ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DEVELOPPEMENT EN COOPERATION

LA COCHENILLE DU MANIOC ET SA BIOCOENOSE AU CONGO 1979-84

G. FABRES

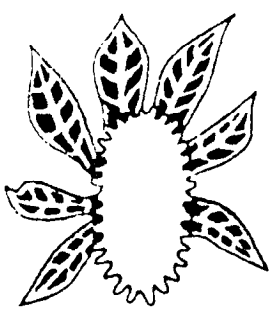
B. LE RU

A. KIYINDOU

A. BIASSANGAMA

J. BOUSSIENGUE

S. EPOUNA MOUINGA



TRAVAUX DE L'EQUIPE FRANCO-CONGOLAISE

ORSTOM • DGRS

Brazzaville BP 181 R P du Congo

S O M M A I R E

INTRODUCTION p

★ LA COCHENILLE ET SON POTENTIEL BIOTIQUE CHAP. I

- Cycle évolutif et paramètres biologiques.
  G. FABRES & J. BOUSSIENGUE ..... A 25149 6
- Taux intrinsèque d'accroissement naturel
  B. LE RU & B. PAPIEROK ..... A 25150 14

★ VARIATIONS D'ABONDANCE ET FACTEURS PERIODIQUES CHAP. II

- Quantification du phénomène de gradation
  G. FABRES ..... A 25151 28
- Variations d'abondance et facteurs de régulation
  G. FABRES ..... A 25152 32
- Influence de la température et de l'hygrométrie
  B. LE RU & G. FABRES ..... A 25153 39

★ LES RELATIONS PLANTE-PHYTOPHAGE CHAP. III

- Influence du manioc sur la biologie de la cochenille
  G. FABRES & B. LE RU ..... A 25154 57

★ VARIATIONS D'ABONDANCE ET FACTEURS FACULTATIFS CHAP. IV

LES INSECTES ASSOCIES

- Les composantes de l'entomocoenose
  G. FABRES & D. MATILE-FERRERO ..... A 25155 73
- Etude de trois espèces dominantes de coccinelles
  G. FABRES ..... A 25156 80

LES ENTOMOPHAGES CHAP. V

- Potentiel biotique de deux coccinelles
  G. FABRES & A. KIYINDOU ..... A 25157 86
- Bioécologie d'un parasitoide introduit
  JP. NENON, G. FABRES, A. BIASSANGAMA ..... Resume par le 42 96

★ LES ENTOMOPATHOGENES

- Une Entomophtorale pathogène de la cochenille
  B. LERU, P. SILVIE, B. PAPIEROK .... A 25158 98
- Etude de l'évolution de la mycose
  B. LE RU ..... A 25159 105

I N T R O D U C T I O N

Le problème "cochenille du manioc" est celui de l'irruption d'un nouveau phytophage dans un agrosystème stabilisé. Pour proposer des solutions à ce problème, ce n'est pas la seule cochenille qu'il faut étudier mais l'ensemble des perturbations écologiques que son arrivée a provoqué dans la biocoenose du champ de manioc.

Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero (Hom. Pseudococcidae) a été introduite accidentellement dans les plantations de manioc de l'Afrique Centrale (Congo et Zaire),vers les années 1970, et a colonisé depuis toute la zone intertropicale de culture de cette plante. Les pullulations de ce ravageur se développent périodiquement (saison sèche) et sont très spectaculaires. Elles provoquent des chutes de rendement en "tubercules"pouvant atteindre 30% ; des pertes en feuillage consommable,riche en protéines ; des altérations de la capacité de bouturage des tiges ou même la mort des jeunes plants.

Le manioc occupe une place importante dans l'alimentation de quelques 220 millions d'habitants en Afrique et représente l'essentiel de la production alimentaire autoconsommée de certains pays. C'est dire l'importance économique, à l'échelle du continent africains, du problème soulevé par l'acclimatation de ce phytophage, l'extention de son aire de répartition et le développement incontrolé de ses populations.

En 1978 l'ORSTOM et la DGRS créent,à Brazzaville,un laboratoire d'entomologie appliquée,pour la mise en oeuvre d'un programme consacré à la cochenille du manioc.Au cours des 5 campagnes qui ont suivi l'ouverture de ce laboratoire, une masse très importante de données a été recueillie sur la biologie du Pseudococcidae, la dynamique de ses populations, les facteurs pério-

diques en cause et les organismes (entomophages et entomopathogènes) qui lui sont associés.L'élaboration de ces données brutes a conduit à des publications dans des revues scientifiques, des communications à congrès ou à des notes"à paraître" qui constituent l'essentiel de ce document.

L'approche scientifique s'est voulue globale (systémique) dans un premier temps, à l'exclusion de l'étude privilégiée de l'un quelconque des binomes (cochenille-climat, cochenille-entomophages etc...) de la biocoenose. Il s'agissait de parvenir à une première connaissance de la structure de la biocoenose (composante évolutive) et des principaux mécanismes à l'origine des variations d'abondance du phytophage (contingents aux variables climatiques). Les deux méthodes habituelles, non exclusives, ont été mises en pratique:

1) suivi des pullulations annuelles de saison sèche au moyen d'un grand nombre de descripteurs de population. Obtention de données chronologiques et analyses factorielles.
2) expérimentation en conditions naturelles ou contrôlées pour affiner la connaissance des mécanismes mis en évidence. Analyse fine et interprétation des résultats expérimentaux.

L'observation sur le terrain et l'expérimentation au laboratoire se sont étroitement combinées pour soutenir une démar- explicative qui apparait dans les notes de synthèse successivement élaborées.

Pour la présentation des travaux nous avons suivi un plan logique mais forcément arbitraire qui ne recoupe pas nécessairement le propos de chaque note scientifique.

La connaissance des principaux paramètres de la biologie de P. manihoti et de leur changements sous l'action des facteurs saisonniers a motivé les premiers travaux. Un outil expérimental a été mis au point à cet effet. Cet ensemble fait l'objet du chapitre I.

Le chapitre II traite des variations cycliques de l'abondance du ravageur et de l'influence des facteurs physiques du climat (Température, Hygrométrie relative, Pluviométrie) sur

ce paramètre. L'interprétation des profils de gradation et de leurs modulations d'une année sur l'autre a été conduite jusqu'à un essai de modélisation.

Les relations plante-phytophage sont proposées comme facteurs susceptibles de modifier les traits biologiques de la cochenille et d'influer sur la dynamique de ses populations. Ce domaine, extrèmement vaste et délicat à aborder, fera l'objet d'un programme spécifique,dans les années à venir,dont les motivations sont développées chapitre III

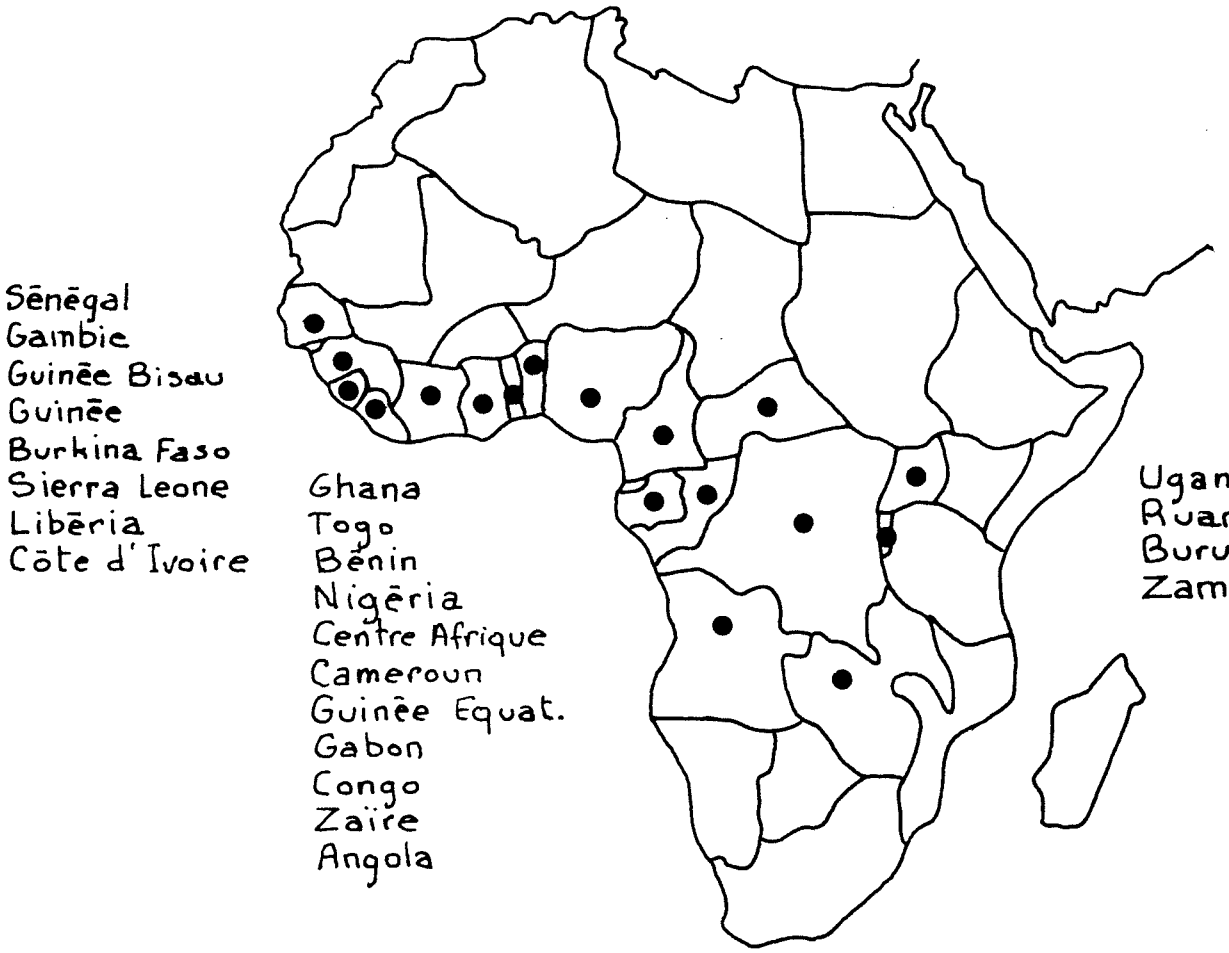
Le binome phytophage-entomophages occupe le chapitre IV. A l'issue d'un premier inventaire, l'entomofaune s'est révèlée relativement riche en prédateurs polyphages. Ce sont les coccinelles prédatrices qui ont fait l'objet des premières études. Pour les hyménoptères parasites, seul l'enrichissement de la biocoenose en éspèces exotique a paru réaliste et les rares parasitoides locaux n'ont pas retenu notre attention.

Certaines années ont vu le développement d'une épizootie à Entomophtorale à l'origine d'un net effet dépressif sur la densité de la population de la cochenille. Son étude fait l'objet du chapitre V.

Dans le prolongement de ces études, et le long des axes de recherche privilégiés qu'elles ont permis de définir, un nouveau projet se développe au Congo. Il s'appuie sur une équipe pluridisciplinaire (entomologistes, agronomes, pédologues) bien étoffée (ORSTOM, DGRS, INRA, GERDAT, Universités) et sur un premier financement spécifique (FAC). Deux grands thèmes à finalité appliquée seront développés pour une meilleure connaissance des mécanismes biocoenotiques en cause et pour des propositions réalistes en termes de régulation des effectifs du ravageur. Il s'agit du volet des relations entre la plante et son phytophage spécialiste et de celui des relations entre le ravageur et ses entomophages locaux ou acclimatés dans le cadre d'une opération de lutte biologique.

.....

Introduction en Afrique intertropicale à partir de l'Amérique du Sud



Pays où la cochenille a été signalée

CHAPITRE I

Extrait de l'Agronomie Tropicale XXXVI-1 — JANVIER-MARS 1981

BIOECOLOGIE DE LA COHENILLE DU MANIOC (*PHENACOCCUS MANIHOTI* HOM *PSEUDOCOCCIDAE*) EN REPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO

— Cycle évolutif et paramètres biologiques*

G. FABRES**, J. BOUSSIENGUE***

RESUME : *Phenacoccus manihoti* est une nouvelle espèce, d'origine sud américaine, récemment introduite en Afrique Centrale où elle cause d'importants dégâts sur manioc. L'élevage de la cochenille au laboratoire et sur le terrain nous a permis de préciser ses paramètres bioécologiques. Le temps de développement des différents stades, la longévité et la fécondité des femelles ainsi que le taux intrinsèque de croissance ont été définis. L'influence des facteurs température et hygrométrie est analysée. Une étude de terrain conduite pendant une année climatique a permis de mesurer l'influence des facteurs saisonniers sur le développement du ravageur et de suivre la succession de ses générations.

Mots-clefs : Cochenille du manioc ; *Phenacoccus manihoti* ; cycle évolutif ; caractéristiques bioécologiques ; génération ; reproduction potentiel ; capacité de croissance ; Congo.

INTRODUCTION

La cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* MATILE FERRERO, est d'introduction récente dans les pays de l'Afrique Centrale. Elle fut signalée au Congo pour la première fois par SYLVESTRE (1972) et à la même époque par HANH et WILLIAMS (1973) au Zaïre. Elle semble depuis avoir colonisé les plantations de l'Angola, du Gabon, du Nigéria, de la République Centrafricaine et du Sénégal.

Les dégâts provoqués par la cochenille au cours de la saison sèche sont spectaculaires. Ils se caractérisent par un net ralentissement de la croissance apicale, une chute prématurée des feuilles colonisées et la mort des jeunes manioc. La majorité des plants reprend cependant un cycle végétatif normal dès l'arrivée des premières pluies mais la pullulation du *Pseudococcidae* se solde par une perte en matériel foliaire, consommé localement, et par une réduction de la production de tubercules.

Malgré l'extension rapide du ravageur et l'importance économique des dégâts qui lui sont attribués, la biologie de *P. manihoti* reste encore mal connue. Les travaux qui lui ont été jusqu'ici consacrés sont surtout orientés vers les problèmes de lutte biologique par introduction d'entomophages et vers la sélection de variétés résistantes (EZUMAH & KNIGHT, 1978 ; LEUSHNER, 1978). Ces auteurs soulignent que la pullulation du ravageur est de règle en saison sèche et s'accordent pour voir dans les précipitations de la saison des pluies, le facteur clef de la régulation des populations de *Pseudococcidae*. Seuls, NWANZE, LEUSCHNER et EZUMAH (1979) ont entrepris une étude du cycle biologique au laboratoire.

La connaissance des caractéristiques bioécologiques de la cochenille ainsi que celle de leurs fluctuations sous l'effet des facteurs physiques de l'environnement est pourtant fondamentale pour l'interprétation des mécanismes de variation d'abondance du ravageur dans la nature et la mise au point de méthodes biologiques pour la régulation de ses populations. Aussi, parallèlement à un travail sur l'entomofaune parasitaire et prédatrice (FABRES, 1980 a et b) nous avons entrepris une étude du cycle évolutif de *P. manihoti* et des paramètres de son développement en conditions contrôlées et dans la nature. Les résultats acquis font l'objet de cette première note.

---

* La deuxième partie de cette étude sera publiée dans un prochain numéro de l'Agronomie Tropicale.

** FABRES (G.) — Entomologiste, maître de recherches de l'ORSTOM, Centre de Brazzaville, République Populaire du Congo.
*** BOUSSIENGUE (J.) — Elève entomologiste à l'ORSTOM Brazzaville.
Travail réalisé dans le cadre des programmes de lutte contre les ravageurs du manioc en République Populaire du Congo.
Avec la collaboration technique de MM KIYINDOU (A.) et EPOUNA-MOUINGA (S.), Techniciens de la Recherche Scientifique Congolaise.

GENERALITES SUR *P. MANIHOTI*

C'est une espèce nouvelle, récemment décrite à partir d'échantillons en provenance d'afrique intertropicale (MATILE-FERRERO, 1977). Elle est originaire du nouveau monde (retrouvée au Brézil et en Guyane) où ses populations sont naturellement régulées.

La femelle de forme ovoïde et de couleur rosée est recouverte d'une pruinosité finement granuleuse. Des glandes périphériques secrètent des filaments cireux rayonnants relativement courts (photo). Quatre stades de développement successifs peuvent être observés, le L4 étant la femelle mûre. Les trois stades préimaginaux se distinguent les uns des autres par des caractères microscopiques et par la taille qui varie de 1 à 2,7 mm.

La femelle se reproduit par parthénogénèse thélytoque. Les œufs sont déposés dans un ovisac dont la taille augmente au fur et à mesure de la ponte. Les larves néonates sont mobiles et assurent la colonisation active ou passive des plants sains. Les colonies se développent surtout sur la partie apicale du végétal où elles forment des amas cireux recouverts de gouttelettes de miella. La colonisation du plant se poursuit par l'installation de la population sur la surface inférieure des feuilles, le long des nervures et sur le limbe.

MATERIEL, METHODES ET TECHNIQUES D'ELEVAGE

Nous avons utilisé des jeunes plants de manioc en pots, de la variété «m'pembe», au stade deux premières feuilles épanouies. Une quinzaine de plants sont exploités simultanément pour l'étude de chaque génération de la cochenille. Les feuilles sont isolées les unes des autres par un anneau de glu à la base du pétiole afin de limiter la dispersion des jeunes larves. Le matériel végétal est placé à l'extérieur, en conditions thermiques et hygrométriques ambiantes, mesurées par thermohygrographe. Une ombrière protège les infestations de l'influence mécanique de la pluie et une mousseline fine de l'action des prédateurs. Pour les études d'autoécologie destinées à apprécier le rôle de la température et de l'hygrométrie, nous avons utilisé des enceintes et une pièce d'élevage où ces conditions peuvent être contrôlées.

L'infestation initiale se fait à partir de femelles en phase de ponte prélevées dans la nature ou dans l'élevage de masse. Trois femelles sont déposées sur chaque feuille après élimination de leur ovisac. Au bout de 4 à 5 heures, les femelles sont retirées ainsi qu'une partie des œufs. Cinq à dix sont laissés en place. Compte tenu de la mortalité embryonnaire préimaginale et de la disparition d'un certain nombre de larves mobiles, on obtient ainsi sur chaque feuille au moins une femelle ayant accompli la totalité de son cycle de développement et de ponte.

Des observations périodiques permettent d'étudier les principaux paramètres du cycle biologique : temps de développement des différents stades, longévité de la femelle et fécondité. La mortalité, embryonnaire et post embryonnaire, relativement faible, sera elle aussi évoquée à l'occasion des études d'autoécologie.

DUREE DU DEVELOPPEMENT

DANS LES CONDITIONS NATURELLES

Six générations successives ont été suivies au cours de deux périodes climatiquement différentes : de novembre à juillet nous passons en effet de la saison chaude et pluvieuse à la saison sèche et fraîche. Les températures moyennes mensuelles fluctuent entre 24 et 27° avec des valeurs absolues extrêmes de 20 à 35°. Les hygrométries relatives moyennes mensuelles varient entre 75 et 80 pour cent avec des extrêmes absolus de 100 et 50 pour cent (fig. 1). Les résultats de cette étude font l'objet du tableau I.

La durée moyenne du développement de la cochenille, depuis le dépôt des premiers œufs jusqu'au début de la ponte de la génération fille est de 33,4 jours ± 0,6. Cette valeur varie selon les conditions saisonnières avec des extrêmes de 30,4 ± 05 en saison chaude et humide, puis de 42 ± 1,1 en saison fraîche et sèche.

Tous les stades de développement sont sensibles à l'influence des facteurs thermiques et hygrométriques saisonniers (fig. 1). La température est certainement le principal responsable de l'accélération du développement de tous les stades au cours de la saison chaude et humide. Cependant, l'influence de l'hygrométrie relative n'est pas à exclure. Des valeurs extrêmes de 50 pour cent sont susceptibles de participer, associée à des températures basses, au ralentissement du développement en saison sèche comme cela a été montré chez les Diaspines (FABRES, 1979).

EN CONDITIONS CONTRÔLEES

Cette première approche globale du rôle de la température sur la vitesse de développement de la cochenille appelle une étude plus fine en conditions thermiques contrôlées.

Pour le temps d'incubation, les œufs sont placés dans de petites cellules d'élevage, sur papier filtre imbibé d'eau qui maintient l'hygrométrie relative à des valeurs proches de la saturation. Des températures constantes de 20, 25, 30 et 34°C sont testées en incubateur. Pour le temps de développement des différents stades fixés sur feuille de manioc, l'hygrométrie maintenue constante par nébulisation d'eau est fixée à 75 pour cent et les températures stabilisées à 25° puis à 27° correspondant aux valeurs moyennes des mois frais et chauds.

Les pourcentages d'éclosion les plus élevés s'observent à une température de 27° (H.R. = 100 pour cent), les valeurs thermiques plus fortes ou plus faibles provoquent une mortalité embryonnaire (tableau II). Les temps d'incubation les plus courts sont obtenus à 34° (6,3 jours contre 17,8 jours à 20°). La comparaison de ces résultats aux données du tableau I, montre une grande similitude entre les temps de développement embryonnaires à des températures constantes de 25 et 27° et les mêmes temps de développement mesurés dans la nature pour des températures moyennes de 25 et 27° correspondant à des extrêmes absolus de 20 et 35°. On trouve en effet 8,1 jours dans les deux cas pour 25°, puis 9,5 et 10,1 jours à 27° sur le terrain et au laboratoire respectivement. Cette observation valorise nos expérimentations à températures constantes et justifie l'utilisation des données de laboratoire pour l'interprétation des mécanismes écologiques de plein champ.

Le temps de développement post-embryonnaire le plus court, obtenu sous ombrière dans les conditions extérieures, est celui de la génération IV soumise à des températures moyennes de 27° (fig. 1). Au laboratoire, pour cette même température constante, nous obtenons une durée de développement de l'œuf à l'œuf de 28 ± 09 jours. A une température constante de 25° — ce qui correspond à la génération I soumise à des températures moyennes de 25°,2 — on enregistre un temps de développement de 31,7 ± 1,1 jours (tableau III). Notons à nouveau la similitude des résultats obtenus à température constante et à températures variables autour de la moyenne équivalente : pour 25° moyen et constant 32,5 et 31,7 respectivement ; pour 27°, 30,4 et 28,09.

La durée du développement de *P. manihoti* dans les conditions climatiques les plus courantes peut être définie comme suit : 33,4 jours en moyenne dans la nature ; de 30,4 à 42 jours selon les variations thermiques saisonnières ; pouvant être réduite à 28 jours à une température constante de 27°. Notons à titre de comparaison que NWANZE et *al.* ont obtenu une durée de développement de 26 jours (21-30) à une température moyenne de 25°9.

Une étude d'autoécologie fine faisant intervenir des températures constantes de 20 à 40 ° devrait ultérieurement compléter le présent travail. Elle nous fournira des informations sur la modification du paramètre «durée du développement» sous l'effet des températures extrêmes que l'on peut enregistrer sur le terrain au cours de la saison fraîche et de la saison chaude.

LONGEVITE ET FECONDITE DES FEMELLES

Ces deux paramètres que l'on peut préciser expérimentalement, ont une grande importance pour les études de dynamique des populations. Ils permettent en effet de calculer un indice caractéristique de l'accroissement d'une population et de mesurer ses variations sous l'influence des facteurs de l'environnement. C'est le trait d'union entre la biologie de l'individu telle qu'on peut l'étudier au laboratoire et les variations d'abondance de ses populations dans le milieu naturel.

De nombreux travaux ont été consacrés à la recherche d'un indice relativement simple à calculer à partir de données expérimentales. GUTIERREZ (1976) fait à ce sujet une mise au point qui convient parfaitement à notre propos et dont nous nous inspirerons pour le commentaire qui suit.

Après les travaux de LOTKA, BIRCH (1948) décrit la méthode de calcul d'un taux intrinsèque d'accroissement : r_m («intrinsic rate of increase») d'une population. Plus récemment, LANGHLIN (1965) définit une capacité d'accroissement : r_c («capacity of increase») beaucoup plus simple à calculer. Quelle que soit la méthode de calcul proposée, deux types de données expérimentales sont indispensables :

- la probabilité pour les femelles à la naissance d'être en vie à l'âge x lx
- le nombre moyen de femelles produites par une femelle d'âge x pendant l'unité de temps choixi : mx.

Ces valeurs sont fournies par des tables de vie (longévité) et des tables de fécondité, obtenues expérimentalement. Le calcul de la capacité d'accroissement s'effectue comme suit :

$$rc = \frac{\log_e R_o}{T_c} \text{ avec :}$$

R_o = taux net de reproduction ou taux de multiplication de la population en une génération.

T_c = temps de génération de Laughlin ou âge des femelles au moment où la moitié des œufs femelles a été pondue. Il se détermine graphiquement.

Les tables de vie donnent également par simple lecture la «vie médiane» des femelles ou nombre de jours de survie de 50 pour cent des femelles. Ce paramètre est utile pour comparer l'influence des conditions saisonnières ou expérimentales sur la longévité.

Toutes les cochenilles ne se prêtent pas également à ce type d'étude. Les *Diaspididae* et les *Lecanidae*, protégées par un bouclier qui cache le corps de la femelle et sa ponte, échappent à la mesure précise de la longévité et de la fécondité. Il faut alors recourir à des méthodes indirectes et au calcul d'un «taux d'expansion» beaucoup moins précis (FABRES, 1979).

Chez les *Pseudococcidae* la femelle reste visible ainsi que sa ponte et l'on peut en permanence contrôler sa survie et compter les œufs déposés *P. manihoti* ajoute à ces avantage le fait d'être une espèce parthénogénétique. Dans les conditions tamponnées du labora-

toire, qui rendent négligeable la mortalité préimaginale, nous pouvons estimer que le nombre des femelles filles issues de la cochenille mère est égal au nombre des œufs pondus et que $R_0 = \Sigma\ lx\ mx$.

Ces conditions ont favorisé l'expérimentation que nous avons conduite comme précédemment, sous ombrière et au laboratoire. Les femelles sur lesquelles nous avons travaillé sont celles qui ont permis de définir la durée du développement préimaginal. Dès le dépôt des œufs, les ovisacs sont examinés périodiquement (toutes les 24 heures) pour comptage et élimination des œufs déposés. Les femelles sont considérés comme mortes au moment de l'arrêt définitif de la ponte. Cinq générations ont été suivies sous ombrière et deux au laboratoire.

DANS LES CONDITIONS NATURELLES

En regroupant les données de l'élevage des cinq générations, dont le développement s'échelonne de la saison chaude et pluvieuse à la saison fraîche et sèche, nous avons défini une vie médiane moyenne de 27 jours ainsi qu'une ponte totale moyenne de 624 œufs par femelle (tableau IV). Ces deux paramètres varient en fonction des conditions thermiques qui président au développement de chaque génération : la vie médiane a été ainsi de 26 jours en saison chaude (27°) et de 29 jours en saison fraîche (24°). De même les basses températures ont une action stimulatrice de la fécondité et nous avons comptabilisé 599 œufs en saison chaude contre 673 en saison fraîche (tableau IV).

EN CONDITIONS CONTRÔLEES

Nous avons étudié ces deux paramètres sur 60 femelles appartenant à deux générations élevées au laboratoire à une température moyenne de 26°C et une hygrométrie de 75 pour cent. Le tableau V donne le détail des tables de vie et de fécondité qui permettent de déterminer le taux net de reproduction (R_0), le temps de génération (T_c) et la capacité d'accroissement (r_c).

Pour une femelle type, élevée dans les conditions précises du laboratoire, le nombre total des œufs pondus est de 590,7. Notons que ce chiffre correspond sensiblement à la fécondité définie lors de l'expérimentation sous ombrière. Pour cette même femelle, la durée totale de vie est de 63 jours et le «temps de génération», correspond au dépôt de 50 pour cent des œufs, est de 40 jours (fig. 2). La capacité d'accroissement selon Laughin se calcule comme suit : $r_c = \frac{\text{Loge } 590,7}{40} = 0,15$; coefficient, établi pour une population qui se développe dans l'ambiance climatique précédemment décrite.

Ces paramètres nous permettent à présent de définir un profil de croissance des populations de *P. manihoti* en conditions contrôlées et de quantifier l'augmentation de ses effectifs. Pour reproduire expérimentalement la succession des générations de la cochenille, il nous faut initier une nouvelle génération tous les 40 jours (T_c) et conduire ainsi 9 générations annuelles. Le facteur multiplicateur à appliquer pour le calcul de l'augmentation d'effectif est de 590 (R_0). Au bout d'une année, à partir d'une seule femelle évoluant en conditions écologiques stables, sans limitation d'espace ou de nourriture et avec une mortalité négligeable, on parvient à une population de 908×10^{22} cochenilles.

Il est bien évident que les résultats expérimentaux auxquels nous venons de parvenir doivent être replacés dans un contexte naturel où les facteurs thermo-hygrométriques ne sont pas seuls en jeux. Déjà la connaissance du temps de développement préimaginal et de la durée de vie d'une femelle en phase de ponte, laisse prévoir une juxtaposition des générations successives qu'il n'est pas facile de quantifier. Il nous faut donc intégrer les paramètres étudiés jusqu'ici isolément dans un concept plus général de succession des générations dans les conditions naturelles. Pour cela nous avons conduit une étude sur le terrain au cours de l'année 1979.

SUCCESSION DES GENERATIONS DANS LA NATURE

Nous avons adopté la méthode mise au point par VASSEUR et SCHVESTER (1957) et utilisée pour les cochenilles diaspines par BENASSY (1961). Elle consiste en un prélèvement périodique d'un échantillon végétal avec numération de la totalité des cochenilles présentes, classées selon leur stade de développement. L'accroissement de la proportion de l'un des stades au sein de la colonie indique le passage à ce stade de la population étudiée.

Cette méthode, mise au point sous des climats tempérés, pour des populations périodiquement homogénéisées par la diapause hivernale, n'est transposable à des climats de type tropical qu'à certaines conditions (FABRES, 1979) :

— Il faut qu'un facteur climatique intervienne périodiquement pour freiner le développement de la cochenille et réaliser un début d'homogénéisation. Dans le cas de *P. manihoti* ce facteur est représenté par les précipitations torrentielles de la saison des pluies qui réduisent les colonies à quelques femelles survivantes.

— Il faut effectuer des comptages très rapprochés dans le temps et analyser le plus finement possible la composition de la colonie. Dans le cas présent, nous avons échantillonné chaque semaine, un ou plusieurs apex bien infestés de façon à effectuer nos comptages sur une population minimale de 500 cohenilles. Les stades de développement L1, L2, L3, L4 et femelle avec ovisac ont été retenus.

— Il est nécessaire enfin de s'accommoder d'un chevauchement des générations et de la présence simultanée de tous les stades évolutifs tout au long de l'année.

L'établissement des courbes chronologiques des pourcentages de chaque stade au sein de la colonie permet une interprétation graphique qui fait l'objet de la fig. 3. Les prélèvements hebdomadaires ont été faits dans les champs traditionnels de la région de Kombé.

Le processus d'homogénéisation par action mécanique de la pluie est particulièrement évident fin novembre 1979 avec disparition totale des colonies (à l'exception de quelques femelles avec ovisac) et arrêt des comptages. Ceux-ci ne reprendront qu'en février de l'année suivante.

Dans l'intervalle de 10 mois qui sépare février de novembre, on peut observer la succession de 7 générations, parfaitement individualisées jusqu'en août, de façon plus confuse au-delà. Entre les mois de novembre et de février, la population est réduite à de petites colonies survivantes qui serviront d'inoculum infestant après l'arrêt des fortes pluies. Si nous estimons à deux le nombre des générations de cette phase critique, nous retrouvons les 9 générations annuelles définies par les expérimentations précédentes.

La représentation graphique de la succession des générations dans la nature permet de mettre à nouveau en lumière le rôle des facteurs saisonniers sur la vitesse du développement. On observe au cours de la période de juin à août un net ralentissement du développement, matérialisé par des pics plus espacés et un allongement du temps de présence de chaque stade à son maximum (fig. 3). Ce phénomène traduit au niveau de la population tout entière l'effet ralentisseur des faibles températures de la saison fraîche.

CONCLUSION

Malgré l'importance économique que revêt le problème de la pullulation de *P. manihoti* dans les plantations de manioc de l'Afrique Centrale, peu de travaux ont été consacrés à la bioécologie de ce ravageur.

L'étude que nous avons conduite nous a permis de préciser les principaux paramètres du développement de la cochenille et de définir les limites de leurs fluctuations sous l'influence des facteurs physiques de l'environnement.

La connaissance des caractéristiques biologiques telles le temps de développement des stades préimaginaux, le potentiel net de reproduction et la vie médiane des femelles permet de quantifier, pour la première fois, la capacité de croissance des populations de la cochenille dans son environnement.

La capacité intrinsèque d'accroissement de *P. manihoti* apparaît considérable et modérément sensible aux variations saisonnières de la température et de l'hygrométrie. L'expression de ce pouvoir d'expansion devrait se traduire par la présence permanente, dans les champs de manioc, de populations à très haut niveau numérique.

Les variations d'abondance de la cochenille au cours de l'année avec pullulation de saison sèche et quasi disparition au cours de la saison des pluies ne peuvent alors s'expliquer que par l'intervention de puissants agents de régulation autres que les facteurs thermiques et hygrométriques. Parmi ceux-ci, on peut dès à présent envisager le rôle mécanique des pluies souvent torrentielles, la compétition intraspécifique avec limitation de nourriture, et l'intervention des ennemis naturels comme les parasites prédateurs et entomopathogènes.

Le présent travail jette donc les bases d'une étude de la dynamique des populations de *P. manihoti* et d'une analyse des équilibres écologiques responsables des variations d'abondance du ravageur.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude à Monsieur P. JOURDHEUIL, Directeur de la Station INRA de Lutte biologique d'Antibes, qui a bien voulu corriger le manuscrit et nous faire bénéficier de ses conseils.

Travaux cités

BENASSY (C.), 1961 — Contribution à l'étude de l'influence de quelques facteurs écologiques sur la limitation des pullulations de cochenilles diaspines. Ann. INRA, Ser. C., Epiph., H.S. 1, 157 p.

EZUMAH, H.C. & KNIGHT, A., 1977 — Some notes on the mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat. Ferr. incidence on manioc (*Manihot esculenta*) in Bas Zaïre. Proc. int. workshop on the cassava mealybug. IITA, Ibadan, n° 1, 7-14.

FABRES (G.), 1979 — Analyse structurelle et fonctionnelle de la biocoenose d'un homoptère (*Lepidosaphes beckii* Hom. *Diaspididae*) dans deux types d'habitats agrumicoles de la Nouvelle Calédonie. Thèse d'Etat. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 113, 291 p.

FABRES (G.), 1980 a — Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc en république populaire du Congo (*Phenacoccus manihoti* Hom. *Pseudecoccidae*) - I. Les composantes de l'entomocoenose et leurs inter-relations. Cah. ORSTOM, Ser. Biologie, sous-presse.

FABRES (G.), 1980 b — II - Etude morphologique comparative des trois espèces dominantes de *Coccinellidae* (Col.). Cah. ORSTOM, Ser. Biologie, sous-presse.

GUTIERREZ (J.), 1976 — Etude biologique et écologique de *Tetranychus neocaleadonicus* André (Acariens, *Tetranychidae*). Thèse d'Etat. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 57, 173 p.

HAHN, SK. & WILLIAMS (R.J.), 1973 — Investigations on cassava in the Republic of Zaïre. Rapport au Commissaire d'Etat à l'Agriculture. IITA, Ibadan.

LEUSCHNER (K.), 1977 — Preliminary observations on the cassava mealybug. Proc. int. workshop on the cassava mealybug. IITA, Ibadan, n° 1, 16-19.

MATILE-FERRERO (D.), 1977 — Une cochenille nouvelle nuisible au manioc en Afrique Equatoriale, *Phenacoccus manihoti* n. sp. (*Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae*). Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 13 (1), 145-152.

NWANZE (K.F.), LEUSCHNER (K.) & EZUMAH (H.C.), 1979 — The cassava mealybug, *Phenacoccus* sp. in the Republic of Zaïre. PANS, 25 (2).

SYLVESTRE (L.), 1973 — Aspects agronomiques de la production du manioc à la Ferme d'état de Mantsoumba (Rép. Pop. du Congo). IRAT, Paris rapport de mission, 35 p.

VASSEUR (R.) & SCHVESTER (D.), 1957 — Biologie et écologie du Pou de San José. (*Quadraspidiotus perniciosus* Const.) dans la région lyonnaise et ses relations avec les conditions climatiques. Ann. INRA, Ser. C., Epiph., 4, 283-290.

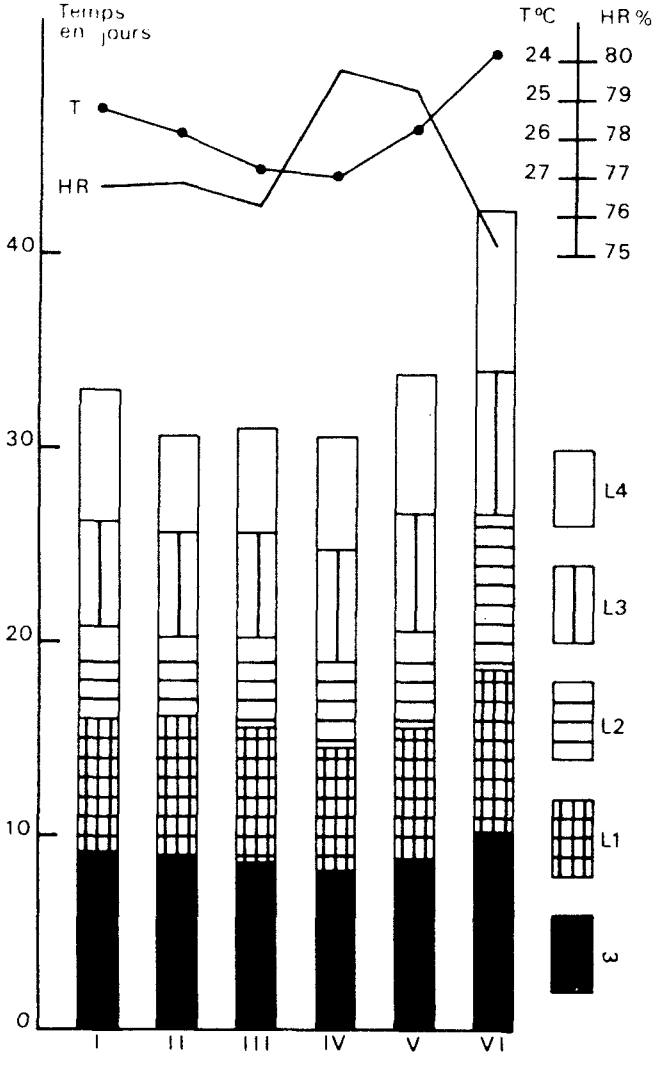


Fig. 1

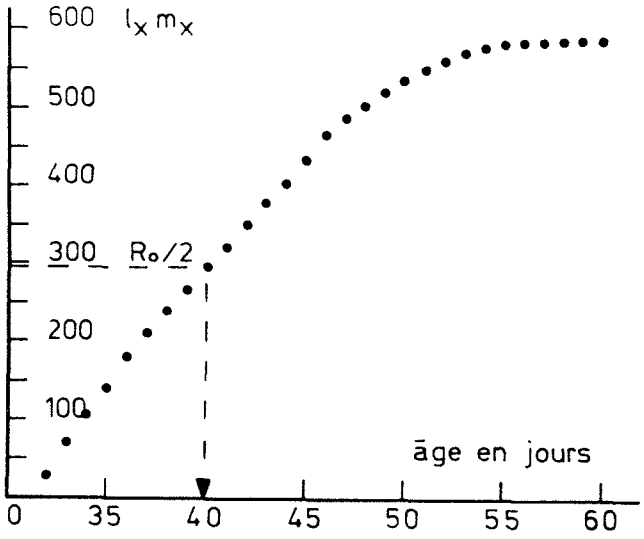


Fig. 2

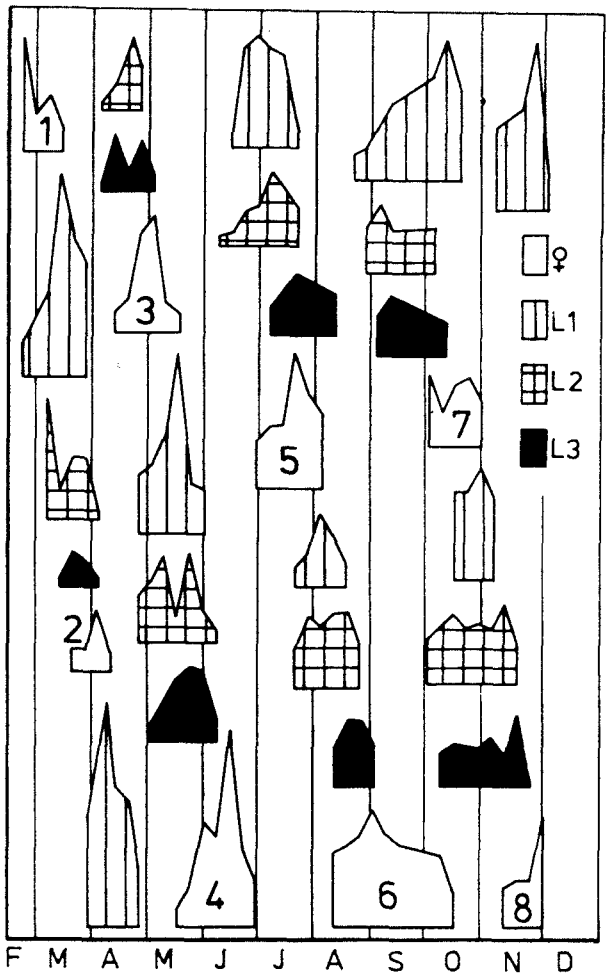


Fig. 1 : Influence de la température et de l'hygrométrie relative moyennes sur la durée du développement de six générations de *P. manihoti*.

Fig. 2 : Détermination graphique du temps de génération T_C.

Fig. 3 : Cycle évolutif de *P. manihoti* dans les champs de manioc de la région de Kombé. Pourcentage des différents stades au sein de la colonie. 1 à 8 : femelles à l'origine des différentes générations.

Tableau I
DUREE DU DEVELOPPEMENT DES DIFFERENTS STADES EVOLUTIFS DE *P.MANIHOTI*

T°C moy. quotid.		25	27
Nb de larves		90	90
Durée moyenne du développement des différents stades en jours	ω	9.2	8.1
	L1	6.5	6.0
	L2	4.9	4.1
	L3	5.4	4.8
	L4	5.7	5.0
Durée totale		31.7 ± 1.1	28 ± 0.9

Tableau II
INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA DUREE D'INCUBATION DES OEUFS ET LE POURCENTAGE D'ECLOSION

Générations		I	II	III	IV	V	VI
Périodes		nov déc	dec jan	fev mar	mar avr	mai juin	juin juil
Nb. larves		30	27	30	35	30	56
Durée moy. du dévelop.t des différents stades en j.	ω	9.1	8.9	8.7	8.1	8.8	10.1
	L1	6.8	7.1	6.9	6.5	6.5	8.6
	L2	4.7	4.1	4.5	4.3	5.0	7.8
	L3	5.4	5.2	5.1	5.4	6.1	7.2
	L4	6.5	5.9	5.8	6.1	7.1	8.3
Durée totale		32.5	31.2	31.0	30.4	33.5	42.0
Précision	±	0.7	1	0.9	0.5	0.4	1.1

Tableau III
INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA DUREE DE DEVELOPPEMENT DES DIFFERENTS STADES EVOLUTIFS DE *P. MANIHOTI*
Températures constantes de 25° et 27°C

T°C	Nb. ω	% éclos.	durée incub.(j.)
34	200	97.5	6.3 ± 0.9
30	200	98.0	7.1 ± 0.6
27	200	99.0	8.1 ± 0.8
25	200	96.5	9.5 ± 1.1
20	200	80.5	17.8 ± 0.7

Tableau IV
VIE MEDIANE ET PONTE TOTALE DES FEMELLES APPARTENANT A CINQ GENERATIONS SUCCESSIVES

Générations	I	II	III	IV	V
Température moy. °C	25.3	25.9	27.1	27	24
Nb. de femelles	30	27	30	35	30
Vie médiane en j.	27.7	26.5	26.1	25.9	29.1
Ponte totale	627	612	599	609	673

Tableau V

TABLE DE VIE COMPLETE D'UNE GENERATION DE *P. MANIHOTI* ELEVEE AU LABORATOIRE A UNE TEMPERATURE MOYENNE JOURNALIERE DE 26° C ET UNE HYGROMETRIE MOYENNE JOURNALIERE DE 75 %

Nombre de femelles élevées : 60

Age des femelles (en jours)	Femelles survivantes (en %)	Nbre d'œufs par femelle et par jour	lx mx	
x	lx	mx	par jour	cumulé
0-31	1	0	0	0
32	1	26,3	26,3	26,3
33	1	43,4	43,4	69.7
34	1	36,4	36,4	106,1
35	1	37,3	37,3	143,4
36	1	36,1	36,1	179,5
37	1	32,7	32,7	212,2
38	1	28,5	28,5	240,7
39	0,96	27,8	26,6	267,3
40	0,93	28,1	26,1	293,4
41	0,93	31,2	29	322,4
42	0,93	30,3	28,1	350,5
43	0,93	32,6	30,3	380,8
44	0,93	27,9	25,9	406,7
45	0,93	31,2	29	435,7
46	0,93	35,4	32,9	468,6
47	0,9	24,8	22,3	490,9
48	0,86	19,3	16,5	507,4
49	0,83	19,7	16,3	523,7
50	0,76	19,9	14,7	538,4
51	0,73	17,5	12,8	551,2
52	0,7	15,3	10,7	561,9
53	0,66	16,8	11	572,9
54	0,5	13,4	6,7	579,6
55	0,43	13,2	5,6	585,2
56	0,33	10,7	3,5	588,7
57	0,16	6,4	1	589,7
58	0,1	6,1	0,61	590.3
59	0,06	4,5	0,3	590,6
60	0,06	3,2	0,19	590,80
61	0,03	1	0,03	590,83
62	0,03	1	0,03	590,86
63	0	0	0	

◀ Colonie de *P. manihoti* sur tige de manioc

Cl. B. BOHER

SOUMIS A Œcologia Applicata

TAUX INTRINSEQUE D'ACCROISSEMENT NATUREL DE LA COCHENILLE DU MANIOC, PHENACOCCUS MANIHOTI MATILE-FERRERO (HOMOPTERES, PSEUDOCOCCIDAE). INTERET D'UNE METHODE SIMPLIFIEE D'ESTIMATION DE r_m

B. LE RÜ[1] et B. PAPIEROK[2]

(1) Centre ORSTOM de Brazzaville, B.P. 181, Brazzaville, R.p. du Congo.

(2) Institut Pasteur, 25, rue du Dr Roux, 75724 Paris Cedex 15, France.

I. INTRODUCTION

La croissance d'une population animale est fonction de la durée de développement, de la fécondité et de la mortalité des individus, chacun de ces paramètres étant lui-même influencé par les facteurs des milieux. Si on désigne par N l'effectif d'une population à croissance exponentielle et le temps par t, le taux de croissance de la population, r, est tel que:

$$\frac{dN}{dt} = rN \qquad (1)$$

soit, après intégration:

$$N_t = N_o e^{rt} \qquad (2)$$

où: N_t = Nombre d'individus au temps t, N_o = Nombre d'individus au temps 0.

r est constant dans le cas d'une population caractérisée par une distribution stable des âges et évoluant dans un environnement illimité.

Introduit à l'origine dans les études de démographie humaine (LOTKA, 1925), le taux de croissance a fait l'objet d'application aux populations de petits rongeurs élevés en laboratoire (LESLIE et RANSON, 1940). A la suite de BIRCH (1948), de nombreux travaux ont été consacrés aux possibilités d'utilisation de ce paramètre dans le cas des insectes. En effet, l'étude expérimentale des variations du taux de croissance en fonction des conditions du milieu est utile à la compréhension de la dynamique des populations (FRAZER, 1972; GUTIERREZ, 1976; DELOBEL et UNNITHAN, 1983). Au plan pratique, ce paramètre peut être utilisé dans les études de sélection variétale, le taux de croissance de la population d'un ravageur étant proportionnel au niveau de sensibilité de la plante hôte (BENGSTON, 1970). De même, l'efficacité d'un parasite ou d'un prédateur peut être estimée à l'aide de ce paramètre.

La valeur maximale du taux de croissance, r_m, est définie comme le taux intrinsèque d'accroissement naturel (BIRCH, 1948; ANDREWARTHA et BIRCH, 1954) ou encore la capacité innée d'accroissement (LAUGHLIN, 1965). Expérimentalement le calcul de r_m est effectué après établissement d'une table de vi et de natalité. On suit l'évolution d'une cohorte (membres nés ensemble) en dé terminant quotidiennement la mortalité et la fécondité femelle par femelle. Ur table de vie et de natalité donne la proportion de femelles en vie au jour x

(probabilité de survie), soit l_x, le nombre de descendants femelles nés d'une femelle d'âge (x) soit m_x, d'où le nombre de descendants femelles produits chaque jour par une femelle présente au temps 0, soit $l_x\ m_x$.

r_m est tel que: $e^{-r_m x}\ l_x\ m_x\ d_x = 1$ (3)

BIRCH (1948) a introduit une approximation de cette équation:

$\Sigma e^{-r_m x}\ l_x\ m_x = 1$ (4)

à partir de laquelle on peut calculer r_m par approximations successives.

Le taux de reproduction, R_o est égal à:

$R_o = \Sigma\ l_x\ m_x$ (5)

On peut également déterminer la durée moyenne d'une génération T_m qui est telle que:

$$T_m = \frac{\text{Log } R_o}{r_m} \quad (6)$$

Le calcul de r_m nécessite une étude expérimentale longue (tables de vie et de natalité avec des relevés quotidiens) et l'accès à des moyens de calcul hautement perfectionnés. Plusieurs auteurs ont donc proposé des méthodes simplifiées de détermination. HOWE (1953) a ainsi établi que, pour des insectes dont la période reproductive est courte (2 semaines dans le cas du Coléoptère Anobiidae Lasioderma serricorne (F)),

$$r_m = \text{Log}_e\ k/d + \frac{1}{2}\ l \quad (7)$$

où l = période reproductive (en jours), d = durée de développement, k = nombre d'oeufs femelles.

Cet auteur a d'autre part introduit des coefficients de pondération applicables dans le cas d'insectes ayant une durée de développement et une période de reproduction longues (comme la plupart des insectes des denrées).

ANDREWARTHA et BIRCH (1954) ayant considéré que $\frac{\text{Log } R_o}{T_m}$ est un bon estimateur de r_m lorsque R_o est petit, LAUGHLIN (1965) définit la capacité d'accroissement par individu, r_c, tel que:

$$r_c = \frac{\text{Log } R_o}{T_c} \quad (8)$$

où T_c est l'âge moyen des femelles élevées en cohorte à la naissance des femelles de la génération suivante. T_c correspond à l'âge des femelles lorsque la moitié des oeufs sont pondus. Il est déterminé graphiquement à

partir des données de la table de vie (BENGSTON, 1969).

Le paramètre r_c apparaît comme une bonne approximation de r_m quand R_o n'est pas trop grand et que tous les individus se reproduisent en même temps sur une courte période (SOUTHWOOD, 1978).

Récemment WYATT et WHITE (1977) ont mis au point une méthode simplifiée d'estimation de r_m applicable dans le cas des pucerons et des tétranyques. S'appuyant sur les observations de DELOACH (1974) qui avait remarqué que, chez plusieurs espèces de pucerons, 95 % de la descendance (soit M_d) apparaît dans un intervalle de temps d égal à la période préreproductive (de la naissance jusqu'à l'apparition de la première larve), ces auteurs n'effectuent les observations nécessaires à l'établissement des tables de vie que pendant une période 2 d après la naissance. Ils ont ainsi montré qu'une bonne approximation de r_m est donnée par la formule:

$$r_m = 0,738 \frac{\text{Log } M_d}{d} \qquad (9)$$

Comparativement aux méthodes proposées par BIRCH (1948), HOWE (1953) et LAUGHLIN (1965), le procédé d'estimation de r_m établi par WYATT et WHITE (1977) a l'avantage de réduire le nombre des observations nécessaires à son calcul. En contrepartie, il néglige la mortalité durant toute la période d'étude.

Dans le cadre d'une étude autoécologique de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero (Homoptères Coccoidea Pseudococcidae), nous avons été amenés à proposer une simplification dans la démarche expérimentale établie par LAUGHLIN (1965). Nous avons ainsi établi une approximation de r_c, que nous nommons r_c approché. Les valeurs de r_c approché s'étant révélées, pour P. manihoti, très proches de celles de r_c, nous avons essayé de préciser les possibilités d'application du r_c approché à d'autres insectes et à des acariens possédant des caractéristiques biologiques très différentes. Les valeurs de r_c approché ont été comparées aux valeurs respectives de r_m estimées selon BIRCH (1948), LAUGHLIN (1965) et WYATT et WHITE (1977). Les méthodes de calcul proposées par HOWE (1953) n'ont pas été prises en considération dans le présent travail en raison de conditions d'utilisation très restrictives.

II. METHODE SIMPLIFIEE D'ESTIMATION DE LA CAPACITE INNEE D'ACCROISSEMENT DANS LE CAS DE P. manihoti

La table de vie et de natalité de Phenacoccus manihoti, espèce se reproduisant par parthénogenèse thélytoque a été établie à une température de 27 ± 7°C et à une humidité relative de 75 ± 24 % (LE RÜ, 1984). Les résultats en sont donnés dans le tableau 1.

Age des femelles en jour x	proportion des femelles survivantes (en probabilité de survie) l_x	nombre d'oeufs femelles/femelle et par jour m_x	$l_x m_x$	$l_x m_x$ cumulé
0 - 31	1	0	oeuf - larve maturité sexuelle	
32	1	28,8	28,8	28,8
33	1	30,1	30,1	58,9
34	1	29,7	29,7	88,6
35	1	27,4	27,4	116,0
36	1	30,5	30,5	146,5
37	1	28,2	28,2	174,7
38	1	27,2	27,2	201,9
39	1	29,8	29,8	231,7
40	1	30,2	30,2	261,9
41	1	26,1	26,1	288,0
42	0,96	22,3	21,4	309,4
43	0,89	19,4	17,3	326,7
44	0,82	19,5	16,0	342,7
45	0,78	17,3	13,5	356,2
46	0,64	14,3	9,2	365,4
47	0,53	11,0	5,8	371,2
48	0,46	10,1	4,6	375,8
49	0,46	7,5	3,4	379,2
50	0,42	7,3	3,1	382,3
51	0,32	6,3	2,0	384,3
52	0,21	3,9	0,8	385,1
53	0,10	3,1	0,3	385,4
54	0,06	2,1	0,2	385,5
55	0,06	2,0	0,1	385,6
56	0,06	0,79	0,05	385,65
57	0,06	0,43	0,03	385,68
58	0,06	0,36	0,02	385,70
59	0,06	0,25	0,02	385,72
60	0	0	0	385,72

$R_o = \Sigma l_x m_x = 385,7$ oeufs femelles/femelle

TABLEAU 1. Table de vie et taux net de reproduction, R_o, de Phenacoccus manihoti à 27 ± 7°C et 75 ± 24 % H.R. (établis à partir de 28 femelles).

Le taux de reproduction R_o est égal à 385,7 oeufs femelles/femelle. La détermination graphique de T_c donne T_c = 37,4 jours (Fig. 1), d'où:

$$r_c = \frac{\text{Log } 385,7}{37,4} = 0,159$$

L'examen de la table de vie et de natalité de la cochenille du manioc révèle que la fécondité de cet insecte est élevée (supérieure ou égale en moyenne à 300 - 400 oeufs). Les femelles commencent à mourir le 12ème jour, alors que plus de 75 % des oeufs sont pondus. Ceci nous autorise à considérer comme négligeable la mortalité des femelles tout au long de l'expérience. Dans ces conditions, l_x approché qui est égal à 1 - probabilité de mort au cours de la période embryonnaire et larvaire, est constant tout au long de la période reproductive et R_o approché est tel que:

$$R_o \text{ approché} = lx \text{ approché } \Sigma m_x \qquad (10)$$

où Σm_x = nombre cumulé de descendants femelles/femelle, par conséquent

$$r_c \text{ approché} = \frac{\text{Log } R_o \text{ approché}}{T_c \text{ approché}} \qquad (11)$$

En principe, on pourrait déterminer Σm_x par le seul comptage, en fin de la période reproductive, de la descendance femelle issue d'une cohorte de femelles. Dans la pratique cependant, comme l'éclosion éventuelle d'individus avant la fin de la période reproductive risque de perturber les résultats, il pourra s'avérer nécessaire d'effectuer plusieurs relevés à des intervalles plus ou moins rapprochés, compte tenu de la durée de développement embryonnaire C'est ainsi que, dans le cas de la cochenille du manioc, nous avons établi la table de vie et de natalité à partir de relevés hebdomadaires, la durée de développement embryonnaire de cet Homoptère étant en effet de 7,8 ± 0,4 j à 25 ± 2°C et 75 ± 5 % H.R. (LE RÜ, 1984) (Tableau 2).

Dans le cas particulier de P. manihoti, la mortalité embryonnaire et larvaire est pratiquement nulle (LE RÜ, 1984). l_x est donc égal à 1 et R_o approché (= Σm_x) à 435,5 oeufs femelles/femelle. Comme la détermination graphique de T_c approché donne T_c approché = 38,6 jours (Fig. 1), nous obtenons:

$$r_c \text{ approché} = \frac{\text{Log } 435,5}{38,6} = 0,157$$

A partir de la table de vie et de natalité de P. manihoti établie par BOUSSIENGUÉ (1979) dans des conditions thermohygrométriques semblables, nous

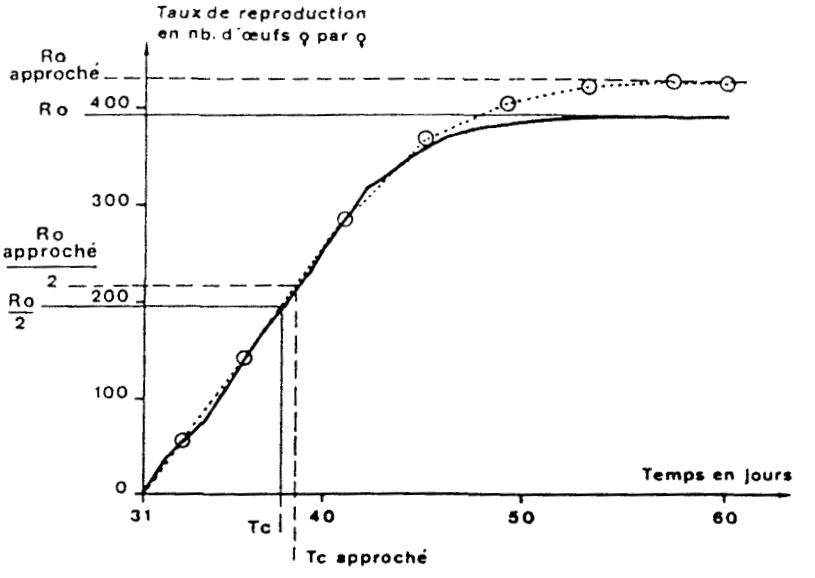


FIGURE 1. Détermination graphique de l'âge moyen des femelles de Phenacoccus manihoti lorsque la moitié des oeufs sont pondus, T_c, et de T_c approché (à 27 ± 7°C et 75 ± 24% H.R.).

Age des femelles en jour x	Nb d'oeufs femelles/femelle entre 2 relevés successifs m_x approché	m_x approché cumulé
0 - 31	0	oeuf - larve maturité sexuelle
33	58,9	58,9
37	115,8	174,7
41	113,3	288,0
45	78,5	366,5
49	42,5	409,0
53	17,5	426,5
57	7,2	433,7
60	1,8	435,5

R_o approché = Σm_x approché = 435,5 oeufs femelles/femelle

TABLEAU 2. Table de vie simplifiée et taux net de reproduction, R_o, de Phenacoccus manihoti établis sur la base de relevés effectués tous les 4 jours en moyenne (à partir des données du tableau 1). La probabilité de survie des femelles, l_x, est égale à 1 jusqu'à la fin de la période reproductive.

trouvons, pour r_c et pour r_c approché, les valeurs respectives de 0,160 et de 0,158. En ce qui concerne l'étude de IHEAGWAM (1981), ces 2 paramètres n'ont pu être estimés, car nous ne disposons pas de toutes les données nécessaires.

La similitude remarquable observée, dans le cas du travail de BOUSSIENGUÉ et du nôtre, entre la valeur du r_c, calculée à partir des relevés quotidiens et celle du r_c approché, calculée à partir des relevés bihebdomadaires, peut s'expliquer de la manière suivante: comme nous considérons nulle la mortalité des femelles tout au long de la période de la ponte, R_o approché est supérieur à R_o. La différence entre ces 2 valeurs est d'autant plus atténuée que la fécondité est importante. Le passage en logarithme a également pour effet d'atténuer la surestimation de R_o approché par rapport à R_o. De même, T_c approché est supérieur à T_c, la différence étant d'autant plus atténuée que T_c est élevé. Ces 2 surestimations se compensent au niveau du calcul du r_c approché.

III. COMPARAISON DES DIFFERENTES METHODES D'ESTIMATION DU TAUX INTRINSEQUE D'ACCROISSEMENT NATUREL

La méthode simplifiée d'établissement de la capacité d'accroissement présentée ici a été mise au point dans le cas particulier de Phenacoccus manihoti. Il était intéressant dès lors de rechercher les possibilités de son application à des insectes ou des acariens présentant des caractéristiques biologiques très différentes notamment en ce qui concerne le taux de reproduction R_o et la durée moyenne d'une génération.

Une trentaine d'exemples ont été choisis dans la littérature, correspondant à 19 espèces d'insectes appartenant à divers ordres (Homoptères, Hétéroptères, Coléoptères et Diptères) et 2 espèces d'acariens. Le taux de reproduction R_o est compris entre 2,3 dans le cas de Niptus hololeucus (Faldermann) (Coléoptères Ptinidae)(HOWE, 1953) et 843,2 oeufs femelles/femelle chez Drosophila melanogaster Meigen (Diptères Drosophilidae)(DAVID et FOUILLET, 1971). L'âge moyen, T_c, est compris entre 5,9 dans le cas de Myzus persicae (Sulzer) (Homoptères Aphididae)(BARLOW, 1962) et 287,3 jours chez Mezium affini Boieldieu (Coléoptères Ptinidae)(HOWE, 1953).

Pour chacun des exemples pris en considération, nous disposons d'une part, de la valeur du r_m (d'après BIRCH), et d'autre part, soit d'une table de vie complète, soit des valeurs de R_o et de la mortalité et de la durée de

TABLEAU 3. Paramètres biologiques de différents insectes et acariens et valeurs correspondantes de plusieurs estimations de la valeur maximale de leur taux de croissance: r_m, r_c et r_c approché (sur 28 exemples pris dans la littérature).

Espèce	Position systématique	Référence	Mortalité larvaire %	Ro	r_c graphique jour	r_m BIRCH	r_m WYATT et WHITE	r_c LAUGHLIN	r_c approché	% variation r_c LAUGHLIN/r_m BIRCH	% variation r_c approché/r_m BIRCH	% variation r_m WYATT et WHITE/r_m BIRCH
Drosophila melanogaster Meigen	Dipt. Drosophilidae	DAVID & FOUILLET, 1971	5,0	843,2	20,7	0,450	0,490	0,325	0,325	38,5	38,5	8,2
"	"	SIDDIQUI & BARLOW, 1972	31,3	144,0	31,5	0,239	0,259	0,158	0,163	51,3	46,6	8,4
"	"		32,6	209,0	22,9	0,376	0,457	0,232	0,240	62,1	56,7	21,5
Calandra orizae L.	Col. Curculionidae	BIRCH, 1948	10,0	113,6	58,1	0,109	0,106	0,081	0,086	33,7	26,7	2,8
Tribolium castaneum (Herbst)	Col. Tenebrionidae	LESLIE & PARK, 1949	46,0	275,0	80,0	0,101	0,129	0,070	0,070	44,3	44,3	27,7
Lasioderma serricorne (F.)	Col. Anobiidae	LEFKOVITCH, 1963	5,0	13,2	35,6	0,073	0,076	0,073	0,076	0	4,1	4,1
Eurostus helleri Reitter	Col. Ptinidae	HOWE, 1953	71,0	3,1	115,6	0,010	0,028	0,010	0,010	0	0	180,0
Cibbum psylloides Czemp.	"	"	73,0	75,2	182,6	0,034	0,050	0,027	0,024	25,9	41,7	47,0
Mezium affini Boieldieu	"	"	86,0	64,2	287,3	0,023	0,044	0,014	0,015	64,3	53,3	91,3
Niptus hololeucus (Faldermann)	"	"	95,0	2,3	138,1	0,006	0,027	0,006	0,007	0	16,7	350,0
Ptinus fur (L.)	"	"	72,0	10,8	182,3	0,013	0,018	0,013	0,013	0	0	38,5
Ptinus sexpuntatus Panzer	"	"	81,0	4,1	227,5	0,006	0,012	0,006	0,007	0	16,7	100,0
Ptinus tectus Boieldieu	"	"	60,0	116,1	149,6	0,049	0,062	0,032	0,034	53,1	44,1	26,5
Stetomezium squamosum Hinton	"	"	76,0	41,0	190,6	0,025	0,043	0,019	0,020	31,6	25,0	72,0
Trigonogenius globulus Solier	"	"	70,0	49,8	171,8	0,032	0,045	0,023	0,022	39,1	45,4	40,6
Distantiella theobroma (Distant)	Het. Miridae	PIART in LE BERRE, 1976	70,0	12,7	39,0	0,063	0,092	0,065	0,075	3,1	16,0	31,5
Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero	Hom. Pseudococcidae	BOUSSIENGUE, 1979	0	590,7	40,0	0,155	0,151	0,160	0,158	3,1	1,9	2,6
Aphis fabae Scopoli	Hom. Aphididae	FRAZER, 1972	0	79,3	15,2	0,359	0,401	0,288	0,288	24,6	24,6	11,7
Acyrthosiphon pisum (Harris)	"	"	6,5	97,0	13,0	0,404	0,411	0,352	0,352	14,8	14,8	1,7
Macrosiphum euphorbiae (Thomas)	"	BARLOW, 1962	5,0	33,9	17,8	0,174	0,196	0,203	0,162	14,3	7,4	11,2
"	"	"	31,0	24,4	13,1	0,219	0,151	0,244	0,217	10,2	0,9	45,0
Myzus persicae (Sulzer)	"	"	2,0	78,3	12,7	0,340	0,453	0,342	0,347	0,6	2,0	25,0
"	"	"	24,0	15,1	6,0	0,450	0,545	0,457	0,476	1,5	5,5	17,4
Tetranychus urticae Koch	Acar. Tetranychidae	BENGSTON, 1970	0	18,9	15,8	0,199	0,229	0,186	0,204	7,0	2,5	15,1
"	"	"	0	9,0	18,1	0,130	0,160	0,121	0,115	7,4	13,0	23,1
Tetranychus neocaledonicus André	"	GUTIERREZ, 1976	0	50,5	18,2	0,230	0,269	0,215	0,209	7,0	10,0	14,5
Tetranychus mcdanieli McGregor	"	TANIGOSHI, 1975	0	75,7	19,4	0,245	0,290	0,223	0,251	9,9	2,4	18,4
"	"	"	0	56,1	26,9	0,187	0,181	0,149	0,166	5,5	12,6	3,3

	r_m BIRCH	r_m WYATT et WHITE	r_c LAUGHLIN	r_c approché
r_m BIRCH	1,000	0,991	0,983	0,985
r_m WYATT et WHITE		1,000	0,969	0,968
r_c LAUGHLIN			1,000	0,998
r_c approché				1,000

TABLEAU 4. Coefficients de corrélation entre différentes estimations de la valeur maximale du taux de croissance des arthropodes: r_m, r_c et r_c approché (sur l'ensemble des 23 exemples présentés dans le tableau 3).

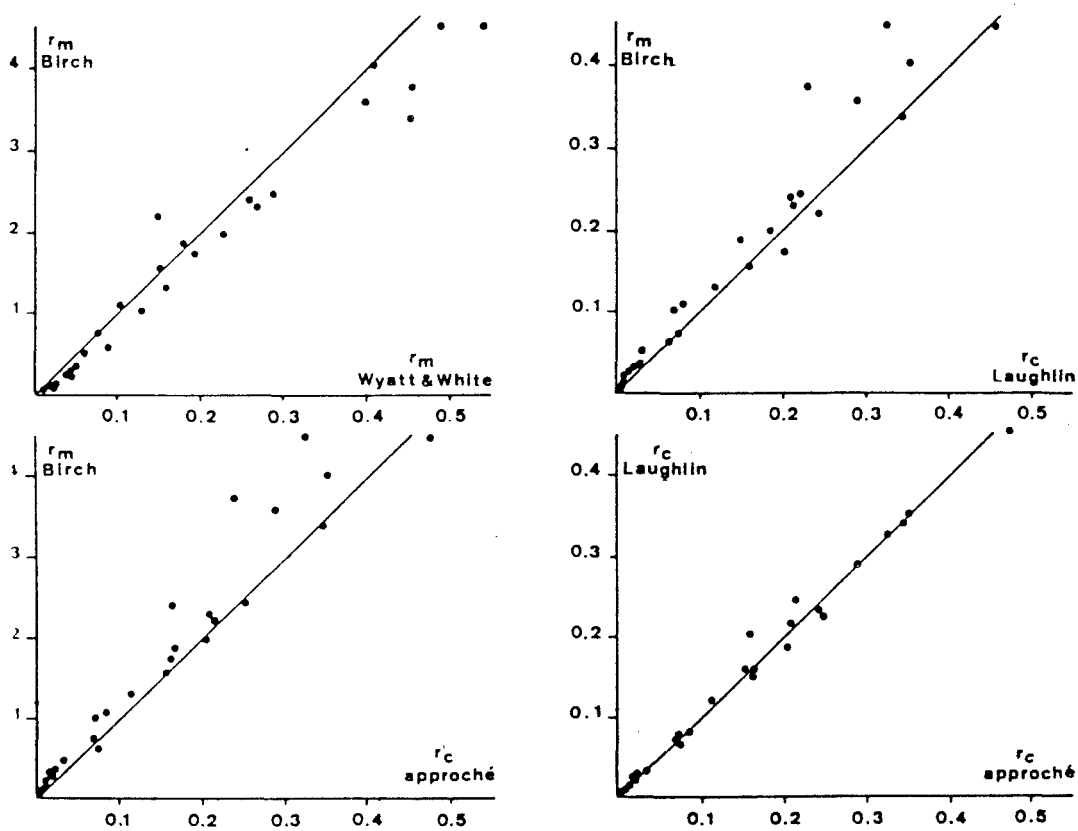


FIGURE 2. Représentation graphique des correspondances entre différentes estimations de la valeur maximale du taux de croissance des arthropodes: r_m, r_c et r_c approché (sur l'ensemble des 28 exemples présentés dans le tableau 3).

vie larvaire. Nous avons pu ainsi comparer dans chaque cas, l'estimation du r_m d'après WYATT et WHITE (1977), celle du r_c (LAUGHLIN, 1965) et celle calculée d'après la méthode simplifiée établie dans le cas de la cochenille du manioc, à l'estimation du r_m d'après BIRCH (1948) prise ici en référence. L'ensemble des données est présenté dans le tableau 3. Les différentes estimations de la valeur maximale du taux de croissance ont été comparées entre elles grâce au calcul des coefficients de corrélation (Tableau 4). Les correspondances entre les différentes estimations prises 2 à 2 sont représentées dans la figure 2.

Les valeurs de r_m d'après BIRCH et d'après WYATT et WHITE, celles de r_c et de r_c approché sont en étroite corrélation entre elles (coefficient de corrélation toujours supérieur à 0,96). La corrélation la plus forte (0,998) est observée entre le r_c et le r_c approché. Leur correspondance est également bien visible sur la figure 2. C'est l'estimation du r_m d'après WYATT et WHITE qui se rapproche le plus de celle du r_m d'après BIRCH (coefficient de corrélation égal à 0,991). Dans la majorité des cas, les valeurs du r_m (d'après BIRCH) sont inférieures aux valeurs correspondantes estimées d'après WYATT et WHITE; à l'inverse, elles sont supérieures à celles du r_c et du r_c approché (Fig. 2).

C'est entre les valeurs du r_m (d'après BIRCH) et les estimations correspondantes d'après WYATT et WHITE que sont observés les écarts les plus importants: le pourcentage de variation est en effet supérieur à 80 % dans 4 cas seulement (moyenne: 44,2 %). La valeur maximale du pourcentage de variation du r_c par rapport au r_m d'après BIRCH est de 64,3 % (moyenne: 20,5 %); elle est de 56,7 % dans le cas du r_c approché (moyenne: 20,5 %) (Tableau 3).

On peut remarquer que les écarts les plus importants entre le r_m (d'après BIRCH) et son estimation d'après WYATT et WHITE, sont surtout observés lorsque la mortalité larvaire est élevée. En revanche, les valeurs correspondantes du r_c et du r_c approché ne s'écartent pas d'une manière importante de la valeur du r_m (d'après BIRCH) (Tableau 3). Ceci est probablement lié au fait que WYATT et WHITE (1977) considèrent comme nulles les mortalités larvaire et imaginale. En revanche, celles-ci sont prises en compte dans le calcul du r_m (d'après BIRCH) et du r_c: seule la mortalité larvaire l'est dans le calcul du r_c approché.

IV. CONCLUSION

Il apparaît en conclusion que les 3 méthodes que nous venons de comparer, celle de LAUGHLIN, celle de WYATT et WHITE et celle que nous proposons, donnent une bonne estimation du taux intrinsèque d'accroissement naturel, r_m, d'un insecte ou d'un acarien. Toutes les trois font intervenir des procédés de calcul simples. La méthode du r_c approché a l'avantage de ne pas nécessiter d'observations quotidiennes, ce qui permet de réaliser simultanément un plus grand nombre d'observations expérimentales.

Les résultats obtenus avec Phenacoccus manihoti montrent l'intérêt d'un travail méthodologique préalable dans les recherches nécessitant la connaissance du taux intrinsèque d'accroissement naturel. On pourrait, dans un premier temps, procéder à l'établissement de 3 tables de vie complètes, une dans des conditions optimales et deux dans des conditions défavorables. L'analyse comparative des données recueillies devrait permettre de déterminer la méthode d'estimation de r_m qui soit à la fois la moins astreignante dans la pratique et la mieux adaptée à l'objectif des recherches compte tenu des caractéristiques biologiques de l'animal étudié.

Grâce à la mise au point d'une méthode simplifiée d'estimation de r_m, nous pouvons maintenant envisager d'approfondir l'étude de certains aspects de la biologie et de l'écologie de la cochenille du manioc, notamment: 1) relations existant entre les variations d'abondance de la cochenille et les facteurs physiques de l'environnement; 2) influence de l'état physiologique de la plante sur la dynamique des populations de la cochenille; 3) génétique de la résistance variétale du manioc à P. manihoti. Ainsi pourraient être précisées les conditions agronomiques les plus défavorables au développement de la cochenille du manioc en Afrique intertropicale.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Monsieur J. DEJARDIN (ORSTOM, Bondy) pour ses conseils en matière d'analyse des données.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWARTHA H.G. & BIRCH L.C., 1954.- The distribution and abundance of animals. Chicago University Press.

BARLOW C.A., 1962.- The influence of temperature on the growth of experimental populations of Myzus persicae (Sulzer) and Macrosiphum euphorbiae (Thomas) (Aphididae). Can. J. Zool., 40, 145-156.

BENGSTON M., 1969.- Effect of various temperatures and relative humidities on the population growth potential of Tetranychus urticae (Koch). Div. Plant Ind., Queensland Dept. Prim. Indus., Bull. 497.

BENGSTON M., 1970.- Effect of different varieties of the apple host on the development of Tetranychus urticae (Koch). Queensland J. agric. anim. Sci., 27, 95-114.

BIRCH L.C., 1948.- The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol., 17, 15-26.

BOUSSIENGUÉ J., 1979.- Contribution à la biologie de Phenacoccus manihoti Mat. Ferr. ravageur du manioc au Congo. Rapport de stage, O.R.S.T.O.M. Brazzaville.

DAVID J. & FOUILLET P., 1971.- Le taux intrinsèque d'accroissement naturel chez Drosophila melanogaster Meig.; intérêt de ce paramètre pour les études de dynamique des populations. La Terre et la Vie, 118, 378-394.

DE LOACH C.J., 1974.- Rate of increase of populations of Cabbage, Green Peach, and Turnip Aphids at constant temperatures. Ann. Ent. Soc. Amer., 67, 332-340.

DELOBEL A.G.L. & UNNITHAN G.C., 1983.- Influence des températures constantes sur les caractéristiques des populations d'Atherigona soccata (Diptères Muscidae). Acta Oecologica, Oecol. Applic., 4, 351-368.

FRAZER B.D., 1972.- Life tables and intrinsic rates of increase of apterous black bean aphids and pea aphids, on broad bean. Can. Ent., 104, 1717-1722.

GUTIERREZ J., 1976.- Etude biologique et écologique de Tetranychus neocaledonicus André (Acariens Tetranychidae). Thèse d'Etat. Travaux et Documents de l' ORSTOM.

HOWE R.W., 1953.- Studies on beetles of the family Ptinidae VIII. The intrinsic rate of increase of some Ptinid beetles. Ann. Appl. Biol., 40, 121-151.

IHEAGWAM E.U., 1981.- The influence of temperature on increase rates of the cassava mealybug Phenacoccus manihoti Mat.-Ferr. (Homoptera, Pseudococcidae). Rev. Zool. afr., 95, 959-967.

LAUGHLIN R., 1965.- Capacity for increase: a useful population statistic. J. Anim. Ecol., 34, 77-91.

LE BERRE J.R., 1976.- Ecologie: Dynamique des populations animales. Laboratoire d'Entomologie et d'Ecophysiologie expérimentales, Université Paris XI (Orsay).

LEFKOVITCH L.P., 1963.- Census studies on unrestricted populations of Lasioderma serricorne (F.) (Coleoptera: Anobiidae). J. Anim. Ecol., 32, 221-231.

LE RÜ B., 1984.- Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti (Hom. Coccoidea, Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. Thèse de 3e cycle. Université de Paris XI (Orsay).

LESLIE P.H. & PARK T., 1949.- The intrinsic rate of natural increase of Tribolium castaneum Herbst. Ecology, 30, 469-477.

LESLIE P.H. & RANSON R.H., 1940.- The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (Microtus agrestis) as observed in the laboratory. J. Anim. Ecol., 9, 27-52.

LOTKA A.J., 1925.- Elements of physical biology. Williams & Wilkins, Baltimore.

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., 1978.- Ecological methods. Second edition. Chapman and Hall, Baltimore.

TANIGOSHI L.K., HOYT S.C., BROWNE R.W. & LOGAN J.A., 1975.- Influence of temperature on population increase of Tetranychus mcdanieli Ann. Ent. Soc. Am., 68, 972-978.

WYATT J.T. & WHITE P.F., 1977.- Simple estimation of intrinsic increase rates for Aphids and Tetranychid mites. J. Appl. Ecol., 14, 757-766.

CHAPITRE II

Première quantification du phénomène de gradation des populations de *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (*Hom. Pseudococcidae*) en République populaire du Congo.

Gérard FABRES

avec la collaboration technique d'Antoine KIYINDOU & Sébastien EPOUNA-MOUINGA

O.R.S.T.O.M., Laboratoire d'Entomologie appliquée, B.P. 181, CG Brazzaville.

RÉSUMÉ

Manioc, Cochenille, Phenacoccus manihoti, *Dynamique des populations, Congo.*

Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero est une cochenille récemment introduite en Afrique Centrale où elle provoque de graves dégâts dans les plantations de manioc. Les résultats que nous donnons ici correspondent à l'étude d'un cycle annuel complet des variations d'abondance du ravageur. Les paramètres choisis et mesurés régulièrement sont : le pourcentage de plants infestés, le taux moyen d'infestation, la densité du ravageur sur apex et sur feuilles. Une analyse du rôle des facteurs climatiques donne une première interprétation de l'ampleur du phénomène de gradation.

SUMMARY

Cassava, Mealybug, Phenacoccus manihoti, *Populations dynamics, Congo.*

First data on cassava mealybug outbreaks in Congo (Phenacoccus manihoti *Matile-Ferrero,* Hom. Pseudococcidae)

Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero, a mealybug recently introduced into Central Africa, is a dangerous pest of cassava. Data are given on the variations of the abundance of the pest through out a year period. Several parameters are studied which quantify the outbreak of the mealybug during the dry season : per cent infested plants, rate of infestation of the shoots, density of the population on shoots and leaves. A short analysis of the role of climatic factors is given.

I. INTRODUCTION

Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero est une espèce récemment introduite en Afrique Centrale en provenance du Nouveau Monde. Les dégâts que cette cochenille provoque dans les plantations de manioc sont spectaculaires et un intérêt considérable s'est développé autour de ce nouveau ravageur. Au cours d'un colloque organisé au Zaïre en 1978, de nombreuses contributions ont abordé de façon générale le problème posé par les pullulations de la cochenille du manioc et ont exposé les méthodes à mettre en œuvre pour la régulation de ses populations.

Cependant, le nombre des travaux portant sur la bioécologie de *P. manihoti* est relativement restreint : EZUMAH & KNIGHT (1978) ainsi que LEUSCHNER (1978) évoquent le phénomène de gradation de la cochenille en saison sèche mais sans le quantifier ou en utilisant pour ce faire un indice subjectif d'infestation des pieds de manioc (p. 100 severity). NWANZE *et al.* (1980) se sont consacrés, quant à eux, à l'étude des paramètres bioécologiques de la cochenille sans se préoccuper de la dynamique de ses populations.

De ce fait, le travail dont nous donnons ici les résultats est le premier à fournir une information quantifiée sur les variations d'abondance de la cochenille du manioc et sur les mécanismes climatiques qui en sont à l'origine.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons conduit notre étude dans des champs de manioc de la variété « M'pembe » aux environs de Brazzaville (ferme de Kombé). Les données que nous avons recueillies et analysées sont celles de l'année 1979. L'étude a porté sur la succession des générations de *P. manihoti* et sur les variations d'abondance de ses populations.

A) Succession des générations

La méthode employée a été mise au point par BENASSY (1961) et appliquée en pays tropicaux par FABRES (1979). Elle consiste en un prélèvement hebdomadaire d'un échantillon végétal avec dénombrement de toutes les cochenilles

présentes, classées en fonction de leur stade de développement. Selon la saison et la densité du *Pseudococcidae*, nous avons travaillé sur des colonies de 500 à 1 000 individus. Les dénombrements permettent de calculer la proportion de chaque stade au sein de la colonie au moment du prélèvement et de déterminer avec précision la succession des générations au cours de l'année climatique. Les résultats de ce travail ont fait l'objet d'une analyse détaillée (FABRES, 1979) et nous ne reprendrons ici que les données essentielles à la compréhension du mécanisme de gradation.

B) Variation d'abondance

Nous avons utilisé la méthode des dénombrements à vue sur le terrain. Chaque semaine, sur 100 apex repérés au hasard selon un protocole rigoureux, on note la présence ou l'absence de cochenilles et le degré d'infestation des apex colonisés. Celui-ci est basé sur une estimation visuelle de l'infestation avec classement sur une échelle de densité : infestation très faible à faible (0-25) ; faible à moyenne (25-50) ; moyenne à forte (50-75) ; forte à très forte (75-100). Ces indices sont ensuite exploités sous une forme mathématique simple pour le calcul d'un taux moyen d'infestation. Pour une mesure plus précise de la densité du ravageur, toutes les cochenilles sont systématiquement comptées sur 30 de ces apex repérés au hasard. On obtient ainsi, chaque semaine, un pourcentage d'apex infestés, un taux moyen d'infestation et une valeur moyenne du nombre des cochenilles par apex. Des dénombrements identiques sont faits au niveau de 6 feuilles repérées au hasard sur chacun des 30 apex ; 180 feuilles sont ainsi examinées chaque semaine.

C) Rappel du régime moyen des pluies

La pluviométrie est le facteur écologique qui conditionne les variations d'abondance de la cochenille. Sur une année climatique, on observe régulièrement la présence d'une petite saison sèche en février-mars et d'une grande saison sèche de juin à septembre inclus. Les mois de novembre, décembre et janvier sont ceux de la grande saison des pluies.

D) Présentation des données

Le nombre moyen des cochenilles par apex, ainsi que les maxima absolus figurent dans le tableau 1. Les variations chronologiques de la densité du ravageur sont représentées sur la figure 1. Elles sont associées à une courbe de pluviométrie journalière et à une représentation schématique de la succession des générations. Les variations annuelles du pourcentage des apex infestés et du taux d'infestation font l'objet du tableau 2.

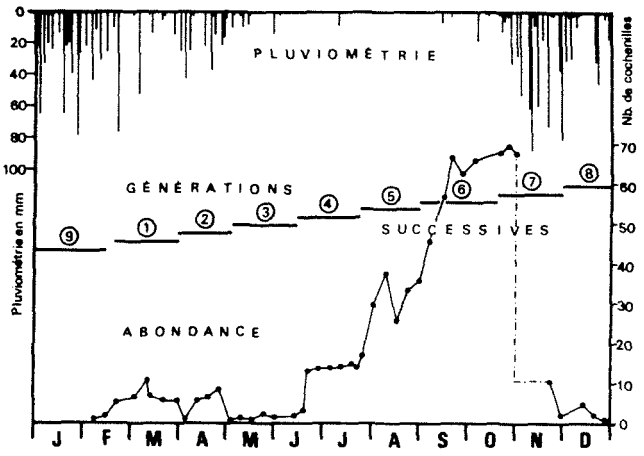


Figure 1

Pluviométrie journalière en mm. Variations d'abondance et succession des générations de la cochenille du manioc au cours de l'année 1979. L'abondance est représentée par le nombre moyen de cochenilles de tous stades par apex.

Daily rainfall in mm. Variations of the abundance of the cassava mealybug during 1979. (Abundance in mean numbers of all instars per shoot).

III. RÉSULTATS

Les densités de *P. manihoti* sur apex sont excessivement variables d'une saison à l'autre, mais aussi d'un plant à un autre. On peut rencontrer en moyenne, par apex, de quelques cochenilles (1 à 3) au cours de la saison des pluies à plus de 70 individus en période de pullulation. Les maxima absolus peuvent atteindre 600 à 700 cochenilles par apex au maximum de la gradation (tabl. 1). Sur les organes foliaires, les densités sont moins élevées et ne dépassent pas les chiffres de 300 à 400 cochenilles par feuille (tabl. 1).

L'évolution du pourcentage des apex infestés par rapport à l'ensemble des plants examinés montre que la dispersion de la cochenille est très rapide en début de saison sèche (24 p. 100 des apex infestés en juin, puis 66 p. 100 en juillet). Le processus se ralentit par la suite et il faut

TABLEAU 1

Quantification de la densité des cochenilles en saison des pluies et en saison sèche. Nombres moyens et valeurs maximales absolues. Comptages sur apex et sur feuilles

Data on the mealybug density on cassava shoots and leaves during the rainy and the dry season. Mean numbers and maximum absolute values

Phase de la gradation	Progradation					Sommet	
Dates	2.8.79	9.8	16.8	23.8	30.8	20.9	27.10
Nombre moyen de cochenilles par apex	30,4	37,2	25,5	35,0	35,7	67,1	70,0
Maxima absolus de la valeur précédente	62	84	120	77	50	679	252
Nombre moyen de cochenilles par feuille	7,5	3,6	4,5	2,0	3,6	18,5	43,3
Maxima absolus de la valeur précédente	50	38	41	75	74	125	336

TABLEAU 2

Evolution dans le temps du pourcentage des apex infestés et du taux moyen d'infestation
Per cent infested plants and rate of infestation of the shoots

Année 1979 Dates	16.6	29.6	16.7	30.7	14.8	29.8	13.9	29.9	14.10	23.10	14.11
Pourcentage d'apex infestés	24	51	56	66	46	83	70	96	100	100	100
Taux d'infestation en %	6	12	15	20	27	40	49	45	83	100	100

attendre la mi-octobre pour que la totalité des plants soit infestée (tabl. 2).

Les variations du taux moyen d'infestation, qui donnent une première image du profil de croissance de la population, sont plus progressives en début de saison sèche (6 p. 100 en juin, 20 p. 100 en juillet, 45 p. 100 en septembre-octobre, avec le passage du taux d'infestation de 45 le 29 septembre à 83 puis 100, le 23 octobre (tabl. 2).

La courbe de la figure 1 retrace avec précision l'évolution de l'abondance moyenne de la cochenille sur apex. Au début des dénombrements du mois de février, les densités sont très faibles. Elles fluctuent entre 1 et 10 jusqu'au mois de juin. A partir de juillet, on assiste à une croissance rapide de la population qui amène la densité à des valeurs de 70 cochenilles par apex à la fin du mois d'octobre. Cette croissance n'est pas régulière mais se présente sous forme de 3 paliers successifs en juin-juillet, août-septembre et septembre-octobre. A partir de novembre, la quasi-totalité des cochenilles disparaît sous l'action des pluies torrentielles qui marquent le début de la saison. Les densités sont alors ramenées à des valeurs très faibles comparables à celles du mois de février.

IV. DISCUSSION

Le rôle de la pluie sur les fluctuations de densité de la population est globalement mis en évidence. L'augmentation de la densité des cochenilles, entre juin et octobre, coïncide avec la saison sèche et l'arrêt total des pluies. La raréfaction des cochenilles et leur maintien à des niveaux très bas correspondent à la chute brutale des premières pluies et à la permanence d'une pluviométrie abondante. La petite saison sèche de mars est caractérisée par une légère augmentation de la densité de *P. manihoti* (fig. 1).

Dans ce contexte saisonnier des variations d'abondance de la cochenille, l'étude de la succession des générations apporte un complément d'information et permet d'interpréter la courbe de la figure 1 : les générations 1, 2 et 3 assurent la transition entre saison des pluies et saison sèche et correspondent à des faibles densités ; la petite saison des pluies voit le développement des générations 1 et 2 ; les générations 7, 8 et 9 sont celles de la pleine saison des pluies avec averses torrentielles et sont caractérisées par une grande discrétion de la cochenille sur le terrain. Ce sont les générations 4, 5 et 6 qui sont responsables de la pullulation de la cochenille en saison sèche et les 3 paliers que nous avons remarqués sur la courbe des variations d'abondance correspondent au développement de ces 3 générations successives.

V. CONCLUSIONS

Cette étude est la première à quantifier avec précision les variations d'abondance de *P. manihoti* au cours d'une année climatique.

Après les travaux d'EZUMAH & KNIGHT (1978) et ceux de NWANZE (1978), nous avons mis en évidence le rôle mécanique global de la pluie et nous avons chiffré son impact sur la densité des populations. Ce mécanisme explique la rapide disparition des colonies dès l'arrivée de la saison des pluies.

Le rôle joué par les 3 générations qui se succèdent au cours de la saison sèche est fondamental. Il permet à la population du ravageur de multiplier ses effectifs par un facteur voisin de 20. Ceci s'explique par l'énorme pouvoir de croissance du *Pseudococcidae*. On a en effet déterminé, au cours d'une étude préalable (FABRES & BOUSSIENGUÉ, 1981), que le taux intrinsèque de croissance (rm) s'établit à 0,15 à 26 °C et 75 p. 100 d'hygrométrie relative et que le temps de génération se situe entre 28 et 33 j en saison sèche.

Les résultats de cette étude s'inscrivent directement dans les préoccupations actuelles de contrôle des populations de ce ravageur. La connaissance des mécanismes de variation de l'abondance de *P. manihoti* et des facteurs qui en sont responsables devrait orienter les travaux vers la mise au point de méthodes agronomiques de lutte contre la cochenille. On a déjà évoqué les variétés de manioc précoces qui développent leurs tubercules avant la pullulation. On peut également envisager une intervention sur les générations 5 et 6 pour réduire leurs effectifs et éviter la gradation.

Dans le cadre des programmes de lutte biologique qui se développent en Afrique Centrale et de l'Ouest, les données que nous avons recueillies sur une population exempte de parasites représentent l'indispensable information de base. Elles permettront en effet, après l'introduction des parasites exotiques en provenance du Nouveau Monde, de comparer les fluctuations de densité du ravageur et de mesurer le pouvoir régulateur des parasites.

Reçu le 18 décembre 1980.
Accepté le 11 mars 1981.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à MM. C. BENASSY (I.N.R.A., Valbonne) et P. JOURDHEUIL (I.N.R.A., Antibes) qui ont bien voulu assurer la lecture critique du manuscrit.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Benassy C., 1961. Contribution à l'étude de quelques facteurs écologiques sur la limitation des pullulations de cochenilles diaspines. *Ann. Epiphyt.*, Ser. C., H.S., 1, 157 p.

Ezumah H. C., Knight A., 1978. Some notes on the mealybug (*Phenacoccus manihoti* Mat. Ferr.) ; incidence on manioc (*Manihot esculenta*) in Bas-Zaïre. *Proc. int. Workshop*, I.N.E.R.A., M'Vuazi, Zaïre, 7-14.

Fabres G., 1979. *Analyse structurelle et fonctionnelle de la biocœnose d'un homoptère dans deux types d'habitats agrumicoles de la Nouvelle-Calédonie.* Thèse, Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M., n° 113, 291 p.

Fabres G., Boussiengué 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.*, XXXVI (1), sous presse.

Leuschner K., 1978. Preliminary observations on the mealybug (*Hemoptera Pseudococcidae*) in Zaïre and a projected outline for subsequent work. *Proc. int. Workshop*, I.N.E.R.A., M'Vuazi, Zaïre, 15-19.

Nwanze K. F., 1978. Biology of the cassava mealybug. *Phenacoccus manihoti* Mat. Ferr. in the republic of Zaïre. *Proc. int. Workshop*, I.N.E.R.A., M'Vuazi, Zaïre, 20-28.

Nwanze K. F., Leuschner K., Ezumah H. C., 1980. The cassava mealybug *Phenacoccus* sp., *PANS*, **25**, (2), 125-130.

BIOECOLOGIE DE LA COCHENILLE DU MANIOC *(PHENACOCCUS MANIHOTI* HOM. *Pseudococcidae)* EN REPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO

— Variations d'abondance et facteurs de régulation

G. FABRES*

RÉSUMÉ — Dans un premier article (FABRES & BOUSSIENGUE, Agron. trop., 1981, 36 (1), les paramètres biologiques de la cochenille du manioc ont été définis. Ce second volet correspond à l'étude de la dynamique de ses populations. Les paramètres tels le pourcentage de plants infestés, le taux moyen d'infestation et le nombre moyen des cochenilles par apex sont quantifiés sur deux années climatiques complètes. Le phénomène de dispersion des jeunes stades et de croissance des colonies au cours de la saison sèche est analysé. Les facteurs biotiques et abiotiques responsables des variations saisonnières d'abondance ont été mis en évidence et leur rôle précisé. L'étude jette les bases d'une intervention de type lutte intégrée pour renforcer l'action des facteurs naturels de régulation.

Mots-clé : Cochenille du manioc; *Phenacoccus manihoti;* dynamique des populations; facteurs de régulation; action de la pluie; entomophages; Congo.

INTRODUCTION

Dans un précédent article** (FABRES & BOUSSIENGUE, 1981) nous avons donné les résultats d'une étude des paramètres bioécologiques de la cochenille du manioc *(Phenacoccus manihoti* MATILE-FERRERO) et de son pouvoir de multiplication dans les conditions du laboratoire. Le présent travail étend notre connaissance du ravageur à la dynamique de ses populations dans la nature et à l'expression de ses potentialités intrinsèques face aux facteurs de résistance du milieu.

Au cours d'une année climatique classique, on observe d'amples variations de l'abondance du ravageur avec un phénomène de pullulation en saison sèche. Ce mécanisme se met régulièrement en place tous les ans, simplement modulé d'une année sur l'autre par des conditions écologiques variables. Pour le quantifier, EZUMAH et KNIGHT (1977), proposent l'utilisation d'un indice subjectif d'infestation relativement peu précis (% severity). Seule jusqu'ici une note destinée à chiffrer l'amplitude de la gradation a fait l'objet d'une communication (FABRES, 1980).

Le but de la présente étude est de donner une image quantifiée, précise et relativement généralisable, du profil de gradation des populations du ravageur, ainsi qu'une analyse des mécanismes écologiques responsables des variations d'abondance observées. La comparaison des données obtenues sur deux années consécutives et écologiquement différentes, nous permet de mettre en évidence les facteurs de régulation et les modalités de leur intervention.

CONDITIONS DE L'ETUDE

Nous avons conduit notre étude dans des champs de manioc de la variété M'PEMBE situés dans la zone de Kombé, à 17 km de Brazzaville. La culture est de type traditionnel et les parcelles sont de surface restreinte (1/2 ha). Nous avons travaillé dans des champs plantés depuis plus d'une année, sur des maniocs ayant déjà subi une première attaque de la cochenille en saison sèche. Ceci nous a permis d'éliminer l'influence des mécanismes de l'infestation initiale à partir des champs voisins. Notre étude s'est poursuivie sur deux années climatiques complètes. 1979 et 1980.

* FABRES (G.) — Entomologiste, maître de recherche de l'ORSTOM, Centre de Brazzaville, République Populaire du Congo.
Travail réalisé dans le cadre des programmes de lutte contre les ravageurs du manioc en République Populaire du Congo.
Avec la collaboration technique de MM. KIYINDOU (A.) et EPOUNA-MOUINCA (S.), techniciens de la recherche scientifique Congolaise.

** FABRES (G.), BOUSSIENGUE (J.) — Bioécologie de la cochenille du manioc *(phenacoccus manihoti* HOM. *pseudococcidae)* en République populaire du Congo - Cycle évolutif et paramètres biologiques - Agronomie tropicale - 1981 (36) 1 - p. 82-89.

Les données météorologiques sont celles de la station de l'ORSTOM à Brazzaville contrôlées et complétées par des enregistrements faits dans la zone même de l'étude. Le rythme des saisons est surtout marqué par le régime des pluies, car les températures et les hygrométries relatives ne présentent pas d'amples variations (tableau I).

Pour la période 1951-1960, les moyennes des maxima thermiques varient entre 26°5 et 31°5 et celles des minima entre 16°7 et 21°6; l'hygrométrie relative évolue entre 60 % et 96 %. La pluviométrie est le facteur écologique essentiel et nous donnons ici un rapide rappel du régime moyen des pluies. Une année climatique se présente comme la succession d'une saison des pluies et d'une saison sèche. La saison des pluies s'étend de novembre à avril et se caractérise par des averses très fréquentes, abondantes et souvent violentes. De juin à septembre on observe régulièrement une grande saison sèche avec, en juillet, un minimum qui peut être une absence totale de précipitations. En janvier-février, on remarque que les pluies, bien que toujours abondantes sont nettement moins fréquentes. C'est la petite saison sèche.

METHODES ET TECHNIQUES DE DENOMBREMENT

Pour quantifier les variations d'abondance de la cochenille et analyser l'influence des facteurs de régulation, nous avons procédé à des dénombrements sur le terrain. Les comptages sont hebdomadaires et pratiqués selon un protocole rigoureux : le champ de manioc est habituellement divisé en petits monticules, de 1 m² environ, destinés à recevoir un lot d'une dizaine de boutures. Cette pratique culturale traditionnelle nous permet le repérage, le long d'une médiane ou d'une diagonale tirée préalablement au sort, de 10 monticules à raison de 1 sur 3 ou 1 sur 4 selon la dimension du champ. Sur chacun d'eux, 3 rejets sont repérés à la base et suivis vers le sommet jusqu'à 3 apex qui feront l'objet du comptage. 30 apex différents sont ainsi tirés au sort et examinés chaque semaine. Toutes les cochenilles rencontrées sont dénombrées avec mention du stade de développement (L1, L2, L3, L4 ou jeunes femelles, femelles avec ovisac) et de leur état (vivantes, mortes, parasitées ou mycosées). Des numérations analogues sont opérées sur 6 feuilles, repérées au hasard sur le rameau, dans deux catégories d'âge : jeunes feuilles (5 dernières feuilles vers l'apex) et vieilles feuilles (5 dernières feuilles vers la base). 180 feuilles différentes sont ainsi examinées chaque semaine. Enfin sur 100 apex repérés au hasard et parmi lesquels figurent les 30 apex du comptage, on contrôle la présence ou l'absence de cochenilles en attribuant à chaque apex un coefficient subjectif d'infestation : 0-25 très faible à faible, 25-50 faible à moyen : 50-75 moyen à fort; 75-100 fort à très fort.

On obtient ainsi, chaque semaine, trois paramètres qui nous permettront d'étudier les variations de la densité du ravageur : pourcentage des apex infestés; taux moyen d'infestation; nombre moyen de cochenilles par apex.

En période de faible densité, les dénombrements sur le terrain sont aisés. En phase de pullulation, les colonies apicales sont extrêmement denses et le comptage à vue est difficile et moins précis. On recourt alors à une numération sur place du stade le plus visible et le moins abondant dans la colonie (L4) que l'on associe à un comptage au laboratoire, sous la loupe binoculaire, de toutes les cochenilles présentes sur 10 apex prélevés parmi les 30 repérés au hasard. On obtient ainsi un coefficient d'erreur qui permet de corriger le dénombrement visuel de terrain et de quantifier avec exactitude l'abondance de la cochenille. Ces numérations au laboratoire permettent également de connaître la proportion de chaque stade au sein de la colonie et d'avoir une image de la structure de la population au moment du prélèvement (FABRES et BOUSSIENGUE, 1981).

Nous avons contrôlé la précision de la méthode en appliquant les tests de comparaison des moyennes et des variances sur des échantillons prélevés simultanément. Ces tests ont été appliqués au cours des différentes phases du mécanisme de gradation (23.7.79; 23.8.79; 20.3.80). Ils ont révélé que l'échantillon de 30 apex était représentatif quelle que soit la densité du ravageur et qu'en période de pullulation, un échantillon limité à 10 apex était suffisant.

Pour mesurer les variations de la densité des parasites et des prédateurs qui se développent aux dépens de la cochenille et influent sur la dynamique de ses populations, nous avons utilisé plusieurs techniques : le piégeage sur cylindres colorés englués, la mise en éclosoirs d'échantillons, les comptages à vue sur le terrain ou au laboratoire, sous la lampe binoculaire (FABRES et MATILE-FERRERO, 1980).

RESULTATS

DYNAMIQUE DE LA POPULATION

Les résultats des dénombrements hebdomadaires permettent de quantifier deux mécanismes essentiels : la colonisation des plants sains par les jeunes stades de la cochenille et les variations de l'abondance du ravageur au cours de l'année climatique. Ils nous renseignent également sur la structure de la population au cours des différentes phases de la gradation et sur l'expression, dans les conditions écologiques de plein champ, des potentialités intrinsèques de l'espèce.

Colonisation par les jeunes stades

La courbe de fluctuation du pourcentage des plants attaqués illustre le mécanisme de colonisation des plants sains et de la dispersion des stades infestants (fig. 1A). Une première colonisation intervient après la petite saison sèche. On observe des pourcentages de plants infestés de l'ordre de 40 à 50 % (mars et avril 1980), alors qu'ils voisinent 10 à 15 % en janvier et en juin. Ce proces-

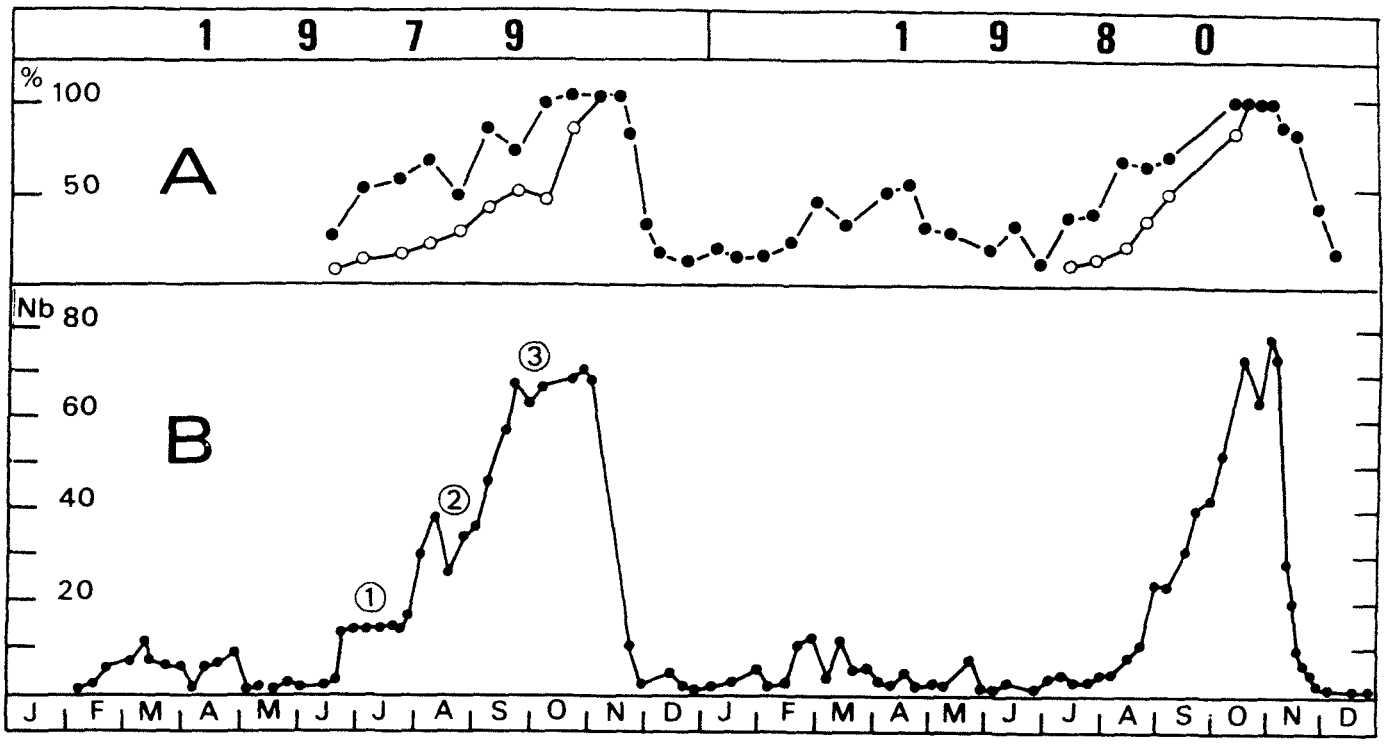


Figure 1 — Evolution chronologique des paramètres caractéristiques de la dynamique des populations de la cochenille : A) pourcentage de plants infestés (ronds pleins) et taux d'infectation (ronds vides); B) nombre de cochenilles par apex.

sus correspond à une augmentation des effectifs de la population du champ au cours de la petite saison sèche (fig. 18). Au cours de la grande saison sèche, une nouvelle phase de dispersion et de colonisation s'amorce et se développe très rapidement : en 1979, on passe de 24 % des apex infestés en juin, à 68 % en juillet; de même en 1980 on enregistre 10 % fin juin, puis 70 % fin août. Ce mécanisme est cette fois synchrone du phénomène de pullulation qui associe une dispersion totale (100 % des pieds infestés en octobre) à une augmentation des effectifs des colonies en place. Ce synchronisme est illustré par la comparaison des courbes «pourcentage des apex infestés» et «taux moyen d'infestation» de la fig. 1A.

Variations de l'abondance du ravageur

Nous avons tracé fig. 1B les courbes chronologiques de la variation du nombre moyen des cochenilles de tous stades par apex infesté. Au cours de la saison des pluies, les densités restent faibles et fluctuent entre 0 et 3 cochenilles par apex. Cependant, au cours de la petite saison sèche qui se manifeste en début d'année, on remarque une nette augmentation de la densité du ravageur. Les valeurs obtenues sont de l'ordre de 10 à 12 cochenilles par apex. Ce phénomène peut être décalé dans le temps selon la position de la petite saison sèche (mars - avril en 1979 et février - mars en 1980). Dès l'arrêt total des pluies qui marque le début de la grande saison sèche, le mécanisme de pullulation se met en place et s'amplifie progressivement jusqu'au retour des pluies du mois de novembre. Cette progradation peut se faire par paliers successifs comme en 1979 ou, plus brutalement, en une phase ascendante continue comme en 1980. Les valeurs maximales sont atteintes en octobre - novembre et l'on enregistre des moyennes de 70 à 80 cochenilles par apex. Les plus grandes concentrations ont été observées en 1979 sur des apex complètement recouverts d'un manchon de *Pseudococcidae* tous stades confondus. On a pu dénombrer alors jusqu'à 679 individus sur un apex et 336 sur une feuille bien infestée (FABRES, 1980). Les densités chutent brutalement dès le retour des premières pluies torrentielles de la saison.

L'étude des variations d'abondance de la cochenille au niveau des feuilles met en évidence le même phénomène mais avec des densités moins grandes du fait d'une préférence marquée des stades infestants pour les tissus en pleine croissance de la région apicale.

Structure de la population et pouvoir de multiplication

A partir des comptages des différents stades au sein de la colonie, calculés chaque semaine, nous pouvons avoir une image instantanée de la structure de la population et suivre son évolution au cours des saisons. Nous avons fait figurer dans le tableau II les pourcentages de femelles mûres obtenues au cours des années 1979 et 1980, au sommet des «pics» qui caractérisent la succession des générations (FABRES & BOUSSIENGUE, 1981). Nous remarquons ainsi qu'au cours des mois de janvier à juin, qui sont ceux de la saison des pluies, on assiste à un enrichissement progressif de la population en femelles mûres (avec corrélativement un appauvrissement en stades jeunes). Au cours de la saison sèche, de juillet à octobre, le processus s'inverse avec diminution progressive du pourcentage des stades reproducteurs.

Ce mécanisme apparaît plus nettement à l'examen de l'évolution du «pouvoir de multiplication instantané» de la colonie (FABRES, 1979). Il s'agit du rapport entre le nombre des premiers stades et le nombre des femelles avec ovisac au moment du prélèvement (tableau III). Ce coefficient caractérise la vitalité de la colonie et le pouvoir d'expansion de la population. Au cours de la période de juin à août 1980, au sein d'une population en croissance, nous observons que les valeurs de ce coefficient s'accroissent rapidement (0,06 le 12.6 et 82,5 le 12.7. Ceci traduit l'apparition massive de premiers stades qui sont à l'origine de l'infestation du champ et de l'augmentation des effectifs de la population.

La figure 1A est à ce propos révélatrice. Dès l'arrêt des pluies, on voit se développer la progradation en paliers successifs. Pour l'année 1979, nous avons calculé le coefficient multiplicateur qui permet de passer d'un palier à un autre (rapport de la densité moyenne d'un palier à celle du palier suivant). On trouve successivement les valeurs 6,7; 2,5; 1,8. Ces chiffres montrent que le pouvoir de croissance de la population dans la nature est nettement inférieur au taux intrinsèque de croissance obtenu au laboratoire (FABRES et BOUSSIENGUE, 1981). Ceci met en évidence l'influence des facteurs de régulation naturels sur le développement de la population de la cochenille et montre qu'ils exercent une pression de plus en plus forte au fur et à mesure que la gradation se développe.

FACTEURS RESPONSABLES DES VARIATIONS D'ABONDANCE

Facteurs climatiques

Nous étudierons successivement l'action mécanique de la pluie et l'incidence de la rigueur de la saison sèche.

ACTION MECANIQUE DE LA PLUIE

Le synchronisme que l'on observe régulièrement entre le début de la pullulation de la cochenille et la fin de la saison des pluies, prouve le rôle fondamental joué par la pluie dans les mécanismes de régulation de la densité du ravageur. Il s'agit là de l'action d'un facteur de type «catastrophique» (HOWARD et FISKE, 1911).

On émet habituellement l'hypothèse d'un lessivage du végétal au cours des pluies violentes avec élimination d'une fraction de la colonie. Notre étude permet de confirmer cette hypothèse et d'en préciser les modalités.

Nous avons vu qu'au cours de la saison des pluies, on observe une augmentation progressive du pourcentage des femelles mûres et que le mécanisme s'inverse en saison sèche (tableau II) avec augmentation du pourcentage des jeunes stades à l'origine de l'explosion de population (tableau III). De là, l'hypothèse que les jeunes stades seraient plus sensibles au lessivage de la pluie et seraient sélectivement éliminés. Pour préciser ce point, nous avons effectué des comptages avec calcul du pourcentage des différents stades, peu de temps après des averses torrentielles et nous avons comparé ces résultats à ceux du comptage précédent (tableau IV). Les chiffres obtenus confirment que les pluies sont à l'origine du phénomène de rétrogradation et qu'elles provoquent une réduction notable du pourcentage des premiers stades plus vulnérables (18 % le 4.10.79 et 19 % le 7.11.80). L'action mécanique de la pluie s'exerce donc principalement aux dépens des premiers stades. Pendant la saison sèche, au contraire, la quasi-totalité des néonates reste sur le végétal hôte et participe à la croissance numérique de la population en phase de pullulation.

Une expérimentation rigoureuse sur cohortes artificielles ou naturelles, sur des plants protégés et non protégés de l'action des précipitations, devrait nous permettre ultérieurement de compléter et d'affiner ces premiers résultats.

RIGUEUR DE LA SAISON SECHE

Les années 1979 et 1980 ne se différencient pas climatiquement par les valeurs de la température ou de l'hygrométrie relative. 1980 a été une année un peu plus fraîche (2 à 3°C de moins pour les valeurs absolues des maxima et des minima) et plus humide (10 à 20 % pour les valeurs absolues des minima). Par contre, des différences importantes apparaissent dans le régime des pluies et nous nous attacherons à préciser ce point (fig. 2).

La fig. 2A présente simultanément les relevés pluviométriques des années 1980, sous forme d'histogrammes, et 1979 sous la forme de triangles dont l'orientation traduit soit un déficit pluviométrique soit un excédent par rapport à 1980. Le sommet de chaque triangle figure la quantité d'eau mensuelle et sa hauteur, l'ampleur du déficit ou de l'excédent. (FABRES, 1979).

On note qu'à l'exception des mois de janvier et de novembre 1979 qui sont largement excédentaires par rapport à 1980 (juillet à un moindre degré et sur des quantités d'eau négligeables), tous les autres mois de 1979 sont déficitaires, particulièrement juin, août et septembre avec une pluviométrie quasi nulle.

La fig.2B représente, selon les mêmes principes, un paramètre qui traduit la violence des chutes de pluie. Il s'agit du rapport entre la quantité d'eau tombée au cours du mois et le nombre de jours de pluie. A l'exception du mois de janvier très pluvieux avec des averses très violentes en 1979, du mois de juillet à pluviométrie insignifiante au cours des deux années, et d'août à faible pluviométrie d'égale violence, les autres mois sont tous caractérisés par des précipitations plus violentes en 1979 qu'en 1980.

Par rapport à l'année 1980, 1979 est donc moins pluvieuse, ses averses ont été moins violentes et sa saison sèche plus rigoureuse et plus étalée dans le temps.

Cette plus grande sécheresse permet à la population de *P. manihoti* d'initier le mécanisme de la pullulation de façon plus précoce et de développer un plus grand nombre de générations au cours de la gradation. Sur la fig. 1B nous voyons en effet que le profil de pullulation s'étend de fin juin à novembre 1979 alors qu'il est limité à août-novembre en 1980. De ce fait, trois générations se succèdent en 1979 alors qu'en 1980, la progradation est brutale et ne peut correspondre qu'au développement de deux générations (temps de génération de 40 jours : FABRES & BOUSSIENGUE, 1981). On peut dire que la plus grande pluviométrie, associée à une intensité des averses plus forte en 1980, a retardé la pullulation de la cochenille jusqu'à la fin du mois d'août et a limité à deux, le nombre des générations de la gradation.

Paradoxalement, le niveau de densité atteint en 1979 est comparable ou inférieur à celui de 1980 (fig. 1B) alors que le développement des colonies sur une génération supplémentaire aurait dû conduire à une plus grande abondance du ravageur. Ce fait ne peut s'expliquer que par l'intervention d'autres facteurs écologiques de régulation, qui se seraient montrés plus efficaces en 1979 qu'en 1980.

Facteurs biotiques

Les agents biologiques tels les prédateurs, parasites et entomopathogènes, représentent des facteurs de régulation de type facultatif (HOWARD & FISKE, 1911) dont la pression régulatrice est étroitement fonction du niveau de densité de l'hôte ou de la proie. Dans le cas des phénomènes de pullulation, un autre paramètre conditionne leur efficacité : il s'agit du temps pendant lequel ils sont en présence de fortes densités du phytophage et qui leur permet d'augmenter leurs effectifs et d'harmoniser leur développement à celui de l'hôte ou de la proie (temps de latence).

Si nous examinons, de ces deux points de vue, les profils de gradation de la cochenille pour les années 1979 et 1980, nous voyons que le paramètre «densité du phytophage», qui est quasiment identique pour les deux années au maximum de la gradation, n'a probablement exercé aucune influence sur le pouvoir régulateur des agents biologiques. Au contraire, la présence de trois générations à forte densité en 1979, contre deux en 1980, a favorisé le développement des populations d'entomophages. Aussi nous devrions observer, en 1979, des densités de parasites et de prédateurs plus élevés qu'en 1980.

Pour mettre en évidence ce mécanisme, nous avons choisi de mesurer l'abondance des agents biologiques les plus représentatifs de la biocoenose et dont la présence est constante d'une année à l'autre. Parmi les organismes qui ont fait l'objet d'un récent inventaire (FABRES et MATILE-FERRERO 1980), nous avons sélectionné deux espèces de coccinelles: *Exochomus flaviventris* MADER et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* MULSAN. et la seule espèce d'hyménoptère parasite primaire de la cochenille : *Anagyrus sp.* Les données représentatives de l'évolution numérique de leurs populations font l'objet du tableau V. Il s'agit des relevés de piégeages sur cylindres englués.

On remarque d'une façon très nette, que les plus fortes densités d'entomophages sont enregistrées en 1979 : 133 contre 83 coccinelles des deux espèces au cours de la première quinzaine de novembre; 69 contre 16 *Anagyrus* au cours de la deuxième quinzaine d'octobre. De plus, le temps pendant lequel les agents biologiques ont été abondants et ont exercé leur action régulatrice est beaucoup plus long en 1979 qu'en 80 : de fin septembre à début décembre en 1979 et de fin octobre à fin novembre en 1980 pour les coccinelles; du début septembre au début novembre en 1979 et du début octobre au début novembre en 1980 pour le parasite.

Les données des comptages à vue et de la mise en éclosoirs apportent un complément d'information qui confirme les résultats des piégeages : les pourcentages de parasitisme par *Anagyrus n.sp.*, calculés au plus fort de la gradation, sont de 4,13 % de la population totale de l'hôte en 1979 contre 0,9 % en 1980; les dénombrements des coccinelles du genre *Exochomus* sur le terrain donnent des maxima absolus de 466 stades sur 30 apex le 30.9.7% contre 196 le 16.10.80.

On peut en conclure que les conditions écologiques qui ont été favorables au développement de la cochenille en 1979 ont également favorisé l'expansion des populations d'entomophages. Celles-ci ont alors assuré une meilleure régulation de l'abondance du phytophage. Il s'agit là d'un mécanisme de rétroaction qui explique que les densités du ravageur n'aient pas été, en 1979, plus élevées qu'en 1980 malgré l'action bénéfique des facteurs climatiques.

CONCLUSION

Après une première étude sur les paramètres bioécologiques de la cochenille et sur sa capacité intrinsèque de croissance dans les conditions optimales du laboratoire, le présent travail nous permet de comprendre comment *P. manihoti* développe ses populations sur le terrain et exprime son pouvoir d'expansion face aux facteurs de résistance du milieu.

En dehors de la période de gradation de saison sèche, la cochenille ne fait que maintenir ses effectifs d'une génération à l'autre. Les densités des phytophages et des entomophages sont alors très faibles et l'on ne peut invoquer ni une compétition intraspécifique pour la nourriture, ni une action régulatrice d'agents biologiques. Le facteur clef du maintien des populations de la cochenille à un niveau très bas est donc essentiellement l'effet mécanique de la chute des pluies torrentielles.

Pendant la saison sèche ce facteur est radicalement éliminé et l'on assiste à une explosion des populations du ravageur. On peut alors penser que la cochenille trouve en cette saison les conditions optimales de son développement et que rien ne s'oppose à la pleine expression de ses potentialités intrinsèques. Nous constatons au contraire que *P. manihoti,* dont le taux net de reproduction au laboratoire, sur une génération, est de 590, ne multiplie ses effectifs, sur le terrain, que par un coefficient de 70 à 80 en deux générations successives (1980). Des facteurs de régulation se mettent donc en place au moment où l'abondance de la cochenille augmente. Ce sont des facteurs de type «dépendant de la densité» du phytophage. Dans le cas présent, il s'agit de la compétition intraspécifique (d'autant plus intense que le végétal arrête sa croissance et perd ses feuilles sous l'action conjuguée de la sécheresse et de la colonisation par les cochenilles) et de l'action entomophage des parasites et prédateurs que nous avons mise en évidence.

La connaissance des facteurs écologiques qui interviennent pour la régulation de l'abondance du ravageur, nous permet d'envisager le renforcement de l'effet dépressif exercé par les agents biologiques en recourant aux méthodes de la lutte intégrée.

La pratique des comptages systématiques, selon le protocole mis au point, peut être généralisée dans un but d'avertissement agricole destiné aux services de la Protection des Végétaux. Les informations ainsi recueillies permettraient de mieux programmer les interventions et de les appliquer au tout début de la progradation, au moment où un effet dépressif précoce peut réduire considérablement l'ampleur de la gradation. Pour ce faire, on peut envisager le recours aux traitements insecticides, ou aux lâchers inondatifs de parasites et prédateurs élevés au laboratoire ou à l'association rationnelle de ces deux méthodes (lutte intégrée).

Enfin, la démonstration du rôle joué par l'ensemble des entomophages locaux au sommet de la gradation, devrait nous inciter à enrichir l'entomofaune associée à la cochenille part un apport de parasites exotiques en complément d'*Anagyrus n.sp.*

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude à Messieurs P. JOURDHEUIL, Directeur de la Station INRA d'Antibes et C. BENASSY, Directeur des laboratoires de Valbonne qui ont bien voulu corriger le manuscrit et nous faire bénéficier de leurs conseils.

Travaux cités

EZUMAH, H.C. & KNIGHT, A., 1977 — Some notes on the mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat. Ferr. incidende on manioc (*Manihot esculenta*) in Bas-Zaire. Proc. int. workshop on the cassava mealybug : IITA, Ibadan, 1, 7-14.

FABRES, G., 1979 — Analyse structurelle et fonctionnelle de la biocoenose d'un homoptère (*Lepidosaphes beckii* HOM. *Diaspididae*) dans deux types d'habitats agrumicoles de la Nouvelle-Calédonie. Travaux et Documents de l'ORSTOM, 113, 291 p.

FABRES, G., 1980 — First data on cassava mealybug outbreak in Congo (*Phenacoccus manihoti HOM. Pseudococcidae*). Proc. int. Congr. on Tropical root crops. IITA, Ibadan, (sous presse).

FABRES, G. & BOUSSIENGUE, 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 (1), 82-89.

FABRES, C. & MATILE-FERRERO, D., 1980 — Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc en République Populaire du Congo (*Phenacoccus manihoti* HOM. *Pseudococcidae*. I). Les composantes de l'entomocoesnose et leurs inter-relations. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 16 (4), 509-515.

HOWARD, L.O. & FISKE, W.F., 1911 — The importation into the United States of the parasites of the gypsy moth and the brown tail moth. Bull. Bur. Ent. U.S. Dept. Agric. 91.

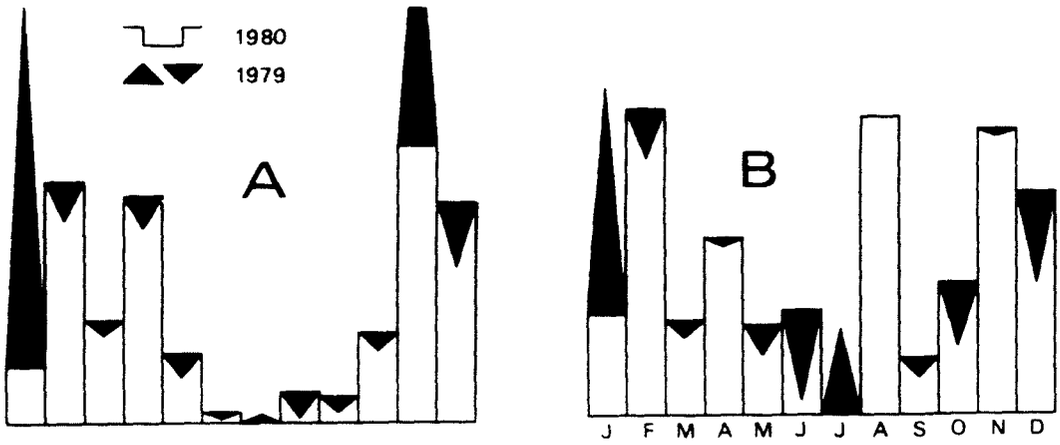


Figure 2 — Comparaison des conditions pluviométriques des années 1979 et 1980 : A) pluviométrie mensuelle; B) intensité des averses.

Tableau I
RELEVES METEOROLOGIQUES A BRAZZAVILLE SUR UNE PERIODE DE 10 ANS
PLUVIOMETRIE MENSUELLE ET TEMPERATURE JOURNALIERE (ASECNA Brazzaville)

Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Température en °C	25,6	25,8	26,2	26,2	25,4	23,1	21,7	23,0	24,8	25,6	25,5	25,5
Pluviométrie en mm	150,2	119,1	185,8	205,6	142	3,4	1,2	2,6	35,6	131,2	247	170,6

Tableau II
POURCENTAGES DE FEMELLES MURES AU SOMMET DES PICS DES GENERATIONS SUCCESSIVES

	Saison des pluies				Saison sèche			
Dates en 1979	17.2	29.3	3.5	14.6	23.7	23.8	18.10	29.11
Pourcentages	25	26	45	77	53	46	27	39
Dates en 1980	14.2	4.4	8.5	12.6	14.8	2.10	7.11	
Pourcentages	44	75	59	74	59	40	36	

Tableau III
EVOLUTION DU POUVOIR DE MULTIPLICATION INSTANTANE EN DEBUT DE SAISON SECHE (1980)
Rapport du nombre des premiers stades au nombre des femelles au moment du prélèvement

Dates	12.6	19.6	26.6	3.7	10.7	17.7
Nombre de cochenille par apex	124	132	172	120	170	181
Nbre de 1ers stades	4	23	38	76	44	165
Nbre de femelles	60	44	17	7	2	2
Rapport	0,06	0,5	2,3	10,8	22,0	82,5

Tableau IV
INFLUENCE DE L'ACTION MECANIQUE DE LA PLUIE SUR LA DENSITE DU RAVAGEUR
EXPRIMEE EN NOMBRE DE COCHENILLES PAR APEX
ET SUR LA COMPOSITION DE LA COLONIE EN PREMIERS STADES ET EN FEMELLES MURES

Date de la pluie	Quantité d'eau en mm	Date des comptages		Variations de la densité		Variation des pourcentages de premiers stades		Variation des pourcentages de femelles	
		avant	après	avant	après	avant	après	avant	après
7.10.79	19,3	4.10	11.10	68,5	70,0	53,2	35,3	12,6	23,8
9.11.80	40,7	7.11	13.11	20,8	10,2	27,0	27,4	19,0	8,6
23.11.80	33,0	20.11	24.11	5,9	4,8	29,5	10,0	3,4	35,0
26.11.80	28,7	24.11	27.11	4,8	3,6	10,0	5,5	35,0	50,0
3.12.80	50,0	27.11	4.12	3,6	1,9	5,5	0	50,0	66,6

Tableau V
RESULTATS DES PIEGEAGES DE COCCINELLES ET DE PARASITES AU COURS DES PHASES DE PULLULATION DE 1979 ET 1980

Dates	Septembre			Octobre		Novembre		Décembre	
Nombre de coccinelles en 1979	3	6	24	26	77	133	111	41	6
Nombre de coccinelles en 1980	1	1	2	6	38	83	13	2	0
Nombre de parasites en 1979	0	20	18	30	69	18	7	2	1
Nombre de parasites en 1980	8	5	5	11	16	18	8	3	0

SOUMIS A **Œcologia Applicata**

Influence de la température et de l'hygrométrie relative sur le taux d'accroissement des populations de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae) au Congo.

B. LE RÜ & G. FABRES

RESUME

Les paramètres démographiques de la cochenille du manioc ont été estimés pour différentes combinaisons de températures et d'humidité relative : 20, 25 et 30°C à 50, 75 et 100% HR.

La température apparaît comme le facteur dont les variations entraînent les modifications les plus sensibles de la durée de développement et de la capacité d'accroissement. Cette dernière est maximale à 30°C et 75% HR.

Réalisées à partir des résultats expérimentaux obtenus, des simulations d'accroissement de populations fictives de la cochenille sont confrontées aux profils d'abondance observés pendant 3 ans dans la même localité de la République Populaire du Congo. L'allure des profils d'abondance semble surtout déterminée par les conditions thermiques de la période de gradation. Une pullulation précoce, débutant sous l'influence de températures fraîches (juillet) se développera lentement avec de nets paliers entre les premières générations; une pullulation tardive sous la dépendance de températures plus élevées, évoluera plus brutalement avec succession rapide de générations.

ORSTOM B.P. 181 Brazzaville R.P. du Congo

I. INTRODUCTION

Originaire des zones tropicales de l'Amérique du Sud (Paraguay, Bolivie, Brésil), la cochenille du manioc Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero (Hom. Pseudococcidae) a vraisemblablement été introduite sur le continent africain au début des années 1970 (HAHN & WILLIAMS, 1973; SYLVESTRE, 1973). Cet insecte est devenu l'un des plus importants ravageurs du manioc en Afrique Centrale et de l'Ouest où il est susceptible de provoquer des pertes en tubercules de l'ordre de 30% (NWANZE, 1982).

La dynamique des populations de la cochenille a été étudiée au Zaïre (NWANZE, 1978) et surtout en République Populaire du Congo (FABRES 1981; FABRES et BOUSSIENGUE, 1981; FABRES, 1982; LE RÜ, 1984, 1986). On y observe une gradation par an. Les effectifs de la cochenille augmentent en saison sèche pour atteindre leur niveau maximal à la fin de celle-ci. La chute brutale des effectifs intervient en début de saison des pluies. LE RÜ (1986) a montré que l'accroissement des effectifs est lié à une augmentation de la température journalière moyenne pendant la deuxième moitié de la saison sèche. De manière à préciser le rôle de ce facteur du milieu dans la dynamique des populations, nous avons étudié expérimentalement son influence, conjointement avec celle de l'humidité relative, sur les paramètres du développement de la cochenille et son pouvoir de multiplication. Les températures prises en considération (20, 25 et 30°C) correspondent à la gamme moyenne des températures mesurées à Brazzaville (Tableau 1). Ce travail a été rendu possible grâce à une simplification dans l'établissement des tables de vie de la cochenille et partant, dans l'estimation de son taux intrinsèque d'accroissement naturel (LE RÜ et PAPIEROK, 1986). Réalisées à partir des résultats obtenus, les simulations d'accroissement de populations fictives de la cochenille ont été confrontées aux profils d'abondance observés pendant 3 ans dans la même localité de la R.P. du Congo.

		Température °C					Humidité relative %				
		Juin	Juil	Août	Sept	Oct.	Juin	Juil	Août	Sept	Oct.
1979	Moyennes	24,1	22,3	23,3	25,9	27,0	78,2	78,8	77,5	74,4	73,2
	Maxima	32,0	31,8	33,0	36,0	36,0	99,0	99,0	99,0	99,0	98,0
	Minima	16,5	14,5	14,5	18,5	18,5	34,0	43,0	41,0	41,0	41,0
1980	Moyennes	22,9	21,3	23,0	24,5	26,1	84,3	81,2	78,3	78,2	78,1
	Maxima	30,0	30,0	32,5	36,0	34,5	99,0	99,0	99,0	98,0	98,0
	Minima	15,0	14,5	14,5	18,0	19,5	60,0	50,0	48,0	41,0	41,0
1982	Moyennes	22,1	21,2	23,2	25,6	25,9	84,9	80,6	77,5	76,4	79,2
	Maxima	31,9	31,7	33,6	35,8	36,0	99,0	99,0	99,0	98,0	98,0
	Minima	15,5	11,5	15,0	16,9	17,5	65,0	54,0	41,0	42,0	41,0

Tableau 1

Moyennes mensuelles maxima et minima absolus des saisons sèches de 1979, 1980 et 1982.

II. MATERIEL et METHODES

II.1. Estimation du pouvoir de multiplication de la cochenille en conditions contrôlées

Pour chacune des conditions étudiées, nous avons d'une part estimé la durée du développement embryonnaire sur une cohorte d'une centaine d'oeufs et la durée du développement larvaire sur 2 cohortes d'environ 100 larves néonates chacune et d'autre part, établi 2 tables de vie simplifiée sur la base de relevés bihebdomadaires. Celles-ci, obtenues à partir d'une trentaine de femelles chacune, permettent de déterminer le pourcentage de mortalité embryonnaire et larvaire (celui-ci faisant intervenir le nombre d'individus trouvés morts sur le végétal et le nombre d'individus disparus depuis le comptage précédent), la durée de développement d'oeuf à oeuf (T_c, intervalle de temps entre le moment où la moitié des oeufs pondus par une génération est déposée et celui où est déposée la moitié des oeufs de la génération suivante) et la fécondité (Ro, nombre d'oeufs pondus par femelle).

A partir de ces données nous avons estimé le taux intrinsèque d'accroissement naturel, r_m, de la cochenille pour chaque combinaison température-humidité relative. LE RÜ et PAPIEROK (1986) ont montré en effet récemment que ces valeurs calculées à partir de relevés bihebdomadaires, sont de bons estimateurs du taux intrinsèque d'accroissement natural, r_m. Cette méthode a été appliquée à 9 combinaisons différentes de température - humidité relative : 3 températures (20-25 et 30°C) et 3 humidités relatives (50, 75 et 100%) sont prises en considération.

Dans la pratique nous avons opéré de la manière suivante. Les boutures de manioc (variété "M'pembé") sont plantées verticalement aux 2/3 de leur longueur dans la terre contenue dans des sacs plastiques. Des trous permettent l'évacuation des eaux d'arrosage. Les plantes sont d'abord placées à l'ombre pendant 15 j., afin de favoriser le démarrage de la végétation, puis en pleine lumière jusqu'au stade 6-7 feuilles (atteint au bout de 5/7 semaines), enfin à la température de l'expérience une semaine avant le début de celle-ci. Un arrosage est effectué 2 fois par semaine.

Des larves néonates (L1) sont placées le jour même de leur naissance à la face supérieure d'une jeune feuille (4 ou 5ème à partir de l'apex). Les larves gagnent rapidement la face inférieure où elles se fixent. Un anneau de glue déposé sur le pétiole les empêche de coloniser le reste du végétal. Chaque jour les individus sont dénombrés et le stade mentionné. Dès qu'une femelle a commencé à pondre son emplacement et la date du dépôt des premiers oeufs sont notés sur un schéma représentant la surface foliaire. Lorsque la majorité des individus a commencé à pondre, une trentaine de femelles ayant débuté leur ponte le même jour sont suivies jusqu'à leur mort : prélèvement et dénombrement bihebdomadaire du nombre d'oeufs déposés.

Les feuilles portant les cohortes sont placées dans des enceintes (11,5 x 23 cm) en polystyrène cristal dans lesquelles l'humidité relative est égale à la valeur souhaitée. Une fente de 1 cm de long sur 0,5 cm de large permet le passage du pétiole, l'ouverture restante étant bouchée avec du coton carde.

Les différentes hygrométries sont obtenues à l'intérieur des enceintes au moyen de solutions de potasse dont la concentration a été préalablement déterminée aux différentes températures (SOLOMON, 1951). L'équilibre hygrométrique s'établit à l'intérieur de l'enceinte au bout de 24 h. à 20 et 25° et de 48 à 30° en début d'expérimentation. Un hygromètre à cheveux placé en permanence dans chaque enceinte permet un contrôle permanent de l'hygrométrie. Une photophase de 12 h. est assurée au moyen de rampes de néon de type "lumière du jour".

II.2. Comparaison des profils d'abondance simulés et observés

Chaque population fictive est issue d'une seule femelle commençant à pondre au temps zéro, placée dans les conditions thermohygrométriques constantes de 20°-75%, 25°-75% et 30°-75%.

La simulation de type "modèle empirique" (SOUTHWOOD, 1978) consiste à comptabiliser au jour le jour le nombre d'individus (larves + adultes) de la colonie, puis à le transformer en logarithme. Les composantes du développement suivantes ont été prises en compte pour la modélisation : durée du développement embryonnaire, durée du développement larvaire, durée de

la maturation sexuelle, espérance de vie des femelles adultes, fécondité moyenne journalière. Les mortalités embryonnaires et larvaires qui sont souvent biaisées par les bonnes conditions expérimentales n'ont pas été intégrées.

Les profils d'abondance simulés ont été comparés à ceux observés en 1979, 1980 et 1982 dans un champ situé à une vingtaine de km de Brazzaville. L'échantillonnage hebdomadaire des cochenilles a été effectué selon la méthode mise au point par FABRES (1982).

III. RESULTATS

III.1. Durée du développement et mortalité

La durée des développements embryonnaire et larvaire, la durée de maturation sexuelle et la mortalité larvaire aux différentes températures et humidités étudiées sont données dans le tableau 2.

Contrairement à l'humidité relative, dont l'influence sur la durée du développement est faible((on remarque seulement que celle-ci augmente légèrement avec l'humidité relative à température constante), la température intervient d'une manière significative sur le développement de la cochenille. L'augmentation de la température se traduit par une réduction de la durée du développement, aussi bien embryonnaire que larvaire. La durée du développement oeuf à oeuf est en effet de 69,6, 33,2 et 24,1/jours respectivement à 20, 25 et 30°C, pour une humidité relative de 50%. La réduction de la durée de développement est plus importante (50%) lorsque la température passe de 20 à 25°C que lorsqu'elle passe de 25 à 30°C (réduction de 33 %).

Dans l'intervalle de température étudié, on peut remarquer que le développement embryonnaire apparaît moins sensible à l'influence de la température que le développement larvaire. En effet la durée du développement embryonnaire diminue de moitié entre 20 et 25°C mais reste à peu près constante entre 25°C et 30°C (Tableau 2).

A partir des données du tableau 2 nous avons déterminé la température - seuil de développement K, à l'aide de la méthode graphique élaborée par PEAIRS (1914). Si x est la durée de développement à la température T, K est tel que, (T - K) x est constant.

La représentation graphique de x en fonction de T est voisine d'une branche d'hyperbole équilatère, ce qui sous-entend que sur une plage assez étendue de température (18 à 27°C) la courbe réciproque est approximativement une droite. En principe à chaque stade correspond une courbe de développement. De manière à simplifier les opérations, BONNEMAISON (1946) a montré qu'il est possible de tracer directement la courbe de développement complet de l'insecte. Le calcul de l'équation de la droite de regression observée :

$$\frac{100}{x} = 0,25\ T - 3,57$$

à partir des données obtenues aux 3 températures de 20, 25 et 30°C et à 75% de HR et sa représentation graphique (fig. 1) permettent de vérifier cette relation. La droite de regression coupe l'axe des x à 14,2°C, température qui peut être considérée comme la température seuil de développement de P.manihoti. L'optimum thermique se situe au dessus de 30°C (Fig. 1).

A température égale, la mortalité larvaire est plus élevée à 100 et 50% qu'à 75%. C'est à 25°C que l'on observe en moyenne la mortalité larvaire la plus faible.

Température °C		20			25			30		
Humidité relative %		100	75	50	100	75	50	100	75	50
Durée du développement embryonnaire en jours pour 100 oeufs	±écart-type	18,0 ±0,8	17,7 ±1,9	14,9 ±2,0	8,1 ±0,9	7,8 ±0,8	7,3 ±0,9	7,1 ±1,2	7,1 ±1,0	6,8 ±0,9
Effectifs larvaires		100 + 103	98 + 107	110 + 101	139 + 94	78 + 106	69 + 113	100 + 97	110 + 95	120 + 103
Durée du développement larvaire en jours	±écart-type	41,0a ±3,3	40,3a ±3,1	38,2a ±3,5	19,7b ±0,9	20,1b ±1,2	18,5b ±1,0	14,7c ±1,1	14,2c ±0,8	13,3c ±0,9
Mortalité larvaire en %		26,0	6,9	20,5	10,0	3,9	8,3	20,1	11,8	24,9
Durée de maturation sexuelle en jours		15,8	15,8	16,4	7,6	7,3	7,4	5,2	4,7	4,0
Durée du développement de l'oeuf à l'oeuf en jours	±écart-type	74,8a ±5,3	73,8a ±4,9	69,5a ±5,1	35,4b ±1,5	35,2b ±1,3	33,2b ±1,4	27,0c ±1,2	26,0c ±0,9	24,1c ±1,1

Tableau 2

Durée de développement des différents stades (en jours) en fonction des différents couples thermohygrométriques.

Mortalité larvaire dans les mêmes conditions.

Les valeurs suivies par des lettres identiques ne sont pas significativement différentes (à 5%).

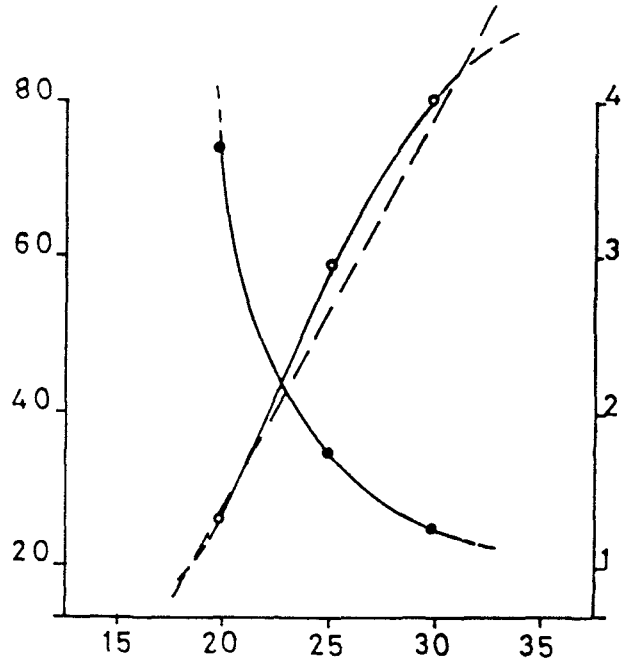


Figure 1.
Courbes température-temps (cercles noirs) et température-vitesse de développement (cercles blancs) pour P. manihoti; en tiretés : modèle linéaire.

III.2. Durée de maturation des femelles et fécondité

La durée moyenne de maturation sexuelle est inversement proportionnelle à la température : respectivement 15,8 7,3 et 4,7 jours à 20 - 25 et 30°C. L'humidité relative ne semble pas intervenir dans l'intervalle étudié.

La fécondité moyenne par femelle ne varie pas significativement d'une température à l'autre pour une même hygrométrie; sauf à 50% HR elle est de 487, 429 et 438 oeufs à 20°C et 30°C pour 75% HR. Cependant à température égale, la fécondité est plus faible aux basses hygrométries : à 20°C, 397 oeufs/femelle pour 50% HR, contre 487 et 432 à 75% et 100% HR respectivement (Tableau 3).

III.3. Taux intrinsèque d'accroissement naturel

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel de la cochenille augmente avec la température (Tableau 3).
A température égale les humidités relatives étudiées n'influent pas sur la valeur de r_m (à 20°C, 0,087, 0,090 et 0,085, respectivement à 50,75 et 100% HR).

III.4. Simulation de l'accroissement des populations de P. manihoti

Les courbes de simulation de l'accroissement d'une population de P. manihoti dans les 3 conditions expérimentales étudiées (20°C - 75%, 25° - 75% et 30° - 75%) sont tracées dans la figure 2 en regard des profils d'abondance observés en 1979, 1980 et 1982 (Fig. 3). On remarque que les profils simulés et observés présentent des paliers.

Température °C	20			25			30		
Humidité relative %	100	75	50	100	75	50	100	75	50
Effectifs (Nombre de femelles adultes)	30 + 34	30 + 29	32 + 27	35 + 28	30 + 29	30 + 32	30 + 34	30 + 27	35 + 27
$m_x \pm$ écart type	432ab ±38	487a ±35	397b ±44	409ab ±32	429ab ±35	387b ±37	486a ±41	438ab ±34	282d ±39
$R_o = l_x m_x$	320	453	316	368	412	355	388	386	212
T_c approché en jours	67,6	68,1	65,9	42,1	40,9	37,9	28,0	27,8	25,9
r_c approché $= \frac{Log\ Ro}{T_c \text{ approché}}$	0,085	0,090	0,087	0,140	0,147	0,155	0,213	0,214	0,207

Tableau 3

Fécondité moyenne en oeufs femelle par femelle (mx); taux net de reproduction (Ro); âge moyen des femelles (Tc) et capacité d'accroissement (r_c) aux différents couples thermo-hygrométriques.

Les valeurs suivies par des lettres identiques ne sont pas significativement différentes (à 5%)

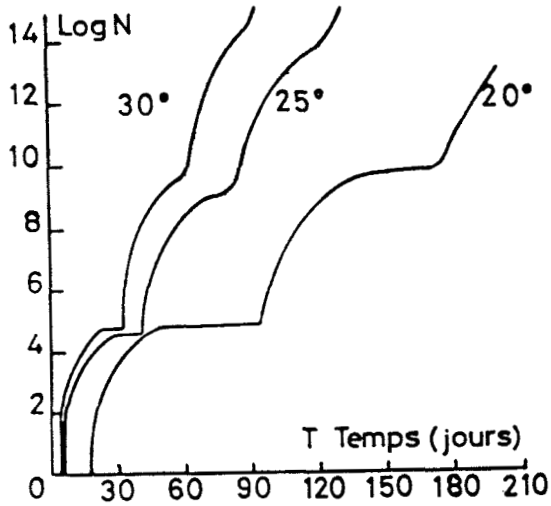
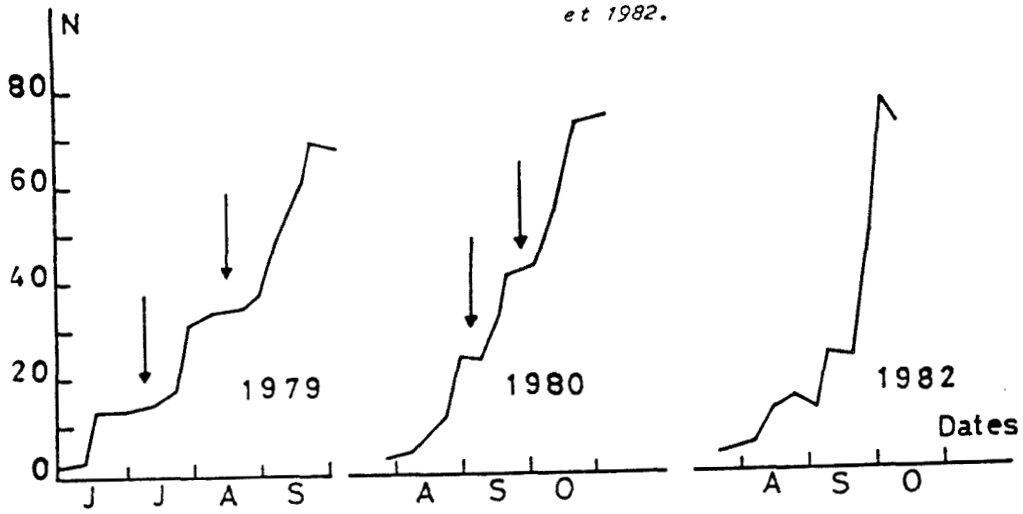


Figure 2

Courbes de simulation de l'accroissement d'une population de P. manihoti à 20, 25 et 30°C et 75% HR.

Figure 3.

Profils d'abondance observés à Ganga Lingolo en 1979, 1980 et 1982.



En 1979, le profil d'abondance présente des paliers d'un mois et demi, comparables à la simulation à 20°C. En 1980 les paliers sont très courts, quasi-inexistants en 1982, semblables aux simulations à 25°C et 30°C respectivement.

IV. DISCUSSION et CONCLUSION

L'hygrométrie ne joue pas un rôle fondamental dans les valeurs prises par la capacité d'accroissement de la cochenille. Elle provoque une augmentation de la mortalité larvaire aux valeurs extrêmes, ce qui, dans la nature, ne se manifeste qu'au cours des mois de septembre-octobre où l'on peut enregistrer des minima absolus de l'ordre de 40%. La gradation est alors nettement entamée et l'effet dépressif des faibles hygrométries est probablement négligeable.

La température apparaît comme le facteur dont les variations entraînent les modifications les plus sensibles de la durée de développement et de la capacité d'accroissement. Ceci est en accord avec les études faites par IHEAGWAN (1981) et LEMA et HERREN (1985) sur l'influence des températures constantes sur le taux de croissance des populations de P. manihoti. Comme eux, nous notons que le pouvoir de multiplication de la cochenille est très sensible à de faibles variations de la température.

L'importance de la température comme facteur de variation du taux intrinsèque d'accroissement a été montré à maintes reprises notamment sur Homopteres Aphididae par BARLOW (1962) sur Myzus persicae Sulzer et Macrosiphum euphorbiae Thomas et par DELOACH (1974) sur M. persicae.

Nous constatons par ailleurs que le taux intrinsèque d'accroissement est directement proportionnel à l'augmentation de la température pour l'intervalle 18°C - 27°C.

De nombreux auteurs (BARLOW, 1962; SIDDIQUI & BARLOW, 1972; DELOACH, 1974; TANIGOSHI & al, 1975) ont noté cette propriété pour un intervalle donné de température (propre à chaque espèce).

Selon CAMPBELL & MACKAUER (1977) qui ont comparé le pouvoir de multiplication d'Acyrthosiphon pisum (Homoptera, Aphididae) au laboratoire et en plein champ, une telle propriété permet de prévoir la croissance d'une population dans des conditions de températures alternées, lorsque l'on travaille en moyenne de températures.

Il est intéressant de constater que les températures moyennes mensuelles observées à Brazzaville, comprises entre 21 et 26°C (Tableau 3) s'inscrivent effectivement dans l'intervalle 18°C - 27°C où s'observe la relation de linéarité entre r_c et la température.

L'estimation expérimentale des paramètres biologique de P. manihoti prend alors toute sa valeur. En effet, au travers d'une simulation, utilisant ces données expérimentales, nous allons pouvoir essayer de mieux comprendre la dynamique des populations de la cochenille.

Les valeurs de la température moyenne présentent des variations de faible amplitude au cours de la saison sèche : 5°C entre le mois de juillet (le plus frais) et le mois d'octobre. Les populations de la cochenille sont cependant soumises à une gamme de températures assez large : 14,5° en juillet et août des années 1979 et 1980 et 11,5° et 15°C en juillet et août 1982; pour les minima absolus; 36°C en sept-octobre 1979, septembre et octobre 1982, pour les maxima absolus.

Si nous comparons les conditions thermiques des trois années 1979, 1980 et 1982 (Tableau 1), nous remarquons une grande similitude entre 1980 et 1982, années caractérisées par un déficit thermique par rapport à 1979. Or nous avons pu montrer que le pouvoir de multiplication de P. manihoti était très sensible à de faibles variations de température (r_c double entre 20 et 25°C). Un tel déficit, apparemment faible, peut expliquer le démarrage beaucoup plus tardif de la gradation en 1980 et 1982.

L'existence de paliers dans les conditions simulées se comprend aisément. En effet, nos simulations partent d'une femelle qui va pondre 80% de ses oeufs en 12 jours. Les générations sont bien séparées du moins au début.

L'observation de paliers dans les conditions naturelles laisse supposer que le développement des cochenilles est synchrone et que les générations sont bien séparées dans le temps.

En 1979 la pullulation débute dès juin alors que celles de 1980 et 1982 s'initient en août. On peut ainsi s'attendre à ce que les premières générations de l'année 1979 présentent un développement de type "températures fraîches" à générations bien distinctes et que celles des années 1980 et 1982 montrent un développement de type "températures élevées" à générations moins tranchées. C'est effectivement ce que nous apprend la comparaison des profils simulés (Fig. 2) et des profils réels (Fig. 3). En 1979 les profils d'abondance présentent des paliers d'un mois et demi comme nous le retrouvons sur la courbe simulée de 20°. En 1980 et 1982 les paliers sont très courts voire inexistants comme sur les simulations à 25 et 30° qui diffèrent peu l'une de l'autre. En 1982 l'absence de palier peut s'expliquer par un démarrage tardif associé à des températures plus élevées qu'en 1980 au cours de la même période.

L'allure des profils d'abondance semble essentiellement déterminée par les conditions thermiques de la période de gradation. Une pullulation précoce, débutant sous l'influence de températures fraîches (juillet) se développera lentement avec des générations successives bien distinctes. Au contraire une pullulation tardive sous la dépendance de températures plus élevées, évoluera plus brutalement avec chevauchement des générations.

Cette étude a permis de montrer le rôle essentiel joué par la température dans l'allure des profils de gradation de la cochenille. Elle souligne par ailleurs les possibilités d'explication de phénomènes observés à l'aide de données obtenues expérimentalement.

Ce travail préliminaire est actuellement poursuivi dans la région de Brazzaville. Il doit s'étendre à deux autres régions du Congo, bénéficiant de conditions climatiques différentes. Il devrait permettre de mieux cerner le rôle de la température, notamment dans le cas de situations intermédiaires à celles observées dans cette étude.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. M. LALLEMANT pour son aide dans le traitement des données et MM. B. PAPIEROK et A.G.L. DELOBEL pour leur critique judicieuse du manuscrit.

BARLOW, C.A., 1962.- The influence of temperature on the growth of experimental populations of Myzus persicae (Sulzer) and Macrosiphum euphorbiae (Thomas) (Aphididae). Can. J. Zool., 40, 145-156.

BONNEMAISON, L., 1946.- Action des températures constantes ou variables sur le développement d'un hemiptere Eurydema ornatum L. (Pentat). Ann. Epiphyties, 12, 115-143.

CAMPBELL, A. & MACKAUER, M., 1977.- Reproduction and population growth of the pea aphid (Homoptera : Aphididae) under laboratory and field conditions. Can. Entom., 109, (2), 277-284.

DELOACH, C.J., 1974.- Rate of increase of populations of cabbage Green Peach, and Turnip Aphids a constant temperatures. Annls. Entomol. Soc. Am., 67, 332-339

FABRES, G., 1981.- Première quantification du phénomène de gradation des populations de Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. Agronomie, 1 (6), 483-486.

FABRES, G., 1982.- Bioécologie de la cochenille du manioc (Phenacoccus manihoti, Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. II Variations d'abondance et facteurs de régulation. Agron. Trop., 36 (4), 369-377.

FABRES, G. & BOUSSIENGUE, J., 1981.- Bioécologie de la cochenill du manioc (Phenacoccus manihoti, Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. I Cycle évolutif et paramètres biologiques. Agron. Trop., 36 (1), 82-89.

HAHN, S.K. & WILLIAMS, R.J., 1973.- Investigations on cassava in the Republic of Zaïre. Rapport au Commissaire d'Etat à l'Agriculture, Republic of'Zaïre. Ibadan, Nigeria, I.I.T.A., 1-12.

IHEAGWAM, E.U., 1981.- The influence of temperature on increase rates of the cassava mealybug Phenacoccus manihoti Mat. Ferr. (Homoptera, Pseudococcidae). Rev. Zool. Afr., 95 (4), 959-967.

LEMA, K.M. & HERREN, H.R., 1985.- The influence of constant temperature on population growth rates of the cassava mealybugs Entomol. exp. appl., 38, 165-169.

LE RÜ, B., 1984.- Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti (Hom. Coccoidea, Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. Thèse de 3è cycle, Paris XI (Orsay), 118 pp.

LE RÜ, B., 1986.- Etude de l'évolution d'une mycose à Neozygites fumosa (Zygomycetes, Entomophthorales) dans une population de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti (Hom : Pseudococcidae Entomophaga, 31 (1).

LE RÜ, B. & PAPIEROK, B., 1986.- Taux intrinsèque d'accroissement naturel de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti Matile - Ferrero (Homoptères, Pseudococcidae). Intérêt d'une méthode simplifiée d'estimation. Soumis à publication.

NWANZE, K.F., 1978.- Biology of the cassava mealybug, Phenacoccus manihoti Mat. Ferr. in the Republic of Zaïre. in Proc. Intern. Workshop on the cassava mealybug Phenococcus manihoti. Mat. Ferr. (Hom. Pseudococcidae), INERA, M'Vuazi, Zaïre., June 26-29. 1977. Intern. Inst. Trop. Agric. Ibadan. July 1978 20-28.

NWANZE, K.F., 1982.- Relationships between cassava root yelds and crop infestations by the mealybug, Phenacoccus manihoti. Trop. pest. Management, 28 (1), 27-32.

PEAIRS, L.M., 1914.- The relation of temperature to insect development. J. econ. Ent., 7, 174-179.

SIDDIQUI, W.H. & BARLOW, C.A., 1972.- Population growth of Drosophila melanogaster (Diptera : Drosophilidae) a constant alternating temperatures. Annls. Entomol. Soc. Am., 65 (5), 993-1001.

SILVESTRE, P., 1973.- Aspects agronomiques de la production du manioc à la ferme d'Etat de Mantsoumba. Rapport de mission, I.R.A.T., Paris, 35 pp.

SOLOMON, M.E., 1951.- Control of humidity with potassium hydroxide, sulfuric acid or other solutions. Bull. ent. Res., 42, 543-554.

SOUTHWOOD, T.R.E., 1978.- Ecological methods, Second Edition, Chapman & Hall, London.

TANIGOSHI, L.K.; HOYT, S.C.; BROWNE, R.W. & LOGAN, J.A.; 1975.- Influence of temperature on population increase of Tetranychus mc danieli (Acarina : Tetranychidae). Annls. Entomol. Soc. Am., 68 (6), 972-978.

CHAPITRE III

ÉTUDE DES RELATIONS PLANTE-INSECTE POUR LA MISE AU POINT DE MÉTHODES DE RÉGULATION DES POPULATIONS DE LA COCHENILLE DU MANIOC.

FABRES, G & LERU, B., ORSTOM, Laboratoire d'Entomologie, BP. 181. Brazzaville, R.P. du Congo

Après l'introduction accidentelle en Afrique Intertropicale d'un nouveau ravageur du manioc *(Phenacoccus manihoti* Hom. *Pseudococcidae)* les campagnes organisées pour la régulation des populations de ce déprédateur ont été essentiellement orientées vers l'utilisation d'entomophages exotiques (hyménoptères et Coccinellidae) en provenance du nouveau monde. Assez curieusement, une approche intégrée mettant à profit les mécanismes qui régissent les relations entre la plante et la phytophage, a été jusqu'ici totalement négligée. Les travaux qui se développement actuellement dans ce domaine au Congo ont pour but de combler cette lacune. Nous donnerons ici les résultats préliminaires de l'étude de l'influence de quelques paramètres de la physiologie du végétal sur le potentiel biotique du ravageur : influence de la variété, de l'âge des organes végétaux, de l'âge de la plantation, du stress hydrique. Ces résultats permettent de proposer des solutions de type agronomique, compatibles avec l'utilisation d'insectes entomophages, ou même complémentaires des opérations d'acclimatation des auxiliaires.

PLANT-INSECT RELATIONSHIPS STUDIES TO IMPROVE CASSAVA MEALY BUG REGULATION METHODS.

Regulation campaigns of the accidentally introduced Phenacoccus manihoti (Hym., Pseudococcidae) *in tropical Africa have essentially used new-world enthomophagous insects. Curiously, no integrated approach involving the insect-host plant relationships has been proposed until now. The impact of some physiological parameters of the vegetal on the pest's biotic potential are given ; vegetal variety, age of organs, age of plantation, hydric stress. These results allow the proposal of agronomic methods fitting with utilisation of entomophagous insects or even with their acclimatation procedures.*

CADRE DE L'ETUDE

La cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero, a été signalée pour la première fois en 1973 au Zaire (HAHN & WILLIAMS, 1973) et au Congo (SILVESTRE,1973).Depuis cette date elle a colonisé une grande partie de l'Afrique Centrale et de l'Ouest où elle cause de très importantes pertes à la récolte (NWANZE,1982).

Lorsque la communauté scientifique pris conscience qu'il s'agissait de l'introduction accidentelle d'un nouveau ravageur en provenance de l'Amérique du Sud, des voies de recherche furent proposées pour la mise au point de méthodes de régulation des populations du phytophage. Une attention particulière fut portée sur la lutte biologique par acclimatation,en Afrique,d'auxiliaires entomophages en provenance du Nouveau Monde (BENNETT & GREATHEAD,1978; LEUSCHNER,1978). Les projets qui se sont alors développés,sous l'impulsion d'organisations internationales, (CRDI Canada, CIBC Trinidad, CIAT Colombie, IITA Nigeria, FAO)

ont conduit à la découverte de parasitoides et de prédateurs et à leur introduction dans quelques pays d'Afrique (HERREN & LEMA, 1984). Aujourd'hui on peut dire que si l'acclimatation de certains de ces auxiliaires est chose faite (pour Epidinocarsis lopezi (De Santis) Hym. Encyrtidae par exemple), leur efficacité n'est pas encore démontrée (NENON, FABRES & BIASSANGAMA, 1985). Face à l'énorme pouvoir de multiplication de la cochenille (FABRES & BOUSSIENGUE, 1981; IHEAGWAM, 1981) et à la rapidité des mécanismes de pullulation qui se développent sur 2ou3 générations (FABRES, 1982), on peut penser que l'acclimatation d'une espèce particulièrement performante ne suffira pas et qu'il faudra plutôt envisager de reconstituer un complexe entomophage et de recourir à d'autres méthodes complémentaires.

Concentrer ses efforts sur la seule utilisation d'auxiliaires exotiques, c'est postuler que la régulation naturelle des populations de la cochenille en Amérique du Sud est à mettre essentiellement à l'actif des entomophages. Pourtant aucune étude n'a été conduite dans les pays d'origine du ravageur pour vérifier cette hypothèse de travail. On peut penser, au contraire, en évoquant les longs processus coévolutifs qui ont dû se développer entre le manioc et la cochenille (qui semble lui être strictement inféodée) dans leurs communes contrées d'origine, à l'existence de mécanismes de défense de la plante, susceptibles de limiter l'abondance de P. manihoti. La connaissance de ces mécanismes de type "relations plante-insecte" et qui sont habituellement regroupés sous le vocable de "résistance variétale", permettrait d'envisager la mise au point d'une grande variété de méthodes de régulation (PATHAK, 1975). C'est dans ce cadre, et selon une approche globale qui intègre, sans les connaître, les mécanismes de la résistance, que des programmes de séléction variétale sont actuellement en cours. Ces opérations sont de longue haleine et nécessitent une infrastructure agronomique lourde. Elles sont donc centralisées et destinées à produire un nombre limité de variétés qui seront diffusées dans tous les pays intéressés. Les réserves à ce type de démarche sont classiques: la sélection se fait dans les conditions écologiques de la station agronomique et ne peut prendre en compte l'extrème diversité des agrosystèmes de l'afrique intertropicale dans lesquelles les variétés devront faire leurs

preuves; quant il s'agit de cultures vivrières traditionnelles,il y a risque de rejet,par le paysan,de variétés qu'il intègrera difficilement dans son contexte culturel.

C'est pour proposer une alternative à ces voies de recherche que nous avons entrepris,au Congo, sur des variétés de manioc actuellement cultivées, et dans les conditions écologiques locales, la mise en évidence et l'analyse des relations qui se sont établies entre la plante et son nouveau consommateur. Le terme de résistance variétale regroupe des mécanismes aussi divers que la "non-préférence", la "tolérance" et l'"antibiose"(PAINTER,1951). C'est ce dernier aspect qui a retenu notre attention et, tout particulièrement, les mécanismes biochimiques de l'antibiose qui peuvent réduire le potentiel biotique de la cochenille par le biais de déséquilibres ou de déficiences nutritionnelles.L'entreprise est bien sûr considérable et cette note n'est destinée qu'à la présentation de résultats préliminaires au développement d'une recherche plus systématique.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons fait appel à deux méthodes différentes: une méthode descriptive pour l'étude des variations d'abondance de la cochenille et de la structure de ses populations et une méthode expérimentale pour l'étude de la capacité intrinsèque d'accroissement de P. manihoti.

1) Profil d'abondance et structure des populations.

Nous avons travaillé dans des champs paysan (superficie moyenne de 2500 m2)de la région de Kombé, proche de Brazzaville, dans lesquels la variété "m'pembé" est dominante. Au cours des années 1981 et 82,l'échantillonnage a porté sur 4 champs de 8 mois et 4 champs de 20 mois (à la date du début de la saison sèche, juin). Ces champs sont contigüs deux à deux (champs de l'année et champs de l'année précédente) et sont désignés dans les tableaux et graphiques par "champs de 1 an et de 2 ans". Chaque semaine, des apex et des feuilles sont prélevés dans chaque champs selon un protocole de repèrage des pieds déjà décrit en détail (FABRES, 1982). Pour chaque catégorie de champs, 30 apex et 90 feuilles

sont ramenés au laboratoire pour un dénombrement de toutes les cochenilles. Les feuilles sont regroupées en "feuilles jeunes" (3 premières feuilles épanouies à partir du sommet) et en "feuilles vieilles"(3 dernières à la base de la tige). Elles ont été également repèrées en fonction de leur rang sur la tige à partir du sommet(rang 1 à 6). Sur apex et sur tiges, tous les stades de développement de la cochenille sont dénombrés: L1, L2 L3, jeunes femelles et femelles avec ovisac. Les données de ces comptages permettent la représentation graphique des variations d'abondance de la cochenille en fonction du temps sur les différents organes de la plante. Elles permettent également d'étudier la structure de la population dans les différentes situations (en particulier le rapport entre le nombre de jeunes stades de développement et le nombre de femelles mûres à l'instant t).

2) Capacité intrinsèque d'accroissement.

La cochenille est élevée au laboratoire sur des plants de la variété "m'pembé", en pleine terre ou en pôts, dans les conditions thermohygrométriques de la saison sèche de 1982. L'étude dont nous donnons ici les résultats, a porté sur la comparaison entre feuilles"jeunes"ou"vieilles" et entre plants soumis ou non à un stress hydrique. Le protocole expérimental est le suivant: des larves néonates sont placées à la face supérieure des feuilles choisies pour l'étude. Elles gagnent rapidement la surface inférieure où elles se fixent. Pour éviter une surexploitation de la feuille, seul un petit nombre de larves y est maintenu avec une répartition uniforme sur toute la surface. Un total de 250 larves est habituellement conservé sur 12 à 15 feuilles de chaque catégorie. Dès que les femelles commencent à pondre, la fécondité de 60 à 80 individus, ayant commencé à pondre le même jour, est minutieusement suivie à raison d'un comptage des oeufs tous les deux jours. Les données recueillies permettent d'établir des tables de vie et de fécondité et de calculer les paramètres du développement suivants: Ro= taux net de reproduction = somme de lx mx (avec lx= probabilité pour une femelle d'être en vie à l'âge x et mx= nombre d'oeufs pondus entre l'âge x-1 et l'âge x); Tc= âge des femelles à 50% de Ro,(déterminé graphiquement); r_c= capacité d'accroissement de la population= Log Ro / Tc selon

LAUGHLIN, 1965. Ce taux permet d'intégrer les différentes composantes du développement de la cochenille et sert à la comparaison du pouvoir d'expansion du ravageur dans les différentes situations expérimentales.

RESULTATS

1) Niveau d'abondance de la cochenille

Il a été suivi en 1981 et 82 sur des champs d'âge différent et en 1982 sur des feuilles de niveaux différents, portées par des plants de 2 ans.

Champs d'âge différent. Les profils d'abondance font l'objet de la Figure 1. En 1982 on se trouve en présence d'une situation tout à fait classique, déjà observée en 1979 et 80 (FABRES, non publié) et confirmée par LE RU (1984) et BIASSANGAMA (1984) : tout au long de la saison sèche, et particulièrement au maximum de la pullulation, la densité des cochenilles est nettement plus importante sur les plants de 2 ans (qui ont déjà subi une première attaque de la cochenille) que sur les plants de l'année.

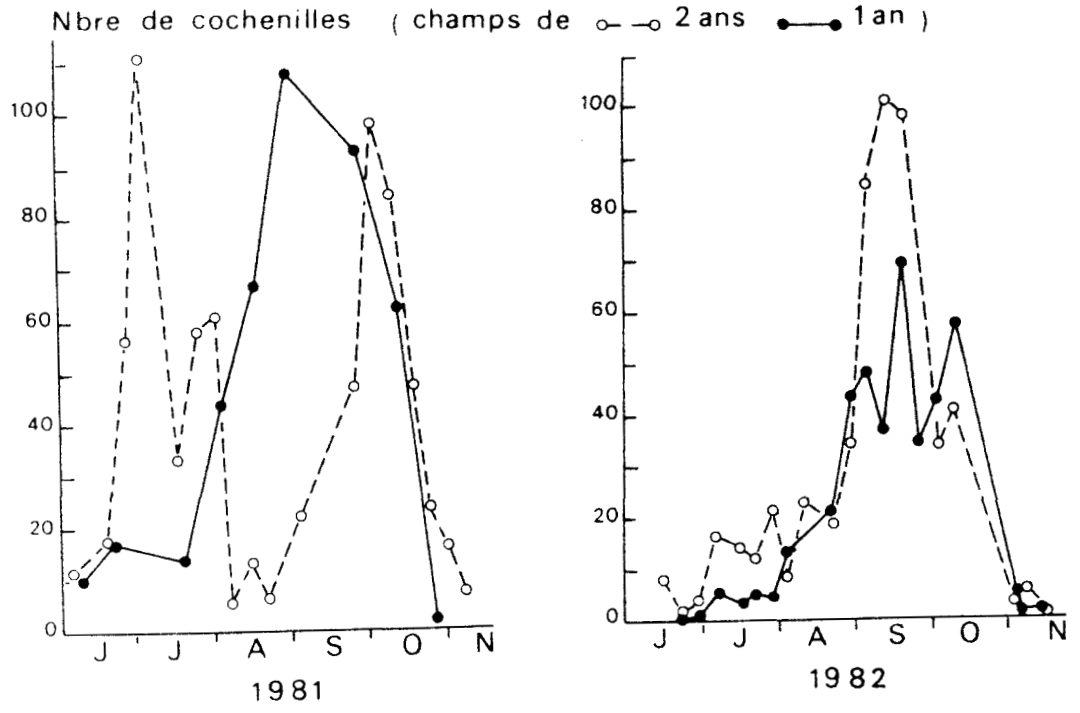


Figure 1 Variations chronologiques comparées de l'abondance de P. manihoti dans des champs de manioc âgés de 1 an et de 2 ans au cours des années 1981 et 82 (nombre moyen de cochenilles de tous stades par apex, comptage sur 30 apex).

En 1981, nous avons pu observer et suivre un phénomène qui met en évidence une disparité,plus grande encore, entre les deux catégories de plants: du fait de conditions climatiques originales (précocité de la saison sèche),la pullulation du ravageur a débuté très tôt et de très fortes densités ont été atteintes dès le mois de juillet (120 cochenilles par apex, fig. 1).La surexploitation du végétal a ensuite provoqué un effondrement de la population en août (5 à 10 cochenilles par apex). Une nouvelle gradation est observée en septembre sur apex de la nouvelle poussée de sève (90 à 100 cochenilles par apex début octobre). Cette courbe de type bimodal n'est obtenue que sur les plants de 2 ans alors que sur les maniocs de l'année, le profil d'abondance est de type classique.

De l'observation de ces phénomènes nous pouvons tirer des enseignements de deux ordres: dans le domaine des façons culturales on peut recommander la récolte des tubercules avant l'arrivée de la saison sèche,pour les plantations de deux ans, avec arrachage des plants,particulièrement les années où la saison sécheresse est précoce.Ceci éviterait la coexistence entre des champs vieux très infestés et des champs jeunes encore indemnes. Dans le domaine,qui nous préoccupe,des relations entre la plante et le phytophage,il serait intéressant de connaitre les mécanismes à l'origine de cette différence de"sensibilité" entre plants d'âge différent et qui sont certainement de nature trophique en relation avec l'état physiologique du végétal.

Feuilles d'âge différent.De manière générale, les feuilles jeunes sont plus abondamment colonisées que les feuilles âgées. Cette observation,précédemment notée par BOUSSIENGUE (1984) a été quantifiée en 1982 et les données obtenues reportées graphiquement fig. 2. C'est au momment où la densité de la cochenille est maximale (septembre) que la différence est la plus grande avec une moyenne de 15 à 17 cochenilles de tous stades par feuille jeune contre 25,au sommet de la gradation,pour les feuilles âgées.

Cette observation peut être précisée par l'étude de la relation entre le rang de la feuille sur un même plant et l'abondance de P. manihoti (fig. 3). On met ainsi en évidence une étroite relation inverse, tout au long de la saison sèche, entre l'âge de la feuille et la densité de la cochenille.

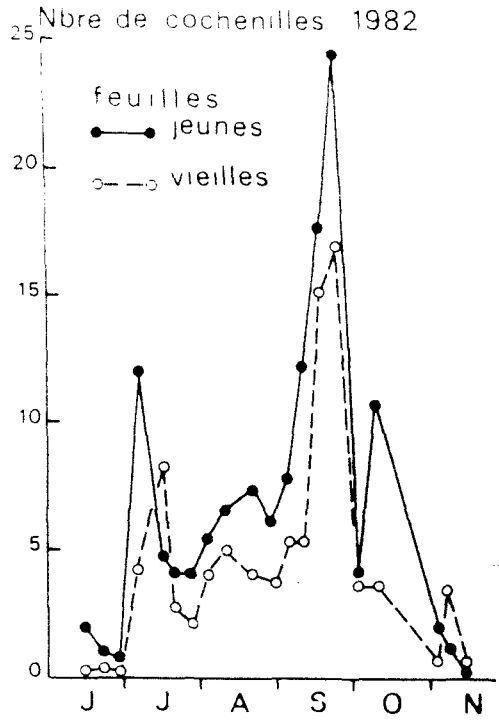


Figure 2
Variations chronologiques comparées de l'abondance de P. manihoti sur feuilles de manioc jeunes et vieilles au cours de l'année 1982 (nombre moyen de cochenilles de tous stades par feuille, comptage sur 90 feuilles de chaque catégorie d'âge).

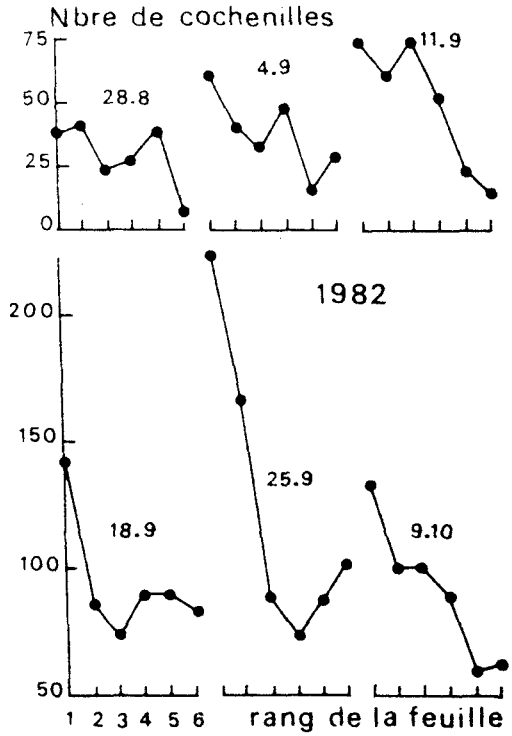


Figure 3

Abondance de la cochenille en fonction du rang de la feuille sur le pied de manioc, de la plus jeune (rang 1) à la plus âgée (rang 6). Nombre moyen de cochenilles de tous stades par feuille, comptage sur 15 feuilles par catégorie de rang.

Cette situation a été analysée expérimentalement et les résultats seront présentés plus loin.

2) Structure de la population

Une première analyse des phénomènes évoqués ci-dessus peut être faite en utilisant les données des dénombrements sur le terrain car celles-ci font apparaitre les proportions des différents stades de développement au sein des colonies du ravageur. Ainsi, l'étude du rapport entre le nombre des jeunes stades et le nombre des femelles mûres, à un momment donné, et dans les différentes situations envisagées plus haut, peut nous apporter des informations sur le type d'influence exercée par le végétal sur l'insecte. On peut envisager, par exemple, une mortalité non sélective ou une stimulation de la fécondité, mécanismes qui se traduiront différemment sur la composition des populations.

Le tableau I nous montre que le rapport du nombre des L1 au nombre des femelles avec ovisac est systématiquement plus élevé sur les apex de 2 ans. De la même façon, l'étude du rapport jeunes stades / femelles mûres sur feuilles, montre que la structure des colonies est différente selon l'âge de la feuille (fig. 4).

dates 1981	9.6	27.6	20.7	4.8	27.8	9.9	28.9	12.10
champs de 2 ans	2,5	1,2	6,7	8,2	19,5	2,1	0,6	2,3
champs de 1 an	2,5	0,8	3,7	2,1	5,9	3,2	1,1	2,3

Tableau I Rapport du nombre de larves L1 au nombre de femelles avec ovisac sur apex de manioc âgés de 1 an et de 2 ans. Comparaison des valeurs obtenues au cours de la saison sèche de 1981.

L'interprétation de ces résultats écarte donc l'intervention d'une mortalité non selective et peut être formulée de la façon suivante:

sur apex âgés, les fortes densité correspondent à la présence de colonies qui ont une structure d'âge plus jeune, ce qui conduit à l'hypothèse d'une relation entre les qualités trophiques de l'apex et le potentiel reproducteur de la cochenille.

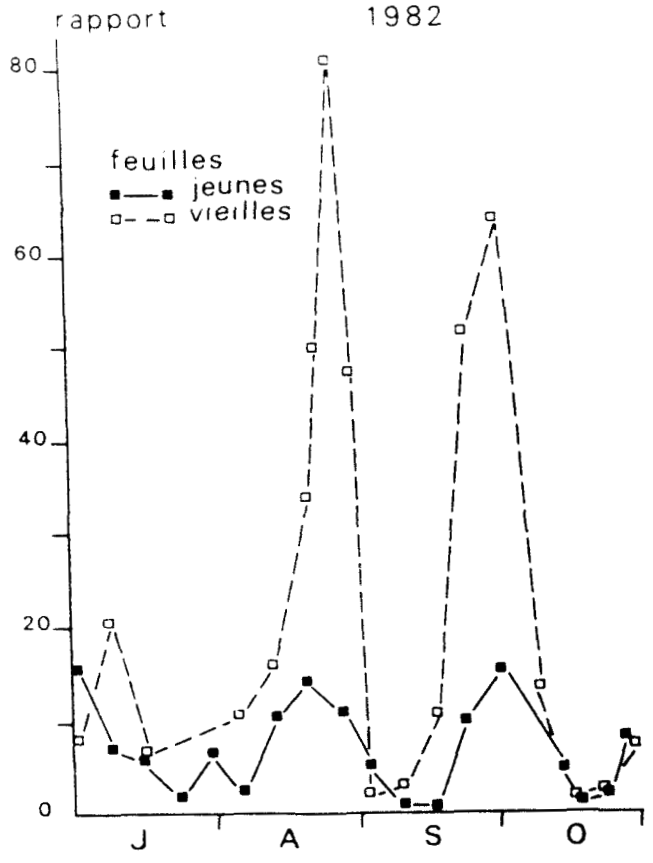


Figure 4

Variations chronologiques comparées du rapport nombre de larves sur nombre de femelles, sur feuilles jeunes et vieilles, au cours de l'année 1982. Comptage sur 90 feuilles de chaque catégorie d'âge.

sur feuilles, le mécanisme parait plus complexe car les fortes densité ne coincident pas avec les fortes proportions de jeunes stades au sein des colonies. L'hypothèse suivante, qui s'inspire des observations de BOUSSIENGUE (1984), peut être avancée: il existe un flux migratoire,facilement observable,entre les vieilles feuilles et les jeunes feuilles de l'extrémité du plant. Ainsi, à partir des colonies à fort pouvoir multiplicateur (sur feuilles âgées) se développerait une migration des néonates qui iraient coloniser les feuilles jeunes,en y provoquant une augmentation de la densité du ravageur. Nous retrouvons donc, au niveau des feuilles cette fois, la relation entre âge de l'organe végétal, vitalité des colonies et abondance de P. manihoti.

3) Capacité intrinsèque d'accroissement

L'expérimentation que nous avons conduite a pour but de préciser les modalités de l'influence de l'organe végétal et de son état physiologique sur les mécanismes biologiques de la croissance d'une population de P. manihoti et de vérifier les hypothèses développées précédemment. En continuité logique avec l'approche ci-dessus, nous avons expérimenté sur feuilles jeunes et vieilles mais nous avons également étudié l'influence de l'état physiologique de plants soumis à un stress hydrique sur les paramètres du développement du phytophage.

Sur feuilles jeunes et vieilles. Sur le tableau II, qui regroupe les résultats obtenus, la capacité d'accroissement de la population est plus grande sur les feuilles âgées. Ceci est dû principalement à l'augmentation très sensible de la fécondité moyenne (374 oeufs par femelle sur VF contre 298 sur JF) et du taux net de reproduction (359 contre 283)

Type de feuille	VF	JF
Nombre de larves étudiées	221	207
Durée du développement larvaire en jours	34,6 ±1,2	35,4 ±1,8
Mortalité larvaire en %	4	5
Nombre de femelles étudiées	70	75
Fécondité moyenne $F=\sum lx$	374 ±39,6	298 ±43,3
Taux net de reproductio- $Ro=\sum lx\ mx$	359	283
Durée d'une génération Tc en jours	32,6	33,2
Capacité intrinsèque d'accroissement r_c	0,18	0,17

Tableau II

Influence de l'âge des feuilles (vieilles feuilles VF et jeunes feuilles JF) sur le pouvoir de multiplication de P. manihoti dans les conditions naturelles: température moyenne 25,2°C (19-29), hygrométrie relative moyenne 78% (57-99).

alors que les autres paramètres du développement ne diffèrent pas significativement. Ce résultat expérimental confirme les observations des dénombrements dans la nature ainsi que les hypothèses développées pour les expliquer.

En conditions de stress hydrique. Pour cette expérimentation nous avons utilisé des plants de manioc en pot dont l'arrosage est tel que les teneurs en eau du substrat sont maintenues à des valeurs proches de celles mesurées sur le terrain, à la fin de la saison des pluies et en pleine saison sèche (tableau III). Des teneurs en eau inférieures à 8% et qui provoquent le flétrissement des plants en pot n'ont pas été retenues. On observe une influence très nette des faibles teneurs en eau sur l'augmentation de la capacité d'accroissement. De la même façon que précédemment, ceci est essentiellement dû à l'augmentation de la fécondité moyenne et du taux net de reproduction (535 oeufs par femelle contre 383 avec un Ro de 514 contre 375). Ceci s'accompagne d'une mortalité plus importante en situation de stress hydrique mais celle-ci est difficile à interpréter dans les conditions de l'expérimentation. Ces observations

Teneur du sol en eau en %	11 ± 0,2	8,4 ± 0,2
Nombre de larves étudiées	253	221
Durée du développement larvaire en jours	36 ±2	34,1 ±1,8
Mortalité larvaire en %	2	4
Nombre de femelles étudiées	70	74
Fécondité moyenne $F=\sum lx$	383 ±41,7	535 ±36,4
Taux net de reproduction $Ro=\sum lx\ mx$	375	514
Durée d'une génération Tc en jours	37,5	35,6
Capacité intrinsèque d'accroissement r_c	0,158	0,175

Tableau III
Influence de la teneur en eau du sol sur le pouvoir de multiplication de P. manihoti dans les conditions naturelles: température moyenne 24,7°C (18-31), hygrométrie relative moyenne 80% (61-98).

rejoignent les travaux de THIEM (1938) et de FLANDERS (1970), pour les cochenilles, et de REMAUDIERE et al, pour les pucerons, qui ont montré une sensibilité accrue du végétal hôte aux attaques des homoptères à la suite d'un affaiblissement végétatif ou d'un stress hydrique, sans pour autant en démonter le mécanisme intime.

PERSPECTIVES

Parallèlement à l'étude de la capacité d'accroissement des populations de P. manihoti dans les diverses situations où les rapports plante-phytophages peuvent différer (organes végétaux différents, âge différent d'un même organe, différents états physiologiques du plant), nous avons entrepris de caractériser le milieu nutritif pour tenter de mettre en relation la composition de la sève et les paramètres du développement de la cochenille.

Ce type de démarche est sous-tendu par les nombreux travaux qui ont montré une relation étroite entre l'abondance des insectes phytophages et les proportions relatives des différents éléments constitutifs de la sève (éléments minéraux, carbone et azote totaux, acides aminés, sucres réducteurs solubles etc...) citons MITTLER & DADD (1964), AUCLAIR (1965), CARTIER (1968). Ces travaux conduisent à penser qu'il existe, pour chaque espèce, un régime alimentaire optimum caractérisé par les proportions relatives des différentes substances organiques et des minéraux.

Notre démarche prend également en compte les travaux qui ont démontré le rôle des substances cyanogènes sur la dynamique des populations de phytophages du manioc (acariens) YEN et al. (1982). En effet, O'JONES (1959) a mis en évidence un taux plus élevé d'hétérosides cyanogénétiques lorsque les conditions du milieu sont défavorables à la croissance du manioc, c'est à dire au moment où la capacité d'accroissement de P. manihoti est plus grande.

Enfin, notre recherche est motivée par la certitude que des pratiques culturales appropriées sont susceptibles d'influer sur la composition de la sève et par conséquent sur l'abondance du ravageur comme l'a montré CHABOUSSOU (1974), à la suite de STEYN (1951) sur des cochenilles des Citrus.

Les résultats que nous avons obtenus jusqu'ici concernent la composition de la sève en carbone et azote totaux ainsi qu'en éléments minéraux principaux. Ils sont très encourageants pour la poursuite de l'objectif que nous nous sommes défini, mais encore trop parcellaires pour être exposés dès à présent.

TRAVAUX CITES

AUCLAIR J.L. 1965 Feeding and nutrition of Pea Aphid: Acyrtosiphon pisum (Hom. Aphididae) on chemically defined diets of various pH and nutrient levels. Ann. Entomol. Soc. Amer. 58,(6), 855-875.

BENNETT F.D. & GREATHEAD D.J. 1978 Biological control of mealybug Phenacoccus manihoti Matile-Ferrero: Prospects and necessity. In Proc. Cassava Protection Workshop, CIAT, Cali, Colombie, 181-194.

BIASSANGAMA A.1984 Etude du parasitisme des cochenilles Pseudococcidae par les hyménoptères Encyrtidae. Thèse, Rennes, France, 190p.

BOUSSIENGUE J.1984 Bioécologie de la cochenille du manioc et de ses ennemis naturels au Gabon. Thèse, Paris VI, France, 154p.

CARTIER J.J. 1968 Factors of host plant specificity and artificial diets. Bull. Entomol. Soc. Amer. 14, 18-21.

CHABOUSSOU F. 1974 Le conditionnement physiologique des citrus comme moyen de lutte vis à vis des ravageurs des agrumes. Fruits, 29,(1), 23-33.

FABRES G. 1982 Bioécologie de la cochenille du manioc (Phenacoccus manihoti Hom. Pseudococcidae)en RP du Congo.II variations d'abondance et facteurs de régulation. Agron. Trop., 36,(4), 369-377.

FABRES G. & BOUSSIENGUE J. 1981 Bioécologie de la cochenille du manioc (Phenacoccus manihoti Hom. Pseudococcidae)en RP du Congo.I Cycle évolutif et paramètres biologiques. Agron. Trop. 36, (1),82-89.

FEENY P.1976 Plant apparency and chemical defense. In Biochemical interaction between plants and insects. Recent advances in phytochemistry, vol. 10, Plenum Press, London,1-40.

FLANDERS S.E. 1970 Observations on host plant induced behavior of scale insects and their endoparasites. Canad. Entomol., 102, (8), 1913-1920.

HAHN S.K. & WILLIAMS R.J. 1973 Investigations on cassava in the republic of Zaire. Report to Commissaire d'Etat à l'Agriculture, IITA, Ibadan, 12p.

HERREN H.R. & LEMA K.M. 1984 The cassava mealybug problem: background, recent progress and outlook for biological control. 6th.Symp. of the Int. Soc. for Trop. Root Crops (Abstr.) Lima, Perou.

IHEAGWAM E.U. 1981 The influence of temperature on increase rate of the cassava mealybug, Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae) Rev. Zool. Afr.,95, (4), 959-967.

LAUGHLIN R. 1965 Capacity for increase: a useful population statistic. J. Anim. Ecol., 34, 77-91.

LE RU B. 1984 Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae)en RP du Congo. Thèse, Paris Sud, France, 118p.

LEUSCHNER K. 1978 Preliminary observations on the mealybug in Zaire and a projected outline for subsequent work. Proc.of the Int. Workshop on the cassava mealybug Phenacoccus manihoti Mat. Ferr., Mvuazi, Zaire, 15-19.

MITTLER T.E. & DADD R.H. 1964 Gustatory discrimination between liquids by the aphid Myzus persicae (Sulzer). Ent. Exp. Appl. 315-328.

NENON J.P. FABRES G. BIASSANGAMA A. 1985 Epidinocarsis lopezi (Hym. Encyrtidae) parasitoide introduit au Congo pour la régulation des populations de la cochenille du manioc Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae).7th. Symp. of the Int. Soc. for Trop. Root Crops (Abstr.), Pointe à Pitre, Gouadeloupe.

NWANZE K.F. 1982 Relationships between cassava root yields and crop infestations by the mealybug Phenacoccus manihoti. Trop. Pest Manag.,28, (1), 27-32.

O'JONES W. 1959 Manioc in Africa. Stanford Univ. Press, Stanford, USA.

PAINTER R.H. 1951 Insect resistance in crop plants. Mc Millan Comp. Ed., New-York.

PATHAK M.D. 1975 Utilisation of insect plant interactions in pest control. In Insect Science & Society. Mc. Millan Comp. Ed., New-York.

REMAUDIERE G., DEDRYVER C.A., LATGE J.P., LECLANT F., PAPIEROK B. & ROBERT Y. 1976 Réflexions sur les récentes pullulations de pucerons sur les épis de céréales en France. La défense des végétaux, 178, 76-83.

SILVESTRE P. 1973 Aspects agronomiques de la production du manioc à la ferme d'Etat de Mantsumba. Rapport de mission, IRAT, Paris, 35p.

STEYN J.J. 1951 The effect of low calcium, phosphorum or nitrogen on the life cycle of red scale (Aonidiella aurantii). J. Ent. Soc. S. Afr., 14, 165-170.

THIEM H. 1938 Condition of the gradation of insects. Arb. Phys.u. ang., Ent. Berlin Dahlem, 3, 229-255.

YEN I.C., ALI F., YASEEN M. 1982 Investigations on Mononychellus tanajoa (Bondar) and the cyanogenic glucosides of cassava Manihot esculenta (Crantz). CIBC, Curepe, Trinidad.

CHAPITRE IV

Annls Soc. ent. Fr. (N. S.) 16 (4), 1980,

LES ENTOMOPHAGES INFÉODÉS A LA COCHENILLE DU MANIOC, *PHENACOCCUS MANIHOTI* [*HOM. COCCOIDEA PSEUDOCOCCIDAE*] EN RÉPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO

I) LES COMPOSANTES DE L'ENTOMOCOENOSE ET LEURS INTER-RELATIONS

PAR

Gérard FABRES (*) & Danièle MATILE-FERRERO (**) (1)

(*) O.R.S.T.O.M., Laboratoire d'Entomologie Appliquée, B.P. 181, RPC - Brazzaville.
(**) Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Entomologie, 45, rue de Buffon, F-75005 Paris.

SUMMARY

The occurence of several predators, parasites and hyper-parasites is reported and their relationship is studied in detail.

A new species of the genus *Anagyrus* is recorded. Several Coccinellids (*Exochomus flaviventris*, *E. concavus*, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*), Cecidomyiids (*Coccodiplosis citri*, *Dicrodiplosis* sp.), Lycaenid (*Spalgis lemolea*) and Anthocorid (*Cardiasthetus exiguus*) are involved in the natural regulation of the pest population. Hyperparasites (*Xyphigaster pseudococci*, *Homalotylus flaminius*, *Prochiloneurus pulchellus*) have been found attacking *Anagyrus*, *Exochomus* and *Coccodiplosis* species. An additional Encyrtid (*Cheiloneurus cyanonotus*) develops upon the hyperparasite *Homalotylus*.

Data are given on the dynamics of the entomophagous insect populations, the time of their intervention, the rate of parasitism and predatism.

RÉSUMÉ

La présence de nombreux prédateurs, parasites et hyperparasites est signalée. Les relations qu'ils entretiennent au sein de la biocoenose sont définies.

Une nouvelle espèce d'*Encyrtidae* appartenant au genre *Anagyrus* se comporte en parasite primaire. Plusieurs *Coccinellidae* (*Exochomus flaviventris*, *E. concavus*, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*), des *Cecidomyiidae* (*Coccodiplosis citri*, *Dicrodiplosis* sp.), un *Lycaenidae* (*Spalgis lemolea*) et un *Anthocoridae* (*Cardiasthetus exiguus*) participent à la régulation des populations du ravageur.

Des parasites secondaires de la famille des *Encyrtidae* (*Xyphigaster pseudococci*, *Homalotylus flaminius*) ainsi que des parasites tertiaires (*Prochiloneurus pulchellus*, *Cheiloneurus cyanonotus*) sont également présents.

Des indications sur leur abondance relative et leur pouvoir régulateur sont données.

MOTS-CLÉS : Cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*, biocoenose, entomophages indigènes, Congo.

(1) Avec la collaboration technique de MM. EPOUNA-MOUINGA, S. et KIYINDOU, A., techniciens de la Recherche Scientifique Congolaise.

Manuscrit reçu le 22-v-1980, accepté le 30-vi-1980.

Phenacoccus manihoti MATILE-FERRERO a fait son apparition dans les plantations de manioc de la République Populaire du Congo en 1973 (SYLVESTRE, 1973). Le rapide développement de ses populations et l'intensité des attaques du ravageur au cours des saisons sèches de 1974-1975 ont motivé une mission du Muséum National d'Histoire Naturelle (MATILE-FERRERO, 1976) et une étude morphologique minutieuse du *Pseudococcidae* (MATILE-FERRERO, 1977).

P. manihoti est une nouvelle espèce morphologiquement proche de *P. surinamensis* GREEN récolté des Caraïbes (WILLIAMS *in* BENNETT & GREATHEAD, 1978). Ses affinités néotropicales sont confirmées par MATILE-FERRERO (1977) qui retrouve *P. manihoti* dans des échantillons en provenance du Brésil et par BENNETT & GREATHEAD (1978) qui attribuent à cette espèce les récentes pullulations de pseudococcines sur manioc en Amazonie (ALBUQUERQUE, 1977).

La présence de *P. manihoti* en Afrique Centrale, sa rapide dispersion et le brusque développement de ses populations sont à mettre sur le compte d'une récente introduction accidentelle à partir de l'Amérique du Sud. Le nombre relativement faible des parasites spécifiques adaptés à la Cochenille que l'on peut à l'heure actuelle récolter sur le continent africain plaide en faveur de cette hypothèse.

Le problème posé par *P. manihoti* est donc celui de l'implantation dans une zone biogéographique nouvelle d'un ravageur exempt de ses régulateurs biologiques naturels. Dans ce cas, les spécialistes envisagent l'application des techniques de la lutte biologique par introduction d'entomophages (GREATHEAD, 1978). Les laboratoires du Commonwealth Institute for Biological Control à Trinidad ont entrepris à cet effet l'inventaire des entomophages des *Phenacoccus* d'Amérique du Sud ainsi que l'élevage de certaines espèces jugées intéressantes. Déjà, au Zaïre, une campagne d'introduction et de lâchers de parasites en provenance du Nouveau Monde a été organisée au cours de l'année 1978 (GIRLING, 1978).

Pour le Congo, où une opération identique est en projet (GIRLING, 1979), nous avons jugé indispensable de programmer une étude préalable de l'entomofaune locale inféodée à la Cochenille ainsi qu'une analyse des équilibres biocoenotiques qui se sont mis en place après l'introduction du ravageur.

Après une année de récoltes, d'observations sur le terrain et d'études de laboratoire, nous pouvons faire un premier bilan qualitatif et donner une image relativement complète et fidèle de la structure de la biocoenose de *P. manihoti*.

Ce travail a été réalisé dans le cadre des programmes de lutte contre les ravageurs du manioc en République Populaire du Congo.

MÉTHODE ET TECHNIQUES DE RÉCOLTE

Les entomophages de *P. manihoti* appartiennent à des groupes taxonomiques divers dont les relations vis-à-vis de l'hôte relèvent du prédatisme, du parasitisme et de l'hyperparasitisme. Les techniques employées pour leur récolte et leur isolement sont adaptées à ces caractéristiques biologiques.

1 — *Récolte à vue sur le terrain et au laboratoire*

Cette technique est fructueuse dans le cas des espèces peu mobiles et de taille suffisante. Elle permet de recenser les adultes et les formes larvaires des *Coccinellidae*, des *Anthocoridae* et les chenilles de *Lycaenidae*.

Le prélèvement d'échantillons pour examen au laboratoire permet de repérer sous la loupe binoculaire tous les stades de développement des espèces de petite taille : les *Coccinellidae* de la tribu des *Scymnini* et les larves de *Cecidomyiidae* prédatrices.

2 — *Élevage et mise en éclosoir*

Toutes les formes larvaires rencontrées sont mises en élevage sur des colonies de *P. manihoti* maintenues au laboratoire. L'obtention contrôlée des imagos permet d'affecter les différentes formes larvaires récoltées aux espèces dont on a précédemment capturé les adultes. C'est en particulier la seule technique qui assure la récolte des *Cecidomyiidae*.

Dans certains cas, les élevages peuvent être faits sur hôtes de substitution plus faciles à multiplier (*Ferrisia virgata* (COCKERELL) sur germes de pommes de terre). Les *Coccinellidae* et les *Lycaenidae* se prêtent bien à ce changement d'hôte. La mise en éclosoir a pour objet l'obtention des Hyménoptères parasites internes des phytophages et des entomophages appartenant à la biocoenose. Ainsi seront récoltés les parasites de la Cochenille mais aussi les hyperparasites qui s'attaquent aux entomophages primaires. Les insectes mis en éclosoir doivent être soigneusement identifiés au préalable pour éviter un mélange des hôtes potentiels et des erreurs dans l'attribution d'un parasite à un hôte.

3 — *Piégeage*

Cette technique peu précise pour l'étude des relations hôtes-entomophages permet cependant de récolter en abondance les espèces préalablement répertoriées. Elle donne également une idée de l'abondance relative de chaque espèce au sein de la biocoenose. Sur pièges englués on recueille surtout les Microhyménoptères Chalcidiens. Les pièges à eau sélectionnent les *Cecidomyiidae* et les pièges lumineux les Lépidoptères (*Lycaenidae*).

LES COMPOSANTES DE L'ENTOMOCOENOSE (fig. 1)

1. LES ENTOMOPHAGES S'ATTAQUANT DIRECTEMENT A LA COCHENILLE

Ils se recrutent parmi cinq grands ordres d'insectes; les Hyménoptères Chalcidiens (*Encyrtidae*) sont des parasites internes de la Cochenille; les Coléoptères (*Coccinellidae*), Diptères (*Cecidomyiidae*), Hémiptères (*Anthocoridae*) et Lépidoptères (*Lycaenidae*) en sont des prédateurs.

1.1. *Les parasites*

1.1.1. Les *Encyrtidae* (*Hymenoptera*)

Leur spécificité qui rend difficile une rapide adaptation à un hôte nouvellement introduit explique le petit nombre des parasites jusqu'ici obtenus de *P. manihoti* en Afrique Centrale. Ils sont, de plus, mal connus et leur identification est problématique. Sans doute leurs hôtes originels sont-ils des espèces discrètes qui n'ont pas fait jusqu'ici l'objet d'études écologiques complètes.

Les parasites actuellement recensés du Zaïre et du Congo appartiennent au genre *Anagyrus* qui regroupe de nombreuses espèces parasites primaires de *Pseudococcidae*. Au Zaïre on trouve deux espèces dont l'une est proche d'*A. bugandaensis* COMPERE (GIRLING, 1979); au Congo, une seule espèce s'avère intéressante sur le plan écologique. Elle ne correspond à aucune description faite à ce jour et une étude morphologique est en cours.

Anagyrus, n. sp. parasite de préférence les troisièmes stades larvaires et les jeunes femelles de la Cochenille. Son attaque est le plus souvent localisée en quelques points de la colonie ce qui dénote une faible activité de recherche de l'hôte pour la ponte. Les taux de parasitisme les plus élevés s'observent au maximum de la gradation des populations de *P. manihoti* (septembre-octobre 1979). Ils fluctuent alors entre 3 et 5 % des hôtes potentiels. Un document sur l'intervention d'*Anagyrus*, n. sp., en période de pullulation de la Cochenille est en préparation.

Les Encyrtides *Blepyrus insularis* CAMERON et *Aenasius advena* COMPERE, récoltés sur pièges englués et en éclosoirs, sont des entomophages de *F. virgata* que l'on rencontre sur manioc en association avec *P. manihoti*.

1.2. *Les prédateurs*

1.2.1. *Coccinellidae* (*Coleoptera*)

Exochomus flaviventris MADER, *E. concavus* FÜRSCH et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* MULSANT sont les 3 espèces dominantes. Bien que toutes 3 aient été décrites de la région éthiopienne et signalées dans de nombreux pays d'Afrique intertropicale, peu de travaux ont été consacrés à l'étude de leur biologie et de leur pouvoir régulateur. Citons

pour mémoire celui d'ANNECKE, KARNY & BURGER (1969) sur *E. flaviventris* et ceux de BROWN (1972 et 1974) sur *E. concavus*. Les espèces appartenant à ces deux genres sont très polyphages et leurs proies se recrutent parmi les Homoptères *Pseudococcidae*, *Diaspididae*, *Lecanidae*, *Aphididae* et *Aleurodidae* (THOMPSON & SIMMONDS, 1965). Leur grand pouvoir d'adaptation à des hôtes différents explique leur aptitude à se développer rapidement sur les colonies de *P. manihoti* en période de gradation et à participer à la régulation des populations du ravageur. Une étude de morphologie comparative destinée à l'identification des adultes et de leurs stades de développement a été réalisée par FABRES (1980).

L'intervention de ces trois espèces au sein de la biocoenose de *P. manihoti* est complémentaire. *E. flaviventris* apparaît dès juin-juillet en début de gradation des populations de la Cochenille et sa présence est encore décelable à l'arrivée des premières pluies qui marquent la raréfaction de la Cochenille. La plus grande abondance de ses populations s'observe en septembre, au sommet de la gradation. *E. concavus* se manifeste surtout en début de rétrogradation de façon plus discrète et très limitée dans le temps. *H. s. hottentotta* apparaît en fin de gradation et, comme l'espèce précédente, ne persiste dans les plantations que pendant 4 à 5 semaines. Au cours d'une même saison sèche, les nombres totaux des individus des trois espèces récoltées par diverses méthodes sont dans les proportions suivantes : 38,1 % d'*E. flaviventris*, 23,5 % d'*E. concavus* et 38,4 % d'*H. s. hottentotta*.

Il est difficile d'apprécier le pouvoir régulateur de ces prédateurs en l'absence de données sur la biologie et le comportement de chaque espèce. Pour fournir une première information quantitative disons qu'en phase de pullulation de l'hôte, et pour une densité totale de 1 000 Cochenilles par apex, on peut récolter sur chaque colonie apicale une moyenne de 12 à 15 adultes d'*E. flaviventris* ou d'*H. s. hottentotta*.

D'autres espèces, moins étroitement associées à la Cochenille sont également récoltées sur les colonies du ravageur. Des observations minutieuses ont montré que ces Coccinelles étaient plus intimement associées à des Pucerons, Cochenilles Diaspines, Acariens ou Aleurodes qui se développent sur les plants de manioc ou sur des adventices. Nous avons ainsi répertorié *Scymnus* (*S.*) *rufifrons* FÜRSCH; *Scymnus* (*S.*) *plebejus* WEISE; *Sthetorus endruedyi* FÜRSCH; *Serangium giffardi* GRANDI; *Nephus derroni* FÜRSCH; *Platynaspis* sp.

1.2.2. *Cecidomyiidae* (*Diptera*)

Trois espèces de Cecidomyies prédatrices ont été obtenues en éclosoir par MATILE-FERRERO en 1976 : *Coccodiplosis citri* (BARNES), *Dicrodiplosis*, n. sp. et *Lestodiplosis* proche d'*aonidiellae*. Au cours des campagnes 1978 et 1979, à partir de larves âgées prélevées dans les colonies de *P. manihoti*, nous n'avons retrouvé que les deux premières espèces. La dernière est probablement un prédateur de *F. virgata* comme l'est *L. aonidiellae* au Congo (HARRIS, 1968). Les genres *Dicrodiplosis* et *Coccodiplosis* sont représentés dans la région éthiopienne par de nombreuses espèces toutes prédatrices de *Pseudococcidae*. *C. citri* est connu d'Afrique du Sud sur *Planococcus citri* (RISSO) (BARNES, 1935).

L'espèce la plus abondante sur les populations de la Cochenille du manioc au Congo est *C. citri* qui représente à elle seule 90 % des individus élevés en éclosoir. Les fluctuations d'abondance de ce prédateur présentent deux maxima en début et en fin de gradation des populations du ravageur. Comme pour les *Coccinellidae* nous ne pouvons que fournir une indication moyenne du rapport entre la densité de la proie et celle du prédateur. Sur apex hébergeant de 1 000 à 1 200 Cochenilles de tous stades on peut compter un maximum de 50 à 60 larves âgées de *C. citri* (août puis novembre 1979).

1.2.3. *Lycaenidae* (*Lepidoptera*)

Il s'agit de *Spalgis lemolea* (DRUCE) dont les chenilles sont prédatrices des œufs et de tous les stades de développement de certains *Pseudococcidae* et *Coccidae*. Cette espèce est déjà connue pour s'attaquer à *F. virgata* et plusieurs espèces de *Pseudococcus* d'Afrique Centrale (STEMPFFER, 1957). Les chenilles oniscifomes et recouvertes de débris cireux provenant de *Phenacoccus*, se dissimulent au milieu de leurs proies. La nymphe a l'aspect d'une fiente d'oiseau ou d'un masque simiesque. L'originalité de la biologie et de la morphologie des stades larvaires et nymphaux de cette espèce ont suscité de nombreux

travaux dont le dernier en date est celui de HINTON (1974). La présence de cette espèce est constante quelle que soit l'abondance de la Cochenille mais le niveau numérique reste faible et sans fluctuations notables en regard de la dynamique des populations de la proie.

1.2.4. *Anthocoridae* (*Hemiptera*)

En phase de pullulation de l'hôte, on rencontre régulièrement *Cardiasthetus exiguus* POPPIUS sous forme d'individus isolés, en éclosoir et sur les pièges englués. On sait peu de choses de sa biologie et de son comportement de prédation mais il est réputé extrêmement polyphage. Localement, sa présence au sein de la biocoenose de *P. manihoti* est à noter pour mémoire.

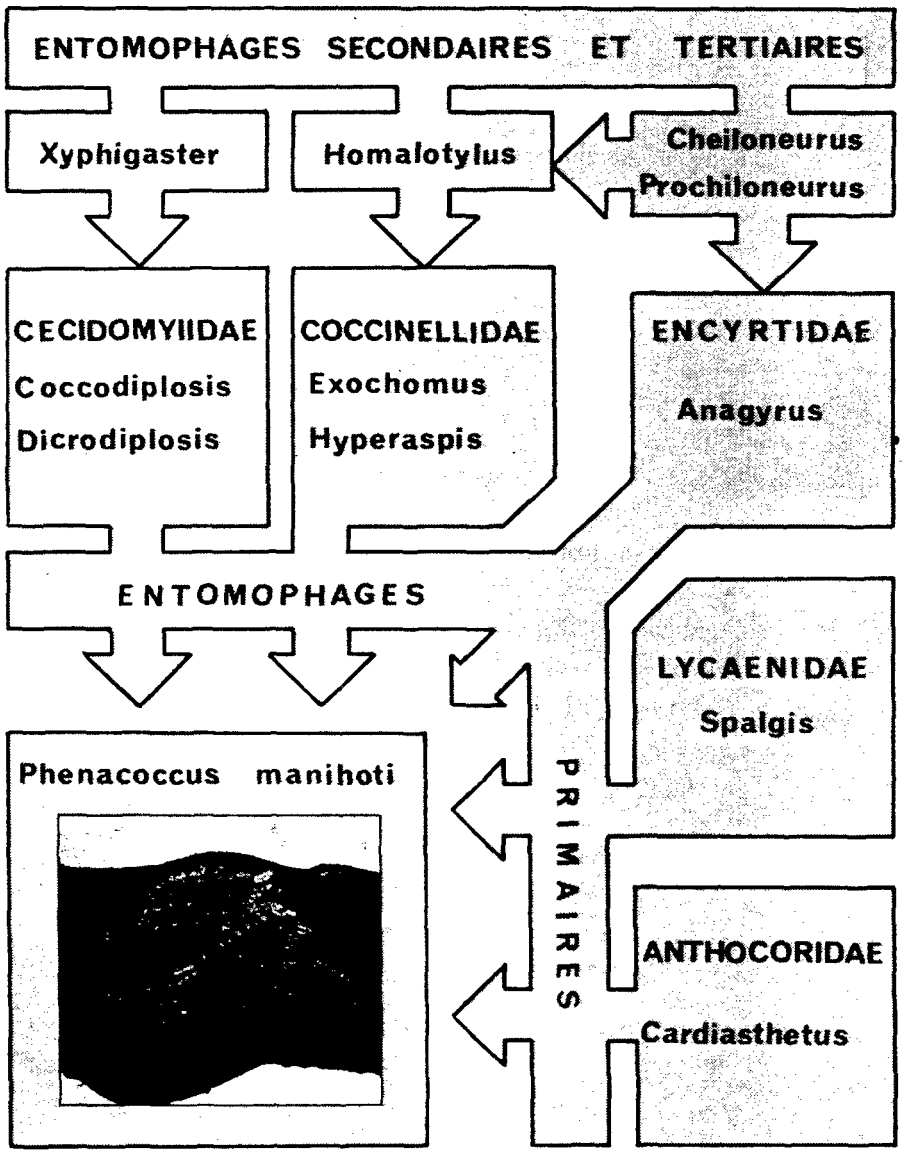


FIG. 1, Composition et fonctionnement de la biocoenose de *Phenacoccus manihoti* MAT.-FERR.

2. Les parasites secondaires et tertiaires

Ce sont des Hyménoptères *Encyrtidae* parasites des entomophages associés directement à *P. manihoti* et qui se comportent donc en hyperparasites.

Xyphigaster pseudococci Risbec, récolté pour la première fois au Zaïre (Risbec, 1958) sur des populations de *Planococcus citri* (Risso), fut retrouvé en 1974 à São Tomé comme ennemi de *Coccodiplosis coffea* (Barnes), (Prinsloo, 1979). Nous l'avons trouvé parasitant des larves de *C. citri* au sein des colonies de *P. manihoti*. Nous pouvons donc confirmer son statut de parasite de Cecidomyies tout en la signalant pour la première fois au Congo et sur un nouvel hôte. Sa présence dans la biocoenose est très discrète.

Homalotylus flaminius (Dalman) est une espèce cosmopolite parasite de *Coccinellidae* (Tachikawa, 1974). Elle est signalée en Afrique sur de nombreux hôtes dont *H. s. hottentotta* (Tachikawa, 1963). Nous n'avons nulle part relevé la mention d'un parasitisme aux dépens d'*E. concavus* ou d'*E. flaviventris*. C'est pourtant sur ces deux hôtes que nous l'avons exclusivement trouvée au Congo. C'est un parasite grégaire, qui s'attaque essentiellement aux larves âgées d'*Exochomus* (3 à 4 adultes par hôte). Il intervient assez tardivement et ses taux de parasitisme sont de l'ordre de 7 à 10 %.

Le *Ceraphronidae* signalé par Matile-Ferrero (1977) est un parasite primaire des Coccinelles du genre *Exochomus*. Il est à mentionner pour mémoire.

H. flaminius est à son tour parasité par *Cheiloneurus cyanonotus* Waterston. Les espèces de ce genre sont souvent signalées en Afrique comme parasites primaires de Cochenilles ou de Coccinelles (Annecke, 1971). Leur statut est cependant celui d'hyperparasites (à quelques exceptions près, Tachikawa, 1974) et *C. orbitalis* Compere est connu pour attaquer le genre *Homalotylus*.

Prochiloneurus pulchellus Silvestri est signalé dans la région éthiopienne comme hyperparasite de *Pseudococcidae* (*Pseudococcus*).

Au sein de la biocoenose de *P. manihoti*, il se comporte effectivement en parasite d'*Anagyrus*, n. sp. Il intervient très tardivement dans les mécanismes de gradation (fin novembre) et, sur de très faibles populations de l'*Anagyrus*, peut développer des taux de parasitisme de l'ordre de 30 %.

CONCLUSION

L'entomocoenose associée aux populations de *P. manihoti* au Congo est très diversifiée tant au plan des organismes qui la composent qu'à celui de leur comportement au sein des colonies de la Cochenille. Cinq ordres d'insectes représentés par au moins 12 espèces différentes participent au même écosystème et contribuent à la régulation des populations du ravageur.

Tous les stades de développement de l'Homoptère sont tour à tour exploités par les entomophages. Des *Coccinellidae* et un *Lycaenidae* consomment aussi bien les œufs que les femelles avant la sécrétion de l'ovisac; des *Cecidomyiidae* dévorent les œufs et les jeunes larves; un *Anthocoridae* se nourrit des stades de développement âgés et un *Anagyrus* parasite les larves du 3e stade et les jeunes femelles. Nul doute que leur action simultanée ou successive, au fur et à mesure que la gradation des populations du ravageur se développe, ne contribue à minimiser l'impact de la Cochenille sur sa plante-hôte. Une étude du pouvoir régulateur des entomophages primaires ainsi qu'une analyse du rôle dépressif des hyperparasites est en cours.

Face au développement incontrôlé de cette Cochenille d'origine exotique, on assiste donc à l'adaptation spectaculaire d'une grande variété d'entomophages dont l'action se relaie tout au long du cycle évolutif du ravageur. Toutefois, il s'agit essentiellement d'organismes polyphages ou oligophages — en l'occurrence de prédateurs — tandis que la faune parasitaire à régime généralement plus spécifique, voire monophage, est d'une extrême pauvreté. C'est pourquoi on s'oriente actuellement vers l'acclimatation de parasites étrangers en provenance du Nouveau Monde. Cet enrichissement de la biocoenose en composantes spécifiques ne pourra qu'aboutir à un renforcement du pouvoir régulateur des entomophages indigènes.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux spécialistes qui ont aimablement identifié la plupart des entomophages ci-dessus mentionnés, D. P. ANNECKE (PPRI, Prétoria), J. CARAYON (MNHN, Paris), J. CHAZEAU (ORSTOM, Nouméa), K. M. HARRIS (BMNH, Londres), C. MORIN (Univ. Brazzaville) Nous remercions M. P. JOURDHEUIL (INRA, Antibes) qui a bien voulu assurer la lecture critique du manuscrit.

AUTEURS CITÉS

ALBUQUERQUE, M. D., 1977. — Mealybug attack on Cassava in Amazonia. *In* Proc. Symp. int. Soc. trop. Root Crop, I.D.R.C., Ottawa, Canada, p. 207.

ANNECKE, D. P., KARNY, M. & BURGER, W. A., 1969. — Improved biological control of the prickly pear *Opuntia megacantha* in South Africa through the use of an insecticide. — *Phytophylactica, 1* (1) : 9-13.

BARNES, H. E., 1935. — Some new coccid-eating gall midges (*Cecidomyiidae*). — *Bull. ent. Res., 20* : 433-442.

BENNETT, F. D. & GREATHEAD, D. J., 1978. — Biological control of the mealybug *Phenacoccus manihoti* : prospects and necessity. — Proc. Cassava Workshop. CIAT Cali, Colombie, 181-194.

BROWN, H. D., 1972. — Predaceous behaviour of four species of *Coccinellidae* associated with wheat Aphid *Schizaphis graminum* in South Africa. — *Trans. Roy. ent. Soc., Lond., 124* (1) : 21-36.

FABRES, G., 1980. — Les entomophages inféodés à la Cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* (Hom. *Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo. II — Étude morphologique comparative des trois espèces dominantes de *Coccinellidae* (Col.). — *Cah. ORSTOM*, Sér. Biol. (sous presse).

FÜRSCH, H., 1961. — Revision der africanischen Arten um *Exochomus flavipes* THUNB. (Col. Cocc.). — *Ent. Arb. Mus. Frey, 12* (1) : 68-92.

GIRLING, D. J., 1978. — Report on a visit to Zaïre to release natural enemies of Cassava pests. — CIBC, Londres, rapport de mission, 3 p.
— 1979. — Report on a visit to the People's Republic of Congo to advise on the biological control of the Cassava Mealybug, *Phenacoccus manihoti* MAT.-FERR. — C.I.B.C., Londres, rapport de mission, 5 p.

GREATHEAD, D. J., 1978. — Biological control of mealybugs (*Homoptera Pseudococcidae*) with special reference to Cassava Mealybug (*Phenacoccus manihoti* MAT.-FERR.) *in* Proc. intern. workshop on the Cassava Mealybug, *Phenacoccus manihoti* MAT.-FERR. (*Pseudococcidae*), INERA, M'Vuazi, Zaïre (june 26-29, 1977). — Intern. Inst. trop. Agric., Ibadan, july 1978 : 70-80.

HARRIS, K. M., 1968. — A systematic revision and biological review of the Cecidomyiid predators (*Diptera* : *Cecidomyiidae*) on world *Coccoidea* (*Hemiptera* : *Homoptera*). — *Trans. Roy. ent. Soc., Lond., 119* (13) : 401-494.

HINTON, H. E., 1974. — Lycaenid pupae that mimic anthropoïd heads. — *J. Ent.* (A), *49* (1) : 65-69.

MATILE-FERRERO, D., 1976. — Les Cochenilles nuisibles au manioc en République Populaire du Congo. — Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, rapport de mission, 32 p.
— 1977. — Une cochenille nouvelle nuisible au manioc en Afrique équatoriale, *Phenacoccus manihoti*, n. sp. (*Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae*). — *Annls Soc. ent. Fr.* (N. S.), *13* (1) : 145-152.

NWANZE, K. F., 1978. — Biology of the Cassava Mealybug, *Phenacoccus manihoti* MAT.-FERR. in the republic of Zaïre *in* Proc. intern. workshop on the Cassava Mealybug, *Phenacoccus manihoti* MAT.-FERR. (*Pseudococcidae*), INERA, M'Vuazi, Zaïre (june 26-29, 1977). — Intern. Inst. trop. Agric., Ibadan, july 1978 : 20-28.

NWANZE, K. F., LEUSCHNER, K. & EZUMAH, H. C., 1979. — The Cassava Mealybug, *Phenacoccus* sp. — *Pans, 25* (2) : 125-130.

PRINSLOO, G. L., 1979. — On some little-known african *Encyrtidae* (*Hymenoptera* : *Chalcidoidea*), with new records and descriptions of genera and species. — *J. ent. Soc. sth. Afr., 42* (1) : 17-34.

RISBEC, J., 1954. — Chalcidoïdes et Proctotrupides de l'Afrique tropicale française (4e supplément). — *Inst. franç. Afr. noire, Bull.*, sér. A, *XVI* : 1035-1092.

STEMPFFER, H., 1957. — Les Lépidoptères de l'Afrique noire française. Lycaenidés. — *Inst. franç. Afr. noire, Initiations africaines, XIV* (3) : 219-220.

SYLVESTRE, L., 1973. — Aspects agronomiques de la production du manioc à la Ferme d'État de Mantsumba (République Populaire du Congo). — IRAT, Paris, rapport de mission, 35 p.

TACHIKAWA, T., 1963. — Revisional studies of the *Encyrtidae* of Japan (*Hymenoptera* : *Chalcidoidea*). — *Mem. Ehime Univ., Sect. VI, 9* (1) : 1-264.
— 1974. — Hosts of the *Encyrtidae* (*Hymenoptera* : *Chalcidoidea*). — *Mem. Coll. Agric., Ehime Univ., 19* : 185-204.

THOMPSON, W. R. & SIMMONDS, F. J., 1965. — A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Section 4, host predator catalogue. — Commonwealth Agricultural Bureaux, London, 196 pp.

Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. *Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo [1]

II. Étude morphologique comparative de trois espèces dominantes de *Coccinellidae* (Col.)

Gérard FABRES*
avec la collaboration technique de
A. KIYINDOU et S. EPOUNA-MOUINGA**

Résumé

*Parmi les prédateurs de la cochenille du manioc au Congo, trois espèces peuvent être considérées comme dominantes. Il s'agit d'*Exochomus flaviventris, *d'*E. concavus *et d'*Hyperaspis senegalensis. *Nous donnons ici la description des adultes et des stades préimaginaux.*

Mots-clés : Cochenille du manioc — Coccinelles prédatrices — Morphologie — *Exochomus flaviventris* — *Exochomus concavus* — *Hyperaspis senegalensis* — Congo.

Abstract

ENTOMOPHAGOUS INSECTS ASSOCIATED WITH THE CASSAVA MEALYBUG IN CONGO. II. MORPHOLOGY OF THREE COCCINELLID SPECIES. *Among the entomophagous insects associated with the cassava mealybug in the People's Republic of Congo, three coccinellid species are usually found. This note gives the description of the adults and instar larvae of* Exochomus flaviventris, E. concavus *and* Hyperaspis senegalensis.

Key words : Cassava mealybug — Predators — Coccinellids — Morphology — *Exochomus flaviventris* — *Exochomus concavus* — *Hyperaspis senegalensis* — Congo.

Introduction

Dans un article précédent (FABRES, 1980) nous avons défini les composantes de la biocoenose entomophage de *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero et évoqué le rôle des *Coccinellidae*.

Trois espèces nous semblent particulièrement intéressantes pour la régulation des populations du ravageur et nous donnons ici les résultats d'une étude morphologique comparative.

Notre but est de fournir aux entomologistes confrontés aux problèmes que pose la cochenille du manioc, un outil de travail qui leur permette d'identifier avec certitude la ou les espèces étudiées et de reconnaître sur le terrain les coccinelles adultes et leurs formes préimaginales.

---

[1] Travail réalisé dans le cadre des programmes de lutte contre les ravageurs du manioc en République Populaire du Congo.

* *Entomologiste agricole, O.R.S.T.O.M., Laboratoire d'Entomologie Appliquée, BP 181, Brazzaville, R. P. du Congo.*
** *Techniciens de la Recherche Scientifique Congolaise.*

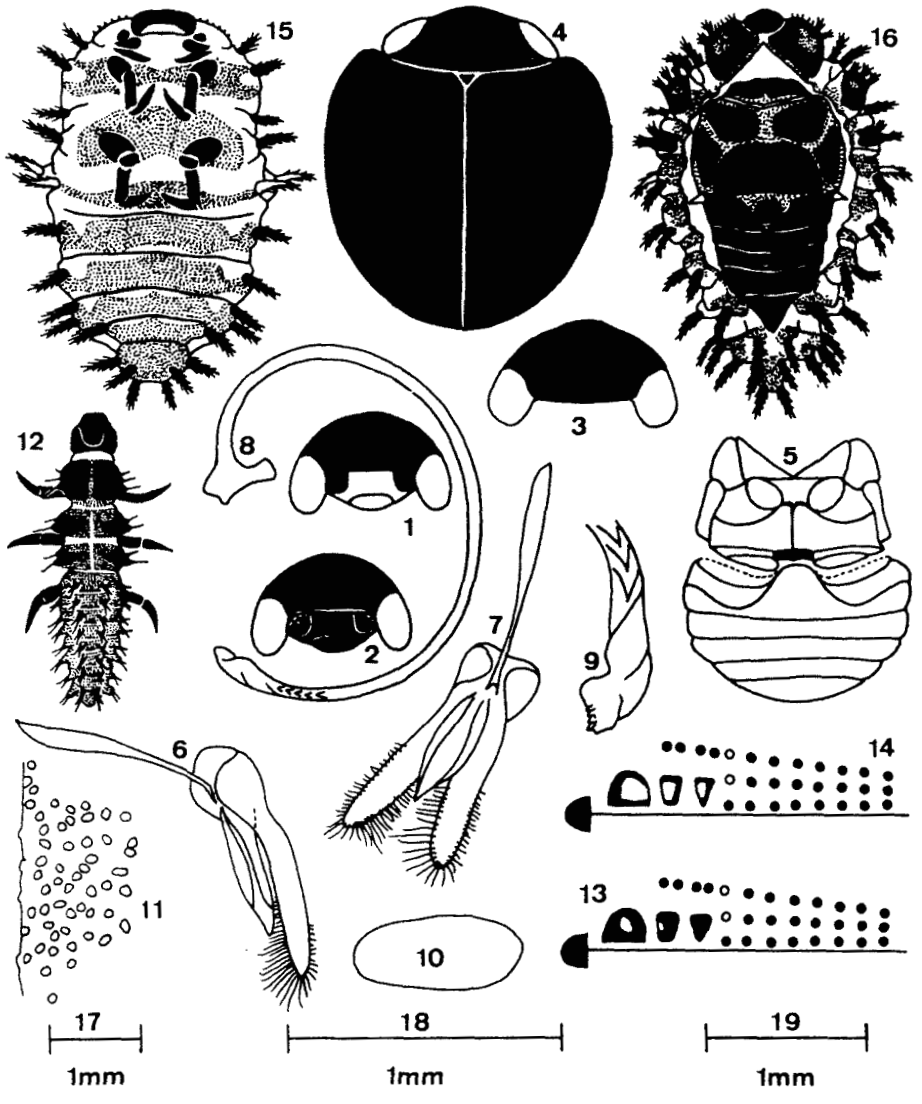


PLANCHE I. — *Exochomus flaviventris* Mader. 1 : tête et prothorax du mâle en vue frontale ; 2 : tête et prothorax de la femelle en vue frontale ; 3 : prothorax en vue dorsale ; 4 : habitus en vue dorsale ; 5 : thorax et abdomen en vue ventrale ; 6 : tegmen en vue latérale ; 7 : tegmen de face ; 8 : édéage ; 9 : extrémité distale de l'édéage ; 10 : œuf ; 11 : détail du chorion ; 12 : larve du 1er stade ; 13 : schéma de pigmentation forme sombre ; 14 : schéma de pigmentation forme claire ; 15 : larve du dernier stade en vue ventrale ; 16 : exuvie de la larve du dernier stade et nymphe en vue dorsale ; 17 : échelle des figures 1, 2, 3, 4, 5, 15, 16 ; 18 : échelle des figures 6, 7, 8 ; 19 : échelle des figures 10, 12.

Description des espèces

Exochomus flaviventris Mader

Explor. Parc. nat. Albert, 1954

DESCRIPTION DE L'ADULTE : (pl. I, fig. 1-9).

Taille moyenne L = 3,7 mm, l = 3,1 mm, L variable entre 3 mm et 5 mm; corps hémisphérique glabre et luisant en vue dorsale, fine pilosité ventrale.

Tête subquadrangulaire largement cachée sous le pronotum, glabre avec des soies au bord du clypeus; chez la femelle, la tête et tous les appendices céphaliques sont noirs à l'exception des antennes claires; chez le mâle, le front, le clypeus, les antennes et les pièces buccales sont jaune à jaune-brun à l'exception du dernier article des palpes maxillaires qui est noir (fig. 1 et 2).

Pronotum noir avec deux taches jaunes latérales subovales à contour régulier (fig. 3); prosternum fauve chez les deux sexes.

Élytres noirs fortement bombés se redressant très légèrement à la périphérie et débordant largement le pronotum vers l'avant (fig. 4); méso et métasternum, pattes et segments abdominaux jaune-brun chez les deux sexes pouvant devenir brun-noir en collection (fig. 5); sutures sagittales du métathorax enfumées chez le mâle.

Genitalia mâle : lobe médian robuste, plus court que les styles latéraux qui sont arrondis à l'extrémité, légèrement divergents et frangés de poils plus longs vers l'apex; apophyse basale grêle, aussi longue que les paramères (fig. 6 et 7); processus terminal de l'édéage d'aspect spiralé avec denticules à l'apex et chevrons subapicaux (fig. 8 et 9).

DESCRIPTION DES STADES PRÉIMAGINAUX : (pl. I, fig. 10-16).

Œuf de forme oblongue (fig. 10), blanc ivoire, aspect finement granuleux dû à des protubérances du chorion irrégulièrement disposées (fig. 11). Les œufs sont déposés par groupes de 3 à 7 dans la colonie de l'hôte. L'éclosion se fait par une déchirure polaire irrégulière.

La larve néonate mesure moins de 2 mm (fig. 12). Elle est entièrement sombre à l'éclosion puis son tégument s'éclaircit au fur et à mesure que les zones non sclérifiées se distendent. Les éléments caractéristiques de la morphologie larvaire apparaissent dès le premier stade et ne subiront aucune modification au cours des trois mues successives.

La capsule céphalique est bien visible avec suture épicrânienne nette; les segments thoraciques portent chacun une paire de boucliers fortement chitinisés, pourvus de digitations épineuses rigides et dont la taille régresse du pro au métathorax (fig. 12); chaque segment abdominal porte dorsalement et latéralement 6 digitations souples, garnies d'épines (senti de GAGE, 1920), 6 à 8 fois plus longues que larges et caractéristiques des *Chilocorini*; 4 senti sur les méso et métapleures (schémas fig. 13 et 14); face ventrale lisse; pattes entièrement pigmentées (fig. 15).

Cette stabilité de la structure de base s'accompagne, au cours du développement larvaire d'une grande variabilité de la pigmentation. C'est chez les larves âgées que l'on observe les variations extrêmes. A l'éclosion, les boucliers et leurs ornementations épineuses sont entièrement noirs; chez la larve du dernier stade ils peuvent présenter une légère dépigmentation qui isole deux petites plages jaunes sur les boucliers pro et mésothoraciques (fig. 13); c'est la forme sombre. Chez la forme claire ils peuvent subir un éclaircissement quasi total qui ne laisse qu'une bande pigmentée à la périphérie (fig. 14).

Pour les senti, le schéma de base que l'on observe chez la larve néonate est celui de la figure 13 : seules les digitations latérales du premier segment abdominal sont dépigmentées; les autres sont noires avec une aire tégumentaire quadrangulaire enfumée à la base. Ce schéma se retrouve chez les larves âgées de la forme sombre. Chez la forme claire, on peut observer une dépigmentation de certains senti avec éclaircissement partiel ou total à partir de l'apex et persistance de la zone tégumentaire enfumée. On se trouve alors en présence de trois catégories de digitations disposées selon le schéma de la fig. 14.

Toutes les formes de transition entre ces deux schémas extrêmes peuvent être observées; la dépigmentation des boucliers ne va pas toujours de pair avec celle des senti.

La nymphe reste enveloppée dans les téguments de la larve du dernier stade qui s'ouvrent dorsalement selon une fente sagittale (fig. 16). Elle présente elle aussi de grandes variations dans la pigmentation dont nous avons représenté fig. 16 le maximum d'extension.

L'adulte s'échappe de la nymphe par une fente céphalothoracique transversale.

L'étude du devenir des larves âgées plus ou moins pigmentées ne nous a pas conduits à une relation entre degré de pigmentation et sexe comme on aurait pu le penser vu les caractères sexuels secondaires qui distinguent les adultes.

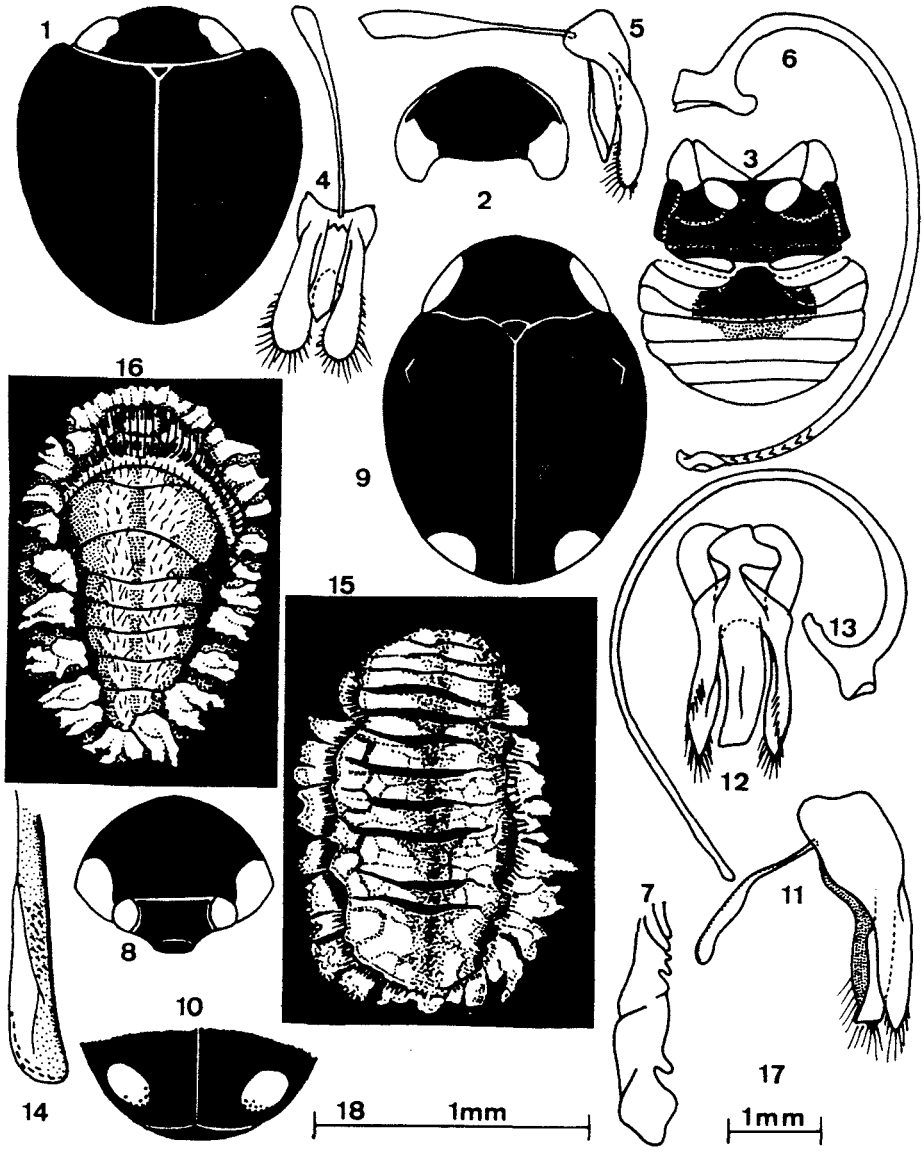


PLANCHE II. — 1-7 : *Exochomus concavus* Fürsch. 1 : habitus en vue dorsale ; 2 : prothorax en vue dorsale ; 3 : thorax et abdomen en vue ventrale ; 4 : tegmen de face ; 5 : tegmen en vue latérale ; 6 : édéage ; 7 : extrémité distale de l'édéage.
8-16 : *Hyperaspis senegalensis* Mulsan. 8 : tête et prothorax de la femelle en vue frontale ; 9 : habitus en vue dorsale ; 10 : partie postérieure des élytres en vue dorsale ; 11 : tegmen en vue latérale ; 12 : tegmen de face ; 13 : édéage ; 14 : extrémité distale de l'édéage ; 15 : larve du dernier stade ; 16 : nymphe ; 17 : échelle des figures 1, 2, 3, 8, 9, 10, 15, 16 ; 18 : échelle des figures 4, 5, 6, 11, 12, 13.

Exochomus concavus Fürsch

Ent. Arb. Mus. Frey, 12, 1961

DESCRIPTION DE L'ADULTE : (pl. II, fig. 1-6).

Taille moyenne et valeurs extrêmes sensiblement identiques à celles d'*E. flaviventris*: corps globuleux glabre et luisant en vue dorsale; pilosité ventrale; même habitus que l'espèce précédente (fig. 1).

Tête comme chez *E. flaviventris*, même dimorphisme sexuel.

Pronotum noir avec deux taches jaunes latérales dont le contour est subovale vers l'extérieur mais présente vers l'intérieur en dessin irrégulier caractéristique (fig. 2); prosternum jaune-brun chez les deux sexes.

Élytres noirs, fortement bombés, se redressant à la périphérie plus nettement que chez *E. flaviventris* et débordant plus largement le pronotum; méso et métasternum noirs, premier segment abdominal noir dans sa partie médiane, le second enfumé (fig. 3); derniers segments abdominaux et pattes jaune-brun.

Genitalia mâle : tegment plus petit que chez *E. flaviventris*; lobe médian robuste, plus court que les styles latéraux mais dans un rapport moindre que chez l'espèce précédente (0.71 contre 0.75); styles latéraux parallèles, claviformes, frangés de poils plus courts; apophyse basale spatulée plus longue que les paramères; processus terminal de l'édéage d'aspect spiralé, mousse à l'apex, avec chevrons subapicaux (fig. 6-7).

Les caractères qui permettent de séparer *E. concavus* d'*E. flaviventris* sont de nature macroscopique : forme des taches prothoraciques, redressement des élytres à la périphérie et surtout pigmentation ventrale. Ce dernier est le critère le plus sûr à condition d'être appliqué à des imago ayant acquis toute leur pigmentation après la mue et n'ayant pas noirci en collection. Les caractères microscopiques de l'édéage permettront une identification certaine en cas de doute.

DESCRIPTION DES STADES PRÉIMAGINAUX

Les œufs sont macroscopiquement identiques à ceux d'*E. flaviventris*. Au microscope, les protubérances du chorion sont moins denses que chez l'espèce précédente.

La morphologie des larves est semblable à celle des stades préimaginaux d'*E. flaviventris* et il est impossible de séparer les larves des deux espèces, tant la variation intraspécifique est grande.

Une étude systématique des larves du dernier stade et des imago correspondants nous a cependant conduit à remarquer que les adultes d'*E. concavus* étaient issus de larves ayant les boucliers totalement dépigmentés y compris les processus épineux latéraux. Il s'agit là d'un critère utile, mais non absolu, pour distinguer les vieilles larves et les nymphes appartenant aux deux espèces.

Pour les études de dynamique des populations sur le terrain et les relevés numériques qu'elles impliquent, il sera donc recommandé de confondre dans un même comptage les formes larvaires des deux espèces.

Hyperaspis senegalensis Mulsan

Annls. Soc. Agric. Sci. Ind. Lyon, 2 (2), 1850

DESCRIPTION DE L'ADULTE (pl. II, fig. 8-14).

Taille moyenne L = 3,5 mm, l = 2,5 mm, L variable entre 3 mm et 4 mm; corps glabre et luisant vu de dessus, avec une ponctuation plus nette que chez les *Exochomus*; face ventrale profondément ponctuée sur le thorax et densément pileuse sur l'abdomen.

Tête en partie cachée sous le pronotum, glabre avec rangées de soies sur le clypeus.

Pronotum noir avec deux taches jaune orangé latérales chez les deux sexes (fig. 8), bords latéraux formant un angle aigu; prosternum noir à l'exception des zones latérales en continuité avec les taches du pronotum.

Chez le mâle la bordure antérieure du pronotum, le front, le clypeus et les appendices céphaliques jaune orangé ou jaune-brun; chez la femelle bord antérieur du pronotum et tête avec appendices entièrement noirs.

Élytres noirs ne débordant pas le pronotum vers l'avant avec deux petits épaulements et deux taches postérieures jaune orangé ponctuées de noir (fig. 9-10); deux taches dorsales supplémentaires jaune orangé peuvent apparaître près des épaulements. Elles peuvent être présentes sous forme de traces ou de taches à bords flous d'un diamètre égal à celui des taches postérieures; méso et métasternum noirs avec ponctuations profondes; chez la femelle les pattes sont entièrement noires à l'exception des tarses qui sont fauves; chez le mâle les pattes antérieures et médianes sont largement jaune-brun; segments abdominaux avec une pilosité claire régulièrement implantée en lignes transversales, ils sont noirs chez la femelle, maculés de brun latéralement chez le mâle.

Genitalia mâle plus fortement sclérifié que chez les *Exochomus*; tegment de grande taille; lobe médian tronqué à l'apex, presque aussi long que les styles latéraux qui se terminent en pointe;

apophyse basale relativement courte (fig. 11-12); processus terminal de l'édéage régulièrement arrondi à l'apex avec ornementation de points et d'épines (fig. 13-14).

Description des stades préimaginaux

Œuf de forme oblongue à contour irrégulier, couleur grisâtre, très étroitement accolé au support dont il épouse la forme. Les œufs sont déposés isolément.

Tous les stades larvaires sont facilement reconnaissables au recouvrement cireux blanc qui les fait se confondre avec les cochenilles. Chez la larve néonate, les productions cireuses sont rayonnantes et bien individualisées; chez les larves âgées la couverture cireuse est épaisse, compacte et compartimentée selon la segmentation du corps (fig. 15).

Une fois dégagés de cette enveloppe protectrice, les téguments dorsaux et latéraux apparaissent relativement lisses, recouverts de soies fines, sans formations verruqueuses. Cette structure tégumentaire, caractéristique des *Hyperaspini*, apparaît nettement chez la nymphe dont le manteau cireux se détache après éclosion de l'imago (fig. 16).

Remerciements

Nous les adressons à M. J. Chazeau (O.R.S.T.O.M., Nouméa) qui a identifié les espèces de coccinelles et qui nous a conseillé pour les descriptions et les planches de dessins.

Nous remercions également M. P. Jourdheuil (I.N.R.A., Antibes) qui a bien voulu assurer la lecture critique du manuscrit.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M. le 30 janvier 1981.

Bibliographie

Fabres (G.), 1980. — Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc. *Phenacoccus manihoti* (Hom. *Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo. I. Les composantes de l'entomocoenose et leurs inter-relations, *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 16 (4), sous presse.*

Gage (J. H.), 1920. — The larvae of the *Coccinellidae ILL. Biol. Monog., 6* (4) : 1-62.

Acta Œcologica
Œcol. Applic., 1985, Vol. 6, n° 4.

Comparaison du potentiel biotique de deux coccinelles (*Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta*, Col. *Coccinellidae*) prédatrices de *Phenacoccus manihoti* (Hom. *Pseudococcidae*) au Congo

G. Fabres

Office de la Recherche Scientifique Outre-Mer, BP 181, Brazzaville, R. P. du Congo (*)

A. Kiyindou

Direction de la Recherche Scientifique, Brazzaville, R. P. du Congo.

RÉSUMÉ

Exochomus flaviventris Mader et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant sont deux coccinelles prédatrices dominantes au sein de la biocoenose de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero). La biologie de ces deux espèces a été étudiée au laboratoire. Le cycle biologique, la durée du développement des différents stades, le taux sexuel, la fécondité et la longévité des femelles ont été précisés. Ils ont permis le calcul de la capacité d'accroissement de chaque espèce : 0,05 pour *E. flaviventris* et 0,07 pour *H. s. hottentotta*. Sur le terrain, la dynamique de leurs populations a été suivie parallèlement à celle du ravageur. Des données sur l'ampleur des variations d'abondance de chaque espèce et sur la chronologie de leur apparition ont été obtenues. Les deux prédateurs présentent de grandes différences quant à leur potentiel biotique et la dynamique de leur population. Des hypothèses explicatives et des voies de recherche sont évoquées dans la discussion.

MOTS-CLÉS : Exochomus flaviventris - Hyperaspis senegalensis hottentotta - Phenacoccus manihoti - *Biologie - Taux d'accroissement - Dynamique des populations - Relations proie-prédateur - Manioc - Congo.*

ABSTRACT

Exochomus flaviventris Mader and *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant are the two main coccinellid predators associated with the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero in Congo. Cultures of the two species were used in the laboratory to study their biotic potential. Data on life cycle, duration of development instars, sex-ratio, fecundity and lenght of female life are given. The Laughlin's capacity for increase was calculated for each species: 0.05 for *E. flaviventris* and 0.07 for *H. s. hottentotta* with net reproductive rate respectively 66.6 and 123.7. The variations of the abundance of the predators were followed in a cassava field and compared to the population dynamics of the mealybug through out the dry season of 1979. The two species show great differences in their fecundity, duration of adult life and time of their intervention during the pest outbreak.

(*) Adresse actuelle : IBEAS, Campus Universitaire, Avenue de l'Université, 64000 Pau.

Acta Œcologica/Œcologia Applicata, 0243-7678/85/04/339/10/$ 3.00/ ® Gauthier-Villars

Several hypothesis are discussed to explain the low biotic potential of *E. flaviventris* and the failure of *H. s. hottentotta* to increase its population soon enough to play a role in the regulation of the pest.

KEY-WORDS: Exochomus flaviventris - Hyperaspis senegalensis hottentotta - Phenacoccus manihoti - *Bionomics - Growth rates - Population dynamics - Prey-predator relationships - Cassava - Congo.*

INTRODUCTION

La cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero) est, de l'avis général, une espèce introduite accidentellement en Afrique Centrale en provenance d'Amérique du Sud. Ses premières pullulations ont été signalées la même année au Zaïre (HAHN & WILLIAMS, 1973) et au Congo (SILVESTRE, 1973). L'entomofaune locale associée à la cochenille du manioc est surtout riche en prédateurs polyphages qui exploitent les colonies du ravageur au cours de chaque saison sèche (FABRES & MATILE-FERRERO, 1980). Parmi ces agents de régulation biologique, les coccinelles *Exochomus flaviventris* Mader et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant ont attiré notre attention par la régularité de leur présence dans les champs de manioc, par l'importance du développement de leurs populations au cours de la gradation du ravageur et par l'impact qu'ils pourraient avoir sur les variations d'abondance de la cochenille (FABRES, 1981 *a*). Une étude de morphologie comparative a déjà été publiée (FABRES, 1981 *b*) et des données relatives à leur biologie et à la dynamique de leurs populations font l'objet de la présente note. Très peu de travaux ont été consacrés à la biologie de ces deux espèces comme agents de régulation de cochenilles déprédatrices. On ne peut mentionner que celui de ANNECKE *et al.* (1969) sur *E. flaviventris* prédateur de *Dactylopius sp.* en Afrique du Sud.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les souches de *E. flaviventris* et d'*H. s. hottentotta* proviennent de la région de Kombé à 17 km de Brazzaville.

Les larves sont élevées individuellement dans des enceintes de matière plastique, grillagées pour aération, et dont le fond est recouvert de papier filtre régulièrement humidifié. Les adultes sont élevés par couples dans des boîtes identiques. La nourriture est fournie en excès sous forme d'œufs de la cochenille encore rassemblés en ovisacs.

L'expérimentation a été conduite simultanément pour les deux espèces dans les conditions thermo-hygrométriques suivantes : température moyenne 26° C (extrêmes 21°-31°), hygrométrie relative moyenne 70 % (extrêmes 61 %-89 %). La photopériode est de 12 h par jour.

Les paramètres suivants ont été étudiés : durée du développement embryonnaire, durée du développement des différents stades préimaginaux, durée de la maturation sexuelle de la femelle, sex-ratio, longévité et fécondité des femelles. Ces données ont permis l'établissement de tables de vie et de fécondité ainsi que le calcul du taux intrinsèque de croissance pour chaque espèce.

Au cours de l'année 1979, particulièrement intéressante au plan des variations d'abondance de la cochenille et de ses entomophages, nous avons suivi la dynamique des populations du phytophage et des deux coccinelles prédatrices. La méthode de dénombrement des cochenilles a été décrite en détail dans une note précédente (FABRES, 1981 *a*). En 1979 le champ paysan choisi pour l'étude fait approximativement 2 000 m²; les plants de manioc y ont été plantés en 1977 et appartiennent à la variété « m' pembé ». Au cours de chaque comptage hebdomadaire, 30 apex sont minutieusement examinés pour le dénombrement des cochenilles et des prédateurs dont tous les stades de développement sont pris en compte. Deux pièges cylindriques jaunes englués (1 500 cm² chacun) sont disposés dans le champ et relevés tous les 15 jours pour une évaluation du nombre des adultes piégés avec identification du sexe. Les données recueillies ont conduit à l'établissement de profils d'abon-

dance pour la population de la cochenille et pour celles des prédateurs (fig. 3). La comparaison des données du piégeage et du dénombrement visuel est présentée sous forme de tableau.

Les données climatiques qui intéressent notre étude sont celles de la température et de l'hygrométrie relative. La pluviométrie règle l'alternance d'une saison des pluies et d'une saison sèche qui a duré, en 1979, de mai à novembre et au cours de laquelle la pullulation du phytophage s'est développée. Le tableau I présente les valeurs mensuelles moyennes de la température et de l'hygrométrie relative dans la région de Brazzaville ainsi que les moyennes des maxima et des minima pour la période de juin à octobre.

TABLEAU I. — *Données climatiques pour la saison sèche de 1979 dans la région de Brazzaville (source : Météorologie Nationale, station de Maya-Maya).*

	Température en °C					Hygrométrie relative en %				
moyenne	24,1	22,3	23,3	25,9	27,0	80,8	79,5	75,3	74,2	73,2
moyenne des maxima	28,9	27,4	29,8	31,8	32,5	96,8	95,9	93,2	92,9	92,6
moyenne des minima	19,2	17,1	17,8	20,5	21,5	64,8	63,0	56,8	55,0	53,7
mois	J	J	A	S	O	J	J	A	S	O

RÉSULTATS

Cycle de développement au laboratoire

Les résultats de l'étude sont présentés dans le tableau II sous forme de données comparatives. Le temps d'incubation est sensiblement identique pour les deux espèces. C'est au niveau des stades larvaires (surtout les L2 et L3) que les différences de durée du développement sont les plus marquées. Globalement, le développement préimaginal est plus rapide chez *H. s. hottentotta* (33 jours) que chez *E. flaviventris* (40,8 jours).

TABLEAU II. — *Durée moyenne en jours du développement embryonnaire et du développement des différents autres stades préimaginaux. Les moyennes sont accompagnées, selon le degré de précision désiré, des extrêmes ou de l'intervalle de confiance à 5 %.*

especes	effectifs	durée du développement en jours						
		oeufs	L 1	L 2	L 3	L 4	nymphes	total
H.s.hottentotta	27	6,5 (5-9)	3,0 (2-6)	1,9 (1-4)	2,0 (1-3)	8,8 (7-11)	10,6 (9-12)	33,07 ± 0,7
E.flaviventris	25	6,2 (6-7)	4,1 (4-5)	4,6 (4-6)	5,7 (5-7)	11,9 (10-15)	8,3 (7-11)	40,8 ± 2,3

Longévité et fécondité des femelles, taux sexuel

Le début de la ponte intervient en moyenne 8 jours après l'émergence de la femelle chez *H. s. hottentotta*. Il peut être précoce (3 jours) mais ne dépasse pas les 10 jours. Pour *E. flaviventris* la maturation sexuelle est plus longue, 15 jours en moyenne, avec des extrêmes de 13 et 18 jours (tableau III).

TABLEAU III. — *Durée moyenne en jours de la maturation sexuelle et de la longévité des femelles. Fécondité totale moyenne et fécondité journalière moyenne exprimées, par femelle, en œufs à descendance mâle et femelle. Les moyennes sont accompagnées, selon le degré de précision désiré, des extrêmes ou de l'intervalle de confiance à 5 %.*

Espèce	effectif des couples	maturation sexuelle	longévité des ♀	fécondité totale	fécondité journalière
H.S.hottentotta	25	8 (3 - 10)	172,3 ± 15	289,3 ± 12	2,3 max = 9
E.flaviventris	14	15 (13 - 18)	112,2 ± 22	125,4 ± 33	0,9 max = 5

Les femelles de *H. s. hottentotta* vivent plus longtemps que celles de *E. flaviventris*: 172,3 jours en moyenne contre 112,2 jours (tableau III). Chez la première espèce, la durée maximale de vie est de 186 jours avec 50 % des femelles encore en vie à l'âge de 160 jours (fig. 1); chez la seconde, la durée maximale de vie est de 159 jours mais 50 % des femelles sont mortes au bout de 108 jours (fig. 2). La durée maximale de la période de ponte est sensiblement la même chez les deux espèces (92 jours pour *H. s. hottentotta* et 94 jours pour *E. flaviventris*) mais les œufs ne sont pas pondus régulièrement au cours du temps : *H. s. hottentotta* dépose la moitié de ses œufs au cours des 64 premiers jours alors qu'il faut attendre 77 jours chez *E. flaviventris*.

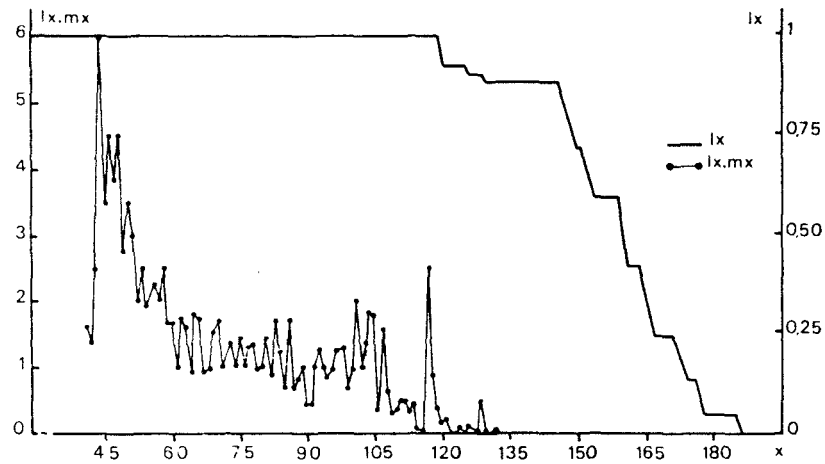


FIG. 1. — *Hyperaspis senegalensis hottentotta:* variation de l'espérance de vie (lx) et du produit ($lx\ mx$) en fonction de l'âge (x) des femelles; (mx) = nombre des œufs à descendance femelle pondus entre l'âge $x - 1$ et l'âge x.

A une espérance de vie plus grande, les femelles d'*H. s. hottentotta* associent une fécondité plus importante : chaque femelle de cette espèce pond en moyenne 289,3 œufs au cours de la période de ponte (92 jours) tandis que pour *E. flaviventris*

on obtient une moyenne de 125,4 œufs par femelle en 94 jours. Les fécondités journalières, calculées sur la période correspondant au dépôt de 50 % des œufs, s'établissent comme suit : 2,3 œufs par femelle et par jour pour *H. s. hottentotta* et 0,9 pour *E. flaviventris* (tableau III). Les raisons possibles de cette grande différence de longévité et surtout de fécondité entre les deux espèces seront évoquées au cours de la discussion.

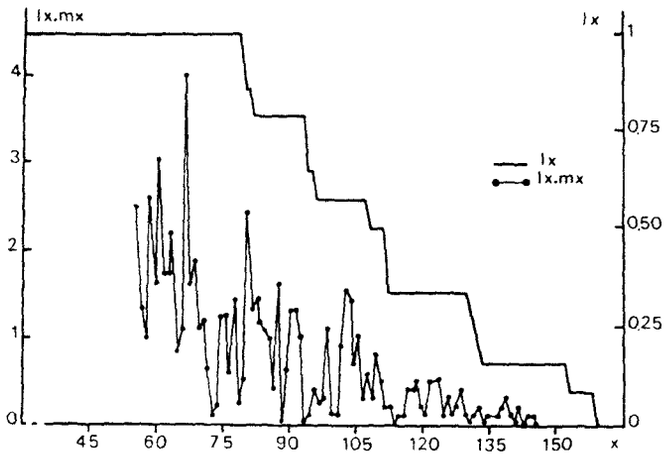


FIG. 2. — *Exochomus flaviventris*: variation de l'espérance de vie (lx) et du produit ($lx\ mx$) en fonction de l'âge (x) des femelles; (mx) = nombre des œufs à descendance femelle pondus entre l'âge $x - 1$ et l'âge x.

Dans les conditions d'élevage, le taux sexuel (rapport du nombre des femelles sur celui des adultes des deux sexes) est de 0,59 chez *E. flaviventris* et seulement de 0,43 chez *H. s. hottentotta*. Ces chiffres sont à rapprocher de ceux obtenus sur le terrain par piégeage des adultes au cours de la saison sèche : 108 femelles de *E. flaviventris* sur un total de 196 adultes (0,55) et 65 femelles de *H. s. hottentotta* sur un total de 149 adultes (0,43). Un prélèvement effectué dans le champ au maximum d'abondance de la cochenille (29 octobre) a donné les valeurs suivantes : *E. flaviventris*, 95 femelles sur 161 adultes (0,59); *H. s. hottentotta*, 25 femelles sur 62 adultes (0,40). La sex-ratio est donc relativement stable sur le terrain et nos valeurs expérimentales proches de celles de la nature. Par la suite, pour le calcul de la capacité d'accroissement, nous utiliserons les taux sexuels obtenus au laboratoire.

Capacité d'accroissement de la population

Les données obtenues au cours de l'élevage des stades larvaires et des couples d'adultes ont conduit à l'établissement de tables de vie et de fécondité et au tracé des courbes chronologiques des figures 1 et 2. Elles ont également permis de calculer un taux intrinsèque d'accroissement de population qui intègre les paramètres durée du développement, taux sexuel, longévité et fécondité et qui permet de quantifier le pouvoir de multiplication d'une espèce donnée. Connaissant la probabilité lx pour

une femelle d'être en vie à l'âge x et le nombre mx d'œufs-femelle pondus entre l'âge $x - 1$ et l'âge x, on peut calculer une « capacité d'accroissement » définie comme suit par LAUGHLIN (1965) :

$$r_c = \frac{\text{Log } R_0}{T_c}$$

avec :

$R_0 = \Sigma lx\ mx$ = taux net de reproduction
T_c = Age de la femelle à 50 % du R_0
r_c = Capacité d'accroissement

Le paramètre de LAUGHLIN peut être tenu ici pour une bonne valeur de travail (comparé à celui d'ANDREWARTHA & BIRCH, 1954, plus complexe et de signification biologique moins nette) car il est utilisé dans une démarche comparative et il peut être extrapolé sur le terrain, où ne se développe qu'un petit nombre de générations au cours de la phase de croissance des populations de prédateurs : 1 génération en deux mois pour *H. s. hottentotta* et 1 à 2 générations en quatre mois pour *E. flaviventris* (voir T_c ci-dessous).

Pour chaque espèce la capacité d'accroissement s'établit comme suit :

E. flaviventris : R_0 = 66,6 T_c = 77 jours r_c = 0,05
H. s. hottentotta : R_0 = 123,7 T_c = 64 jours r_c = 0,07

Ceci signifie que théoriquement, et dans les conditions de l'étude, *E. flaviventris* accroît sa population 66,6 fois en une génération de 77 jours alors que *H. s. hottentotta* la multiplie par 123,7 en 64 jours. Cette différence dans la capacité d'accroissement des deux coccinelles procède essentiellement des disparités relevées ci-dessus en matière de fécondité et longévité des adultes.

L'étude des différents paramètres du développement des deux espèces montre que, dans les conditions du laboratoire et sur une proie exclusive *(P. manihoti)*, *E. flaviventris* présente un pouvoir d'accroissement de ses populations beaucoup plus faible que celui de *H. s. hottentotta*. Cette dernière espèce peut augmenter ses effectifs plus rapidement et de façon plus ample que ne le fait *E. flaviventris* dans des conditions de développement identiques. En plein champ, et en présence de la même proie, elle devrait présenter un accroissement plus rapide et une abondance plus grande.

L'étude de terrain que nous avons conduite avait pour but de vérifier cette hypothèse au niveau de la dynamique des populations des coccinelles en plein champ et de s'assurer que le schéma théorique ci-dessus s'applique bien aux conditions écologiques de l'agrosystème manioc.

Dynamique des populations sur le terrain

Les profils d'abondance ont été tracés (fig. 3) à partir des données du piégeage des adultes, confirmés par les dénombrements à vue de tous les stades sur les colonies de la cochenille (tableau IV). Ils confirment l'hypothèse formulée après examen des résultats de l'élevage au laboratoire. *H. s. hottentotta* augmente sa population plus rapidement que ne le fait *E. flaviventris* et ses effectifs sont légèrement plus grands au sommet de la courbe d'abondance : 69 coccinelles adultes sur piège du 29 octobre au 12 novembre contre 58 du 12 novembre au 25 novembre; 48 stades larvaires et adultes de *H. s. hottentotta* dénombrés au même moment contre 38 pour *E. flaviventris*.

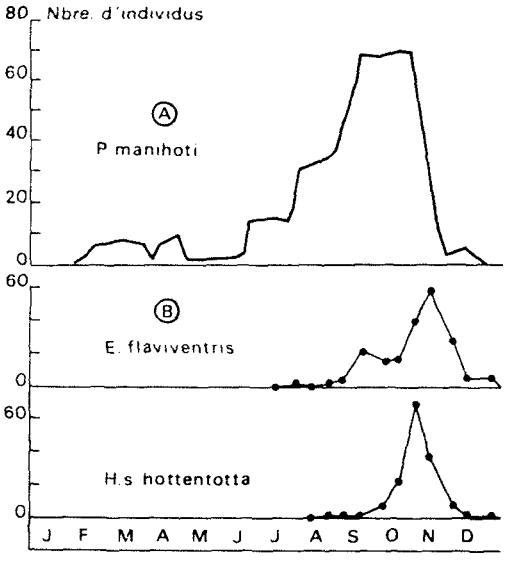


FIG. 3. — Profils d'abondance des populations de la proie et des prédateurs : A) nombre moyen de cochenilles de tous stades par apex de manioc en fonction du temps; B) nombre de coccinelles adultes de chaque espèce en fonction du temps (données du piégeage).

TABLEAU IV. — *Résultats des piégeages (nombre de coccinelles adultes relevées sur pièges tous les 15 jours) et des comptages à vue (nombre de coccinelles de tous stades sur 30 apex observés chaque semaine). Les dates sont celles des changements de pièges. Les données du dénombrement sont des moyennes arrondies au chiffre supérieur des 2 valeurs de la quinzaine.*

Piégeages	E. flaviventris	1	0	2	4	21	15	17	41	58	27	5	5	0
	H.s. hottentotta	0	0	1	1	1	8	23	69	37	7	1	1	0
Dénombrements	E. flaviventris	1	14	2	2	7	22	10	35	39	18	3	3	2
	H.s. hottentotta	0	0	0	0	1	9	16	48	20	2	3	1	0
Date des piégeages		23.07 06.08	06.08 20.08	20.08 03.09	03.09 17.09	17.09 03.10	03.10 15.10	15.10 29.10	29.10 12.11	12.11 25.11	25.11 10.12	10.12 26.12	17.12 07.01	07.01 22.01

Quand on compare l'évolution chronologique de l'abondance des deux prédateurs, on remarque que la présence de *H. s. hottentotta* est relativement éphémère. Les adultes de cette espèce peuvent être dénombrés ou piégés en octobre-novembre alors que *E. flaviventris* apparaît dès le mois d'août et reste abondant jusqu'à la fin du mois de décembre.

Ainsi *E. flaviventris* peut se maintenir sur des populations de *P. manihoti* d'un niveau de densité relativement faible et peut intervenir de façon précoce lors de la pullulation du ravageur sans toutefois augmenter rapidement et abondamment ses

effectifs. De ce point de vue, *H. s. hottentotta* se révèle beaucoup plus intéressant pour une régulation de l'abondance du ravageur, mais il ne se développe qu'à partir de fortes densités de la proie sans pouvoir intervenir en début de gradation. Ces observations évoquent l'influence sélective des conditions climatiques sur le développement de chaque espèce ainsi que l'éventualité de phénomènes migratoires que nous aborderons dans la discussion.

DISCUSSION

L'étude comparative du pouvoir de multiplication des deux auxiliaires et de son expression dans les conditions naturelles font apparaître deux grandes différences entre *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* : faibles fécondité et longévité chez la première; caractère tardif et éphémère de la présence de la seconde au cours de la pullulation de *P. manihoti*.

Les deux espèces ont été élevées exclusivement sur *P. manihoti* et la fécondité relativement faible de *E. flaviventris* pourrait s'expliquer par des carences d'ordre alimentaire qui s'attacheraient à la consommation de cette proie, nouvelle dans l'écosystème du champ de manioc. TCHUMAKOVA (1949), BRUN & IPERTI (1978) et plus récemment FERRAN *et al.* (1984) ont en effet montré l'influence du type d'alimentation sur les coccinelles aphidiphages. Dans le cas présent, un déséquilibre trophique avec retentissement sur la fécondité et la longévité pourrait être la conséquence du confinement de *E. flaviventris* sur une proie impropre à l'expression de ses potentialités reproductives. On retrouve là les notions de nourritures essentielle et alternative développées par HODEK (1962).

Cette situation se retrouverait dans le champ de manioc, en période de pullulation de la cochenille. En effet, les proies potentielles que l'on trouve habituellement sur le manioc (*Ferrisia virgata* (Cockerell) et *Planococcus citri* (Risso). Hom. *Pseudococcidae*), sont alors extrêmement rares et le régime alimentaire des prédateurs y est sensiblement identique à celui du laboratoire.

La seconde hypothèse que l'on peut avancer est une plus grande sensibilité de *E. flaviventris* à l'infestation par les grégarines et les laboulbéniales (IPERTI, 1961). Ce phénomène est très important en Afrique et provoque une baisse de fécondité des femelles et une réduction de la longévité des adultes. Là encore, cette situation se trouverait reproduite au champ comme au laboratoire.

A propos des variations d'abondance des deux espèces sur le terrain, on peut évoquer, dans un premier temps, le rôle important que peuvent jouer les facteurs physiques de l'environnement sur la biologie des coccinelles coccidiphages (THOMPSON, 1951). Il est fort probable que la succession climatique saison des pluies-saison sèche, qui s'accompagne de changements thermo-hygrométriques sensibles, induise des réponses différentes de la part des deux prédateurs. A cet égard, chaque espèce doit posséder des seuils de développement différents et des optima thermiques qui pourraient expliquer le décalage chronologique entre *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta*. La première se manifeste en effet dès le mois de juin, en présence de températures plus fraîches qu'en septembre (tableau I), date d'apparition de la seconde.

Chez les coccinelles coccidiphages la spécificité alimentaire est relativement étroite et une certaine euryphagie devrait favoriser le maintien d'une petite population de prédateurs lorsque la proie la plus abondante se raréfie brutalement (ce qui

est le cas ici au retour de la saison des pluies). *E. flaviventris*, qui possède une plus large gamme de proies parmi les coccides (THOMPSON & SIMMONDS, 1965), pourrait ainsi se maintenir sur place en utilisant une gamme variée de cochenilles présentes sous forme de petites colonies *(P. manihoti, F. virgata, P. citri)* tandis que *H. s. hottentotta*, plus sténophage, se déplacerait vers son hôte d'origine et recoloniserait les champs de manioc au moment de la pullulation de *P. manihoti*. Malheureusement nous ne savons rien du comportement migratoire de ces espèces.

Les questions que soulève l'interprétation des résultats de l'élevage au laboratoire et du suivi des populations sur le terrain devront orienter les travaux à venir. Il est particulièrement important de mieux connaître l'incidence du régime alimentaire sur le potentiel reproducteur des prédateurs ainsi que l'influence des conditions thermo-hygrométriques saisonnières sur la vitesse de leur développement. A ces expérimentations sur des espèces locales, pourra fructueusement être associé *Hyperaspis raynevali* Mulsant, coccinelle exotique récoltée en Guyane sur *Phenacoccus herreni* Williams & Cox et récemment introduite au Congo pour acclimatation.

REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants à MM. C. BENASSY et P. JOURDHEUIL (Stations INRA de Lutte Biologique de Valbonne et d'Antibes) pour la lecture critique du manuscrit et à MM. J. CHAZEAU, C. DUVERGER et H. FURSCH pour l'identification des coccinelles.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREWARTHA H. G. & BIRCH L. C., 1954. — *The distribution and abundance of animals*. Univ. Chicago Press, 782 p.

ANNECKE D. P., KARNY M. & BURGER W. A., 1969. — Improved biological control of the prickly pear *Opuntia megacantha* in South Africa through the use of an insecticide. *Phytophylactica*, **1**, 1, 9-13.

BRUN J. & IPERTI G., 1978. — Influence de l'alimentation sur la fécondité des coccinelles aphidiphages. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **10**, 449-452.

FABRES G., 1981 *a*. — Bioécologie de la cochenille du manioc *(Phenacoccus manihoti*, Hom. *Pseudococcidae)* en République Populaire du Congo. II. — Variations d'abondance et facteurs de régulation. *Agron. trop.*, **36**, 4, 369-376.

FABRES G., 1981 *b*. — Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. *Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo. II. — Étude morphologique comparative des trois espèces dominantes de *Coccinellidae*. *Cah. ORSTOM, Ser. Biol.*, **44**, 3-8.

FABRES G. & MATILE-FERRERO D., 1980. — Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. *Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo. I. — Les composantes de l'entomocoenose et leurs inter-relations. *Annls. Soc. ent. Fr.* (NS), **16**, 4, 509-515.

FERRAN A., CRUZ DE BOELPAEPE M. O., BUSCARLET L. A., LARROQUE M. M. & SCHANDERL H., 1984. — Les relations trophiques entre les larves de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. et le puceron *Myzus persicae* Sulz.: généralisation à d'autres couples « proie-prédateur » et influence des conditions d'élevage de l'auxiliaire. *Acta Œcologica. Œcol. Applic.*, **5**, 1, 85-97.

HAHN S. K. & WILLIAMS R. J., 1973. — Investigations on cassava in the Republic of Zaire. *Report to the Commissaire d'État à l'Agriculture*. IITA, Ibadan, 12 p.

HODEK I., 1962. — Essential and alternative food in insects. *XI Int. Kongr. fur Entomol.*, Wien, 1960, 698-699.

IPERTI G., 1961. — Les coccinelles. Leur utilisation en agriculture. *Rev. Zool. Agric. et Appl.*, **1-3**, 2-28.

LAUGHLIN R., 1965. — Capacity for increase: a useful population statistic. *J. anim. Ecol.*, **34**, 77-91.

SILVESTRE P., 1973. — Aspects agronomiques de la production du manioc à la ferme d'état de Mantsumba. *Rapport de mission*. IRAT, Paris, 35 p.

TCHUMAKOVA S., 1949. — The effect of nutrition during the larval and adults stages on the fertility of predatory insects. *Ent. Obozr. Moscow*, **30**, 228-234.

THOMPSON W. R., 1951. — The specificity of host relation of predacious insects. *Canad. Ent.*, **83**, 262-269.

THOMPSON W. R. & SIMMONDS F. J., 1965. — *A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Host predator catalogue*, vol. 4, Commonwealth Agricultural Bureau, London, 196 p.

RÉSUMÉS DES COMMUNICATIONS PRÉSENTÉES AU VIIè SYMPOSIUM DE LA SOCIÉTÉ INTERNATIONALE POUR LES PLANTES A TUBERCULE TROPICALES

Guadeloupe - 1 - 6 juillet 1985

*EPIDINOCARSIS LOPEZI (*HYM. *ENCYRTIDAE)* PARASITOIDE INTRODUIT AU CONGO POUR LA RÉGULATION DES POPULATIONS DE LA COCHENILLE DU MANIOC *PHENACOCCUS MANIHOTI* (HOM. *PSEUDOCOCCIDAE*).

NENON, J.P., *FABRES,G.*, BIASSAN GAMA, A.,

Laboratoire d'Entomologie Fondamentale et Appliquée, Université de Rennesl, France et Laboratoire d'Entomologie, ORSTOM, Brazzaville, Congo.

Après son introduction accidentelle à partir de l'Amérique du Sud, la cochenille du manioc est devenue un redoutable ravageur pour toute l'Afrique intertropicale. L'Hyménoptère parasitoide *Epidinocar sis lopezi,* découvert au Paraguay, en Bolivie et au Brésil, a été laché dans les plantations traditionnelles de la région de Brazzaville au cours des années 1982 et 1983. Nous avons à présent le recul nécessaire pour affirmer le succès de son acclimation mais son efficacité reste à démontrer. Les données recueillies sur les modalités de sa reproduction, sur le superparasitisme qu'il exerce aux dépens de son hôte, sur les taux de parasitisme qu'il développe sur le terrain et sur l'utilisation de ce nouvel Encyrtidae par les hyperparasites locaux conduisent à tempérer l'enthousiasme qui a suivi son acclimation et à préconiser un nouvel enrichissement de la biocoenose en entomophages exotiques parasitoïdes et prédateurs.

EPIDINOCARSIS LOPEZI(HYM., ENCYRTIDAE) *INTRODUCED IN CONGO TO REGULATE THE POPULATIONS OF THE CASSAVA MEALLY BUG* PHENACOCCUS MANIHOTI (HOM., PSEUDOCOCCIDAE).

Accidentally introduced from South America, the cassava meally bug became a pest all around tropical Africa. Epidinocarsis lopezi, *a parasitoid Hymenoptera from Paraguay, Bolivia and Brazil, has been released in traditionnal plantations of the Brazzaville area in 1982 and 1983. It was successfully acclimated but its efficacity remains to be proved. Some data concerning its reproductive activity, superparasitism on its host, parasitism rates under field conditions as well as the impact of local hyperparasites on this new* Encyrtidae, *conduct us to moderate a post-acclimatation enthousiasm and to propose a new enrichment of the entomophagous biocenosis by exotic parasitoids and predators.*

CHAPITRE V

ENTOMOPHAGA 30 (1), 1985.

L'ENTOMOPHTHORALE *NEOZYGITES FUMOSA* PATHOGÈNE DE LA COCHENILLE DU MANIOC, *PHENACOCCUS MANIHOTI [HOM. : PSEUDOCOCCIDAE]*, EN RÉPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO

B. LE RÜ [1], P. SILVIE [2] & B. PAPIEROK [2]

[1] Laboratoire d'Entomologie agricole, Centre ORSTOM de Brazzaville, B.P. 181, Brazzaville, Congo.
[2] Unité de Lutte biologique contre les Insectes, Institut Pasteur, 25, rue du Dr Roux, 75015 Paris, France.

Uniquement connue du sud des Etats-Unis d'Amérique, l'Entomophthorale *Neozygites fumosa* (Speare) Remaudière & Keller a été retrouvée en République populaire du Congo, où elle attaque la Cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero [*Hom. : Coccoidea Pseudococcidae*]. De légères variations d'ordre biométrique sont mises en évidence au sein de l'espèce fongique. A ce jour, parmi les Entomophthorales mentionnées dans la littérature comme pathogènes de Cochenilles, seules deux espèces peuvent être retenues avec certitude : *Neozygites fumosa* et *Conidiobolus pseudococci* Speare (Tyrrell & MacLeod), toutes deux pathogènes de *Pseudococcidae*.

MOTS-CLEFS : Entomophthorales *Neozygites fumosa*, morphologie, pathogénie, *Phenacoccus manihoti*.

Quatre espèces de Champignons du groupe des Entomophthorales (Zygomycètes) sont mentionnées dans la littérature comme pathogènes de Cochenilles (*Hom. : Coccoidea*) : *Empusa lecanii* Zimmermann, *Conidiobolus pseudococci* (Speare) Tyrrell & MacLeod (= *Entomophthora pseudococci* Speare), *Neozygites fumosa* (Speare) Remaudière & Keller (= *Entomophthora fumosa* Speare) et *Neozygites fresenii* (Nowakowski) Remaudière & Keller (= *Empusa fresenii* Nowakowski).

Empusa lecanii a été trouvée à l'origine sur *Coccus viridis* (Green) (*Coccidae*) sur caféier à Java (**Zimmermann**, 1901), puis signalée sur le même hôte (ou sur *Coccus colemani* (Kannan) dans le sous-continent indien (**Coleman & Kunhi Kannan**, 1918 ; **Anstead**, 1919, 1920 ; **Narasimhan**, 1970). En 1912, dans son étude sur les champignons attaquant les insectes déprédateurs de la canne à sucre à Hawaï, **Speare** donne la description de *Conidiobolus pseudococci* trouvée sur *Pseudococcus calceolariae* (Maskell), espèce de *Pseudococcidae* dont *Pseudococcus fragilis* Brain, *Pseudococcus gahani* Green et *Pseudococcus citrophilus* Clausen sont maintenant considérés comme synonymes (**Williams & De Boer**, 1973). Cette Entomophthorale n'a apparemment pas été retrouvée depuis. *Neozygites fumosa* est décrite en 1922 par **Speare** qui la trouve sur les *Pseudococcidae Planococcus citri* (Risso) sur *Citrus* en Floride et sur *Ficus* en Louisiane et *Phenacoccus* sp. sur *Hibiscus* en Louisiane, son cycle est étudié en détail chez *P. citri* par **Rees** (1932). La 4ème espèce, *Neozygites fresenii*, est citée comme pathogène de *Pseudococcidae : Nipaecoccus nipae* (Maskell) et *Phenacoccus* sp. à Porto Rico (**Johnston**, 1915) et *citri* en Indonésie (**Betrem**, 1953).

En 1982, dans le cadre d'une étude sur la dynamique des populations de la Cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero *(Pseudococcidae)*, en République

populaire du Congo, nous avons eu l'opportunité de trouver pour la première fois *N. fumosa* sur le continent africain. Les données sur l'écologie du champignon devant être présentées par ailleurs (**Le Rü**, en préparation), nous consignons dans cette note nos observations sur sa morphologie et précisons quelques aspects de la pathogénie de la mycose.

METHODES D'ETUDE

Les cadavres de cochenilles sont récoltés dans les colonies vivant à la face inférieure des feuilles, dans des cultures artisanales de manioc, *Manihot esculenta* Crantz, aux environs de Brazzaville.

Dans un 1er temps, les cadavres sont observés à la loupe binoculaire. Ceux qui portent des fructifications fongiques sont écrasés sur lame dans le Bleu-Coton-Lactophénol avant d'être étudiés au microscope photonique. Les insectes morts de mycose et ne présentant pas de signe externe de sporulation du champignon sont placés sur un morceau de cellulose humidifiée, appliqué à l'intérieur du couvercle d'une boîte de polystyrène (Ø : 25 mm ; h : 8 mm) au fond de laquelle a été déposée une lamelle (1 cadavre par boîte). L'ensemble est maintenu à la température ambiante. Dans ces conditions, des conidiophores se forment à la surface de l'insecte et les conidies primaires qu'ils émettent sont recueillies sur les lamelles. Nous observons le mode de germination de ces conidies après les avoir maintenues quelques heures en atmosphère saturée. Les conidies primaires et leurs structures germinatives sont observées au microscope après montage dans le Bleu-Coton-Lactophénol.

La mise en évidence des noyaux dans les cellules fongiques est rendue possible sur des coupes histologiques (6 μm d'épaisseur) de cadavres colorés à l'hématoxyline de Mayer (2 à 5 mn), puis à la phloxine (1 mn) après fixation dans le mélange de Carnoy, puis inclusion dans le « Paraplast » (Sherwood Medical Industries).

L'isolement du Champignon a été tenté selon le procédé décrit par **Remaudière** *et al.* (1976).

RESULTATS

Dans les colonies de *P. manihoti*, des larves et des adultes (femelles parthénogénétiques ovipares) tués par le Champignon ont été trouvés fixés au végétal par le proboscis. Présente toute l'année, la maladie est apparue particulièrement fréquente en début de saison des pluies (octobre-novembre). A l'inverse, aucun cas de mycose n'a été décelé chez la cochenille *Ferrisia virgata* (Cockerell) (*Pseudococcidae*), que l'on observe sur le manioc en même temps que *P. manihoti*.

Deux types de cadavres sont mis en évidence : les cadavres du type 1 sont de couleur noire, le corps est gonflé et mou ; ceux du type 2 sont de couleur grise et d'aspect ratatiné et leur tégument est très souvent recouvert de champignons saprophytes appartenant aux genres *Penicillium* et *Cladosporium* (Deutéromycètes).

L'observation microscopique, après écrasement des cadavres du type 1, révèle que ceux-ci sont remplis de 2 catégories de cellules :

- des organes sphériques binucléés, de diamètre égal à 15,0 ± 0,9 μm (extrêmes 12,5 et 17,5 μm, sur 68 mesures), à paroi épaisse (2 μm) et entourée d'une épispore ridée qui devient brune à maturité avec généralement une protubérance plus claire (figs 1 et 2). Ces organes sont des spores de résistance ;
- des organes sphériques à paroi mince (corps hyphaux). Ces cellules sont séparables en 2 groupes de diamètre significativement différent : un 1er groupe de corps hyphaux tétranucléés de diamètre égal à 7,2 ± 0,8 μ (extrêmes : 6,2 et 8,7 μm, sur 41 mesures), apparemment les plus fréquents (fig. 3), un second groupe de corps hyphaux de diamètre égal à 11,2 ± 1,3 μm (extrêmes : 10,0 et 13,7 μm, sur 45 mesures), ayant 4 ou 8 noyaux maximum (fig. 4).

Figs 1-11. *Neozygites fumosa* sur *Phenacoccus manihoti*. 1, spores de résistance ; 2, spore de résistance avec deux noyaux visibles ; 3, corps hyphaux avec quatre noyaux visibles ; 4, corps hyphal avec six noyaux ; 5, corps hyphal avec huit noyaux ; 6 et 7, conidiophores groupés émergeant en bouquets à la surface de l'insecte ; 8, conidiophores émettant des conidies ; 9, conidies primaires ; 10, conidies primaires avec quatre noyaux visibles ; 11, capilloconidies issues de conidies primaires (le trait dans les figures 2 et 3-4-5 correspond à 5 µm, celui de la figure 10 à 10 µm ; celui des figures 1, 8 et 9 à 15 µm, celui des figures 7 et 11 à 20 µm et celui de la figure 6 à 40 µm).

L'intérieur des cadavres de type 2 ne présente que des corps hyphaux sphériques de diamètre égal à 11,5 ± 4,6 µm (extrêmes : 8,7 et 12,5 µm, sur 50 mesures) et possèdant 4 noyaux. Exceptionnellement, dans 1 de ces cadavres, nous avons observé un corps hyphal de grande taille (13,7 µm de diamètre) à 8 noyaux (fig. 5).

Sur les cadavres de type 2 placés sur cellulose humide émergent de toutes les parties du corps de l'insecte, le plus souvent regroupés en bouquets, des conidiophores simples, d'environ 2,5 µm de diamètre, issus des corps hyphaux (figs 6, 7 et 8). Dans les mêmes conditions, les cadavres du 1er type ne produisent qu'un faible nombre de conidiophores.

Les conidiophores projettent à faible distance des conidies primaires, pyriformes, à symétrie axiale avec un apex arrondi. Elles présentent une papille basale cylindrique et tronquée, sans épaulement et une paroi unituniquée lisse (fig. 9). Leur longueur est de 14,0 ± 1,2 µm (extrêmes : 11,2 et 16,2 µm, sur 50 mesures), leur largeur de 9,7 ± 0,9 µm (extrêmes : 8,7 et 12,7 µm). Elles sont de couleur grise et possèdent 4 noyaux (fig. 10).

En conditions très humides, les conidies primaires donnent naissance à des capilloconidies amygdaliformes, à symétrie bilatérale, avec une partie apicale subconique surmontée d'une sphérule adhésive (fig. 11). Leurs dimensions sont les suivantes (mesure sur 30 conidies) : longueur : 12,3 ± 1,3 µm (extrêmes : 10,0 et 15,0 µm) ; largeur : 7,4 ± 0,6 µm (extrêmes : 6,2 et 8,7 µm). Une conidie primaire peut germer en donnant jusqu'à 3 tubes capillaires, de longueur variable (37 à 70 µm).

A l'intérieur de certaines cochenilles vivantes ou mortes de mycose, nous avons observé un ou deux amas noirs, de forme ovoïde et de taille variable (longueur maximale : 60 µm) situés à la périphérie du corps, en contact ou non avec le tégument et semblant englober des cellules fongiques. La signification de ces amas est inconnue.

Les tentatives d'isolement du Champignon n'ont pas permis de mettre en culture l'agent responsable de la mycose.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'ESPÈCE *N. FUMOSA*

Le champignon décrit par **Speare**, retrouvé par **Rees** et par nous-mêmes appartient au genre *Neozygites* dont les caractères ont été rappelés par **Remaudière & Keller** (1980) : conidies sphériques à pyriformes à 4 noyaux, capilloconidies amygdaliformes surmontées d'une gouttelette adhésive, spores de résistance à épispore pigmentée (brune ou noire) contenant 2 noyaux.

La comparaison des observations effectuées en République populaire du Congo avec celles de **Speare** (1922) en Floride et en Louisiane et celles de **Rees** (1932) (sur *P. citri*) en Floride, révèle de légères variations d'ordre biométrique au sein de l'espèce *N. fumosa*. Les conidies primaires issues de *P. manihoti* en Afrique sont un peu plus petites (14,0 × 9,7 µm) que celles (16-20 × 8-10 µm) observées par **Speare** sur *Phenacoccus* sp. et *P. citri* en Louisiane ; en revanche, les capilloconidies sont plus grandes (12,3 µm contre 8 µm de longueur). Les dimensions des spores de résistance sont identiques. Les dimensions données par **Rees** sont, pour tous les organes fongiques, légèrement inférieures à celles présentées ici. *N. fumosa* apparaît donc caractérisée par des corps hyphaux de diamètre variant de 6,2 à 13,7 µm, des conidies primaires dont les dimensions sont 11,2-20 × 6,7-12,7 µm, des capilloconidies de dimensions 8-15 × 4-8,7 µm et des spores de résistance de 10 à 17,5 µm de diamètre. L'espèce n'est connue que comme pathogène d'Homoptères *Pseudococcidae* en Amérique du Nord et en Afrique. Comme toutes les espèces du genre *Neozygites*, *N. fumosa* n'est pas cultivable sur les milieux artificiels actuellement utilisés (**Remaudière** & **Keller**, 1980).

Rees (1932), qui a étudié la morphologie des différentes phases de développement de *N. fumosa*, a particulièrement suivi l'évolution du nombre des noyaux au cours de la multiplication des corps hyphaux et de la formation des conidiophores, des conidies et des spores de

résistance. Ces dernières sont des zygospores résultant de la fusion de 2 corps hyphaux et leur mode de formation est semblable à celui mis en évidence chez *N. fresenii* (**Witlaczil**, 1885) et remarquablement illustré par cet auteur, puis par **Thaxter** (1888). Bien que dans les cadavres de *P. manihoti* envahis par *N. fumosa* en Afrique, la conjugaison des corps hyphaux n'ait pas été observée, la qualité de zygospore des spores de résistance n'est pas douteuse. Comme **Rees** (1932), nous observons que le nombre de noyaux des corps hyphaux est de 4, celui des spores de résistance de 2. On peut supposer d'autre part, à la suite de **Speare** (1922), que la protubérance à la surface de l'épispore de la spore de résistance représente les reliques des parois des 2 corps hyphaux parentaux.

Les facteurs respectifs conditionnant les 2 types de sporulation de *N. fumosa* sont très mal connus. Il est admis classiquement que, chez les Entomophthorales, l'évolution des corps hyphaux en conidies, qui sont les organes infectants du champignon, est favorisée par des conditions propices à la propagation de la maladie (températures moyennes, humidités élevées). En revanche, la formation des spores de résistance, qui sont des organes de conservation, est induite sous l'effet de facteurs adverses (**Hall** & **Papierok**, 1982). Nos observations sur l'écologie de *P. manihoti* en République populaire du Congo nous conduisent à souligner le rôle probable des pluies dans l'extension de la maladie due à *N. fumosa* (**Le Rü**, en préparation) ; en revanche elles n'ont pas permis de mettre en évidence le ou les facteurs induisant la formation des spores de résistance. Comme **Speare** (1922), **Rees** (1932) déclare avoir trouvé ces dernières dans des cochenilles de taille plus petite que celle des individus sur lesquels sont produites les conidies. Ceci n'a pas été retrouvé en Afrique. En outre, contrairement à ce que nous avons noté, ces 2 auteurs n'ont pas observé les 2 types de sporulation sur un même spécimen.

Les entomophthorales pathogènes de cochenilles

Des 4 espèces d'Entomophthorales citées dans la littérature comme pathogènes de Cochenilles, seules *N. fumosa* et *C. pseudococci* peuvent être retenues avec certitude. Les mentions des 2 autres espèces, *E. lecanii* et *N. fresenii* sont en effet sujettes à caution. *N. fresenii* est aujourd'hui reconnue comme strictement inféodée aux Homoptères *Aphididae* (**Remaudière** & **Keller**, 1980 ; **Remaudière** *et al.*, 1981). De toute manière, **Johnston** (1915) signale que, compte-tenu du manque de matériel, son identification de *N. fresenii* sur Cochenilles à Porto Rico n'est pas totalement satisfaisante. De son côté, **Betrem** (1953) donne simplement le nom de *N. fresenii* au Champignon actif sur cochenilles en Indonésie, sans apporter la moindre précision d'ordre morphologique ou biométrique.

Quant à *E. lecanii*, le caractère incomplet de sa description et l'absence de matériel-type ne permettent pas de juger de la validité de l'espèce. Le champignon cité par **Coleman** & **Kunhi Kannan** (1918) comme *E. lecanii* est bien une Entomophthorale, mais les dimensions des organes fongiques ne sont pas précisées. De son côté, **Anstead** (1919, 1920) ne donne aucune information d'ordre morphométrique sur le Champignon qu'il rapporte à l'espèce *E. lecanii*. **Petch** (1926), qui a étudié des spécimens de *C. viridis* atteints de mycose et récoltés en Inde (certains lui ont été adressés par **Coleman**) et à Ceylan, ne trouve pas trace de *Empusa* mais met en évidence des *Cladosporium* (Deutéromycètes) et une espèce de *Pythium* ou de *Phytophthora* (Oomycètes) qui pourrait selon lui être identique à l'espèce décrite par **Zimmermann** sous le nom de *E. lecanii*. La description du champignon étudié par **Narasimhan** (1970) correspond pour partie à une Entomophthorale (probablement du genre *Neozygites*) et pour partie à un autre champignon.

En définitive, à l'heure actuelle, sur un total de plus de 100 espèces d'Entomophthorales pathogènes d'Insectes et d'Acariens (**Waterhouse** & **Brady**, 1982), on ne connaît avec précision et certitude que deux espèces inféodées aux Cochenilles, *C. pseudococci* et *N. fumosa*, toutes deux connues uniquement sur *Pseudococcidae*.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur gratitude à Madame **Danièle Matile-Ferrero** qui les a fait bénéficier de ses compétences en matière de systématique des Cochenilles. Ils remercient Messieurs **B. Boher** pour ses conseils et son aide technique, **G. Remaudière** pour sa critique du manuscrit et **N. Wilding** pour son apport dans la constitution de la bibliographie.

SUMMARY

The entomophthoraceous fungus *Neozygites fumosa* parasitizing the Cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* [*Homoptera : Pseudococcidae*], in the People's Republic of the Congo

The entomophthoraceous fungus, *Neozygites fumosa* (Speare) Remaudière and Keller, which was only known from the south of the U.S.A., was found in the People's Republic of the Congo, on the Cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero [*Homoptera : Coccoidea, Pseudococcidae*]. Slight biometrical variations appear within the fungal species. At the present time, among the Entomophthorales cited in the literature as parasitizing Coccoidea, two species only can be retained with certainty : *Neozygites fumosa* and *Conidiobolus pseudococci* Speare (Tyrrell and MacLeod), both attacking *Pseudococcidae*.

Reçu le : 12 juillet 1984 ; Accepté le : 20 août 1984.

REFERENCES

Anstead, R.D. – 1919. The coffee planting industry in southern India. – *Agric. J. India*, 14, 578-585.

Anstead, R.D. – 1920. Note on the more important insect pests of planting districts of South India and the methods of control used, 1917-18. – *Rep. Proc. 3rd Entomol. Meeting, Pusa, Feb. 1919*, Calcutta, 328-332.

Betrem, J.G. – 1953. Interrelation and interaction of biotic and abiotic factors in some tropical insects. – *9th Int. Congr. Entomol.*, Amsterdam, 278-281.

Coleman, L.C. & Kunhi Kannan, K. – 1918. Some scale insect pests of coffee in South India. – *Mysore State Dept. Agr., Entomol. Ser., Bull.*, 4.

Hall, R.A. & Papierok, B. – 1982. Fungi as biological control agents of arthropods of agricultural and medical importance. – *Parasitology*, 8, 205-240.

Johnston, J.R. – 1915. The entomogenous fungi of Porto Rico. – *Board Comm. Agr., Rio Pedras*, Porto Rico, *Bull.*, 10.

Narasimhan, M.J. – 1970. Entomogenous fungi and possibility of their use for biological control of insect pests in India. – *India Phytopathol.*, 32, 16-26.

Petch, T. – 1926. Studies in entomogenous fungi XI. *Empusa lecanii* Zimm. – *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 11, 254-258.

Rees, O.L. – 1932. The morphology and development of *Entomophthora fumosa*. – *Am. J. Bot.*, 19, 205-217.

Remaudière, G. & Keller, S. – 1980. Révision systématique des genres d'Entomophthoraceae à potentialité entomopathogène. – *Mycotaxon*, 11, 323-338.

Remaudière, G., Keller, S., Papierok, B. & Latgé, J.P. – 1976. Considérations systématiques et biologiques sur quelques espèces d'*Entomophthora* du groupe *sphaerosperma* pathogènes d'insectes [Phycomycètes : *Entomophthoraceae*]. – *Entomophaga*, 21, 163-177.

Remaudière, G., Latgé, J.P. & Michel, Marie-France. – 1981. Ecologie comparée des Entomophthoracées pathogènes de pucerons en France littorale et continentale. – *Entomophaga*, 26, 157-178.

Speare, A.T. – 1912. Fungi parasitic upon insects injurious to Sugar cane. – *Rep. Exp. Sta. Hawaiian Sugar Planter's Ass., Pathol. Physiol. Ser. Bull.*, 12.

Speare, A.T. – 1922. Natural control of the citrus mealybug in Florida. – *U.S. Dept. Agr. Bull.*, 1117, 1-19.

Thaxter, R. – 1888. The Entomophthoreae of the United States. – *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 4, 133-201

Waterhouse, G.M. & Brady, B.L. – 1982. Key to the species of *Entomophthora* sensu lato – *Bull. Br. Mycol. Soc.*, 16, 113-143.

Williams, D.J. & De Boer, J.A. – 1973. The taxonomy of some New Zealand *Pseudococcidae* [*Hom. : Coccoidea*]. – *Trans. R. Entomol. Soc. London*, 125, 227-252.

Witlaczil, E. – 1885. *Neozygites aphidis*, eine neue Gregarinide. – *Arch. f. mikr. Anat.*, 24, 599-603.

Zimmermann, A. – 1901. De dierlijke vijanden der Koffiecultuur of Java, Deel II. – *Meded. uit's Lands Plantentuin*, 44, 25-27.

ENTOMOPHAGA, 31 (1), 1986.

ÉTUDE DE L'ÉVOLUTION D'UNE MYCOSE A *NEOZYGITES FUMOSA* [ZYGOMYCETES, ENTOMOPHTHORALES] DANS UNE POPULATION DE LA COCHENILLE DU MANIOC, *PHENACOCCUS MANIHOTI* [*HOM. : PSEUDOCOCCIDAE*]

B. LE RÜ

Laboratoire d'Entomologie agricole, Centre ORSTOM
de Brazzaville, B.P. 181 - BRAZZAVILLE, R.P. du Congo

L'action régulatrice d'un champignon du groupe des Entomophthorales, *Neozygites fumosa* (Speare) Remaudière et Keller, est mise en évidence pour la 1ère fois dans une population de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (*Homoptères : Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo en 1982. Le pathogène est de loin l'ennemi naturel qui intervient le plus significativement dans la régulation des effectifs. L'extension de la maladie dans la population hôte apparait conditionnée par l'apparition simultanée d'une humidité relative supérieure ou égale à 90 % et d'une température journalière minimale supérieure à 20°C. Elle semble également liée à la densité du ravageur. On notera enfin que les formes adultes sont systématiquement plus infectées que les formes larvaires.

MOTS-CLÉS : Entomophthorales, *Neozygites fumosa*, Dynamique des populations, facteurs climatiques, *Phenacoccus manihoti*.

La cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (*Homoptères : Pseudococcidae*), originaire des régions tropicales de l'Amérique du sud, a vraisemblablement été introduite en Afrique au début des années 1970 (Hahn & Williams, 1973 ; Akinlosotu & Leuschner, 1979 *in* Iheagwam, 1981). A l'heure actuelle, sur ce continent, on la rencontre pratiquement dans toute la zone de culture du manioc [*Manihot esculenta* Crantz (*Euphorbiaceae*)], du Sénégal au Zimbabwé. Elle y est considérée comme un de ses ravageurs les plus importants, occasionnant des pertes de récolte de l'ordre de 30 % (Nwanze, 1982).

Les populations de *P. manihoti* qui atteignent leur niveau maximal en fin de saison sèche, accentueraient les effets défavorables de celle-ci sur la physiologie de la plante (Le Rü, 1984). Les effectifs de la cochenille subissent une chute brutale en début de saison des pluies puis se maintiennent à un niveau très faible jusqu'à la saison sèche suivante (Fabres, 1982). Les études de dynamique des populations réalisées en République populaire du Congo ont mis en évidence l'action régulatrice d'un prédateur et d'un parasite endémiques, respectivement *Exochomus flaviventris* Mader (*Coléoptères : Coccinellidae*) et Anagyrus sp. (*Hyménoptères : Encyrtidae*) (Fabres & Matile-Ferrero, 1980). Récemment Le Rü *et al.* (1985) ont observé pour la 1ère fois, l'action pathogène d'un champignon du groupe des Entomophthorales, *Neozygites fumosa* (Speare) Remaudière et Keller, vis-à-vis de *Phenacoccus manihoti* dans la région du "Stanley Pool", en République populaire du Congo. Dans le présent travail nous précisons le rôle de certains facteurs dans le déroulement de la mycose.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

La région du "Stanley Pool" est une zone de savane très dégradée bénéficiant d'un climat "équatorial de transition" de type bas-congolais, avec une pluviométrie annuelle de 1 370 mm et une température moyenne annuelle de 24,9°C (A.S.E.C.N.A., 1964). La parcelle d'étude située dans le village de Ganga Lingolo, à une vingtaine de kilomètres au sud-ouest de Brazzaville, occupe une surface d'environ 2 500 m², plantée en parts à peu près égales des 2 variétés les plus cultivées dans la région, "M'Pembé" et "Malouenda". Les observations ont été réalisées de juillet 1982 à janvier 1983, sur des plants âgés de 9 à 15 mois et mesurant entre 1 et 2 m.

Les relevés climatiques ont été effectués dans un abri météorologique installé à 250 m de la parcelle.

Les cochenilles présentes (vivantes, mortes de mycose et mortes parasitées) sont dénombrées selon une méthode dérivée de celle de Fabres (1982). L'opérateur choisit une première butte à 3 m environ de la bordure du champ, puis les suivantes à raison de 1 sur 3 suivant une diagonale. Au total 10 buttes sont prises en compte par variété à chaque comptage. Sur chaque butte 3 sommets de tige sont choisis, correspondant chacun à un rejet différent. Sur chaque sommet de tige on dénombre les cochenilles en mentionnant leur stade de développement (L_1, L_2, L_3, ♀ J : femelle immature, ♀ W : femelle mature avec ovisac) et leur état, respectivement sur apex (feuilles encore en croissance et point de croissance) et sur 6 feuilles complètement formées (soit 3 jeunes feuilles vers le haut et 3 feuilles âgées choisies au hasard parmi les 5 dernières feuilles vers le bas). A chaque relevé sont donc examinés au total 60 apex et 360 feuilles. La méthode de dénombrement est applicable en période de faible densité ; en revanche, le comptage direct à vue sur le terrain devient difficile et imprécis en phase de pullulation (de la mi-septembre à la fin octobre). Nous dénombrons alors, à la loupe binoculaire, les cochenilles présentes sur des apex et des feuilles prélevées et transportées au laboratoire dans des sacs plastiques. Afin de perturber le moins possible le biotope, nous avons prélevé à chaque fois 10 apex et 60 feuilles seulement pour chaque variété, ce nombre étant estimé suffisant (Fabres, 1982).

Parmi les cochenilles mortes, les individus parasités se distinguent par leur aspect gonflé, leur segmentation moins apparente et leur coloration gris très clair. Les cochenilles tuées par le champignon sont de couleur gris foncé à noir (Le Rü *et al.*, 1985).

A chaque relevé, les larves, nymphes et adultes de coccinelles prédatrices sont également dénombrées. N'ayant trouvé sur le terrain que des adultes d'*Exochomus flaviventris* nous considérons dans le cadre de l'étude que c'est la seule espèce présente, bien que ses larves et nymphes ne soient pas séparables morphologiquement de celle d'*Exochomus concavus* Fürsch.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

IMPORTANCE RELATIVE DE LA MYCOSE. RÔLE DE L'HUMIDITÉ

Les variations du nombre total de *P. manihoti* (vivantes + parasitées + mortes de mycose) sur les 2 variétés cultivées à Ganga Lingolo sont représentées dans la figure 1, en regard des variations des paramètres climatiques suivants : moyennes hebdomadaires des températures minimales et maximales, pluviométrie journalière, hygrométrie moyenne journalière, nombre d'heures/jour où l'humidité relative est supérieure à 90 %.

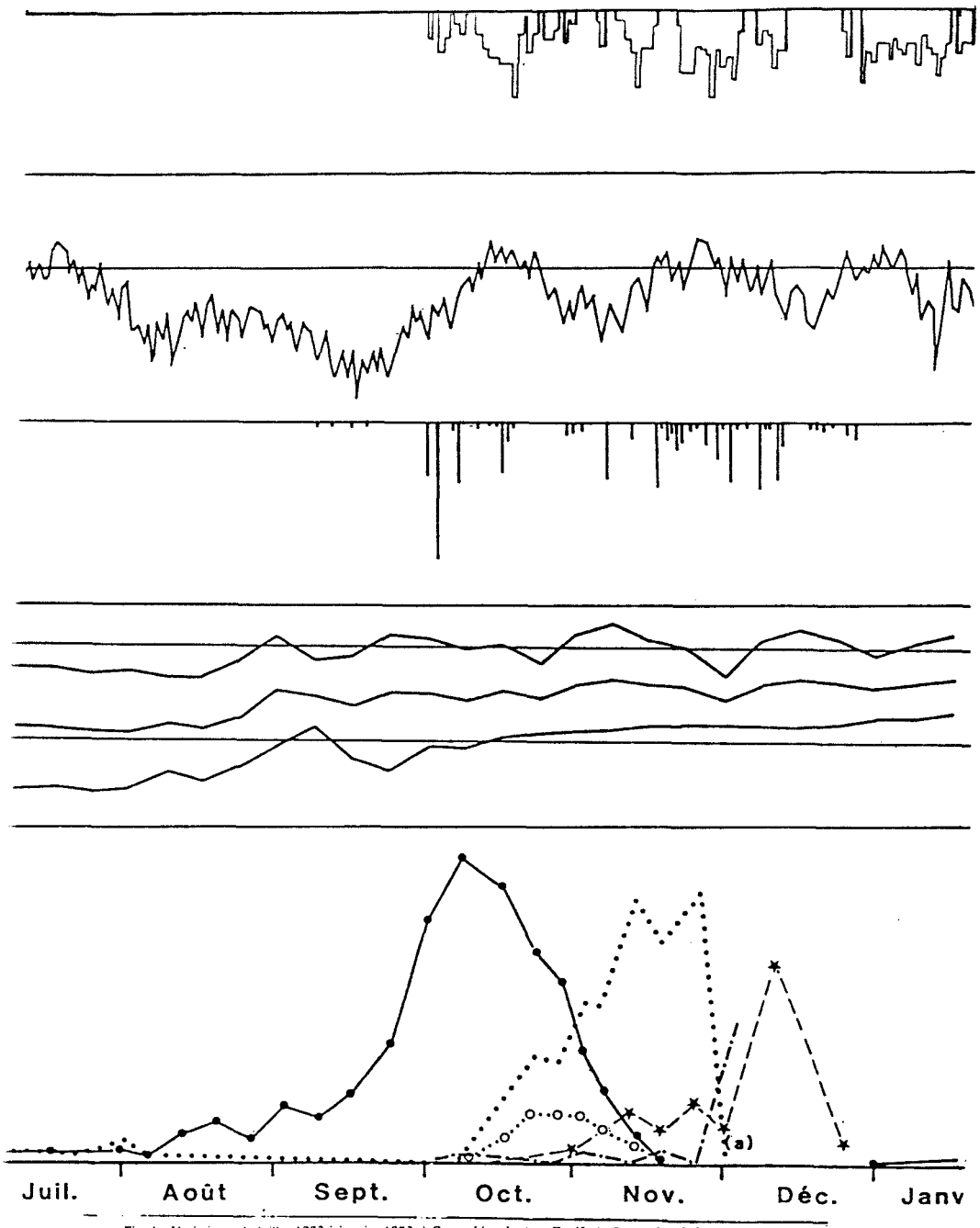


Fig. 1 : Variations, de juillet 1982 à janvier 1983, à Ganga Lingolo des effectifs de *P. manihoti* (N), des taux de *P. manihoti* mortes de mycose (*N. fumosa*) (%) du nombre de *P. manihoti* mortes de mycose, parasitées (A. sp.) (p) et du nombre de coccinelles, *E. flaviventris*, tous stades confondus (n), en relation avec les caractéristiques macroclimatiques (température, H.R. et pluviométrie).

—•—•— *P. manihoti*
• • *E. flaviventris*
Taux de *P. manihoti* mortes de mycose (*N. fumosa*)
Taux de *P. manihoti* parasitées (A. sp.)
...⊙...⊙ Nombre de *P. manihoti* mortes de mycose (*N. fumosa*)

(a) Les nombres de spécimens sont faibles et les taux de cochenilles parasitées ou mortes de mycose sont

De fin juillet à fin septembre, en pleine saison sèche, l'humidité relative n'est jamais supérieure à 90 % pendant plus d'1 heure/jour. A partir du 1er octobre, en liaison avec la chute des premières pluies, l'humidité relative moyenne augmente ; on observe dès cette date des humidités relatives supérieures à 90 % pendant au-moins 3 heures/jour.

Les effectifs de la cochenille augmentent très lentement de début juillet à début août. En août, en relation avec une augmentation de la température journalière moyenne (22°C le 2, 25°C le 29 août), la croissance de la population s'accélère pour devenir exponentielle à partir du début septembre. Pendant toute cette période, la maladie se maintient à un niveau très faible, le taux de mycose n'étant jamais supérieur à 2 %. Le maximum de population (163 cochenilles par tige) est observé le 7 octobre, soit 8 jours après la chute des premières pluies. Les effectifs de la cochenille subissent alors une chute brutale, en liaison avec l'extension rapide de la maladie. Le taux de mycose passe, en effet, de 0,1 % le 7 octobre, à 22 % le 22 octobre pour atteindre 71 % le 12 novembre, date à laquelle on ne dénombre plus que 4 cochenilles/pied en moyenne. Après avoir atteint son maximum à la mi-novembre, le taux de mycose diminue brutalement : 9 % le 2, 1 % le 11 décembre.

La diminution des effectifs de *P. manihoti* débute en même temps que l'extension de la maladie. On peut remarquer toutefois qu'en début de rétrogradation, le nombre de cochenilles mortes de mycose est relativement faible, par rapport au nombre total de cochenilles. Un autre facteur du milieu interviendrait donc probablement au niveau de la chute de la population du ravageur. Il est clair cependant que le champignon *Neozygites fumosa* est l'ennemi naturel le plus actif vis-à-vis de la cochenille du manioc à Ganga Lingolo en 1982. La valeur maximale du taux de mycose atteint en effet 75 % (pour un nombre de cochenilles par tige égal à 16), alors que le taux de parasitisme par *Anagyrus* sp. est toujours resté inférieur à 1 %, sauf le 2 décembre où il atteint exceptionnellement la valeur de 5,4 %. Les coccinelles sont pratiquement absentes du 1er juillet à la mi-novembre c'est-à-dire lors de la période de la pullulation de la cochenille. A partir de la mi-novembre, à un moment où les effectifs de la cochenille ont atteint leur niveau minimal, le nombre des coccinelles augmente très rapidement pour atteindre le 15 décembre, un maximum de 8 individus, tous stades confondus, par tige de manioc.

L'extension de la maladie à *Neozygites fumosa* apparait conditionnée par l'apparition de taux d'humidité relative supérieurs à 90 %. Il est probable qu'elle est également sous la dépendance de la température, ce phénomène débutant précisément au moment où les températures minimales dépassent le seuil de 20°C. Dans le cas des Entomophthorales pathogènes de cochenilles il n'existait pas de données chiffrées sur l'évolution de la mycose en fonction des conditions du milieu. Toutefois, d'après Coleman & Kunhi Kannan (1918), il semblerait qu'en Inde, sur caféier, *"Empusa" lecanii* Zimmermann interviendrait dans les populations de *Coccus viridis* Green (*Hom. : Coccidae*) surtout en saison sèche, alors qu'en saison de mousson, le Deutéromycète *Verticillium lecanii* (Zimmermann) Viégas peut anéantir plus de 90 % de la population du ravageur. Speare (1922), qui a décrit *Neozygites fumosa* (= *Entomophthora fumosa*) comme pathogène de *Planococcus citri* (Risso) (*Hom. : Pseudococcidae*) sur *Citrus* considère cette Entomophthorale comme l'agent de régulation le plus important de cette cochenille en Floride, région dont le climat est caractérisée par une forte pluviosité estivale. Betrem (1953) signale qu'en Indonésie, *Neozygites fresenii* (Nowakowski) Remaudière et Keller est le responsable de la chute des populations de *P. citri* sur caféier en début de saison des pluies.

Rôle de la densité

La figure 2 montre qu'avant l'extension de la maladie (7 octobre), les effectifs de la cochenille sont toujours plus élevés sur les plantes portant des colonies avec mycose que sur les

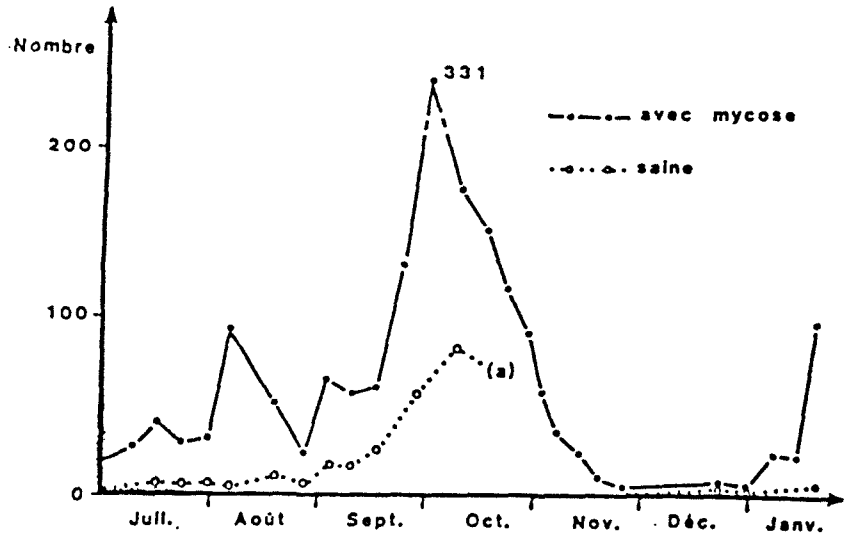


Fig. 2 : Nombre moyen de cochenilles des colonies avec le pathogène ou sans le pathogène.
(a) Pendant l'extension de la maladie, du 15 octobre au 22 novembre toutes les colonies hébergent des individus morts de mycose.
N = Nombre moyen de cochenilles par colonie.

plantes portant des colonies sans mycose. Lorsque débute l'extension de la maladie, toutes les plantes hébergeant des cochenilles portent des individus morts de mycose, ceci probablement en raison de la plus forte dissémination de l'inoculum dans le milieu. Le fait que l'évolution de la mycose à *N. fumosa* soit sous la dépendance du niveau de population de la cochenille-hôte est probablement lié aux caractéristiques biologiques de l'hôte (tendance agrégative, faible mobilité) et du pathogène (décharge des conidies à faible distance et évolution rapide de la conidie primaire en une capilloconidie adhésive) comme cela a été souligné par Dedryver (1978b) dans le cas d'une autre espèce de *Neozygites*, *N. fresenii*, pathogène de pucerons.

RÔLE DE L'EMPLACEMENT DE L'HÔTE SUR LE VÉGÉTAL

Les courbes de la fig. 3 montrent la variation du nombre d'individus de *P. manihoti* en fonction de la position de la feuille colonisée sur la tige. Le nombre de cochenilles sur apex est toujours plus élevé que celui sur jeunes feuilles, qui est lui-même toujours plus élevé que celui sur feuilles âgées. Le nombre maximum de cochenilles est observé sur apex le 30 septembre, sur jeunes feuilles le 7 octobre et sur feuilles âgées le 16 octobre. L'extension de la maladie débute au même moment sur toutes les parties colonisées du végétal (fig. 4). On note cependant que le taux maximum de mycose est observé une semaine plus tôt sur feuilles jeunes et âgées que sur apex. A partir de la fin novembre, alors que la population de *P. manihoti* est à un niveau très bas, il n'y a pratiquement plus de cochenilles tuées par le champignon sur feuilles âgées ; le taux de mycose reste cependant assez élevé en moyenne sur jeunes feuilles.

La mycose se développe un peu plus rapidement au niveau des feuilles jeunes et âgées qu'à celui de l'apex. Ce phénomène peut être expliqué par une humidité relative plus élevée dans la partie inférieure du végétal, comparativement à celle régnant au sommet de la plante.

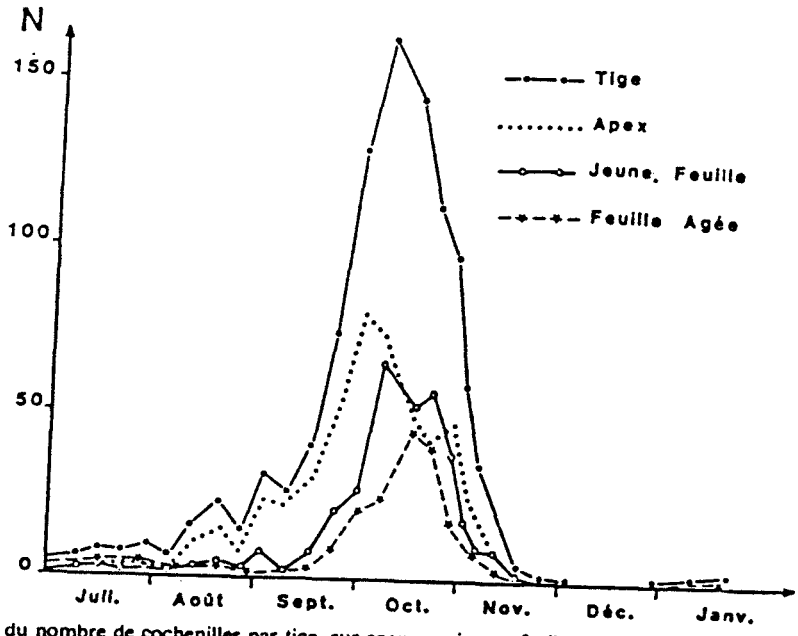


Fig. 3 : Variations du nombre de cochenilles par tige, sur apex, sur jeunes feuilles et sur feuilles âgées, à Ganga Lingolo en 1982.
N = Nombre total de cochenilles.

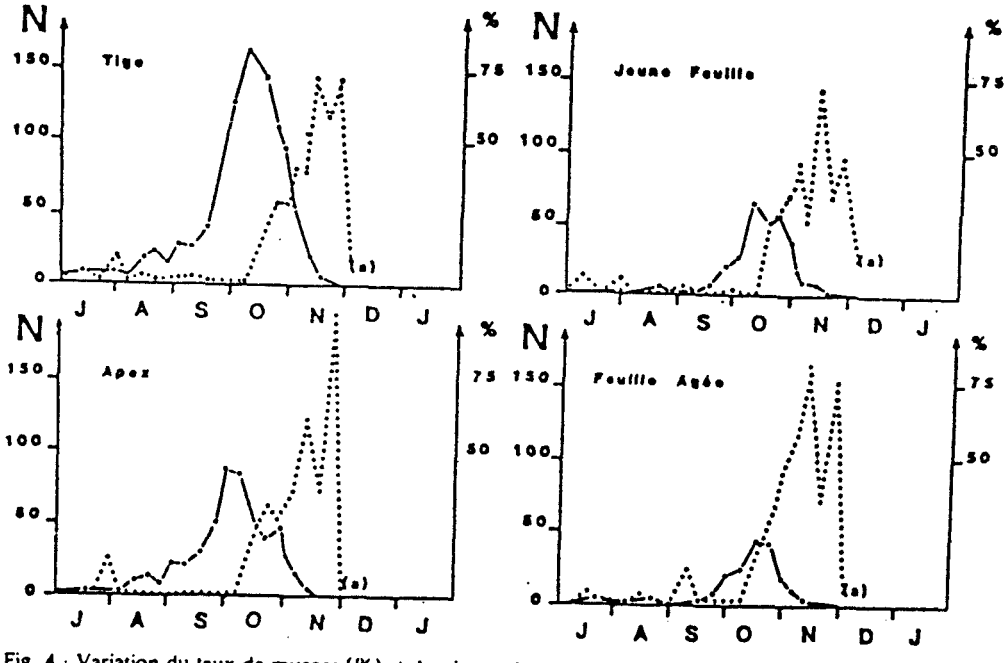


Fig. 4 : Variation du taux de mycose (%) et du niveau de population, selon l'organe végétal à Ganga Lingolo en 1982.
N = Nombre total de cochenilles.
(a) Les nombres de spécimens sont faibles et le taux de cochenilles mortes de mycose est incertain.

Ces observations sont à rapprocher de celles de Dedryver (1978a) qui a montré que les pucerons des céréales sont plus attaqués par les Entomophthorales sur feuilles que sur épi.

RÔLE DU STADE DE DÉVELOPPEMENT

Sur la fig. 5 sont représentées les variations du rapport : $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$ en fonction de la position des individus sur la plante. On constate que, quel que soit l'organe végétal (apex + jeunes feuilles ou feuilles âgées), le rapport $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$ présente du 1er juillet au 12 novembre 4 pics (8 juillet, 19-26 août, 30 septembre et 29 octobre - 6 novembre), qui correspondent à des éclosions massives. S'il n'apparait pas de grandes différences entre organes au moment du premier pic, on remarque qu'au moment des 3 autres pics, le rapport : $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$ est beaucoup plus élevé sur feuilles âgées que sur feuilles + apex, respectivement 82, 65, 44 contre 11, 11 et 8.

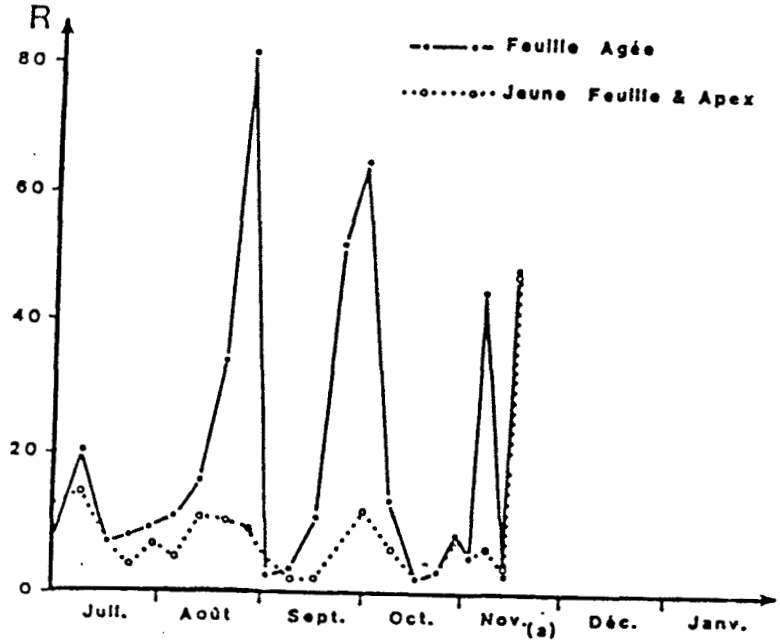


Fig. 5 : Evolution comparée du rapport $\frac{\text{Nombre de larves } (L_1 + L_2 + L_3)}{\text{Nombre de femelles } (♀ J + ♀ W)}$ (R) en fonction de l'organe végétal à Ganga Lingolo en 1982.

(a) Les nombres de spécimens sont faibles et le rapport R est incertain.

Compte tenu des caractéristiques biologiques de *P. manihoti* à 25°C et 75 % HR (Le Rü, 1984) (durée du développement embryonnaire = 7,8 ± 0,8 jours ; durée du développement larvaire = 20 ± 2,7 jours ; durée de maturation des adultes = 7 ± 1,2 jours ; 75 % des œufs pondus pendant les 12 premiers jours de la période de ponte qui est de 21 jours en moyenne), la mise en évidence des 4 pics démontre la succession de 4 générations entre le début juillet et la mi-novembre. Le temps moyen entre les 2 premières générations peut être estimé à 48 j, 34 j et 36 j, séparant respectivement la 2ème et la 3ème, et la 3ème et la 4ème génération. Lorsque la majorité des individus d'une génération est adulte (c'est-à-dire dans l'intervalle de temps séparant 2 pics), le rapport $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$ est semblable sur apex + jeunes feuilles et sur feuilles âgées. Ceci met en évidence une homogénéisation de la répartition spatiale des cochenilles due à la migration des larves néonates depuis les feuilles âgées vers les jeunes feuilles et les apex. Après la mi-novembre, la population ne comporte pratiquement que des larves, en nombre très faible. Celles-ci, devenues matures, commencent à pondre début janvier entraînant une augmentation sensible du rapport : $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$ notamment sur apex.

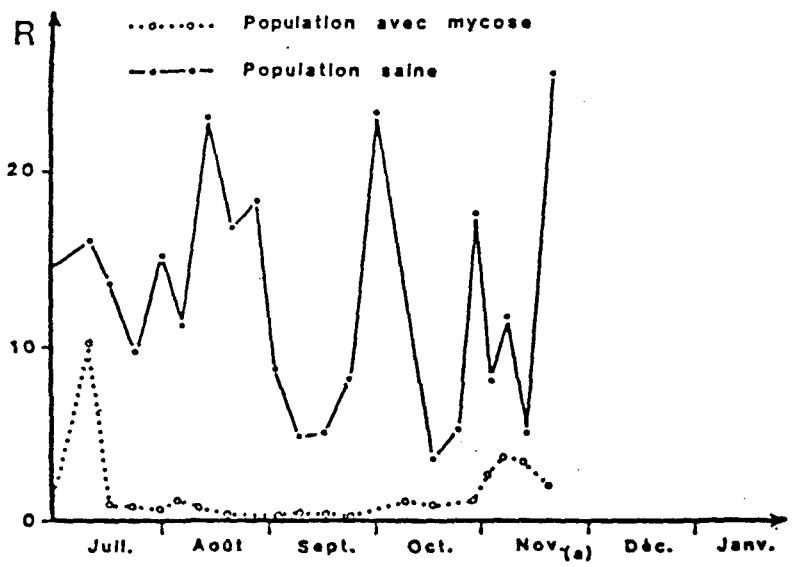


Fig. 6 : Evolution comparée du rapport $\frac{\text{Nombre de larves } (L_1 + L_2 + L_3)}{\text{Nombre de femelles } (♀ J + ♀ W)}$ (R) dans les populations avec mycose et sans mycose à Ganga Lingolo en 1982.
(a) Les nombres de spécimens sont faibles et le rapport R est incertain.

Si l'on compare les variations du rapport : $\frac{\text{nb de larves saines}}{\text{nb de femelles saines}}$ à celles du rapport : $\frac{\text{nb de larves mortes de mycose}}{\text{nb de femelles mortes de mycose}}$ (fig. 6), on constate que le 1er est toujours supérieur au 2ème. Ceci montre que les femelles sont nettement plus attaquées par le champignon que les larves pendant presque toute la période étudiée (1er juillet-2 décembre). De la mi-juillet à la mi-octobre, on distingue une phase pendant laquelle les cochenilles mortes de mycose sont pratiquement toutes des adultes. Cette phase correspond à la période pendant laquelle la maladie est à son niveau minimal.

Dès que celle-ci commence à se propager, le rapport : $\frac{\text{nb de larves mortes de mycose}}{\text{nb de femelles mortes de mycose}}$ augmente, ce qui correspond à une attaque plus importante des larves par le champignon. Ce phénomène peut être relié à l'augmentation de l'inoculum. Lorsque le taux de mycose est faible, la quantité d'inoculum est très faible et le stade adulte, dont la durée de vie est longue, a plus de chance d'être infecté que chaque stade larvaire. Au fur et à mesure que la mycose se développe, la quantité d'inoculum augmente et le temps d'exposition joue un rôle de plus en plus faible.

CONCLUSION

Le rôle primordial joué par un micro-organisme dans la régulation naturelle des populations de *Phenacoccus manihoti* est ici démontré pour la 1ère fois. L'humidité relative apparaît comme un des facteurs principaux conditionnant l'évolution de la mycose à *Neozygites fumosa*. Si le rôle de ce facteur du milieu dans l'épizootiologie des Entomophthorales est classiquement évoqué dans la littérature, peu de travaux, concernant pratiquement les seules espèces pathogènes de pucerons (*Homoptères : Aphididae*), l'établissement d'une manière précise (Missonnier *et al.*, 1970 ; Wilding, 1975 ; Dedryver, 1978c). L'extension de *Neozygites fumosa* dans la population de *Phenacoccus manihoti* est également sous la dépendance de la densité de la cochenille. Le facteur densité de l'hôte, a souvent été pris en considération dans les études portant sur les Entomophthorales de pucerons. L'extension épizootique des agents fongiques dans les populations aphidiennes n'est pas nécessairement en relation directe avec la densité de l'hôte (Ullyett & Schonken, 1940 ; Shands *et al.*, 1963 ; Missonnier *et al.*, 1970 ; Wilding, 1975 ; Rautapää & Uoti, 1976 ; Suter & Keller, 1977). La nature du pathogène et celle de l'hôte interviennent au niveau de ce phénomène.

Le présent travail repose sur des données recueillies au cours d'une gradation de la cochenille du manioc. Il sera poursuivi de manière à préciser la part relative des différents facteurs du milieu dans la régulation des populations de *Phenacoccus manihoti* en République Populaire du Congo.

REMERCIEMENTS

L'auteur exprime sa profonde reconnaissance à Messieurs Georges Remaudière, Bernard Paplerok et Charles-Antoine Dedryver pour l'aide qu'ils lui ont apportée dans la mise au point du présent article.

SUMMARY

Epizootiology of the entomophthoraceous fungus *Neozygites fumosa* in a population of the Cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* [*Hom. : Pseudococcidae*]

The regulatory action of the entomophthoraceous fungus *Neozygites fumosa* (Speare) Remaudière and Keller (*Zygomycetes*) is shown for the 1st time in a population of the Cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (*Hom. : Pseudococcidae*), in the People's Republic of the Congo in 1982. This pathogen is by far the natural enemy which intervenes the most significantly in the regulation of this insect. The development of the epizootic appears to be influenced by a relative humidity of at least 90 % along with a minimal daily temperature greater than 20°C. The spread of the disease also seems to be affected by the host density. Throughout the entire duration of this study, the adult forms were more infected than the larval forms.

Reçu le : 13 Juin 1985 ; Accepté le : 12 Août 1985.

REFERENCES

A.S.E.C.N.A. – 1964. Aperçu sur le climat du Congo. – Service météorologique, 24 p. Ronéo.

Betrem, J. G. – 1953. Interrelation and interraction of biotic and abiotic factors in some tropical insects. – *IXth Congr. Entomol.*, Amsterdam, 278-281.

Coleman, L. C. & Kunhi Kannan, K. – 1918. Some scale insect pests of coffee in south India. – *Mysore State Dept. Agr. Entomol. Ser.*, Bull. 4.

Dedryver, C. A. – 1978. a) Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France I. Répartition et évolution des populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk. et *Rhopalosiphum padi* L. de 1974 à 1977 sur blé d'hiver dans le bassin de Rennes. – *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 10, 483-505.

Dedryver, C. A. – 1978. b) Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* dans l'Ouest de la France. III. Répartition et incidence des différentes espèces d'*Entomophthora* dans les populations. – *Entomophaga*, 23, 137-151.

Dedryver, C. A. – 1978. c) Rôle de l'humidité relative sur le développement du champignon parasite, *Entomophthora aphidis* Hoffmann dans les populations de l'aphide *Sitobion avenae* F. en 1976 dans l'Ouest de la France. – *C.R. Acad. Sci. Paris* (D), 286, 1723-1726.

Fabres, G. – 1982. Bioécologie de la cochenille manioc (*Phenacoccus manihoti Hom. : Pseudococcidae*) en République Populaire du Congo. I. Variations d'abondance et facteurs de régulation. – *Agron. Trop.*, 36, 369-377.

Fabres, G. & Matile-Ferrero, D. – 1980. Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc en République Populaire du Congo (*Phenacoccus manihoti Hom. : Pseudococcidae*). I. Les composantes de l'entomocoenose et leurs inter-relations. – *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, 16, 509-515.

Hahn, S. K. & Williams, R. J. – 1973. Investigations on cassava in the Republic of Zaïre. – Rapport au commissaire d'état à l'agriculture, Republic of Zaïre. Ibadan, Nigeria, I.I.T.A., 1-12.

Iheagwam, E. U. – 1981. Natural enemies and alternative host plant of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* in south eastern Nigeria. – *Rev. Zool. Afr.*, 95, 433-438.

Le Rü, B. – 1984. Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti Hom. : Coccoidea, Pseudococcidae*) en République du Congo. – *Thèse de 3ème cycle, Université Paris XI*, 118 p.

Le Rü, B., Silvie, P. & Papierok, B. – 1985. L'Entomophthorale *Neozygites fumosa* pathogène de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* [*Hom. : Pseudococcidae*] en République Populaire du Congo. – *Entomophaga*, 30, 23-29.

Missonnier, J., Robert, Y. & Tholzon, G. – 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à Entomophthorales chez trois Aphides, *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* Börner et *Myzus persicae* Sulz. – *Entomophaga*, 15, 171-192.

Nwanze, K. F. – 1982. Relationships Between Cassava Root Yelds and Crop infestations by the mealybug, *Phenacoccus manihoti*. – *Tropical Pest Management*, 28, 27-32.

Rautapää, J. & Uotl, J. – 1976. Control of *Rhopalosiphum padi* L. [*Hom. : Aphididae*] on cereals. – *Annls. agric. fenn.*, 15, 101-110.

Shands, W. A., Simpson, G. W. & Hall, I. M. – 1963. Importance of entomogenous fungi in controlling aphids on potatoes in Northeastern Maine. – *Maine Agr. exp. Stat. tech. Bull.*, 42 p.

Speare, A. T. – 1922. Natural control of the citrus mealybug in Florida. – *U.S.D.A., Bull.*, 117, 18 p.

Suter, H. & Keller, S. – 1977. Oekologische Untersuchungen an feldbaulich wichtigen Blattlausarten als Grundlage für eine Befallsprognose. – *Z. Angew. Entomol.*, 83, 371-393.

Ullyett, G. C. & Schonken, D. B. – 1940. A fungus disease of *Plutella maculipennis* Curtis in South Africa, with notes on the use of entomogenous fungi in insect control. – *Union S. Africa Dept. Agr. and For. Sci. Bull.*, 218, 1-24.

Wilding, N. – 1975. Entomophthora species infecting pea aphis. – *Trans. R. Entomol. Soc.*, 127, 171-183.