

ORSAY

n° d'ordre :

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

# THESE

présentée

Pour obtenir

Le .....titre..... de DOCTEUR .....3e cycle.....

Spécialité : ENTOMOLOGIE

PAR

.....  
Bruno LE RU  
.....



SUJET : CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE DE LA COCHENILLE DU MANIOC,  
*PHENACOCCLUS MANIHOTI* (Hom. Coccoidea, Pseudococcidae) en  
RÉPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO.

soutenu le ..... 25 Avril 1984 ..... devant la Commission d'examen

MM. ..... Y. GILLON ..... Président

..... J. BERGERARD

..... G. FABRES

..... B. PAPIEROK  
.....

LE RÜ, Bruno

A contribution to the study of the ecology of the Cassava mealy bug Phenacoccus manihoti (Hom. Coccoidea, Pseudococcidae) in the People's Republic of Congo.

SUMMARY:

In Stanley Pool (People's Republic of Congo), the increase in the population of Phenacoccus manihoti, in the second half of the dry season, is linked in particular to the increase of the mean temperature. The maximum density of mealy bugs is observed at the end of the dry season; plants are then suffering from an inadequate water supply. The decrease in the mealy bug population, starting at the beginning of the rainy season, coincided in 1982 with the epizootic expansion of Neozygites fumosa (Entomophthorales). The regulatory action of the local parasites and predators was discrete during the period of this study.

By developing a simplified method of estimating the capacity for increase  $r_c$ , the optimal temperature and humidity for the mealy bug were determined. The capacity for increase of P. manihoti varies according to physiological condition of cassava in relation to the ratio  $K/Ca + Mg$  in the sap.

The conclusion of the field observations and experimental results lead to a much better understanding of the population dynamics of the Cassava mealy bug.

KEY WORDS: Phenacoccus manihoti, population dynamics, climatic factors, entomopathogen (Neozygites fumosa), capacity for increase  $r_c$ , cassava, physiology, Congo.

A mon fils, Mathieu.

Je tiens à remercier tous ceux qui  
m'ont apporté leurs conseils et leurs  
encouragements tout au long de la  
réalisation de ce mémoire.

## S O M M A I R E

-	INTRODUCTION .....	5
-A)	RECHERCHES SUR <u>Phenacoccus manihoti</u> EN CULTURE TRADITIONNELLE	
	I. Généralités sur la culture du manioc dans la région du "Stanley Pool" .....	13
	II. Méthodes d'étude .....	16
	III. Résultats .....	22
	IV. Discussion .....	43
-B)	RECHERCHES EXPERIMENTALES SUR LE POUVOIR DE MULTIPLICATION DES POPULATIONS DE <u>Phenacoccus manihoti</u>	
	I. Définition et calcul simplifié de la capacité d'ac- croissement .....	57
	II. Matériel et méthodes expérimentales .....	64
	III. Résultats .....	73
	IV. Discussion .....	92
-C)	SYNTHESE ET CONCLUSION .....	99
-	BIBLIOGRAPHIE	
-	TABLE DES MATIERES	



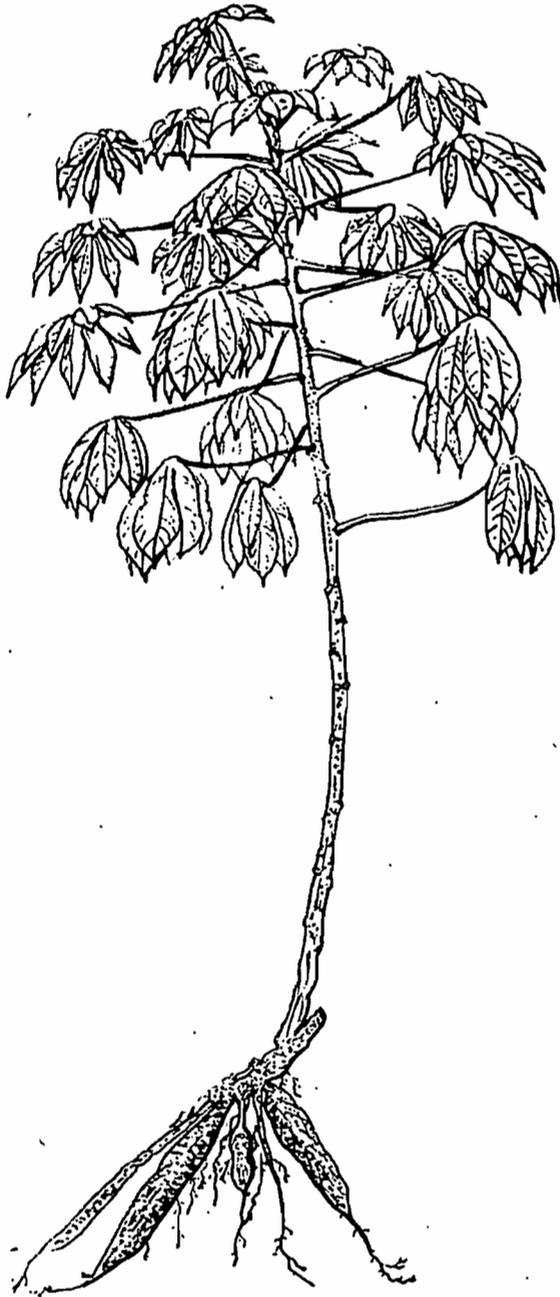


Fig.1 Plant adulte de Manihot esculenta Crantz.

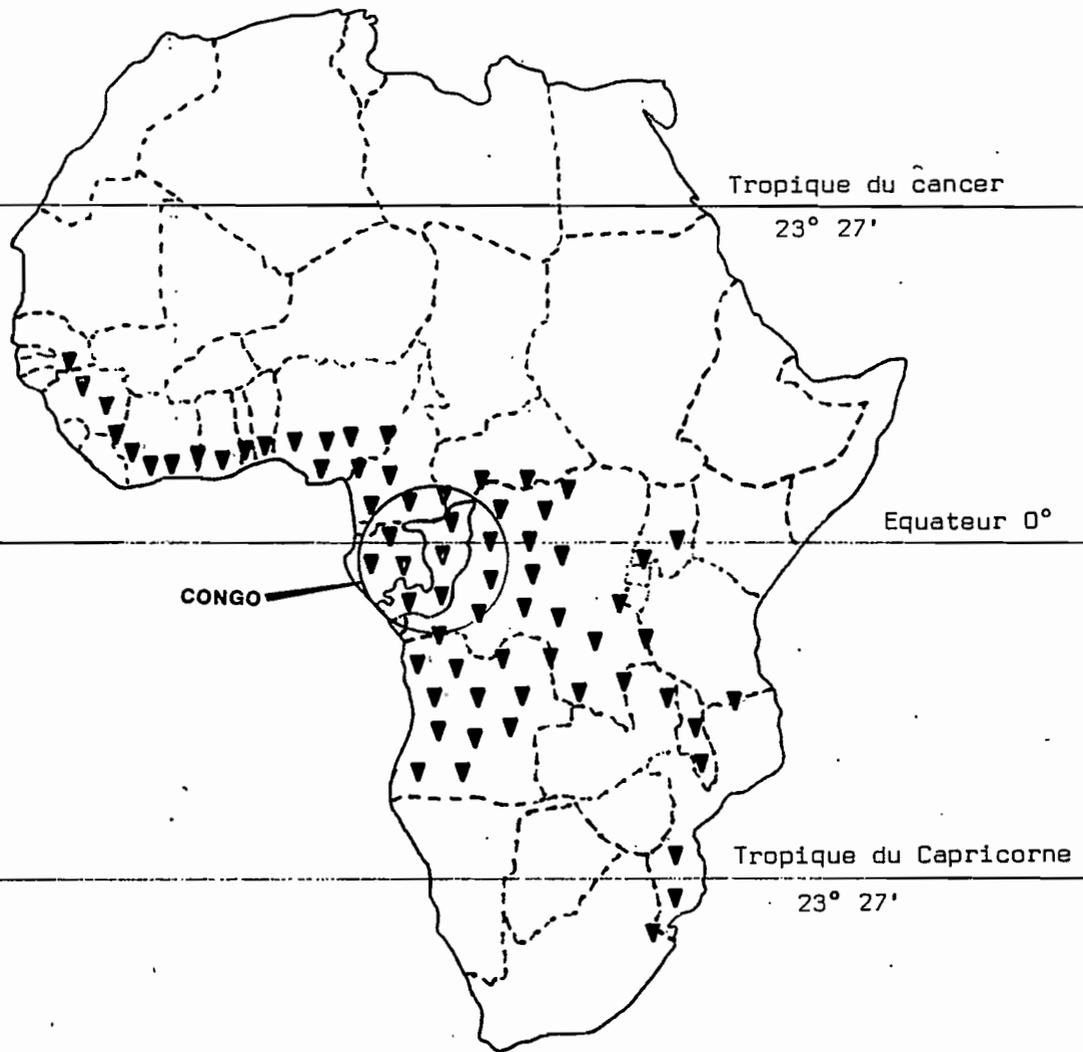


Fig.2 Répartition du manioc sur le continent africain.

## INTRODUCTION

LE MANIOC ET SON IMPORTANCE ECONOMIQUE

Appartenant à la famille des Euphorbiacées, le manioc, Manihot esculenta Crantz, est une plante arbustive, à port érigé (2 à 3 m de hauteur) (fig. 1) qui est cultivée dans les zones tropicales d'Amérique d'Afrique et d'Asie pour ses racines tubéreuses riches en amidon (fig. 1). On distingue traditionnellement des variétés amères à concentrations en hétérosides cyanogénétiques élevées et des variétés douces à concentrations faibles. La teneur en hétérosides cyanogénétiques semble généralement sous la dépendance des conditions du milieu (ROGERS, 1963). Pouvant croître dans des sols pauvres, le manioc est une plante rustique et de culture simple que l'on rencontre jusqu'à 1500 m d'altitude et qui peut s'accommoder de précipitations comprises entre 500 et 5000 mm/an et d'une température moyenne annuelle variant entre 15 et 35°C (HAHN et al., 1974). Les meilleurs rendements (jusqu'à 67 T/ha) sont toutefois obtenus sur sol argilo-sableux avec une pluviométrie moyenne comprise entre 1500 et 2000 mm/an, répartie de façon homogène et une température moyenne annuelle de 25°C (SILVESTRE et ARRAUDEAU 1982).

Originaire d'Amérique centrale et du Sud, le manioc a été domestiqué par les civilisations précolombiennes avant d'être introduit en Afrique au XVIe siècle, puis en Asie au XVIIIe siècle (SILVESTRE et ARRAUDEAU, 1982). Sur le continent africain, il est très vite devenu en zone forestière la plante vivrière de base, supplantant dans certaines régions des plantes locales telles que l'igname, la patate douce, la banane plantain et le sorgho (PYNAERT, 1951). Il y occuperait environ 7 millions d'hectares dans la zone comprise entre les 25èmes parallèles Nord et Sud (fig. 2). En 1975, en république populaire du Congo, BERTRAND estimait à 53.000 ha la surface cultivée en manioc, sur près de 150.000 ha de cultures vivrières.

L'apport énergétique des carbohydrates fournis par les tubercules de manioc est supérieur à celui fourni par le sorgho ou le riz : 11,6.  $10^6$  cal/ha, contre respectivement 7,6  $10^6$  cal/ha et 5.  $10^6$  cal/ha. Il est inférieur à celui fourni par l'igname (15,9.  $10^6$  cal/ha) (DE VRIES et al., 1967). Les tubercules sont pauvres en lipides, vitamines et protides. Ces derniers apparaissant en quantités plus importantes au niveau des feuilles (CERIGHELLI, 1955) qui peuvent être également consommées. Celles-ci sont à la base d'une préparation culinaire appelée "saka saka" chez certaines ethnies du Zaïre et du Congo.



Fig.3 Face inférieure d'une feuille de manioc infestée par une colonie de Phenacoccus manihoti  
MAT-FERR.

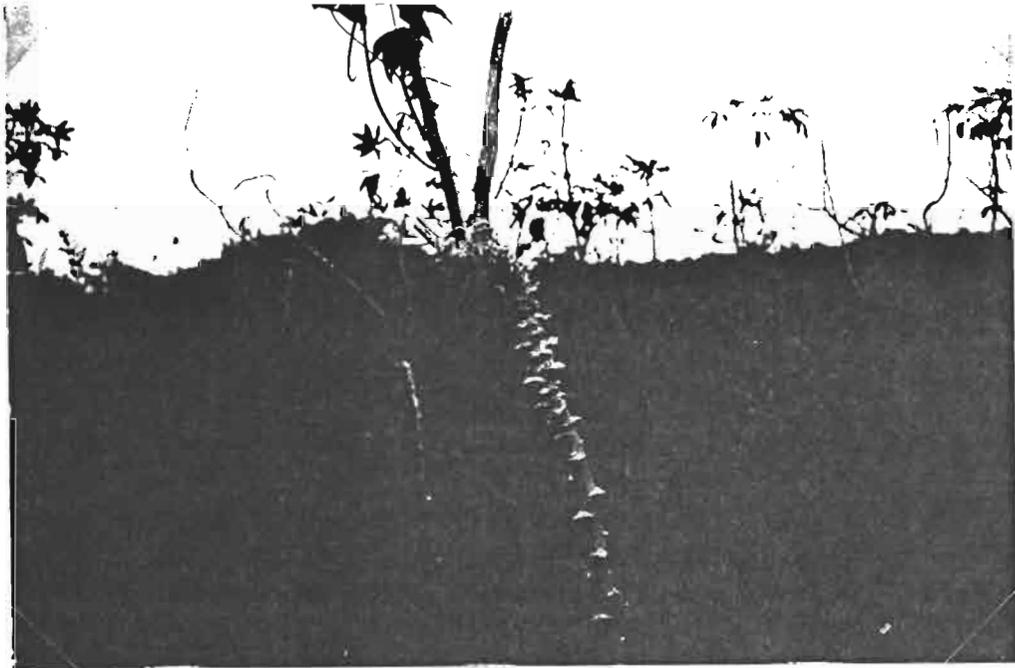


Fig.4 Tige de manioc ayant subi une attaque de cochenille (raccourcissement des entre noeuds)

En plus du rôle important qu'il joue dans l'alimentation humaine, la manioc sert également de nourriture pour le bétail. Il constitue en outre une matière première pour les industries féculières (empesage, collage, papeteries, distilleries). Au Brésil, il est employé comme source d'énergie (CHEVAUGEON dans CAULLIEZ et FILLIAS, 1978).

#### LES PROBLEMES PHYTOSANITAIRES DU MANIOC : la cochenille Phenacoccus manihoti

Les différents problèmes d'ordre phytosanitaire rencontrés en culture de manioc, sont d'importance très variable selon la saison, la région et l'agent responsable. Un des plus graves est causé par la bactérie vasculaire, Xanthomonas campestris pathovar manihotis responsable d'un feu bactérien atteignant le sommet des tiges et pouvant en saison des pluies anéantir des champs entiers. Le virus de la mosaïque africaine du manioc, transmis par des Aleurodes du genre Bemisia (Homoptères Aleyrodidae), peut être responsable dans certains cas de pertes de récolte atteignant 95 % (DULONG, 1971).

Des deux espèces de cochenilles (Hom. Coccoidea Pseudococcidae) rencontrées communément en Afrique sur manioc : Ferrisia virgata Ck11 et Phenacoccus manihoti Mat. Ferr., la dernière est celle dont l'importance économique est considérée comme la plus grande. Ses pullulations peuvent entraîner une diminution de 30 % en moyenne de la récolte (NWANZE, 1982). Dans l'hypothèse où les pullulations seraient étendues à toute l'Afrique, cela représenterait une perte de 3,6 millions de dollars (HERREN, 1982). P. manihoti (fig. 3) ou cochenille du manioc est une espèce de petite taille (1 à 2,7 mm au stade adulte de forme ovoïde et de couleur rosée. Le corps est très légèrement recouvert d'une sécrétion blanche, finement granuleuse, laissant la segmentation visible. L'ovisac est court, large, de couleur blanche, de structure floconneuse, non feutrée. L'espèce se reproduit par parthénogénèse thélytoque, la fécondité est élevée (plus de 400 oeufs en moyenne par femelle). La femelle commence à pondre 6 à 8 jours après la dernière mue, ce délai correspondant à la maturation des ovarioles. Les oeufs éclosent au bout de 7 à 8 jours et le développement larvaire comprend 3 stades (MATILE-FERRERO, 1977 ; NWANZE, 1978, FABRES, 1981).

L'attaque de la plante par la cochenille se traduit par un ralentissement de la croissance apicale (raccourcissement des entre-nœuds) et un raccornissement des feuilles apicales, qui peut être dû à une action toxique de la salive. La plante présente une allure caractéristique de "balai de sorcière" (fig. 4). Les dégâts, occasionnés principalement en saison sèche, accentuent et accélèrent les effets de celle-ci : jaunissement, puis chute des feuilles. La plante apparaît d'autant plus sensible qu'elle est plus jeune (NWANZE, 1982), cultivée sur un sol pauvre (NWANZE, 1978) ou ayant une mauvaise rétention en eau (EZUMAH et KNIGHT, 1977).

P. manihoti, récemment décrite (MATILE-FERRERO, 1977) a été signalée pour la première fois en Afrique en 1973, par HAHN et WILLIAMS au Zaïre par SYLVESTRE en république populaire du Congo. Probablement originaire des régions limitrophes de la Bolivie, du Brésil et du Paraguay (HERREN, 1982), la cochenille aurait été introduite en Afrique à partir de boutures contaminées, soit au Nigéria, soit au Zaïre (HAHN et WILLIAMS, 1973 ; AKINLOSOTU et LEUSCHNER, 1979 in IHEAGWAM, 1981). Elle est maintenant rencontrée dans toute la zone de culture du manioc sur ce continent, du Sénégal au Malawi (HERREN, 1982). L'hypothèse de l'introduction récente de P. manihoti en Afrique est confortée par sa rapide extension, le caractère habituel des pullulations et le nombre relativement faible de parasites spécifiques (FABRES et MATILE-FERRERO 1980).

La soudaineté et la gravité du problème posé par la cochenille du manioc ont alerté les autorités nationales et internationales concernées. Les programmes de recherches, rapidement mis en place, ont consisté surtout en essais d'introduction et d'acclimatation d'Insectes Entomophages spécifiques et sélection de variétés résistantes. Ainsi, au Nigeria, l'utilisation du prédateur Scymnus sp. (Coléoptère Coccinellidae) et du parasite Apoanagyrus lopezi (Hyménoptères Encyrtidae); tous deux originaires d'Amérique du Sud, en est au stade expérimental (production et essais parcellaires) (HERREN, 1982).

Le choix de méthodes de lutte biologique était dicté par le fait que l'acclimatation réussie d'Entomophages présente l'énorme avantage par rapport à l'emploi d'insecticides d'être moins onéreuse à terme. D'autre part, les conditions artisanales de la culture du manioc, réalisée sur des parcelles disséminées et généralement de petite taille sont un obstacle à une lutte chimique efficace. Enfin, les caractéristiques biologiques de la cochenille (présence d'une sécrétion cireuse sur la cuticule, oeufs protégés par un ovisac) rendent aléatoire le succès d'une pulvérisation d'insecticides de contact.

## LES RECHERCHES SUR P. MANIHOTI en REPUBLIQUE POPULAIRE DU CONGO

En république populaire du Congo des recherches sur la cochenille du manioc ont été entreprises dès 1978 au Centre de Recherches ORSTOM de Brazzaville .

L'étude de la biologie et de l'écologie de la cochenille faisait l'objet d'un programme commun ORSTOM Direction Générale à la Recherche scientifique congolaise. Un programme Ministère de l'Agriculture congolais, FAO , Commonwealth Institute of Biological control avait pour but d'introduire des entomophages exotiques.

BOUSSIENGUE (1979), puis FABRES et BOUSSIENGUE (1981) ont précisé l'influence de la température et de l'humidité sur le cycle de développement, au laboratoire et sur le terrain. La répartition spatiotemporelle de la cochenille sur la plante a été particulièrement étudiée par BOUSSIENGUE (1979). Ayant suivi la dynamique des populations en fonction des conditions climatiques et en relation avec les variations d'effectifs des prédateurs et parasites locaux mis en évidence par FABRES et MATILE-FERRERO (1980), FABRES (1981) a été amené à considérer que l'effet mécanique de la chute des pluies torrentielles est le facteur-clef du maintien des populations de cochenilles à un niveau très bas. EZUMAH et KNIGHT (1978) et LEUSCHNER (1978) avaient déjà souligné le fait que les effectifs de la cochenille sont toujours très faibles en saison des pluies, la pullulation intervenant en saison sèche. Ces auteurs avaient noté par ailleurs le fait que des plantes souffrant d'une carence en eau apparaissent particulièrement sensibles aux attaques de la cochenille.

### PRESENTATION ET BUT DU TRAVAIL

De janvier 1982 à janvier 1983 au Centre ORSTOM de Brazzaville, nous avons été chargés d'approfondir l'étude de l'influence des conditions climatiques (température, pluviométrie et humidité relative) sur la dynamique des populations de P. manihoti dans la région du "Stanley Pool". Les observations ont été réalisées dans un champ de manioc cultivé de manière traditionnelle, dans le village de Ganga Lingolo, à une vingtaine de kilomètres de Brazzaville, sur la route de Pointe Noire. Les variations des effectifs de P. manihoti y ont été comparées à celles des effectifs de F. virgata. Les observations sur le terrain ont été complétées par des données obtenues dans des cultures

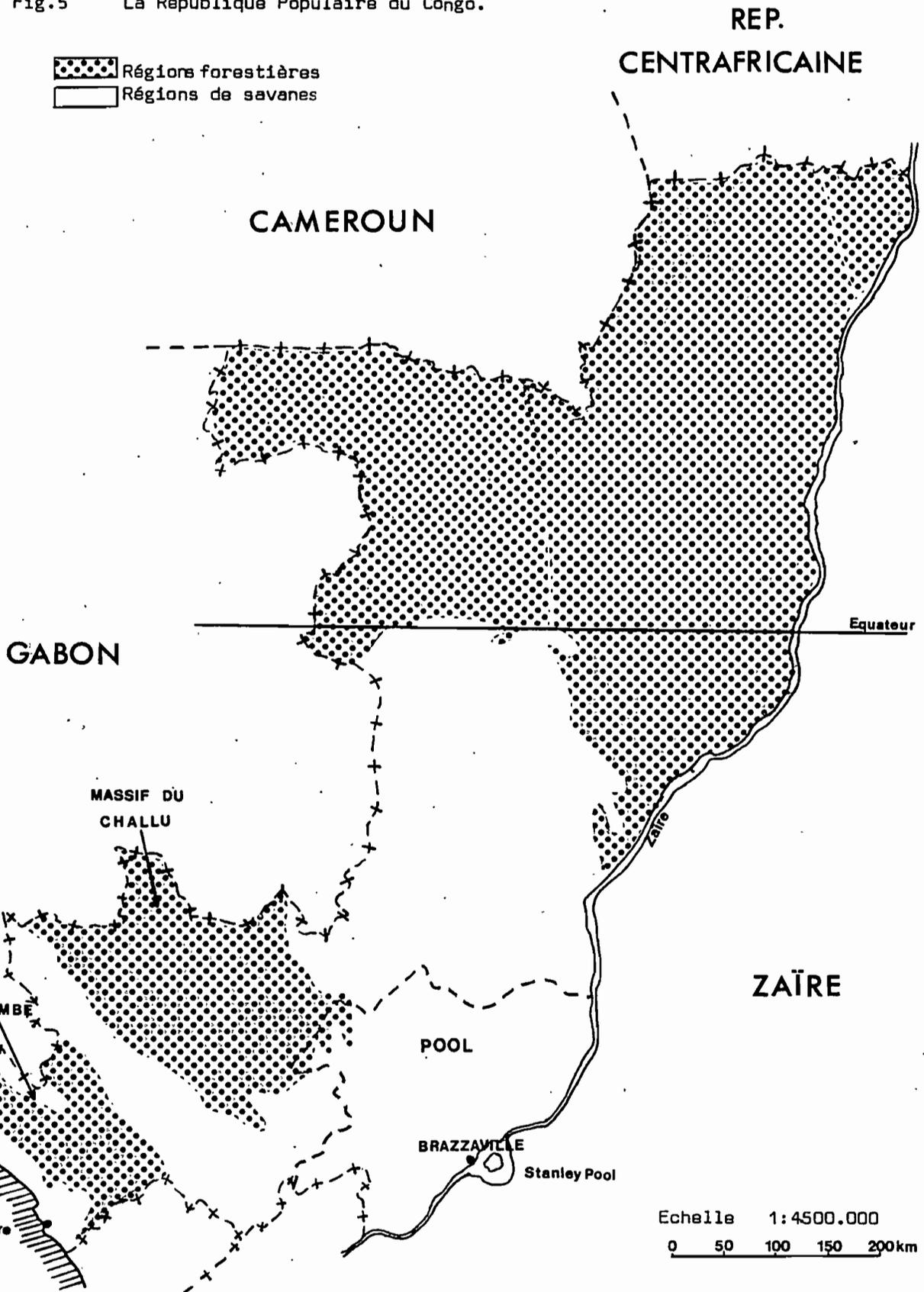
expérimentales établies à Brazzaville même. Nous y avons ainsi étudié les effets de plusieurs facteurs du milieu sur les variations des paramètres biologiques de la cochenille (P. Manihoti); durée de développement, mortalité au cours du développement, fécondité.

Une attention particulière a été portée aux relations trophiques plante hôte-ravageur. STEYN (1951) a montré en effet que des concentrations du végétal élevées en K et faibles en Ca et Mg sont les plus défavorables au développement de la cochenille Aonidiella aurantii M. (Hom. Coccoidea Diaspididae) sur Citrus sp. Le rôle de ces minéraux a été confirmé par CHABOUSSOU (1974) : sur Citrus, les niveaux des populations des cochenilles Lepidosaphes beckii Newman et Saissetia oleae (Hom. Coccoidea Lecanidae) sont inversement proportionnels au rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  des feuilles et des écorces de Citrus. Une étude préliminaire ayant montré que les stylets de la cochenille du manioc parviennent jusqu'aux vaisseaux conducteurs de la sève, nous avons cherché à relier les variations des paramètres biologiques observées dans certaines conditions aux variations de la composition chimique de la sève.

La mise en évidence du champignon entomopathogène Neozygites fumosa (Speare) Remaud. et Kell. (Zygomycètes, Entomophthorales) nous a conduit à préciser le rôle joué par cette espèce dans la régulation naturelle des populations de P. manihoti, comparativement à celui exercé par un des prédateurs locaux Exochomus flaviventris Mader (Coléoptères Coccinellidae), et Anagyrus sp. (Hyménoptères Encyrtidae) qui est le seul parasite local dont l'action est considérée comme intéressante (FABRES et MATILE-FERRERO 1980).

Fig.5 La République Populaire du Congo.

 Régions forestières  
 Régions de savanes



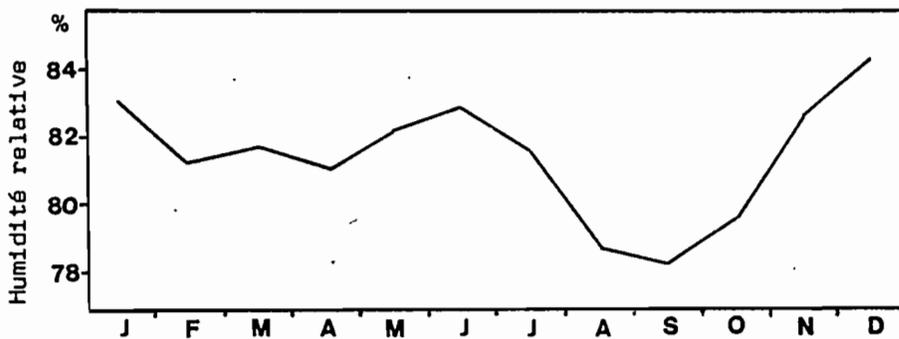
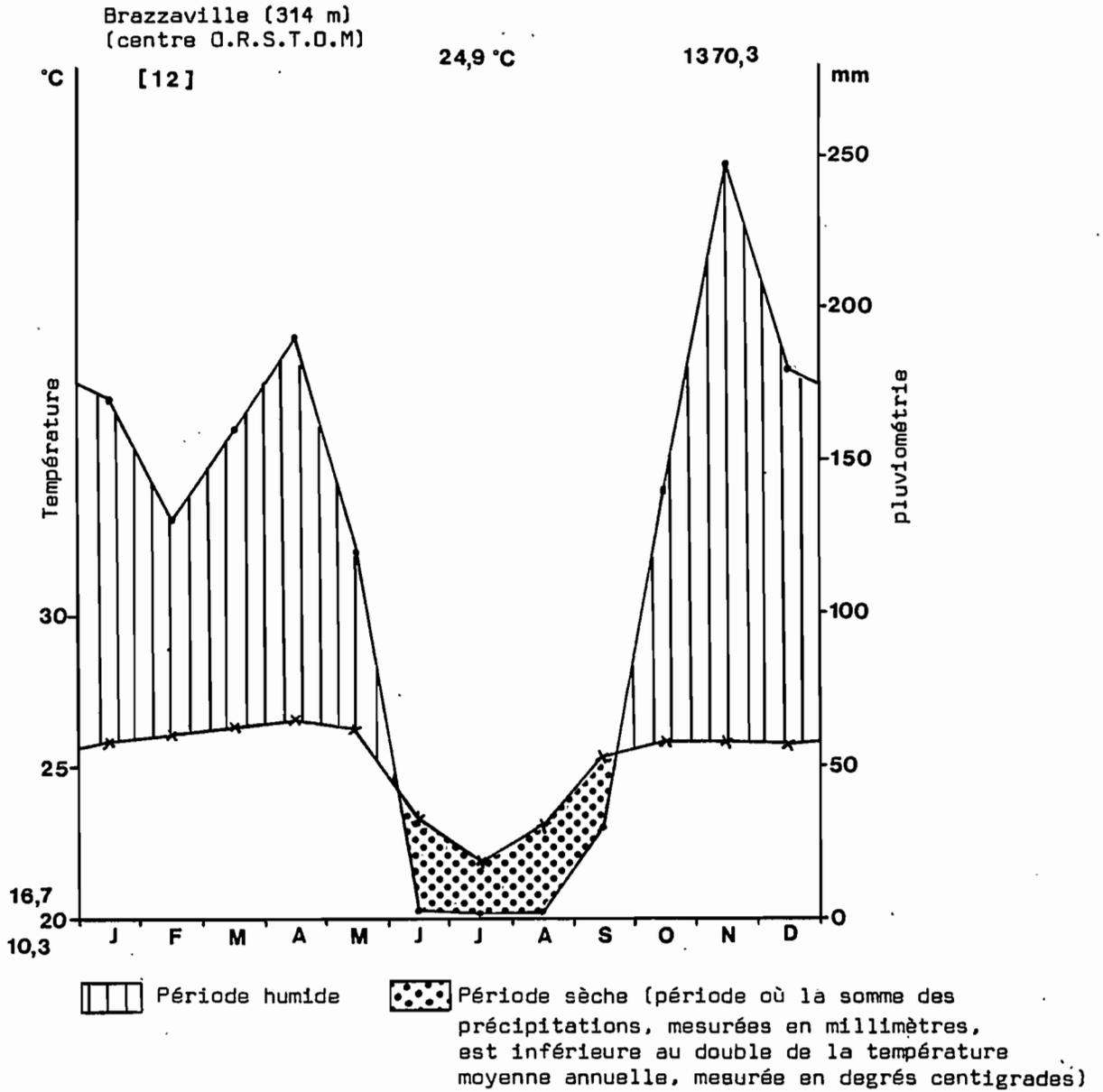


Fig.6 Diagramme climatique et hygrométrie relative moyenne mensuelle de Brazzaville (moyennes de 1971 à 1982)

A. RECHERCHES SUR P. manihoti EN CULTURE TRADITIONNELLE

I. GENERALITES SUR LA CULTURE DU MANIOC DANS LA REGION DU "Stanley Pool".

1. Situation géographique et climatique de la région du "Stanley Pool"

Zône de savane très dégradée, la région du "Stanley Pool" (fig. 5), ou région du "Pool", est une vaste dépression englobant les rives du "Stanley Pool", lac de 450 km<sup>2</sup> formé par le Congo à environ 400 km de son embouchure. Cette région bénéficie d'un climat "équatorial de transition" de type bas-congolais, avec une pluviométrie annuelle de 1370 mm et une température moyenne annuelle de 24,9°C (fig. 6). Les pluies se caractérisent par leur très forte intensité qui est maximale pendant les 60, parfois même les 30 premières minutes. Une fois sur dix on enregistre une intensité supérieure à 40 mm/h.

En fonction de la répartition des pluies dans l'année, on distingue une saison des pluies (octobre à mai) caractérisée par des précipitations fréquentes, des températures élevées (entre 17 et 36°C), une hygrométrie égale ou supérieure à 82 % et un ciel souvent dégagé, et une saison sèche (de mai à septembre) avec des précipitations très faibles sinon nulles, des températures plus basses (entre 10 et 35°C), une hygrométrie très légèrement inférieure (atteignant 78 %) et un ciel généralement couvert. En janvier-février, une légère accalmie du régime des pluies, plus ou moins nette selon les années, détermine une "petite" saison sèche.

2. La culture du manioc

Les 2 variétés de manioc les plus cultivées dans la région du "Pool" sont deux variétés amères : "M'pembe" à feuilles vertes et glabres et à pétioles verts et "Malouenda" à feuilles vertes et glabres et à pétioles rouges.

La culture du manioc est réalisée traditionnellement de la manière suivante. Après brûlage de la végétation et travail du sol à la houe, des buttes de 1 m<sup>2</sup> environ sont aménagées, au sommet desquelles sont enfouies 4 ou 5 boutures de 15 cm de long sur 2 cm de diamètre environ, soit verticalement ( au 2/3 de la longueur) soit horizontalement (à 10 cm de profondeur) (fig. 7).

Fig. 7 Aspect d'une parcelle artisanale de manioc à Ganga Lingolo un mois après la plantation.  
Les plants de manioc ont 15-20 cm de hauteur et 5-6 feuilles

Fig.8a Parcelle d'étude de Ganga Lingolo le 16 Septembre 1982 (fin de saison sèche).  
Les plants de manioc, agés de 11 mois, mesurent 1 à 1,5 mètres.

Fig. 8 b Parcelle d'étude de Ganga Lingolo le 21 Décembre 1982. (Trois mois après le retour des pluies).  
Les plants de manioc, agés de 14 mois, mesurent plus de 2 mètres.



Quelques jours après la plantation, qui est le plus souvent réalisée en début de saison des pluies (octobre-novembre), les premières racines puis les premières feuilles apparaissent au niveau des entre-noeuds. Au cours des premiers mois de la culture, la croissance de la plante est surtout aérienne (développement de la tige et apparition de nouvelles feuilles). A partir du 6e mois, il y a un ralentissement de la croissance apicale et une accentuation du processus de tubérisation, la plante accumulant des substances de réserve (essentiellement de l'amidon) dans ses racines. Ce phénomène se poursuit jusqu'au 8-9e mois de culture (juin-juillet-début de saison sèche) époque où le manioc entre dans une phase de repos, marquée par un arrêt de la croissance apicale et la chute des feuilles les plus âgées avec cependant une persistance de la migration de réserves vers les tubercules. Le 11ème et 12ème mois après la plantation (fin de saison sèche) on note un redémarrage de la croissance végétative par utilisation des réserves contenues dans la tige et les racines. Cette croissance va se poursuivre avec le retour de la saison des pluies, l'année suivante, qui entraîne une reprise de l'activité racinaire (SILVESTRE et ARRAUDEAU, 1982).

Les façons culturales sont limitées à 1 ou 2 sarclages par an qui éliminent les adventices.

La récolte débute après la 1ère année de culture et se poursuit au cours de la 2ème année en fonction des besoins. Les tubercules à maturité présentent en effet l'avantage de pouvoir se conserver au champ près d'un an dans le sol sans subir d'altération. Une culture de manioc constitue en quelque sorte un "grenier de plein champ".

## II. METHODES D'ETUDE

L'étude est menée à Ganga Lingolo, dans un champ d'environ 2500 m<sup>2</sup> planté à parts à peu près égales avec les variétés "M'pembe" et "Malouenda". (fig. 8).

### 1. Relevés météorologiques

A Ganga Lingolo nous avons installé un pluviographe et sous abri météorologique, à 1.50 m du sol, un thermographe, un hygrographe, un psychromètre, un thermomètre à minima et un thermomètre à maxima. Les relevés sont hebdomadaires.

## 2. Dénombrement des cochenilles et de leurs ennemis naturels

La méthode de dénombrement des cochenilles que nous utilisons est celle mise au point par FABRES (1981).

L'opérateur choisit une première butte à 3 m environ de la bordure du champ, puis les suivantes à raison de 1 sur 3 suivant une diagonale. Au total 10 buttes sont prises en compte par variété. Sur chaque butte 3 sommets de tige sont choisis, correspondant chacun à un rejet différent à la base. Sur chaque sommet de tige on dénombre séparément sur 6 feuilles ayant terminé leur croissance (sur 3 jeunes feuilles repérées au hasard parmi les 5 dernières feuilles vers le haut et sur 3 feuilles âgées repérées au hasard parmi les 5 dernières feuilles vers le bas) et sur apex (feuilles encore en croissance et point de croissance) les cochenilles avec mention du stade de développement (L1, L2, L3, ♀J : femelle immature, ♀w : femelle mature avec ovisac) et de leur état (vivantes, mortes, parasitées ou mortes de mycose) on détermine ainsi un nombre global de cochenilles par tige.

Les cochenilles parasitées présentent un aspect gonflé, la segmentation est moins apparente, la couleur gris très clair. Les individus tués par le champignon sont de couleur gris foncé à noire.

La méthode de dénombrement appliquée séparément aux 2 variétés (ce qui représente 60 apex et 360 feuilles examinés à chaque relevé) donne satisfaction en période de faible densité, en revanche, en phase de pullulation le comptage direct à vue sur le terrain devient difficile et imprécis. Nous dénombrons alors, à la loupe binoculaire, les cochenilles présentes sur des apex et des feuilles prélevées et transportées au laboratoire dans des sacs plastiques transparents. Afin de perturber le moins possible le biotope, nous avons prélevé à chaque fois 10 apex seulement pour chaque variété, ce nombre étant suffisant (FABRES, 1981).

A chaque relevé nous dénombrons en même temps que les cochenilles les larves, nymphes et adultes de coccinelle prédatrice. N'ayant trouvé sur le terrain que des adultes de E. flaviventris (FABRES 1981) nous considérons dans le cadre de l'étude que c'est la seule espèce présente, bien que ses larves et nymphes ne soient pas séparables morphologiquement de celle de Exochomus concavus Fürsch. Le nombre de coccinelles relevé un jour donné est rapporté à un nombre de cochenilles calculé d'après les résultats de

DIA BANGOUAYA (1981). Ce dernier a estimé la consommation moyenne d'une larve de E. flaviventris (tous stades confondus) à 1 P. manihoti par jour et celle d'un adulte à 1,7 P. manihoti par jour (tous stades de la cochenille confondus). Comme nous avons observé que E. flaviventris consomme des individus de P. Manihoti et de F. virgata et que ces deux espèces de cochenilles présentent une taille et un aspect comparables, nous avons été amenés à considérer que la coccinelle consomme indifféremment les 2 espèces. Leur part respective dans l'alimentation de la coccinelle est donc considérée comme proportionnelle à leur densité relative.

### 3. Méthodes d'étude de la mycose

L'identification d'une Entomophthorale repose sur l'étude morphologique et biométrique des conidies, des conidiophores, des corps hyphaux qui sont les filaments mycéliens envahissant le corps de l'insecte, et des spores de résistance.

Un certain nombre de cadavres présentant les caractéristiques d'une attaque par Entomophthorale sont recueillis. Ceux sur lesquels on note la sporulation du champignon sont placés dans des tubes d'alcool, puis observés à la loupe binoculaire et au microscope après écrasement dans du Bleu Coton Lactophenol.

Les individus sans signe externe de sporulation, transportés au laboratoire, sont placés sur un morceau de cellulose humide placé à quelques cm au-dessus d'une lame. Des conidiophores apparaissent au bout de quelques heures à la surface de l'insecte et projettent des conidies à la surface de la lame. Lorsque le nombre de conidies est estimé suffisant, elles sont colorées au Bleu Coton lactophénol. Certaines lames sont maintenues un temps supplémentaire en atmosphère pratiquement saturée, de manière à obtenir la formation de conidies secondaires. Lorsque des individus placés sur cellulose humide ne présentent pas au bout de 24 h de conidiophores, ils sont écrasés entre lame et lamelle dans le colorant, puis observés au microscope.

En vue de l'étude histologique du champignon, des cochenilles adultes sont fixées "in toto" dans le mélange de CARNOY (60 ml d'alcool absolu, 30 ml de chloroforme, 10 ml d'acide acétique) pendant 4 h à + 4°C. Les échantillons sont ensuite déshydratés par passages successifs dans des bains d'alcool à 50°, 70° et 95° et 2 bains d'alcool absolu de 24 heures à température ambiante, puis 3 bains d'alcool butylique (liquide d'attente).

L'inclusion des pièces est effectuée dans le paraplast. ("Sherwood Medical Industries") après deux bains d'imprégnation de 2 h à 60°C. Les coupes de 6  $\mu$  (Microtome) sont collées à l'albumine GURR et séchées à l'étuve à 40°C pendant une nuit, puis déparaffinées par trois bains de toluène (10 minutes chacun) et réhydratées par passage dans deux bains d'alcool absolu (8 minutes chacun), un bain d'alcool 96° de 5 minutes, deux bains d'alcool 70° de 5 minutes chacun et un bain d'eau.

Nous avons essayé les colorations suivantes, classiques en mycologie :

- Solution aqueuse de fuschine basique 0,1 % (1 à 2 minutes) puis solution aqueuse de vert lumière 0,25 % (8 minutes) coloration de "DE PALMA et YOUNG", 1963)
- Solution d'acide chromique 5 % (60 minutes), solution de bisulfite de sodium 1 % (1 minute), solution de Méthénamine (3 %) Nitrate d'argent (5 %) (60 minutes à 58 ° C) solution de chlorure d'or 0,7 % ( 2 à 5 minutes) solution d'hyposulfite de soude 2 % ( 5 minutes) (coloration de GROCOTT GOMORI, 1955)
- Solution d'acide périodique 10 % (24 heures), fuschine diamant 10 % (60 minutes) puis Alcool 70 % chlorhydrique (coloration d'HARADA, 1977)
- Coloration à l'acide périodique SCHIFF (P.A.S.) (Mc Manus, 1946) + Hémalun de Masson (2 minutes)
- Hématoxyline de Mayer (3 minutes)
- Hémalun de Masson ( 1 minute et demie) et solution de phloxine 0,5 % (1 minute et demie)

Les deux dernières colorations ont donné les meilleurs résultats l'Hématoxyline de Mayer a été utilisée surtout pour la mise en évidence des noyaux dans les différentes phases de développement du champignon alors que la dernière a servi à étudier l'évolution de la maladie dans le corps de l'insecte. Après coloration les coupes sont déshydratées par passage dans trois bains d'alcool 96 ° (5 minutes), deux bains d'alcool absolu (3 minutes), quatre bains de toluène avant montage dans le Baume du Canada ou l'Eukitt.

#### 4. Observation en histologie du trajet des stylets dans le végétal

Des feuilles de manioc entières, colonisées par des cochenilles sont placées 5 min à -20°C. Les cochenilles sont ainsi saisies par le froid et n'ont pas le temps de retirer leur stylet du végétal.

La fixation "in toto" des cochenilles adultes et de leur support est faite dans le F.A.A. (50 ml d'alcool 95°, 10 ml de formol, 5 ml d'acide acétique, 45 ml d'eau distillée) pendant 24 h à + 4°C. La déshydratation et les coupes sont réalisées comme précédemment.

Deux colorations ont été essayées :

- Safranine 1 % dans l'alcool 50 % (4 heures), régression par l'alcool chlorhydrique 0,25 %, lavage à l'eau, puis Hémalun de Masson (10 minutes).
- Safranine 1 % dans l'alcool 70 % (15 minutes), 3 lavages rapides dans de l'alcool absolu, vert lumière 1 % dans l'essence de girofle (1 minute) puis différenciation dans l'Eugenol (15 secondes).

La dernière coloration a donné les meilleurs résultats.

#### 5. Mesure de la teneur en eau du sol et analyse de la sève

A 5 reprises, le 15 juillet, le 5 août, les 2 et 14 septembre et le 7 octobre entre 8 h et 10 h du matin, nous prélevons dans différents endroits de la parcelle, environ 1,5 kg de terre au contact même des tubercules de manioc. La terre est déposée dans un sac plastique qui est fermé et emporté au laboratoire.

La teneur en eau est déterminée par la perte de poids d'un échantillon de 500 g maintenu 24 h à 105° C.

Aux mêmes dates, nous prélevons, avec leur pétiole, une cinquantaine de jeunes feuilles (4e et 5e à partir de l'apex), à raison de 2 feuilles par plant de manioc, ceci pour chacune des 2 variétés cultivées dans le champ. Elles sont immédiatement placées dans un sac plastique qui est fermé et transporté rapidement au laboratoire. A l'arrivée, les feuilles sont aussitôt dépétiolées, enveloppées par lot de 10 dans un filtre en nylon à mailles de 0,05 mm avant d'être traitées selon la technique utilisée au laboratoire de phytopathologie de l'ORSTOM par B. BOHER (comm. pers.)

Le filtre est placé (base des feuilles dirigées vers le fond) dans un tube de centrifugation au fond duquel ont été disposées 10 billes de verre de 5 mm de diamètre afin d'éviter que le liquide extrait ne soit au contact du filtre en fin de centrifugation. Après une centrifugation à 8000 t/mn pendant 10 mn, le filtrat est recueilli dans des tubes à 5 °C. On peut considérer que le filtrat est constitué de sève brute et de sève élaborée car la vitesse et le temps de la centrifugation ont été déterminés de manière à ce que les parois cellulaires des feuilles ne soient pas détruites au cours de l'opération.

L'analyse chimique des filtrats a été réalisée au laboratoire commun de l'ORSTOM à Bondy. Les dosages de C et N ont été effectués par chromatographie en phase gazeuse (C.H.N. Carbo-Erba), ceux du potassium au spectromètre de flamme, ceux du calcium et du magnésium au spectromètre d'absorption atomique.

Les concentrations en C et N obtenues sont représentatives respectivement de la quantité de glucides et d'aminoacides et d'amides que contient le filtrat, donc de la sève élaborée, la sève brute ne contenant essentiellement que des éléments minéraux. Les concentrations en K, Ca et Mg du filtrat sont légèrement supérieures à celles de la sève élaborée.

### III. RESULTATS

#### 1. Les cochenilles et l'entomofaune associée

Deux cochenilles Pseudococcidae sont communément rencontrées sur feuilles de manioc à Ganga Lingolo de Juin 1982 à Janvier 1983 :

- Phenacoccus manihoti Mat. ferr.
- Ferrisia virgata (Ckll.)

Les individus sont presque toujours installés à la face inférieure des feuilles, près de la nervure principale (fig. 3). P. manihoti s'alimente probablement de sève élaborée. En effet, dans la plupart des cas ses stylets parviennent jusqu'aux vaisseaux du liber après un trajet intracellulaire. Les stylets après avoir percé l'épiderme et traversé directement le parenchyme piquent le liber en de multiples endroits. L'observation a été facilitée par la persistance, après le retrait des stylets de gaines sétales qui résultent de la sécrétion salivaire de la cochenille : substance protéique chromophile entourant les stylets (F.F. SMITH dans traité de Zoologie P.P. GRASSE, 1951).

Comme les cochenilles excrètent un miellat, elles sont sollicitées par des fourmis (Hyménoptères Formicidae) dont la présence est observée tout au long de l'année près des colonies. Les fourmis peuvent déplacer des cochenilles sur le végétal.

A la fin de juillet 1982, nous avons observé à une occasion, à la base d'un pied de manioc, une colonie importante de Pinnaspis strachani (Cooley) (Hom. Coccoidea, Diaspididae) grosse chenille à bouclier de 6-7 mm de diamètre, se nourrissant sur tige et rarement sur pétiole.

Des adultes d'Hyménoptères parasites ont été assez souvent observés près des colonies.

Sur feuilles, en plus du Coléoptère Exochomus flaviventris nous avons observé une seule fois (début juillet 1982) des adultes d'un autre Coccinellidae, Hyperaspis senegalensis hottentota Mulsant.

Dans les ovisacs de P. manihoti, nous avons noté, surtout au mois d'août 1982, la présence de larves de Cecidomyidae, Diptères qui peuvent être rapportés aux 3 espèces reconnues comme prédateurs des oeufs de P. manihoti en république populaire du Congo (FABRES et MATILE-FERRERO, 1981) :

- Coccodiplosis citri Barnes
- Dicrodiplosis n.sp.
- Lestodiplosis sp. proche de Aonidiella.

Des Cecidomydes adultes ont été parfois observés près des colonies de cochenilles.

En septembre, nous avons observé quelques larves du Lépidoptère prédateur Lycaenidae, Spalgis lemolea Druce et une douzaine de larves d'un Diptère Syrphidae non déterminé.

## 2. Description de l'Entomophthorale Neozygites fumosa

Dans les colonies de la cochenille du manioc ont été trouvés, fixés au végétal par le proboscis, des larves et des adultes tués par le Champignon. A l'inverse, aucun cas de mycose n'a été décelé chez Ferrisia virgata.

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

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

- des organes sphériques binucléés à paroi épaisse ( 2  $\mu\text{m}$ ) de type spore de résistance de diamètre égal à  $15,0 \pm 0,9 \mu\text{m}$  (extrêmes = 12,5 et 17,5  $\mu\text{m}$ , sur 68 mesures) entourés d'une épispore ridée qui devient brune à maturité et présentant généralement en un point une protubérance plus claire ; (fig. 9 a et b).
- des organes sphériques à paroi mince, de type corps hyphal, séparables en 2 groupes de diamètre significativement différent ; un premier groupe de corps hyphaux de diamètre égal à  $7,2 \pm 0,8 \mu\text{m}$  (extrêmes : 6,2 et 8,7  $\mu\text{m}$ , sur 41 mesures), contenant 4 noyaux , et apparemment les plus fréquents (fig. 9 c) un second groupe de corps hyphaux de diamètre égal à  $11,2 \pm 1,5 \mu\text{m}$  (extrêmes : 10,0 et 13,7  $\mu\text{m}$ , sur 45 mesures), ayant 4 ou au maximum 8 noyaux (fig. 9 d.).

L'intérieur des cadavres de type 2 ne présente que des corps hyphaux sphériques de diamètre égal à  $11,5 \pm 4,6 \mu\text{m}$  (extrêmes : 8,7 et  $12,5 \mu\text{m}$  sur 50 mesures) et possédant 4 noyaux. Exceptionnellement, dans un de ces cadavres, nous avons observé un corps hyphal de grande taille ( $13,7 \mu\text{m}$  de diamètre) à 8 noyaux (fig. 9e).

Sur les cadavres de type 2 placés sur cellulose humide émergent de toutes les parties du corps de l'insecte, le plus souvent groupés en bouquets des conidiophores simples, d'environ  $2,5 \mu\text{m}$  de diamètre, issus des corps hyphaux (fig. 9 fg et h). Dans les mêmes conditions, les cadavres de type 1 ne produisent qu'un faible nombre de conidiophores. Les conidiophores projettent à faible distance des conidies primaires, pyriformes, à symétrie axiale avec un apex arrondi. Celles-ci présentent une papille basale cylindrique et tronquée, sans épaulement et une paroi unitoniquée lisse (fig. 9i). Leur longueur est de  $14,0 \pm 1,2 \mu\text{m}$  (extrêmes : 11,2 et  $16,2 \mu\text{m}$ ), leur diamètre de  $9,7 \pm 0,9 \mu\text{m}$  (extrêmes : 8,7 et  $12,7 \mu\text{m}$ , sur 50 mesures). Elles sont de couleur grise et possèdent 4 noyaux (fig. 9 j.). En conditions très humides, les conidies primaires donnent naissance à des capilloconidies amygdaliformes, à symétrie bilatérale, avec une partie apicale subconique surmontée d'une sphérule adhésive (fig. 9 k). Leurs dimensions sont les suivantes (mesure sur 30 conidies) : longueur :  $12,3 \pm 1,2 \mu\text{m}$  (extrêmes : 10,0 et  $15,0 \mu\text{m}$ ) ; largeur :  $7,4 \pm 0,6 \mu\text{m}$  (extrêmes : 6,2 et  $8,7 \mu\text{m}$ ). Une conidie primaire peut germer en donnant jusqu'à 3 tubes capillaires, de longueur variable (37 à  $70 \mu\text{m}$ ).

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

### 3. Variations globales des effectifs de *P. manihoti* et de *F. virgata*

Les variations du nombre total de *P. manihoti* et de *F. virgata* saines, parasitées, mortes de mycose et consommées par les coccinelles de juin 1982 à janvier 1983 sur les deux variétés cultivées à Ganga Lingolo sont représentées dans la figure 10 en regard des variations des paramètres climatiques suivants : moyennes hebdomadaires des températures minimales et maximales, pluviométrie journalière, intensité maximale en mm/mn pendant le 1er quart des pluies, hygrométrie moyenne journalière, nombre d'heures/jour où l'humidité relative est supérieure à 90 % et nombre d'heures/jour où elle est supérieure à 80 %.

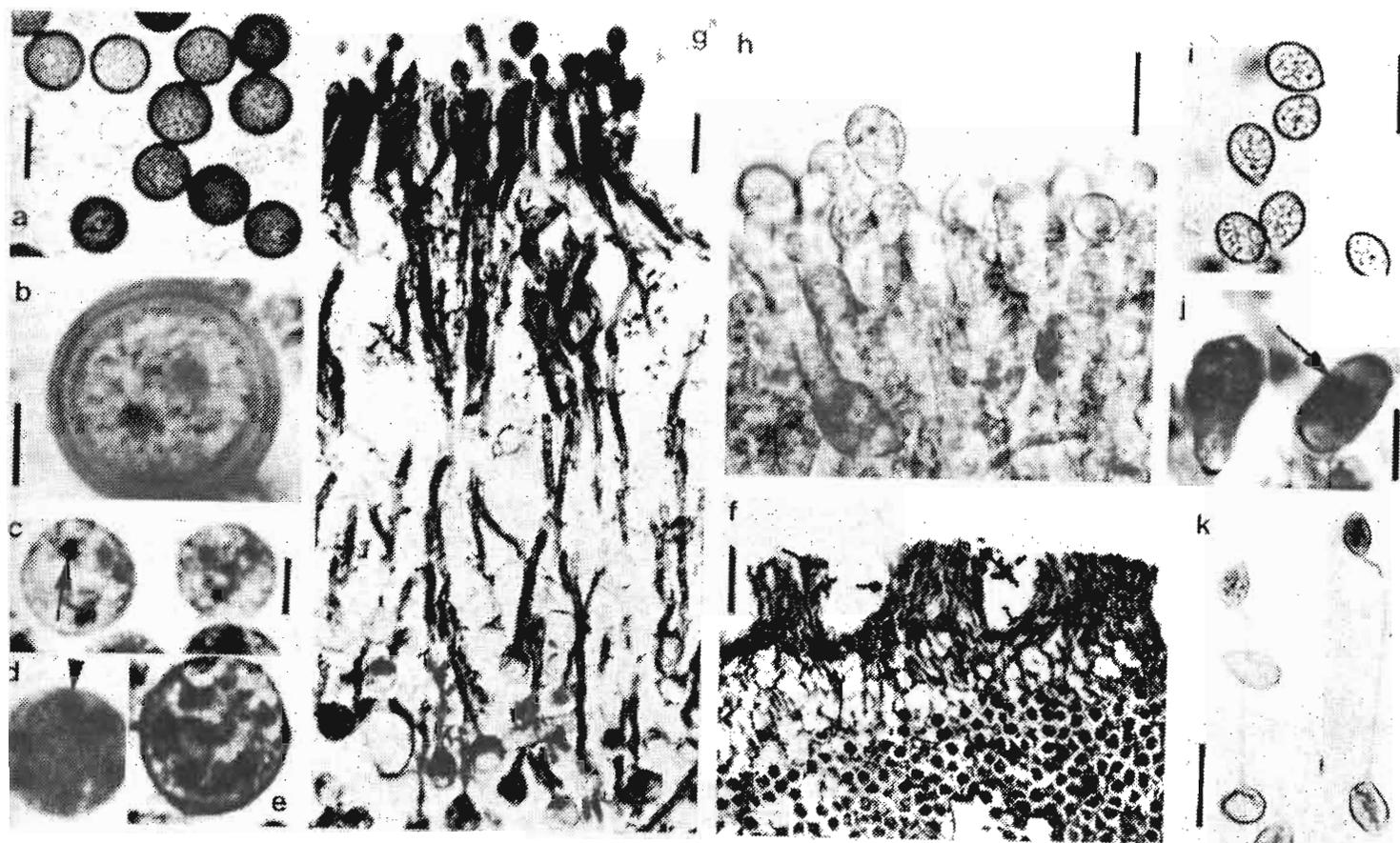


Fig. 9a-k: Morphologie de l'Entomophthorale *Neozygites fumosa*, pathogène de la Cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*.

a et b: spores de résistance (a, éch. = 15  $\mu\text{m}$ ; b, éch. = 5  $\mu\text{m}$ ). Noter les 2 noyaux.

c, d et e: corps hyphaux à 4, 6 ou 8 noyaux (éch. = 5  $\mu\text{m}$ ).

f et g: conidiophores groupés émergeant en bouquets à la surface de l'insecte (f, éch. = 40  $\mu\text{m}$ ; g, éch. = 20  $\mu\text{m}$ ).

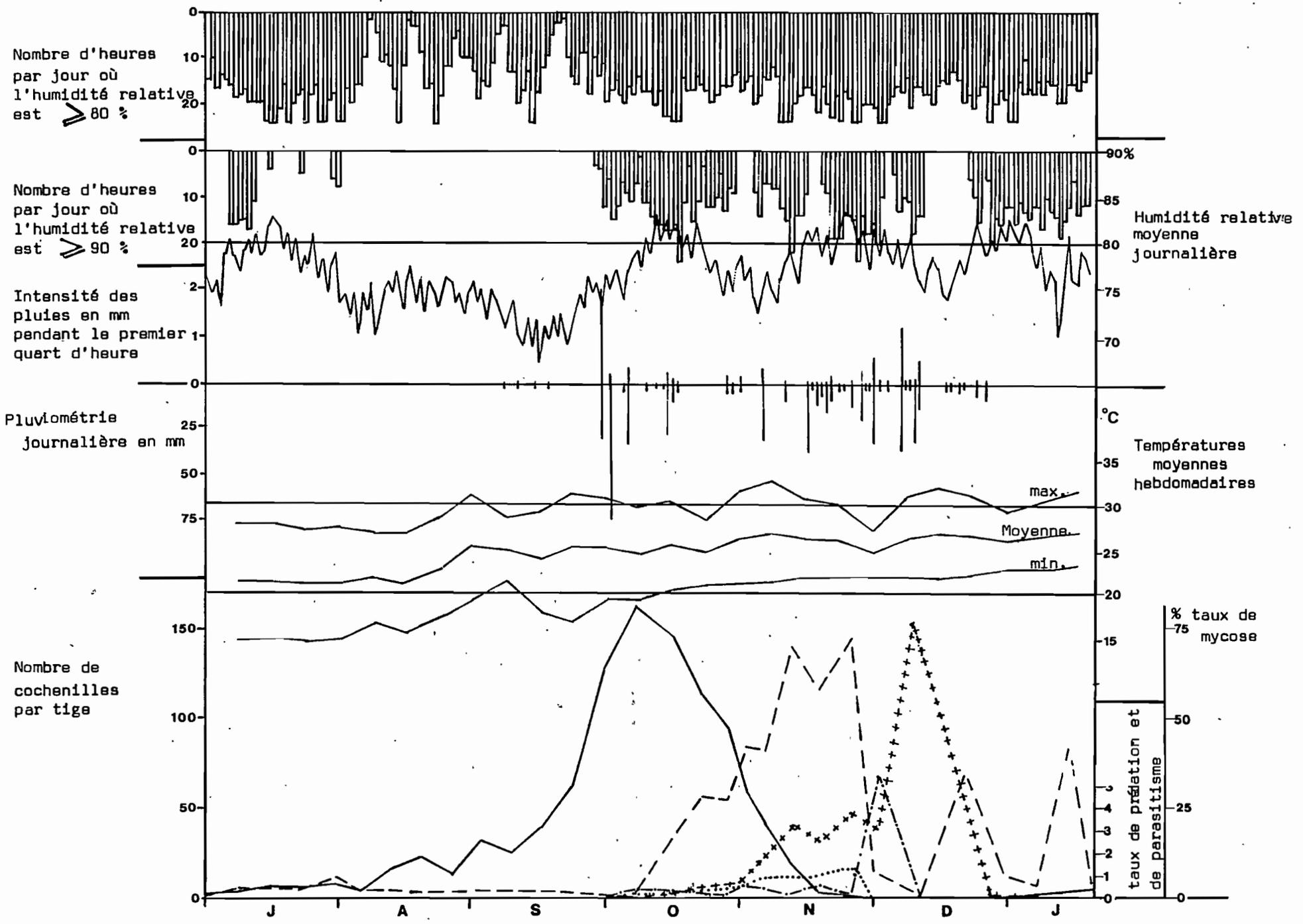
h: conidiophores émettant des conidies (éch. = 15  $\mu\text{m}$ ).

i et j: conidies (i, éch. = 15  $\mu\text{m}$ ; j, éch. = 10  $\mu\text{m}$ ). Noter les 4 noyaux.

k: capilloconidies (éch. = 20  $\mu\text{m}$ ).

Fig. 10. Variations, de Juillet 1982 à Janvier 1983, à Ganga Lingolo des effectifs de P. manihoti et de F. virgata, des taux de P. manihoti mortes de mycose (N. fumosa), parasitées (A. sp.) et de P. manihoti et de F. virgata consommées par E. flaviventris en relation avec les caractéristiques macroclimatiques (température, HR et pluviométrie).

\_\_\_\_\_ P. manihoti  
 ..... F. virgata  
 - - - - Taux de P. manihoti mortes de mycose (N. fumosa)  
 - - - - - Taux de P. manihoti parasitées (A. sp.)  
 + + + + + Taux de prédation de P. manihoti et de F. virgata  
 par E. flaviventris



De juillet à début août, en pleine saison sèche (l'humidité n'est jamais supérieure à 90 % pendant au moins 1 heure) les effectifs de P. manihoti augmentent lentement ; en août, en relation avec une augmentation régulière de la température journalière moyenne, la croissance de la population s'accélère pour devenir exponentielle à partir du début septembre. Le maximum de population (163 cochenilles par tige) est observé le 7 octobre, soit 8 jours après la chute de la première pluie importante (30 mm). Le 7 octobre, la teneur en eau du sol est de 10,4 % alors qu'elle était jusque là de l'ordre de 5 % : 4,6 le 15 juillet, 4,4 le 5 août, 4,8 le 2 septembre et 5,1 le 14 septembre. A partir de la première pluie on commence à noter au moins 3 h/jour pendant lesquelles l'humidité relative est supérieure à 90 %. Les effectifs de P. manihoti subissent alors une chute brutale jusqu'à la mi-novembre où l'on dénombre en moyenne 4 cochenilles par pied. Ensuite, jusqu'à la fin janvier, on observe en moyenne un individu par pied.

Les effectifs de F. virgata commencent à croître au début du mois d'octobre, au moment même où ceux de P. manihoti commencent à décroître. C'est alors le début de la saison des pluies et l'humidité est supérieure à 80 % pendant au moins 10 h/jour. Le maximum de population atteint le 2 décembre après une croissance lente mais régulière, est relativement faible comparé à celui de P. manihoti : 16 individus/pied .

La chute de la population est brutale et dès le 9 décembre le niveau de celle-ci se maintient au-dessous de 2 cochenilles/pied.

Le taux de mycose des individus de P. manihoti est de 1 % le 1er juillet ; il passe à 8 % le 30 juillet, époque où on note les minima de température les plus faibles et des journées où l'humidité relative peut être supérieure à 90 % pendant 10 h. En août, septembre, et au début d'octobre, le taux de mycose oscille entre 0 et 2 %. La maladie se maintient à un niveau enzootique. L'humidité relative n'est jamais alors supérieure à 90 % mais des humidités relatives supérieures à 80 % sont notées chaque jour. A partir du 7 Octobre consécutivement à une augmentation de l'humidité relative moyenne (à partir du 1er octobre, au moins 3 h/j où l'humidité relative est supérieure à 90 %), le taux de mycose augmente très rapidement : de 0,1 % le 7 octobre, il passe à 28 % le 22 octobre et atteint 71 % le 12 novembre. Cette situation typiquement épizootique, coïncide avec la chute brutale des effectifs de P. manihoti. Le taux de mycose redescend alors brutalement : 9 % le 2, 1 % le 11 décembre. Il présente ensuite des variations brusques : 35 % le 21 décembre, 6 et 5 % les 1er et 7 janvier, 42 % le 14 et 2 % le 19 janvier.

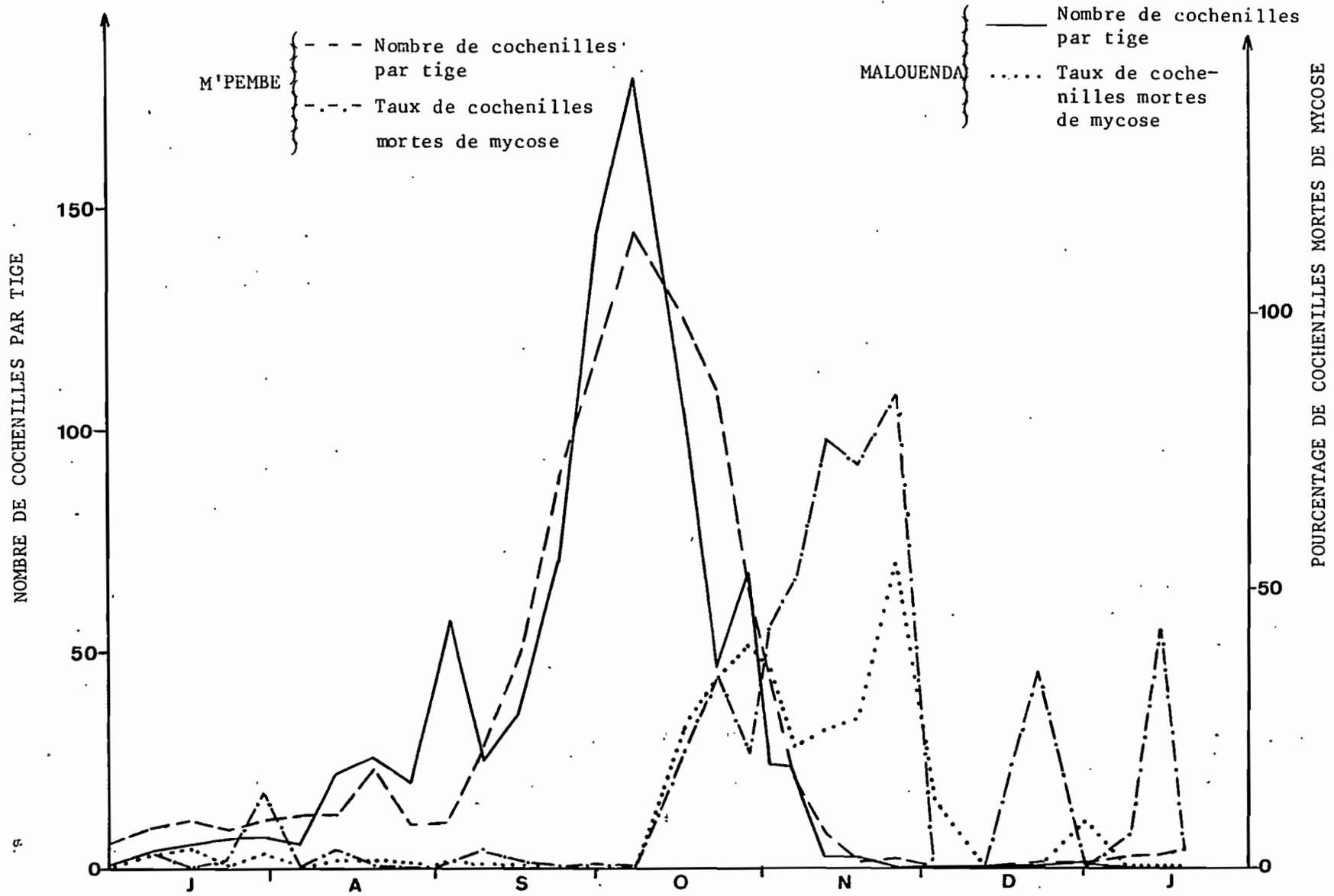
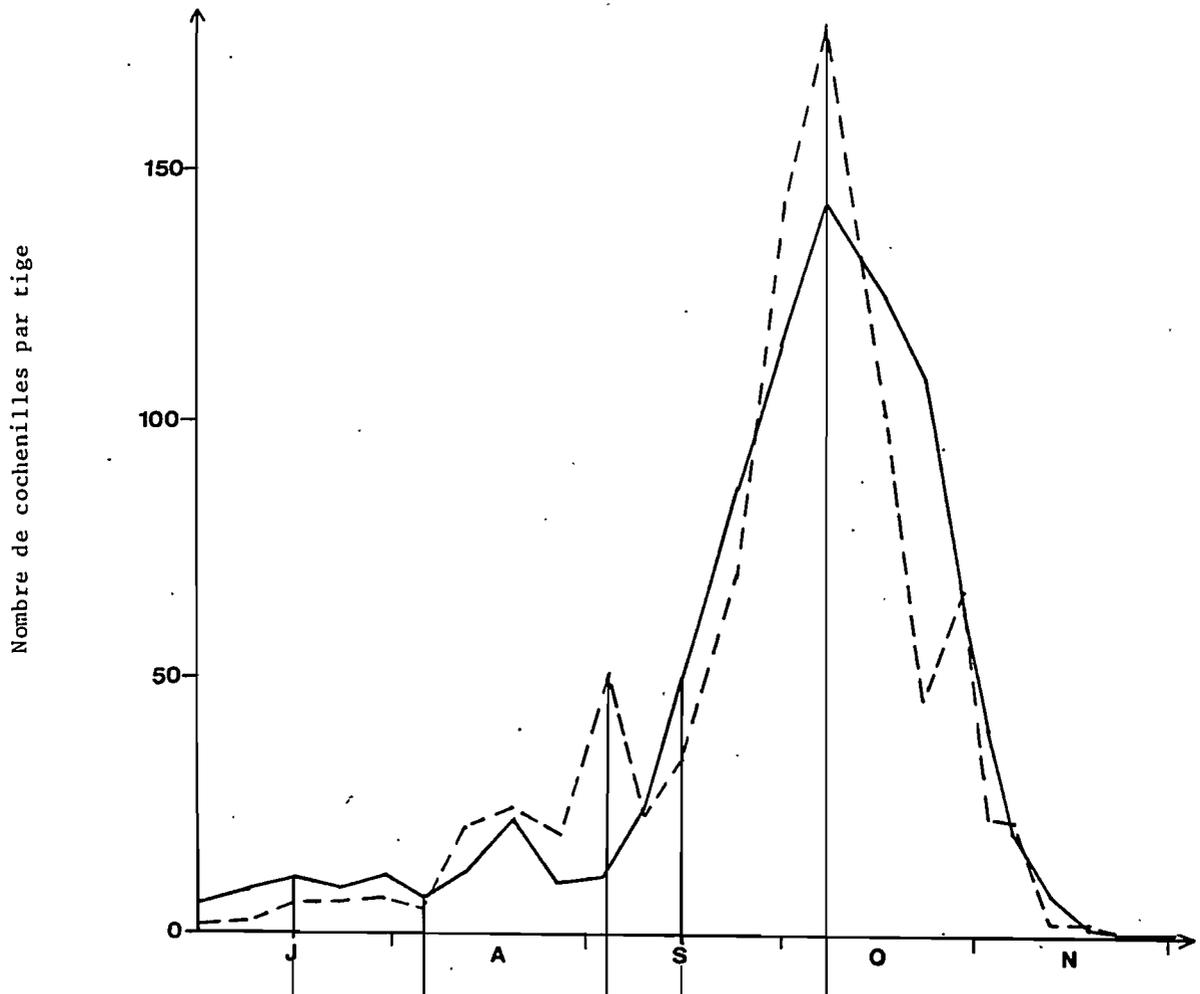


Fig. 11. Variations des effectifs de *P. manihoti* et du taux de mycose sur les deux variétés cultivées à Ganga Lingolo.

Tableau 1. Variation des effectifs de P. manihoti sur les deux variétés cultivées à Ganga Lingolo en 1982, en liaison avec les variations de la composition de la sève en certains éléments.

- - - - Nombre de cochenilles par tige (MALOUENDA)  
\_\_\_\_\_ Nombre de cochenilles par tige (M'PEMBE)



		15/07/82	5/08/82	2/09/82	14/09/82	7/ 10/82
MALOUEUDA	K mg/l	1522	1360	1033	1353	1566
	Ca mg/l	344	440	246	163	240
	Mg mg/l	299	299	182	259	246
	$\frac{K}{Ca + Mg}$	2,37	1,84	2,41	3,21	3,22
	C mg/ml	7,7	9,3	4,2	7,2	12,8
	N mg/ml	0,78	0,66	0,50	0,81	0,86
M'PEMBE	K mg/l.	1487	1433	1114	1174	1324
	Ca mg/l.	255	413	220	278	172
	Mg mg/l.	226	252	252	265	201
	$\frac{K}{Ca + Mg}$	3,09	2,15	2,36	2,16	3,54
	C Mg/ml.	14,2	4,3	4,2	7,3	7,8
	N mg/ml.	0,84	0,58	0,23	0,79	0,71
teneur en eau de la terre	$4,6 \pm 0,2$	$4,4 \pm 0,3$	$4,8 \pm 0,2$	$5,1 \pm 0,4$	$10,4 \pm 0,2$	

Le taux de parasitisme par Anagyrus sp. est toujours inférieur à 1 %, sauf le 2 décembre où il atteint une valeur de 5,4 % et le 19 janvier où il est de 2,9 %.

Les coccinelles sont pratiquement absentes du 1er juillet à la mi-novembre, époque à partir de laquelle leur nombre augmente très rapidement pour atteindre, le 15 décembre, un maximum correspondant à un taux de prédation de 12 % des cochenilles présentes. La densité de P. manihoti est alors extrêmement faible : de l'ordre de 1 individu par pied, celle de F. virgata de 16 individus/par pied. La part de la première espèce dans le régime alimentaire de Exochomus flaviventris est donc probablement la moins importante.

#### 4. Influence de différents facteurs sur les variations de l'effectif de P. manihoti et du taux de mycose

##### a) Influence de la variété de manioc

Les variations d'effectifs de P. manihoti sont globalement comparables sur les deux variétés (fig. 11). Toutefois, le nombre maximum de cochenilles par tige observé sur "Malouenda" est significativement plus élevé que celui observé sur "M'pembé". A l'inverse, il apparaît qu'en période de très faibles densités (juillet et janvier) le nombre de cochenilles sur cette variété est toujours supérieur à celui observé sur "Malouenda".

Ces observations sont à relier aux variations de la composition chimique de la sève. Celles-ci sont comparables pour les 2 variétés (tableau 1). Leur étude fait apparaître que les teneurs les plus faibles en K, C et N sont surtout observées en août et septembre, époque où les effectifs de la cochenille augmentent sensiblement. Le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  est alors minimal. Par la suite celui-ci augmente, moins rapidement cependant chez "M'pembé" que chez "Malouenda".

Les valeurs maximales du pourcentage de cochenilles tuées par Neozygites fumosa sont nettement plus élevées sur la variété "M'pembé" que sur "Malouenda" dans la seconde partie de la phase d'expansion épizootique de la maladie.

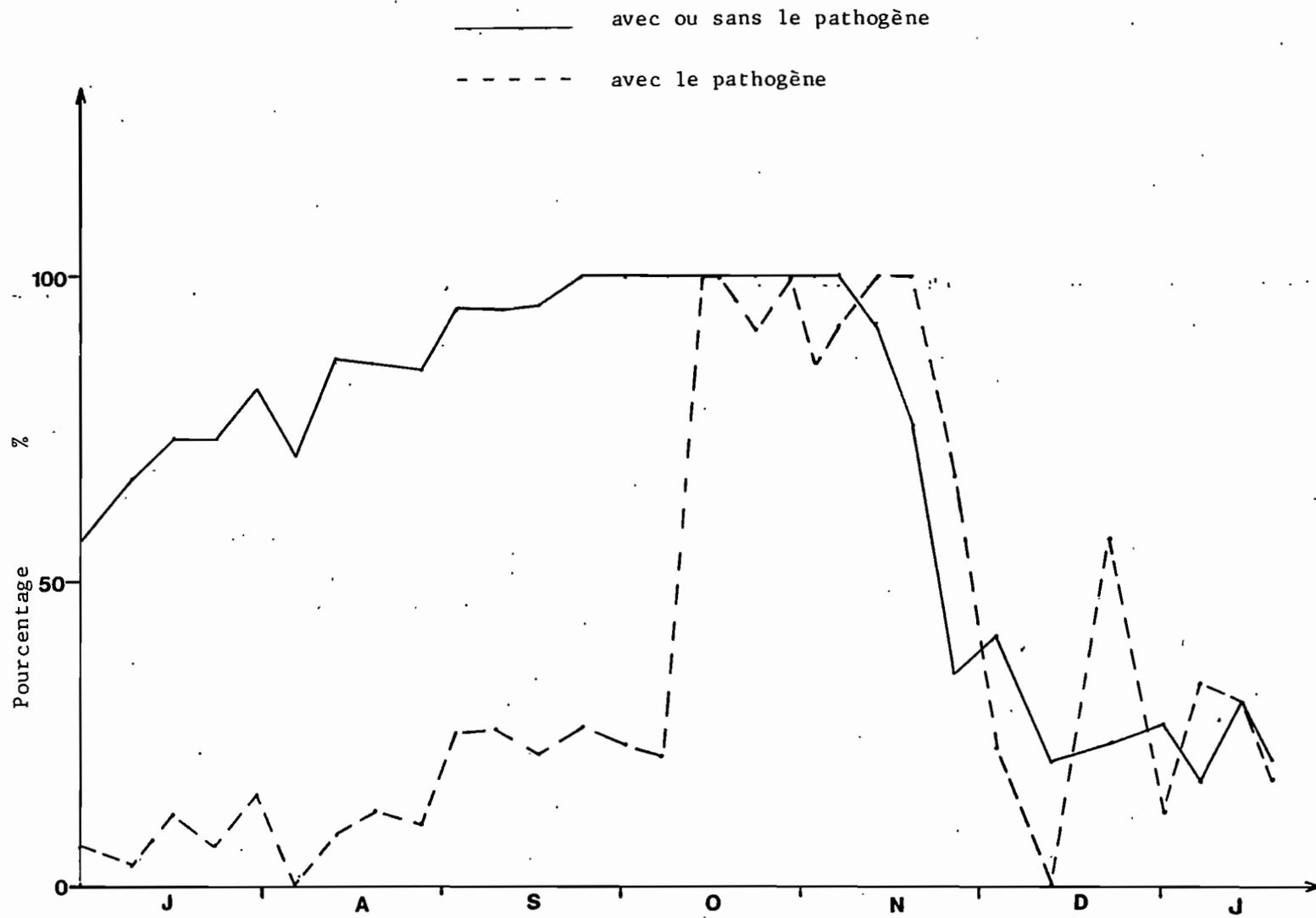


Fig. 12. Variations du taux de colonisation des tiges de manioc par la cochenille, avec ou sans le pathogène, et, avec le pathogène, à Ganga Lingolo en 1982.

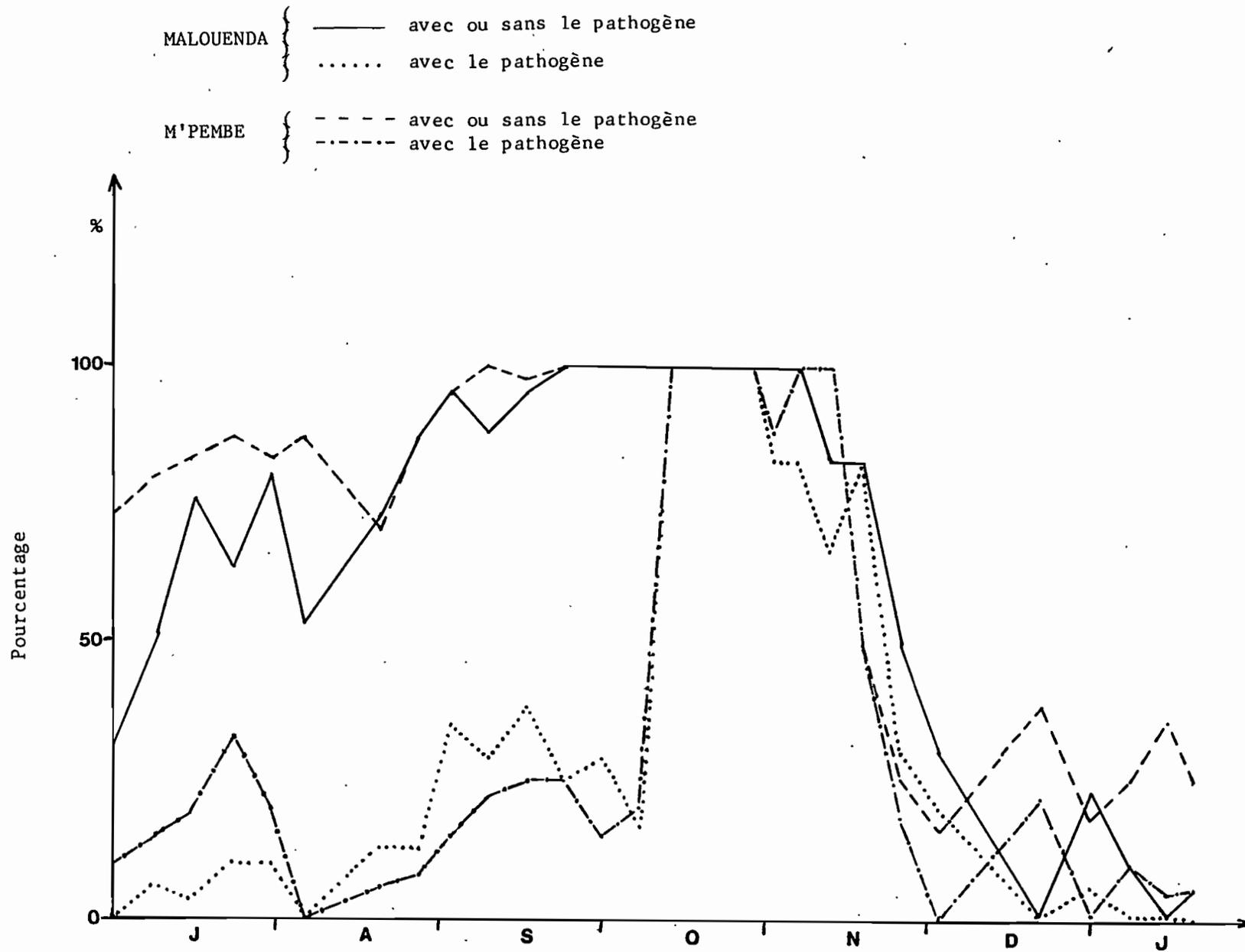


Fig. 13. Variations, en fonction des deux variétés, du taux de colonisation des tiges de manioc par la cochenille, avec ou sans le pathogène, et, avec le pathogène, à Ganga Lingolo en 1982.

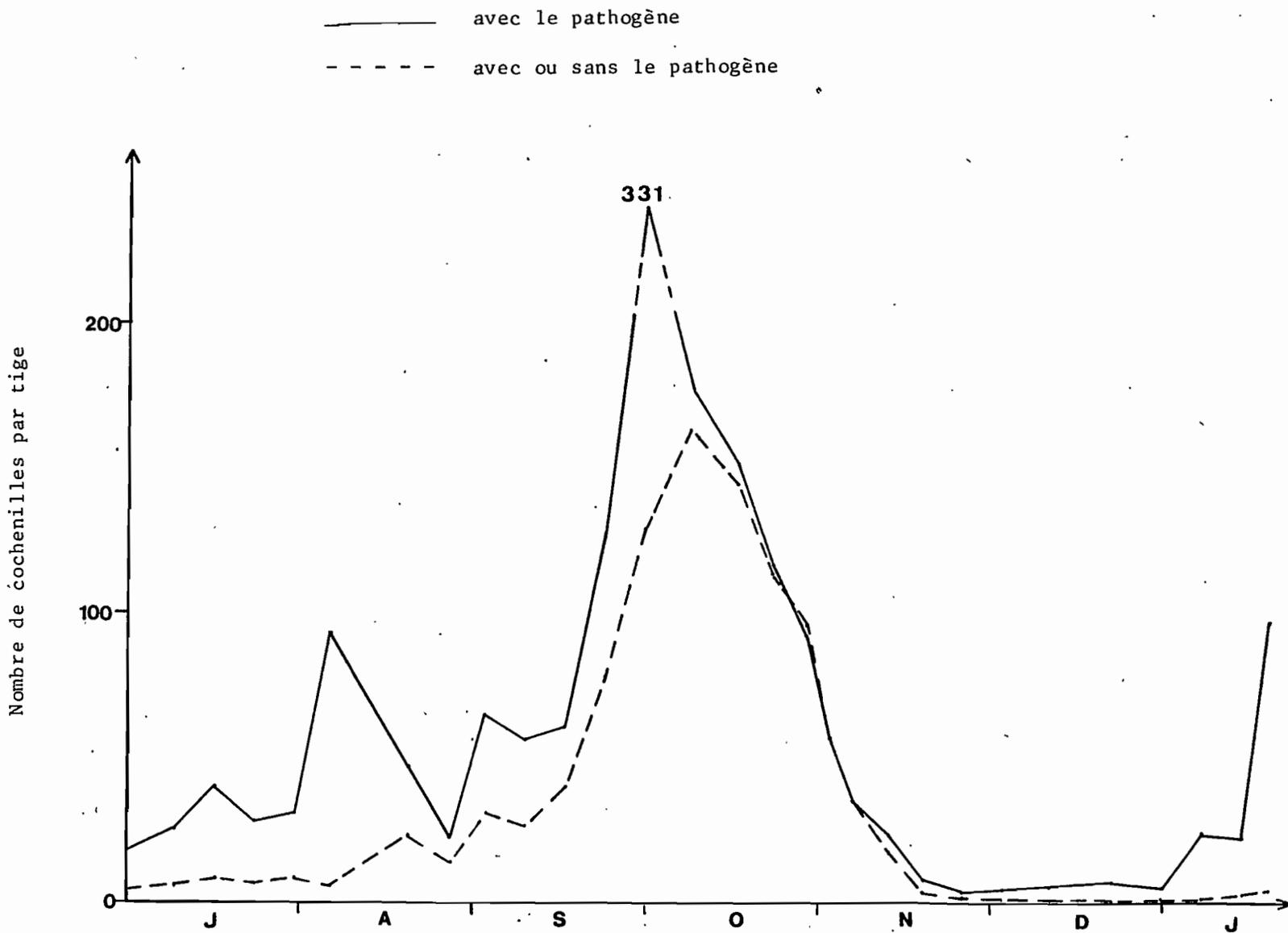


Fig. 14. Variations du nombre de cochenilles par tige sur plantes, avec ou sans le pathogène, et, avec le pathogène, à Ganga Lingolo en 1982.

b) Influence de la répartition horizontale des cochenilles (fig. 12,13 et 14)

Au début de juillet 1982, 57 % des plants des 2 variétés hébergent au moins une cochenille : le taux de colonisation de la culture augmente régulièrement jusqu'au 20 septembre date à laquelle tous les plants hébergent des cochenilles. L'infestation d'une plante saine est assurée par la dissémination des larves néonates par le vent (BOUSSIENGUE, 1979).

La période d'un mois et demi pendant laquelle tous les plants sont infestés correspond à la croissance exponentielle et à la chute de la population de P. manihoti. Un mois après le début de celle-ci, soit le 7 novembre le pourcentage de colonisation des plants de manioc diminue. Pendant la phase de colonisation de la culture le pourcentage des plantes hébergeant des cochenilles mortes de mycose oscille entre 0 et 25 %. A partir du 14 Octobre on trouve des individus tués par le champignon sur chaque plante. La mycose se maintient sur la grande majorité des plants pendant 35 jours, la diminution du pourcentage de plantes hébergeant des cochenilles mortes de mycose débutant quelques jours après la chute du pourcentage d'infestation des plants de manioc.

En décembre et en janvier lorsque la population de P. manihoti est à son minimum le taux de colonisation par la cochenille se maintient sur 20 à 30 % des plants alors que le pourcentage de plantes hébergeant la mycose subit des variations brusques (de 0 à 57 % en 7 jours par exemple). Si l'on compare la répartition horizontale des cochenilles sur les 2 variétés (fig. 13) on constate que la variété "M'pembé" est davantage colonisée que "Malouenda" lors des périodes de faibles densités.

Le pourcentage de colonisation plus élevé de "M'pembé" correspond alors à un nombre de cochenilles plus grand sur cette variété que sur "Malouenda". Au moment de la pullulation les taux de colonisation sont identiques.

La figure (14) montre que les plantes hébergeant des cochenilles mortes de mycose sont davantage infestées par les cochenilles que celles sans mycose (différence hautement significative au seuil 5 % à chaque relevé) sauf pendant la période allant du 7 octobre (début de l'expansion épizootique de la maladie) au 12 novembre (3 semaines avant la fin de l'épizootie).

Fig. 15. Variations du nombre de cochenilles par tige, sur apex, sur jeunes feuilles et sur feuilles âgées, à Ganga Lingolo en 1982.

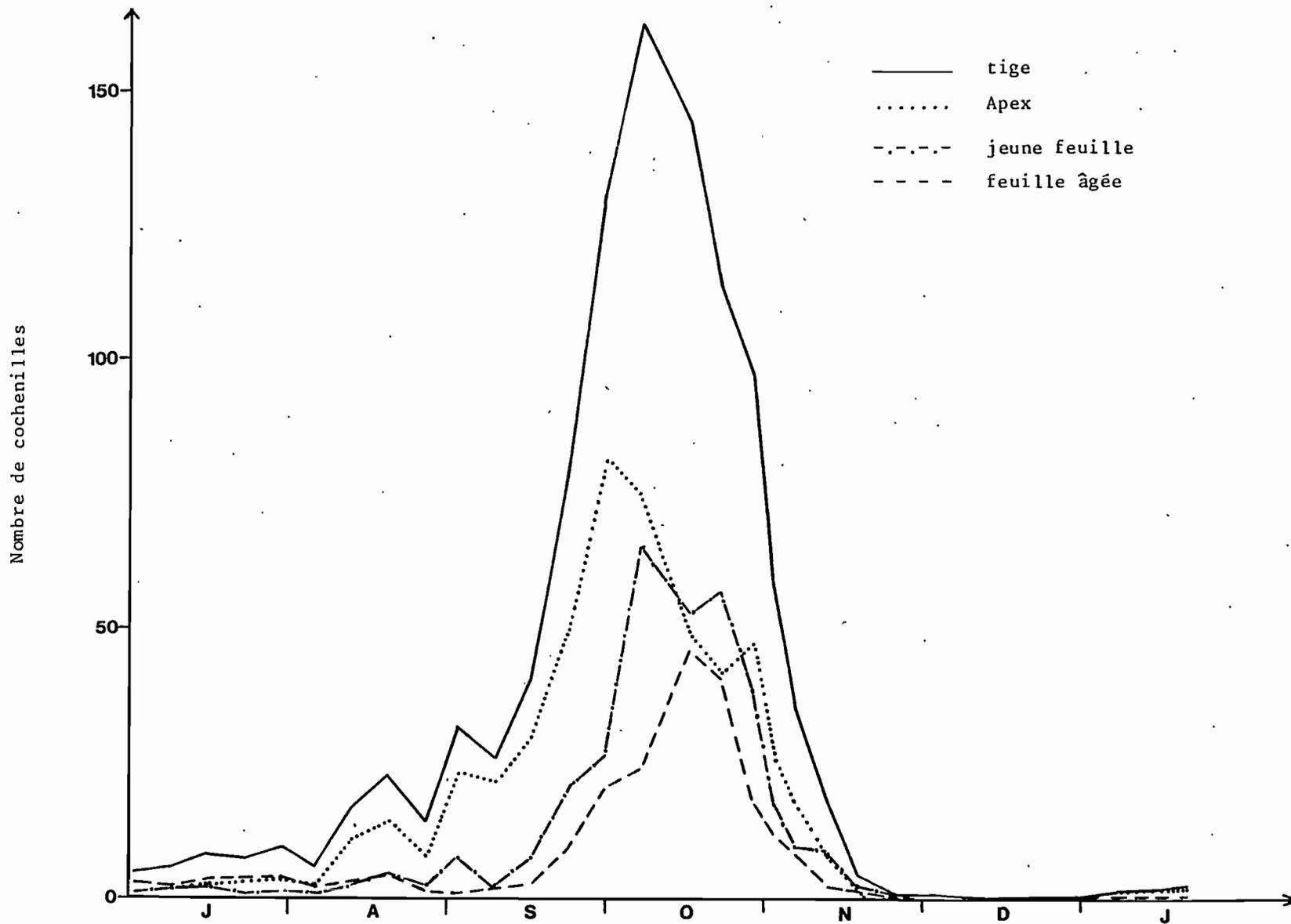
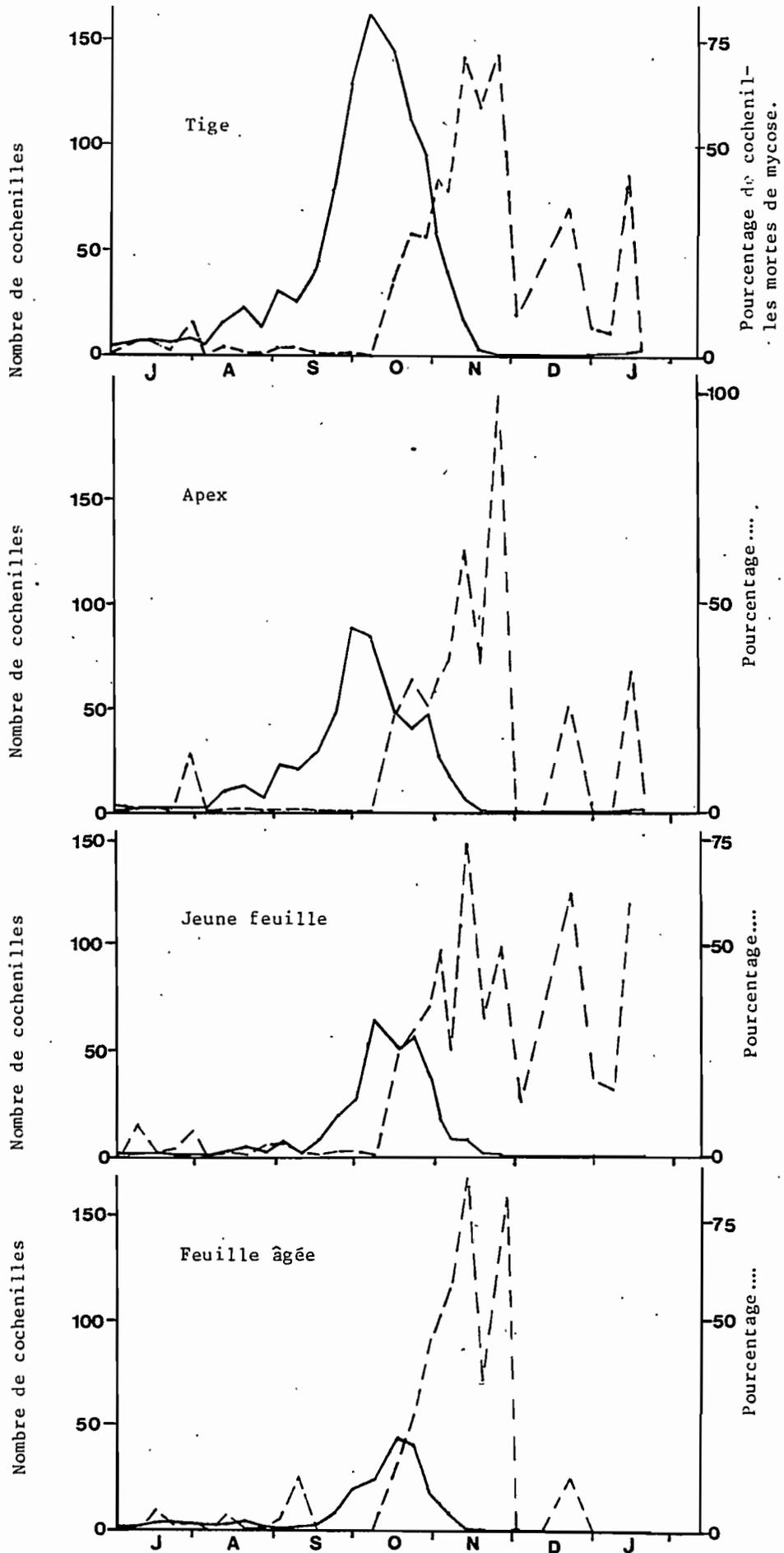
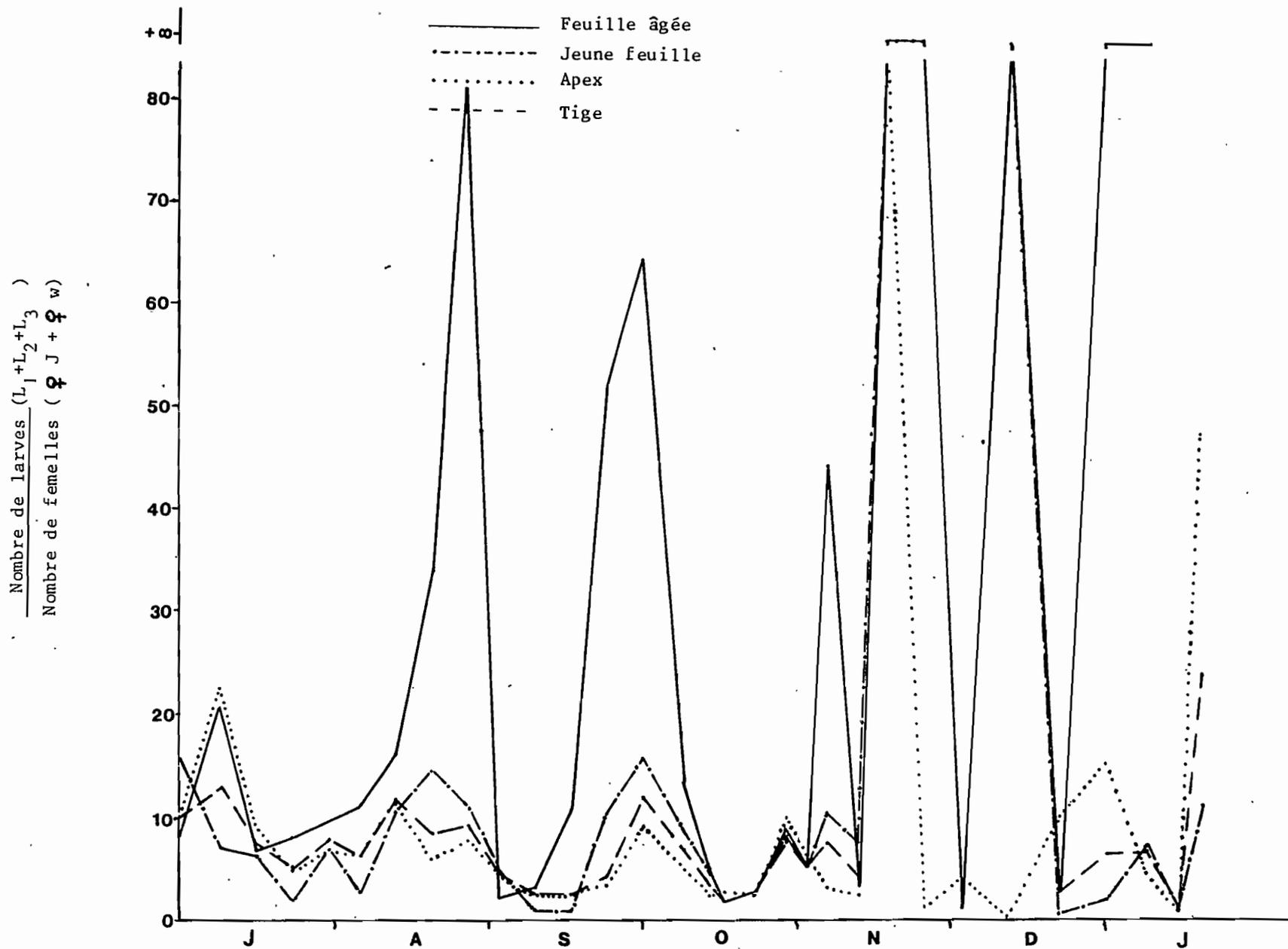


Fig. 16. Variations du taux de mycose et du niveau de population, selon l'organe végétal, à Ganga Lingolo en 1982.





Fig; 17. Evolution du rapport  $\frac{\text{nombre de larves } (L_1 + L_2 + L_3)}{\text{nombre de femelles } (\text{♀ J} + \text{♀ w})}$  en fonction de l'organe végétal, à Ganga Lingolo en 1982

c) Influence de la répartition verticale des cochenilles (fig. 15 et 16)

Les courbes de la fig. (15) montrent la variation du nombre d'individus de P. manihoti en fonction de la position de la feuille colonisée sur la tige. Le nombre de cochenilles sur apex est toujours plus élevé que celui sur jeunes feuilles, qui est lui-même toujours plus élevé que celui sur feuilles âgées. Le nombre maximum de cochenilles est observé sur apex le 30 septembre, sur jeunes feuilles de 7 octobre et sur feuilles âgées le 16 octobre. L'épizootie débute au même moment sur toutes les parties colonisées du végétal (fig. 16). On note cependant que le taux maximum de mycose est observé une semaine plus tôt sur feuilles jeunes et âgées que sur apex. A partir de la fin novembre alors que la population de P. manihoti est à un niveau très bas, il n'y a pratiquement plus de cochenilles mycosées sur feuilles âgées ; le taux de mycose reste cependant assez élevé en moyenne sur jeunes feuilles.

d) Influence du stade de développement de la cochenille (fig. 17 et 18)

Sur la fig. (17) sont représentées les variations du rapport :  $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$  en fonction de la position des individus sur la plante. On constate que, quel que soit l'organe végétal (apex, jeunes feuilles, feuilles âgées) le rapport :  $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$  présente du 1er juillet au 12 novembre 4 pics : 8 juillet, 19 - 26 août, 30 septembre et 29 octobre - 6 novembre. S'il n'apparaît pas de grandes différences entre organes au moment du premier pic, on remarque qu'au moment des 3 autres pics, le rapport :  $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$  est beaucoup plus élevé sur feuilles âgées que sur jeunes feuilles et apex, ce qui correspond à une éclosion massive de larves sur feuilles âgées. La mise en évidence de ces 4 pics démontre la succession de 4 générations entre le début juillet et la mi-novembre ; le temps moyen entre les 2 premières peut être estimé à 48 jours, 34 j et 36 j, séparent respectivement la 2<sup>e</sup> et la 3<sup>e</sup>, et la 3<sup>e</sup> et la 4<sup>e</sup> générations. Lorsque la majorité des individus d'une génération est adulte (c'est à dire dans l'intervalle de temps séparant 2 pics), le rapport :  $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$  est semblable sur apex, jeunes feuilles et feuilles âgées, mettant en évidence une homogénéisation de la répartition spatiale des cochenilles due à la migration des larves néonates depuis les feuilles âgées vers les jeunes feuilles et les apex. Après la mi-novembre, la population ne comporte pratiquement que des larves, en nombre très faible. Celles-ci devenues matures commencent à pondre début janvier entraînant une augmentation sensible du

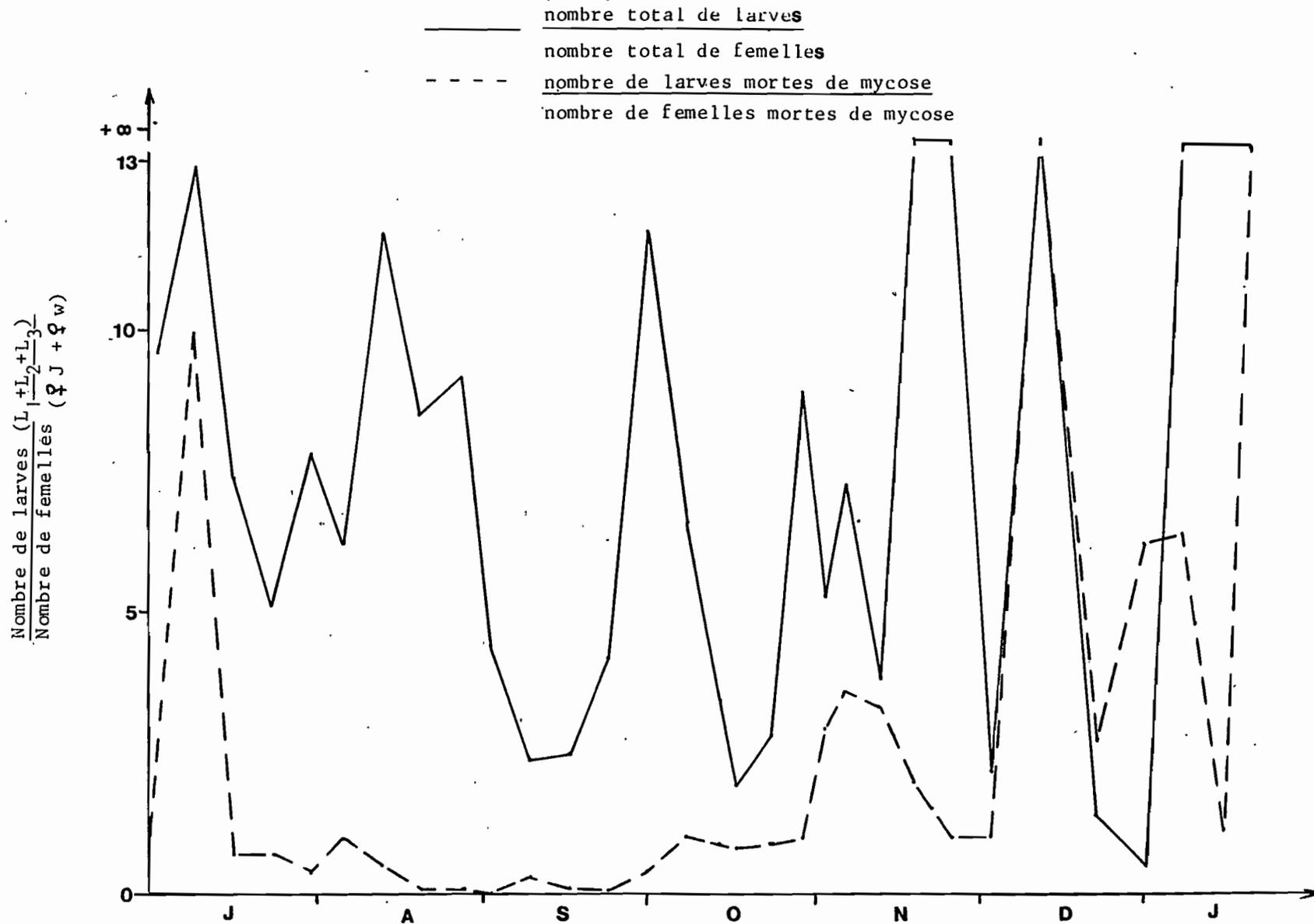


Fig. 18. Evolution des rapports  $\frac{\text{nombre total de larves}}{\text{nombre total de femelles}}$  et  $\frac{\text{nombre de larves mortes de mycose}}{\text{nombre de femelles mortes de mycose}}$   
 à Ganga Lingolo en 1982.

rapport :  $\frac{\text{nb de larves}}{\text{nb de femelles}}$  notamment sur apex.

Si l'on compare l'évolution du rapport :  $\frac{\text{nb total de larves}}{\text{nb total de femelles}}$

à celles du rapport :  $\frac{\text{nb de larves mortes de mycose}}{\text{nb de femelles mortes de mycose}}$  (fig. 18),

on constate que le premier rapport est toujours supérieur au second. Ceci montre que les femelles sont nettement plus attaquées par le champignon que les larves pendant presque toute la période étudiée (1er juillet - 2 décembre).

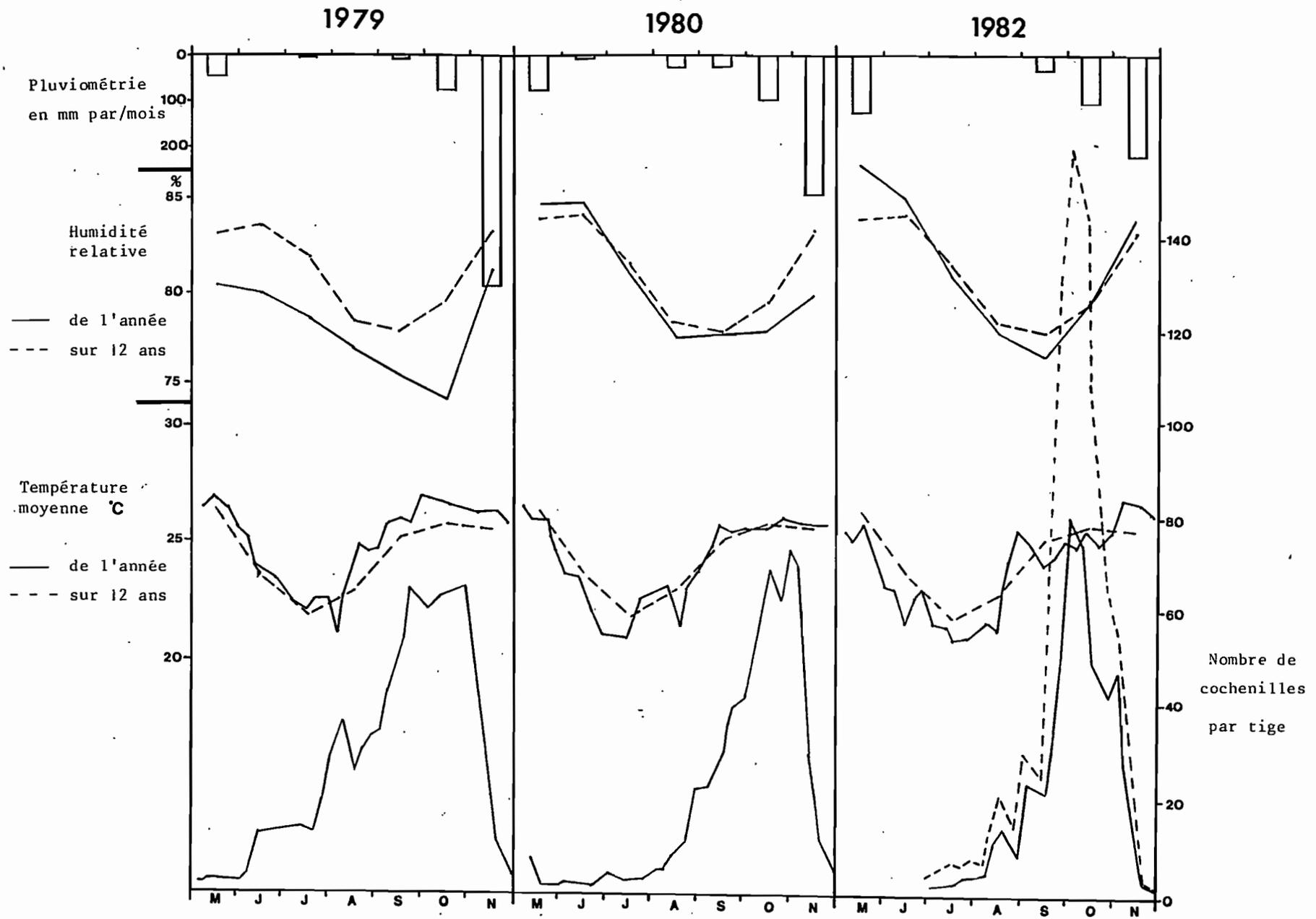
De la mi-juillet à la mi-octobre, on distingue une phase pendant laquelle les cochenilles mortes de mycose sont pratiquement toutes des adultes. Cette phase correspond à l'état enzootique de la maladie. Dès que celle-ci commence à se propager, le rapport :  $\frac{\text{nb de larves mortes de mycose}}{\text{nb de femelles mortes de mycose}}$  augmente, ce qui correspond à une attaque larvaire plus importante.

#### IV. DISCUSSION

Les résultats des observations effectuées en 1982 à Ganga Lingolo peuvent être directement comparés à ceux obtenus par FABRES (1981) en 1979 et 1980 dans un champ de 2 ans à Kombé (à 3 km de Ganga Lingolo), étant donné que la même méthode d'échantillonnage des populations de cochenille est utilisée les 3 années. L'avantage de cette méthode est de permettre le comptage extemporané des individus sur les organes prélevés puis emportés au laboratoire. Ceci est pratiqué au moment de la pullulation, c'est-à-dire pendant 2 mois. Pendant les autres mois le comptage est réalisé à vue, sans perturbation du biotope, sur des plants de manioc choisis au hasard. Compte-tenu des dimensions de la parcelle, il serait évidemment possible d'échantillonner la même plante plusieurs fois dans l'année. Toutefois, la probabilité de cet événement est extrêmement faible sur une intervalle d'un mois (un comptage par semaine, partant à chaque fois d'un coin différent du champ).

Une autre méthode d'échantillonnage aurait pu être envisagée : elle consiste à dénombrer à chaque relevé les cochenilles présentes sur les mêmes plants. Ceci permet d'étudier de manière détaillée l'évolution de la structure des populations donc la succession des générations et de déterminer plus précisément le rôle respectif des différents facteurs de mortalité. L'emploi d'une telle méthode ne pouvait cependant être envisagé dans notre étude. En effet,

Fig; 19. Variations en liaison avec la température, l'humidité relative et la pluviométrie des effectifs de P. manihoti à Kombé (1979 et 1980) sur apex et à Ganga Lingolo (1982) sur apex (—) et sur tige ( --- ).



en période de fortes densités, le comptage à vue sur le terrain n'est plus suffisamment fiable et le prélèvement des plantes, suivi du comptage au laboratoire est nécessaire.

Cette mise au point méthodologique étant faite, nous allons essayer de dégager les caractéristiques dans le "Stanley Pool" de l'évolution des populations de P. manihoti en fonction des conditions du milieu.

### 1. Rôle des facteurs climatiques dans la dynamique des populations de P. manihoti

#### a) Température et humidité relative

Une certaine similitude semble apparaître entre les profils généraux des courbes des effectifs de P. manihoti en 1979, 1980 et 1982 et ceux des courbes de températures (fig. 19). De mai à fin septembre, la température moyenne mensuelle sur 12 ans (1971 - 1982) diminue de 26°C en mai à 23°C en juin, passe par un minimum de 22°C en juillet pour augmenter à 23°C en août et 25°C en septembre. Cette baisse des températures de 3 - 4 °C semble expliquer la stagnation des effectifs de la cochenille à partir de la mi-mai jusqu'au début du mois d'août, c'est à dire en pleine saison sèche, les dernières pluies étant généralement notées pendant la première quinzaine de mai. Des températures proches de 15°C s'observent pendant 4 à 6 h/jour durant les mois de juin et juillet et au début d'août. Des températures extrêmes de 11- 12°C ont même été enregistrées en juillet 1982 à Ganga Lingolo (entre 6 et 9 h du matin).

Ces "basses" températures sont probablement préjudiciables à la cochenille. Dans le cas de l'année 1979, il n'a pas été relevé de températures nocturnes proches de 15°C dans la première quinzaine de juin. Les températures moyennes de mai et de juin sont d'une manière générale plus élevées en 1979 qu'en 1980 et 1982 : ainsi la température moyenne des 10 premiers jours de juin est de 25,5°C contre 23,7°C en 1980 et 22,9°C en 1982. Ceci explique le démarrage plus précoce en 1979 de l'accroissement de la population, dont le niveau se stabilise assez rapidement pour rester constant jusqu'à la mi-juillet, sous l'effet d'une diminution régulière de la température moyenne. La phase de croissance exponentielle des effectifs en fin de saison sèche, correspond bien, pendant les 3 années à la phase d'augmentation significative de la température moyenne (21 à 26°C).

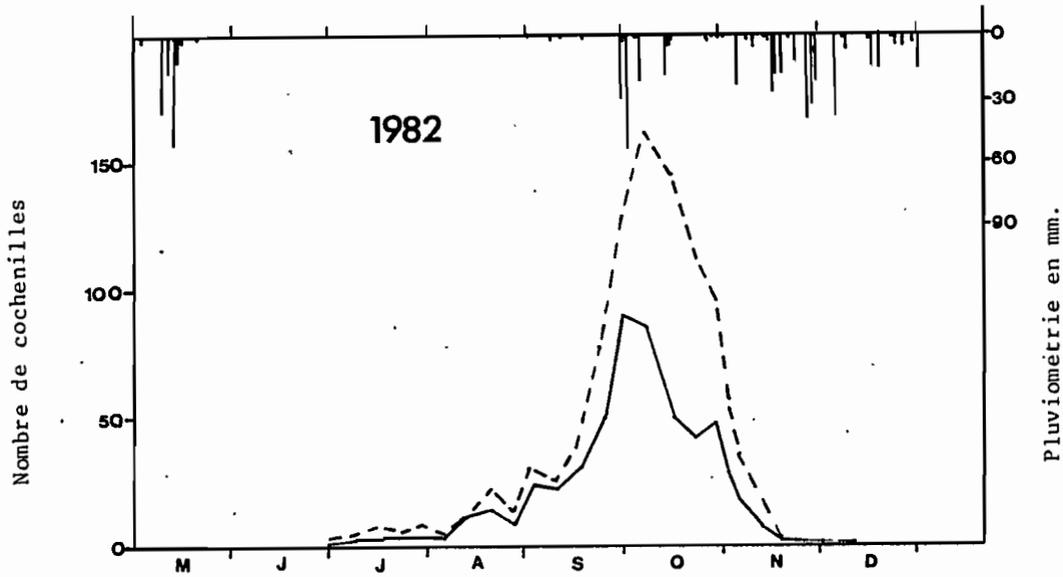
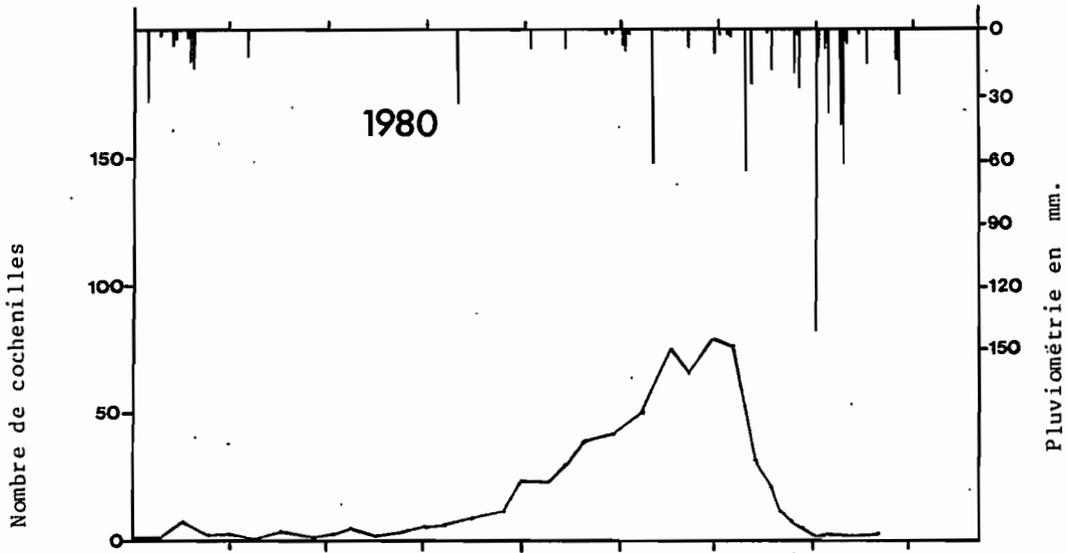
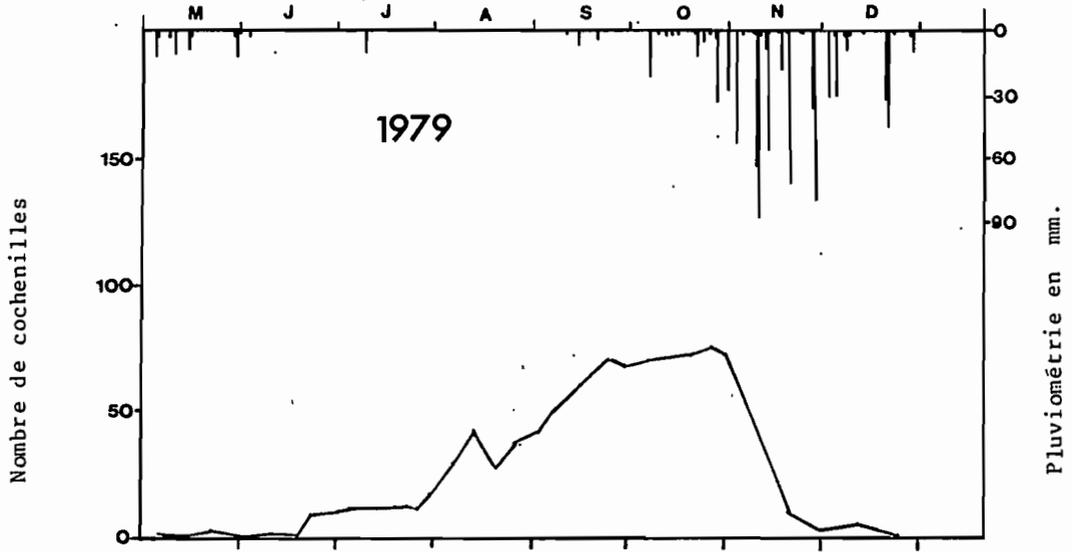
En 1979 le caractère exponentiel de la croissance n'est pas aussi marqué en 1980 et surtout en 1982 ; il pourrait être le résultat d'un développement plus rapide de la cochenille en début de saison sèche, sous l'effet de températures supérieures à la moyenne. L'accroissement de la population est ensuite freiné par l'apparition de températures proches de 15°C (de mi-juin à mi-juillet).

La température apparaît donc comme un des facteurs essentiels de la croissance des populations de P. manihoti. La cochenille semble très sensible à des faibles variations de la température. A Ganga Lingolo, en 1982, le temps de génération est de l'ordre de 48 jours en juillet - août (températures moyennes de 21 à 23°C), alors qu'il est de 35 j environ en septembre octobre (températures moyennes de l'ordre de 25°C). Si l'on prend en considération le facteur humidité relative, il apparaît que les plus faibles humidités relatives sont observées de la fin juillet au début octobre (fin de saison sèche), époque à laquelle la température moyenne augmente régulièrement. L'accroissement de la population s'observe donc pour des températures élevées alliées à des hygrométries relativement faibles.

#### b) Précipitations

En 1982, comme en 1980 et en 1979 (FABRES 1981), la chute brutale de la population intervient avec l'arrivée des pluies (fig. 20). En saison des pluies alors que les effectifs de P. manihoti sur M. esculenta sont très faibles, nous avons observé comme IHEAGWAN (1981) au Nigéria, que la population de la cochenille sur Manihot glaziovii se maintient à un niveau assez élevé. Aucune explication ne peut être donnée pour le moment à ce phénomène. La concordance entre pluies et décroissance de la population sur M. esculenta a amené FABRES (1981) à considérer que l'effet mécanique de la chute des pluies torrentielles est le facteur clef de la régulation des populations. Il apparaît toutefois à la lecture de la fig. 20 que de fortes pluies n'entraînent pas nécessairement une réduction des effectifs. Ainsi le 9 octobre 1980, on note une pluie de 57 mm alors que la population continue de croître jusqu'au 15 octobre puis reste stable jusqu'au 4 novembre. De même, en 1982 on observe une pluie de 30 mm en 15 mn le 29 septembre, et le 30 septembre, on dénombre cependant des effectifs supérieurs à ceux du 29 septembre. Il importe de signaler en outre que la pluie du 29 septembre était celle présentant la plus forte intensité pendant la période d'observation, de mai à janvier, le 6 décembre on note une pluie dont l'intensité pendant 15 mn est de 22,5 mn ; toutes les autres pluies ont une intensité plus faible (fig. 20). La décrois-

Fig. 20. Variations des effectifs de P. manihoti à Kombé  
(1979 et 1980) sur apex et à Ganga Lingolo (1982)  
sur apex (—) et sur tige ( --- ) en liaison avec  
la pluviométrie journalière.



sance de la population peut intervenir alors que les pluies sont très peu abondantes : du 15 octobre au 4 novembre 1982, les précipitations sont de 11,5 mm réparties en 4 pluies fines successives (2,5 mm le 16, 3,0 mm le 22, 2 mm le 23 et 3 mm le 30 octobre) ; la densité de cochenilles diminue pendant ce temps de 147 à 42 cochenilles par plant, soit une diminution de 70 % environ de la population et sur apex de 52 à 22 cochenilles par apex, soit une diminution de 58 %.

Même si on peut considérer que des pluies violentes peuvent entraîner une certaine diminution des effectifs de P. manihoti, on peut raisonnablement penser que ce n'est pas l'action directe de la pluie qui est à l'origine de la chute de ses populations, ceci d'autant plus que les effectifs de la cochenille Ferrisia virgata, qui ressemble beaucoup par son aspect général et sa taille à P. manihoti, augmentent en début de saison des pluies. Les deux espèces colonisent la face inférieure des feuilles, ce type de comportement leur assurant une protection contre l'effet mécanique des précipitations.

## 2. Rôle des facteurs trophiques

Les observations réalisées à Ganga Lingolo montrent qu'en août et septembre (fin de saison sèche) alors que la très grande majorité des feuilles sont âgées de plus de 3 mois au maximum de leur "carence" en eau, les effectifs de P. manihoti commencent à croître d'une manière significative. Le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  de la sève est alors minimal. Il reste faible lorsque la population de la cochenille augmente d'une manière exponentielle puis atteint une valeur élevée au moment où le nombre de cochenilles est maximum. Il n'apparaît pas de relation évidente entre les variations de ce rapport et celles des concentrations en C et N.

Nos observations sur le terrain confirment celles de CHABOUSSOU (1974) et de FABRES (1978), selon lesquelles le phénomène d'accroissement des populations de Lepidosaphes beckii Newm. sur Citrus coïncide avec une valeur faible du rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$ .

### 3. Rôle des ennemis naturels : la mycose à Neozygites fumosa

#### a. Les Entomophthorales pathogènes de cochenilles

Les observations effectuées à Ganga Lingolo mettent pour la première fois en évidence l'attaque de la cochenille P. manihoti par une entomophthorale.

Les données de la littérature sur les Entomophthorales pathogènes de cochenilles (Homoptères) sont peu nombreuses. La première mention, remontant à 1901, est due à ZIMMERMANN qui décrit sous le nom de Empusa lecanii un champignon parasitant le Coccidae Coccus viridis Green sur caféier à Java. En 1912, dans une étude sur les champignons attaquant les insectes déprédateurs de la canne à sucre à Hawaï, SPEARE note la présence de cadavres de Pseudococcus calceolariae Maskell envahis par Conidiobolus pseudococci (Speare) Tyrrell et MacLeod (= Entomophthora pseudococci Speare). Quelques années plus tard, en 1915, à Porto Rico, JOHNSTON observe sur une Entomophthorale qu'il rapporte à Neozygites fresenii (Nowak.) Rem. et Hen. (= Entomophthora fresenii Nowak). Empusa lecanii est retrouvé par COLEMAN et KUNHI KANNAN dans le sous-continent indien (1918), mais PETCH en 1926, puis NARASIMHAN (1970) discutent la position taxonomique de cette espèce.

En 1922, SPEARE décrit Neozygites fumosa (Speare) Rem. et Kell. (= Empusa fumosa Speare), pathogène de Planococcus citri (Risso) sur Citrus en Floride et sur Ficus en Louisiane et de Phenacoccus sp. sur Hibiscus en Louisiane ; le cycle en est étudié en détail par REES (1932). Plus récemment en Indonésie, BETREM (1953) signale N. fresenii sur P. citri sur caféier.

Les mentions de N. fresenii par JOHNSTON (1915) et BETREM (1953) peuvent être considérées comme sujettes à caution. Cette espèce est en effet considérée aujourd'hui comme un pathogène strictement inféodé aux Homoptères Aphididae (REMAUDIERE et KELLER, 1980 ; REMA UDIERE et al. (1981).

Ainsi, nous pouvons présumer que N. fumosa décrit de Floride et retrouvée en Afrique a une répartition géographique nettement plus étendue, couvrant probablement l'ensemble de la zone circumtropicale. L'espèce semble n'attaquer que les cochenilles Pseudococcidae. En définitive, à l'heure actuelle, sur un total de près de 150 espèces d'Entomophthorales décrites, on ne connaît avec certitude que 2 espèces attaquant les cochenilles, Conidiobolus pseudococci et Neozygites fumosa.

b) Importance relative des différents ennemis naturels de *P. manihoti* à Ganga Lingolo

Le champignon *Neozygites fumosa* est de loin l'ennemi naturel qui intervient le plus significativement dans la régulation des populations de la cochenille du manioc à Ganga Lingolo en 1982.

La valeur maximale du taux de mycose atteint en effet 75 % (pour un nombre de cochenilles par tige égal à 16), alors que celles du taux de parasitisme par Hyménoptères *Encyrtidae* et du taux de prédation par Coléoptères *Coccinellidae* sont respectivement de 5 et 12 % (1 coccinelle, tout stade confondu par tige) (pour 1 cochenille par tige). En 1979 et 1980 à Kombe, les taux maximums de parasitisme sont respectivement de 4, 13 et 0,9 % de la population totale alors que les densités maximums de coccinelles sont respectivement de l'ordre de 15 et 6,5 stades sur apex.

Par ailleurs, si l'explosion épizootique correspond bien à la chute brutale des populations de la cochenille, l'augmentation des taux de parasitisme et de prédation intervient environ 1 mois et demi après celle-ci. A ce moment les effectifs de *P. manihoti* sont faibles. L'accroissement de la population de la coccinelle *Exochomus flaviventris* semble donc davantage lié à celui des effectifs de *Ferrisia virgata*.

c) Déroulement de la mycose à *N. fumosa*

De juillet 1982 à janvier 1983 des individus tués par *N. fumosa* ont été relevés lors de 30 échantillonnages sur 32 au total. Au cours de nos observations régulières sur manioc à Brazzaville tout au long de l'année 1982, nous avons pratiquement toujours trouvé *N. fumosa*. Ceci prouve la quasi permanence de la maladie dans les conditions naturelles. Les relevés réguliers effectués à Ganga Lingolo, permettent de préciser le rôle de certains facteurs sur le déroulement des différentes phases de la maladie.

1. Influence de l'humidité relative

L'humidité relative apparaît comme un des facteurs essentiels conditionnant le déclenchement de l'épizootie à *N. fumosa*. Pendant la phase enzootique de la maladie, particulièrement en août et septembre, l'humidité n'est jamais supérieure à 90 %. Avec le début de la saison des pluies qui

entraîne une augmentation de l'humidité relative moyenne (on commence à noter des humidités relatives supérieures à 90 %), le taux de mycose augmente très rapidement.

De nombreux travaux ont démontré la nécessité d'une humidité relative élevée pour la sporulation des Entomophthorales sur les cadavres et la germination des conidies produites (BAIRD 1958, YENDOL 1968, WILDING 1969, 1970, HARTMANN et WASTI 1974, NEWMAN et CARNER 1975). Cependant, peu de travaux démontrent effectivement l'importance de l'humidité dans l'extension des Entomophthoroses (WILDING 1981). MUMA (1955) a montré que dans les plantations de Citrus en Floride, le taux d'infection par Neozygites floridana (Weiser et Mumma) Remaud. et Kell., de l'Acarien Metatetranychus citri (McG) augmente fortement avec la pluviométrie. MISSONNIER et al. (1970) considèrent qu'une période de plus de 8 heures par jour pendant laquelle l'humidité relative est supérieure à 90 % permet le maintien à un niveau enzootique des Entomophthorales dans les populations de pucerons ; l'épizootie intervient lorsque l'humidité relative est supérieure à 90 % et qu'il y a 5 h de pluies/jour pendant au moins 3 jours consécutifs. Dans le cas du puceron Acyrtosiphon pisum Harris, WILDING (1975) a mis en évidence une bonne corrélation entre l'infection par les Entomophthorales et la pluviométrie moyenne des 12 jours précédents.

En ce qui concerne les Entomophthorales pathogènes de Cochenilles la littérature disponible ne fournit aucune donnée sur l'évolution du taux de mycose dans les populations du ravageur en fonction des conditions du milieu. Toutefois, d'après COLEMAN et KUMHI KANNAN (1918) il semblerait qu'en Inde, sur caféier, Empusa lecanii Zimmermann interviendrait dans les populations de Coccus viridis Green surtout en saison sèche, alors qu'en saison de mousson, le Deutéromycète Verticillium lecanii (Zimmermann) Viegas peut anéantir plus de 90 % de la population du ravageur, SPEARE (1922) qui a décrit N. fumosa (Entomophthora fumosa) comme pathogène de Pseudococcus citri (Risso) (Hom. Coccoidea Pseudococcidae) sur Citrus considère cette Entomophthorale comme l'agent de régulation le plus important de cette cochenille en Floride, région dont le climat est caractérisé par une forte pluviosité estivale. BETREM (1953) signale qu'en Indonésie, Neozygites fresenii (Nowakowski) Remaud. et Kell. est le responsable de la chute des populations de P. citri sur caféier en début de saison des pluies.

Dans le cas de N. fumosa sur Phenacoccus manihoti la liaison directe entre l'augmentation rapide du taux de mycose et l'augmentation de l'humidité relative est bien mise en évidence. Il y a probablement une action combinée de la température et de l'humidité, l'extension de la maladie débutant au moment où les températures minimales dépassent le seuil de 20°C.

## 2. Influence de la densité de l'hôte

Le nombre de cochenilles/tige intervient sur le déroulement de la maladie. En phase enzootique le taux de mycose est toujours le plus élevé sur les plants les plus infestés. Cette différence s'estompe en phase épizootique, l'homogénéisation de la répartition du pathogène suivant celle de la répartition de l'hôte. Un mois après la fin de l'épizootie on retrouve des taux de mycose maximum sur les plantes hébergeant le plus de cochenilles, qui s'avèrent appartenir à la variété "M'pembé". Au cours de cette phase post-épizootique le taux de mycose subit des variations importantes et brusques. A ce moment la répartition des cochenilles est très dispersée : présence de foyers résiduels (1 ou 2 adultes et leur descendance) très éloignés les uns des autres. L'importance de l'inoculum présent est telle que la probabilité d'infection des insectes est assez grande et les colonies sont alors facilement détruites. Une valeur élevée du taux de mycose ne sera alors observée que lorsque les individus isolés et sains se seront multipliés

L'influence de la densité sur l'évolution d'une Entomophthorose est controversée. CARL (1975) WILDING (1975) RAUTAPAA (1976) SUTTER et KELLER (1977), contrairement à ULLYETT et SCHONKEN (1940) et SHANDS et al. (1963) MISSONIER et al. (1970) considèrent que l'apparition puis l'extension des populations de pucerons sont en relation directe avec la densité de l'hôte.

Le facteur densité de la cochenille intervient au niveau du déroulement de la mycose à N. fumosa. Ceci peut être relié aux caractéristiques biologiques de l'hôte (tendance agrégative, faible mobilité) et du pathogène (décharge des conidies à faible distance et évolution rapide de la conidie primaire en une capilloconidie adhésive) comme cela a été souligné par DEDRYVER (1978) pour N. fresenii sur Aphis fabae Scop.

### 3. Influence du stade de l'hôte

Les adultes apparaissent presque toujours plus infectés par le champignon que les stades larvaires. Cette différence est particulièrement marquée pendant la phase enzootique de la maladie ; elle s'atténue au moment de l'épizootie pour devenir négligeable après celle-ci. Cette évolution peut être reliée à l'augmentation de l'inoculum. En phase enzootique la quantité d'inoculum est très faible et les adultes dont la durée de vie est longue ont plus de chance d'être infectés que les stades larvaires. Au fur et à mesure que la mycose se développe, la quantité d'inoculum augmente et le temps d'exposition joue un rôle de plus en plus faible. Ceci a été montré dans les cas des Entomophthorales attaquant les pucerons des céréales (DEDRYVER et al. 1977) et le puceron Aphis fabae sur féverole (RABASSE et ROBERT 1975, RABASSE et DEDRYVER 1982).

### 4. Influence de l'emplacement de l'hôte sur le végétal

Le développement légèrement plus rapide de la mycose sur feuilles jeunes et âgées que sur apex peut être expliqué par une humidité relative plus élevée dans la partie inférieure du végétal comparativement à celle régnant au sommet de la plante. Le rôle de la répartition spatiale, en liaison avec l'humidité relative dans le déroulement de la mycose a été souligné par DEDRYVER (1978) dans le cas des pucerons des céréales : ceux-ci sont en effet plus attaqués par les Entomophthorales sur feuilles que sur épi.

### d. Les Entomophthorales comme agents de régulation des populations d'insectes en zones intertropicales

En zones intertropicales, outre des cochenilles, des Orthoptères, des Homoptères Aphididae et Cercopidae, des Dermaptères, des Diptères et des Hyménoptères ont été trouvés attaqués par des espèces de ce groupe fongique (HENDRICKX 1943, REMAUDIERE 1977, MATANMI 1979, REMAUDIERE et LATGE 1984, PAPIEROK et REMAUDIERE, com. pers.): La quasi-totalité de ces observations sont cependant le résultat, soit de travaux ponctuels, soit de prospections extensives. Les seules recherches à caractère intensif ont concerné l'action de Conidiobolus grylli (Fres.) Remaud. et Kell. (= Entomophthora grylli (Fres.) vis-à-vis de Zonocerus variegatus L. (Orthoptères Acrididae)

au Nigéria (CHAPMAN et al. 1979 ; CHAPMAN et PAGE 1979). Comme dans le cas de la cochenille du manioc, l'extension de la maladie intervient quelques jours après les pluies. PAGE (1978) considère que dans le Sud du Nigéria, où les pluies fréquentes sont responsables du maintien d'une forte humidité moyenne, l'action du champignon limite chaque année les effectifs de l'Orthoptère.

La forte humidité régnant en zone forestière favoriserait également la régulation des populations d'Arthropodes par des champignons Deuteromycètes et Ascomycètes. En zone de forêt très dégradée ou de savane, où les variations d'humidité sont plus marquées, le rôle des champignons entomopathogènes semblerait plus discret (EVANS 1974). Ces considérations peuvent être rapprochées des observations réalisées au cours d'enquêtes à caractère extensif en république populaire du Congo : dans les massifs forestiers du Mayombe et du Chaïllu, où la saison sèche est courte (1 - 1,5 mois) les pullulations de P. manihoti ne sont pas aussi spectaculaires qu'en région de savane, notamment dans la vallée du Niari (saison sèche de 4 à 6 mois). Les ennemis naturels de la cochenille ne jouent probablement pas un rôle semblable dans les 2 types de milieux et une étude comparative détaillée mériterait d'être entreprise.

B. RECHERCHES EXPERIMENTALES SUR LE POUVOIR DE MULTIPLICATION  
DES POPULATIONS DE Phenacoccus Manihoti

Le pouvoir de multiplication d'une population animale dépend de la fécondité, de la longévité et de la vitesse de développement des individus (BIRCH 1948). De manière à étudier expérimentalement l'influence des facteurs du milieu sur la croissance de la population de P. manihoti, nous avons le plus souvent comparé l'évolution de cohortes sur des feuilles isolées, le végétal étant placé dans différentes conditions expérimentales. Dans ce genre d'étude on détermine à partir des tables de survie, différents paramètres biologiques : taux net de reproduction, durée moyenne d'une génération et taux d'accroissement intrinsèque. La prise en considération de certaines caractéristiques biologiques de P. manihoti nous a amené, à partir du travail de LAUGHLIN (1965) à proposer une méthode de détermination simplifiée de la capacité d'accroissement de l'individu.

I. DEFINITION ET CALCUL SIMPLIFIE DE LA CAPACITE D'ACCROISSEMENT

Dans des conditions déterminées et dans un milieu illimité sans contrainte, une espèce possède un taux d'accroissement constant par individu que l'on considère comme le taux intrinsèque d'accroissement naturel  $r_m$

La population est en croissance exponentielle et au temps  $t$ , l'effectif est égal à :

$$N_t = N_0 e^{-r_m t} \quad (1) \text{ où } N_0 \text{ est l'effectif au temps } 0.$$

Au bout d'un temps  $x$  variable, la structure par groupe d'âge de la population se stabilise et :

$$\int_0^{\infty} e^{-r_m \cdot x} l_x \cdot m_x dx = 1 \quad (2)$$

où  $l_x$  = probabilité de survie au temps  $x$  d'un individu présent au temps 0.

$m_x$  = nombre de descendants femelles produits chaque jour par une femelle adulte.

Tableau 2. Table de vie de P. manihoti.  
Effectif : 28 femelles

L'élevage est pratiqué sous ombrières à une température moyenne de  $27 \pm 6,8^\circ\text{C}$   
et à une humidité relative de  $75 \pm 24 \%$ .

Age des femelles (en jours)	Femelles survivantes (en pourcent.)	Nombre de $w \frac{\text{♀}}{\text{♀}} / \text{Jour}$	lx. mx	
			par jour	cumulé
x	lx	mx		
0 - 31	1	0	0	0
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	0,94	22,3	22,1	310,1
43	0,89	19,4	17,3	327,4
44	0,82	19,5	17,4	344,8
45	0,78	17,3	14,2	359,0
46	0,64	14,3	11,1	370,1
47	0,53	11,0	7,0	377,1
48	0,46	10,1	5,3	382,4
49	0,46	7,5	3,5	385,9
50	0,43	7,3	3,3	389,2
51	0,32	6,3	2,7	391,9
52	0,21	3,9	1,2	393,1
53	0,11	3,1	0,6	393,7
54	0,06	2,1	0,20	393,9
55	0,06	2,0	0,10	394,0
56	0,06	0,79	0,05	394,05
57	0,06	0,43	0,03	394,08
58	0,06	0,36	0,02	394,10
59	0,06	0,25	0,02	394,12
60	0	0	0	394,12

$$R_0 = \sum lx mx = 394,1 \text{ oeufs.}$$

Dans la pratique, le calcul de  $r_m$  est effectué après établissement d'une table de vie et de natalité. 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 la proportion de femelles en vie au jour  $x$  ( $l_x$ ), le nombre de descendants femelles nés d'une femelle d'âge ( $x$ ) ( $m_x$ ), d'où le nombre de descendants femelles produits chaque jour par une femelle présente au temps 0 ( $l_x \cdot m_x$ ) (cf. tableau 2). Le taux net de reproduction  $R_0$  est tel que

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x \quad (3)$$

Lorsque  $r_m$  n'est pas trop grand, on utilise l'approximation de BIRCH (1948) :

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

et on calcule par approximations successives la valeur de  $r_m$ . On peut alors déterminer la durée moyenne d'une génération  $T_m$  qui est telle que :

$$T_m = \frac{\text{Log } R_0}{r_m} \quad (5)$$

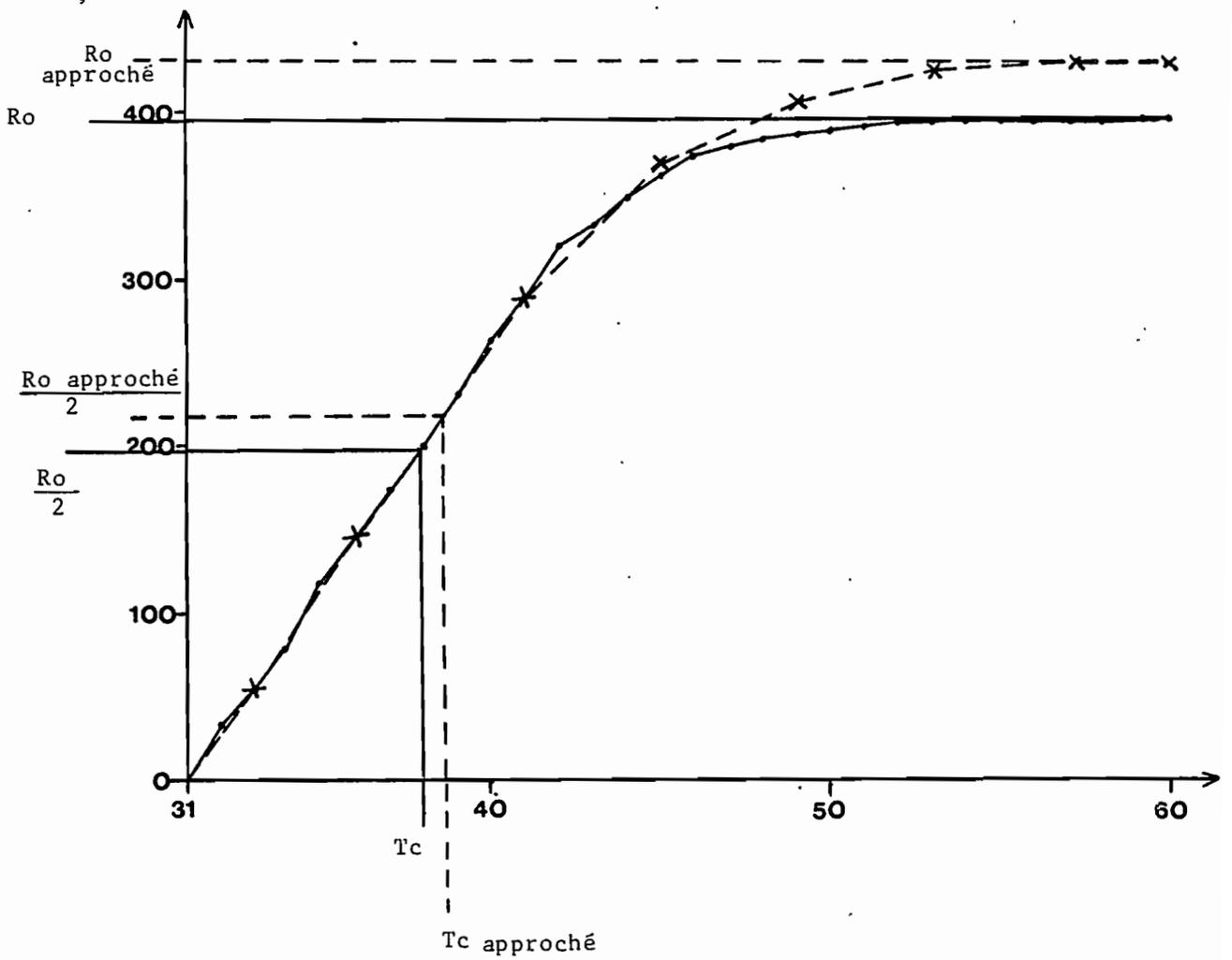
La détermination du taux intrinsèque d'accroissement d'une population qui intègre les différentes caractéristiques conditionnant le pouvoir de multiplication de l'espèce (fécondité, mortalité, etc..) nécessite une étude expérimentale longue (tables de vie et de natalité avec des relevés quotidiens) et l'accès à des moyens de calcul hautement perfectionnés.

Pour ces raisons WYATT et WHITE (1977) constatant que les larves pondues au cours des premiers jours sont les plus importantes pour le calcul de  $r_m$ , ont pris en considération la descendance  $M_d$  produite pendant le temps "d" ("d" étant la période préreproductive) à partir du jour d'apparition de la première ponte. Ils ont été amenés expérimentalement à vérifier approximativement que

$$r_m = 0,738 \frac{\text{Log } M_d}{d} \quad (6)$$

L'intérêt de cette approximation est de ne pas nécessiter l'établissement de tables de vie. Il faut signaler cependant que ce procédé de calcul ne fait absolument pas intervenir les mortalités (probabilité de survie toujours égales à 1 pour chaque stade). L'approximation apparaît donc acceptable pour des insectes dont la mortalité embryonnaire et larvaire est faible.

Fig. 21. Détermination graphique de  
Tc et Tc approché



A l'inverse, plus celle -ci devient élevée (en conditions adverses), plus l'approximation introduite par WYATT et WHITE devient imprécise. Nous nous sommes donc tournés vers le travail de LAUGHLIN (1965) qui a considéré l'équation :

$$r_c = \frac{\text{Log } R_o}{T_c} \quad (7)$$

où  $r_c$  = capacité d' accroissement par individu .

$T_c$  = âge moyen des femelles à la naissance de la descendance ou encore âge des femelles au moment où la moitié des oeufs destinés à donner des femelles a été déposée.

Cette équation est de même nature que l'équation (5).  $T_c$  est déterminé graphiquement (âge des femelles,  $x$ , en abscisse,  $lx \cdot mx$  en ordonnées) (fig. 21). Connaissant  $T_c$  et  $R_o$ , on calcule  $r_c$ .

Dans le cas de la table de vie de P. manihoti que nous avons établie à une température de  $27^\circ \pm 6,8^\circ\text{C}$  et une humidité relative de  $75 \pm 24 \%$  (tableau 2)  $R_o = 394,1$  femelles/femelle/jour. La détermination graphique de  $T_c$  donne  $T_c = 37,8$  jours d'où :

$$r_c = \frac{\text{Log } 394,1}{37,8} = 0,158$$

L'examen de la table de vie de la cochenille du manioc révèle que la fécondité de cet insecte est toujours élevée (supérieure ou égale en moyenne à 300 - 400 oeufs). Tous les adultes de cette espèce sont des femelles se reproduisant par parthénogénèse. Les femelles commencent à mourir le 12ème jour, alors que plus de 75 % des oeufs sont pondus. Ceci nous amène à considérer comme nulle la mortalité des femelles matures tout au long de l'expérience.  $lx$  est constant et égal à :

$$lx = 1 - \text{probabilité de mort au cours de la vie embryonnaire et larvaire.}$$

Tableau 3. Table de vie simplifiée de P. manihoti  
à  $27 \pm 6^\circ\text{C}$  et à  $75 \pm 24\%$  d'H.R. , établie à partir de  
comptages bihebdomadaires.

Effectifs = 28 femelles

Age des femelles (en jours)	Femelles survivantes (en pourcent.)	Nombre de w ♀/ ♀ /com- ptage	lx. mx approché	
x	lx appr. = <sup>cst</sup>	mx	par comptage	cumulée
0 - 31	1	0	0	0
32	1	-----	-----	-----
33	1	58,9	58,9	58,9
34 - 36	1	-----	-----	-----
37	1	115,8	115,8	174,7
38 - 40	1	-----	-----	-----
41	1	113,3	113,3	288,0
42 - 44	1	-----	-----	-----
45	1	78,5	78,5	366,5
46 - 48	1	-----	-----	-----
49	1	42,5	42,5	409,4
50 - 52	1	-----	-----	-----
53	1	17,5	17,5	426,9
54 - 56	1	-----	-----	-----
57	1	7,2	7,2	434,1
58 - 59	1	-----	-----	-----
60	1	1,8	1,8	435,9

$$R_0 \text{ approché} = \sum lx \text{ approché. } mx = 435,9$$

Le calcul de  $R_o = \sum l_x \cdot m_x$  (3) ne fait intervenir que le nombre cumulé d'oeufs pondus pendant toute la durée de la période reproductive.

Dans ces conditions nous ne sommes plus contraints de faire des relevés quotidiens. Si nous nous fondons sur des relevés bihebdomadaires (tableau 3) nous estimons  $r_c = \frac{\text{Log } 435,9}{38,6} = 0,157$  ce qui est très proche de la valeur de  $r_c$  déterminée à partir de la table de vie complète qui est de 0,158.

Dans le cas de la table de vie de P. manihoti établie par BOUSSIENGUE (1979) à une température de  $26 \pm 1^\circ \text{C}$  et une humidité relative de  $75 \pm 5\%$ , nous trouvons, pour  $r_c$ , une valeur de 0,160 en utilisant la table de vie complète et une valeur de 0,158 en utilisant les relevés bihebdomadaires.

La similitude remarquable observée, dans les deux cas précédents, entre la valeur calculée à partir des relevés quotidiens et celle 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 ponte,  $R_o$  bihebdomadaire est supérieur à  $R_o$  quotidien : la différence est d'autant plus atténuée que la fécondité est importante. Le passage en logarithme atténue également la surestimation.  $R_o$  bihebdomadaire étant supérieur à  $R_o$  quotidien,  $T_c$  bihebdomadaire est supérieur à  $T_c$  (quotidien), la différence étant également d'autant plus atténuée que  $T_c$  est élevé. L'exemple de P. manihoti montre que les différentes surestimations se compensent.

La validité de l'estimation à partir du nombre cumulé d'oeufs pondus pendant toute la durée de la période reproductive, du  $r_c$  pour des espèces à forte fécondité est confirmée dans le cas de Drosophila melanogaster Mg (Diptères, Drosophilidae).

En effet, à partir de la table de vie établie par DAVID et FOUILLET (1971) le calcul de  $r_c$  donne une valeur de 0,325 ( $= \frac{\text{Log } 843,244}{20,70}$ ) alors que si nous ne tenons compte que du nombre cumulé d'oeufs, nous trouvons la même valeur de 0,325 ( $= \frac{\text{Log } 845,267}{20,75}$ ). De même, pour Tribolium castaneum Herbst. (Col. Ténébrionidae) la table de vie établie par LESLIE et PARK (1949) donne un  $r_c = \frac{\text{Log } 275}{80} = 0,070$  et un  $r_c$  approché de 0,071.

En conséquence, dans ce travail nous avons calculé les capacités d'accroissement  $r_c$  de P. manihoti pour différentes conditions écologiques, à partir du nombre cumulé d'oeufs pondus pendant toute la durée de la période de reproduction. Nous nous sommes fondés sur des relevés bihebdomadaires.

Dans le cas de l'acarier Tetranychus mc danieli, TANIGOSHI (1975) trouve une valeur de  $r_c = \frac{\text{Log } 56,07}{26,9} = 0,149$  ; le procédé de calcul simplifié de  $r_c$ , à partir du nombre cumulé d'oeufs donne une valeur de 0,166, valeur qui s'écarte de 11,4 % de celle du  $r_c$  calculée d'après la méthode classique. De même pour le miride du cacaoyer, Distantiella théobroma Dist (Hom, Miridae) nous avons trouvé à partir de la table de vie établie par PIART dans LE BERRE (1976),  $r_c = \frac{\text{Log } 12,73}{38,95} = 0,065$  et  $r_c$  approché = 0,075. Cette dernière valeur s'écarte de 13,3 % du  $r_c$  calculé classiquement. Il semble donc que la simplification de calcul que nous avons introduite n'est pas aussi valable pour des espèces dont la fécondité est faible.

## II. MATERIEL ET METHODES EXPERIMENTALES

### 1. Obtention des plants de manioc expérimentaux et élevage de routine

Les boutures (variétés "M'pembé") sont plantées verticalement aux 2/3 dans la terre contenue dans des sacs plastiques (20 cm de haut sur 15 cm de diamètre environ). Des trous permettent l'évacuation des eaux d'arrosage. Ces "pots" sont d'abord placés à l'ombre pendant 15 j, afin de favoriser le démarrage de la végétation, puis en pleine lumière jusqu'au stade 6-7 feuilles (atteint au bout de 5/7 semaines). Un arrosage est effectué 2 fois/semaine. Les pots sont ensuite placés dans des cages en toile de moustiquaire.

La culture en "planches" en plein air permet d'obtenir au bout de 3 mois des plants de 15-20 feuilles (80 à 100 cm de hauteur). Les planches de 3 m sur 1.50 m sont séparées les unes des autres par des allées de 1 m de large. La plantation est réalisée en enfouissant verticalement aux 2/3 des boutures tous les 40 cm. en lignes espacées de 40 cm.

L'élevage de P. manihoti est maintenu sur plants de manioc en pot au centre ORSTOM de Brazzaville. Il a été établi à partir de spécimens récoltés sur des plants de variétés "M'pembé" et "Malouenda" dans la région de Kombé (15 km au SW de Brazzaville).

En début de saison des pluies, alors que les populations de P. manihoti sont quasiment décimées dans les cultures, l'élevage est difficile à maintenir car la mycose est omniprésente et les chenilles prédatrices de S. lemolea fréquentes. Les cochenilles nécessaires aux expériences sont alors prélevées soit dans les élevages en serre soit en plein air sur des plants de Manihot glaziovii.

## 2. Mise en place et suivi des cohortes

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

Les observations permettent de déterminer le % de mortalité larvaire (faisant intervenir le nombre d'individus trouvés morts sur le végétal et le nombre d'individus disparus depuis le comptage précédent), la durée de développement d'oeuf à oeuf (intervalle de temps entre le moment où la moitié des oeufs pondus par une génération est déposée et celui où est déposée la moitié des oeufs de la génération suivante) et la fécondité (nombre d'oeufs pondus par femelles).

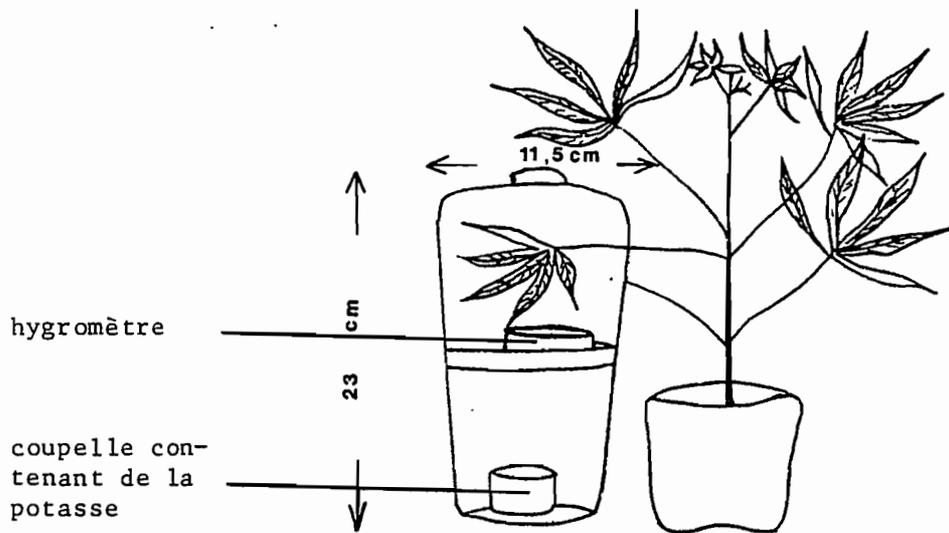


Fig. 22. Dispositif expérimental utilisé lors des études sur l'influence des différents couples thermohygrométriques .

### 3. Dispositifs et méthode d'étude des facteurs climatiques

#### a) Température et humidité relative

L'étude de l'influence combinée de la température et de l'humidité relative est réalisée à  $20 \pm 2$ ,  $25 \pm 2$  et  $30 \pm 2^\circ\text{C}$  et à des hygrométries égales à 100, 75 et 50 %.

Les plants de manioc en pot sont placés à la température de l'expérience une semaine avant le début de celle-ci.

Les feuilles portant les cohortes sont placées dans des enceintes à peu près closes (11,5 x 23 cm) en plastique transparent dans lesquelles l'humidité relative est égale à la valeur souhaitée. Une fente de 1 cm de long sur 0,5 cm de large permet le passage du pétiole, l'ouverture restante étant bouchée avec du coton cardé (fig. 22).

Dans l'enceinte la saturation de l'atmosphère est obtenue en plaçant de l'eau dans une coupelle. Les humidités relatives de 75 ou 50 % sont obtenues en mettant respectivement dans une coupelle soit une solution à 50 % soit des cristaux de potasse (100 g). Dans ces conditions un équilibre hygrométrique s'établit entre la plante et la potasse au bout de 24 heures à 20 et  $25^\circ\text{C}$  et 48 heures à  $30^\circ\text{C}$ . La valeur de l'humidité relative obtenue est contrôlée grâce à la présence d'un hygromètre à cheveux disposé dans l'enceinte.

Le dispositif est placé à 50 cm sous une double rampe de tubes fluorescents de type "lumière du jour" (photopériode de 12 h).

Pour chaque couple thermohygrométrique, nous avons mesuré la durée moyenne du développement embryonnaire de 100 oeufs placés à l'intérieur de chaque enceinte dans des tubes en plastique (9 cm x 2 cm) fermés par un tissu à mailles extrêmement fines (du type de celui utilisé pour les filets à papillons).

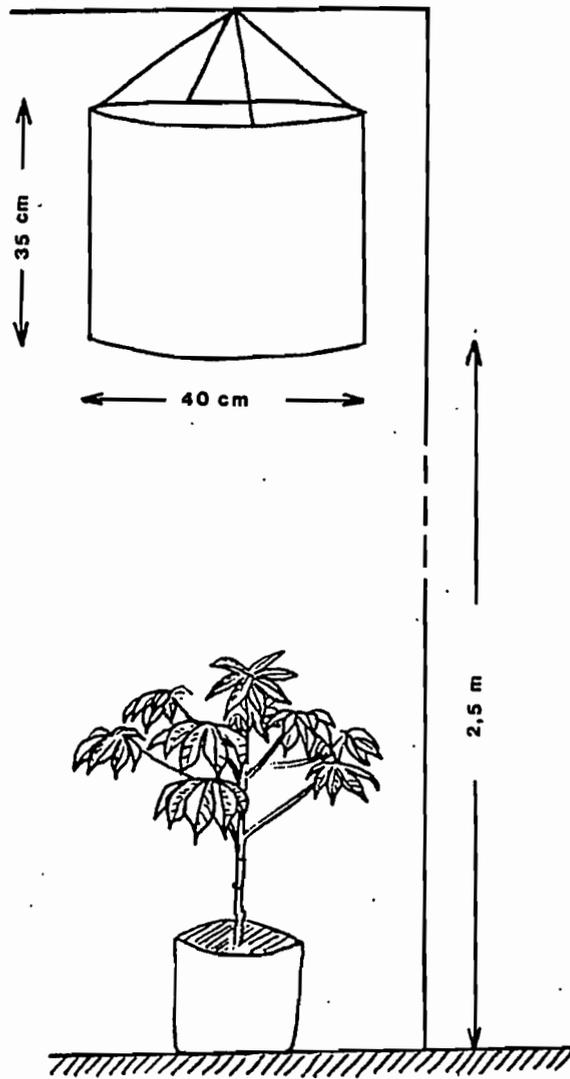


Fig. 23. Dispositif expérimental utilisé pour la simulation d'une pluie violente.

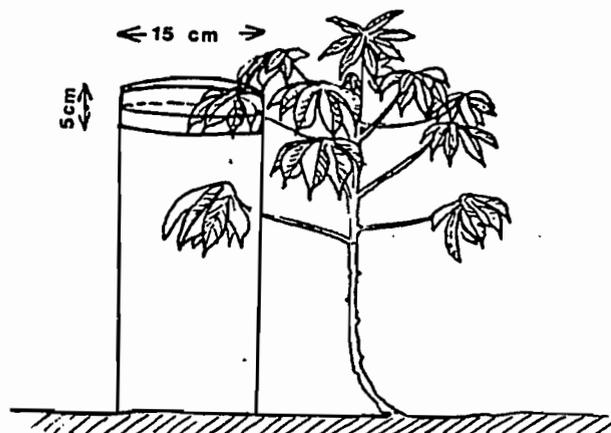


Fig. 24. Dispositif expérimental utilisé lors des études sur l'influence variétale et sur l'influence de l'âge des feuilles.

## b) Rôle direct des précipitations

Le rôle direct des précipitations est étudié en soumettant des plants de manioc infestés par la cochenille à 2 catégories de pluies simulées : pluie violente ayant une action mécanique sur les feuilles (tremblement) et pluie fine, sans action mécanique.

### 1) Mise en place des plants et suivi de l'expérience

Deux semaines avant le début de l'expérience des plants de manioc en pot sont infestés par P. manihoti ; des feuilles de Manihot glaziovii supportant de fortes populations de P. manihoti sont placées sur les feuilles des plants sains qui sont placés en plein air à l'ombre. Ceci assure une colonisation uniforme des plants par la cochenille.

Juste avant le traitement, les individus des différents stades de la cochenille présents sur chaque plant sont dénombrés et les morts par mycose sont éliminés.

Immédiatement après le traitement nous dénombrons de nouveau chaque stade de la cochenille puis l'évolution de la population est suivie séparément sur l'apex et les feuilles pendant 3 semaines : comptages bihebdomadaires avec mention du stade de toutes les cochenilles, vivantes, parasitées, mortes de mycose et élimination des ovisacs.

### 2) Simulation d'une pluie violente (fig. 23)

De manière à simuler une pluie dont les caractéristiques soient proches de celles déterminées en 1980 par PEYROT ( à Brazzaville les gouttes de pluie ont un diamètre moyen de 5 mm et une vitesse à l'arrivée de 9,0 m/s) nous utilisons une boîte ronde en métal de 40 cm de diamètre et de 35 cm de hauteur dont le fond a été préalablement percé de trous distants les uns des autres d'environ 1 cm et d'un diamètre de 1,5 mm. Lorsque nous versons de l'eau dans la boîte (fig. 23) nous obtenons sous celle-ci une douche de gouttes dont le diamètre moyen est de  $6,0 \pm 0,3$  mm et le poids de  $0,11 \pm 0,02$  g (moyennes sur 50 mesures).

La plante est placée à 2,5 m sous le fond du récipient. Comme les gouttes d'eau tombent verticalement, la surface arrosée est identique à celle du fond de la boîte soit 1256 cm<sup>2</sup>, une quantité d'eau de 100 mm dans la boîte correspond à une pluviométrie de 100 mm. La durée de pluie simulée étant de

10 mn, cela représente une intensité de 10 mm/mn.

Au niveau du sol à 2.50 m sous la boîte, la vitesse moyenne des gouttes est de 7,3 m/s ( $v = gt$  et  $x = \frac{1}{2} gt^2$  d'où  $x = \frac{1}{2} \frac{v^2}{g} \implies v = \sqrt{2gx}$  )

Leur énergie cinétique est égale à  $\frac{1}{2} m v^2 = 2,9 \cdot 10^{-3}$  Joules

alors qu'elle est de  $3,2 \cdot 10^{-3}$  Joules pour des gouttes de pluie de 5 mm de diamètre dont le poids moyen est de  $0,08 \pm 0,01$  g (moyenne sur 50 mesures) ayant une vitesse de 9 m/s. L'action mécanique de la pluie simulée dans nos conditions expérimentales est donc légèrement inférieure à celle d'une pluie moyenne à Brazzaville.

### 3. Simulation d'une pluie fine

De l'eau est envoyée sous pression par l'intermédiaire d'une buse (du type de celle utilisée dans les appareils de pulvérisation de produits phytosanitaires) dirigée vers le bas et placée à 1.50 m au dessus du plant de manioc.

Comme dans le cas précédent, nous cherchons à obtenir en fin d'expérience une pluviométrie de 100 mm. Etant donné que la surface arrosée est de 0,5 m<sup>2</sup> et compte tenu du débit de la buse, la durée nécessaire de la précipitation est de 124 mn. L'intensité des abats est de 0,8 mm/min.

### 4. Méthodes d'étude des facteurs liés à la plante.

#### a) Influence de l'approvisionnement de la plante en eau

L'expérience est réalisée sous abri (ombrière) à  $24,7^\circ\text{C} \pm 6,3$  et à une humidité relative moyenne de  $80\% \pm 18,3$ . Nous comparons l'évolution de cohortes sur des plantes présentant des états physiologiques différents. Trois semaines avant le début de l'expérience, sont constitués 3 lots de 10 plants de manioc en pot :

- dans le lot A les plantes sont copieusement arrosées (2 arrosages de 100 cc par pot et par semaine).
- dans le lot B les plantes sont moyennement arrosées (1 arrosage de 50 cc par pot et par semaine)

- dans le lot C les plantes sont peu arrosées (1 arrosage de 50 cc toutes les deux semaines).

Au début de l'expérience les plants A sont en pleine croissance, les plants B sont en arrêt de croissance mais on ne note aucune altération du feuillage. Les plants C sont en arrêt de croissance avec jaunissement des feuilles

A la fin de l'essai, 3 jours après le dernier arrosage, les 2e, 3e et 4e feuilles à partir de l'apex sont prélevées avec leur pétiole en vue de l'analyse de sève. La teneur en eau du sol est déterminée pour les 3 catégories de plantes (poids sec, sur 500 g de terre humide, moyenne sur 3 pots).

#### b) Influence de l'âge des feuilles

L'influence de l'âge des feuilles est étudiée avec des plants de la variété "Malouenda" cultivées en planche. Au moment de l'utilisation ils sont âgés de 9 mois et ont environ 1,40 m de haut. La température moyenne pendant la durée de l'expérience est de  $25,2^{\circ}\text{C} \pm 5,8$  et l'humidité relative moyenne de  $78\% \pm 21$ .

Deux catégories de feuilles ayant atteint leur surface définitive sont prises en considération : des jeunes feuilles (2e et 3e feuilles à partir de l'apex) et des feuilles âgées (2e et 3e feuilles à partir du bas). Afin de protéger les cochenilles des attaques des prédateurs et des parasites et des sollicitations des fourmis, les feuilles supportant les cohortes sont placées dans leur position initiale dans des boîtes rondes en plastique transparent (hauteur de 5 cm, diamètre de 15 cm) grillagées sur la face supérieure et inférieure. Les boîtes sont cerclées par un anneau de fil de fer fixé à un tuteur qui assure la rigidité de l'ensemble, une ouverture latérale permet le passage du pétiole, l'espace libre étant bouché avec du coton cardé (fig. 24). Une trentaine de feuilles des deux catégories sont prélevées en vue de l'analyse de sève.

### c) Influence variétale

L'influence variétale est étudiée sur des plantes cultivées en planches. Pendant l'expérience, la température moyenne est de  $24,4 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 5,9$  et l'humidité relative moyenne de  $78 \pm 20 \%$ .

Cinq variétés sont prises en considération "Komono" "Malouenda" "Moupioro" "Mouteke" et "M'pembé". "Komono" à feuilles vertes et glabres et à pétioles rouges et "Mouteke" à feuilles vertes et glabres et à pétioles verts ont été classées comme très sensibles lors d'un criblage variétal effectué au Centre de Recherches agronomiques de Loudima (C.R.A.L., KIYINDOU, 1981). A l'inverse "Moupioro", à feuilles vertes et pubescentes et à pétioles rouges est apparue très peu sensible à la cochenille (sensibilité considérée comme proportionnelle à la densité de cochenilles par plante) "M'pembé" et "Malouenda" n'ont pas été prises en considération au C.R.A.L.

Les feuilles (4e ou 5e à partir de l'apex) supportant les cohortes sont placées dans les mêmes conditions que précédemment (fig. 24). Pour chaque variété une trentaine de feuilles (4e ou 5e à partir de l'apex) sont prélevées en vue de l'analyse de sève.

### 5. Méthode d'étude d'un facteur lié à l'insecte : la densité

L'évolution de 4 cohortes composées initialement de 36,99, 353 et 700 cochenilles est suivie sur feuilles de plantes en pot, variété "M'pembé" sous ombrière. La température moyenne observée pendant l'expérience est de  $25,6 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 6,5$ , l'humidité relative moyenne de  $75 \pm 19,4$ . De manière à ne pas modifier la densité, aucun individu n'est éliminé de la feuille et les femelles dont on mesure la fécondité et la durée de vie sont entourées d'un anneau de glue.

### III - RESULTATS

#### 1) Influence de la température et de l'humidité relative sur le développement de P. manihoti

##### a) Température

Le tableau 4 et la figure 25 montrent que la durée de développement est fonction de la température. A 20°C elle est globalement 2 fois plus grande qu'à 25°C et 3 fois plus grande qu'à 30°C. La durée de 33 à 35 jours observée à 25°C peut être rapprochée des valeurs mesurées par BOUSSIENGUE (1979) et NWANZE (1979) : 31,7 j à 25,2°C pour le premier et 26 j à 26,9°C pour le second. La diminution de la durée de développement, très nette de 20 à 25°C, est moins nette de 25 à 30°C. La mortalité larvaire la plus faible est observée à 25°C. Comparativement à l'humidité, la température est le facteur dont la variation entraîne les écarts les plus élevés.

A partir des données du tableau 4 nous avons essayé de déterminer graphiquement la température seuil de développement "K", au dessous de laquelle le développement cesse (PEAIRS 1927).

K est tel que :  $(T - K) \times x$  est constant

où T = température de l'expérience

x = durée de développement à la température T.

La représentation graphique de x en fonction de T est une hyperbole. En principe à chaque stade correspond une courbe de développement. De manière à simplifier les opérations, on admet qu'il est possible de tracer directement la courbe de développement complet de l'insecte (BONNEMAISON, 1946). Comme nous ne disposons que de 3 couples (T = température, x = durée de développement complet), nous avons tracé grossièrement l'hyperbole correspondante à ces 3 valeurs et la courbe réciproque (fig. 26). Celle-ci coupe l'axe des x à environ 15°C, température que nous pouvons considérer comme la température seuil de développement de P. manihoti. D'après la courbe l'optimum thermique serait de l'ordre de 35°C.

##### b) Humidité relative

Il apparait sur le tableau 4 qu'à températures égales, la durée de développement est toujours légèrement plus élevée pour une humidité relative de 100 %. Quelle que soit la température, la mortalité larvaire est minimale à 75 % d'humidité relative, les valeurs pour 50 et 100 % étant au moins deux fois plus grandes.

Tableau 4. Influence de la température et de l'humidité relative sur le pouvoir de multiplication de P. manihoti (chaque essai est répété une fois).

		Température (en °C)			20			25			30		
		100	75	50	100	75	50	100	75	50			
Durée de développement embryonnaire pour 100 oeufs (en jours)		18,0 ± 0,8	17,8 ± 2,0	15,0 ± 2,1	8,1 ± 0,9	7,8 ± 0,8	7,3 ± 0,9	7,1 ± 1,2	7,0 ± 1,0	6,8 ± 0,9			
DEVELOPPEMENT LARVAIRE	Effectifs (nombre de larves)	203 (103+100)	205 (107+98)	211 (101+110)	233 (139+94)	184 (106+78)	182 (69+113)	197 (100+97)	205 (110+95)	223 (103+120)			
	Durée de développement oeuf à oeuf (en jours)	74,8	74,0	69,6	35,4	35,2	33,2	27,0	25,0	24,1			
	Mortalité larvaire * (en pourcentage)	26,0	6,9	20,5	10,0	3,9	8,3	20,1	11,8	24,9			
PERIODE REPRODUCTIVE	Effectifs (nombre de ♀)	64 (30+34)	59 (30+29)	59 (32+27)	63 (35+28)	59 (30+29)	62 (30+32)	64 (30+34)	57 (30+27)	62 (35+27)			
	Fécondité = $\sum mx$ (nombre d'œufs/♀)	432	487	397	409	429	387	486	438	282			
	$R_0 = \sum l_x m_x$	320	453	316	368	412	355	388	386	212			
	Tc graphique (en jours)	67,6	68,1	65,9	42,1	40,9	37,9	28,0	27,8	25,9			
	rc	0,085	0,090	0,087	0,140	0,147	0,155	0,213	0,214	0,207			

\* La mortalité embryonnaire qui est négligeable (0,5 à 1 %) est considérée comme nulle.

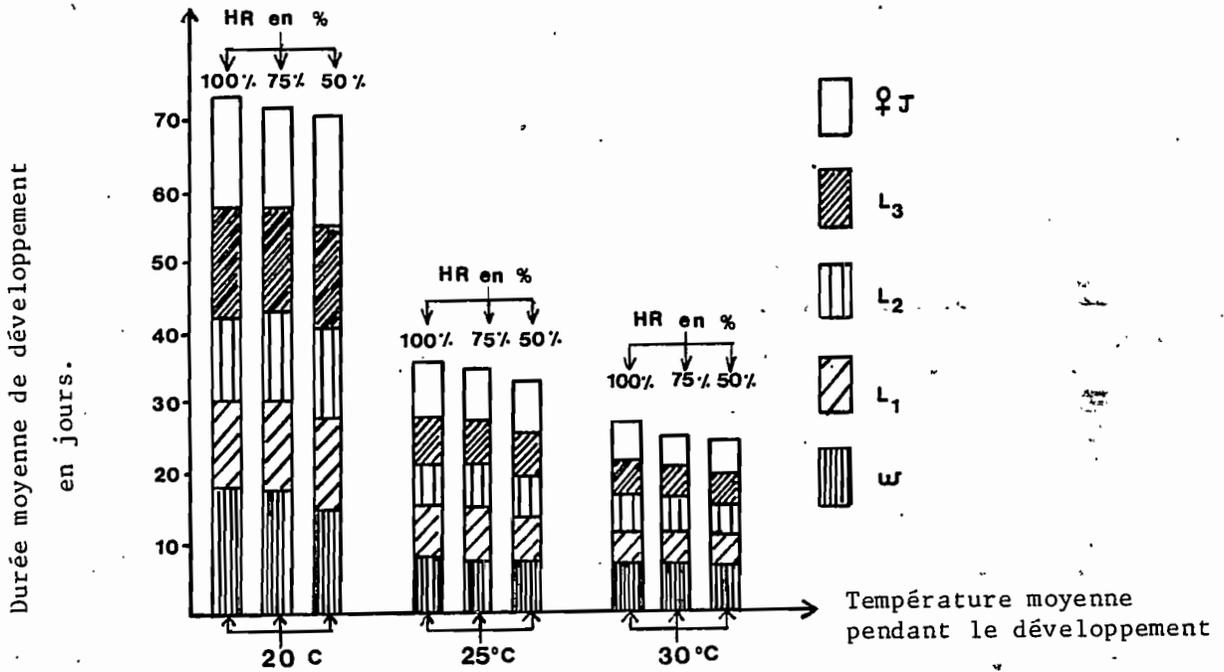
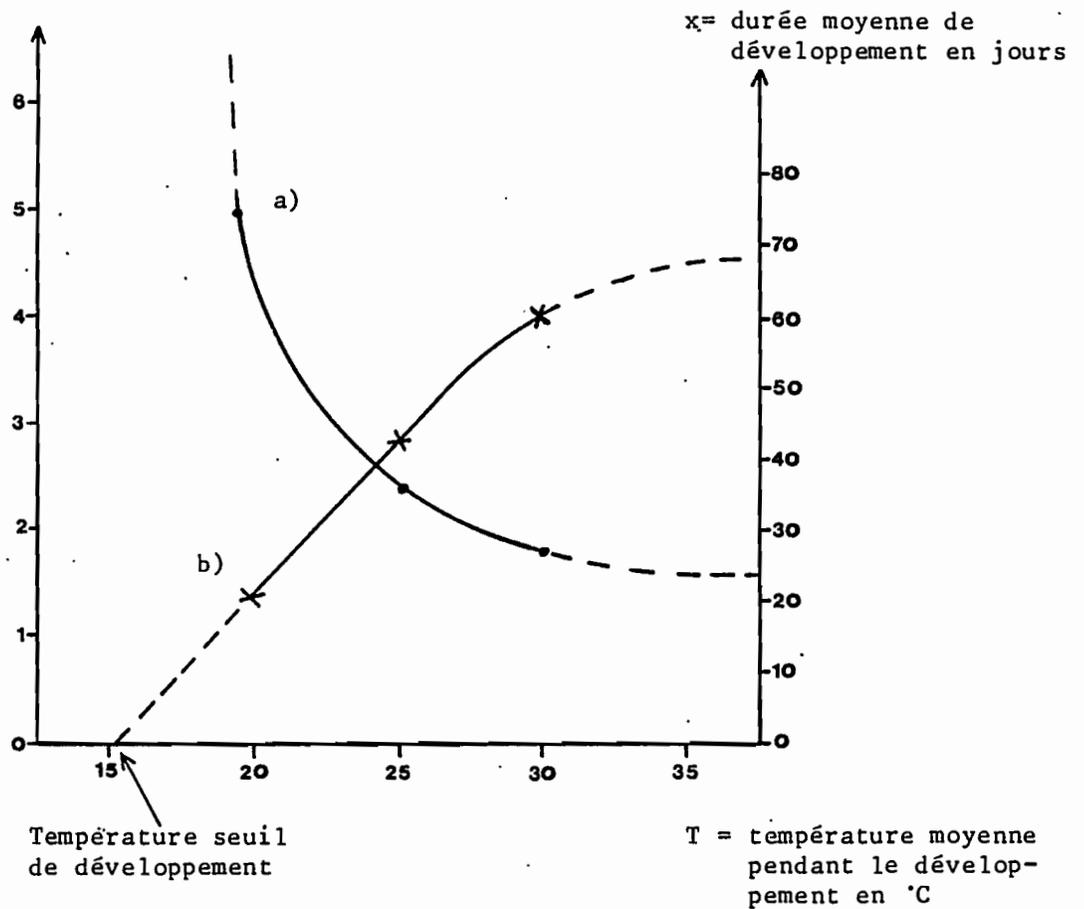


Fig. 25. Durée de développement de P. manihoti pour différents couples thermohygrométriques.

Fig. 26. Courbe de développement total de P. manihoti de la ponte de la génération n à la génération n+1 (a) et réciproque de l'hyperbole (b).



En conclusion, il apparait expérimentalement que la durée de développement minimale et une mortalité larvaire faible sont observées à une température de 30°C et une humidité relative de 75 %. A l'inverse une température de 20°C et une humidité relative de 100 % sont des conditions défavorables au développement de la cochenille.

## 2. Influence de la température et de l'humidité relative sur la capacité d'accroissement de P. manihoti

Les capacités d'accroissement  $r_c$  approché calculées pour différentes combinaisons de température et d'humidité sont données dans le tableau 4. Une température de 30°C et une humidité relative de 75 % représentent les conditions les plus favorables à la croissance de la population ; la valeur de  $r_c$  approché 0,214, est alors 3 fois plus élevée que la valeur minimale calculée dans nos conditions expérimentales 0,085 pour une température de 20°C et une humidité relative de 100 %. Ces résultats confirment ceux présentés ci-dessus.

## 3. Influence mécanique des précipitations

Le comptage des individus présents sur les plantes avant et après une pluie simulée violente ou fine fait apparaître de faibles différences (tableau 5) une pluie violente entraîne une diminution de 4 à 5 % en moyenne de la population présente sur le végétal alors que cette diminution n'est que 2 à 2 % dans le cas des pluies fines. Il est intéressant de remarquer que l'effet des pluies fortes est différent selon l'organe végétal : diminution de la population de 0 à 4 % sur l'apex, de 6 % sur les feuilles. Par ailleurs, il apparait une très légère différence entre l'effet de la pluie sur les larves et celui sur les adultes (tableau (5)). Les premières semblent plus sensible à l'action mécanique de la pluie. En outre, l'étude comparative de l'évolution des effectifs de cochenilles sur les plants expérimentaux révèle des différences notables selon le type de pluie (fig. 27 et 28). La diminution des effectifs est toujours moins rapide dans les lots témoins, le phénomène s'accroissant avec le temps, au bout de 19 jours l'écart est de 27 à 30 % entre les plants témoins et les plants subissant la pluie. Il n'y a pas de différence entre pluies violentes et pluies fines. Sur apex (fig. 29 et 30), la chute des populations est plus rapide que sur feuilles (fig. 31 et 32). Tous les individus soumis aux pluies ayant disparu au bout de 15 jours.

Tableau 5. Action d'une pluie simulée violente ou fine sur les effectifs de la cochenille, en fonction du stade de développement et de l'organe végétal (chaque essai est répété une fois).

		TEMOINS			PLUIES VIOLENTES			PLUIES FINES		
		Larves	Femelles	Popula- tion totale	Larves	Femelles	Popula- tion totale	Larves	Femelles	Popula- tion totale
EFFECTIFS INITIAL AVANT LA PLUIE SIMULEE	Apex	44	14	58	83	6	89	94	19	113
	Feuille	579	25	604	657	17	674	732	38	770
	Total	623	39	662	740	23	763	826	57	883
EFFECTIFS APRES LA PLUIE SIMULEE	Apex	43	14	57	80	6	86	94	19	113
	Feuille	579	25	604	619	16	635	721	37	758
	Total	622	39	661	699	22	721	815	56	871
POURCENTAGE DE PERTES A LA SIMULATION	Apex	2,27	0	1,75	3,62	0	3,27	0	0	0
	Feuille	0	0	0	5,78	5,88	5,79	1,50	2,63	1,56
	Total	0,16	0	0,15	5,54	4,35	5,51	1,33	1,75	1,36

Fig. 27. Variations des effectifs de *P. manihoti* après des pluies simulées, violentes ou fines, sur feuilles et apex.

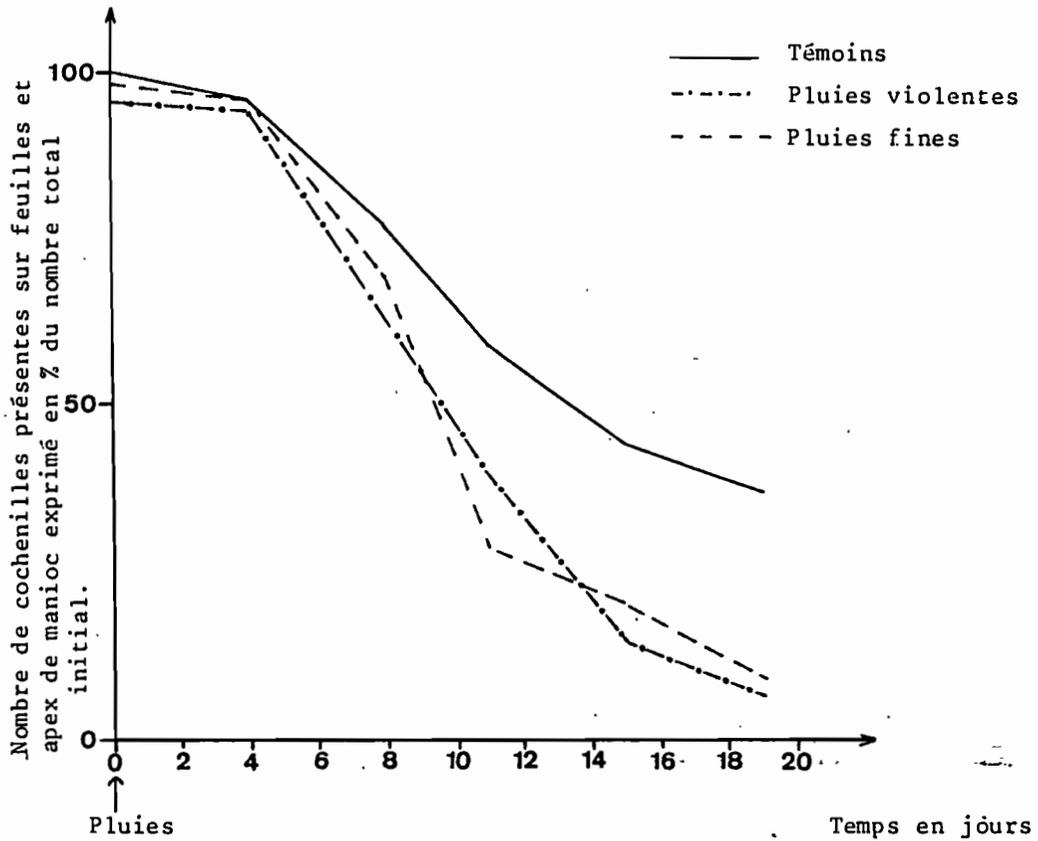


Fig. 28. Variations du taux de cochenilles mortes de mycose après des pluies simulées, violentes ou fines, sur feuilles et apex.

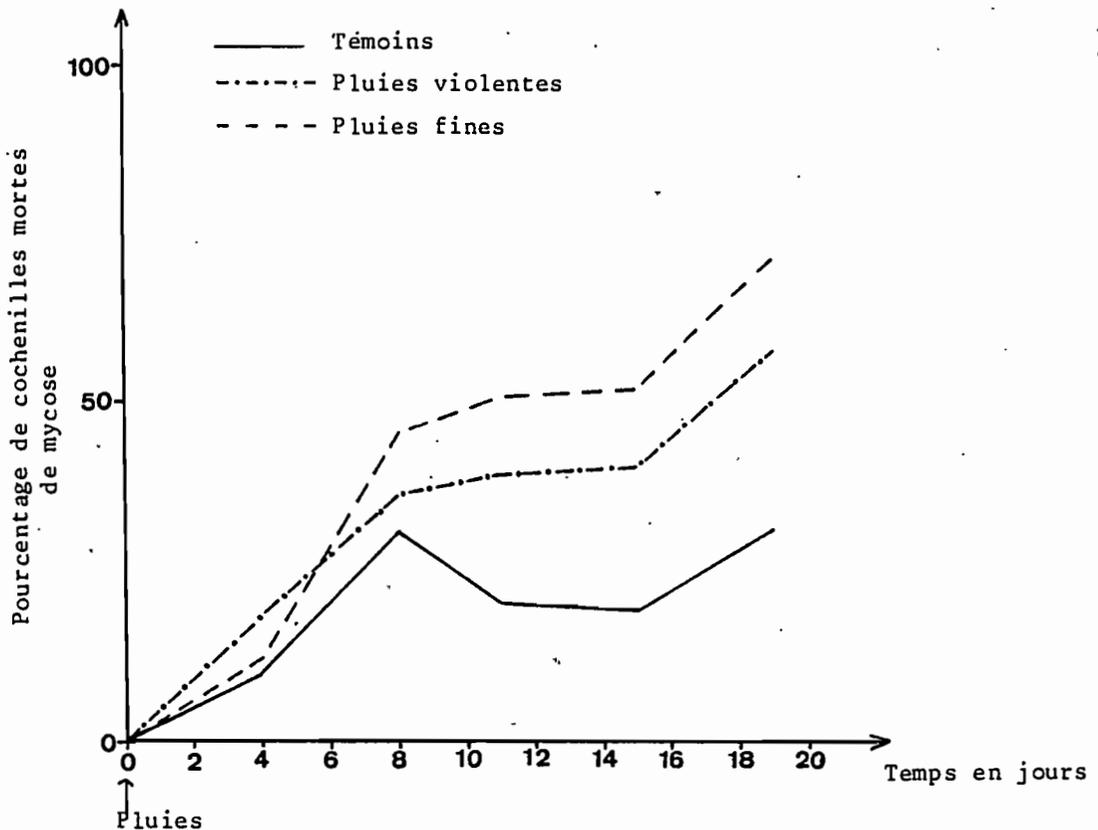
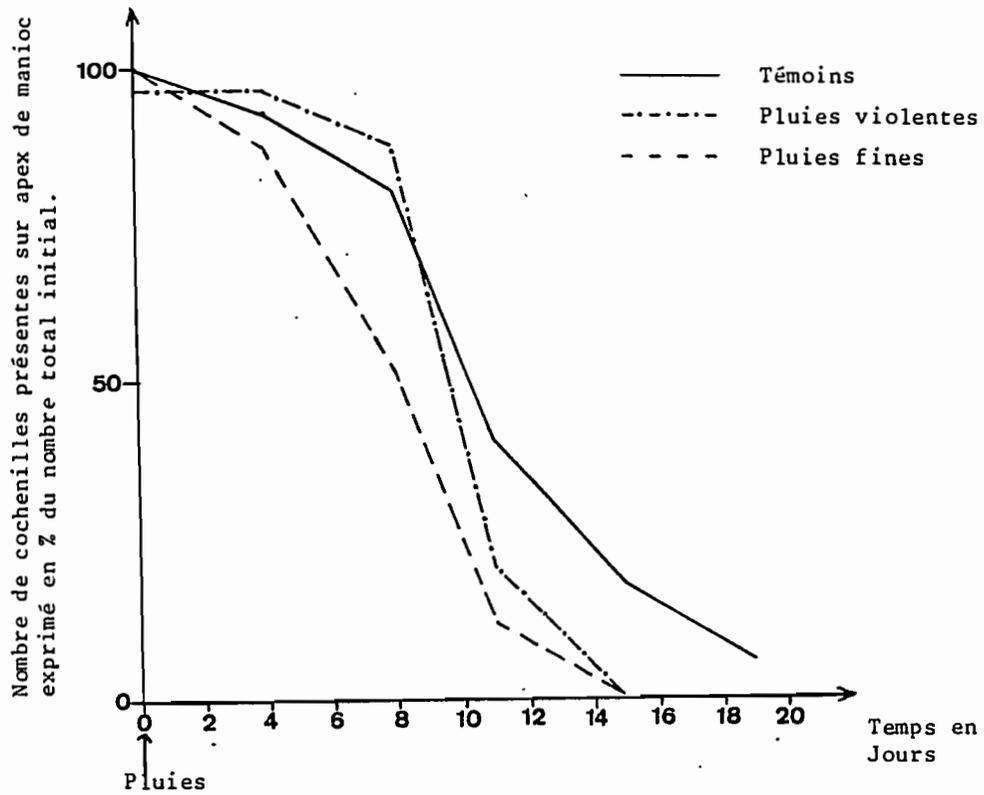


Fig. 29. Variations des effectifs de *P. manihoti* après des pluies simulées violentes ou fines, sur apex.



Fig; 30. Variations du taux de cochenilles mortes de mycose après des pluies simulées, violentes ou fines, sur apex.

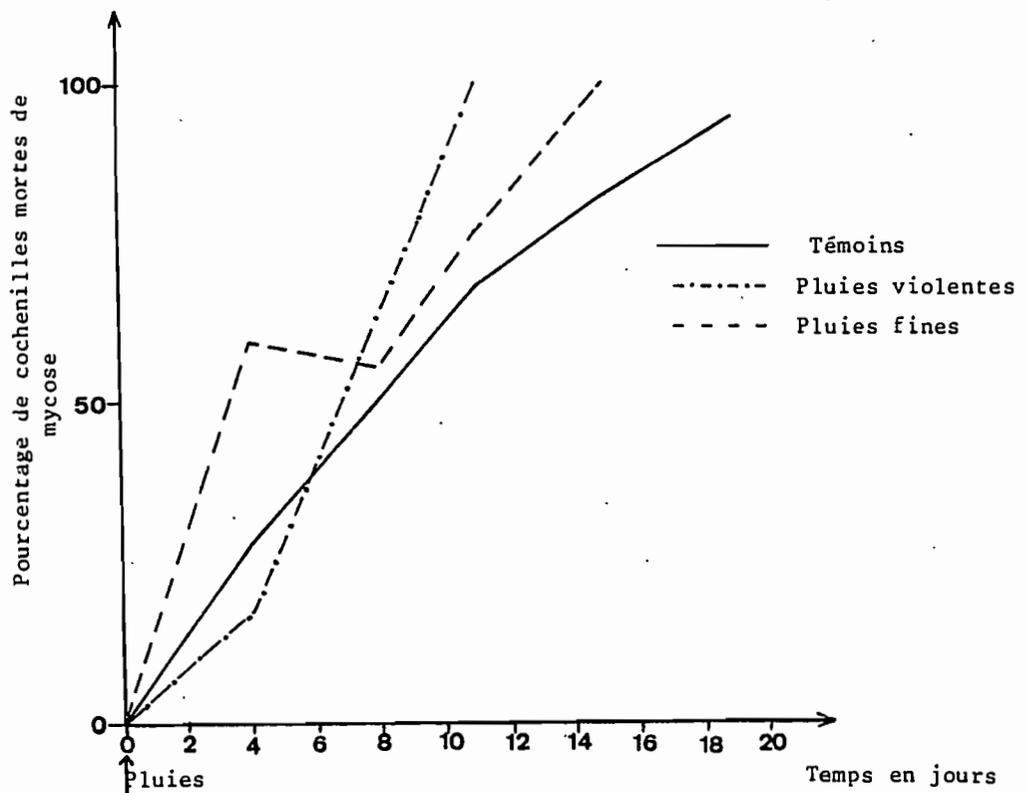


Fig. 31. Variations des effectifs de *P. manihoti* après des pluies simulées, violentes ou fines, sur feuilles.

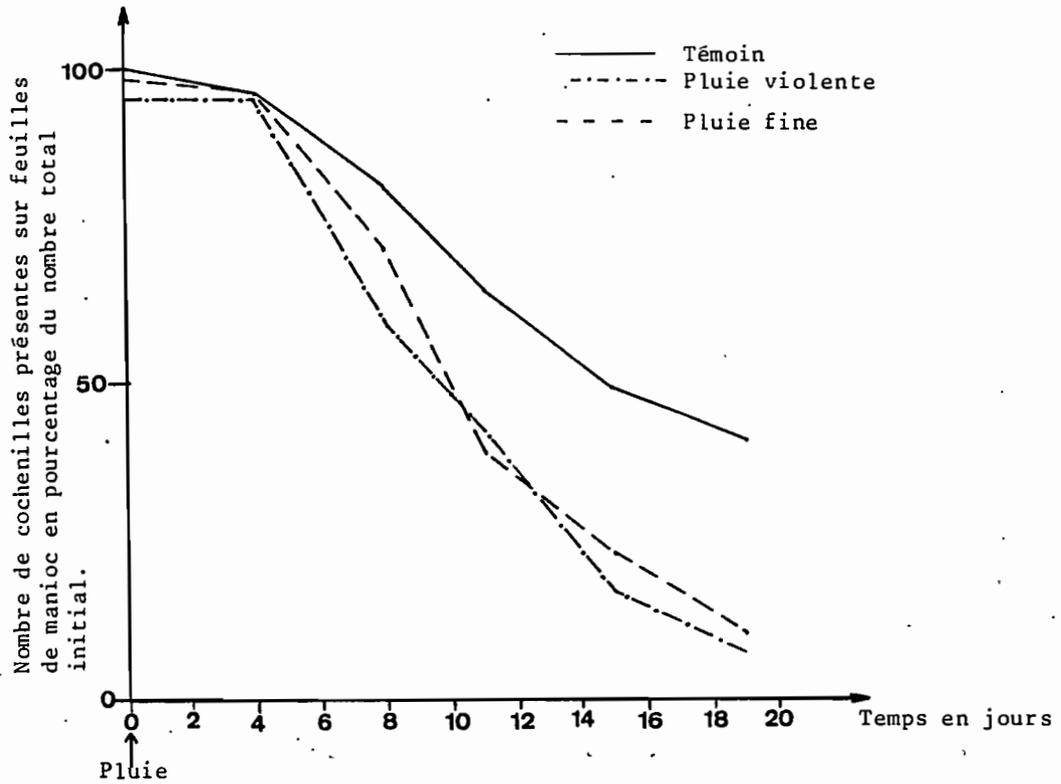


Fig. 32. Variations du taux de cochenilles mortes de mycose après des pluies simulées, violentes ou fines, sur feuilles.

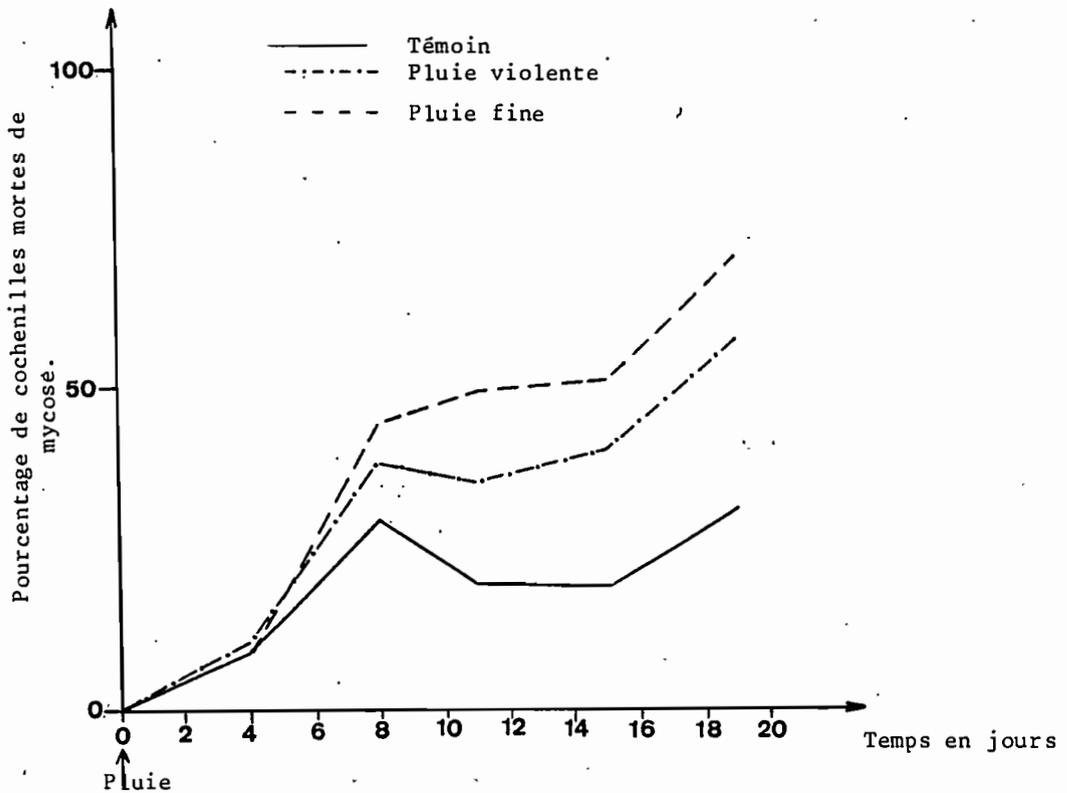
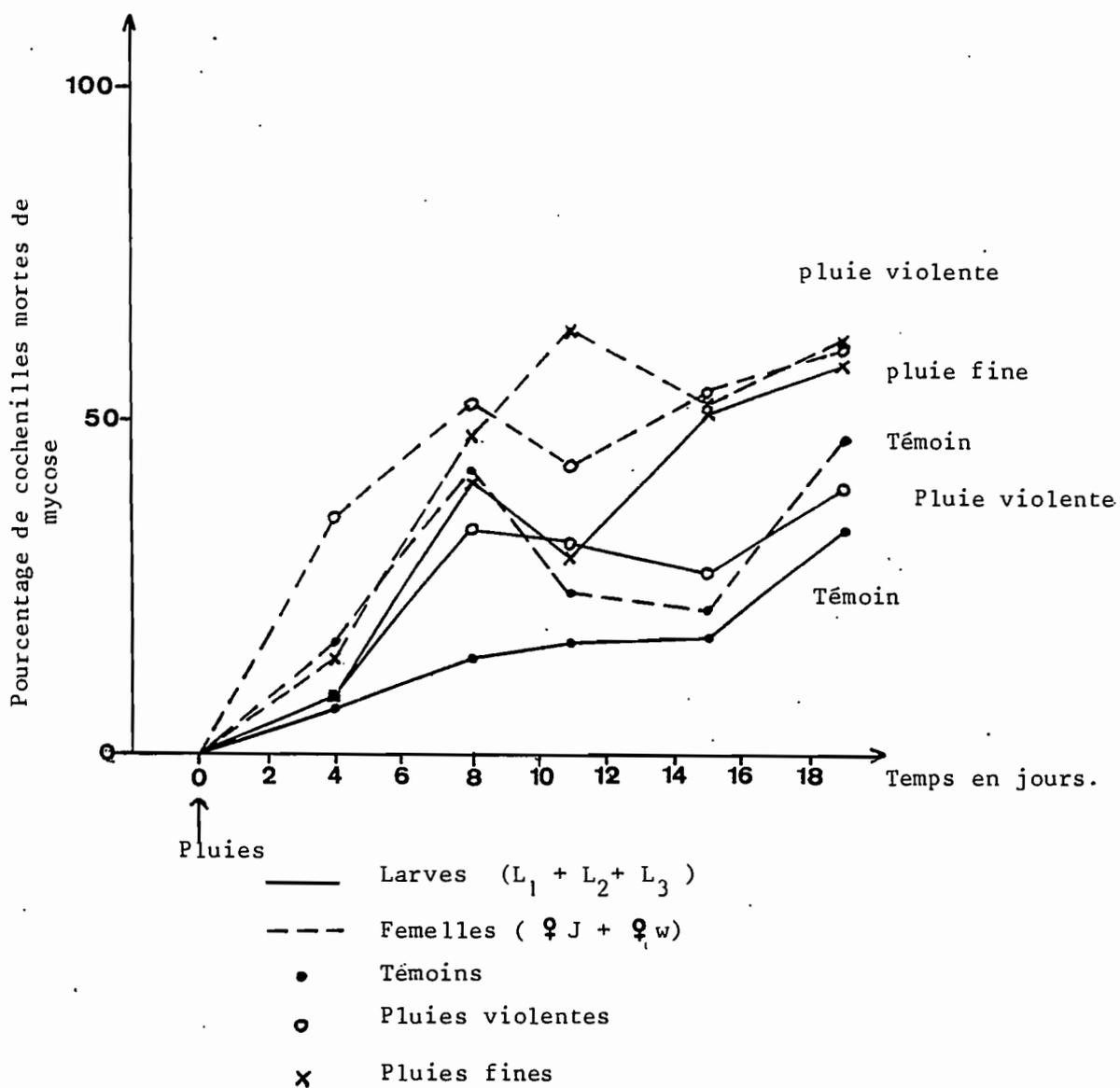


Fig. 33. Evolution, en fonction du stade (larves ( $L_1+L_2+L_3$ ) ou femelles ( $\text{♀J} + \text{♀w}$ ), du pourcentage de cochenilles mortes de mycose après les pluies simulées, violentes ou fines, sur feuilles et apex.



Au moment de l'expérience (Novembre 1982) la mycose est pratiquement présente dans toutes les colonies de P. manihoti. Ceci explique que des individus tués par le champignon sont récoltés régulièrement sur les plants expérimentaux, bien que les cochenilles mortes de mycose aient été éliminées juste avant le début de l'expérience. Ceci nous a d'ailleurs permis de noter un pourcentage plus élevé de mycose sur les plantes ayant subi les pluies que sur les plantes témoins. Cette différence devient particulièrement nette le 8ème jour de l'observation : il y a alors deux fois moins de mycose sur les plantes témoins. Pour chaque catégorie de plantes, le pourcentage d'adultes morts de mycose est toujours plus élevé que celui des larves (fig. 33). Cette observation confirme celle réalisée en culture traditionnelle, à Ganga Lingolo. On constate d'autre part que l'évolution du taux de mycose est plus rapide sur apex que sur feuille. En définitive, la mycose apparaît bien être à l'origine des différences constatées dans l'évolution des effectifs de cochenilles sur plantes ayant subi la pluie et sur plantes témoins.

#### 4. - Influence des facteurs liés à la plante

##### a) Rôle de l'approvisionnement de la plante en eau

Les différences dans l'intensité d'arrosage se traduisent par des valeurs différentes de la teneur en eau du sol (tableau 6).

Le développement larvaire est d'autant plus rapide et la mortalité larvaire plus marquée que l'approvisionnement en eau de la plante est plus faible. La fécondité est nettement plus élevée et le rc est maximum pour les plantes moyennement arrosées, qui présentent dans les conditions de l'expérience un arrêt de la croissance apicale. Les valeurs du rc sont comparables sur plantes copieusement ou peu arrosées.

Ces phénomènes peuvent être reliés aux variations de la composition de la sève. Les concentrations en K, Ca, C et N sont en effet les plus élevées chez les plantes moyennement arrosées. Le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  diminue avec la quantité d'eau dont dispose la plante. La comparaison des durées des différents stades (fig. 34) révèle en outre que le temps de survie des femelles est le plus élevé sur les plantes moyennement arrosées.

Tableau 6. Influence de l'approvisionnement en eau de la plante sur le pouvoir de multiplication de *P. manihoti* à une température  $24,7 \pm 6,3^\circ\text{C}$  et une HR de  $80 \pm 18,3\%$  (chaque essai est répété 1 fois).

		Plante copieuse. ment arrosée	Plante moyennement arrosée	Plante peu arrosée
Teneur en eau de la terre (en pourcentage)		$11 \pm 0,2$	$8,4 \pm 0,2$	$5,2 \pm 0,3$
DEVELOPPEMENT LARVAIRE	Effectif (nombre de larves)	253 $\left\{ \begin{matrix} 127 \\ 126 \end{matrix} \right\}$	221 $\left\{ \begin{matrix} 103 \\ 118 \end{matrix} \right\}$	220 $\left\{ \begin{matrix} 103 \\ 117 \end{matrix} \right\}$
	Durée du développement oeuf à oeuf (en jour) *	36,0	34,1	32,2
	Mortalité larvaire * * (en pourcentage)	2	4	10
PERIODE REPRODUCTIVE	Effectif (nombre de ♀w )	70 $\left\{ \begin{matrix} 38 \\ 32 \end{matrix} \right\}$	74 $\left\{ \begin{matrix} 41 \\ 33 \end{matrix} \right\}$	68 $\left\{ \begin{matrix} 36 \\ 32 \end{matrix} \right\}$
	Fécondité = $\sum mx$ (nombre d'w ♀/♀)	383	535	294
	$R_0 = \sum l_x m_x$	375	514	265
	Tc graphique (en jour)	37,5	35,6	33,6
	rc	0,158	0,175	0,166
DOSAGE DE LA SEVE	K (mg/l.)	2286	2650	2428
	Ca (mg/l.)	406	599	512
	Mg (mg/l.)	334	399	429
	$\frac{K}{Ca + Mg}$	3,09	2,66	2,58
	C (mg/ml.)	6,8	9,3	8,9
	N (mg/ml.)	0,90	1,07	0,96

\* \* La mortalité embryonnaire qui est négligeable (0,5 à 1 %) est considérée comme nulle.

\* La durée du développement embryonnaire (déterminée à  $25^\circ\text{C}$  et 75 % HR) est identique pour les 3 lots de plantes, égale à 7,8 jours.

Fig. 34. Durée des différents stades de développement de *P. manihoti* en liaison avec l'approvisionnement en eau de la plante. (Température =  $24,7 \pm 6,3^\circ\text{C}$  et HR =  $80 \pm 18,3\%$ ).

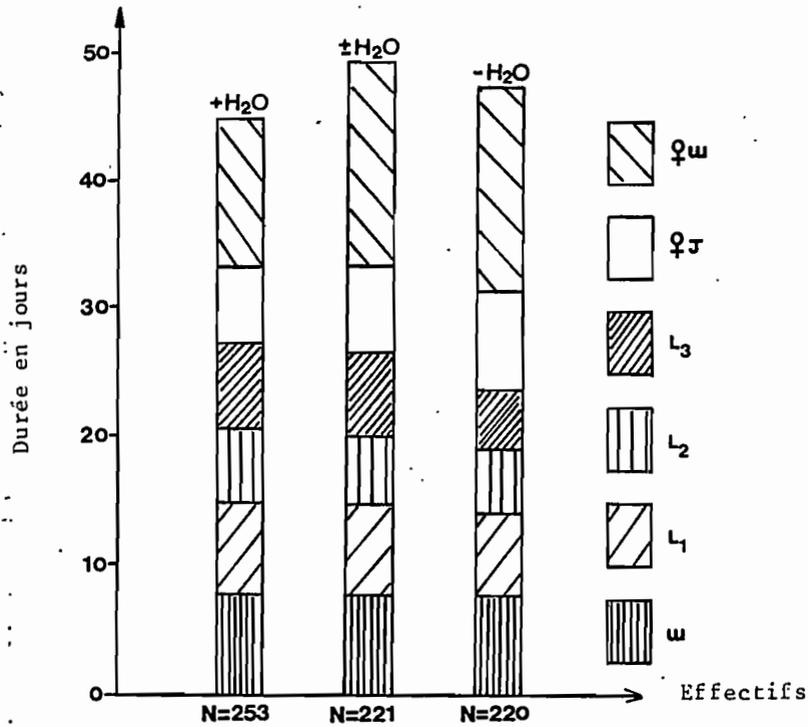


Fig. 35. Durée des différents stades de développement de *P. manihoti* en liaison avec l'âge de la feuille. (Température  $25,2 \pm 5,8^\circ\text{C}$  et HR =  $78 \pm 21\%$ ).

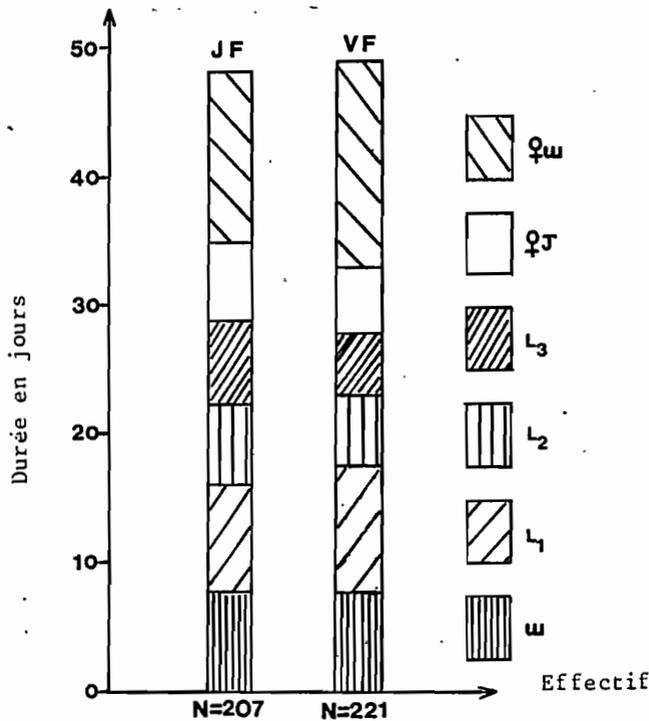


Tableau 7. Influence de l'âge des feuilles sur le pouvoir de multiplication de *P. manihoti* à une température de  $25,2 \pm 5,8^\circ\text{C}$  et une HR de  $78 \pm 21\%$ . Chaque essai est répété une fois.

		V F	J F
DEVELOPPEMENT LARVAIRE	Effectif (nombre de larves)	221 $\left\{ \begin{array}{c} (108) \\ + \\ (113) \end{array} \right\}$	207 $\left\{ \begin{array}{c} (109) \\ + \\ (98) \end{array} \right\}$
	Durée de développement w à w (en jour) *	34,6	35,4
	Mortalité larvaire * *(en pourcentage)	4	5
PERIODE REPRODUCTIVE	Effectif (nombre de ♀)	70 $\left\{ \begin{array}{c} (37) \\ + \\ (33) \end{array} \right\}$	75 $\left\{ \begin{array}{c} (39) \\ + \\ (36) \end{array} \right\}$
	Fécondité = $\sum mx$ (nombre d'w ♀/ ♀)	374	298
	$R_o = \sum l_x m_x$	359	283
	Tc graphique (en jour)	32,6	33,2
	$r_c$	0,180	0,170
DOSAGE DE LA SEVE	K (mg/l.)	1424	1341
	Ca (mg/l.)	430	156
	Mg (mg/l.)	207	252
	$\frac{K}{Ca + Mg}$	2,2	3,3
	C (mg/ml)	6,2	8,7
	N (mg/ml)	1,05	0,94

\* La durée de développement embryonnaire (déterminée à  $25^\circ\text{C}$  et 75 % HR) est identique pour les 2 catégories de feuilles, égale à 7,8 jours.

\* \* La mortalité embryonnaire qui est négligeable (0,5 à 1 %) est considérée comme nulle.

Tableau 8. Influence de la variété de manioc sur le pouvoir de multiplication de *P. manihoti* à une température de 24,4 + 5,9°C et une humidité relative moyenne de 78 ± 20 % (chaque essai est répété une fois).

VARIETES		KOMONO	MALOUENDA	MOUTEKE	M'PEMBE	MOUPIORO
DEVELOPPEMENT LARVAIRE	Effectifs (nombre de larves)	247 $\left\{ \begin{matrix} 118 \\ + \\ 129 \end{matrix} \right\}$	253 $\left\{ \begin{matrix} 135 \\ + \\ 118 \end{matrix} \right\}$	234 $\left\{ \begin{matrix} 107 \\ + \\ 127 \end{matrix} \right\}$	230 $\left\{ \begin{matrix} 112 \\ + \\ 118 \end{matrix} \right\}$	263 $\left\{ \begin{matrix} 143 \\ + \\ 120 \end{matrix} \right\}$
	Durée de développement w à w * (en jours)	38,2	40,6	39,2	37,9	37,0
	Mortalité larvaire (en pourcentage)	2,0	3,4	1,0	1,8	1,3
PERIODE REPRODUCTIVE	Effectifs (nombre de ♀)	75 $\left\{ \begin{matrix} 36 \\ + \\ 39 \end{matrix} \right\}$	87 $\left\{ \begin{matrix} 39 \\ + \\ 38 \end{matrix} \right\}$	80 $\left\{ \begin{matrix} 43 \\ + \\ 37 \end{matrix} \right\}$	70 $\left\{ \begin{matrix} 37 \\ + \\ 33 \end{matrix} \right\}$	79 $\left\{ \begin{matrix} 39 \\ + \\ 40 \end{matrix} \right\}$
	Fécondité = $\sum \frac{mx}{\text{nombre d'w } \frac{\text{♀}}{\text{♀}}}$	301	368	275	296	365
	$R_o = \sum l_x mx$	295	355	272	291	360
	Tc graphique (en jour)	36,4	40,9	37,4	36,9	36,2
	r <sub>c</sub>	0,148	0,144	0,150	0,154	0,163
DOSAGES DE LA SEVE	K (mg/l.)	1329	1307	1154	1128	1014
	Ca (mg/l)	343	171	367	226	377
	Mg (mg/l)	172	161	163	220	158
	$\frac{K}{Ca + Mg}$	2,6	3,9	2,2	2,5	1,9
	C (mg/ml)	8,5	6,5	8,6	5,5	9,6
	N (mg/ml)	0,35	0,52	0,67	0,75	0,71

\* La durée de développement embryonnaire (à une température de 25°C et une humidité relative de 75%) est identique pour les cinq variétés, égale à 7,8 jours.

\*\* LA mortalité embryonnaire qui est négligeable (0,5 à 1 %) est considérée comme nulle.

Fig. 37. Durée de développement des différents stades de *P. manihoti* en liaison avec le nombre de cochenilles par feuille (température =  $25,6 \pm 6,5^{\circ}\text{C}$  et HR =  $78 \pm 19,4 \%$ ).

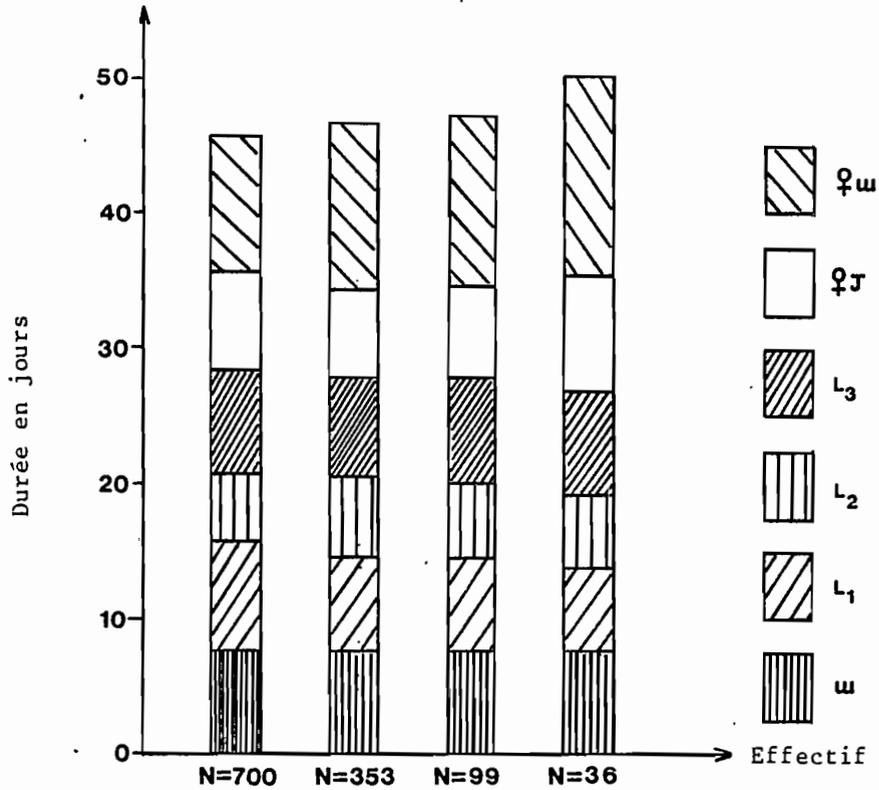
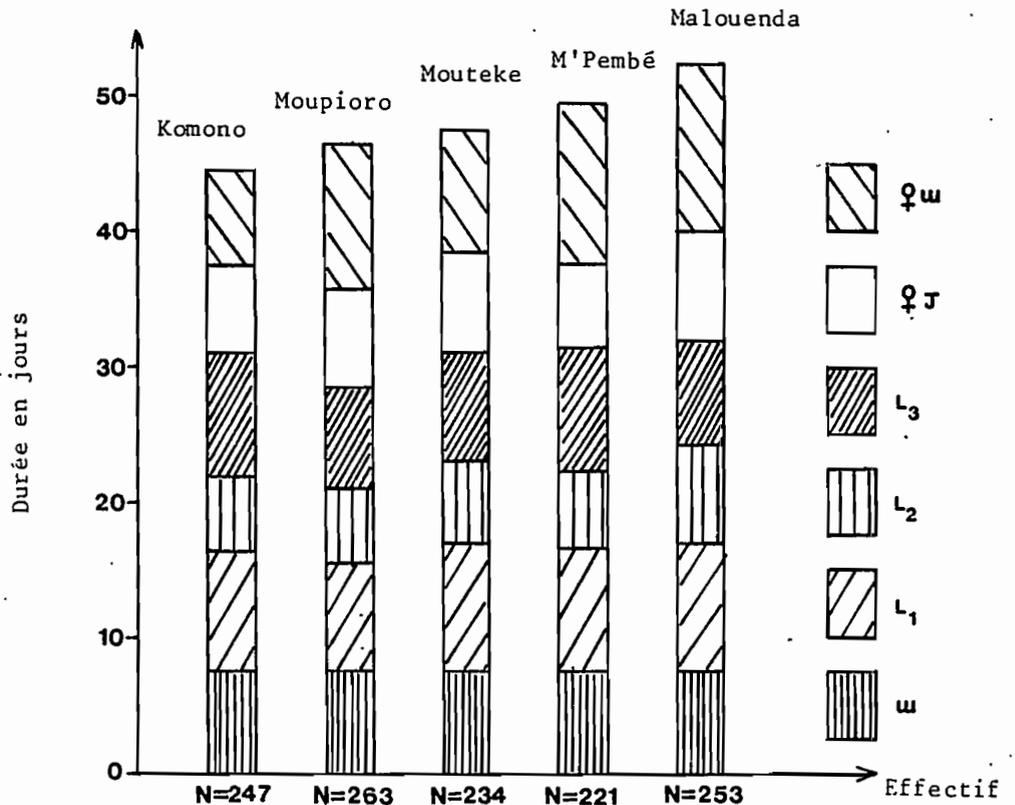


Fig. 36. Durée de développement des différents stades de *P. manihoti* en liaison avec la variété de manioc (température =  $24,4 \pm 5,9^{\circ}\text{C}$  et HR =  $78 \pm 20 \%$ ).



### b) Influence de l'âge des feuilles

L'âge des feuilles ne semble pas avoir d'effet ni sur la durée de développement ni sur la mortalité larvaire (tableau 7 et fig. 35). En revanche la fécondité est nettement plus élevée et le rc légèrement plus grand sur vieilles feuilles que sur jeunes feuilles ; 0,180 contre 0,170. La comparaison de la composition chimique de la sève des deux catégories de feuilles, montre que la sève des feuilles âgées est plus riche en K et surtout en Ca que celle des jeunes feuilles. Le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  de ces dernières est plus élevé que celui des vieilles feuilles.

### c) Influence variétale

Le tableau 8 et la fig. 36 ne font pas apparaître de variations significatives de la durée du développement et de la mortalité larvaire selon la variété. La fécondité varie d'une manière plus sensible. Les valeurs les plus fortes (respectivement 365 et 368 pour "Moupioro" et "Malouenda" sont d'environ 1/3 plus élevées que la fécondité la plus faible (275 oeufs pour "Mouteke").

La comparaison des capacités d'accroissement : 0,144 ("Malouenda" ) 0,148 ("Komono") 0,150 ("Mouteke") 0,154 ("M'pembé") et 0,163 ("Moupioro") montre que les effectifs de la cochenille semblent capables d'augmenter plus ou moins rapidement selon la variété. Les résultats d'analyse de sève mettent en évidence une certaine relation entre la teneur en K et le rc, les valeurs les plus faibles de ce dernier correspondant à la teneur en K la plus forte et inversement. De même, le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  est le plus élevé (3,9) pour la variété "Malouenda" pour laquelle le rc est le plus faible alors que celui-ci est le plus élevé sur la variété "Moupioro" dont la sève se caractérise par le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  le plus faible (1,9). Ceci est à rapprocher des observations présentées dans le paragraphe précédent. Le rc est le plus faible sur les feuilles dont le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  est le plus élevé.

Les teneurs en C et N sont variables selon les variétés et ne semblent pas intervenir au niveau des paramètres biologiques de P. manihoti. La durée de survie des femelles (fig. 36) est significativement plus élevée dans le cas de "Malouenda" et de "M'pembé".

Tableau 9. Influence du nombre de cochenilles par feuille sur le pouvoir de multiplication de *P. manihoti* à une température de  $25,6 + 6,5^{\circ}\text{C}$  et une HR de  $75 + 19,4\%$

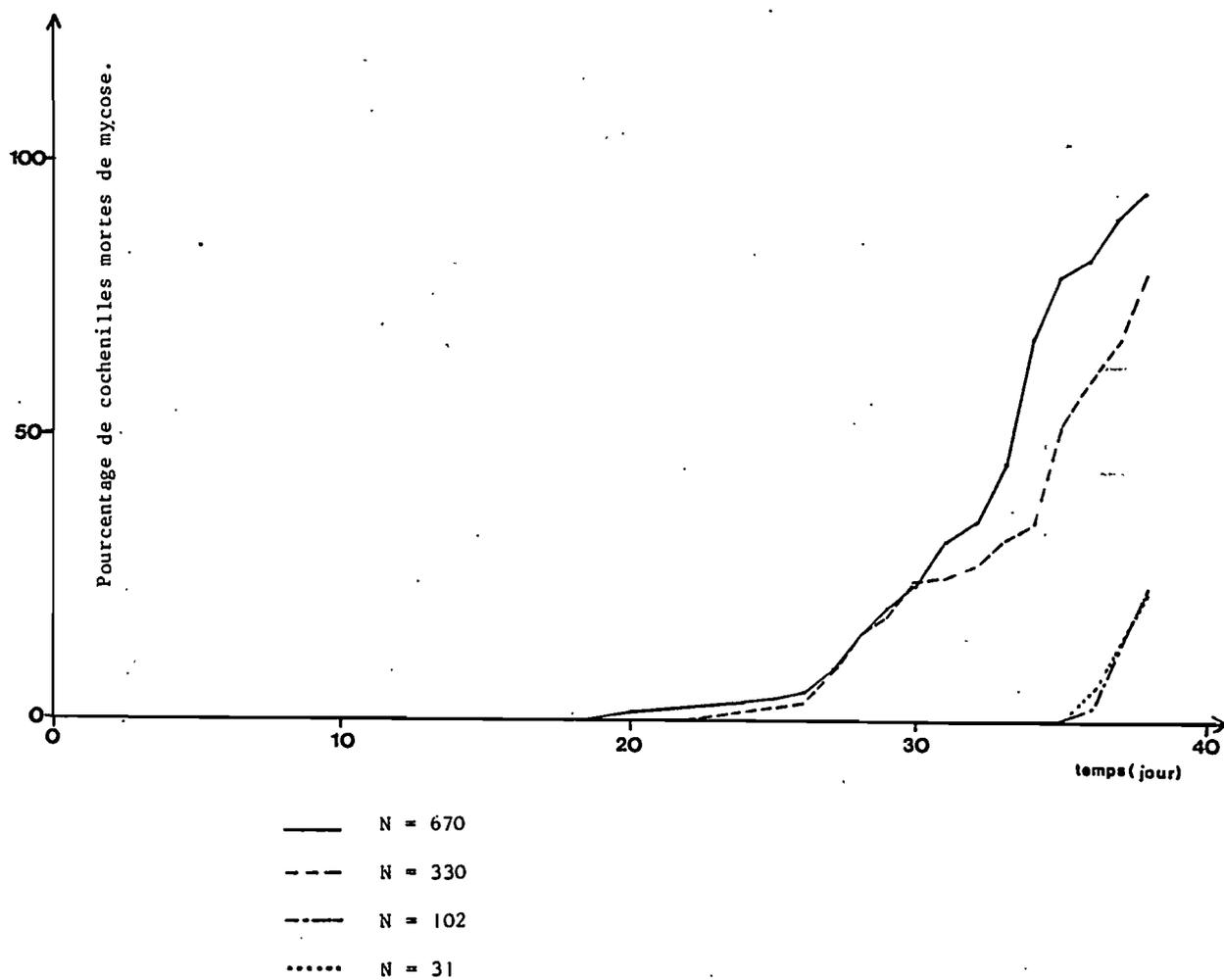
(un seul essai)

DEVELOPPEMENT LARVAIRE	Effectif (nombre de larves)	36	99	353	700
	Durée de développement <sup>o</sup> oeuf à oeuf * (en jour)	36,0	34,8	34,9	35,8
	Mortalité larvaire * * (en pourcentage)	1	3	5	10
PERIODE REPRODUCTIVE	Effectif (nombre de ♀)	31	40	36	37
	Fécondité = $\sum mx$ nombre d'w ♀ / ♀	374	415	318	201
	$R_o = \sum l_x mx$	370	403	302	181
	Tc graphique (en jour)	36,4	35,3	36,9	35,1
	$r_c$	0,162	0,170	0,155	0,148

\* La durée du développement embryonnaire (déterminée à  $25^{\circ}\text{C}$  et  $75\%$  HR) est identique pour les 4 densités, égale à 7,8 jours.

\* \* La mortalité embryonnaire négligeable (0,5 à 1 %) est considérée comme nulle.

Fig. 38. Evolution du pourcentage de cochenilles mortes de mycose en fonction du nombre de cochenilles par feuille.



### 5. Influence d'un facteur lié à l'insecte : la densité

L'état physiologique de la plante varie en fonction de la densité de population de la cochenille. La plante présente des altérations à partir d'une certaine densité de cochenilles ; dans le cas d'une cohorte de 353 individus, il y a un début de jaunissement de la feuille et arrêt végétatif de la plante. Lorsque la cohorte est de 700 individus toute la plante jaunit et les plus vieilles feuilles tombent. La vitesse de développement de P. manihoti n'est pas influencée par la densité du ravageur. A l'inverse, la mortalité larvaire augmente avec la densité (fig. 37 tableau 9). De même, il apparaît que le temps de survie des femelles est plus court de 5 jours dans le cas de fortes densités (fig. 37). Ceci est probablement à l'origine de la diminution du taux net de reproduction "Ro". Celui-ci diminue en effet fortement lorsque la densité augmente : 181 oeufs/femelle pour une densité de 700 femelles contre 370 pour une densité de 36 femelles. Parallèlement le rc diminue.

Des résultats supplémentaires ont été obtenus, concernant le rôle probable du facteur densité de l'insecte sur l'évolution de la mycose. Sur les plantes n'hébergeant qu'un faible nombre de cochenilles, la mycose n'apparaît que 36 jours après que les larves néonates ont été disposées sur les feuilles et elle affecte en 3 jours le quart de l'effectif. En revanche, lorsque la densité est élevée, nous observons des mycoses dès le 20ème jour mais le taux de mycose augmente d'abord faiblement. Il n'atteint 20 - 25 % que 10 jours après l'apparition de la maladie. L'évolution épizootique de la maladie entraîne alors la quasi élimination de la colonie au 38ème jour (fig. 38).

### IV - DISCUSSION

Dans nos essais, nous avons déterminé 23 capacités d'accroissement différentes de P. manihoti, chacune correspondant à une situation expérimentale donnée. Ce travail a été rendu possible grâce à un procédé de calcul simplifié de rc, qui ne nécessite pas l'établissement d'une table de vie et de natalité complète. Il doit être considéré comme préliminaire, à chaque situation expérimentale ne correspondant en effet que 1 ou 2 essais. Toutefois, les résultats obtenus confirment et parfois précisent les données recueillies à Ganga Lingolo sur l'écologie de P. manihoti.

1) Rôle des facteurs climatiques dans la dynamique des populations de  
P. manihoti

a) Température et humidité relative

La température apparaît comme le facteur dont les variations entraînent les modifications les plus sensibles de la durée de développement et donc de la capacité d'accroissement. Celle-ci est environ 2 fois plus élevée à 25° C qu'à 20°C et environ 2 à 3 fois plus à 25°C qu'à 20°C.

L'importance de la température comme facteur de variation de  $r_c$  a été montré à maintes reprises notamment par HOWE (1953) sur Ptinus tectus Boieldieu ( $r_m = 0,084$  à 13°C contre 0,286 à 27°C), SIDDIQUI et BARLOW (1972) sur D. melanogaster ( $r_m = 0,239$  à 20°C contre 0,376 à 26° C). DELOACH (1974) sur Myzus persicae Sulzer ( $r_m = 0,007$  à 5°C contre 0,277 à 25°C).

L'humidité intervient également. La capacité d'accroissement est maximale pour une température de 30°C et une humidité relative de 75 % et minimale à 20°C et 100 % H.R.

Ces résultats expérimentaux peuvent être reliés aux données du terrain. Si nous considérons, pour l'année 1982 le nombre moyen d'heures journalières par mois pendant lesquelles la température est inférieure ou égale à 20°C et l'humidité relative supérieure ou égale à 75 % (tableau 10).

Tableau 10 - Variations de Juin à Novembre 1982, du nombre d'heures par jour pendant lesquelles :

- la température est supérieure ou égale à 20°C et l'HR est comprise entre 50 et 100 %
- la température est inférieure ou égale à 20°C et l'HR est supérieure ou égale à 75 %.

	Juin	Juillet	Aout	Sept.	Oct.	Nov.
20°C et H.R. 75%	8h30'	11 h	7h30'	4h 10'	3h 15'	5'
20°C et 50 HR 100	15h30'	13 h	16h30'	19h 50'	20h 45'	23h55'

Compte-tenu de nos données expérimentales le mois de juillet est le plus défavorable. A partir d'août l'accroissement du nombre d'heures par jour favorables à la cochenille explique le démarrage de la croissance exponentielle

observée à Ganga Lingolo. La comparaison avec les années 1979 et 1980 n'a pu être faite, car nous n'avons pas disposé des feuilles de relevés.

#### b) Rôle mécanique des précipitations

Dans nos expériences de simulation, nous avons montré qu'une pluie violente correspondant à une intensité de 10 mm/mn pendant 10 mn entraîne une diminution de l'ordre de 4 à 5 % des effectifs de cochenilles. Il faut rappeler cependant que dans le dispositif expérimental mis en place à Brazzaville, les gouttes d'eau ont une énergie cinétique inférieure de 10 % environ à celles des gouttes de pluie. D'autre part, la durée de la pluie expérimentale violente est de 10 mn. Il est donc probable que l'effet mécanique de la pluie simulée soit sous-estimé par rapport à la situation réelle. Cette sous-estimation est tempérée dans nos conditions par le fait que la partie apicale des plantes soumises aux pluies était saine. Dans la nature, les plants de manioc présentent en fin de saison sèche des apex qui assurent aux cochenilles une certaine protection contre les premières pluies (NWANZE, 1978). En définitive, une étude précise de l'effet direct des pluies sur les cochenilles devrait s'appuyer d'une part sur les données d'un pluviographe installé sur la parcelle d'observation et, d'autre part, sur les résultats obtenus à l'aide d'un simulateur de pluie.

## 2. Rôle des facteurs trophiques

### a) Etat physiologique du végétal

La relation existant entre l'état physiologique de la feuille liée à une valeur donnée du rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  et la capacité d'accroissement  $rc$  d'un indi-

vidu, peut être précisée grâce à nos résultats expérimentaux. Les feuilles des plantes moyennement arrosées, sont celles pour lesquelles le  $rc$  de P. manihoti est maximum et le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  nettement plus faible que celui des feuilles

des plantes copieusement arrosées. Celles-ci sont en pleine croissance et leur état est comparable à celui des plantes en début de saison des pluies ; le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  est élevé dans les deux cas.

Dans le cas des plantes moyennement ou peu arrosées, le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$

est plus faible. Sur le terrain les valeurs minimales du rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$

sont notées en fin de saison sèche. On peut supposer que les plantes à cette époque sont dans un état physiologique comparable à celui des plantes moyennement ou peu arrosées. Ceci n'est pas contradictoire avec le fait que sur le terrain, il n'ait pas plu depuis 2-3 mois. En effet, la croûte de 4 à 5 cm d'épaisseur qui se forme à la surface du sol assure le maintien d'une certaine humidité de la terre entourant le tubercule.

Un appauvrissement en eau de la plante se traduit par un  $rc$  élevé qui correspond, sur le terrain, à l'augmentation rapide des effectifs. THIEM (1938) et FLANDERS (1970) ont déjà démontré une sensibilité accrue du végétal aux attaques de cochenilles à la suite d'un affaiblissement végétatif. REMAUDIERE et al. (1976) considèrent qu'en année sèche certaines plantes deviennent particulièrement sensibles aux attaques de pucerons. Pendant l'arrêt végétatif du manioc en saison sèche il n'y a pas de formation de nouvelles feuilles. Les feuilles les plus âgées entrent dans un état de sénescence qui se traduit par un jaunissement suivi de la chute. La concentration en Ca de la sève est très élevée et le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  faible. Ceci est retrouvé dans nos conditions contrôlées : sur une

même plante les jeunes feuilles sont caractérisées, comparativement aux feuilles âgées, par une concentration en Ca plus faible, un rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  plus élevé et, conséquemment, la capacité d'accroissement de P. manihoti est légèrement plus faible. BOUSSIENGUE (1979) avait déjà montré que sur feuilles âgées de manioc, la croissance de la population de P. manihoti est favorisée (fécondité plus importante que sur jeunes feuilles).

#### b) Influence variétale

Les résultats de l'étude de l'influence variétale sur la capacité d'accroissement  $rc$  de P. manihoti confirment la liaison existant entre ce paramètre et le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$ . En effet, comme précédemment,  $rc$  augmente lorsque le rapport diminue. Dans le classement des variétés que nous avons établi en fonction de la valeur de  $rc$ , la variété "Moupioro" apparaît comme la plus favorable à l'accroissement des effectifs de P. manihoti. Ce résultat est en opposition avec ceux obtenus lors du criblage variétal à Loudima : (KIYINDOU, 1981) :

"Moupioro" y est apparue en effet comme très peu sensible : à l'inverse "Komono" et "Mouteke" apparues dans nos essais comme moins favorables à la cochenille que "Moupioro", sont considérées comme sensibles à Loudima. Ces discordances peuvent s'expliquer par le facteur attraction de la plante, qui n'a pas été pris en compte dans nos essais. En effet, le végétal y est imposé aux cochenilles. Dans la nature l'infestation des plants d'un champ de manioc est assurée par les larves néonates qui sont disséminées par le vent. Au moment de l'implantation d'une cochenille sur le végétal la pilosité de la feuille joue probablement un rôle important, surtout au niveau de l'apex, lieu de fixation préférentiel des jeunes larves. L'examen à la loupe binoculaire des différents organes de variétés étudiées révèle une légère pubescence chez "Moupioro" alors que les variétés "Komono" et "Mouteke" sont glabres.

En 1981, l'I.I.T.A. (International Institute of Tropical Agriculture) d'Ibadan (Nigéria) a mis en évidence chez un clône de manioc, la relation directe existant entre une forte pubescence et la "résistance" du manioc à P. manihoti (Anonymous, 1981). Dans le cas de variétés également glabres, telles les deux variétés les plus cultivées dans la région du "Stanley Pool", "Malouenda" et "M'pembé", la valeur élevée du rc pour cette dernière pourrait expliquer les effectifs plus élevés atteints par la cochenille sur cette variété en saison des pluies. Il apparaît donc que le phénomène de "résistance" du manioc à P. manihoti est un phénomène assez complexe faisant intervenir des facteurs physiques (pubescence) et des facteurs trophiques (composition de la sève influant sur la capacité d'accroissement du ravageur). Nos résultats montrent que ce dernier type de facteur ne devrait pas être négligé dans les programmes de sélection variétale.

#### c) Rôle de la composition de la sève sur l'alimentation de P. manihoti

Pour CHABOUSSOU (1974) le phénomène d'accroissement d'une population de cochenilles associé à une valeur faible du rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  s'explique par le fait qu'une faible concentration de potassium serait directement liée à une protéolyse et à une lyse des polysides importantes. La sève alors riche en acides aminés libres et en sucres réducteurs assurerait probablement une bonne nutrition de la cochenille. L'accumulation des acides aminés dans les tissus des Citrus lorsque la nutrition potassique est insuffisante ou excessive a été démontrée par HOFMANN et SAMISH (1969).

Nos résultats montrent que les variations de la capacité d'accroissement de P. manihoti apparaissent dépendantes des variations du rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  mais qu'elles ne semblent pas liées aux variations des concentrations en azote et en carbone (représentatives de la teneur totale en acides aminés et en sucres). L'accroissement des populations de la cochenille serait donc peut être davantage lié aux proportions relatives des différents éléments de la sève plutôt qu'à sa concentration en substances organiques. Dans la sève, les proportions relatives des différents acides aminés et sucres réducteurs solubles ont probablement une importance primordiale dans l'alimentation des insectes piqueurs (MITTLER et DADD (1964), AUCLAIR (1965), CARTIER (1968). Ces travaux conduisent à penser qu'il existe pour chaque espèce un régime alimentaire optimum caractérisé par les proportions relatives des différentes substances organiques et des minéraux.

Dans le genre Manihot sont observées de fortes concentrations en hétérosides cyanogénétiques. Compte-tenu de la spécificité marquée de P. manihoti pour ce genre, on peut se demander si ces sucres ne jouent pas un rôle particulier dans la nutrition de la cochenille. Aucune étude n'a été faite jusqu'à présent sur ce sujet mais YEN et al. (1982) ont montré sur manioc, à Trinidad, que les densités de population de l'acarien Mononychillus tanajoa (Bondar) sont proportionnelles au taux d'hétérosides cyanogénétiques. Il est intéressant de signaler que O'JONES (1959) a mis en évidence un taux plus élevé de ces sucres lorsque les conditions du milieu sont défavorables à la croissance du manioc, c'est-à-dire, à un moment où nous avons pu montrer que la capacité d'accroissement de P. manihoti est élevée. L'effet sur ce paramètre des variations du taux d'hétérosides cyanogénétiques mériterait donc d'être étudié avec précision.

### 3. Rôle de la mycose à N. fumosa

Lorsque nous avons étudié l'effet direct de pluies sur le niveau des effectifs de P. manihoti, il s'est avéré que la mycose s'est développée beaucoup plus rapidement sur les plantes ayant subi une pluie que sur les plantes témoins. On peut émettre l'hypothèse que sur les premières, le maintien d'un film d'eau pendant au moins une nuit (tout de suite après le traitement, toutes les plantes ont été placées sous ombrières), a favorisé l'extension de la maladie.

Dans notre étude, nous n'avons pas pris en considération le facteur présence d'eau liquide sur la feuille. Sur le terrain, en fin de saison sèche (août, septembre), il n'y a pas de formation de rosée matinale alors qu'en saison des pluies celle-ci se maintient jusqu'à 9 - 10 h du matin. L'étude du microclimat à la surface des feuilles devrait donc apporter des informations utiles sur les exigences écologiques du champignon.

Les résultats expérimentaux ont confirmé également que le déroulement de la mycose à N. fumosa dépend de la densité de la cochenille hôte ; la mycose est apparue beaucoup plus rapidement dans les fortes colonies.

## C. SYNTHÈSE ET CONCLUSION

L'ensemble de nos observations nous amène à proposer un schéma raisonné de la dynamique des populations de la cochenille du manioc dans la région du Stanley Pool en 1982. On peut distinguer 3 phases successives ( fig. 39) :

- une phase d'accroissement des effectifs en saison sèche (progradation)
- une phase de diminution brutale de la population en début de saison des pluies (rétrogradation)
- une phase de maintien de la population à un niveau faible qui se poursuit jusqu'à la fin de la saison des pluies (latence).

1). Phase de progradation

Au début de la phase de progradation (juillet), le manioc présente depuis environ 1 mois un arrêt de croissance provoqué par l'arrêt des pluies et la baisse des températures qui caractérisent la saison sèche. Le vieillissement des feuilles dont la sève est alors caractérisée par un rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$

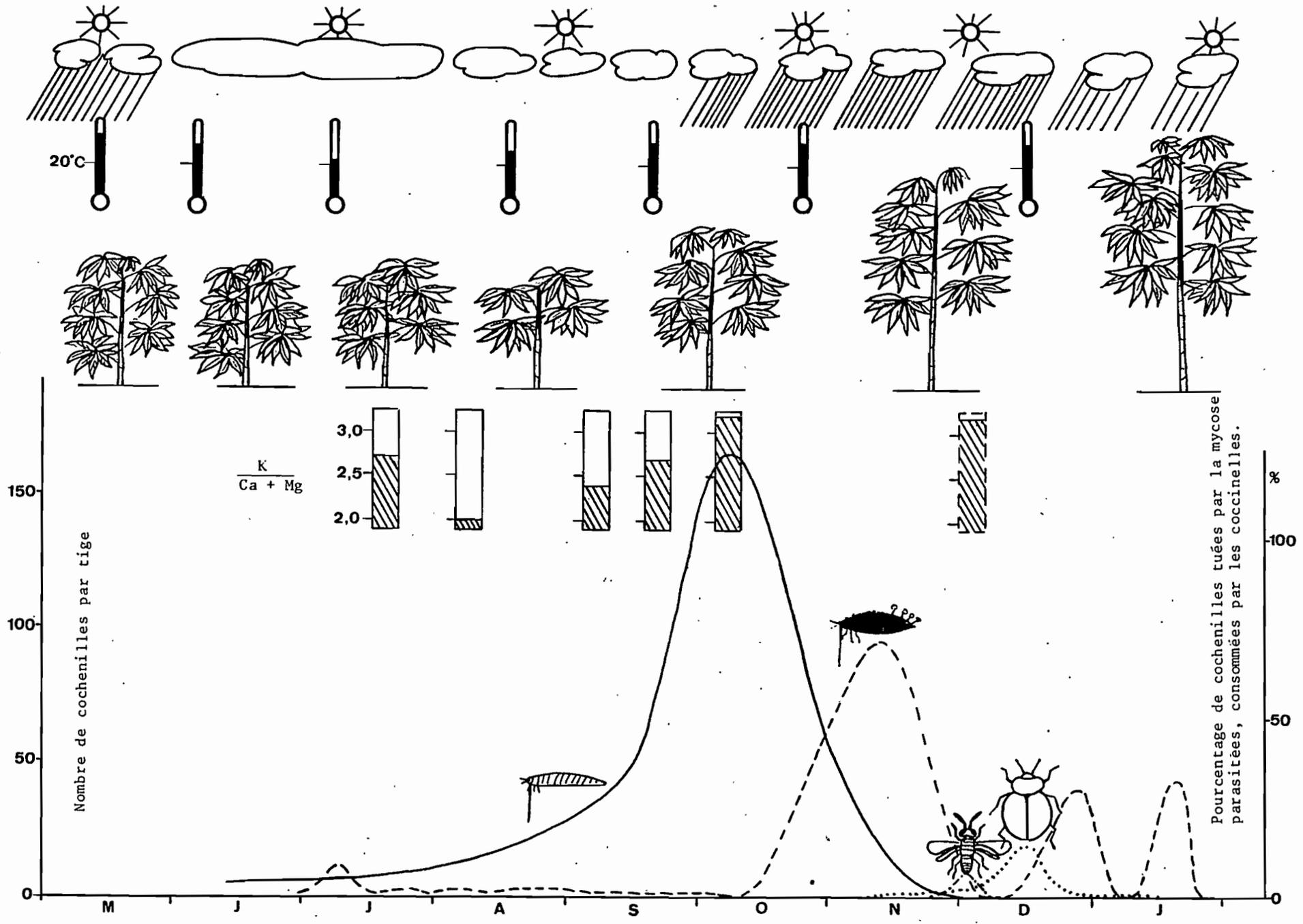
faible, les rend plus favorables au développement de P. manihoti. Les jeunes larves ont tendance à coloniser la partie supérieure du végétal, la fixation sur la plante est favorisée par l'absence de pluies. Toutefois les conditions qui favorisent le développement de la cochenille sont tempérées par des températures minimales, proches du seuil thermique de développement. La population de la cochenille reste pratiquement à un niveau stationnaire. La mycose est à l'état enzootique et les insectes entomophages sont rares.

A partir du début août, l'augmentation sensible des effectifs de P. manihoti est due à la fois à l'augmentation régulière de la température moyenne et à l'accentuation de la carence en eau de la plante (chute des plus vieilles feuilles) dont l'état physiologique est alors très favorable à la cochenille.

(rapports  $\frac{K}{Ca + Mg}$  les plus faibles). La mycose se maintient à l'état enzootique

et les insectes entomophages sont toujours rares. Les cécidomyes, toutefois sembleraient jouer un rôle prédateur non négligeable. Début septembre, la majorité de la population est constituée de femelles issues des oeufs déposés au début du mois d'août. La descendance de ces femelles apparaît à la mi-septembre et on assiste à la croissance exponentielle des effectifs, compte tenu de la fécondité élevée de P. manihoti et du rôle négligeable des ennemis naturels. Les températures moyennes proches de 25°C et l'humidité relative moyenne de l'ordre de 75 % sont très favorables au développement des populations.





Nombre de cochenilles par tige

$\frac{K}{Ca + Mg}$

Pourcentage de cochenilles tuées par la mycose parasitées, consommées par les coccinelles.

M J J A S O N D J

La densité de cochenilles à la partie apicale des plantes est très élevée et une partie des larves se fixe \* alors à la partie inférieure du végétal. Celui-ci est en pleine phase de redémarrage végétatif sous l'effet de la poussée de sève qui intervient en fin de saison sèche et qui se traduit par l'apparition de 3-4 nouvelles feuilles. Le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  de la sève augmente.

## 2) Phase de rétrogradation

L'arrêt de croissance de la population de P. manihoti intervient 2 semaines après les premières pluies dont la forte intensité peut éliminer une fraction des effectifs. La chute brutale des effectifs coïncide avec l'élévation rapide du taux de mycose par N. fumosa, sous l'effet d'humidités relatives moyennes supérieures à 90 %. En un mois et demi la densité de cochenilles atteint une valeur minimale. Les cochenilles épargnées sont extrêmement dispersées au niveau de la culture. A ce moment (fin novembre), le taux de mycose est maximum ; les taux de parasitisme par Hyménoptères Encyrtidae et de prédation par Coléoptères Coccinellidae sont en augmentation. La plante est dans sa phase de croissance maximale, la majorité des feuilles est jeune et il est probable que le rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  reste élevé .

## 3) Phase de latence

La descendance des cochenilles épargnées est à l'origine de colonies éparpillées dans la culture. L'abondance de l'inoculum fongique, notamment au début de la phase de latence (décembre, janvier), associée à une humidité très élevée et à une température moyenne supérieure à 25°C peut entraîner rapidement la disparition des plus fortes colonies.

La population de P. manihoti se maintient alors à un niveau faible pendant toute la saison des pluies (jusqu'à fin mai). On note cependant une augmentation passagère des effectifs lors de la petite saison sèche (février - mars) probablement en relation avec une diminution de la fréquence des pluies. Le retour de la saison sèche en juin est marquée par une diminution sensible des températures ; les effectifs de la cochenille restent stationnaires.

L'étude effectuée à Ganga Lingolo a permis de préciser le rôle essentiel que joue la température dans le phénomène d'augmentation des effectifs de P. manihoti dans la seconde moitié de la saison sèche. L'importance du facteur température est confirmée par les résultats obtenus en conditions expérimentales. La prise en compte de certaines caractéristiques biologiques de la cochenille du manioc, en particulier sa forte fécondité a conduit à la mise au point d'une méthode simplifiée de détermination de la capacité d'accroissement  $r_c$  d'un individu. L'intérêt de cette méthode, qui fait intervenir le nombre d'oeufs cumulés et ne nécessite donc plus d'observations journalières, pendant la période de ponte, est évident. Cette simplification facilite l'étude simultanée du potentiel biotique de l'insecte dans plusieurs situations expérimentales. Une telle méthode pourrait utilement être mise à profit pour la recherche de variétés de manioc résistantes à la cochenille.

Les niveaux d'effectifs que peut atteindre la cochenille du manioc sont liés à l'état physiologique du végétal : une plante présentant une carence en eau et caractérisée par une valeur relativement faible du rapport  $\frac{K}{Ca + Mg}$  de la sève, est favorable au développement de la cochenille. Le manioc apparaît d'autant plus sensible au manque d'eau, résultant d'une prolongation de la saison sèche, que le pouvoir de rétention d'eau du sol est faible. L'étude simultanée de la dynamique des populations de P. manihoti et de la physiologie du végétal mériterait donc d'être réalisée dans les différentes conditions écologiques de la culture du manioc. En particulier, en savane et en forêt.

L'importance d'un champignon du groupe des Entomophthorales en tant qu'agent de limitation des effectifs de P. manihoti a été démontré ici pour la première fois. En outre, les différents facteurs conditionnant l'apparition et le développement de la mycose dans la population ont pu être précisés. Comparativement à l'action du micro-organisme fongique, celle des entomophages apparaît nettement plus faible. Ces résultats justifient le développement de recherches destinées à mettre en évidence le ou les pathogènes éventuels et à quantifier leur action dans les différentes zones de culture du manioc, en particulier en Amérique du Sud d'où cette plante est originaire. N. fumosa existe-t-elle dans ce sous-continent ? On peut concevoir par ailleurs que les populations sud américaines de la cochenille du manioc hébergent des pathogènes spécifiques locaux ; on pourrait donc en envisager l'introduction en Afrique, ainsi qu'il est réalisé pour les entomophages.

En définitive, une méthode de lutte biologique efficace contre P. manihoti pourrait être envisagée sérieusement lorsque des réponses auront été apportées à l'ensemble des problèmes soulevés ici ; le problème essentiel étant de connaître avec précision l'écosystème d'origine de la cochenille.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago. University Press, 782 p.
- AUCLAIR, J.L. 1965. Feeding and nutrition of the Pea Aphid : Acyrtosiphon pisum (Homoptère Aphidae) on chemically defined diets of various pH and nutrient levels, Ann. Entomol. Soc. America. 58, 6, 855-875.
- 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., vol 40, p. 145-156.
- BERTHELEMI, P., MISSONNIER, J. & ROBERT, Y. 1969. Le puceron noir de la Fève, Aphis fabae Scop. (Hom. Aphididae) et la culture de la féverole de printemps (Vicia faba L.). Facteurs de limitation des populations de l'Insecte et possibilités d'extension de la culture dans l'Ouest de la France. . Ann. Zool. Ecol. anim., 1 (2), 183 -196.
- BERTRAND, H. 1975. Le Congo. Formation sociale et mode de développement économique. François Maspero Edit Paris.
- BETREM, J.G. 1953. Interrelation and Interactions of biotic and abiotic factors in some tropical insects. IX th Int. Congr. Ent, Amsterdam : 278-281 vol 2.
- BIRCH, L.C. 1948. "The intrinsic rate of naturel increase of an insect populations". J. anim. Ecol. 17, 15-16.
- BLANCHET, R. 1979. Dans "Pédologie" tome 2 : Constituants et propriétés du sol. BONNEAU, M. 8 SOUCHIER, B. Ed Masson. Sous la direction de DUCHAUFOUR, Ph. & SOUCHIER, B.
- BONNEMAISON, L. 1946. Action des températures constantes variables sur le développement d'un hemiptère : Eurydema ornatum L. (Pentat) Ann. Epiphyties 12, 115-143.
- BOUCHERY, Y. 1977. Le puceron noir de la fève Aphis fabae Scop. (Homoptère, Aphididae) en Alsace. Fluctuations de populations sur féverole de printemps en relation avec les facteurs du milieu (température, pluviométrie, aphidiphages, plante-hôte). Ann. Zool. Ecol. animale, 9 N° 1, 63-86.
- BOUSSIENGUE, J. 1979. Contribution à la biologie de Phenacoccus manihoti. Mat. Ferr., ravageur du manioc au Congo. Rapport de stage, O.R.S.T.O.M. Brazzaville, 76 p.

- BROBYN, P.J. et WILDING, N. 1977 . Invasive and developmental processes of Entomophthora species infecting Aphids. Trans. Br. mycol. Soc., 69 (3) : 349-366.
- CARL, K.P. 1975. An Entomophthora sp. (Entomophthorales : Entomophthoraceae) pathogenic to Thrips spp. (Thysanoptera : Thripidae) and its potential as a biological control agent in glasshouses. Entomophaga 20, 381-8.
- CARTIER, J.J. 1968. Factors of host plant specificity and artificial diets. Bull. Entom. Soc. America. 14. 18-21.
- CAULLIEZ, A. et FILLIAS, F. 1978. Conservations et exploitations des ressources génétiques afférentes à Manihot esculenta Crantz . Rapport bibliographique O.R.S.T.O.M.
- CERIGHELLI, R. 1955. "Cultures tropicales, I plantes vivrières. Ed Nouvelle Encyclopedie Agricole.
- CHABOUSSOU, F. 1972. La trophobie et la protection de la plante. Revue des questions scientifiques. Tome 143, N° 2 et n° 3, 27 -47, 176-208 Bruxelles.
- CHABOUSSOU, F. 1974. Le conditionnement physiologique des citrus comme moyen de lutte vis-à-vis des ravageurs des agrumes. Fruits, jan. vol. 29, n° 1 p. 23.33.
- CHAPMAN, R.F., PAGE, W.W. & COOK, A.G. 1979. A Study of population changes in the grasshopper, Zonocerus variegatus, in southern Nigéria . J. Anim. Ecology. 48 ; 247.270.
- CHAPMAN, R.F. & PAGE, W.W. 1979. Factors affecting the mortality of the Grasshopper, Zonocerus variegatus, in Southern Nigeria . J. Anim. Ecology, 48 : 271 -288.
- COLEMAN, M.A. & KUNIH KANNAN, M.A. 1918. Some scale insect pests of coffee in south India. Department of Agriculture Mysore State p. 32-41.
- COURS, G. 1950. "Le manioc à Madagascar". Th. Sc. Doct. Univ. Paris, Ser. A.504 n° 528.
- COX, J.M. & WILLIAMS, D.J. 1981. The cassava mealybug and its parasites in Paraguay and Bolivia. Biocontrol-News and Information 2 (2) 88.

- COX, J.M. & WILLIAMS, D.J. 1981. An account of cassava mealybugs (Hemiptera : Pseudococcidae) with a description of a new species. Bull. ent. Res. 71, 247-258.
- DAJOZ, R. 1974. Dynamique des populations. MASSON, Paris 301 pp.
- 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.
- DEDRYVER, C.A. 1978. Rôle de l'humidité relative sur le développement du champignon parasite, Entomophthora aphidis HOFFMANN dans les populations de l'aphide Sitobion avenae F., en 1976 dans l'Ouest de la France. C.R. Acad. Sci. Paris (D) 286, 1723-1726.
- DEDRYVER, C.A. 1978. Facteurs de limitation des populations d'Aphis fabae dans l'Ouest de la France . III. Répartition et incidence des différentes espèces d'Entomophthora dans les populations. Entomophaga 23, (2) 137-151.
- DEDRYVER, C.A. 1978. Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. I. Répartition et évolution des populations de Sitobion avenae F., Metopolophium dirhodum WLK. et Rhopalosiphum padi L. , de 1974 à 1977 sur blé d'hiver dans le Bassin de Rennes. Ann. Zool. Ecol. Anim. 10, (3): 483-505.
- DEDRYVER, C.A. 1979. Déclenchement en serre d'une épizootie à Entomophthora fresenii sur Aphis fabae par introduction d'inoculum et régulation de l'humidité relative. Entomophaga, 24 (4) : 443 -453.
- DEDRYVER, C.A. 1984. Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. II. Répartition spatio-temporelle et action limitative de trois espèces d'Entomophthoraceae. Entomophaga, 26 (4) : 381-393.
- DEDRYVER, C.A. , VIBLE, JC. & ANGLADE, P. 1977. Evolution des populations de Rhopalosiphum padi L. et de Macrosiphum (Sitobion) avenae F. (Homoptères Aphididae) en 1975 sur blé dur en Gironde. Action régulatrice des Entomophthora. Influence sur le rendement. Rev. Zool. Agric. 77, 50-62.
- DE LOACH, C.J. 1974. Rate of increase of populations of cabbage, Green Peach and Turnip . aphids at constant temperatures. Ann. Entomol. Soc. Amer., 67 : 3 , 332-340.
- DE PALMA, P.A. & YOUNG, G.G. 1963. Rapid Staining of Candida albicans in tissue by periodic acid oxidation, basic fuchsine and light green. Stain. Technol. 38 :257-259.

- DERONZIER, S. & ATGER, P. 1980. Eléments d'étude de la dynamique des populations de Psylla pyri L. dans la Basse Vallée du Rhône : période hivernale et printanière. Acta Oecologica/Oecol. Applic. 1 (3) 247-258 .
- DEWHURST, C.F. 1978. Acrididae killed by the fungus . Entomophthora grylli FRES. in Kenya. Entomologist's Monthly Magazine, 113-168.
- DE WILDE, J., BONGERS, W. et SCHOONEVELD, H. 1969. Effects of hostplant age on phytophagous insect. Ent. Exp. et appl. Vol 12, p 5, 714-720.
- DIA- BA- NGOUAYA, M. 1981. Etude des paramètres bioécologiques d'Exochomus flaviventris (Col. Coccinellidae) prédateur de Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidae) au Congo. Mémoire de fin d'études, ORSTOM, Brazzaville, 34 p.
- DULONG, R. 1971. Le manioc à Madagascar. L'Agronomie tropicale ; série : Riz, Rizicultures et Cultures vivrières Tropicales. 8 : 791-829.
- EVANS, H.G. 1974. Natural control of Arthropods, with special reference to ants (Formicidae), by Fungi in the tropical high forest of Ghana. J. app. Ecol. 11 : 37- 49.
- EVLAKHOVA A.A. VORONINA E.G. 1967. Entomophthorous fungi as natural factor in decreasing pea aphid populations. "Insect. Pathology and Microbial control". Proc. Int. Coll. Ins. Pathol. and Microbial Control. Wageningen, 1966, 280-281, North-Holland Publ. Co, Amsterdam.
- EZUMAH, H.C. and KNIGHT, A. 1978. Some notes on the mealybug, Phenacoccus manihoti Mat. Ferr. incidence on manioc (Manihot esculenta) in Bas-Zaïre. Proceedings of the International Workshop on the cassava mealybug, Phenacoccus manihoti Mat. Ferr. Pseudococcidae. Proceedings Series N° 1 : 7-13.
- FABRES, G. 1977, Intervention de Synnematium jonesii (Fungi imperfecti) et d'Aphytis cochereaui (Hym. Aphelinidae) lors d'une pullulation de Lepidosaphes beckii (Hom. Diaspididae) dans les habitats ombragés de la Nouvelle Calédonie. Ann. Zool. Ecol. anim. 9 (4) 601-614.
- FABRES, G. 1979. Analyse structurelle et fonctionnelle de la biocoenose d'un homoptère (Lepidosaphes beckii, HOM. Diaspididae) dans deux types d'habitats agrumicoles de la Nouvelle Calédonie. Travaux et documents de l'ORSTOM N° 113, 291 p.

- FABRES, G. a. 1981. Première quantification du phénomène de gradation des populations de Phenacoccus manihoti (Hom. Pseudococcidea) en République Populaire du Congo. Agronomie, 1 (6) 483-86.
- b. 1981. Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc. Phenacoccus manihoti. (Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. II. Etude morphologique comparative des trois espèces dominantes de Coccinellidae (Col.) Cah. ORSTOM, Ser. Biol. N° 44, 3-8.
- FABRES, G. 1982. Bioécologie de la cochenille du manioc (Phenacoccus manihoti Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. I. Variations d'abondance et facteurs de régulation. Agron. Trop. 36 (4), 369-377.
- FABRES, G. & BOUSSENGUE, J. 1981. Bioécologie de la cochenille du manioc. (Phenacoccus manihoti, Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. I. Cycle évolutif et paramètres biologiques. Agron. Trop. 36 (1), 82-89:
- FABRES, G. & MATILE-FERRERO, D. 1980. Les entomophages inféodés à la cochenille du manioc en République Populaire du Congo (Phenacoccus manihoti HOM. Pseudococcidae. I) Les composantes de l'entomocoenose et leurs inter-relations. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 16, (4), 509-515.
- FARGUES, J. et REMAUDIERE, G. 1977. Considérations on the specificity of entomopathogenic fungi. Mycopathologica, 62, 1 : 31-37.
- FENNAH, R.G. 1953. Some aspects of the food problem of homoptera in the humid areas of the Neotropical region. IXth Int. Congr. Ent. Amsterdam, Vol 2 : 260-265.
- FERRON, P. ; HUGER, A.M. & MULLER-KOGLER, E. 1966. Sur la coloration histologique contrastée des hyphes chez les Insectes atteints de mycose. Entom. exp. appl. 9, 433-443.
- FERRON, P. 1975. Les champignons entomopathogènes : évolution des recherches au cours des dix dernières années : Ann. Inst. nat. agr. Alger, 5, (6), 168-207.
- FISHER, F.E. 1950. Entomogenous fungi attacking scale insects and rust mites on citrus in Florida. Jour. Econ. Ent. Vol 43, (3) : 305-309.
- FLANDERS, S.E. 1970. Observations on host plant induced behavior of scale insects and their endoparasites. Canad. Entomologist. 102, n° 8. 1913-1920.

- FRAENKEL, G. 1969. Evaluation of our thoughts on secondary plant substances. Ent. exp. et appl. 12, 473-486.
- FRAZER, B.D. 1972. Life Tables and intrinsic rates of increase of apterous black bean aphids and pea aphids, on broad bean. Can. Entom. 104, 1717-1722.
- GRASSE, P.P. 1951. Traité de zoologie. Tome X, fascicule II. Ed. Masson.
- GREATHEAD, D.J. 1978. Biological control of mealybugs (Homoptera, Pseudococcidae) with special reference to Cassava Mealybug (Phenacoccus manihoti MAT. FERR.) in Proc. inter. workshop on the Cassava Mealybug. Phenacoccus manihoti MAT. FERR. (Pseudococcidae), INERA, M'Vuazi, Zaïre (june 26-29, 1977). Intern. Inst. trop. Agric. Ibadan, july 1978 : 70-80.
- GROCOTT, R.G. 1955. A Stain for fungi in tissue sections and smears using Gomori's methenamine. Silver nitrate technic. Amer. J. Clin. Path. 25 :975-979.
- GUSTAFSSON, M. 1969. On species of the genus Entomophthora FRES. in Sweden. III. Possibility of usage in Biological control. Lantbr.högsk. annlr. 35, p. 235-274.
- GUTIERREZ, J. 1976. Etude biologique et écologique de Tetranychus neocaledonicus André (Acariens Tetranychidae). Thèse d'Etat. Travaux et Documents de l'ORSTOM.
- HAHN, S.K., HOWZANO, A.K. & TERRY, E.R. 1974. "Cassava Breeding at the International Institute of Tropical Agriculture". Proc. 3rd intl. Symp. Trop. Root Crops, Ibadan, Nigéria.
- HAHN, S.K. and Williams, R.J. 1973. Investigations on cassava in the Republic of Zaïre. Rapport au Commissaire d'état à l'agriculture, Republic of Zaïre. Ibadan, Nigéria, IITA, 1-12.
- HALL, R.A. & PAPIEROK, B. 1982. Fungi as biological control agents of arthropods of agricultural and medical importance. Parasitology, 84, 205-240.
- HARADA, K. 1977. A modified allochrome procedure for demonstrating mycobacteria in tissue sections Int. Journ. Leprosery 45 (1), 49-51.
- HELLER, R. 1981. Physiologie Végétale 1. Nutrition. Masson, Paris 244 p.
- HENDRICKX, F.L. 1943. Une épidémie fongique du criquet Zonocerus variegatus due à Empusa grylli (Fres.) Nowak. Recherches communications de l'Institut National d'Etude Agronomique du Congo Belge, 1 : 16-20.

- HERREN, H.R. 1982. Recent advances in the Biological control of the cassava mealybug (Phenacoccus manihoti MAT. FERR. Homoptera : Pseudococcidae). Second West African Regional Root Crops Workshop, Monrovia, Liberia.
- HOFFMANN, M. & SAMISH, R.M. 1969. Free amine content in fruit tree organs as indicator of the nutritional status with respect potassium. Or. Int. Coll. on Plant. analy. and. Ferti. Problem.
- 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, 121-51.
- HUGHES, R.D. 1963. Population dynamics of the cabbage aphid. Brevicoryne brassicae. J. anim. Ecol. 32, 393-424.
- IHEAGWAM, E.U. 1981. The influence of temperature on increase rates of the cassava mealybug. Phenacoccus manihoti MAT. FERR. (Homoptère : Pseudococcidae). Rev. Zool. Afr. 95, 959-967.
- IHEAGWAM, E.U. 1981. Natural enemies and alternative host plant of the cassava mealybug. Phenacoccus manihoti in south eastern Nigeria. Rev. Zool. Afr. 95 : 433-438.
- I.I.T.A. 1981. Two cassava plant mechanisms : their effect on mealybug Résistance. Research Highlights. 41-44. Ibadan Nigéria.
- I.I.T.A. 1981. Agro-climatic considérations for Cassava Cropping. Research Highlights . 45-47. Ibadan. Nigéria.
- JOLIVET, E. 1969. Mise au point : physiologie de la tubérisation. Ann. Physiol. Vég. 11 (3), 265-301.
- JOHNSTON, J.R. 1915. The entomogenous fungi of Puerto Rico. Puerto Rico Board of Commissioners of Agr. Bull. 10 : 1-33.
- KIYINDOU, A. 1982. Caractéristiques biologiques de Hyperaspis senegalensis HOTTENTOTTA MULSAN. et de Exochomus flaviventris MADER (Col. Coccinellidae) principaux prédateurs de la cochenille du manioc Phenacoccus manihoti MAT. FERR. (Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. Doc. Ronéo, publication de l'ORSTOM de Brazzaville , 7 p.
- LATTEUR G. 1977 . Sur la possibilité d'infection directe d'Aphides par Entomophthora à partir de sols hébergeant un inoculum naturel. C.R. Acad. Sc. Paris 284 Série D. 2253-2256.

- LAUGHLIN R. 1965. Capacity for increase : a useful population statistic.  
J. anim. Ecol. 34, 77-91.
- LE BERRE, J.R. 1976. Ecologie : Dynamique des populations animales. Laboratoire d'Entomologie et d'écophysiologie expérimentales. Université Paris-Sud. Centre d'Orsay.
- LESLIE, P.H. & PARK, T. 1949. The intrinsic rate of natural increase of Tribolium castaneum Herbst. Ecology, 30 : 469-477.
- LEUSCHNER, K. 1978. Preliminary observations on the cassava mealybug. Proceedings of the International Workshop on the cassava mealybug. Phenacoccus manihoti MAT. FERR. Proceedings Series N° 1. 15-19.
- MATANMI, B.A. 1979. Entomophthora apiculata (Thaxter) Gustafs. (Zygomycètes, Entomophthorales) as a pathogen of calypterate flies in Nigeria. Mycopathologia, 69, 157-160.
- MATILE-FERRERO, D. 1976. Les cochenilles nuisibles au manioc en République Populaire du Congo, rapport de mission. Mus. Nat. Hist. Nat., Ent. Paris 14 p. polycopiées.
- MATILE-FERRERO, D. 1977. Une cochenille nouvelle nuisible au manioc en Afrique équatoriale, Phenacoccus manihoti n. sp. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae). Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.) 13, 145-152.
- MATILE-FERRERO, D. 1978. Cassava mealybug in The People's Republic of Congo. pp. 29.46 in NWANZE, K.F. & LEUSCHNER, K. (Eds.) Proceedings of the International Workshop on the Cassava Mealybug Phenacoccus manihoti MAT. FERR. (Pseudococcidae) held at INERA. M'vuazi, Bas Zaïre, Zaïre, June 26-29 1977. 85 pp Ibadan Nigeria, Int. Inst. Trop. Agric.
- Mc MANUS, J. F.A. 1946. Histological démonstration of mucus after périodic acid. Nature, London 158 : 158-202.
- MISSENIER, J. ROBERT, Y. & THOIZON G. 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à Entomophthorales chez trois Aphides, Aphis fabae, Scop. Capitophorus horni BORNER et Myzus persicae. SULZ. Entomophaga, 15. (2). p. 171-192.
- MITTLER, T.E. & DADD, R.H. 1964. Gustatory discrimination between liquids by the aphid Myzus persicae (Sulzer) Ent. exp. appl. 315-328.

- MOREAU, J.P. et GAHUKAR, R. 1975. Importance of experimental methods in the studies on plant insects relationships. Ann. Zool. Ecol. Anim. Vol 7, BT1, 119-136.
- MORRIS, R.F. 1959. Single factor analysis in population dynamics . Ecology 40 : 580-588.
- MUMA, M.H. 1955. Factors contributing to the natural control of citrus insects and mites in Florida. Jour. Econ. Ent. Vol 48 (4) : 432-438.
- NARASIMHAN, M.J. 1970. Entomogenous fungi and possibility of their use for biological control of insect pests in India. Indian Phytopathology Vol XXIII : 16-26.
- NASSAR, M.M.A. 1978. Conservation of the genetic resources of cassava (Manihot esculenta). Determination of wild species localities with emphasis on probable origin. Economic Botany, 32 : 311-320.
- NEWMAN, G.G. & CARNER, G.R. 1975. An Entomophthora infection of the adult cluster fly, Pollenia rudis. Journal of the Georgia Entomological Society 10, 315-26.
- NWANZE, K.F. 1978. Biology of the cassava Mealybug. Phenacoccus manihoti MAT. FERR. in the republic of Zaïre in Proc. intern. workshop on the cassava Mealybug. Phenacoccus manihoti . MAT. FERR. (Pseudococcidae) . INERA, M'Vuazi, Zaïre, . June 26-29. 1977. Intern. Inst. Trop. Agric. Ibadan. July 1978 : 20-28.
- NWANZE, K.F. 1982. Relationships Between Cassava Root Yields and Crop infestations by the mealybug, Phenacoccus manihoti . Tropical Pest Management 28(1) 27-32.
- NWANZE, K.F., LEUSCHNER, K. & EZUMAH, H.C. 1979. The Cassava Mealybug. Phenacoccus sp. Pans, 25 (2) 125-130.
- O. JONES, W. 1959. Manioc in Africa. Stanford University Press, Stanford, California.
- PAGE, W.W. 1978. The biology and control of the grasshopper Zonocerus variegatus, Pans, 24 (3) : 270-277.
- PAINTER, R.H. 1951. Insect resistance in crop plants. Ed. Macmillan company, New-York, 488 p.
- PEAIRS, L.M. 1914. The relation of temperature to insect development. (J. econ. Ent. 7 p. 174-179.

- PETCH, T. 1926. Studies on entomogenous fungi XI. Empusa lecanii. Trans. Brit. Mycol. Soc. 11 : 254-258.
- PETERS, K.M. & BERRY, R.E. 1980. Resistance of hop varieties to twoathed spider mite. J. Econ. Entomol. 73 (2) : 232-234.
- PEYROT, B. 1980. Facteurs et processus de dégradation du site de Brazzaville. Université Marien Gouabi, Brazzaville.
- PYNAERT, L. 1951. Le Manioc. Belg. Min. Col. 2d. ed.
- RABASSE, J.M. 1974. Perspectives d'utilisation des mycoses à Entomophthorales contre les Aphides. Sciences Agronomiques Rennes p. 21-35.
- RABASSE, J.M. & DEDRYVER, C.A. 1982. Facteurs de limitation des populations d'Aphis fabae dans l'Ouest de la France. IV. Nouvelles données sur le déroulement des Epizooties à Entomophthoracées sur féverole de printemps. Entomophaga, 27 (1) : 39-53.
- RABASSE, J.M. & ROBERT, Y. 1975. Facteurs de limitation des populations d'Aphis fabae dans l'Ouest de la France. II. Incidence des mycoses à Entomophthora sur les populations des hôtes primaires et de la féverole de printemps. Entomophaga, 20 : 49-63.
- RAINCE, A.K. , BENEPAL, P.S. et SHEIKH, A.Q. 1980. Effects of excised and intact leaf methods, leaf size, and plant age on Mexican bean beetle feeding. Ent. exp. et appl. 27, 303-306.
- RAUTAPAA J. 1976. Control of Rhopalosiphum padi (L.) (Hom. Aphididae) on cereals. Annls. agric. fenn. 15, 101-110.
- REES, O.L. 1931. The morphology and development of Entomophthora fumosa . Amer. Jour. Botany Vol. XIX. N° 3 : 205-217.
- REMAUDIÈRE G. 1977. Sur quelques Aphidoidea de la Polynésie Française. Bull. Soc. Entomol. Fr. 82, 150-155.
- REMAUDIÈRE, G., DEDRYVER, C.A., LATGE, J.P. , LECLANT, F., PAPIEROK, B. & ROBERT, Y. 1976. Réflexions sur les récentes pullulations de pucerons sur les épis de céréales en France. La Défense des végétaux N° 178. p. 76-83.
- REMAUDIÈRE, G. & KELLER, S. 1980. Révision systématique des genres d'Entomophthorales à potentialité entomopathogène. Mycotaxon 11, 323-338.

- REMAUDIERE, G., KELLER, S., PAPIEROK, B., & LATGE, J.P., 1976. Considérations systématiques et biologiques sur quelques espèces d'Entomophthora du groupe sphaerosperma pathogènes d'insectes (Phycomycètes : Entomophthoraceae) Entomophaga 21, 163-177.
- REMAUDIERE, G., LATGE, J.P. & MICHEL, M.F. 1980. Evolution des populations de pucerons du littoral de Basse-Normandie. Acta Oecol. Oecol. Applic. 1. 341-355.
- REMAUDIERE, G., LATGE, J.P. & MICHEL, M.F. 1980. Ecologie comparée des Entomophthoracées pathogènes de pucerons en France littorale et continentale. Entomophaga. 26, 157-178.
- ROBERT, Y. 1969. Les pucerons de l'Artichaut dans l'Ouest de la France : sur une espèce particulièrement nuisible, Capitophorus horni BORNER. C.R. Acad. Agric. France. 410-420.
- ROBERT, Y., RABASSE, J.M. & Joëlle ROUZE-JOUAN, 1972. Régulation naturelle des populations de Capitophorus horni BORNER (Hom. : Aphididae) par Hyménoptères Aphididae et Entomophthorales. Entomophaga. 17, 59-69.
- ROBERT, Y., RABASSE, J.M. & SCHELTES, P. 1973. Facteurs de limitation des populations d'Aphis fabae SCOP. dans l'Ouest de la France. I. Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur féverole de printemps. Entomophaga, 18. 61-75.
- ROGERS, D.J. 1963. "Studies of Manihot esculenta Crantz and related species". Bull. Torrey Bot. Club, 90, 43-54.
1965. "Some botanical and ethnological considérations of Manihot esculenta". Econ. Bot. 19, 369-77.
- SCHVESTER, D. 1956. Rapports écologiques entre les cochenilles diaspinés et leur plante-hôtes. Rev. Zool. Agric. Appl. 4,6,7,9, 24 p.
- SCHWARTZ, D. 1980. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Ed. Flammarion, 279 p.
- SHANDS, W.A., SIMPSON, G.W., HALL, I.M. 1963. Importance of entomogenous fungi in controlling aphids on potatoes in Northeastern Maine. Maine agri. exp. Sta. tech. Bull. 6, 42 pages.
- SICARD, J.C. 1981. Étude comparative de la résistance de 4 variétés d'aubergine à l'aleurode des serres : Trialeurodes vaporariorum WESTWOOD. Mémoire de D.E.A. Aix-Marseille, 35 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.
- SILVA, A.B. 1977. Cochonilha das ponteiros da mandioca Phenacoccus sp. An. Soc. entomol. Bras. 6, 315-317.
- SILVESTRE, P. & ARRAUDEAU M, 1982. Le Manioc. Techniques Agricoles et Productions Tropicales, XXXII. Ed. G.P. Maisonneuve & Larose. Paris 262 p.
- SOPER, R.S. & MACLEOD, D. 1981. Descriptive Epizootiology of an Aphid mycosis. United States Department of Agriculture. Science and Education Administration Technical Bulletin N° 1632. 17 p.
- SPEARE, A.T. 1912. Fungi parasitic upon insects injurious to sugar cane. Rep. Exp. Sta. Hawaiian Sugar Planter's Ass. Path. and physiol. Ser. Bull. 12. 62 pp.
- SPEARE, A.T. 1922. Natural control of the citrus mealybug in Florida. U.S.D.A Bull. 117, 18 pp.
- STEYN, J.J. 1951. The effect of low calcium, phosphorum or nitrogen on the life cycle of red scale (Aonidiella aurantii M.) J. Ent. Soc. S. Africa, 14, 165-170.
- SUKHLA, G.S. & TRIPATHI, N. 1979. Studies on the preference of crawlers of Sugarcane Scale Insect, Melanaspis glomerata (GREEN) (Hemiptera : Coccidae) in relation to the age of the internodes of Sugarcane. Indian Sugar 29, (5) 535-536.
- SUTER H. & KELLER, S. 1977. Oekologische Untersuchungen an feldaulich wichtigen Blattlausarten als Grundlage für eine Befallsprognose. Z. Angew. Entomol. 83, 371.393.
- SYLVESTRE, L. 1973. Aspects agronomiques de la production du manioc à la Ferme d'Etat de Mantsumba (République Populaire du Congo). IRAT, Paris, rapport de mission 35 p.
- TANIGOSCHI, L.K., HOYT, S.C. BROWNE, R.W. & LOGAN, J.A. 1977. Influence of temperature on Population increase of Tetranychus Mc.Danielli. Ann. Entomol. Soc. Amer. 68, 972-978.

- THIEM H. 1938. Condition of the gradation of insects. Arb. phys. u. ang. Ent. Berlin Dahlem. 3, 229-255.
- THOIZON Geneviève, 1970. Spécificité du parasitisme des Aphides par les Entomophthorales. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 6, 517-562.
- ULLYETT, G.C. & SCHONKEN, D.B. 1940. A fungus disease of Plutella maculipennis CURTIS in South Africa, with notes on the use of entomogenous fungi in insect control. Union S. Africa oept. Agr. and for. Sci. Bull. 218, 1-24.
- UVAROV, B.P. 1931. Insects and Climate (Trans. Ent. Soc. London 79 p. 1. 247).
- VAN DER VECHT, J. 1953. On some aspects of the numerical variation of insects in the tropics. IX th. Int. Cong. Ent. Amsterdam : 272-277 vol. 2.
- WAY, M.J. & CAMEL, M.E. 1970. Self régulation in aphid populations in BOER, P.J. and GRADWELL, G.R.. Dynamics of populations, 232-242, Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- WILDING, N. 1969. Effect of humidity on the sporulation of Entomophthora aphidis and E. taxteriana. Trans. Brit. Mycol. Soc.; 53, 126-130.
- WILDING, N. 1972. Resting spore formation by Entomophthora fresenii. Rep. Rothamsted. exp. Sta. for. 1972. 1, 205.
- WILDING, N. 1975. Entomophthora species infecting pea aphid. Trans. R. ent. Soc. 127, 171-183.
- WILDING, N. 1981. Pest control by Entomophthorales in "Microbial control of Pests and plant diseases 1970-1980". Ed. BURGESS, H.D. , Academic Press, London & New-York.
- WILDING, N. & PERRY, J.N. 1979. Studies on Entomophthora in populations of Aphis fabae on field beans. Ann. appl. Biol. 94, 367-378.
- WILLIAMS, D.J. 1970. The mealybugs (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) of sugarcane, rice and sorghum. Bull. ent. Res. 60, 109-188.
- WYATT, J.T. , WHITE, P.F. 1977. Simple estimation of intrinsic increase rates for Aphids and Tetranychid mites. J. appl. ecol. 14, 757-766.

YEN, I.C., ALI, F. & YASEEN, M. 1982. Investigations of Mononychellus tanajoa (BONDAR) and the cyanogenic glucosides of cassava. Manihot esculenta (Crantz) Commonwealth Institute of Biological Control, Gordon Street, Curepe, Trinidad, West Indies.

YENDOL W.G. 1968. Factors affecting germination of Entomophthora conidia. J. Invert. Pathol. 10, 116-121.

ZIMMERMANN, A. 1901. De Dierlijke Vijanden der Koffiecultuur op Java, Deel II Medecleel. uit's Lands, Plantentium, 44, 25-27.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION .....	5
Le manioc et son importance économique .....	5
Les problèmes phytosanitaires du manioc : la cochenille <u>Phenacoccus manihoti</u> .....	7
Les recherches sur <u>P. manihoti</u> en R.p. du Congo .....	9
Présentation et but du travail .....	9
A. RECHERCHES SUR <u>Phenacoccus manihoti</u> EN CULTURE TRADITIONNELLE .....	13
I. Généralités sur la culture du manioc dans la région du "Stanley Pool" .....	13
1. Situation géographique et climatique de la région du "Stanley Pool" .....	13
2. La culture du manioc .....	13
II. Méthodes d'étude .....	16
1. Relevés météorologiques .....	16
2. Dénombrement des cochenilles et de leurs ennemis naturels .....	17
3. Méthodes d'étude de la mycose .....	18
4. Observations en histologie du trajet des stylets dans le végétal .....	20
5. Mesure de la teneur en eau du sol et analyse de la sève .....	20
III. Résultats .....	22
1. Les cochenilles et l'entomofaune associée .....	22
2. Description de l'Entomophthorale <u>Neozygites fumosa</u> .....	23
3. Variations globales des effectifs de <u>P. manihoti</u> et de <u>F. virgata</u> .....	24
4. Influence de différents facteurs sur les variations de l'ef- fectif de <u>P. manihoti</u> et du taux de mycose .....	32

a) Influence de la variété de manioc .....	32
b) Influence de la répartition horizontale des cochenilles .....	36
c) Influence de la répartition verticale des cochenilles .....	41
d) Influence du stade de développement de la cochenille .....	41
 IV. Discussion .....	 43
1. Rôle des facteurs climatiques dans la dynamique des populations de <u>P. manihoti</u> .....	 46
a) Température et humidité relative .....	46
b) Précipitations .....	47
2. Rôle des facteurs trophiques .....	50
3. Rôle des ennemis naturels : la mycose à <u>Neozygites fumosa</u> .....	51
a) Les Entomophthorales pathogènes de cochenilles .....	51
b) Importance relative des différents ennemis naturels à Ganga Lingolo .....	52
c) Déroulement de la mycose à <u>N. fumosa</u> .....	52
1. Influence de l'humidité relative .....	52
2. Influence de la densité de l'hôte .....	54
3. Influence du stade de l'hôte .....	55
4. Influence de l'emplacement de l'hôte sur le végétal .....	55
d) Les Entomophthorales comme agents de régulation des populations d'insectes en zones intertropicales .....	55
 B. RECHERCHES EXPERIMENTALES SUR LE POUVOIR DE MULTIPLICATION DES POPULATIONS DE <u>Phenacoccus manihoti</u> .....	 57
I. Définition et calcul simplifié de la capacité d'accroissement ....	57
II. Matériel et méthodes expérimentales .....	64
1. Obtention des plants de manioc expérimentaux et élevage de routine .....	64

2. Mise en place et suivi des cohortes .....	65
3. Dispositifs et méthodes d'étude des facteurs climatiques .....	67
a) Température et humidité relative .....	67
b) Rôle direct des précipitations .....	69
1. Mise en place des plants et suivi de l'expérience .....	69
2. Simulation d'une pluie violente .....	69
3. Simulation d'une pluie fine .....	70
4. Méthodes d'étude des facteurs dépendants de la plante .....	70
a) Influence de l'approvisionnement de la plante en eau .....	70
b) Influence de l'âge des feuilles .....	71
c) Influence variétale .....	72
5. Méthode d'étude d'un facteur lié à l'insecte : la densité .....	72
III. Résultats .....	73
1. Influence de la température et de l'humidité relative sur le développement de <u>P. manihoti</u> .....	73
a) Température .....	73
b) Humidité relative .....	73
2. Influence de la température et de l'humidité relative sur la capacité d'accroissement de <u>P. manihoti</u> .....	77
3. Influence mécanique des précipitations .....	77
4. Influence des facteurs liés à la plante .....	83
a) Rôle de l'approvisionnement de la plante en eau .....	83
b) Influence de l'âge des feuilles .....	89
c) Influence variétale .....	89
5. Influence d'un facteur lié à l'insecte : la densité .....	92

IV. Discussion .....	92
1. Rôle des facteurs climatiques dans la dynamique des populations de <u>P. manihoti</u> .....	93
a) Température et humidité relative .....	93
b) Rôle mécanique des précipitations .....	94
2. Rôle des facteurs trophiques .....	94
a) Etat physiologique du végétal .....	94
b) Influence variétale .....	95
c) Rôle de la composition de la sève sur l'alimentation de <u>P. manihoti</u> .....	96
3. Rôle de la mycose à <u>N. fumosa</u> .....	97
C. SYNTHESE ET CONCLUSION .....	99

#### BIBLIOGRAPHIE

LE RÜ, Bruno      Contribution à l'étude de l'écologie de la cochenille du manioc,  
Phenacoccus manihoti (Hom. Coccoidea, Pseudococcidae) en  
République Populaire du Congo.

RESUME:

Dans le Stanley Pool (République Populaire du Congo), l'augmentation des effectifs de Phenacoccus manihoti, dans la seconde moitié de la saison sèche, est surtout liée à l'augmentation de la température moyenne. La densité maximale de cochenilles est observée à la fin de la saison sèche, alors que les plantes souffrent d'une carence en eau. La chute des populations, en début de saison des pluies, coïncide en 1982 avec une expansion épizootique de l'Entomophthorale Neozygites fumosa. Les insectes entomophages locaux ont une action régulatrice faible.

Grâce à une méthode simplifiée de détermination de la capacité d'accroissement  $r_c$ , la température et l'hygrométrie les plus favorables à la cochenille ont été précisées. La capacité d'accroissement de P. manihoti varie selon l'état physiologique du végétal, en liaison avec le rapport  $K/Ca + Mg$  de la sève.

La synthèse des observations de terrain et des données expérimentales conduit à l'établissement d'un schéma raisonné de la dynamique des populations de la cochenille du manioc.

MOTS CLES: Phenacoccus manihoti, dynamique des populations, facteurs climatiques, capacité d'accroissement  $r_c$ , entomopathogène (Neozygites fumosa), manioc, état physiologique, Congo.