

pas de 40

**Taux intrinsèque d'accroissement naturel  
de la cochenille du manioc,  
*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero  
(Homoptères *Pseudococcidae*).  
Intérêt d'une méthode simplifiée d'estimation de  $r_m$**

<sup>vuvro</sup>  
B. Le Rü

Centre ORSTOM de Brazzaville, B. P. 181, Brazzaville, R. P. du Congo

B. Papierok

Institut Pasteur, 25, rue du Docteur-Roux, 75724 Paris Cedex 15, France

**RÉSUMÉ**

Compte tenu de certaines caractéristiques biologiques de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero, en conditions expérimentales (mortalités embryonnaire et larvaire pratiquement nulles, fécondité élevée, mortalité des femelles négligeable pendant la plus grande partie de la période reproductive), sa capacité innée d'accroissement (ou  $r_c$  de LAUGHLIN) peut être estimée d'une manière approchée grâce au seul comptage, en fin de la période reproductive, de la descendance femelle issue d'une cohorte de femelles. Comme la durée du développement embryonnaire est de l'ordre de 8 jours à une température moyenne de 27° C et à une humidité relative moyenne de 75 %, le calcul du  $r_c$  approché est effectué dans la pratique à partir des données d'une table de vie et de natalité établie sur la base de relevés bihebdomadaires. Dans ces conditions, la valeur du  $r_c$  approché de la cochenille est de 0,157, celle du  $r_c$  est de 0,159. Pour une vingtaine d'exemples (insectes et acariens) pris dans la littérature, les valeurs du  $r_c$  approché sont, dans la plus grande majorité des cas, comparables aux valeurs respectives du  $r_c$  et à celles du taux intrinsèque d'accroissement naturel,  $r_m$ , estimées d'après BIRCH et d'après WYATT & WHITE. L'avantage de la méthode du  $r_c$  approché est de ne pas nécessiter d'observations quotidiennes, ce qui permet de réaliser simultanément un plus grand nombre d'observations expérimentales.

MOTS-CLÉS : Taux intrinsèque d'accroissement - Méthodologie - Calcul simplifié -  
Cochenille du manioc - *Phenacoccus manihoti*.

**ABSTRACT**

Taking into consideration the biological characteristics of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero in experimental conditions: embryonic and larval mortality practically zero, high fecundity, negligible female mortality during almost the entire length of the reproduction period, its innate capacity of increase or  $r_c$  after LAUGHLIN can be estimated in an approached fashion thanks to only one count at the end of the reproduction period of the female descendants issued from a cohort of females. As the length of embryonic development is approximatively 8 days at an average temperature of 27° C and average 75 % relative humidity, the calculation of the  $r_c$  approx. is performed in practice from data coming from a life and birth-rate table established on the basis of biweekly readings. Under these conditions, the  $r_c$  approx. value of the cassava mealybug is 0.157, that of the  $r_c$  after LAUGHLIN is 0.159. For twenty examples (insects and mites) taken from the literature, the  $r_c$  approx. values are for the large majority comparable to the respective values of  $r_c$



and to those of the intrinsic rate of natural increase,  $r_m$ , estimated after BIRCH and WYATT & WHITE. The advantage of this simple  $r_c$  estimation method is that it does not require daily observations, which allows to conduct simultaneously a greater number of experimental observations.

KEY-WORDS: *Intrinsic rate of increase - Methodology - Simplified calculation - Cassava mealybug - Phenacoccus manihoti.*

## I. — INTRODUCTION

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

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

soit, après intégration :

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

où :  $N_t$  = Nombre d'individus au temps  $t$ ,  $N_0$  = Nombre d'individus au temps 0.

Dans le cas d'une population caractérisée par une distribution stable des âges et évoluant dans un environnement illimité, le taux de croissance est constant et égal à  $r_m$ , qui est appelé le taux intrinsèque d'accroissement ou encore la capacité innée d'accroissement (BIRCH, 1948; ANDREWARTHA & BIRCH, 1954; LAUGHLIN, 1965).

Introduit à l'origine dans les études de démographie humaine (LOTKA, 1939), le taux intrinsèque d'accroissement a fait l'objet d'application aux populations de petits rongeurs élevés en laboratoire (LESLIE & RANSON, 1940). A la suite de BIRCH (1948), de nombreux travaux ont été consacrés aux possibilités d'utilisation de ce paramètre dans le cas des insectes. En effet, l'étude expérimentale des variations du taux de croissance en fonction des conditions du milieu est utile à la compréhension de la dynamique des populations (FRAZER, 1972; GUTIERREZ, 1976; DELOBEL & UNNITHAN, 1983). Au plan pratique, ce paramètre peut être utilisé dans les études de sélection variétale, le taux de croissance de la population d'un ravageur étant proportionnel au niveau de sensibilité de la plante-hôte (BENGSTON, 1970). De même, l'efficacité d'un parasite ou d'un prédateur peut être estimée à l'aide de ce paramètre (CICOLANI, 1979; FABRES & KIYINDOU, 1985).

Expérimentalement, le calcul de  $r_m$  est effectué après établissement d'une table de vie et de natalité. Pour cela, on suit l'évolution d'une cohorte (membres nés ensemble) en déterminant quotidiennement la mortalité et la fécondité femelle par femelle. Une table de vie et de natalité donne au temps  $x$  la probabilité de survie  $l_x$  d'un individu présent au temps 0, le nombre moyen  $m_x$  de descendants femelles produits par femelle entre  $x-1$  et  $x$  et  $l_x \cdot m_x$ , qui représente le nombre moyen de descendants femelles produits entre  $x-1$  et  $x$  par une femelle présente au temps 0. Ces données sont telles que :

$$\int_0^{\infty} e^{-r_m x} l_x \cdot m_x dx = 1 \quad (3)$$

La résolution de cette équation, qui permet d'obtenir la valeur de  $r_m$ , représente

un travail long et complexe. Des approximations ont donc été introduites. Ainsi BIRCH (1948) calcule  $r_m$  par approximations successives à partir de :

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

Une méthode encore plus simple, ne supposant pas des moyens de calcul hautement perfectionnés, a été développée par ANDREWARTHA & BIRCH (1954); elle fait intervenir la durée moyenne  $T$  d'une génération. A la fin d'une génération, le nombre d'individus est tel que :

$$N_T = N_0 e^{r_m T} \quad (5)$$

Le rapport  $\frac{N_T}{N_0}$  représente le taux de reproduction en une génération. On le désigne classiquement par  $R_0$ , d'où :

$$R_0 = e^{r_m T} \quad (6)$$

et donc :

$$r_m = \frac{\text{Log } R_0}{T} \quad (7)$$

On peut calculer  $r_m$ , sachant que les données d'une table de vie permettent d'estimer  $R_0$  et approximativement  $T$ , à partir de :

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x \quad (8)$$

et

$$T = \frac{\sum l_x \cdot m_x \cdot x}{\sum l_x \cdot m_x} \quad (9)$$

Pour ANDREWARTHA & BIRCH (1954),  $\frac{\text{Log } R_0}{T}$  est une bonne estimation de  $r_m$  lorsque le taux d'accroissement n'est pas élevé. LAUGHLIN (1965) propose de désigner par le terme de capacité d'accroissement l'estimation de  $r_m$  à partir de cette équation. La capacité d'accroissement, symbolisée par  $r_c$ , est telle que :

$$r_c = \frac{\text{Log } R_0}{T_c} \quad (10)$$

où  $T_c$  est l'âge moyen des femelles élevées en cohorte à la naissance des femelles de la génération suivante.  $T_c$  correspond à l'âge des femelles lorsque la moitié des œufs sont pondus. Il est déterminé graphiquement à partir des données de la table de vie (BENGSTON, 1969).

Le paramètre  $r_c$  apparaît comme une bonne approximation de  $r_m$  quand  $R_0$  n'est pas trop grand et que tous les individus se reproduisent en même temps sur une courte période (SOUTHWOOD, 1978).

Récemment, WYATT & WHITE (1977) ont mis au point dans le cas des aphides (Homoptères *Aphididae*) une méthode simplifiée d'estimation de  $r_m$  également applicable aux acariens *Tetranychidae*. Partant des observations de DELOACH (1974) sur la dynamique d'apparition de la descendance de pucerons, ces auteurs remarquent que la quasi-totalité de leur taux intrinsèque d'accroissement est obtenue au bout d'un temps pratiquement égal à la période préreproductive,  $d$  (de la naissance d'une

génération jusqu'à l'apparition de ses premiers descendants). WYATT & WHITE (1977) sont amenés à transformer l'équation (7), qui devient :

$$r_m = c \frac{\text{Log } M_d}{d} \quad (11)$$

où  $M_d$  est le nombre de descendants produits pendant un temps  $d$  à partir du début de la reproduction et  $c$  une constante qui est estimée à 0,74 dans le cas des pucerons à partir des données expérimentales.

Comparativement aux méthodes précédemment exposées, le procédé d'estimation de  $r_m$  établi par WYATT & WHITE (1977) a l'avantage de nécessiter un travail moins important, les relevés quotidiens étant seulement effectués pendant une période  $2d$  après la naissance et non plus jusqu'à la mort des individus. En contrepartie, il néglige la mortalité durant toute la période d'étude.

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

## II. — MÉTHODE SIMPLIFIÉE D'ESTIMATION DE LA CAPACITÉ INNÉE D'ACCROISSEMENT DANS LE CAS DE *P. MANIHOTI*

La table de vie et de natalité de *Phenacoccus manihoti*, espèce se reproduisant par parthénogenèse thélytoque, a été établie sous ombrière à une température de  $27 \pm 7^\circ \text{C}$  et à une humidité relative de  $75 \pm 24 \%$ . Le plant de manioc hébergeant la cohorte était placé dans une cage en toile de moustiquaire, de manière que les cochenilles soient à l'abri de leurs ennemis naturels (LE RÜ, 1984). Les résultats sont donnés dans le tableau I.

Le taux de reproduction  $R_0$  est égal à 385,7 œufs femelles/femelle. La détermination graphique de  $T_c$  donne  $T_c = 37,4$  jours (fig. 1), d'où :

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

L'examen de la table de vie et de natalité de la cochenille du manioc révèle que la fécondité de cet insecte est élevée (supérieure ou égale en moyenne à 300-400 œufs). Les femelles commencent à mourir le 12<sup>e</sup> jour, alors que plus de 75 % des œufs sont pondus. Ceci nous autorise à considérer comme négligeable la mortalité des femelles tout au long de l'expérience. Dans ces conditions,  $l_x$  approché, qui est égal à 1-probabilité de mort au cours de la période embryonnaire et larvaire, est constant tout au long de la période reproductive et  $R_0$  approché est tel que :

$$R_0 \text{ approché} = l_x \text{ approché } \Sigma m_x \quad (12)$$

où  $m_x$  = nombre cumulé de descendants femelles/femelle, par conséquent :

$$r_c \text{ approché} = \frac{\text{Log } R_0 \text{ approché}}{T_c \text{ approché}} \quad (13)$$

TABLEAU I. — *Table de vie et taux net de reproduction, R<sub>0</sub>, de Phenacoccus manihoti à 27 ± 7° C et 75 ± 24 % H. R. (établis à partir de 28 femelles).*

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

$$R_0 = \sum l_x m_x = 385,7 \text{ oeufs femelles/femelle}$$

En principe, on pourrait déterminer  $\sum m_x$  par le seul comptage, en fin de la période reproductive, de la descendance femelle issue d'une cohorte de femelles. Dans la pratique cependant, comme l'éclosion éventuelle d'individus avant la fin de la période reproductive risque de perturber les résultats, il pourra s'avérer nécessaire d'effectuer plusieurs relevés à des intervalles plus ou moins rapprochés, compte tenu de la durée de développement embryonnaire. C'est ainsi que, dans le cas de la cochenille du manioc, nous avons établi la table de vie et de natalité à partir de relevés biheb-

domadaires, la durée de développement embryonnaire de cet homoptère étant en effet de  $7,8 \pm 0,4$  jours à  $25 \pm 2^\circ \text{C}$  et  $75 \pm 5\%$  H. R. (LE RÜ, 1984) (tableau II).

TABLEAU II. — Table de vie simplifiée et taux net de reproduction,  $R_0$ , de *Phenacoccus manihoti* établis sur la base de relevés effectués tous les 4 jours en moyenne (à partir des données du tableau I). La probabilité de survie des femelles,  $l_x$ , est égale à 1 jusqu'à la fin de la période reproductive.

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

$$R_0 \text{ approché} = \sum m_x \text{ approché} = 435,5 \text{ oeufs femelles/femelle}$$

Dans les conditions de l'étude, la mortalité embryonnaire et larvaire de *P. manihoti* est pratiquement nulle (LE RÜ, 1984).  $l_x$  est donc égal à 1 et  $R_0$  approché ( $= \sum m_x$ ) à 435,5 œufs femelles/femelle. Comme la détermination graphique de  $T_c$  approché donne  $T_c$  approché = 38,6 jours (fig. 1),

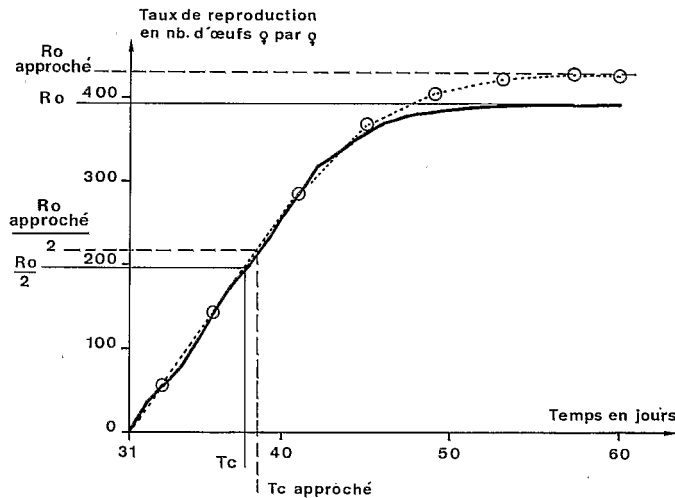


FIG. 1. — Détermination graphique de l'âge moyen des femelles de *Phenacoccus manihoti* lorsque la moitié des œufs sont pondus,  $T_c$ , et de  $T_c$  approché (à  $27 \pm 7^\circ \text{C}$  et  $75 \pm 24\%$  H. R.).

nous obtenons :

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

Si nous appliquons la même démarche de calcul aux données de la table de vie et de natalité de *P. manihoti* présentée par ailleurs (BOUSSIENGUÉ, non publié; FABRES & BOUSSIENGUÉ, 1981), nous trouvons, pour  $r_c$  et pour  $r_c$  approché, les valeurs respectives de 0,160 et de 0,158. En ce qui concerne l'étude de IHBAGWAM (1981), ces 2 paramètres n'ont pu être estimés, car nous ne disposons pas de toutes les données nécessaires.

La similitude remarquable observée, dans le cas du travail de BOUSSIENGUÉ et du nôtre, entre la valeur du  $r_c$  calculée à partir des relevés quotidiens et celle du  $r_c$  approché, calculée à partir des relevés bihebdomadaires, peut s'expliquer de la manière suivante : comme nous considérons nulle la mortalité des femelles tout au long de la période de la ponte,  $R_0$  approché est supérieur à  $R_0$ . La différence entre ces 2 valeurs est d'autant plus atténuée que la fécondité est importante. Le passage en logarithme a également pour effet d'atténuer la surestimation de  $R_0$  approché par rapport à  $R_0$ . De même,  $T_c$  approché est supérieur à  $T_c$ , la différence étant d'autant plus atténuée que  $T_c$  est élevé. Ces 2 surestimations se compensent au niveau du calcul du  $r_c$  approché.

### III. — COMPARAISON DES DIFFÉRENTES MÉTHODES D'ESTIMATION DU TAUX INTRINSÈQUE D'ACCROISSEMENT NATUREL

La méthode simplifiée d'établissement de la capacité d'accroissement présentée ici a été mise au point dans le cas particulier de *Phenacoccus manihoti*. Il était intéressant dès lors de rechercher les possibilités de son application à des insectes ou des acariens présentant des caractéristiques biologiques très différentes, notamment en ce qui concerne le taux de reproduction,  $R_0$ , et la durée moyenne d'une génération.

Une trentaine d'exemples ont été choisis dans la littérature, correspondant à 19 espèces d'insectes appartenant à divers ordres (Homoptères, Héteroptères, Coléoptères et Diptères) et à 2 espèces d'acariens. Le taux de reproduction  $R_0$  est compris entre 2,3 dans le cas de *Niptus hololeucus* (Faldermann) (Coléoptères *Ptinidae*) (HOWE, 1953) et 843,2 œufs femelles/femelle chez *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptères *Drosophilidae*) (DAVID & FOUILLET, 1971). L'âge moyen,  $T_c$ , est compris entre 5,9 dans le cas de *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptères *Aphididae*) (BARLOW, 1962) et 287,3 jours chez *Mezium affini* Boieldieu (Coléoptères *Ptinidae*) (HOWE, 1953).

Pour chacun des exemples pris en considération, nous disposons, d'une part, de la valeur du  $r_m$  (d'après BIRCH) et, d'autre part, soit d'une table de vie complète, soit des valeurs de  $R_0$  et de la mortalité et de la durée de vie larvaire. Nous avons pu ainsi comparer dans chaque cas, l'estimation du  $r_m$  d'après WYATT & WHITE (1977), celle du  $r_c$  (LAUGHLIN, 1965) et celle calculée d'après la méthode simplifiée établie dans le cas de la cochenille du manioc, à l'estimation du  $r_m$  d'après BIRCH (1948) prise ici en référence. L'ensemble des données est présenté dans le tableau III. Les différentes estimations de la valeur maximale du taux de croissance ont été comparées entre elles grâce au calcul des coefficients de corrélation (tableau IV). Les correspondances entre les différentes estimations prises 2 à 2 sont représentées dans la figure 2.

Les valeurs de  $r_m$  d'après BIRCH et d'après WYATT & WHITE, celles de  $r_c$  et de  $r_c$  approché sont en étroite corrélation entre elles (coefficient de corrélation toujours supérieur à 0,96). La corrélation la plus forte (0,998) est observée entre le  $r_c$  et le

$r_c$  approché. Leur correspondance est également bien visible sur la figure 2. C'est l'estimation du  $r_m$  d'après WYATT & WHITE qui se rapproche le plus de celle du  $r_m$  d'après BIRCH (coefficient de corrélation égal à 0,991). Dans la majorité des cas, les valeurs du  $r_m$  (d'après BIRCH) sont inférieures aux valeurs correspondantes estimées d'après WYATT & WHITE; à l'inverse, elles sont supérieures à celles du  $r_c$  et du  $r_c$  approché (fig. 2).

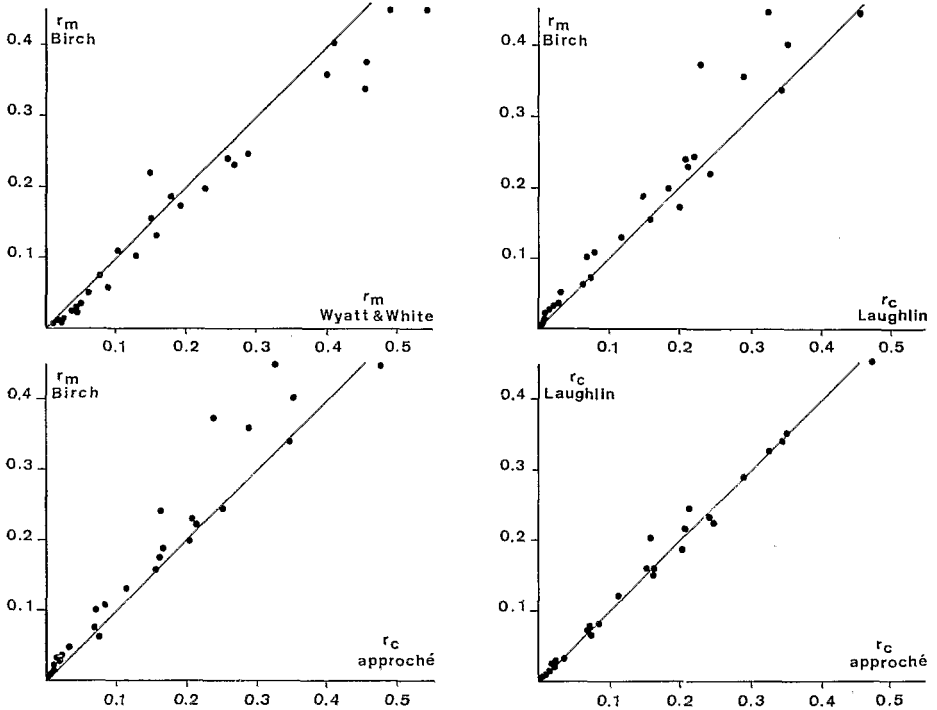


FIG. 2. — Représentation graphique des correspondances entre différentes estimations de la valeur maximale du taux de croissance d'insectes ou d'acariens :  $r_m$  d'après BIRCH,  $r_m$  d'après WYATT & WHITE,  $r_c$  (LAUGHLIN) et  $r_c$  approché (sur l'ensemble des 28 exemples présentés dans le tableau III).

Le tableau III présente également les pourcentages de variation des différentes estimations de  $r_m$  par rapport au  $r_m$  d'après BIRCH, soit :  $\left( \frac{\text{estimation}}{r_m \text{ BIRCH}} - 1 \right) \times 100$ .

TABLEAU III. — Paramètres biologiques de différents insectes et acariens et valeurs correspondantes de plusieurs estimations de la valeur maximale de leur taux de croissance :  $r_m$  d'après BIRCH,  $r_m$  d'après WYATT & WHITE,  $r_c$  et  $r_c$  approché (sur 28 exemples pris dans la littérature).



Espèce et référence bibliographique	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Diptères Drosophilidae										
<i>Drosophila melanogaster</i> Meigen (DAVID & FOUILLET, 1971)	: 5	: 843,2	: 20,7	: 0,450	: 0,490	: 0,325	: 0,325	: 8,9	: -27,8	: -27,8
" (SIDDIQUI & BARLOW, 1972)	: 31	: 144,0	: 31,5	: 0,239	: 0,259	: 0,158	: 0,163	: 8,4	: -33,9	: -31,8
"	: 33	: 209,0	: 22,9	: 0,376	: 0,457	: 0,232	: 0,240	: 21,5	: -38,3	: -36,2
Coléoptères Curculionidae										
<i>Calandra orizae</i> L. (BIRCH, 1948)	: 10	: 113,6	: 58,1	: 0,109	: 0,106	: 0,081	: 0,086	: -2,7	: -25,7	: -21,1
Coléoptères Tenebrionidae										
<i>Tribolium castaneum</i> Herbst (LESLIE & PARK, 1949)	: 46	: 275,0	: 80,0	: 0,101	: 0,129	: 0,070	: 0,070	: 27,7	: -30,7	: -30,7
Coléoptères Anobiidae										
<i>Lasioderma serricornis</i> F. (LEFKOVITCH, 1963)	: 5	: 13,2	: 35,6	: 0,073	: 0,076	: 0,073	: 0,076	: 4,1	: 0	: 4,1
Coléoptères Ptinidae										
<i>Eurostus helleri</i> Reitter (HOWE, 1953)	: 71	: 3,1	: 115,6	: 0,010	: 0,028	: 0,010	: 0,010	: 180	: 0	: 0
<i>Gibbum psylloides</i> Czemp.	: 73	: 75,2	: 182,6	: 0,034	: 0,050	: 0,027	: 0,024	: 47,1	: -20,6	: -29,4
<i>Mesium affini</i> Boieldieu "	: 86	: 64,2	: 287,3	: 0,023	: 0,044	: 0,014	: 0,015	: 91,3	: -39,1	: -34,8
<i>Niptus hololeucus</i> Faldermann "	: 95	: 2,3	: 138,1	: 0,006	: 0,027	: 0,006	: 0,007	: 350	: 0	: 16,7
<i>Ptinus fur</i> L.	: 72	: 10,8	: 182,3	: 0,013	: 0,018	: 0,013	: 0,013	: 38,5	: 0	: 0
<i>Ptinus exspuntatus</i> Panzer "	: 81	: 4,1	: 227,5	: 0,006	: 0,012	: 0,006	: 0,007	: 100	: 0	: 16,7
<i>Ptinus tectus</i> Boieldieu "	: 60	: 116,1	: 149,6	: 0,049	: 0,062	: 0,032	: 0,034	: 26,5	: -34,7	: -30,6
<i>Stetomesium squamosum</i> Hinton "	: 76	: 41,0	: 190,6	: 0,025	: 0,043	: 0,019	: 0,020	: 72	: -24	: -20
<i>Trigonogenius globulus</i> Solier "	: 70	: 49,8	: 171,8	: 0,032	: 0,045	: 0,023	: 0,022	: 40,6	: -28,1	: -31,2
Hétéroptères Miridae										
<i>Distantiella theobroma</i> Distant (PIART, in LE BERRE, non publié)	: 70	: 12,7	: 39,0	: 0,063	: 0,092	: 0,065	: 0,075	: 46,0	: 3,2	: 19,0
Homoptères Pseudococcidae										
<i>Phenacoccus manihoti</i> Matile-Ferrero (BOUSSIENGUE, non publié)	: 0	: 590,7	: 40,0	: 0,155	: 0,151	: 0,160	: 0,158	: -2,6	: 3,2	: 1,9
Homoptères Aphididae										
<i>Aphis fabae</i> Scopoli (FRAZER, 1972)	: 0	: 79,3	: 15,2	: 0,359	: 0,401	: 0,288	: 0,288	: 11,7	: -19,8	: -19,8
<i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harris) (FRAZER, 1972)	: 6	: 97,0	: 13,0	: 0,404	: 0,411	: 0,352	: 0,352	: 1,7	: -12,9	: -12,9
<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas) (BARLOW, 1962)	: 5	: 33,9	: 17,8	: 0,174	: 0,196	: 0,203	: 0,162	: 12,6	: 16,7	: -6,9
"	: 31	: 24,4	: 13,1	: 0,219	: 0,151	: 0,244	: 0,217	: -31,0	: 11,4	: -0,9
<i>Myzus persicae</i> (Sulzer) "	: 2	: 78,3	: 12,7	: 0,340	: 0,453	: 0,342	: 0,347	: 33,2	: 0,6	: 1,5
"	: 24	: 15,1	: 6,0	: 0,450	: 0,545	: 0,457	: 0,476	: 21,1	: 1,6	: 5,8
Acarie Tetranychidae										
<i>Tetranychus urticae</i> Koch (BENGSTON, 1970)	: 0	: 18,9	: 15,8	: 0,199	: 0,229	: 0,186	: 0,204	: 15,1	: -6,5	: 2,5
"	: 0	: 9,0	: 18,1	: 0,130	: 0,160	: 0,121	: 0,115	: 23,1	: -6,9	: -11,5
<i>Tetranychus neocaledonicus</i> André (GUTIERREZ, 1976)	: 0	: 50,5	: 18,2	: 0,230	: 0,269	: 0,215	: 0,209	: 17	: -6,5	: -9,1
<i>Tetranychus medanieli</i> McGregor (TANIGOSHI, 1975)	: 0	: 75,7	: 19,4	: 0,245	: 0,290	: 0,223	: 0,251	: 18,4	: -9	: 2,4
"	: 0	: 56,1	: 26,9	: 0,187	: 0,181	: 0,149	: 0,166	: -3,2	: -20,3	: -11,2

I: mortalité larvaire, en %; II: taux de reproduction,  $R_0$ , en nombre de descendants femelles par femelle; III: âge moyen des femelles lorsque la moitié des oeufs sont pondus,  $T_c$ , en jour; IV:  $r_m$  d'après BIRCH; V:  $r_m$  d'après WYATT & WHITE; VI:  $r_c$ ; VII:  $r_c$  approché; VIII, IX et X: pourcentages de variation du  $r_m$  d'après WYATT & WHITE (VIII), du  $r_c$  (IX) et du  $r_c$  approché (X) par rapport au  $r_m$  d'après BIRCH.

TABLEAU IV. — Coefficients de corrélation entre différentes estimations de la valeur maximale du taux de croissance d'insectes ou d'acariens :  $r_m$  d'après BIRCH,  $r_m$  d'après WYATT & WHITE,  $r_c$  (LAUGHLIN) et  $r_c$  approché (sur l'ensemble des 28 exemples présentés dans le tableau III).

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

C'est dans le cas de l'estimation d'après WYATT & WHITE que sont observés les écarts les plus importants (en valeurs absolues) : 5 valeurs supérieures à 70 % sur l'ensemble des 28 (moyenne : 44,8 %). La valeur maximale du pourcentage de variation du  $r_c$  par rapport au  $r_m$  d'après BIRCH est de 39,1 % (moyenne : 15,0 %); elle est de 36,2 % dans le cas du  $r_c$  approché (moyenne : 15,6 %).

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

#### IV. — CONCLUSION

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

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

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

### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient MM. J. DEJARDIN (ORSTOM, Bondy) pour ses conseils en matière d'analyse des données et J. L. DUMAS pour l'aide apportée dans la mise au point de ce manuscrit.

### BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA H. G. & BIRCH L. C., 1954. — *The distribution and abundance of animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 782 p.
- BARLOW C. A., 1962. — The influence of temperature on the growth of experimental populations of *Myzus persicae* (Sulzer) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Aphididae). *Can. J. Zool.*, **40**, 145-156.
- BENGSTON M., 1969. — Effect of various temperature and relative humidities on the population growth potential of *Tetranychus urticae* (Koch). *Div. Plant Ind., Queensland Dept. Prim. Indus., Bull.*, 497, 78 p.
- BENGSTON M., 1970. — Effect of different varieties of the apple host on the development of *Tetranychus urticae* (Koch). *Queensland J. agric. anim. Sci.*, **27**, 95-114.
- BIRCH L. C., 1948. — The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, **17**, 15-26.
- CICOLANI B., 1979. — The intrinsic rate of natural increase in dung macrochelid mites, predators of *Musca domestica* eggs. *Bull. Zool.*, **46**, 171-178.
- DAVID J. & FOUILLET P., 1971. — Le taux intrinsèque d'accroissement naturel chez *Drosophila melanogaster* Meig.; intérêt de ce paramètre pour les études de dynamique des populations. *La Terre et la Vie*, **118**, 378-394.
- DELOACH C. J., 1974. — Rate of increase of populations of Cabbage, Green Peach, and Turnip Aphids at constant temperatures. *Ann. ent. Soc. Am.*, **67**, 332-340.
- DELOBEL A. G. L. & UNNITHAN G. C., 1983. — Influence des températures constantes sur les caractéristiques des populations d'*Atherigona soccata* (Diptères Muscidae). *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, **4**, 351-368.
- FABRES G. & BOUSSINGUÉ J., 1981. — Bioécologie de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Hom. Pseudococcidae) en République populaire du Congo. I. Cycle évolutif et paramètres biologiques. *Agron. Trop.*, **36**, 82-89.
- FABRES G. & KIYINDOU A., 1985. — Comparaison du potentiel biotique de deux coccinelles (*Exochomus flaviventris* et *Hyperaspis senegalensis hottentota*, Col. : Coccinellidae) prédatrices de *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) au Congo. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, **6**, 339-348.
- FRAZER B. D., 1972. — Life tables and intrinsic rates of increase of apterous black bean aphids and pea aphids, on broad bean. *Can. Ent.*, **104**, 1717-1722.
- GUTIERREZ J., 1976. — Étude biologique et écologique de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acaréens, Tetranychidae). *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, n° 17, 173 p.
- HOWE R. W., 1953. — Studies on beetles of the family Ptinidae. VIII. The intrinsic rate of increase of some Ptinid beetles. *Ann. appl. Biol.*, **40**, 121-151.
- IHEAGWAM E. U., 1981. — The influence of temperature on increase rates of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Homoptera, Pseudococcidae). *Rev. Zool. afr.*, **95**, 959-967.
- LAUGHLIN R., 1965. — Capacity for increase: a useful population statistic. *J. Anim. Ecol.*, **34**, 77-91.
- LEFKOVITCH L. P., 1963. — Census studies on unrestricted populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae). *J. Anim. Ecol.*, **32**, 221-231.

- LE RŮ B., 1984. — *Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc, Phenacoccus manihoti (Hom. Coccoidea, Pseudococcidae) en République Populaire du Congo*. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Paris XI (Orsay), 123 p.
- LESLIE P. H. & PARK T., 1949. — The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecology*, 30, 469-477.
- LESLIE P. H. & RANSON R. H., 1940. — The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory. *J. Anim. Ecol.*, 9, 27-52.
- LOTKA A. J., 1939. — *Théorie analytique des associations biologiques. 2<sup>e</sup> partie. Analyse démographique avec application particulière à l'espèce humaine*. Actualités scientifiques et industrielles, 780, Hermann et Cie, Paris, 149 p.
- SIDDIQUI W. H. & BARLOW C. A., 1972. — Population growth of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) at constant and alternating temperatures. *Ann. ent. Soc. Am.*, 65, 993-1001.
- SOUTHWOOD T. R. E., 1978. — *Ecological methods* (Second edition). Chapman and Hall, Baltimore, 524 p.
- TANIGOSHI L. K., HOYT S. C., BROWNE R. W. & LOGAN J. A., 1975. — Influence of temperature on population increase of *Tetranychus mcdanieli*. *Ann. ent. Soc. Am.*, 68, 972-978.
- WYATT J. T. & WHITE P. F., 1977. — Simple estimation of intrinsic increase rates for Aphids and Tetranychid mites. *J. appl. Ecol.*, 14, 757-766.