

N° 102

F 3

**DYNAMIQUE DES POPULATIONS
DE L'ACARIEN VERT DU MANIOC
MONONYCHELLUS PROGRESIVUS
ET DE L'ACARIEN ROUGE
OLIGONYCHUS GOSSYPII AU CONGO.
MODÉLISATION DU SOUS-SYSTÈME ACARIENS PHYTOPHAGES-MANIOC**

Olivier
BONATO

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

- SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC -

T H E S E

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

SPECIALITE : Physiologie et Biologie des organismes et des populations

Formation Doctorale : Parasitologie

**Dynamique des populations de l'acarien vert du manioc *Mononychellus*
progresivus et de l'acarien rouge *Oligonychus gossypii* au Congo.
Modélisation du sous-système acariens phytophages-manioc.**

par

Olivier BONATO

Soutenue le 6 Avril 1993 devant le jury composé de :

19 OCT. 1993

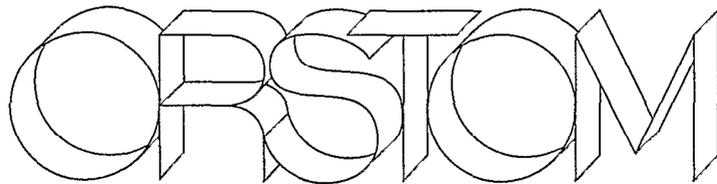
MM.	EUZET Louis , Professeur émérite, Université Montpellier II :	Président
	BAUMGÄRTNER Johann , Directeur Dépt. Agric., Les Grisons, Suisse, Ecole Polytechnique Fédérale de Zürich :	Rapporteur
	GUTIERREZ Andrew P. , Professeur, Université Berkeley, Californie:	Rapporteur
	HAINNAUX Guy , Directeur de Recherche, ORSTOM, Montpellier :	Rapporteur
	BOUIX Georges , Professeur, Université Montpellier II :	Examineur
	LECLANT François , Professeur, ENSA, Montpellier :	Examineur
	GUTIERREZ Jean , Directeur de Recherche, ORSTOM, Montpellier	Directeur de thèse

R. S. T. O. M. Fonds documentaire
N° : 38 239

Cpte : A

42

TDM 102



Éditions de l'ORSTOM

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1993

ISBN : 2-7099-1163-9

© ORSTOM

F 3

«La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

Remerciements

Ce travail a pu être réalisé grâce à une bourse en Agronomie Tropicale allouée par le Ministère de la Recherche et de la Technologie.

Je suis très heureux de pouvoir exprimer ici ma profonde reconnaissance à mon Directeur de thèse Monsieur Jean Gutierrez, Directeur de recherche à l'Institut Français de Recherche pour le Développement en Coopération (ORSTOM), qui fut l'initiateur de ce travail aussi bien sur le plan administratif, par la demande de la bourse, que sur le plan scientifique. La confiance qu'il m'a témoignée depuis mon arrivée à la section d'Acarologie INRA/ENSA-M/ORSTOM, ainsi que son soutien matériel, moral et scientifique incessant, ont été des aides indispensables pour mener à terme la réalisation de ce manuscrit.

Je tiens particulièrement à remercier le Docteur Johann Baumgärtner, dont la gentillesse et la disponibilité n'ont d'égales que la compétence scientifique, de m'avoir accueilli à plusieurs reprises dans son laboratoire de l'École Polytechnique Fédérale de Zürich. Il a su me faire partager sa passion pour la modélisation et c'est un grand honneur pour moi que de faire partie des étudiants qu'il a formés.

J'exprime à Monsieur le Professeur Louis Euzet, éminent Parasitologue de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, ma profonde reconnaissance pour son enthousiasme communicatif pour la recherche et son soutien constant depuis mon passage dans le DEA dont il avait la responsabilité. Je le remercie aussi d'avoir accepté de juger ce travail.

Je suis très reconnaissant à Monsieur le Professeur François Leclant, Directeur du Laboratoire d'Ecologie Animale et de Zoologie Agricole de l'Institut National de Recherche Agronomique (INRA) de Montpellier, dont dépend la section d'Acarologie, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire, et pour avoir accepté de participer à ce jury.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur Andrew P. Gutierrez, de l'Université de Californie (Berkeley) spécialiste mondialement connu de la modélisation des relations plantes-insectes, qui m'a fait l'honneur de bien vouloir juger ce manuscrit.

J'adresse mes remerciements à Monsieur le Professeur Georges Bouix de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, qui m'a fait bénéficier de ses connaissances en Biologie Animale, d'avoir accepté de participer à ce jury.

Mes remerciements sincères vont aussi à Monsieur Guy Hainnaux, Directeur de recherche à l'ORSTOM, pour son soutien matériel, et pour avoir accepté de faire partie de ce jury.

Je remercie Monsieur Jacques Arrivets Ingénieur Agronome au CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) d'avoir toujours facilité la réalisation des expérimentations de terrain, en mettant à ma disposition son personnel, ses parcelles, son matériel et son véhicule.

Pendant mon séjour au Congo, un grand nombre de personnes ont su me placer dans une ambiance chaleureuse, qui m'a permis de travailler avec beaucoup de courage. Je les remercie infiniment, et je tiens plus particulièrement à remercier Monsieur Bruno Lerü, Directeur du laboratoire d'Entomologie Agricole de Brazzaville, pour son dynamisme, son enthousiasme et son engagement dans la recherche. Je remercie Paul, Philippe et Fred, mes compagnons de popote avec lesquels j'ai partagé l'essentiel de mes repas et pas mal de mes soirées. Je tiens aussi à remercier tous mes collègues congolais du laboratoire d'Entomologie Agricole de Brazzaville et plus particulièrement Stev Mapangou-Divassa qui m'a beaucoup aidé dans les tâches les plus fastidieuses qui soient, notamment pour les arrachages de plants de manioc et le comptage des acariens.

De retour en France, j'ai retrouvé la bonne humeur de l'ensemble du personnel du laboratoire de Zoologie Agricole de l'annexe Mandon de l'INRA de Montpellier, c'est-à-dire de Marie, Michel, Yves, Chantal, Cécile, Brigitte, Anne, Maria, Michel, Myriam, Daniel, Marie-Jeanne et Didier que je remercie très sincèrement.

Table des matières

Introduction	6
Chapitre 1 - Généralités	
1 - LE CONGO	9
1.1 Climat	9
1.2 Végétation	12
2 - LE MANIOC	12
2.1 La plante et son écologie	12
2.2 Façons culturales	14
2.3 Adventices, maladies et ravageurs	14
3 - LES ACARIENS PHYTOPHAGES TETRANYCHIDAE	15
3.1 Généralités	15
3.1.1 Position systématique de la famille	15
3.1.2 Reconnaissance de terrain	15
3.1.3 Cycle de développement	16
3.1.4 Dégâts	17
3.2 Les tétranyques du manioc au Congo	17
Chapitre 2 - Suivi de la croissance du manioc - Impact des acariens	
1 - CHOIX DE LA VARIETE ET DU LIEU D'ETUDE	24
1.1 Choix de la variété	24
1.2 Lieu d'étude	24
2 - METHODES	25
2.1 Matière sèche de la plante et azote foliaire	25
2.2 Etat hydrique, azote et phosphore du sol	26
2.3 Traitements insecticides et acaricides	26
2.4 Dynamique des populations des acariens de la parcelle non traitée	26
3 - RESULTATS - DISCUSSION	26
3.1 Sol	27
3.2 Feuilles	27
3.3 Tiges	31
3.4 Bouture et racines non tubérisées	32
3.5 Tubercules	33
4 - DISCUSSION	36

Chapitre 3 - Eléments de la dynamique des populations de *Mononychellus progresivus* et d'*Oligonychus gossypii*

1 - MATERIELS ET METHODES	39
1.1 Les champs expérimentaux	39
1.2 Distribution spatio-temporelle des acarïens	39
1.2.1 Méthode	40
1.2.2 Fréquence des échantillonnages	41
1.2.3 Distribution intra et inter-plant de <i>M. progresivus</i> et d' <i>O. gossypii</i>	42
1.2.4 Développement d'un plan d'échantillonnage commun aux deux espèces d'acarïens	42
2 - RESULTATS ET DISCUSSION	44
2.1 Distribution spatiale de <i>M. progresivus</i> et d' <i>O. gossypii</i>	44
2.1.1 <i>M. progresivus</i>	44
2.1.2 <i>O. gossypii</i>	48
2.2 Dispersion	51
2.2.1 <i>M. progresivus</i>	51
2.2.2 <i>O. gossypii</i>	52
2.3 Plan d'échantillonnage	54
2.3.1 Relation entre densité moyenne d'acarïens et proportion de feuilles infestées	54
2.3.2 Echantillonnage énumératif	55
2.4 Dynamique des populations de <i>M. progresivus</i> et d' <i>O. gossypii</i>	56
3 - CONCLUSION	62

Chapitre 4 - Les paramètres biologiques et démographiques de *Mononychellus progresivus* et d'*Oligonychus gossypii* en conditions contrôlées

1 - MATERIELS ET METHODES	65
1.1 Matériels	65
1.2 Méthodes	65
1.2.1 Techniques d'élevage	65
1.2.2 Détermination des paramètres biologiques	65
1.2.3 Caractérisation des paramètres démographiques: R_0 , G , r_m , et λ	67
2 - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE	67
2.1 Température et éléments des tables de survie	68
2.1.1 Seuil théorique de développement	68
2.1.2 Paramètres démographiques	69
2.1.3 Résultats et discussion	69
2.1.3.1 Sex-ratio	69
2.1.3.2 Durées et taux de développement	71
2.1.3.3 Fécondité et longévité	78
2.1.3.4 Paramètres démographiques	81
2.1.3.5 Comparaison entre la biologie du développement de <i>M. progresivus</i> et d' <i>O. gossypii</i>	83
2.2 Analyse des relations entre la température et les différents paramètres biologiques	84
2.2.1 Relation entre la température et les taux de développement et d'accroissement naturel	85
2.2.2 Relation entre température et survie endogène	85
2.2.3 Relation entre température et fécondité totale	85
2.2.4 Résultats	86
2.2.4.1 Durée de développement et mortalité	86

2.2.4.2	Fécondité	89
2.2.4.3	Paramètres démographiques	90
2.2.4.4	Comparaison des paramètres démographiques de <i>M. progresivus</i> et d' <i>O. gossypii</i>	91
3 - CONCLUSION		91
Chapitre 5 - Modélisation du sous-système manioc-acariens phytophages		
1 - APPROCHE ET TECHNIQUES DE MODELISATION		94
1.1	Le développement des populations	95
1.2	Interactions entre les populations	98
2 - DESCRIPTION DU MODELE GENERAL		99
2.1	Paramètres du système d'équations	102
2.2	Description du modèle suivant l'algorithme	103
2.2.1	Demande par jour	103
2.2.1.1	Respiration	104
2.2.1.2	Demande en carbohydrates pour les organes et les réserves	105
2.2.1.3	Demande totale (organes + réserves)	105
2.2.1.4	Demande en eau	106
2.2.1.5	Demande en azote	106
2.2.2	Offre par jour	106
2.2.2.1	Photosynthèse	106
2.2.2.2	Eau	107
2.2.2.3	Azote	107
2.2.3	Croissance et facteurs de croissance	107
2.2.4	Développement et vieillissement des populations	108
2.2.4.1	Entrées dans le processus de vieillissement	108
2.2.4.2	Sorties du processus de vieillissement	113
2.2.5	Dynamique des réserves	113
2.2.6	Interactions entre les populations	114
3 - RESULTATS ET DISCUSSION		115
3.1	Validation du modèle pour le manioc	115
3.1.1	Résultats	117
3.1.2	Analyse de sensibilité	119
3.2	Validation du modèle global manioc - <i>M. progresivus</i> - <i>O. gossypii</i>	119
3.2.1	Validation du modèle pour <i>M. progresivus</i> et <i>O. gossypii</i>	119
3.2.2	Validation pour le manioc	122
3.2.3	Etude des interactions	122
4 - CONCLUSION		124
Discussion générale et conclusions		126
Références bibliographiques		129
Annexes		139
Résumé		145
Abstract		146

Introduction

Le manioc *Manihot esculenta* Crantz, plante cultivée principalement pour ses tubercules, est originaire d'Amérique du Sud. Cette euphorbiacée a été probablement introduite en Afrique dès le 16^{ème} siècle par les portugais (JONES, 1959; SILVESTRE et ARRAUDEAU, 1983). Rapidement intégrée dans l'agriculture traditionnelle africaine, elle constitue actuellement l'alimentation de base de près de 200 millions de personnes (HERREN et BENNETT, 1984).

Depuis ces vingt dernières années, la baisse de production de tubercules d'environ 7 pour cent, qui est constatée en Afrique, peut s'expliquer en partie par la diffusion rapide de maladies et de ravageurs d'introduction récente (HERREN, 1987).

Dès le début des années 1970, une espèce d'acarien phytophage, *Mononychellus progresivus* Doreste (Acari: Tetranychidae), non signalée auparavant en Afrique, fut récoltée sur manioc en Ouganda (NYIIRA, 1972). Originaire d'Amérique du sud (NYIIRA, 1972; LYON, 1973), *M. progresivus* ou acarien vert du manioc s'est depuis rapidement propagé dans toute la zone de culture du manioc en Afrique (du Sénégal au Mozambique), sa présence étant actuellement confirmée ou suspectée dans 27 pays (YANINEK et HERREN, 1988).

Les attaques des plants de manioc par *M. progresivus* peuvent être très sévères et entraîner des pertes de rendements allant de 13 à 80 pour cent sur le continent africain (NYIIRA, 1972,1976; LYON, 1973; SHUKLA, 1976; NDAYIRAGIJE, 1984; MARKHAM et ROBERTSON, 1987; YANINEK *et al.*, 1990), et de 8 à 73 pour cent en Amérique du sud (BONDAR, 1938; C.I.A.T., 1979 ; DORESTE et APONTE, 1979; BYRNE *et al.*, 1982, 1983). En Afrique, les dégâts les plus importants sont souvent observés dans des plantations de manioc entreprises sur des sols pauvres, dans des régions où d'autres cultures se révèlent improductives voire impossibles (HERREN, 1982 ; HERREN et BENNETT, 1984).

Le manioc est considéré actuellement comme un élément clé dans la lutte contre la faim dans les pays africains, sa culture étant la plus appropriée et la plus productive, dans un contexte défavorable aussi bien sur le plan technique que du point de vue économique (COCK, 1982 ; HAHN et KEYSER, 1985).

L'acarien vert, avec son introduction relativement récente, sa rapide dispersion dans la zone de culture et les dégâts importants qu'il entraîne, fait partie des

problèmes majeurs liés à la culture du manioc sur ce continent (NYIIRA, 1982; YANINEK et HERREN, 1988).

Au Congo, le manioc constitue 90 à 95 pour cent de l'alimentation de base (NKOUNKOU, 1978). Les tubercules sont consommés ainsi que les feuilles. En 1989, les plantations couvraient 110 000 ha soit environ 55 pour cent des terres cultivées, pour une production de 699 000 tonnes (FAO, 1990). La présence de l'acarien vert *M. progresivus* est confirmée dès 1975 (IITA, 1976), et depuis lors aucune étude le concernant n'avait été entreprise, en dehors d'une expertise (GUTIERREZ, 1987b) effectuée à la demande des autorités congolaises et prise en charge par les Services de la coopération française. D'après les conclusions de ce premier rapport, l'impact économique des acariens tétranyques et principalement de l'acarien vert *M. progresivus* est très important et comparable à celui qu'exerce la cochenille farineuse du manioc *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptères : Pseudococcidae) autre ravageur majeur de cette culture.

Le travail présenté ici s'inscrit dans le cadre de l'ensemble des recherches menées sur manioc depuis quelques années. Il a été réalisé afin de contribuer à une meilleure connaissance du problème posé par l'acarien vert, en Afrique d'une manière générale et au Congo en particulier. Dès les premiers échantillonnages effectués sur le terrain, nous avons remarqué la fréquence sur manioc d'un deuxième acarien phytophage: *Oligonychus gossypii* (Zacher) ou acarien rouge, espèce panafricaine polyphage, qui se manifeste dans les plantations surtout pendant la saison sèche et dont l'importance économique n'est pas à négliger (GUTIERREZ, 1987b; GUTIERREZ et BONATO, 1993). Les travaux ont donc été étendus à cette seconde espèce.

Nous nous sommes intéressé au système défini par les deux niveaux trophiques, plante et acariens phytophages, et l'étude de leurs interactions a permis l'élaboration d'un modèle de simulation. Depuis le début des années 1970, l'utilisation des modèles pour l'analyse et la gestion des agrosystèmes, est devenue une pratique courante (HUFFAKER et CROFT, 1976). Actuellement, ils constituent des outils d'une grande utilité pour l'étude et la compréhension des interrelations existant entre les différents éléments (individus, groupe d'individus, populations) qui composent le système considéré (BAUMGÄRTNER et BONATO, 1991). De plus, dans le cadre d'opérations de lutte contre un ou plusieurs ravageurs, leur emploi permet d'envisager un contrôle rationnel des populations par des procédés de lutte biologique, moyen qui demeure le plus approprié et le plus facilement réalisable avec une action durable dans des pays en voie de développement (YANINEK et HERREN, 1988).

Le premier chapitre de ce travail rassemble quelques généralités sur le Congo, le manioc et les tétranyques présents sur le manioc au Congo. Le deuxième est consacré à l'étude de la croissance du manioc et à l'impact des acariens phytophages sur celle-ci. Pour cela, nous avons suivi l'évolution de cette culture dans deux parcelles, l'une avec tétranyques, l'autre sans acariens (parcelle témoin).

La dynamique des populations de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* a été étudiée dans le troisième chapitre. Ceci a nécessité l'analyse de la distribution intra et inter-plant de ces deux acariens, ainsi que le développement d'un plan d'échantillonnage commun aux deux espèces.

Le quatrième chapitre concerne l'étude, en conditions contrôlées, de l'influence de la température sur la biologie du développement des deux tétranyques.

L'ensemble des informations recueillies aux chapitres 2, 3 et 4, nous a permis d'élaborer et de construire le modèle de simulation présenté au chapitre 5.

Chapitre 1

Généralités

1 - LE CONGO

La République du Congo se situe en Afrique centrale de part et d'autre de l'équateur entre 5° de latitude Nord et 5° de latitude Sud (fig.1A et B). Les frontières, de ce pays d'une superficie d'environ 342 000 km², sont délimitées à l'Ouest par le Gabon, au Nord par le Cameroun, au Sud-ouest par l'enclave Angolaise du Cabinda, et enfin à l'Est par le Zaïre, où l'Oubangui puis le fleuve Congo séparent physiquement ces deux pays. Le Congo est découpé en neuf régions administratives: le Pool, la Bouenza, le Kouilou, le Niari, les Plateaux, la Sangha, le Lekoumou, la Likouala et la "cuvette" (fig.1B).

1.1 Climat

Le climat du Congo est de type équatorial plus ou moins nuancé en fonction de la latitude. On y observe une température moyenne annuelle de 25°C (extrêmes absolues: 11 et 35°C) et l'hygrométrie, toujours très élevée, oscille entre 80 et 90 pour cent (fig.2). Ces 2 facteurs climatiques ne présentent pas de variations importantes au cours de l'année, alors que la pluviométrie permet de distinguer deux types de saisons:

- la saison des pluies, d'octobre à mai, caractérisée par d'intenses précipitations alternant avec des phases d'ensoleillement importantes. La pluviométrie moyenne mensuelle est de 150 mm et l'on observe pendant cette période les températures les plus élevées. En janvier-février, un flux d'air sec provenant de l'anticyclone sud-africain peut ralentir momentanément les précipitations, ce phénomène, appelé localement petite saison sèche, est plus ou moins marqué selon les années.
- la saison sèche, de juin à septembre, durant laquelle les précipitations sont très faibles (1 mm par mois) voire nulles. On enregistre pendant ces mois-ci, les températures les plus basses, car la nébulosité permanente diminue de manière importante le rayonnement solaire. La saison sèche, qui est surtout bien marquée dans tout le Sud du Congo, s'estompe dans le sens sud-nord, jusqu'à disparaître totalement dans la zone située au nord de l'équateur (fig.2).

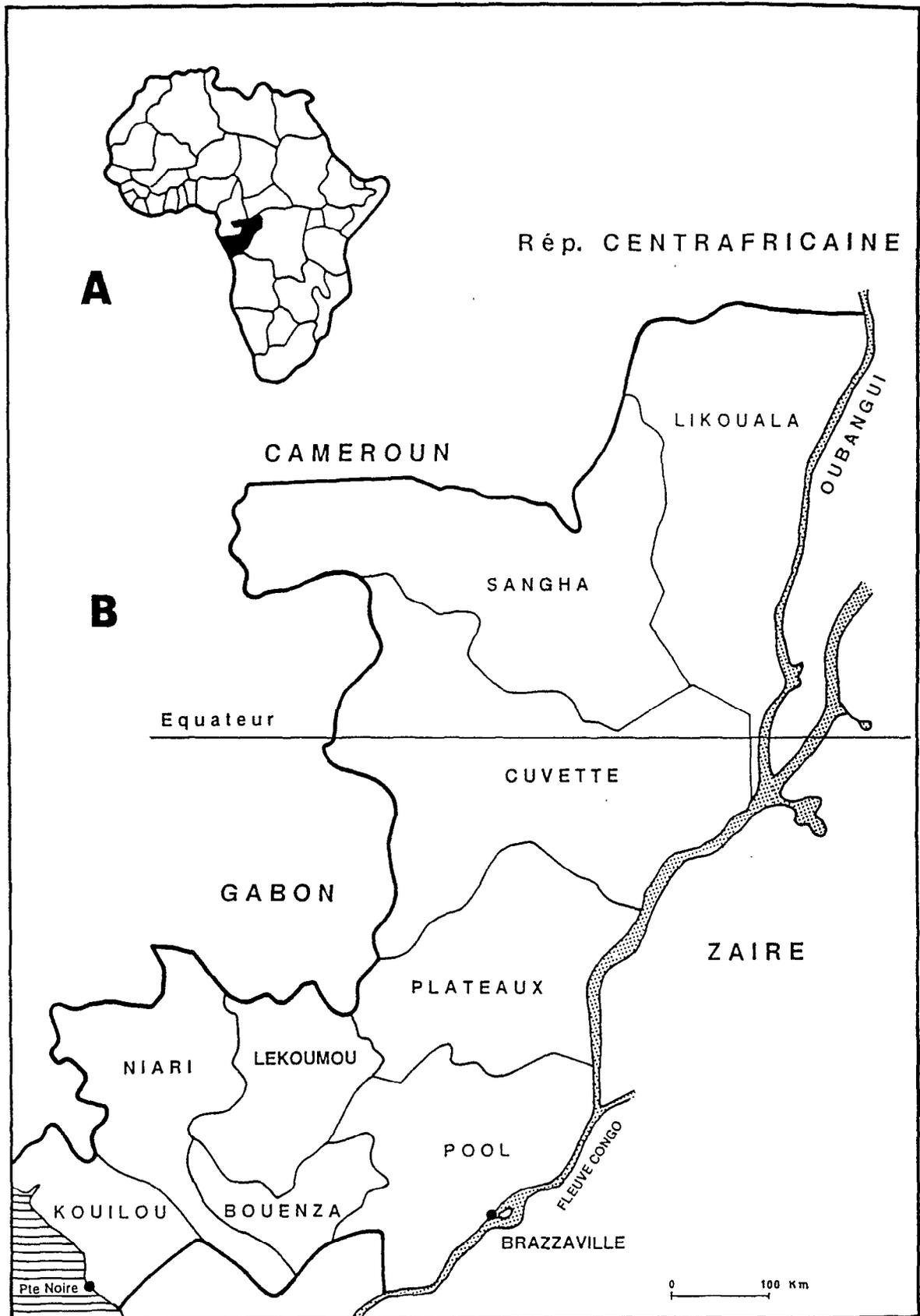


Figure 1: La République du Congo.
 A: situation géographique
 B: divisions administratives

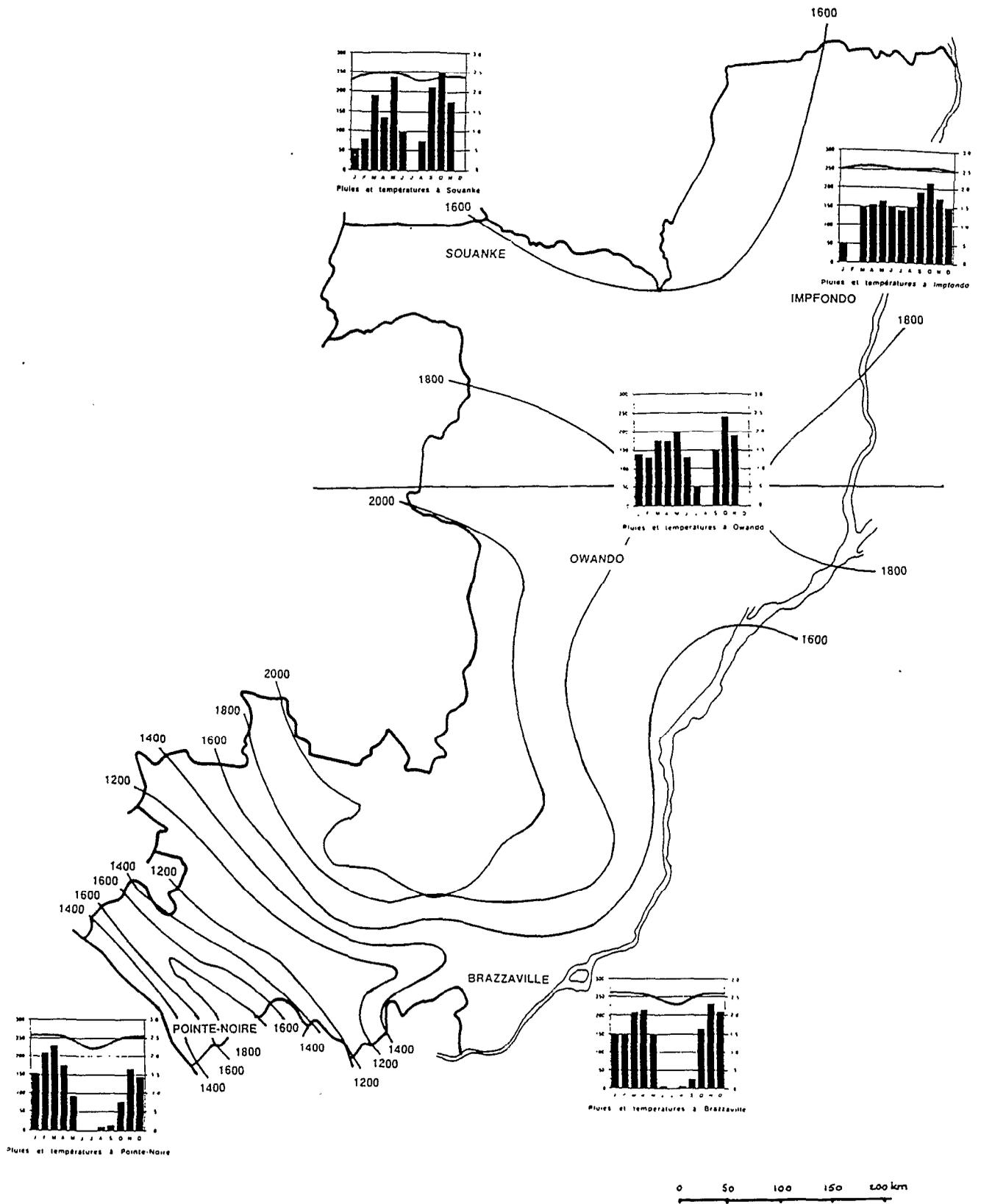


Figure 2. Précipitations (en mm) et températures moyennes annuelles (en °C) au Congo.

1.2 Végétation

D'importantes savanes herbeuses et arbustives à *Hymenocardia* (Euphorbiaceae) et de denses forêts équatoriales de deux types écologiques différents composent la végétation. La savane, parfois entrecoupée de bosquets forestiers, constitue 90 pour cent de la végétation du sud du Congo. La forêt équatoriale, qui occupe 65 pour cent de la superficie du pays, est soit de terre ferme (Haute Sangha, massifs du Chaillu et du Mayombe), soit inondée comme dans les deux régions Nord (Basse Sangha, Likouala). La présence de forêts inondées dans le Nord peut expliquer la faible densité humaine de ces régions, qui ne comptent que 25 pour cent des 2 millions d'habitants du Congo. Le reste de la population est concentré dans les régions du sud entre Pointe-noire et Brazzaville.

2 - LE MANIOC

2.1 La plante et son écologie

Le manioc, *Manihot esculenta*, est une plante tubéreuse arbustive pouvant atteindre un à cinq mètres de haut (fig.3A). Une ou plusieurs tiges principales (rarement plus de trois), dont le degré de ramification est lié à la variété, constitue l'architecture de base. Les tiges et rameaux âgés sont ligneux, cassants et ont un aspect noueux du fait de la présence de cicatrices pétiolaires proéminentes. Les feuilles simples, dont la couleur verte varie suivant l'âge, ont un limbe plurilobé et sont disposées en spirale le long des tiges. Les tubercules, organes de réserves riches en amidon, proviennent du gonflement des racines traçantes et occupent une position horizontale plus ou moins oblique dans le sol (fig.3B).

La culture du manioc est pratiquée dans les régions comprises entre les parallèles de latitude 30° Nord et 30° Sud. La rusticité de cette plante lui permet de s'adapter très facilement à des situations écologiques variées, souvent défavorables à d'autres cultures (SILVESTRE et ARRAUDEAU, 1983).

Les températures moyennes optimales pour la croissance du manioc se situent entre 23 et 25°C. La croissance est stoppée pour des températures inférieures à 10°C et ralentie au-dessus de 40°C. Le gel entraîne la mort du végétal. Une pluviométrie annuelle moyenne comprise entre 1 000 et 2 000 mm est généralement satisfaisante pour la croissance de cette plante héliophile considérée comme tolérante à la sécheresse.



A



B

Figure 3: Le manioc. A : parties aériennes; B: tubercules.

2.2 Façons culturelles

Au Congo, à l'exception de la ferme d'état de Mantsoumba (région de la Bouenza), la culture du manioc est entreprise de manière traditionnelle. Les champs sont de petite taille et la surface cultivée n'excède généralement pas un quart d'hectare par exploitation familiale. Les techniques culturelles varient sensiblement d'une région à une autre. Dans les régions du Pool et de la Bouenza, dans lesquelles nous avons réalisé nos études, la culture est conduite de la manière suivante: après défrichage et brûlis de la parcelle, on travaille sommairement le sol à l'aide de houes, puis des buttes d'environ 1 m² sont confectionnées sur toute la superficie du champ. On plante dans les buttes ainsi préparées, des boutures d'une vingtaine de centimètres provenant des tiges principales âgées d'un ou deux ans, à raison de 3 à 5 boutures par butte. Le cycle de culture du manioc au Congo, qui commence en général au début de la grande saison des pluies (octobre-novembre pour le sud du pays où les saisons sont bien marquées), dure de 18 à 24 mois.

2.3 Adventices, maladies et ravageurs

L'obtention de bons rendements nécessite plusieurs désherbages pendant les 3 à 4 premiers mois de la plantation, car les adventices telles que:

- *Dinophora spenneroides* Bentham
- *Emilia coccinea* (Sims) G. Don
- *Megaphrynium macrostachyum* (Bentham) Milne-Redhead
- *Costus afer* Ker-Gawler
- *Tristemma hirtum* Palisot de Beauvois.

ont un développement très rapide et entrent en compétition avec les jeunes plantes (ONWUEME, 1978; COCK, 1985). Les parcelles ainsi cultivées ont des rendements 2 à 4 fois supérieurs à ceux des parcelles non désherbées (COCK, 1985; CIAT, 1979).

Deux maladies, la Mosaïque africaine et la Bactériose vasculaire ainsi que deux ravageurs, la cochenille farineuse et l'acarier vert, présents dans toute la zone de culture du manioc en Afrique, occasionnent les dégâts les plus importants. Ils constituent pour cette raison, les principaux facteurs limitants de la production (HERREN, 1987).

La Mosaïque africaine, provoquée par un géminivirus à ADN circulaire (GUTHRIE, 1987), est transmise par certaines populations de l'aleurode *Bemisia tabaci* Genn. (BURBAN *et al.*, 1989) et se propage par l'utilisation de boutures provenant de plants infestés (BOHER & BOHER, 1986).

La Bactériose vasculaire est due à *Xanthomonas campestris* (pathovar *manihotis*) Starr. (MARAITE et WEYNS, 1979), dont la dissémination est assurée par l'eau de pluie, le vent, par l'utilisation de matériel végétal contaminé (BOHER et BOHER, 1986) et par certains insectes comme le Criquet puant *Zonocerus variegatus* L..

La cochenille farineuse du manioc *Phenacoccus manihoti*, récoltée pour la première fois sur le continent africain en 1973 au Congo (SYLVESTRE, 1973) et au Zaïre (HAHN et WILLIAMS, 1973), et l'acarien vert du manioc *Mononychellus progresivus*, sont tous deux originaires d'Amérique du Sud. Ils ont été introduits accidentellement en Afrique dès le début des années 1970 à partir de matériel végétal (boutures) importé; leur présence est actuellement suspectée, ou confirmée, dans de nombreux pays de la zone de culture du manioc en Afrique (du Sénégal au Mozambique).

3 - LES ACARIENS PHYTOPHAGES TETRANYCHIDAE

3.1 Généralités

3.1.1 Position systématique de la famille

Les *Tetranychidae* ou tétranyques, famille d'acariens exclusivement phytophages, occupent la position systématique suivante:

Ordre:	Acariformes
Sous-ordre:	Actinedida
Super-famille:	Tetranychoidea
Famille:	Tetranychidae

3.1.2 Reconnaissance de terrain

Les acariens ont quatre paires de pattes locomotrices à tous les stades, excepté au stade larvaire qui est hexapode, une paire de pédipalpes (à rôle essentiellement sensoriel), et une paire de chélicères (pattes mâchoires). On divise leur corps en trois parties: gnathosoma, prodorsum et opisthosoma (fig. 5).

La famille des *Tetranychidae* est caractérisée par la différenciation de l'extrémité du gnathosoma en un stylophore qui renferme une paire de chélicères transformées en longs stylets.

3.1.3 Cycle de développement

L'éclosion des oeufs donne des larves hexapodes (environ 0,15mm), qui passent par différents stades actifs et inactifs, avant de parvenir à l'état adulte (fig.4). Pour entrer en phase inactive, l'acarien s'immobilise et replie vers le corps la partie distale de ses pattes. Le passage d'un stade inactif à un stade actif intervient, dans les meilleures conditions, 18 à 24 heures après l'immobilisation: la cuticule s'ouvre transversalement au milieu du corps et l'animal sort en laissant une exuvie.

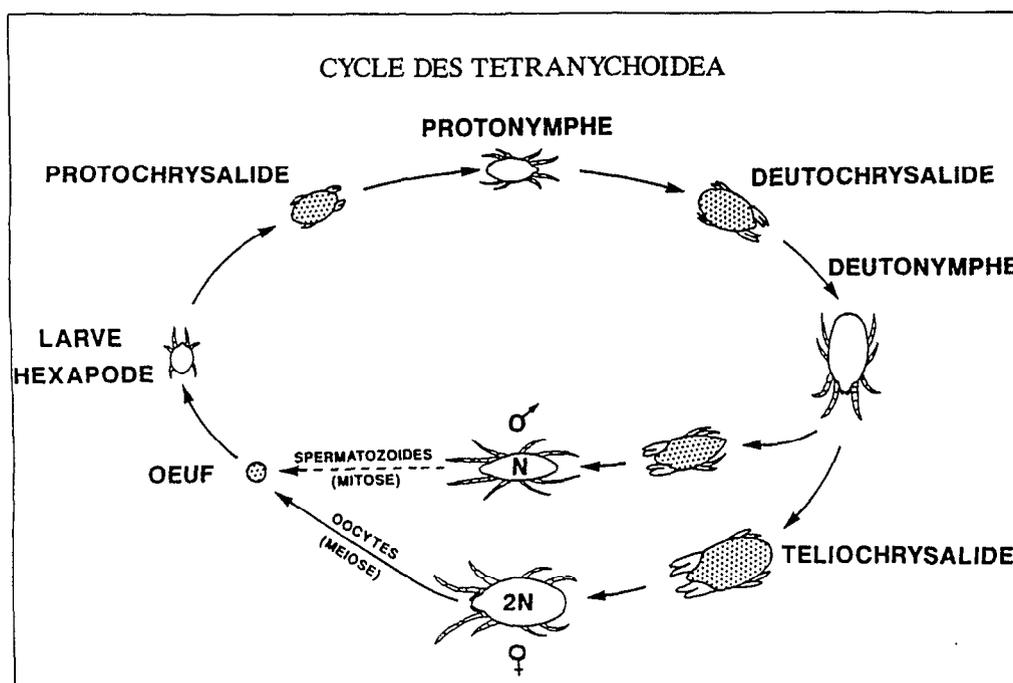


Figure 4: Cycle de développement des tétranyques (GUTIERREZ, 1989).

Les tétranyques se reproduisent de façon sexuée et par parthénogenèse arrhénotoïque. Les femelles sont diploïdes et proviennent de la reproduction sexuée. Les gamètes femelles sont produits par méiose. Les mâles haploïdes sont issus uniquement de la parthénogenèse arrhénotoïque. Il est à noter qu'un seul accouplement est suffisant pour qu'une jeune femelle produise pour le restant de sa vie, des oeufs donnant naissance à des mâles (oeufs non fécondés) et des femelles (oeufs fécondés).

3.1.4 Dégâts

Le mode d'alimentation des tétranyques consiste à vider le contenu des cellules du limbe foliaire après les avoir perforées à l'aide de leurs chélicères. Les piqûres font apparaître de minuscules taches chlorotiques de dépigmentation qui finissent par envahir tout le limbe, entraînant le dessèchement, puis la chute des feuilles.

3.2 Les tétranyques du manioc au Congo

Sept espèces d'acariens phytophages *Tetranychidae*, appartenant à quatre genres différents, ont été recensées actuellement sur manioc au Congo (GUTIERREZ *et al.*, 1991; GUTIERREZ et BONATO, 1993). Il s'agit de:

Eutetranychus cratis Baker & Pritchard, 1960

Tetranychus sayedi Baker & Pritchard, 1960

Tetranychus neocaledonicus André, 1933

Tetranychus kanzawai Kishida, 1927

Oligonychus coffeae (Nietner), 1861

Oligonychus gossypii (Zacher), 1921

Mononychellus progresivus Doreste, 1981

Nous présentons ici sommairement chacune de ces espèces. Des informations plus détaillées, concernant l'acarocénose du manioc au Congo, sont données par GUTIERREZ et BONATO (1993).

E. cratis:

Les femelles sont verdâtres, les mâles plus clairs, les oeufs étant aplatis contre le limbe, le long des nervures. Les individus vivent isolément à la face supérieure des feuilles; ils provoquent de fines ponctuations claires sur le feuillage. Ce type d'habitat rend *E. cratis* très vulnérable aux précipitations. Cette espèce semble être un prédateur occasionnel du manioc provenant de la végétation environnante. Décrite à partir de spécimens récoltés sur *Bixa* sp., sur *Macaranga* sp. et sur *Citrus* spp. au Zaïre (BAKER et PRITCHARD, 1960), elle a été retrouvée au Nigéria sur *Trema orientalis*

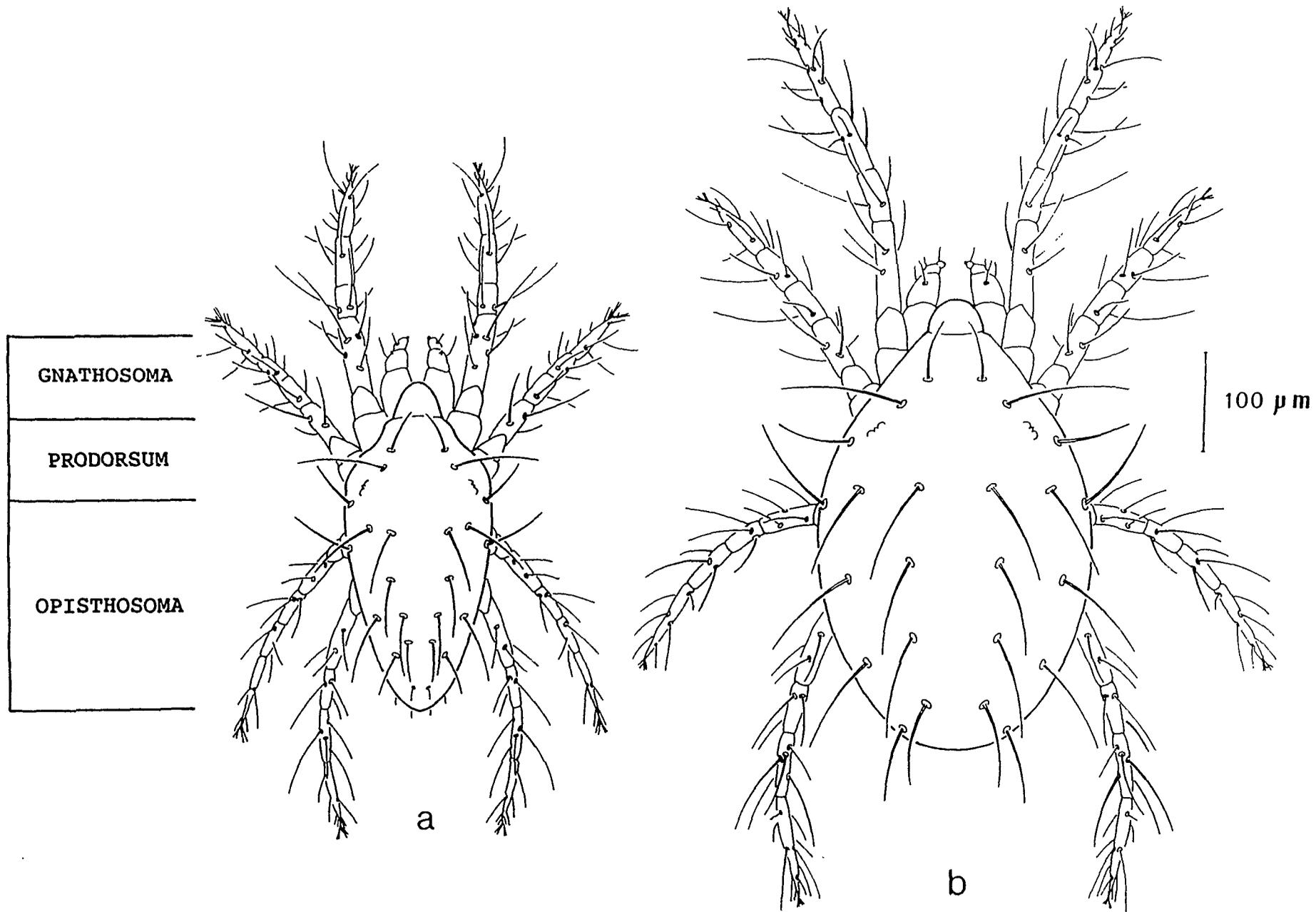


Figure 5: *Oligonychus gossypii* (face dorsale): a, mâle; b, femelle. (GUTIERREZ et BONATO, 1993).

Blume (MATTHYSSE, 1978). Elle a été signalée pour la première fois au Congo et sur manioc par GUTIERREZ (1987b).

T. sayedi:

Les femelles rouge sombre vivent à la face inférieure des feuilles et tissent des toiles abondantes dans lesquelles sont suspendus des oeufs sphériques. Cette espèce n'était connue que du Zaïre où elle avait été identifiée sur manioc (BAKER et PRITCHARD, 1960). *T. sayedi*, qui n'a été récolté que sur un seul prélèvement réalisé dans la région de la Bouenza à Boko-Songo semble n'avoir qu'une importance mineure au Congo (GUTIERREZ et BONATO 1993).

T. neocaledonicus

Est pantropical et extrêmement polyphage. Les femelles rouge brique, avec les pattes plus claires, vivent à la face inférieure des feuilles dans des toiles abondantes (GUTIERREZ, 1976). Ce tétranyque, qui se développe surtout dans les régions subarides ne paraît pas trouver au Congo des conditions climatiques favorables à son extension.

T. kanzawai (syn. *Tetranychus hydrangeae* Pritchard & Baker)

Est originaire du Sud-Est asiatique (Japon, Philippines, Thaïlande), où on le récolte sur thé, mûrier, manioc et papayer. Les femelles, rose pâle, sont de grande taille. Les individus vivent indifféremment sur les deux faces des feuilles, sur l'ensemble du feuillage. Introduite récemment en Afrique tropicale, cette espèce, polyphage, ne pose pas pour le moment de sérieux problèmes sur manioc.

O. coffeae:

Les femelles sont relativement petites et ont une couleur sombre. Elles tissent peu de soie. Les adultes vivent de préférence à la face supérieure des feuilles et les oeufs sont déposés directement sur le limbe.

C'est un acarien pantropical et très polyphage. Sa plante hôte la plus fréquente est le manguier, mais on le récolte aussi sur papayer, caféier, agrumes, etc.. Il ne se maintient sur manioc qu'à faible niveau de population, les infestations se produisant à partir d'arbres et d'arbustes du voisinage.

Cette espèce n'a été identifiée sur manioc que dans une localité de la région du Pool, à Kombé (GUTIERREZ, 1987b).

O. gossypii.

Les femelles, rouge-grenat, tissent des toiles assez abondantes (fig. 5 et 7). Les oeufs, rougeâtres et munis d'une pointe apicale, sont suspendus le long de fils de soie. Les colonies se développent sur les deux faces des feuilles. *O. gossypii* est un ravageur du

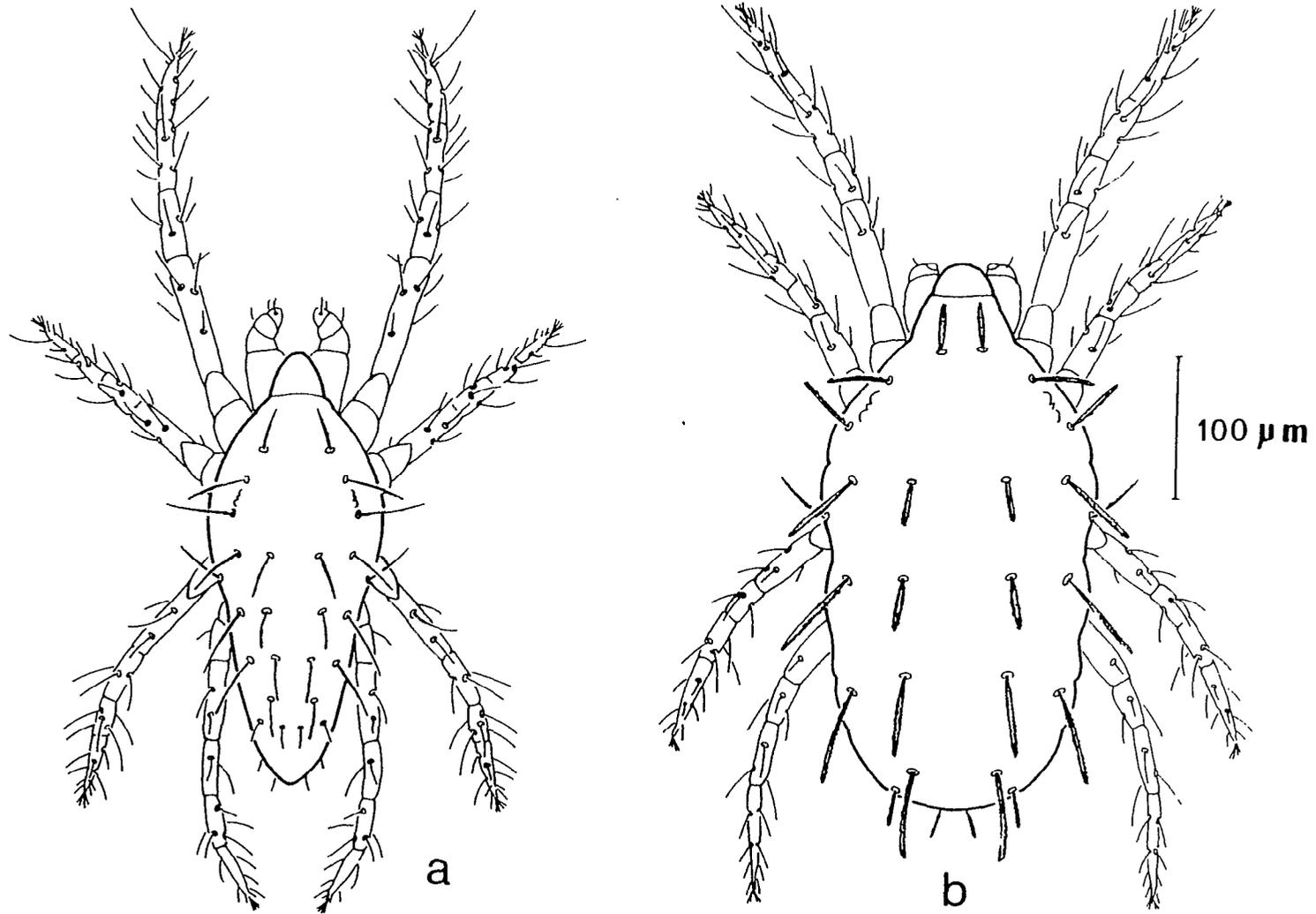


Figure 6: *Mononychellus progresivus* (face dorsale): a, mâle; b, femelle. (GUTIERREZ et BONATO, 1993).

manioc signalé dans toute l'Afrique tropicale. Cet acarien a de nombreuses plantes hôtes parmi lesquelles le cotonnier, le gombo et des Euphorbiacées spontanées. Les dégâts, concentrés le long de la nervure principale (fig.9), sont plus marqués en saison sèche, période pendant laquelle l'attaque se produit uniformément sur toute la végétation (GUTIERREZ et BONATO, 1993).

M. progresivus ou acarien vert du manioc (fig. 6 et 8)

Les femelles ont des soies dorsales de longueur variable, si bien que l'on a cru pendant longtemps que plusieurs espèces de ce genre avaient été introduites sur manioc en Afrique. En réalité, les mâles de tous les prélèvements de *Mononychellus* effectués sur ce continent ont un édéage identique très caractéristique avec une partie distale marquée par un léger renflement triangulaire terminé par une pointe fine (GUTIERREZ, 1987a).

Les colonies de *M. progresivus* vivent à la face inférieure des jeunes feuilles produisant de fines ponctuations claires également réparties sur toute la surface du foliole (fig. 10). On note très fréquemment une déformation des jeunes feuilles lors de leur déploiement. De fortes attaques sont susceptibles de détruire les jeunes pousses en entraînant le dessèchement, puis la chute du feuillage.

M. progresivus est bien le seul taxon du genre *Mononychellus* récolté sur manioc en Afrique (GUTIERREZ, 1987a; GUTIERREZ et BONATO, 1993). Appelé à tort *Mononychellus tanajoa* Bondar jusqu'en 1986 (GUTIERREZ, 1987a), *M. progresivus* a été introduit accidentellement en Ouganda en 1971 (LYON, 1973), à partir d'Amérique du Sud vraisemblablement de Colombie. L'acarien vert aurait effectué, d'après les cartes de répartition établies par l'IITA, un bond dans les régions de Brazzaville et de Kinshasa dès 1974 (IITA annual report, 1976). Il a été signalé sous le nom de *M. progresivus* au Gabon et au Nigeria par FLECHTMANN (1982) et au Congo par GUTIERREZ *et al.* (1985). En Afrique, *M. progresivus* n'a semble-t-il pas d'autres plantes hôtes que le manioc.

Parmi les 7 espèces de Tetranychidae recensées sur manioc au Congo, seuls *O. gossypii* et *M. progresivus* peuvent avoir une incidence sur la production de cette culture. Le premier est un acarien africain qui s'est adapté au manioc depuis l'introduction de cette plante en Afrique, le second est une espèce sud-américaine importée. Les dégâts causés par les pullulations de ces tétranyques sont particulièrement spectaculaires en fin de grande saison sèche et au début de la saison des pluies, en septembre-octobre, ainsi qu'en fin de petite saison sèche, en février-mars. Le préjudice dû à *M. progresivus* est plus important puisque cette espèce ne vit que sur manioc et aux dépens des jeunes feuilles, elle peut même menacer l'existence des jeunes plants si les pullulations se produisent au démarrage de la plantation. *O.*

gossypii vit indifféremment sur tout le feuillage et ses pullulations ont lieu pendant et en fin de saison sèche, le phénomène étant renforcé par le passage sur manioc des populations provenant des plantes annuelles environnantes, qui se dessèchent à ce moment. Il n'a finalement qu'une incidence sur la reprise de croissance du manioc.



Figure 7. *Oligonychus gossypii* : aspect de la femelle vivante

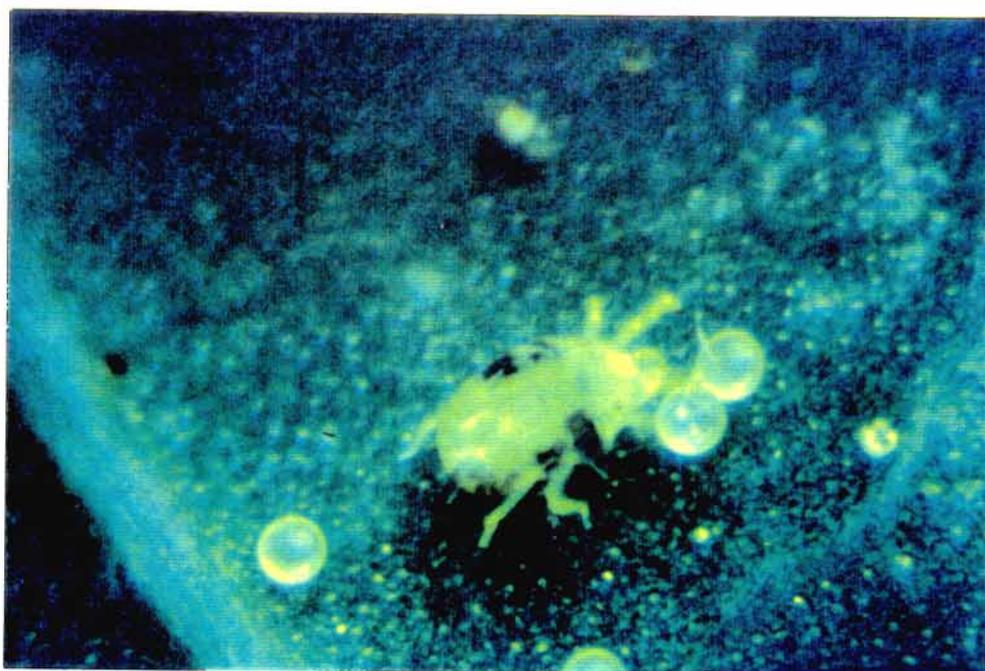


Figure 8: *Mononychellus progresivus* : aspect de la femelle vivante



Figure 9. *Oligonychus gossypii* : aspect des dégâts sur manioc



Figure 10. *Mononychellus progresivus* : aspect des dégâts sur manioc

Chapitre 2

Suivi de la croissance du manioc. Impact des acariens

Nous avons étudié la croissance du manioc en relation avec les populations d'acariens phytophages. Pour cela, l'évolution et la répartition de la matière sèche, et de l'azote, ont été suivies dans les différents organes de la plante (feuilles, tiges, racines, et tubercules), durant tout un cycle de culture au Congo, soit 24 mois. Deux parcelles sont étudiées, l'une sans acariens (parcelle témoin), l'autre avec acariens.

Il paraît évident que la croissance du manioc, comme celle de toute plante, dépend en premier lieu des conditions édaphiques. Nous nous sommes donc également intéressé aux principaux facteurs du sol limitant la croissance des plantes, à savoir l'eau, l'azote total (N) et le phosphore assimilable (P_2O_5).

1 - CHOIX DE LA VARIETE ET DU LIEU D'ETUDE

1.1 Choix de la variété

La variété de manioc 1M20 a été choisie, car elle fait partie des variétés prometteuses, à rendement élevé, retenues par les sélectionneurs congolais. De plus, cette variété possède un port droit, érigé et peu ramifié, facilitant les déplacements à l'intérieur des parcelles pour y effectuer librement les divers travaux de sarclage et les traitements. Cette caractéristique a rendu plus aisés les échantillonnages et arrachages-prélèvements pendant toute la durée du cycle de culture.

1.2 Lieu d'étude

Le choix du lieu d'étude s'est porté sur les terres du C.A.I.E.M (Complexe Agro-Industriel Expérimental de Mantsoumba), situé à 250 km de Brazzaville dans la région de la Bouenza. Sur ce périmètre d'une centaine d'hectares, où le manioc est cultivé industriellement de manière extensive, nous avons retenu des parcelles expérimentales mises en place par le projet FAC-manioc, dont la superficie était suffisamment grande (10 ares minimum) et dont le bouturage réalisé à date connue, comprenait une seule variété par parcelle, plantée avec une densité d'une bouture par mètre carré.

2- METHODES

L'essai dans lequel les parcelles furent choisies avait été mis en place afin de tester 6 variétés dont le 1M20. Il est constitué de 3 blocs de 6 parcelles (6 variétés). Chaque parcelle, bouturée avec une seule variété le 4 novembre 1989, occupe une superficie de 1700 m² (170 mètres de longueur, 10 mètres de largeur). Les deux parcelles que nous avons suivies, l'une traitée contre les acariens (témoin) et l'autre non traitée appartiennent à deux blocs différents. Les analyses de sol faites au préalable n'ont pas révélé d'hétérogénéité inter-bloc.

2.1 Matière sèche de la plante et azote foliaire

Nous avons suivi la répartition et l'évolution de la matière sèche dans les différents organes de la plante ainsi que celles de l'azote dans les feuilles pendant les 24 mois de culture. Les prélèvements-arrachages, ont été effectués tous les 30 à 40 jours à partir du début du mois de mai 1990, soit 6 mois après le bouturage, jusqu'au début du mois de novembre 1991.

Pour cela, 10 plants de manioc, préalablement tirés au sort, sont arrachés par parcelle (SCHULTESS, 1987). Sur le terrain, on détermine pour chacun des plants, le nombre de feuilles, celui des cicatrices foliaires, celui des entre-noeuds et des ramifications, et on dénombre les tubercules. Il en est de même pour le poids frais des feuilles, des tiges, des racines non tubérisées et des tubercules. Les pesées sont réalisées à l'aide d'une balance électronique précise au gramme près, l'alimentation électrique étant assurée au moyen d'un groupe électrogène.

Pour évaluer la quantité de matière sèche de chaque population d'organe de chaque plant, un sous-échantillonnage est effectué de la manière suivante: des sous-échantillons de feuilles, de tiges, de racines non tubérisées et de tubercules, dont le poids frais est de l'ordre de la centaine de gramme, sont constitués, pesés, puis déshydratés pendant une semaine dans une étuve à une température de 70°C pour ne pas altérer la matière organique. La quantité de matière sèche obtenue servira à déterminer le poids sec total des feuilles, des tiges, des racines non tubérisées et des tubercules de chaque plant. Les teneurs en azote foliaire sont déterminées par dosage Kjeldahl de la matière sèche des sous-échantillons de feuilles.

2.2 Etat hydrique, azote et phosphore du sol

Parallèlement aux arrachages nous effectuons des prélèvements de sol (3 prélèvements par plant arraché) pour lesquels on détermine l'état hydrique, et la quantité d'azote total et de phosphore assimilable.

L'état hydrique du sol est obtenu en déshydratant dans une étuve à 100°C pendant une semaine les échantillons de terre. On effectue sur ces échantillons déshydratés un dosage Kjeldahl pour l'azote et Olsen-Dabin pour le phosphore.

Ces analyses de sol sont essentiellement réalisées pour servir d'éléments de base lors de l'élaboration du modèle (Chap.5).

2.3 Traitements insecticides et acaricides

Lors de chaque arrachage, les deux parcelles étudiées sont traitées. La parcelle témoin sans acariens et la parcelle avec acariens reçoivent toutes les deux un traitement avec un insecticide sans action sur les acariens phytophages, le carbaryl (Sevin, groupe des Carbamates), afin d'éliminer tous les insectes ravageurs, tels que la cochenille farineuse ou les thrips, dont la présence indésirable pourrait interférer sur les relations manioc-acariens phytophages.

Dans la parcelle témoin, une couverture acaricide est effectuée après chaque prélèvement, de manière à éliminer les acariens phytophages. Le traitement est assuré par l'emploi en alternance d'hexythiazox (César) et de fenpropathrin (Danitol).

2.4 Dynamique des populations d'acariens de la parcelle non traitée

A chaque prélèvement, on effectue un comptage des acariens de la parcelle non traitée en suivant le plan d'échantillonnage que nous avons indiqué (voir Chap. 3, Dynamique des populations d'acariens).

Les densités relatives sont observées sur trente feuilles premièrement développées (YANINEK, 1985; YANINEK *et al.*, 1991) : dix correspondant aux dix plants prélevés, vingt autres choisies séquentiellement au hasard le long de la parcelle.

3- RESULTATS - DISCUSSION

Etat sanitaire des parcelles étudiées

Pendant les 18 mois de suivi, hormis les tétranyques, nous n'avons pas observé de maladies ou de ravageurs dont la présence aurait pu avoir une incidence sur la

croissance du manioc. On observe néanmoins quelques plants attaqués par la bactériose vasculaire. La maladie est également répartie sur les deux parcelles de Mantsoumba et entraîne au maximum le dessèchement d'une partie d'un rameau, mais jamais la destruction complète de la tige ou de la plante. La mosaïque africaine du manioc, présente sur quelques jeunes plants au début du cycle, disparaît totalement une fois les 10 premiers mois passés. Aucune cochenille farineuse n'a été récoltée sur les parcelles étudiées pendant la saison de culture 1989-1991. L'absence de cochenilles et la disparition de la mosaïque s'expliquent en partie par l'efficacité des traitements insecticides.

3.1 Sol

L'état hydrique du sol varie évidemment en fonction de la pluviométrie. Les mesures que l'on a effectuées sont utilisées comme points de comparaison par rapport aux résultats obtenus avec le modèle d'évaporation de l'eau de RITCHIE (1972) (voir Chap.5). La quantité d'azote total du sol mesurée varie très peu tout au long du cycle de culture, aussi nous l'avons considéré comme constante. On n'a pas tenu compte du phosphore, car les résultats des analyses extrêmement variables étaient inexploitable.

3.2 Feuilles

Matière sèche

La phénologie de la matière sèche des feuilles des plants de manioc (avec et sans acariens) (Fig. 12) peut être divisée en plusieurs phases, qui sont étroitement dépendantes des saisons.

Bien que n'ayant pas de données correspondant aux 6 premiers mois de la plantation (première saison des pluies), nous pouvons extrapoler à partir des divers travaux déjà réalisés (BOERBOOM, 1978; HOWELER et CADAVID, 1983; VELTKAMP, 1985; GUTIERREZ *et al.*, 1988a; YANINEK *et al.*, 1990; GIJZEN *et al.*, 1990; SCHULTESS *et al.*, 1991): du premier au 180^{ème} jour, on observe une phase de croissance maximale pendant laquelle on note une augmentation importante du nombre moyen de feuilles (fig. 11) et une accumulation de la matière sèche foliaire (fig. 12). Ce résultat est en accord avec ceux de HUNT *et al.* (1977), qui ont montré que le manioc atteint sa surface foliaire maximale entre le 3^{ème} et le 9^{ème} mois après la plantation.

Du 180^{ème} jour au 330^{ème} jour (première grande saison sèche), le ralentissement considérable, voire l'arrêt de la croissance et du développement, ont pour conséquence une défoliation sévère, donc une chute importante de la matière sèche.

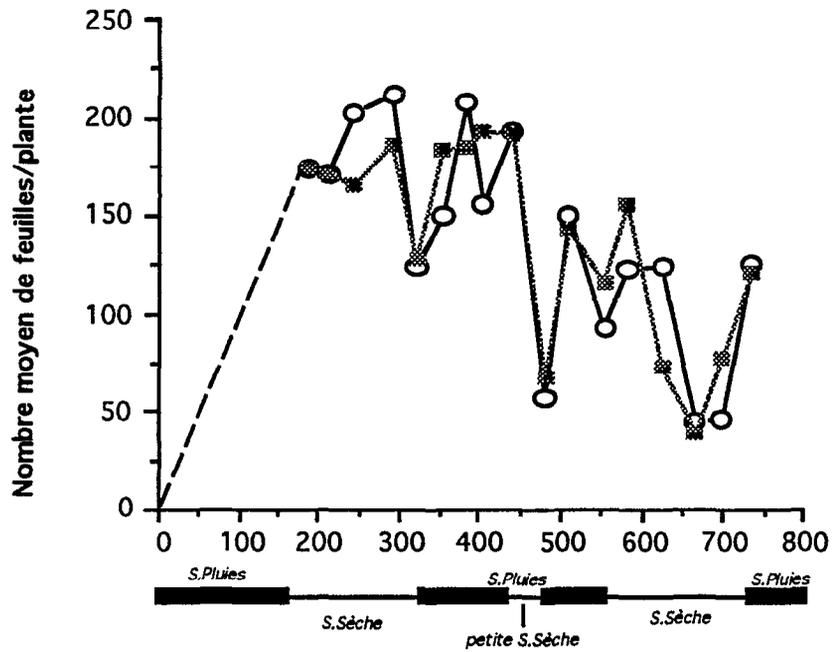


Fig. 11. Nombre moyen de feuilles de manioc par plante, en fonction du nombre de jours après la plantation. ○ = parcelle avec acariens, ■ = parcelle sans acariens, (--) = extrapolation.

Ce phénomène se retrouve généralement dans les travaux de tous les auteurs qui se sont intéressés à ce problème (GUTIERREZ *et al.*, 1988a; YANINEK *et al.*, 1990; SCHULTESS *et al.*, 1991).

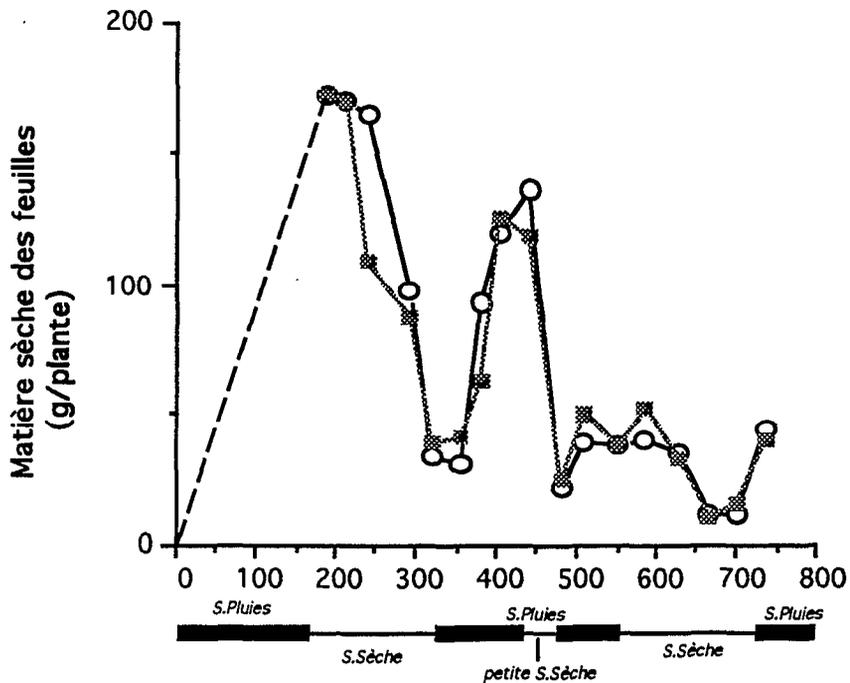


Fig. 12. Evolution du poids de la matière sèche des feuilles de manioc en fonction du nombre de jours après la plantation. ○ = parcelle avec acariens, ■ = parcelle sans acariens, (--) = extrapolation.

Au cours de la saison des pluies suivante, c'est-à-dire à partir du 330^{ème} jour, environ, il y a reprise de croissance des plants de manioc, formation de nouvelles feuilles et donc augmentation de la matière sèche foliaire. L'accumulation va durer jusqu'au 450^{ème} jour. On observe à partir de ce moment une nouvelle chute brutale du nombre de feuilles produites et de la matière sèche accumulée. Cette diminution est due au phénomène de petite saison sèche, qui se déroule pendant le mois de février, soit en gros entre le 450^{ème} et le 480^{ème} jour. Les plants de manioc semblent être particulièrement sensibles à cette petite saison sèche, car on observe une défoliation importante pendant cette période alors que le phénomène est relativement bref (1 mois).

A la fin de la petite saison sèche, la croissance reprend mais la quantité de matière sèche accumulée reste faible et constante jusqu'au milieu de la deuxième saison sèche (630^{ème} jour). Les feuilles sont de petite taille car le nombre moyen de feuilles produites est un peu plus élevé que pendant la saison sèche précédente.

A partir du 630^{ème} jour, nous notons une nouvelle diminution de la matière sèche foliaire jusqu'à la fin de la deuxième saison sèche, c'est-à-dire le 720^{ème} jour. Dès le début de la troisième saison des pluies (à partir du 720^{ème} jour), la croissance reprend et de nouvelles feuilles sont produites. Nous n'avons plus de données au-delà de cette période, car la fin du cycle de culture de deux années étant atteinte, la parcelle est récoltée.

Il n'y a pas de différences significatives entre les parcelles avec ou sans acariens en ce qui concerne la matière sèche foliaire accumulée et le nombre moyen de feuilles produites (test non paramétrique U de Mann-Whitney, $\alpha=0,05$). Il semble que la plante arrive à compenser le stress dû à la présence des acariens (fig.18), dont la densité n'est pas assez élevée pour induire une défoliation importante et donc une perte conséquente de matière sèche, comme le constatait YANINEK *et al.* (1990). Cette compensation, qui se produit au détriment d'une partie de la plante, entraîne certainement une réduction des réserves.

D'une manière schématique, la phénologie de la matière sèche foliaire peut se résumer en une alternance de deux phases: une phase de croissance donc d'accumulation, qui se déroule pendant la saison des pluies et une phase de décroissance donc de perte, qui survient durant la saison sèche (petite ou grande). Les études portant sur la croissance du manioc, recensées dans la bibliographie (BOERBOOM, 1978; HOWELER et CADAVID, 1983; VELTKAMP, 1985; GUTIERREZ *et al.*, 1988a; YANINEK *et al.*, 1990; GIJZEN *et al.*, 1990; SCHULTESS *et al.*, 1991) concernent une durée de culture d'une année seulement. Pour cette période nos

résultats sont en accord avec ceux de ces auteurs, mais nous n'avons pas pu poursuivre la comparaison au-delà de la première année.

Azote

D'après OKEKE *et al.* (1982) et HOWELER et CADAVID (1983), les concentrations en azote foliaire sont maximales dès les 3 premiers mois de la plantation. Nous avons estimé les valeurs des données manquantes correspondant aux six premiers mois à partir des travaux de ces auteurs. De la même manière que la matière sèche, la teneur en azote des feuilles varie en fonction des saisons (fig. 13).

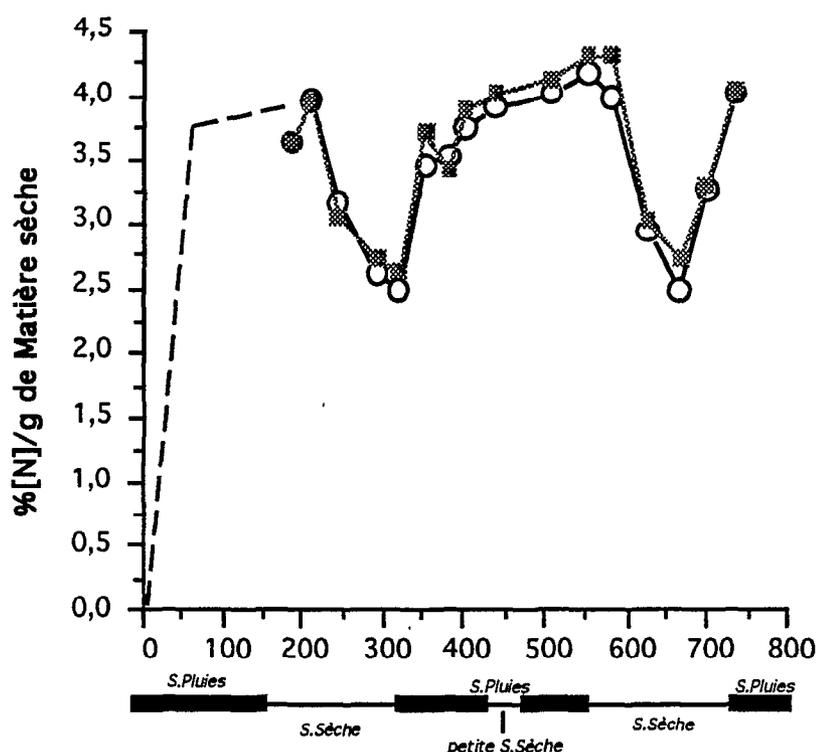


Fig.13. Evolution du pourcentage d'azote contenu dans la matière sèche des feuilles de manioc, en fonction du nombre de jours après la plantation.
 O = parcelle avec acariens, * = parcelle sans acariens, (--) = extrapolation.

On observe une quantité minimale de 2,6 pour cent de la matière sèche foliaire en fin de saison sèche et une teneur maximale d'environ 4,3 pour cent en fin de saison des pluies. La diminution des teneurs en azote, qui est un indicateur du ralentissement de l'activité photosynthétique (COCK, 1978; HOWELER, 1985), confirme que le petit nombre de feuilles présentes pendant la saison sèche sert uniquement à la survie de la plante.

3.3 Tiges

Les phases de croissance débutent toujours en fin de saison des pluies et se poursuivent pendant la saison sèche (fig. 14). La baisse observée en fin de deuxième saison des pluies correspond à la mobilisation des réserves des tiges pour le redémarrage de la végétation et pour la formation de nouvelles feuilles. La plante semble donner la priorité à la croissance des feuilles. Les tiges, dont l'augmentation de matière sèche est synchrone avec la défoliation, se comportent comme de véritables organes de réserve.

La matière sèche des tiges évolue différemment de celle des feuilles. Comme dans le cas des feuilles, les données concernant les 6 premiers mois manquants ont été estimées. La croissance des tiges commencée faiblement lors des 6 premiers mois, augmente très rapidement pendant les trois premiers quarts de la première saison sèche.

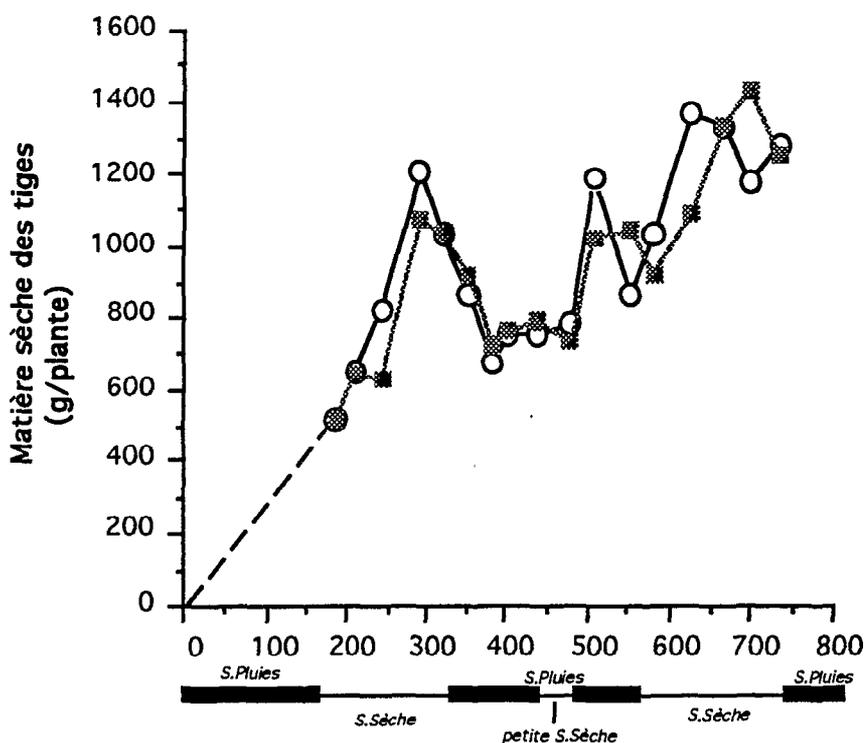


Fig.14. Evolution du poids de la matière sèche dans les tiges de manioc en fonction du nombre de jours après la plantation.
 ○ = parcelle avec acariens, * = parcelle sans acariens, (- -) = extrapolation.

L'accumulation importante de la matière sèche des tiges s'arrête à partir du dernier mois de la première saison sèche (300^{ème} jour) et diminue jusqu'au début de la

saison des pluies. La baisse atteint 40 pour cent de la quantité maximale observée en fin de saison sèche. Cette quantité reste constante plus de trois mois pendant la saison des pluies, puis une nouvelle augmentation est notée en fin de saison humide. Nous retrouvons ce cas de figure sur les variétés étudiées par HOWELER et CADAVID (1983), YANINEK *et al.* (1990), et SCHULTESS *et al.* (1991). La croissance débutée en fin de saison des pluies se poursuit ensuite jusqu'à la récolte.

Nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet dû à la présence des acariens sur les allocations de biomasse dans les tiges, car nous n'avons trouvé aucune différence significative entre la parcelle traitée et la parcelle témoin (test non paramétrique U de Mann-Whitney, $\alpha=0,05$).

3.4 Bouture et racines non tubérisées

Nous tenons compte de l'ensemble constitué par la bouture initiale et par les racines non tubérisées. La figure 15 montre l'évolution de la biomasse de la bouture et des racines non tubérisées. Il faut considérer ici l'évolution globale et la tendance du nuage de points, car les fluctuations de poids observées dans ce cas précis, peuvent provenir d'un arrachage incomplet de l'ensemble du système racinaire.

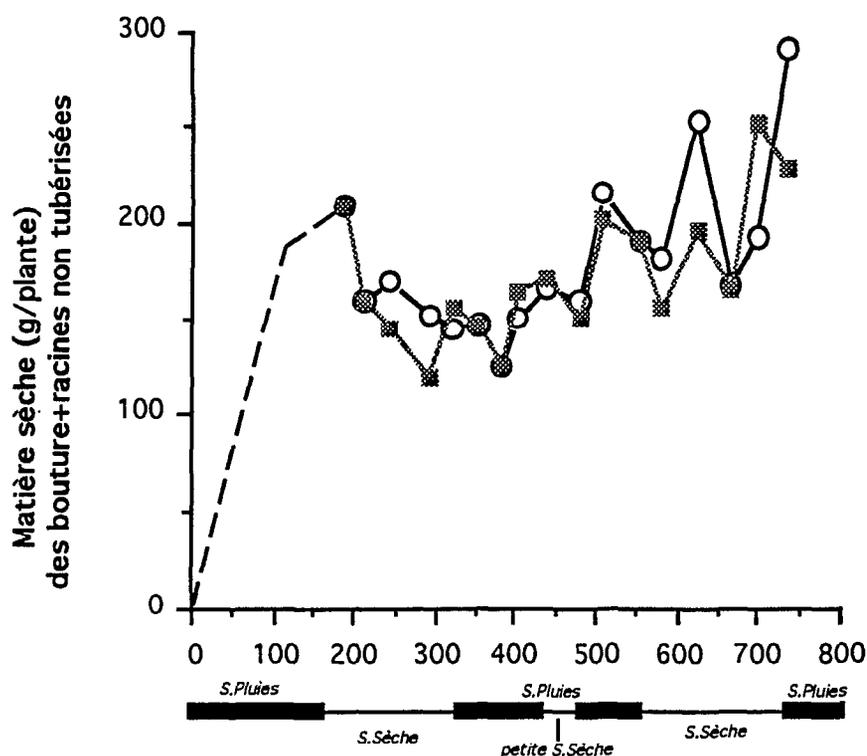


Fig.15. Evolution du poids de la matière sèche dans l'ensemble bouture + racines non tubérisées, en fonction du nombre de jours après la plantation. ○ = parcelle avec acariens, ■ = parcelle sans acariens, (---) = extrapolation.

La croissance des racines non tubérisées plus la bouture atteint très vite, dès la fin des six premiers mois, une valeur moyenne de 200 grammes de matière sèche par plant. On observe ensuite autour de cette valeur, une tendance à la croissance qui se fait de manière très irrégulière et très lente jusqu'à la date de récolte.

Chez les plantes, le système racinaire se développe de la même façon que le système foliaire, il est donc normal que l'on obtienne une valeur moyenne "maximale" très tôt, c'est-à-dire à la fin de la première saison des pluies, puisque dès cette période le nombre de feuilles et la quantité de matière sèche sont les plus importants. On note certaines fluctuations au niveau de cette valeur, mais celle-ci tend à s'accroître en fonction de l'âge de la plante.

Comme dans le cas des feuilles et des tiges, nous n'avons pas trouvé de différences significatives (test non paramétrique U de Mann-Whitney, $\alpha=0,05$) de poids de matière sèche des boutures (plus racines non tubérisées), entre les prélèvements de la parcelle traitée et ceux de la parcelle témoin.

3.5 Tubercules

La figure 16 montre l'évolution de la matière sèche des tubercules pendant les deux années du cycle. Durant les dix premiers mois (0 à 320 jours), on observe une augmentation et une accumulation importantes de la matière sèche dans les tubercules, comme l'ont signalé de nombreux auteurs: BOERBOOM,1978; HOWELER et CADAVID,1983; VELTKAMP, 1985; GUTIERREZ *et al.*, 1988a; YANINEK *et al.*, 1990; GIJZEN *et al.*, 1990; SCHULTESS *et al.*, 1991.

Dès le début de la deuxième saison des pluies (du 320^{ème} au 380^{ème} jour), on note une première diminution de la quantité de matière sèche, le phénomène se stabilise ensuite pendant une cinquantaine de jours, puis une nouvelle chute de la matière sèche est enregistrée pendant la petite saison sèche (entre le 450^{ème} et 500^{ème} jour). Passée cette période, on assiste à une nouvelle croissance. Cette augmentation de la quantité de matière sèche des tubercules va durer jusqu'à la récolte.

Plus synthétiquement, durant les 10 premiers mois de la plantation (première saison des pluies et première saison sèche), il y a une augmentation de la matière sèche dans les tubercules quelle que soit la saison. Les 6 autres mois suivants (deuxième saison des pluies), une diminution est enregistrée. Les deux fléchissements successifs, sont probablement dus à la mobilisation des réserves par la plante afin d'assurer un développement optimal du système foliaire. Lors des 8 derniers mois (fin de deuxième saison des pluies, deuxième saison sèche, début de troisième saison des

pluies), la matière sèche des tubercules augmente à nouveau de façon régulière jusqu'à la date de récolte.

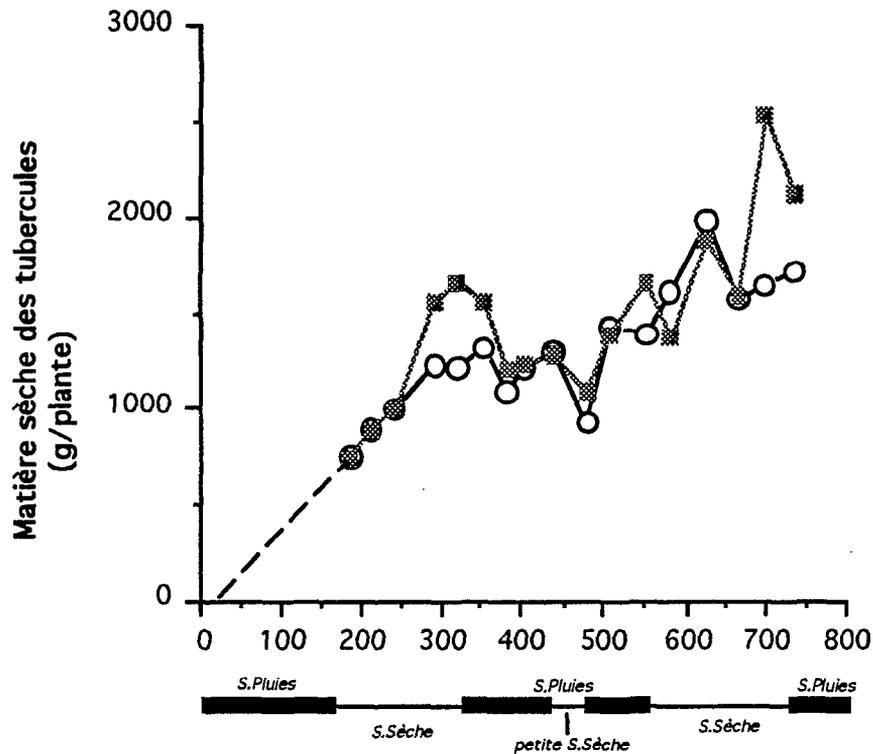


Fig. 16. Evolution du poids de la matière sèche dans les tubercules en fonction du nombre de jours après la plantation. ○ = parcelle avec acariens, ■ = parcelle sans acariens, (--) = extrapolation.

Si l'on compare les valeurs obtenues pour la parcelle témoin avec celles notées dans la parcelle avec acariens, aucun point n'est significativement différent (test U de Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$). Toutefois, 5 des 17 prélèvements effectués sont nettement en faveur de la parcelle traitée, de plus ils se situent pendant la période décisive de la fin de la phase de croissance. Les trois premiers se succèdent en fin de première phase de croissance, c'est à dire entre le 250^{ème} et le 350^{ème} jour, et les deux derniers en fin de deuxième phase, soit entre le 670^{ème} et le 720^{ème} jour. En suivant d'une manière plus globale l'évolution de ces points, on constate que les valeurs obtenues pour la parcelle avec acariens sont généralement plus basses que celles déterminées pour la parcelle sans acariens.

Afin de mettre en évidence cette tendance due à l'action des acariens, nous avons utilisé un paramètre de productivité. Il s'agit de l'indice de récolte "harvest index" modifié selon BOERBOOM (1978). Cet auteur observe que le poids des racines de réserve (y) est une fonction linéaire du poids total de la plante (x), ce qui traduit la

remarquable constance de la répartition de la matière sèche entre les tubercules et le reste de la plante (partie aérienne, bouture et racines non tubérisées). La relation est de la forme:

$$y = bx - a$$

b est l'efficacité de la production en tubercule (ESRP= efficacy of storage root production), a est une constante.

Le critère ESRP présente l'avantage d'être stable dans le temps et d'être de plus peu influencé par les conditions de milieu (DE BRUIJN, 1979). La figure 17 montre les droites de régression entre matière sèche des tubercules et matière sèche totale de la plante, pour la parcelle avec acariens et pour celle sans acariens. On obtient:

$$y = 57,808 x - 0,405 \quad (r^2 = 0,96) \text{ pour la parcelle avec acariens}$$

$$y = 0,619 x - 166,49 \quad (r^2 = 0,97) \text{ pour la parcelle sans acariens.}$$

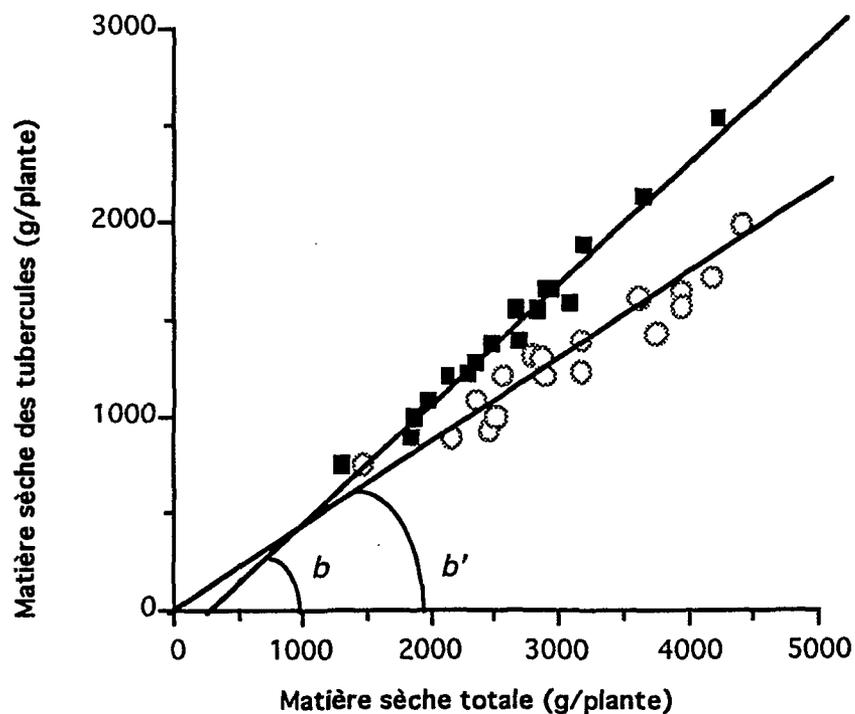


Fig.17. Efficacité de la production de tubercule (ESRP = b et b') calculée d'après la méthode de BOERBOOM (1978). \circ et b' = parcelle avec acariens, \blacksquare et b = parcelle sans acariens.

La comparaison des deux droites de régression révèle une différence entre les deux parcelles. L'efficacité de production la plus importante se trouve dans la parcelle sans acariens, où le pourcentage de biomasse allouée pour les tubercules est plus élevé que dans la parcelle avec acariens.

La présence des acariens phytophages (fig. 18) occasionne très certainement le détournement d'une partie de la biomasse normalement attribuée à la croissance des tubercules.

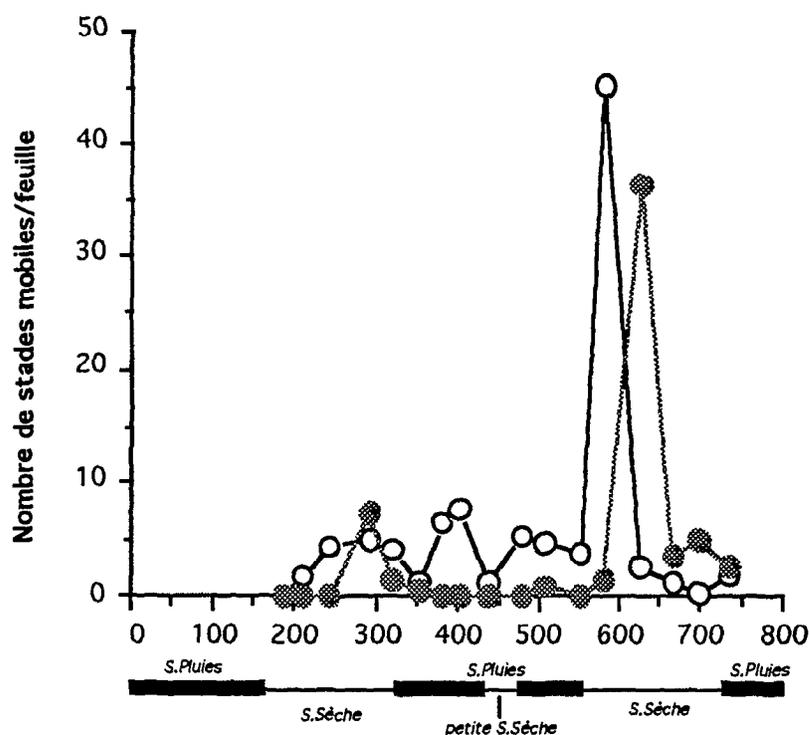


Fig.18. Dynamique des populations d'acariens phytophages présents sur la parcelle non traitée à l'acaricide, en fonction du nombre de jours après la plantation. Date des premiers comptages = le 187^{ème} jour. \circ = acarien vert *Mononychellus progressivus*, \bullet = acarien rouge *Oligonychus gossypii*.

4 - DISCUSSION

Nous n'avons pas pu mettre en évidence un effet important des acariens sur la croissance de la plante, comme l'ont montré les travaux récents de YANINEK *et al.* (1990). Dans notre cas, la seule différence observée se trouve au niveau de l'efficacité de stockage dans les tubercules. La moins bonne efficacité rencontrée dans la parcelle non traitée à l'acaricide correspond à l'incidence des pullulations d'acariens, qui détournent une partie de la matière sèche produite par la plante.

Deux raisons peuvent expliquer l'effet modéré de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* sur la croissance du manioc dans les conditions de nos essais, si l'on compare nos résultats à ceux obtenus par YANINEK *et al.* (1990).

La première est due, d'une part à la faible densité des acariens durant les pullulations que nous avons observées, soit moins de 50 formes mobiles par feuille premièrement développée, [alors que YANINEK *et al.* (1990) en observent plus de 250], d'autre part, à la fugacité du phénomène qui ne dure ici que 2 à 3 mois [contre 3 à 5 mois pour les observations de YANINEK *et al.* (1990)].

La seconde raison provient peut-être de la relative résistance de la variété de manioc choisie. Les acariens en se nourrissant détruisent les cellules du limbe et entraînent une diminution de la surface foliaire active ; plusieurs auteurs ont remarqué l'accentuation des réductions de la photosynthèse et du taux de croissance de la plante chez des variétés sensibles (HUNT *et al.*, 1977; BYRNE *et al.*, 1982; COCK, 1984).

Chapitre 3

Eléments de la dynamique des populations de *Mononychellus progresivus* et d'*Oligonychus gossypii*

La dynamique d'abondance de l'acarien vert du manioc *M. progresivus* a été étudiée à plusieurs reprises en Afrique de l'Ouest, notamment au Nigéria par AKINLOSOTU (1982), AKINLOSOTU et LEUSCHNER (1981), et YANINEK *et al.* (1989 a et b). D'après les travaux les plus récents (YANINEK *et al.*, 1989b), les pullulations de l'acarien vert sont observées en début de saison sèche sur les jeunes feuilles, puis les populations diminuent lorsque la sécheresse entraîne une sévère défoliation et un ralentissement dans la production de nouvelles feuilles. Pour ces auteurs, la pluie, qui exerce une action mécanique de lessivage sur les feuilles, est le principal facteur limitant la croissance des populations.

Bien que les problèmes posés par les pullulations de *M. progresivus* aient suscité de nombreux travaux scientifiques depuis ces vingt dernières années, aucun résultat publié ne concerne la dynamique des populations de l'acarien vert du manioc en Afrique centrale et plus précisément au Congo. Il était donc important pour nous de connaître avant toute chose la phénologie des populations de cet acarien, préalable indispensable au contrôle rationnel de cette espèce.

Lors du suivi de l'évolution des populations de l'acarien vert, nous nous sommes aperçu de la présence d'un autre acarien sur le manioc: *Oligonychus gossypii* ou acarien rouge, qui a déjà été signalé sur presque toutes les cultures de cette plante en saison sèche au Congo (GUTIERREZ, 1987a; GUTIERREZ et BONATO, 1993), ainsi qu'au Bénin (YANINEK et ONZO, 1988). L'importance d'*O. gossypii* étant loin d'être négligeable (GUTIERREZ et BONATO, 1993), nous avons donc suivi à la fois les populations de l'acarien vert et celles de l'acarien rouge.

Le développement préalable d'un plan d'échantillonnage commun aux deux espèces s'est révélé nécessaire.

La dynamique des populations de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* a été suivie dans trois champs situés dans trois localités différentes: Mantsoumba, Brazzaville, et Kombé. Les deux dernières appartiennent à la région du Pool, alors que Mantsoumba se trouve dans la Bouenza. Bien que ces deux régions aient un climat analogue, on

observe entre Mantsoumba d'une part, et Brazzaville ou Kombé d'autre part, un léger décalage entre les saisons variant de quelques semaines à un mois. Cette différence se retrouve dans le développement et la reprise de croissance des plantes.

1 - MATERIELS ET METHODES

1.1 Les champs expérimentaux

Mantsoumba:

Les populations de *M. progresivus* et d'*O.gossypii* sont suivies dans la parcelle avec laquelle nous avons étudié l'impact des acariens sur la croissance du manioc (voir Chap. 2). La variété de manioc 1M20, plantée à une bouture par mètre carré, couvre une surface de 17 ares.

Kombé:

L'étude s'est déroulée en parcelle paysanne. Le champ d'une superficie d'environ 800 m² compte deux variétés de manioc plantées en proportions égales: le M'Pembé à pétiole blanc et le Moudouma à pétiole rouge. La densité de plantation, de 3 à 5 boutures par m², est plus élevée que pour les champs de Mantsoumba et Brazzaville.

Brazzaville:

La parcelle retenue fait partie d'une collection de variétés qui est située sur le Centre ORSTOM de Brazzaville. Nous avons choisi la variété (F200) pour cette parcelle de 400 m², plantée à une bouture par m², car elle paraissait être plus sensible que les autres aux acariens .

1.2 Distribution spatio-temporelle des acariens

D'une manière générale pour des études de dynamique des populations, les méthodes d'échantillonnage utilisées doivent permettre l'estimation de la densité absolue avec un niveau de précision donné (KARANDINOS, 1976; RUESINK, 1980). En ce qui concerne les acariens, comme il est pratiquement impossible de déterminer leur densité absolue dans un champ à partir de comptages de la plante entière, on doit disposer d'une unité d'échantillonnage permettant une évaluation réaliste.

Les acariens verts vivent généralement confinés sur la même feuille, dans la partie supérieure des rameaux (NYIIRA, 1972; YANINEK, 1988; YANINEK *et al.*, 1991). YANINEK *et al.* (1991) ont donc proposé une méthode d'échantillonnage pour *M.*

progresivus basée sur l'examen de la première feuille entièrement développée, qui se situe dans la partie apicale de la plante. Cette feuille se distingue facilement du reste du feuillage: elle est colorée du même vert que les feuilles matures, alors que son pétiole fait avec le rameau un angle inférieur à 90°C (YANINEK,1985). Les densités relatives observées sur cette première feuille entièrement développée (FED) représentent 10 pour cent de la population totale par rameau (YANINEK *et al.*, 1991). Le nombre de premières feuilles entièrement développées à prélever à chaque échantillonnage est déterminé à l'aide du modèle de WILSON et ROOM (1983). Toutefois, si la densité d'acariens est supérieure à 30 individus par feuille, trente premières feuilles entièrement développées également réparties dans la parcelle suffisent pour obtenir une estimation correcte (YANINEK *et al.*, 1991).

Nous avons choisi cette première feuille entièrement développée comme unité d'échantillonnage commune aux deux acariens. Ce choix a nécessité le développement d'un plan valable à la fois pour *O. gossypii* et pour *M. progresivus*.

1.2.1 Méthode

Les méthodes d'échantillonnage spécifiques à l'acarien vert ont été étudiées par NACHMAN *et al.* (1990) et YANINEK *et al.* (1991). D'après les travaux de NACHMAN *et al.* (1990), la variation du nombre d'acariens verts à l'intérieur d'un même plant peut être réduite en faisant un échantillonnage stratifié. Le nombre optimum de strates, limité à trois, correspond aux trois strates définies par YANINEK *et al.* (1991). Pour ces auteurs, le feuillage d'un plant de manioc type peut être divisé comme suit:

- la partie apicale, qui concerne seulement un petit nombre de feuilles en cours de développement.
- la partie moyenne, comprenant les feuilles nouvellement et entièrement développées situées dans la partie apicale, et qui s'étend sur une vingtaine de centimètres le long du rameau.
- le reste du feuillage, constitué par les feuilles matures et les vieilles feuilles.

Pour chaque échantillonnage, nous divisons le feuillage d'un rameau en trois zones et l'on prélève une feuille dans chacune d'elles: une jeune feuille (la troisième en partant de l'apex), la première feuille entièrement développée (FED) et une vieille feuille (la quatrième en partant de la dernière feuille du bas).

Les trente plants, sur lesquels les 3 feuilles d'un même rameau sont prélevées, sont choisis de la manière suivante: on divise la parcelle dans le sens de la largeur en

un nombre de bandes égal au nombre de plants à prendre et on choisit un plant au hasard dans chacune de ces bandes.

A chaque échantillonnage les feuilles sont étiquetées et mises dans des sachets en matière plastique que l'on conserve au froid dans une glacière. Ces feuilles sont ramenées au laboratoire, où l'on effectue les comptages d'acariens sous une loupe binoculaire. On dénombre pour chaque feuille et pour chaque espèce, les oeufs, les stades mobiles (immatures + adultes).

1.2.2 Fréquence des échantillonnages.

Mantsoumba:

Les échantillonnages sont réalisés dans le cadre de l'expérimentation croissance du manioc voir Chap. 2, c'est-à-dire à chaque prélèvement de plants de manioc, soit tous les 30 à 40 jours pendant 21 mois. L'espacement entre chaque échantillonnage est long, car Mantsoumba se trouve à plusieurs heures de piste de Brazzaville et chaque prélèvement avec son comptage correspondant (réalisé sur place) nécessite au moins 3 jours.

Kombé:

La parcelle de Kombé a été choisie pour plusieurs raisons. On voulait savoir tout d'abord si l'on observait la même phénologie des populations d'acariens dans une parcelle paysanne malgré quelques réserves (différences entre la variété, les façons culturales, la région). De plus la proximité de Kombé qui est située à 20 km de Brazzaville nous permettait de procéder aux échantillonnages avec une fréquence plus faible, soit ici tous les 15 jours et ceci pendant une année.

Brazzaville:

La parcelle située sur le centre ORSTOM fut choisie car de grosses pullulations d'acariens verts y furent observées. Les échantillonnages ont été réalisés hebdomadairement (lorsque les acariens sont présents) pour essayer de caractériser de manière encore plus fine la distribution des tétranyques.

Les observations, qui ont commencé le 9 mars 1991, alors que la présence des acariens était déjà très importante, ne se sont déroulées que sur 250 jours. Portant sur une période trop brève, les résultats obtenus ne nous ont servi que pour l'analyse de la répartition intra-plant et non pour la dynamique des populations.

1.2.3 Distribution intra et inter-plant de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*

La répartition de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* à l'intérieur des plants de manioc a été étudiée par le biais des analyses de variance. Pour chaque espèce d'acarien et chaque date d'échantillonnage, on a comparé les variances des densités relatives des trois feuilles. Si l'analyse révèle une différence, un test statistique F de Scheffé permet de déterminer les feuilles entre lesquelles la moyenne diffère.

Pour analyser la distribution de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* entre les rameaux de différents plants, on utilise la loi de puissance de TAYLOR (1961) sous sa forme logarithmique:

$$\log s^2 = \log a + b \cdot \log x \quad (3.1)$$

s^2 = variance entre les FED de différents rameaux

x = densité moyenne par rameau

a et b = constantes.

b est une mesure de la dispersion de la densité moyenne observée (TAYLOR, 1961); $b > 1$ indique une distribution agrégée, $b = 1$ une distribution au hasard et $b < 1$ une distribution régulière. a et b sont déterminés par régression linéaire de $\log s^2$ en fonction de $\log x$ (SOUTHWOOD, 1978).

1.2.4 Développement d'un plan d'échantillonnage commun aux deux espèces d'acariens

La première feuille entièrement développée (YANINEK, 1985; YANINEK *et al.*, 1991) est choisie comme unité d'échantillonnage commune. Dans le cas de *M. progresivus*, il s'agit de s'assurer que dans les conditions de nos essais, la première feuille entièrement développée est une unité convenable, comme l'ont montré YANINEK *et al.* (1991). Un plan d'échantillonnage commun à *O. gossypii* et à *M. progresivus* a été élaboré sur la base de l'étude de cette feuille.

Relation entre densité moyenne d'acariens et proportion de premières feuilles entièrement développées infestées

Nous avons choisi le modèle d'échantillonnage binomial (présence-absence) proposé par NACHMAN (1984), pour lequel le pourcentage de premières feuilles

entièrement développées infestées est fonction du nombre moyen d'acariens. Son application n'est pas spécifique à un type de distribution et les valeurs des paramètres proviennent directement des observations de terrain:

$$p = 1 - \exp(-\alpha \bar{x}^\beta) \quad (3.2)$$

p est le pourcentage de premières feuilles entièrement développées infestées
 \bar{x} la moyenne observée
 α' et β' sont des constantes estimées par régression linéaire, après transformation logarithmique de l'équation (3.2) (NACHMAN,1984).

Plan d'échantillonnage

Echantillonnage binomial

Avec ce type d'échantillonnage, on souhaite estimer la proportion (p) de feuilles infestées en fonction de la densité moyenne d'acariens observée. Le nombre optimal de feuilles à prendre pour estimer la proportion de feuilles infestées avec un niveau de précision donné est déterminé d'après KARANDINOS (1976):

$$n = \left(\frac{t}{D_o} \right)^2 \frac{1-p}{p} \quad (3.3)$$

n = nombre de premières feuilles entièrement développées à prélever
 D_o = niveau de précision de la proportion p , (1 = 100%)
 t = valeur du t de Student
 p = proportion de premières feuilles entièrement développées infestées.

Echantillonnage énumératif

Nous avons utilisé ce modèle proposé par KARANDINOS (1976), pour obtenir une nouvelle relation entre nombre de feuilles à prendre (n) et nombre d'acariens observés (\bar{x}). Connaissant \bar{x} , il suffit de calculer la valeur de p correspondante (éq. 3.2), et de la remplacer dans l'équation (3.3) afin de déterminer n .

$$n = \left(\frac{1}{D_o} \right)^2 \frac{1 - \left(1 - \exp(-\alpha' \bar{x}^\beta) \right)}{1 - \exp(-\alpha' \bar{x}^\beta)} \quad (3.4)$$

Le niveau de précision D_o reste toujours relatif à la proportion de feuilles infestées même s'il s'agit d'un plan d'échantillonnage énumératif. L'équation (3.4) ne tient pas compte de l'erreur introduite lors de la transformation de p dans (3.3).

2 - RESULTATS ET DISCUSSION

2.1 Distribution spatiale de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*.

La répartition de ces acariens à l'intérieur des plants de manioc a été suivie dans chacun des trois champs (Mantsoumba, Brazzaville, Kombé). Bien que les figures 19, 20 et 21 donnent les distributions enregistrées à chaque échantillonnage, les résultats les plus intéressants pour nous ont été notés lors des pullulations, ou bien lorsqu'au moins une des trois densités relatives moyennes était supérieure à 10 oeufs ou à 10 stades mobiles (immatures + adultes) par feuille.

2.1.1 *M. progresivus*

Nous avons considéré séparément la distribution des oeufs et des stades mobiles (fig. 19 a et b; 20 a et b; 21 a et b). Dans chacune des trois parcelles, on retrouve la même répartition. Les densités relatives des oeufs et des stades mobiles de *M. progresivus* les plus élevées sont toujours retrouvées sur la jeune feuille et la première feuille entièrement développée (FED), c'est-à-dire dans les deux strates supérieures du plant de manioc. Comme on le voit sur les figures, à certaines dates les densités des trois feuilles peuvent être les mêmes. Deux raisons majeures peuvent expliquer ceci:

- la saison. En effet pendant la saison sèche il reste très peu de feuilles sur la plante. Les feuilles ne sont pas renouvelées rapidement: la distinction entre jeune feuille, feuille entièrement développée et vieille feuille devient difficile.
- la faible densité. Lorsque la densité observée est très faible (<1 individu), les comparaisons statistiques réalisées n'ont pas de réelle signification biologique.

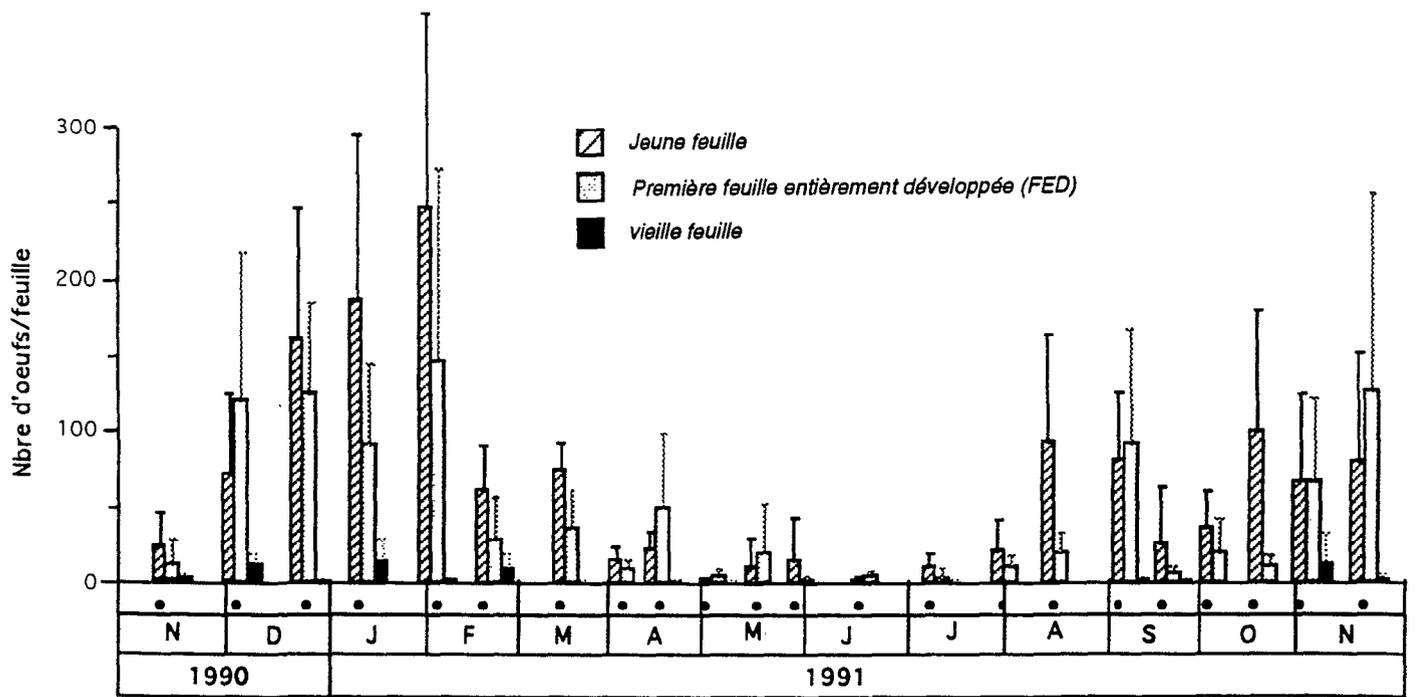


Fig. 19a Répartition du nombre d'oeufs de *Mononychellus progressivus* à l'intérieur des plants de manioc pour la parcelle de KOMBE (Pool), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha=0,05$).

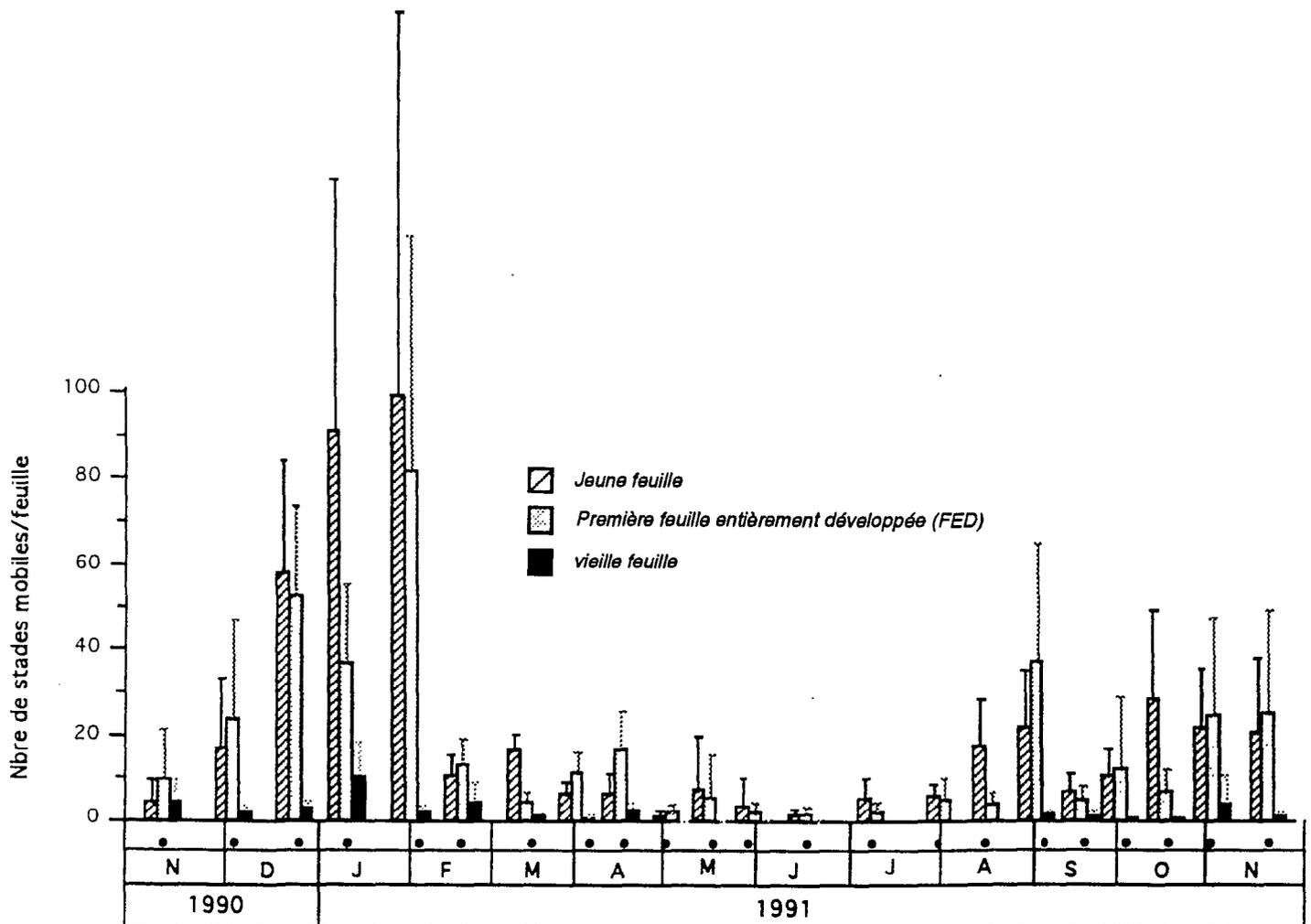


Fig. 19b Répartition du nombre de stades mobiles de *Mononychellus progressivus* à l'intérieur des plants de manioc pour la parcelle de KOMBE (Pool), en fonction de l'âge des feuilles et du temps (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha=0,05$)

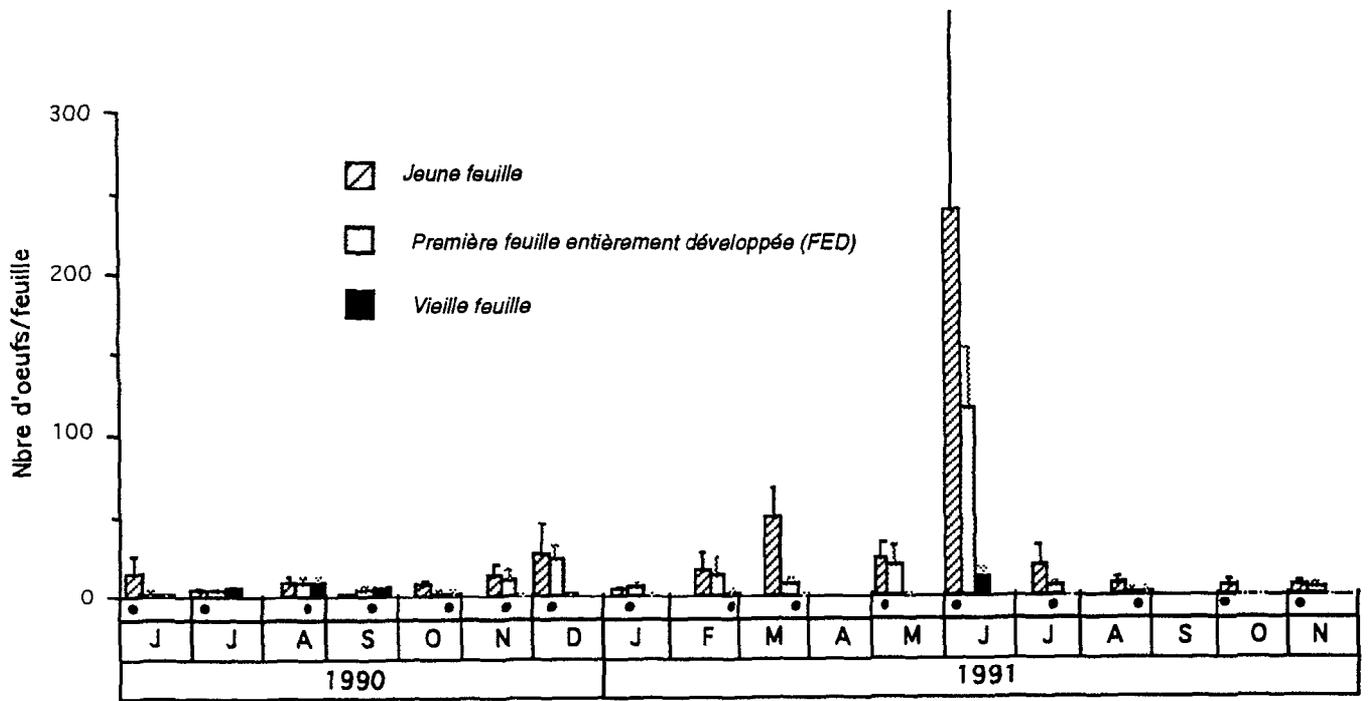


Fig. 20a. Répartition du nombre d'oeufs de *Mononychellus progresivus* à l'intérieur des plants de manioc dans la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

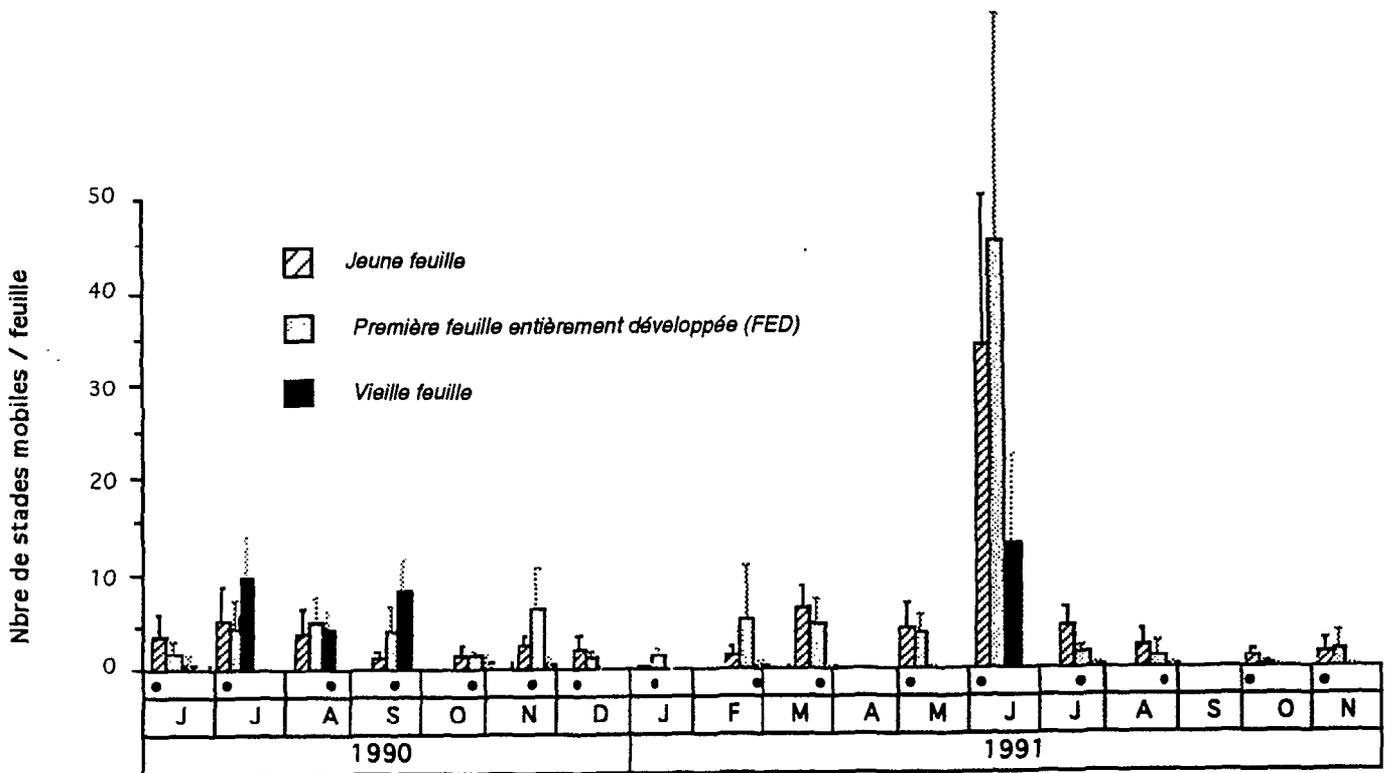


Fig. 20b. Répartition du nombre de stades mobiles de *Mononychellus progresivus* à l'intérieur des plants de manioc dans la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

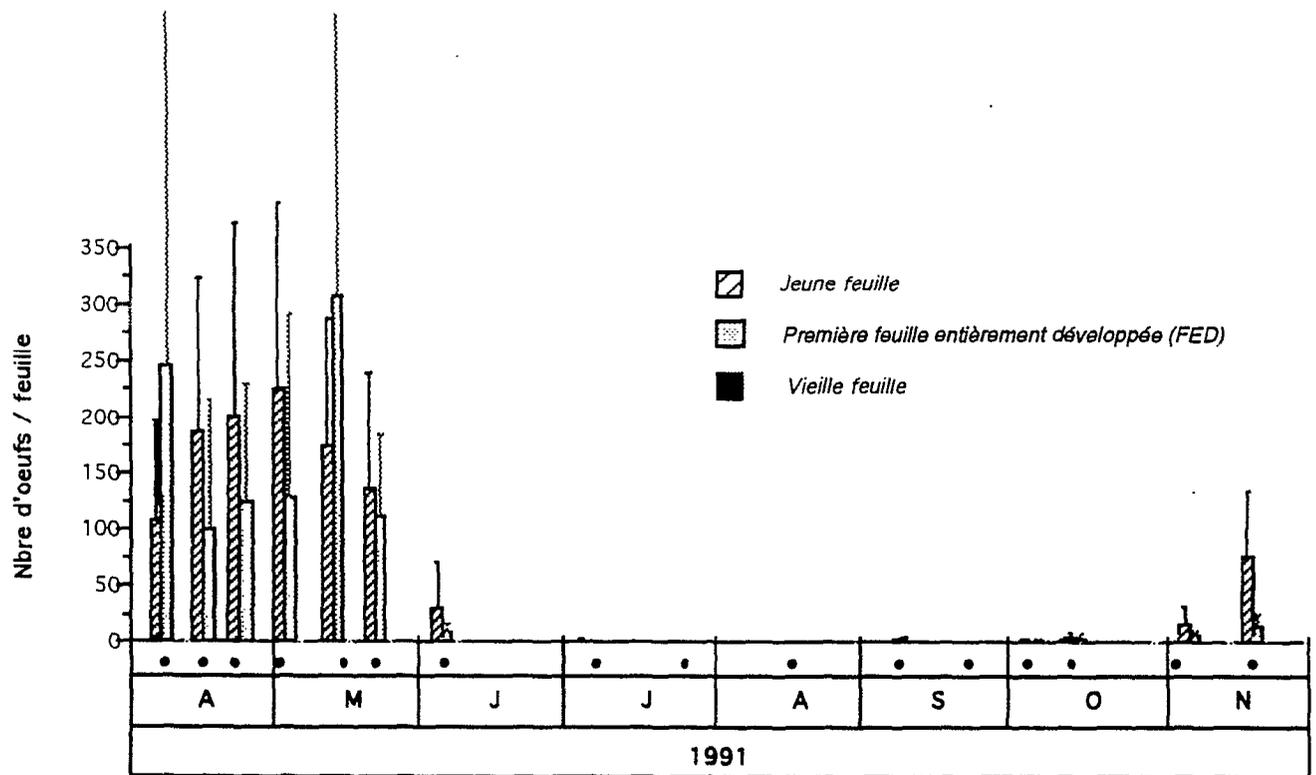


Fig. 21a. Répartition du nombre d'oeufs de *Mononychellus progresivus* à l'intérieur des plants de manioc dans la parcelle du Centre ORSTOM de BRAZZAVILLE (Pool), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

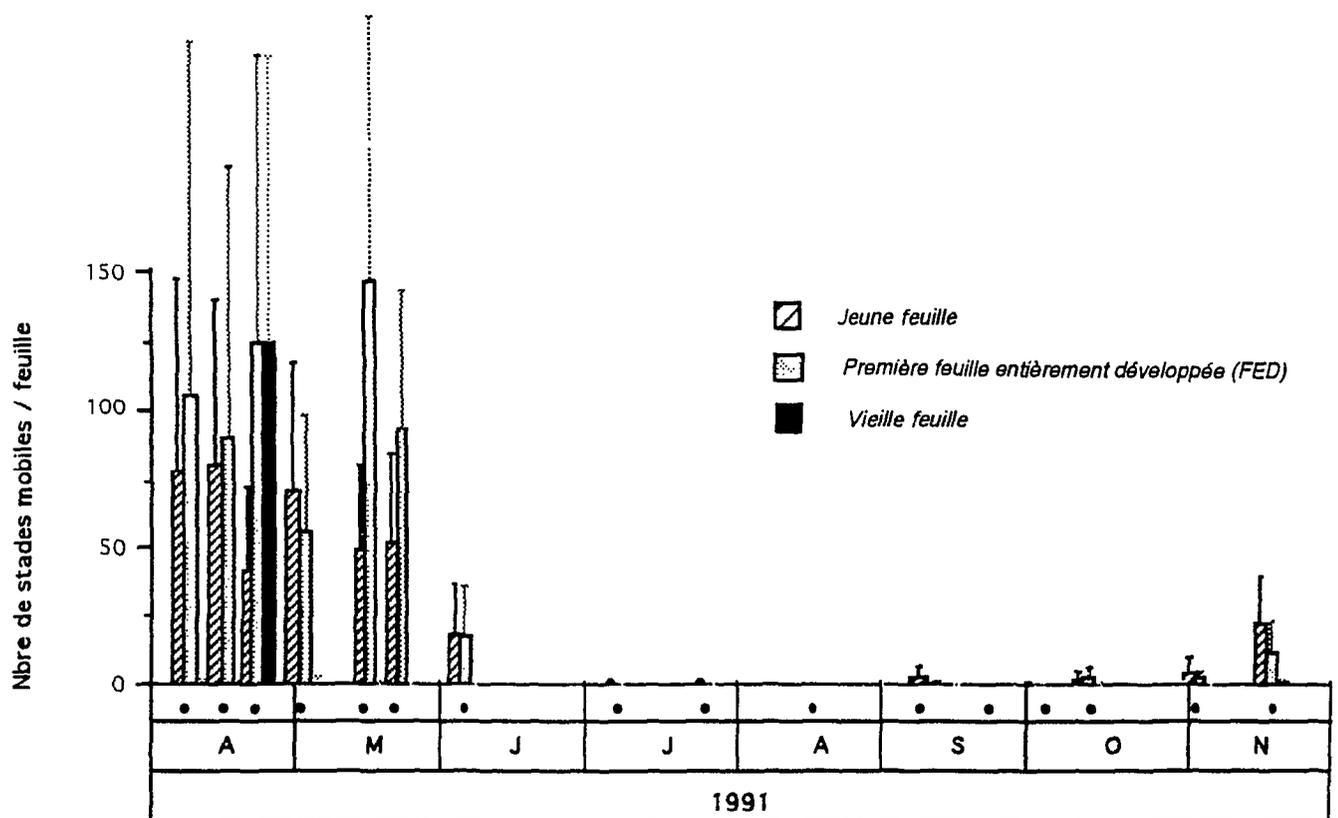


Fig. 21b. Répartition du nombre de stades mobiles de *Mononychellus progresivus* à l'intérieur des plants de manioc dans la parcelle du Centre ORSTOM de BRAZZAVILLE (Pool), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

La densité observée sur la vieille feuille est toujours très faible (10 % de la densité relative de la FED), voire pratiquement nulle, même en cas de pullulation (fig. 19a et b, Kombé). Les tableaux des annexes 1 et 2 récapitulent les analyses statistiques réalisées pour mettre en évidence les différences significatives entre les moyennes. Les analyses (c'est aussi le cas pour *O. gossypii*) n'ont pas été effectuées lorsque les moyennes observées sont très faibles (moins de un individu/feuille).

Sur les 45 échantillonnages analysés (dates et champs différents), la densité des stades mobiles observée sur la jeune feuille et celle sur la première feuille entièrement développée sont 6 fois significativement différentes. Ces densités diffèrent 13 fois entre la première feuille entièrement développée et la vieille feuille, et 14 fois entre la jeune et la vieille feuille (annexe 2). Pour les oeufs (annexe 1), l'écart entre les densités observées sur les jeunes et les vieilles feuilles est plus important, car 21 des 45 moyennes calculées sont significativement différentes. 6 valeurs diffèrent entre la première feuille entièrement développée et la jeune feuille, et 7 entre la première feuille entièrement développée et la vieille feuille.

Les acariens verts (oeufs + stades mobiles) semblent donc se répartir également dans la partie apicale et la partie moyenne des plants de manioc. Ce résultat concorde avec ceux obtenus pour la même espèce par BRAUN *et al.* (1989) en Colombie, et YANINEK *et al.* (1991) au Nigéria.

2.1.2 *O. gossypii*

Les données des figures 22 a et b et 23 a et b ne concernent que les champs de Kombé et de Mantsoumba, car pendant les 250 jours de suivi, nous n'avons jamais observé d'acariens rouges dans la parcelle située sur le centre ORSTOM de Brazzaville.

La répartition à l'intérieur des plants est sensiblement la même pour les oeufs et pour les stades mobiles (Fig. 22 et 23). On retrouve toujours les densités relatives les plus élevées sur la première feuille entièrement développée (FED) et sur la vieille feuille. La densité observée sur la jeune feuille est très faible même lors des périodes de pullulation et ne représente en moyenne que 10 pour cent de la densité relative la plus importante observée à chaque échantillonnage.

Les comparaisons statistiques entre les densités des trois feuilles sont présentées sur les annexes 3 et 4. Sur les 21 échantillonnages retenus, les densités des stades mobiles d'*O. gossypii* sont 17 fois significativement différentes entre la jeune feuille et la vieille feuille, une fois entre la jeune feuille et la première feuille entièrement développée, 7 fois entre la première feuille entièrement développée et la vieille feuille. Le phénomène est moins marqué pour les oeufs, mais 9 densités diffèrent

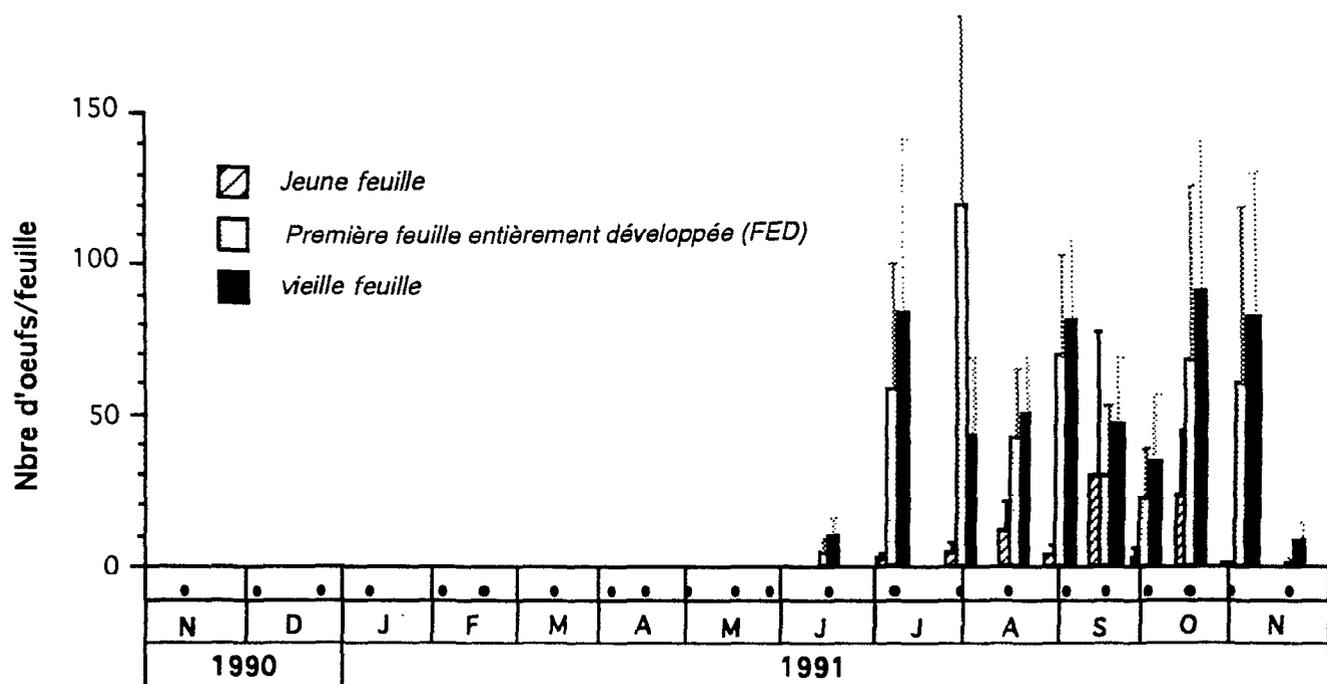


Fig. 22a Répartition du nombre d'oeufs d'*Oligonychus gossypii* à l'intérieur des plants de manioc, dans la parcelle de KOMBE (Pool), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

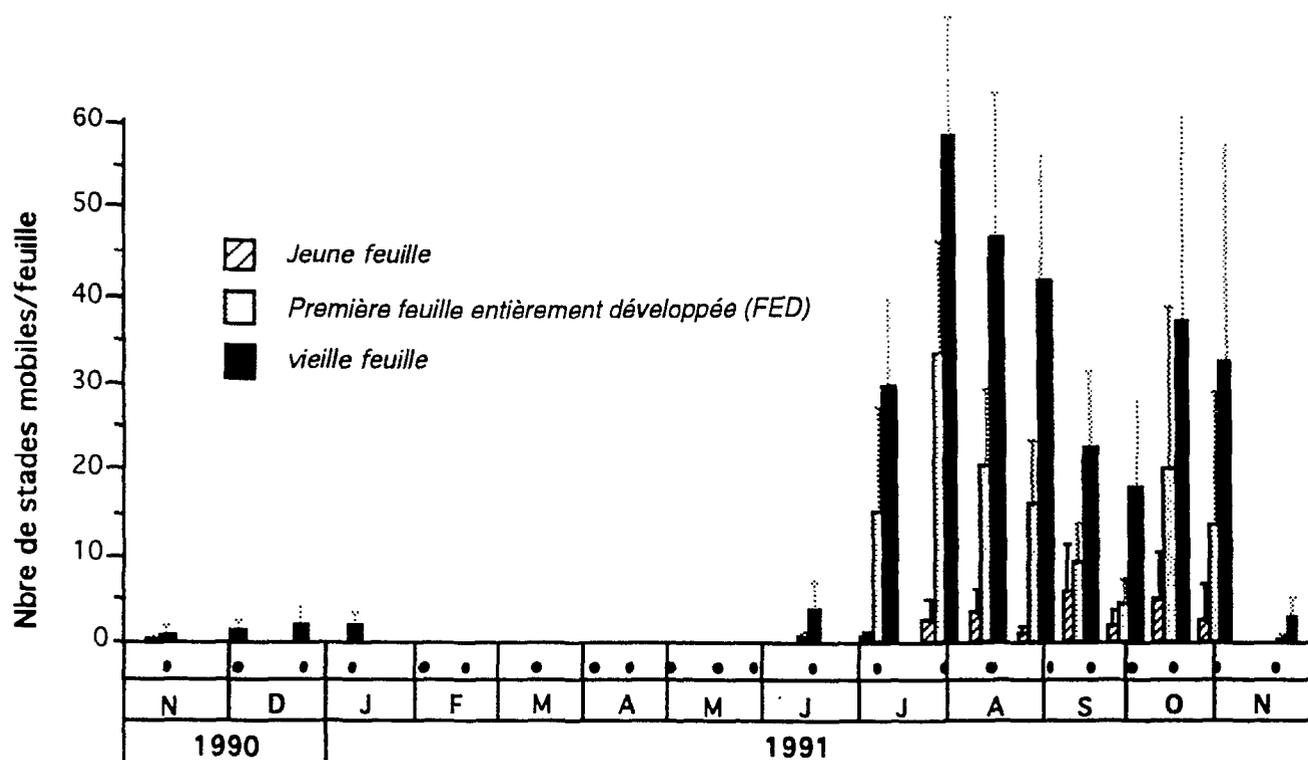


Fig. 22b Répartition du nombre de stades mobiles d'*Oligonychus gossypii* à l'intérieur des plants de manioc, dans la parcelle de KOMBE (Pool), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

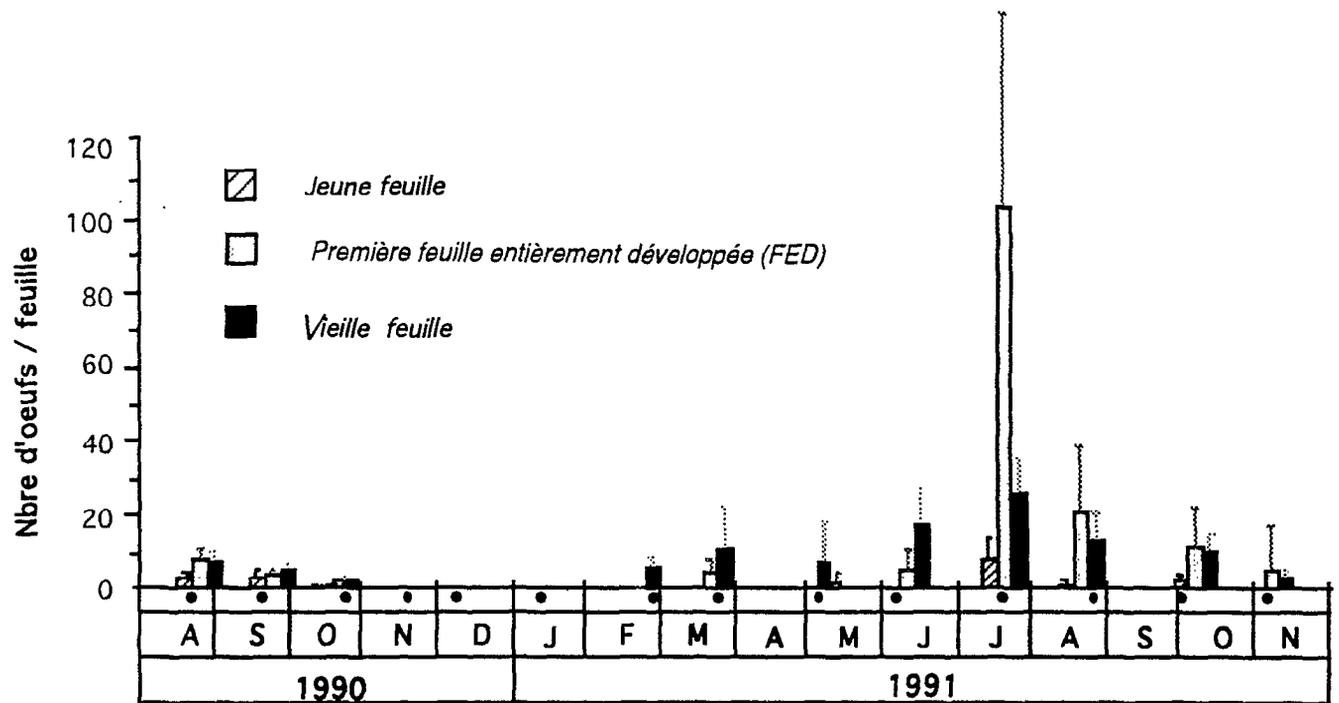


Fig. 23a. Répartition du nombre d'oeufs d'*Oligonychus gossypii* à l'intérieur des plants de manioc dans la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

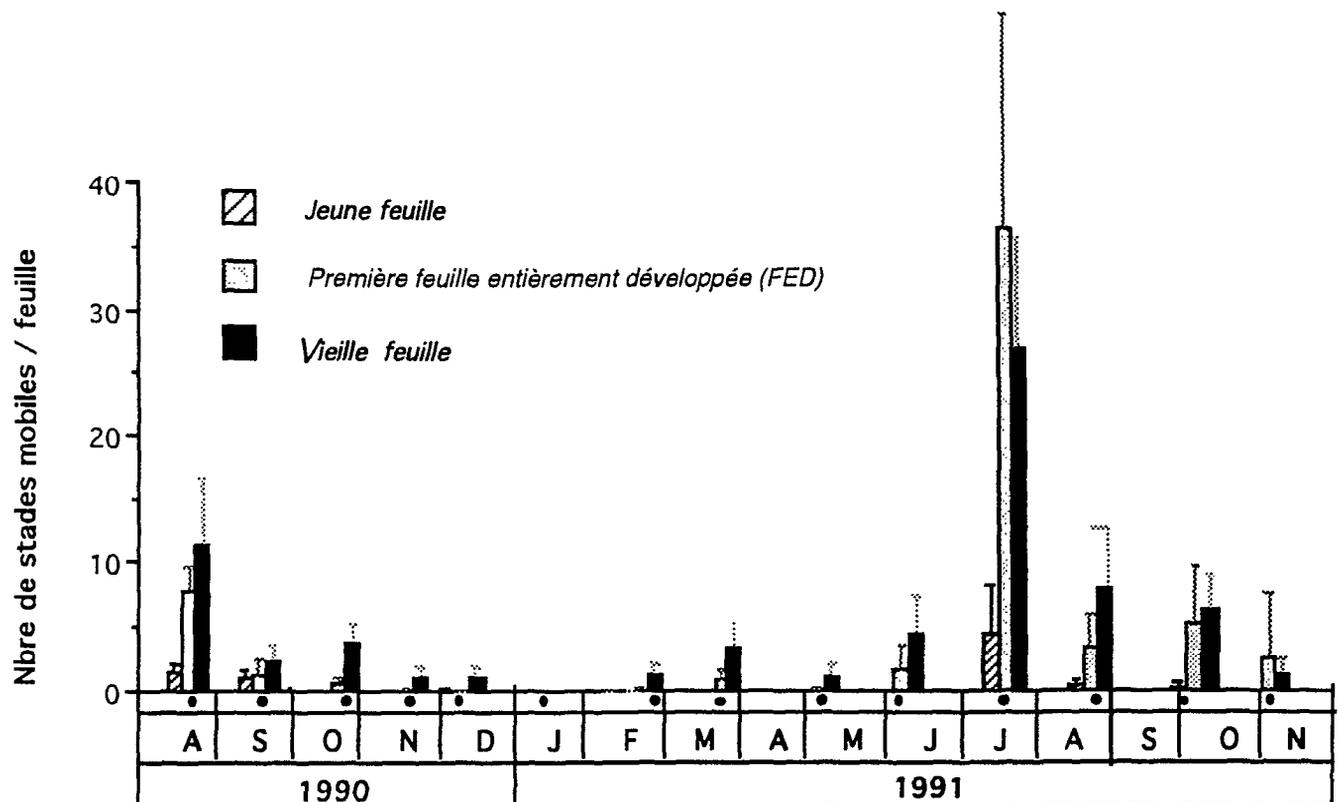


Fig. 23b. Répartition du nombre de stades mobiles d'*Oligonychus gossypii* à l'intérieur des plants de manioc dans la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza), en fonction de l'âge des feuilles et du temps. (densités moyennes + intervalle de confiance; $\alpha = 0,05$).

cependant entre la jeune feuille et la vieille feuille, 4 entre la jeune feuille et la première feuille entièrement développée, et enfin 2 entre la première feuille entièrement développée et la vieille feuille.

O. gossypii se répartit donc préférentiellement dans la partie moyenne et la partie basse de la plante, puisque les densités observées entre la première feuille entièrement développée et la vieille feuille ne sont généralement pas significativement différentes. Cette dernière remarque permet de choisir comme unité d'échantillonnage la première feuille entièrement développée (FED).

A partir de cette première feuille entièrement développée, on peut facilement évaluer la densité absolue. Le nombre d'acariens rouges présents dans la partie apicale de la plante, soit une dizaine de feuilles par rameau, étant négligeable, il suffit alors pour obtenir une estimation réaliste de compter uniquement la quantité de feuilles ayant la taille adulte, et de multiplier ce nombre par la densité relative déterminée sur la première feuille entièrement développée.

2.2 Dispersion

2.2.1 *M. progresivus*

Les figures 24a et 24b montrent les relations entre les logarithmes de la variance et ceux du nombre d'individus (œufs ou stades mobiles) observés sur la première feuille entièrement développée de rameaux différents, dans les trois champs et à chaque date d'échantillonnage, soit 50 points.

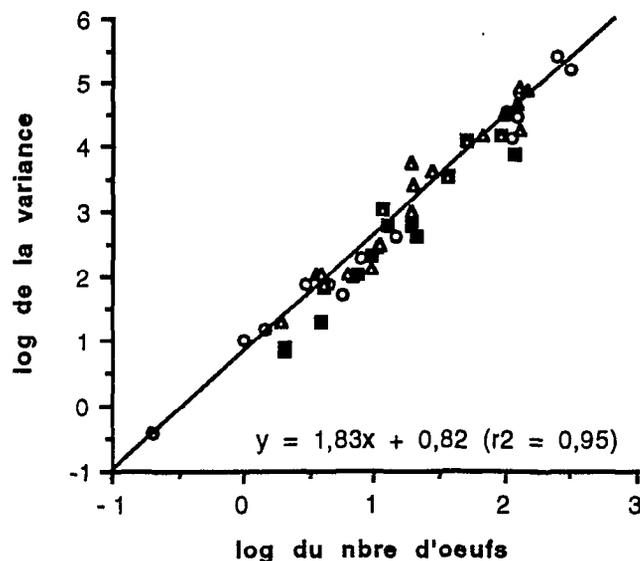


Fig. 24a Relation entre le logarithme de la densité estimée d'œufs de *Mononychellus progresivus*, et le logarithme de sa variance par rameau d'après le principe de TAYLOR (1961) et SOUTHWOOD (1978). Densités observées dans les parcelles de KOMBE (△), BRAZZAVILLE (■), et MANTSOUMBA (○).

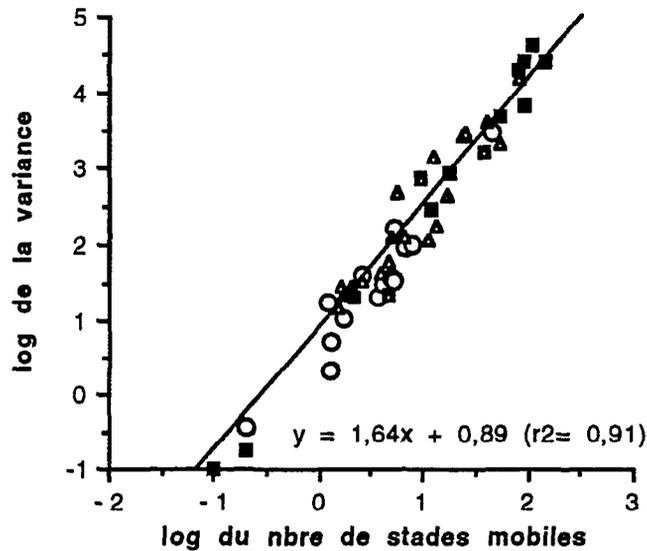


Fig. 24b Relation entre le logarithme de la densité estimée de stades mobiles de *Mononychellus progresivus*, et le logarithme de sa variance par rameau d'après le principe de TAYLOR (1961) et SOUTHWOOD (1978). Densités observées dans les parcelles de KOMBE (*), BRAZZAVILLE (*), et MANTSOUMBA (○).

Les paramètres a et b de la loi de puissance de TAYLOR (1961) ont été déterminés:

pour les oeufs	$a = 0,82,$	$b = 1,83,$	$r^2 = 0,95$
pour les stades mobiles	$a = 0,89,$	$b = 1,64,$	$r^2 = 0,91$

Les valeurs de b sont supérieures à 1 dans les deux cas. L'analyse de la dispersion entre les plants, de la densité des oeufs et des stades mobiles par la loi de puissance de TAYLOR (1961), indique donc une distribution agrégée de *M. progresivus*.

2.2.2 *O. gossypii*

Les paramètres a et b déterminés par régression du logarithme de la variance en fonction du logarithme de la moyenne observée sur la première feuille entièrement développée de rameaux différents pour chacun des échantillonnages effectués à Mantsoumba et Kombé (fig. 25 a et b), ont respectivement pour valeur:

pour les oeufs	$a = 0,89,$	$b = 1,63,$	$r^2 = 0,94$
pour les stades mobiles	$a = 0,72,$	$b = 1,55,$	$r^2 = 0,95$

Comme dans le cas de *M. progressivus* les valeurs de b sont caractéristiques d'une distribution agrégée. La première feuille entièrement développée (FED) peut donc être choisie comme unité d'échantillonnage commune aux deux espèces d'acariens.

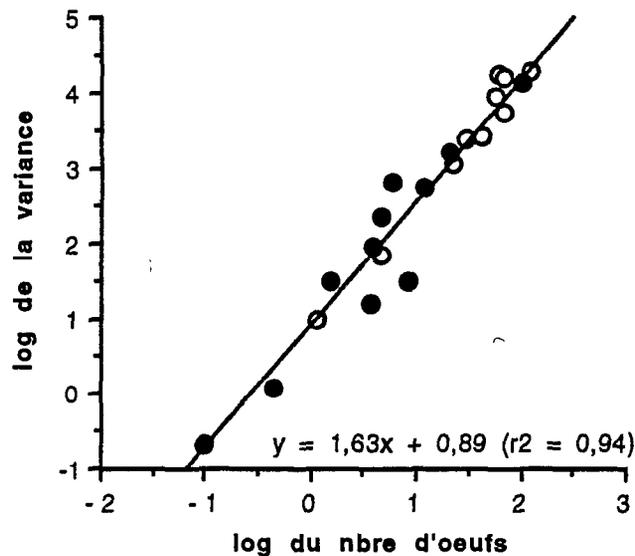


Fig. 25a Relation entre le logarithme de la densité estimée d'oeufs d'*Oligonychus gossypii* et le logarithme de sa variance par rameau d'après le principe de TAYLOR (1961) et SOUTHWOOD (1978). Densités observées dans les parcelles de KOMBE ○, et MANTSOUMBA ●.

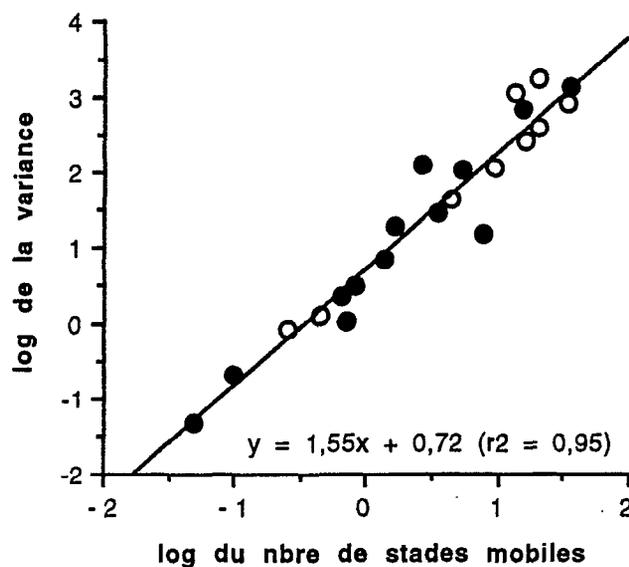


Fig. 25b Relation entre le logarithme de la densité estimée de stades mobiles d'*Oligonychus gossypii* et le logarithme de sa variance par rameau d'après le principe de TAYLOR (1961) et SOUTHWOOD (1978). Densités observées dans les parcelles de KOMBE ○, et MANTSOUMBA ●.

2.3 Plan d'échantillonnage

2.3.1 Relation entre densité moyenne d'acariens et proportion de feuilles infestées

Les coefficients du modèle de NACHMAN (1984) (fig. 26 et 27) ont été déterminés après linéarisation de l'équation (3.2) :

$$\alpha' = 0,32 \text{ et } \beta' = 0,62 \text{ pour } M. \textit{ progresivus}$$

$$\alpha' = 0,26 \text{ et } \beta' = 0,62 \text{ pour } O. \textit{ gossypii}$$

Le modèle binomial de NACHMAN (1984) montre que quelle que soit l'espèce d'acarien (rouge ou vert), la proportion de feuilles infestées est très proche de 100 pour cent dès que l'on dépasse 30 stades mobiles par première feuille entièrement développée.

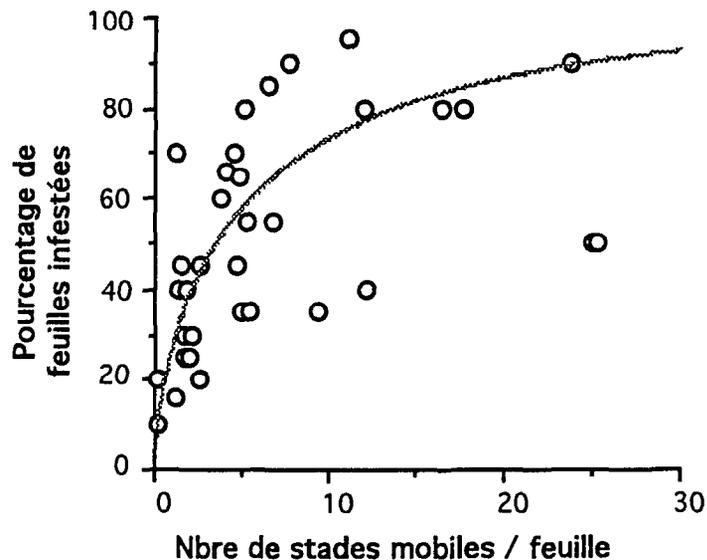


Fig. 26 Prédiction de la proportion de feuilles infestées en fonction de la densité relative des stades mobiles de *Mononychellus progresivus* d'après le modèle de NACHMAN (équation 3.2) (—). (O) = observations de terrain: MANTSOUMBA et KOMBE.

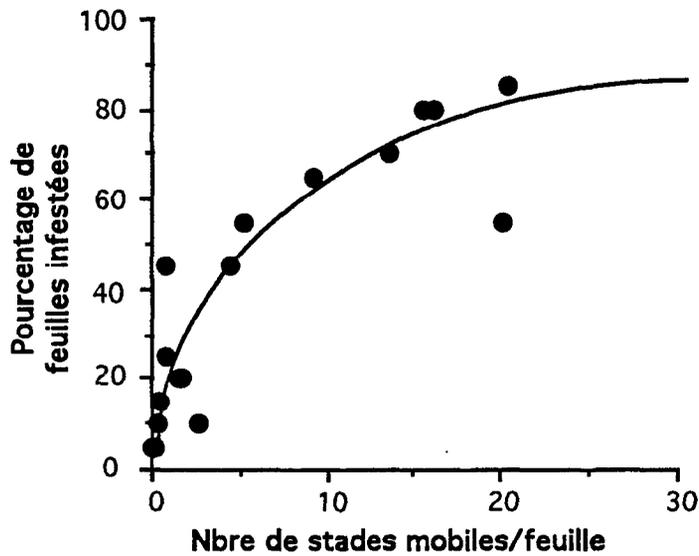


Fig. 27 Prévision de la proportion de feuilles infestées en fonction de la densité relative des stades mobiles d'*Oligonychus gossypii* d'après le modèle de NACHMAN (équation 3.2) (—). (O) = observations de terrain: MANTSOUMBA et KOMBE.

2.3.2 Echantillonnage énumératif

Le nombre optimal de premières feuilles entièrement développées à prendre pour estimer convenablement la population d'acariens, avec un niveau de précision D_0 , est indiqué sur les figures 28 et 29.

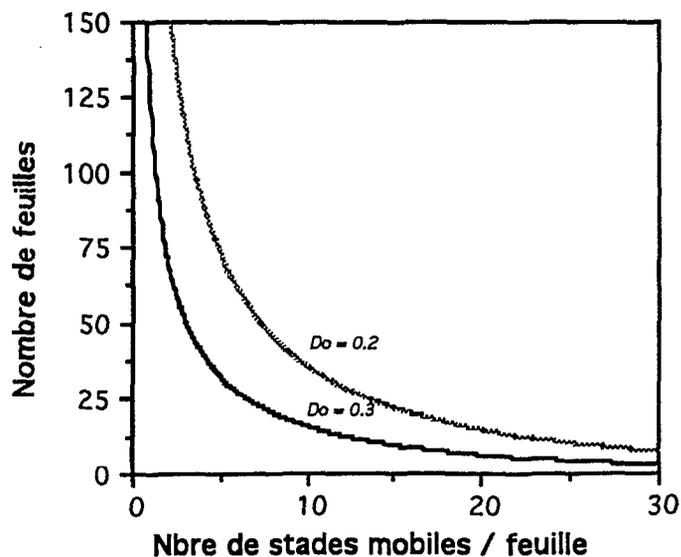


Fig. 28. Nombre de feuilles à prélever pour estimer le nombre de stades mobiles de *Mononychellus progresivus* avec des niveaux de précision $D_0 = 0,2$ et $D_0 = 0,3$.

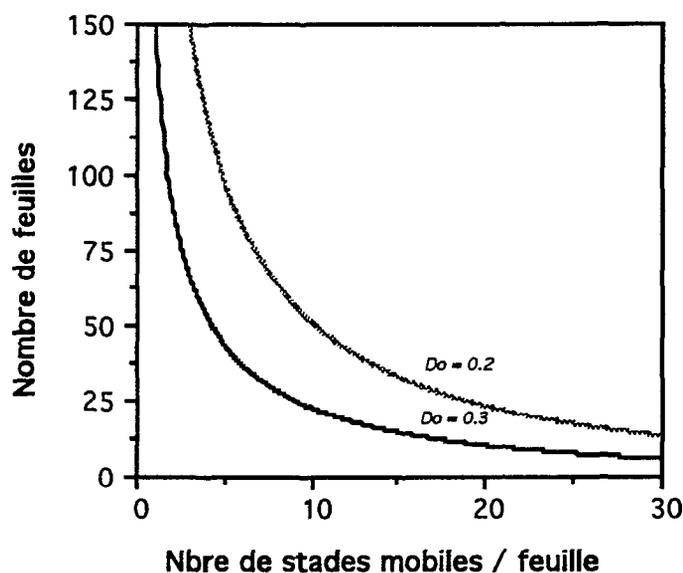


Fig. 29 Nombre de feuilles à prélever pour estimer le nombre de stades mobiles d'*Oligonychus gossypii* avec des niveaux de précision $D_0 = 0,2$ et $D_0 = 0,3$.

Les valeurs varient sensiblement suivant l'espèce, toutefois pour un niveau de précision de 0,2 et une moyenne d'au moins 8 stades mobiles par première feuille entièrement développée (seuil économique d'après BYRNE *et al.* (1983) déterminé par EZULIKE et EGWUATU (1990) pour *M. progresivus*), 30 feuilles suffisent pour avoir une bonne estimation des densités relatives de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*.

2.4 Dynamique des populations de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*.

La dynamique des populations de l'acarien vert et de l'acarien rouge a été suivie dans les deux parcelles de Mantsoumba, et de Kombé.

Pour représenter la dynamique des populations des deux acariens, nous avons uniquement utilisé les données concernant la densité observée sur la première feuille entièrement développée (FED), car elle est notre unité commune d'échantillonnage.

Mantsoumba:

On observe globalement la même phénologie pour l'acarien vert et pour l'acarien rouge (fig. 30 a et b).

Pendant les 21 mois du suivi, la seule augmentation notable des populations a été enregistrée au cours de la deuxième grande saison sèche.

M. progresivus a été retrouvé à chaque échantillonnage tout au long des 21 mois, mais la densité relative par feuille entièrement développée est toujours inférieure à 10

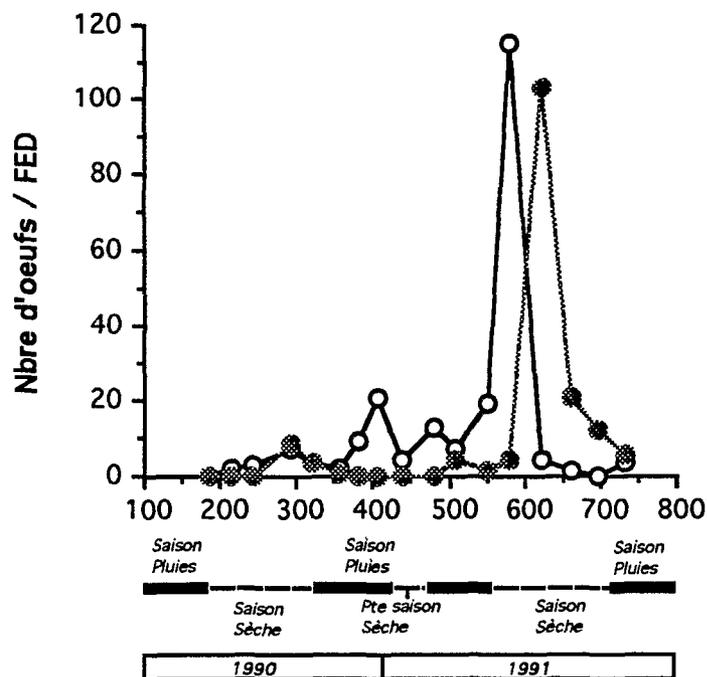


Fig. 30a Dynamique des populations d'oeufs de *Mononychellus progresivus* ○, et d'*Oligonychus gossypii* ●, dans la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza). Le nombre d'oeufs par première feuille entièrement développée (FED) est suivi en fonction du nombre de jours après la plantation (4/11/89).

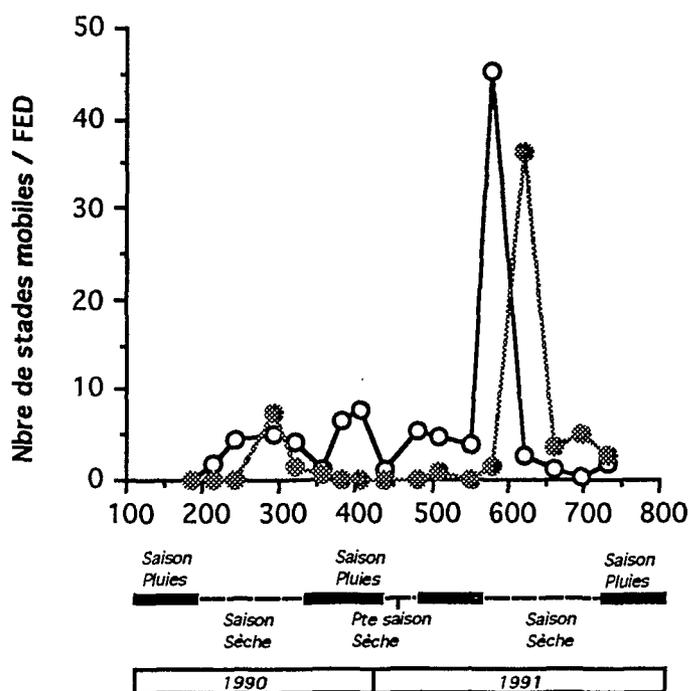


Fig. 30b Dynamique des populations de stades mobiles de *Mononychellus progresivus* ○, et d'*Oligonychus gossypii* ●, dans la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza). Le nombre de stades mobiles par première feuille entièrement développée (FED) est suivi en fonction du nombre de jours après la plantation (4/11/89).

stades mobiles jusqu'au début de la deuxième grande saison sèche, pendant laquelle on enregistre la densité la plus élevée de toute la période d'observation, soit 45 stades mobiles par première feuille entièrement développée. Cette phase de pullulation n'excède pas 40 jours et les densités décroissent rapidement pour se stabiliser à des valeurs inférieures à 5 formes mobiles par feuille.

O. gossypii n'est pas présent dans la parcelle toute l'année: on le trouve en fin de première saison sèche (7,5 stades mobiles par FED), puis en milieu de deuxième saison sèche, au moment où la densité relative de la population atteint 36 stades mobiles par FED. Cette phase de pullulation succède à la phase de pullulation de l'acarien vert.

A Mantsoumba durant les saisons 1990-1991, l'acarien vert est toujours présent dans la parcelle avec toutefois des niveaux de densité assez faibles (inférieurs à 10 stades mobiles par feuille), la seule phase de pullulation est observée en début de grande saison sèche, où l'on obtient des densités de 110 oeufs et de 45 stades actifs par feuille. L'acarien rouge quant à lui, est absent tout au long de l'année et ne se retrouve qu'en grande saison sèche: à faible densité à la fin de la première grande saison sèche (8 oeufs et 7,5 mobiles/FED) et de manière plus importante au milieu de la deuxième grande saison sèche (103 oeufs et 36 stades mobiles par FED).

La pluie a un rôle non négligeable dans la phénologie des populations d'acariens. Pour YANINEK *et al.* (1989b), elle est le principal facteur limitant l'accroissement des populations de *M. progresivus* pendant la saison humide. Le lessivage des feuilles par la pluie (YANINEK *et al.*, 1989b) peut expliquer ici à la fois le maintien de l'acarien vert à des niveaux de faibles densités, ainsi que l'absence totale de l'acarien rouge, qui vivant préférentiellement sur la face supérieure des feuilles de manioc, est de fait beaucoup plus sensible à l'action mécanique de la pluie, donc plus vulnérable.

La qualité et le nombre des feuilles constituent un autre facteur important dans la régulation des populations. L'effet de la concentration en azote des feuilles sur l'accroissement des populations d'acariens a été étudié par WERMELINGER *et al.* (1985) et WERMELINGER *et al.* (1991b). D'après ces auteurs, le r_m (taux intrinsèque d'accroissement naturel (BIRCH, 1948) de *Tetranychus urticae* Koch est multiplié par quatre pour des concentrations foliaires comprises entre 1,5 et 3 pour cent d'azote. De même, YANINEK *et al.* (1989a) attribuent les fortes valeurs du r_m de *M. progresivus* obtenues sur les jeunes feuilles, à des teneurs plus élevées en azote. La concentration en azote des feuilles de manioc varie en fonction de la saison (voir Chap.2 Croissance du manioc et fig. 31).

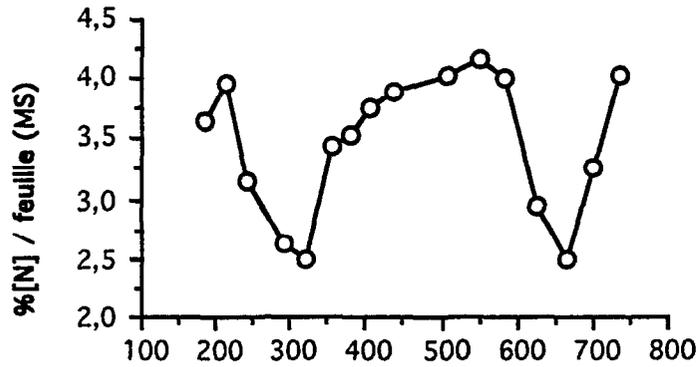


Fig. 31 Evolution du pourcentage d'azote de la matière sèche des feuilles de manioc de la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza), en fonction du nombre de jours après la plantation (4/11/89).

On observe une concentration foliaire maximale entre la fin de la saison des pluies et le début de la grande saison sèche (fig. 31). Ce phénomène est certainement un facteur de plus, qui contribue à l'accroissement important des populations de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* en début de saison sèche.

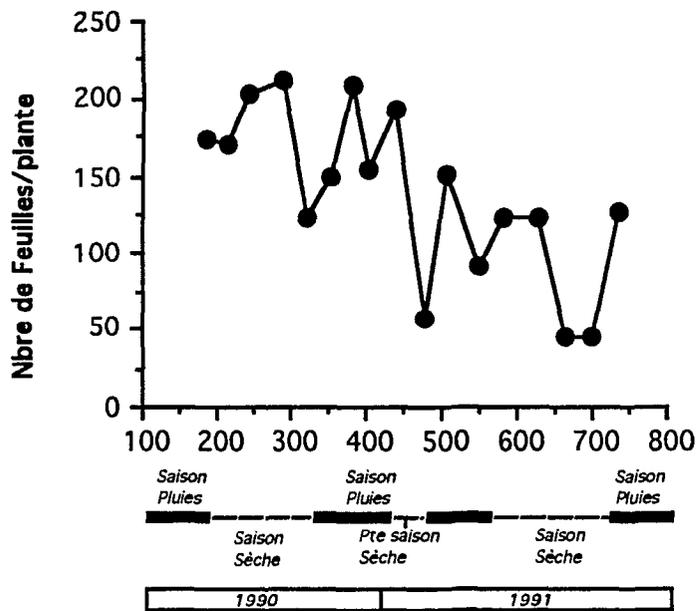


Fig. 32 Evolution du nombre moyen de feuilles par plant de manioc de la parcelle de MANTSOUMBA (Bouenza), en fonction du nombre de jours après la plantation (4/11/89).

De la même manière, l'abaissement des teneurs en azote en fin de grande saison sèche joue un rôle dans la chute des densités, mais la défoliation sévère que l'on observe au cours de cette période (fig. 32) reste probablement le principal facteur responsable de cette diminution. On remarque en effet que la chute des feuilles à la fin de la première grande saison sèche entraîne une diminution des densités d'acariens

verts et rouges, la défoliation qui a lieu en petite saison sèche (entre fin janvier et fin février soit entre les 440 et 480^{èmes} jours) a pour conséquence le maintien des faibles densités de *M. progresivus* et de l'absence d'*O. gossypii*. La chute des feuilles, qui se produit en fin de deuxième saison sèche, accélère le phénomène de régression des populations des deux acariens.

Les prédateurs sont aussi un des éléments fondamentaux de la régulation des populations. Deux d'entre eux jouent un rôle important sur le manioc au Congo, il s'agit de deux acariens **Phytoseiidae** *Euseius fustis* Pritchard et Baker et *Typhlodromalus saltus* (Denmark et Matthyse). Dans la parcelle de Mantsoumba, nous n'avons pas pu suivre de façon précise les populations de prédateurs puisque des traitements sont réalisés de façon à essayer de les éliminer, mais des prélèvements ont été effectués dans la parcelle de Kombé afin de quantifier l'importance du rôle joué par ces phytoséiides.

Kombé:

La phénologie des populations d'acariens (fig. 33a et b) est légèrement différente de ce qu'on a pu observer à Mantsoumba. Les densités les plus élevées de *M. progresivus* se situent pendant la première moitié de la première saison des pluies, puis elles chutent et tendent vers des valeurs très faibles proches de zéro. Ces densités s'accroissent à nouveau en début de la seconde saison des pluies, puis retombent vers des valeurs faibles.

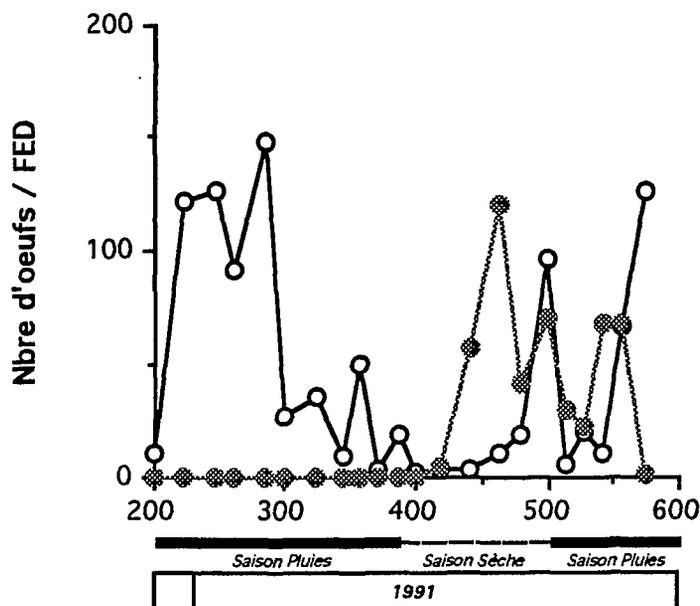


Fig. 33a Dynamique des populations d'oeufs de *Mononychellus progresivus* ○, et d'*Oligonychus gossypii* ●, dans la parcelle de KOMBE (Pool). Le nombre d'oeufs par première feuille entièrement développée (FED) est suivi en fonction du nombre de jours après la plantation (Avril 90).

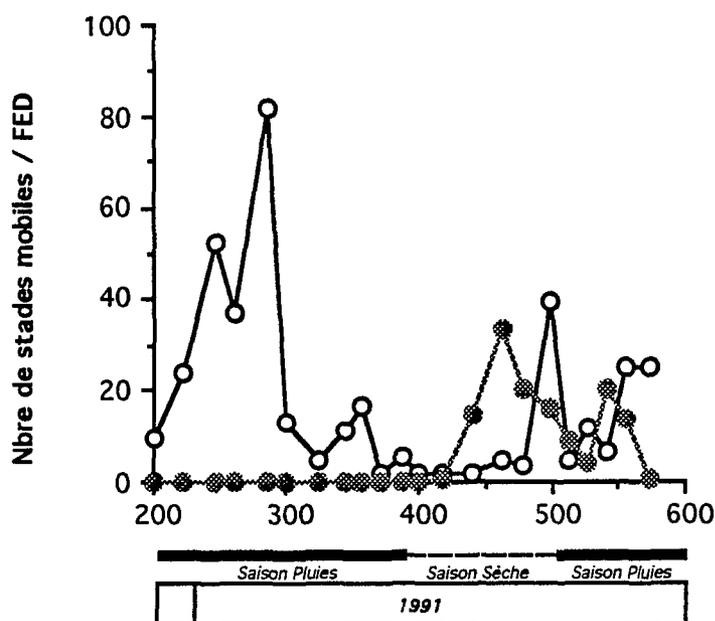


Fig. 33b Dynamique des populations de stades mobiles de *Mononychellus progresivus* ○, et d'*Oligonychus gossypii* ●, dans la parcelle de KOMBE (Pool). Le nombre de stades mobiles par première feuille entièrement développée (FED) est suivi en fonction du nombre de jours après la plantation (Avril 90).

Cette dynamique des populations de l'acarien vert (augmentation des densités en début de saison des pluies) a été également notée en Afrique de l'ouest (YANINEK *et al.*, 1989b).

La dynamique d'*O. gossypii* reste la même que celle observée sur la parcelle de Mantsoumba. Cette espèce est absente pendant la saison des pluies et le pic de pullulation se situe en milieu de saison sèche. Ceci confirme la vulnérabilité de l'acarien rouge pendant la saison des pluies.

Que ce soit pour *M. progresivus* ou *O. gossypii*, les périodes de pullulation (gradation et rétrogradation) n'excèdent jamais une centaine de jours.

Dans la parcelle de Kombé, nous avons réalisé durant les deux dernières saisons et à chaque échantillonnage, un comptage des prédateurs phytoséiides (fig. 34). Nous disposons donc d'un élément supplémentaire permettant la compréhension de la dynamique des tétranyques.

Les densités relatives des phytoséiides par feuille entièrement développée (fig. 34) augmentent jusqu'en fin de saison sèche, début de saison des pluies pour ensuite diminuer. On note une présence permanente de ces prédateurs sur les plantes, même lorsque les densités de proies sont très faibles. Les courbes de croissance sont typiques

d'une relation proie-prédateur avec une augmentation et une diminution des densités du prédateur en alternance avec celle des proies.

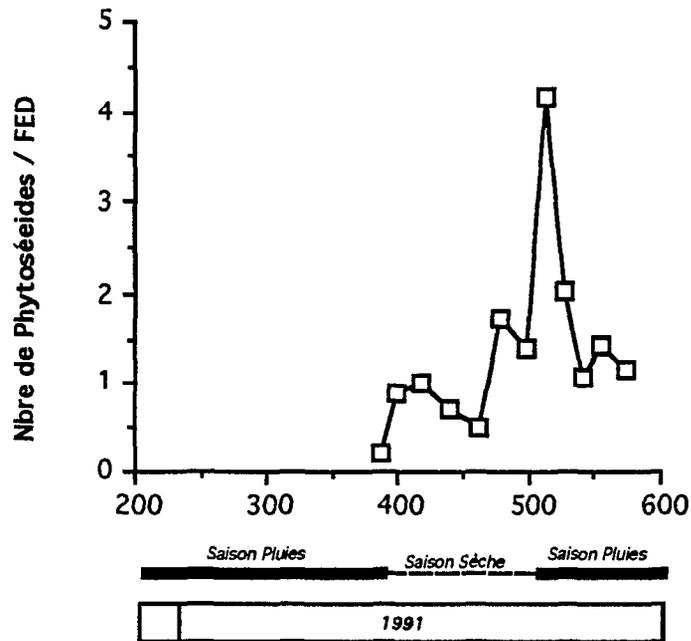


Fig. 34 Dynamique des populations d'acariens prédateurs phytoséiides dans la parcelle de KOMBE (Pool). Le nombre d'individus mobiles par première feuille entièrement développée (FED) est suivi à partir du 386^{ème} jour après la plantation.

Il est fort probable que les prédateurs accélèrent de manière non négligeable la réduction des populations de tétranyques. Leur présence quasi permanente explique le maintien des densités d'acariens phytophages à des niveaux peu élevés, même au cours des périodes théoriquement favorables aux pullulations.

3 - CONCLUSION

L'analyse de la dynamique de *M. progresivus* nous permet de faire quelques remarques importantes: les phases de croissance et de pullulation des populations de cet acarien se produisent toujours dans des périodes charnières pendant lesquelles les conditions climatiques sont instables c'est-à-dire, soit entre la fin de la grande saison sèche et le début de la saison des pluies (Kombé), soit entre la fin de la saison des pluies et le début de la grande saison sèche (Mantsoumba), soit les deux (YANINEK *et al.*, 1989b).

Pendant la saison humide, la régulation des populations se fait principalement par la pluie qui lessive les feuilles par simple action mécanique, mais d'autres facteurs interviennent. Il s'agit d'une part des prédateurs, dont la présence à faible densité

durant cette période n'est pas à négliger, d'autre part de la plante elle-même, qui dans sa phase de croissance maximale, peut "diluer" les populations d'acariens verts par sa poussée végétative.

O. gossypii se manifeste dans les parcelles de manioc uniquement pendant la saison sèche. L'absence totale d'acariens rouges pendant la saison des pluies s'explique en partie par leur vulnérabilité inhérente à leur type d'habitat (face supérieure des feuilles). Toutefois *O. gossypii* est un acarien polyphage et durant cette période il se développe préférentiellement sur d'autres plantes-hôtes. Sa polyphagie le pousse à passer sur le manioc durant la grande saison sèche, puisque l'ensemble de ses plantes-hôtes, notamment les herbacées spontanées, se dessèchent (GUTIERREZ et BONATO, 1993).

Chapitre 4

Les paramètres biologiques et démographiques de *Mononychellus progresivus* et d'*Oligonychus gossypii* en conditions contrôlées.

Les tables de vie, ainsi que les paramètres biologiques nécessaires à leur établissement, constituent un excellent moyen pour caractériser et analyser la dynamique d'une population (POOLE, 1974; DEMPSTER, 1975; KREBS, 1978; SOUTHWOOD, 1978). Les paramètres démographiques [taux net de reproduction (R_0), durée moyenne d'une génération (G), taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) et taux fini d'accroissement (λ)], que l'on détermine à partir de ces tables, permettent de disposer de constantes spécifiques au même titre que d'autres caractéristiques morphologiques ou éthologiques (ANDREWARTHA et BIRCH, 1954).

L'utilisation de tables de vie spécifiques à l'âge s'impose si l'on veut analyser la dynamique d'une population dont la structure d'âge varie dans le temps (HUGHES, 1963; GILBERT *et al.*, 1976; WANG *et al.*, 1977). La durée et la mortalité des différents stades de développement, la fécondité spécifique à l'âge et la longévité des femelles, ainsi que le sex-ratio de la descendance constituent les paramètres biologiques nécessaires à l'élaboration de telles tables.

D'un point de vue théorique, on construit les tables de vie à partir de données obtenues en suivant le développement complet de cohortes femelles, de l'oeuf jusqu'à la mort de l'adulte. En pratique, bien souvent pour des raisons de faisabilité, le suivi complet d'une cohorte n'est pas réalisable et ces tables sont alors reconstituées. Dans cette étude chaque paramètre biologique a été obtenu à partir d'une cohorte différente.

Ce chapitre est essentiellement consacré à l'influence de la température sur les paramètres biologiques et démographiques de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*.

1- MATERIELS ET METHODES

1.1 Matériels

Elevage de masse des acariens

Les acariens servant aux expérimentations proviennent d'un élevage de masse constitué de la descendance de quelques femelles prélevées sur une parcelle expérimentale du centre ORSTOM de Brazzaville.

Ces femelles, ainsi que leur descendance, sont élevées sur des plants en pots (variété 1M20), placés à l'extérieur dans les conditions climatiques naturelles. Les pots sont arrosés tous les deux jours, sauf pendant la saison des pluies durant laquelle l'arrosage n'est effectué que tous les quatre à cinq jours, selon l'état hydrique du sol.

Matériel végétal

Les disques de feuilles sont obtenus à partir des premières feuilles entièrement développées (YANINEK, 1985) provenant de plants de manioc en pots âgés de 5 à 8 mois (variété 1M20). Les pots, disposés à l'extérieur et soumis aux conditions climatiques naturelles, reçoivent un arrosage bihebdomadaire excepté pendant la saison des pluies.

1.2 Méthodes

1.2.1 Technique d'élevage

Nous avons employé ici la technique classique des disques de feuille en survie sur coton humide. On solidarise à l'aide d'un ruban adhésif, deux boîtes plastiques Mino-Gaillard N°3279 (L=128; l=67; h=20 mm) l'une sur l'autre: la boîte inférieure, qui sert de réservoir, est remplie d'eau. Dans la boîte supérieure, on dispose une bande de coton sur laquelle sont placés les disques de 4,5 cm². Une mèche partant du réservoir assure l'humidification de la bande de coton supportant les disques.

1.2.2 Détermination des paramètres biologiques: durée de développement, fécondité spécifique à l'âge, longévité et sex-ratio.

La méthodologie suivie pour la détermination des différents paramètres biologiques est la même que celle utilisée par BONATO *et al.* (1990).

Durée de développement

On dépose sur cent cinquante disques de feuille de manioc, sept à huit femelles par disque. Après 24 heures en salle climatisée (26°C, 70%HR), ces disques sont contrôlés à la loupe binoculaire et dans un premier temps tous les oeufs pondus sont détruits. On laisse à nouveau pondre les femelles pendant une heure et on ne conserve que les disques sur lesquels il y a un, ou rarement plusieurs oeufs. Les femelles sont tuées ainsi que les oeufs excédentaires de façon à ne conserver qu'un seul oeuf par disque. On obtient ainsi une centaine d'oeufs d'âge connu à une heure près, dont la durée de développement des différents stades sera suivie jusqu'à la mue imaginale.

La durée de chaque stade est déterminée de la manière suivante: on divise les vingt quatre heures d'un jour en trois tranches : deux de six heures (7H à 13H et 13H à 19H), une de douze (19H à 7H). Des contrôles à la loupe binoculaire sont effectués trois fois par vingt quatre heures : un à sept heures, un à treize heures, un à dix neuf heures. Le stade de développement de l'acarien est noté, puis répertorié dans la tranche horaire précédant l'heure du contrôle.

Fécondité spécifique à l'âge et longévité des femelles

Lors de cette étude, la fécondité et la longévité des femelles sont suivies à partir de leur mue imaginale.

Nous prélevons dans notre élevage une cinquantaine de téliochrysalides femelles prêtes à effectuer leur mue imaginale (présence des mâles à proximité). Une téliochrysalide femelle et deux mâles sont déposés sur chaque disque. Le jour de la mue imaginale est noté et les mâles tués dans les 48 heures qui suivent. Les observations quotidiennes durent jusqu'à la mort des femelles et les oeufs dénombrés sont détruits au fur et à mesure des comptages.

Sex-ratio

La méthodologie est sensiblement la même que celle utilisée pour l'étude de la fécondité. Une téliochrysalide femelle et deux mâles sont déposés sur un disque de feuille. Les disques sont immédiatement placés dans l'enceinte climatique à la température que l'on veut tester et les mâles sont tués quatre jours après. Lorsque les femelles pondent, on les change de disques chaque jour. Les disques sur lesquels des oeufs ont été pondus demeurent dans les mêmes conditions expérimentales que les femelles, jusqu'à l'émergence des adultes.

On considère que le sex-ratio correspond à la proportion de femelles dans la totalité de la descendance adulte.

1.2.3 Caractérisation des paramètres démographiques: R_0 , G , r_m et λ

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) défini par BIRCH (1948) est un indice caractérisant le taux de croissance maximum d'une population élevée dans des conditions bien définies et constantes, pour laquelle l'espace et la nourriture sont illimités, la seule cause de mortalité étant endogène. Ce paramètre, spécifique de chaque condition expérimentale et de chaque espèce, est déterminé à partir des tables de vie spécifiques à l'âge. Il intègre les données concernant les durées de développement, la mortalité des différents stades de l'oeuf à l'adulte, le taux de fécondité et la longévité des femelles, ainsi que la valeur du sex-ratio de la descendance.

Le R_0 ou taux net de reproduction, est le taux de multiplication de la population en une génération, ou encore le nombre total de naissances femelles produites entre deux générations.

G est la durée moyenne d'une génération.

Le taux fini d'accroissement (λ) est le taux de multiplication par femelle et par jour. r_m étant connu, on peut écrire que la population s'accroît de $\lambda = e^{r_m}$ fois dans l'intervalle de temps choisi.

2 - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

Nous avons étudié l'influence du facteur thermique sur la biologie du développement des deux acariens phytophages *M. progresivus* et *O. gossypii*. La première partie concerne une étude classique, avec comparaisons statistiques des différents paramètres biologiques et démographiques déterminés pour chaque température. Dans la deuxième partie, nous avons approfondi et caractérisé la nature de ces relations à l'aide de fonctions analytique et descriptive.

On utilise pour la comparaison statistique des moyennes le test t de Student avec un risque $\alpha = 0.05$ et le test du Chi2 pour les pourcentages. Les valeurs des paramètres p_1 à p_{16} relatifs aux différentes équations utilisées dans ce chapitre sont répertoriées en annexe 5.

2.1 Température et éléments des tables de survie

Nous avons étudié l'effet du facteur thermique sur les paramètres biologiques (durée de développement, fécondité et longévité, et sex-ratio) de *M. progresivus* et *O. gossypii* pour cinq températures différentes: 16°, 22°, 26°, 31°, et 36°C (temp. $\pm 0,5^\circ\text{C}$). Ces températures, qui sont mesurées à la surface des disques de feuilles, ont été contrôlées à l'aide de sondes thermocouples cuivre-constantan reliées à un multimètre numérique dont la précision est de l'ordre du micro-volt.

Les expérimentations correspondantes à chaque température sont conduites dans une enceinte climatique type phytotron (Facis, type S.P.V) dans laquelle l'hygrométrie relative est maintenue constante à $70\pm 5\%$ HR, la photopériode étant de 12 heures, avec une illumination de 4000 lux.

2.1.1 Seuil théorique de développement

Une régression linéaire entre le taux de développement R et la température T , dans l'intervalle pour lequel la relation est linéaire, permet de déterminer le seuil théorique de développement (SD):

$$R = p_1 + p_2 T \quad (4.1)$$

p_1 = ordonnée à l'origine
 p_2 = vitesse de développement
 T = température en $^\circ\text{C}$

Le seuil théorique de développement SD , qui correspond à l'intersection de la droite avec l'abscisse, est calculé par :

$$SD = p_1 / p_2 \quad (4.2)$$

Il faut souligner, que les seuils de développement sont des valeurs théoriques qui ont une réalité plus opérationnelle que biologique. Ils interviennent dans le modèle de dynamique des populations d'acariens (Chap. 5).

2.1.2 Paramètres démographiques

Les différents paramètres démographiques R_0 , G , r_m et λ sont déterminés en utilisant un algorithme développé par HULTING *et al.* (1990) dans lequel le taux net de reproduction (R_0), le temps moyen d'une génération (G), le taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) et le taux fini d'accroissement (λ) sont calculés d'après la méthode exacte préconisée par BIRCH (1948), et ANDREWARTHA et BIRCH (1954).

L'algorithme développé par HULTING d'après la méthode de JACKKNIFE, permet d'associer à chaque valeur du r_m une variance, une erreur standard et un intervalle de confiance. Cette méthode, déjà utilisée en écologie (MEYER *et al.*, 1986; WERMELINGER *et al.*, 1991b), est basée sur le calcul itératif de pseudo-valeurs r_j de r_m , qui sont obtenues en enlevant au hasard à chaque itération un individu j de la série de données de taille n . L'individu est replacé dans la série de données lors du calcul suivant.

$$r_j = nr_m - (n-1) r_{mj} \quad (4.3)$$

r_{mj} est la solution de l'équation de BIRCH (1948) ($1 = \sum e^{-r_mx} l_{x.m_x}$) lorsque la $j^{\text{ème}}$ observation n'est pas réalisée.

On calcule d'après les valeurs de r_j , dont la distribution est normale (HOGG et CHENG, 1988), la moyenne ou encore la valeur du r_m estimée selon JACKKNIFE "Jackknife Estimate of r_m ". La variance et l'intervalle de confiance ($\alpha=0,05$) sont déterminés à partir de cette moyenne, et permettent une comparaison statistique des valeurs obtenues.

2.1.3 Résultats et discussion

2.1.3.1 Sex-ratio

Les femelles supposées non fécondées, dont la descendance donne naissance uniquement à des mâles, ne sont pas prises en compte. On mesure donc ici l'influence de la température sur la fécondation et sur le développement des mâles et des femelles, et non pas sur l'accouplement. De plus, la méthode choisie considère une survie identique et constante pour chacun des deux sexes.

Pour *M. progresivus* et *O. gossypii*, la proportion de femelles de la descendance est toujours supérieure à celle des mâles, quelle que soit la température. On peut voir sur les tableaux 1 et 2 que le rapport le plus faible se situe à la plus basse des 4 températures testées et semble par conséquent être dépendant de la température.

Tableau 1. Proportion de femelles dans la descendance de *Mononychellus progresivus*, en fonction des 4 températures.

	22°C	26°C	31°C	36°C
Nbre d'oeufs ayant donné des adultes	207	144	100	14
Nbre de femelles dans la descendance	126	101	72	10
% de femelles de la descendance	61	70	72	71

Tableau 2. Proportion de femelles dans la descendance d'*Oligonychus gossypii*, en fonction des 4 températures.

	22°C	26°C	31°C	36°C
Nbre d'oeufs ayant donné des adultes	163	190	100	16
Nbre de femelles dans la descendance	107	132	75	13
% de femelles de la descendance	66	70	75	81

Les résultats obtenus montrent que la température a tendance à influencer positivement la proportion de femelles de la descendance (pour chaque espèce, il n'y a aucune différence significative entre les différentes températures).

Le sex-ratio déterminé à 36°C est à prendre avec beaucoup de précaution, car à cette température la mortalité enregistrée à chaque stade est très élevée. Pour l'obtention d'une centaine de descendants, il aurait fallu suivre le développement d'un millier d'oeufs, ce rapport n'a donc été calculé que sur un nombre restreint d'oeufs (14), mais il donne toutefois une valeur assez représentative. On peut constater que la valeur du sex-ratio de *M. progresivus*, et celle d'*O. gossypii* se

situeraient aux alentours de 70-75 %, dans un intervalle pour lequel les températures ne sont pas limitantes (20 à 31°C). Les résultats obtenus à 36°C laissent supposer que dans des conditions extrêmes de température, qu'elles soient basses ou élevées, on assiste à une augmentation de la proportion de femelles de la descendance par rapport au sex-ratio moyen de l'espèce. Bien que la méthode ne permette pas de différencier l'effet de la température sur la survie préimaginale de chacun des sexes, il est probable que les femelles, du fait de leur diploïdie et de leur taille plus importante, soient plus résistantes que les mâles.

2.1.3.2 Durées et taux de développement

M. progresivus

L'analyse du tableau 3 qui concerne les mortalités des différents stades en fonction de la température nous permet de faire quelques remarques importantes:

- les stades les plus sensibles aux effets létaux de la température sont les oeufs et les larves hexapodes. Ce cas de figure se retrouve d'une manière générale chez de nombreuses espèces de tétranyques (NICKEL, 1960; GUTIERREZ, 1976).
- à 16°C on obtient une mortalité de 100% car aucun oeuf ne se développe, cette température est donc proche de la limite biologique inférieure. La mortalité la plus faible (15,5%) est enregistrée à 26°C. On note à 36°C une mortalité des stades de développement très élevée (88%) et ce résultat indique que 36°C se situe très près du seuil thermique supérieur.

Le tableau 4 récapitule les valeurs des durées de développement des différents stades observées aux 5 températures testées, les valeurs sont significativement différentes les unes des autres ($\alpha = 0,05$).

A 16°C, aucun oeuf n'a éclos, sur les 117 oeufs suivis: 7 sont embryonnés (les taches oculaires sont visibles à travers le chorion), mais n'ont pas éclos, tandis que les 110 restants demeurent translucides.

Entre 22°C et 31°C, la durée de développement est linéairement dépendante de la température: plus la température augmente, plus la durée de développement diminue. Dans cet intervalle, la valeur obtenue à 22°C (14,3 jours), diminue de moitié à 31°C (7,2 jours).

A 36°C la valeur de la durée de développement, qui tend à réaugmenter signifie que cette température se trouve déjà dans la zone des températures maximales limitantes, proches du seuil thermique supérieur.

Tableau 3. Influence des différentes températures sur la mortalité des stades de développement de *Mononychellus progresivus*.

Température	Stade	Nbre d'individus	Nbre de morts	Mortalité %	Survie %
16°C	Oeuf	117	117	100,0	0,0
	Adulte	0		100,0	0,0
22°C	Oeuf	105	15	14,3	85,7
	Larve	90	3	3,3	96,7
	Protochrysalide	87	0	0,0	100,0
	Protonymphe	87	1	1,1	98,9
	Deutochrysalide	86	1	1,2	98,8
	Deutonymphe	85	1	1,2	98,8
	Télio-chrysalide	83	0	0,0	100,0
Adulte	83		21,0	79,0	
26°C	Oeuf	84	7	8,3	91,7
	Larve	77	4	5,2	94,8
	Protochrysalide	73	1	1,4	98,6
	Protonymphe	72	0	0,0	100,0
	Deutochrysalide	72	0	0,0	100,0
	Deutonymphe	72	1	1,4	98,6
	Télio-chrysalide	71	0	0,0	100,0
Adulte	71		15,5	84,5	
31°C	Oeuf	110	24	21,8	78,2
	Larve	86	6	7,0	93,0
	Protochrysalide	80	0	0,0	100,0
	Protonymphe	80	0	0,0	100,0
	Deutochrysalide	80	2	2,5	97,5
	Deutonymphe	78	2	2,6	97,4
	Télio-chrysalide	76	0	0,0	100,0
Adulte	76		30,9	69,1	
36°C	Oeuf	107	41	38,3	61,7
	Larve	66	37	56,1	43,9
	Protochrysalide	29	1	3,4	96,6
	Protonymphe	28	8	28,6	71,4
	Deutochrysalide	20	4	20,0	80,0
	Deutonymphe	16	2	12,5	87,5
	Télio-chrysalide	14	1	7,1	92,9
Adulte	13		87,9	12,1	

Tableau 4. Durées de développement en jours (\pm écart type) des stades préimaginaux de *Mononychellus progresivus* en fonction des cinq températures.

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
STADE					
Oeuf	-	7,3 \pm 0,5	4,7 \pm 0,3	3,3 \pm 0,2	3,5 \pm 0,5
Larve	-	1,4 \pm 0,6	1,1 \pm 0,3	0,8 \pm 0,2	1,0 \pm 0,3
Protochrysalide	-	1,1 \pm 0,3	0,8 \pm 0,3	0,4 \pm 0,2	0,6 \pm 0,3
Protonymphe	-	0,9 \pm 0,3	0,8 \pm 0,2	0,7 \pm 0,2	0,9 \pm 0,6
Deutochrysalide	-	1,2 \pm 0,2	1,0 \pm 0,3	0,4 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2
Deutonymphe	-	1,1 \pm 0,3	1,0 \pm 0,1	1,0 \pm 0,3	1,2 \pm 0,5
Téliochrysalide	-	1,3 \pm 0,3	0,8 \pm 0,1	0,6 \pm 0,2	0,6 \pm 0,4
Total	-	14,3 \pm 0,8	10,1 \pm 0,3	7,2 \pm 0,6	8,3 \pm 1,0

Le seuil inférieur théorique de développement (éq. 4.2) déterminé à partir des durées de développement obtenues dans l'intervalle 22 - 31°C, est de 13°C. Cette valeur peut sembler surprenante étant donné qu'expérimentalement les oeufs ne se développent pas à 16°C, toutefois comme nous l'avons dit plus haut, le seuil inférieur de développement est une valeur théorique calculée en extrapolant linéairement un phénomène, qui ne l'est plus (cf. LOGAN *et al.*, 1976). Il faut donc considérer cette valeur calculée comme un élément d'appréciation et non comme une valeur biologique absolue. En opérant de façon proche des seuils thermiques, nous générons des situations d'exception où les phénomènes observés ne concernent que quelques individus et non plus la population entière.

O. gossypii

Sur le tableau 5 où sont représentées les mortalités des stades préimaginaux en fonction de la température, on remarque, comme chez *M. progresivus*, que les stades les plus sensibles à l'influence de la température sont les oeufs et les larves. Dans l'intervalle de température compris entre 22 et 31°C, les mortalités sont cependant beaucoup plus élevées que les valeurs obtenues chez l'acarien vert (dans ce cas précis), ou chez d'autres acariens d'une manière générale. Cette mortalité importante peut

Tableau 5. Influence des différentes températures sur la mortalité des stades de développement d'*Oligonychus gossypii*.

Température	Stade	Nbre d'individus	Nbre de morts	Mortalité %	Survie %
16°C	Oeuf	97	76	78,4	21,6
	larve	11	11	100,0	
	Adulte	0		100,0	0,0
22°C	Oeuf	88	18	20,5	79,5
	Larve	70	7	10,0	90,0
	Protochrysalide	63	4	6,3	93,7
	Protonymphe	59	1	1,7	98,3
	Deutochrysalide	58	0	0,0	100,0
	Deutonymphe	58	3	5,2	94,8
	Télio-chrysalide	55	1	1,8	98,2
	Adulte	54		38,6	61,4
26°C	Oeuf	106	14	13,2	86,8
	Larve	92	9	9,8	90,2
	Protochrysalide	83	2	2,4	97,6
	Protonymphe	81	1	1,2	98,8
	Deutochrysalide	80	1	1,3	98,7
	Deutonymphe	79	2	2,5	97,5
	Télio-chrysalide	77	1	1,3	98,7
	Adulte	76		28,3	71,7
31°C	Oeuf	117	20	17,1	82,9
	Larve	97	8	8,2	91,8
	Protochrysalide	89	2	2,2	97,8
	Protonymphe	87	2	2,3	97,7
	Deutochrysalide	85	2	2,4	97,6
	Deutonymphe	83	2	2,4	97,6
	Télio-chrysalide	81	2	2,5	97,5
	Adulte	79		32,5	67,5
36°C	Oeuf	127	49	38,6	61,4
	Larve	78	52	66,7	33,3
	Protochrysalide	26	1	3,8	96,2
	Protonymphe	25	3	12,0	88,0
	Deutochrysalide	22	2	9,1	90,9
	Deutonymphe	20	2	10,0	90,0
	Télio-chrysalide	18	1	5,6	94,4
	Adulte	17		86,6	13,4

être due soit à la technique d'élevage, soit provenir d'une mauvaise adaptation de l'espèce à la plante. Les résultats similaires obtenus avec d'autres techniques ainsi que la présence temporellement et spatialement ponctuelle d'*O. gossypii* sur manioc, nous amènent à penser que la seconde hypothèse est la plus vraisemblable. On retrouve d'ailleurs ce phénomène chez d'autres tétranyques élevés sur des plantes de substitution (J. GUTIERREZ, comm. pers.).

La température où la mortalité est la plus faible, se situe aux environs de 26°C.

Tableau 6. Durées de développement en jours (\pm écart type) des stades préimaginaux d'*Oligonychus gossypii* en fonction des cinq températures.

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
STADE					
Oeuf	20,2 \pm 1,0	7,5 \pm 0,5	5,0 \pm 0,4	3,4 \pm 0,4	3,4 \pm 0,2
Larve	-	2,4 \pm 0,9	1,2 \pm 0,4	1,2 \pm 0,4	1,2 \pm 0,4
Protochrysalide	-	0,9 \pm 0,4	0,7 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2
Protonympe	-	1,4 \pm 0,4	0,9 \pm 0,4	0,8 \pm 0,4	1,2 \pm 0,5
Deutochrysalide	-	0,8 \pm 0,3	0,8 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2	0,6 \pm 0,4
Deutonympe	-	1,5 \pm 0,5	1,2 \pm 0,2	1,0 \pm 0,5	1,6 \pm 0,6
Télio-chrysalide	-	1,0 \pm 0,2	0,8 \pm 0,1	0,7 \pm 0,2	0,4 \pm 0,2
Total	-	14,8 \pm 1,4	10,5 \pm 0,5	8,2 \pm 1,0	8,9 \pm 1,0

A 16°C, à la différence de ce qui a été noté pour *M. progresivus*, 22 pour cent des oeufs éclosent et donnent naissance à des larves, mais aucune d'elles ne dépasse ce stade. Cette mortalité larvaire peut être purement artéfactuelle car bien que 16°C soit une température proche du seuil biologique, c'est une valeur moyenne obtenue à partir de températures oscillant entre des valeurs plus hautes et surtout plus basses auxquelles les larves étaient probablement plus sensibles. Les exemples obtenus avec *O. gossypii* et *M. progresivus* nous démontrent une fois de plus la nécessité d'être extrêmement prudent dans l'interprétation des résultats lorsque l'on travaille trop près d'un seuil thermique théorique ou biologique d'une espèce.

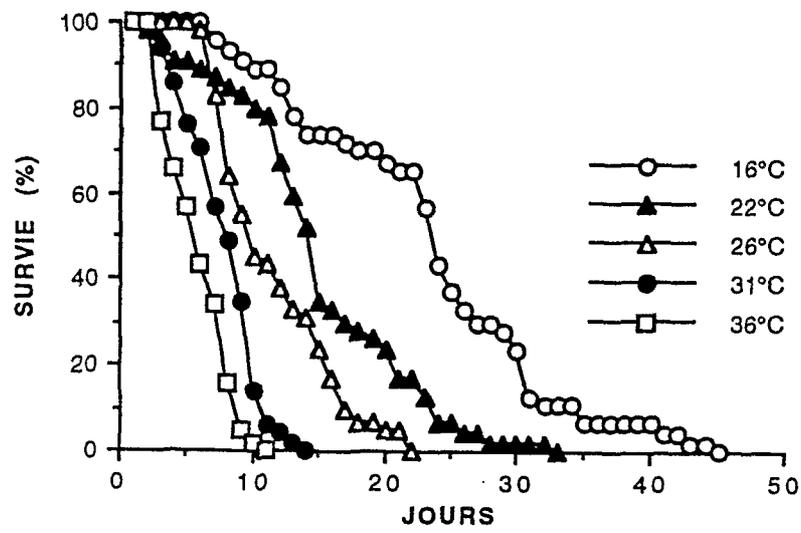


Figure 35. Influence de la température sur la survie (l_x) des femelles de *Mononychellus progresivus*.

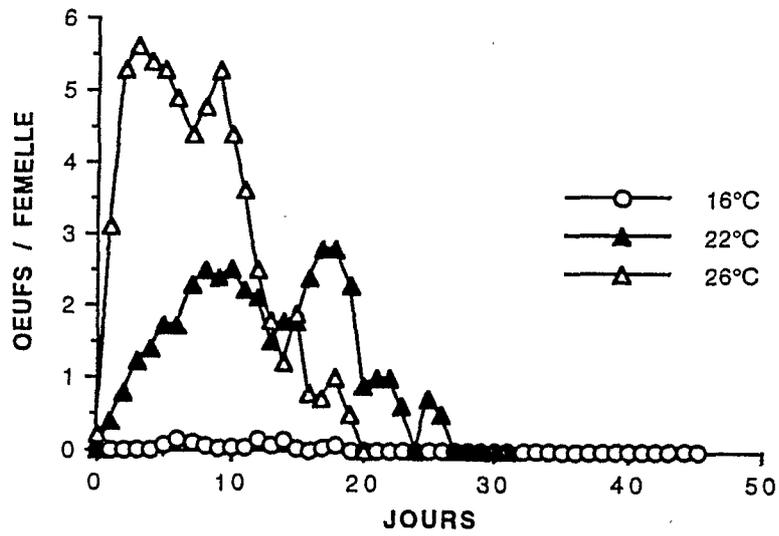


Figure 36. Fécondité journalière de *Mononychellus progresivus* à 16, 22 et 26°C

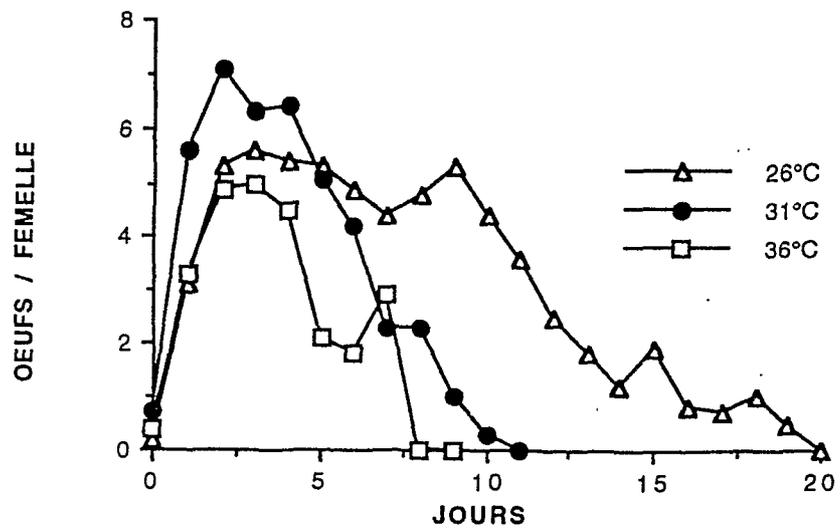


Figure 37. Fécondité journalière de *Mononychellus progresivus* à 26, 31 et 36°C

Tableau 7. Durées en jours (\pm t.s.m) des différentes phases de la vie des femelles de *Mononychellus progresivus* en fonction des cinq températures.

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
Préoviposition	7,9 \pm 1,4	2,7 \pm 0,3	1,0 \pm 0,1	0,5 \pm 0,2	0,3 \pm 0,2
Oviposition	4,1 \pm 2,1	12,5 \pm 1,7	9,1 \pm 1,3	5,6 \pm 0,7	4,0 \pm 0,6
Postoviposition	13,1 \pm 2,8	1,2 \pm 0,5	0,6 \pm 0,3	0,5 \pm 0,3	0,6 \pm 0,4
Longévit�	22,1 \pm 4,7	16,4 \pm 1,8	10,7 \pm 1,4	6,5 \pm 0,8	4,3 \pm 0,7
Nbre de femelles	18	46	42	48	44

Tableau 8. Influence de la température sur la fécondité journali re et la fécondité totale des femelles de *Mononychellus progresivus* (moyenne \pm t.s.m). Les valeurs suivies de la m me lettre ne sont pas significativement diff rentes ($\alpha = 0,05$).

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
Nbre moyen d'oeufs pondus / femelle	0,8 \pm 0,6	25,6 \pm 4,7	42,1 \pm 7,4	31,4 \pm 5,6	15,3 \pm 4,2
Nbre moyen d'oeufs pondus / femelle / jour	0,3 \pm 0,2	2,0 \pm 0,2	4,5 \pm 0,3 a	5,3 \pm 0,6	3,5 \pm 0,7 a
Nbre de femelles	18	46	42	48	44

Exception faite de l'expérimentation conduite à 16°C, la mortalité la plus élevée (86,6 %) se retrouve ici, comme dans le cas de *M. progresivus*, à 36°C, ce qui annonce la proximité de la limite thermique supérieure.

A 16°C sur les 97 oeufs suivis: 14 ne présentent pas d'embryons, 62 ont des embryons mais n'éclosent pas, et 11 donnent des larves après une durée moyenne de 20 jours. Toutes les larves meurent dans les 48 heures qui suivent. Les durées de développement obtenues à 22, 26, 31 et 36°C sont significativement différentes les unes des autres (tests multiples de Student) (tableau 6). Comme dans le cas de *M. progresivus*, on note de 22 à 31°C une diminution de la durée moyenne de développement. La durée de développement minimale déterminée expérimentalement (8,2 jours) se situe à 31°C.

Les 8,9 jours enregistrés à 36°C sont significativement plus élevés que les 8,2 observés à 31°C ($\alpha = 0,05$), 36°C se trouve donc bien dans la zone des températures limites supérieures pour lesquelles les durées rallongent, et les taux diminuent.

Le seuil inférieur de développement calculé est de 11°C.

2.1.3.3 Fécondité et longévité

M. progresivus

Les tableaux 7 et 8 résument l'analyse des courbes des figures 35, 36, et 37. Dans l'intervalle de 16 à 36°C, la longévité, qui est la résultante des 3 phases de préoviposition, d'oviposition, et de postoviposition (Tab.7), diminue avec l'augmentation de la température (les différences entre chaque température sont significatives). La longévité maximale de 22,1 jours est enregistrée à 16°C. A 36°C, la durée de vie qui n'est plus que de 4,3 jours, constitue probablement une valeur limite.

La fécondité journalière augmente en fonction de la température: à 16°C elle est pratiquement nulle (0,3 oeuf par femelle et par jour), puis elle atteint à 31°C sa moyenne maximale de 5,3 oeufs par femelle et enfin décroît à 36°C (3,5 oeufs par femelle) (Fig. 36 et 37, et tab.8). Le nombre total d'oeufs pondus par femelle est le plus élevé (42,1) à 26°C (tab.8). De 16 à 26°C, ce nombre passe de 0,8 à 42,1, puis décroît à partir de 26°C jusqu'à 36°C, température pour laquelle sa valeur n'est plus que de 15,3 oeufs.

La fécondité totale dépend à la fois de la fécondité journalière et de la durée d'oviposition. Parmi les 5 températures testées, c'est 26°C qui paraît la plus favorable. La diminution de la fécondité totale au-delà de cette valeur nous amène à penser que l'optimum thermique pour la fécondité de *M. progresivus* se situe autour de 26°C.

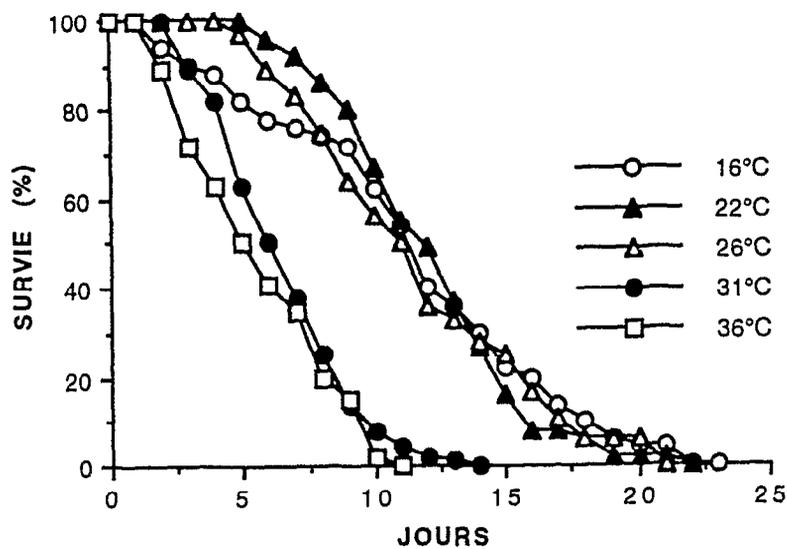


Figure 38. Influence de la température sur la survie (l_x) des femelles d'*Oligonychus gossypii*.

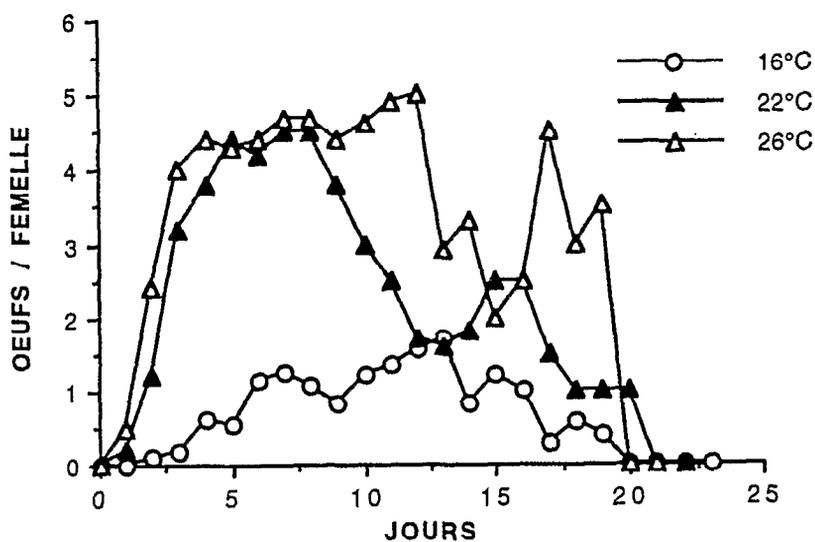


Figure 39. Fécondité journalière d'*Oligonychus gossypii* à 16, 22, et 26°C.

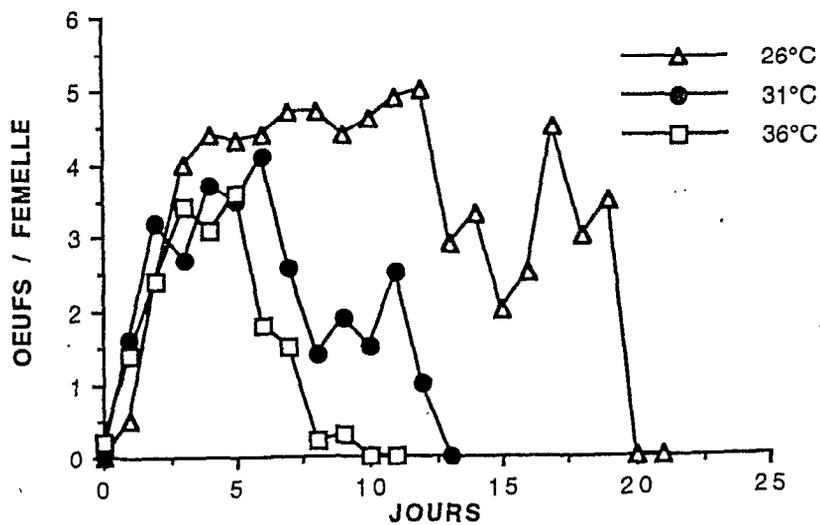


Figure 40. Fécondité journalière d'*Oligonychus gossypii* à 26, 31, et 36°C.

Tableau 9. Durées en jours ($\pm t .s_m$), des différentes phases de la vie des femelles d'*Oligonychus gossypii* en fonction des cinq températures. Les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha = 0,05$)

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
Préoviposition	4,9 \pm 0,4	2,3 \pm 0,2	2,2 \pm 0,3	1,5 \pm 0,3	1,2 \pm 0,2
Oviposition	7,6 \pm 1,3	8,7 \pm 1,0	8,3 \pm 1,3	4,6 \pm 0,7	4,4 \pm 0,7
Postoviposition	1,6 \pm 0,6	1,3 \pm 0,4	0,5 \pm 0,2	0,8 \pm 0,4	1,0 \pm 0,4
Longévité	12,3 \pm 1,7 a	12,3 \pm 1,0 a	10,8 \pm 1,4 a	6,7 \pm 0,7 b	5,6 \pm 0,9 b
Nbre de femelles	47	49	36	56	46

Tableau 10. Influence de la température sur la fécondité journalière et la fécondité totale des femelles d'*Oligonychus gossypii* (moyenne $\pm t .s_m$). Les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha = 0,05$)

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
Nbre moyen d'oeufs pondus / femelle	8,9 \pm 2,6 a	34,1 \pm 6,1 b	36,3 \pm 8,5 b	16,4 \pm 4,1 c	11,3 \pm 3,4 a
Nbre moyen d'oeufs pondus / femelle / jour	1,1 \pm 0,2	3,7 \pm 0,4	4,3 \pm 0,5	3,1 \pm 0,5	2,3 \pm 0,5
Nbre de femelles	43	49	36	56	46

O. gossypii

L'interprétation des figures 38, 39, et 40 concernant la fécondité et la longévité d'*O.gossypii* à 16, 22, 26, 31, et 36°C, est rapportée sur les tableaux 9 et 10. De 16 à 26°C, bien que les durées de vie ne soient pas significativement différentes, on note une tendance à un raccourcissement de la longévité, qui est de 10,8 jours à 26°C, contre 12,3 jours à 16 et 22°C. La longévité diminue de 31 à 36°C, où elle est réduite à 5,6 jours (valeur la plus faible des 5 températures testées).

Le nombre d'oeufs le plus bas, pondus par femelle et par jour, soit 1,1 oeufs, est observé à 16°C (Fig. 39 et 40 et tab.10). La ponte maximale (4,3) est notée à 26°C.

Dans l'intervalle 16 - 36°C, la fécondité journalière augmente de 16 à 26°C puis diminue jusqu'à 36°C. Les fécondités journalières, correspondant aux 5 températures (16, 22, 26, 31 et 36°C), sont toutes significativement différentes.

Le nombre total d'oeufs pondus le plus élevé est obtenu à 22 et 26°C, les valeurs respectives de 34,1 et 36,3 oeufs par femelle n'étant pas significativement différentes (Tab.10). On enregistre la valeur la plus faible de 8,9 oeufs par femelle à 16°C.

2.1.3.4 Paramètres démographiques

M. progresivus

Les différents paramètres démographiques, déterminés pour chacune des cinq températures testées, sont répertoriés sur le tableau 11.

Tableau 11. Influence de la température sur les paramètres démographiques de *Mononychellus progresivus*. Les valeurs du taux net de reproduction (R_0) et du taux intrinsèque d'accroissement naturel par jour (r_m) sont suivies des intervalles de confiance ($\alpha = 0,05$).

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
R_0	0,0	15,7 ± 2,5	27,3 ± 4,6	19,0 ± 2,7	1,4 ± 0,4
G	0,0	23,5	14,7	10,2	11,2
r_m	0,000	0,117 ± 0,004	0,224 ± 0,008	0,289 ± 0,012	0,028 ± 0,026
λ	0,00	1,12	1,25	1,34	1,03

A l'exception de 16°C où les valeurs sont nulles (aucun développement), le r_m le plus bas calculé (0,028) est réalisé à 36°C. Cette valeur très faible confirme la proximité de la température limite supérieure. C'est à 31°C que l'on obtient le r_m le plus élevé, soit 0,289, pour une durée moyenne de génération de 10,2 jours, et un nombre de femelles produites par femelle à chaque génération de 19,0.

L'optimum thermique pour l'expression des populations de *M. progresivus* se situe donc autour de 31°C. Ce résultat est comparable à ceux obtenus par YANINEK *et al.* (1989a) pour la même espèce.

O. gossypii

Tableau 12. Influence de la température sur les paramètres démographiques d'*Oligonychus gossypii*. Les valeurs du taux net de reproduction (R_0) et du taux intrinsèque d'accroissement naturel par jour (r_m) sont suivies des intervalles de confiance ($\alpha = 0,05$).

	16°C	22°C	26°C	31°C	36°C
R_0	0,0	16,1 ± 2,6	20,7 ± 4,3	12,8 ± 2,6	1,6 ± 0,4
G	0,0	21,1	16,4	11,9	12,4
r_m	0,000	0,132 ± 0,006	0,185 ± 0,010	0,214 ± 0,016	0,036 ± 0,024
λ	0,00	1,14	1,20	1,24	1,04

Sur le tableau 12 sont représentées les valeurs de R_0 , G, r_m et λ pour les cinq températures testées (16, 22, 26, 31, et 36°C).

Les r_m sont tous significativement différents les uns des autres. Ils augmentent de 16 à 31°C, puis diminuent très fortement à 36°C. La valeur du r_m la plus élevée (0,214) se situe à 31°C, et la plus basse (0,036) à 36°C. Comme pour *M. progresivus*, la limite thermique supérieure se trouve aux environs de 36°C et l'on peut estimer l'optimum de température pour le développement des populations dans une zone très proche de 31°C.

2.1.3.5 Comparaison entre la biologie du développement de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*.

Durées et taux de développement

Les durées de développement et donc les taux de développement de ces deux espèces sont identiques à 22 et 26°C.

A 36°C les durées diffèrent significativement: 8,3 jours pour *M. progresivus*, et 8,9 jours pour *O.gossypii*.

La différence significative la plus importante est observée à 31°C où la durée de développement de *M. progresivus* de 7,2 jours est plus courte d'un jour que celle d'*O. gossypii* (8,2 jours). Il est à noter, qu'à 16°C aucun oeuf de *M. progresivus* ne se développe, alors que 20 pour cent des oeufs d'*O. gossypii* donnent naissance à des larves.

Les deux espèces ont les mêmes durées, donc les mêmes taux de développement, à 22 et 26°C, et ont des durées significativement différentes à 31°C et 36°C.

L'analyse comparée des durées de développement permet de faire deux remarques importantes:

- les seuils inférieurs de développement sont différents, 13°C pour *M. progresivus* et 11°C pour *O.gossypii*.
- les limites thermiques supérieures semblent différentes, avec une valeur seuil pour *M. progresivus* très légèrement supérieure à celle d'*O.gossypii*.

On peut dire en conclusion que l'intervalle de température dans lequel *O.gossypii* peut se développer est plus large que celui de *M. progresivus*, le seuil inférieur de développement étant plus bas et la limite supérieure, qui reste à déterminer de façon plus précise, semblant être sensiblement la même.

Fécondité longévité

A 16 et 22°C, les longévités d'*O. gossypii*, qui ont la même valeur (12,3 jours), sont beaucoup plus faibles que celles de *M. progresivus* (22,1 et 16,4 jours). Ces valeurs deviennent comparables à 26, 31 et 36°C.

La fécondité journalière maximale est obtenue à 26°C pour *O. gossypii*, soit 4,3 oeufs par jour et par femelle et à 31°C pour *M. progresivus*, soit 5,3 oeufs par jour et par femelle. A 16°C, la fécondité journalière d'*O. gossypii* de 1,1 oeuf par jour est

largement supérieure à celle observée pour *M. progresivus*, dont la ponte de 0,3 oeuf par jour est pratiquement nulle.

La fécondité totale maximale des deux espèces est obtenue à 26°C. Celle de *M. progresivus* (42,1 oeufs) est toutefois significativement supérieure à celle d'*O. gossypii* (36,3). A 16°C, le nombre total d'oeufs pondus par *O. gossypii* (8,9 oeufs par femelle) est dix fois supérieur à celui de *M. progresivus*.

A 16°C et 22°C, les fécondités journalière et totale d'*O. gossypii* sont supérieures à celles de *M. progresivus*, par contre de 26°C à 36°C le phénomène s'inverse. *O. gossypii* paraît moins sensible que *M. progresivus* aux basses températures, la valeur du seuil inférieur de développement, qui est plus basse chez *O. gossypii*, semble confirmer cette hypothèse.

Pour le développement des populations, l'optimum de température d'*O. gossypii* semble être inférieur à celui de *M. progresivus*.

Paramètres démographiques

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel est un bon indice de comparaison, car son calcul nécessite l'intégration et la synthèse des différents paramètres biologiques. Les r_m d'*O. gossypii* et de *M. progresivus* sont significativement différents à 22, 26, et 31°C. A 36°C, température extrême, les valeurs sont les mêmes.

Le r_m d'*O. gossypii* est plus important que celui de *M. progresivus* à 22°C. A 26 et 31°C, les valeurs des r_m obtenues pour *M. progresivus* sont très supérieures à celles déterminées pour *O. gossypii*.

Les taux d'accroissement des populations de *M. progresivus* dans des intervalles de température que l'on retrouve en zone tropicale sont toujours supérieurs à ceux d'*O. gossypii*. Ceci s'explique en partie par une très bonne adaptation à la plante. *O. gossypii*, qui est polyphage, semble éprouver plus de difficultés à vivre sur manioc.

2.2 Analyse de la relation entre la température et les différents paramètres biologiques et démographiques

Chez les individus poïkilothermes, il existe une relation étroite entre la biologie du développement et la température. Nous avons dans cette partie, essayé d'analyser et de décrire cette relation à l'aide de fonctions mathématiques.

2.2.1 Relation entre la température, et les taux de développement et d'accroissement naturel

Pour caractériser la relation entre la température $T(^{\circ}\text{C})$, et le taux de développement R_j exprimé en jours^{-1} ($R_j(T) = 1/\text{Durée de développement du stade } j$ observée à la température T) d'une part, et le taux intrinsèque d'accroissement naturel $r_m(T)$ d'autre part, nous avons choisi le modèle analytique de LOGAN *et al.* (1976).

$$R_j = p_3 \{ \exp [p_4(T - T_b)] - \exp [p_4(T_m - T_b) - 1/p_5(T_m - T)] \} \quad (4.4)$$

$$r_m = p_6 \{ \exp [p_7(T - T_b)] - \exp [p_7(T_m - T_b) - 1/p_8(T_m - T)] \} \quad (4.5)$$

où T_b est la température expérimentale la plus basse et T_m la température létale estimée. L'ajustement des équations (4.4) et (4.5) a été effectué à partir des taux calculés pour chaque température.

L'estimation des paramètres $p_{3..8}$, spécifiques de chaque espèce, a été réalisée en utilisant le programme LEAS élaboré par l'unité de Biométrie de l'E.N.S.A-Montpellier, dont la procédure statistique minimise par itérations successives la somme des carrés des résidus.

2.2.2 Relation entre température et survie endogène

L'influence de la température sur la survie endogène S de l'ensemble des stades préimaginaux a été décrite à l'aide d'un polynôme d'ordre 4.

$$S(T) = p_9 + p_{10}(T) + p_{11}(T)^2 + p_{12}(T)^3 + p_{13}(T)^4 \quad (4.6)$$

2.2.3 Relation entre température et fécondité totale

La description de relation entre la fécondité totale F par femelle et la température est réalisée à l'aide d'un polynôme d'ordre 2.

$$F(T) = p_{14} + p_{15}(T) + p_{16}(T)^2 \quad (4.7)$$

2.2.4 Résultats

2.2.4.1 Durée de développement et mortalité

M. progresivus

La description de la survie (fig. 41) à l'aide du polynôme (éq.4.5), nous permet de délimiter une zone de température optimale où les valeurs du taux de survie sont maximales. Cet intervalle de température se situe approximativement entre 22 et 31°C, en dehors de ces limites les taux de survie diminuent très rapidement.

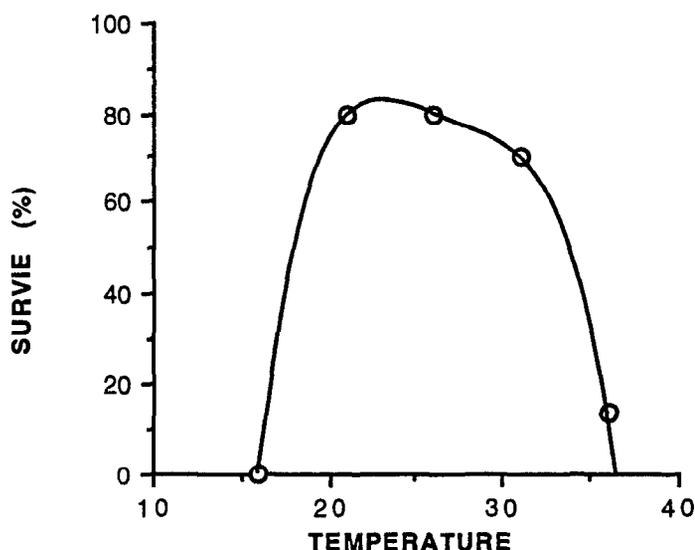


Figure 41. Description de l'influence de la température sur la survie endogène de *Mononychellus progresivus* à l'aide d'un polynôme d'ordre 4 (trait continu). Les symboles correspondent aux survies observées à 16, 22, 26, 31, et 36°C.

Les relations entre le taux de développement et la température sont représentées à la figure 42. Le modèle analytique non linéaire et non symétrique de LOGAN *et al.* (1976), permet une bonne description de la relation existant entre la température et le taux de développement.

La relation n'est linéaire que dans l'intervalle pour lequel les températures ne sont pas proches des températures limites inférieures ou supérieures, soit pour *M. progresivus* entre 21 et 33°C. En ce qui concerne les températures inférieures à 20°C, plus on s'approche du seuil théorique inférieur, moins les écarts entre les durées sont importants. Le taux de développement tend très vite vers une valeur limite située aux environs de 0,03, qui équivaut à une durée de développement d'une trentaine de jours. Cette durée maximale correspond à une température seuil caractéristique du

métabolisme enzymatique de l'acarien au-dessous de laquelle il ne pourra se développer.

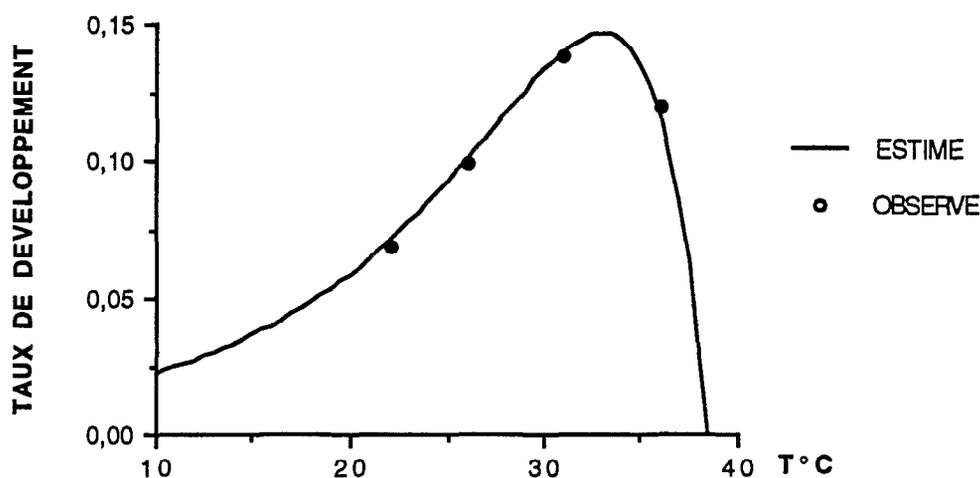


Figure 42. Relation entre température et taux de développement de *Mononychellus progresivus*. Les points concernent les taux observés à 22, 26, 31, et 36°C, et la courbe les taux estimés d'après le modèle de LOGAN *et al.* (1976).

On estime, d'après le modèle de LOGAN *et al.* (1976), que la durée de développement la plus courte, et par conséquent le taux le plus élevé, sont obtenus à 33°C. Au-delà de cette température, les valeurs des taux diminuent très rapidement et les durées rallongent. On évalue la limite thermique supérieure à 38,5°C.

Une synthèse des informations obtenues par l'étude classique et celles apportées par cette analyse complémentaire, nous permet de dire que *M. progresivus* peut se développer entre des températures comprises entre 13 et 38,5°C. La relation entre la température et les taux de développement est linéaire entre 20 et 33°C et les mortalités les plus faibles sont observées à l'intérieur de ces limites.

O.gossypii

Les températures pour lesquelles les taux de survie sont les plus élevés (fig.43), se trouvent dans un intervalle compris entre 22 et 31°C, comme pour *M. progresivus*, bien que les mortalités soient plus élevées ici.

La durée la plus courte estimée d'après le modèle de LOGAN *et al.* (1976) (fig.44) est obtenue à 33°C et le seuil thermique supérieur est évalué à 38,5°C, comme dans le cas de *M. progresivus*.

L'intervalle de température dans lequel *O.gossypii* peut se développer se situe entre 11 et 38,5°C. Bien que cet intervalle paraisse important, il est à noter que la tranche optimale, pour laquelle on observe les taux de survie les plus élevés, est comprise entre 22 et 31°C.

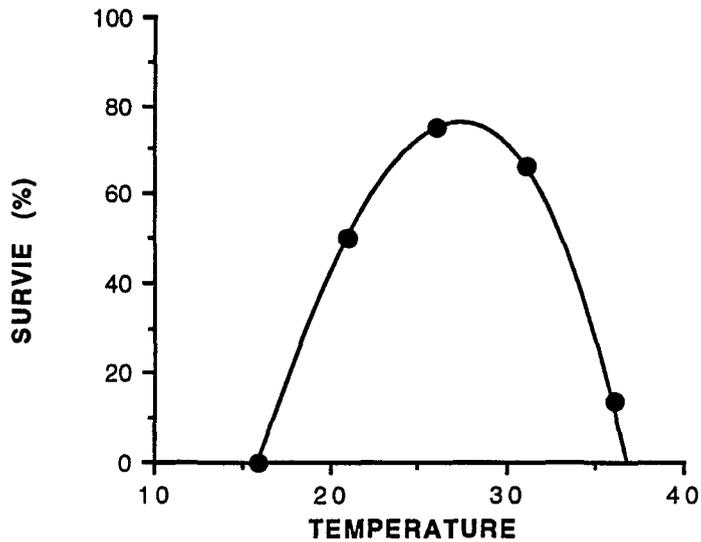


Figure 43. Description de l'influence de la température sur la survie endogène d'*Oligonychus gossypii* à l'aide d'un polynôme d'ordre 4 (trait continu). Les symboles correspondent aux survies observées à 16, 22, 26, 31 et 36°C.

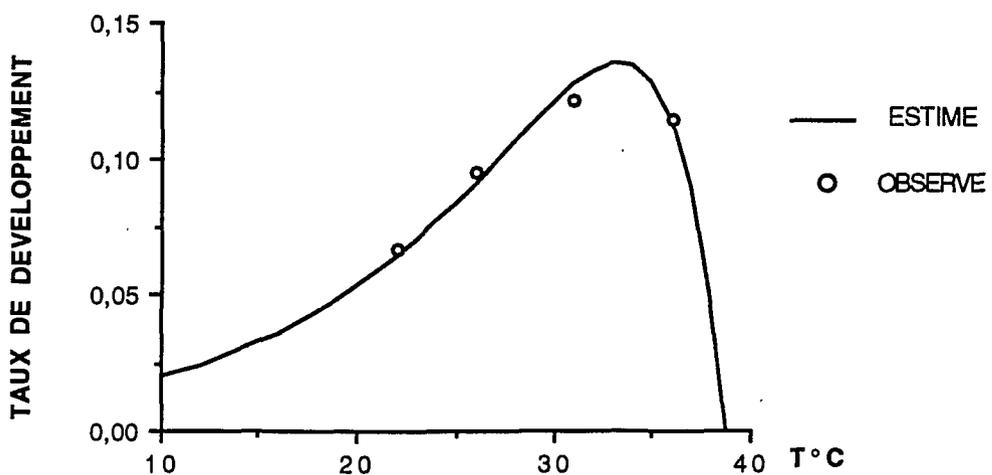


Figure 44. Relation entre température et taux de développement d'*Oligonychus gossypii*. Les points concernent les taux observés à 22, 26, 31, et 36°C, et la courbe les taux estimés d'après le modèle de LOGAN *et al.* (1976).

2.2.4.2 Fécondité

M. progresivus

La figure 45 représente la relation entre la fécondité totale et la température. D'après la forme de la courbe, les fécondités les plus importantes se retrouvent dans une zone comprise entre 25 et 30°C.

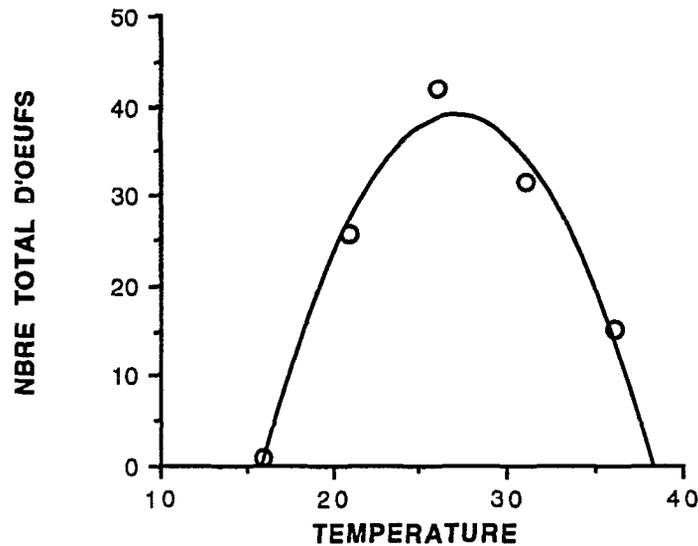


Figure 45. Description de l'influence de la température sur la fécondité totale de *Mononychellus progresivus* à l'aide d'un polynôme d'ordre 2 (trait continu). (○) fécondités observées à 16, 22, 26, 31 et 36°C.

O.gossypii

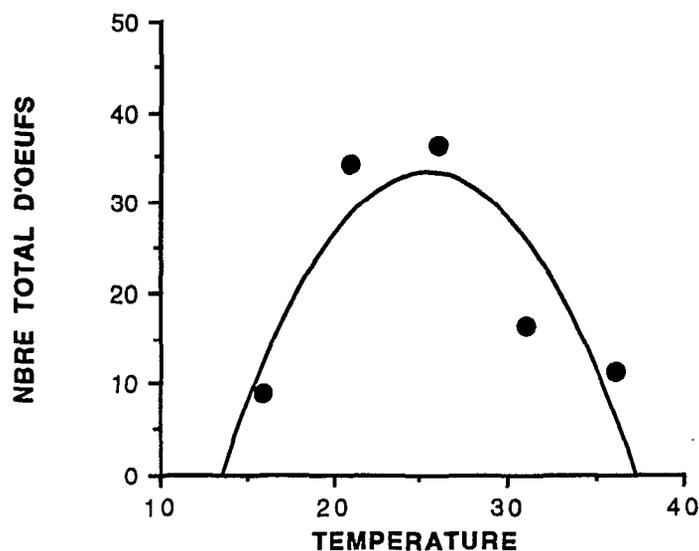


Figure 46. Description de l'influence de la température sur la fécondité totale d'*Oligonychus gossypii* à l'aide d'un polynôme d'ordre 2 (trait continu). (●) fécondités observées à 16, 22, 26, 31 et 36°C.

La forme de la parabole laisse supposer que l'intervalle des températures optimales pour la ponte des femelles d'*O.gossypii* se situe entre 23 et 27°C (fig. 46). On remarque ici que les valeurs sont plus faibles que pour l'acarien vert.

2.2.4.3 Paramètres démographiques

M. progresivus

Nous avons utilisé ici aussi le modèle analytique de LOGAN *et al.* (1976), pour représenter la relation entre la température et le r_m (fig.47). La température optimale, pour laquelle le r_m serait le plus élevé, est estimée à 31,5°C pour une valeur du taux intrinsèque d'accroissement de 0,292. La limite supérieure est estimée à 36,2°C.

O. gossypii

L'utilisation du modèle de LOGAN *et al.* (1976) (fig. 47), permet d'évaluer à 30°C la température optimale pour le développement des populations d'*O. gossypii*. Le seuil thermique supérieur est obtenu à 36,4°C, soit à une valeur légèrement supérieure à celle qui a été notée pour l'acarien vert.

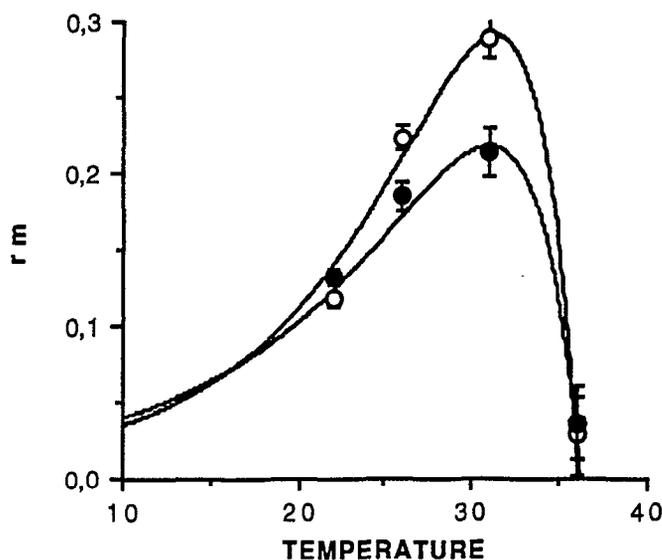


Figure 47. Description de l'influence de la température sur les taux intrinsèques d'accroissement (r_m) de *Mononychellus progresivus* (O) et d'*Oligonychus gossypii* (●) à l'aide du modèle de LOGAN *et al.* (1976). Les symboles sont les valeurs observées avec leur intervalle de confiance ($\alpha = 0,05$), les courbes sont obtenues avec le modèle de LOGAN.

2.2.4.4 Comparaison des paramètres démographiques de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*

L'utilisation du modèle de LOGAN *et al.* (1976) (Fig.47) permet de confirmer que l'intervalle de température dans lequel *O. gossypii* peut assurer le développement de ses populations (de 11 à 36,4°C) est plus important que celui de *M. progresivus* (de 13 à 36,2°C). Jusqu'à 23°C, les r_m d'*O. gossypii* sont plus élevés que ceux de *M. progresivus*, car le seuil de développement de l'acarien rouge est plus bas. Au-delà de cette température, les valeurs de *M. progresivus* deviennent plus importantes, avec un maximum de 0,292, atteint à 31,5°C, alors que l'optimum thermique d'*O. gossypii* se trouve à 30°C, pour un r_m maximal situé autour de 0,212.

La différence entre les r_m s'explique par la mortalité beaucoup plus importante que l'on observe chez *O. gossypii*. Son introduction dans le calcul des taux de croissance diminue fortement les valeurs obtenues.

L'analyse des paramètres biologiques et démographiques avec l'aide de fonctions descriptive et analytique, apporte des éléments supplémentaires à l'étude classique. Les réponses au facteur étudié sont caractérisées de manière continue, alors que l'étude classique ne permet qu'un raisonnement point par point.

Ces deux analyses complémentaires sont donc nécessaires lors d'études de ce type.

3 - CONCLUSION

L'étude de l'influence de la température sur les paramètres biologiques, nous a permis de caractériser les deux espèces d'acariens phytophages. *O. gossypii* se développe dans un intervalle de température plus large que *M. progresivus*, cependant les valeurs de ses paramètres biologiques sont moins importantes et l'amplitude de leur réponse au facteur thermique est moins élevée.

Les r_m et l'étude de leur relation en fonction de la température, ne se limitent pas à des comparaisons interspécifiques, les résultats obtenus apportent également des informations complémentaires, facilitant la compréhension de la dynamique des populations.

La distribution dans la partie apicale des plants de manioc de *M. progresivus*, et dans la partie basale d'*O. gossypii* peut être attribuée, par exemple, toute considération d'ordre évolutionniste mise à part, à la différence des valeurs de r_m de ces deux espèces. En effet, lors de la colonisation d'un plant, qui se fait toujours vers le haut, *M.*

progresivus est plus compétitif puisque son taux de croissance est plus élevé. Ses populations restent donc toujours concentrées dans la zone de croissance des nouvelles feuilles.

Les pullulations d'*O. gossypii* observées uniquement en saison sèche peuvent s'expliquer en partie par la réponse de son r_m à la température. En effet, durant cette période les températures moyennes journalières sont les plus basses de l'année (25-26°C), et elles correspondent à la tranche optimale pour l'expression maximale du taux de croissance des populations d'*O. gossypii*. De plus, comme dans cet intervalle les valeurs des r_m d'*O. gossypii* sont équivalentes à celles de *M. progresivus* (voire supérieures), il ne peut y avoir une dominance importante de l'acarien vert.

Chapitre 5

Modélisation du sous-système manioc-acariens phytophages

Les principes de l'analyse des systèmes n'ont été introduits dans la recherche sur les agrosystèmes qu'au début des années 1970 afin de développer des programmes de protection intégrée (HUFFAKER et CROFT, 1976). Depuis, la construction et l'utilisation de modèles mathématiques en écologie appliquée sont devenues des pratiques courantes pour tenter de décrire et de comprendre les interrelations existantes, ainsi que pour mieux gérer ces systèmes à des niveaux de complexité sans cesse croissants (GETZ et GUTIERREZ 1982; BAUMGÄRTNER et GUTIERREZ, 1989).

On trouve dans la bibliographie un grand nombre de modèles utilisant des approches variées. L'utilisation de ces différentes approches pour l'analyse des agrosystèmes a été discutée sur le plan pratique par GETZ et GUTIERREZ (1982), BAUMGÄRTNER et GUTIERREZ (1989) et sur le plan théorique notamment par ÅGREN et BOSATTA (1990). D'une manière générale, on peut distinguer deux principaux types de modèles :

- les modèles conçus pour la protection phytosanitaire et utilisés soit d'une manière tactique (au niveau d'un champ et à un moment donné), soit d'une manière stratégique (à une échelle plus globale). En pratique, ils sont simples et tentent essentiellement de décrire la phénologie de certaines populations (animales ou végétales) en fonction d'un petit nombre de paramètres tels que la température ou la pluviométrie par exemple.
- les modèles dits de recherche, qui sont développés pour l'étude et l'analyse de systèmes complexes. Ces derniers, dont le niveau de réalisme élevé requis n'est atteint qu'à travers une considération plus détaillée des facteurs de l'environnement (BAUMGÄRTNER et SEVERINI, 1987), ont pour but l'étude de la dynamique des organismes du système considéré en tenant compte des relations existant à l'intérieur d'un même niveau, et entre les différents niveaux trophiques (GUTIERREZ *et al.*, 1987; BAUMGÄRTNER *et al.*, 1988). L'élaboration et le développement des modèles de recherche nécessitent l'estimation d'un grand nombre de paramètres inhérents au système étudié et incitent à des travaux pluridisciplinaires (ZAHNER, 1985). Leur caractère analytique et

explicatif en font des outils indispensables, non seulement dans le cadre d'études de systèmes complexes, mais aussi pour la prise de décisions lors de la gestion d'un agrosystème (BIANCHI, 1989; BAUMGÄRTNER et BONATO, 1991).

1 - APPROCHE ET TECHNIQUES DE MODELISATION

L'analyse de l'agrosystème manioc est basée sur l'approche démographique développée par GUTIERREZ et WANG (1976), et revue par BAUMGÄRTNER et GUTIERREZ (1989). Son utilisation et son application à plusieurs agrosystèmes tels que le cotonnier (GUTIERREZ *et al.*, 1987), le manioc (GUTIERREZ *et al.*, 1988a,b,c), le pommier (BAUMGÄRTNER *et al.*, 1990), le niébé (TAMO et BAUMGÄRTNER, 1991), et la vigne (WERMELINGER *et al.*, 1991a), en ont confirmé la grande utilité pour l'étude et la compréhension des relations interpopulationnelles existantes dans de tels systèmes. Bien que l'agrosystème manioc ait déjà été étudié avec cette approche (GUTIERREZ *et al.*, 1988a, b et c), trois raisons majeures justifient la présentation d'un tel travail ici:

- la culture du manioc au Congo se déroule sur 24 mois au lieu de 12 en Afrique de l'ouest, durée et région pour lesquelles a été élaboré le modèle de GUTIERREZ *et al.* (1988a, b et c).

- l'étude de l'impact de l'acarien vert dans le modèle proposé par GUTIERREZ *et al.* (1988c) est théorique et n'a jamais fait l'objet d'une validation quantitative.

- la présence dans nos essais d'un deuxième acarien phytophage *O. gossypii*, dont la phase de pullulation, qui succède à celle de *M. progresivus*, accroît l'impact des acariens phytophages sur la croissance de la plante.

Le concept développé par GUTIERREZ et WANG (1976) permet de lier la théorie classique des populations et la physiologie de la plante (GUTIERREZ *et al.*, 1987; BAUMGÄRTNER et GUTIERREZ, 1989); c'est-à-dire de traiter de la démographie, et des interactions entre les différents éléments qui définissent la structure et la dynamique du système.

Selon cette approche, un agrosystème est composé de différentes populations de phytophages, de parasites, de prédateurs, etc. La plante est aussi considérée comme un ensemble de populations d'organes (feuilles, tiges, racines, fruits).

Le modèle permet à la fois l'étude du développement de ces populations, qui ont chacune leurs caractéristiques intrinsèques et qui sont sous l'influence de variables directrices telles que la température, l'hygrométrie etc., ainsi que la caractérisation de leurs interrelations, qu'elles se situent à un même niveau trophique ou entre des niveaux trophiques différents.

1.1 Le développement des populations.

L'étude du développement des populations de chaque niveau trophique est réalisée d'après un même principe, consistant à simuler leur dynamique à travers des tables de survies spécifiques à l'âge et variant dans le temps (GILBERT *et al.*, 1976; SEVERINI *et al.*, 1990b). Ce type de modèle permet de décrire par un ensemble d'équations le développement des populations en tenant compte de leur structure d'âge. Le modèle retenu pour l'étude des processus démographiques est le modèle à retard réparti variant dans le temps de MANETSCH (1976) et VANSICKLE (1977) ou plus simplement "modèle de delay", dont l'utilisation a été présentée en détail par SEVERINI *et al.* (1990a).

Le modèle de MANETSCH (1976) est basé sur le développement de cohortes et il permet de considérer la variabilité de chaque individu (ou stochasticité), qui caractérise tout processus biologique. Suivons le développement d'une cohorte en conditions contrôlées constantes, par exemple le passage de l'oeuf à l'adulte chez un acarien. Bien que chacun de ces oeufs ait le même âge, l'émergence des adultes ne se fera pas de façon synchrone, mais sera au contraire distribuée dans le temps autour d'une durée moyenne caractéristique de l'espèce et des conditions contrôlées. Le modèle développé par MANETSCH (1976) tient compte de cette variabilité et il est important à ce niveau de présenter sommairement et le plus simplement possible sa structure mathématique [une explication beaucoup plus détaillée est donnée par SEVERINI *et al.* (1990a)].

Les individus qui composent une population, passent tout au long de leur vie par une succession de stades et l'on peut représenter le développement d'une population comme le passage obligatoire des individus à travers une série de $k=1,2,..K$ boîtes noires où chaque boîte correspond à un stade (fig. 48).

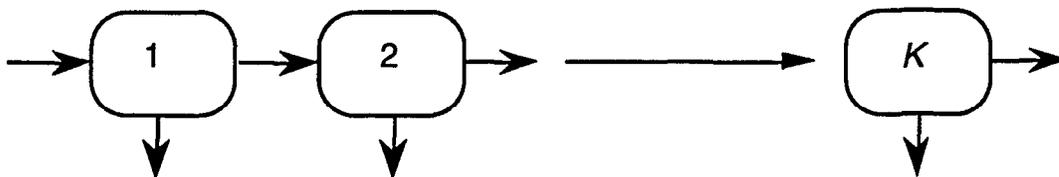
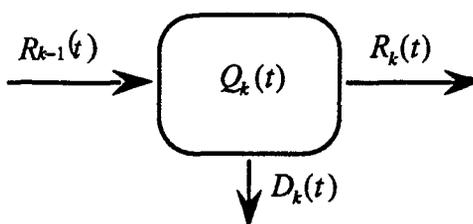


Figure 48. Représentation schématique de la structure d'une population à K stades de développement.

Considérons un instant la k^{ème} boîte:



$R_{k-1}(t)$ est le taux d'individus entrant dans le k^{ème} stade par unité de temps t , $R_k(t)$ le taux d'individus sortant, $D_k(t)$ le taux d'individus qui disparaissent (mortalité), et $Q_k(t)$ la quantité d'individus restant dans le k^{ème} stade.

On peut écrire trois équations dans lesquelles $U_k(t)$ et $B_k(t)$ sont des paramètres estimés à partir des données expérimentales:

la première pour la dynamique

$$R_k(t) = U_k(t) \cdot Q_k(t) \quad (5.1)$$

la deuxième pour la mortalité

$$D_k(t) = B_k(t) \cdot Q_k(t) \quad (5.2)$$

la troisième pour la conservation

$$\frac{dQ_k(t)}{dt} = R_{k-1}(t) - R_k(t) - D_k(t) \quad (5.3)$$

Il est possible de décrire la dynamique de ce stade uniquement en fonction du flux R (voir SEVERINI *et al.*, 1990a). Pour plus de simplicité suivons un développement sans mortalité, c'est-à-dire $B_k(t) = 0$; la relation entre le taux d'entrants $R_{k-1}(t)$ et le taux de sortants $R_k(t)$ s'écrit (MANETSCH et PARK, 1974; SEVERINI *et al.*, 1990a):

$$L R_k(t) = R_{k-1}(t) \quad (5.4)$$

où L qui est un opérateur linéaire d'ordre H est égal à:

$$L = a_0 + a_1 \frac{d}{dt} + \dots + a_H \frac{d^H}{dt^H} \quad (5.5)$$

Sachant qu'une somme d'équations différentielles d'ordre H est équivalente à la somme d'une série de H équations d'ordre 1 (MANETSCH et PARK , 1974), si l'on remplace l'opérateur linéaire L d'ordre H par H opérateurs linéaires d'ordre 1, l'équation (5.4) devient un système d'équations, où chacune d'entre elles s'écrit:

$$r_{h-1}(t) = a_0 r_h(t) + a_1 \frac{dr_h(t)}{dt} \quad (5.6)$$

avec $r_0(t) = R_{k-1}(t)$, et $r_h(t) = R_k(t)$.

$r_h(t)$, est le taux de transition "intermédiaire" de la h^{ème} équation d'ordre 1 (ou du sous-stade h) du système.

soit $a_0 = 1$, et $a_1 = \frac{1}{c}$ ($c =$ constante), on obtient l'équation [20] de SEVERINI *et al.* (1990a) pour la h^{ème} équation (de H)

$$\frac{dr_h(t)}{dt} = c[r_{h-1}(t) - r_h(t)] \quad (5.7)$$

$h = 1, 2, \dots, H$

D'un point de vue biologique comme le souligne SEVERINI *et al.* (1990a), il y a une solution au système d'équations (5.7) lorsque tous les individus entrent dans le premier sous-stade au même moment. C'est ce qui se produit lorsqu'une cohorte commence son développement. Une transformation de Laplace permet de résoudre le système (5.7), où la distribution du flux d'individus sortants devient alors:

$$r_H(t) = \frac{c^H}{(H-1)!} e^{-ct} t^{H-1} \quad (5.8)$$

soit une fonction de probabilité de la famille de Erlang, où H détermine la forme de la fonction et DEL qui est défini par:

$$DEL = \frac{H}{c} \quad (5.9)$$

avec sa variance $\sigma^2 = \frac{H}{c^2}$

correspond à la valeur moyenne de la distribution, c'est-à-dire dans notre cas au temps nécessaire au passage du stade. $r_h(t)$ représente le nombre ou encore la fréquence des individus sortant du stade k aux différents temps t.

Si DEL est constant, le modèle est appelé modèle à retard distribué invariant dans le temps sans mortalité. Dans notre cas, le DEL est fonction de la température donc sa valeur varie. Si nous voulons tenir compte de la mortalité AR , également dépendante de la température, l'équation (5.7) devient alors (VANSICKLE, 1977):

$$\frac{dr_h(t)}{dt} = \frac{H}{DEL(T(t))} \left[r_{h-1}(t) - r_h(t) \left(1 + \frac{AR(T(t)) DEL(T(t))}{H} + \frac{dDEL(T(t))}{H dt} \right) \right]$$

(éq.10 de VANSICKLE (1977))

soit $\varepsilon(T)$ = taux de survie spécifique du stade et dépendant de la température

on a $DEL(T(t)) = (\varepsilon(T(t))^{-1/H} - 1) D(T(t))$ (éq.17 de VANSICKLE (1977))

$$AR(T(t)) = H \left[\frac{1}{D(T(t))} - \frac{1}{DEL(T(t))} \right] \quad (\text{éq.18 de VANSICKLE (1977)})$$

où $AR(t)$ encore appelé "attrition", correspond au taux de perte proportionnel du stade. $D(T(t))$ est la durée de développement instantanée observée chez les individus passant le processus. Lorsque ε n'est pas uniquement dépendant de la température, le calcul de DEL et de AR se fait différemment.

Le modèle est maintenant appelé modèle à retard distribué variant dans le temps avec mortalité. C'est ce type de modèle que nous avons utilisé ici.

1.2 Interactions entre les populations

Généralement, les interactions sont décrites et analysées avec des fonctions spécifiques pour la compétition, la réponse fonctionnelle et la réponse numérique (BEDDINGTON *et al.*, 1976; HASSEL *et al.*, 1976; HASSEL, 1978). Ces fonctions traitent uniquement les interactions de manière numérique, or l'approche démographique demande un modèle plus général, afin que les relations définies ci-dessus soient applicables à n'importe quelle qualité (nombre, masse, énergie) d'une population animale ou végétale. Le modèle de pool métabolique, défini par GUTIERREZ et WANG (1976) et incorporé dans le cadre des processus démographiques, est particulièrement adapté à ce type d'études. Initialement prévu pour représenter les

interactions entre les populations d'organes des plantes, le principe de ce modèle de pool métabolique est le suivant: chaque jour, les métabolites par exemple les carbohydrates produits par la photosynthèse et venant des réserves (OFFRE), entrent dans un pool commun (fig.49). Ils sont, à partir de cela, redistribués aux différents organes, qui ont leur propre DEMANDE, suivant certaines priorités prédéfinies, en fonction du rapport OFFRE/DEMANDE. D'une manière générale la première priorité concerne toujours la maintenance de la plante (respiration des tissus et coût de conversion), puis le développement des parties reproductives (fruits), celui des parties végétatives (feuilles, tiges, racines) et enfin des réserves. Mais ce modèle de pool métabolique permet aussi la représentation des interactions avec et entre les autres niveaux trophiques, simplement en agissant sur l'acquisition et l'attribution des métabolites, ainsi que sur le rapport OFFRE/DEMANDE.

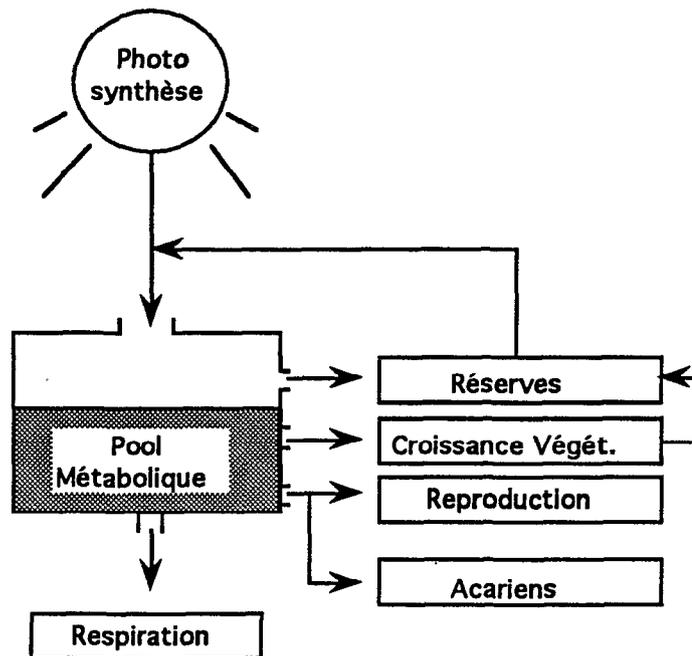


Figure 49. Modèle de pool métabolique pour les carbohydrates. Les flèches indiquent les flux de masse.

2 - DESCRIPTION DU MODELE GENERAL

Le système étudié concerne les deux niveaux trophiques que sont la plante et les acariens verts et rouges. Dans notre modèle, le manioc est composé de populations de feuilles, de tiges, de racines non tubérisées, de tubercules et de fruits. Nous étudions la dynamique de la masse, c'est-à-dire la croissance en matière sèche de tous ces organes, et la dynamique du nombre pour les fruits et les feuilles uniquement. La principale

caractéristique de notre approche est le contrôle de la croissance de tous les organes par le nombre de feuilles.

Pour les deux acariens, on ne s'intéresse qu'aux informations relatives à la dynamique du nombre d'oeufs et de stades mobiles afin de pouvoir comparer les résultats simulés aux observations de terrain.

Les simulations sont faites sur la base des jours (unités), mais dans le modèle on calcule les différentes valeurs par intervalle de temps Δt avec:

$$\Delta t = \frac{1}{Z} = \text{dimension de l'incrémentation et}$$
$$Z = 10 = \text{nombre d'incrémentations par jour.}$$

Comme les taux de développement des populations, appartenant aux deux niveaux trophiques, dépendent étroitement de la température, le calendrier a été remplacé ici par la notion de temps physiologique (CAMPBELL *et al.*, 1974).

Chaque jour, on calcule donc le temps physiologique $\Delta t'$, qui est égal à:

$$\Delta t' = \sum_{i=1}^Z (T_i - T_0) \frac{1}{Z} = \sum_{i=1}^Z (T_i - T_0) \Delta t \quad \text{où}$$

T_0 = seuil de température pour le développement de l'organe considéré, T_i = température moyenne durant l'intervalle i ($i = 1, \dots, Z$). T_i est calculée d'après une fonction sinusoïdale qui est forcée entre les températures minimale et maximale journalières (CERRUTI, 1990), car nous ne disposons que des extrêmes journaliers.

Les 13 populations dont notre modèle tient compte sont:

$j = 1, \dots, 7$ concerne le manioc avec,

($j = 1$) pour le nombre des feuilles

($j = 2$) pour la masse des feuilles

($j = 3$) pour la masse des tiges

($j = 4$) pour le nombre des fruits

($j = 5$) pour la masse des fruits

($j = 6$) pour la masse des racines

($j = 7$) pour la masse des tubercules

$j = 8, \dots, 13$ concerne les acariens avec,

($j = 8$) pour le nombre d'oeufs de *M. progresivus*

($j = 9$) pour le nombre d'immatures de *M. progresivus*

($j = 10$) pour le nombre d'adultes de *M. progresivus*

($j = 11$) pour le nombre d'oeufs de *O. gossypii*

($j = 12$) pour le nombre d'immatures de *O. gossypii*

($j = 13$) pour le nombre d'adultes de *O. gossypii*.

Le modèle à retard distribué variant dans le temps avec mortalité de VANSICKLE (1977) (voir plus haut), permet l'analyse démographique de toutes les populations j considérées dans ce système. Il est important de réécrire ici en termes de différence d'équations le développement des populations pour l'intervalle de temps Δt :

$$r_{j,1}(t + \Delta t) = r_{j,1}(t) + \frac{H \Delta t}{DEL_j(T(t))} \cdot$$

$$\left[x_j(t) - r_{j,1}(t) \left[1 + \frac{DEL_j(T(t)) - DEL_j(T(t-1))}{\Delta t H} + AR(T(t)) \frac{DEL_j(T(t))}{H} \right] \right]$$

$$r_{j,2}(t + \Delta t) = r_{j,2}(t) + \frac{H \Delta t}{DEL_j(T(t))} \cdot$$

$$\left[r_{j,1}(t) - r_{j,2}(t) \left[1 + \frac{DEL_j(T(t)) - DEL_j(T(t-1))}{\Delta t H} + AR(T(t)) \frac{DEL_j(T(t))}{H} \right] \right]$$

⋮
⋮
⋮

$$y_j(t + \Delta t) = y_j(t) + \frac{H \Delta t}{DEL_j(T(t))} \cdot$$

$$\left[r_{j,h-1}(t) - y_j(t) \left[1 + \frac{DEL_j(T(t)) - DEL_j(T(t-1))}{\Delta t H} + AR(T(t)) \frac{DEL_j(T(t))}{H} \right] \right]$$

(5.11)

(x_j = entrée dans le premier sous-stade, y_j = sortie du processus c-à-d du $j^{\text{ème}}$ stade)

2.1 Paramètres h et DEL du système d'équations (5.11)

2.1.1 Nombre de sous-stades H_j

Bien que par définition $H_j = \frac{DEL_j^2}{\sigma^2}$, nous avons choisi un nombre h de sous-stades commun à toutes les populations: $H_j = 25$. Cette valeur s'est révélée satisfaisante pour représenter la variabilité des durées de développement.

2.1.2 Durée de développement DEL_j

La durée de développement instantanée (en conditions constantes) DEL_j est dépendante de la température. Sa valeur (en jours) est recalculée à chaque intervalle de temps Δt , pour chaque population j .

Pour le manioc soit $j = 1,..7$

$$DEL_{j,i} = \frac{1}{TD_j(T_i - T_0)}$$

TD_j est le taux de développement par jour, dépendant linéairement de la température T_i , il est calculé à chaque intervalle de temps Δt . T_0 est le seuil de température, sa valeur est commune à tous les organes.

Pour les acariens soit $j = 8,..13$

$$DEL_{j,i} = \frac{1}{p_{1,j} \left(\exp(p_{2,j}(T_i - T_b)) - \exp\left(p_{2,j}(T_m - T_b) - \frac{1}{p_{3,j}}(T_m - T_i)\right) \right)}$$

T_b est la température expérimentale la plus basse et T_m la température létale maximale déterminée expérimentalement.

Le taux de développement considéré ici est une fonction non linéaire de la température. Il est calculé pour chaque température T_i à l'aide du modèle de LOGAN *et al.* (1976), dont l'ajustement a été réalisé à partir des données obtenues en conditions contrôlées (voir Chap. 4, Biologie du développement).

2.2 Description du modèle suivant l'algorithme

Le modèle est composé de 13 populations, $j = 1, \dots, 7$ caractérise la plante, et $j = 8, \dots, 13$ les acariens. Chaque jour, on calcule la quantité de carbohydrates (en tenant compte des coûts de conversion) nécessaire à la maintenance de la plante, puis la demande, génétiquement définie (GUTIERREZ *et al.*, 1987), permettant la croissance de chaque population d'organe et des réserves.

La demande des organes est liée au taux de production et au taux de croissance en matière sèche des nouvelles feuilles. Ces taux sont dépendants de la température.

La demande de chaque organe est contrôlée par les rapports (OFFRE/DEMANDE) en eau et en azote du sol, la demande pour les racines non tubérisées n'est pas influencée par l'eau et l'azote. La demande pour les tubercules est influencée par l'azote uniquement. Ensuite, on calcule l'offre, c'est-à-dire la quantité de carbohydrates disponibles (photosynthèse + réserves) (fig. 50). Les acariens réduisent cette offre. La croissance de chaque organe correspondra à leur demande multipliée par le rapport OFFRE/DEMANDE en carbohydrates:

$(\text{photosynthèse} + \text{réserves} - \text{respiration}) / \text{demande totale de la plante}$.

La croissance des populations d'acariens est effectuée grâce à la fécondité, elle même contrôlée par les rapports (OFFRE/DEMANDE) en carbohydrates et en azote de la plante. Cet accroissement journalier de chaque population entre ensuite dans le modèle de MANETSCH (1976) et VANSICKLE (1977), pour y subir le processus de développement et de vieillissement.

Les réserves de la plante sont traitées à part et ne subissent pas le processus de développement. Chaque jour, elles sont à disposition pour la plante (OFFRE) et leur croissance ne s'effectue que si les carbohydrates sont en quantité excédentaire une fois la croissance des autres organes réalisée.

2.2.1 Demande par jour

On calcule tout d'abord la demande pour la maintenance de la plante (respiration) puis la demande en carbohydrates de chaque population d'organes, ainsi que celle des réserves. Les demandes pour la croissance des organes sont toutes dépendantes de la demande pour la production de nouvelles feuilles et sont contrôlées par les rapports (OFFRE/DEMANDE) en eau et en azote du sol (fig.50).

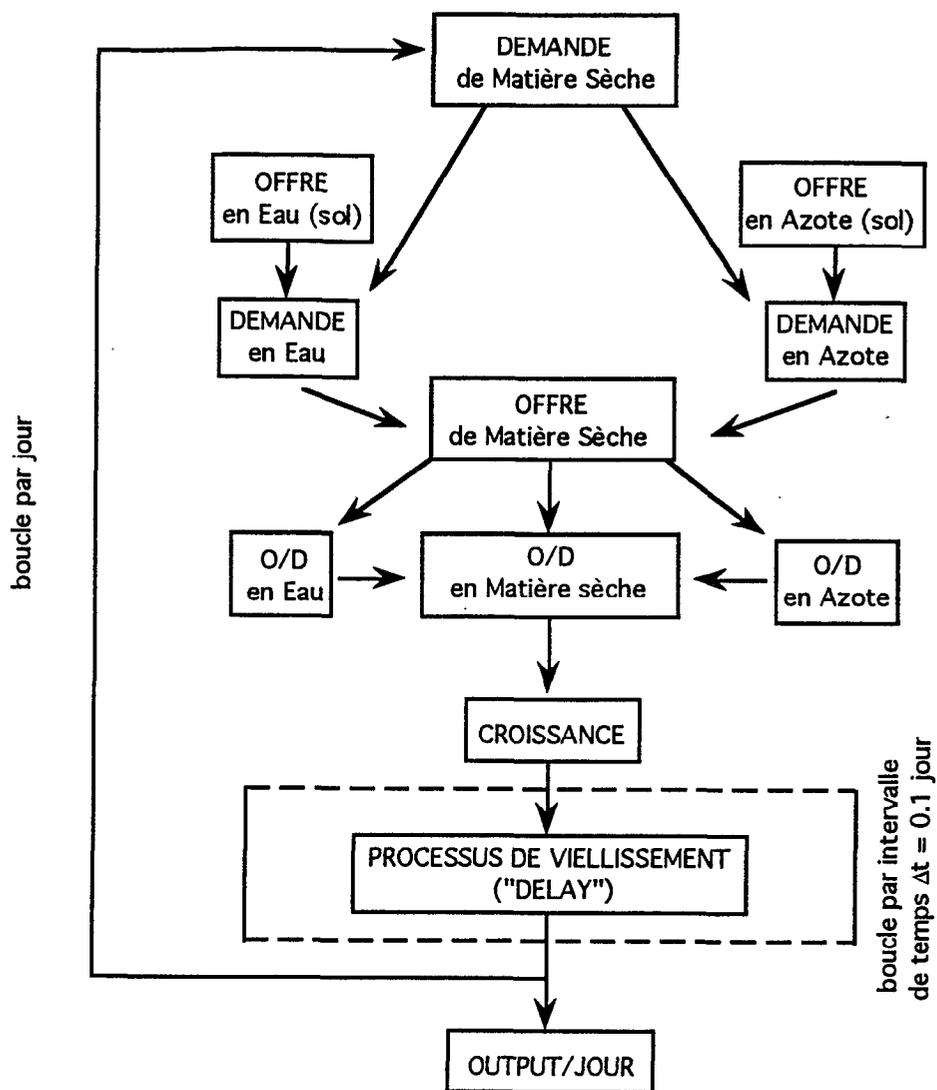


Figure 50. Représentation simplifiée de l'algorithme concernant uniquement le manioc. O/D = rapport OFFRE/DEMANDE.

2.2.1.1 Respiration

$$\Gamma = (0.004v + 0.0035m_2 + 0.005m_3 + 0.015m_6) Q_{10}^{(T-25)/10}$$

v = réserves, m = masse (avec feuilles ($j=2$), tiges ($j=3$), racines non tubérisées ($j=6$)), T = température. Les coefficients proviennent du travail de GIJZEN *et al.*, (1990).

2.2.1.2 Demande (b) en Carbohydrates pour les organes $j = 1,..7$, et les réserves

nombre de feuille $j = 1$:

$$b_1 = C_1 n_{tiges} \Delta t'$$

masse des feuilles $j = 2$:

$$b_2 = C_2 \sum_{h=1}^7 r_{h,j} \Delta t' \varnothing$$

masse des tiges $j = 3$:

$$b_3 = C_3 b_2 \varnothing$$

nombre des fruits $j = 4$:

$$b_4 = C_4 n_{tiges} \Delta t'$$

masse des fruits $j = 5$:

$$b_5 = C_5 0.001 \Delta t'$$

masse des racines $j = 6$:

$$b_6 = C_6 b_2 \varnothing$$

masse des tubercules $j = 7$:

$$b_7 = C_7 b_2 \varnothing$$

C_j = constante spécifique à l'organe, \varnothing = facteur de conversion du glucose en matière sèche (GIJZEN *et al.*, 1990). Les résultats obtenus après simulations nous ont obligés aux ajustements suivants: après 380 jours $C_3 = C_3 / 2$ et $C_7 = C_7 / 2$, après 460 jours, $b_1 = 0.6 * b_1$, et $b_2 = b_2 * 0.4$, et enfin après 650 jours les rapports OFFRE/DEMANDE en eau et en azote n'ont plus d'effet sur b_1 et b_2 .

réserves:
$$b_v = ((0.33 B_{ti}) - v_{tiges}) + ((4.0 B_{tu}) - v_{tubercules})$$

v = réserves, v_{tiges} = réserves des tiges, $v_{tubercules}$ = réserves des tubercules, B_{ti} = structure ou charpente des tiges, B_{tu} = structure des tubercules.

2.2.1.3 Demande totale (organes + réserves)

$$b_{tot} = \Theta_{eau} \Theta_{azote} \Delta t' \left(\left(C_2 \sum_{H=1}^7 r_{H,1} \right) \left(1 + C_3 + \frac{C_6}{\Theta_{eau} \Theta_{azote}} + \frac{C_7}{\Theta_{eau}} \right) \right) + C_5 \sum_{H=1}^k r_{H,4} + b_v$$

Θ = rapport OFFRE/DEMANDE

2.2.1.4 Demande en eau

$$b_{eau} = E_{Ritchie} = f(ETP, ES)$$

La demande en eau de la plante est calculée avec le modèle de prédiction d'évaporation de l'eau de RITCHIE (1972) modifié par TAMO (1991). Elle est fonction de la transpiration de la plante (ETP) et de l'évaporation du sol (ES).

2.2.1.5 Demande en azote

$$b_{azote} = 0.05 b_{tot}$$

La demande en azote est proportionnelle à la demande totale en carbohydrates.

2.2.2 Offre par jour

En deuxième lieu, on calcule l'offre de la plante, c'est-à-dire la biomasse à disposition provenant de la photosynthèse et des réserves.

Le modèle de réponse fonctionnelle de FRAZER et GILBERT (1976) est choisi ici pour évaluer le taux de photosynthèse, comme dans les travaux de GUTIERREZ *et al.* (1987, 1988a). En effet, on assimile les feuilles à des prédateurs de lumière, car chaque rayon capté par une feuille n'est pas disponible pour une autre.

On utilise aussi le modèle de FRAZER et GILBERT (1976) pour le calcul de l'eau et de l'azote du sol prélevées par la plante.

L'eau du sol disponible pour la plante est calculée avec le modèle de RITCHIE (1972).

2.2.2.1 Photosynthèse

$$P\Sigma = b_{tot} \left(1 - e^{\left(\frac{-a_1 A}{b_{tot}} \right)} \right)$$

$$a_1 = 1 - e^{-C_{a1} LAI}$$

A = Surface couverte par la plante, b_{tot} = demande totale, C_{a1} = constante spécifique, LAI = indice foliaire.

2.2.2.2 Eau

$$O_{eau} = E_{Ritchie} \left(1 - e^{-a_2 \omega / E_{Ritchie}} \right)$$

$$a_2 = 1 - e^{-C_{a2} LAI}$$

ω = eau du sol disponible, $E_{Ritchie}$ = évaporation (sol + plante), C_{a2} = constante spécifique

2.2.2.3 Azote

$$O_{azote} = 1 - e^{-a_3 N / b_{azote}}$$

$$a_3 = 1 - e^{-C_{a3} LAI}$$

N = azote du sol (= cte) car des analyses réalisées pendant tout le cycle de culture ont révélé une quantité d'azote présente dans le sol constante et non limitante, b_{azote} = demande en azote de la plante, C_{a3} = constante spécifique. Puisque l'offre en azote du sol est constante et non limitante, l'offre que l'on calcule ici est en fait la quantité d'azote que la plante est capable de retirer grâce à son système racinaire dont le développement est fonction du développement foliaire c'est-à-dire de l'indice foliaire LAI.

2.2.3 Croissance et facteurs de croissance

La troisième phase de l'algorithme concerne la croissance des populations (organes et acariens). L'augmentation de la matière sèche de la plante est fonction des facteurs de croissance f1 et f2 qui sont les rapports OFFRE/DEMANDE. f1 est le facteur spécifique de la croissance des fruits et f2 celui des autres organes. L'augmentation du nombre d'acariens se fait à partir de la fécondité que contrôle un troisième facteur de croissance f3 dépendant de l'azote foliaire et de f2.

L'OFFRE est calculée de la manière suivante:

$$P_1 = P\Sigma + v + \left[\sum_{h=1}^H r_{i,2} \left((1 - \Theta_{eau}) / 20 \right) \right] - \Gamma$$

$P\Sigma$ = photosynthèse, v = réserves, $(1 - \Theta_{eau}) / 20$ = recyclage jusqu'à 5% de la masse des feuilles tombées à cause du stress hydrique, Γ = respiration.

f1: facteur spécifique de la croissance des fruits (reproduction)

$$f_1 = \frac{p_1}{b_5}$$

f2: facteur de croissance des autres organes

$$f_2 = \frac{p_1 - f_1 b_5}{\Theta_{eau} \Theta_{azote} (b_2 + b_3 + b_6 + b_7) - b_v - b_5}$$

on soustrait à l'offre (p_1) la croissance due aux fruits et la demande des fruits à la demande totale.

f3: facteur de croissance spécifique des acariens

$$f_3 = C_a f_2 \left[4.0899 = 0.03168 \log_{10} \left(\frac{\sum_{h=1}^7 r_{h,2}}{\sum_{h=1}^H r_{h,2}} \right) \right]$$

$4.0899 = 0.03168 \log_{10} \left(\frac{\sum_{h=1}^7 r_{h,2}}{\sum_{h=1}^H r_{h,2}} \right)$ = quantité d'azote contenue dans les feuilles. Cette fonction a été calculée à partir de mesures de quantité d'azote foliaire effectuées sur des feuilles prélevées chaque mois pendant 2 ans (voir Chap. 2: Suivi de la croissance du manioc). C_a = constante spécifique aux acariens.

2.2.4 Développement et vieillissement des populations

La croissance de ces populations étant réalisée, elles entrent dans la quatrième et dernière phase qu'est le processus de développement et de vieillissement de MANETSCH (1976) et VANSICKLE (1977) (système d'équations 5.8).

2.2.4.1 Entrées (par jour) dans le processus de vieillissement

A partir des taux $r_{o,j}$

$$r_{0,1} = C_1 f_2 \Theta_{eau} \Theta_{azote} 1/\Delta t$$

$$r_{0,2} = 0.001 r_{0,2} 1/\Delta t$$

$$r_{0,3} = C_3 b_2 f_2 \Theta_{eau} \Theta_{azote} 1/\Delta t$$

$$r_{0,4} = C_4 n_{niges} 1/\Delta t$$

$$r_{0,5} = 0.001 C_5 1/\Delta t$$

$$r_{0,6} = C_6 b_2 f_2 1/\Delta t$$

$$r_{0,7} = C_7 b_2 f_2 \Theta_{azote} 1/\Delta t$$

$$r_{0,8} = sr \left(C_8 \sum_{h=3}^H r_{h,8} \Delta t' \right) f_3 1/\Delta t$$

$sr = \text{sex-ratio}$, $C_8 \sum_{h=3}^H r_{h,8} \Delta t' = \text{fécondité}$, $\sum_{h=3}^H r_{h,8} \Delta t' \cdot sr = \text{nbre de femelles qui pondent}$, $C_8 = \text{constante de ponte caractéristique de } M. \textit{progresivus}$.

$$r_{0,9} = r_{h,8} 1/\Delta t$$

$$r_{0,10} = r_{h,9} 1/\Delta t$$

$$r_{0,11} = sr \left(C_{11} \sum_{h=3}^H r_{h,11} \Delta t' \right) f_3 1/\Delta t$$

$sr = \text{sex-ratio}$, $C_{11} \sum_{h=3}^H r_{h,11} \Delta t' = \text{fécondité}$, $\sum_{h=3}^H r_{h,11} \Delta t' \cdot sr = \text{nbre de femelles qui pondent}$, $C_{11} = \text{constante de ponte caractéristique d}'O. \textit{gossypii}$.

$$r_{0,12} = r_{h,11} 1/\Delta t$$

$$r_{0,13} = r_{h,12} 1/\Delta t$$

A partir des taux proportionnels de perte ("attrition") ou de croissance

Nous avons vu en début de chapitre que l'on peut représenter dans notre modèle la mortalité avec un taux de perte proportionnel encore appelé "attrition". Dans le système d'équations, le signe de ce taux de perte est positif.

Pour simuler une croissance à l'intérieur du processus de développement il suffit: soit que le signe de ce taux soit négatif, soit d'introduire dans l'équation un autre taux de signe négatif, qui représentera alors une croissance. Dans le modèle, le nombre de feuilles, la croissance en matière sèche des feuilles, la croissance des fruits et enfin le nombre d'acariens sont contrôlés par des taux de ce type.

Le nombre de feuilles ($j=1$) est contrôlé par un taux de perte AR_1 qui dépend de la perte proportionnelle due aux acariens plr_{aca1} et de la perte proportionnelle due au stress hydrique $plrstress_1$:

$$AR_1 = plr_{aca1} + plrstress_1$$

avec
$$plr_{aca1} = m^* \left(\frac{\sum_{h=1}^H r_{h,1}}{\sum_{h=1}^H r_{h,2}} \right) / \sum_{h=1}^H r_{h,1}$$

et $plrstress_1 = 0$, excepté pendant la petite saison sèche (entre le 469^{ème} et le 493^{ème} jour) où $plrstress_1 = 1 - ((1 - plrstress)(1 - 0.9))$.

AR_1 est toujours positif donc reste un taux de perte. m^* = matière sèche prélevée par les acariens (pour le détail de m^* , voir avec Interactions entre les populations).

La croissance de la masse foliaire ($j=2$) et la perte due aux acariens est aussi envisagée via un AR_2 à l'intérieur du processus. Nous avons estimé que la croissance des feuilles *sensus stricto* ne se déroule que pendant les 7 premiers des 25 sous-stades du processus de développement. AR_2 est négatif, il devient positif (perte) uniquement dans le cas où m^* est supérieure à la croissance de la masse foliaire ($f_2 \Theta_{eau} \Theta_{azote} b_2$). On a rajouté au AR_2 de ces 7 premiers sous-stades 10 pour cent du recyclage de la masse des feuilles tombées à la suite du stress hydrique. Pour les autres sous-stades restants, AR_2 n'est qu'un taux de perte dépendant à la fois des acariens et du stress hydrique.

$$AR_2 = \begin{cases} h = 1..7 & \left[\frac{-m^* + f_2 \Theta_{eau} \Theta_{azote} b_2}{\sum_{h=1}^H r_{h,2}} + \left(\frac{1 - \Theta_{eau}}{20} \right) \cdot 0.1 \right] \\ h = 7..H & \left[\frac{m^*}{\sum_{h=1}^H r_{h,2}} + \left(\frac{1 - \Theta_{eau}}{20} \right) \right] \end{cases}$$

avec $\left(\frac{1-\Theta_{eau}}{20}\right) = 0.1$ pendant la petite saison sèche.

La masse des fruits ($j = 5$) s'accroît avec un taux AR_5 négatif:

$$AR_5 = -\frac{C_A n_{tiges}}{\sum_{h=1}^H r_{h,4}}$$

Pour les acariens (verts et rouges), les populations d'oeufs et de stades mobiles sont contrôlées avec des taux de pertes, qui dépendent des rapports (OFFRE/DEMANDE) en carbohydrates et en azote de la plante, de leur survie intrinsèque, de l'effet de la pluie et de la prédation.

De $j = 8, \dots, 13$ on a:

$$AR_j = K_j \left(\frac{1}{D'_j} + \frac{1}{D_j} \right) \quad (\text{équation de VANSICKLE (1977)})$$

$$D'_j = D_j / \left(f_2 \Theta_{acarien} S_{in} S_{pluie} S_{pred} \right)^{-1/H}$$

$$D_j = DEL_{j,H}$$

$\Theta_{acarien}$ = masse prélevée par la densité moyenne d'acariens par feuille/masse moyenne d'une feuille.

S_{in} = survie intrinsèque dépendant de la température T. S_{in} a été estimée en conditions contrôlées

$$= -0.0077 + 0.303T - 0.015T^2 + 0.00017T^3$$

S_{pluie} = survie à la pluie = coefficient spécifique du stade et de la pluviométrie. La pluie n'influence pas directement la survie des oeufs, qui reste de 100 pour cent dans tous les cas, mais elle arrête la ponte.

Si la pluie < 20 mm/jour:

$$S_{pluie} = 0.8 \quad \text{pour les immatures}$$

$$S_{pluie} = 1 \quad \text{pour les adultes}$$

si la pluie > 20 mm/jour:

$$S_{pluie} = 0.7 \quad \text{pour les immatures}$$

$$S_{pluie} = 0.7 \quad \text{pour les adultes}$$

Ces coefficients proviennent du travail de HUI *et al.* (1985).

S_{pred} = survie à la prédation.

Les prédateurs, principalement des phytoséiides, préfèrent les oeufs aux stades mobiles:

$$PP = 0.8(O_{AV} + O_{AR}) + 0.2(M_{AV} + M_{AR})$$

PP = proies potentielles, O_{AV} = oeufs acariens verts, O_{AR} = oeufs acariens rouges, M_{AV} = stades mobiles acariens verts, M_{AR} = stades mobiles acariens rouges.

La densité de prédateurs dépend de la densité de proies (voir Chap. Dyn. des Pop.). On a pu écrire la relation suivante:

$$Pd = 0.48 + 0.077 \cdot (O_{AV} + O_{AR}) \cdot 13$$

Pd = nombre de prédateurs, O_{AV} = oeufs acariens verts, O_{AR} = oeufs acariens rouges. Les coefficients 0.48, 0.0077 et 13 ont été estimés à partir des observations de terrain.

Le nombre de proies consommées est:

$$PC = Pd \cdot (1 - \exp(-0.2PP/Pd))$$

modèle d'IVLEV (1961, *In* ROYAMA, 1971) sous sa forme instantanée
 PC = proies consommées, Pd = nombre de prédateurs, PP = proies potentielles.

La survie à la prédation est donc:

$$S_{pred} = 1 - (0.8 PC/PP) \quad \text{pour les oeufs}$$

$$S_{pred} = 1 - (0.2 PC/PP) \quad \text{pour les stades mobiles}$$

2.2.4.2 Sorties ($r_{H,j} = y_j$) du processus de vieillissement

La sortie du dernier sous-stade du processus représente la fin de la durée de vie des individus de la population. Certains de ces taux sont définitivement perdus comme le nombre de feuilles, de fruits, les acariens et la masse des fruits. D'autres sont recyclés en partie telle la masse des feuilles, ou en totalité comme la masse des tiges, des racines non tubérisées et des tubercules, qui entrent dans la constitution de la structure et des réserves.

$j = 2$ (masse des feuilles)

16 pour cent de $r_{H,2}$ sont ajoutés aux réserves des tubercules v_{tu} . Pourcentage provenant du travail de OLAND (1963) sur pommier.

$j = 3$ (masse des tiges)

76 pour cent de $r_{H,3}$ entrent dans la constitution de la charpente B_{ti} , et 24 pour cent dans les réserves des tiges v_{ti} . Données estimées d'après nos travaux.

$j = 6$ (masse des racines non tubérisées)

5 pour cent de $r_{H,6}$ attribués pour la structure fibreuse des tubercules. Pourcentage estimé d'après les simulations.

$j = 7$ (masse des tubercules)

84 pour cent de $r_{H,6}$ et de $r_{H,7}$ vont dans les réserves des tubercules v_{tu} et 16 pour cent dans leur structure B_{tu} . (coefficients venant du service de Biotechnologie du Centre ORSTOM de Montpellier).

2.2.5 Dynamique des réserves

Comme nous l'avons dit en début de chapitre, les réserves sont traitées séparément et ne subissent pas le processus de développement. On a deux types de réserves, celles des tiges et celles des tubercules. Chaque jour elles sont à disposition pour l'offre. Leur remplissage s'effectue à partir des carbohydrates excédentaires, une fois la croissance de la plante réalisée et à partir des taux de sortie du processus de la masse des feuilles, des tiges, des racines et des tubercules. Le stockage des réserves dans

les tiges est limité au tiers de la masse de la charpente et celui des tubercules à 4 fois la masse de la structure ligneuse des tubercules.

Dynamique des réserves (tiges + tubercules):

$$v = v_{tiges} + v_{tubercules}$$

v = réserves, v_{tiges} = réserves tiges, $v_{tubercules}$ = réserves tubercules.

Croissance des réserves des tiges (Δv_{tiges}) par jour

$$\Delta v_{tiges} = \left(\frac{0.33B_{ti}}{0.33B_{ti} + 4B_{tu}} \right) (p_1 - b_{tot}^* f_2 \Theta_{azote} \Theta_{eau}) + 0.24r_{h,3}$$

$$B_{ti} = 0.76r_{h,3}$$

B_{ti} = charpente ou structure des tiges

Croissance des réserves des tubercules ($\Delta v_{tubercules}$) par jour

$$\Delta v_{tubercules} = \left(\frac{4B_{tu}}{0.33B_{ti} + 4B_{tu}} \right) (p_1 - b_{tot}^* f_2 \Theta_{eau} \Theta_{azote}) + 0.16r_{h,2} + 0.05r_{h,6} + 0.84r_{h,7}$$

$$B_{tu} = 0.16r_{h,7} + 0.05r_{h,6}$$

B_{tu} = structure ligneuse des tubercules

2.2.6 Interactions entre les populations

La compétition entre les organes est représentée au niveau de la demande où chaque organe a un coefficient spécifique (voir paragraphe 2.2.1 Demande par jour).

L'impact des acariens sur la croissance du manioc se situe au niveau des taux proportionnels de perte ou croissance AR (éq. de VANSICLE (1977)). La matière sèche prélevée par les acariens m^* a été estimée à partir de l'équation proposée par

GUTIERREZ *et al.* (1988c), et d'après les travaux de CANDOLFI *et al.* (1991). Elle est calculée de la manière suivante:

$$m^* = (A_{AV} + A_{AR})(1.2 \cdot 10^{-5}) + (I_{AV} + I_{AR})(1.2 \cdot 10^{-5}) \cdot 0.5$$

A_{AV} = nombre d'acariens verts adultes, A_{AR} = nombre d'acariens rouges adultes, I_{AV} = nombre d'acariens verts immatures, I_{AR} = nombre d'acariens rouges immatures.

La plante a une influence à la fois sur la fécondité et sur la durée de développement des acariens.

La fécondité est contrôlée par le facteur de croissance f_2 (OFFRE/DEMANDE en carbohydrates) et par la concentration en azote foliaire avec f_3 . L'augmentation de la fécondité, en fonction de la teneur en azote des feuilles, ne peut excéder 1,1.

La durée de développement rallonge lorsque la quantité d'azote foliaire diminue avec:

$$DEL_j = \frac{1}{TD \cdot (1.63 - 0.13 \cdot N)}$$

N = azote foliaire = $4.0899 = 0.03168 \log_{10} \left(\frac{\sum_{h=1}^7 r_{h,2}}{\sum_{h=1}^H r_{h,2}} \right)$, TD = taux de développement déterminé avec le modèle de LOGAN *et al.* (1976) et le facteur $(1.63 - 0.13 \cdot N)$ (d'après WERMELINGER *et al.* (1985) et utilisé par GUTIERREZ *et al.* (1988c)), qui module la valeur du taux de développement à un maximum fixé à 1,3.

3 - RESULTATS ET DISCUSSION

3.1 Validation du modèle pour le manioc

Dans un premier temps, nous avons construit un modèle concernant uniquement la croissance du manioc. Les réponses obtenues permettent de vérifier l'exactitude des hypothèses formulées au départ et utilisées lors de l'élaboration du modèle. La comparaison entre les simulations et les points de validation permet également l'ajustement de certaines constantes caractéristiques de la plante, comme par exemple celui des coefficients relatifs à la demande de chaque organe.

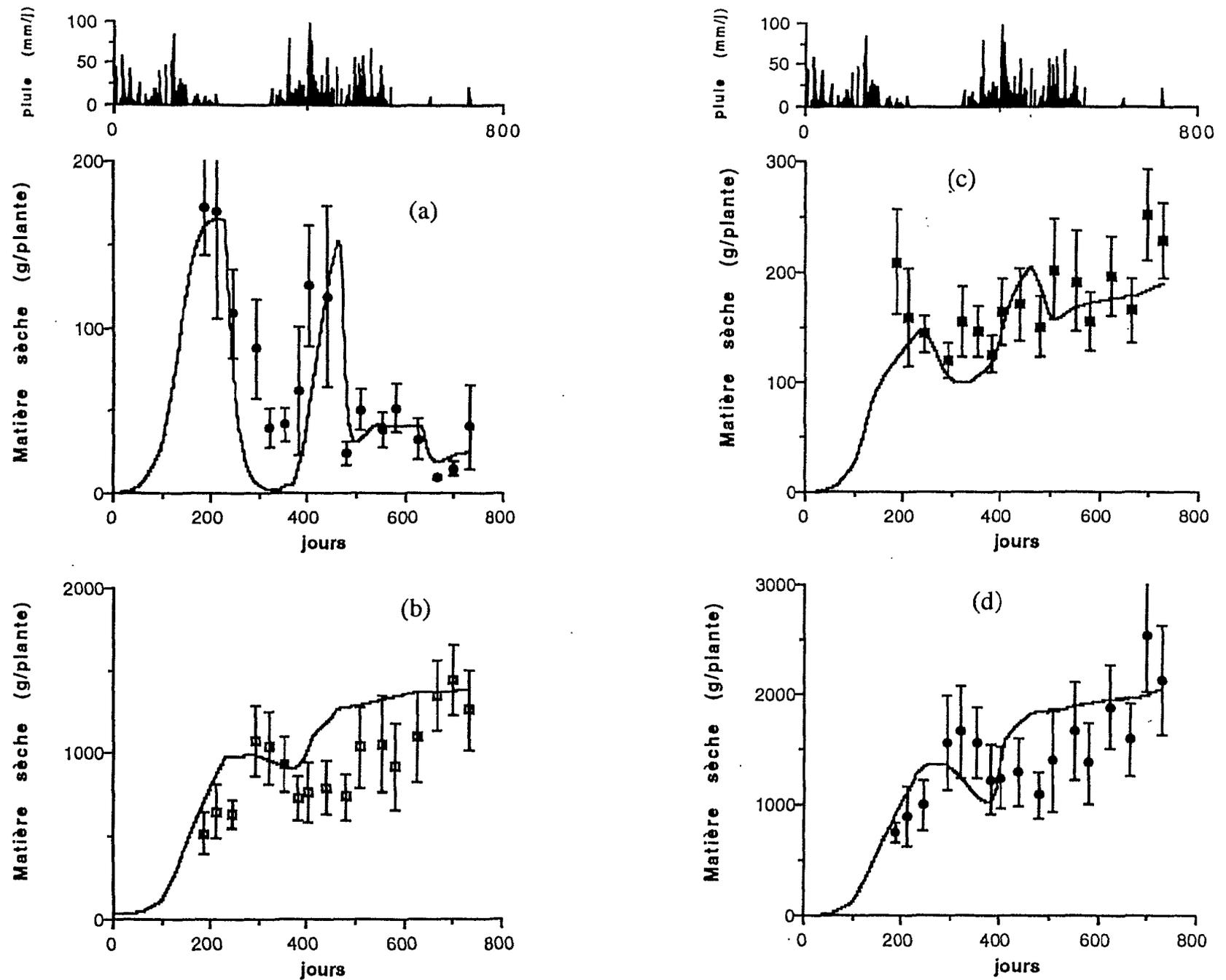


Figure 51. Cycle de culture du manioc durant la saison 1989-1991 à Mantsoumba (Sud Congo), parcelle sans acariens. Evolution des masses simulées (ligne) et des masses mesurées (symboles) avec leur intervalle de confiance ($\alpha = 0,05$) exprimées en grammes, des différentes parties de la plante: (a) = feuilles, (b) = tiges, (c) = racines non tubérisées + bouture, (d) = tubercules

3.1.1 Résultats

Les résultats de l'évolution des simulations de la croissance (exprimés en grammes de matière sèche) pour chacun des organes d'un plant de manioc, sont représentés sur la figure 51. La durée de simulation, qui porte sur 24 mois, correspond au cycle de culture de la saison 1989-1991.

La vérification du modèle, en ce qui concerne la masse des feuilles, des tiges, de la bouture et des racines non tubérisées et enfin des tubercules, est effectuée par simple comparaison visuelle entre le poids de matière sèche obtenu par simulation et celui qui a été mesuré.

Le modèle simule une perte de matière sèche foliaire durant la première saison sèche beaucoup plus importante que celle mesurée (fig. 51a). Cette différence est due à l'utilisation du modèle de RITCHIE (1972) pour le calcul du stress hydrique. Les valeurs du rapport OFFRE/DEMANDE en eau, qui en l'absence de pluie, atteignent trop rapidement des niveaux très bas, soulignent la limite d'utilisation de ce type de calcul.

Le modèle de simulation reproduit de façon satisfaisante l'évolution des masses observées des autres organes, aussi bien d'un point de vue phénologique que quantitatif. Concernant les tiges et les tubercules (fig. 51b et d), on note cependant au début de la deuxième saison des pluies (entre les 400^{ème} et 500^{ème} jours) une différence entre masse mesurée et masse simulée. Cet écart est très facilement explicable: dans notre modèle, la croissance de tous les organes dépend essentiellement de la croissance des feuilles, or pendant cette période la croissance des feuilles, qui était extrêmement ralentie pendant la saison sèche, reprend de manière très importante, entraînant de fait la croissance des autres organes. Sur le terrain, à partir de la deuxième année, la croissance des feuilles, qui se réalise au détriment des réserves contenues dans les tiges et les tubercules, est antérieure à celle des tiges ou des tubercules. Une des faiblesses de notre modèle réside dans le fait qu'il ne tient pas compte de manière explicite de ce phénomène de recroissance ou "regrowth" déjà signalé par SCHULTESS *et al.*, (1991).

D'une manière générale, le modèle tel que nous l'avons construit donne des résultats satisfaisants. Quel que soit l'organe considéré, la courbe de simulation passant très majoritairement par les intervalles de confiance des moyennes observées, les réponses sont acceptables (WELCH *et al.*, 1981). Toutefois, la correspondance entre données simulées et données mesurées ne constitue pas toujours une preuve de modélisation correcte des relations au sein du système considéré. Dans le cas présent, il ne faut pas perdre de vue que l'ensemble des hypothèses émises au départ a déjà fait l'objet d'une validation (GUTIERREZ *et al.*, 1988a; GIJZEN *et al.*, 1990).

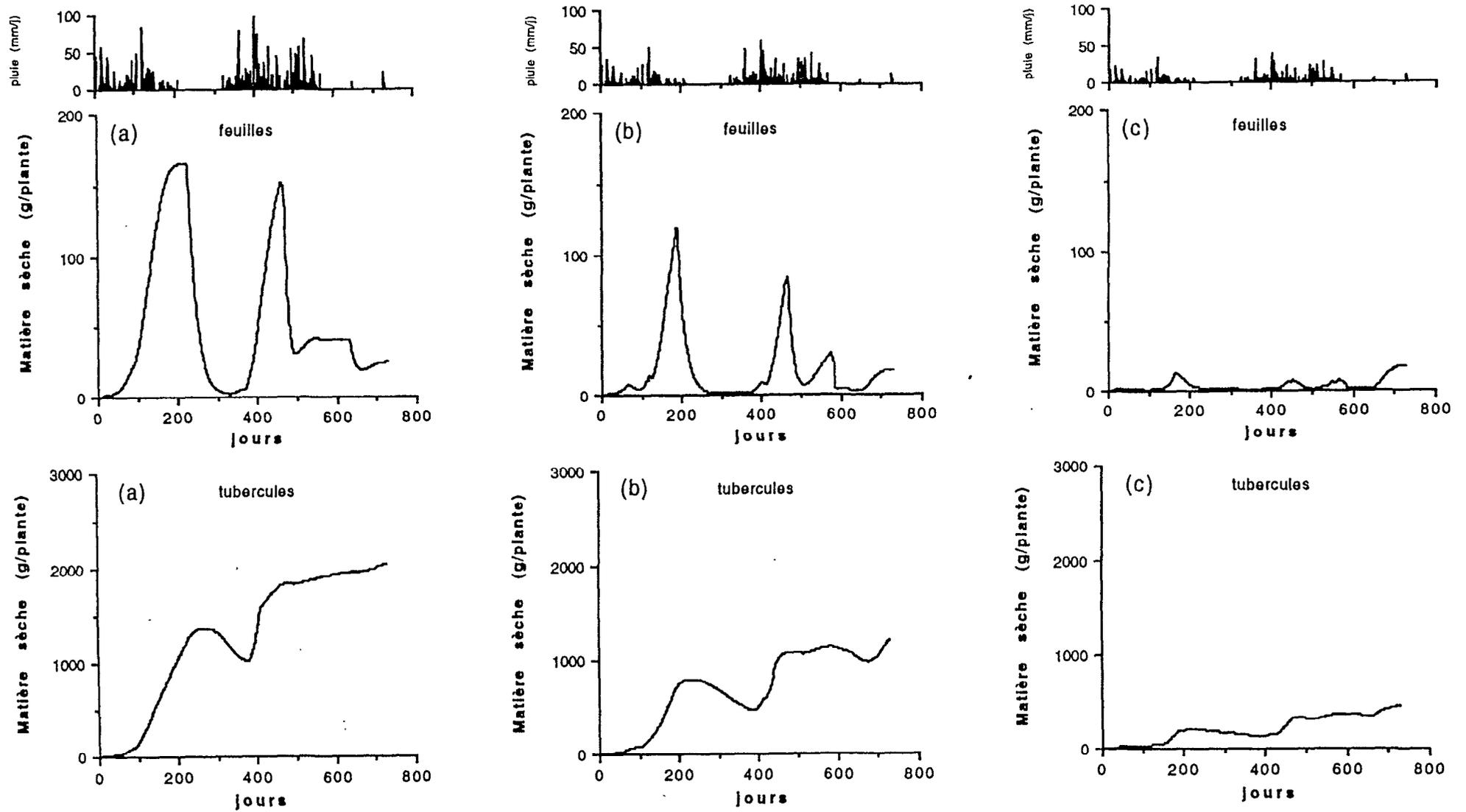


Figure 52. Simulations de la production de matière sèche des feuilles et des tubercules de manioc en fonction de la pluviométrie: (a) conditions météorologiques de la saison 1989-1991 à Mantsoumba (Sud-Congo); (b) = 60% des pluies; (c) = 40% des pluies.

3.1.2 Analyse de sensibilité

Les analyses de sol ayant révélé une quantité d'azote assimilable pratiquement constante durant les 24 mois (voir Chap.2. Suivi de la croissance du manioc), l'eau demeure le principal facteur retenu pour l'analyse de sensibilité du modèle. Nous avons simulé la croissance du manioc en réduisant la quantité de pluie normalement tombée pendant la saison 1989-1991, à 60 et à 40 % de sa valeur.

Les résultats des simulations présentés figure 52 ne concernent que les feuilles et les tubercules. Ils confirment l'importance du rôle joué par la pluie.

Avec 60 % des pluies (fig.52 b), on obtient une diminution d'environ 50 % du poids sec de tubercules en fin de cycle.

Une quantité d'eau correspondant à seulement 40 % de la normale (fig. 52 c), a une incidence dramatique sur la croissance du manioc. Très peu de feuilles sont produites et le poids sec de tubercules obtenu ne se rapporte qu'à la partie structurelle (lignifiée). La légère croissance des feuilles (donc des autres organes) notée en fin de cycle s'explique par notre hypothèse de départ selon laquelle le stress hydrique n'a plus d'influence sur la croissance et le nombre des feuilles après 650 jours de plantation.

3.2 Validation du modèle global manioc - *M. progresivus* - *O. gossypii*

Nous avons inclus dans notre modèle de croissance du manioc, la dynamique d'abondance des deux acariens phytophages. Ce modèle global simule maintenant la croissance du manioc, la dynamique des populations des deux acariens, ainsi que les interactions entre la plante et les deux ravageurs. Les résultats des simulations sont représentés figures 53, et 54.

3.2.1 Validation pour *M. progresivus* et *O. gossypii*

La dynamique des populations de l'acarien vert et celle de l'acarien rouge ont été simulées en tenant compte de l'influence de la plante (voir description du modèle). Les densités simulées montrent une très bonne correspondance avec les densités observées (fig.53).

GUTIERREZ *et al.* (1988c) considèrent la quantité d'azote foliaire et la pluie comme des facteurs essentiels pour la régulation des populations d'acariens. Dans notre cas, la quantité d'azote foliaire, même lorsqu'elle est à son niveau le plus bas (fin

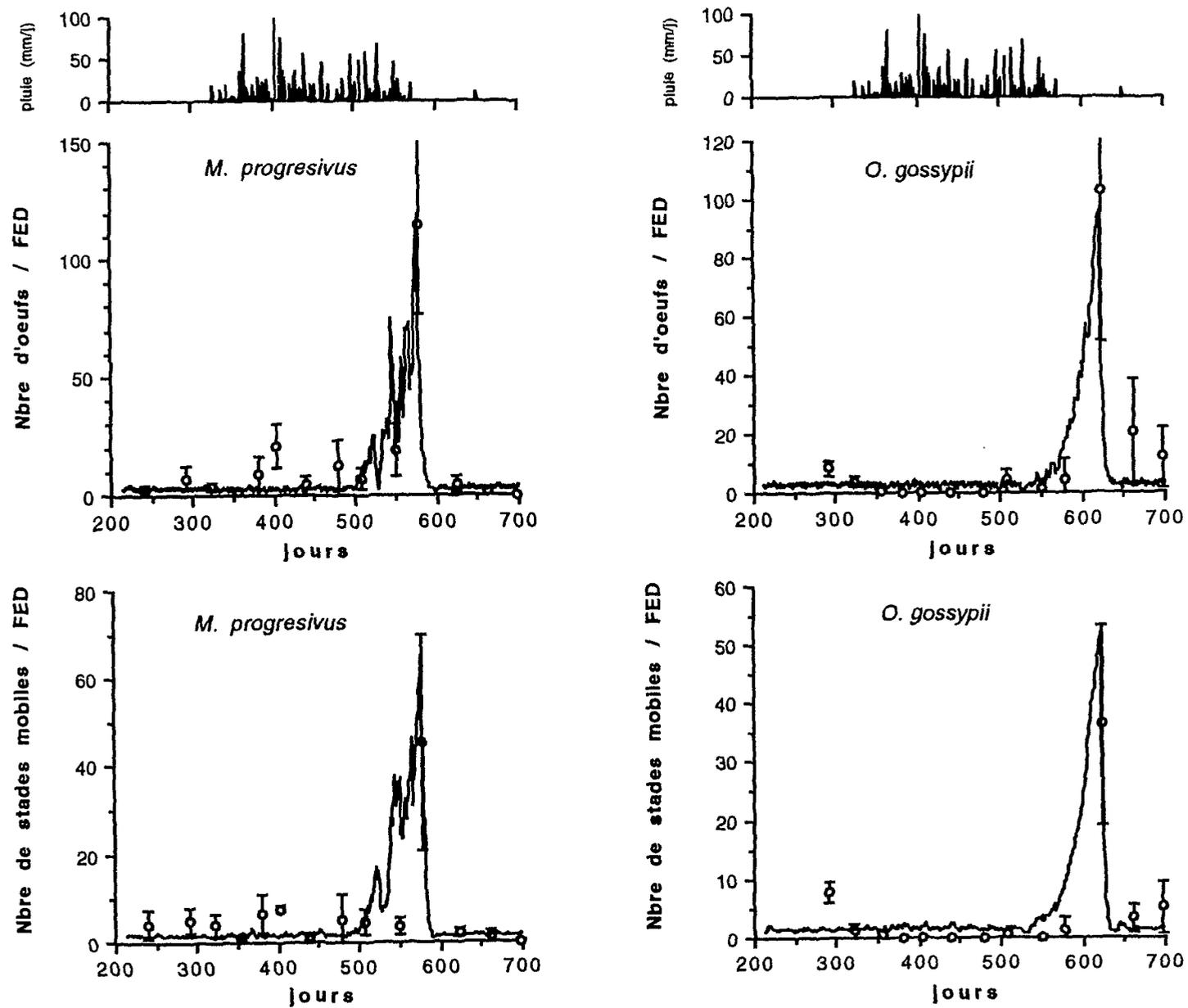


Figure 53. Dynamique du nombre d'œufs et du nombre de stades mobiles par feuille de manioc entièrement développée (FED) à gauche pour *Mononychellus progresivus* et à droite pour *Oligonychus gossypii*, en fonction du nombre de jours après la plantation. Le trait continu correspond à la dynamique simulée, les points (symboles) aux densités relatives observées + intervalle de confiance ($\alpha = 0,05$).

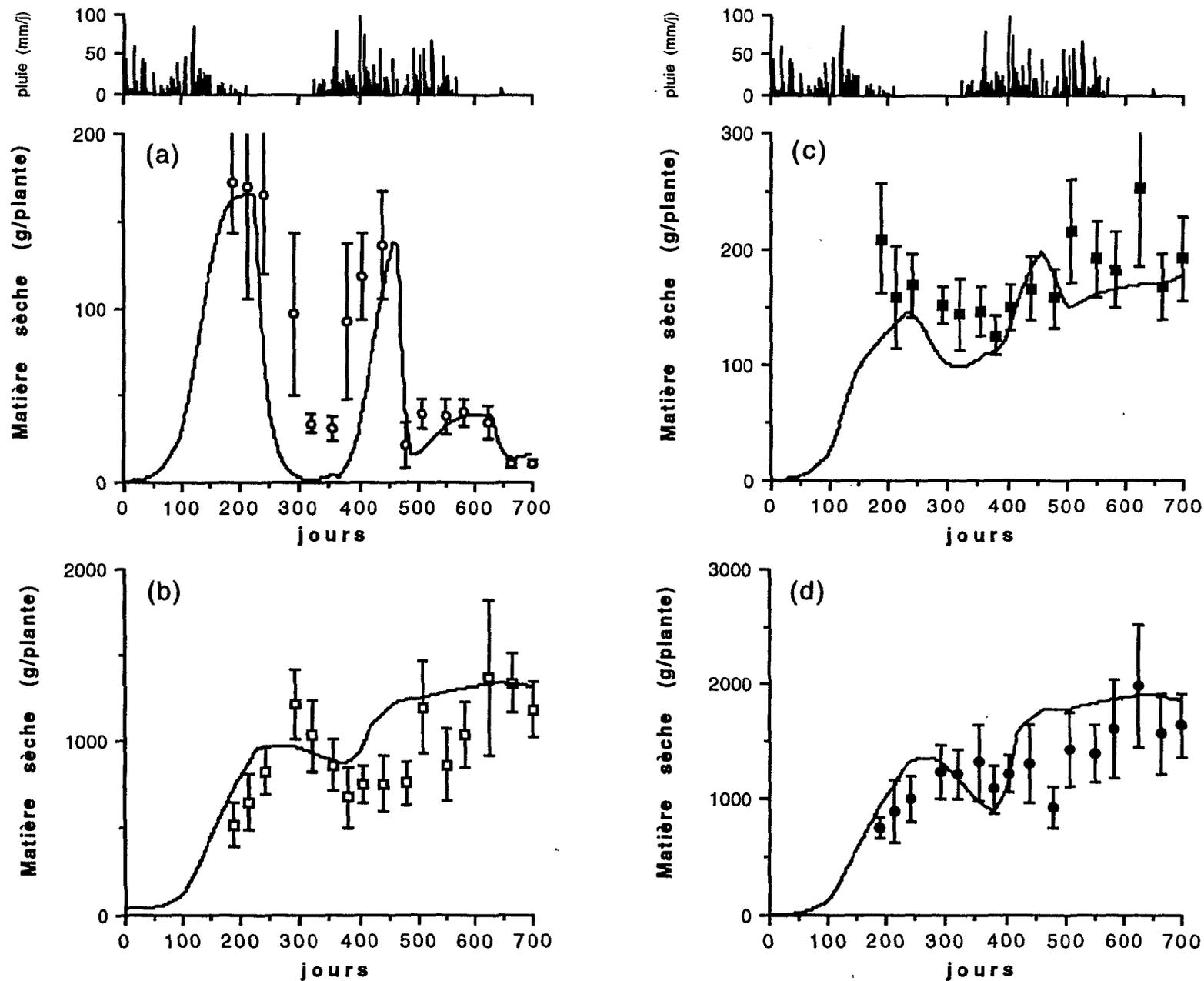


Figure 54. Cycle de culture du manioc durant la saison 1989-1991, à Mantsoumba, parcelle avec acariens. Evolution des masses simulées (ligne continue) et des masses observées (symboles) avec leur intervalle de confiance ($\alpha = 0,05$) exprimées en grammes, des différentes parties de la plante: (a) = feuilles; (b) = tiges; (c) = racines non tubérisées + bouture; (d) = tubercules.

de saison sèche, voir Chap.2), n'est pas en mesure de diminuer de manière significative les populations d'acariens. Quant à la pluie, nous n'avons pas pu utiliser la fonction de mortalité proposée par GUTIERREZ *et al.* (1988c), car son effet est trop marqué et élimine la totalité des acariens pendant la saison des pluies. Dans notre modèle, la prédation semble constituer le facteur le plus important de contrôle des populations d'acariens. Le manque d'informations suffisamment détaillées concernant ce dernier facteur nous a contraint à considérer la prédation dans son ensemble et à l'utiliser comme une "boîte noire".

3.2.2 Validation pour le manioc

La figure 54 montre les résultats de nouvelles simulations de croissance du manioc réalisées avec le modèle global, c'est-à-dire avec l'influence des acariens. Les points de validation se rapportent évidemment aux poids observés dans la parcelle avec acariens. On note que la croissance de chacun des organes est ici très légèrement inférieure aux données obtenues avec le modèle manioc sans acariens. Bien que l'on ne puisse pas tester statistiquement ces valeurs, les sorties du modèle étant déterministes et non pas probabilistes, les différences ne sont apparemment pas significatives. Dans notre modèle, comme dans le cas des expérimentations de terrain, la présence des acariens n'entraîne pas de perte de matière sèche significative.

3.2.3 Etude des interactions

L'étude des relations dans le sens action des acariens sur le manioc a été privilégiée car la plante a un effet très modeste sur les populations d'acariens. Nous avons réalisé plusieurs simulations avec des combinaisons de densité d'acariens et de durée de pullulations différentes. La figure 55 montre les résultats de 3 combinaisons:

- une simulation avec une densité relative d'environ 80 oeufs et 40 stades mobiles (en dehors des pullulations), pour *M. progresivus* et pour *O. gossypii* (fig.53a).
- une simulation avec des pullulations de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* qui durent 4 mois au lieu de 3, comme dans nos observations de terrain (fig.55b).
- une simulation avec 2 pics de pullulations de *M. progresivus* et d'*O. gossypii*. Le premier pic se situant entre la fin de la première saison sèche et le début de la deuxième saison des pluies, le second entre la fin de la deuxième saison des pluies et le début de la deuxième saison sèche (fig. 55c).

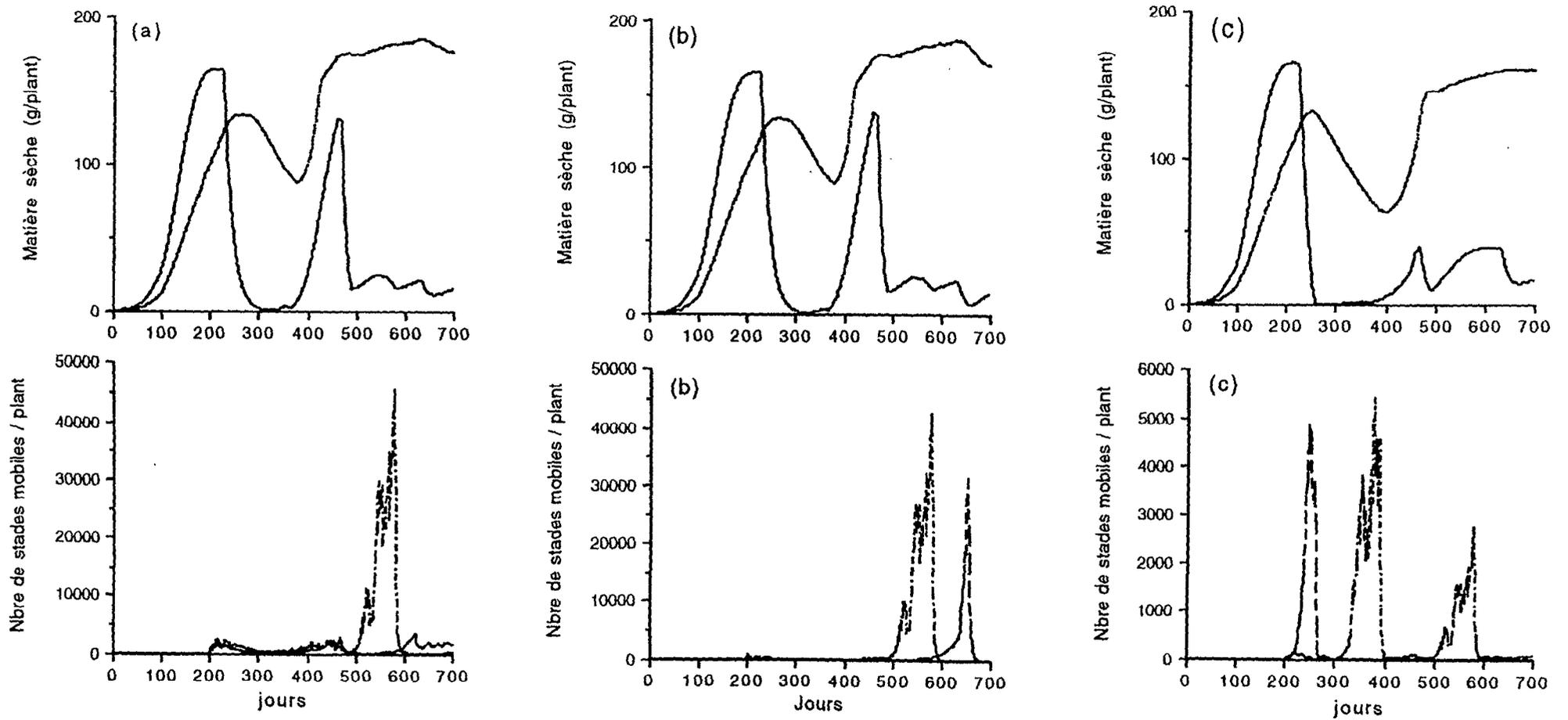


Figure 55. Simulation des effets de différentes densités de *M. progresivus* (---) et d'*O. gossypii* (___) sur la production de matière sèche des feuilles (—) et des tubercules ($\times 10$) (.....). (a) = densités de *M. progresivus* et d'*O.gossypii* d'environ 80 oeufs et 40 stades mobiles par feuilles en dehors des pics de pullulations. (b) = le pic de pullulation de *M. progresivus* et d'*O.gossypii* dure 4 mois au lieu de 3 (observations de terrain). (c) = 2 pics de pullulations pour *M. progresivus* et *O.gossypii* . Le 1^{er} entre le 200^{ème} et le 400^{ème} jour, le 2nd entre le 500^{ème} et le 650^{ème} jour.

Pour chacune de ces simulations, la présence des acariens occasionne une perte de matière sèche au niveau des tiges et des tubercules en fin de cycle de culture. L'effet le plus marqué par les acariens se produit lors de la simulation à 2 pics de pullulation. On enregistre dans ce cas, une perte de matière sèche en fin de cycle, de l'ordre de 13 % à la fois pour les tiges et pour les tubercules. Sur le terrain, les 2 pics de pullulation ne constituent pas une situation d'exception puisque nous avons rencontré ce cas de figure à Kombé.

Quel que soit le type de simulation choisi, les niveaux de pullulation de l'acarien vert sont différents de ceux de l'acarien rouge. Selon notre conception du modèle et mis à part l'effet de la pluie, les densités d'acariens dépendent d'une part des feuilles, de leur nombre, de leur âge et de leur quantité de matière sèche disponible, d'autre part de la prédation. Comme les acariens verts se répartissent dans la plus jeune moitié du feuillage, il est normal que leur densité soit toujours plus élevée que celle des acariens rouges beaucoup plus sensibles à la défoliation. Les pullulations des acariens verts, qui précèdent toujours celles de l'acarien rouge (exception faite du premier pic fig. 55c), entraînent une réduction du nombre de feuilles. Le nombre de prédateurs dépendant du nombre d'oeufs, les pullulations de *M. progresivus* contribuent à maintenir la prédation à un niveau élevé, si bien que la densité absolue d'*O. gossypii* ne peut jamais excéder celle de *M. progresivus*.

4 - CONCLUSION

Les simulations mettent en évidence la très grande sensibilité de la croissance du manioc à la pluviométrie, puisqu'une réduction des pluies de 60 % a pour conséquence, outre une perte globale de matière sèche, une diminution de la masse des tubercules d'environ 50 %. De même, les densités d'acariens simulées ont un effet non négligeable à la fois sur le rendement, et sur l'ensemble de la croissance en matière sèche de la plante, ainsi que l'ont déjà indiqué les travaux de GUTIERREZ *et al.* (1988c). L'impact des acariens est le plus important lorsque les attaques se produisent sur des plants qui sont en reprise de croissance. Pendant ces périodes, les plants de manioc ont très peu de feuilles et les acariens entraînent une défoliation prématurée, diminuent la croissance des nouvelles feuilles et par conséquent la croissance de la plante tout entière. La plante ayant un effet modéré sur les populations d'acariens, la principale cause de régulation (à l'exception de la chute des feuilles) demeure la prédation. Il faut toutefois souligner que la plante peut avoir un effet régulateur important par l'intermédiaire de la quantité d'azote foliaire (GUTIERREZ *et al.*, 1988c). Nous avons ici sciemment négligé cet effet puisque, dans les conditions de nos essais, le sol contenait une quantité d'azote constante et non

limitante. Si nous avons testé l'influence de ce facteur, nos approches de modélisation étant identiques, il est probable que les réponses de notre modèle auraient été comparables à celles obtenues par GUTIERREZ *et al.* (1988c).

Ce travail n'avait pas pour but l'obtention d'un modèle de prévision exact mais plutôt la mise au point d'un outil supplémentaire permettant l'étude et l'analyse des relations (basées sur une théorie d'approche démographique) au sein du système défini par le manioc et deux de ses principaux acariens phytophages. Dans cette optique nous avons essayé d'élaborer le modèle le plus simple possible, aussi bien dans sa conception que dans son utilisation. Le résultat nous paraît répondre de manière satisfaisante aux objectifs que nous nous étions fixés. Bien qu'il faille tenir compte de certaines limites, que nous avons mises en évidence, ce modèle nous semble constituer un bon outil de base pour des études ultérieures. La simplicité et la souplesse de sa conception se prêtent à l'intégration d'informations nouvelles afin d'en augmenter la complexité suivant le but recherché.

Discussion générale et conclusions

Les recherches entreprises ici étaient justifiées par la méconnaissance de l'agrosystème manioc-acariens phytophages en Afrique Centrale. L'étude et l'analyse des relations existant entre les niveaux trophiques du système considéré ont rendu nécessaire une série d'expérimentations réalisées aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire. A partir de la synthèse des différentes informations recueillies, nous avons tenté d'élaborer un modèle de simulation.

Les essais d'évaluation de l'impact des acariens sur la croissance de la plante (en biomasse) se sont déroulés dans une plantation industrielle du Sud-Congo (Mantsoumba) pendant tout un cycle de culture, soit 24 mois. Sur l'ensemble des 17 prélèvements (arrachage de 10 plants) effectués au cours du cycle, il n'apparaît pas de différences significatives entre la croissance du manioc de la parcelle avec acariens et celle de la parcelle sans acariens. Nous avons toutefois détecté une différence au niveau de l'"efficacité de stockage dans les tubercules" (paramètre défini par BOERBOOM, 1978). La plus faible efficacité remarquée chez les plants appartenant à la parcelle non traitée à l'acaricide, correspond très certainement à un effet des pullulations d'acariens.

Si l'on compare nos résultats à ceux obtenus au Nigéria par YANINEK *et al.* (1990), deux raisons peuvent expliquer l'effet modéré de *M. progresivus* et d'*O. gossypii* sur la croissance du manioc dans les conditions de nos essais. La première est due, d'une part à la faible densité d'acariens enregistrée durant les pullulations, soit moins de 50 formes mobiles par espèce et par feuille premièrement développée, (alors que YANINEK *et al.* (1990) en observent de 200 à 500), d'autre part à la fugacité du phénomène, qui ne dure ici que 2 à 3 mois, contre 3 à 5 mois pour les observations de YANINEK *et al.* (1990). La seconde raison pourrait être attribuée à une relative résistance de la variété de manioc choisie (1M20). En effet, les variétés résistantes arrivent à compenser la perte de surface foliaire induite par les acariens lorsque les pullulations n'atteignent pas des niveaux trop élevés.

La dynamique des populations des deux acariens a été suivie dans deux parcelles du Sud-Congo, l'une paysanne (Kombé) l'autre appartenant à une plantation industrielle (Mantsoumba). L'élaboration préalable d'un plan d'échantillonnage basé sur la première feuille entièrement développée (YANINEK, 1985) est apparue nécessaire. Nous avons pu établir que *M. progresivus* est distribué préférentiellement

dans la moitié la plus haute donc la plus jeune des rameaux, alors que les populations d'*O. gossypii* vivent surtout dans la moitié la plus basse.

Les phases de croissance et de pullulations de *M. progresivus* sont chaque fois observées pendant les périodes climatiques instables des intersaisons c'est-à-dire, soit entre la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche (Mantsoumba), soit entre la fin de la saison sèche et le début de la saison des pluies (Kombé). Pendant la saison humide, la pluie parvient à réguler les populations de l'acarien vert par sa simple action mécanique, mais elle peut intervenir indirectement en agissant sur d'autres facteurs aussi différents que la prédation et la croissance végétative de la plante.

O. gossypii se manifeste dans les parcelles de manioc uniquement pendant la saison sèche. La vulnérabilité à la pluie inhérente à son type d'habitat (face supérieure des feuilles) et sa polyphagie, explique l'absence de l'acarien rouge dans les plantations de manioc en saison des pluies. *O. gossypii*, qui se développe préférentiellement sur les herbacées spontanées, passe sur les plants de manioc durant la saison sèche lorsque les adventices se dessèchent. Dans les deux parcelles de Kombé et de Mantsoumba, on observe les pics de pullulations vers le milieu de la saison sèche.

L'étude de l'influence des 5 températures (16, 22, 26, 31 et 36°C) sur la biologie du développement des deux acariens apporte quelques informations intéressantes.

Le seuil inférieur de développement de *M. progresivus* est de 13°C et celui d'*O. gossypii* de 11°C. Les deux espèces ont les mêmes durées, donc les mêmes taux de développement à 22 et 26°C et des durées significativement différentes à 31 et 36°C.

La fécondité totale maximale est obtenue à 26°C pour les deux espèces. Celle de l'acarien vert (42,1 oeufs), est cependant significativement supérieure à celle de l'acarien rouge (36,3).

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel r_m d'*O. gossypii* est plus important que celui de *M. progresivus* à 22°C. A 26°C et 31°C, les valeurs des r_m obtenues pour *M. progresivus* sont très supérieures à celles déterminées pour *O. gossypii*. A 36°C, température extrême, les valeurs sont les mêmes. L'utilisation du modèle de LOGAN *et al.* (1976), permet de confirmer que l'intervalle de température dans lequel *O. gossypii* peut assurer le développement de ses populations (de 11 à 36,4°C), est plus important que celui de *M. progresivus* (de 13 à 36,2°C). Jusqu'à 23°C les r_m d'*O. gossypii* sont plus élevés que ceux de *M. progresivus*, car le seuil de développement de l'acarien rouge est plus bas. Au-delà de cette température, ceux de *M. progresivus* deviennent plus importants, avec un maximum de 0,292 atteint à 31,5°C, alors que l'optimum thermique d'*O. gossypii* se situe à 30°C, avec un r_m maximal de 0,212.

Les résultats obtenus à partir des expérimentations réalisées sur terrain et en laboratoire, ainsi que des informations provenant de la bibliographie ont permis de mettre au point un modèle de simulation du système défini par le manioc et les deux acariens phytophages *M. progresivus* et *O. gossypii*. Le modèle a été conçu de manière à disposer d'un outil permettant l'étude et l'analyse des relations entre les deux niveaux trophiques. Lors de sa conception, nous avons privilégié la simplification pour pouvoir bénéficier ultérieurement d'une très grande souplesse d'utilisation et nous réserver la possibilité d'y ajouter des éléments nouveaux (améliorations ou étude de niveau de complexité croissant).

D'une manière générale, le modèle tel que nous l'avons construit donne des résultats satisfaisants. Nous obtenons une bonne adéquation entre la courbe de simulation et les données mesurées ou observées sur le terrain, aussi bien pour les différents organes de la plante (feuille, tiges, racines et tubercules), que pour le nombre d'oeufs ou de stades mobiles de chacune des deux espèces d'acariens considérées.

Les simulations révèlent une grande sensibilité de la croissance de la plante à la pluviométrie comme l'ont également montré GUTIERREZ *et al.* (1988a). L'effet des acariens est le plus important lorsque les pullulations se produisent sur des plants qui ont peu de feuilles et qui sont en reprise de croissance, c'est-à-dire en fin de saison sèche ou en fin de cycle de culture. Une simulation à deux pics de pullulation, l'un entre le 200^{ème} et le 400^{ème} jour, l'autre entre le 500^{ème} et le 600^{ème} jour, entraîne en fin de cycle une perte d'environ 13 % de la matière sèche des tiges et des tubercules. La plante, ayant selon nos observations un effet très modéré sur les acariens, le modèle indique que le principal facteur de régulation des populations d'acariens demeure la prédation. Il serait intéressant d'approfondir cette question en caractérisant à l'aide d'expérimentations de terrain et de laboratoire le troisième niveau trophique de ce système, constitué par les prédateurs, et d'introduire les informations recueillies dans le modèle puisque sa conception le permet.

Références bibliographiques

- ÅGREN, G. I. & BOSSATA, E., 1990. Theory and model or art technology in ecology. *Ecol. Model.*, 50 : 213-220.
- AKINLOSOTU, T.A., 1982. Seasonal trend of green spider mite, *Mononychellus tanajoa* population on cassava, *Manihot esculenta* and its relationship with weather factors at Moor Plantation. *Insect Sci. Appl.*, 3 : 251-254.
- AKINLOSOTU, T.A. & LEUSCHNER, K., 1981. Outbreak of two cassava pest (*Mononychellus tanajoa* and *Phenacoccus manihoti*) in southwestern Nigeria. *Trop. Pest Manage.*, 27 : 247-250.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C., 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. Chic. Press, 782pp.
- BAKER, E.W. & PRITCHARD, A.E., 1960. The tetranychoid mites of Africa. *Hilgardia*, 29 (11) : 445-574.
- BAUMGÄRTNER, J. & BONATO, O., 1991. Analyse et gestion des agroécosystèmes: Utilisation d'une approche démographique. *Schweiz. Landw. Fo.*, 31 (4) : 177-191.
- BAUMGÄRTNER, J. & GUTIERREZ, A. P., 1989. Simulation techniques applied to crops and pest models. *In* : CAVALLORO, R. & DELUCCHI, V. (Eds). *Parasitis* 88. Proc. Sci. Congr., Barcelona, 25-28 Oct. 1988. *Bol. Sanid. Veg., Fuera Ser.*, 17 : 175-214.
- BAUMGÄRTNER, J. & SEVERINI, M., 1987. Microclimate and arthropod phenologies: the leaf miner *Phyllonorycter blancardella* F (Lep.) as an example. *In*: PRODI, F., ROSSI, F., et CRISTOFERI, G. (Eds). *Agrometeorology*, 498 pp.
- BAUMGÄRTNER, J., GUTIERREZ, A. P. & KLAY, A., 1988. Elements for modelling the dynamics of tritrophic population interactions. *Exp. Appl. Acarol.*, 5 : 243-263.
- BAUMGÄRTNER, J., WERMELINGER, B., HUGENTOBLE, U., DELUCCHI, V., BARONIO, P., DE BERARDINIS, E., OERTLI, J.J., & GESSLER, C., 1990. Use of a dynamic model on dry matter production and allocation in apple orchard ecosystem research. *Acta Hort.*, 276 : 123-139.
- BEDDINGTON, J.R., HASSELL, M.P. & LAWTON, J.H., 1976. The components of arthropod predation. II. The predator rate of increase. *J. Anim. Ecol.*, 45 : 165-186.

- BIANCHI, G., 1989.** Comportement et nuisibilité de *Maliarpha separatella* Ragonot (Lep. Phycitinae) dans les rizières malgaches du lac Alaotra et modélisation de la dynamique de ses populations. Thèse Dr. Ec. Polytech. Féd. Zürich N°8959, 125 pp.
- BIRCH, L.C., 1948.** The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol., 17 : 15-26.
- BOERBOOM, B.W.J., 1978.** A model of dry matter distribution in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Neth. J. Agric. Sci., 26 : 267-277.
- BOHER, B. & BOHER, D., 1986.** Guide pour la détermination des principales maladies du manioc en République Populaire du Congo. ORSTOM Brazzaville, 12 pp.
- BONATO, O., COTTON, D., KREITER, S. & GUTIERREZ, J., 1990.** Influence of temperature on the life history parameters of the yellow grape-vine mite *Eotetranychus carpini* (Oudemans) (Acari: Tetranychidae). Int. J. Acarol., 16 (4) : 241-245.
- BONDAR, G., 1938.** Notas entomologicas da Bahia. Rev. Entomol. Rio J., 9: 441-445.
- BRAUN, A.R., GUERRERO, J.M., BELLOTTI, A.C., & WILSON, L. T., 1989.** Within plant distribution of *Mononychellus tanajoa* (Bondar) (Acari: Tetranychidae) on cassava: effect of clone and predation on aggregation. Bull. Entomol. Res., 79 : 235-349.
- BRUIJIN, G.H. DE., 1979.** Performance and dry matter distribution of cassava at different ages and ecological conditions in Ivory Coast. 5th Int. Symp. trop. root tuber crops, Manille, Philippines : 20.
- BURBAN, C., FISCHPOOL, L. D. C., & ABISGOLD, J. D., 1989.** Caractérisation des populations de *Bemisia tabaci* en fonction des plantes hôtes: recherche de marqueurs électrophorétiques et transfert d'hôtes. Proc. IVth Inter. Plant Virus Epidemiol. Workshop, 3-8 Sept. 1989, Montpellier, France : 267.
- BYRNE, D.H., BELLOTTI, A.C., & GUERRERO, J.M., 1983.** The cassava mites. Trop. Pest. Manage., 29 : 378-394.
- BYRNE, D.H., GUERRERO, J.M, BELLOTTI, A.C., & GRACEN V.E., 1982.** Yield and plant growth responses of *Mononychellus* mite resistant and susceptible cassava cultivars under protected vs. infested conditions. Crop Sci., 22 : 486-490.
- CAMPBELL, A., FRAZER, B.D., GILBERT, N., GUTIERREZ, A.P., & MACKAUER, M., 1974.** Temperature requirements of some aphids and their parasites. J. Appl. Ecol., 11 : 431-438.
- CANDOLFI, M. P., KELLER, M. & BOLLER, E. F., 1991.** Mite-load function improves precision of feeding damage estimation in *Tetranychus urticae*. Entomol. Exp. Appl., 58 : 289-293.

- CERRUTI, F., 1990.** Modellizzazione della dinamica delle popolazioni di *Empoasca vitis* Goethe (Hom. Cicadellidae) nei vigneti del cantone Ticino e influsso della flora circostante sulla presenza del parassitoide *Anagrus atomus* Haliday (Hym. Mymaridae). Thèse Dr. Ec. Polytech. Féd. Zürich, N°9019, 117 pp.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), 1979.** Rapport Annuel de 1979. Cali, Colombia, 100pp.
- COCK, J.H., 1978.** A physiological basis of yield loss in cassava due to pests. In T. BREKELBAUM, A.C. BELLOTTI & J.C. LOZANO (Eds). Proc. Cassava Prot. workshop, 7-12 Nov. 1977, Cali, Colombia : 9-16.
- COCK, J.H., 1982.** Cassava: a basic energy source in the tropics. *Science*, 218 : 755-762.
- COCK, J.H., 1984.** Cassava. In P.R. GOLDSWORTHY & N.M. FISCHER (Eds). The physiology of tropical field crops. Wiley, N. Y. : 529-549.
- COCK, J.H., 1985.** Cassava. New potential for a neglected crop. In S.A. BRETH (ed) IADS Development-Oriented Literature Series. Westview Press, Boulder & Lond., 191 pp.
- DEMPSTER, J.P., 1975.** Animal population ecology. Acad. Press, Lond., 155 pp.
- DORESTE, S.E. & APONTE, L.O., 1979.** Efecto de los ataques del complejo de acaros Tetranychidae, en los rendimientos del cultivo de la yuca. *Rev. Fac. Agron. Univ. Cent. Venez.*, 10 : 105-119.
- EZULIKE, T.O. & EGWUATU, R.I., 1990.** Determination of damage threshold of green spider mite *Mononychellus tanajoa* (Bondar) on cassava. *Insect. Sci. Applic.*, 11 (1) : 43-45.
- F.A.O., 1990.** Annuaire de production 1990, n°44, 283 pp.
- FLECHTMANN, C.H.W., 1982.** The cassava mite complex III. New distribution records mainly from Colombia and Africa. Reference to other plants. *Ann. Esc. Sup. Agric. "Luiz de Queiroz"*, 39 : 809-813.
- FRAZER, B.D. & GILBERT, N., 1976.** Coccinelids and aphids: a quantitative study of the impact of adult ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) preying on field populations of pea aphids (Homoptera: Aphididae). *J. Entomol. Soc. Brit. Columb.*, 73 : 33-56.
- GETZ, W. M. & GUTIERREZ, A.P., 1982.** A perspective on systems analysis in crop production and insect pest management. *Ann. Rev. Entomol.*, 27 : 447-466.
- GIJZEN, H., VELTKAMP, H.J., GOUDRIAAN, J., & DE BRUIJIN, G.H., 1990.** Simulation of dry matter production and distribution in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Neth. J. Agric. Sci.*, 38 : 159-173.

- GILBERT, N., GUTIERREZ, A.P., FRAZER, B.D. & JONES, R.E., 1976. Ecological relationships. Freeman, Read. San-Franc., 157 pp.
- GUTHRIE, E. J., 1987. Le manioc et la mosaïque africaine du manioc, Historique. In: Actes du séminaire "La mosaïque africaine du manioc et son contrôle", Yamoussoukro, Côte d'Ivoire, 4-8 Août 1987. Colloq. Sémin., ORSTOM : 149-156.
- GUTIERREZ, A. P., WANG, Y., 1976. Applied population ecology: models for crop production and proceedings series. In: NORTON, G. A. & HOLLING, C. S. (Eds). Pest Manage. IASA Proc. Ser. 4, Pergamon Press, Oxf., 4 : 255-280.
- GUTIERREZ, A.P., BAUMGÄRTNER, J., & SUMMERS, C.G., 1984. Multitrophic models of predator-prey energetics. Can. Entomol., 116 : 923-963.
- GUTIERREZ, A. P., SCHULTESS, F., WILSON, L.T., VILLACORTA, A.M., ELLIS, C.K. & BAUMGÄRTNER, J.U., 1987. Energy acquisition and allocation in plant and insects: an hypothesis for the possible role of hormones in insect feeding patterns. Can. Entomol., 119 : 109-129.
- GUTIERREZ, A.P., WERMELINGER, B., SCHULTESS, F., BAUMGÄRTNER, J., HERREN, H., ELLIS., C.K. & YANINEK, J.S., 1988a. Analysis of Biological Control of cassava pests in Africa. I. Simulation of carbon, nitrogen, and water dynamics in cassava. J. Appl. Ecol., 25 : 901-920.
- GUTIERREZ, A.P., NEUENSCHWANDER, P., SCHULTESS, F., HERREN, H.R., BAUMGÄRTNER, J.U., WERMELINGER, B. & ELLIS., C.K., 1988b. Analysis of Biological Control of cassava pests in Africa. II. Cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. J. Appl. Ecol., 25 : 921-940.
- GUTIERREZ, A.P., YANINEK, J.S., WERMELINGER, B., HERREN, H.R. & ELLIS., C.K., 1988c. Analysis of Biological Control of cassava pests in Africa. III. Cassava green mite *Mononychellus progresivus*. J. Appl. Ecol., 25 : 941-950.
- GUTIERREZ, J., 1976. Etude biologique et écologique de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens, Tetranychidae). Trav. Doc. ORSTOM Paris, N°57, 173 pp.
- GUTIERREZ, J., 1987a. The cassava green mite in Africa: One or two species? (Acari: Tetranychidae). Exp. Appl. Acarol., 3 : 163-168.
- GUTIERREZ, J., 1987b. Rapport d'une mission effectuée en République Populaire du Congo et en République Centrafricaine à propos des pullulations d'acariens phytophages dans les plantations de manioc. Rapp. ORSTOM, 9 pp.
- GUTIERREZ, J., 1989. Les acariens phytophages et quelques unes de leurs caractéristiques biologiques. Coll. Acariens des cultures, Montpellier, 24-26 Oct. 1989 : 9-26.

- GUTIERREZ, J. & BONATO, O., 1993. Les acariens tetranychidae attaquant le manioc au Congo et quelques uns de leurs prédateurs. J. Afr. Zool. (soumis à publication).
- GUTIERREZ, J., BONATO, O. & MAPANGOU-DIVASSA, S., 1991. Les acariens s'attaquant au manioc au Congo et quelques uns de leurs prédateurs. 1^{ères} Journ. Biosciences, Brazzaville, 5-7 Déc. 1991 : 23.
- GUTIERREZ, J., DELOBEL, A. & GANGA, T., 1985. *Mononychellus progresivus* Doreste in the Republic of Congo. Cassava Newsletter, 9 (1) : 16.
- HAHN, S. K. & KEYSER, J., 1985. Cassava: a basic food of Africa. Outl. Agric., 14 : 95-100.
- HAHN, S. K. & WILLIAMS, R. J., 1973. Investigations on cassava in Republic of Zaïre. Rapp. Comm. Etat Agric., 12 pp.
- HASSELL, M.P., 1978. The dynamics of arthropod predator preys systems. Princet. Univ. Press, N.- J., 237 pp.
- HASSELL, M.P., LAWTON, J.H. & BEDDINGTON, J.R., 1976. The components of arthropod predation. I. The prey death rate. J. Anim. Ecol., 45 : 135-164.
- HERREN, H. R., 1982. IITA's role in integrated control of cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti* Matt-Ferr) and green spider mite (*Mononychellus tanajoa* (Bondar)) in Africa. In OKOLI, O.O., ENYINNIA, T., IGBOKWE, M.C., ODURUKWE, S.O., OKEKE, J.E., OKEREKE, H.E. (Eds). Proc. Int. Workshop Control Cassava Mealybug Green spider mite, 12-16 Oct. 1981, Umudike, Nigeria : 154-157.
- HERREN, H. R., 1987. A review of objectives and achievements. Insect Sci. Applic., 8 (4-5-6) : 837-840.
- HERREN, H. R. & BENNETT, F.D., 1984. Cassava pests, their spread and control. In HAWKSWORTH, D;L; (Ed). Advancing agricultural production in Africa. Proc. CAB's First Sci. Conf., Arusha, Tanzania, 12-18 Feb. 1984 : 110-114.
- HOGG, T. D. & CHENG, S. Y., 1988. On estimating and uncertainty in insect population growth rates obtain from life table experiments. Proc. XVIII Int. Cong. Entomol., Vancouver, Canada, 3-8 July 1988 : 195.
- HOWELER, R. H., 1985. Mineral nutrition and fertilization of cassava. A review of recent research. In J.H. COCK & J.A. REYES (Eds), Cassava: research, production and utilization. U.N.D.P., C.I.A.T., Cali, Colombia : 249-320.
- HOWELER, R. H. & CADAVID, L. F., 1983. Accumulation and distribution of dry matter and nutrients during a 12 month growth cycle of cassava. Field Crops Res., 7 : 123-139.

- HUFFAKER, C. B. & CROFT, B.A., 1976. Integrated pest management in U.S.: progress and promise. *Environ. Health Perspect.*, 14: 167-183.
- HUGHES, R.D., 1963. Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* L.. *J. Anim. Ecol.*, 32 : 393-424.
- HUI, Y., ZHIMO, Z. & WENBIN, Z., 1985. The systematic analysis and simulation on the population dynamics of the citrus red mite, *Panonychus citri* McG. II. The systematic analysis and simulation. *J. Southwest Agric. Coll.*, 3 : 12-21.
- HULTING, F.L., ORR, D.B. & OBRYCKI, J.J., 1990. A computer program for calculation and statistical comparison of intrinsic rates of increase and associated life table parameters. *Fla Entomol.*, 73 (4) : 601-612.
- HUNT, L.A., WHOLEY, D.W. & COCK, J.H., 1977. Growth physiology of cassava. *Field Crop Abstr.*, 30 : 77-91.
- IITA (International Institute of Tropical Agriculture), 1976. Annual report for 1975. Ibadan, Nigeria, 219 pp.
- JONES, W. O., 1959. Manioc in Africa. Stanford Univ. Press, Stanford, Calif., 315pp.
- KARANDINOS, M.G., 1976. Optimum sample size and comments on some published formulae. *Bull. Soc. Amer.*, 22 : 417-421.
- KREBS, C.J., 1978. Ecology - The experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row Publ., N. Y., 678 pp.
- LOGAN, J.A., WOLLKING, D.J., HOYT, S.C. & TANIGOSHI, L.K., 1976. An analytical model for description on temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.*, 5 : 1133-1140.
- LYON, W. F., 1973. A plant -feeding mite *Mononychellus tonajoa* (Bondar) (Acarina: Tetranychidae) new to the African continent threatens cassava (*Manihot esculenta* Crantz) in Uganda, East Africa-Pest Artic. *News Summ.*, 19 : 36-37.
- MANETSCH, T.J., 1976. Time-varying distributed delay models and their use in aggregative models of large systems. *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.*, 6 : 547-553.
- MANETSCH, T.J. & PARK, G.L., 1974. System analysis and simulation with application to economic and social systems, part II. East Lansing, Mich. State Univ. (Div. Eng. Res.) 1973. Chapter 12.
- MARAITE, H., & WEYNS, J., 1979. Distinctive physiological, biochemical and pathogenic characteristics of *Xanthomonas manihotis* and *X. cassavae*. *Int. Symp. Disease Trop. Food crops, 1978*, Louvain, MARAITE & MEYER (Eds), Univ. Cathol. Louvain : 103-117.

- MARKHAM, R.H., & ROBERTSON, I.A.D., 1987.** Cassava green mite in Eastern Africa: Yield losses and integrated control. Proc. Reg. Workshop, Nairobi, Kenya, 26-30 May 1986 : 186pp.
- MATTHYSSE, J. G., 1978.** Preliminary report on mites collected from plants and animals in Nigeria. I. Mites from plants. Nigerian J. Entomol., 1 (3) : 57-70.
- MEYER, J.S, INGERSOLI, C.G., McDONALD, L.L. & BOYCE, M.S., 1986.** Estimating uncertainty in population growth rates: Jackknife vs Bootstrap techniques. Ecol., 67 : 1156-1166.
- NACHMAN, G., 1984.** Estimates of mean population density and spatial distribution of *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae) and *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae) based upon the proportion of empty sampling units. J. Appl. Ecol., 21 : 903-913.
- NACHMAN, G., CARSTEN PEDERSEN, O., MÜNSTER-SWENDSEN, M. & TOMKIEWICZ, J., 1990.** Sampling strategies for assessing the intra-plant density of the cassava green mite (*Mononychellus tanajoa*): A case study. Exp. Appl. Acarol., 9 : 31-49.
- NDAYIRAGIJE, P., 1984.** Cassava green mite (*Mononychellus tanajoa* (Bondar)) in Burundi. In GREATHEAD, A. H., MARHAM, R. H., MURPHY, R. J., MURPHY, S. T. & ROBERTSON, I.A.D. (Eds), Integr. Pest Manage. Cassava Green Mite. Proc. Reg. Train. Workshop, East Africa, 30 April-4 May 1984 : 67-73.
- NEUENSCHWANDER, P. & HERREN, H., 1988.** Biological control of the Cassava Mealybug *Phenacoccus manihoti* by the exotic parasitoid *Epidinocarsis lopezi* in Africa. Phil. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B, 318 : 319-333.
- NICKEL, J. L., 1960.** Temperature and humidity relationships of *Tetranychus desertorum* Banks with special reference to distribution. Hilgardia, 30 (2) : 41-100.
- NKOUNKOU, J., 1978.** Le manioc au Congo. Culture, consommation, commercialisation. Thèse Dr. 3^{ème} cycle Univ. Brazzaville, 286pp.
- NYIIRA, Z. M., 1972.** Report of investigation of cassava mite *Mononychellus tanajoa* (Bondar). Unpubl. Rep., Kampala, Uganda, 14 pp.
- NYIIRA, Z. M., 1976.** Advances in research on the economic significance of the green cassava mite (*Mononychellus tanajoa*) in Uganda. In TERRY, E. & McINTYRE, R. (Eds). The international exchange and testing of cassava germ plasm in Africa. Proc. Interdiscip. Workshop. Ibadan, Nigeria, 17-21 Nov. 1975 : 27-29.
- NYIIRA, Z. M., 1982.** Cassava Green Mite: its distribution and possible control. In Root crops in Eastern Africa. Proceed. Workshop, Kigali, Rwanda, 23-27 Nov. 1980 : 65-67.

- OKEKE, J.E., KANG, B.T. & OBIGBESAN, G.O., 1982.** Effects of fertilizers and plant age on distribution of nutrients in Nigerian cassava (*Manihot esculenta*). *Exp. Agric.*, 18 : 403-411.
- OLAND, K., 1963.** Changes in the content of dry matter and major nutrient elements of apple foliage during senescence and abscission. *Physiol. Plant.*, 16 : 682-694.
- ONWUEME, I. C., 1978.** Yams, Cassava, Sweet Potato, and Cocoyams. *The Tropical Tuber Crops*. John Wiley & Son (Eds), N. Y., 234 pp.
- POOLE, R. W., 1974.** An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill, N. Y., 532 pp.
- RITCHIE, J. T., 1972.** Model for predicting evaporation for a row crop with incomplete cover. *Water Resour. Res.*, 8 : 1204-1213.
- ROYAMA, T., 1971.** A comparative study of models for predation and parasitism. *Res. Pop. Ecol. Suppl.*, 1 : 1-91.
- RUESINK, W. G., 1980.** Introduction to sampling theory. *In: KOGAN, M. & HERZOG, D.C. (Eds). Sampling methods in soybean entomology.* Springer Verlag, N. Y., 567 pp.
- SCHULTESS, F., 1987.** The interactions between cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr.) populations and cassava (*Manihot esculenta* Crantz) as influenced by weather. Thèse Dr. Ec. Polytech. Féd. Zürich N°8253, 135 pp.
- SCHULTESS, F., BAUMGÄRTNER, J., DELUCCHI, V. & GUTIERREZ, A.P., 1991.** The influence of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. on yield formation of cassava, *Manihot esculenta* Crantz. *J. Appl. Entomol.*, 111 : 155-165.
- SEVERINI, M., BAUMGÄRTNER, J. & RICCI, M., 1990a.** Theory and practice of parameter estimation of distributed delay models for insect and plant phenologies. *In GUZZI, R., NAVARRA, R.A. & SHUKLA, J. (Eds). Meteorol. Environ. Sci., World Sci. Publ., Singapore : 674-719.*
- SEVERINI, M., BAUMGÄRTNER, J. & RICCI, M., 1990b.** Dalle osservazioni fenologiche alla costruzione di un modello demografico. Società Italiana di Fitoiatria, Convegno nazionale modelli euristici ed operativi per la difesa integrata in agricoltura. Caserta, 27-29 Sept 1990. *Not. Mal. Piante*, 111 : 41-56.
- SHUKLA, P. T., 1976.** Preliminary report on the green mite (*Mononychellus tanajoa*, Bondar) resistance in Tanzanian local cassava varieties. *East Afr. Agric. For. J.*, 42 : 55-59.
- SILVESTRE, P., 1973.** Aspects agronomiques de la production du manioc à la ferme d'état de Mantsoumba. *Rapp. Mission I.R.A.T., Paris*, 35 pp.

- SILVESTRE, P. & ARRAUDEAU, M., 1983.** Le manioc. Paris Maisonneuve & Larose (Tech. Agric. Produc. Trop., XXXII), 262 pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1978.** Ecological methods. CHAPMAN & HALL, Lond., 524 pp.
- TAMO, M., 1991.** The interactions between the cowpea *Vigna unguiculata* (L.) Walp and the bean flower thrips *Megalurothrips sjostedti* Trybom in Rep. of Benin. Thèse Dr. Ec. Polytech. Féd. Zürich N°9455, 136 pp.
- TAMO, M. & BAUMGÄRTNER, J., 1991.** Analysis of the cowpea agro-ecosystem in West Africa. I. A demographic model for carbon acquisition and allocation in cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Ecol. Model.: - .
- TAYLOR, L.R., 1961.** Aggregation, variance and the mean. Nature, 189 : 732-735.
- VANSICKLE, J., 1977.** Attrition in distributed delay models. IEEE Trans. Syst. Man Cybern., 7 : 635-638.
- VELTKAMP, H.J., 1985.** Physiological cause of yield variation in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Agric. Univ. Wageningen Pap., 1985 : 6-85.
- WANG, Y., GUTIERREZ, A.P., OSTER, G. & DAXL, R., 1977.** A population model for plant growth and development: Coupling cotton-herbivore interaction. Can. Entomol., 109 : 1359-1374.
- WELCH, S. M., CROFT, B. A. & MICHELS, M. F., 1981.** Validation of pest management models. Environ. Entomol., 10 : 425-432.
- WERMELINGER, B., BAUMGÄRTNER, J. & GUTIERREZ, A.P., 1991a.** A demographic model of assimilation and allocation of carbon and nitrogen in grapevines. Ecol. Model., 53 : 1-26.
- WERMELINGER, B., OERTLI, J.J. & BAUMGÄRTNER, J., 1991b.** Environmental factors affecting the life-tables of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). III. Host-plant nutrition. Exp. Appl. Acarol., 12 : 259-274.
- WERMELINGER, B., OERTLI, J.J. & DELUCCHI, V., 1985.** Effect of host plant nitrogen fertilization on the biology of the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae*. Entomol. Exp. Appl., 38 : 23-28.
- WILSON, L.T. & ROOM, P.M., 1983.** Clumping patterns of fruit and arthropods in cotton, with implications for binomial sampling. Environ. Entomol., 12 : 50-54.
- YANINEK, J. S., 1985.** Field monitoring of *Mononychellus tanajoa* populations. Annual Report-1984. I.I.T.A., Ibadan, Nigeria : 136-138.
- YANINEK, J. S., 1988.** Continental dispersal of the cassava green mite, an exotic pest in Africa, and implications for biological control. Exp. Appl. Acarol., 4 : 211-224.

- YANINEK, J. S. & HERREN, H. R., 1988.** Introduction and spread of the cassava green mite, *Mononychellus tanajoa* (Bondar) (Acari :Tetranychidae), an exotic pest in Africa, and the search for appropriate control methods : a review. Bull. Entomol. Res., 78 : 1-13.
- YANINEK, J. S. & ONZO, A., 1988.** Survey of Cassava Green Mite in the People's Republic of Benin, January 1988, Rapp. I.I.T.A., 30 pp.
- YANINEK, J. S., BAUMGÄRTNER, J. & GUTIERREZ, A.P., 1991.** Sampling *Mononychellus tanajoa* (Acari; Tetranychidae) on cassava in Africa. Bull. Entomol. Res., 81 : 201-208.
- YANINEK, J. S., GUTIERREZ, A.P. & HERREN, H.R., 1989a.** Dynamics of *Mononychellus tanajoa* (Acari : Tetranychidae) in Africa : Experimental evidence of temperature and host plant effects on population growth rates. Environ. Entomol., 18 (4) : 633-640.
- YANINEK, J. S., HERREN, H. R. & GUTIERREZ, A.P., 1989b.** Dynamics of *Mononychellus tanajoa* (Acari : Tetranychidae) in Africa : seasonal factors affecting phenology and abundance. Environ. Entomol., 18 (4) : 625-632.
- YANINEK, J. S., GUTIERREZ, A.P & HERREN, H.R., 1990.** Dynamics of *Mononychellus tanajoa* (Acari : Tetranychidae) in Africa : Effects on dry matter production and allocation in cassava. Environ. Entomol., 19 (6) : 1767-1772.
- ZAHNER, P., 1985.** Ecosystème en vergers de pommier: Analyse du sous-système plante-hôte/acariens phytophages à l'aide de modèles de population. Thèse Dr. Ec. Polytech. Féd. Zürich N°7843, 133 pp.
- ZAHNER, P. & BAUMGÄRTNER, J., 1988.** Analyse des interactions plante-tétranyques-phytoséiides. I. Modèles de population pour la dynamique de *Panonychus ulmi* et de *Tetranychus urticae* en vergers de pommier. Acta Oecol., Oecol. Applic., 9 : 311-331.

ANNEXE 1

	(JF-FED)	(FED-VF)	(JF-VF)		(JF-FED)	(FED-VF)	(JF-VF)		(JF-FED)	(FED-VF)	(JF-VF)
Kombé				Mantsoumba				Brazzaville			
13/11/91				5/6/90				9/4/91			
6/12/91				22/8/90				16/4/91			*
29/12/91		*	*	21/9/90				23/4/91			*
12/1/91			*	25/10/90	*		*	30/4/91			
7/2/91			*	20/11/90		*	*	14/5/91		*	
21/2/91				13/12/90			*	21/5/91			*
15/3/91	*		*	17/1/91				4/6/91			
5/4/91			*	26/2/91			*	1/11/91			
17/4/91		*		27/3/91	*		*	19/11/91			
17/5/91				9/5/91		*	*				
29/5/91				6/6/91			*				
9/7/91				21/7/91			*				
18/6/91			*	29/8/91	*		*				
31/7/91				2/10/91	*		*				
17/8/91		*		8/11/91							
7/9/91											
21/9/91			*								
4/10/91	*		*								
19/10/91											
2/11/91											
20/11/91		*									

Comparaisons statistiques entre les densités des oeufs de *Mononychellus progresivus* observées sur la jeune feuille (JF), la feuille premièrement développée (FED), et la vieille feuille (VF). * indique une différence significative (test F de Scheffé, $P < 0,05$).

ANNEXE 2

(JF-FED) (FED-VF) (JF-VF)			(JF-FED) (FED-VF) (JF-VF)			(JF-FED) (FED-VF) (JF-VF)		
Kombé			Mantsoumba			Brazzaville		
13/11/91			5/6/90			9/4/91		
6/12/91			22/8/90		*	16/4/91		
29/12/91	*	*	21/9/90			23/4/91		
12/1/91			25/10/90		*	30/4/91		*
7/2/91			20/11/90		*	14/5/91	*	*
21/2/91			13/12/90	*	*	21/5/91		*
15/3/91	*	*	17/1/91			4/6/91		
5/4/91	*	*	26/2/91		*	1/11/91		
17/4/91	*	*	27/3/91		*	19/11/91		*
17/5/91			9/5/91		*			
29/5/91			6/6/91		*			
9/7/91			21/7/91					
18/6/91		*	29/8/91	*	*			
31/7/91		*	2/10/91					
17/8/91	*	*	8/11/91					
7/9/91		*						
21/9/91								
4/10/91	*	*						
19/10/91								
2/11/91								
20/11/91	*							

Comparaisons statistiques entre les densités des stades mobiles de *Mononychellus progresivus* observées sur la jeune feuille (JF), la feuille premièrement développée (FED), et la vieille feuille (VF). * indique une différence significative (test F de Scheffé, $P < 0,05$).

ANNEXE 3

(JF-FED) (FED-VF) (JF-VF)			(JF-FED) (FED-VF) (JF-VF)		
Kombé			Mantsoumba		
18/6/91		*	22/8/90		
9/7/91		*	21/9/90		
31/7/91	*		25/10/90		
17/8/91	*	*	26/2/91		
7/9/91			27/3/91		
21/9/91		*	9/5/91		
4/10/91		*	6/6/91		*
19/10/91		*	21/7/91	*	*
2/11/91		*	29/8/91	*	
20/11/91	*	*	2/10/91		
			8/11/91		

Comparaisons statistiques entre les densités des oeufs d'*Oligonychus gossypii* observées sur la jeune feuille (JF), la feuille entièrement développée (FED), et la vieille feuille (VF). * indique une différence significative (test F de Schéffe, $P < 0,05$).

ANNEXE 4

	(JF-FED)	(FED-VF)	(JF-VF)		(JF-FED)	(FED-VF)	(JF-VF)
Kombé				Mantsoumba			
18/6/91			*	22/8/90			*
9/7/91			*	21/9/90			
31/7/91			*	25/10/90			
17/8/91			*	26/2/91	*		*
7/9/91		*	*	27/3/91	*		*
21/9/91	*	*	*	9/5/91			
4/10/91		*	*	6/6/91			*
19/10/91		*	*	21/7/91	*		*
2/11/91			*	29/8/91			*
20/11/91			*	2/10/91			*
				8/11/91			

Comparaisons statistiques entre les densités des stades mobiles d'*Oligonychus gossypii* observées sur la jeune feuille (JF), la feuille entièrement développée (FED), et la vieille feuille (VF). * indique une différence significative (test F de Schéffe, $P < 0,05$).

ANNEXE 5

Equation n°	paramètres	<i>M. progresivus</i>	<i>O.gossypii</i>
4.1	p ₁	-0,102	-0,065
	p ₂	0,0077	0,0608
4.4	p ₃	0,072	0,068
	p ₄	0,093	0,087
	p ₅	3,000	3,000
4.5	p ₆	0,145	0,132
	p ₇	0,121	0,096
	p ₈	3,002	3,017
4.6	p ₉	-3526,3	-234,0
	p ₁₀	543,1	14,9
	p ₁₁	-30,5	0,1
	p ₁₂	0,7001	-0,0082
	p ₁₃	-0,00710	-0,00004
4.7	p ₁₄	-190,0	-119,8
	p ₁₅	16,9	12,0
	p ₁₆	-0,3	-0,2

Valeurs des différents paramètres p₁,...,16 correspondant aux équations relatives au chapitre 4 biologie du développement.

ANNEXE 6

CONDITIONS INITIALES

Durées de développement en degré-jour

feuille (2)	=	1200
tige (3)	=	500
fruit(4)	=	100
racines (6)	=	500
tubercule (7)	=	500

Poids de la bouture (g de matière sèche)

$$v_{tige} + B_H = 35$$

$$v_{tige} = 8,7$$

Eau du sol disponible

$$\omega = 690$$

CONSTANTES

C_1	=	0,017
C_2	=	0,0033
C_3	=	3
C_4	=	1
C_5	=	1
C_6	=	1
C_7	=	4,5
ϕ	=	0,7
C_8	=	0,32
C_{11}	=	0,32
C_{a1}	=	0,68
C_{a2}	=	0,62
C_{a3}	=	0,68
C_a	=	0,22

Valeurs des constantes et des paramètres utilisés dans le modèle de simulation (Chap.5)

Résumé

Cette étude, réalisée au Congo, porte sur l'agrosystème défini par le manioc (*Manihot esculenta* Crantz) et deux de ses principaux acariens phytophages Tetranychidae, *Mononychellus progresivus* Doreste et *Oligonychus gossypii* (Zacher). Le premier, d'origine néotropicale et d'introduction récente en Afrique, a d'après la bibliographie une très forte incidence sur le rendement de cette plante en Afrique de l'Est, au Nigeria et au Bénin. Le second, d'origine vraisemblablement africaine, n'avait jusqu'à présent fait l'objet d'aucune étude biologique. Les différents résultats ont abouti à la construction d'un modèle de recherche permettant d'analyser les interactions au sein de cet agrosystème. L'élaboration du modèle de simulation a nécessité l'obtention d'informations concernant, d'une part la phénologie de la croissance du manioc avec et sans acariens, d'autre part la dynamique de leurs populations et l'étude de l'influence de la température sur leurs paramètres biologiques.

L'expérimentation relative à l'impact des acariens a été menée pendant 24 mois dans deux parcelles (l'une avec acariens, l'autre sans) appartenant à une exploitation industrielle du Sud-Congo (Mantsoumba). Les densités des deux tétranyques de la parcelle avec acariens n'ayant jamais excédé plus de 50 stades mobiles par feuille, il n'est pas apparu de différence significative entre la croissance du manioc des deux parcelles.

La dynamique des populations des deux tétranyques a été suivie dans une parcelle appartenant à une exploitation industrielle (Mantsoumba) et dans une parcelle paysanne (Kombé). L'étude a nécessité l'élaboration d'un plan d'échantillonnage commun aux deux espèces. L'augmentation importante des populations de *M. progresivus* a chaque fois été observée pendant les périodes charnières caractérisant les changements de saison, c'est-à-dire, soit entre la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche (Mantsoumba), soit entre la fin de saison sèche et le début de la saison des pluies (Kombé). Les pics de pullulations d'*O. gossypii* se sont chaque fois produits vers le milieu de la saison sèche (Mantsoumba et Kombé).

L'influence de la température (à hygrométrie constante de 70 %) sur les paramètres biologiques (survie et durée des stades de développement, fécondité et longévité des femelles) des deux acariens a été étudiée. L'optimum thermique de chaque espèce a été déterminé d'après l'évolution des valeurs du taux intrinsèque d'accroissement naturel des populations (r_m). Il est de 31,5°C pour *M. progresivus* et de 30°C pour *O. gossypii*. Le seuil inférieur de développement de *M. progresivus* est dans ces conditions de 13°C, celui d'*O. gossypii* de 11°C.

Les simulations mettent en évidence l'importance du rôle de l'eau pour la croissance du manioc, puisqu'une réduction de 60 % de la pluviométrie diminue de 50 % la production de tubercules. L'impact des deux acariens est le plus élevé lorsque l'on simule deux pics de pullulations, le premier en fin de première saison sèche début de deuxième saison des pluies, le second en fin de deuxième saison des pluies début de deuxième saison sèche. Dans ces conditions les pullulations sont susceptibles d'entraîner en fin de culture une perte de 13 % de la matière sèche des tiges et des tubercules.

Mots-clés: Acariens phytophages, *Mononychellus progresivus*, *Oligonychus gossypii*, échantillonnage, dynamique des populations, paramètres biologiques et démographiques, modélisation, manioc, Congo.

Abstract

Title:

Population dynamics of cassava green mite *Mononychellus progresivus* and red spider mite *Oligonychus gossypii* in the Republic of Congo. Modeling of the phytophagous mites - cassava subsystem

Summary

A study was performed in the Congo on the agrosystem consisting of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and two of its main phytophagous mites, *Mononychellus progresivus* Doreste and *Oligonychus gossypii* (Zacher) (Tetranychidae). The first is of neotropical origin and recently introduced in Africa and, according to the literature, has an extremely strong effect on cassava yield in East Africa, Nigeria and Benin. The second is probably of African origin and had not previously been the subject of biological investigation. The results led to the construction of a research model enabling analysis of interactions within the agrosystem. Elaboration of the simulation model required information concerning on the one hand the phenology of cassava growth with and without mites and on the other hand their population dynamics and details of the influence of temperature on their biological parameters.

Experimental work on the impact of the mites was carried out for 24 months in two plots (one with mites and one without) on an industrial plantation in southern Congo (Mantsoumba). Density of the two species in the infested plot never exceeded 50 mobile stages per leaf and there was no significant difference in cassava growth between the two plots.

Population dynamics of the two species was monitored in a plot on an industrial plantation (Mantsoumba) and in a smallholding plot (Kombé). A common sampling plan was drawn up for the two species. Considerable increase in *M. progresivus* populations was observed during changes of season, either between the end of the rainy season and the beginning of the dry season (Mantsoumba) or between the end of the dry season and the beginning of the rainy season (Kombé). *O. gossypii* pullulation peaks always occurred towards the middle of the dry season ((Mantsoumba and Kombé).

The influence of temperature (at constant 70% relative humidity) on the biological parameters (survival and duration of developmental stages, reproduction rate and longevity of females) of the two mite species was studied. The thermal optimum for each species was determined in the light of the movement of intrinsic rate of natural increase of populations (r_m). It was 31.5°C for *M. progresivus* and 30°C for *O. gossypii*. The lower limit for development of *M. progresivus* was 13°C under these conditions and that of *O. gossypii* was 11°C.

Simulation showed the importance of water for cassava growth as a 60% decrease in rainfall caused a 50% decrease in tuber yield. The impact of mites was strongest when two pullulation peaks were simulated - the first at the end of the first dry season/beginning of the second rainy season and the second at the end of the second rainy season/beginning of the second dry season. Under these conditions, pullulation can cause a loss of 13% in stem and tuber dry weight at the end of the cropping period.

Key-words: Spider mites, *Mononychellus progresivus*, *Oligonychus gossypii*, sampling, population dynamics, demographic and biological parameters, modeling, cassava, Congo.

ISBN : 2-7099-1163-9
Éditions de l'ORSTOM
72, route d'Aulnay
93143 BONDY Cedex