	1,00	4,16	4,16	12,36	10,44
18	0,97	4,05	3,93	9,27	7,74
19	0,93	3,25	3,02	5,68	4,68
20	0,90	2,86	2,57	3,83	3,14
21	0,86	2,77	2,38	2,83	2,28
22	0,76	3,20	2,43	2,28	1,85
23	0,76	3,05	2,32	1,74	1,37
24	0,76	2,66	2,02	1,19	0,95
25	0,72	2,36	1,70	0,80	0,63
26	0,66	2,32	1,53	0,58	0,44
27	0,59	2,24	1,32	0,40	0,30
28	0,55	1,78	0,98	0,24	0,18
29	0,45	1,73	0,78	0,15	0,11
30	0,41	1,88	0,77	0,12	0,08
31	0,38	2,05	0,78	0,09	0,07
32	0,34	1,44	0,49	0,04	0,03
33	0,34	1,06	0,36	0,03	0,02
34	0,24	1,63	0,39	0,02	0,02
35	0,24	0,67	0,16	0,01	0,00
36	0,10	0,50	0,05	0,00	0,00
37	0,07	0,71	0,05		
38	0,07	0,00	0,00		
39	0,07	0,29	0,02		
40	0,00	0,00	0,00		
$\Sigma l_x \cdot m_x = R_0 = 50,48$			$\Sigma l_x \cdot m_x \cdot e^{\delta - r_m \cdot x} = 160,83$		$\Sigma l_x \cdot m_x \cdot e^{\delta - r_m \cdot x} = 138,82$

TABLEAU III

TABLE DE VIE DE LA 9^e GÉNÉRATION ET CALCUL DE LA VALEUR APPROCHÉE DE r_m
(nombre de femelles étudiées N = 29)

Age (en jours)	% de ♀ survivantes	Nombre d'œufs ♀ (par ♀ et par jour)	Valeurs provisoires de r_m		
			$r_m = 0,31$		$r_m = 0,30$
x	l_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$l_x \cdot m_x \cdot e^{7-r_m \cdot x}$	$l_x \cdot m_x \cdot e^{7-r_m \cdot x}$
0-9	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
10	1,00	2,23	2,23	110,16	121,76
11	1,00	6,18	6,18	223,90	249,98
12	1,00	7,19	7,19	191,11	215,41
13	1,00	8,09	8,09	157,67	179,60
14	1,00	7,81	7,81	111,68	128,40
15	1,00	8,09	8,09	84,86	98,54
16	1,00	6,29	6,29	48,37	56,80
17	1,00	7,73	7,73	43,60	51,71
18	1,00	6,44	6,44	26,66	31,88
19	0,97	6,30	6,11	18,51	22,42
20	0,93	6,43	5,98	13,34	16,27
21	0,93	5,42	5,04	8,22	10,13
22	0,86	5,33	4,58	5,50	6,82
23	0,83	5,48	4,55	4,00	5,05
24	0,76	5,51	4,19	2,68	3,44
25	0,76	5,17	3,93	1,85	2,40
26	0,69	5,29	3,65	1,28	1,64
27	0,62	4,84	3,00	0,75	0,99
28	0,62	3,29	2,04	0,39	0,51
29	0,55	3,05	1,68	0,24	0,30
30	0,55	2,31	1,27	0,13	0,18
31	0,48	2,52	1,21	0,08	0,12
32	0,41	2,22	0,91	0,05	0,06
33	0,34	2,50	0,85	0,03	0,05
34	0,28	1,96	0,55	0,02	0,02
35	0,21	1,62	0,34	0,01	0,01
36	0,14	1,64	0,23	0,00	0,00
37	0,10	2,30	0,23		
38	0,10	1,60	0,16		
39	0,07	0,71	0,05		
40	0,03	1,67	0,05		
41	0,03	1,67	0,05		
42	0,03	1,67	0,05		
43	0,03	0,00	0,00		
44	0,03	0,00	0,00		
45	0,00	0,00	0,00		
$\Sigma l_x \cdot m_x - R_0 = 110,75$			$\Sigma l_x \cdot m_x \cdot e^{7-r_m \cdot x} = 1\ 055,09$	$\Sigma l_x \cdot m_x \cdot e^{7-r_m \cdot x} = 1\ 204,49$	

TABLEAU IV
 CARACTÉRISTIQUES DES 11 GÉNÉRATIONS SUCCESSIVES DE *T. NEOCALEDONICUS* ÉTUDIÉES

Génération	Nombre de ♀ étudiées	Jours de survie de 50% des ♀	$\Sigma l_x \cdot n_x$	R_0	Nombre théorique de ♀	T_c	r_c	r_m	T	λ
1	29	19	100,4	75,3	1	18,7	0,231	0,254	17,0	1,29
2	28	20	77,0	57,8	75	18,3	0,222	0,245	16,0	1,28
3	28	22	78,8	59,1	4 350	17,6	0,232	0,251	16,3	1,29
4	30	24	75,9	57,0	260 000	16,0	0,253	0,269	15,0	1,31
5	28	23	55,7	41,8	15×10^6	16,4	0,228	0,244	15,3	1,28
6	29	20	67,3	50,5	61×10^7	18,0	0,218	0,236	16,6	1,27
7	28	20	117,9	88,4	31×10^8	16,9	0,265	0,295	15,2	1,34
8	28	21	136,1	102,1	27×10^{11}	17,9	0,258	0,280	16,5	1,32
9	29	22	147,7	110,8	28×10^{13}	17,4	0,271	0,307	15,3	1,36
10	27	21	140,3	105,2	31×10^{15}	19,9	0,234	0,264	17,6	1,30
11	28	22	137,0	102,8	33×10^{17}	19,9	0,232	0,255	18,2	1,29

Les tableaux II et III correspondent aux tables de vie des 6^e et 9^e générations, pour lesquelles r_m atteint ses valeurs extrêmes (0,236 pour la 6^e et 0,307 pour la 9^e génération).

Dans le tableau IV, ont été groupées toutes les caractéristiques des générations étudiées :

— La vie médiane des femelles ou nombre de jours de survie de 50% des femelles, qui varie de dix-neuf à vingt-quatre jours ;

— La ponte totale moyenne $\Sigma l_x n_x$, d'où l'on a déduit le potentiel net de reproduction R_0 , qui subit des variations importantes en cours de saison (41,8 à 110,8) ;

— Le nombre théorique de femelles de chaque génération, obtenu à partir des valeurs successives de R_0 ;

— T_c et r_c qui ont été calculés directement à partir des tables de vie, indépendamment de r_m ;

— r_m , dont la définition a été rappelée plus haut et T durée exacte d'une génération ;

— λ , taux fini d'accroissement de la population par femelle et par jour (« finite rate of natural increase » $\lambda = e^{rm}$).

5.1.3. Discussion

Les pontes totales moyennes et par conséquent R_0 , paraissent être particulièrement élevées chez cette espèce, surtout lorsqu'on les compare à celles qui ont été obtenues par d'autres chercheurs, pour *T. urticae* (WATSON, 1964 ; LAING, 1969) ou pour *Tetranychus*

desertorum Banks (NICKEL, 1960). Le nombre d'œufs pondus par femelle et par jour atteint 200 pour quelques femelles des 8^e, 9^e et 10^e générations, nous avons même noté une ponte de 246 œufs pour une femelle de la 10^e génération.

En fait, nous pensons que la différence observée avec les résultats des auteurs précédents provient de la technique d'élevage utilisée. Comme nous l'avons rappelé plus haut, l'élevage sur feuille isolée non détachée, entraîne une augmentation des pontes de près de 50% par rapport aux élevages en logettes, or toutes les études précises sur *T. urticae* ou sur *T. desertorum* ont été réalisées en utilisant divers types de logettes.

Ces très fortes pontes ont une incidence directe sur le nombre théorique des femelles à chaque génération. Partant d'une femelle, le 24 novembre, en supposant que pour cette femelle et tous ses descendants l'espace et la nourriture soient illimités, nous obtiendrons 33×10^{17} femelles le 11 mai. Si l'on assimile le poids de chaque femelle à celui d'une gouttelette d'eau de 270 μ de diamètre, on peut estimer que 1 000 femelles pèsent 10 mg et que 33×10^{17} femelles pèseraient 33 millions de tonnes.

Ainsi que le laissent prévoir les graphiques établis par LAUGHIN, les différences entre r_c et r_m ou T_c et T, sont de l'ordre de 10%. La comparaison, par la méthode des couples, des valeurs de T et des valeurs correspondantes de T_c moins 10% permet de dire que les deux séries ne diffèrent pas significativement au seuil de 5% ($t = 0,12$). Il se confirme donc que T_c

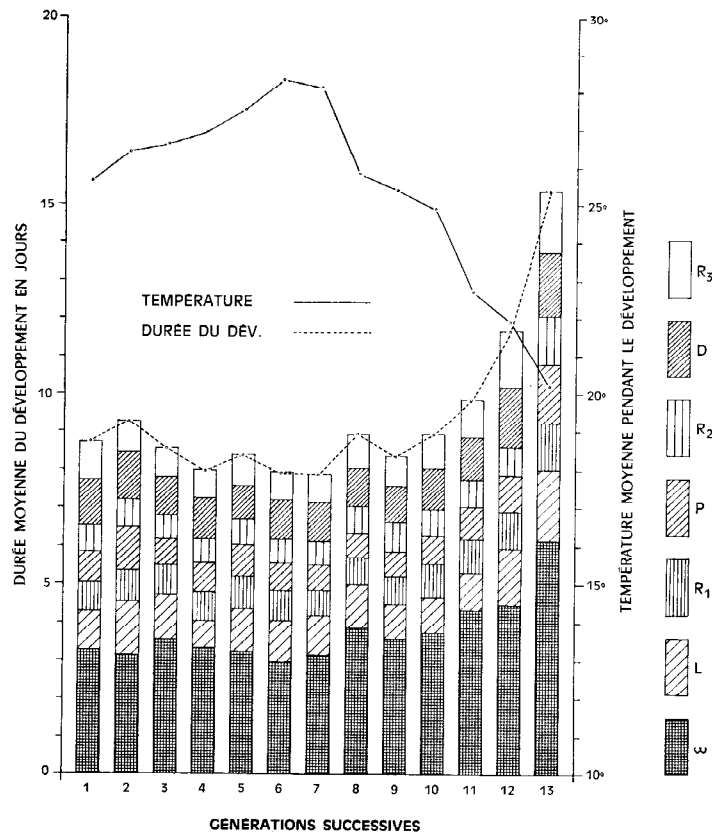


Fig. 2. — Durée des différents stades de développement de chaque génération de *T. neocaledonicus*. L'évolution des durées totales de développement est comparée à celle de la moyenne des températures moyennes quotidiennes pendant les périodes correspondantes

constitue une intéressante caractéristique, rapidement calculable et permettant des comparaisons exactes en valeur relative.

Le calcul du nombre de générations successives, pour un tétranyque à reproduction continue et dont les générations se recouvrent très largement, n'avait jamais été fait de façon précise. Chaque auteur ayant, en général, sa propre conception de la notion de génération : MULLER (1957) a attribué quatre à cinq générations estivales à *Tetranychus viennensis* ZACHER en Allemagne, HASSAN et ZAHER (1956) vingt-sept générations par an à *T. urticae* en Egypte, RAHMAN et SAFRA (1946), trente-deux générations par an à *T. neocaledonicus* au Pendjab. Les risques d'erreur, dans ces conditions, sont assez limités pour un nombre restreint de générations, mais les résultats n'ont plus aucune signification à partir du moment où l'on atteint ou dépasse l'ordre de la dizaine de générations.

Figure 2, nous avons représenté la succession des générations étudiées et nous indiquons les valeurs de T obtenues par le calcul. L'intervalle de temps entre le début de deux générations successives étudiées, correspond à un, deux ou trois jours près, à l'inter-

valle théorique calculé, si bien que l'on peut considérer nos approximations comme convenables.

D'après ce graphique, il apparaît que, dans les conditions de nos essais, nous pouvons avoir treize générations complètes de *T. neocaledonicus* pendant la saison cotonnière. En réalité, si les semis sont effectués plus tardivement et si l'infestation ne se manifeste pas dès la levée, onze à douze générations seulement se succéderont dans les plantations, de fin décembre à mi-juillet. Sept générations au moins, subiront directement les conséquences des neuf à dix traitements insecticides ou insecticides-acaricides recommandés par les stations de recherches, dont le calendrier des traitements couvre une période allant de mi-janvier aux premiers jours de mai.

5.2. EVOLUTION DES CARACTÉRISTIQUES DE CHAQUE GÉNÉRATION EN COURS DE SAISON

Nous avons reporté sur la figure 3, les températures moyennes quotidiennes enregistrées sous abri (maximum + minimum / 2) ainsi que les hygrométries

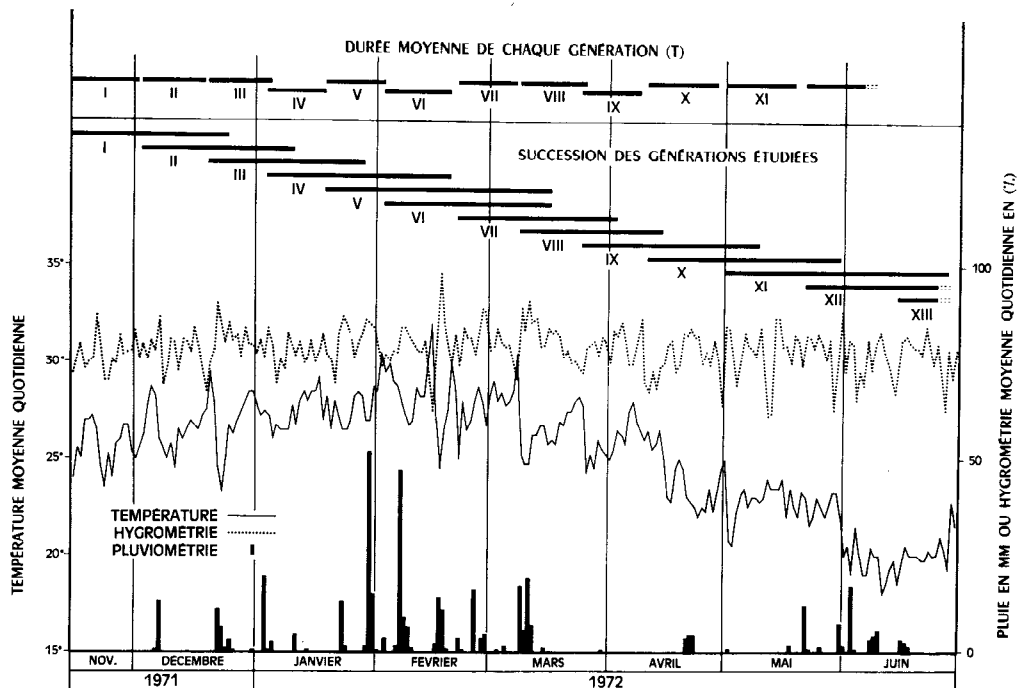


Fig. 3. — Succession des générations de *T. neocaledonicus* et évolution des conditions climatiques pendant la campagne cotonnière 1971-1972

moyennes quotidiennes (maximum + minimum / 2). Les pluies quotidiennes sont données à titre indicatif puisqu'elles n'interviennent pas directement dans les essais.

Il apparaît immédiatement que la température a sensiblement varié pendant les huit mois considérés. L'hygrométrie n'a subi que des écarts de très faible amplitude, passant d'une moyenne de 76,6%, fin novembre, à 80,2% en février, puis à 76,3% en juin. Cette stabilité relative de l'hygrométrie est due en grande partie à la brise marine qui exerce son influence quotidienne dans toute la plaine de Tuléar. Les moyennes quotidiennes sont obtenues à partir d'un minimum de 60 à 65% au milieu de la journée et d'un maximum nocturne de 95 à 100%.

Les modifications des caractéristiques des différentes générations doivent, semble-t-il, être essentiellement attribuées aux variations de température. L'action de ce facteur nous a paru d'autant plus intéressante à analyser que nous avons précisément pendant cette saison, des températures moyennes très proches de celles d'une année moyenne.

5.2.1. Influence de la température sur la durée totale de développement

Nous avons comparé, figure 2, les variations de la durée totale de développement de treize générations à celles de la température moyenne pendant chacune

de ces périodes. D'après le graphique, cette durée totale est d'autant plus brève que la température moyenne est plus élevée. La durée de tous les stades semble affectée par cette variation de température. Ce résultat classique est confirmé par un calcul du coefficient de corrélation entre la température et la durée considérée, nous obtenons un résultat significatif ($r = -0,89$, alors que la table donne $-0,68$ pour 11 degrés de liberté au seuil de 1%).

5.2.2. Influences de la température sur R_0

Les variations des différentes valeurs de R_0 ont été comparées à celles des températures moyennes pendant les périodes au cours desquelles les femelles pondent la première moitié de leurs œufs. Cet intervalle de temps relativement court par rapport à la vie totale de l'adulte permet une estimation, à notre avis, plus exacte de l'action de la température.

Les courbes représentant les évolutions respectives de R_0 et de ces températures (fig. 4 A) font apparaître qu'entre 25 °C et 28,5 °C, R_0 diminue lorsque la température moyenne s'élève. Un calcul du coefficient de corrélation entre R_0 et la température correspondante entre 22,7 °C et 28,5 °C, donne un résultat significatif ($r = -0,609$, alors que la table donne $-0,602$ pour 9 degrés de liberté au seuil de 5%).

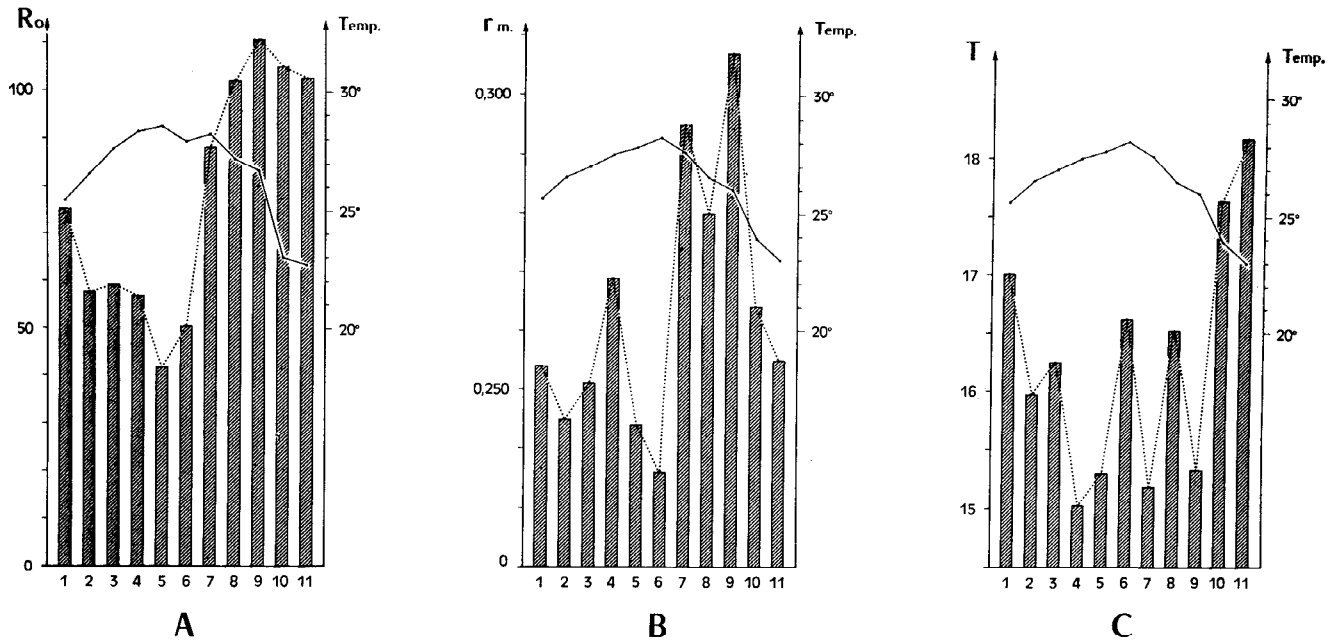


Fig. 4. — Comparaison de l'évolution de trois caractéristiques de chacune des 11 générations de *T. neocaledonicus*, étudiées au cours de la saison cotonnière 1971-1972

A : R_0 = potentiel net de reproduction. — B : r_m = taux intrinsèque d'accroissement de la population. — C : T = durée exacte de chaque génération

5.2.3. Influence de la température sur r_m et sur T

Les variations de r_m et de T ont été étudiées en fonction de celles des températures moyennes des T premiers jours de chaque génération. Ces variations sont représentées sur la figure 4 par les graphiques B et C.

Un calcul de coefficient de corrélation entre r_m et les températures moyennes correspondantes ne donne pas de résultat significatif. Entre les valeurs de T et les températures moyennes correspondantes, le coefficient de corrélation est, par contre, très significatif ($r = -0,79$, alors que la table donne $-0,73$ au seuil de 1% pour 9 degrés de liberté).

5.2.4. Discussion

La réduction de la durée des stades de développement et celle de la durée des générations avec l'élévation de la température constituent des résultats que nous pouvions attendre.

L'abaissement dans des proportions assez considérables de R_0 lorsque la température passe de 22,7 °C à 28,5 °C est plus étonnante pour un tétranyque de la zone tropicale. D'après la figure 4 A, il semble que R_0

atteigne sa valeur la plus haute lorsque la température moyenne est de l'ordre de 26 °C ; lorsque la température moyenne s'abaisse à 23 °C, on observe de nouveau une réduction de R_0 .

D'après sa définition même, r_m atteint sa valeur la plus élevée lorsque R_0 est grand et T relativement faible. Cette conjoncture s'est produite à deux moments de la saison :

— début janvier, à la 4^e génération, lorsque la durée d'une génération a été la plus courte, sans que R_0 ait encore atteint son minimum ;

— de façon plus nette en mars-avril, pour les 7^e, 8^e et 9^e générations. A cette époque de l'année, T est encore faible, puisque la durée des stades de développement est assez courte, tandis que R_0 augmente du fait de l'abaissement progressif de la température. Fin mars, début avril, nous avons eu sensiblement le même recouvrement de générations qu'en février, mais les femelles ont pondu presque trois fois plus. Ceci se traduit dans les plantations par une augmentation très nette du nombre de tétranyques. Cet accroissement des populations à l'approche de la saison fraîche, constaté à plusieurs reprises, est certainement renforcé en année moyenne par un abaissement de l'hygrométrie et un arrêt des précipitations, la saison sèche étant habituellement plus marquée à partir de la fin mars.

CONCLUSION

Dans la région de Tuléar, où la pluviométrie varie considérablement d'une année à l'autre, il aurait, sans doute, été préférable de poursuivre l'étude que nous avons entreprise pendant plusieurs années, mais nous avons eu fort heureusement en 1971-1972, des conditions climatiques très proches des conditions moyennes établies d'après les données de la période 1938-1970.

Le calcul du nombre exact de générations successives, pour un tétranyque dont les cycles se poursuivent toute l'année et se recouvrent très largement, n'avait jamais été fait. Nous basant sur une définition précise du concept de générations, de plus en plus employée, nous avons mis en évidence l'existence de treize générations possibles de *T. neocaledonicus* sur cotonnier, de mi-novembre à début juillet. Etant donné que les semis sont souvent tardifs, onze à douze générations se succéderont en pratique sur les cultures et sept d'entre elles subiront directement les conséquences des neuf à dix traitements insecticides ou acaricides généralement appliqués.

Du fait de leur parthénogenèse arrhénotoque, de leur taux de mutation naturel souvent très élevé et de leur très fort potentiel de reproduction, un grand nombre de cas de résistance aux acaricides ont été signalés chez les *Tetranychidae* (HELLE, 1965 ; HELLE et VAN ZON, 1967). Nous avons trouvé pour *T. neocaledonicus* un potentiel de reproduction comparable sinon supérieur à celui des espèces les plus redoutées et par conséquent on pourrait voir rapidement apparaître chez cette espèce des souches résistantes, dans la mesure où l'on effectuerait des traitements sans discernement.

Nous avons voulu analyser l'influence du macroclimat sur la physiologie de l'acarien. Nous avons volontairement éliminé l'action mécanique de la pluie, dont l'effet défavorable est bien connu sur les populations de tétranyques (VAN DE VRIE, MC MURTRY et HUFFAKER, 1972). Dans les conditions de nos essais, les variations de l'hygrométrie n'ont eu qu'une faible amplitude en cours de saison, si bien que nous n'avons pas pu en tirer de conclusion. A propos de ce facteur, nous disposons seulement de résultats de travaux de laboratoire, encore en cours, tendant à prouver qu'au-delà d'un degré hygrométrique de 50%, une augmentation de l'humidité relative entraîne une baisse sensible des pontes. Les variations de la température, par contre, ont été très nettes et ont eu des répercussions sur les caractéristiques de chaque génération. La durée des stades de développement et celle d'une génération (T) diminuent lorsque la température s'élève ; à l'opposé, le potentiel net de reproduction (R_0) atteint sa valeur la plus faible pendant la période au cours de laquelle la température moyenne est la plus haute. L'évolution du taux intrinsèque d'accroissement de la population (r_m) fournit une indication sur les époques les plus favorables aux pullulations. En année « normale » deux périodes paraissent critiques et réunissent les conditions susceptibles d'entraîner un accroissement des populations :

la première, assez courte, se situe début janvier, la seconde, plus longue, commence en mars et se poursuit jusqu'à la mi-avril.

La première pullulation atteint de jeunes plants qui risquent de demeurer plus ou moins marqués, la seconde se déroule au moment de la phase de floraison. L'importance de la première attaque peut être atténuée ou exagérée, selon que l'on aura début janvier une période pluvieuse ou une période de sécheresse, la seconde doit apparaître d'une façon plus régulière, puisque, théoriquement, elle devrait être moins perturbée par les précipitations.

Inversement, la période la moins favorable aux populations, se situe en février, lorsque tous les éléments du macroclimat concourent à réduire le taux intrinsèque d'accroissement : température et hygrométrie élevées, précipitations abondantes. Même si l'on note la présence de tétranyques à cette époque de l'année, on peut être assuré que les populations demeureront à un niveau tolérable.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 14 janvier 1974.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. le Professeur J.-R. LE BERRE, pour les conseils qu'il a bien voulu nous donner, au cours de la mise au point de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA (H. G.), BIRCH (L. C.) – 1954 – The distribution and abundance of animals. *Univ. Chicago Press* : 782 p.
- BIRCH (L. C.) – 1948 – The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. anim. Ecol.*, 17 : 15-26.
- FYE (R. E.), BONHAM (C. D.) – 1969 – Temperatures at the surface of cotton leaves. *J. ec. Ent.*, 62 (6) : 1519-1520.
- GUTIERREZ (J.) – 1967 – Contribution à l'étude morphologique et biologique de *Tetranychus neocaledonicus* André 1933 (Acariens : *Tetranychidae*), « araignée rouge » du cotonnier à Madagascar. *Coton fib. trop.*, 22 (2) : 183-195.
- GUTIERREZ (J.), CHAZEAU (J.) – 1972 – Cycles de développement et tables de vie de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens : *Tetranychidae*) et d'un de ses principaux prédateurs à Madagascar *Stethorus madecassus* Chazeau (*Coccinellidae*). *Entomophaga*, 17 (3) : 275-295.
- GUTIERREZ (J.), ZON (A. Q. van) – 1973 – A comparative study of several strains of the *Tetranychus neocaledonicus* complex and sterilization tests of males by x-rays. *Ent. exp. appl.*, 16. 123-134.

- HASSAN (A. S.), ZAHER (M. A.) - 1956 - Biology of the red spider mite, *Eotetranychus cucurbitacearum* Sayed. *Bull. Soc. ent. Egypte*, 60 : 301-320.
- HELLE (W.) - 1965 - Resistance in the Acarina : Mites. *Adv. Acar.*, (2) : 71-93.
- HELLE (W.), OVERMEER (W. P. J.) - 1973 - Variability in Tetranychid mites. *Ann. rev. Ent.*, 18 : 97-120.
- HELLE (W.), ZON (A. Q. van) - 1967 - Rates of spontaneous mutation in certain genes of an arrhenotokous mite, *Tetranychus pacificus*. *Ent. exp. appl.*, 10 : 189-193.
- HUSSEY (N. W.), PARR (W. J.) - 1963 - Dispersal of the glasshouse red spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae). *Ent. exp. appl.*, 6 : 207-214.
- LAING (J. E.) - 1969 - Life history and life table of *Tetranychus urticae* Koch. *Acarologia*, 11 : 32-42.
- LAUGHLIN (R.) - 1965 - Capacity for increase : a useful population statistic. *J. anim. Ecol.*, 34 : 77-91.
- MULLER (G. F. W.) - 1957 - Morphologie, biologie et lutte de l'acararien de l'aubépine *Tetranychus viennensis* Zacher. (Acari, Tetranychidae). *Hofsch. Briefe* (Ed. Fr.), 10 (1) : 1-60.
- NICKEL (J. L.) - 1960 - Temperature and humidity relationships of *Tetranychus desertorum* Banks with special reference to distribution. *Hilgardia*, 30 (2) : 41-100.
- RAHMAN (K. A.), SAPRA (A. N.) - 1946 - On the biology of the vegetable mite (*Tetranychus cucurbitae* Rahman and Sapra : Fam. Tetranychidae) *Ind. J. agri. Sci.*, 15 (3) : 124-130.
- SOUTHWOOD (T. R. E.) - 1971 - Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. 3rd Ed., *Chapman and Hall*, London : 391 p.
- VAN DE VRIE (M.), MC MURTRY (J. A.), HUFFAKER (C. B.) - 1972 - Ecology of tetranychid mites and their natural enemies : a review. III - Biology, ecology, and pest status, and host-plant relations of tetranychids. *Hilgardia*, 41 (3) : 343-432.
- WATSON (T. F.) - 1964 - Influence of host plant condition on population increase of *Tetranychus telarius* (Linnaeus) (Acarina : Tetranychidae). *Hilgardia*, 35 (11) : 273-322.