

4 OCT. 1984

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 15 829, ex 1

Côte : B

Acta Oecologica

Oecol. Applic., 1983, Vol. 4, n° 4, p. 351-368.

Influence des températures constantes sur les caractéristiques des populations d'*Atherigona soccata* (Diptères Muscidae)

A. G. L. Delobel (*) et G. C. Unnithan

*I. C. I. P. E. Research Centre,
P. O. Box 30772 Nairobi, Kenya*

RÉSUMÉ

Le développement d'*Atherigona soccata* a été étudié au laboratoire sur son hôte naturel, le sorgho, et les différents paramètres permettant la description de populations vivant dans des conditions malthusiennes ont été mesurés à différentes températures constantes. La variation de la vitesse de développement en fonction de la température se fait selon une courbe logistique; il ressort de l'examen du taux de croissance intrinsèque que les populations de mouche du sorgho connaissent une croissance exponentielle dès que la température dépasse un seuil qui est estimé à 16,3° C; le taux de croissance atteint un maximum pour une température comprise entre 30 et 35° C, les températures supérieures étant nuisibles à la survie de la plante-hôte. On observe, au sein de populations théoriques croissant de façon illimitée, une stabilisation progressive de la répartition en classes d'âge; dans de telles populations, la très grande majorité des individus femelles sont au stade pré-reproducteur, tandis que la proportion de femelles reproductrices ne dépasse jamais 4 à 5 % selon la température. Une telle image de l'évolution et de la structure des populations de mouche du sorgho est conforme à ce que l'on connaît des populations naturelles en Afrique et en Asie du Sud.

MOTS-CLÉS : *Température - Variations numériques - Répartition en classes d'âge - Populations - Mouche du sorgho - Diptères.*

SUMMARY

The development of *Atherigona soccata* was studied in the laboratory on its natural host, sorghum; the basic population parameters, such as r_m (the intrinsic rate of natural increase), R_0 (the net reproduction rate) and T_m (the mean generation time), were assessed at different constant temperatures. The relationship between temperature and rate of development was sigmoidal. Temperature significantly affected population growth potential: the lower threshold for population increase was determined to be 16.3° C; r_m reached a maximum slightly above 30° C, and the upper threshold, which was not assessed precisely, was reached when temperature adversely affected host plant development, that is between 30 and 35° C.

In an unlimited environment, populations would grow exponentially; the age-group distribution would stabilize itself after a period of time and at a level which depends on temperature. In such populations, the great majority of insects would be in the prereproductive stages, only 4 or 5 % of them being reproductive females. There is a good agreement between theoretical data based on the calculated rate of increase and populations which were observed in 1981 in Central Kenya.

KEY-WORDS: *Temperature - Numerical changes - Stable age distribution - Populations - Sorghum shootfly - Diptera.*

(*) Adresse actuelle : O. R. S. T. O. M., Services Scientifiques Centraux, 70, route d'Aulnay, 93140 Bondy.

INTRODUCTION

La capacité de multiplication d'une population d'insectes dépend de la fécondité, de la longévité et de la vitesse de développement des individus qui la composent. Les paramètres R_0 , taux net de reproduction, T_m , durée moyenne d'une génération, r_m , taux de croissance intrinsèque et λ , taux de multiplication, tous dérivés des tables de vie, résument l'ensemble de ces caractéristiques biologiques pour des populations théoriques vivant dans un environnement stable et illimité (BIRCH, 1948; MORRIS, 1959; VARLEY & GRADWELL, 1960, 1963; SOUTHWOOD, 1966). Ces paramètres ont été mesurés chez des insectes appartenant à différents ordres, mais tout particulièrement chez les homoptères (cochenilles et pucerons) et les coléoptères des denrées emmagasinées.

Malgré leurs limitations évidentes (puisqu'ils supposent l'absence de facteurs limitants dépendant de la densité), ces paramètres ont prouvé leur utilité chez de nombreux insectes, soit en permettant la comparaison entre plusieurs espèces ou populations à une même température, soit en permettant l'étude de l'effet de températures différentes sur une même population; on retiendra en particulier les études portant sur les relations proie-prédateur ou hôte-parasite (CICOLANI, 1979; FABRES & BOUSSENGUE, 1981) ou celles visant à déterminer l'intervalle de températures favorisant le développement rapide des populations d'un ravageur (PHILIPP & WATSON, 1971; SIDDIQUI & BARLOW, 1972; EVANS, 1977 *a* et *b*; McDONALD *et al.*, 1980); d'autres auteurs ont mesuré l'effet de divers facteurs naturels de régulation en comparant le taux de croissance de populations élevées à température contrôlée à celui de populations naturelles (HUGHES, 1962; WELLIK & PEDIGO, 1978). Ces derniers auteurs ont utilisé les taux de croissance dérivés des tables de vie pour estimer le nombre d'adultes nécessaires en début de saison pour produire une descendance susceptible de provoquer des dégâts aux cultures; une telle extrapolation suppose que la population soit malthusienne et qu'immigration et émigration soient négligeables ou s'annulent. Le modèle de croissance défini par r_m constitue une approche de la réalité tout à fait convaincante dans de nombreux cas, notamment lors de la phase d'invasion post-hivernale chez les insectes des régions tempérées, ou en début de saison des pluies chez les insectes tropicaux.

La détermination de la répartition en classes d'âge (*RCA*) de la population stable est une autre application intéressante du paramètre r_m ; basée sur les travaux de LOTKA (1922), la notion de population stable repose sur le fait que toute population animale croissant dans des conditions malthusiennes voit sa structure par groupes d'âge se stabiliser au bout d'un temps variable; le terme « population stable » n'implique pas une stabilité des effectifs, mais bien une stabilité de la structure de la population (lorsqu'il y a stabilité des effectifs, on parle de population stationnaire; alors, $r_m = 0$). CAREY (1983), comparant les structures de populations de plusieurs tétranyques du cotonnier à la *RCA* stable, a pu mettre en évidence l'influence relative de divers facteurs de mortalité et de la migration sur chaque classe d'âge des populations naturelles de ces acariens.

La mouche du sorgho (*Atherigona soccata* Rondani) pond à la face inférieure des dernières feuilles du jeune pied de sorgho (OGWARO, 1978 *a*); la larve néonate, progressant entre les gaines foliaires, atteint en quelques heures le méristème apical, qu'elle sectionne (RAINA, 1981), provoquant le dessèchement des feuilles centrales, ce qui affecte de manière décisive le développement de la plante. La mouche du sorgho est l'un des insectes les plus importants pour l'agriculture d'une grande partie de

l'Afrique et du sous-continent indien; bien que difficiles à chiffrer, les dégâts qu'elle cause à la culture vivrière traditionnelle qu'est le sorgho pèsent lourdement sur le budget alimentaire de nombreux pays africains. YOUNG & TEETES (1977) et YOUNG (1981) ont rendu compte des travaux consacrés dans un passé récent à la biologie de la mouche du sorgho; plus récemment, les auteurs (DELOBEL, 1983 *a, b*; DELOBEL & LUBEGA, 1983; UNNITHAN & DELOBEL, en prép.) ont consacré plusieurs articles à l'étude de l'influence des facteurs climatiques et nutritionnels sur la vitesse de développement, la mortalité, la fécondité et la longévité de la mouche du sorgho. La présente étude se propose tout d'abord de fournir une synthèse des travaux précédents, en utilisant les concepts et méthodes définis par BIRCH (1948) et améliorés par les auteurs déjà mentionnés. Nous présenterons ensuite deux méthodes de calcul de la *RCA* stable, que nous appliquerons à la mouche du sorgho pour les températures de 20, 25 et 30° C. Nous montrerons que la *RCA* stable correspond à une réalité dans la nature; nous verrons, par un exemple, comment sa connaissance peut se révéler d'une grande utilité pour la mise en évidence et la quantification des facteurs de mortalité en fonction de l'âge des individus.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les femelles expérimentales proviennent d'une population naturelle vivant sur sorgho (variété *CSH-1*) dans la région de Nairobi, au Kenya; elles sont élevées au laboratoire à partir du troisième stade larvaire selon des techniques décrites par UNNITHAN (1981) et DELOBEL (1983 *b*), qui sont brièvement rappelées ici. Chaque expérience débute avec un nombre d'œufs calculé de telle sorte que le prélèvement quotidien de 30 larves puisse être effectué tout au long du développement larvaire et qu'un nombre suffisant d'adultes puisse être finalement récolté; ce nombre dépend de la température d'élevage : 15, 20, 25, 30 ou 35° C. La photopériode est de 12 heures.

Le développement larvaire se déroule entièrement sur jeunes pieds de sorgho (variété *CSH-1*); l'ensemble des plantes est disséqué et les pupes récoltées dès qu'un échantillonnage ne fournit plus de larves, mais seulement des pupes; celles-ci sont alors lavées dans une solution d'eau de Javel à 1 % pendant 2 minutes, rincées à l'eau distillée puis placées individuellement dans des tubes de verre contenant du sable stérile humecté par 5 gouttes d'eau distillée. Les adultes sont sexés dès leur émergence et placés par couples dans des verres de lampe couvrant un pied de sorgho de la même variété, planté dans un pot dont le sol est recouvert de sable stérile. La nourriture est constituée d'un mélange en proportions égales de levure de boulanger lyophilisée et de sucre de canne raffiné; de l'eau distillée est fournie sur un tampon de coton.

Chaque population expérimentale est constituée d'une cohorte élevée à la même température jusqu'à la mort de son dernier élément; les insectes sont étudiés individuellement, aussi bien aux stades larvaire et pupal (vitesse de développement, poids, taux de survie) qu'adulte (longévité, fécondité, fertilité). Le développement embryonnaire a été étudié indépendamment sur des œufs issus d'insectes élevés dans les mêmes conditions (DELOBEL, 1983 *a*). L'élevage de ces cohortes à différentes températures constantes et leur échantillonnage à intervalles réguliers de 24 heures permettent d'établir des tables de vie. Le tableau I récapitule sommairement le mode de calcul et la définition des paramètres biologiques dont la détermination est nécessaire.

Il est important de noter que, faute de moyens largement plus importants que ceux dont nous disposons, l'évaluation de ces paramètres à chacune des trois températures considérées a dû être basée sur les données fournies par une seule cohorte. Ceci suffit dans la grande majorité des cas, mais il faudrait s'attendre à constater une certaine variabilité, due principalement à des facteurs génétiques (EVANS, 1977 *a, b*) si l'évaluation portait sur un nombre plus important de cohortes. Une conséquence de cet état de fait est l'impossibilité de calculer les intervalles de confiance de ces différents paramètres, donc d'établir des comparaisons entre eux. De telles comparaisons ne sont possibles qu'à la condition de disposer des tables de vie de vingt à trente cohortes.

Le calcul des effectifs des classes d'âge successives est effectué selon la méthode décrite par

TABLEAU I. — Définition et mode de calcul des paramètres biologiques utilisés.

Paramètre	Définition	Mode de calcul
x	Age (en jours) des femelles	-
l_x	Proportion de femelles en vie au jour x	(dans les tables de vie)
m_x	Descendants femelles nés d'une femelle d'âge x à x + 1	(dans les tables de vie)
R_0	Taux net de reproduction	$R_0 = \sum l_x \cdot m_x$
r_m	Taux de croissance intrinsèque journalier	$\sum l_x \cdot m_x \cdot e^{-r_m \cdot x} = 1$
T_m	Durée moyenne d'une génération	$T_m = \frac{\text{Log } R_0}{r_m}$
λ	Taux de multiplication par femelle et par jour	$\lambda = e^{r_m}$
t_d	Temps de doublement de la population stable	$t_d = \frac{\text{Log } 2}{r_m}$
T_c	Age moyen des femelles lorsque la moitié des oeufs femelles est déposée	(dans les tables de vie)
r_c	Capacité de croissance	$r_c = \frac{\text{Log } R_0}{T_c}$

PIELOU (1974); afin de faciliter le traitement des données, la durée d'une classe d'âge est amenée à 5 jours. Ainsi, les valeurs successives de

$$P_x = l_{x+5}/l_x$$

représentent la proportion de femelles d'âge x survivant à l'âge $x + 5$, cependant que les valeurs de

$$F_x = \lambda m_x$$

représentent le nombre de femelles issues d'une femelle dont l'âge est x à $x + 5$. Les valeurs de l_x sont obtenues par interpolation des valeurs de la table de vie pour les stades pré-imaginaux, par lecture directe pour les stades pupal et adulte; les valeurs de m_x sont obtenues à partir de celles de la table de vie par sommation tous les 5 jours.

La matrice carrée de projection (M), dite matrice de Leslie, qui permet de calculer par pré-multiplications successives les effectifs des différentes classes d'âge, a pour première ligne les valeurs de F_x et pour diagonale les valeurs de P_x :

$$M = \begin{pmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & F_3 & F_4 & F_5 \\ P_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 \\ & & & \text{etc.} & & \end{pmatrix} \text{ etc.}$$

Si n_{ij} est l'effectif de la i ème classe d'âge au temps j ,

$$M \times \begin{pmatrix} n_{00} \\ n_{10} \\ n_{20} \\ n_{30} \\ n_{40} \\ n_{50} \\ \text{etc.} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{01} \\ n_{11} \\ n_{21} \\ n_{31} \\ n_{41} \\ n_{51} \\ \text{etc.} \end{pmatrix},$$

soit $M \times n_0 = n_1$; de la même façon, $M \times n_1 = n_2$; $M \times n_2 = n_3$, etc. Chaque itération fournit les effectifs des classes successives, dont on déduit, par simple règle de trois, la proportion de la population totale dans chaque classe. Les calculs sont poursuivis, pour chaque température, jusqu'à ce que se produise la stabilisation de la *RCA*.

Il existe une autre façon de calculer la *RCA* stable, qui ne nécessite que la connaissance du taux de croissance intrinsèque de la population (r_m) et de la distribution des probabilités de survie des femelles (l_x). L'équation :

$$c_x = \frac{e^{-r_m \cdot x} \cdot l_x}{\sum e^{-r_m \cdot x} \cdot l_x} \quad (1)$$

donne en effet la proportion c_x de femelles d'âge x dans une population stable. Cette équation présente l'intérêt de permettre la détermination de la *RCA* stable de populations stationnaires, ou décroissantes, ou à croissance plus ou moins ralentie (CAREY, 1982).

RÉSULTATS

— Vitesse de développement, paramètres biologiques

Le tableau II récapitule les durées respectives des différents stades de développement de la mouche du sorgho aux quatre températures pour lesquelles le développement a pu être mené jusqu'au stade adulte. La vitesse de développement est maximale à 30°, minimale à 20° C; à 15° C, le développement préimaginal est extrêmement ralenti, les adultes sont inactifs et l'on n'observe ni accouplement ni ponte;

à 35° C, le dessèchement de la plante provoque une mortalité totale au cours du stade larvaire. Les données recueillies lors des élevages à température constante sont utilisées pour construire des tables de vie grâce auxquelles les paramètres fondamentaux de la croissance des populations d'*A. soccata* peuvent être évalués. Ces paramètres sont regroupés au tableau III dans le cas d'élevages à 20, 25 et 30° C.

TABLEAU II. — *Développement d'Atherigona soccata à 15, 20, 25 et 30° C.*

Températures (°C)	Oeuf	Larve	Pupe	Ad-1	Ad-2	Ad-3	Total
A - Durées en jours ¹							
15	8,47 ±0,51	38,22 ±1,55	29,51 ±0,70	13,88 ±8,41	-	-	90,08
20	3,86 ±0,43	16,19 ±0,31	13,41 ±0,29	6,67 ±3,48	39,33 ±15,60	15,63 ±17,80	95,09
25	1,98 ±0,31	12,90 ±0,39	8,77 ±0,16	2,97 ±1,28	25,90 ±17,56	5,07 ±8,19	57,59
30	2,05 ±0,27	10,08 ±0,39	7,46 ±0,14	3,44 ±1,93	23,46 ±15,94	3,80 ±5,68	50,29
B - Part de chaque stade dans la durée totale de développement							
15	9,40	42,43	32,76	15,41	-	-	100
20	4,06	17,03	14,11	7,01	41,36	16,43	100
25	3,45	22,41	15,23	5,17	44,93	8,81	100
30	4,08	20,04	14,83	6,84	46,65	7,56	100

Ad-1: période pré-reproductrice; Ad-2: période reproductrice;
Ad-3: période post-reproductrice.

(¹) Durées efficaces 50 % ± écart-type pour le stade larvaire; durées moyennes ± écart-type pour œufs, pupes et adultes.

Diverses méthodes, dont les plus élaborées nécessitent l'ajustement aux données par algorithme (HILBERT & LOGAN, 1983), permettent d'exprimer la vitesse de développement d'un insecte en fonction de la température; le modèle logistique (DAVIDSON, 1944), déjà utilisé pour l'étude du développement préimaginal de la mouche du sorgho (DELOBEL, 1983 *b*) et le modèle linéaire présentent l'avantage de la simplicité; les paramètres de l'équation de DAVIDSON, comme d'ailleurs ceux des autres équations non linéaires, sont calculés de manière empirique, ce qui ne permet pas de leur assigner un intervalle de confiance. L'équation de la courbe logistique exprimant la vitesse de développement en fonction de la température est :

$$T_m' = \frac{100}{1 + e^{3,1313 - 0,1514t}}; \quad (2)$$

TABLEAU III. — *Influence de la température sur les paramètres biologiques d'Atherigona soccata élevé à 20, 25 et 30° C.*

	Température		
	20°	25°	30°
R_0	30,366	61,613	59,670
T_{in}	48,048	34,635	28,344
T_c	52,160	37,434	31,602
r_m par jour	0,07104	0,11898	0,14426
r_c par jour	0,06544	0,11008	0,12939
λ	1,0736	1,1263	1,1552
t_d	9,76	5,83	4,80

le modèle linéaire produit l'équation

$$\frac{100}{T_m} = 0,1447t - 0,7848 \quad (R = 0,9978 ; P < 0,05) \quad (3)$$

L'adéquation de chacun des deux modèles peut être estimée grâce à la somme des carrés des écarts entre données expérimentales et prédites (tableau IV); le modèle logistique fournit de loin la meilleure adéquation dans l'intervalle de températures

TABLEAU IV. — *Comparaison des estimations de la vitesse de développement fournies par les modèles logistique et linéaire.*

Température	Valeurs expérimentales	Modèle logistique		Modèle linéaire	
		Prédiction	Erreur ¹	Prédiction	Erreur ¹
20°C	2,0813	2,0811	0,01%	2,1088	1,32%
25°C	2,8873	2,8870	0,01%	2,8322	1,91%
30°C	3,5281	3,5279	0,01%	3,5556	0,78%
Somme des carrés des écarts		2,0 x 10 ⁻⁷		0,0045	

(¹) Erreur = (Prédiction-Valeur expérimentale)/Valeur expérimentale.

considérées; c'est donc lui que nous choisissons pour exprimer la durée d'une génération en fonction de la température :

$$T_m = \frac{1 + e^{3,1313 - 0,1514t}}{0,0439} \quad (4)$$

La figure 1 est une représentation des trois équations précédentes; on trouvera dans DELOBEL (1983 b) une discussion des méthodes permettant de déterminer la « température-zéro », dont l'estimation ne peut se faire correctement à partir des deux modèles présentés ici.

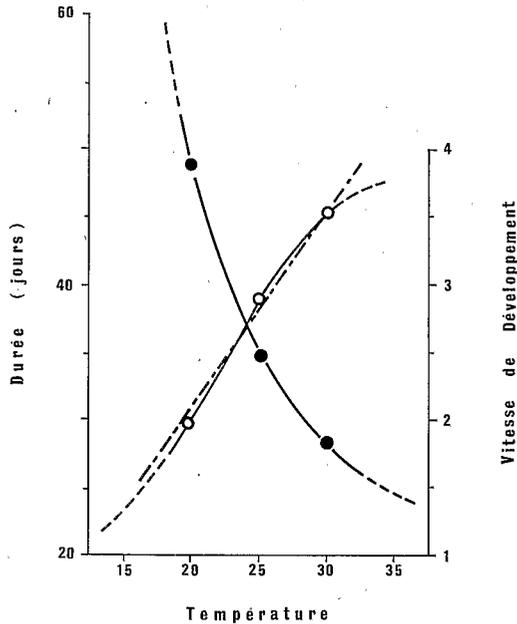


FIG. 1. — Courbes température-temps (cercles noirs) et température-vitesse de développement (cercles blancs) pour *A. soccata*; en tiretés : modèle linéaire.

Une forte corrélation négative existe entre r_m et la durée moyenne d'une génération; on peut exprimer cette relation de la manière suivante :

$$r_m = 0,24813 - 0,00369 T_m \quad (R = 0,9995; P < 0,01) \quad (5)$$

La combinaison de cette équation et de l'équation (3) fournit une estimation de r_m en fonction de la seule température :

$$r_m = 0,24813 - 0,08451 (1 + e^{3,1313 - 0,1514t}) \quad (6)$$

Cette équation produit des valeurs de r_m très proches de celles déduites directement des tables de vie, puisque le pourcentage d'erreur entre valeurs expérimentales et prédites ne dépasse pas 1,2 % (tableau V). Un point remarquable de la courbe $r_m = f(t)$ est celui où elle coupe l'axe horizontal, c'est-à-dire où r_m s'annule (fig. 2);

cette situation se produit pour $t = 16,3^{\circ}\text{C}$, ce qui signifie qu'à cette température la population se reproduit identique à elle-même à chaque génération. Ceci constitue une estimation tout à fait plausible du seuil en deçà duquel la population cesse de croître, puisqu'à 15°C , rappelons-le, les femelles sont incapables de se reproduire. Notons d'autre part que la courbe définie par l'équation (6) tend, pour les valeurs élevées de t , vers l'asymptote $r_m = 0,164$.

TABLEAU V. — Estimation du taux de croissance intrinsèque chez *A. soccata*.

Température	Valeurs expérimentales	Valeurs prédites (équation 6)	Erreur ¹
15°C	-	-0,0346	-
20°C	0,0710	0,0709	0,2%
25°C	0,1190	0,1204	1,2%
30°C	0,1443	0,1436	0,5%
35°C	-	0,1545	-

(¹) Erreur = (Prédiction-Valeur expérimentale)/Valeur expérimentale.

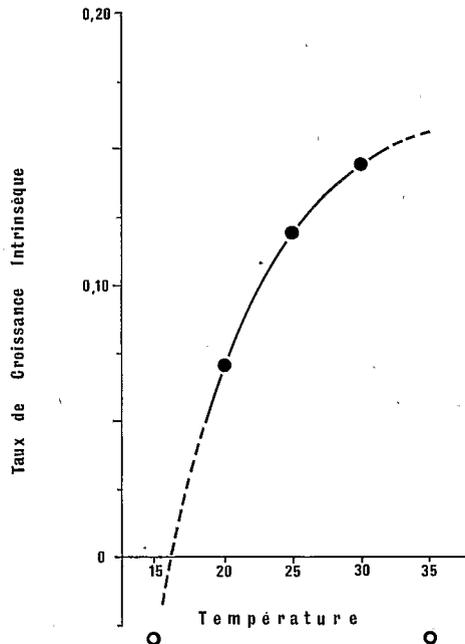


FIG. 2. — Effet de la température sur le taux de croissance intrinsèque. En noir, valeurs observées de r_m ; les valeurs de r_m pour $t = 15$ et 35°C (en blanc) sont indéterminées.

— Croissance numérique des populations

Lorsque le taux de croissance intrinsèque déterminé au paragraphe précédent est appliqué à des générations successives de mouche du sorgho, on observe une croissance exponentielle des populations, plus rapide à 30° qu'à 25°, à 25° qu'à 20° C. Une population initiale de 500 œufs femelles (1 000 œufs au total) produirait par exemple au bout de 250 jours un total de $201\,524\,328 \times 10^9$ insectes à 30° C, de $569\,830 \times 10^9$ insectes à 25° C, de $9,28 \times 10^9$ insectes à 20° C. Une fois la stabilité de la RCA atteinte, la population est multipliée par le facteur λ tous les 5 jours, c'est-à-dire par 1,07 à 20°, 1,13 à 25° et 1,56 à 30° C. Une telle croissance n'a évidemment guère de signification pratique, mais fournit néanmoins de précieux renseignements quant à l'influence de la température sur la croissance des populations d'*A. soccata*.

— Calcul de la répartition en classes d'âge (RCA)

On assiste, conformément aux observations de PIELOU (1974), à une stabilisation progressive de la proportion de chaque classe d'âge dans la population par une succession de fluctuations de plus en plus amorties (fig. 3). Cette stabilisation intervient d'autant plus rapidement que la température d'élevage est plus élevée : si l'on considère par exemple la première classe d'âge, constituée d'insectes de 0 à 4 jours (c'est-à-dire, selon la température, stade œuf et tout ou partie des premier et second stades larvaires), l'écart entre maximum et minimum successifs atteint 1 % de l'effectif global vers le 260^e jour dans le cas d'un élevage à 30° C; à 25° C, un écart identique n'est atteint qu'au bout de 330 jours, tandis qu'à 20° C, il faut attendre 380 jours pour obtenir le même degré de stabilité. La situation est évidemment identique pour toutes les autres classes d'âge et s'explique par une accélération de l'évolution des populations en fonction de la température. Les paramètres t_d (temps de doublement) et λ n'ont de signification que lorsque la RCA est stabilisée et ne s'appliquent en aucune façon à la période transitoire où les effectifs des différentes classes connaissent des fluctuations de forte amplitude.

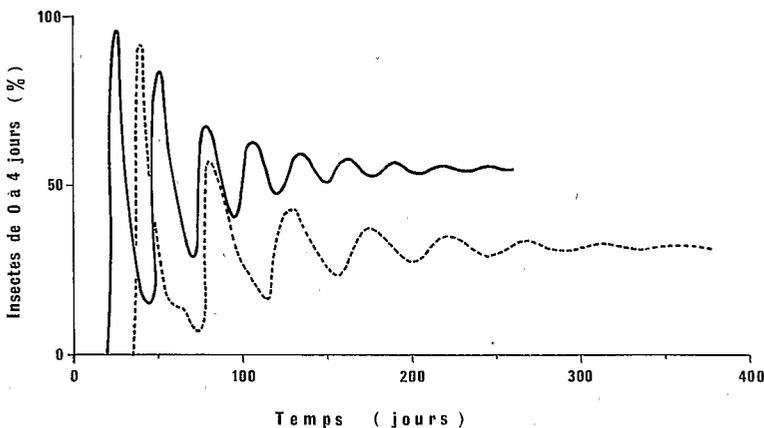


FIG. 3. — Stabilisation de la proportion d'insectes âgés de 0 à 4 jours dans des populations de mouche du sorgho à 20° (pointillés) et 30° C (trait plein).

Une autre observation importante concerne le niveau auquel se stabilise finalement la *RCA*. Dans le cas déjà évoqué de la première classe (insectes de 0 à 4 jours), on observe une stabilisation de la proportion des effectifs dans la population totale à 54,9 % à 30° C; la stabilisation de ce même groupe se produit à 48,8 % de la population totale à 25° C; elle se produit enfin à 31,7 % lorsque la température n'est que de 20° C (la figure 3 illustre ce phénomène pour les températures de 20 et 30° C).

La *RCA*, dont le détail est donné au tableau VI, peut également être représentée sous forme de pyramide des âges (fig. 4). Ces répartitions appellent les remarques suivantes : tout d'abord, l'ensemble des insectes n'ayant pas atteint le stade reproducteur (en blanc sur la figure) constitue la grande majorité de la population, quelle que soit la température : 95,1 % à 30° C, 96,1 % à 25° C et 94,6 % à 20° C. Une infime proportion de la population est formée de femelles très âgées, ayant cessé de pondre (en pointillés sur la figure); le reste est formé de femelles reproductrices qui ne représentent que 4 à 5 % de la population globale. La majeure partie de la population adulte

TABLEAU VI. — Répartition stable en classes d'âge de populations de mouche du sorgho à différentes températures.

Classes d'âge (jours)	Températures		
	30°C	25°C	20°C
0 - 4	54,9% PréR ¹	48,8% PréR ¹	31,7% PréR ¹
5 - 9	22,9% PréR	23,1% PréR	21,3% PréR
10 - 14	11,4% PréR	13,0% PréR	14,8% PréR
15 - 19	5,9% PréR	7,2% PréR	10,5% PréR
20 - 24	2,7% R	4,0% PréR	7,5% PréR
25 - 29	1,3% R	1,9% R	5,4% PréR
30 - 34	0,5% R	1,0% R	3,8% PréR
35 - 39	0,2% R	0,5% R	1,7% R
40 - 44	0,1% R	0,3% R	1,1% R
45 - 49	Plus de 45 jours:	0,1% R	0,7% R
50 - 54	0,1% (R et PostR)	Plus de 50 jours:	0,5% R
55 - 59		0,1% (R et PostR)	0,4% R
60 - 64			0,2% R
65 - 69			0,2% R
70 - 74			0,1% R
			Plus de 75 jours: 0,1% (R et PostR)

(¹) PréR : femelles pré-reproductrices; R : femelles reproductrices; PostR : femelles post-reproductrices.

est constituée de jeunes femelles, âgées de moins de 10 à 15 jours; ce sont ces femelles qui participent le plus massivement à l'accroissement de la population. On peut également remarquer que la température n'a que peu d'influence sur la répartition de la population en stades pré-reproducteur, reproducteur et post-reproducteur : le rétrécissement de la base de la pyramide aux plus faibles températures est compensé par l'allongement du temps passé dans les stades préimaginaux aussi bien que par l'allongement de la période pré-reproductrice chez l'adulte.

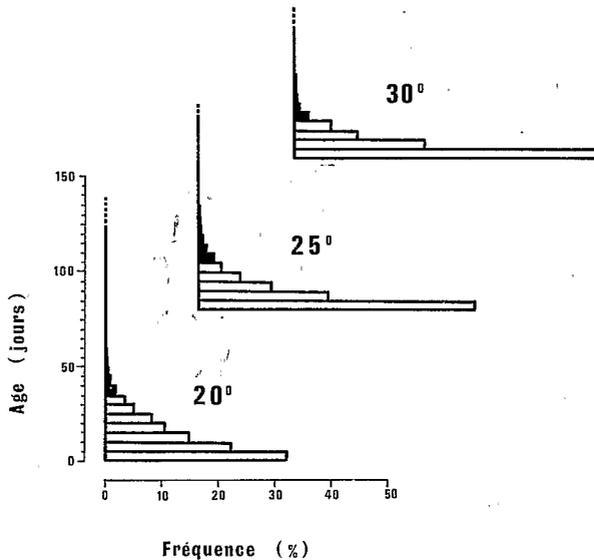


FIG. 4. — Pyramides des âges pour des populations stables d'*Atherigona soccata* (femelles) à 20, 25 et 30° C.

Les résultats fournis par l'équation (1), dont nous ne donnerons pas le détail ici, sont tout à fait identiques à ce qui a été indiqué précédemment. En remplaçant dans cette équation r_m par zéro (population stationnaire), on constate une diminution de la proportion de pré-reproducteurs et un accroissement de celle des reproducteurs; ainsi, à 30° C, la proportion des premiers serait de 47,5 %, celle des seconds de 50,3 %. Dans une population décroissante (r_m arbitrairement fixé à $-0,10$), cette tendance est encore accentuée : toujours à 30° C, la proportion des pré-reproducteurs ne serait plus que de 2,1 %, celle des reproducteurs de 48,8 %, tandis que la proportion des post-reproducteurs atteindrait 49,1 %. Une population aussi vieille serait évidemment destinée à s'éteindre très rapidement.

DISCUSSION

— Vitesse de développement au laboratoire et dans la nature

La littérature ne fournit que des données très fragmentaires sur le développement de la mouche du sorgho, et seulement pour des températures comprises entre 25 et 30° C (SWAINE & WYATT, 1954; NYE, 1960; BARRY, 1972; TAKSDAL & BALIDDAWA,

1975; DOHAREY *et al.*, 1977). L'ensemble de ces données concorde de manière satisfaisante avec nos propres résultats en ce qui concerne le développement pré-imaginal. Pour ce qui est de la longévité de l'adulte, on peut citer les travaux de MEKSONGSEE *et al.* (1978) qui ont observé, selon le milieu nutritif, une longévité des femelles variant entre 1,7 et 39,2 jours; OGWARO (1978 *b*) donne des valeurs légèrement inférieures. Les résultats de ces travaux, malheureusement conduits aux températures variables du laboratoire, sont difficilement utilisables dans le cadre de la présente étude. Par ailleurs, la variabilité des données bibliographiques concernant la fécondité d'*A. soccata* est du même ordre de grandeur que celle constatée au sujet de la longévité.

Il convient d'apporter ici une restriction aux résultats exposés plus haut, qui ne concernent que des températures constantes. On considère habituellement qu'une température fluctuante est assimilable, pour ce qui concerne ses effets sur le développement des insectes, à la moyenne des maxima et minima si l'amplitude des fluctuations n'excède pas une dizaine de degrés (MESSENGER & FLITTERS, 1959; LAUDIEN, 1973). Or les régimes thermiques des régions tropicales sont caractérisés par des amplitudes diurnes parfois beaucoup plus importantes que les variations mensuelles, au point que l'on parle parfois de « saisons journalières ». Ainsi, à Nairobi (altitude 1 600 m), où l'amplitude moyenne annuelle est de 3,8° C, l'amplitude diurne atteint 17,1° C en janvier; par contre, les régions plus basses de l'ouest du Kenya sont caractérisées par une grande stabilité thermique : au bord du lac Victoria, l'amplitude diurne varie de 5,6° C en janvier à 7,6° C en juillet et l'amplitude annuelle ne dépasse guère 2° C. Il convient donc de faire preuve de prudence en extrapolant les résultats des expériences de laboratoire aux conditions naturelles.

A. soccata n'est cependant pas uniquement une espèce de régions tropicales : on la rencontre, certes moins abondamment, dans la zone tempérée de l'hémisphère nord, comme en Italie, où elle n'est peut-être qu'un visiteur d'été (RONDANI, 1871) et en Chine, où elle occasionne des dégâts au sorgho jusqu'à une latitude de 26° N (SHIE SHIANG-LIN *et al.*, 1981). A cette latitude, les auteurs ont constaté un ralentissement extrême du développement en hiver, sans que l'existence d'une diapause ait pu être démontrée. Ces observations sont compatibles avec l'équation (4) qui prévoit une durée moyenne théorique de génération de 62,6 jours à 17° C et de 69,1 jours à 16° C; en dessous de cette température existe une zone où, tout en permettant le développement pré-imaginal, les températures ne sont plus favorables à la reproduction; on peut donc s'attendre à ce que les basses températures hivernales retardent suffisamment le développement des insectes pour qu'un certain nombre d'entre eux survivent jusqu'au printemps. Les remarques faites plus haut au sujet des fluctuations journalières de température s'appliquent avec plus d'acuité encore aux zones tempérées; il est en effet difficile de prévoir avec précision les effets des fortes amplitudes diurnes que connaissent ces régions sur la durée de développement et la fécondité de la mouche du sorgho.

— Taux de croissance intrinsèque

L'équation (6) constitue un modèle préliminaire pour l'estimation du taux de croissance intrinsèque en fonction de la température chez une population d'*A. soccata* vivant à température constante. SIDDIQUI & BARLOW (1972) ont obtenu chez *Drosophila melanogaster* des équations tout à fait similaires, d'où ils ont pu déduire r_m avec un bon degré de précision. Chez les acariens *Tetranychus urticae* et *Panonychus ulmi*, HERBERT (1981 *a, b*) a tenté de représenter l'évolution de r_m en fonction de la température sous forme, soit d'une équation quadratique, soit d'une équation linéaire.

Pourtant, les courbes de GUTIERREZ (1976) figurant l'évolution du taux de croissance intrinsèque en fonction de la température chez *T. urticae* et *T. neocaledonicus* semblent bien indiquer que, chez les acariens comme chez les insectes, la meilleure représentation de r_m est une équation de la forme (6). SIDDIQUI & BARLOW (1972) donnent, pour *D. melanogaster*, des valeurs de r_m variant entre 0,239 à 20° C et 0,376 à 30° C; les valeurs obtenues par CICOLANI (1979) chez *Musca domestica* sont très voisines de celles observées chez la drosophile (0,3700 à 28° C); on rencontre des valeurs beaucoup plus faibles chez d'autres diptères, comme par exemple le moustique *Culex annulirostris*, avec un maximum de 0,0812 à 25° C (MCDONALD *et al.*, 1980). *A. soccata* se caractérise donc par un taux de croissance intrinsèque plutôt moyen par rapport à d'autres diptères.

L'asymptote vers laquelle tend r_m lorsque la température croît indique que le taux de croissance ne devrait pas dépasser 0,164, du moins chez la population étudiée; en fait, les valeurs réelles de r_m atteignent un maximum inférieur à cette valeur théorique, probablement un peu au-dessus de 30° C, en raison de l'effet néfaste des hautes températures sur la croissance des jeunes plants de sorgho; il est d'ailleurs vraisemblable que ces températures sont tout aussi néfastes pour le développement des larves; au-delà du maximum, r_m décroît très rapidement, puisqu'il a une valeur négative à 35° C. Aux températures un peu supérieures à 16,3° C, on doit s'attendre à constater une croissance extrêmement lente (r_m voisin de zéro), tandis qu'aux températures inférieures, on doit tendre vers l'extinction de la population (r_m négatif).

La mouche du sorgho trouve dans certaines parties d'Afrique des conditions de température qui ne sont pas très éloignées des conditions optimales telles que nous les avons définies plus haut. L'ouest du Kenya, par exemple, connaît une température journalière très stable tout au long de l'année, puisqu'à Mbita, au bord du lac Victoria, la plus faible moyenne mensuelle est de 23,9° C en juin, la plus forte de 25,5° C en octobre, ce qui permet un développement satisfaisant des populations à toute époque de l'année. En Inde, DUBEY & YADAV (1980) ont mis en évidence une relation de cause à effet entre des températures élevées pendant les 2^e et 3^e semaines après la germination du sorgho et un niveau élevé d'attaque par *A. soccata*; une moyenne hebdomadaire de 27° C amènerait un accroissement rapide des populations, donc des dégâts importants aux cultures, tandis qu'une moyenne de 23° C ne conduirait qu'à des dégâts mineurs, ce qui est en accord avec nos propres résultats.

— Comparaison de la RCA de la population stable à la structure des populations naturelles

Le seul effet de la température ne permet pas d'expliquer les fluctuations de populations de mouche du sorgho; la pluie (DELOBEL & LUBEGA, 1983), l'humidité de l'air (DELOBEL, 1983 *a*), les ennemis naturels (TALEY & THAKARE, 1979), la condition de la plante-hôte (DELOBEL & UNNITHAN, 1981; DELOBEL, 1982 *a, b*), l'action de l'homme sur la date de semis (JANARDHANARAO *et al.*, 1971), la compétition intra-spécifique (DELOBEL, 1981) sont quelques-uns des facteurs qui participent, avec la température, à la détermination des niveaux de population. Il est en particulier certain que l'interruption du développement de la plante-hôte qui se produit lors de chaque saison sèche dans toutes les zones de culture du sorgho provoque une décroissance des effectifs qui trouve son origine dans une pression de l'environnement extrêmement puissante.

Il est cependant possible d'évaluer le modèle qui nous a permis de calculer les effectifs de la population stable en comparant les répartitions théoriques en classes

d'âge aux répartitions observées dans la nature dans certaines conditions privilégiées. Cette comparaison a été rendue possible, pour le stade imaginal, par la mise au point d'une méthode d'estimation de l'âge des femelles capturées dans des pièges à eau, méthode faisant intervenir l'aspect du corps adipeux, du corps jaune, l'usure de l'aile et le caractère évaginable ou non du ptilinum (DELOBEL, 1983 *a*). Le piègeage a été conduit pendant près d'une année (de janvier à décembre 1981) dans un champ de sorgho irrigué situé près de Nairobi, dans des conditions où les populations ne connaissent pas d'obstacle majeur à leur développement. Or, si l'on excepte la saison froide (de juin à septembre), la température moyenne mensuelle à Nairobi oscille entre 19,3° C et 20,6° C, ce qui permet de comparer les chiffres fournis par le modèle pour une température de 20° C aux effectifs recueillis dans les pièges; la méthode d'évaluation de l'âge mentionnée plus haut permet le classement des femelles en trois groupes : femelles âgées de moins de 5 jours, âgées de 5 à 9 jours, âgées de 10 jours et plus. Pour les mois de la saison chaude, les chiffres de capture sont les suivants : 60 femelles de moins de 5 jours (soit 30 % du total); 79 femelles âgées de 5 à 9 jours (39,5 % du total); 61 femelles de plus de 10 jours (31,5 % du total). Ces valeurs doivent être comparées aux valeurs correspondantes de la *RCA* de la population stable à 20° C, soit 31,7 % de femelles âgées de 0 à 4 jours, 21,3 % de femelles âgées de 5 à 9 jours, 47,0 % de femelles âgées de 10 jours et plus. Tout en soulignant le caractère très approximatif et partiel de cette comparaison, il est possible d'en tirer plusieurs conclusions intéressantes : la comparaison des effectifs observés aux effectifs prévus par le modèle fait d'abord apparaître une différence globalement significative ($\chi^2 = 37,9$; $P < 0,01$). Dans le détail, on constate cependant une similitude entre nombres théoriques et observés de femelles appartenant au premier groupe d'âge (femelles de 0 à 4 jours); on note par contre un fort excédent de femelles capturées âgées de 4 à 9 jours, cependant que les femelles plus âgées sont en beaucoup moins grand nombre que prévu.

Une analyse plus fine, basée sur des effectifs plus nombreux, mettrait sans doute en évidence l'effet de facteurs de mortalité tels que la prédation par les araignées ou les oiseaux, ou encore l'action des pluies violentes. Ces facteurs de mortalité agissent sélectivement sur les femelles les plus âgées, qui ont une capacité de résistance et une aptitude au vol amoindries. Ces facteurs n'agissant pas sur les populations de laboratoire, on peut admettre que la différence entre *RCA* calculée et observée est liée à l'effet de ces facteurs. Il est sans doute intéressant de retenir la proposition de CAREY (1983), qui consiste à donner dans l'équation (1) des valeurs arbitraires à r_m , de façon à déterminer la *RCA* de populations stables stationnaires, croissant ou décroissant plus ou moins rapidement; cette méthode permet de comparer n'importe quelle *RCA* observée à une *RCA* basée sur un taux de croissance fixé arbitrairement. Une telle comparaison peut se révéler intéressante si l'on peut estimer le taux de croissance des populations étudiées, ou du moins classer celles-ci en populations croissantes, stationnaires ou décroissantes.

De nombreux travaux portant sur des espèces appartenant à des ordres très divers ont établi que le taux de croissance intrinsèque dépend de l'origine de la population étudiée (ORPHANIDES & GONZALEZ, 1971; EVANS, 1977 *a, b*; WELLIK & PEDIGO, 1978); la nécessité de déterminer avec précision les taux de croissance de populations de mouche du sorgho d'origines différentes, en particulier ouest-africaines et indiennes, est évidente. Une orientation des travaux de recherche dans ce sens permettrait d'étendre notre compréhension des phénomènes de dynamique des populations à l'ensemble de l'aire de dispersion d'*A. soccata*. Enfin, une méthodologie comme celle

qui a été développée ici constitue un instrument puissant de prédiction et de contrôle des effets de produits ou de méthodes de lutte nouveaux sur les taux de natalité et de mortalité.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. le Professeur T. R. ODHIAMBO, Directeur de l'International Centre of Insect Physiology and Ecology (I. C. I. P. E.). Ils remercient également MM. G. BONNOT et B. DELOBEL (Laboratoire de Biologie I. N. S. A.-I. N. R. A., Villeurbanne) pour leur aide dans le traitement des données. Ce travail a bénéficié de l'aide financière de la D. G. R. S. T. (n° 78 7 0896).

BIBLIOGRAPHIE

- BARRY D., 1972. — Notes on life history of a sorghum shootfly, *Atherigona varia soccata*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **65**, 586-589.
- BIRCH L. C., 1948. — The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, **17**, 15-26.
- CAREY J. R., 1982. — Demography of the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch. *Œcologia (Berl.)*, **52**, 389-395.
- CAREY J. R., 1983. — Practical application of the stable age distribution: analysis of a Tetranychid mite (Acari: Tetranychidae) population outbreak. *Environ. Entomol.*, **12**, 10-18.
- CICOLANI B., 1979. — The intrinsic rate of natural increase in dung macrochelid mites, predators of *Musca domestica* eggs. *Bull. Zool.*, **46**, 171-178.
- DAVIDSON J., 1944. — On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.*, **13**, 26-38.
- DELOBEL A. G. L., 1981. — The distribution of eggs of the sorghum shoot fly, *Atherigona soccata* Rondani (Diptera: Muscidae). *Insect Sci. Application*, **2**, 63-66.
- DELOBEL A. G. L., 1982 a. — Oviposition and larval survival of the sorghum shootfly, *Atherigona soccata* Rond., as influenced by the size of its host plant (Dipt. Muscidae). *Z. ang. Ent.*, **93**, 31-38.
- DELOBEL A. G. L., 1982 b. — Effects of sorghum density on oviposition and survival of the sorghum shootfly, *Atherigona soccata*. *Ent. exp. appl.*, **31**, 170-174.
- DELOBEL A. G. L., 1983 a. — Humidity effects on *Atherigona soccata* egg development and hatch. *Ent. exp. appl.*, **33**, 269-275.
- DELOBEL A. G. L., 1983 b. — Influence of temperature and host plant condition on preimaginal development and survival in the sorghum shootfly *Atherigona soccata*. *Insect Sci. Application*, sous presse.
- DELOBEL A. G. L. & LUBEGA M., 1983. — Rainfall as a major mortality factor in the sorghum shootfly. *Trop. Pest Management*, sous presse.
- DELOBEL A. G. L. & UNNITHAN G. C., 1981. — The status of *Sorghum arundinaceum* as a host of *Atherigona soccata* Rondani in Kenya (Dipt. Muscidae). *Ins. Sci. Application*, **2**, 67-71.
- DOHAREY K. L., SRIVASTAVA B. G., JOTWANI M. G. & DANG K., 1977. — Effect of temperature and humidity on the development of *Atherigona soccata* Rondani. *Indian J. Entomol.*, **39**, 211-215.
- DUBEY R. C. & YADAV T. S., 1980. — Sorghum shootfly (*Atherigona soccata* Rondani) incidence in relation to temperature and humidity. *Ind. J. Ent.*, **42**, 273-274.
- EVANS D. E., 1977 a. — The capacity for increase at low temperature of several Australian populations of *Sitophilus oryzae* (L.). *Austr. J. Ecol.*, **2**, 55-67.
- EVANS D. E., 1977 b. — The capacity for increase at a low temperature of some Australian populations of the granary weevil, *Sitophilus granarius* (L.). *Austr. J. Ecol.*, **2**, 69-79.
- EVANS D. E., 1979. — A comparison of the capacity for increase at a low temperature of foreign and Australian populations of *Sitophilus oryzae* (L.) and *S. granarius* (L.). *Austr. J. Ecol.*, **4**, 105-114.
- FABRES G. & BOUSSENGUE J., 1981. — Bioécologie de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti*, Hom. Pseudococcidae) en République populaire du Congo. I. — Cycle évolutif et paramètres biologiques. *Agron. Trop.*, **36**, 82-89.

- GUTIERREZ J., 1976. — Étude biologique et écologique de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acarie Tetranychidae). Thèse d'État. *Travaux et Documents de l'O. R. S. T. O. M.*
- HERBERT H. J., 1981 a. — Biology, life tables, and innate capacity for increase of the two spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Can. Ent.*, **113**, 371-378.
- HERBERT H. J., 1981 b. — Biology, life tables, and intrinsic rate of the European red mite, *Panonychus ulmi* (Acarina: Tetranychidae). *Can. Ent.*, **113**, 65-71.
- HILBERT D. W. & LOGAN J. A., 1983. — Empirical model of nymphal development for the migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*. *Environ. Entomol.*, **12**, 1-5.
- HUGHES R. D., 1962. — A method for estimating the effects of mortality on aphid populations. *J. Anim. Ecol.*, **31**, 389-396.
- JANARDHANARAO P., PRASADARAO G. P., JAGANMOHANARAO S. & SUBBARAYUDU V. C., 1971. — Optimum time of sowing of CSH-1 jonna (sorghum) in Nellore district (Andhra Pradesh). *Andhra Agric. J.*, **18**, 40-41.
- LAUDIEN H., 1973. — Changing reaction systems. In: H. PRECHT, J. CHRISTOPHERSON, H. HENSEL & W. LARCHER, eds., *Temperature and Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- LOTKA A. J., 1922. — The stability of stable age distribution. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **8**, 339-345.
- MCDONALD G., MCLAREN I. W., SHELDEN G. P. & SMITH I. R., 1980. — The effect of temperature on the population growth potential of *Culex annulirostris* Skuse (Diptera Culicidae). *Austr. J. Ecol.*, **5**, 379-384.
- MEKSONGSEE B., KONGKANJANA A., SANGKASUWAN U. & YOUNG W. R., 1978. — Longevity and oviposition of sorghum shootfly adults on different diets. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **71**, 852-853.
- MESSINGER P. S. & FLITTERS N. E., 1959. — Effect of variable temperature environments on egg development of three species of fruit flies. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **52**, 191-204.
- MORRIS R. F., 1959. — Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology*, **40**, 580-588.
- NYE I. W. B., 1960. — The insect pests of graminaceous crops in East Africa. *Colon. Res. Stud.*, **31**, 1-48.
- OGWARO K., 1978 a. — Ovipositional behaviour and host-plant preference of the sorghum shoot fly, *Atherigona soccata* (Diptera; Anthomyiidae). *Ent. Exp. Appl.*, **23**, 189-199.
- OGWARO K., 1978 b. — Observations on longevity and fecundity of the sorghum shootfly, *Atherigona soccata* (Diptera; Anthomyiidae). *Ent. Exp. Appl.*, **23**, 131-138.
- ORPHANIDES G. M. & GONZALEZ D., 1971. — Fertility and life table studies with *Trichogramma pretiosum* and *T. retortidum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **64**, 824-834.
- PHILIPP J. S. & WATSON T. F., 1971. — Influence of temperature on population growth of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **64**, 334-340.
- PIELOU E. C., 1974. — *Population and community ecology*. Gordon and Breach, New York.
- RAINA A. K., 1981. — Movement, feeding behaviour and growth of larvae of the sorghum shootfly, *Atherigona soccata*. *Insect Sci. Application*, **2**, 77-81.
- RONDANI C., 1871. — Diptera italica non vel minus cognita descripta aut annotata. Fasc. IV. Addenda Anthomyinis Prod. Vol. VI. *Boll. Soc. Ent. Ital.*, **2**, 317-338.
- SHIE SHIANG-LIN, FAN ZI-DE & SU SHOU-HUA, 1981. — Studies on the sorghum shootfly in China. *Insect Sci. Application*, **2**, 39-47.
- SIDDIQUI W. H. & BARLOW C. A., 1972. — Population growth of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) at constant and alternating temperatures. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **65**, 993-1001.
- SOUTHWOOD T. R. E., 1966. — *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, London.
- SWAINE G. & WYATT C. A., 1954. — Observations on the sorghum shootfly. *East Afr. Agric. J.*, **20**, 45-48.
- TAKSDAL G. & BALIDDAWA C. W., 1975. — Studies on the biology of sorghum shoot flies, *Atherigona* spp. (Muscidae: Diptera), and shoot fly-sorghum host plant relationships. *Z. ang. Ent.*, **79**, 239-249.
- TALEY Y. M. & THAKARE K. R., 1979. — Biology of seven new hymenopterous parasitoids of *Atherigona soccata* Rondani. *Ind. J. Agric. Sci.*, **49**, 344-354.
- UNNITHAN G. C., 1981. — Aspects of sorghum shootfly reproduction. *Insect Sci. Application*, **2**, 87-92.

- VARLEY G. C. & GRADWELL G. R., 1960. — Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.*, **29**, 399-401.
- VARLEY G. C. & GRADWELL G. R., 1963. — The interpretation of insect population changes. *Proc. Ceylon Assoc. Advancement Sci.*, **18**, 580-588.
- WELLIK M. J. & PEDIGO L. P., 1978. — Innate capacity of increase and ovipositional pattern of the green cloverworm. *Environ. Entomol.*, **7**, 171-177.
- YOUNG W. R., 1981. — Fifty-five years of research on the sorghum shoot fly. *Insect Sci. Application*, **2**, 3-9.
- YOUNG W. R. & TEETES G. L., 1977. — Sorghum entomology. *Ann. Rev. Entomol.*, **22**, 193-218.