

N° d'ordre : 819

THESE

présentée devant

L'UNIVERSITE DE RENNES I

U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES I

Mention : Sciences Biologiques

par

Antoine KIYINDOU

Sujet de la Thèse

Biologie et pouvoir régulateur d'*Exochomus flaviventris*, d'*Hyperaspis senegalensis hottentotta* et de *Diomus hennesseyi* (Col. Coccinellidae) : espèces prédatrices de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae), au Congo.

soutenue le 15 Janvier 1993 devant la Commission d'Examen

R. BARBIER

Président

J.P. NENON

G. FABRES

G. IPERTI

Examineurs

A. FERRAN

B. LE RU

RESUME

D'origine néotropicale, la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) a été introduite accidentellement en Afrique intertropicale vers les années 70.

Des prédateurs Coccinellidae locaux se sont adaptés à ce nouveau phytophage et sont observés dans presque toutes les parcelles de manioc. Malheureusement on ne sait rien de leur fonction de prédation avant l'introduction de la proie *P. manihoti*. Toutefois, on peut supposer que ces entomophages indigènes devaient se développer initialement aux dépens de proies locales ayant des niveaux d'abondance et des variations d'amplitudes numériques plus faibles que ceux de la cochenille du manioc. Selon cette hypothèse, ces entomophages devraient présenter des traits biologiques communs à savoir: 1) une fécondité faible; 2) une période de ponte longue; 3) un pouvoir d'accroissement de leur population modeste. C'est effectivement ce qu'on a constaté chez *Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* (Col. Coccinellidae). La fécondité moyenne totale a été évaluée à 125,4 et 289,3 oeufs, la période de ponte à 94 et 92 jours, le pouvoir d'accroissement de population à 0,05 et 0,07 respectivement pour *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta*.

Par ailleurs notre étude a porté sur une espèce néotropicale (*Diomus hennesseyi*, Col. Coccinellidae). Il apparaît que les traits biologiques notamment la fécondité moyenne (225,5 oeufs) et la capacité d'accroissement de population (0,10) établis pour *D. hennesseyi* sont différents et plus efficaces pour la régulation de la cochenille du manioc que ceux des prédateurs locaux.

Mots Clés: Manioc, *Phenacoccus manihoti*, *Exochomus flaviventris*, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*, *Diomus hennesseyi*, relation proie - prédateur, Congo.

SUMMARY

The cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* from neotropical origin, was accidentally introduced to intertropical Africa around the 1970s.

Local predators Coccinellidae have taken to this new phytophagous insect and can be found in almost all cassava plantations. Unfortunately, little is known of their predatory functions prior to the arrival of *Phenacoccus manihoti*.

As these predators have not previously been studied, it is possible to advance the hypothesis that they normally developed at the expense of prey which enjoyed relatively low levels of abundance and variations of increase. According to this hypothesis, these entomophagous coccinellids share common biological traits: 1) a low fecundity; 2) a long period of reproduction; 3) a relatively modest capacity to increase their population. In effect, this is what was observed among the *Exochomus flaviventris* and *Hyperaspis senegalensis hottentotta* (Col. Coccinellidae).

Diomus hennesseyi (Col. Coccinellidae) is a species collected in South America for introduction in Africa. Its study shows that its biological characteristics (duration of development, fecundity and potential for population increase) are different from those of local predators and more useful for the control of the cassava mealybug.

Key-words: Cassava, *Phenacoccus manihoti*, *Exochomus flaviventris*, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*, *Diomus hennesseyi*, prey-predators relationship, Congo.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
1 ^{er} chapitre. GENERALITES SUR LA CULTURE DU MANIOC ET LA BIOCENOSE ASSOCIEE	6
I. Situation géographique et climatique du Milieu d'étude.....	8
II. La culture du manioc.....	8
III. Les cochenilles	14
IV. Agents de régulation naturelle de <i>P. manihoti</i>	14
2 ^{ème} Chapitre. ETUDE DES CARACTERISTIQUES D' <i>E. FLAVIVENTRIS</i> , D' <i>H.S. HOTTENTOTTA</i> ET DE <i>D. HENNESSEYI</i>	18
I. Position systématique	18
II. Répartition géographique et régime alimentaire au Congo.....	19
A. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	19
B. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	19
C. La coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	20
III. Morphologie.....	20
A. La coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	20
B. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	26
C. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	29
IV. Biologie.	31
A. Introduction.....	31
B Matériel et Méthodes.....	31
1. Elevage.....	31
2. Cycle de développement.	32
3. Seuil thermique de développement.....	32
4. Fécondité.....	33
5. Paramètres des tables de vie et de fécondité.....	34
C. Résultats.....	34
1. Influence de la température sur la durée du développement pré-imaginale.....	34
1.1. Cycle de développement à une température moyenne.....	34
1.1.1 La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	34
1.1.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	34
1.1.3. La coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	37
1.2. Cycle de développement à des températures différentes.....	37

1.2.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	3 7
1.2.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	3 7
1.2.3. La coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	3 9
1.3. Seuil thermique de développement.....	3 9
1.3.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	3 9
1.3.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	3 9
1.3.3. La coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	3 9
1.4. Mortalité.....	4 2
2. Etude de la reproduction des trois Coccinellidae.....	4 2
2.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	4 2
2.1.1. Longévit�.....	4 2
2.1.2. F�condit�.....	4 2
2.1.3. Taux sexuel.....	4 2
2.1.4. Param�tres des tables de vie et de f�condit�.....	4 2
2.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	4 4
2.2.1. Long�vit� imaginale et Maturation sexuelle.....	4 4
2.2.2. F�condit�.....	4 4
2.2.3. Taux sexuel.....	4 4
2.2.4. Param�tres des tables de vie et de f�condit�.....	4 7
2.3. La coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	4 7
2.3.1. Long�vit�. imaginale et Maturation sexuelle.....	4 7
2.3.2. F�condit�.....	4 7
2.3.3. Taux sexuel.....	4 8
2.3.4. Param�tres des tables de vie et de f�condit�.....	4 8
D. Discussion.....	4 8
1. Dur�e du d�veloppement.....	4 8
2. Seuil thermique de d�veloppement.....	5 0
3. Long�vit� et f�condit�.....	5 0
4. Param�tres des tables de vie et de f�condit�.....	5 1
V. D�terminisme de la prise de nourriture : organes sensoriels des palpes maxillaires d' <i>E. flaviventris</i> et d' <i>H.s.hottentotta</i>	5 2
A. Introduction.....	5 2
B. Mat�riel et M�thodes.....	5 3
C. Observations.....	5 3
1. Morphologie du palpe maxillaire.....	5 3
1.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	5 3
1.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	5 4
2. Les diff�rents types d'organes sensoriels du dernier article du palpe maxillaire : leur localisation.....	5 4

2.1. La surface distale.....	5 4
2.1.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	5 4
2.1.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	5 4
2.2. Les sensilles de la zone centrale.....	5 4
2.2.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	5 4
2.2.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	5 5
2.3. Les sensilles de la zone périphérique.....	5 8
2.3.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	5 8
2.3.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	5 8
2.4. La face antérieure du palpe maxillaire.....	5 8
2.4.1 La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	5 8
2.4.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	5 8
2.5. La face postérieure du palpe maxillaire.....	5 8
2.5.1. La coccinelle <i>E. flaviventris</i>	5 8
2.5.2. La coccinelle <i>H. s. hottentotta</i>	5 9
3. Variation du nombre de récepteurs sensoriels selon le régime alimentaire.....	5 9
D. Discussion et Conclusion.....	6 1
1. Comparaison de la morphologie des récepteurs des deux espèces.....	6 1
2. Fonction des organes sensoriels.....	6 1
VI. Etude de la prédation de la coccinelle <i>D. hennesseyi</i>	6 3
A. Introduction.....	6 3
B. Matériel et Méthodes.....	6 3
C. Résultats.....	6 5
1. Aspects quantitatifs de la prédation.....	6 5
1.1. Evolution pondérale des larves.....	6 5
1.2. Consommation en nombre.....	6 5
1.3. Consommation en biomasse.....	6 8
2. Aspects qualitatifs de la prédation.....	6 8
2.1. La mortalité larvaire.....	6 8
2.2. La durée du développement des différents stades et la période de prise de nourriture.....	6 8
2.3. Le rendement alimentaire.....	7 0
D. Discussion et Conclusion.....	7 0

3 ^{ème} Chapitre. LES COCCINELLES ET LEURS PROIES : DYNAMIQUE DE LEURS POPULATIONS DANS LES PARCELLES DE MANIOC.....	7 2
I. Variations d'abondance des cochenilles.....	7 2
A. La cochenille <i>P. manihoti</i>	7 2

1. Généralités.....	7 2
2. Méthodes et Techniques d'échantillonnage.....	7 3
3. Résultats.....	7 4
3.1. Profil d'abondance de la cochenille d'une année à l'autre.....	7 4
3.2. Changement dans la structure en âge (succession des générations).....	7 4
B. La cochenille <i>F. virgata</i>	7 8
1. Généralités.....	7 8
2. Profil d'abondance.....	7 8
II. Variations d'abondance des coccinelles.....	8 0
A. Introduction.....	8 0
B. Matériel et Méthodes.....	8 0
C. Résultats.....	8 0
1. Profils d'abondance.....	8 0
D. Discussion.....	8 0
III. Influence de la nature et de l'abondance des proies sur l'augmentation des effectifs de deux coccinelles (<i>E. flaviventris</i> et <i>H. s. hottentotta</i>).....	8 3
A. Introduction.....	8 3
B. Matériel et Méthodes.....	8 3
C. Résultats et Discussion.....	8 4
1. Influence de la coexistence de deux proies sur la présence des deux espèces de coccinelles dans les parcelles de manioc.....	8 4
2. Influence de la structure en âge des populations de ces proies sur la dynamique des populations des deux espèces de coccinelles.....	8 6
3. Colonisation des parcelles de manioc par les coccinelles: Influence de la proie.....	8 8
4. Relation entre abondance de la proie et abondance des prédateurs.....	8 9
5. Influence des conditions saisonnières.....	9 1
D. Conclusion.....	9 1
IV. Influence possible d'une plante relais (le "faux caoutchouc") sur les déplacements trophiques de la coccinelle <i>E. flaviventris</i>	9 3
A. Introduction.....	9 3
B. Méthodes de suivi des cochenilles et des coccinelles dans la parcelle de "Faux caoutchouc".....	9 4
C. Résultats et Discussion.....	9 5
1. Vue générale des courbes d'abondance de la cochenille proie <i>P. manihoti</i> au cours de la période d'étude.....	9 5

2. Pouvoir de multiplication de la proie et du prédateur.....	100
2.1. Pouvoir de multiplication de la cochenille <i>P. manihoti</i>	100
2.2. Pouvoir de multiplication de la coccinelle <i>E. flaviventris</i>	102
3. Profils d'abondance et structure des populations.....	104
3.1. Profils d'abondance de <i>P. manihoti</i> et d' <i>E. flaviventris</i>	104
3.2. Influence de la structure en âge de <i>P. manihoti</i> sur la présence de la coccinelle <i>E. flaviventris</i>	106
4. Analyse du mécanisme de colonisation / disparition du lieu d'alimentation chez la coccinelle <i>E. flaviventris</i>	108
D. Conclusion.....	112
 CONCLUSIONS GENERALES.....	 116
 BIBLIOGRAPHIE.....	 124

INTRODUCTION GENERALE

Originnaire de l'Amérique du Sud, la cochenille farineuse du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero, est considérée depuis près de deux décennies, comme le ravageur le plus redoutable des plants de manioc en Afrique intertropicale (MATILE-FERRERO, 1977). Elle serait à l'origine d'une baisse sensible de la production du manioc (30% en moyenne, NWANZE, 1982).

Depuis son introduction dans les années 70 elle a fait l'objet de très nombreux travaux et ses caractéristiques biologiques et écologiques ont été abondamment étudiées (NWANZE, 1978; AKINLOSOTU et LEUSCHNER, 1981; FABRES, 1981a; FABRES, 1981b; IHEAGWAM, 1981a; FABRES & BOUSSIENGUET, 1982; LERÜ, 1984; LEMA et al., 1985; SCHULTESS et al., 1987; FABRES, 1989; SCHULTESS, 1989). De ces nombreuses informations, on retiendra quelques enseignements susceptibles d'aider à dresser un bilan préliminaire:

- les fluctuations saisonnières d'abondance du ravageur sont remarquablement constantes d'une année à l'autre (LERÜ et al., 1991).
- l'entomocénose locale associée à la cochenille s'est considérablement enrichie, le complexe parasitaire (parasites primaires et secondaires) est passé de deux espèces en 1970 à 10 espèces en 1987 (BIASSANGAMA et al., 1989). Les prédateurs sont au nombre de 8 en 1979 contre 21 en 1988.
- Malgré la rapide adaptation de plusieurs espèces d'entomophages locaux à l'égard de la cochenille du manioc (MATILE-FERRERO, 1977; FABRES & MATILE-FERRERO, 1980; NEUENSCHWANDER et al., 1988; BOUSSIENGUET, 1986; BIASSANGAMA et al., 1989), leur action régulatrice semble faible. Lorsqu'on connaît la place qu'occupe la manioculture* dans l'économie rurale africaine, (revenus importants procurés par la culture du manioc d'environ 1 milliard de francs français, SILVESTRE & ARRAUDEAU, 1983), et les conditions agronomiques et socioculturelles dans lesquelles elle est pratiquée, on ne peut aborder le problème de lutte contre les ravageurs du

* Manioculture = terme adopté dans le texte pour désigner la culture du manioc

manioc sans tenir compte des réflexions faites par COCHEREAU (1982), qui estimait <<que dans certains pays en voie de développement, les situations écologiques et économiques locales imposent une stratégie de gestion des populations de ravageurs fondée sur les pratiques culturelles appropriées, les cultures associées, les variétés résistantes et les manipulations des ennemis naturels, avec un investissement faible ou nul en insecticides sélectifs>>. Aussi l'acclimatation d'entomophages exotiques spécifiques est très vite apparue comme un moyen complémentaire de l'action régulatrice des ennemis locaux (HERREN, 1984). En effet l'acclimatation réussie d'un entomophage présente un énorme avantage par rapport à l'emploi de pesticides; elle est moins onéreuse et à terme plus durable. D'autre part, les conditions artisanales de la culture du manioc, réalisée sur des parcelles disséminées et généralement de petites tailles, sont un obstacle à une lutte chimique efficace et généralisée, toujours très onéreuse. A cela, s'ajoute le fait que les caractéristiques biologiques de la cochenille (présence de sécrétion cireuse sur la cuticule, oeufs protégés par ovisac) rendent aléatoire le succès d'une pulvérisation des insecticides de contact.

Loin de son habitat originel et de ses ennemis naturels, la cochenille s'est mise à pulluler. Les dégâts causés au manioc par *P. manihoti* ont été d'une telle ampleur, qu'ils ont fini par alarmer les autorités africaines et par provoquer l'intervention de la communauté scientifique internationale. Des programmes de recherches mis en place hâtivement, ont eu pour objectif: l'étude de la biologie de *P. manihoti* (NWANZE, 1978), puis l'essai d'introduction et d'acclimatation d'insectes entomophages spécifiques. En 1977, avec l'appui du Centre de Recherches pour le Développement International (C.R.D.I.), un programme de récolte et d'identification d'entomophages de *P. manihoti* fut initié en Amérique latine par le Commonwealth Institute for Biological Control (C.I.B.C.) en vue d'introductions en Afrique.

En 1982, en liaison avec l'Institut International d'Agriculture Tropicale (I.I.T.A.), un parasitoïde, *Epidinocarsis lopezi* De Santis (Hymenoptera: Encyrtidae) fut introduit au sein des agrocénoses du manioc dans 22 pays africains. Ce parasitoïde présente l'intérêt de s'être rapidement acclimaté et d'être présent dans toute la zone de culture du manioc. Cependant si son efficacité régulatrice à l'égard des populations de *P. manihoti* a été prouvée en Afrique de l'Ouest (HAMMOND *et al.*, 1987; HERREN *et al.*, 1987; NEUENSCHWANDER *et al.*, 1990), elle l'est moins en Afrique Centrale du fait

d'une part d'un nombre important d'hyperparasites locaux (BIASSANGAMA & MOUSSA, 1987; IZIQUEL, 1990) et d'autre part d'un phénomène d'encapsulation de ses oeufs par son hôte *P. manihoti* (NENON *et al.*, 1988). La démarche empirique qui a consisté à répondre à l'introduction de la cochenille par l'introduction et l'acclimatation de *E.lopezi* sans une étude préalable de tous les facteurs biotiques et abiotiques de la biocénose de *P. manihoti*, a été également semble-t-il à l'origine de ce résultat discutable obtenu avec le parasitoïde.

Ainsi, parallèlement aux travaux sur le complexe parasitaire de *P. manihoti* (NEUENSCHWANDER & MADOJEMU, 1986; HAMMOND *et al.*, 1987; HERREN *et al.*, 1987; BIASSANGAMA *et al.*, 1989; IZIQUEL & LERÜ, 1989; IZIQUEL, 1990), certains auteurs ont étudié quelques espèces de Coccinellidae prédateurs de *P. manihoti*, tant en Afrique dans sa nouvelle aire de répartition (FABRES & MATILE-FERRERO, 1980; AKINLOSUTU, 1981; IHEAGWAM, 1981b; LEMA *et al.*, 1984) qu'en Amérique du Sud d'où elle serait originaire (BELLOTTI *et al.*, 1983). L'étude de la biologie des coccinelles a été entreprise au Nigéria sur une espèce locale, *Hyperaspis marmottani* Fairn (UMEH, 1982), puis sur une espèce introduite, *Hyperaspis jucunda* (NSIAMA SHE *et al.*, 1984). Au Congo, deux coccinelles indigènes, *Exochomus flaviventris* Mader et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant ont attiré notre attention par la régularité de leur présence au sein des populations de *P. manihoti*, par l'importance du développement de leurs populations au cours de la gradation du ravageur et par l'impact qu'elles pourraient avoir sur les variations d'abondance de la cochenille (FABRES, 1981a). Malheureusement la bibliographie traitant de la biologie et de la dynamique de leurs populations est peu fournie. Cette constatation fut le point de départ des présentes recherches. Les diverses études entreprises sur les coccinelles ont eu pour objectifs, de préciser les traits biologiques de deux espèces locales *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta*, et d'une espèce introduite *D. hennesseyi*.

Pour l'auxiliaire introduit, en plus des connaissances acquises sur ses caractéristiques, on s'est proposé d'étudier au laboratoire, un aspect important de sa biologie, sa prédation vis à vis de *P. manihoti*; car *D. hennesseyi* est l'espèce susceptible d'être utilisée comme prédateur supplémentaire, en vue de renforcer l'action d'*E. flaviventris* et d'*H. s. hottentotta*.

A ces travaux de laboratoire s'ajoutent les études conduites dans les parcelles de manioc. Celles-ci étaient destinées à mettre en évidence l'influence de l'abondance des proies et de la structure des populations sur la dynamique des populations des prédateurs locaux.

Le diagramme (figure 1) illustre la nature des études réalisées au cours des 12 années consacrées au programme de recherches sur les coccinelles prédatrices et leur proie, la cochenille du manioc . Il y a deux démarches possibles pour commenter ce schéma. Les cheminements s'effectuent en associant les flèches de même épaisseur.

La première démarche est dite explicative. La coccinelle indigène *E. flaviventris* et la cochenille *P. manihoti* ont fait l'objet de nombreux travaux concernant : la structure démographique de leurs populations respectives sur le terrain à Kombé et à Mpila avec comme plantes hôtes, Mpembé et Faux caoutchouc, puis les traits biologiques du prédateur au laboratoire.

En ce qui concerne l'autre espèce indigène, *H. s. hottentotta*, elle a été remarquée en grand nombre uniquement dans les parcelles de "Mpembé" à Kombé; ainsi, les études de terrain se sont limitées pour cette coccinelle à cet habitat.

Au laboratoire, l'étude des traits biologiques de *H. s. hottentotta* a été conduite dans un but comparatif à celle d'*E. flaviventris*. On s'y est proposé comme précédemment, de préciser les paramètres suivants : durée du développement, seuils thermiques de développement et taux intrinsèque d'accroissement de populations.

La deuxième démarche est prospective. Elle intéresse spécialement l'espèce *D. hennesseyi*, prédateur introduit récemment en Afrique intertropicale. La confrontation des résultats expérimentaux obtenus dans des conditions identiques d'étude sur cette coccinelle, avec ceux des deux espèces indigènes, semble indiquer chez *D. hennesseyi* un avantage en termes de rapidité de développement; ainsi, on a essayé de vérifier son potentiel de prédation en vue de son utilisation en lutte biologique contre *P. manihoti*.

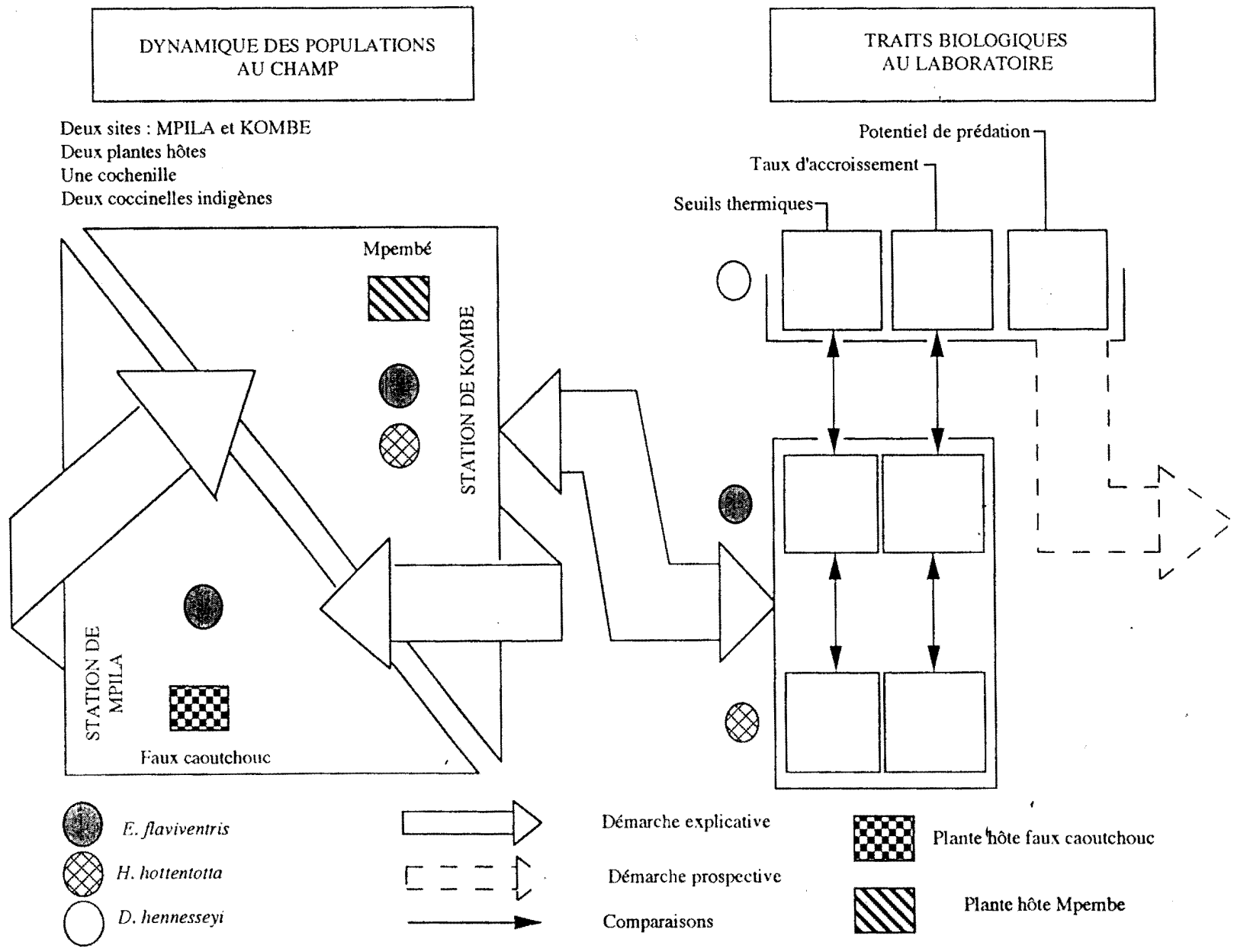


Figure 1. Nature des études réalisées sur *E. flaviventris* et ses ennemis naturels.

1^{er} chapitre - GENERALITES SUR LA CULTURE DU MANIOC ET LA BIOCENOSE ASSOCIEE

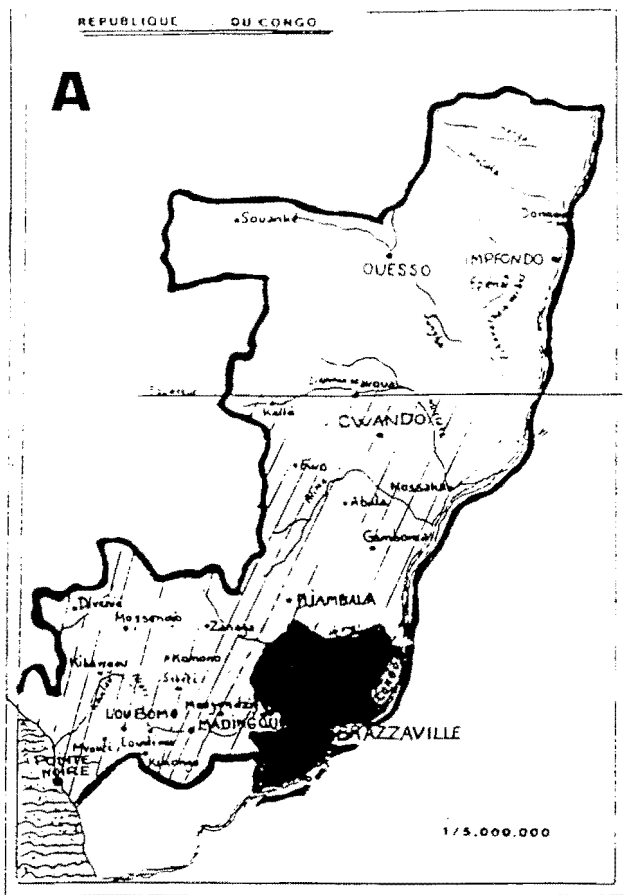
I. Situation géographique et climatique du milieu d'étude

Le Congo qui concerne notre étude est un pays de l'Afrique Centrale de 342.000 km², situé entre le 4° de latitude Nord et le 5° de latitude Sud (figure 2 A). Outre la façade maritime de l'Océan Atlantique, limitée par le massif forestier du Mayombe, (chaud et humide, caractérisé par une forêt dense), le Congo est formé de plateaux bordant la partie septentrionale du bassin du fleuve Congo (Stanley-pool). C'est au Sud-Est de ce bassin qu'a été réalisé ce travail (figures 2 A et B). Il s'agit d'une région caractérisée par la présence de la savane arborée et dégradée en plusieurs endroits, et qui englobe les circonscriptions administratives du "Pool" et de "Brazzaville". On a choisi ce milieu pour sa représentativité de la manioculture traditionnelle congolaise où la préparation du terrain, la mise en place des boutures et un ou deux désherbages plus la récolte constituent l'essentielle de l'attention portée à la culture.

Le Congo offre une très grande diversité de climats influencés dans une large mesure par les conditions géographiques, hydrographiques et botaniques locales. En général, ils sont marqués par des conditions thermohygométriques équatoriales et des rythmes saison sèche - saison des pluies caractéristiques de chaque région.

Pour ces raisons, on s'est intéressé essentiellement à la température, à l'humidité et à la pluviométrie (figures 3 et 4). Dans son ensemble, le pays est caractérisé par:

- une température relativement élevée, la température mensuelle moyenne varie de 21 à 27°C.
- une amplitude annuelle thermique faible située au-dessous de 10°C.
- des maxima et minima notables. D'après GUILLEMIN (1959), les écarts absolus des maxima et minima sont importants puisque pendant 10 jours environ par an, au mois de juin, le thermomètre descend à 12 ou 15°C à 6 heures du matin à Brazzaville; alors qu'aux mois les plus chauds, Mars et Avril, on observe des maxima absolus atteignant quelquefois 35°C.



ZONE DE CULTURE DU MANIOC (hachurée)

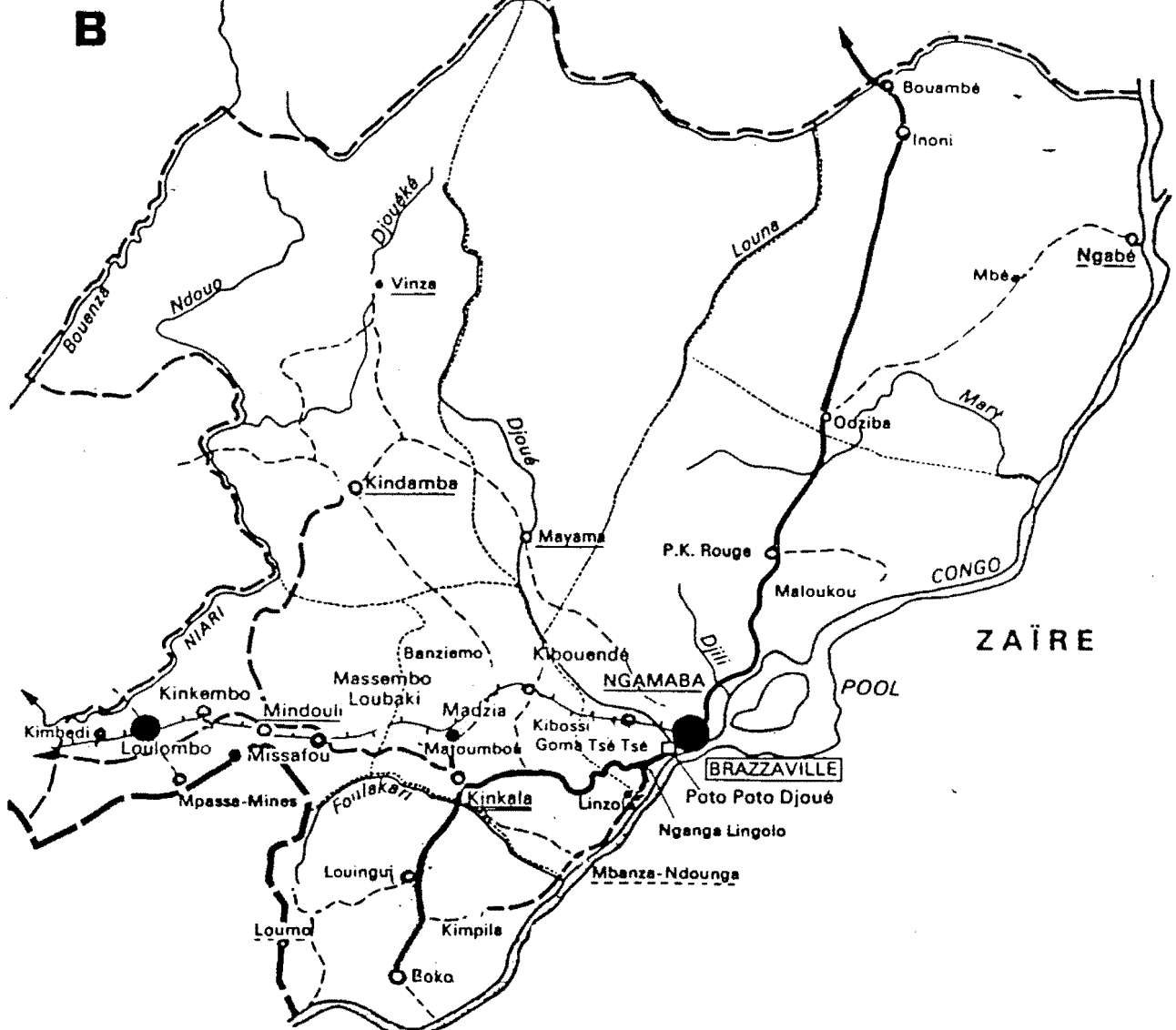


Figure 2. Carte administrative du Congo; A = zone de culture du manioc (hachurée); A et B = Région d'étude (noir) et centre détaillé.

L'humidité relative se situe souvent autour de la saturation (95 à 100%) du coucher au lever du soleil. L'effet des hautes températures des heures chaudes de la journée en septembre - octobre, fait baisser quelque peu ces valeurs à 40 - 45% H.R., mais rarement en dessous.

Selon GUILLEMIN (1959), le Congo, par sa situation géographique à cheval sur l'Equateur, connaît des régimes pluviométriques très différentes, en allant du Sud vers le Nord.

Au sud un régime subéquatorial présente deux périodes pluvieuses (grandes saisons des pluies) entrecoupées par une courte période dite petite saison sèche au cours de laquelle les précipitations sont au minimum, et une longue saison sèche (15 mai au 30 septembre) marquée souvent par un arrêt total des précipitations au mois de juillet.

Au nord, un régime équatorial, est caractérisé par la constance de la pluviométrie avec deux minima relatifs entre janvier-février et en juin-juillet, mais ne représentant pas de véritable saison sèche. Dans l'ensemble du pays, la pluviométrie se situe entre 1174 à 2039 mm par an.

La zone de notre étude, se situe dans l'aire climatique soudano-guinéenne. Pour AUBREVILLE et FACY que cite GUILLEMIN (1959), cette partie du territoire congolais est soumise au climat bas-congolais. Ce climat est caractérisé par:

- la présence d'une longue saison sèche, de juin à septembre, coïncidant avec des basses températures et un minimum de la tension de vapeur d'eau pendant les mois de juillet et août (figures 3 et 4).

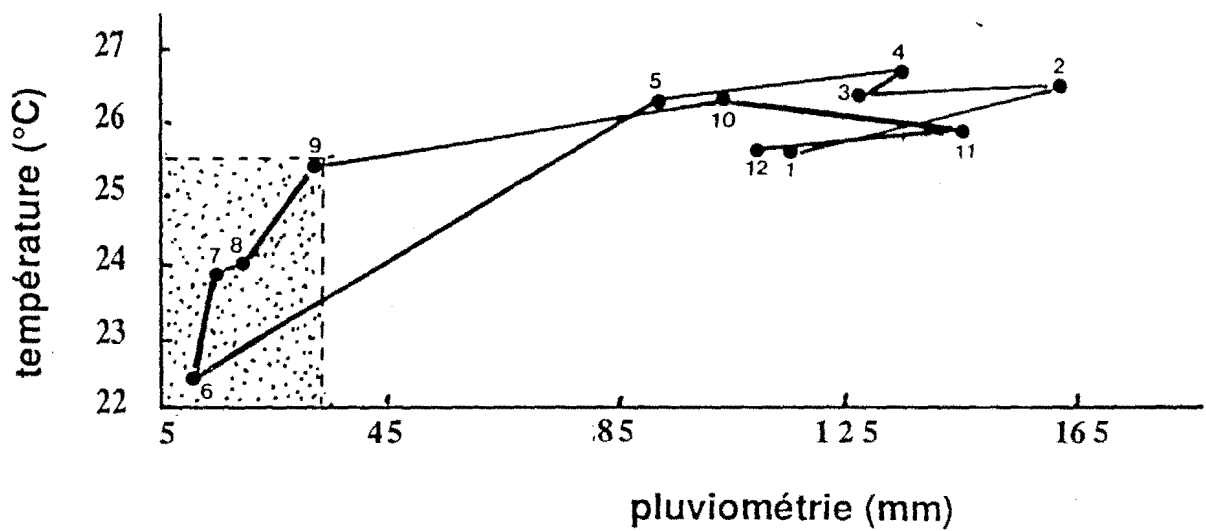
- le ralentissement des pluies qui s'observe de janvier à février (période appelée théoriquement: petite saison sèche). Et pourtant aucun de ces deux mois n'est réellement sec.

Les figures 3 et 4 illustrent ces traits du climat et nous y ferons référence au cours de nos études sur l'écologie de la cochenille ou de ses prédateurs Coccinellidae.

II. La culture du manioc (Planche I, Photo 2)


Le manioc (*Manihot esculenta* Crantz., Famille des Euphorbiaceae) existe en Afrique Centrale depuis que les Portugais l'y ont introduit, en provenance du nouveau monde, probablement vers le 16ème siècle (PYNAERT, 1951; SILVESTRE & ARRAUDEAU, 1983).

Figure 3. Diagramme pluviosité-température et hygrométrie (moyennes 1979 à 1991) à Brazzaville
 (source : Agence nationale de l'aviation)



1 = Janvier

2 = Décembre

 Période sèche

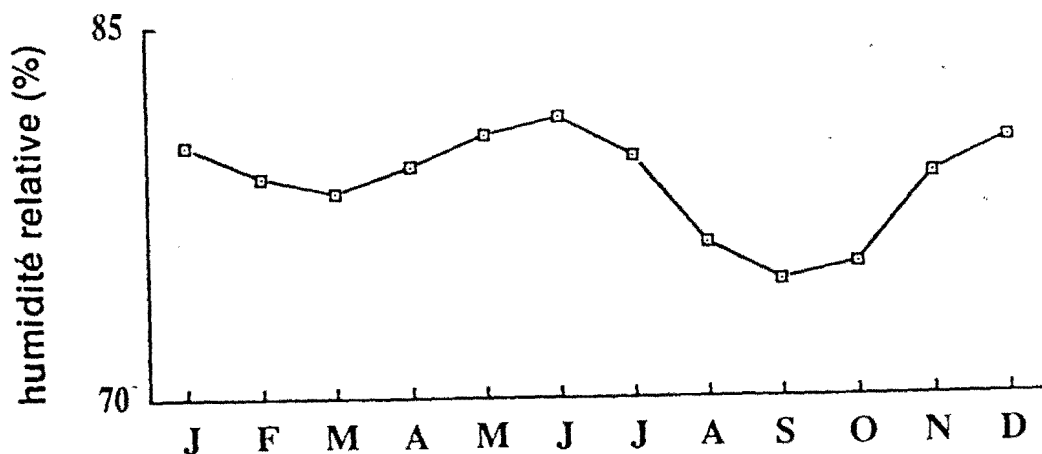


Figure 4: Les éléments du climat à Brazzaville
 (1979-1989, source: Agence Nationale de l'Aviation Civile)

A- Température maximale, moyenne mensuelle: ●
 Température minimale, moyenne mensuelle: ○
 Température moyenne (max.+ min. / 2): ○

B- Pluviométrie, moyenne mensuelle

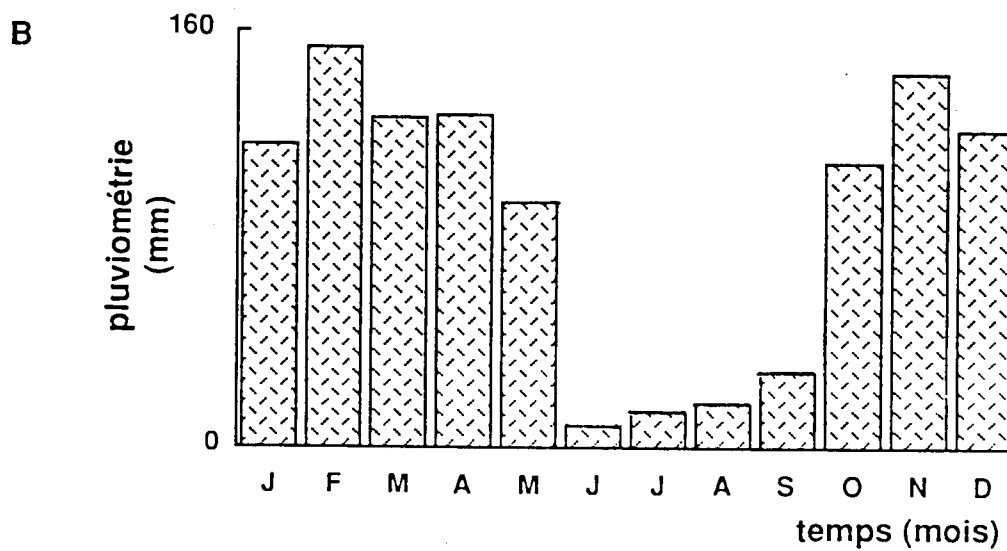
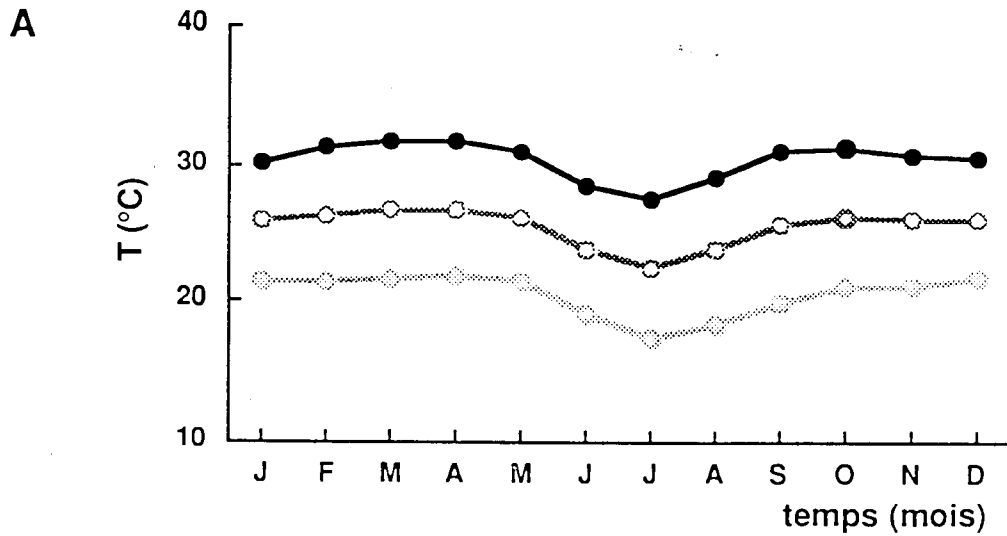


PLANCHE I

CULTURE DU MANIOC

Photo 1 : Parcelle de manioc en préparation

Photo 2 : Plants de manioc indemnes de cochenilles

Photo 3 : Plants de manioc attaqués par la cochenille
P.manihoti



Selon MOUTON (1949), que cite PYNAERT (1951), le manioc aurait été, semble-t-il, introduit d'Amérique Centrale en Afrique Centrale, par le Golfe de Guinée, au Gabon puis au Congo. Ses exigences agroécologiques sont modérées. D'après JENNINGS (1970), TAN & BERTRAND (1972), AKOBUNDU (1980), une pluviométrie annuelle de 1 à 2 mètres et des températures moyennes de 25°C et 29°C lui conviennent parfaitement. Par contre, l'excès d'eau dans le sol lui est préjudiciable et la nature physique de ce dernier peut avoir une incidence sur la plante et sa biocénose.

La production du manioc en Afrique subsaharienne est estimée à près de 50 millions de tonnes (Anonyme, 1981), dont plus de 50% sont fournis par l'Afrique Centrale: Cameroun, Congo, Gabon, R.C.A; et Zaïre (HERREN, 1984; LUTALADIO & BROCKMAN, 1984). Il constitue l'aliment de base de 200 millions d'habitants. La culture du manioc occupe environ 10 millions d'hectares, dont plus de 80% sous forme de parcelles artisanales (HERREN & BENNETT, 1984). Ses racines tubérisées sont utilisées pour l'alimentation humaine; elles entrent dans la fabrication de certains aliments fort prisés des Congolais tels que: la farine du manioc (foufou) et le pain de manioc (chikwangue), ses jeunes feuilles peuvent être consommées cuites comme des épinards (saka-saka). Les racines de manioc entrent également dans la composition d'aliments de bétail.

Au Congo, le manioc reste de loin la première plante amyliacée cultivée. Sa culture couvre presque l'ensemble du pays. Il occupe le 1/3 des 147.750 ha. de terres mises en valeur (BERTRAND, 1975).

Diverses variétés de manioc aux caractéristiques mal définies, sont cultivées dans la région de Brazzaville. Celles-ci sont regroupées sous la dénomination de manioc amer et de manioc doux; les premières sont dominantes et sont représentées surtout par la variété "Mpembé". Mais aucune parcelle n'est homogène; plusieurs variétés sont cultivées fréquemment dans la même parcelle. Dans la région d'étude, les variétés "Mpembé" et "Malouenda" se retrouvent souvent à parts égales dans les parcelles de culture. Le "Faux caoutchouc", hybride de *M. esculenta* et *M. glaziovii*, planté uniquement pour la consommation des feuilles, se cultive en ceinture de case ou dans les jardins potagers. Nous reviendrons sur ce point dans la suite de l'exposé.

La multiplication est assurée par bouturage. Les boutures sont généralement placées horizontalement à la surface du sol: ou enfoncées verticalement aux 2/3 dans une butte (cas du "Faux caoutchouc"). On élève ensuite la terre pour former une butte au-dessus de la bouture.

Cette opération est nécessaire dans une région à haut risque d'érosion . La multiplication est assurée par bouturage. Les boutures sont généralement placées horizontalement à la surface du sol: ou enfoncées verticalement aux 2/3 dans une butte (cas du "Faux caoutchouc"). On élève ensuite la terre pour former une butte au-dessus de la bouture. Cette opération est nécessaire dans une région à haut risque d'érosion . Les buttes sont disséminées dans toute la parcelle de culture à environ un mètre les unes des autres (Planche I, Photo 1) . Cette pratique sera mise à profit pour notre échantillonnage. Dix mois après la plantation, le manioc consacre la moitié de ses réserves au développement et à l'accumulation de la fécule dans les racines, au détriment de son appareil foliaire. Le manioc est récolté au bout de dix mois, voire vingt deux mois pour certaines variétés. Le sol constitue le garde manger en culture artisanale car la récolte se fait au fur et à mesure des besoins. Ainsi le manioc peut rester en place pendant deux à trois ans.

III. Les cochenilles (Planche II, Photo 1, 2 et 3)

Dans la région d'étude, le manioc est attaqué par de nombreux ravageurs (Planche I, Photo 3). Jusqu'au début des années 1970, l'Afrique en a été indemne; mais depuis l'introduction de la cochenille *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (et des acarions verts), on est confronté à un très gros problème de protection des plantes.

D'autres cochenilles sont observées sur manioc (tableau 1), à savoir: *Ferrisia virgata* Cockerell, *Phenacoccus madeirensis* Green et *Planococcus citri* Risso, Pseudococcidae; *Aonidomytilus albus* Cockerell, Diaspididae et *Saissetia nigra* Nietn., Coccidae. L'intérêt de ces cochenilles a été jugé mineur par de nombreux spécialistes, du fait, des dégâts peu importants causés au manioc par leurs populations respectives. Mais elles peuvent jouer un rôle dans la biocénose de *P. manihoti* comme on le verra plus loin pour *F. virgata*.

IV. Agents de régulation naturelle de *P. manihoti*

A cause de son potentiel biotique élevé, signalé par FABRES & BOUSSIENGUET (1982), la cochenille *P. manihoti* constitue une source alimentaire importante pour les prédateurs, et plusieurs espèces de Coccinellidae vivent aux dépens de ce ravageur. MATILE-FERRERO, en 1977, note la présence sur *P. manihoti*, d'*Exochomus flaviventris* Mader. FABRES &

PLANCHE II

LES COCHENILLES ET LEURS DEGATS SUR LE MANIOC

Photo 1 : Caractères morphologiques de *P.manihoti* (tous stades confondus)

Photo 2 : Rabougrissement de la pousse terminale d'un plant de manioc à la suite d'une attaque de *P.manihoti*.

Photo 3 : A = Caractères morphologiques de *F.virgata* (larves âgées et femelles matures).

Photo 3 : B = Présence de la coccinelle *E.flaviventris* sur la colonie de *F.virgata*.

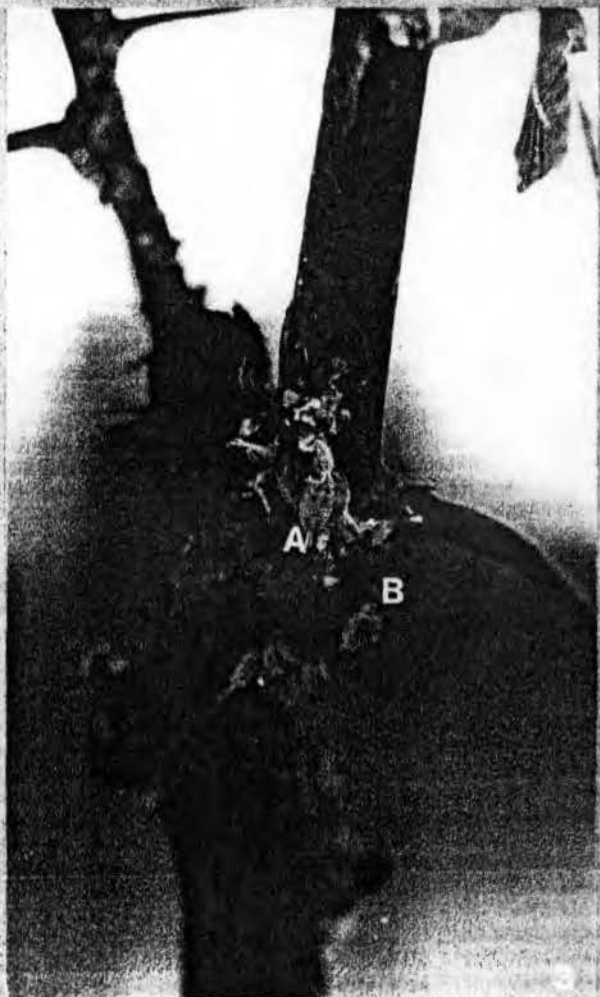
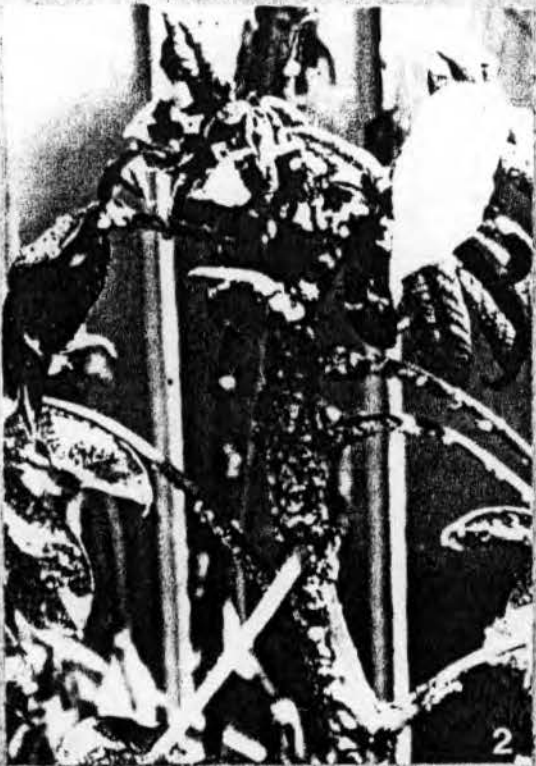
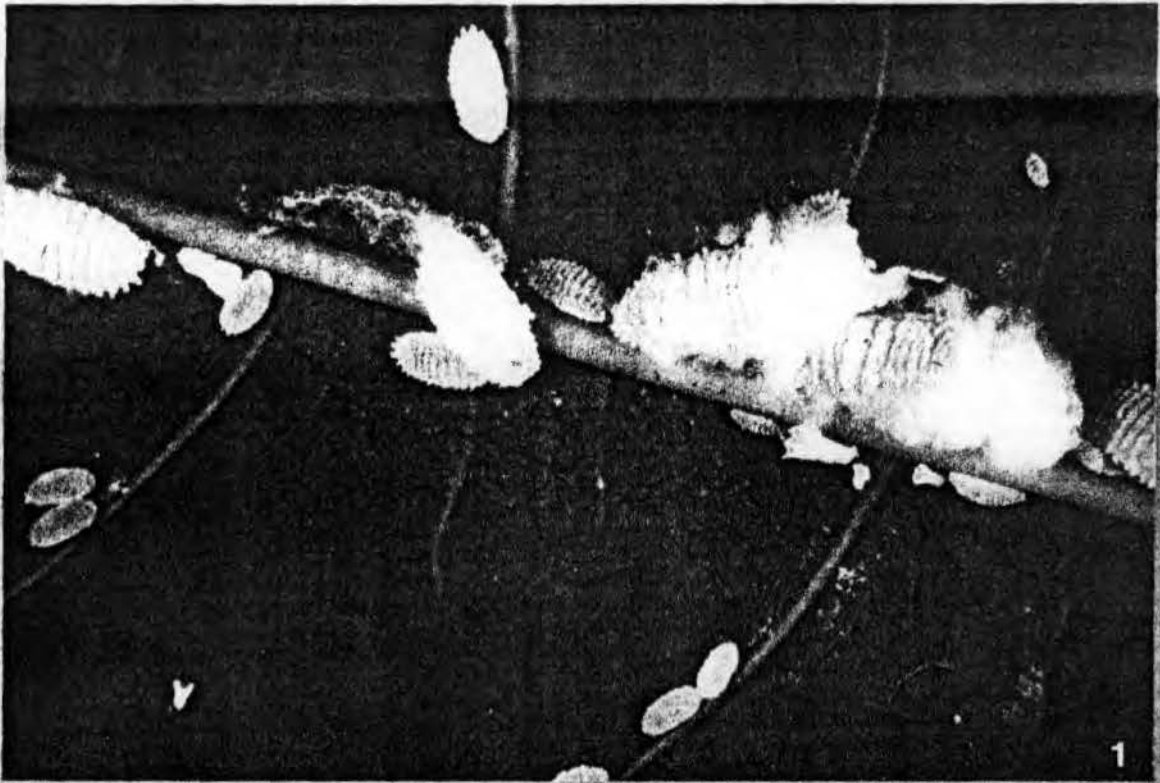


TABLEAU 1 : COCHENILLES SE DEVELOPPANT SUR MANIOC

NIVEAUX D' ATTAQUE	TIGE	FEUILLE
COCHENILLE		
PSEUDOCOCCIDAE		
<u>Phenacoccus manihoti</u> MAT. FERR.	X	X
<u>Phenacoccus madeirensis</u> GREEN		X
<u>Ferrisia virgata</u> COCKERREL	X	X
<u>Planococcus citri</u> RISSO		X
DIASPIDIDAE		
<u>Pinnapsis strachani</u> COLEY	X	X
<u>Aonidomytilus albus</u> COCKERREL	X	X
COCCIDAE		
<u>Saissetia nigra</u> NIETN.	X	X
<u>Macropulvinaria jackson</u> NEWSTEAD	X	

MATILE-FERRERO, en 1980 signalent *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant et *Exochomus concavus* Fürsch. Certaines espèces à présence fugace sont inféodées à *P. manihoti* comme *Diomus* sp., *Nephus derroni* Fürsch, *N. phenacoccophagus* Fürsch, *Scymnus (Pullus) opimus* Chazeau, *S. (Pullus) lautus* Mader, *S. (Pullus) quadrivittatus* Mulsant, *S. (Pullus) levaillanti* Mulsant, *S. acapuliferus* Mulsant. Quelques unes se développent sur *Pinnaspis strachani* Oley, tels *Pharoscymnus tomeensis* Fürsch et *Serangium giffardi* Grandi. D'autres comme *Clithostethus neuenschwanderi* Fürsch, *Hyperaspis estimabilis* Mader, *Ortalia ochracea* Weise, *Serangium kunowi* Weise, se nourrissant de proies qui restent à préciser.

La faune des parasitoïdes est plus réduite dans la mesure où, à l'inverse des prédateurs qui sont polyphages, les parasitoïdes eux semblent plus spécifiques. Elle comprend au moins une espèce indigène d'Hyménoptère, Encyrtidae endophage (*Anagyrus* sp.).

Un autre organisme, l'entomophthorale *Neozygites fumosa* (Spear) Remaudière & Keller, est susceptible, sous certaines conditions climatiques, de contribuer à la régulation de *P. manihoti* (LERÜ, 1986).

Le peuplement entomophage qui gravite autour de la cochenille du manioc est très complexe car il fait intervenir des agents de régulation primaire notamment les coccinelles qui font l'objet de cette étude, mais aussi, des entomophages secondaires (Parasitoïdes et Hyperparasitoïdes).

2ème Chapitre. CARACTERISTIQUES DES COCCINELLIDAE *E. FLAVIVENTRIS*, *H. S. HOTTENTOTTA* ET *D. HENNESSEYI*

I. Position systématique

Les travaux de dénombrement des coccinelles sur le terrain pour étudier la dynamique de leur population supposent que l'on soit en mesure d'identifier à coup sûr chaque espèce ainsi que chacun de ses stades de développement. Bon nombre de coccinelles présentes dans les parcelles de manioc ont en commun certains traits morphologiques et une étude préalable de morphologie fine des espèces étudiées s'est avérée indispensable.

Les coccinelles prédatrices d'Homoptères, appartiennent à l'ordre des Coleoptera, Groupe des Diversicornia, Super-famille des Cucujoïdea, Famille des Coccinellidae. Dans une étude phylogénique basée sur la comparaison des caractéristiques morphologiques externes des larves et des adultes,

SASAJI (1968), divise les Coccinellidae en six sous-familles à savoir:

- **Chilocorinae**
- **Coccidulinae**
- **Coccinellinae**
- **Scymninae**
- **Sticholotinae.**
- **Epilachninae**

Parmi les prédateurs Coccinellidae associés à *P. manihoti*, ceux qu'on a étudiés se différencient au niveau de leur appartenance sous-familiale et tribale: *Exochomus flaviventris* Mader appartient à la sous-famille des Chilocorinae, tribu des Chilocorini. Tandis que *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant et *Diomus hennesseyi* Fürsch font partie de la sous-famille des Scymninae; par contre pour ces deux dernières espèces, c'est la tribu qui les caractérise : *H. s. hottentotta* et *D. hennesseyi* appartiennent respectivement aux tribus des Hyperaspini et Scymnini.

II. Répartition géographique et régime alimentaire au Congo

A. La coccinelle *E. flaviventris*

Coccinelle indigène de l'Afrique intertropicale, *E. flaviventris* occupe une aire de distribution très large depuis l'Afrique de l'Ouest jusqu'en Afrique australe où elle a été signalée dans les années 60 par FÜRSCHE (1961). Depuis, elle a été observée au Congo (MATILE-FERRERO, 1977). *E. flaviventris* possède une gamme de proies très diversifiée (FABRES & KIYINDOU, 1985), se recrutant surtout au sein des Homoptères.

B. La coccinelle *H. s. hottentotta*

D'origine africaine comme *E. flaviventris*, *H. s. hottentotta* possède également la même distribution géographique que la coccinelle précédente.

Elle a été décrite en Afrique de l'Ouest par MULSANT en 1850, et depuis elle a été signalée dans toute la région intertropicale du continent Africain. Au Congo, FABRES & MATILE-FERRERO la retrouvent en 1979 (FABRES & MATILE-FERRERO, 1980). Toutefois, selon nos observations de terrain, *H. s. hottentotta* se nourrit préférentiellement des oeufs de cochenilles (Pseudococcines et certaines Lécanines).

C. La coccinelle *D. hennesseyi*

Coccinelle récemment observée en Afrique Centrale et décrite par (FÜRSCH, 1987), *D. hennesseyi* possède pour le moment une distribution géographique moins large que celle des deux autres espèces précédentes. Elle a été signalée simultanément au Nigéria (NEUENSCHWANDER *et al.*, 1987) et au Zaïre (HENNESSEY & MUAKA, 1987), puis au Congo (BIASSANGAMA *et al.*, 1989).

Néanmoins, par la description qu'en donne FÜRSCH (1987) et du fait que le genre *Diomus* est rare en Afrique (environ 3 espèces connues, CHAZEAU, 1987), *D. hennesseyi* pourrait être la même espèce que *Diomus* sp, espèce introduite au Nigéria par l'Institut International d'Agriculture Tropicale (I.I.T.A.) via le Commonwealth Institute for Biological Control (C.I.B.C.) à partir du Paraguay (HERREN & LEMA, 1983). D'après ce qui précède et si l'on considère *D. hennesseyi* comme synonyme de l'espèce *Diomus* sp, l'aire de répartition actuelle de cette coccinelle serait la zone intertropicale d'Afrique (figure 5), où, elle s'attaque surtout aux cochenilles (Pseudococcines).

III. Morphologie

A. La coccinelle *Diomus hennesseyi* Fürsch

L'adulte de *D. hennesseyi* mesure 1,3 à 1,5 mm de long et 0,95 à 1,05 mm de large. et présente une pilosité dressée. Chez le mâle, la tête et le pronotum sont jaunes, le scutellum et les élytres sont brun-jaune, les antennes comprennent 11 articles. On a néanmoins trouvé parmi les descendants issus des parents nourris avec *Planococcus citri* Risso, des mâles aux élytres brun-noir. Les femelles ont une coloration brun-noir. Le pronotum est nettement arrondi sur les côtés, mais très peu arrondi aux bordures avant et arrière. Aucune expansion des pièces buccales ne cache le prosternum qui est très distinctement bi-caréné; les lignes fémorales abdominales en arc ouvert viennent se confondre avec la marge postérieure

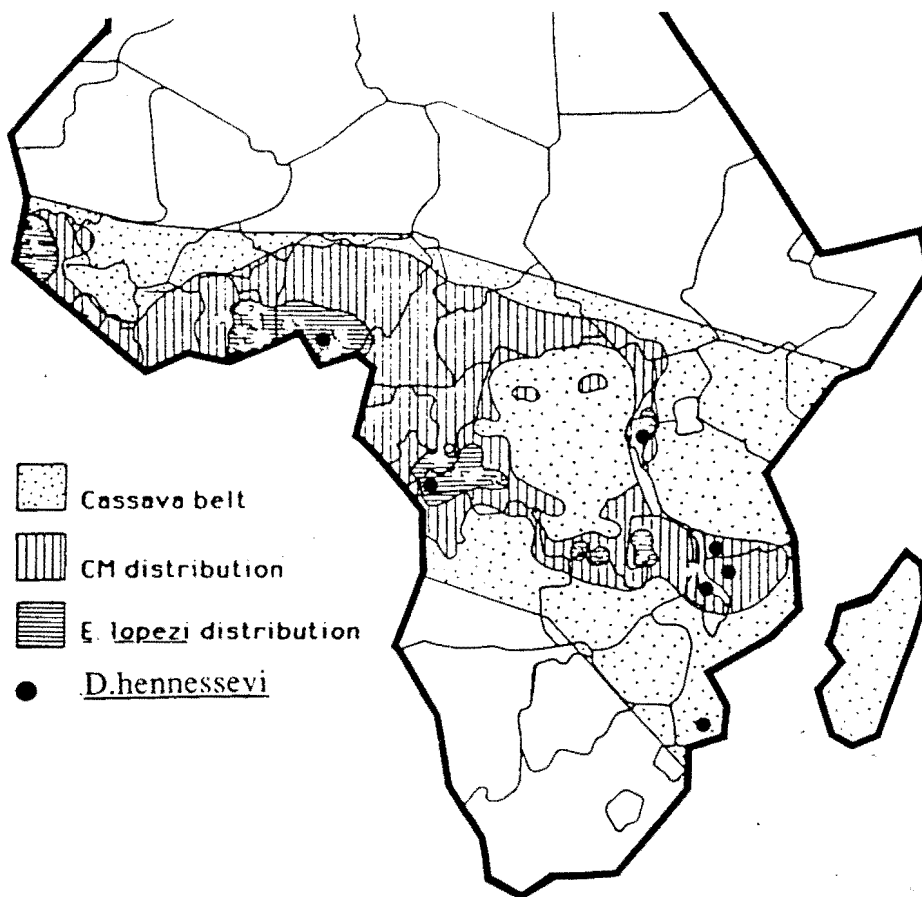


Figure 5. Répartition de *Diomus hennesseyi* en Afrique (source I.I.T.A.).

PLANCHE III

POLYMORPHISME CHROMATIQUE DES ADULTES MALES ET
FEMELLES CHEZ DEUX ESPECES DE COCCINELLIDAE

Photo 1 à 4 : *Diomus hennesseyi*, 1 et 2 : M = Mâle brun;
2 et 3 : F = Femelle noire; 4 : M = Mâle noir avec prothorax et front
bruns; F : Femelle noire.

Photo 5 : *Hyperaspis senegalensis hottentotta*

M = Mâle noir avec front brun

F = Femelle noire avec front noir

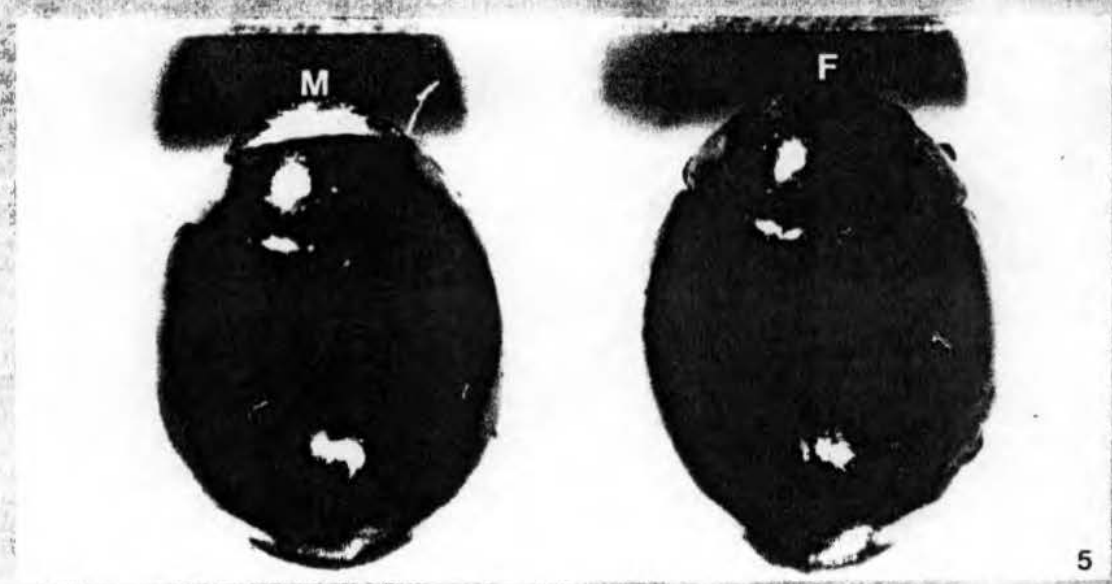
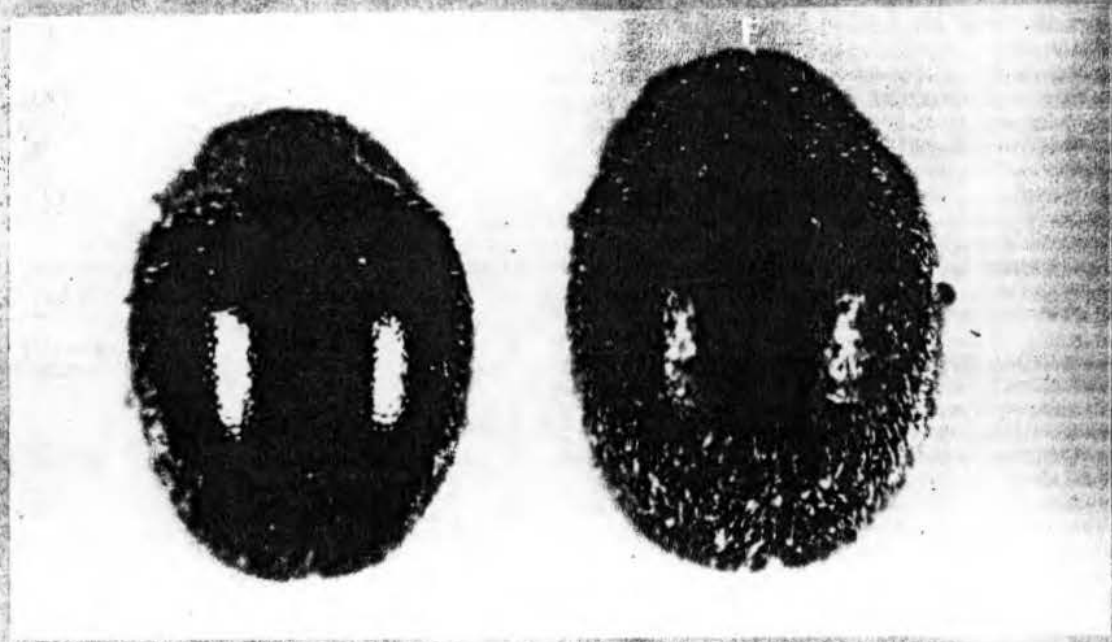
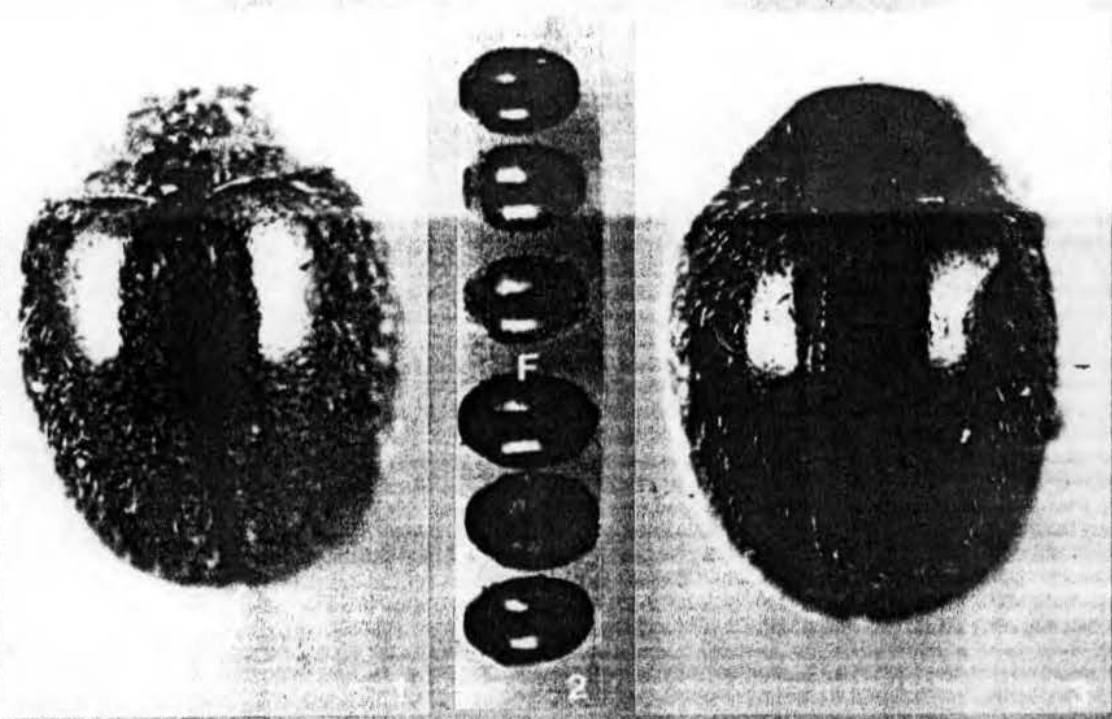


PLANCHE IV

MORPHOLOGIE DES STADES LARVAIRES ET NYMPHAL CHEZ LES
TROIS ESPECES DE COCCINELLIDAE ETUDIEES

Photo 1 : *D.hennesseyi*

A = Larve de 1^{er} stade

B = Larve de 2^{ème} stade

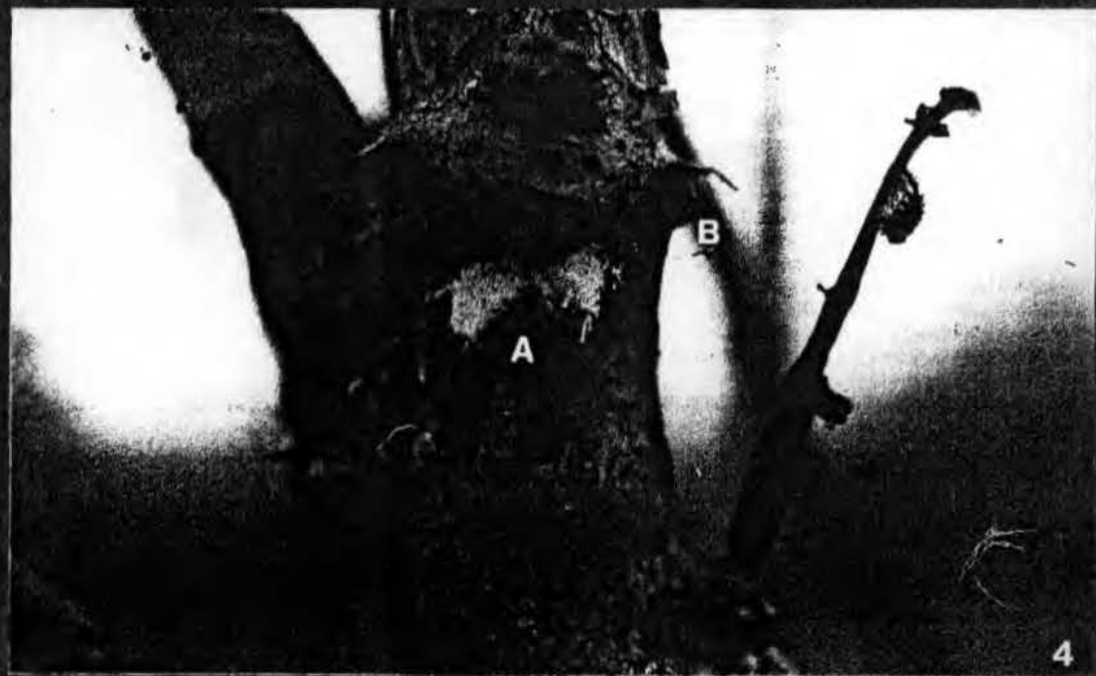
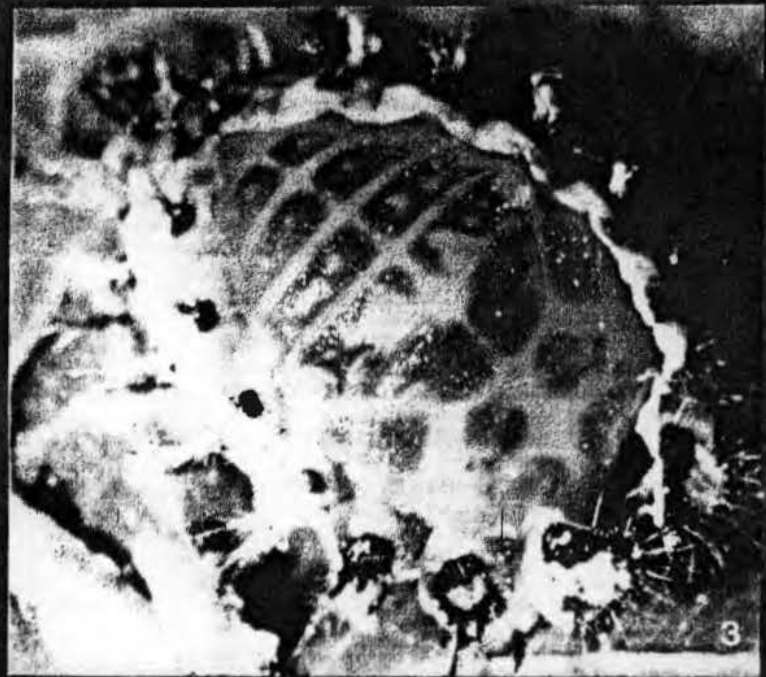
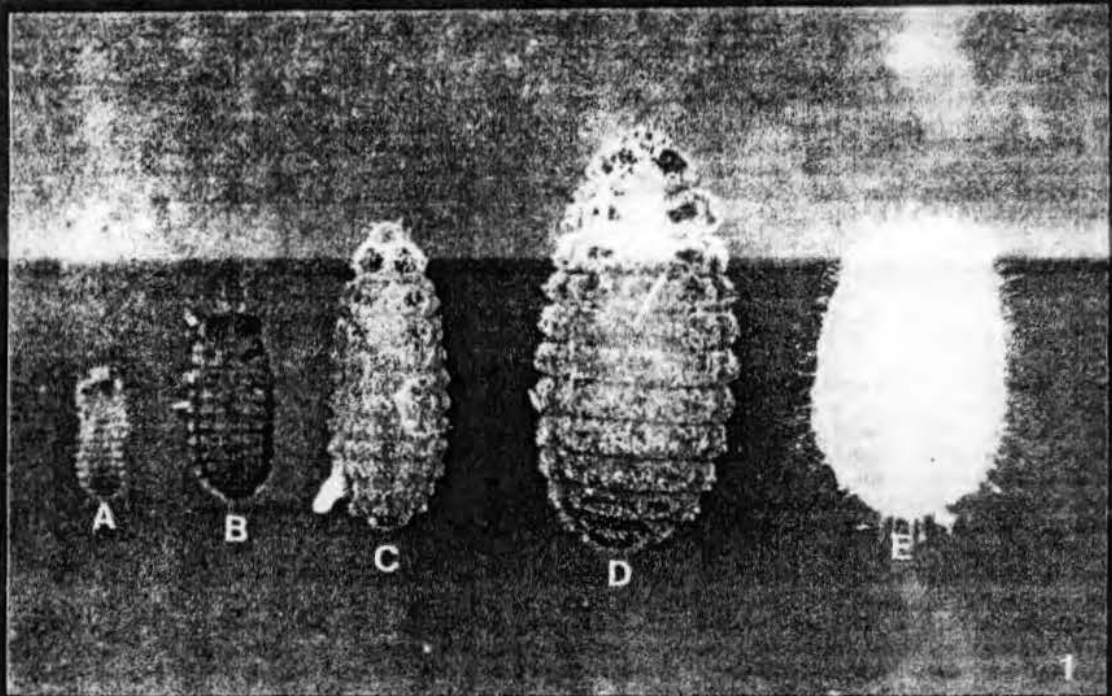
C = Larve de 3^{ème} stade

D = Larve de 4^{ème} stade

E = Nymphe

Photos 2, 3 et 4 (B et C) : *E.flaviventris*, 2 = Larve de 4^{ème} stade; 3 = Nymphe; 4 B = Adulte d'*E.flaviventris*; 4 C = Nymphe d'*E.flaviventris* fixée sur un support.

Photo 4 (A) : *H.s.hottentotta* (Larves âgées)



du segment 1, qui est très souvent partiellement indistincte. La structure des tarsi n'est pas constante. Après six générations successives chez le mâle la tête et le pronotum restent jaunes; tandis qu'ils sont de couleur noire chez la femelle (Planche III, Photo 1, 2, 3 et 4).

L'oeuf: il est de forme oblongue chez *D. hennesseyi*; mais de couleur blanc-brillant ou jaune suivant la nature de l'aliment consommé par la femelle pondreuse; nourrie avec *P. manihoti*, celle-ci pond des oeufs d'un blanc brillant, tandis que ceux pondus par une femelle nourrie avec *P. citri* sont de couleur jaune. L'oeuf devient gris-clair quelques heures avant l'éclosion, laissant apercevoir à travers le chorion les ébauches de la larve. Les oeufs sont déposés isolément ou quelquefois par groupes de 2 à 3, très étroitement accolés au support dont ils épousent la forme. Ils sont le plus souvent pondus sous les ovisacs des cochenilles, rarement à l'intérieur de ceux-ci.

Les larves: *D. hennesseyi* comme la plupart des autres coccinelles, compte quatre stades larvaires; tous, ont le même aspect, seule la taille les différencie. l'enveloppe tégumentaire est lisse et mince surtout chez la jeune larve, d'une teinte grise qui laisse transparaître l'intestin. Après chaque mue et pendant environ 6 heures, la larve est de couleur gris- foncé, elle redevient gris-clair par la suite. La larve âgée mesure de 2 à 3 mm de longueur (Planche IV, Photo 1, A, B, C et D), le dernier segment du corps est muni d'un appendice rétractile que la larve utilise pour se fixer au moment des mues. Quelque temps avant la métamorphose, la larve du dernier stade se raccourcit, se recourbe et se fixe à un support par l'extrémité de son appendice.

La nymphe: elle reste nue, les téguments de la larve du dernier stade étant repoussé vers son dernier segment abdominal. L'enveloppe tégumentaire dorsale de la nymphe est recouverte de soies fines. Pendant la nymphose, les élytres, les yeux composés, les pattes et les pièces buccales restent visibles (Planche IV, Photo 1, E).

B. La coccinelle *Exochomus flaviventris* Mader

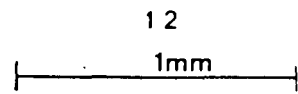
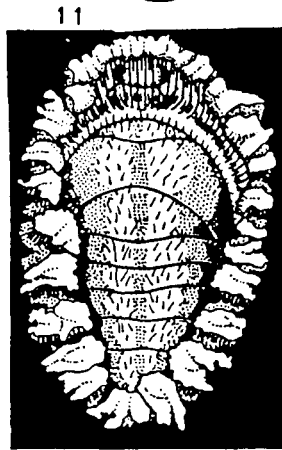
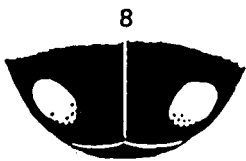
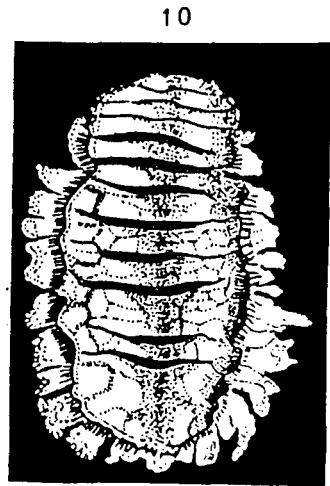
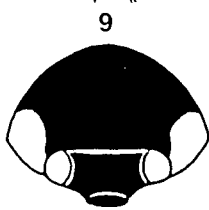
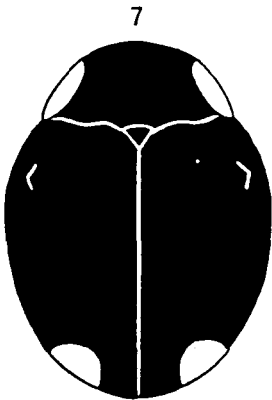
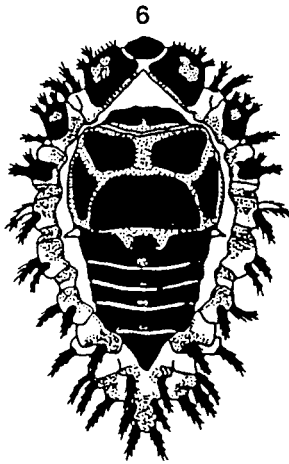
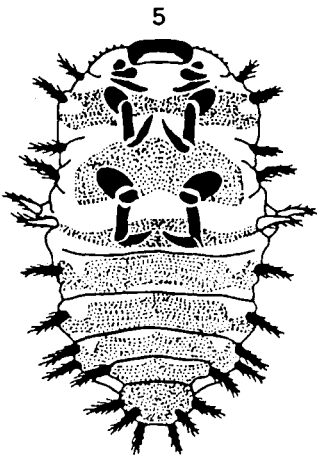
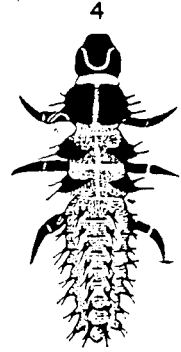
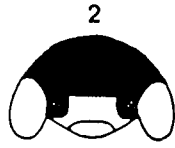
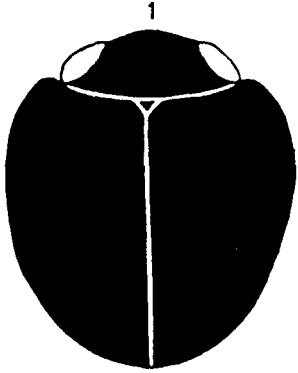
La description morphologique d'*E. flaviventris* a été reprise par FABRES (1980). C'est une coccinelle de forme hémisphérique, de taille moyenne (3-5 mm). Les adultes mâle et femelle possèdent des élytres glabres de couleur noir-luisant portant une tache orangée sur chaque côté du prothorax (Planche V, 1 à 3). La différence au niveau de la coloration de la tête des adultes a été le seul caractère distinctif visible entre mâle et femelle.

PLANCHE V.

ASPECT MORPHOLOGIQUE DES DEUX COCCINELLES INDIGENES
ETUDIEES

Photo 1 à 6 : *Exochomus flaviventris* Mader. 1: habitus en vue dorsale; 2: tête et prothorax du mâle en vue frontale; 3: tête et prothorax de la femelle en vue frontale; 4: larve du premier stade; 5: larve du dernier stade en vue ventrale; 6: exuvie de la larve du dernier stade et nymphe en vue dorsale.

Photo 7 à 10 : *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant. 7: habitus en vue dorsale; 8: partie postérieure des élytres en vue dorsale; 9: tête et prothorax de la femelle en vue frontale; 10: larve du dernier stade; 11: nymphe; 12: échelle des figures (d'après FABRES, avec la collaboration de KIYINDOU et d'EPOUNA, 1981).



En effet la femelle a une tête entièrement noire alors que celle du mâle est orangée au niveau du front et du clypéus.

L'oeuf: il est de forme oblongue et de couleur jaune-orangé lorsqu'il est nouvellement pondu; celui-ci devient gris à l'approche de l'éclosion de la larve.

Les larves: les quatre stades larvaires se différencient par leur taille, le nombre et la forme des digitations cuticulaires épineuses et rigides, qui ornent leurs segments thoraciques et abdominaux (Planche IV, Photo 2 et Planche V, 4 à 5).

La nymphe : elle reste fixée dans l'exuvie de la larve du quatrième stade jusqu'à l'émergence de l'imago; cette émergence s'effectue à partir d'une fente sagittale formée sur la partie dorsale de l'enveloppe nymphale (Planche IV, Photo 3 et Planche V, 6).

C. La coccinelle *Hyperaspis senegalensis hottentotta* Mulsant



Ainsi qu'il l'a fait pour *E. flaviventris*, FABRES, 1980, a décrit *H. s. hottentotta*. Cette coccinelle de taille moyenne (3-4 mm), a des élytres glabres, noirs, portant chacun une tache orangée à l'extrémité postérieure. On observe quelquefois une variation élytrale chez *H. s. hottentotta*. En effet certains individus portent en plus, une petite tache orangée à peine visible au milieu de chaque élytre. Comme chez *E. flaviventris*, la tête de la femelle d'*H.s.hottentotta* est noire et le mâle a le front et le clypéus de couleur orangée (Planche III, Photo 5 et Planche V, 7 à 9).

L'oeuf: chez *H. s. hottentotta*, l'oeuf a une forme plate avec un contour moins net; il est de couleur gris-sale au début de l'incubation et devient gris-clair juste avant l'éclosion de la larve.

Les larves (Planche IV, Photo 4, A et Planche V, 10) : des quatre stades larvaires, c'est le premier stade qui se distingue des autres par l'absence des filaments cireux recouvrant la partie dorsale du thorax et de l'abdomen des larves (caractéristique commune aux coccinelles appartenant aux tribus Hyperaspini et Scymnini, HODEK, 1973).

La nymphe: elle reste entièrement cachée à l'intérieur de l'enveloppe tégumentaire de la larve du dernier stade. Au moment de la nymphose, les filaments cireux se détachent et sont remplacés par une multitude de petites soies fines (Planche V, 11). Le tableau 2 illustre les différences morphologiques des adultes et des larves permettant une reconnaissance rapide des mâles, des femelles et des stades de développement de *D. hennesseyi*, d'*E.flaviventris* et de *H. s. hottentotta* sur le terrain.

TABLEAU 2: Différences morphologiques des adultes et des larves des 3 coccinelles étudiées

espèces	adultes			larves
	taille (mm)	corps	coloration de l'élytre	corps
<u>D. hennesseyi</u>	1,3-1,5	pubescent	 brun-noir  brun-jaune	nu
<u>E. flaviventris</u>	3-5	glâbre	noir	présence des tubercules sétigères
<u>H. s. hottentotta</u>	3-4	glâbre	noir + une tache sur l'extrémité postérieure de l'élytre	présence d'abondantes expansions cireuses blanches

IV. Biologie

A. Introduction

Les Coccinellidae *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* sont les deux principaux prédateurs locaux de la cochenille du manioc *P. manihoti* au Congo. Ces coccinelles étaient peu connues du point de vue de leur biologie avant la présence de la cochenille. Les études faites à ce sujet depuis 1979, permettent cependant d'établir les traits de cette biologie dans les conditions contrôlées.

On a étendu nos travaux à l'espèce *D. hennesseyi* qui serait d'introduction récente en Afrique à partir de l'Amérique du sud, et qu'on se propose d'utiliser en lutte biologique contre *P. manihoti*.

B. Matériel et Méthodes

1. Elevage

Les souches d'*E. flaviventris* et d'*H. s. hottentotta* proviennent de la région de Kombé (à 17 Km au Sud de Brazzaville) où les coccinelles se multiplient sur la cochenille du manioc. La souche de *D. hennesseyi* a été constituée à partir des individus adultes récoltés dans une parcelle de "Faux caoutchouc" de la ceinture maraîchère de Mpila à Brazzaville. Cette coccinelle vient peut être d'un pays voisin (Zaïre), où elle a été utilisée récemment en lutte biologique contre *P. manihoti* (NSIAMA-SHE, 1987).

Le maintien des souches est assuré dans des cages dont l'armature est en bois (36 x 40 x 68 cm avec 6 parois: deux parois en verre, trois autres grillagées pour l'aération), et une en bois. Les cages sont placées dans les conditions thermohygrométriques du laboratoire: température moyenne 26°C (extrêmes 21°C-31°C) et hygrométrie relative moyenne 70% (extrêmes 61%-89%). La photopériode est de 12/12. La nourriture renouvelée tous les jours, se compose d'oeufs de la cochenille du manioc encore rassemblés en ovisacs.

2. Cycle de développement

Les oeufs pondus par les coccinelles sont récupérés et mis en incubation dans des boîtes en matière plastique transparente (volume = 2 litres). Pour empêcher les larves de tomber au fond de la boîte, au moment de l'éclosion, on a placé les oeufs sur un support en grillage à mailles fines. L'hygrométrie choisie est assurée en introduisant au fond de chaque boîte, un récipient rempli d'une solution de potasse de concentration appropriée (SOLOMON, 1951). Les élevages à températures et hygrométries constantes sont faits dans différentes étuves (réglées à 20, 25, et 30°C), 75% ± 5% HR, avec une photopériode de 12/12.

Le suivi du développement embryonnaire porte sur 200 oeufs, celui du développement larvaire et nymphal sur au moins 30 individus dont le cycle est mené à terme. Pour déterminer la variation de la durée moyenne du développement des différents stades et la précision de l'essai sur le nombre d'individus (n), on a fait une analyse de variance, à savoir:

$$s^2 = (x^2) - (\sum x^2 / n) / n - 1$$

x étant la durée du développement du stade considéré, n le nombre d'individus sur lesquels s'est effectué l'essai, m la durée du développement moyen, $(\sum x) / n$; on calcule ainsi l'écart type $s = \sqrt{s^2 / n}$ et le coefficient de variation $cv = s/m$; pour une précision de 95%, les tables donnent $t = 1,96 \approx 2$. Dans chacun de nos cas, on a obtenu l'intervalle de confiance à 5% (coefficient de variation).

3. Seuil thermique de développement

La méthode de calcul du seuil thermique de développement la plus anciennement connue, est celle décrite par PEAIRS (1914). Elle est résumée par l'équation suivante:

$$(T - C). X = K \text{ (Constante thermique)}$$

avec:

X = Temps nécessaire au développement complet à une température T.

C = Seuil de développement.

D'autres méthodes, telle que celle de DAVIDSON (1944), permettent de calculer le seuil thermique de développement d'un insecte. Les méthodes de PEAIRS et de DAVIDSON, ainsi que le remarquent HODEK (1973); OBRYCKI & TAUBER (1981); DELOBEL (1983); PODOLER & HENEN (1983), présentent l'avantage de la simplicité. La méthode de DAVIDSON n'a pas été exploitée dans ce mémoire car, on n'a travaillé qu'à des intervalles de températures proches de ceux de plein champ au Congo. L'emploi du modèle linéaire de PEAIRS est apparu plus judicieux pour les températures de 20, 25 et 30°C. Il est un bon outil de calcul du seuil thermique de développement. DAVIDSON, préconise en effet, l'utilisation de son modèle pour des températures extrêmes.

Selon BONNEMAISON (1946), des différences importantes peuvent apparaître quant à la durée et au seuil thermique de développement à un stade donné et pour des insectes placés dans les mêmes conditions de températures et d'humidité, en fonction des conditions de milieu auxquelles ont été soumis les ascendants. Il suggère dans ce cas, la possibilité de tracer directement la courbe de développement complet de l'insecte. On obtient ainsi une droite de régression. Celle-ci exprime la vitesse de développement en fonction de la température. Elle coupe l'axe des températures en un point que l'on peut considérer comme la température seuil de développement pour l'insecte. C'est cette dernière méthode qui a été utilisée.

4. Fécondité

Les insectes adultes sont placés par couples dans des boîtes en matière plastique d'environ 1 cm³ dont le fond est recouvert de rondelles de papier filtre absorbant les déjections des coccinelles et dont le couvercle est grillagé. L'ensemble est placé dans une pièce à la température moyenne de 26°C ± 5°C. L'humidité relative s'élève à 80% dans chaque boîte; elle est obtenue à l'aide d'une solution saline de potassium placée au fond de chaque boîte. La photopériode est de 12 heures / 24 heures. Quotidiennement on introduit des proies et l'on retire les oeufs pondus par les coccinelles (toujours à la même heure entre 8 heures et 10 heures du matin). Le dénombrement des oeufs pondus se fait sous une loupe binoculaire. Certains oeufs ainsi dénombrés sont utilisés pour maintenir la souche du prédateur.

5. Paramètres des tables de vie et de fécondité

Connaissant la probabilité L_x pour une femelle d'être en vie à l'âge x et le nombre m_x d'oeufs à descendance femelle pondus entre l'âge $x-1$ et l'âge x (valeurs fournies par des tables de vie et de fécondité obtenues expérimentalement). On peut calculer une "capacité d'accroissement" définie comme suit par LAUGHLIN (1965):

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

avec $R_0 = \sum L_x \cdot m_x =$ taux net de reproduction
 $T_c =$ Age de la femelle à 50% du R_0
 $r_c =$ Capacité d'accroissement

C. Résultats

1. Influence de la température sur la durée du développement pré-imaginal

1.1. Cycle de développement à une température moyenne de 26°C (extrêmes 21°C-31°C)

1.1.1. La coccinelle *E. flaviventris*

Le tableau 3 indique la durée moyenne du développement pré-imaginal obtenue. Le temps d'incubation (6,2 jours en moyenne) est légèrement supérieur à ceux du premier et du deuxième stades larvaires (respectivement 4,1 et 4,5 jours en moyenne); mais il reste identique à celui du troisième stade larvaire (5,7 jours en moyenne). La durée du développement du quatrième stade est 2 fois supérieure à celle de l'embryon, du deuxième et troisième stades larvaires, et 3 fois supérieure à celle du premier stade larvaire.

1.1.2. La coccinelle *H. s. hottentotta*

Les résultats de l'étude sont présentés dans le tableau 4. L'incubation dure sensiblement 6,5 jours en moyenne, autant que l'ensemble du développement des larves L_1 , L_2 et L_3 (6,9 jours en moyenne).

Tableau 3. Durée moyenne en jours du développement pré-imaginal de la coccinelle *E. flaviventris* à une température moyenne de 26°C (extrêmes 21°C - 31°C), une hygrométrie relative de 70%.

Les moyennes sont accompagnées, selon le degré de précision désiré, des extrêmes ou de l'intervalle de confiance à 5%.

durée du développement en jours							
oeufs	L1	L2	L3	L4	nymphe	total	effectifs
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	46

TABLEAU 4 : Durée moyenne en jours du développement embryonnaire et du développement des différents autres stades pré-imaginaux pour 2 coccinelles à une température moyenne de 26°C (extrêmes 21°C - 31°C), une hygrométrie relative de 75%.

Les moyennes sont accompagnées de l'intervalle de confiance à 5%

espèces	effectifs	oeufs	L1	L2	L3	L4	nymphes	total
<u>H. s. hottentotta</u>	27	6,5 ± 0,2	3,0 ± 0,2	1,9 ± 0,1	2,0 ± 0,2	8,8 ± 0,3	10,6 ± 0,3	33,1 ± 0,3
<u>D. hennesseyi</u>	39	4,0 ± 0,1	3,4 ± 0,1	2,2 ± 0,1	2,6 ± 0,1	6,3 ± 0,1	4,3 ± 0,2	22,8 ± 0,2

C'est entre les stades larvaires que les différences de durée de développement sont plus marquées. Le développement des larves de premier stade représente 19% de l'ensemble du développement larvaire; alors que celui des L2 et L3 n'occupe respectivement que 12 et 13%. De tous les stades larvaires, c'est le troisième stade qui a la durée du développement la plus longue (56%) du temps que dure l'ensemble du développement larvaire.

1.1.3. La coccinelle *D. hennesseyi*

La durée du développement embryonnaire (4,0 jours) est égale à celle de la nymphe (4,3 jours); mais légèrement supérieure au temps du développement de la L1 ou de la L3 (respectivement 3,4 et 2,6 jours en moyenne). De tous les stades, c'est le quatrième stade larvaire qui a la durée du développement la plus longue (6,3 jours en moyenne, tableau 4).

1.2. Cycle de développement à des températures différentes

1.2.1. La coccinelle *E. flaviventris*

Les résultats font l'objet du tableau 5, ils concernent les seuls individus qui sont parvenus au stade nymphal. L'examen de ce tableau montre que pour les températures de 20, 25 et 30°C, la durée du développement des divers stades larvaires diminue au fur et à mesure que la température s'élève. De plus, à toutes ces températures, le quatrième stade larvaire présente la plus longue durée du développement (23,5, 12,3 et 8,6 jours en moyenne). Et d'autre part, pour chacune des températures choisies, la durée du développement nymphal représente sensiblement 20% de la durée moyenne du développement pré-imaginal.

1.2.2. La coccinelle *H. s. hottentotta*

D'après les résultats expérimentaux du tableau 5, *H. s. hottentotta* double la durée de son développement entre 25 et 20°C. A 25 et 30°C, les durées d'incubation sont identiques (6,5 et 5,6 jours en moyenne), ainsi que celles du développement de la larve de troisième stade (2,3 et 1,8 jours en moyenne).

TABLEAU 5 : Durée moyenne en jours du développement embryonnaire et du développement des différents autres stades pré-imaginaux et mortalité totale pour les 3 coccinelles étudiées à des températures constantes.
 Les moyennes sont accompagnées, selon le degré de précision désiré, des extrêmes ou de l'intervalle de confiance à 5%.

HR (%)	T (°C)	durée du développement en jours							mortalité (%)	n
		oeufs	L1	L2	L3	L4	nymphes	total		
<u><i>E. flaviventris</i></u>										
75-80	20	9,6 (9-10)	6,5 (6-7)	8,7 (8-10)	11,5 (11-13)	23,5 (22-24)	16,7 (15-18)	76,5 ± 1,2	48,8	60
75-80	25	6,3 (6-7)	3,0 (2-3)	3,2 (3-4)	4,1 (4-5)	12,3 (12-14)	8,7 (8-11)	37,6 ± 0,3	9,4	60
75-80	30	5,0 (5-6)	1,9 (1-2)	2,5 (2-3)	3,1 (2-4)	8,6 (8-10)	5,0 (4-6)	26,1 ± 0,5	19,8	60
<u><i>H.s.hottentotta</i></u>										
75-80	20	10,0 (9-11)	6,7 (6-8)	5,0 (4-6)	6,3 (5-7)	19,2 (19-20)	22,0 (21-23)	69,2 ± 0,7	49,8	60
75-80	25	6,5 (6-7)	3,2 (3-4)	2,1 (2-3)	2,3 (2-3)	9,0 (8-10)	10,6 (9-11)	33,7 ± 0,5	10,2	60
75-80	30	5,6 (4-6)	2,4 (2-3)	1,2 (1-2)	1,8 (1-3)	5,7 (5-7)	9,4 (8-11)	26,1 ± 0,3	20,6	60
<u><i>D. hennesseyi</i></u>										
75-80	20	6,7 ± 0,1	4,4 ± 0,2	2,0 ± 0,1	3,2 ± 0,1	7,1 ± 0,2	9,5 ± 0,2	33,9 ± 0,3	10,0	74
75-80	25	4,9 ± 0,0	3,1 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,0 ± 0,1	8,1 ± 0,2	4,2 ± 0,1	23,3 ± 0,2	17,5	66
75-80	30	4,0 ± 0,1	2,1 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,3 ± 0,2	3,8 ± 0,3	4,1 ± 0,1	17,5 ± 0,3	7,5	47

1.2.3. La coccinelle *D. hennesseyi*

Le tableau 5 indique les durées d'incubation moyennes obtenues selon les différentes températures constantes expérimentales. En prenant comme repère la température de 25°C, on a observé un accroissement de la durée d'incubation de 2,53 jours en moyenne à 20°C. La durée du développement des divers stades larvaires diminue au fur et à mesure que la température s'élève. De plus, à toutes les températures de l'étude, le 3^{ème} stade larvaire présente la plus courte durée du développement. Et d'autre part, pour chacune des températures choisies, la durée du développement reste pratiquement la même pour les 3^{ème} et 4^{ème} stades larvaires (tableau 5).

1.3. Seuil thermique de développement

1.3.1. La coccinelle *E. flaviventris*

La figure 6 A illustre le seuil thermique de développement (c) de l'ensemble des stades pré-imaginaux d'*E. flaviventris*. Les seuils thermiques de développement embryonnaire et du 4^{ème} stade larvaire obtenus sont plus bas comparativement à ceux des autres stades de développement. Toutefois, l'oeuf et la larve de 4^{ème} stade ont chacun une valeur K (Constante thermique) plus élevée (98,9 degré-jours et 137,9 degré-jours respectivement pour l'oeuf et la L4, tableau 6).

1.3.2. La coccinelle *H. s. hottentotta*

La figure 6 B montre que pour *H. s. hottentotta*, le seuil thermique de développement de l'ensemble des stades pré-imaginaux (13,5°C) est assez différent de celui de chaque stade de développement. L'oeuf et la nymphe ont les seuils thermiques de développement les plus bas de tous les stades (respectivement 6,7°C et 11,5°C); mais s'agissant de la constante thermique, ces deux stades de développement indiquent chacun une valeur plus grande par rapport à celles des autres stades (tableau 6).

1.3.3. La coccinelle *D. hennesseyi*

La valeur du seuil thermique de développement (9,7°C) obtenue pour l'ensemble du développement pré-imaginal (figure 6 C) est assez proche de celle enregistrée chez la plupart des stades de développement; mais de tous les stades de développement, c'est la L4 qui a le seuil thermique de développement le plus bas (8,3°C, tableau 6).

TABLEAU 6 : Comparaison du seuil thermique de développement et constante thermique des stades pré-imaginaux des trois espèces de Coccinellidae (données d' E. flaviventris en rappel)

stade	seuil thermique de développement et constante thermique					
	<u>E. flaviventris</u>		<u>H. s. hottentotta</u>		<u>D. hennesseyi</u>	
	c (°C)	K (degré-jours)	c (°C)	K (degré-jours)	c (°C)	K (degré-jours)
oeufs	9,7	98,9	6,7	127,5	13,3	45,8
L1	16,1	26,1	14,0	37,9	8,6	47,9
L2	15,6	34,8	17,0	15,8	10,1	27,9
L3	15,6	44,6	15,3	25,5	10,9	27,8
L4	14,0	138,0	15,9	80,3	8,3	65,0
nymphes	16,1	70,7	11,5	168,0	10,7	76,4
total	14,7	397,3	13,5	422,7	9,7	354,5

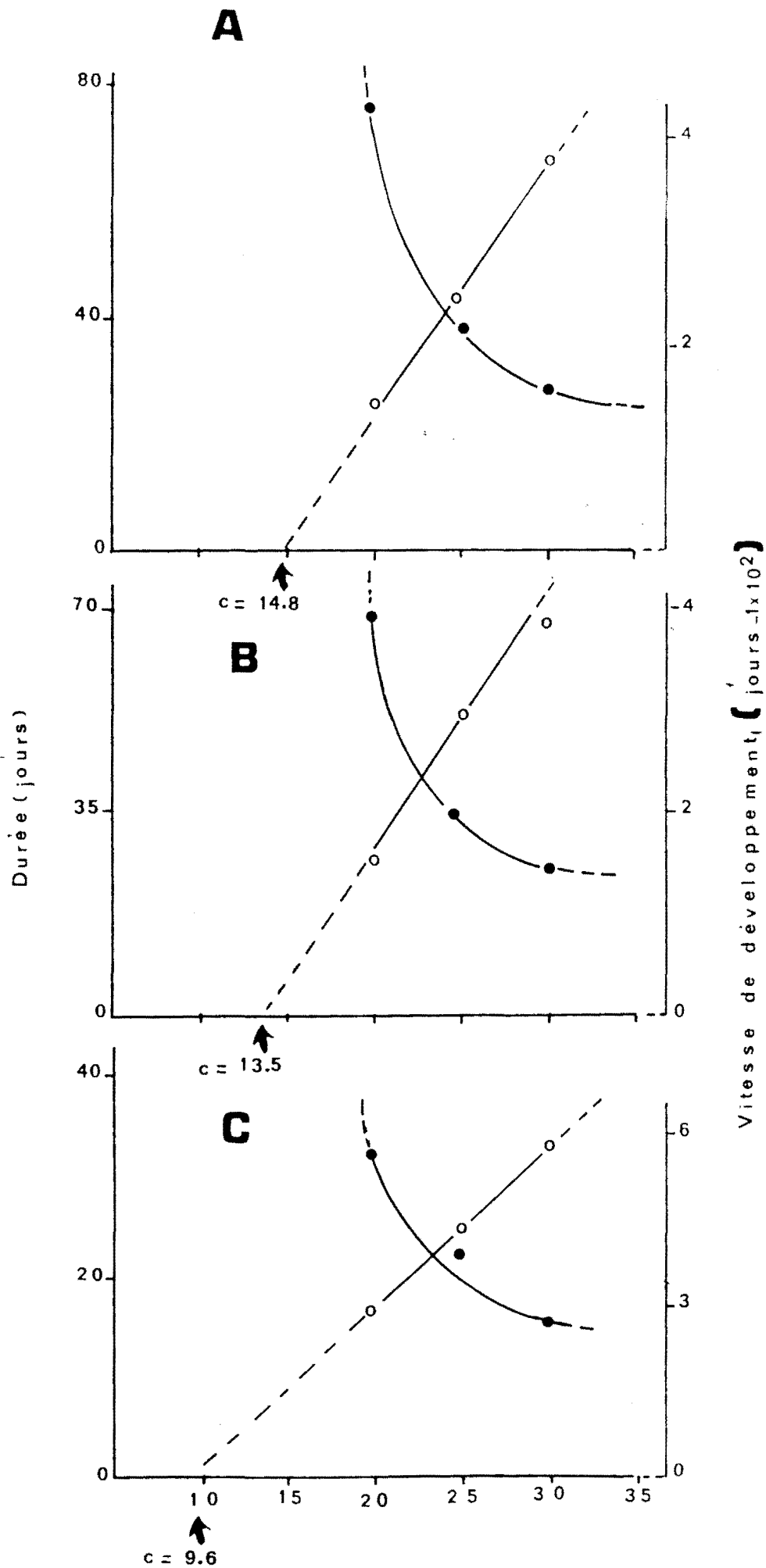


Figure 6. Courbes températures - temps (●—●) et température - vitesse de développement (○—○); A: pour *E. flaviventris*; B/ pour *H.S. hottentotta*; C: pour *D. hennesseyi*.

1.4. Mortalité

Le tableau 5 indique le pourcentage du nombre d'individus morts (tous stades confondus) sur l'ensemble de l'effectif mis en élevage). Pour les deux espèces indigènes, et dans les conditions de l'étude, la mortalité totale la plus faible est observée à 25°C; ainsi, on a enregistré la mortalité globale ci-après : 9,4% chez *E. flaviventris* et 10% chez *H. s. hottentotta*. Dans le cas de *D. hennesseyi*, la mortalité totale la plus faible (7,5%) intervient à 30°C.

2. Etude de la reproduction des trois Coccinellidae

2.1. La coccinelle *E. flaviventris*

2.1.1. Longévité imaginale et Maturation sexuelle

La maturation sexuelle dure en moyenne 15 jours, avec des extrêmes de 13 et 18 jours (tableau 7). La longévité des femelles dure en moyenne 120,9 jours (tableau 7). Cette espèce vit au maximum 167,7 jours.

2.1.2. Fécondité

La durée maximale de la période de ponte est de 94 jours. Chaque femelle est capable de pondre en moyenne 125,4 oeufs au cours de cette période. La fécondité journalière calculée sur la période correspondant au dépôt de 50% des oeufs est de 0,9 oeuf par femelle et par jour (tableau 7).

2.1.3. Taux sexuel

Dans les conditions d'élevage, le taux sexuel (rapport du nombre des femelles sur celui des adultes des deux sexes) est de 0,59.

2.1.4. Paramètres des tables de vie et de fécondité

Les données obtenues au cours de l'élevage des stades larvaires et des couples d'adultes (tableau 8) ont conduit au tracé des courbes de la figure 7 A. Elles ont également permis de calculer une capacité 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.

TABLEAU 7 : 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 oeufs 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%.

espèces	effectifs	maturation sexuelle	longévité des femelles	fécondité totale	fécondité journalière
<u>E. flaviventris</u>	14	15 (13-18)	120,9 ± 24	125,4 ± 33	0,9 max.=5
<u>H. s. hottentotta</u>	25	8 (3-10)	153,8 ± 19	289,3 ± 12	2,3 max.=9
<u>D. hennesseyi</u>	17	6 (5-9)	85 ± 10	225,5 ± 41,9	2,8 max.=11,9

A partir du paramètre défini par LAUGHLIN (1965), on a obtenu les résultats ci-après:

$$\begin{aligned} R_0 &= 66,6 \\ T_c &= 77 \text{ jours} \\ r_c &= 0,05. \end{aligned}$$

Ce qui signifie que théoriquement, et dans les conditions de l'étude, *E. flaviventris* accroît sa population 66,6 fois en une génération de 77 jours.

2.2. La coccinelle *H. s. hottentotta*

2.2.1. Longévité imaginale et Maturation sexuelle

Les femelles d'*H.s.hottentotta* vivent 153,8 jours en moyenne (tableau 7). La durée maximale de vie est de 167,5 jours avec 50% des femelles encore en vie à l'âge de 137,1 jours (figure 8 B). La durée maximale de la période de ponte est égale à 92 jours. Le début de la ponte intervient en moyenne 8 jours après l'émergence de la femelle d' *H. s. hottentotta*. Il peut être précoce (3 jours) mais ne dépasse pas les 10 jours. Les oeufs ne sont pas pondus régulièrement au cours du temps : la femelle dépose la moitié de ses oeufs au cours des 64 premiers jours.

2.2.2. Fécondité

A une grande espérance de vie, les femelles d'*H .s. hottentotta* associent une fécondité importante (tableau 7) : chaque femelle de cette espèce pond en moyenne 289,3 oeufs au cours de la période de ponte (92 jours). La fécondité journalière, calculée sur la période correspondant au dépôt de 50% des oeufs, s'établit comme suit : 2,3 oeufs par femelle et par jour.

2.2.3. Taux sexuel

Dans les conditions expérimentales, le taux sexuel (rapport du nombre des femelles sur celui des adultes des deux sexes) est de 0,43. Ce chiffre est à rapprocher de celui obtenu sur le terrain par piégeage des adultes au cours de la saison sèche : 65 femelles d'*H.s.hottentotta* sur un total de 149 adultes (0,43).

TABLEAU 8 : Pouvoir de reproduction des trois coccinelles étudiées à une température moyenne de 26°C (extrêmes 21°C-31°C), une hygrométrie relative moyenne de 70% (extrêmes 61%-89%) et une photopériode de 12 heures par jour.

espèces	taux net de reproduction (Ro)	durée moyenne d'une génération (Tc)	capacité d'accroissement (rc)
<u>E. flaviventris</u>	66,6	77	0,05
<u>H. s. hottentotta</u>	123,7	64	0,07
<u>D. hennesseyi</u>	125,3	47	0,10

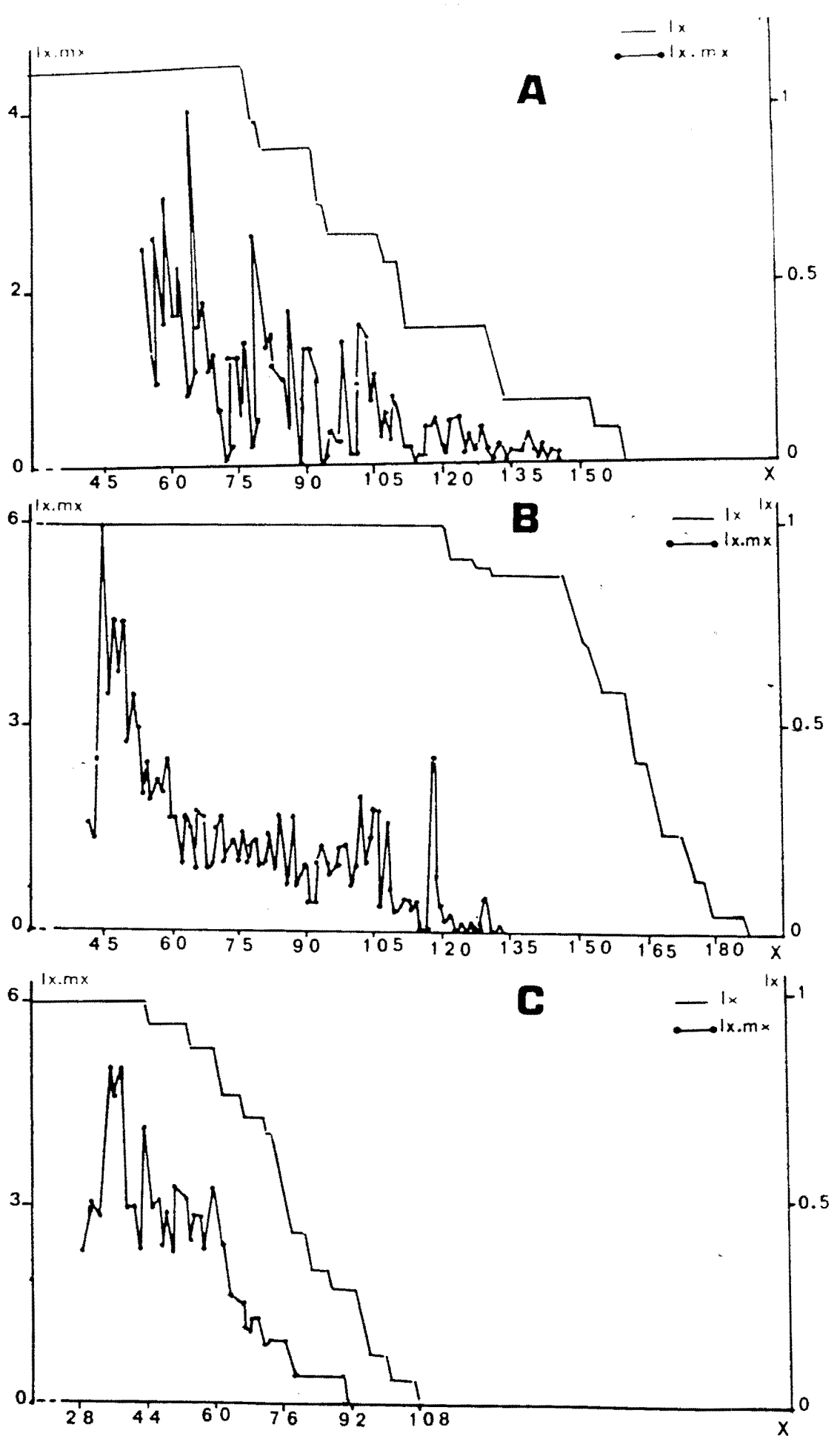


Figure 7. Variations de l'espérance de vie (l_x) et du produit $l_x.m_x$ en fonction de l'âge (x) des femelles; (m_x)= nombre des oeufs à descendance femelle pondus entre l'âge $x-1$ et l'âge x ; A: *Exochomus flaviventris*; B: *Hyperaspis senegalensis hottentotta* et C: *Diomus hennesseyi*.

Un prélèvement effectué dans la parcelle de manioc au maximum d'abondance de la cochenille (29 octobre) a donné les valeurs suivantes : 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, on utilisera le taux sexuel obtenu au laboratoire.

2.2.4. Paramètres des tables de vie et de fécondité

Comme pour l'espèce précédente, on a d'abord tracé les courbes de la figure 7 B), ensuite on a utilisé le paramètre de LAUGHLIN pour calculer la capacité d'accroissement de population d'*H.s.hottentotta*. Ce paramètre 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 du prédateur : 1 génération en deux mois.

Pour *H. s. hottentotta* la capacité d'accroissement s'établit comme suit (tableau 8)

$$\begin{aligned} R_0 &= 123,7 \\ T_c &= 64 \text{ jours} \\ r_c &= 0,07 \end{aligned}$$

2.3. La coccinelle *D. hennesseyi*

2.3.1. Longévité imaginale et Maturation sexuelle

Des données obtenues, chronologiquement détaillées (figure 7 C), se dégagent les caractéristiques suivantes : durée de la maturation sexuelle en jours (temps moyen écoulé entre la mue imaginale de la femelle et la ponte des premiers oeufs) : $5,9 \pm 2,1$; durée de vie moyenne des femelles en jours : $84,7 \pm 10$; durée de vie en jours lorsque 50% des femelles sont envies : 36,7.

2.3.2. Fécondité

Le tableau 7 indique les données obtenues sur la fécondité de *D. hennesseyi*; le nombre d'oeufs pondus en moyenne par une femelle au cours

de sa vie est de $225,5 \pm 41,9$; la ponte journalière se situe à 2,8 oeufs avec un maximum de 11,9. La durée maximale de la période de ponte est de 65 jours. La femelle de *D. hennesseyi* dépose la moitié de ses oeufs au cours des 20 premiers jours de ponte.

2.3.3. Taux sexuel

Dans les conditions d'élevage de la souche, qui sont identiques à celles de la présente expérience, le taux sexuel (rapport du nombre des femelles à celui des adultes des 2 sexes) est de 0,54. C'est cette valeur qu'on utilisera pour le calcul de la capacité d'accroissement selon LAUGHLIN (1965).

2.3.4. Paramètres des tables de vie et de fécondité

Les données obtenues au cours de l'élevage des stades larvaires, puis des couples d'adultes, ont permis l'établissement de tables de survie et de fécondité ainsi que le tracé des courbes de la figure 7 C. Elles ont également permis de calculer un taux sexuel, longévité et fécondité des femelles. Ce qui permet de quantifier le pouvoir de multiplication d'une espèce donnée dans des conditions expérimentales précises. A partir du paramètre de LAUGHLIN, on a obtenu les résultats ci-après (tableau 8):

$$R_0 = 125,3$$

$$T_c = 47$$

$$r_c = 0,10$$

D. Discussion

1. Durée du développement

L'élevage des trois coccinelles dans nos diverses conditions d'élevage a montré que ces insectes peuvent présenter des différences parfois importantes de leur durée du développement; ainsi *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* ont un cycle de développement respectif qui double pour une différence de 5°C (entre 25 et 20°C).

A Brazzaville, les températures moyennes de saison sèche sont inférieures de 5°C par rapport à celles de saison des pluies.

D'après ce qui précède, le passage de la saison des pluies à la saison sèche peut être une période critique pour le développement des deux espèces. De plus, les différences au niveau de la durée du développement sont plus marquées chez les L₁, L₂ et L₃ de *E. flaviventris*. En effet, les résultats obtenus chez cette espèce élevée à une température moyenne de 26°C (extrêmes 21°C - 31°C) montrent un cycle de développement des jeunes larves plus long par rapport à celui enregistré à la même température constante (25°C).

Globalement la durée du développement pré-imaginal est de 40,8 jours à la température moyenne; tandis qu'à la température constante de 25°C ± 1°C, la durée du développement pré-imaginal est plus courte (37,6 jours). Il se pourrait que, les conditions thermiques d'un élevage qui est réalisé en plein air au mois de mai 1984 (température moyenne 26°C; minima 21°C et maxima 31°C) est à l'origine de la différence importante entre la durée du développement obtenue à la température moyenne (26°C) et celle enregistrée à la température constante (25°C ± 1°C).

D'après MESSENGER & FLITTERS (1959) et LAUDIEN (1973), une température fluctuante est comparable, pour ce qui concerne ses effets sur le développement des insectes, à la moyenne des maxima et minima si l'amplitude des fluctuations n'excède pas 10°C.

Au cours de l'expérimentation à la température constante de 25°C, la fluctuation a été de 1°C; ainsi, à la température moyenne ou constante, la durée du développement pré-imaginal aurait dû être à peu près la même. A Brazzaville pendant environ 4 à 6 heures par jour (de mai à septembre), la température est inférieure ou égale à 18°C. Au cours de notre étude de telles températures ont été enregistrées, elles ont pu provoquer le ralentissement du développement larvaire d'*E. flaviventris*. Dans les conditions expérimentales identiques (25°C ± 1°C; 80% ± 5% HR), le développement pré-imaginal de *D. hennesseyi* est plus rapide, par rapport à celui des deux autres espèces: *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta*.

Mais comparativement aux deux espèces indigènes, le temps de développement de *D. hennesseyi* ne s'allonge que de 1,4 fois pour le même intervalle (5°C) entre 25°C et 20°C. De ce point de vue, *D. hennesseyi* peut présenter un avantage dans son emploi pour lutter contre la cochenille du manioc au Congo. En effet cette coccinelle peut mieux supporter les basses températures enregistrées au début de la saison sèche, à l'amorce de la gradation de la cochenille farineuse du manioc.

2. Seuils thermiques de développement

Pour *D. hennesseyi*, les seuils thermiques restent égaux ou supérieurs à 11°C aux stades embryonnaire et nymphal, alors que pour les larves, ils sont inférieurs à 10°C. De plus ces valeurs sur le seuil thermique de l'ensemble du développement pré-imaginal sont basses par rapport à celles enregistrées chez *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* (respectivement 14,7°C et 13,5°C, figure 6 A et B), ainsi qu'à celle de la cochenille du manioc (14,2°C) que rapporte LERÜ (1984). Toutefois, le seuil thermique le plus élevé a été noté chez *H. s. hottentotta* (17°C pour la larve de 2^{ème} stade); ceci pourrait expliquer son arrivée tardive par rapport à *E. flaviventris*, au mois de juillet dans les parcelles de manioc. Sur le terrain, les températures défavorables au développement rapide d'un insecte sont enregistrées au mois de juillet, période au cours de laquelle il n'est pas rare de relever des températures nocturnes égales aux valeurs des seuils thermiques de développement des coccinelles (KIYINDOU, 1989). *D. hennesseyi* est de ce point de vue l'espèce qui semble la mieux se comporter dans ces conditions climatiques.

3. Longévité imaginale et Fécondité

Dans les conditions expérimentales de cette étude (cf. matériel et méthodes), la femelle d'*E. flaviventris* vit moins longtemps (120,9 jours en moyenne) que la femelle d'*H. s. hottentotta* (153,8 jours en moyenne). La fécondité totale chez *E. flaviventris* s'élève à 125,4 oeufs en moyenne, soit la moitié de celle d'*H. s. hottentotta* (289,3 oeufs en moyenne). La durée moyenne de ponte est la même pour les deux espèces; mais chez *H. s. hottentotta*, la femelle qui a cessé de pondre peut vivre encore pendant 2 mois. Ceci nous amène à penser que malgré une longue survie, la femelle d'*H. s. hottentotta* n'arrive pas à exprimer toute sa fécondité réelle.

Les deux prédateurs indigènes sont élevés exclusivement sur *P. manihoti* et la fécondité d'*E. flaviventris* est relativement plus faible que celle d'*H. s. hottentotta*. Toutefois, KANIKA-KIAMFU (1991) estime que la femelle d'*E. flaviventris* peut mieux exprimer sa fécondité, lorsqu'elle se nourrit des oeufs de la Pyrale *Ephestia kuehniella* Zell (Lepidoptera : Pyralidae). On peut donc penser que la faible fécondité exprimée par *E. flaviventris* pourrait avoir pour origine une carence alimentaire liée à la seule consommation de *P. manihoti*. L'influence de la nature de la proie sur la fécondité du prédateur a déjà été montrée chez la coccinelle *Cryptolaemus montrouzieri* Muls., espèce prédatrice de *P. citri* par TCHUMAKOVA (1949).

Dans le cas d'*E.flaviventris*, un déséquilibre trophique avec retentissement sur la fécondité pourrait être la conséquence du confinement des coccinelles indigènes sur une proie impropre à l'expression de leurs potentialités sur la fécondité pourrait être la conséquence du confinement des coccinelles indigènes sur une proie impropre à l'expression de leurs potentialités reproductives. On retrouve là les notions de nourritures essentielle et alternative développées par HODEK (1962).

Chez *D. hennesseyi*, la longévité imaginale et la fécondité totale moyenne sont étroitement liées (KIYINDOU, 1990). Ce prédateur possède une fécondité (225,5 oeufs en moyenne) qui la situe dans le cas général des Scymnini se nourrissant de cochenilles (HODEK, 1973; IZHEVSKY & ORLINSKY, 1988).

4. Paramètres des tables de vie et de fécondité

L'étude des modalités de la reproduction chez *E. flaviventris*, *H. s. hottentotta* et *D. hennesseyi* montre que ces espèces possèdent chacune un potentiel d'accroissement théorique différent. Dans nos conditions expérimentales, *D. hennesseyi* augmente rapidement ses effectifs par une ponte précoce en 36 jours. Ce prédateur possède un R_0 nettement supérieur à celui d'*E.flaviventris*; mais proche du R_0 d'*H.s.hottentotta*.

Pour déterminer les paramètres R_0 , T_c et r_c , on a fait abstraction de la mortalité des différents stades de développement, qui est négligeable chez les trois prédateurs étudiés. Il s'agit essentiellement de la mort de quelques larves de premier stade noyées dans les gouttelettes de miellat émises par les cochenilles, car le pourcentage d'éclosion des oeufs chez les trois espèces est supérieur à 90%.

La capacité d'accroissement (r_c) des trois Coccinellidae montre que, dans les conditions de laboratoire et sur une proie exclusive (*P. manihoti*), *E. flaviventris* présente un pouvoir d'accroissement de ses populations beaucoup plus faible (0,05) que celui d'*H.s.hottentotta* (0,07) et de *D. hennesseyi* (0,10). Cette dernière espèce peut augmenter ses effectifs plus rapidement que ne le font *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* dans les conditions de développement identiques. Il est probable que le cycle de développement plus rapide, contribue à augmenter r_c .

D'après ce qui précède, dans les parcelles de manioc, et en présence de la même proie, *D. hennesseyi* peut manifester un avantage sur les coccinelles locales au plan de sa capacité d'accroissement.

Aussi bien pour le seuil que pour la vitesse et pour la capacité d'accroissement, *D. hennesseyi* présente des caractéristiques différentes de celles d'*E. flaviventris* et d'*H.s. hottentotta* au regard de son utilisation comme agent de régulation des populations de *P. manihoti*.

D. hennesseyi est une coccinelle mal connue. A la faveur des observations précédentes, et pour compléter notre connaissance, on se propose dans une prochaine étude de déterminer sa prédation.

V Déterminisme de la prise de nourriture: organes sensoriels des palpes maxillaires de deux coccinelles

A. Introduction

Les coccinelles sont des insectes connus pour leur grand intérêt économique car beaucoup sont prédatrices de pucerons et de cochenilles. Cependant, les interprétations faites sur leur comportement de repérage et de saisie des proies, restent peu précises. D'après certains auteurs, les réponses des coccinelles aux stimuli de leurs proies dépendraient de leur état physiologique mais aussi et surtout de leur équipement sensoriel (STUBB, 1980; NAKAMUTA, 1983; LE STRAT, 1985; OBATA, 1986; OBATA, 1987). Malheureusement très peu de travaux ont été consacrés à la morphologie et à la répartition des récepteurs sensoriels notamment ceux des pièces buccales. On ne peut citer que les études entreprises par YAN et *al.* (1982) puis YAN et *al.* (1987) respectivement sur les sensilles des palpes labiaux et maxillaires de *Coccinella septempunctata* L., et par BARBIER et *al.* (1988) sur les sensilles des palpes maxillaires de *Semiadalia undecimnotata* Schn. , deux coccinelles aphidiphages. On a donc insisté jusqu'à maintenant sur la description des récepteurs de prédateurs aphidiphages, négligeant l'étude de la morphologie des sensilles chez les coccinelles prédatrices de cochenilles.

Dans une étude récente de biologie et d'écologie consacrée à deux coccinelles (*E. flaviventris* et *H. s. hottentotta*) prédatrices de la cochenille du manioc (*P. manihoti*), KIYINDOU et *al.* (1990) remarquent de grandes différences quant à la nature des proies consommées par chaque espèce. *E. flaviventris* s'alimente sur une gamme variée de proies, tandis que *H. s. hottentotta* espèce essentiellement oophage aurait plutôt une préférence pour *P. manihoti* et notamment pour ses oeufs et les larves du premier stade. D'après ce qui précède, les coccinelles *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* ont peut être chacune un type de sensilles très différent.

De ce fait, il nous a paru nécessaire de vérifier cette hypothèse. On s'est donc attaché à l'observation des récepteurs des palpes maxillaires des deux prédateurs indigènes de *P. manihoti*, car les coccinelles se servent de ces pièces buccales pour saisir les proies.

B. Matériel et Méthodes

On procède au prélèvement des têtes de coccinelles pour réaliser l'étude des palpes maxillaires en position anatomique, puis à définir des repères pour orienter les pièces observées. Les têtes prélevées sont déshydratées progressivement dans l'alcool éthylique, puis dans l'acétone. Vient ensuite le nettoyage par ultra-sons pour obtenir un état de surface propre. Le bain à l'acétone dure 3 à 6 mn (selon l'état de salissure des palpes maxillaires). Les palpes maxillaires sont alors séchés à l'air ou par la technique du point critique. Cette technique utilise la propriété des liquides, qui consiste en la disparition de la limite de phase entre états liquide et gazeux à des niveaux de température de pression donnés (= point critique). Les pièces initialement hydratées, préparées de la sorte permettent une meilleure conservation de leur volume et de leur surface. Les observations et les prises de vues sont réalisées à l'aide de deux microscopes électroniques à balayage types JEOL - J.S.M.35 et JEOL 6400.

Le comptage des récepteurs sensoriels est réalisé sur des zones élémentaires du champ sensoriel, observées sur des photographies au fort grossissement. De plus, afin d'éviter la confusion entre organes, le comptage a été fait sur des photos placées sous une loupe binoculaire.

C. Observations

1. Morphologie du palpe maxillaire

1.1. La coccinelle *E. flaviventris* (Planche 6; Photo 1)

Ses palpes maxillaires sont constitués de quatre articles dont le dernier de profil évasé, présente un contour ovalaire et une surface distale, souple et mobile; celle-ci est parfaitement symétrique. La mobilité s'établit entre deux configurations extrêmes: surface distale protractée très convexe et surface distale rétractée très concave.

De plus la surface distale est bordée d'une paroi cuticulaire rigide qui comporte : une face antérieure à faible pilosité; une face postérieure à forte pilosité; un bord interne tourné vers le labre et un bord externe tourné vers l'antenne.

1.2. La coccinelle *H. s. hottentotta* (Planche 6; Photo 8)

Les palpes maxillaires de cette coccinelle sont quadri-articulés comme chez *E. flaviventris*, mais l'article apical est plus volumineux et plus évasé. La surface distale, de contour ovalaire, très souple et mobile, s'appuie également sur une paroi cuticulaire rigide.

2. Les différents types d'organes sensoriels du dernier article du palpe maxillaire : Leur localisation

2.1. La surface distale

2.1.1. La coccinelle *E. flaviventris* (Planche 6; Photo 2)

La surface distale du dernier article du palpe maxillaire laisse apparaître chez *E. flaviventris* deux zones distinctes qui portent l'essentiel de l'équipement sensoriel: une zone centrale et une zone périphérique.

2.1.2. La coccinelle *H. s. hottentotta* (Planche 6; Photo 9)

Comme chez l'espèce précédente, la surface distale présente deux zones distinctes mais la zone centrale est nettement plus petite que la zone périphérique qui, elle même est très dissymétrique (plus large du côté de la face antérieure). Cette dissymétrie crée des configurations très caractéristiques lorsque la surface distale est protractée ou rétractée.

2.2. Les sensilles de la zone centrale

2.2.1. La coccinelle *E. flaviventris*

Les récepteurs de la zone centrale au nombre de 498 en moyenne chez cette coccinelle, possèdent des processus externes qui les rapprochent des sensilles styloconiques et basiconiques.

En outre les différences structurales décélées au niveau de ces sensilles permettent de les classer en type A et type B.

Les sensilles de type A (Planche 6; Photo 4) sont des récepteurs de forme légèrement cônique mesurant 4 à 5 μm de long. Ils sont dispersés apparemment de façon aléatoire sur la zone centrale de l'article apical du palpe maxillaire et y sont au nombre de 177 en moyenne. Les récepteurs de type A sont caractérisés par l'absence de cupule articulaire et l'absence de pores sur la paroi du processus externe. Celui-ci possède de multiples cannelures longitudinales et se termine par plusieurs microdigitations cuticulaires. Lorsque ces microdigitations sont regroupées, elles forment une extrémité effilée, par contre lorsqu'elles sont écartées, l'extrémité du récepteur apparaît évasée, laissant libre le pore terminal (Planche 6; Photo 3).

Les sensilles de type B (Planche 6; Photo 4) sont des récepteurs assez nombreux (321 en moyenne) et diffèrent de ceux de type A; leur allure est subcylindrique et la base du processus externe présente un épaissement en collerette. La paroi de la base du processus externe se caractérise par la présence de cannelures moins apparentes. Si l'ensemble de la paroi du processus externe est dépourvu de pores comme dans le type A, par contre l'extrémité du récepteur, plus ou moins convexe possède de nombreux pores séparés par des micro-mamelons.

2.2.2. La coccinelle *H. s. hottentotta*

Les récepteurs sensoriels de la zone centrale sont au nombre de 685 en moyenne, et n'occupent environ que le 1/4 de la surface distale du dernier article du palpe maxillaire. Ils appartiennent aux types A et B.

Les récepteurs sensoriels de type A (Planche 6; Photo 11) sont nombreux (environ 400 en moyenne); leur taille est courte (près de 3,5 μm). L'extrémité de ces récepteurs comporte plus de 10 microdigitations. Ils sont tous regroupés au centre de la surface sensorielle.

Les récepteurs sensoriels de type B (Planche 6; Photo 11) sont moins nombreux (285) que ceux de type A. En outre, les récepteurs des deux types ont la même longueur (4 μm). Enfin, les sensilles de type B d'*H.s.hottentotta* se répartissent presque exclusivement autour des sensilles de type A. Le processus externe est subcylindrique, avec un épaissement en collerette à la base, et de nombreux pores séparés de micromamelons à son extrémité.

PLANCHE VI

ASPECT MORPHOLOGIQUE DES SENSILLES DE PALPES MAXILLAIRES DES DEUX ESPECES INDIGENES DE COCCINELLIDAE

Photo 1 à 7, *Exochomus flaviventris*

Photo 8 à 14, *Hyperaspis senegalensis hottentotta*

Photos 1 et 8 : Vue générale du palpe maxillaire (M.E.B. x 400 pour 1 et X 200 pour 8)

Photos 2 et 9 : La surface distale est en position protractée (M.E.B. x 400 pour 2 et 9)

Photos 3 et 10 : Vue externe des zones centrale et marginale (M.E.B. x 6000 pour 3 et x 2000 pour 10)

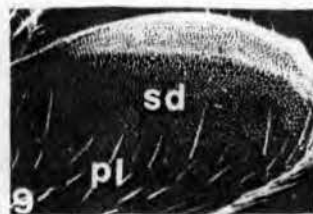
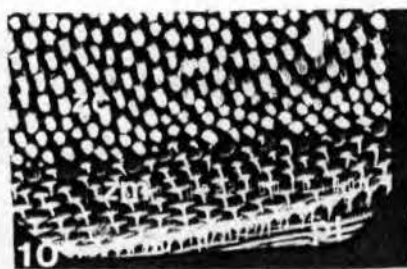
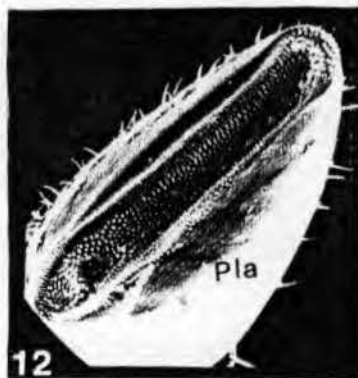
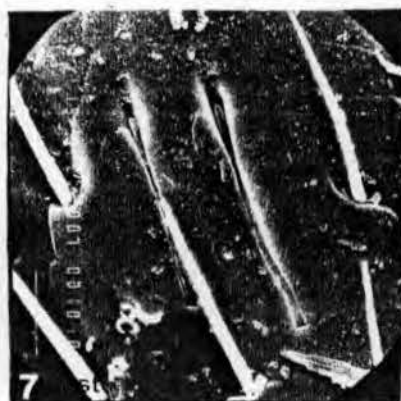
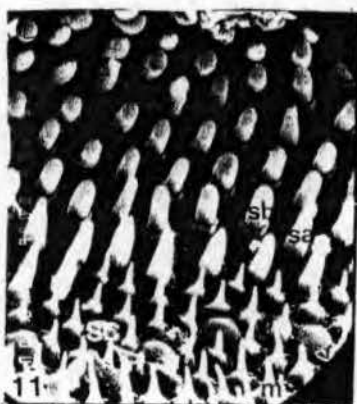
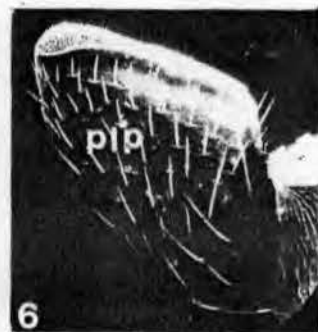
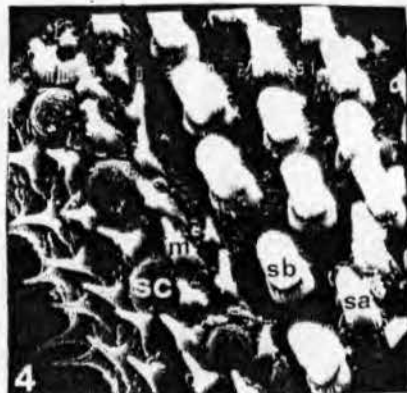
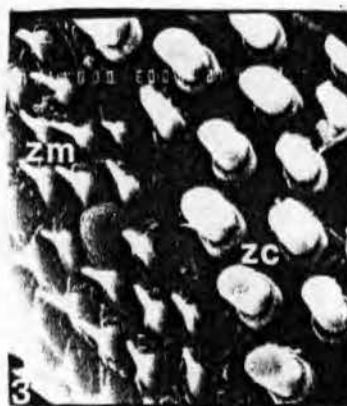
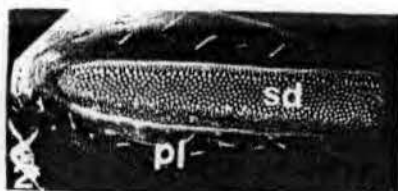
Photos 4 et 11 : Vue détaillée des récepteurs A, B et Campaniformes (M.E.B. x 6000 pour 4 et x 4800 pour 11)

Photos 5 et 12 : Vue générale de la paroi latérale antérieure (M.E.B. x 300 pour 5 et x 600 pour 12)

Photos 6 et 13 : Vue générale de la paroi latérale postérieure (M.E.B. x 300 pour 6 et x 400 pour 13)

Photos 7 et 14 : Vue détaillée des sensilles trichoïdes (M.E.B. x 2000 pour 7 et 14)

m, microtriches; pl, paroi latérale; pla, paroi latérale antérieure; plp, paroi latérale postérieure; sa, sensille basiconique type A; sb, sensille basiconique de type B; sc, sensille campaniforme; sd, surface distale du palpe; st, sensille trichoïde; zc et zm, zones centrale et marginale de la surface distale



2.3. Les sensilles de la zone périphérique

2.3.1. La coccinelle *E. flaviventris* (Planche 6; Photo 4)

Sur le pourtour de la zone centrale et sur la zone périphérique, qui est symétrique chez cette espèce, se présentent de nombreuses microtriches, pointes cuticulaires sans cellules nerveuses. Entre les microtriches, des structures cuticulaires en forme de mamelon représentent une seule rangée des sensilles campaniformes.

2.3.2. La coccinelle *H. s. hottentotta* (Planche 6; Photo 11)

La zone périphérique de l'article apical du palpe maxillaire d'*H.s.hottentotta* est dissymétrique, et fait apparaître une multitude de microtriches. Les récepteurs campaniformes présentent 3 rangées concentriques.

2.4. La face antérieure du palpe maxillaire

2.4.1. La coccinelle *E. flaviventris* (Planche 6; Photo 5)

La paroi latérale antérieure est peu pileuse. Ses sensilles sont des trichoïdes. Elles mesurent 23 μm de long en moyenne et pourraient être assimilées à des mécanorécepteurs ou chimiorécepteurs olfactifs.

2.4.2. La coccinelle *H. s. hottentotta* (Planche 6; Photo 12)

Le dernier article du palpe maxillaire d'*H.s.hottentotta* présente une paroi latérale antérieure de faible pilosité; cette dernière est couverte de quelques sensilles trichoïdes dont la longueur est comprise entre 20 et 25 μm .

2.5. La face postérieure du palpe maxillaire

2.5.1. La coccinelle *E. flaviventris* (Planche 6; Photo 6)

La paroi latérale postérieure de l'article apical du palpe maxillaire présente comme la paroi latérale antérieure, des sensilles trichoïdes; mais ces dernières sont plus abondantes, de plus, ces sensilles sont de deux types : les

unes numériquement plus importantes, dressées et orientées vers l'extrémité du dernier article mesurent 23 μm de long en moyenne pour les grandes et 15 μm de long pour les courtes; les autres, moins nombreuses (2 en moyenne) sont disposées, couchées dans un sillon cuticulaire (Planche 6; Photo 7).

2.5.2. La coccinelle *H. s. hottentotta* (Planche 6; Photo 13)

La face postérieure du palpe maxillaire possède de très nombreuses sensilles trichoïdes, parmi lesquelles se trouve un certain nombre de sensilles couchées dans un sillon cuticulaire (Planche 6; Photo 14).

3. Variation du nombre de récepteurs sensoriels selon le régime alimentaire des coccinelles

La relation entre la mécano-chimioréception et l'action de s'alimenter chez les coccinelles pourrait être mise en évidence, à partir de leurs proies dont elles exploiteraient diverses substances allélochimiques attractives notamment les kairomones. On doit à HAMMOND (1988) et à van den MEIRACKER et *al.* (1990), les premiers essais dans ce sens, chez les coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc. Cette relation pourrait aussi être démontrée à partir d'une anténectomie du prédateur. En effet dans une étude récente consacrée à la recherche et à la détection des proies par la coccinelle adulte aphidiphage, *S. undecimnotata*, LE STRAT (1985) a montré, que si les antennes de cette coccinelle sont supprimées, celle-ci reste capable de distinguer un leurre d'une proie grâce au contact assuré par les palpes maxillaires. En accord avec plusieurs spécialistes, LE BERRE (1964) considère que si l'ablation d'un organe chez un insecte n'abolit pas une réaction cela signifie: ou bien qu'il n'est pas en rapport avec elle, ou bien qu'il n'est pas seul en cause. Malheureusement, aucune relation entre les récepteurs (rapport du nombre de récepteurs de chaque type sur l'ensemble de l'équipement sensoriel) avec la proie n'a été citée par la littérature. Ainsi, on essaiera dans notre étude de mettre en évidence cette relation.

Les résultats du dénombrement des récepteurs sensoriels sont présentés dans le tableau 9 sous forme de données comparatives. Exceptées les sensilles de type B, toutes les autres sont mieux représentées chez *H. s. hottentotta* que chez *E. flaviventris*. Globalement, *H. s. hottentotta* possède 813 sensilles en moyenne, tandis que *E. flaviventris* n'a que 569 sensilles en moyenne.

TABLEAU 9 : Type de sensilles dénombrées, nombre moyen et rapport de la moyenne sur le total de sensilles.
 Les moyennes sont accompagnées de l'intervalle de confiance à 5%.
 Les données sur *S. undecimnotata* sont de BARBIER et al (1988).

espèces	type de sensilles						total de sensilles
	A		B		Campaniforme		
	nombre	rapport	nombre	rapport	nombre	rapport	
<u>E. flaviventris</u>	177 ± 0,80	0,31	321 ± 1,41	0,56	70 ± 0,82	0,12	569 ± 0,82
<u>H. s. hottentotta</u>	400 ± 0,82	0,49	285 ± 0,79	0,35	128 ± 0,82	0,16	813 ± 0,76
<u>S. undecimnotata</u>	500	0,34	600	0,30	380	0,26	1480

Il existe également des différences quantitatives entre chaque type de récepteurs pour une même espèce de coccinelle. Ainsi, le rapport du nombre de sensilles de type B sur le total des récepteurs sensoriels (0,56) dépasse ceux des autres types de récepteurs chez *E. flaviventris*. Par contre chez *H. s. hottentotta*, c'est le rapport du nombre de sensilles de type A sur le total des récepteurs qui domine (0,49).

D. Discussion et Conclusion

1. Comparaison de la morphologie des récepteurs sensoriels des deux coccinelles

Le dénombrement des organes sensoriels de la partie distale du dernier article des palpes maxillaires fait apparaître une caractéristique commune entre *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* : présence de 2 types de sensilles basiconiques distinctes (A et B) et de sensilles campaniformes. Ces trois groupes de sensilles à tendance ubiquiste, ont été décrites sur une coccinelle aphidiphage *S.undecimnotata* par BARBIER et al. (1988). Les sensilles A et B de la zone centrale de la surface distale sont de loin les plus importantes numériquement par rapport à celles de la zone périphérique (sensilles campaniformes). On constate aussi une différence du nombre de sensilles de chaque type selon l'espèce, qui se caractérise, par :

- des organes sensoriels de type B plus nombreux que ceux de type A chez *E. flaviventris*, observation qui rejoint celle faite sur *S.undecimnotata* coccinelle aphidiphage par BARBIER et al. (1988).
- un équipement sensoriel de type A supérieur numériquement par rapport à celui de type B chez *H. s. hottentotta*.

D'où la question de savoir s'il existe ou non une relation entre la nature de la proie et l'activité mécano-chimioréceptrice des palpes maxillaires des coccinelles.

2. Fonction des organes sensoriels

Il est généralement admis que les organes sensoriels du goût se distinguent de ceux de l'olfaction uniquement par la nature physique du stimulus.

Les chimiorécepteurs de l'olfaction réagissent aux odeurs, ceux du goût aux substances dissoutes.

Au cours de quelques observations menées en laboratoire, grâce à une caméra, sur le comportement de capture des proies d'*E.flaviventris* et d'*H.s.hottentotta*, on a remarqué chez chacune des deux espèces, une attitude de reconnaissance de la proie, qui résulterait du contact entre les deux antagonistes, comme l'ont observé chez des coccinelles aphidiphages BANKS (1957) puis BANSCH (1966). Aussi en accord avec les auteurs précédents, on suppose, même si cela reste à vérifier, que les coccinelles seraient sensibles à la présence d'une proie à courte distance, quelques millimètres (STORCH, 1970), ainsi qu'à des odeurs émises par celles-ci (NAKAMUTA, 1983; CARTER & DIXON, 1984) ou encore à des kairomones libérées par les proies (van den MEIRACKER *et al.*, 1990). Selon BARBIER *et al.* (1988), les organes sensoriels de type A de la coccinelle aphidiphage *S.undecimnotata* correspondent à des récepteurs mixtes remplissant à la fois les fonctions chimioréceptrice gustative et mécano-réceptrice.

Par contre les organes sensoriels de type B seraient des chimiorécepteurs stricts possédant probablement une fonction olfactive à courte distance. Les sensilles campaniformes sont des mécano-récepteurs stricts situés sur le pourtour de la surface distale et stimulés par les tensions cuticulaires produites par les rapides mouvements de cette région. La grande capacité de dispersion de la coccinelle *E. flaviventris* jointe à sa faculté de découvrir les proies, ne semble pas résulter de son grand nombre de sensilles chimioréceptrices de type B.

D'ailleurs, travaillant sur la coccinelle *Exochomus* sp, espèce synonyme d'*E.flaviventris*, van den MEIRACKER *et al.* (1990) mettent en évidence chez cette coccinelle, la faible attraction exercée à partir d'une distance de quelques centimètres par la cochenille du manioc. Il se peut que la kairomone libérée par *P. manihoti* soit peu volatile, donc difficile à détecter à distance par les chimiorécepteurs olfactifs des palpes maxillaires. Par contre, ces récepteurs pourraient permettre, au contact de l'Homoptère, la reconnaissance de la proie préférentielle et (ou) du stade le plus favorable pour la physiologie du prédateur. D'autres organes de réperage tels que les sensilles olfactives de l'antenne mises en relief chez la coccinelle aphidiphage *S.undecimnotata* par JOURDAN (1990) et les sensilles type A des palpes maxillaires doivent probablement être mis aussi à contribution. Chez *E. flaviventris*, les récepteurs olfactifs sont les plus nombreux sur les palpes maxillaires (tableau 9); mais sa sensibilité olfactive est faible, d'où la question de savoir quelle est l'importance de l'olfaction chez *E. flaviventris*.

Cette faible sensibilité olfactive est peut être la raison de son incapacité (comme toutes les coccinelles prédatrices) de détecter les proies avant un réel contact physique. *H. s. hottentotta* est un prédateur sténophage (FABRES & KIYINDOU, 1985), ce statut correspondrait bien à son équipement sensoriel à prédominance de type A et dont la disposition n'est pas aléatoire vis à vis du type B. Le nombre important d'organes sensoriels gustatifs sur les palpes maxillaires de ce prédateur pourrait augmenter sa faculté de sélectionner les proies dans les agrosystèmes. On sait que la préférence d'un prédateur pour une ou plusieurs proies, fait intervenir un grand nombre de caractéristiques éthologiques, telles que les capacités de chasse du prédateur selon la proie, les durées variables passées dans différents habitats, le rejet complet de certaines proies, l'efficacité variable de la proie à échapper au prédateur (RAPPORT & TUNER, 1970). Les nombreuses sensilles de type A peuvent donc aider au rejet de certaines proies par *H. s. hottentotta*. Toutefois dans le cas d'*H.s.hottentotta* comme dans celui d'*E.flaviventris*, les récepteurs gustatifs interviennent plus que les récepteurs olfactifs dans la sélection des proies; mais leur grand nombre chez *H. s. hottentotta* pourrait permettre un type de "préférence", plus fort que celui d'*E.flaviventris*.

VI. Etude de la prédation de la coccinelle *D. hennesseyi*

A. Introduction

On a étudié *E. flaviventris*, *H. s. hottentotta* et *D. hennesseyi* au laboratoire pour connaître leur seuil thermique de développement et leur capacité d'accroissement. On a vu que *D. hennesseyi* avait des avantages: seuil thermique bas et un potentiel d'accroissement élevé. C'est cette espèce qu'on a choisie pour l'étude de la prédation en vue de connaître tous ses traits biologiques pour une utilisation en lutte biologique.

B. Matériel et Méthodes

Les essais concernant la prédation ont été menés à 25°C. La prédation des larves de *D. hennesseyi* a été étudiée selon la méthode décrite par FERRAN & LARROQUE (1977a) et adaptée par GERY (1987).

Le bilan journalier de la consommation des oeufs de *P. manihoti* est établi non seulement en nombre de proies, mais aussi en biomasse de proies ingérées.

Pour cela on évalue d'abord le pourcentage du poids frais de la nourriture qui est consommée par chaque stade larvaire de *D. hennesseyi*. Un lot de 30 oeufs de la cochenille proie, est pesé afin de déterminer le poids moyen d'un oeuf. D'autre part en tenant compte de la perte du poids de la proie par déshydratation, on calcule le coefficient d'utilisation (C_u) de la proie de la façon suivante:

$$C_u = ((P_o - P_1) - (P'_o - P'_1 / 2) / P_o) \cdot 100$$

avec P_o = Poids initial de l'oeuf proie à consommer, P_o' = Poids initial de l'oeuf proie témoin, P_1 = Poids du chorion et P_1' = Poids de l'oeuf proie témoin après déshydratation.

Le dénombrement, puis la pesée des oeufs de cochenilles prédatés ainsi que celle des larves du prédateur ont été effectués deux fois par jour aux mêmes heures (9 heures et 17 heures) à l'aide d'une balance Mettler (sensibilité 0,10 mg). On a pu obtenir de cette façon l'estimation pondérale de la prédation (C) en appliquant la formule ci-après:

$$C \text{ (en mg)} = (P_i / N) \cdot N' \cdot C_u$$

avec P_i = Poids total des oeufs de cochenilles offerts par séquence alimentaire, N = Nombre total d'oeufs proie offerts par séquence alimentaire, N' = Nombre d'oeufs proie consommés et C_u = Coefficient d'utilisation. On peut également calculer le rendement alimentaire exprimant le rapport entre le gain de poids des larves de coccinelles et la consommation alimentaire correspondante. Il se calcule à partir de la formule ci-après :

$$Rdt = (P / C) \cdot 100$$

avec P = gain de poids des larves (en mg), C = consommation alimentaire correspondante (en mg).

L'ensemble des résultats obtenus sont exprimés par une moyenne accompagnée de l'écart type.

C. Résultats

Pour l'ensemble des expériences menées, les valeurs sont consignées dans le tableau 10 et représentées graphiquement sur les figures 8 et 9.

1. Aspects quantitatifs de la prédation

1.1. Evolution pondérale des larves

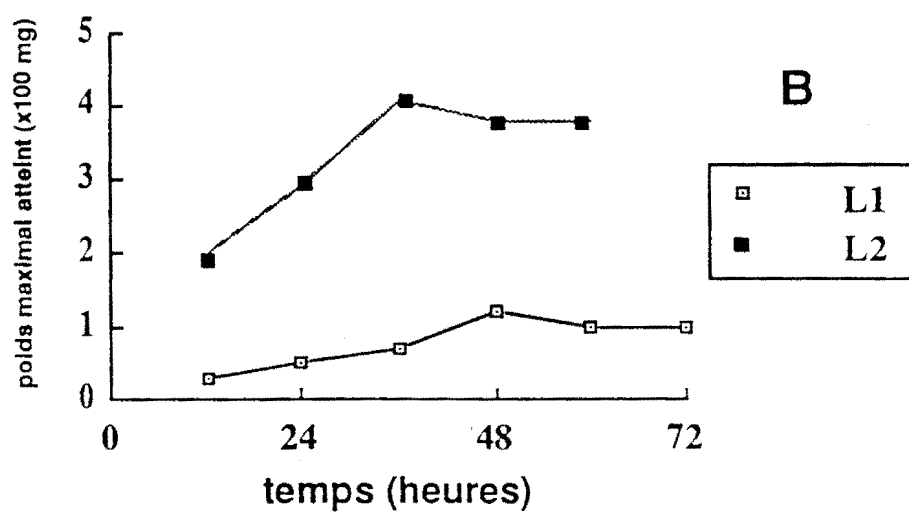
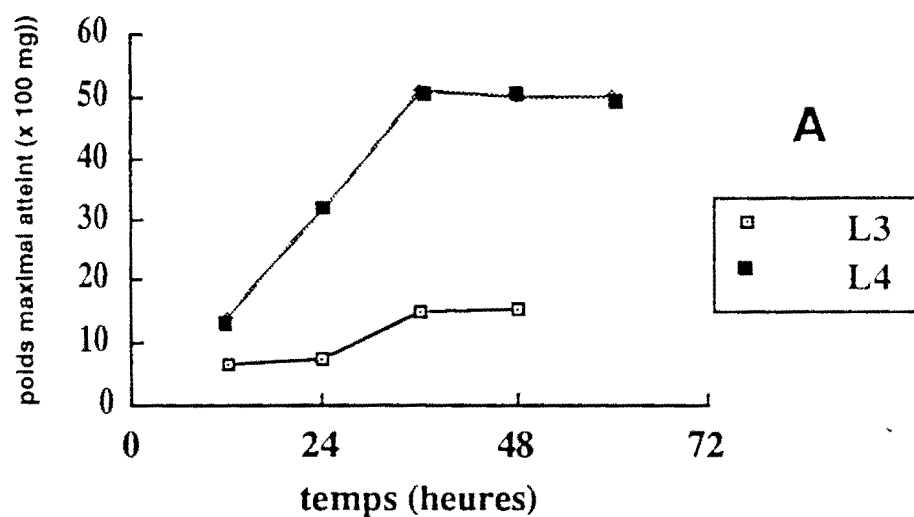
Lorsqu'on observe les courbes de la figure 8 A et B, on constate que l'évolution pondérale de chaque stade larvaire se fait à une vitesse variable selon le stade considéré. Pour la larve de premier stade, la croissance pondérale s'effectue lentement au début du cycle de développement (figure 8 B). En effet pendant les premières heures de vie, la L₁ a un poids moyen qui varie peu, celui-ci se situe entre 0,003 et 0,005mg., ce phénomène d'évolution pondérale irrégulière a déjà été signalé chez la larve de premier stade d'un autre Coccinellidae prédateur de *P. manihoti* (*Hyperaspis raynevali* Mulsant) par GERY (1987). Par contre pour les autres stades larvaires, la croissance pondérale est très rapide.

Toutefois, quel que soit le stade larvaire concerné, les courbes de croissance pondérale (figure 8 A et B) possèdent un pic représentant le poids maximal, puis un palier (phase qui précède l'arrêt momentané d'alimentation, avant chaque mue). Comparativement chez les quatre stades larvaires, c'est au premier stade que le poids initial est multiplié par un facteur important (égal à 4). Pour les trois stades suivants, ce poids est multiplié par un facteur proche de 2 (tableau 10). De plus les larves de deuxième, troisième et quatrième stade atteignent rapidement (en 1,33 jours) leur poids maximal, ce qui représente respectivement 59, 69 et 46% du temps d'alimentation; tandis que la larve de premier stade le fait plus lentement (en 2,75 jours), soit 80% de son temps d'alimentation.

1.2. Consommation en nombre

Le nombre total moyen de proies consommé par un individu sur l'ensemble de la vie larvaire est de $238,3 \pm 20,6$ oeufs. La larve de quatrième stade ingère 82% des besoins trophiques larvaires. Les deux premiers stades larvaires n'exploitent pas totalement leur proie (tableau 10). Ainsi à nombre égal de proies proposées, la consommation varie selon le stade larvaire (figure 9).

Figure 8. Evolution pondérale (en mg) des différents stades larvaires de la coccinelle *D. hennesseyi* en fonction du temps.



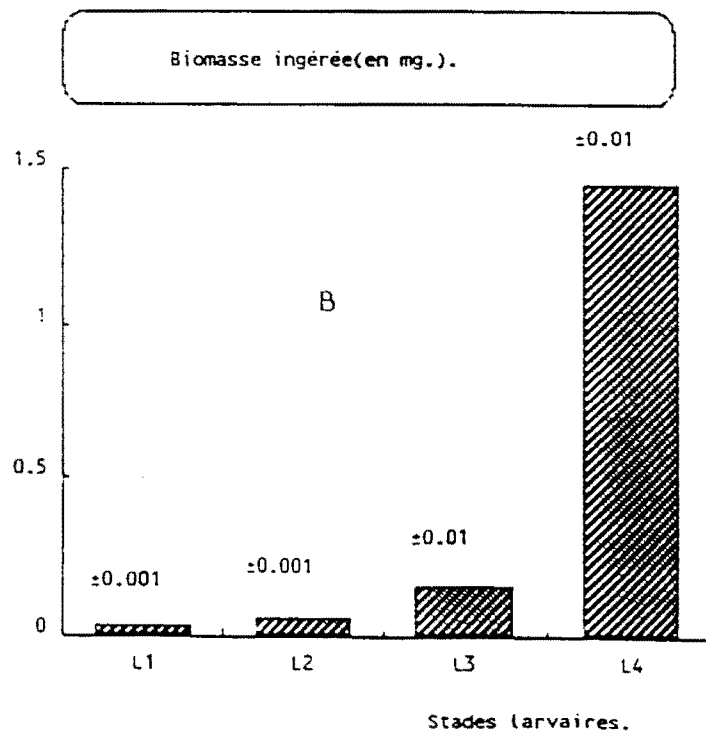
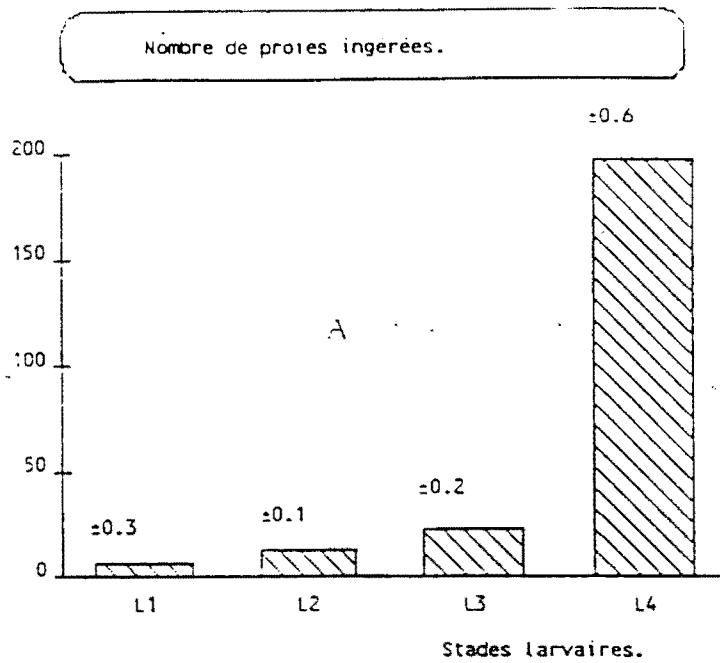


Figure 9. Evolution de la consommation alimentaire des différents stades larvaires de *D. hennesseyi* A: en nombre d'œufs de *Phenacoccus manihoti*, B: en biomasse d'œufs de cochenille.

1.3. Consommation en biomasse

La biomasse d'oeufs de cochenille consommée par la larve varie comme la consommation en nombre d'oeufs (figure 9). La quantité de proies ingérée est faible au début du développement pour les L₁ et L₂, celle-ci augmente au cours des stades L₃ et L₄ pour un coefficient d'utilisation respectif de l'oeuf"proie" de 50, 55, 95 et 95%. Exemple: pour une larve ayant consommé 1,693 mg durant sa vie (tableau 10), on trouve la répartition suivante en mg; 0,028 (L₁) + 0,055 (L₂) + 0,157 (L₃) + 1,453 (L₄). De plus, la consommation alimentaire du 2^{ème} stade larvaire est deux fois supérieure à celle du 1^{er} stade. Au 3^{ème} stade, elle dépasse de une fois et demi celle du 2^{ème} stade, tandis qu'au 4^{ème} stade, la consommation est six fois supérieure à celle du 3^{ème} stade.

2. Aspects qualitatifs de la prédation

2.1. La mortalité larvaire

Dans l'ensemble la mortalité est faible Elle concerne essentiellement le premier stade larvaire de la coccinelle. Ainsi, le nombre de larves du premier stade mortes au cours de l'étude représente 20% de l'effectif suivi. Les raisons de cette mortalité limitée aux seules larves de premier stade sont probablement d'ordre traumatique. En effet, les manipulations quotidiennement répétées de ces larves fragiles (opération de pesée) ont dû semble t-il provoquer un stress chez celles-ci.

2.2. La durée du développement des différents stades et la période de prise de nourriture

On observe, au niveau de chaque stade larvaire, deux périodes physiologiques. La première, la plus longue, correspond à la phase d'alimentation pendant laquelle les larves se nourrissent normalement. La deuxième période correspond à la phase d'amaigrissement pendant laquelle s'effectuent les processus de la mue. Sa durée est variable, elle dépend de l'âge de la larve. Au cours de cette période, la prise alimentaire est facultative. La durée du développement comme celle de la prise de nourriture varie suivant le stade larvaire du prédateur.

TABLEAU 10 . Caractéristiques biologiques, pondérales et trophiques des larves de D.hennesseyi.

CRITERES	STADES LARVAIRES			
	L1	L2	L3	L4
NOMBRE DE LARVES	20	20	20	20
MORTALITE (EN %)	20	0	0	0
DUREE TOTALE DU DEVELOPPEMENT (JOURS)	3,45 ±0,23	2,25 ±0,25	2,65 ±0,22	3,15 ±0,22
DUREE DE LA PHASE ALIMENTAIRE (JOURS)	3,45 ±0,23	2,25 ±0,28	1,93 ±0,19	2,91 ±0,21
POIDS INITIAL (mg)	0,003 ±0,00	0,02 ±0,00	0,066 ±0,00	0,141 ±0,00
POIDS MAXIMAL ATTEINT (mg)	0,012 ±0,00	0,042 ±0,00	0,154 ±0,00	0,509 ±0,00
COEFFICIENT D'UTILISATION DE LA PROIE (EN %)	50	55	95	95
CONSOMMATION ALIMENTAIRE TOTALE EN NOMBRE D'OEUFs DE COCHENILLE	7,25 ±0,25	13,1 ±0,14	21,85 ±0,17	196,1 ±0,55
EN BIOMASSE D'OEUFs DE COCHENILLE	0,028 ±0,00	0,055 ±0,00	0,157 ±0,00	1,453 ±0,00
FACTEUR DE MULTIPLICATION	4	2,1	2,3	3,4

Au premier et au deuxième stade, la durée du développement correspond à la durée de la prise de nourriture (respectivement 3,4 et 3,4 jours pour la L1; 2,2 et 2,2 jours pour la L2), par contre au troisième stade la durée du développement (2,6 jours) dépasse la période de prise de nourriture (1,9 jours), au quatrième stade, la durée du développement (3,1 jours) est sensiblement égale à la durée de prise de nourriture (2,9 jours, tableau 10).

2.3. Le rendement alimentaire

Il dépend de l'âge des larves du prédateur. Pour le premier stade, le rendement est de 33%, alors que chez les L2 et L3, ce rendement atteint respectivement 40 et 57%. Il diminue ensuite à 38% pour la larve de quatrième stade. Sur l'ensemble du développement larvaire, le rendement alimentaire est d'environ 40%, valeur nettement inférieure (plus de 50%) à celle enregistrée chez *H. raynevali* par GERY (1987) et de loin supérieure à la valeur (28%) obtenue chez *E. flaviventris* par KANIKA-KIAMFU (1991).

D. Discussion et Conclusion

Au cours des travaux de laboratoire sur le comportement prédateur de *Diomus* sp, espèce introduite et *Exochomus* sp, espèce locale (espèces synonymes des coccinelles: *D. hennesseyi* et *E. flaviventris*), van den MEIRACKER et al. (1990) remarquent que les deux entomophages sont euryphages. En effet en plus de *P. manihoti*, *Diomus*, plus que *Exochomus*, semble se maintenir sur d'autres espèces de Pseudococcidae telle que *P. citri*. Cette particularité observée au laboratoire pourrait se traduire dans la nature par une présence plus rapide de *D. hennesseyi* à l'amorce de la gradation des populations de l'espèce proie présente dans les parcelles de manioc au début de la saison sèche.

Malheureusement van den MEIRACKER et al (1990) ne précisent pas l'efficacité prédatrice de *Diomus*. A propos de l'action prédatrice chez les coccinelles, elle n'est pas simple à quantifier en plein champ car dans la plupart des cas, la proie est entièrement consommée. En terme de biomasse, la difficulté paraît plus nette.

Dans le cas de *D. hennesseyi*, l'estimation de la consommation alimentaire a été possible grâce à la méthode décrite par FERRAN & LARROQUE (1977a). Les divers résultats obtenus à l'issue de ce travail concernent à la fois les aspects quantitatifs et qualitatifs des besoins alimentaires de chacun des stades larvaires du prédateur.

Il convient néanmoins de noter au passage que les besoins alimentaires de *D. hennesseyi* (1,7 mg en moyenne d'oeufs de *P. manihoti*) sont modestes par rapport à ceux de deux autres coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc *P. manihoti* à savoir: *H. raynevali* et *E. flaviventris*. En effet d'après GERY (1987) et REYD *et al.* (1991), les besoins alimentaires de *H. raynevali* au cours de son développement larvaire s'estiment à 17,7mg. en moyenne d'oeufs de *P. manihoti*. Pour couvrir les mêmes besoins, KANIKA-KIAMFU (1991) estime, qu'il faut à *E. flaviventris* 71,8 mg de matière fraîche (oeufs + adultes de *P. manihoti*). Il faut cependant signaler que les valeurs obtenues par ces auteurs, même si elles sont assorties d'un intervalle de confiance, présentent des grands écarts pour les vieilles larves et ne constituent dans ce cas qu'un ordre de grandeur utile en pratique pour savoir quel est le degré d'adéquation de la proie, mais ne permettant pas de procéder à des comparaisons valables des besoins alimentaires des trois coccinelles.

Toutefois l'établissement du bilan alimentaire et la dynamique pondérale des larves ne semblent pas indiquer une relation linéaire entre la consommation alimentaire cumulée et le poids corporel frais de chaque stade larvaire comme l'ont déjà mis en évidence FERRAN & LARROQUE (1977a) chez la coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata* Schn. puis FERRAN *et al.* (1984) sur les chrysopes *Chrysopa perla* L. et *Chrysoperla carnea* Steph. En fait, il faut remarquer que les données chiffrées sur le bilan alimentaire sont peu précises. En effet le poids de nourriture consommée par les larves de *D. hennesseyi* est à la limite de la précision de la microbalance utilisée pour les pesées.

A ceci s'ajoute la difficulté qu'ont les larves de premier stade de pénétrer les ovisacs des cochenilles pour s'y nourrir (gênées par les filaments qui entourent les oeufs de *P. manihoti*). Ce phénomène est probablement l'une des causes de la mortalité (20%) observée chez les larves de premier stade de *D. hennesseyi*. La prédation est semble-t-il déterminée par l'accessibilité de la proie comme l'ont constaté MURDOCH & MARKS (1973) chez d'autres coccinelles prédatrices.

Ce travail comme celui de van den MEIRACKER *et al.* (1990) fait apparaître la difficulté d'une part de l'interprétation des résultats d'une étude expérimentale de laboratoire et d'autre part de leur extrapolation aux populations sur le terrain.

3^{ème} chapitre. LES COCCINELLES ET LEURS PROIES : DYNAMIQUE DE LEURS POPULATIONS DANS LES PARCELLES DE MANIOC

I. Variations d'abondance des cochenilles

A. La cochenille *Phenacoccus manihoti*

1. Généralités

La cochenille farineuse (*P. manihoti*) présente, au Congo comme ailleurs en Afrique intertropicale un intérêt économique important. Elle colonise uniquement l'appareil végétatif aérien du manioc (feuilles et partie terminale de la tige). Ce ravageur possède un très fort pouvoir reproducteur. Sa multiplication est parthénogénétique thélytoque. La ponte de *P. manihoti* varie entre 400 et 500 oeufs par femelle (FABRES & BOUSSIENGUET, 1982; FABRES & LERÜ, 1987). A l'exception des larves néonates, tous les stades restent fixés à leur hôte. Du fait d'un comportement agrégatif des individus, les populations constituent des manchons autour des parties apicales de la plante et des amas sur les feuilles, le long des nervures, ce qui pose le problème de la capacité limite (FABRES, 1989).

Depuis 1979, les caractéristiques bio-écologiques de *P. manihoti* sont étudiées chaque année au Congo (FABRES, 1981b). On observe 2 phénomènes dans la dynamique des populations du ravageur, à savoir :

- des pullulations de *P. manihoti* sur manioc en saison sèche (entre le mois de juin et d'octobre). Elles interviennent ensuite plus ou moins tard dans la saison selon les années. Pour ces pullulations de saison sèche, SCHULTHESS et al. (1987), FABRES & LERU (1988) pensent qu'elles seraient en relation avec les modifications physiologiques de la plante soumise au stress hydrique; les facteurs abiotiques directs (températures, hygrométrie) jouant également leur rôle.
- une disparition de *P. manihoti* à l'arrivée des pluies (à partir de fin octobre).

Pour expliquer la réduction des effectifs après la pullulation, on peut évoquer des hypothèses telle que l'action mécanique des pluies, conduisant à une élimination par lessivage d'une portion importante de la population juvénile de *P. manihoti* sur la variété Mpembé.

L'action mécanique des pluies sur les variations d'effectifs de la cochenille déjà évoquée par NWANZE et *al.* (1979) puis FABRES (1981b), ne constitue pas semble-t-il le seul et unique facteur de réduction brusque des effectifs du ravageur. Il serait plutôt à intégrer dans un système englobant à la fois l'action mécanique des pluies, les pathogènes, les entomophages et des modifications de physiologie de la plante avec le retour des pluies. Ce dernier facteur comme le soulignent LERÜ & IZIQUEL (1990), pourrait également jouer un rôle selon un effet de "capacité limite" évoqué par FABRES (1989).

La physiologie de la plante pourrait jouer un rôle selon un effet de "capacité limite" évoqué par FABRES (1989).

D'après LERÜ & IZIQUEL (1990), il y a selon les années, prédominance de l'action de l'un des facteurs de réduction par rapport aux autres comme dans tout système dynamique plurifactoriel.

2. Méthodes et techniques d'échantillonnage

En 1979, année particulièrement intéressante au plan des variations d'abondance de la cochenille et de ses entomophages (grande diversité et grands nombres des coccinelles), on a suivi la dynamique des populations du phytophage et de deux coccinelles prédatrices à Kombé à 17 km au Sud de Brazzaville. La méthode de dénombrement des cochenilles a été décrite en détail par FABRES (1981a). La parcelle paysanne choisie au cours de l'année 1979 pour l'étude, fait approximativement 2000m², le bouturage du manioc a été effectué en 1977. Les boutures ont été prélevées sur des tiges de manioc âgé d'au moins 20 mois et appartenant à la variété "Mpembé". A chaque comptage hebdomadaire, une trentaine d'apex sont minutieusement examinés pour le dénombrement des cochenilles et des prédateurs dont tous les stades de développement sont pris en compte.

Une méthode d'échantillonnage différente est utilisée pour l'étude de la structure en âge de populations, elle consiste en un prélèvement périodique de 2 à 3 apex fortement infestés et en un comptage détaillé avec reconnaissance des différents stades de développement.

On a ainsi programmé des prélèvements hebdomadaires et des comptages s'élevant à 200 voire 300 cochenilles par apex. Les cochenilles sont classées en premier stade, deuxième stade, troisième stade, femelle immature et femelle avec ovisac. L'accroissement de la proportion de l'un quelconque de ces stades au sein de la population indique le passage à ce stade de la population étudiée. Cette méthode a permis d'étudier la vitesse de développement de la cochenille, la succession de ses générations, au cours des fluctuations saisonnières naturelles.

En 1985 à Kombé, on a procédé à l'échantillonnage des cochenilles et de leurs prédateurs selon la méthode mise au point par FABRES (1981a). L'étude a été conduite dans une parcelle âgée de 18 mois. Trente apex sont prélevés 2 fois par mois, entre 7 h et 8 h du matin. Le dénombrement des insectes se fait au laboratoire sous la loupe binoculaire. On reviendra sur cet échantillonnage plus loin.

3. Résultats

3.1. Profil d'abondance de la cochenille d'une année à l'autre

Lorsqu'on observe les courbes d'abondance de la cochenille des années 1979, 1980, 1982 et 1983 (figure 10), tracées par FABRES (1989), on remarque une gradation de saison sèche (juin à octobre) sur une période de quatre ans. Le profil d'abondance de la cochenille est unimodal avec une pullulation (moyenne maximale 70 cochenilles par apex) suivie d'une chute brutale des effectifs (moyenne maximale d'1 cochenille par apex). Cette forme de profil de gradation est confirmée par les autres auteurs (LERÜ *et al.*, 1991) et par la courbe qu'on a tracée en 1985 (figure 11). Chronologiquement, la courbe peut être plus ou moins décalée en fonction des événements climatiques.

Au cours des années 1981 et 1987, FABRES (1989), LERÜ *et al.*, (1991a), ont observé deux pullulations successives, fait inhabituel, probablement dues aux conditions climatiques exceptionnelles; on reviendra sur ces deux cas atypiques dans les paragraphes qui vont suivre.

3.2. Changement dans la structure en âge (succession des générations)

Dans une étude de terrain sur la dynamique de population de la cochenille du manioc en 1979, FABRES & BOUSSIENGUET (1981) ont suivi l'évolution

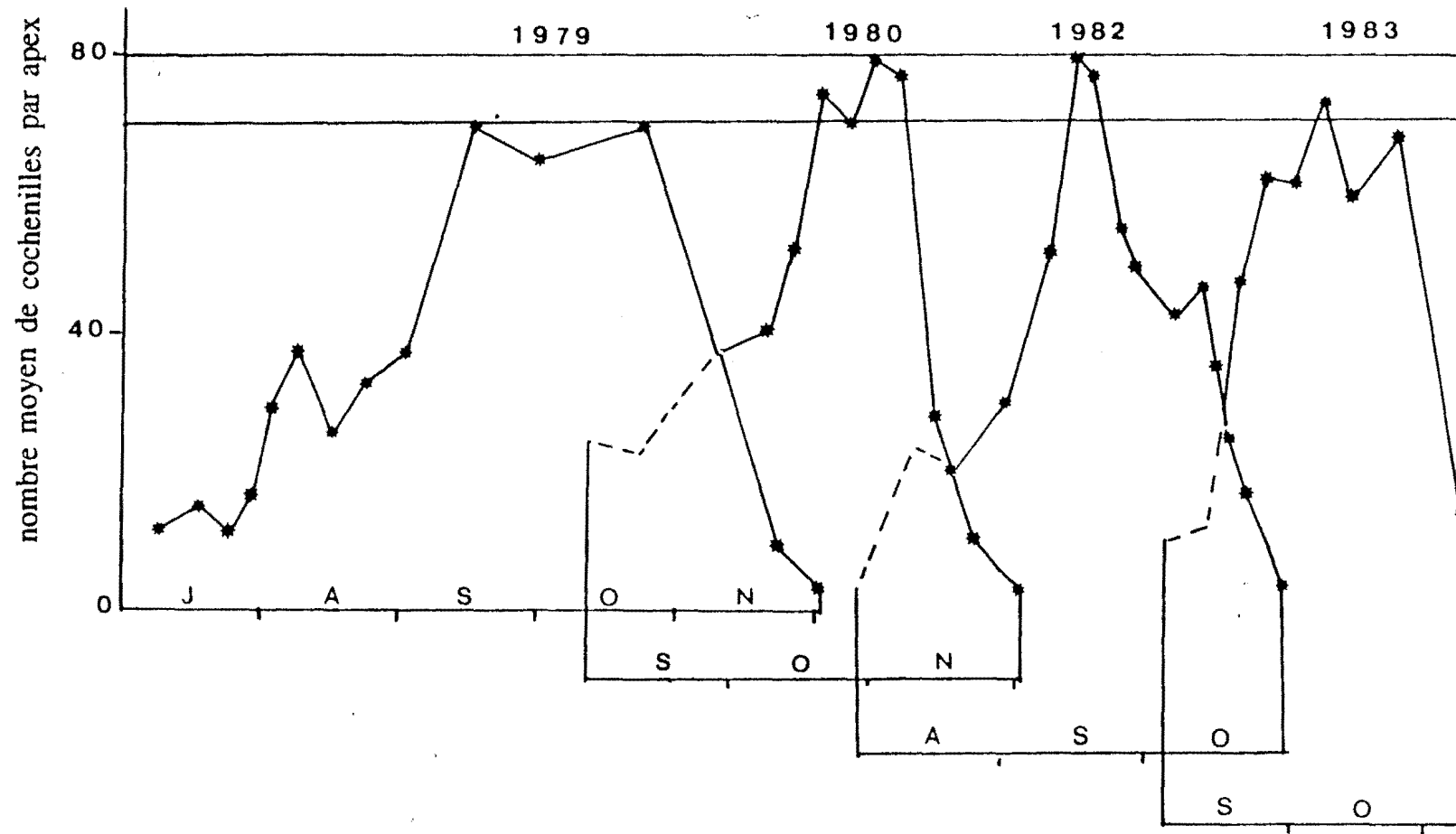


Figure 10. Comparaison des profils d'abondance de *P. manihoti* au cours de quatre pullulations annuelles à Kombé (d'après FABRES, 1989).

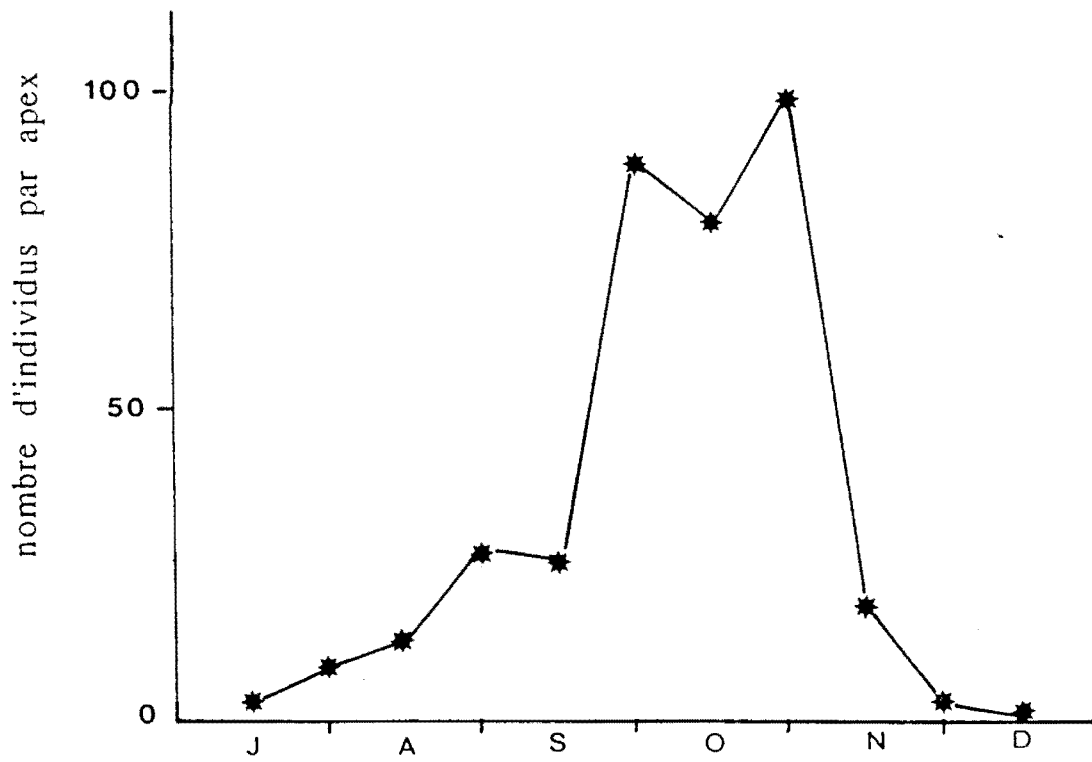


Figure 11. Profil d'abondance de *P.manihoti* en 1985 à Kombé.

des pourcentages de différents stades de développement (1er stade, 2ème stade et 3ème stade larvaire, puis femelles immatures et femelles matures). Grâce aux valeurs ainsi obtenues, ces auteurs ont pu analyser le phénomène de la succession des générations chez *P. manihoti*. Ils ont obtenu un nombre annuel de 9 générations par an. Ce chiffre prouve que *P. manihoti* a une vitesse de développement rapide. Celle-ci est associée à un taux de reproduction élevé. Ce qui accroît d'autant son pouvoir de multiplication.

Pour la seule période de gradation (de la mi-juin à fin octobre), il se développe 3 générations. On a eu confirmation de ces résultats au cours de nos études de terrain en 1985 (KIYINDOU *et al.*, 1990). On a noté l'existence de 2 générations au cours de la gradation de la cochenille du manioc (de la mi-juillet à fin octobre):

- au cours de la saison sèche, tous les stades jeunes se fixent et se développent sur le végétal. On est en présence de populations jeunes responsables de l'augmentation des effectifs de la population.

- au cours de la saison des pluies, le pourcentage des L4 augmente régulièrement alors que celui des jeunes stades diminue progressivement (phase du vieillissement de la population).

Pour l'évolution globale de la structure en âge de la population (pourcentages des femelles matures et des stades juvéniles), FABRES (1989) constate une lente évolution de la composition de la population en fonction de la saison. Dans une étude analogue à la précédente, on a suivi chronologiquement la proportion des femelles matures et des larves de premier stade fixés dans la population. La succession de pics d'abondance des femelles matures ou des premiers stades, semble également indiquer 2 périodes au cours desquelles les populations sont en phase de rajeunissement: la proportion des premiers stades est très élevée en août-septembre, puis à la mi-octobre. A partir de novembre, les populations vieillissent avec augmentation de la proportion des femelles matures. Le vieillissement des populations amène une diminution progressive des effectifs de *P. manihoti*. On doit signaler cependant que la raréfaction du phytophage en saison des pluies peut permettre l'apparition par petits foyers d'autres cochenilles. C'est le cas notamment de *F. virgata*. Cette cochenille pourrait maintenir dans les parcelles de manioc en saison des pluies une petite population de prédateurs euryphages tel que *E. flaviventris* (FABRES & KIYINDOU, 1985). C'est pour cette raison qu'on a étudié *F. virgata*.

B. La Cochenille *Ferrisia virgata*

1. Généralités

F. virgata. est un ravageur polyphage cosmopolite, connu pour ses attaques contre des nombreuses variétés de plantes cultivées (AWADALLAH *et al.*, 1979). En Afrique intertropicale cette cochenille a souvent été retrouvée sous forme de petites populations sur le manioc au voisinage de *P. manihoti*, (MATILE-FERRERO, 1977).

Les différentes caractéristiques morphologiques et biologiques des stades de développement ont été largement présentées par AWADALLAH *et al.* (1979). On ne retiendra dans ce texte que certains éléments qui la différencient de *P. manihoti* : *F. virgata* se reproduit sexuellement (contrairement à *P. manihoti*); mais les oeufs sont pondus à découvert; ce qui n'est pas le cas de *P. manihoti* qui dépose ses oeufs dans un ovisac.

Comme chez la plupart des cochenilles Pseudococcidae, *F. virgata* passe par trois stades de développement pour la femelle et quatre stades pour le mâle. Chez la larve mâle, le quatrième stade représente la nymphose.

2. Profil d'abondance

Au Congo, le suivi des variations d'abondance des populations de *F. virgata* dans les parcelles de manioc, a été effectué de juin 1982 à janvier 1983 par LERU (1984), puis par nous en 1985 (figure 12). Les différentes observations faites à cette occasion, montrent que:

- la courbe de variations d'abondance de *F. virgata* est bimodale. En effet cette courbe a deux pics : le premier se situe en début de saison sèche (au mois de juillet), le second intervient en période pluvieuse (mois de novembre). Entre ces pics, les effectifs de la cochenille restent faibles.

- le pic de gradation de ses populations est plus faible que celui de *P. manihoti*. Bien que ses populations soient moins abondantes que celles de *P. manihoti*, *F. virgata* pourrait jouer un rôle important dans l'installation et le maintien des prédateurs Coccinellidae dans les parcelles de manioc en début de saison sèche. On vérifiera cette hypothèse dans le prochain chapitre.

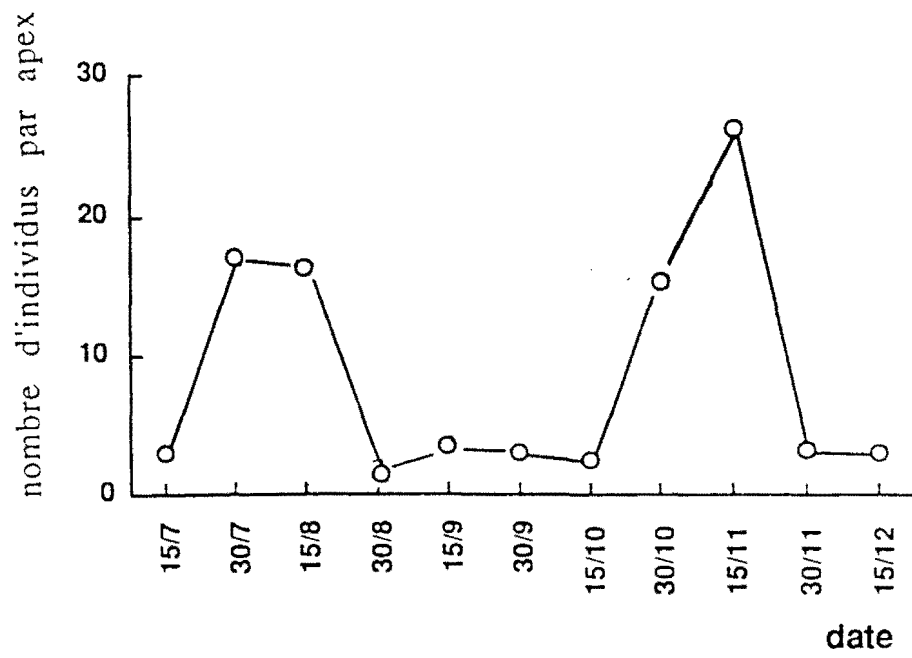


Figure 12. Variations d'abondance des populations de *F. virgata* en 1985 à Kombé.

II. Variations d'abondance des coccinelles

A. Introduction

Les coccinelles indigènes *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* ont été observées régulièrement dans les parcelles de manioc à Kombé en 1979. On a procédé à l'étude des variations d'abondance de leurs populations au cours de la gradation du ravageur.

B. Matériel et Méthodes

Les courbes sur les variations d'abondance ont été tracées à partir des données du piégeage des adultes. En plus des techniques d'échantillonnage pratiquées en 1979, les coccinelles ont été suivies par piégeage. Deux pièges cylindriques jaunes englués (1500 cm² chacun) sont disposés dans la parcelle intéressée. Ils sont examinés tous les 15 jours, de février à décembre pour une évaluation du nombre des adultes piégés.

C. Résultats

1. Profils d'abondance

L'examen de la figure 13 indique un profil différent selon l'espèce : chez *E. flaviventris* (figure 13 B), la courbe d'abondance reste aplatie pendant près 2 mois (du mois de juillet jusqu'au mois d'août). Elle monte légèrement en fin août, avant de présenter un pallier au cours du mois de septembre. La courbe remonte ensuite rapidement jusqu'au pic de fin octobre, puis descend brutalement en période pluvieuse. Pour *H. s. hottentotta* (figure 13 C), la courbe reste également plate. Mais celle-ci l'est moins longtemps, un mois (en août). La courbe d'abondance de cette dernière espèce grimpe ensuite rapidement jusqu'au pic de fin octobre. Sa décroissance se fait aussitôt, presque aussi rapidement qu'à la phase de croissance.

D. Discussion

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

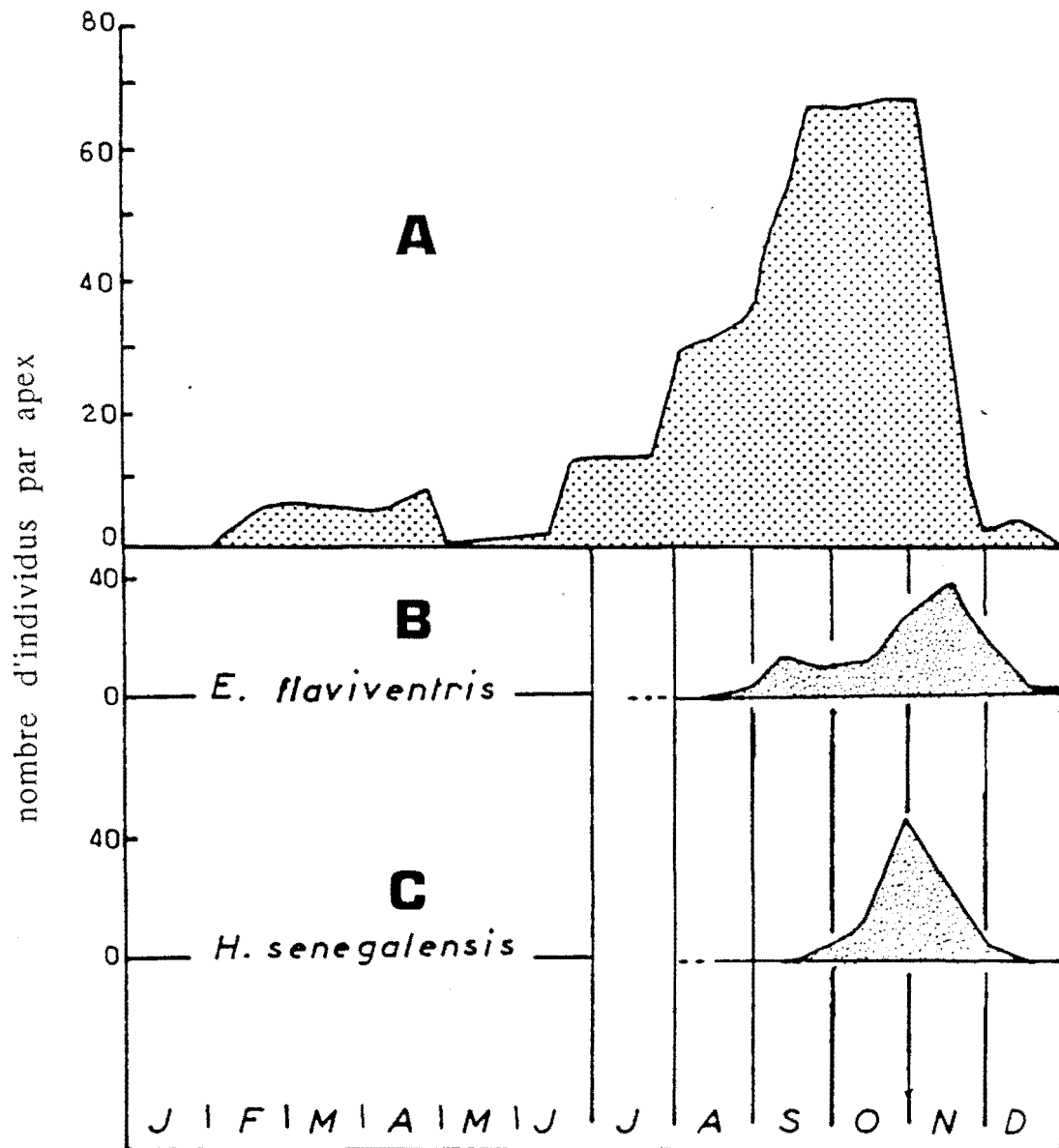


Figure 13. Profils d'abondance des populations de *P. manihoti* et des espèces de Coccinellidae (*E. flaviventris* et *H.S. flaviventris*) en 1979 à Kombé : A) nombre moyen d'individus de *P. manihoti* de tous stades par apex de manioc en fonction du temps; B) nombre moyen d'individus d'*E. flaviventris* par apex et C) nombre moyen d'individus d'*H.S. hottentotta* par apex.

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*.

La présentation, sur un même graphique, des variations d'abondance de la proie (figure 13 A) et des 2 espèces de coccinelles (figure 13 B et C), montre que:

- *E. flaviventris* apparaît intervenir de façon précoce lors de la pullulation du ravageur et se maintenir sur des populations de *P. manihoti* d'un niveau de densité relativement faible.

- *H. s. hottentotta* a une présence éphémère et 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 écologiques sur le développement de chaque espèce. 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-hygométriques sensibles, induise des réponses différentes de la part des deux prédateurs. A cet égard, des seuils de développement différents et des optima thermiques de chaque espèce 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, 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 populations (*P. madeirensis*, *F. virgata*) tandis que *H. s. hottentotta*, plus sténophage, se déplacerait vers son hôte d'origine et recoloniserait les parcelles de manioc au moment de la pullulation de *P. manihoti*.

Les questions que soulève le suivi des populations dans les parcelles de manioc ont orienté les travaux sur la connaissance de l'influence de la nature de la proie sur l'augmentation des effectifs des populations des deux coccinelles.

III. Influence de la nature et de l'abondance des proies sur l'augmentation des effectifs de deux coccinelles locales: *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta*

A. Introduction

Les différences observées sur la période d'apparition de chaque espèce de coccinelle dans les parcelles de manioc et à la vitesse d'augmentation de leurs effectifs, pourraient être en relation avec les mécanismes suivants: a) présence d'une autre proie, comme *F. virgata*, dans la biocénose, avant la pullulation de *P. manihoti* b) influence de cette proie secondaire (abondance et structure des populations) sur les modalités de la colonisation des parcelles de manioc, c) influence de l'abondance de *P. manihoti* sur le taux de multiplication de chaque espèce de coccinelle, d) influence plus marquée de la température sur l'expression de la capacité d'accroissement des populations de *H. s. hottentotta*; ces différents facteurs pouvant interagir, de façon différentielle, sur l'augmentation des effectifs des deux espèces de coccinelles.

Ce sont ces hypothèses, que nous avons voulu vérifier, en conduisant la présente étude. Elles s'inscrivent dans la ligne des travaux de IPERTI (1961) et HODEK (1962) sur la relation entre nature des proies et dynamique de population des coccinelles prédatrices.

B. Matériel et Méthodes

L'étude est conduite à Kombé, à 17 km au Sud-Est de Brazzaville (région du Pool) dans une parcelle de manioc *M. esculenta* variété "Mpembé" âgée de 18 mois. La parcelle a une superficie de 2000 m². L'étude est entreprise en 1985 durant 5 mois (du 15 juillet au 15 décembre). Cette période correspond à l'apparition puis à la régression des populations de *P. manihoti* sur "Mpembé". Les techniques d'échantillonnage utilisées s'inspirent de celles adoptées par FABRES (1981a).

Ces techniques consistent en un choix d'un premier apex à au moins 3 mètres de la bordure de la parcelle, puis en un cheminement au hasard. On prélève 3 apex par butte de manioc. On récolte ainsi 30 apex qui sont placés dans des sachets individuels. Les prélèvements s'effectuent tous les 15 jours. On a récolté au total 330 apex au cours de l'étude.

Les cochenilles et les coccinelles provenant d'un même apex sont dénombrées sous la loupe binoculaire. Les cochenilles sont classées en 1^{er} stade, 2^{ème} stade, 3^{ème} stade, femelle immature et femelle mature avec ovisac.

Les coccinelles par contre sont classées en 3 groupes; car les jeunes stades de développement de *E. flaviventris* et de *H. s. hottentotta* sont indifférenciables entre eux, on n'a donc que les oeufs, le dernier stade larvaire et les adultes.

Une difficulté est apparue dans la représentation graphique de la relation entre abondance de *P. manihoti* et abondance de ses prédateurs, du fait, de la disproportion entre les effectifs de la cochenille et ceux des coccinelles. Une transformation de ces valeurs en logarithme permet de tracer une droite de régression comme le font CHAKRAVARTI et *al.* (1967) et WRIGHT & LAING (1980). Grâce à cette transformation il devient possible de corrélérer les densités des cochenilles (en log) à celles des oeufs ou des adultes de coccinelles.

C. Résultats et Discussion

1. Influence de la coexistence de deux proies sur la présence des deux espèces de Coccinellidae dans les parcelles de manioc

La mise en coïncidence, sur un même graphique, des variations chronologiques de l'abondance des deux proies (figure 14 A) et des deux prédateurs (figure 14 B et C), montre que:

a) la présence de *H. s. hottentotta*, entre la fin août et la mi-novembre (figure 14 C), s'observe au moment où les effectifs de la cochenille *P. manihoti* sont au plus haut, compris entre 20 et 100 cochenilles par sommet de tige; ceux de *F. virgata* sont alors relativement faibles, inférieurs à 10 cochenilles par sommet de tige (courbe en traits discontinus, figure 14 A).

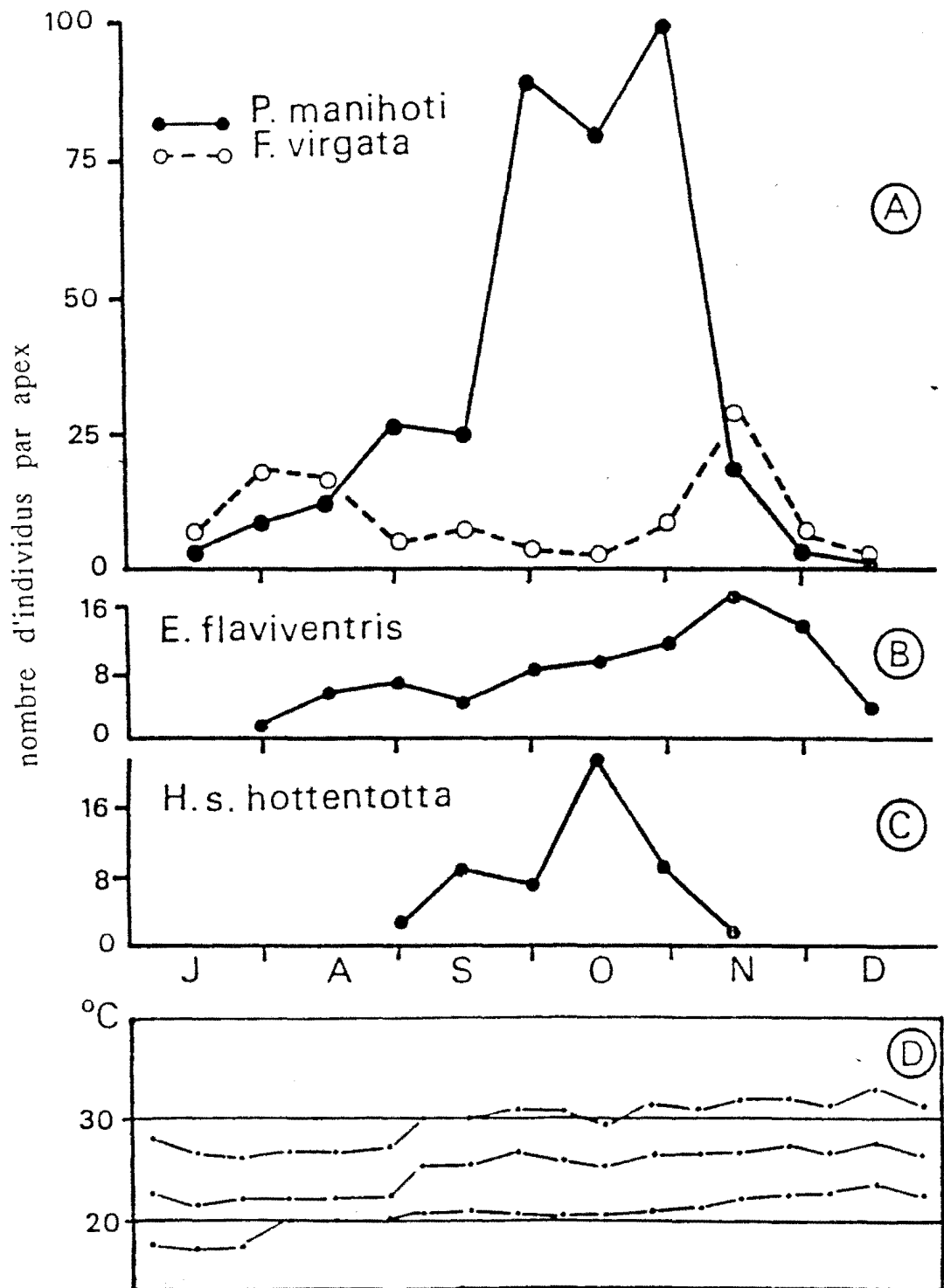


Figure 14. Variations d'abondance en 1985 à Kombé, A: des cochenilles *Phenacoccus manihoti* et *Ferrisia virgata* en nombres d'individus par apex; B et C: des coccinelles adultes d'*Exochomus flaviventris* et d'*Hyperaspis senegalensis hottentotta* en nombres d'individus par apex; D: moyennes des températures maximales et minimales.

b) la présence d'*E.flaviventris* dans la parcelle s'observe 1 mois avant celle d'*H.s.hottentotta* (figure 14 B), à un moment où les effectifs de *F. virgata* sont supérieurs à ceux de *P. manihoti* avec respectivement 18 et 8 cochenilles par sommet de tige. Elle présente un pic d'abondance à la mi-novembre, quinze jours après celui de *P. manihoti*, fin octobre; mais surtout en même temps que le dernier pic de *F. virgata* (mi-novembre). Les effectifs de *F. virgata* sont alors maximum avec 27 individus par sommet de tige. On avait observé une situation analogue en 1979 lors de l'analyse des résultats de piégeages des deux espèces de coccinelles.

2. Influence de la structure des populations de proies sur la dynamique des populations des deux espèces de coccinelles : *Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta*

L'étude de l'évolution de la structure en âge des populations des deux cochenilles (suivi chronologique de la proportion des femelles matures et des premiers stades fixés dans les populations) met en évidence, de façon plus manifeste, la différence qui existe entre les populations de deux proies (figure 15 A). La succession de pics d'abondance des femelles matures (figure 15 B), ou des premiers stades (figure 15 C), qui traduit la succession des générations, révèle un net décalage entre les espèces étudiées:

a) Pour *P. manihoti*, on enregistre deux périodes au cours desquelles les populations sont en phase de rajeunissement: 72% de L₁ en août-septembre, puis 92% la mi-octobre (figure 15 C), au moment où les effectifs atteignent leur maxima (figure 15 A). Entre ces pics, les populations vieillissent avec augmentation de la proportion des femelles matures (figure 15 B).

b) Pour *F. virgata*, ces périodes de rajeunissement sont au nombre, de trois en décalage systématique avec les précédentes: juillet-août avec 74% de L₁, mi-septembre avec 60% et novembre avec 54% (figure 15 C), les deux extrêmes correspondant aux pics d'abondance (figure 15 A). Le même mécanisme de vieillissement des populations est constaté entre chacun de ces pics (figure 15 B). Ceci précise l'idée, exprimée plus haut, d'une influence sélective de chacune des proies sur les coccinelles prédatrices, tant au plan de leur présence-absence liée à l'abondance des proies, dans les parcelles de manioc, qu'à celui de la régulation de leurs effectifs, liée à la structure en âge des populations.

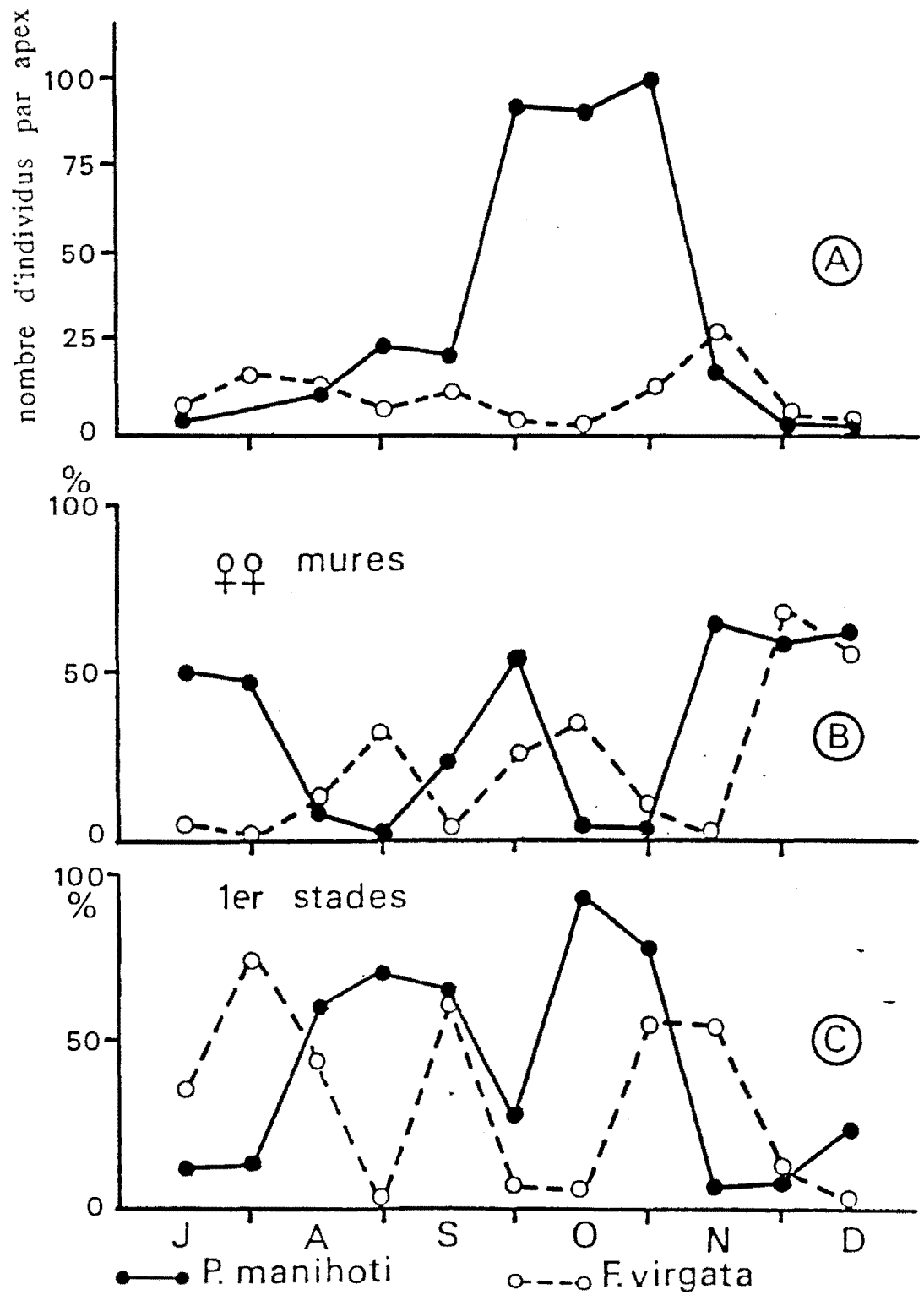


Figure 15. Evolution de la structure en âge des populations cochenilles *P. manihoti* et de *F. virgata* en 1985 à Kombé A: vari d'abondance des proies (rappel); B: évolution des pourcentages femelles mures; C: évolution des pourcentages des larves premier stade.

H. s. hottentotta est l'espèce observée, au moment où le profil d'abondance de *P. manihoti* marque un léger pic, mais aussi au moment où il y a apparition massive des premiers stades dans les populations de la cochenille. Ceci est à rapprocher de l'observation selon laquelle les adultes de *H. s. hottentotta* ont tendance à déposer leurs oeufs dans les ovisacs des cochenilles, et des travaux de différents auteurs évoquant une alimentation essentiellement oophage pour les premiers stades de plusieurs espèces de coccinelles du genre *Hyperaspis* (Mc KENZIE, 1932 ; UMEH, 1982 ; NSIAMA SHE *et al.*, 1984). Ce comportement assure le synchronisme entre l'éclosion des oeufs de *P. manihoti* et celle des oeufs d'*H.s.hottentotta*. Il suppose de plus une attraction par les populations dans lesquelles dominant, de façon simultanée, des ovisacs pleins d'oeufs, les jeunes néonates et les premiers stades fixés. On verra ce point dans le paragraphe consacré à la colonisation.

E. flaviventris peut être dénombré à partir de la fin juillet, au moment où *F. virgata* augmente ses effectifs (figure 15 A), avec des populations composées à 74% de premiers stades (figure 15 C) et un faible pourcentage de femelles matures (figure 15 B). Dans le cas de *E. flaviventris*, les oeufs sont déposés sur les tiges de manioc, à proximité des populations de cochenilles; mais pas dans les populations, quelle qu'en soit l'espèce, et pas dans les ovisacs de *P. manihoti*. Ceci dénote une relative indépendance comportementale vis à vis des hôtes potentiels et confirme l'observation de THOMPSON & SIMMONDS (1965) sur la grande polyphagie de *E. flaviventris*.

3. Colonisation des parcelles de manioc par les coccinelles : Influence de la proie

On a jusqu'ici évoqué de façon incomplète, quant à sa causalité, le moment où les coccinelles étaient suffisamment nombreuses sur les populations de *P. manihoti* ou de *F. virgata* pour être observées et étudiées (fin juillet pour *E. flaviventris* et fin août pour *H. s. hottentotta*). Cette présence, à un moment donné de la saison, peut être en relation soit a) avec un seuil numérique minimum, indispensable à l'observation, et atteint par une population se développant sur place à partir d'un petit lot d'individus issus de la population précédente, soit b) avec un mécanisme de colonisation des populations de cochenilles hôtes à partir d'une population de coccinelles se développant à l'extérieur de la parcelle d'étude.

L'étude des structures en âge des populations des deux coccinelles, montre que c'est cette dernière hypothèse qu'il faut retenir.

En effet, les premières observations possibles et quantifiables, nous mettent en présence de populations de coccinelles composées exclusivement d'adultes (100% d'adultes pour *E. flaviventris* fin juillet, figure 16 B), ou d'adultes et d'oeufs (40% d'adultes et 60% d'oeufs pour *H. s. hottentotta* fin août, figure 16 C). On ne trouve pas des larves de 4^{ème} stade (ou de nymphes), qui auraient témoigné d'un développement sur place de la population et non de l'invasion de la parcelle de manioc par les imagos des deux espèces. Ce phénomène peut lui aussi être mis en coïncidence avec la présence des deux proies, leur abondance et la structure de leurs populations:

E. flaviventris colonise la parcelle de manioc au moment où l'on observe une première augmentation de l'abondance de *F. virgata* avec un fort pourcentage de jeunes stades (74%) dans les populations de la cochenille. A cette époque les populations de *P. manihoti* sont moins abondantes et sont relativement "âgées" (12% de L₁ et 50% de femelles matures, (figure 15).

Pour *H. s. hottentotta*, son apparition coïncide avec une première augmentation des effectifs de *P. manihoti* et un "rajeunissement" de ses populations (2% de femelles matures et 72% de L₁), à un moment où la population de *F. virgata* a des effectifs réduits et une structure âgée (figure 15).

4. Relation entre abondance de la proie et abondance des prédateurs

L'analyse qu'on a réalisée a porté sur la relation qui pouvait s'établir entre l'abondance de *P. manihoti*, tous stades confondus, et l'abondance des coccinelles adultes et leurs oeufs.

Le nombre relativement faible des individus de *F. virgata*, surtout en pleine période de pullulation de *P. manihoti*, ainsi que la faible ampleur de leurs variations, ne nous ont pas permis de travailler par couples proie - prédateur (*E. flaviventris* - *F. virgata* et *P. manihoti* - *H. s. hottentotta*), comme les résultats précédents nous y incitaient. Ils nous ont contraints à ne prendre en compte que les changements de densité de *P. manihoti*.

Du fait de la colonisation par migration des adultes, et compte tenu du nombre restreint de générations de coccinelles qui se développent dans les parcelles de manioc au cours d'une même saison, on a préféré étudier l'influence de l'abondance de la proie sur l'abondance du stade "oeuf" de coccinelles, donc sur la "fécondité" des prédateurs.

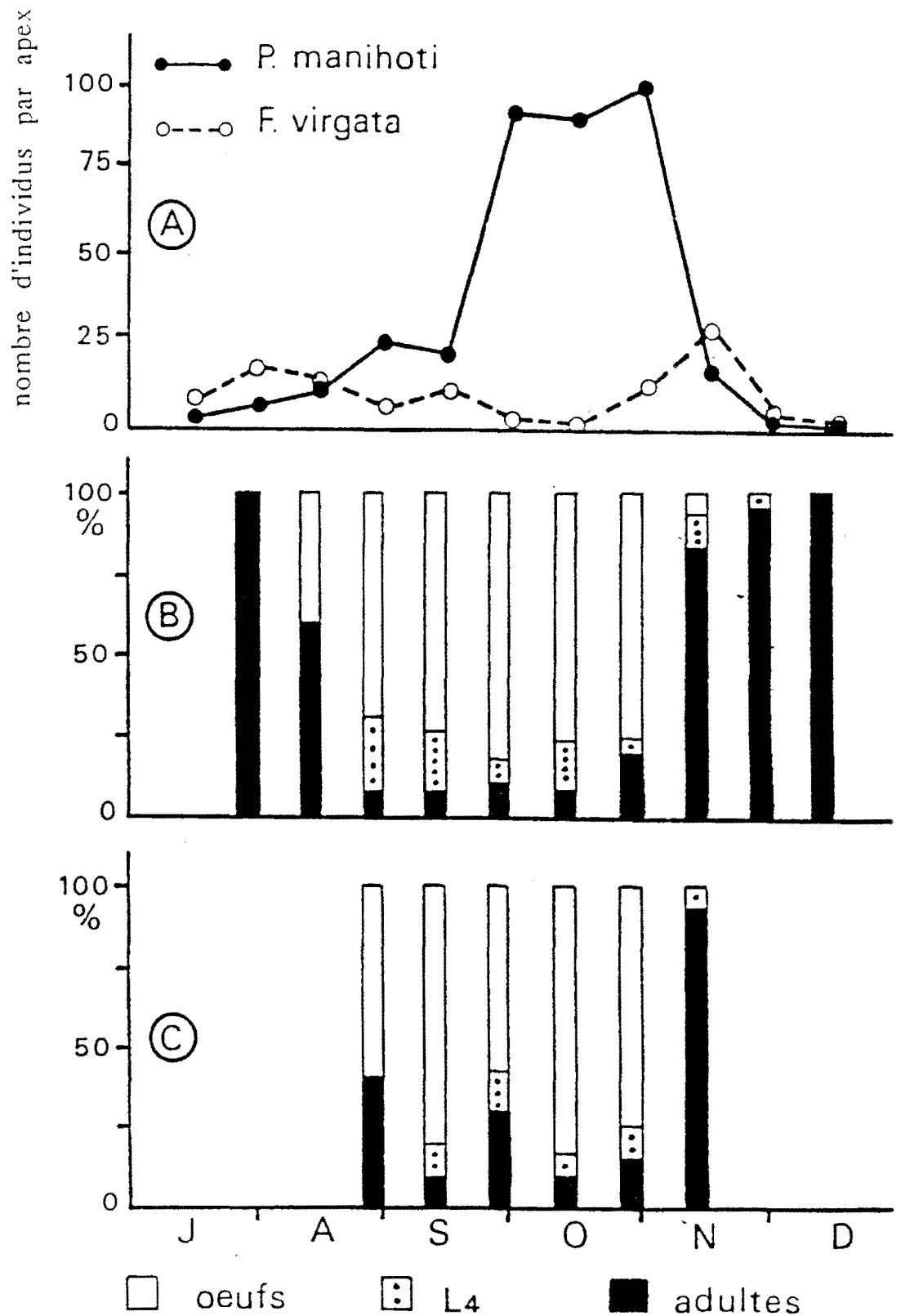


Figure 16. Evolution de la structure en âge des populations de coccinelles A: variation d'abondance de *P. manihoti* et *F. virgata* en 1985 à Kombé (rappel); B: *Exochomus flaviventris*; C: *Hyperaspis senegalensis hottentotta*. en 1985 à Kombé.

De fait, une rapide vérification a montré que la corrélation entre l'effectif des adultes d' *H. s. hottentotta* et celui de *P. manihoti* était peu significative ($r = 0,80$; $p < 10\%$) de même que celle entre l'abondance des adultes d'*E. flaviventris* et celle de *P. manihoti* ($r = 0,41$).

L'analyse portant sur la fécondité du prédateur, fonction de la densité de la proie, a montré une nette influence de l'augmentation de l'abondance des proies sur le nombre des oeufs déposés par chacune des deux espèces (figure 17). Il existe une corrélation forte avec coefficients $r = 0,98$ pour *H. s. hottentotta* et $r = 0,90$ pour *E. flaviventris* avec $p < 0,05$. On note cependant, que la réponse de *H. s. hottentotta* à une augmentation de l'abondance de *P. manihoti* est meilleure que celle de *E. flaviventris* pour cette proie.

Indépendamment d'un résultat qui s'apparente aux travaux réalisés par divers auteurs dans le domaine de la relation quantitative proie - prédateur: CRAWLEY, 1975; WRIGHT & LAING, 1980 ; FRAZER & RAWORTH, 1985 , on y voit l'illustration d'une relation de plus grande spécificité entre *H. s. hottentotta* et *P. manihoti*.

5. Influence des conditions saisonnières

Très peu de travaux évoquent l'influence de l'abondance de la proie sur l'augmentation des effectifs du prédateur en fonction des conditions saisonnières et en particulier de la température (FRAZER & GILBERT, 1976). L'arrivée d'*H.s.hottentotta* dans les parcelles de manioc, au moment où les populations de *P. manihoti* sont abondantes, coïncide avec les températures relativement élevées des mois de septembre, octobre et novembre (les températures minimales sont toutes au-dessus de 20°C). Il y aurait là un effet synergique, température - abondance de la proie, favorable à l'augmentation des effectifs du prédateur. Cela ne semble pas le cas pour *E. flaviventris*, qui arrive dans les parcelles, dès juillet, alors que les températures sont plus basses, et qui se trouve en présence de densités faibles, aussi bien de *F. virgata* que de *P. manihoti* (figure 14 D).

D. Conclusion

Les travaux précédents, de FABRES & KIYINDOU (1985) et KIYINDOU (1989) avaient implicitement présenté les coccinelles *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* comme étant déjà présentes dans les parcelles de manioc au moment de la pullulation de *P. manihoti*.

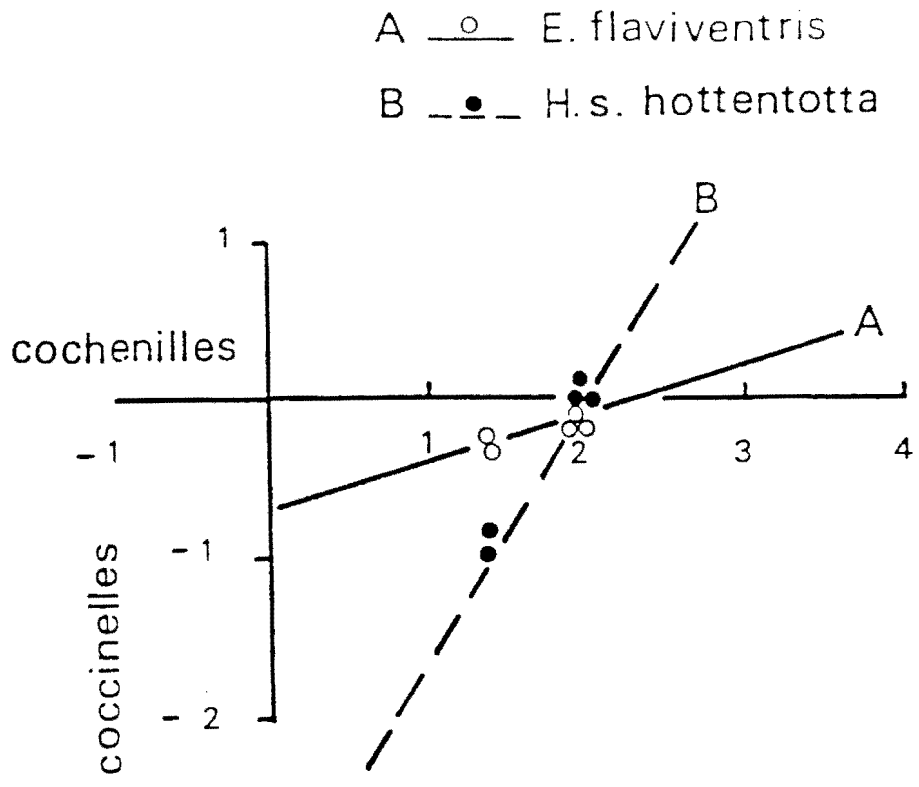


Figure 17 Relation entre la densité de la cochenille *Phenacoccus manihoti* et l'abondance des oeufs des coccinelles *Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta*. $Y (A) = 0,307 X - 0,717$ avec $r (A) = 0,90$; $Y (B) = 1,653 X - 3,200$ avec $r (B) = 0,90$.

Ils avaient également supposé qu'il existait une relation privilégiée ou même exclusive entre les prédateurs et la seule cochenille du manioc.

La présente étude nous montre un ensemble biocénotique plus riche avec un mécanisme de colonisation des champs en provenance d'autres habitats, et avec des relations de type proie - prédateur plus complexe.

E. flaviventris et *H. s. hottentotta* ne restent pas dans les parcelles de manioc après les pullulations de *P. manihoti* et de *F. virgata* (de moindre ampleur), mais elles y reviennent en saison sèche. Ceci pose la question de savoir quels sont le ou les habitats qu'elles fréquentent pendant la saison des pluies et les proies qu'elles y exploitent. La connaissance des modalités de ces déplacements entre habitats différents serait d'une grande utilité pour une meilleure compréhension de la dynamique de leurs populations.

La colonisation de la parcelle de manioc par *E. flaviventris*, plus précoce s'observe en période de faibles niveaux numériques des deux cochenilles (moins de 20 individus par sommet de tige); celle d'*H.s.hottentotta* intervient tardivement en relation avec des populations de *P. manihoti* abondantes et jeunes.

Une fois la population de chaque coccinelle sur place, sa dynamique est conditionnée par l'abondance de chaque proie, la structure des populations de chaque cochenille et les conditions climatiques (températures qui interviennent en synergie. Dans ce contexte, on peut postuler que des relations étroites existent entre *H. s. hottentotta* et *P. manihoti*, ce qui traduit une certaine sténophagie pour les *Hyperaspis*.

Pour *E. flaviventris*, il est difficile de séparer ce qui revient à chaque espèce de cochenille. *F. virgata* joue sans doute un rôle important sur son implantation dans la parcelle de manioc, mais c'est sans doute *P. manihoti* qui assure l'augmentation des effectifs de la coccinelle.

IV. Influence possible d'un autre manioc (le "faux caoutchouc") sur les déplacements trophiques de la coccinelle *E. flaviventris*

A. Introduction

Dans deux études précédentes (FABRES & KIYINDOU, 1985 et KIYINDOU *et al.*, 1990), on a constaté que les coccinelles adultes, *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* se déplaçaient au début de la saison sèche en direction des parcelles de manioc infestées de cochenilles où elles assuraient leur alimentation (phase de colonisation), puis quittaient ces parcelles au moment

de la disparition brutale de leur proie *P. manihoti*, au retour de la saison des pluies (phase de migration). Les coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc vont probablement d'une parcelle de manioc à une autre et/ou de la parcelle de manioc à son environnement immédiat ou lointain par des vols aller et retour comme l'ont observé chez certaines coccinelles aphidiphages IVES (1981) puis FERRAN et al. (1991).

Au cours d'une étude consacrée à la connaissance des proies de substitution des coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc et des habitats que ces dernières fréquentent en saison des pluies, on a observé dans une parcelle de "Faux caoutchouc" (hybride *M. esculenta* x *M. glaziovii*), une pullulation de la cochenille *P. manihoti* associée à un grand nombre de prédateurs Coccinellidae. Ce peuplement d'entomophages était essentiellement constitué des différents stades de développement de l'espèce *E. flaviventris*. Au Sud du Nigéria, IHEAGWAM (1981b) observe également des populations importantes de *P. manihoti* et de plusieurs entomophages notamment *Exochomus flavipes* Thub. (Col.: Coccinellidae) sur *M. glaziovii* en saison des pluies.

Dans le cadre de ce travail, on se propose de mettre en évidence l'influence d'un habitat autre que la parcelle du manioc *M. esculenta* variété ("Mpembé") sur les déplacements trophiques de certaines coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc et sur les modalités de leur intervention dans les parcelles de *M. esculenta*.

E. flaviventris est l'espèce qu'on trouve en plus grand nombre, dans les parcelles de "Faux caoutchouc", et c'est elle aussi, qui est la plus communément rencontrée dans les parcelles de "Mpembé" où elle est en abondance, et où elle est présente pendant une grande partie de l'année. C'est pourquoi on l'a choisie pour le déroulement de ce travail.

B. Méthode de suivi des cochenilles et des coccinelles dans la parcelle de "Faux caoutchouc"

Les techniques d'échantillonnage employées ici sont les mêmes que celles pratiquées dans les parcelles de manioc "Mpembé". Les prélèvements ont duré 43 mois (de mi-mars 1988 à début octobre 1991). L'étude a été conduite à Mpila dans la banlieue de Brazzaville.

Pour essayer de savoir comment fonctionne chez *P. manihoti* ou chez *E. flaviventris* le mécanisme de colonisation et d'abandon du site d'alimentation, en relation avec la croissance de la population concernée dans

une parcelle de "Faux caoutchouc", on a fait appel à des méthodes plus ou moins empiriques. Ainsi, on définit le taux de croissance de la population de *P. manihoti* comme étant l'augmentation relative des effectifs entre deux échantillonnages (tous les 15 jours). Si le nombre d'individus est N_0 à l'échantillonnage précédent et N_1 à l'échantillonnage du moment, le taux de croissance sera:

$$r = N_1 / N_0$$

Pour le pouvoir de multiplication de la coccinelle, il s'agit de calculer le rapport du nombre des jeunes stades larvaires au nombre d'adultes femelles matures au moment de chaque échantillonnage.

C. Résultats et Discussion

1. Vue générale des courbes d'abondance de la cochenille proie *P. manihoti* au cours de la période d'étude

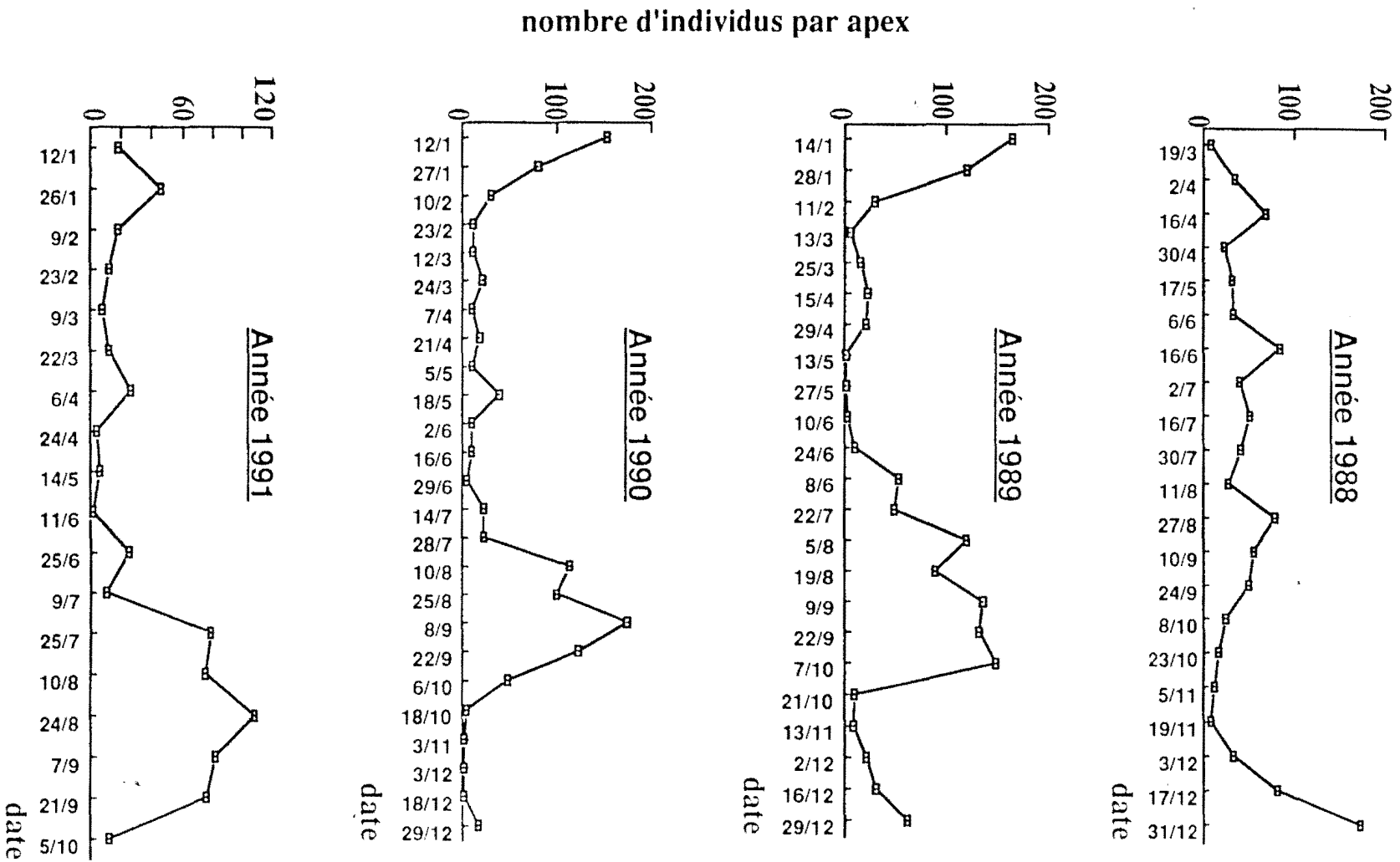
Les variations des effectifs de *P. manihoti* sur "Faux caoutchouc" illustrées par la figure 18, semblent être de type périodique. Elles s'apparentent par leur allure générale à la situation habituelle des variations d'abondance décrites chez les insectes phytophages par DAJOZ (1974).

Les courbes de variations d'abondance de la cochenille du manioc sur "Faux caoutchouc" sont plurimodales (figure 18).

En 1988, la courbe est quadrimodale caractérisée par quatre gradations qui se succèdent entre le 19 mars et le 31 décembre. Les trois premiers pics de ces gradations ont lieu à peu près tous les 2 mois, à savoir: le 16 avril, le 16 juin, le 27 août; le quatrième pic par contre intervient plus tard (le 31 décembre), soit 4 mois après le troisième.

En 1989 - 1990 - 1991, les courbes sont bimodales marquées par deux gradations. On note un point commun entre les courbes de variations d'abondance de *P. manihoti* en 1989 - 1990, il s'agit de la constance de la première gradation (dont le pic se situe à la mi-janvier). Par contre le pic de la deuxième gradation, se trouve décalé en 1990. Toutefois lorsqu'on examine la courbe de variations d'abondance de la cochenille en 1991, on constate que le pic de janvier est nettement plus bas (moins de 60 cochenilles en moyenne par apex) que celui d'août (120 cochenilles en moyenne par apex).

Figure 18. Comparaison des profils d'abondance de P. manihoti sur "Faux caoutchouc", du 19/03/88 au 5/10/91, à Mpila.



Ceci nous montre que l'amplitude des gradations peut varier énormément d'une saison à l'autre et d'une année à l'autre.

La bimodalité des courbes de variations d'abondance observée successivement en 1989, 1990 et 1991 à Mpila a également été remarquée dans deux cas particuliers, celui d'une parcelle de "Mpembé" âgée de 2 ans en 1981 à Kombé (FABRES & LERÜ, 1988, figure 19A), puis celui d'une parcelle de la variété "Moudouma", âgée d'au moins 12 mois en 1987 à Mantsoumba dans la région de la Bouenza (LERÜ *et al.*, 1991, figures 19 B); mais il s'agit là de cas exceptionnels qui contrastent avec la régularité de la présence de *P. manihoti* sur "Faux caoutchouc" pendant une longue période de l'année.

Dans une étude de terrain conduite de 1979 à 1980, FABRES (1989) a noté ces pullulations saisonnières de grande amplitude, suivies de brutales régressions des effectifs chez *P. manihoti*. Il évoque pour cela une relation étroite entre: 1) les pullulations saisonnières et la structure en âge des populations; 2) les régressions des effectifs et la structure en âge des populations. En effet examinant la proportion des premiers stades et des femelles matures du ravageur, il constate qu'au moment de la gradation, la structure en âge des populations change, avec augmentation relative des jeunes stades, puis diminution de ceux-ci (vieillissement des populations) à l'arrivée des pluies. Notre intérêt personnel sur ce sujet nous a conduit à préciser ce phénomène et à l'étudier dans le cas des populations de *P. manihoti* se développant aux dépens du manioc de la variété "Faux caoutchouc".

En 1989, on a étudié l'évolution globale des pourcentages atteints par les femelles matures et les premiers stades fixés (figure 20), on constate une lente évolution de la composition de la population au cours de la gradation: en phase de croissance de la population du début juin à début octobre (figure 20A), le pourcentage des premiers stades (figure 20C) est plus élevé que celui des femelles matures (figure 20B). Ceci illustre un enrichissement de la population en stades jeunes qui correspond à la phase d'augmentation des effectifs responsables de la pullulation. Par contre la phase de décroissance de la population de la mi-octobre à la mi-novembre (figure 20A), est caractérisée par un faible pourcentage des premiers stades (figure 20 C) et une augmentation de celui des femelles mûres (figure 20 B). On assiste ainsi au vieillissement de la population.

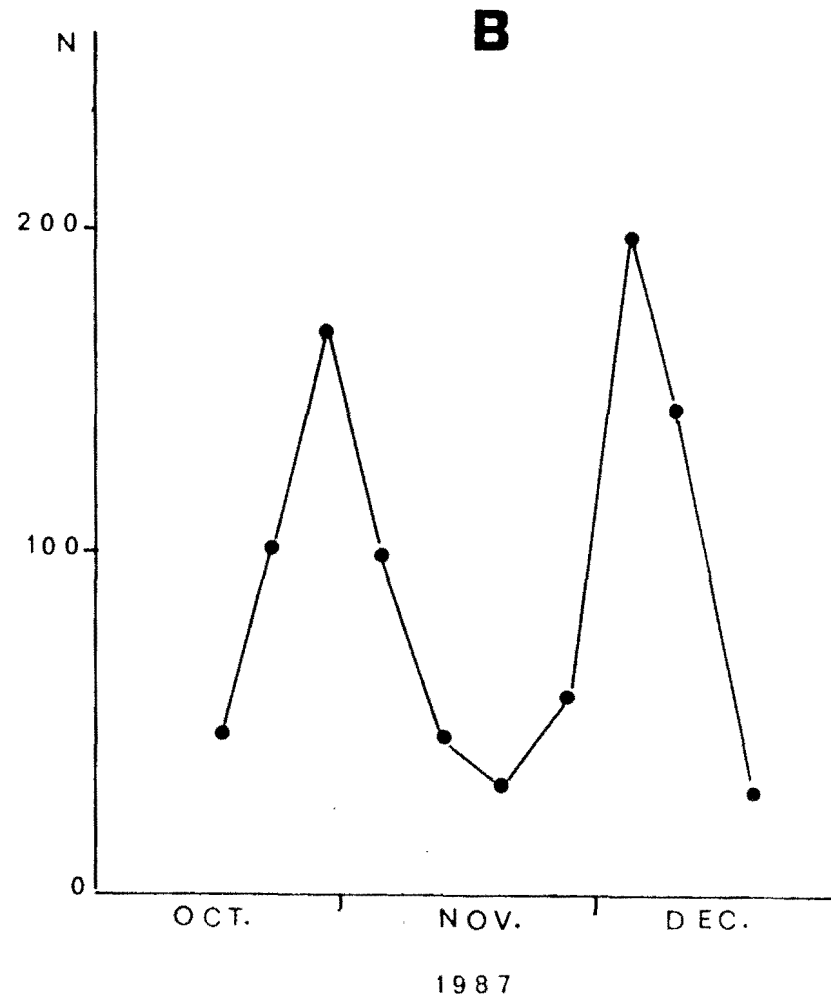
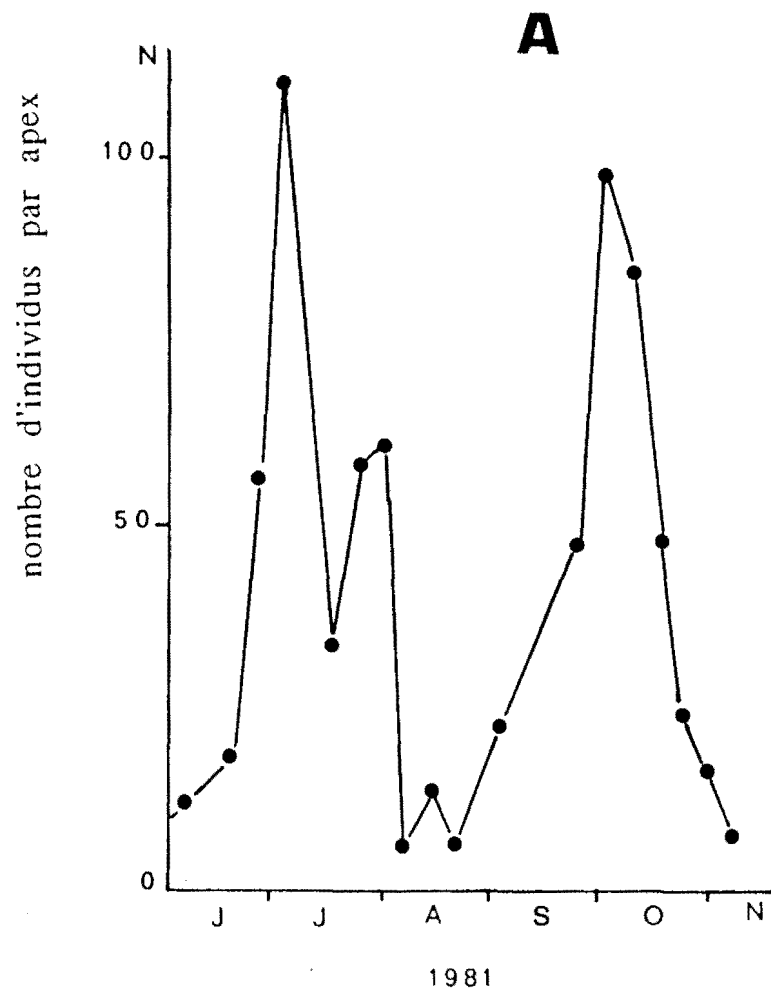
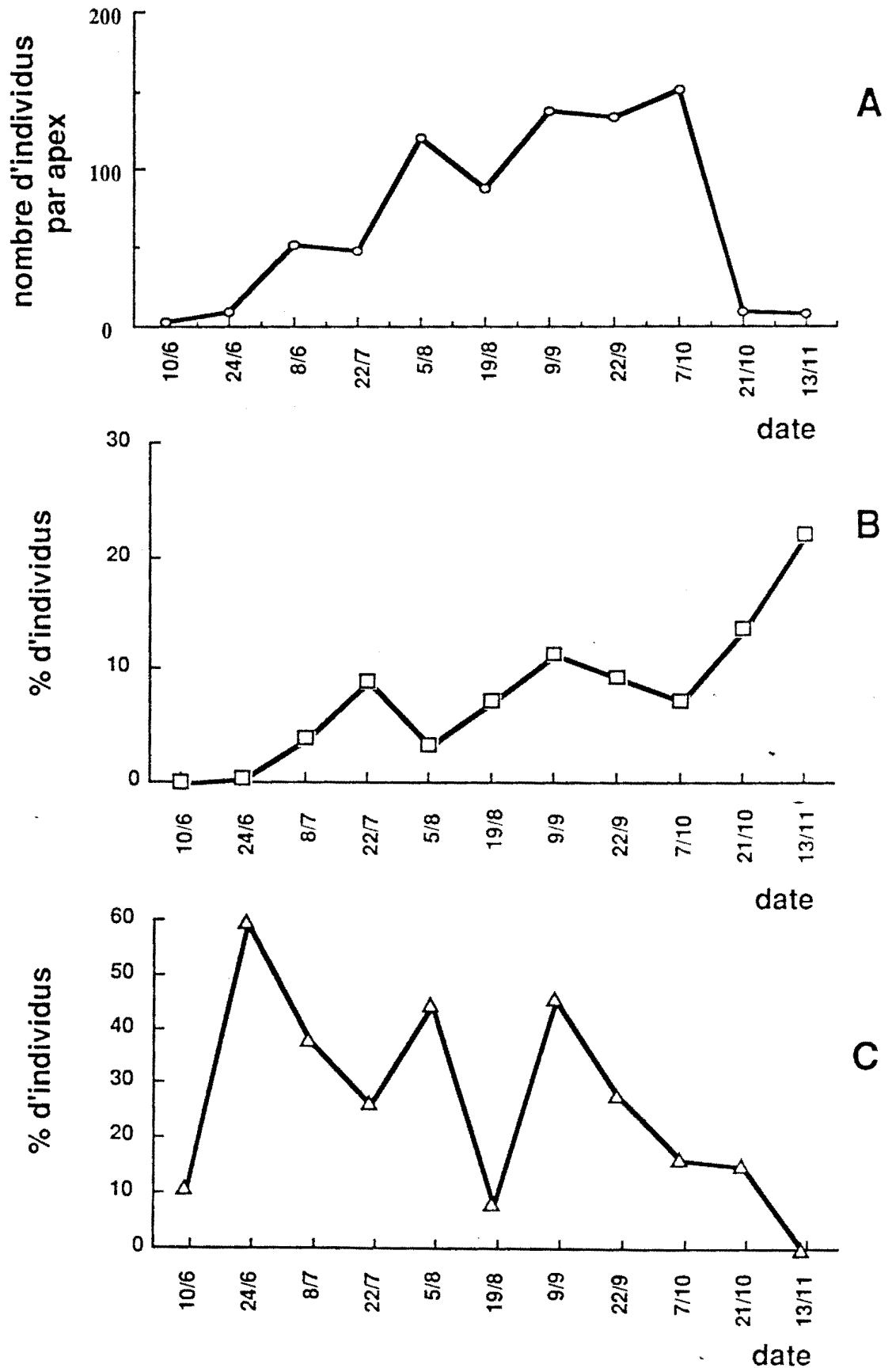


Figure 19 Profils d'abondance "type bimodale" de *Phenacoccus manihoti* sur "Mpembé"; A) en 1981 à Kombé (d'après FABRES & LERÜ, 1988); B) en 1987 à Mantsoumba (d'après LERÜ et al., 1987).

Figure 20. Influence de la "capacité limite" dans la régulation de l'abondance de *Phenacoccus manihoti* sur Faux caoutchouc en 1989.
 A- Variation d'abondance de la cochenille
 B- Evolution des pourcentages de femelles matures
 C- Evolution des pourcentages des larves de premier stade



Ce phénomène est probablement en relation avec "la capacité limite" déjà évoquée chez *P. manihoti* sur "Mpembé" par FABRES (1989). Il semble être le résultat d'un départ massif de ces larves du lieu d'éclosion par manque d'endroit de fixation. On pourrait également évoquer le rôle de la prédation sur les jeunes larves. Il y a là probablement deux causes à l'effondrement des effectifs de la cochenille du manioc.

Ainsi prend fin la gradation avec, soit une reprise assez rapide (après 2 mois de latence, cas de la courbe de variations d'abondance quadrimodale en 1988, figure 18), soit une reprise différée à la suite d'une période de latence plus ou moins longue (4 mois, cas de la courbe de variations d'abondance bimodale en 1989, 1990 et 1991, figure 18).

2. Pouvoir de multiplication de la proie et du prédateur

2.1. Pouvoir de multiplication de la cochenille *P. manihoti*

L'étude de la dynamique des populations du prédateur et de sa proie, indique une démographie différente selon la plante; en général la population de *P. manihoti* est plus abondante dans les parcelles de "Faux caoutchouc" que dans celles de "Mpembé". L'abondance en ressources alimentaires de chaque habitat doit probablement avoir une influence sur le pouvoir de multiplication du prédateur.

Ce sont ces hypothèses qu'on essaiera de vérifier dans cette étude. Toutefois, on devrait rester prudent quant à l'utilisation de ce type d'information, pour la compréhension de ce qui se passe dans les parcelles de manioc.

Lorsqu'on examine les données du tableau 11, on constate que le taux de croissance (rapport N_1 / N_0) indique un potentiel d'accroissement des effectifs de *P. manihoti* dans la parcelle de "Faux caoutchouc", entre le 24 juin et le 8 juillet (rapport égal à 22,3). Toutefois ce rapport reste identique dans les deux parcelles entre fin juillet et fin octobre (de 1,0 à 2,9 dans la parcelle de "Mpembé" et de 0,7 à 2,7 dans la parcelle de "Faux caoutchouc") Mais si on compare le rapport de N_1 / N_0 au moment où s'initient les populations de *P. manihoti* dans chaque parcelle, on remarque que ce rapport est plus élevé dans la parcelle de "Faux caoutchouc" $1539 / 69 = 22,3$ entre le 24 juin et le 8 juillet 1989, par rapport à celui enregistré dans la parcelle de "Mpembé" $243 / 18 = 13,5$ entre le 15 et le 30 juillet 1985.

Tableau 11 : Evolution des effectifs de *P. manihoti* de juillet à octobre 1985 dans la parcelle de manioc variété "Mpembé" à Kombé et de juin à septembre 1989 dans la parcelle de "Faux caoutchouc" à Mpila. N₀, nombre d'individus dénombrés à l'échantillonnage précédent; N₁, nombre d'individus dénombrés à l'échantillonnage du moment; $r = N_1 / N_0$, taux de croissance.

nombre de cochenilles dénombrées sur					
Variété "Mpembé"			Variété "Faux Caoutchouc"		
N ₀	N ₁	$r = N_1 / N_0$	N ₀	N ₁	$r = N_1 / N_0$
-	-	-	69	1539	22,3
18	243	13,5	1539	1354	0,9
243	300	1,2	1354	3614	2,7
300	780	2,6	3614	2646	0,7
780	750	1,0	2646	4111	1,5
750	2191	2,9	4111	3994	1,0
2191	2556	1,2	3994	4428	1,1
2556	3006	1,2	-	-	-

Les effectifs de la cochenille notés au moment où les pullulations s'amorcent, sont plus abondants sur "Faux caoutchouc" (1539 individus pour l'ensemble de l'échantillonnage) que sur "Mpembé" (243 individus pour l'ensemble de l'échantillonnage). Pour expliquer cette différence, il faut tenir compte du fait que le démarrage de la gradation des populations a lieu plus tôt sur "Faux caoutchouc". Il se peut que, ce mécanisme ait été favorisé par la régularité de la présence de *P. manihoti* sur "Faux caoutchouc".

Toutefois, l'accroissement des populations semble y être plus lent; ceci corrobore les résultats de LERÜ et al. (1991b). En effet, dans une étude récente consacrée à la cochenille du manioc, ces auteurs ont obtenu une capacité d'accroissement plus faible ($r_C = 0,141$) chez ce ravageur élevé sur "Faux caoutchouc". Par contre lorsqu'il est élevé sur "Mpembé", sa capacité d'accroissement (r_C) s'élève à 0,150.

L'initiation des populations de *P. manihoti* est plus précoce dans l'habitat "Faux caoutchouc". Elle a lieu au mois de juin, tandis que dans l'habitat "Mpembé", celle-ci intervient au mois de juillet. C'est aussi dans le premier habitat que les populations initiales sont plus abondantes. Il est probable dans ce cas que l'initiation des populations se soit faite grâce à un mécanisme d'éclosion massive.

Le phénomène de croissance des populations de la cochenille reste plus stable sur "Faux caoutchouc" entre juillet et octobre. D'après ce qui précède, une influence de l'état physiologique due à la plante hôte sur l'augmentation des populations de *P. manihoti* semble possible: 1) le "Faux caoutchouc" est différent = composition différente de la sève et traits biologiques différents pour la cochenille, 2) le "Faux caoutchouc" réagit différemment à la sécheresse (système racinaire non tubéreux) et donc incidence sur la cochenille.

2.2. Pouvoir de multiplication de la coccinelle *E. flaviventris*

Les données du tableau 12 montrent que : dans la parcelle de "Mpembé", la coccinelle *E. flaviventris* a un pouvoir de multiplication instantané de 1,7 . alors que dans la parcelle de "Faux caoutchouc", il s'élève à 2,8. Les populations de cette coccinelle restent plus abondante dans la parcelle de "Mpembé" que dans la parcelle de "Faux caoutchouc".

La diversité trophique dans la parcelle de "Mpembé" peut apparaître comme un facteur d'augmentation des populations du prédateur.

TABLEAU 12 : "Pouvoir de multiplication" de la coccinelle E. flaviventris se développant sur P. manihoti selon l'habitat.

Valeurs moyennes calculées sur la période de gradation de la population de la proie

habitat	date	nombre de jeunes larves (JL)	nombre de femelles mûres (Qw)	rapport JL / Qw
"Mpembé"	22/7/85	735	420	1,7
	30/10/85			
"Faux caoutchouc"	22/7/89	564	204	2,8
	7/10/89			

En effet en présence des proies constituées de *P. manihoti* et de quelques autres espèces de cochenilles indigènes (*F. virgata* et *P. madeirensis*), avec des populations plus ou moins abondantes sur "Mpembé", *E. flaviventris* prédateur local aurait tendance à mieux exprimer sa fécondité, ceci confirme notre étude précédente (cf. chapitre 2) conduite en 1985.

Le rapport prédateurs / proies est de 16% dans la parcelle "Mpembé" et seulement de 6% dans la parcelle "Faux caoutchouc". Dans une étude expérimentale récente sur l'activité de prédation de la coccinelle *E. flaviventris*, REYD (1991) constate, que le rapport prédateur / proie le plus efficace est égal à 1/3, ceux obtenus par nous dans chacun des habitats étudiés, sont très au-dessous de celui-ci. La différence de ces valeurs pourrait s'expliquer par le fait que le rapport prédateur / proie enregistré par REYD (1991) l'a été sur une courte période (6 à 9 jours). Toutefois le rapport prédateur / proie n'influence significativement les populations de *P. manihoti* qu'à certaines densités de celles-ci (REYD, 1991). Il semble donc que l'action prédatrice de la coccinelle *E. flaviventris* vis à vis de la cochenille *P. manihoti* soit peu influencée par des facteurs dépendants de la densité de la proie. De ce fait, il paraît aléatoire d'envisager une action visant la régulation du ravageur sous l'optique de lâchers inondatifs d'individus appartenant à l'espèce prédatrice *E. flaviventris*. Par contre, il serait plus raisonnable de constituer un complexe de prédateurs dans les parcelles de manioc.

3. Profils d'abondance et structure des populations de la proie et du prédateur

3.1. Profils d'abondance de *P. manihoti* et d'*E. flaviventris*

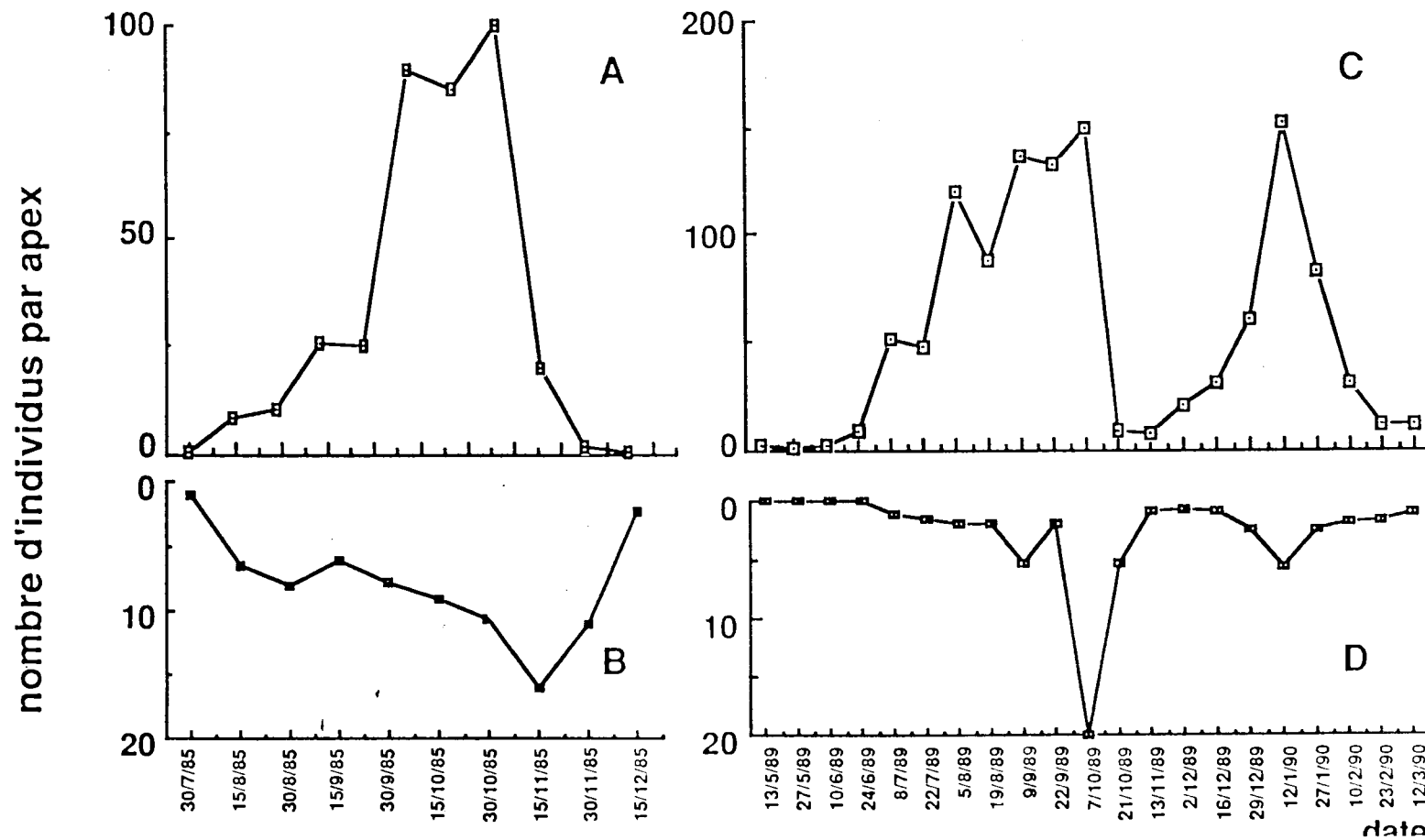
L'observation des profils d'abondance de la proie (figure 21 A et C) et du prédateur (figure 21 B et D) respectivement en 1985 pour la parcelle de "Mpembé" et 1989-1990 pour la parcelle de "Faux caoutchouc", montre que :

a) la coccinelle s'observe simultanément dans les parcelles de manioc des variétés "Faux caoutchouc" et "Mpembé" au mois de juillet, au moment où s'initient les populations de cochenilles sur les deux variétés de manioc.

b) les pics d'abondance de la cochenille et de la coccinelle coïncident sur "Faux caoutchouc", en effet ceux-ci ont lieu à la même période, début

Figure 21. Comparaison des profils d'abondance de P. manihoti et de E. flaviventris selon l'habitat:

- A- P. manihoti sur "Mpembé" en 1985
- B- E. flaviventris sur "Mpembé" en 1985
- C- P. manihoti sur "Faux caoutchouc" (1989-1990)
- D- E. flaviventris sur "Faux caoutchouc" (1989-1990)



octobre pour les premiers et fin janvier pour les seconds (figure 21 C et D), tandis que le pic du même prédateur intervient à la mi-novembre, 15 jours après celui du phytophage sur la variété "Mpembé".

c) les effectifs de coccinelles se réduisent ou s'annulent lorsque la dégradation se met en place. Il ressort de cette relation, entre proie et prédateur que, *E. flaviventris* se maintient dans les parcelles de "Faux caoutchouc" pendant le processus des 2 pullulations successives de la cochenille sur cet hôte (8 à 9 mois) alors que sur "Mpembé", cette période ne couvre qu'une seule pullulation de 4 à 5 mois. Ceci peut être fondamental pour le maintien d'une population abondante d'*E. flaviventris* dans l'environnement des parcelles de manioc et pour une meilleure régulation de l'abondance de *P. manihoti*.

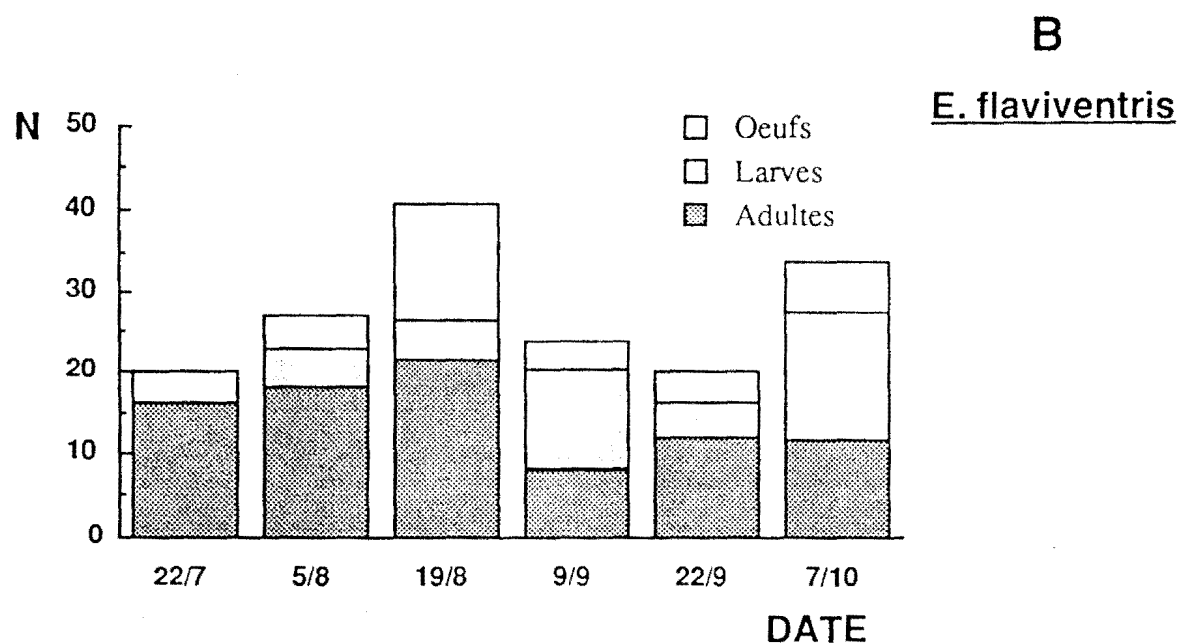
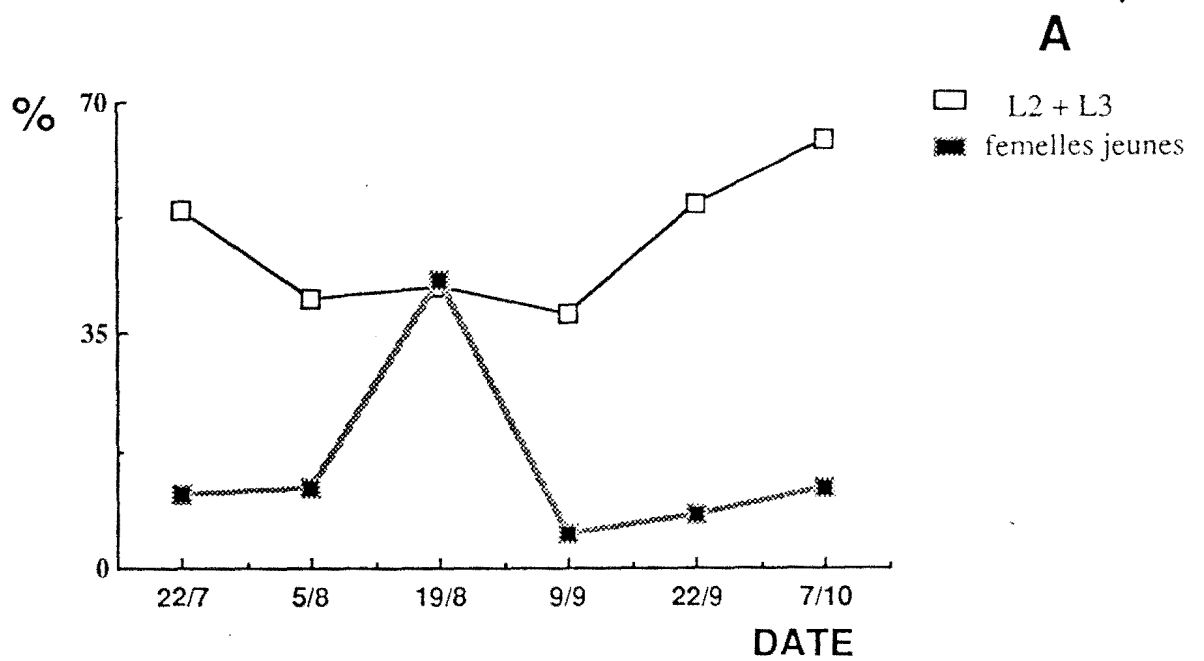
3.2. Influence de la structure en âge de *P. manihoti* sur la présence de la coccinelle *E. flaviventris*

L'évolution de la structure en âge de la population de la cochenille du manioc (suivi chronologique de la proportion des femelles matures et des premiers stades fixés dans la population) sur la variété "Mpembé" a été observée par KIYINDOU *et al.* (1990) et signalée dans l'étude précédente. On examinera ici certains éléments pour comparaison avec l'évolution de la structure en âge de la population de la cochenille sur "Faux caoutchouc". Au cours des 2 pullulations successives sur cette variété de manioc, on observe:

- pour la gradation qui a lieu en saison sèche, les pics d'abondance des femelles immatures restent décalés par rapport à ceux des L₂ + L₃, avec une dominance des L₂ + L₃, fin juillet, 53% de L₂ + L₃, puis 64% de L₂ + L₃, début octobre. Entre ces pics, la population de femelles immatures s'accroît mais sans dominer celles des larves du 2^{ème} et 3^{ème} stades, 43% de femelles immatures (figure 22 A); on a observé un mécanisme analogue, lorsque *P. manihoti* est sur manioc "Mpembé", au cours d'une pullulation de saison sèche en 1985).

- pour la gradation de saison des pluies, les pics d'abondance des L₂ + L₃ sont également décalés par rapport à ceux des femelles immatures, aussi,

Figure 22. Evolution de la structure en âge des populations de *P. manihoti* (A) et du nombre d'individus d'*E. flaviventris* (B) sur "Faux caoutchouc" en saison sèche 1989 à Mpila.



ceux-ci restent nettement bas par rapport à ceux-là, 53% de L₂ + L₃ en fin octobre et 70% de L₂ + L₃ la mi-janvier; tandis que la proportion des femelles immatures n'est que de 32%, pic de la mi-novembre (figure 23 A).

La coccinelle *E. flaviventris* peut être observée sur "Faux caoutchouc" à partir de fin juillet, au moment où *P. manihoti* est composé de populations renfermant 53% de L₂ + L₃ et un faible pourcentage (11%) de femelles immatures (figure 22 A). La présence de cette coccinelle dans les parcelles de manioc semble liée à la présence d'un type donné de structure en âge de la population de *P. manihoti* et selon la saison:

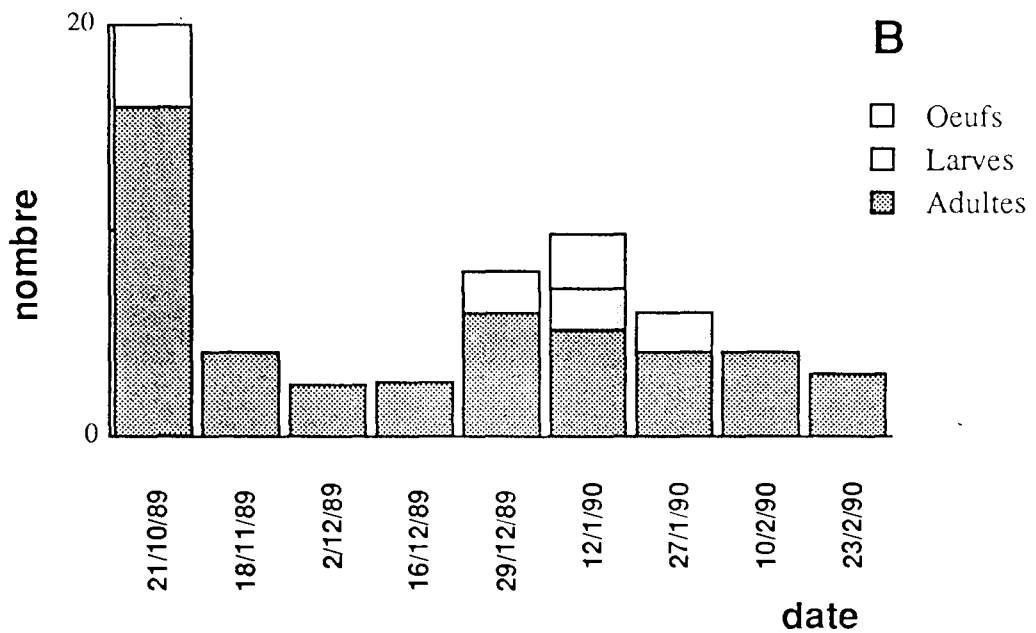
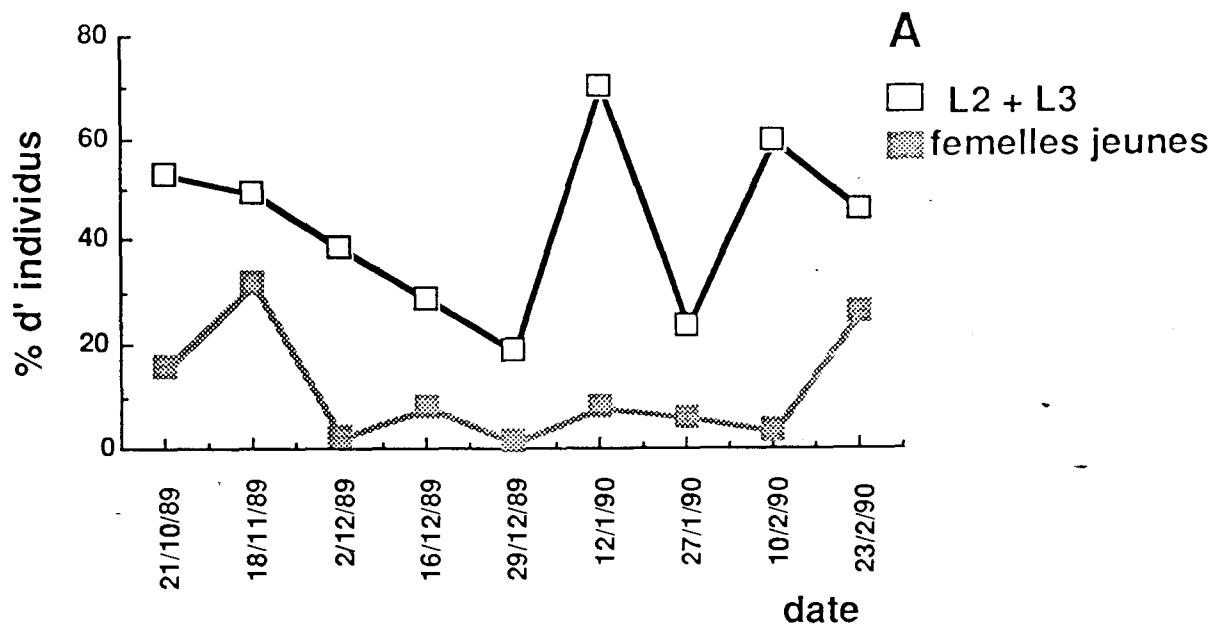
- En saison sèche, les adultes d'*E. flaviventris* arrivent dans les parcelles de manioc et s'y maintiennent du 22 juillet au 19 août, quand la population du ravageur est composée surtout des L₂ + L₃. En début septembre, le nombre d'adultes d'*E. flaviventris* est descendu à 11 individus par échantillon, pour ensuite se stabiliser à 15 individus (échantillon du 22 septembre au 7 octobre). Au cours de cette période, le nombre d'oeufs pondus par la coccinelle diminue progressivement. Par contre le nombre des larves augmente (figure 22 B).

- En saison des pluies, le nombre d'adultes d'*E. flaviventris* décroît au fur et à mesure que diminue la proportion des femelles immatures de *P. manihoti*, alors que dans le même temps, les larves de deuxième + troisième stade restent inexistantes (figure 23 B). Cette absence des larves est probablement due au fait que: 1) les populations de cochenilles sont faibles numériquement et ne permettent pas aux femelles de la coccinelle de s'alimenter suffisamment. Ce qui amène une baisse de ponte chez ces dernières (fécondité faible si peu de cochenilles). En effet les adultes mâles et femelles d'*E. flaviventris* doivent consacrer toute leur énergie et leur temps à la recherche de la proie devenue rare, au détriment de l'activité d'accouplement; 2) faute de nourriture suffisante, les larves finissent par mourrir.

4. Analyse du mécanisme de colonisation / disparition du lieu d'alimentation chez la coccinelle *E. flaviventris*

Dans une étude précédente basée sur la connaissance des structures en âge des populations des coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc, on a montré que la colonisation des parcelles de manioc par les coccinelles

Figure 23. Evolution de la structure en âge des populations de *I. manihoti* (A) et du nombre d'individus d'*E. flaviventris* (B) sur "Faux caoutchouc" en saison des pluies 1990 à Mpila.



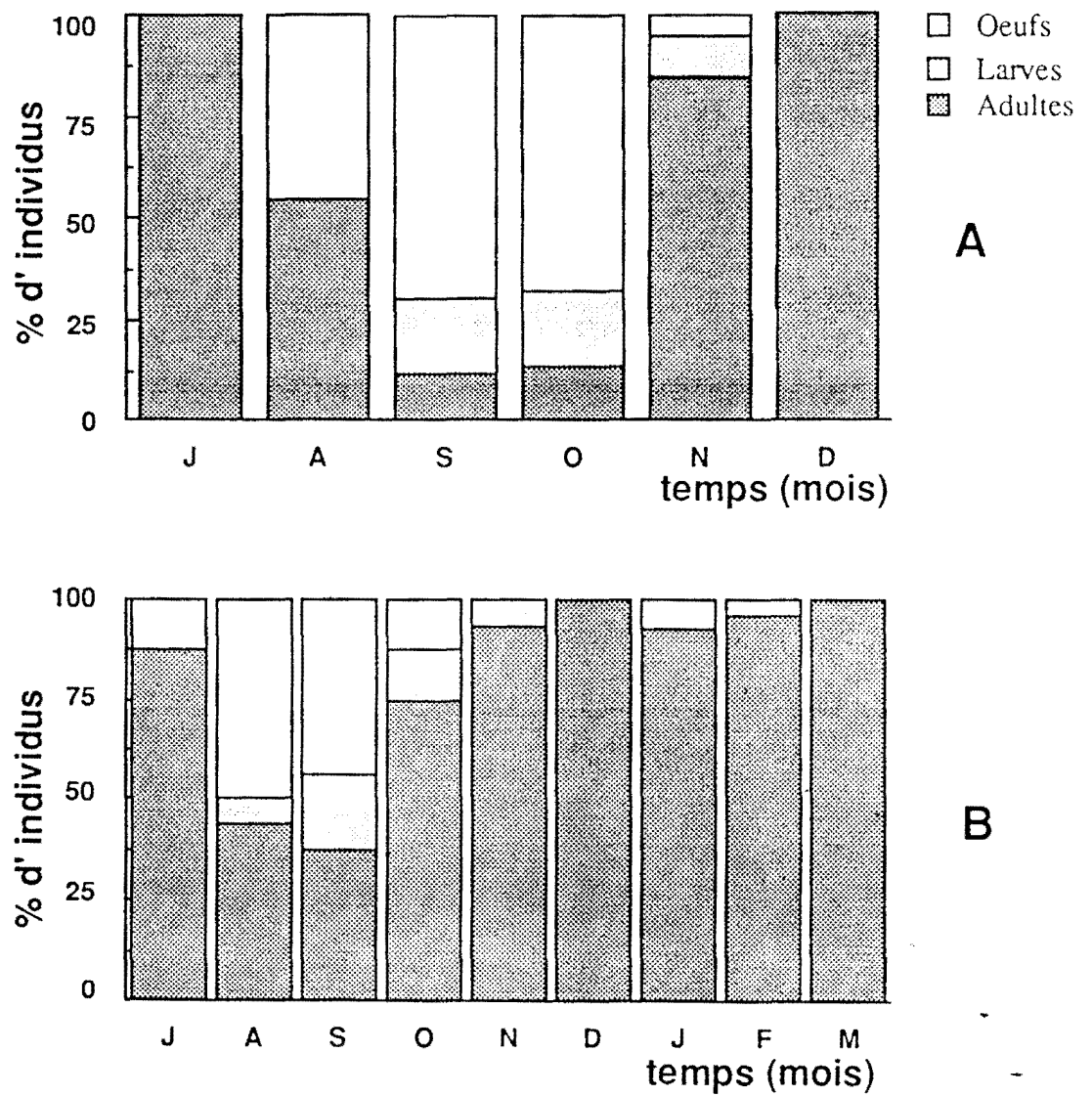
prédatrices, était assurée à partir d'une population de coccinelles se développant à l'extérieur de la parcelle de manioc (variété "Mpembé", figure 24 A).

Dans le cas présent, lorsque l'on observe la structure en âge de la population du prédateur *E. flaviventris* sur "Faux caoutchouc" (figure 24 B), on constate que celle-ci est composée exclusivement d'adultes arrivant au mois de juillet dans les parcelles de "Faux caoutchouc". On n'observe pas de larves dans la parcelle au moment où les adultes peuvent être récoltés. Ce fait milite en faveur d'une arrivée massive de coccinelles dans la parcelle à partir de l'environnement immédiat ou lointain de la culture du manioc. Toutefois le phénomène de colonisation des parcelles par les coccinelles n'est pas en relation avec l'abondance de la proie, mais probablement avec la structure en âge de la population de cette dernière. En effet *E. flaviventris* s'observe dans la parcelle de "Faux caoutchouc" au moment où les effectifs de la cochenille sont en majorité jeunes (figure 22 A).

Par contre le départ des coccinelles des parcelles de manioc au moment de la raréfaction des cochenilles - proies en octobre à l'arrivée des pluies, se fait suivant un mécanisme propre à chaque situation:

- Dans une parcelle de "Mpembé", on a remarqué que le départ des coccinelles a lieu en novembre quand la population de la cochenille proie est au plus bas niveau (1 cochenille par sommet de tige en moyenne).
- Dans le "Faux caoutchouc", une majorité d'adultes d'*E. flaviventris* migrent quand sur place, les conditions trophiques commencent à se détériorer; mais sans que ce prédateur ne disparaisse totalement de la parcelle, ceci est la conséquence de la persistance d'une population de cochenilles faible numériquement et composée essentiellement de vieux individus (figure 22 A). L'initiation d'une nouvelle cohorte de cochenilles en janvier (figure 23 A), maintient les coccinelles sur place. Leur disparition totale de la parcelle de "Faux caoutchouc" n'a lieu qu'à partir du mois de mars (figure 23 B).

Figure 24. Evolution de la structure en âge des populations d'*E. flaviventris* selon l'habitat
 A- sur "Mpembé" en 1985
 B- sur "Faux caoutchouc" en 1989.



D. Conclusion

Dans les agrosystèmes de manioc ("Faux caoutchouc" et "Mpembé"), les observations de la coccinelle *E. flaviventris* en 1985 et 1988-1991, mettent en évidence ses possibilités de déplacements alimentaires d'un habitat à un autre. La figure 25 propose des hypothèses :

- le déplacement 1 est à la base de la colonisation des parcelles de manioc à partir de leur environnement, les coccinelles adultes arrivent en saison sèche, fin juillet (période au cours de laquelle des effectifs de *P. manihoti* sont en accroissement dans les parcelles de "Faux caoutchouc" et de "Mpembé" avec une structure de population composée en majorité des larves de cochenilles.

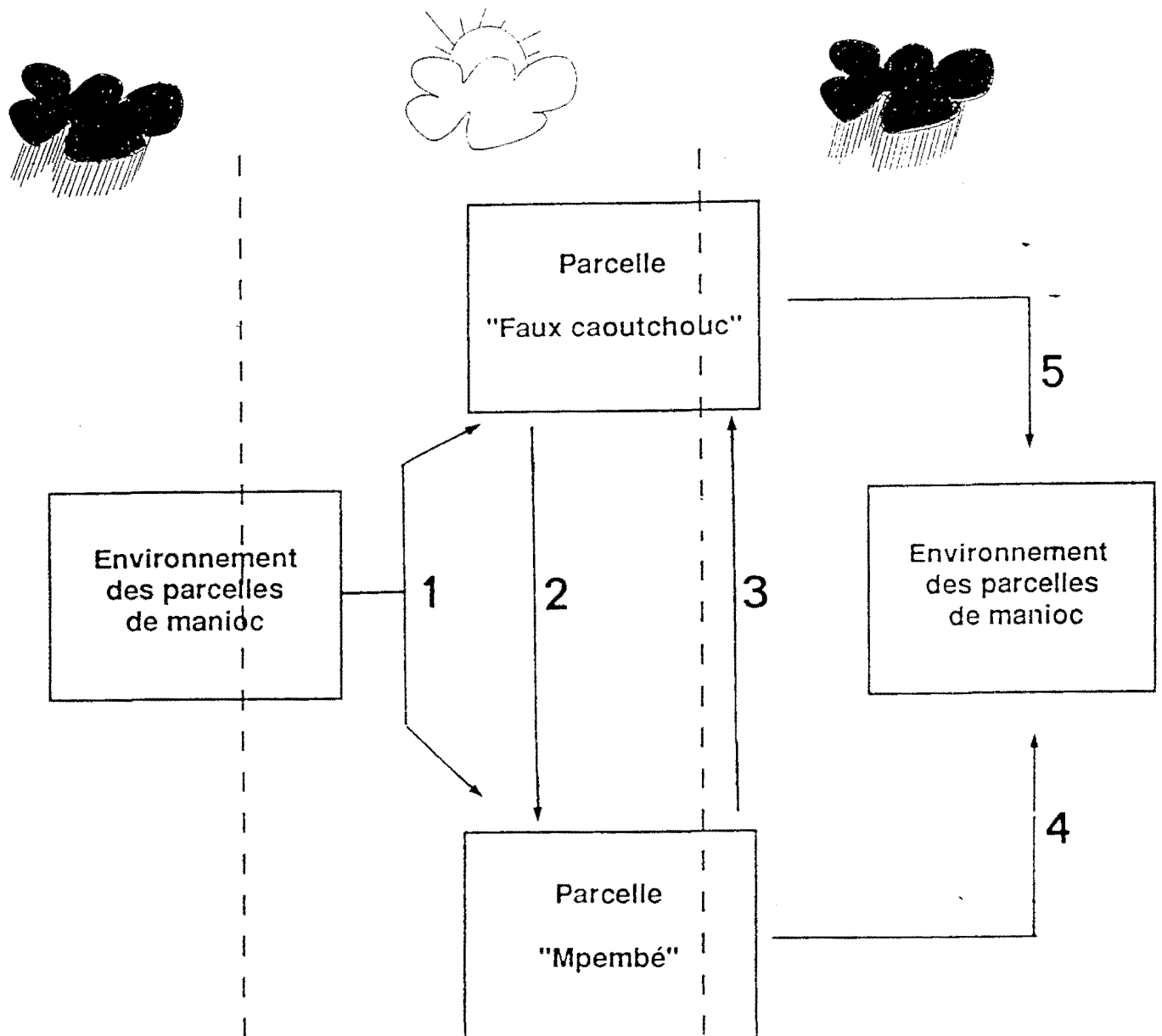
- le déplacement 2 pourrait s'effectuer dans le sens parcelle de "Faux caoutchouc" à parcelle de "Mpembé". On assiste en effet à ce moment là à l'effondrement de la population de cochenilles dans la parcelle de "Faux caoutchouc", mi-octobre, alors que celle de la parcelle de "Mpembé" est numériquement importante.

- les déplacements 3 et 4 auraient lieu à l'arrivée des pluies, fin novembre quand *P. manihoti* se raréfie dans la parcelle de "Mpembé" (3) et au moment où les effectifs de *P. manihoti* augmentent dans les parcelles de "Faux caoutchouc" (gradation de la mi-novembre à la mi-mars), ces coccinelles se déplaceraient aussi vers le milieu environnant la parcelle de "Mpembé" (4).

- le déplacement (5) interviendrait beaucoup plus tard en pleine saison des pluies, fin mars (période au cours de laquelle la cochenille devient rare dans la parcelle de "Faux caoutchouc". Les coccinelles adultes pourraient dans ce cas quitter la parcelle de manioc et aller dans d'autres habitats sur d'autres proies. Bien que les effectifs d'*E. flaviventris* observés au cours de cette étude soient très faibles par rapport à ceux de *P. manihoti*, quelques remarques s'imposent:

- a) la cochenille du manioc étant une proie fixée, la coccinelle n'a pas de difficultés à la détecter, d'où meilleure coïncidence spatiale entre ce prédateur et sa proie.

Figure 25 . Schéma des déplacements possibles de la coccinelle E. flaviventris vers les lieux d' alimentation.



- 1- Colonisation des parcelles de manioc (début saison sèche) par les coccinelles.
- 2- Effondrement de la population de cochenilles; déplacement des coccinelles de la parcelle de "Faux caoutchouc" vers la parcelle de "Mpembé".
- 3- Raréfaction de la cochenille, retour des coccinelles (une partie) dans la parcelle de "Faux caoutchouc".
- 4- Retour dans l' environnement des parcelles de manioc de l'autre partie de coccinelles (début de saisons des pluies).
- 5- Raréfaction de la cochenille dans les parcelles de "Faux caoutchouc", puis retour des coccinelles dans l'environnement de la parcelle (pleine saison des pluies).

b) les adultes d'*E. flaviventris* issus du milieu environnant la culture de manioc, arrivent au moment où s'amorce la gradation de la population de *P. manihoti* dans la parcelle de "Mpembé", d'où coïncidence temporelle.

c) dans la parcelle de "Faux caoutchouc", *E. flaviventris* présente également une bonne coïncidence spatiale, mais cette coccinelle arrive dans la parcelle quand la population de la cochenille est déjà numériquement importante, d'où manque de coïncidence temporelle entre elle et sa proie.

d) cette étude a permis de répondre en partie à certaines questions que l'on se posait dans les études précédentes (FABRES & KIYINDOU, 1985; KIYINDOU & FABRES, 1987; KIYINDOU, 1988; KIYINDOU *et al.*, 1990), à savoir quels sont les habitats que fréquentent les coccinelles pendant la saison des pluies.

Cependant, il reste quelques questions non résolues dans le cadre de notre travail à savoir:

- quelles sont chez le coccinellidae *E. flaviventris* les conséquences de ses nombreux déplacements, sur son potentiel biotique, surtout quand on sait que *E. flaviventris* se développe sur *P. manihoti* pendant 4 mois sur 12 dans la parcelle de manioc (Mpembé), le reste du temps, la coccinelle devant se nourrir de diverses proies. Rappelons à ce propos que *E. flaviventris* assurait la totalité de son cycle de développement sur des petites populations de cochenilles locales, avant l'introduction de *P. manihoti* en Afrique. Il se pourrait que *E. flaviventris* soit un entomophage à taux intrinsèque d'accroissement de type "K" (PRICE, 1973). Les espèces de type "K" sont capables de se maintenir sur un petit nombre de proies. Elles sont souvent caractérisées par un faible taux intrinsèque d'accroissement. Ce qui confirme la capacité d'accroissement ($r_c = 0,05$) enregistrée chez ce prédateur nourri successivement avec *P. manihoti*, puis avec *P. citri* (FABRES & KIYINDOU, 1985; KANIKA-KIAMFU, 1991).

- quel est le comportement d'envol alimentaire de la coccinelle *E. flaviventris* en fonction des facteurs climatiques du Congo. En effet par analogie aux travaux menés sur le comportement d'envol alimentaire d'une coccinelle aphidiphage *S. undecimnotata* par l'équipe Iperti (IPERTI, 1978; BRUN, 1980; IPERTI *et al.*, 1983; IPERTI, 1986), il serait utile de suivre toute une année, le passage de la coccinelle *E. flaviventris* d'un habitat à un autre. Ceci est d'autant plus important que la rapidité de la colonisation des

parcelles de manioc par la coccinelle, qui doit coïncider chronologiquement à l'amorce de la gradation du ravageur, dépend de l'efficacité et de la rapidité d'envol du prédateur, depuis les habitats naturels de saison des pluies aux parcelles de manioc en début de saison sèche. Il y aurait là toute une étude à entreprendre basée sur le repérage (marquage) des coccinelles en mouvement.

Toutefois, tous nos résultats sur la comparaison "Faux caoutchouc" - "Mpembé" doivent être considérés avec prudence dans la mesure où ils ont été obtenus dans 2 localités différentes, 2 années différentes et sur 1 seule parcelle pour chacune des plantes hôtes.

Une étude portant sur plusieurs localités, plusieurs années de suite, permettrait de préciser et de confirmer ces résultats préliminaires.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A cause de son énorme potentiel de reproduction, la cochenille du manioc *P. manihoti* constitue une proie abondante pour certaines coccinelles prédatrices locales au Congo comme *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* qui sont les deux espèces de Coccinellidae les plus adaptées à ce phytophage. Mais évidemment on ne sait rien de leur fonction de prédation avant l'introduction de cette proie.

Personne n'ayant établi les traits biologiques de ces coccinelles avant la présence de la cochenille, on peut faire l'hypothèse que ces prédateurs locaux étaient initialement adaptés à des proies qui avaient des niveaux d'abondance et des variations d'amplitude numérique plus faibles que ceux de *P. manihoti*. Dans cette hypothèse, ces entomophages devraient présenter des caractéristiques biologiques communes correspondant à l'agrosystème initial. Pour vérifier cette hypothèse, on a pris en compte les nombreuses composantes des relations entre cochenille - proie et coccinelles prédatrices, que l'on a regroupées schématiquement en deux volets (cf figure 1) :

a) composante "Traits biologiques des coccinelles au laboratoire" (durée du développement, fécondité, longévité et pouvoir d'accroissement de leur population respective). Les travaux réalisés prouvent effectivement que les prédateurs indigènes *E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* ont un cycle de développement de 30 jours environ, une fécondité faible, une période de ponte longue et un taux d'accroissement de populations relativement modeste.

Les caractéristiques biologiques de *D. hennesseyi*, coccinelle introduite d'Amérique du Sud, ont été étudiées comparativement à celles des 2 espèces locales. Cette espèce présente notamment un développement plus rapide par rapport aux prédateurs locaux.

b) composante "dynamique des populations de la cochenille et des coccinelles indigènes" avec pour le phytophage: abondance et structure en âge de la population et pour les entomophages, abondance, structure en âge de la population et comportement de colonisation et d'abandon des lieux d'alimentation. Les travaux de cette composante concernent le volet terrain à Kombé, puis à Mpila. Ils sont conduits sur 2 variétés de manioc, "Mpembé" et "Faux caoutchouc".

A la suite de nos observations, il apparaît que les coccinelles colonisent simultanément les parcelles de "Mpembé" et de "Faux caoutchouc" en début de saison sèche, puis se déplacent dès que les effectifs de la proie sont au plus bas dans ces deux habitats. Pour *E. flaviventris*, la densité de sa proie *P. manihoti* dans les deux habitats, apparaît surtout comme un facteur susceptible d'influencer sa fécondité bien plus que comme un élément stimulateur de son pouvoir de régulation de la cochenille du manioc.

En terme de régulation des populations de ce ravageur, l'action d'un prédateur est d'autant plus efficace qu'il intervient assez tôt dans la chronologie de la pullulation du phytophage et qu'il développe ainsi ses capacités prédatrices sur de faibles effectifs de la proie (DOUTT & DE BACH, 1964). De ce point de vue, *E. flaviventris* est de toutes les coccinelles prédatrices de *P. manihoti* celle qui présente la meilleure coïncidence temporelle avec la proie. Par ailleurs, dans des conditions expérimentales identiques (tableau 13), elle possède un potentiel d'accroissement de ses populations inférieur à celui des autres coccinelles prédatrices étudiées (*H. s. hottentotta* et *D. hennesseyi*) ainsi qu'à celui de la cochenille *P. manihoti*. Cet aspect de la biologie semble se traduire sur le terrain par une faible capacité à contrôler significativement les populations du ravageur.

H. s. hottentotta par contre augmente rapidement ses effectifs par une ponte abondante (R_0 nettement supérieur à celui d'*E. flaviventris*). Malheureusement son manque de coïncidence temporelle avec le phytophage vient modérer l'élément biologique précédent, pour la régulation des populations de *P. manihoti*.

Dans le cas de la coccinelle *D. hennesseyi* des caractéristiques biologiques intéressantes ont été observées à savoir:

- une brièveté de son développement pré-imaginal, ce qui présente un avantage si on la compare aux espèces indigènes élevées dans les mêmes conditions (1,6 à 1,4 fois plus rapide à 25°C - 80% d'H.R.).
- des seuils thermiques de développement relativement bas par rapport à ceux d'*E. flaviventris* et *H. s. hottentotta* (1,4 fois plus bas pour l'ensemble de leur développement), et à celui de la cochenille du manioc. Ainsi, *D. hennesseyi* se révèle une espèce capable d'intervenir tôt à l'amorce de la gradation des populations de *P. manihoti*.

TABLEAU 13: Paramètres bio-écologiques des trois coccinelles (à 25±1°C; 75±5% H.R.; photopériode = L/D 12/12)

espèce	<u>E. flaviventris</u>	<u>H. s. hottentotta</u>	<u>D. hennesseyi</u>
durée de l'incubation (en jours)	6,3	6,5	4,9
durée du développement pré-imaginal (en jours)	37,6	33,7	23,3
seuil thermique de développement (°C)	14,7	13,5	9,7
durée d'une génération (en jours)	77	64	47
longévité de la femelle (en jours)	120,9	153,8	84,7
fécondité moyenne (en oeufs)	125,4	289,3	225,5
taux intrinsèque d'accroissement (rC)	0,05	0,07	0,10

- des données sur la fécondité et la longévité assez intéressantes, et surtout une augmentation de ses effectifs plus rapide que celle des deux espèces indigènes (r_c : 1,5 à 2,1 fois plus grand respectivement que celui d'*H.s.hottentotta* et d'*E.flaviventris*).

- une consommation de proies très modeste par ses stades larvaires comparativement à celle d'*E.flaviventris* enregistrée par KANIKA-KIAMFU (1991). Toutefois, l'étude expérimentale entreprise au laboratoire sur ses aptitudes trophiques, constitue une première approche pour évaluer ses capacités de "tenir en respect" les populations de la cochenille du manioc. Mais malgré les observations peu favorables faites au laboratoire sur son comportement alimentaire, il semble que son efficacité sur le terrain dépendrait plutôt de ses possibilités à se maintenir grâce à des proies de substitution, sur d'autres végétaux, à proximité des parcelles de manioc en saison des pluies, au moment où *P. manihoti* se raréfie. En effet, le manque ou la faible densité des cochenilles à cette période de l'année peut entraîner une mortalité des larves de *D. hennesseyi* ainsi que le risque, pour les adultes, de se déplacer vers des habitats éloignés des parcelles de manioc, pouvant provoquer un manque de coïncidence spatio-temporelle avec la proie comme c'est le cas pour la coccinelle indigène *H. s. hottentotta*.

Cette étude conduite sur plusieurs années, nous montre la complexité des mécanismes qui régissent les relations antagonistes cochenilles - coccinelles dans les parcelles de manioc. De plus elle permet à présent d'avoir une vision neuve sur la régulation des populations de *P. manihoti*, basée sur une approche bio-écologique. La grande diversité des conditions de culture rencontrées au Congo justifie pleinement la série de travaux réalisés sur la cochenille du manioc et ses entomophages, tant d'un point de vue méthodologique, que biologique et écologique.

1) Au niveau méthodologique, on a eu recours à certaines formules mathématiques dans l'étude des caractéristiques bio-écologiques des coccinelles notamment:

- le seuil thermique théorique de développement dérive de la théorie de la constante thermique. La constante thermique représente la relation existant entre la température et le développement de l'insecte. Elle est utilisée par un grand nombre de biologistes (SANDERSON & PEAIRS, 1913; PEAIRS, 1914, 1923 in BONNEMAISON, 1946).

La relation entre la température et le développement des coccinelles a fait récemment l'objet de plusieurs travaux (OBRYCKI & TAUBER, 1981, 1982; OBRYCKI *et al.*, 1983; PODOLER & HENEN, 1983; IZHEVSKY & ORLINSKY, 1988). Les résultats qu'on a obtenus sur *E. flaviventris*, *H. s. hottentotta* et *D. hennesseyi*, ainsi que ceux rapportés par les auteurs précédents, montrent que : le seuil thermique théorique de développement varie suivant les stades. Le calcul exact de la somme des températures nécessaires au développement complet de l'insecte ne peut donc se faire qu'en faisant le décompte exact pour chaque stade (BONNEMAISON, 1946). Cependant pour certains insectes (espèces à développement très long), ces seuils thermiques théoriques ne correspondent pas aux seuils thermiques pratiques. BONNEMAISON (1946) suggère dans ce cas, la détermination du seuil thermique portant sur le cycle entier de l'insecte. Chez *E. flaviventris* ainsi que chez *H. s. hottentotta* deux espèces à cycle de développement long, on constate que les valeurs obtenues sur le seuil thermique de développement portant sur le cycle entier de chaque espèce, diffèrent de celles obtenues en faisant le décompte des seuils thermiques de tous les stades. Il se peut que les grands écarts enregistrés entre les seuils thermiques aient été à l'origine de ces différences.

- le taux intrinsèque d'accroissement est un paramètre utilisé dans l'étude de la dynamique des populations d'insectes par BIRCH (1948) puis par ANDREWARTHA & BIRCH (1954). Il sert à comparer l'accroissement de populations de deux espèces dans les mêmes conditions, ou de la même espèce dans diverses conditions. On doit toutefois rappeler que le calcul de ce paramètre, ne peut être envisagé que dans l'hypothèse d'une distribution stable des âges dans une population, où la cause de la mortalité n'est que physiologique, et d'un environnement où l'espace et la nourriture sont illimités. Le taux intrinsèque d'accroissement (r_m) s'obtient à la suite de plusieurs calculs compliqués. Le r_m a été simplifié et appliqué avec succès au cours des études sur les pucerons et les acariens par WYATT & WHITE (1977). Bien que le résultat de ce paramètre soit précis notamment sur la détermination de la durée de génération (T), sa signification biologique n'est pas nette. LAUGHLIN (1965) estime trop long les calculs nécessaires pour l'élaboration d'une table de vie complète. Cet auteur définit un taux r_c en fonction de T_c (durée d'une génération). LAUGHLIN nomme ce taux "Capacity for increase".

E. flaviventris, *H. s. hottentotta* et *D. hennesseyi* sont des espèces sur lesquelles, il nous manque des références. Dans ce cas, le paramètre de LAUGHLIN nous semble un bon outil pour un calcul d'approche.

- l'estimation pondérale de la prédation (cf. page 67) est obtenue à partir de la méthode décrite par FERRAN & LARROQUE (1977a). La formule de FERRAN & LARROQUE apparaît comme une méthode de choix dans l'étude de la prédation des coccinelles. Il y a un facteur important qui intervient dans cette méthode: c'est le coefficient d'utilisation de la proie qui peut varier fortement d'une proie à une autre (GERY, 1987). De plus le coefficient d'utilisation, par individu, peut être très variable. On ne le voit pas parcequ'on le calcule sur une population et non pas sur des individus isolés. Chez les coccinelles, la consommation alimentaire des larves se caractérise par une phase d'exodigestion qui est commune à tous les stades larvaires du prédateur, et une phase d'ingestion totale de la proie (BLACKMAN, 1967). Chez la larve de *D. hennesseyi*, l'ingestion de l'oeuf entier de *P. manihoti* (avec chorion), apparaît seulement au quatrième stade. Les estimations de la prédation sont peu précises au niveau des larves du premier stades et du deuxième stade. Ces larves très petites, sont assez difficiles à peser. On peut se demander, avec FERRAN & LARROQUE (1977b), si les estimations de la prédation faites ici ne sont pas à l'origine d'artefacts.

2) Au niveau biologique, on a examiné l'influence de la température sur le développement d'*E. flaviventris*, d'*H.s.hottentotta* et de *D. hennesseyi*. Pour des conditions de températures semblables à celles qui règnent sur le terrain, on a enregistré pour les trois prédateurs, un développement qui correspond à celui observé chez d'autres espèces d'origine intertropicale de familles correspondantes par UMEH (1982); HAMMOND (1988); IZHEVSKY & ORLINSKY (1988); HOUMOUDOU (1989) et KANIKA-KIAMFU (1991). De même que KANIKA-KIAMFU (1991), on a montré que la femelle d'*E. flaviventris* pond plus de la moitié de ses oeufs dans le 1/3 du temps consacré à l'activité de ponte (durée de ponte au moins 3 mois). On ne trouve pas d'hypothèse solide pour l'instant, pour expliquer l'origine de ces rythmes de ponte. Les travaux entrepris à ce propos sur d'autres insectes signalent surtout le rôle des phénomènes saisonniers (ENGELMANN, 1970). Dans notre cas, on peut penser que les rythmes de ponte chez *E. flaviventris* sont d'origine endogène puisque les conditions expérimentales sont constantes durant toute la durée de l'étude.

3) Au niveau écologique, il apparaît que la présence des coccinelles indigènes ne semble pas, de toute manière, pouvoir influencer sensiblement le niveau des populations de *P. manihoti*. Plusieurs hypothèses sont émises, pour expliquer l'incapacité des entomophages locaux à pouvoir jouer efficacement le rôle de régulateurs des populations de la cochenille du manioc.

L'alternance saison sèche - saison des pluies accompagnée d'une baisse de températures est peut être préjudiciable à l'amorce de la gradation du ravageur et des prédateurs. Ceci semble confirmé par le pic de gradation tardif du phytophage et celui des prédateurs locaux (cf. figure 13 B et C). Toutefois la température ne constitue qu'un des éléments inhibant l'efficacité prédatrice de ces espèces; mais ce n'est sans doute pas le principal. L'hygrométrie ne semble pas jouer un rôle important sur le développement des coccinelles.

On a également observé comme HAMMOND (1988), l'inaptitude des coccinelles à découvrir une proie éloignée. On a émis comme une des hypothèses possibles, la faible réaction des récepteurs olfactifs. HAMMOND (1988) pense au manque d'adaptation des prédateurs indigènes à la cochenille *P. manihoti* d'origine néotropicale et nouvelle dans les agrosystèmes de manioc, avec laquelle ils n'ont pas coévolué.

Les travaux qu'ont effectués NEUENSCHWANDER et al. (1989), montrent que l'acclimatation du parasitoïde (*E.lopezi*) d'origine latino-américaine et sa présence dans toutes les parcelles de manioc, gênent énormément l'activité prédatrice des coccinelles indigènes.

Dans leurs réflexions sur l'acclimatation d'entomophages exotiques pour la régulation des populations de la cochenille du manioc au Congo, FABRES et al. (1989) pensent que les habitats d'altitude en Amérique latine peuvent fournir des entomophages à seuil thermique de développement bas et peut être aptes à intervenir plus tôt, à l'amorce de la gradation des populations du ravageur au mois de juillet (période caractérisée par des températures minimales fraîches, comprises entre 15 et 18°C, et jugée critique pour les entomophages indigènes au Congo, KIYINDOU, 1989). De part ses traits biologiques, *D. hennesseyi* semble répondre à ces exigences. Ceci confirme également ses affinités avec *Diomus sp.*, espèce originaire du nouveau monde et introduite en Afrique par le C.I.B.C. via l'I.I.T.A. Toutefois, seule une étude comparative de la dynamique de population des 3 espèces sur le terrain, permettrait de mieux juger des capacités de meilleure intégration du prédateur *D. hennesseyi* dans le complexe entomophage de *P. manihoti*.

Dans le cas de la cochenille du manioc, on a abordé les seuls problèmes liés à la régulation de ses populations par les coccinelles. Il est bien évident que l'évolution des pratiques culturales du manioc au Congo débouchant sur l'industrialisation du manioc (SILVESTRE, 1975), sur la mise au point des variétés de manioc résistantes à la cochenille *P. manihoti*, aura un impact dans les relations plante - insecte sur le plan biochimique, qu'on n'a pas étudié. Le problème posé est bien celui de l'importance des effets nocifs potentiels de la résistance variétale (modification du profil chimique de la plante) sur le troisième niveau trophique que constitue les entomophages Coccinellidae. De nombreuses recherches ont été effectuées dans le domaine de la résistance des plantes. Malheureusement la littérature signale peu de cas de l'impact qu'une modification du profil chimique de la plante pourrait avoir sur le troisième niveau trophique, soit les entomophages. Il apparaît donc indispensable d'intégrer cette étude dans un contexte pluridisciplinaire tel que celui des caractéristiques physiologiques de la plante propres à limiter les pullulations de la cochenille, et d'entreprendre d'autres expérimentations, similaires à celles qu'on a conduites pour *P. manihoti* et son complexe prédateur. Ces travaux pourraient être complétés par l'étude ultrastructurale des glandes tégumentaires exocrines des coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc; pour la comparer à celle de l'espèce aphidiphage, *S. undecimnotata* (BARBIER *et al.*, 1992), et essayer de comprendre l'influence que peuvent avoir les sécrétions glandulaires sur le comportement de reproduction des adultes des coccinelles pseudococcidiphages.

BIBLIOGRAPHIE

- AKOBUNDU, O., 1980 - Weed control in cassava cultivation in the subhumid tropics. *Tropical Pest Management*, **26**, 420-426.
- ANDREWARTHA, H.R. & BIRCH, L.C., 1954 - The distribution and abundance of animals. *Univ. Chicago Press* : 782p.
- ANONYME, 1981 - *Production Yearbook - Rome F.A.O. Ed.*
- AWADALLAH, K.T., AMMAR, E.D. & RASHAD, A., 1979 - Description of immature stages of the white mealybug, *Ferrisia virgata* (Ckll.), *Dtsch. Ent. Z., N. F.* **26**, Heft I -III, Seite 9-20.
- BANKS, C.J., 1954 - The searching behaviour of Coccinellid larvae. *Br. J. Anim. Behav.*, **2**, pp. 37-38.
- BANKS, C.J., 1957 - The behaviour of individual Coccinellid larvae. *Br. J. Anim. Behav.*, **2**, pp. 12-14.
- BANSCH, R., 1966 - On prey - seeking behaviour of aphidophagous insects, 123 - 128 in *HODEK, Y. (Ed.) Ecology of aphidophagous insects*, 360 pp. *The Hague, Junk.*
- BARBIER, R., FERRAN, A., LE LANNIC, J. et LE STRAT, A., 1988 - Ultrastructure et fonction des organes sensoriels des palpes maxillaires de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* (Schn.). *Bulletin de la Société Zoologique de France* , **114**, 119-128.
- BARBIER, R., FERRAN, A., LE LANNIC, J. and ALLO, M.R., 1992 - Morphologie and Ultrastructure of integumentary glands of *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Coleoptera: Coccinellidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **21**, 223-234.
- BELLOTTI, A.C., REYES, J. A. & VARELA, A. M., 1983 - Observations on cassava mealybug in the America; their biology, ecology and natural enemies.- *VI Symp. Int. ISTRC, Lima, Peru*, 339-352.
- BERTRAND, H., 1975 - Le Congo: Formation sociale et mode de développement économique. *François Maspero, Edit., Paris*. 318 pp.
- BIASSANGAMA, A., FABRES, G., & NENON, J.P., 1988 - Parasitisme au laboratoire et au champ d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. : Encyrtidae) auxiliaire exotique introduit au Congo pour la régulation de l'abondance de *Phenacoccus manihoti* (Hom. :Pseudococcidae). *Entomophaga*, **33**, 453-465.

- BIASSANGAMA, A., LERU, B., IZIQUEL, Y., KIYINDOU, A. & BIMANGOUE, A.S., 1989 - L'entomocénose inféodée à la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae) au Congo, 10 ans après l'introduction d'*Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, **25**, 315-320.
- BIASSANGAMA, A. & MOUSSA, J.B., 1987 - Les parasites d'*Epidinocarsis (Apoanagyrus) lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae) au Congo. *Agron. Trop.*, **42** : 301-304.
- BIRCH, L.C., 1948 - The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. anim. Ecol.*, **17** : 15-26.
- BLACKMAN, R.L., 1967 - The effects of different aphid foods on *Adalia bipunctata* L. *Ann. Appl. Biol.*, **59**, 207-219.
- BONNEMAISON, L., 1946 - Action des températures constantes ou variables sur le développement d'un hémiptère : *Eurydema ornatum* L. (Pent.). *Ann. Epiphyties*, **12**, 115-143.
- BOUSSIENGUET, J., 1986 - Le complexe entomophage de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* (Hom. Coccoidea Pseudococcidae) au Gabon. I. Inventaire faunistique et relations trophiques. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, **22**, 35-44.
- BRUN, J., 1980 - Le comportement d'envol d'une coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata* Schn. *Thèse de Doctorat d'Université. Université de Bordeaux I*, 173 pp.
- CARTER, M.C., & DIXON, A.F.G., 1984 - Honey dew : an arrestant stimulus for coccinellids. *Ecol., Entomol.*, **2**, 383-387.
- CHAKRAVARTI, I., LAHA, R.G., & ROY, J., 1967 - Handbook of Applied Statistics, vol. 1. *Wiley New York*, 460 pp.
- CHAZEAU, J., 1987 - Complément sur les Diomus de Nouvelle-guinée et des archipels voisins Coleoptera, Coccinellidae). *Revue fr. Ent., (N.S.)*, **9** : 101-113.
- COCHEREAU, P., 1982 - Les conditions de lutte contre les insectes ravageurs des cultures africaines. *Entomophaga*, **27**, 5 -10.
- CRAWLEY, M.J., 1975 - The numerical response of insect predators to changes in prey density. *J. Anim. Ecol.*, **44**, 877-892
- DAJOZ, R., 1974 - Dynamique des populations, *Masson, Paris*, 301 pp.
- DAVIDSON, J., 1944 - On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *J. Anim. Ecol.*, **13**, 26-38.

- DELOBEL, A.G.L., 1983 - Influence of temperature and host plant condition on preimaginal development and survival in the sorghum shootfly *Atherigona soccata*. *Insect Sci. Applic.*, **4**, 327-335.
- DOUTT, R.L. & DE BACH, P., 1964 - Some biological control concepts and questions, pp. 118-142. *In Biological Control of Insect Pests and Weeds.* (P. De Bach & E.J. Schlinger, eds.)-Chapman & Hall, London.
- ENGELMANN, F., 1970 - The physiology of insect reproduction, *Pergamon Press, Oxford*, 307.
- FABRES, G., 1980 - Etude morphologique comparative des trois espèces dominantes de Coccinellidae (Col.). *Cahiers ORSTOM, Série biologie*, **44**, 3-8.
- FABRES, G., 1981 a - Première quantification du phénomène de gradation des populations de *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) en République populaire du Congo. *Agronomie*, **1**, 483-486.
- FABRES, G., 1981 b - 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**, 369 -377
- FABRES, G., 1989 - Influence de la "capacité limite" dans la régulation de l'abondance d'un phytophage : le cas de la cochenille du manioc au Congo. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **114**, 35-42.
- FABRES, G., & BOUSSIENQUET, J., 1982 - Bioécologie de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) en République populaire du Congo. I. Cycle évolutif et paramètres biologiques. *Agron. trop.*, **36**, 82-89.
- FABRES, G., & KIYINDOU, A., 1985 - Comparaison du potentiel biotique de deux coccinelles *Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentotta* (Col., Coccinellidae), prédatrices de *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) au Congo. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, **6**, 339 -348.
- FABRES, G., & LERU, B., 1988 - Etude des relations plante-insecte pour la mise au point d'une méthode de régulation des populations de la cochenille du manioc. 7th symposium of the International Society for Tropical Root crops. Gosier, Guadeloupe. 1-6 July 1985. *Ed. I.N.R.A. Paris*, 1988.
- 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. *Annl. Soc. Ent. Fr. (N.S.)* **16**, 509 -515.

- FABRES, G., NENON, J.P., KIYINDOU, A., & BIASSANGAMA, A., 1989 - Réflexions sur l'acclimatation d'entomophages exotiques pour la régulation des populations de la cochenille du manioc au Congo. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **114**, 43-48.
- 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 Oecologica, Oeco. Applic.* **5**, 85-97.
- FERRAN, A., IPERTI, G., LAPCHIN, L., & RABASSE, J.M., 1991 - La localisation, le comportement et les relations <<Proie-prédateur>> chez *Coccinella septempunctata* dans un champ de blé. *Entomophaga.*, **36**, 213-225.
- FERRAN, A., & LARROQUE, M.M., 1977a - Etude des relations hôte prédateur : la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn (Col. Coccinellidae) *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9**, 665 - 691.
- FERRAN, A., & LARROQUE, M.M., 1977b - Sur une possibilité d'estimer l'action prédatrice des larves de la coccinelle aphidiphage *Semiadalia 11 Notata* Schn. (Col. : Coccinellidae) grâce à la connaissance de leur évolution pondérale. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **9**, 693-708.
- FRAZER, B.D., & GILBERT, N., 1976 - Coccinellids and Aphids. A quantitative study of the impact of adult lady-birds (Coleoptera: Coccinellidae) preying on field populations of pea aphids (Homoptera : Aphididae). *J. Entomol. Soc. Brit. Columbia*, **73**, 33-56.
- FRAZER, B.D., & RAWORTH, D.A., 1985 - Sampling for adult Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) and their numerical response to strawberry aphids (Homoptera : Aphididae). *Can. Entomol.*, **117**, 153-161.
- FÜRSCH, H., 1961 - Revision der afrikanischen arten um *Exochomus flavipes* Thunb. Col. Cocci. *Ent. Arb. Mus. George Frev*, **12**, 68-92.
- FÜRSCH, H., 1987 - Neue afrikanische Scymnini arten (Coleoptera: Coccinellidae) als Fressfeindre von Manihot-Schädlingen. *Rev. Zool. Afr.* **100**, 387-391.
- GERY, R., 1987 - Etude expérimentale des aptitudes trophiques des larves d'*Hyperaspis raynevali* Mulsant, Coccinellidae neotropical prédateur de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Pseudococcidae). *D.E.A. de Biologie-Agronomie, Rennes I*, 42 p.

- GUILLEMIN, R., 1959 - Climat du Congo : les facteurs physiques du milieu conditionnant la production agricole. *Tome I. Haut Commissariat Général. Brazzaville* - 110 p.
- HAMMOND, W.N.O., 1988 - Ecological assessment of natural enemies of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom. : Pseudococcidae) in Africa. *Doctorat Univ., Leiden*, 109 p.
- HAMMOND, W.N.O., NEUENSCHWANDER, P., HERREN, H.R., 1987 - Impact of the exotic parasitoid *Epidinocarsis lopezi* on cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti*) populations in Africa, pp. 887-891. *In Symposium XI Africa-wide Biological Control Programme of Cassava Pests. Insect Sc. & Applic.* 8, 831-924.
- HENNESSEY, R.D., & MUAKA, T., 1987 - Field biology of the Cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, and its natural enemies in Zaïre, pp. 899-903. *In Symposium XI Africa-wide Biological Control Programme of Cassava Pests. Insect Sc. & Applic.* 8, 831-924.
- HERREN, H.R., 1984 - Le programme de lutte biologique contre la cochenille *Phenacoccus manihoti* Mat.- Ferr., Homoptera : Pseudococcidae et les acariens verts du manioc. *Mononychellus tanajoa*, Tetranychidae, en Afrique, *Communication Atelier de l'Afrique Centrale sur les plantes à racines et à tubercules*, Brazzaville, 11-15 Juin 1984, 8 p., ronéo.
- HERREN, N.R., & BENNETT, F.D., 1984 - Maladies et insectes nuisibles au manioc : propagation et moyens de lutte. *Communication à la conférence du Bureau du Commonwealth pour l'agriculture sur l'accroissement de la production agricole en Afrique, Arusha (Tanzanie)*, 12 - 18 Février 1984, 13 p., ronéo.
- HERREN, N.R., & LEMA, K.M., 1983 - Entomology. Follow-up on previous releases of natural enemies. *IITA Annual report for 1982*, 94-96.
- HERREN, N.R., NEUENSCHWANDER, P., HENNESSEY, R.D., & HAMMOND, W.N.O., 1987 - Introduction and dispersal of *Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae), an exotic parasitoid of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) in Africa. *Agric. Ecosystems and Environ.*, 19, 131-134.
- HODEK, I., 1962 - Essential and alternative food in insectes. XI Int. Kong. fur Entomol., Wien, 1960, 698-699.
- HODEK, I., 1973 - Biology of Coccinellidae. *Dr. Junk Publ., The Hague*, 260 p.
- HOUMOUDOU, A., 1989 - Etude des potentialités biotiques d'*Hyperaspis raynevali* Mulsant (Coleoptera : Coccinellidae), prédateur exotique de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* Mat. - Ferr. (Hom. : Pseudococcidae). *Thèse de Docteur-Ingénieur, I.N.P.G.* 234 p.

- IHEAGWAM, E.U., 1981a - The influence of temperature on increase rates of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat. Ferr. (Homoptera: Pseudococcidae). *Rev. Zool. Afr.*, **95**, 959-967.
- IHEAGWAM, E.U., 1981b - Natural enemies and alternative host-plant of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera, Pseudococcidae) in South - Eastern Nigeria, *Rev. Zool. afr.*, **95**, 2, 433-438.
- IPERTI, G., 1961 - Les Coccinelles, leur utilisation en agriculture. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, **1**, 2-28.
- IPERTI, G., 1978 - Influence des principaux facteurs du climat sur le comportement de vol d'une coccinelle aphidiphage *Semiadalia undecimnotata* Schn. *Annls. Zool. anim.*, **10**, 387-393.
- IPERTI, G., 1986 - Ecobiologie des coccinelles aphidiphages: les migrations, pp. 107-118. In Impacts de la structure des paysages agricoles sur la protection des cultures, *Colloque France - Pologne, Poznan, 9-14 septembre 1985*. Ed. INRA, Paris.
- IPERTI, G., BRUN, J., & SAMIE, C., 1983 - Influence des facteurs climatiques et plus particulièrement des mouvements atmosphériques turbulents de l'air sur l'envol migratoire d'une coccinelle aphidiphage, *Semiadalia undecimnotata*. *Bull. DEPP*, **13** : 235-240.
- IVES, P.M., 1981 - Estimation of coccinellid numbers and movement in the field. *Can. Entomol.*, **113**, 981-997.
- IZHEVSKY, S.S., & ORLINSKY, A.D., 1988 - Life history of the imported *Scymnus (Nephus) reunioni* Chazeau (Col. : Coccinellidae) predator of mealybugs. *Entomophaga*, **33**, 101-114.
- IZIQUEL, Y., 1990 - Le parasitisme de la cochenille du manioc par l'Encyrtidae *Epidinocarsis lopezi* : un exemple d'interactions hôte - parasitoïde chez les insectes. *Thèse de Doctorat en Sciences biologiques, Université de Rennes I*, 75 p.
- IZIQUEL, Y., & LE RÛ, B., 1989 - Influence de l'hyperparasitisme sur les populations d'un hyménoptère Encyrtidae *Epidinocarsis lopezi*, parasitoïde de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* introduit au Congo. *Entomol. Exp. Appl.*, **52** : 239-247.
- JENNINGS, P.L., 1970 - Cassava in Africa. *Field crop abstracts.*, **23**, : 271-275.
- JOURDAN, H., 1990 - Etude ultrastructurale et fonctionnelle des récepteurs sensoriels des antennes de la coccinelle adulte *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Coleoptera, Coccinellidae). *D.E.A. Biologie et Agronomie, Université de Rennes I*, 39 p.

- KANIKA-KIAMFU, J., 1991 - Etude expérimentale des potentialités bioéthologiques d'*Exochomus flaviventris* Mader (Coléoptère : Coccinellidae) prédateur de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom.: Pseudococcidae). *Thèse de Doctorat en Sciences, Université Paul Sabatier de Toulouse*, 116 p.
- KIYINDOU, A., 1988 - New predator introduced in the Congo to control the cassava mealybug. *Cassava newsletter*, **12**, 1 p.
- KIYINDOU, A., 1989 - Seuil thermique de développement de trois coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc au Congo. *Entomophaga*, **34**, 409-415.
- KIYINDOU, A., 1990 - Etude biologique de *Diomus hennesseyi* Fürsch (Coleoptera, Coccinellidae) détermination de ses aptitudes prédatrices pour lutter contre la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* Mat. - Ferr. (Homoptera, Pseudococcidae). *Diplôme Univ. Rech., Sci., Université de Nice*, 76 p.
- KIYINDOU, A., & FABRES, G., 1987 - Etude de la capacité d'accroissement chez *Hyperaspis raynevali* (Col. : Coccinellidae) prédateur introduit au Congo pour la régulation des populations de *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae). *Entomophaga*, **32**, 181-188.
- KIYINDOU, A., IPERTI, G., FERRAN, A., & BRUN, J., 1992 - Influence de la température et de la biomasse alimentaire sur le développement d'une coccinelle (*Diomus hennesseyi*. Col. : Coccinellidae) prédatrice de *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) en Afrique intertropicale. *J. Afr. Zool.* **106** : (sous presse).
- KIYINDOU, A., LE RÜ, B., & FABRES, G., 1990 - Influence de la nature et de l'abondance des proies sur l'augmentation des effectifs de deux coccinelles prédatrices de la cochenille du manioc au Congo. *Entomophaga*, **35**, 611-620.
- LAUDIEN, H., 1973 - Changing reaction systems. In : *Temperature and life* (H. Precht, J. Christopherson, H. Hensel & W. Larcher, eds) - Springer, Berlin.
- LAUGHLIN, R., 1965 - Capacity for increase: a useful population statistic. *J. Anim. Ecol.*, **34**, 77-91.
- LE BERRE, J.R., 1964 - Examen critique des méthodes d'étude de l'alimentation chez les insectes. *Ann. Nutrit. aliment.*, **18**, 249-282.
- LEMA, K.M., HENNESSEY, R.D., & HERREN, H.R., 1984 - The cassava mealybug front hypothesis : role of indigenous natural enemies. *II Triennial Symp. ISTRC (AB), Yaoundé, Cameroun*, 90-92.

- LE STRAT, A., 1985 - Etude de la recherche et de la détection des proies par la coccinelle adulte, *Semiadalia undecimnotata* Shn. (Coleoptera: Coccinellidae) : données sur l'équipement sensoriels de trois appendices de la tête. D.E.A., Université de Rennes I., 35 p.
- LE RÜ, B., 1984 - Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Coccoïdea Pseudococcidae) en République populaire du Congo. Thèse de 3ème cycle, Université de Paris XI (Orsay), 118 p.
- LE RÜ, B., 1986 - Etude de l'évolution d'une mycose à *Neozygites fumosa* (Zygomycètes Entomophtorales) dans une population de cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae). *Entomophaga*, **31**, 79-89.
- LE RÜ, B., & FABRES, G., 1987 - Influence de la température et de l'hygrométrie sur la capacité d'accroissement et le profil d'abondance des populations de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae), au Congo. *Acta Oecologica / Oecol. Applic.*, **8**, 165-174.
- LE RÜ, B., & IZIQUEL, Y., 1990 - Etude expérimentale, à l'aide d'un simulateur de pluies, de l'effet mécanique de la chute des pluies sur les populations de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*. *Acta OEcologica*, **11**, 741-754.
- LE RÜ, B., IZIQUEL, Y., BIASSANGAMA, A., & KIYINDOU, A., 1991a - Variations d'abondance et facteurs de régulation de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* cinq ans après l'introduction d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. : Encyrtidae) au Congo en 1982. *Entomophaga*, **36**, 499 - 511.
- LE RÜ, B., TERTULIANO, M., & CALATAYUD, P.A., 1991b - Relations entre la cochenille du manioc *P. manihoti* et ses plantes - hôtes. Séminaire CORAF sur la Biocénose du manioc et la lutte biologique, Cotonou, 4 - 9 Mars 1991, 20 p. ronéo.
- LUTALADIO, N.B., & BROCKMAN, F.E., 1984 - Les systèmes cultureux du manioc en Afrique Centrale. Communication à l'atelier de l'Afrique Centrale sur les plantes à racines et tubercules, Brazzaville, 11 - 15 Juin 1984, 12 p. ronéo.
- Mc KENZIE, H.L., 1932 - The biology and feeding habits of *Hyperaspis lateralis* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). *Univ. Calif. Publ. Entomol.*, **6**, 10 - 17.
- MATILE-FERRERO, D., 1977 - Une cochenille nouvelle nuisible au manioc en Afrique Equatoriale, *Phenacoccus manihoti* n.sp. (Homoptera : Coccoïdea, Pseudococcidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, **13**, 145-152.

- MESSENGER, P.S. & FLITTERS, N.E., 1959 - Effect of variable temperature environments on egg development of three species of fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **52**, 191-204.
- MURDOCH, W.W., & MARKS, J.R., 1973 - Predation by coccinellid beetles : experiments on switching. *Ecology*, **54**, 60 -167.
- NAKAMUTA, K., 1983 - Sequences of predator behavior of the lady beetle *Coccinella septempunctata* L. (Col. : Coccinellidae) on the green peach aphid, *Myzus persicae* Sulz. (Hom. : Aphididae). *Appl. Entomol. Zool.*, **18**, 559-561.
- NENON, J.P., GUYOMARD, O. & HEMON, G., 1988 - Encapsulement des oeufs et des larves de l'Hyménoptère Encyrtidae *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* par son hôte Pseudococcidae *Phenacoccus manihoti*; effet de la température et du superparasitisme. *C.R.Acad.Sci. Paris* **306** : 325 - 331
- NEUENSCHWANDER, P., & HAMMOND, W.O.N., 1988 - Natural enemy activity following the introduction of *Epidinocarsis lopezi* (Homoptera : Encyrtidae) against the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae), in southwestern Nigeria. *Environ. Entomol.*, **17** : 894-902.
- NEUENSCHWANDER, P., HAMMOND, W.O.N., AJUONU, O., GADO, A., ECHENDU, N., BOKONON-GANTA., ALLOMASSO R., & OKON, I., 1990 - Biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) By *Epidinocarsis lopezi* (Hym. : Encyrtidae) in West Africa, as influenced by climate and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **32**, 39-55.
- NEUENSCHWANDER, P., HAMMOND, W.N.O., GUTIERREZ, A.P., CUDJOE, A.R., ADJAKLOE, R., BAUMGÄRTNER, J.U., & REGEV. U., 1989 - Impact assessment of the control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.- Ferr. (Homoptera : Pseudococcidae), by the introduced parasitoid *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera : Encyrtidae). *Bull. ent. Res.* **79**, 579-594.
- NEUENSCHWANDER, P., HENNESSEY, R.D., & HERREN, H.R., 1987 - Food web of insects associated with the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae), and its introduced parasitoid *Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae), in Africa. *Bull. ent. Res.* **77**, 177-189.
- NEUENSCHWANDER, P., & MADOJEMU, E., 1986 - Mortality of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom., Pseudococcidae), associated with an attack by *Epidinocarsis lopezi* Hym., Encyrtidae. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* **59**, 57-62.

- NSIAMA SHE., H.D., 1987 - Progrès enregistrés en matière de lutte biologique contre la cochenille du manioc au Zaïre, in "Actes de Séminaire sur les maladies et les ravageurs des principales cultures vivrières en Afrique Centrale" Bujumbura (Burundi), 16 - 20 Février 1987, 245-265.
- NSIAMA SHE., H.D., ODEBIYI, J.A., & HERREN, H.R., 1984 - The biology of *Hyperaspis jucunda* (Col. Coccinellidae) an exotic predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) in Southern Nigeria. *Entomophaga*, **29**, 87-93.
- NWANZE, K.F., LEUSCHNER, K. & EZUMAH, H.C., 1979 - The cassava mealybug, *Phenacoccus* sp. in the republic of Zaïre. *PANS*, **25**, 125-130.
- NWANZE, K.F., 1982 - Relationships between cassava root yields and crop infestations by the mealybug *Phenacoccus manihoti*. *Trop. Pest Manag.*, **28**, 27 - 32.
- OBRYCKI, J.J., & TAUBER, M.J., 1981 - Phenology of three Coccinellid species : Thermal requirements for development. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **52**, 191-204.
- OBRYCKI, J.J., & TAUBER, M.J., 1982 - Thermal requirements for development of *Hippodamia convergens* (Coleoptera : Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **75**, 678-683.
- OBRYCKI, J.J., TAUBER, M.J., TAUBER, C.A., & GOLLANDS, B., 1983 - Environmental control of the seasonal life cycle of *Adalia bipunctata* (Coleoptera : Coccinellidae). *Environ. Entomol.* **12** : 416-421.
- PEAIRS, L.M., 1914 - The relation of temperature to insect development. *J. Econ. Entomol.*, **7**, 174-179.
- PODOLER, H., & HENEN, J., 1983 - A comparative study of the effects of constant temperatures on development time and survival of two Coccinellid beetles of the genus *Chilocorus*. *Phytoparasitica*, **11**, 167-176.
- PRICE, P.W., 1976 - Parasitoid strategies and community organization. *Environ. Entomol.*, **2**, 623-626.
- PYNAERT, L., 1951 - Le manioc. *Publications de la Direction de l'Agriculture du Congo Belge*, 166 p.
- RAPPORT, D., & TURNER, J.E., 1970 - Determination of predator food preferences. *J. Theor. Biol.*, **26**, 365-372.

- REYD, G., 1991 - Activité prédatrice et bioécologique des coccinelles *Hyperaspis raynevali* et *Exochomus flaviventris*, associées à la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti*, au Congo. *Thèse de Doctorat en Sciences, Université de Paris VI*, 114 p.
- REYD, G., GERY, R., FERRAN, A., IPERTI, G., & BRUN, J., 1991 - Etude de la consommation alimentaire d'*Hyperaspis raynevali* (Col.: Coccinellidae) prédateur de la cochenille farineuse du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae). *Entomophaga*, **36**, 161-171.
- SASAJI, H., 1968 - Phylogeny of the family Coccinellidae. *Etizemia* **35**, 1-37.
- SCHULTHESS, F., BAUMGÄRTNER, J.U., & HERREN, H.R., 1987 - Factors influencing the life table statistics of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. *Insect.Sci.Applic.* **8**: 851-856.
- SCHULTHESS, F., BAUMGÄRTNER, J.U., & HERREN, H.R., 1989 - Sampling *Phenacoccus manihoti* in cassava fields in Nigeria. *Trop. Pest Manag.* **35** : 193-200.
- SILVESTRE, P., 1975 - Aspects agronomiques de la production du manioc à la Ferme d'Etat de Mantsoumba (Rép. Pop. du Congo). *Rapport de mission, I.R.A.T.*, 35 p.
- SILVESTRE, P., & ARRAUDEAU, M., 1983 - Le manioc. *G.-P. Maisonneuve & Larose (eds)*, 262 pp.
- SOLOMON, M.E., 1951 - Control of humidity with potassium hydroxyde, sulfuric acid or other solutions. *Bull. Entomol. Res.*, **42**, 543 - 554.
- STORCH, R.H., 1976 - Prey detection by fourth stage *Coccinella transversaguttata* larvae (Coleoptera : Coccinellidae). *Anim. Behav.*, **24**, 690-693.
- STUBBS, M., 1980 - Another look at prey detection by Coccinellids. *Ecol. Entomol.*, **9**, 179-182.
- TAN, K.H., & BERTRAND, A.R., 1972 - Cultivation and fertilization of cassava, pp. 38-75. In a literature review and research recommendations on cassava *Manihot esculenta* Crantz). *Ed. Henderschoff et al. University of Georgia, Athens, U.S.A.*
- 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. *Can. Entomol.*, **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.
- UMEH, E.D.N., 1982 - Biological studies on *Hyperaspis marmottani* Fairn. (Col.: Coccinellidae) a predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat. - Ferr. (Hom. : Pseudococcidae). *Z. Angew. Entomol. Res.*, **94**, 530-532.
- van den MEIRACKER, R. A. F., HAMMOND, W. N. O., & van ALPHEN, J.J.M., 1990 - The role of kairomones in prey finding in the coccinellids *Diomus* sp. and *Exochomus* sp., predators of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *Entomol. exp. appl.*, **56**: 209-217.
- WRIGHT, J.E., & LAING, J.E., 1980 - Numerical response of Coccinellids to aphids in corn in southern Ontario. *Can. Entomol.*, **112**, 977-988.
- WYATT, I.J., & WHITE, P.F., 1977 - Simple estimation of intrinsic increase rates for aphides and tetranychid mites. *J. Applied Ecol.*, **14** : 757-766.
- YAN, F.S., QIN, D.J., & XIANG, X.F., 1982 - The fine structure of the chemoreceptors on the labial palps of *Coccinella septempunctata* L., *Acta. Entomol. Sin.*, **25**, 135-140.
- YAN, F.S., QIN, J., & XIANG, X.F., 1987 - The chemoreceptors on the maxillary palps of the adult ladybird beetle *Coccinella septempunctata* L., *Acta. Entomol. Sin.*, **30**, 146-151.