

N

**INFLUENCE DE LA "CAPACITE LIMITE"
DANS LA REGULATION DE L'ABONDANCE
D'UN PHYTOPHAGE :
LE CAS DE LA COCHENILLE DU MANIOC AU CONGO**

par
Gérard FABRES

Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae) présente, depuis son introduction accidentelle au Congo, des pullulations saisonnières de grande amplitude, suivies de brutales régressions des effectifs.

Les travaux antérieurs étudient l'intervention de divers facteurs de régulation, sans pour autant donner une explication satisfaisante à l'ampleur et à la régularité du phénomène.

L'examen régulier de la proportion des différents stades de développement de la cochenille, en 1979 et 1980, a montré qu'au moment où s'amorce le mécanisme de rétrogradation, la structure en âge des colonies change brusquement, avec diminution relative des jeunes stades.

Par analogie avec d'autres travaux sur des Homoptères (Pucerons et Psylles), nous pensons qu'il s'agit là d'un phénomène de limitation des ressources, pour l'alimentation des jeunes et/ou leur fixation sur le végétal, et qu'il joue un rôle dans la régulation de l'abondance de la cochenille.

**"Carrying capacity" and the regulation of phytophagous insects :
the example of the Cassava Mealybug in Congo**

Since its introduction into the Congo, the Cassava Mealybug (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero, Hom. Pseudococcidae) has shown very regular seasonal outbreaks, followed by a deep reduction of the population, mostly at the beginning of the rain season.

Several ecological factors have been proposed to explain this natural regulation but none of them seems to be satisfactory, alone or in association to others.

A regular survey, on the changes in the age of the colonies on the cassava shoots, during the dry seasons of 1979 and 1980, shows that the structure of the population is deeply modified at peak infestation, just before the population collapses : rapid decrease of the number of the young instars.

According to several examples with Aphids and Psyllids, in which the same age-structure changes are related to the limitation of available ressources for the young instars to feed on and/or to settle down, we suggest that the "carrying capacity" would play a part in the regulation on the abundance of the Cassava Mealybug in Congo.

Fonds Documentaire IRD



010023405

Fonds Documentaire IRD

Cote : B* 23405 Ex: 1

Régulation de l'abondance de la Cochenille du manioc au Congo

Introduction

Dans un article général sur la relation entre dynamique des populations et disponibilité des ressources, DEMPSTER & POLLARD (1981) insistent sur la rareté des études dans ce domaine, tout particulièrement lorsqu'il s'agit des Insectes phytophages et des mécanismes de régulation de leur abondance.

Le cas le plus simple est celui de la raréfaction de la nourriture ou de sa disparition totale du fait d'une surconsommation. L'exemple des Lépidoptères défoliateurs dont la population s'effondre une fois consommées toutes les feuilles de l'essence exploitée, en est une illustration sans nuance. Cette relation directe entre biomasse alimentaire disponible et abondance du phytophage est la plus facile à quantifier dans ses deux composantes et les travaux de DEMPSTER (1971), sur l'Arctiidae *Tyria jacobaeae* L. dont les chenilles se développent aux dépens de *Senecio jacobaeae* L., peuvent être cités en exemple.

La disponibilité des ressources n'est pas toujours aussi facile à quantifier. En effet, la présence physique de la plante sur laquelle le phytophage assure son développement peut n'avoir qu'un rapport lointain avec les besoins de l'Insecte et l'on trouve des cas où la limitation de la nourriture est manifestement responsable de l'arrêt de la croissance d'une population alors que, en valeur absolue, la nourriture semble disponible (DETHIER, 1959).

Pour expliquer ce paradoxe, il faut prendre en compte les très nombreuses composantes des relations entre Insectes phytophages et plantes hôtes, que l'on peut regrouper schématiquement en deux catégories :

1) une composante "populations" de la plante et de l'Insecte avec : structure de la communauté végétale (taille, abondance et distribution de la plante) et pour l'Insecte, abondance et distribution des oeufs ; comportement d'alimentation et de dispersion des larves. C'est le cas de *Melitaea harrisii* Scud. (Lep. Nymphalidae) dont les chenilles se nourrissent de *Aster umbellatus* Mill. en Amérique du Nord, illustré par DETHIER (1959) ou de *Papilio xuthus* L. (Lep. Papilionidae) sur *Zanthoxylum ailanthoides*, étudié par WANATABE (1981) au Japon.

2) une composante "biochimie des relations plante-Insecte" conceptualisée par la notion d'"apparence" de FEENY (1976). On trouve là les nombreux exemples de monophagie des "spécialistes", de confinement des Insectes sur certaines parties de la plante (SOUTHWOOD, 1973), de sensibilité de la plante en relation avec des changements physiologiques saisonniers (LAWTON, 1978) et des mécanismes de défense et de neutralisation que la plante et l'Insecte peuvent développer.

Dans ces conditions il devient extrêmement difficile de quantifier la disponibilité des ressources végétales et de mesurer leur influence sur la régulation de l'abondance du phytophage.

Il est cependant un groupe d'Insectes dont la biologie et le comportement sont propices à l'étude de l'influence des ressources disponibles sur l'abondance du phytophage. Il s'agit des Homoptères comme les Pucerons, Psylles ou Cochenilles, qui exploitent une zone restreinte du végétal, s'y fixent pendant une grande partie de leur cycle biologique et y développent, en un temps relativement court, des colonies abondantes et agrégatives.

Dans ces cas, on peut mettre en évidence une limitation de la capacité en nourriture et en espace pour se fixer. WAY & BANKS (1967) montrent chez *Aphis fabae* Scop., en développement sur *Vicia faba* L., un mécanisme d'émigration des ailés et d'abandon du site par les immatures, en relation avec l'augmentation de la densité. Chez le Psylle *Cardiaspina albıtextura* Taylor, qui se développe en Australie sur *Eucalyptus blakelei* Maiden, CLARK (1964) met en évidence une réduction de la fécondité, sous l'action de l'augmentation de

Bulletin de la Société Zoologique de France 114 (1)

densité, et une perte de larves néonates du fait de la réduction des sites favorables à la fixation.

Dans le cas de la Cochenille du Manioc, *Phenacoccus manihoti*, Matile-Ferrero, nous avons observé des mécanismes analogues qui sont présentés dans cette note.

Le matériel biologique

La Cochenille et ses colonies

P. manihoti est une Cochenille Pseudococcidae qui est apparue brutalement dans les champs de manioc du Zaïre et du Congo dans les années 70, suite sans doute à une introduction accidentelle à partir du Nouveau Monde (MATILE-FERRERO, 1977).

Les colonies de la Cochenille se développent sur les feuilles et sur la partie terminale de la tige (apex). Du fait d'un très fort pouvoir de multiplication (parthénogenèse thélytoque, taux net de reproduction entre 400 et 500 oeufs par femelle, LE RU & FABRES, 1987) on peut obtenir, en fin de gradation de la population, des colonies qui regroupent plusieurs centaines d'individus de tous stades sur un même apex (679 comme valeur absolue maximale en 1980, FABRES, 1981a). De plus, cette espèce n'a jamais été trouvée dans la nature sur des plantes autres que le manioc (*Manihot esculenta* et *M. glaziovii*). Nous retrouvons là les avantages des modèles "Homoptères" évoqués plus haut à savoir : monophagie, utilisation d'une partie seulement du végétal, et comportement agrégatif. Ceci implique une étroitesse de la notion de nourriture disponible et une grande sensibilité à la capacité limite pour la nourriture et les sites de fixation des larves néonates.

La Cochenille et ses populations

La Cochenille pullule pendant la saison sèche qui a lieu, au Congo, entre les mois de juin et d'octobre. Peu d'exceptions à cette règle ont été observées depuis 1979, année des premiers dénombrements. Généralement, en trois générations successives, la Cochenille colonise l'ensemble des pieds de manioc et fait passer ses effectifs de quelques individus par apex, à des valeurs moyennes de 80 à 100. Cette pullulation de saison sèche est probablement en relation avec des modifications physiologiques de la plante soumise au stress hydrique, et on a pu montrer expérimentalement que la capacité d'accroissement de la Cochenille pouvait être en relation avec la teneur en eau du sol (FABRES & LE RU, 1988). Ces observations, analogues à celles de WHITE (1969) sur *C. albitextura* et de BRAUN & FLUECKIGER (1984) sur *Aphis pomi*, montrent bien que dans le cas des Insectes de ce type, la notion d'alimentation disponible est étroitement apparentée à celle de physiologie de la plante et de qualité de la sève. Une bonne illustration de ce point est donnée par Mc NEILL (1973) qui montre l'influence de la teneur en azote des sites de prélèvement de la sève sur l'abondance de *Leptopterna dolabrata* (Het. Miridae). La réduction de l'abondance de *P. manihoti*, généralement en relation avec l'arrivée des pluies, est brutale : en l'espace de 2 à 3 semaines, les effectifs sont ramenés aux valeurs initiales (Fig. 1).

Régulation de l'abondance de la Cochenille du manioc au Congo

La Cochenille et les facteurs de régulation

Des hypothèses ont été formulées pour expliquer ce phénomène : action mécanique de la pluie sur les jeunes larves (FABRES, 1981b), épizootie en relation avec l'abondance des chutes d'eau (LE RU, 1986). Aucune n'est totalement explicative. Ces mécanismes interviennent seuls ou simultanément, avec une intensité variable selon les années, mais sans pouvoir rendre compte de la brutalité de la dégradation et de la similitude du phénomène d'année en année.

Parmi les facteurs de régulations habituellement pris en considération, il faut exclure ici les entomophages. La Cochenille est d'introduction récente, les parasites et prédateurs locaux sont fort discrets ou interviennent tardivement, et les introductions d'auxiliaires n'ont débuté qu'en 1982, sans grande efficacité à ce jour (BIASSANGAMA *et al.*, 1988). Les résultats que nous présentons sont du reste antérieurs aux introductions. Le modèle est donc intéressant puisqu'il exclut le facteur "entomophages" et oriente la recherche vers des mécanismes complémentaires de ceux déjà évoqués et qui seraient de type "relations plante-insecte".

Dans le cas présent, nous nous proposons de montrer que la mise en place de très fortes densités de la Cochenille sur les apex, s'accompagne de modifications de la structure en âge des colonies (analogues à celles mises en évidence par CLARK (1964) et WAY & BANKS (1967), et que des mécanismes de type "limitation des ressources" peuvent participer à la régulation de l'abondance de *P. manihoti*.

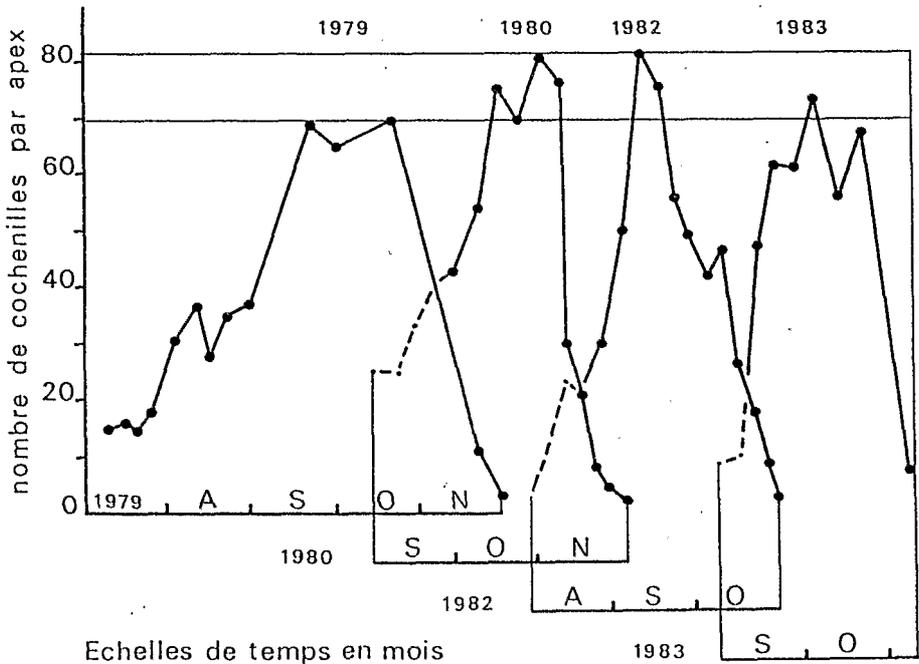


Figure 1
Comparaison des profils d'abondance de la Cochenille du Manioc
au cours de quatre pullulations annuelles.

Les données de 1979 à 1983 et leur analyse

Les profils de gradation

Les variations de l'abondance de la Cochenille dans les champs de manioc de la région de Kombé (proche de Brazzaville) ont été suivies chaque année depuis 1979 en appliquant une méthode des dénombrements sur le terrain (FABRES, 1981b). Les profils de gradation des années 79 à 83 sont présentés fig. 1. Pour l'année 1981, une méthode d'échantillonnage différente a été utilisée pour une étude de la structure en âge de la population et nous n'avons pas utilisé ces données pour le tracé d'un profil d'abondance. Les courbes des années 82 puis 83 ont été obtenues dans la même zone et selon la même méthode par LE RU (1984) et BIASSANGAMA (1984) respectivement.

L'examen de la figure 1 montre que les profils d'abondance sont semblables d'une année sur l'autre, en particulier pour la baisse brutale des effectifs, et que les valeurs maximales sont tout à fait comparables (moyennes de 70 à 80 Cochenilles de tous stades par apex). Il n'y a pas de différences significatives entre des séries caractérisées par une grande variabilité. L'hypothèse que l'on peut formuler à ce stade de l'analyse est celle de l'existence d'un processus de saturation des apex (capacité limite).

Par analogie avec les études du même type, on peut estimer que ce processus pourrait entraîner des modifications dans la structure des colonies, et particulièrement des changements de la structure en âge, par réduction de la fécondité et/ou par disparition des néonates, faute de sites de fixation. C'est ce point qu'il nous a paru important de vérifier.

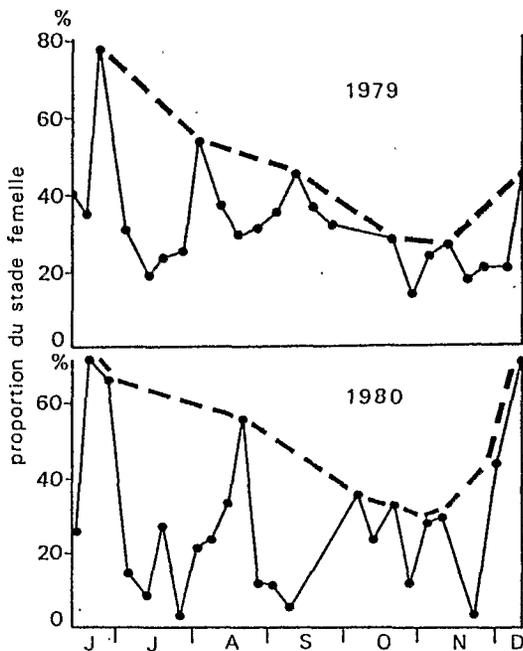


Figure 2

Variations chronologiques des pourcentages du stade "femelle-mure" au sein des colonies de la Cochenille, au cours de deux pullulations successives.

Régulation de l'abondance de la Cochenille du manioc au Congo

Changement dans la structure en âge

Nous avons dépouillé les résultats de dénombrements hebdomadaires des années 1979 et 1980 pour faire apparaître les proportions relatives des différents stades de développement au sein des colonies et suivre l'évolution de l'"âge" des colonies. La Fig. 2 présente l'évolution chronologique du pourcentage des femelles et suggère les remarques suivantes : si l'on fait abstraction des variations cycliques qui traduisent la succession des générations, on observe que le pourcentage des femelles décroît régulièrement au fur et à mesure que la pullulation se développe (du 12.6 au 23.10 en 1979 et du 14.6 au 4.10 en 1980). Au delà, le processus s'inverse et on assiste à un "vieillissement" des colonies qui ne peut s'expliquer que par une réduction du nombre des jeunes par rapport à celui des femelles fixées. Ce renversement de tendance a lieu au moment où on assiste à la réduction rapide des effectifs de Cochenilles sur les apex (fin octobre pour les deux années).

Au cours de l'année 1981, on a pu observer deux pullulations successives (fait inhabituel et probablement en relation avec des conditions climatiques exceptionnelles) et pu étudier deux fois la réduction des effectifs : au mois d'août puis au mois d'octobre-novembre. Le dénombrement des différents stades de développement s'est fait à partir d'échantillons ramenés au laboratoire (15 apex) et exploités sous la loupe binoculaire. Les données ainsi recueillies sont plus précises que précédemment (Fig. 3). Dans les deux cas on observe une réduction du nombre des Cochenilles prélevées avec : (1) dans le premier cas, une très forte diminution du nombre des larves de premier stade par rapport au nombre des jeunes femelles (de 231 L1 à 5 L1 en l'espace d'un mois, contre 65 L4 à 5 L4 dans le même temps), à laquelle fait suite une stabilisation en proportions égales ; (2) dans le deuxième cas, une réduction des effectifs des stades L1 et des femelles jeunes L4 jusqu'au 29.10, date à laquelle la population vieillit brutalement avec augmentation du nombre des femelles (passage des vieilles larves aux femelles) et réduction du nombre des jeunes, ce qui signifie l'arrêt du recrutement.

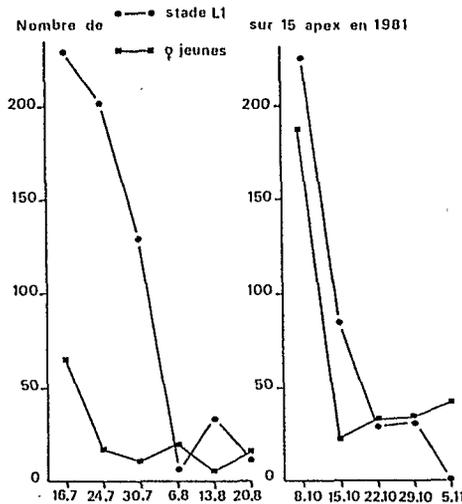


Figure 3

Dénombrement des stades L1 et femelle-jeune L4 au cours de la pullulation, à deux pics de gradation, de l'année 1981.

Conclusion

La brutale diminution de l'abondance de la Cochenille du Manioc, que l'on observe habituellement, dès le retour de la saison des pluies, s'accompagne de modifications dans la structure en âge de la population. On assiste à un vieillissement de la population avec nette réduction de la proportion des jeunes. On ne peut actuellement pas dire s'il s'agit d'une réduction de la fécondité des femelles (expérimentations à prévoir) ni si ce sont les néonates qui se déplacent faute d'un site propre à la fixation. Quel que soit le mécanisme, ou l'association des deux, il s'agit là d'un phénomène de type "capacité limite" liée à la surexploitation du végétal.

Au plan de la dynamique des populations, on peut maintenant avancer qu'un des mécanismes de la régression brutale des effectifs pourrait être l'abandon, par les premiers stades, des sites impropres à la fixation. Dans le cas le plus fréquent des régressions en début de saison des pluies, pourrait s'ajouter à ce phénomène l'élimination de ces jeunes par le lessivage dû aux pluies torrentielles.

Des investigations sont actuellement conduites pour savoir quelle est l'influence des conditions pluviométriques sur la physiologie de la plante et dans quelle mesure les changements enregistrés à l'extrémité des tiges de manioc ont une influence sur la fécondité des femelles, sur le comportement de fixation ou d'errance des jeunes stades ou sur un comportement de retrait de l'ensemble des individus.

Enfin, dans le cadre des campagnes de lutte biologique par introduction d'entomophages exotiques, il sera possible de vérifier que la réduction des effectifs est toujours en relation avec la limitation des ressources ou qu'elle est due à l'action régulatrice de l'auxiliaire acclimaté, dont l'influence sur la structure en âge de la population sera de nature et modalités différentes.

ORSTOM, BP 181, Brazzaville, Congo
Actuellement ORSTOM, BP 5045, 34032 Montpellier

REFERENCES

- BIASSANGAMA, A. (1984).- Etude du parasitisme des cochenilles Pseudococcidae par les Hyménoptères Encyrtidae : application à la lutte biologique contre la Cochenille du Manioc *Phenacoccus manihoti* en République Populaire du Congo. Thèse de 3ème Cycle, Université de Rennes, 176 pp.
- BIASSANGAMA, A., FABRES, G., NENON, J.P. (1988).- Parasitisme au laboratoire et au champ d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae) auxiliaire exotique introduit au Congo pour la régulation de l'abondance de *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae). *Entomophaga*, 33, 453-465.
- BRAUN, S. & FLUECKIGER, W. (1984).- Increased population of the Aphid *Aphis pomi* at a motorway. The effect of drought and deicing salt. *Environ. Polut.* (ser. A), 36, 261-270.
- CLARK, L.R. (1964).- The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Aust. J. Zool.*, 12, 362-380.
- DEMPSTER, J.P. (1971).- The population ecology of the cinnabar moth *Thyria jacobaeae* L. (Lepidoptera Arctiidae). *Oecologia*, 7, 26-67.
- DEMPSTER, J.P. & POLLARD, E. (1981).- Fluctuations in resource availability and insect populations. *Oecologia*, 50, 412-416.

Régulation de l'abondance de la Cochenille du manioc au Congo

- DETHIER, V.G. (1959).- Food-plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. *Can. Ent.*, **9**, 581-596.
- FABRES, G. (1981a).- Première quantification du phénomène de gradation des populations de *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) en République du Congo. *Agronomie*, **1**, 483-486.
- FABRES, G. (1981b).- Bioécologie de la Cochenille du Manioc (*Phenacoccus manihoti*, Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. II - Variations d'abondance et facteurs de régulation. *Agron. trop.*, **36**, 369-377.
- FABRES, G., LE RU, B. (1988).- Etude des relations plante-insecte pour la mise au point de méthodes de régulation des populations de la Cochenille du Manioc. *VII Symp. Int. Soc. for Tropical Root Crops*, Gosier, Guadeloupe, Jul. 1985, INRA Edit., Paris, 563-577.
- FEENY, P. (1976).- Plant apparency and chemical defence. *Recent Advances in Phytochemistry*, **10**, 1-40.
- LAWTON, J.H. (1978).- Host plant influences on insect diversity : the effect of space and time. *Symp. of the Royal Entomological Society of London. Diversities of Insect Faunas*, Mound & Waloff Edit., Blackwell Scientific Publications, Oxford, 105-125.
- LE RU, B. (1984).- Contribution à l'étude de l'écologie de la Cochenille du Manioc *Phenacoccus manihoti* en République du Congo. *Thèse de 3ème Cycle, Université de Paris VI*, 118 pp.
- LE RU, B. (1986).- Etude de l'évolution d'une mycose à *Neozygites fumosa* (Zygomycetes Entomophthorales) dans une population de la Cochenille du Manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae). *Entomophaga*, **31**, 79-89.
- LE RU, B., FABRES, G. (1987).- Influence de la température et de l'hygrométrie relative sur le taux d'accroissement des populations de la Cochenille du Manioc (*Phenacoccus manihoti*, Hom. Pseudococcidae) au Congo. *Oecol. Appl.*, **8**, 165-174.
- Mc NEILL, S. (1973).- The dynamics of a population of *Leptopterna dolabrata* (Heteroptera : Miridae) in relation to its food resources. *J. Anim. Ecol.*, **42**, 495-507.
- MATILE-FERRERO, D. (1977).- Une cochenille nouvelle nuisible au manioc en Afrique Equatoriale : *Phenacoccus manihoti* (Homopt. Pseudococcidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **13**, 145-162.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1973).- The insect-plant relationships - an evolutionary perspective. *Symp. of the Royal Entomological Society : 6 Insect-plant relationships*, Van Emden Edit., Blackwell Scientific Publications, Oxford, 3-30.
- WANATABE, M. (1981).- Population dynamics of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L. in a deforested area. *Res. Popul. Ecol.*, **23**, 74-93.
- WAY, M.J. & BANKS, C.J. (1967).- Intraspecific mechanisms in relation to the natural regulation of numbers of *Aphis fabae* Scop. *Ann. appl. Biol.*, **59**, 189-205.
- WHITE, T.C.R. (1969).- An index to measure weather induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology*, **50**, 905-909.