

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS-SCIENCES NATURELLES

présentée

À L'UNIVERSITÉ PARIS VI

par

Dominique GILLON

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

RECHERCHES BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES

SUR LES HÉMIPTÈRES PENTATOMIDES D'UN MILIEU HERBACÉ TROPICAL

Soutenue le 10 mars 1973 devant la Commission d'Examen :

MM. LAMOTTE	Président
BERGERARD	} Examineurs
CARAYON	
BOURLIÈRE	
GRISON	

AVANT-PROPOS

Le présent travail s'intègre dans un large programme d'ensemble cherchant à réaliser "l'étude quantitative" d'une biocénose tropicale" à la station d'Ecologie Tropicale de Lamto.

Nous voudrions ici exprimer toute notre reconnaissance à ceux qui ont participé à la réalisation de ce travail.

Tout d'abord et surtout Monsieur le Professeur M. Lamotte qui a suscité, puis dirigé nos recherches tout au long des années.

Monsieur J. Carayon, du Muséum National d'Histoire Naturelle, dont les conseils nous ont toujours été des plus précieux et qui nous a constamment encouragée.

Monsieur le Professeur F. Bourlière qui a régulièrement suivi les différentes étapes de nos recherches.

Monsieur J. Pernès, de l'ORSTOM, qui nous a amicalement et patiemment guidée dans le choix et la réalisation des tests statistiques.

Monsieur H. Schouteden, du Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren, qui a identifié la plupart des espèces de Pentatomides, puis Monsieur R. Linnavuori, de Finlande, qui nous a aidée à résoudre de délicats problèmes de systématique.

Monsieur J.L. Tournier qui, dès notre arrivée en Afrique, nous a initiée au pays.

Tout le personnel européen et africain de la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto qui a participé au travail des relevés sur le terrain et l'a même dirigé en notre absence : Messieurs R. Lapadu, J.F. Jézéquel et J. Léviex.

Enfin tout le personnel du laboratoire d'Entomologie du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé qui nous a aidée à réaliser les élevages.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
I. MATERIEL ET METHODES	5
A. LES PENTATOMIDES DE LA STRATE HERBACEE	7
1) Identification des espèces (7)	
2) Les espèces de la strate herbacée (8)	
3) Les sous-familles de Pentatomides (11)	
B. TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE	13
1) Le problème de l'échantillonnage des Pentatomides d'une strate herbacée (13)	
a) Fauchage (14)	
b) Comptage sur quadrats (14)	
c) Capture-marquage-recapture (15)	
2) Techniques utilisées et comparaison entre elles (17)	
a) Description des techniques (17)	
b) Comparaison des méthodes (17)	
- variance et précision des relevés (18)	
- . 1, 10 et 25 m ² (18)	
- . 25 et 100 m ² (20)	
- fidélité des relevés selon l'heure de la journée (20)	
3) Valeur de ces techniques pour différentes recherches (22)	
a) Etude des effectifs et des biomasses globales de Pentatomides (22)	
b) Etude des adultes (23)	
c) Etude des jeunes (24)	
d) Etude de la composition spécifique du peuplement (27)	
e) Etude par espèce (30)	
4) Méthode d'estimation du poids des Pentatomides récoltés dans les grands relevés (32)	
a) Exposé de la méthode (32)	
- poids des adultes (32)	
- poids des larves (32)	
b) Vérification de la méthode (32)	
5) Relevés utilisés pour l'étude quantitative des Pentatomides (35)	
C. ELEVAGES	37
1) Techniques d'élevage (37)	
a) Elevages sous conditions semi-naturelles (37)	
b) Elevages en laboratoire (38)	
- la nourriture (38)	
- les cages (39)	
2) Succès et échecs dans les élevages (42)	
3) Interprétation des résultats obtenus en élevage (43)	

II. ANALYSE DU CYCLE SAISONNIER DES ESPECES DE LA STRATE HERBACEE	45
A. METHODES D'ETUDE	47
1) Données naturelles (48)	
a) Evolution dans le temps de la densité des jeunes et des adultes (48)	
b) Proportion de jeunes au sein de la population (49)	
c) Méthode de l'autocorrélogramme (49)	
d) Répartition dans le temps des différents stades larvaires (51)	
e) Présence d'adultes récemment mués (51)	
2) Données complémentaires par les élevés (51)	
B. EXPOSE DES RESULTATS	54
1) Les espèces les plus abondantes (54)	
a) Elevages (54)	
b) Cycle annuel (55)	
2) Les espèces de moindre importance (56)	
a) Elevages (56)	
b) Cycle annuel (57)	
C. CYCLES DES DIFFERENTES ESPECES	58
1) Scutellerinae (58)	
2) Graphosomatinae (62)	
3) Pentatominae (79)	
4) Asopinae (112)	
5) Dinidorinae (113)	
6) Phyllocophalinae (114)	
III. LES GRANDES LIGNES DE LA BIOLOGIE DES ESPECES	139
A. LES OEUFs	141
B. LA VIE LARVAIRE	141
1) Etude précise de quelques développements larvaires (141)	
a) Les espèces étudiées (141)	
b) Poids à chaque stade (145)	
2) Description des cinq stades larvaires (145)	
a) Premier stade larvaire (145)	
b) Second stade larvaire (147)	
c) Troisième stade larvaire (148)	
d) Quatrième stade larvaire (148)	
e) Cinquième stade larvaire (148)	
3) Caractéristiques du développement larvaire en élevage (149)	
a) durée (149)	
- chez les Scutellerinae et Asopinae (149)	
- chez les Graphosomatinae, Pentatominae et Phyllocophalinae (149)	

- b) Croissance des larves (150)
- c) Poids moyen des larves à chaque stade (151)
- 4) Le développement larvaire chez les mâles et les femelles (152)
- 5) Influence de l'aliment végétal sur le développement larvaire de Dymantis grisea (153)
 - a) Durée du développement (154)
 - b) Poids de l'adulte au lendemain de la mue imaginale (154)
- 6) Estimation de la production au cours du développement (155)
 - a) Calcul de la production (155)
 - b) La production brute (156)
 - c) La production quotidienne (157)
 - d) La production relative ou taux de production (158)
- C. LA VIE ADULTE 159
 - 1) Sex-ratio (159)
 - a) Valeur du sex-ratio (159)
 - b) Evolution annuelle du sex-ratio (160)
 - cycle à une seule génération (160)
 - cycle à deux générations (162)
 - cycle à trois générations (163)
 - cycle à quatre générations (163)
 - 2) Durée de vie des adultes (164)
 - a) Le rapport N_8/N_{15} (165)
 - b) Estimation de la durée de vie moyenne dans la nature (166)
 - c) Durée de vie des adultes en élevage (167)
 - d) Durée de vie des adultes de Dymantis grisea et l'évolution de leur poids en élevage (168)
 - e) Durée de vie des mâles et des femelles (169)
 - 3) Maturation sexuelle des femelles (171)
 - 4) Fécondité (172)
 - a) Accouplements (172)
 - b) Fécondité en élevage (173)
 - c) Estimation de la fécondité des femelles dans la nature (175)
 - 5) Estimation de la production d'oeufs par femelle (176)
 - a) Production brute (177)
 - b) Production quotidienne (177)
 - c) Production relative (178)
 - 6) Estimation de la production totale d'un couple (178)
- D. L'ALIMENTATION 181
 - 1) Expérience de choix alimentaire dans la savane (181)
 - a) Technique (181)
 - b) Résultats (182)
 - c) Comparaison des résultats de l'expérience et des données d'élevage (184)
 - d) Conclusions (187)

2) Régime alimentaire (187)	
a) Types de régime (187)	
b) Régime alimentaire et comportement (189)	
3) Source de nourriture des espèces phytophages (190)	
E. LES ENNEMIS NATURELS	193
1) Les parasites (193)	
a) <u>Gymnosoma fuscihalteratum</u> (194)	
b) <u>Plesiocyptera</u> sp. (194)	
c) Le parasitisme dans la nature (198)	
2) Les prédateurs (199)	
a) Les Oiseaux (199)	
b) Les Reptiles (201)	
c) Les Batraciens (201)	
d) Les autres prédateurs (202)	
F. CYCLES ANNUELS DE REPRODUCTION	203
1) Espèces monovoltines (204)	
2) Espèces polyvoltines (204)	
a) Nombre de générations annuelles (204)	
b) Rythme de renouvellement (205)	
c) Caractéristiques biologiques et nombre de générations annuelles (206)	
IV. L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE PEUPEMENT:	
LE FEU DE BROUSSE	209
A. LE FEU	211
B. LES EFFETS DU FEU AU COURS DES TROIS PREMIERS MOIS ..	215
1) L'effet direct du feu sur les Fentatomides (215)	
a) Observations (215)	
b) L'effet des feux de janvier sur l'ensemble du peuplement (215)	
c) L'effet du feu d'avril (217)	
d) L'effet direct du feu au niveau des espèces (219)	
2) Evolution du peuplement pendant le mois suivant (220)	
a) Après les feux de janvier (220)	
b) Après le feu tardif (223)	
c) Au niveau des espèces (224)	
3) Le peuplement deux mois après le passage du feu (226)	
a) Après les feux de janvier (226)	
b) Après le feu tardif (227)	
c) Au niveau des espèces (228)	
4) Le peuplement trois mois après les feux (229)	
a) Après les feux de janvier (229)	
b) Après le feu d'avril (230)	
c) Au niveau des espèces (230)	
5) Evolution du peuplement en l'absence de feu (231)	
a) de janvier à février (231)	
b) de février à mars (234)	
c) de mars à avril (235)	

6) Bilan au bout de trois mois (236)	
C. LES EFFETS A LONG TERME DU FEU.....	240
1) Après les feux de janvier (240)	
a) Evolution du peuplement jusqu'au feu suivant (240)	
b) Comparaison de la composition spécifique des peuplements en savane brûlée et en savane non brûlée (243)	
c) Stades d'évolution du peuplement (248)	
d) Les espèces dominantes des peuplements (249)	
2) Après le feu tardif (252)	
D. EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS	257
E. CONCLUSIONS	263
V. L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE PEUPELEMENT:	
LES SAISONS	267
• A. LES FACTEURS SAISONNIERS DU MILIEU	269
1) Le climat (269)	
a) La pluviométrie (269)	
b) L'insolation (272)	
c) La température (272)	
d) L'humidité et l'évaporation (272)	
e) Les grands traits du climat (273)	
2) La végétation (274)	
B. ROLE DES FACTEURS SAISONNIERS SUR LE PEUPELEMENT DE PENTATOMIDES.....	275
1) Evolution annuelle de l'ensemble du peuplement (275)	
a) Population globale (275)	
b) Les jeunes (278)	
c) Les adultes (279)	
d) Le cycle annuel (279)	
2) Rôle des facteurs climatiques sur la reproduction (280)	
a) Cas particulier de <u>Deroplax nigropunctata</u> (280)	
b) La reproduction chez les espèces polyvoltines (280)	
- Déclenchement des pontes après la saison sèche (280)	
- Arrêt des pontes à la fin de la saison humide (282)	
- La reproduction pendant la saison humide (283)	
- Les facteurs climatiques et l'évolution annuelle des Pentatomides (284)	
3) La structure spécifique du peuplement selon les saisons (285)	
a) Le peuplement de la saison sèche (286)	
b) Le peuplement de la première saison des pluies (287)	
c) Le peuplement de la seconde saison des pluies (287)	
d) Les espèces caractéristiques des saisons (287)	

VI. L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE PEUPELEMENT:

- LES FACIES DE LA SAVANE291
- A. LES DIFFERENTS FACIES DE LA SAVANE293
- 1) Les savanes à Loudetia simplex (293)
 - a) Le "Loudetia de plateau" (293)
 - b) Le "Loudetia de bas de pente" (293)
 - 2) Les savanes à Andropogonées (294)
 - a) Savanes arbustives ouvertes ou savanes mixtes à Loudetia simplex et Andropogonées (294)
 - b) Savanes arbustives moyennement ouvertes ou savanes à Andropogonées (294)
 - c) Savanes arbustives denses et très denses (294)
 - 3) Les milieux particuliers (295)
- B. REPARTITION DES LENTATOMIDES SELON LES PRINCIPAUX MILIEUX295
- 1) La structure spécifique du peuplement dans les principaux milieux (295)
 - a) Les milieux étudiés (295)
 - b) Comparaison des peuplements entre eux (296)
 - c) Influence du feu (298)
 - d) Gradient savane brûlée-savane non brûlée (300)
 - 2) Les principales espèces des différents milieux (301)
 - a) Les milieux de la savane brûlée (302)
 - Savane à Loudetia de plateau (302)
 - Savane mixte à Loudetia et Andropogonées (302)
 - Savane à Andropogonées (303)
 - Savane à Loudetia de bas de pente (303)
 - b) Les milieux de la savane non brûlée (303)
 - Savane à Loudetia de bas de pente (304)
 - Savane mixte à Loudetia et Andropogonées (305)
 - Savane à Andropogonées (305)
 - c) Les milieux particuliers (305)
 - Savane marécageuse (305)
 - La lisière et le sous-bois des forêts galerie (307)
 - 3) Distribution des espèces les plus abondantes selon les milieux (310)
 - a) Répartition selon un gradient d'ordre microclimatique (311)
 - Espèces plus abondantes dans les milieux humides de la savane brûlée (311)
 - Espèces plus abondantes dans les milieux secs de la savane brûlée (311)
 - b) Répartition selon la dominance de Loudetia simplex ou des Andropogonées (313)
 - espèces plus abondantes dans les milieux à Andropogonées (313)
 - espèces plus abondantes dans les milieux à Loudetia (315)

4) Répartition - t caractéristiques biologiques (315)	
a) Habitat (315)	
b) Régime alimentaire (319)	
- Espèces monophages (319)	
. <u>Lobopeltista quincensis</u> (319)	
. <u>Dichlorhinus vittatus</u> (320)	
. <u>Gonopsis reuteri</u> (321)	
- Espèces polyphages (322)	
. <u>Dynantia grisea</u> (322)	
. <u>Gellis dilatata</u> (323)	
5) Conclusions (324)	
VII. TENDANCES ECOLOGIQUES DES PRINCIPALES ESPECES.....	327
A. DIFFERENTS TYPES D'EVOLUTION MENSUELLE	329
1) Méthode d'étude (329)	
2) Types moyens (332)	
3) Types extrêmes (332)	
B. RELATIONS ENTRE ESPECES	333
1) Représentation des corrélations entre espèces (333)	
a) Endrogramme classique (333)	
b) Corrélogramme circulaire (337)	
- Principe (337)	
- Construction (337)	
2) Affinités et répulsions entre espèces (338)	
a) Selon le comportement après le feu (339)	
b) Selon le cycle saisonnier d'abondance (341)	
c) Selon la préférence pour les différents milieux de la savane (345)	
C. GROUPEMENT ECOLOGIQUE DES ESPECES	346
1) Les "espèces-pôles" et les "espèces satellites" (347)	
2) Les espèces centrales (348)	
3) Les différents groupes écologiques du peuplement (349)	
4) Comparaison de l'action des trois facteurs du milieu étudiés (349)	
VIII. CARACTERISTIQUES QUANTITATIVES DU PEUPEMENT LE PLUS REPRESENTATIF	353
A. DENSITE DES TENTACOMIDES	355
1) Effectifs (355)	
a) Densité globale (355)	
b) Densité d'adultes (355)	
c) Densité de jeunes (356)	

2) Biomasses (357)	
a) Biomasse globale (357)	
b) Poids d'adultes (357)	
c) Poids de larves (358)	
3) Estimation de la densité moyenne de Pentatomides (359)	
4) Variations de la densité selon les années (360)	
B. STRUCTURE SPECIFIQUE DU PEUPEMENT	361
1) Image globale du peuplement (361)	
a) Effectifs (365)	
b) Biomasses (372)	
2) Structure spécifique des jeunes et des adultes (374)	
a) Effectifs (374)	
b) Biomasses (374)	
3) Variations de la composition spécifique selon les années (375)	
a) Effectifs (375)	
b) Biomasses (376)	
C. PRODUCTION	377
1) Renouvellement de la biomasse en savane brûlée (377)	
2) Production de croissance (379)	
3) Production d'oeufs (380)	
a) Production d'oeufs pour les cinq espèces étudiées (380)	
b) Nombre et poids d'oeufs pondus par an (383)	
c) Rapport entre la production d'oeufs et la biomasse adulte (385)	
IX. RESUME ET CONCLUSIONS	387
BIBLIOGRAPHIE	405

INTRODUCTION

Le programme du Laboratoire d'Ecologie Tropicale de Lamto cherche à analyser la composition, la structure et le fonctionnement de la biocénose complexe que représente la savane.

Le présent travail n'est qu'une petite partie de ce vaste programme dirigé par le professeur Lamotte, réalisé par toute une équipe de chercheurs, dont plusieurs de l'ORSTOM, et financé par la R.C.P. n° 60 du CNRS, le Programme Biologique International, l'Institut d'Ecologie de l'Université d'Abidjan et le Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure de Paris.

Un certain nombre de travaux ont déjà été réalisés dans le cadre de ce programme. Ceux-ci définissent d'abord le milieu :

Lamotte (1967) a présenté les caractères généraux du milieu et les grandes lignes des recherches entreprises.

Riou (1961) et Delmas (1966, 1967) ont étudié les grandes caractéristiques du sol.

Tournier (1972) a fait le bilan de dix ans de relevés météorologiques.

De la Souchère et Badarello (1969) ont établi la carte physionomique des faciès savaniens de la région de Lamto.

Roland et Heydacker (1963), Roland (1967), César (1971) ont étudié les caractéristiques qualitatives et quantitatives de la strate herbacée et Menaut (1971) celles de la strate arbustive.

Les effets du feu sur la végétation ont été décrits par Monnier (1968), tandis que les transformations de la strate arbustive en l'absence de feu ont été observées par Vuattoux (1970).

Bonvallot et col. (1970) ont essayé d'étudier les relations entre les caractéristiques du sol et celles de la végétation.

Nous ne présenterons donc ici que les grandes lignes du milieu.

Lanto est situé à 5°02' de longitude ouest et 6°13' de latitude nord; son climat est donc intermédiaire entre le type équatorial à quatre saisons et le type tropical à deux saisons (Bonvallot, 1958). Il tombe en moyenne 1300 mm de pluie.

La topographie est peu accidentée, mais les pentes, quoique faibles, influencent cependant nettement la composition du tapis herbacé.

Les sols sont essentiellement du type ferrugineux tropical, avec des affleurements de granite ou d'amphibolite.

La région est située à l'extrême sud des savanes pré-forestières dites "guinéennes" de Côte d'Ivoire (Adjano-houn, 1964). Elles sont caractérisées par un tapis herbacé continu que dominent arbustes et palmiers-rôniers (Borrassus aethiopum). Elles sont morcelées par les ramifications des forêts-galerie qui bordent les cours d'eau et les bas-fonds.

La strate herbacée est principalement composée de Graminées dont les dominantes sont Andropogon spp. , Hyparrhenia spp. et Loudetia simplex.

Une des caractéristiques essentielles de ces savanes est le feu qui les parcourt chaque année pendant la saison sèche.

Certains groupes animaux ont déjà été l'objet de recherches quantitatives précises : les petits Mammifères (Bellier, 1967), les Oiseaux (Thiollay, 1970), les Serpents (Barbault, 1970), les Amphibiens et les Lézards (Barbault, 1967, 1971), les Oligochètes (Vincent, 1970; Lavelle, 1971), les Carabiques (Daget et Lecordier, 1969, 1971a, 1971b), les Termites (Josens, 1971, 1972), les Fourmis (Lévieux, 1967, 1971), les Araignées (Blandin, 1971) et la microfaune du sol (Athias, 1971).

L'ensemble des Arthropodes a déjà été considéré dans le cadre d'études particulières : sur la petite Composée de savane Vernonia guineensis (Duviard, 1970a, 1970b), sur l'arbre Piliostigma thonningii (Flanquette,

1972), sur le palmier-rônier (Vuattoux, 1968), aux lisières des forêts-galerie (Pollet, 1970), pour l'étude des cycles annuels de la savane (Gillon et Gillon, 1967), pour l'étude des effets du feu de savane (Gillon et Pernès, 1968 et Gillon, 1970).

Les Pentatomides sont des insectes peu mobiles et peu visibles. Ils ont donc été en général peu étudiés. De fait, il y a peu de travaux citant, de la Côte d'Ivoire ou des pays proches, des pentatomides autres que ceux qui, cosmopolites, parasitent les cultures. Villiers, après une mission en Côte d'Ivoire, énumère les Pentatomides collectés (1949) puis donne la liste de ceux du Mont Nimba (1952). Schouteden, après avoir publié la liste de nos récoltes à Lamto (1963), étudie celles faites en régions forestières (1964a, 1964b). Duviard (1970) récolte des Pentatomides sur tous les Vernonia (Composées) de la Côte d'Ivoire. Cependant aucun de ces auteurs ne donne d'indications sur la biologie ou la densité des espèces collectées.

Nous avons donc dû, en premier lieu, approfondir l'étude systématique de ce groupe mal connu, mais nous avons exclu ce travail du présent mémoire pour en faire un outil aussi pratique que possible à l'usage de tous ceux qui voudraient déterminer des insectes récoltés sur le terrain. Nous nous consacrons donc ici exclusivement à l'étude biologique et écologique des Pentatomides de la strate herbacée.

Après avoir présenté et discuté les techniques de travail, nous exposons les caractéristiques biologiques des espèces et leur cycle saisonnier. Ces éléments de base servent à définir ensuite les grandes lignes de la biologie des Pentatomides de la strate herbacée et leurs relations avec les principaux facteurs du milieu : le feu, les saisons et les différents faciès de la savane. Ces données permettent alors de classer les espèces selon leurs caractéristiques écologiques. Enfin, nous essayons de faire le bilan quantitatif du peuplement qui habite le milieu le plus représentatif de cette région de savane.

.

.

.

.

.

.

.

.

.

CHAPITRE I

MATERIEL ET METHODES

A. LES PENTATOMIDES DE LA STRATE HERBACEE

66 espèces appartenant à six sous-familles différentes ont été recensées au total dans la strate herbacée de la savane.

1) Identification des espèces

A l'exception de quatre espèces dont nous reparlerons plus loin, tous les adultes et toutes les larves récoltés dans la strate herbacée de la savane ont été identifiés.

Une description incomplète et rapide des Pentatomides de Lemto a déjà été faite (Gillon D., 1963) et une première liste succincte en a été publiée par Schouteden (1963). Six espèces étaient nouvelles et ont été décrites par Schouteden (1963) et Linnavuori (1970 et sous-presse).

L'ensemble des espèces de la strate herbacée est présenté dans la faunule : "Les Hémiptères Pentatomides d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire" (Gillon, 1972). Les adultes de 64 sur les 66 espèces récoltées, les larves connues de 48 d'entre elles et les pontes de 19 espèces y sont décrites. Les larves étant très rarement décrites dans les travaux de systématique et leur identification étant, dans le cadre d'une étude écologique, aussi importante que celle des adultes, deux clefs dichotomiques de détermination ont été établies pour identifier d'une part les adultes, d'autre part les larves. Les caractères utilisés dans la faunule ont été choisis aussi pratiques que possible et illustrés aussi souvent que cela semblait nécessaire pour déterminer les espèces sur le terrain. Deux espèces rares, Erachteus sp. et Antestia sp., sont restées indéterminées et ne sont pas décrites dans la faunule.

Les larves récoltées ont pu être identifiées le plus souvent grâce à leur ressemblance, au dernier stade, avec les adultes. A partir des stades âgés, il est, dans la plupart des cas, facile de reconstituer l'évolution des formes larvaires depuis les plus jeunes stades, souvent très différents des adultes. Dans la majorité des cas, et plus

particulièrement dans les cas douteux, l'identification des larves a été confirmée par des élevages.

Seules les larves de deux espèces appartenant au même genre, Sepidiocoris noualhieri et S. dispar, restent indiscernables. Les adultes eux-mêmes se ressemblent beaucoup mais se distinguent avec sûreté par un nombre différent d'articles aux antennes, caractère malheureusement strictement adulte. Au cours de l'étude quantitative de ces deux espèces, ou bien les larves sont étudiées ensemble sous le nom de Sepidiocoris spp. ou bien, au niveau des résultats globaux, le nombre respectif de larves de chacune des deux espèces est estimé proportionnel à celui des adultes.

2) Les espèces de la strate herbacée

Le tableau 1 donne la liste par sous-famille et par ordre systématique des 66 espèces récoltées dans la strate herbacée de la savane. Huit espèces, marquées d'une astérisque, n'ont pas été récoltées dans les relevés quantitatifs : elles sont donc rares dans la savane ou localisées dans des milieux qui n'ont pas été échantillonnés. Les 58 autres espèces ont été collectées dans les quadrats et leur densité à l'hectare permet d'apprécier immédiatement leur fréquence dans la strate herbacée.

Tableau 1. Liste par ordre systématique des espèces récoltées dans la strate herbacée de la savane, poids moyen frais des adultes en mg (P) et densité par hectare (N/ha) pour les espèces récoltées dans les relevés quantitatifs. Caractères utilisés au cours du présent travail : p = espèce de petite taille, s = espèce sciaphile.

Les espèces marquées d'une astérisque n'ont pas été récoltées dans les relevés quantitatifs, les espèces très communes (plus de 100 individus par hectare) sont soulignées d'un trait continu, les espèces communes (de 10 à 100 individus par hectare) sont soulignées d'un trait discontinu. Les autres espèces sont rares (moins de 10 individus à l'hectare).

Tableau 1

		P	N/ha
<u>SCUTELLERINAE</u>			
<u>Sphaerocoris testudogrisea</u>		70	3,2
* <u>Sphaerocoris annulus</u>			
<u>Chiatosternum unicolor</u>		150	0,3
<u>Hotea subfasciata</u>		120	1,7
<u>Deroplax nigropunctata</u>	s	120	105,3
<u>Alphocoris lixoides</u>		50	4,7
<u>GRAPHOSOMATINAE</u>			
<u>Cyptocoris lundii</u>	s	180	328,7
<u>Oncozysgidea flavitarsis</u>	ps	10	645,6
<u>Thoria rotundata</u>	ps	30	471,5
<u>Thoria gilloniae</u>	ps	30	601,2
<u>Scotinophara mixta</u>	ps	30	0,7
<u>Sepidiocoris noualhierii</u>	ps	30	128,0
<u>Sepidiocoris dispar</u>	ps	30	84,8
<u>PENTATOMINAE</u>			
<u>Atelocera spinulosa</u>		100	6,8
<u>Aeptus singularis</u>	p	25	302,7
<u>Dymantis plana</u>		200	37,6
<u>Dymantis grisea</u>		60	895,6
<u>Caystrus brunnescens</u>		50	2,2
* <u>Caystrus marginiventris</u>			
<u>Delegorguella phalerata</u>		60	662,7
<u>Ennius ater</u>		50	431,7
<u>Ennius morio</u>		40	220,9
<u>Erachteus sp.</u>	p	30	0,2
<u>Neococalus clausus</u>		50	20,2
<u>Niphe aethiopica</u>		80	21,1
<u>Sephela linearis</u>		60	1,3
<u>Halydicoris kraatzi</u>		80	66,2
<u>Halyomorpha reflexa</u>		180	0,2
<u>Farnya lestoni</u>		50	1,2
<u>Diploxys angusta</u>		40	23,2
<u>Diploxys lari</u>		40	0,4
<u>Acoloba lanceolata</u>		45	9,9
<u>Aelionorpha divisa</u>	p	20	111,6
<u>Eusarcocoris purpurissatus</u>	p	10	60,2
<u>Hermolaus gestroi</u>	p	10	13,6
<u>Durmia haecula</u>	p	30	1,2
<u>Durmia vittiventris</u>	p	30	13,8
<u>Durmia circe</u>	p	30	5,6
<u>Durmia feai</u>	p	35	5,3
* <u>Aspavia armigera</u>			
<u>Aspavia hastator</u>		40	0,7
<u>Carbula capito</u>	p	20	0,6
* <u>Carbula melacantha</u>			
* <u>Dryadocoris goniodes</u>			
<u>Antestia sp.</u>	p	35	0,6
<u>Actuarius varians</u>	p	30	49,1
<u>Menida maculiventris</u>	p	35	20,2
<u>Piezodorus pallescens</u>		50	22,7
* <u>Bathycoclia rodhaini</u>			

ASOPINAE

* <i>Dorycoris pavoninus</i>		
<i>Glypsus carinulatus</i>	100	2,3
* <i>Glypsus conspicuus</i>		
<i>Afrius purpureus</i>	80	3,3
<i>Afrius kolleri</i>	80	0,6

DINIDORINAE

<i>Cyclopelta funebris</i>	250	47,6
----------------------------	-----	------

PHYLLOCEPHALINAE

<i>Phyllocephala volxemi</i>	250	3,4
<i>Basicryptus pallidus</i>	200	15,4
<i>Diehelorhinus vittatus</i>	30	263,2
<i>Gonopsis reuteri</i>	80	64,1
<i>Gonopsis gillona</i>	50	4,7
<i>Gellia dilatata</i>	80	461,6
<i>Gellia punctulata</i>	140	60,2
<i>Lobopeltista guineensis</i>	80	508,6
<i>Sandehana labiosa</i>	170	85,0
<i>Frisimelica signata</i>	150	7,2
<i>Macrina juvenca</i>	180	0,2

15 espèces seulement ont une densité de plus de 100 individus par hectare et 17 une densité entre 10 et 100 individus. 26, soit près de la moitié des espèces récoltées dans les relevés, sont occasionnelles puisqu'elles n'ont été trouvées qu'à une fréquence de moins de 10 individus par hectare.

Au cours de l'étude quantitative des Pentatomides, il sera souvent fait mention des espèces de grande ou petite taille ou de la taille relative des espèces entre elles. Le poids moyen frais des adultes est donc mentionné dans le tableau 1 pour toutes les espèces récoltées dans les relevés. Les espèces dites de petite taille (p dans le tableau 1) pèsent toutes moins de 40 mg; elles sont au nombre de 19.

Il sera aussi fait mention des espèces dites "sciaphiles". Nous définissons sous ce nom les espèces dont on a toujours trouvé les individus à la base des touffes de graminées, souvent plus bas que la surface du sol, et dont le tégument, chez les individus âgés, est recouvert d'une croûte de terre. Ce sont tous les Graphosomatinae et le Scutellerinae *Deroplax nigropunctata* (s dans le tableau 1). On les oppose au reste des espèces que nous qualifions d'"héliophiles".

3) Les sous-familles de Pentatomides

Les six sous-familles auxquelles appartiennent les Pentatomides de la strate herbacée ne sont pas également représentées (Tableau 2).

Tableau 2. Pour chaque sous-famille et pour l'ensemble des Pentatomides : Nombre d'espèces récoltées dans la strate herbacée; nombre d'espèces rares (moins de 10 individus par hectare), communes (de 10 à 100 individus par hectare), très communes (plus de 100 individus par hectare); total; espèces de petite taille récoltées dans les relevés et enfin densité d'individus par hectare de savane (N/ha).

	strate herbacée	Relevés					N/ha
		esp. rares	esp. communes	esp. très communes	total	petite taille	
Pentatominae	36	14	11	6	31	13	3009,3
Graphosomatinae	7	1	1	5	7	6	2260,5
Phyllocephalinae	11	4	4	3	11	0	1473,6
Scutellerinae	6	4	0	1	5	0	115,2
Dinidorinae	1	0	1	0	1	0	47,6
Asopinae	5	3	0	0	3	0	6,2
Total des Pentatomides	66	26	17	15	58	19	6912,4

C'est la sous-famille des Pentatominae qui est largement dominante, tant par la densité d'individus que par le nombre d'espèces, rares ou communes.

La sous-famille des Graphosomatinae n'est constituée que par sept espèces, mais cinq d'entre elles sont très communes dans la savane; c'est donc la sous-famille qui, après celle des Pentatominae, est la plus largement représentée. Ce sont toutes des espèces sciaphiles qui habitent au plus profond de la végétation et, à part Cyptocoris lundi qui est une parmi les espèces les plus volumineuses de la savane, ce sont toutes des espèces de petite taille. C'est donc une sous-famille particulièrement discrète. C'est probablement la raison pour laquelle sur les sept espèces, trois

n'étaient pas connues avant cette étude, bien que l'une d'elles, Thoria gillonae, soit une des espèces les plus communes de la savane.

Les Phyllocephalinae forment une sous-famille morphologiquement plus homogène que les autres. Ce sont tous des insectes de grande taille à l'aspect bien reconnaissable. Trois espèces seulement sont très communes.

Les trois autres sous-familles sont moins bien représentées dans la strate herbacée. Parmi les Scutellerinae, seul Deroplax nigropunctata est abondant. La sous-famille des Dinidorinae n'est représentée que par une seule espèce, assez fréquente, Cyclopelta funebris. Chez les Asopinae, seule sous-famille prédatrice, toutes les espèces sont rares.

B. TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE

1) Le problème de l'échantillonnage des Pentatomides d'une strate herbacée

Au sein de l'épaisse couverture herbacée de la savane, les Pentatomides sont dans l'ensemble des insectes discrets et difficiles à observer, mises à part quelques espèces bien particulières liées à certaines plantes, comme Halydiorhis kraatzi dont on peut facilement observer jeunes et adultes sur la Composée Vernonia guineensis.

La majorité des espèces vivent au coeur des touffes de Graminées et, à l'exception de rares Asppinae prédateurs, ce sont tous des suceurs de sève, ce qui entraîne un comportement assez sédentaire.

Des études faites en Iran sur des individus rendus radioactifs d'un Pentatomide parasite du blé, Eurygaster integriceps, montrent que, même en période d'alimentation, les déplacements des adultes sont de faible amplitude, de l'ordre de 70 cm par jour horizontalement, mais réguliers verticalement en fonction de la température (Banks, Brown et Dezfulian, 1961). Les déplacements d'un autre Pentatomide, Nezara viridula, seraient de moins de 4 mètres en trois jours dans un champ de riz (Kiritani, Hokyo et Iwao, 1966).

Contrairement à d'autres groupes d'insectes comme les Acridiens, la réaction des Pentatomides à l'approche d'un danger est l'immobilisation ou le refuge au coeur de la végétation. Il n'y a qu'un seul événement auquel certaines espèces répondent par un comportement totalement différent, c'est le feu de savane. C'est la seule occasion au cours de laquelle on peut voir des Pentatomides grimper en haut des herbes et s'envoler.

En raison de leur habitat et de leur comportement, mais surtout de l'épaisseur et de la densité du tapis végétal, la technique du comptage à vue ne peut guère être envisagée pour estimer la densité des Pentatomides de la savane, comme ont pu faire Hokyo et Kiritani (1962) pour estimer la population de Nezara viridula dans les champs de

riz où les touffes, régulièrement espacées, peuvent être systématiquement examinées.

Les publications sur les Pentatomides portent en général sur une espèce unique et d'importance économique. A notre connaissance, aucune étude n'a jamais été réalisée sur l'ensemble des espèces d'une population naturelle.

La plupart des travaux sont des études exclusivement biologiques. Leurs auteurs ne mentionnent pas les techniques de récolte sur le terrain, ce qui laisse supposer que les insectes sont collectés à vue dans des milieux qui s'y prêtent probablement.

Deux espèces cependant ont fait l'objet d'études quantitatives poussées au cours desquelles plusieurs méthodes d'échantillonnage ont été utilisées pour estimer leur densité : Eurygaster integriceps, parasite du blé, et Nezara viridula, parasite du riz.

a) Fauchage

Comparé à la récolte sur quadrats et à la technique de capture-marquage-recapture, le fauchage est une méthode rapide, fidèle et suffisante pour donner un bon indice comparatif du niveau de densité de la population des Eurygaster dans les champs de blé (Banks et Brown, 1962). Elle ne collecte toutefois que les adultes qui sont en haut des herbes, ce qui ne représente que 10 à 20 % des individus au-dessus du sol.

b) Comptage sur quadrats

Cette méthode a été pratiquée pour échantillonner les adultes de Eurygaster dans les champs de blé par quadrats de 1 m² sans supprimer la végétation (Banks et Brown 1962) et dans les milieux naturels où cette espèce hiberne sur 1/4 de m² en enlevant les plantes (Brown, 1962).

Dans le premier cas, cette méthode comparée à celle de capture-marquage-recapture se révèle plus rapide, plus simple et plus exacte si les insectes ne sont pas réfugiés dans les fentes du sol.

Dans le second cas, la méthode a été comparée à une autre, assez proche, qui consiste à compter le nombre

d'insectes trouvés par plante et rapporter cette valeur à une surface en la multipliant par la densité des plantes. Les deux méthodes ne donnant pas toujours des résultats concordants, l'auteur fait la moyenne entre les deux densités ainsi estimées.

c) Capture-marquage-recapture

Elle donne de bons résultats, par rapport à ceux des quadrats, pour l'estimation de la densité des Eurygaster dans les champs de blé (Banks et Brown, 1962); mais les auteurs la trouvent trop compliquée pour des recherches essentiellement pratiques.

Bien que nécessitant beaucoup de travail de terrain et de calculs, au dire des auteurs, cette méthode appliquée aux larves de 5ème stade et aux adultes de Nezara viridula dans les champs de riz au Japon (Iwao, Kiritani et Hokyo, 1966) , non seulement donne une idée précise de la densité de population mais, poursuivie longtemps, elle apporte beaucoup d'informations qui sont souvent difficiles à estimer par simples comptages : fluctuations de population, mouvements d'immigration et d'émigration, taux de survie en fonction de l'âge, donc taux de femelles reproductrices (Kiritani, Hokyo et Iwao, 1966).

La méthode est d'autant plus précise que le nombre d'insectes marqués et relâchés est plus grand. Elle est donc adaptée à l'étude de populations presque monospécifiques et à fortes densités, ce qui est le cas en général des parasites des cultures : dans les champs de blé échantillonnés, la densité des Eurygaster variait de 8 à 32 adultes par m²; celle de Nezara viridula était de l'ordre de 10 par m² dans le champ de riz étudié.

La méthode nécessite en outre de ne pas modifier le milieu au cours de l'expérience, les insectes marqués devant être relâchés là où ils ont été capturés et se répandre naturellement au sein de la population. Là encore, c'est le cas des cultures, où les plantes sont régulièrement espacées.

La méthode de capture-marquage-recapture ne peut donc pas être envisagée dans le cas d'une savane qu'habitent plus de 60 espèces de Pentatomides dont aucune n'est bien plus abondante que les autres puisque les plus communes ont une densité maximale à certaines époques de l'ordre de 0,5 individus par m². De plus l'épaisseur, la densité et l'enchevêtrement des herbes exclut la récolte des Pentatomides sans modifier gravement le milieu.

La densité en nombre et en biomasse des Pentatomides de notre savane a été étudiée en collectant et pesant tous les Arthropodes, donc tous les Pentatomides, sur des carrés de surfaces données, en arrachant et en examinant touffe par touffe toute la végétation. Cette méthode a été mise au point par Lamotte (1946) pour échantillonner la faune de la prairie du sommet du Mont Kimba en Guinée.

2) Techniques utilisées et comparaison entre elles

a) Description des techniques

4 surfaces d'échantillonnage ont été pratiquées : 1 et 10 m² sous cage, 25 et 100 m² "à ciel ouvert".

Les techniques d'échantillonnage ont été déjà décrites en détail, nous n'insisterons donc pas sur ce point, et les résultats ont été comparés pour l'ensemble des groupes (Gillon et Gillon, 1965, 1967; Gillon, Gillon et Pernès, 1970).

Rappelons que les cages de 1 et 10 m² sont posées au hasard dans la savane, ce qui permet d'enfermer les insectes bons voliers. 2 ou 4 ramasseurs selon la surface du relevé y collectent tous les Arthropodes.

Les relevés "à ciel ouvert" sont réalisés par 12 collecteurs dans le cas des 25 m² et 24 dans le cas des 100 m², collecteurs qui se placent autour du carré délimité par une corde et avancent vers le centre en arrachant touffe par touffe la végétation pour capturer tous les Arthropodes vivant dans l'herbe ou sur le sol.

b) Comparaison des méthodes

Les résultats ont montré que plus la surface échantillonnée est petite, plus la précision avec laquelle est fait le relevé est grande, mais aussi plus la variabilité d'un échantillon à l'autre est grande du fait de l'hétérogénéité du terrain et donc du peuplement d'insectes à cette échelle.

Les relevés plus grands ont l'avantage de prospecter une surface de savane plus grande, donc plus "moyenne", de capturer un plus grand nombre d'animaux et de donner de ce fait une image peut-être moins précise mais plus fidèle et plus constante du peuplement.

Il s'agit en fait de concilier deux exigences contradictoires : collecter assez de matériel pour que l'échantillonnage du peuplement soit statistiquement représentatif et collecter les animaux en évitant les pertes au maximum, c'est-à-dire le plus minutieusement possible.

Le problème est de savoir, dans le cas précis des Pentatomides, à partir de quelle surface de relevé les résultats sont significativement meilleurs.

- Variance et précision des relevés

. 1, 10 et 25 m²

On reprendra les résultats obtenus, pour le cas particulier des Pentatomides, par l'analyse générale des techniques dans laquelle 192 relevés de 1 m² (16 par mois), 48 relevés de 10 m² (4 par mois) et 72 relevés de 25 m² (6 par mois) effectués pendant un an dans le même milieu brûlé ont été comparés (Gillon et Gillon, 1967).

Les variances des échantillons ont été comparées par le test F et les moyennes avec le test t. Les effectifs se distribuant selon une loi de Poisson, les tests ont été faits sur les racines carrées des nombres afin de se rapprocher d'une distribution normale (Snedecor, 1964).

Les données montrent que la variance est d'autant plus grande que la surface échantillonnée est plus petite. A titre d'exemple, 104 des 192 relevés de 1 m² ne contiennent aucun Pentatomide. Dans les cages de 10 m², deux relevés seulement sur les 48 ne comprennent aucun Pentatomide. Il en figure toujours, en revanche, dans les relevés de 25 m².

De ce fait, les variances des échantillons prélevés selon les trois techniques diffèrent toutes entre elles significativement (Tableau 3).

Tableau 3 - Comparaison deux à deux des variances, par le test F, et des moyennes, par le test t, des effectifs et des biomasses de Pentatomides présents dans les relevés de 1 m², 10 m² et 25 m².
Les valeurs significatives sont soulignées.

	F			t		
	calculé	théorique		calculé	théorique	
		0.05	0.01		0.05	0.01
Effectifs						
1 m ² et 10 m ²	<u>5.16</u>	1.50	1.79	1.87	1.97	2.59
10 m ² et 25 m ²	<u>1.95</u>	1.54	1.83	<u>2.27</u>	1.98	2.62
1 m ² et 25 m ²	<u>10.04</u>	1.40	1.62	<u>0.16</u>	1.97	2.59
Biomasses						
1 m ² et 10 m ²	<u>6.82</u>	1.50	1.79	1.75	1.97	2.59
10 m ² et 25 m ²	<u>2.37</u>	1.54	1.83	1.32	1.98	2.62
1 m ² et 25 m ²	<u>16.20</u>	1.40	1.62	<u>3.11</u>	1.97	2.59

Par suite de la grande variance des petits échantillons, les densités en nombre et en biomasse obtenues selon les trois types de relevés ne diffèrent en général pas entre elles de façon significative (tableau 3). Seuls les effectifs estimés d'après les relevés de 10 m² sont significativement plus élevés que d'après les 25 m² (au seuil 0,05 seulement) et la biomasse par unité de surface est significativement plus forte quand elle est estimée à partir des relevés de 1 m² au lieu de ceux de 25 m² (au seuil 0,01). C'est dire que, si les relevés sont effectués plus minutieusement sur de petites surfaces, la variabilité y est telle que les différences n'apparaissent pas clairement par suite de la faible densité des Pentatomides. Seuls, en effet, parmi tous les Arthropodes, les groupes à fortes densités sont significativement mieux prélevés sur petites que sur grandes surfaces.

Les cages de 10 m² semblent, pour le comptage des Pentatomides, donner les meilleurs résultats, conciliant une précision plus grande que les 25 m² et une variance guère plus importante.

Les cages de 1 m², avec une variance énorme dans les résultats, capturent cependant des poids de Pentatomides significativement plus élevés que les quadrats de 25 m².

. 25 et 100 m²

Les relevés de 25 m² ont été comparés à ceux de 100 m² lors d'une expérience au cours de laquelle, en une seule journée, trois séries successives de relevés ont été réalisées, chacune comportant un relevé de 100 m² et 4 relevés de 25 m² effectués simultanément dans le même milieu (Gillon, Gillon et Fernès, 1970).

L'hétérogénéité des récoltes n'est pas significativement plus grande dans les 25 m² que dans les 100 m².

De plus, par l'analyse des contrastes, on a constaté que les relevés de 25 m² capturaient significativement plus d'animaux, mais de petite taille essentiellement, puisque les différences sont apparues au niveau des effectifs mais non à celui des biomasses.

Ces résultats ont conduit à préférer la technique des 25 m² à celle des 100 m² étant donné que la plus grande précision des 25 m² n'est pas liée à une plus grande hétérogénéité.

Pour le cas précis des Pentatomides, ces conclusions s'adaptent particulièrement bien puisque, lors de cette analyse, c'est l'un des groupes dont la distribution spatiale s'est révélée la plus homogène.

- Fidélité des relevés selon l'heure de la journée

Plusieurs relevés de 1 et de 25 m² ont été effectués successivement dans la même journée. Le problème est de savoir si les échantillons sont comparables lorsqu'ils sont prélevés tôt le matin ou tard dans la matinée; autrement dit, la technique donne-t-elle une image fidèle du peuplement de Pentatomides quelle que soit l'heure de la journée et donc la température à laquelle elle est pratiquée, et peut-on utiliser la moyenne de l'ensemble des récoltes ainsi faites à différentes heures ?

Nous avons comparé les résultats des premiers relevés de la journée et des derniers en utilisant les données fournies par 48 relevés de 1 m² pratiqués tôt le matin et le même nombre de relevés pratiqués à la fin de la

matinée et les 12 premiers relevés de 25 m² aux 12 derniers, tant en savane brûlée qu'en savane non brûlée (Gillon et Gillon, 1967).

Il n'a été trouvé aucune différence significative aussi bien pour les variances que pour les moyennes entre les premiers et derniers relevés de 1 m²; autrement dit, la variabilité des résultats et l'estimation de la densité des Pentatomides d'après cette technique ne sont guère influencés par l'heure à laquelle est fait le relevé (Tableau 4).

Tableau 4 - Comparaison par le t et F de la variance et par le test t de la moyenne des effectifs et des biomasses de Pentatomides récoltés dans les premiers et derniers relevés de 1 m² et 25 m² en savane brûlée (SB) et en savane non brûlée (SNB), de la journée. Les valeurs significatives sont soulignées.

		calculé	F		calculé ^t	t	
			théorique	0.05 0.01		calculé	théorique
			0.05	0.01		0.05	0.01
1 m ²	effectifs	1.34	1.63	1.99	0.78	1.99	2.63
	biomasses	1.13			0.87		
25 m ² SB	effectifs	2.02	2.82	4.46	1.85	2.07	2.82
	biomasses	<u>6.02</u>			1.31		
25 m ² SNB	effectifs	1.45	2.82	4.46	0.81	2.07	2.82
	biomasses	1.69			0.28		

La variance des résultats obtenus dans les premiers et derniers relevés de 25 m² diffère pour les biomasses en savane brûlée. En revanche, les moyennes des captures faites tôt le matin ou en plein midi dans les quadrats de 25 m² ne diffèrent pas entre elles significativement, que ce soit en savane brûlée ou en savane non brûlée.

3) Valeur de ces techniques pour différentes recherches

a) -Etude des effectifs et des biomasses globales
de Pentatomides

Le problème est de trouver la technique la meilleure pour approcher le plus près possible la densité réelle des Pentatomides dans la savane.

La densité des Pentatomides, en effectifs et biomasses, est d'autant plus grande qu'elle est estimée à partir de relevés effectués sur des surfaces plus petites (Tableau 5).

Tableau 5 - Effectif des Pentatomides et poids frais en grammes par 1000 m² de savane calculés à partir des résultats des relevés de 1 m², 10 m² et 25 m² effectués pendant un an dans le même milieu et rapport des valeurs obtenues selon les techniques.

	densité			rapport		
	1 m ²	10 m ²	25 m ²	1/10	10/25	1/25
Effectif	817.7	592.9	409.4	1,4	1,4	2,0
Biomasse	29,17	20,47	15,97	1,4	1,3	1,8

Si les cages de 1 m² donnent l'estimation la plus élevée du nombre de Pentatomides par unité de surface, on sait que cette supériorité n'est cependant pas significative à cause de la variance énorme des résultats. Nous prendrons donc comme donnée de base la densité estimée par les relevés de 10 m² qui est significativement plus forte que celle estimée à partir des 25 m². Il importera donc de corriger les résultats globaux issus des 25 m² par un facteur de l'ordre de 1,4.

Au contraire, la biomasse par unité de surface calculée à partir des résultats des relevés de 1 m² est significativement plus forte que celle trouvée dans les 25 m². Il faudra donc multiplier les biomasses globales estimées à partir des 25 m² par un facteur correctif de 1,8.

b)-Etude des adultes

Ce qui différencie les adultes des larves, c'est d'abord leur plus grande taille: ils sont donc plus facilement visibles; d'autre part, à l'exception des adultes de l'espèce brachyptère Aeptus singularis, ils peuvent voler, leur capacité à s'enfuir est donc plus grande.

On trouve 1,7 fois plus d'adultes par unité de surface par la méthode des cages de 1 m² que par celle des quadrats de 25 m².

Les différences de densité trouvée selon les techniques d'échantillonnage sont toutefois moins grandes que pour l'ensemble du peuplement. Les échantillonnages par grandes surfaces sont donc plus proches de la réalité pour l'étude des adultes que pour l'ensemble des Pentatomides.

Tableau 6 - Nombre d'adultes par 1000 m² de savane, estimé d'après les relevés de 1 m², 10 m² et 25 m², et rapport des valeurs obtenues selon les techniques.

	Densité			Rapport		
	1 m ²	10 m ²	25 m ²	1/10	10/25	1/25
Total	448,0	345,2	257,1	1,3	1,3	1,7
Petites espèces	161,5	114,3	55,5	1,4	2,1	2,9
Grandes espèces	286,5	230,9	201,6	1,2	1,1	1,4

Si l'on sépare les espèces selon leur taille, on constate que les adultes des petites espèces (marquées p dans le tableau 1) sont nettement mieux récoltés par les petits relevés que par les grands, mais que les adultes des espèces plus grandes sont collectés de façon presque équivalente par les trois techniques (tableau 6). Les grands relevés donneront donc une image du peuplement adulte qui favorisera les espèces de grande taille par rapport à celles de petite taille.

Si les adultes s'envolaient au cours des relevés à ciel ouvert, on constaterait une grande différence entre les résultats issus des cages de 1 et 10 m² et ceux des relevés à ciel ouvert de 25 m², aussi bien chez les grandes que chez les petites espèces. Or si les cages de 10 m²

capturent deux fois plus d'adultes de petite taille que les relevés de 25 m², la densité d'adultes de grande taille est pratiquement la même dans les deux types de relevés. Les petites espèces ne s'envolant pas plus que les grandes à notre connaissance, "l'effet-cage" sur la récolte des Pentatomides semble peu apparent à côté de l'influence prépondérante de la précipitation avec laquelle sont effectués les relevés sur petites surfaces.

c)-Etude des jeunes

On trouve naturellement des densités de jeunes d'autant plus grandes que les relevés ont été faits plus minutieusement, donc sur des surfaces plus petites. Les différences observées selon les techniques sont plus grandes pour les larves que pour les adultes, ce qui est normal étant donné leur plus petite taille.

Le problème principal pour leur échantillonnage est que les larves varient énormément de taille et de poids au cours de leur croissance: elles sont donc d'autant moins bien récoltées qu'elles sont plus jeunes. Il est alors intéressant de savoir à partir de quels stades les larves sont récoltées de manière acceptable dans les différents types de relevés.

Tableau 7 - Effectif des larves de différents stades par 1000 m² de savane, calculé d'après les résultats des relevés de 1 m², 10 m² et 25 m² pour l'ensemble des récoltes, pour les petites et grandes espèces, et rapport des valeurs obtenues selon les techniques.

	Densité			Rapport		
	1 m ²	10 m ²	25 m ²	1/10	10/25	1/25
TOTAL						
L2	79,2	12.5	9.4	6.3	1.3	6.4
L3	95.1	58.3	20.0	1.6	2.9	8.4
L4	84.5	81.2	52.2	1.0	1.6	1.6
L5	110.9	95.7	70.6	1.2	1.4	1.6
Total	369.7	247.7	152.3	1.5	1.6	2.4
Petites espèces						
L2	5.2					
L3	10.4	12.5	1.1	0.8	11.4	9.5
L4	41.7	25.0	10.0	1.7	2.5	4.2
L5	36.5	33.3	20.0	1.1	1.7	1.8
Total	93.8	70.8	31.1	1.3	2.3	3.0
Grandes espèces						
L2	74.0	12.5	9.4	5.9	1.3	7.9
L3	84.7	45.8	18.9	1.8	2.4	4.5
L4	42.8	56.2	42.2	0.8	1.3	1.0
L5	74.4	62.4	50.6	1.2	1.2	1.5
Total	275.9	176.9	121.1	1.6	1.5	2.3

Aucune larve de 1er stade n'a jamais été récoltée par aucune des trois techniques, leur taille étant de l'ordre du millimètre, leur dispersion et leur mobilité étant nulles puisqu'elles restent rassemblées autour des pontes et la durée du stade étant en moyenne de 5 jours. Les chances de les rencontrer sont donc faibles.

Les larves de 2ème stade (L2) sont bien mieux récoltées dans les cages de 1 m² que par les deux autres techniques, qui ne diffèrent pas sensiblement entre elles pour leur récolte (tableau 7). Les larves de 2ème stade des petites espèces ont été exclusivement récoltées par les cages de 1 m².

Les larves de 3ème stade (L3) sont mieux récoltées dans les cages de 1 et 10 m² que dans les relevés de 25 m².

Les larves de 4ème et 5ème stades (L4 et L5) sont toujours mieux récoltées dans les deux plus petits relevés que dans ceux de 25 m² mais les différences selon les techniques sont du même ordre de grandeur que pour les adultes.

Notons que les larves de 4ème stade des petites espèces sont très mal récoltées dans les 25 m².

Les récoltes pour un stade larvaire donné peuvent être considérées comme acceptables à partir du moment où deux techniques différentes donnent des densités à peu près équivalentes. Nous récoltons correctement les larves à partir du troisième stade dans les relevés de 10 m², celles du 4ème stade des espèces de grande taille et celles du 5ème stade des petites espèces dans les relevés de 25 m². Les grands relevés donneront donc une idée du peuplement de jeunes encore en faveur des espèces de grande taille.

Le rapport du nombre de larves de 5ème stade au nombre d'adultes est très semblable d'une technique à l'autre et pour les grandes comme pour les petites espèces (0,2 à 0,4), ce qui confirme la valeur à peu près équivalente des trois techniques pour l'échantillonnage des larves de 5ème stade et des adultes. Le rapport est seulement fonction de la durée respective du 5ème stade et du stade adulte. Le rapport du nombre de larves de 4ème stade à celui des larves de 5ème stade varie peu pour l'ensemble des espèces (0,7 à 0,8): il correspond exactement à celui des durées moyennes respectives de ces deux stades en élevage (0,76).

Les 2ème, 3ème et 4ème stades ayant une durée moyenne à peu près équivalente dans les élevages, le nombre de larves devrait être égal de stade en stade pour une technique donnée, ce qui se réalise à peu près dans les cages de 1 m² mais pas du tout dans les deux autres types de relevés. Il devrait même diminuer de stade en stade si les techniques étaient assez fines pour rendre compte de la mortalité au cours de la vie larvaire.

d)-Etude de la composition spécifique du peuplement

Le problème est de savoir quelle est la meilleure technique pour obtenir l'image la plus représentative de la composition spécifique du peuplement.

Une série de relevés faits en décembre 1964 dans le même milieu permet d'établir la relation entre le nombre d'espèces récoltées en fonction de la surface prospectée. Il a été réalisé 16 relevés sous cage de 1 m², 4 sous cage de 10 m², et 16 relevés de 25 m², ce qui fait une prospection totale de 456 m² sur lesquels 18 espèces au total ont été collectées.

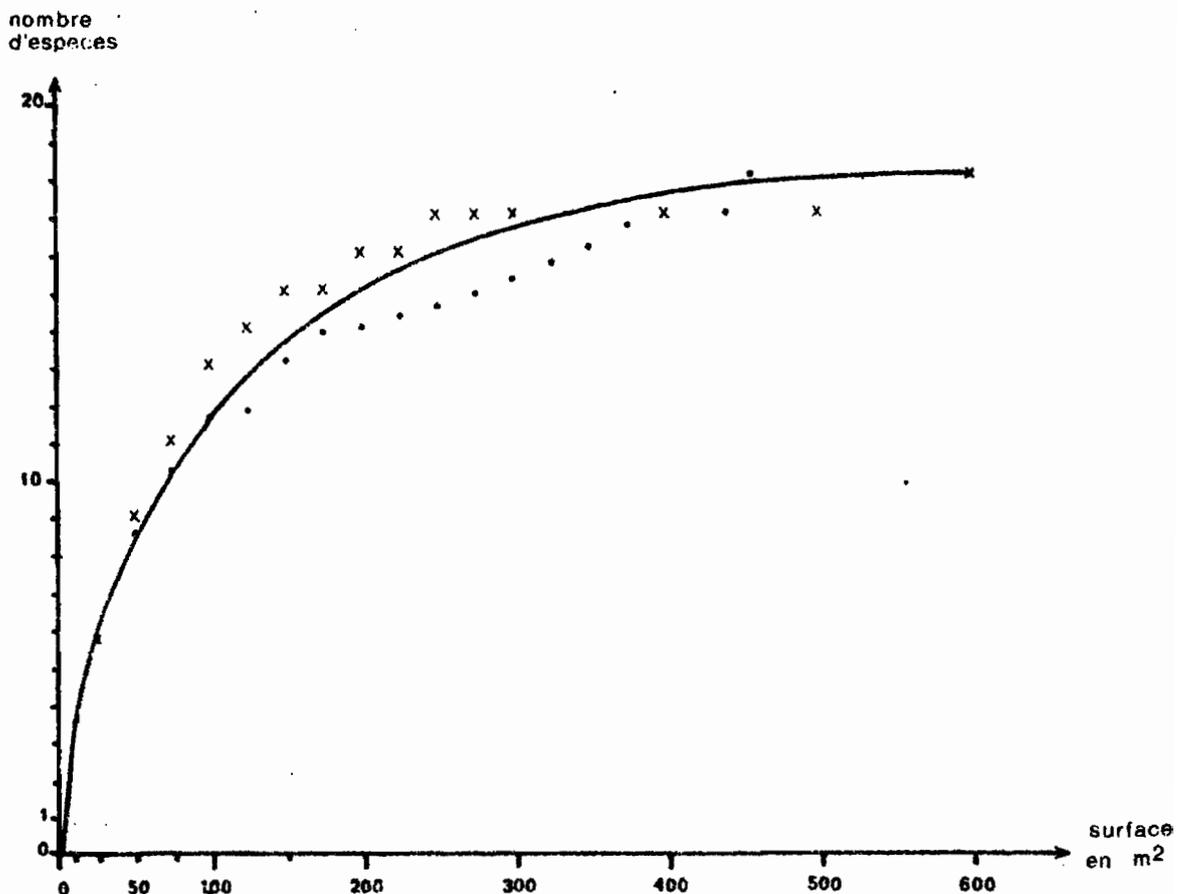


Figure 1 - Nombre d'espèces de l'entatomides récoltées en fonction de la surface de savane prospectée en juillet (x) et en décembre 1964 (.).

La courbe du nombre moyen d'espèces récoltées en fonction de surfaces croissantes ainsi obtenue montre qu'il faut prospecter au moins 75 m² pour récolter la moitié des espèces présentes et 150 m² pour en récolter les 2/3 (fig.1).

En n'utilisant que les relevés de 25 et 100 m² d'une seule journée de relevés dans le même milieu au mois de juillet 1964, nous avons récolté également 18 espèces sur les 600 m² prospectés au total. La courbe obtenue du nombre d'espèces récoltées en fonction de la surface est très proche de la précédente. Il faut 50 m² pour récolter en moyenne la moitié des espèces et 100 m² pour récolter les 2/3.

Les surfaces indiquées représentent des sommes d'aires dissociées, ce qui introduit obligatoirement une certaine hétérogénéité. La courbe qu'on obtiendrait sur un quadrat réel suivant la technique utilisée par les phytosociologues serait probablement un peu plus aplatie.

Cette courbe montre cependant clairement qu'il faut au minimum 100 à 150 m², surface sur laquelle on rencontre environ 2/3 des espèces, pour se faire une idée à peu près valable du peuplement. Si l'on doublait cette surface, on ne récolterait que 2 espèces supplémentaires. Or la prospection d'une telle surface est techniquement irréalisable par la technique des cages de 1 m² et même de 10 m². Pour échantillonner 100 m² en une journée, il faudrait 25 cages de 1 m² et 50 collecteurs ou 10 cages de 10 m² et 40 collecteurs. En revanche, nous pouvons très bien réaliser avec 12 collecteurs 6 relevés de 25 m² en une seule journée et obtenir ainsi une bonne image d'un peuplement. En trois jours de relevés, nous pouvons étudier trois milieux de façon suffisante pour avoir une bonne idée des principales espèces qui s'y trouvent.

Il ne faut toutefois pas oublier que la technique des relevés de 25 m² donne une image du peuplement qui défavorise les espèces de petite taille aussi bien en jeunes qu'en adultes. En effet, au total d'une année entière de relevés, 21 % des individus récoltés dans les

25 m2 appartiennent à de petites espèces alors qu'ils représentent 31 % tant dans les cages de 1 m2 que dans celles de 10 m2.

Examinons alors l'image du peuplement obtenue à partir de l'ensemble des relevés réalisés pendant un an selon chacune des trois techniques. Elle est assez cohérente. Si l'on ne considère que les 5 espèces les plus abondantes récoltées dans chaque type de relevé, on obtient au total 7 espèces différentes (tableau 8).

Tableau 8 - Les 5 espèces dominantes et leur ordre d'importance au total des récoltes faites sur un an dans chaque type de relevé : 1 m2, 10 m2 et 25 m2.

	1 m2	10 m2	25 m2
<i>Dymantis grisea</i>	2	1	1
<i>Lobopeltista guineensis</i>	2	2	2
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	1	(8)	(6)
<i>Ennius ater</i>	(8)	4	5
<i>Ennius morio</i>	(10)	4	4
<i>Thoria gilloniae</i>	5	3	(8)
<i>Gellia dilatata</i>	4	(7)	3

Les deux espèces dominantes communes aux trois techniques sont les plus abondantes : *Dymantis grisea* et *Lobopeltista guineensis*.

Trois espèces ont une répartition particulière liée apparemment à la technique des cages de 1 m2 : l'une, *Dichelorhinus vittatus*, est l'espèce la plus abondante dans les cages de 1 m2 et n'apparaît pas parmi les 5 dominantes dans les deux autres types de relevés. Les deux autres, *Ennius ater* et *E. morio*, sont mal représentées dans les cages de 1 m2 en comparaison de leur importance dans les deux autres types de relevés (tableau 8). Le premier cas est difficile à expliquer autrement que par le hasard lié à l'hétérogénéité des récoltes faites sur 1 m2 puisque c'est une espèce de grande taille qui n'a pas de raison spéciale d'échapper aux autres types de relevés. Dans les deux autres cas, ces espèces étant parmi

les plus mobiles, il se peut qu'elles arrivent à fuir au moment de la pose des cages de 1 m².

La seule espèce de petite taille, Thoria gilloniae, est mieux récoltée dans les petits relevés, ce qui est logique.

Toutes les espèces prises dans les cages de 1 m² et 10 m² ont aussi été capturées par la technique des 25 m². Il n'y a donc pas d'espèces qui échappent systématiquement aux grands relevés. En revanche, en un an, les relevés de 25 m² ont récolté 33 espèces au total contre 22 et 23 dans les cages de 1 et 10 m².

Notons enfin que parmi les 5 espèces les plus abondantes des petits relevés ne figure qu'une seule espèce de petite taille, Thoria gilloniae. Ces espèces ne dominent donc apparemment pas le peuplement et l'image donnée des espèces les plus communes par les grands relevés sera donc moins faussée.

e) - Etude par espèce

Une étude au niveau spécifique demande la récolte régulière d'un minimum d'individus de chaque espèce, au moins des plus communes, pour que l'échantillonnage soit statistiquement représentatif. Or même les espèces les plus abondantes ont, dans les meilleurs cas, des densités relativement faibles, de l'ordre de 0,5 par m² de savane.

Il faut donc concilier deux exigences contradictoires : collecter assez d'individus des espèces les plus abondantes, donc échantillonner de grandes surfaces, et obtenir l'image la plus fidèle possible de la réalité, donc effectuer les relevés les plus précis possibles sur de petites surfaces.

Dans la pratique, il est plus réaliste de choisir une seule méthode dont les résultats ont l'avantage d'être comparatifs entre eux et ensuite essayer d'estimer sa précision et éventuellement, lorsque cela est possible, en corriger les faiblesses.

Les grands relevés qui échantillonnent rapidement de grandes surfaces sont indispensables pour avoir une

image instantanée du peuplement dans un milieu donné et pour récolter un matériel suffisant pour qu'il soit représentatif au niveau des espèces les plus abondantes. Ce sont eux qui donneront les matériaux de base pour l'étude des principales espèces de la savane.

Les petits relevés (cages de 1 et 10 m²) ne sont pas utilisables au niveau de l'étude spécifique, ne serait-ce que par le nombre dérisoire d'individus de chaque espèce capturé chaque mois et par l'hétérogénéité des résultats qui en découlent. A titre d'exemple, il a été récolté de l'espèce en moyenne la plus abondante, Dymantis grisea, au bout de 12 mois consécutifs de relevés, 8 jeunes et 8 adultes dans les cages de 1 m², 24 jeunes et 19 adultes dans celles de 10 m², 57 jeunes et 60 adultes dans les quadrats de 25 m².

Cependant les petits relevés, plus précis et donc plus proches de la réalité, sont utiles comme points de référence et permettent de juger de la valeur des grands relevés. Ces derniers nous fourniront les données de base, mais nous devons tenir compte des restrictions suivantes:

- à cause de leur imprécision, il faudra, pour une étude globale des Pentatomides, en modifier les résultats par un facteur correctif connu;

- les larves n'y sont collectées correctement qu'à partir du 4^{ème} stade pour les espèces de grande taille et du 5^{ème} stade pour les espèces de petite taille.

- les grands relevés donnent du peuplement une image un peu déformée en faveur des espèces de grande taille. Mais au total, ils échantillonnent de façon acceptable les espèces pesant, adultes, plus de 35 mg (cf. tableau 1), dont les individus constituent, en définitive, plus des 2/3 du peuplement.

4) Méthode d'estimation du poids des Pentatomides récoltés dans les grands relevés

a) -Exposé de la méthode

- Poids des adultes

Le poids moyen des adultes des principales espèces a été estimé, une fois pour toutes, en pesant vivants des insectes collectés dans la nature. Celui des espèces peu fréquentes, dont on n'a pas pesé d'échantillons vivants, a été estimé d'après le poids connu d'espèces de taille équivalente. Les poids ainsi obtenus sont donnés, pour chaque espèce, dans le tableau 1.

On obtient alors, pour chaque relevé, le poids frais des adultes de chaque espèce en multipliant le nombre d'adultes récoltés par leur poids moyen. Une correction individuelle a toutefois été introduite pour les spécimens de taille très différente de la moyenne.

- Poids des larves

Les élevages n'ayant pas été réussis pour toutes les espèces, même les plus communes, il n'a pas été possible d'attribuer un poids moyen par stade larvaire de chaque espèce.

Une collection de référence de larves de toutes tailles pesées fraîches a permis d'estimer, par comparaison, le poids des larves de chaque espèce, rangées par classes de tailles, dans chaque relevé.

On obtient ainsi, pour chaque relevé, le poids frais des adultes et des larves de chaque espèce récoltée.

b) -Vérification de la méthode

De mai 1965 à mars 1966, l'usage d'une balance mono-plateau sur le terrain a permis la pesée directe et rapide des insectes collectés dans les relevés. Il a été alors possible de comparer la pesée directe et globale des Pentatomides de chaque relevé avec le résultat de nos estimations.

La différence relative observée entre le poids estimé et celui pesé par rapport à notre estimation a été calculée pour chacun des 196 relevés effectués pendant cette période.

7 % des estimations se sont révélées semblables aux pesées, 56 % pèchent par excès et 37 % par défaut. Les estimations faites d'après des insectes pesés vivants sont le plus souvent supérieures aux pesées car la pesée des Pentatomides après le tri de l'ensemble des insectes du relevé, donc souvent une heure après leur mort, est celle d'insectes déjà en partie desséchés.

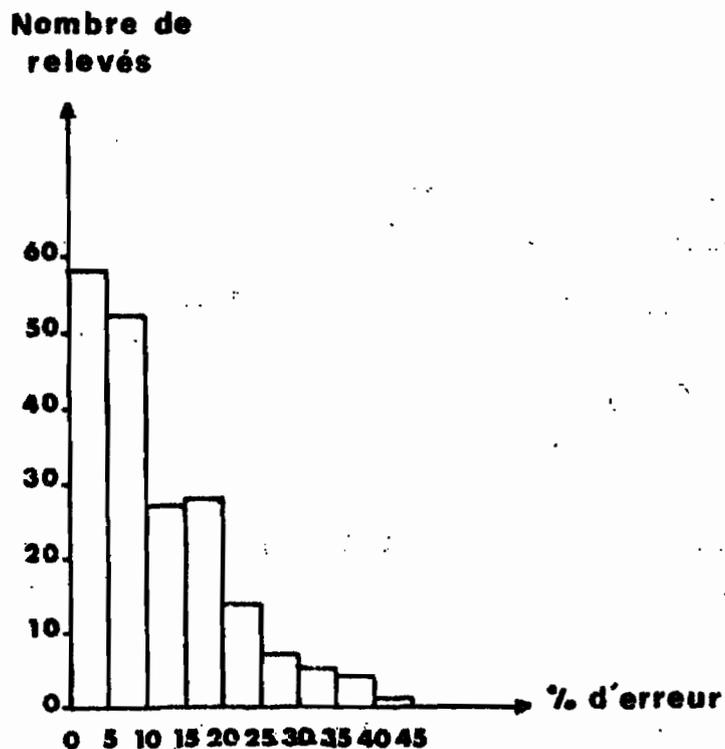


Figure 2 - Fréquence des relevés en fonction du pourcentage d'erreur observé entre pesée directe et estimation du poids total des Pentatomides récoltés.

58 relevés, soit 30 % des échantillons pesés, montrent moins de 5 % de différence avec nos estimations; 110 relevés (57 %), soit plus de la moitié des relevés pesés, montrent moins de 10 % d'erreur, et 186 relevés, soit 95 % des échantillons, présentent moins de 30 % d'erreur (fig.2). La différence la plus grande observée entre pesée et estimation est de 41 %, mais il s'agit très probablement, dans ce cas précis, d'une erreur de transcription lors de la pesée des insectes.

Il faut toutefois souligner que les différences observées entre les estimations et les pesées prises ici comme référence ne doivent pas être exclusivement attribuées à l'imprécision de la méthode d'estimation. Lors de la pesée des Pentatomides, l'inattention, l'effet du dessèchement plus ou moins grand des insectes suivant l'heure de la journée à laquelle a été fait le relevé, et le temps passé entre le relevé et la pesée, ou encore la pesée avec les insectes d'un peu de terre ou de fragments d'herbe, sont autant de sources d'erreur.

Compte tenu de ces erreurs de manipulation inévitables, le fait que l'estimation, dans plus de la moitié des cas, ne diffère pas de plus de 10 % de la pesée directe prouve la validité de la méthode d'estimation.

N'ayant pu bénéficier avant mai 1965 de balance à pesée rapide sur le terrain, la méthode d'estimation a donc été obligatoirement appliquée à l'ensemble des relevés depuis 1962. Elle permet d'ailleurs d'obtenir rapidement les poids de Pentatomides collectés pour chaque espèce et en distinguant les jeunes des adultes, ce qui n'aurait pas été possible par pesée directe en raison du temps considérable nécessaire à ce grand nombre de pesées.

Les erreurs faites sur les estimations de poids ne sont donc pas quantifiables par rapport aux pesées directes, étant données les sources d'erreur de la seconde méthode. De plus elles sont certainement négligeables par rapport aux erreurs d'échantillonnage proprement dites.

5) Relevés utilisés pour l'étude quantitative des Pentatomides

L'étude des Pentatomides porte sur l'analyse de 607 grands relevés de 25 et 100 m², échantillonnant 33.250 m² de savane et réalisés sous la responsabilité des personnes suivantes :

I-1962	à	IX-1962	6.375 m ² : Y. et D. Gillon
X-1962	à	I-1963	3.300 m ² : R. Lapadu
II-1963	à	V-1963	3.250 m ² : J.F. Jézéquel
VI-1963	à	XII-1963	3.925 m ² : J. Lévieux
I-1964	à	III-1966	15.000 m ² : Y. et D. Gillon
V-1969	à	VII-1969	1.400 m ² : C. Lecordier

En 1962, puis en 1969, les grands relevés de 100 m² ont été presque exclusivement pratiqués. Ils ont été accompagnés en 1963 et 1964 par des relevés de 25 m². Après une comparaison statistique de ces deux surfaces en faveur des 25 m² (Gillon, Gillon et Pernès, 1970), ces derniers ont été seuls utilisés de novembre 1964 à mars 1966.

Au cours de cette étude, la plupart des densités moyennes seront exprimées par unité de surface de 1000 m². Cette unité, en général peu employée, a été choisie parce qu'elle est la plus proche de la surface réellement échantillonnée par mois si l'on totalise l'ensemble des surfaces de relevés réalisés pendant le même mois au cours des quatre années d'étude sur le terrain (tableau 9).

Tableau 9 - Surfaces prospectées, en mètres carrés, par la technique des quadrats de 25 et 100 m² en savane brûlée en janvier (SB) ou en avril 1965 (SBT), dans les zones non brûlées (SNB) et dans des milieux particuliers (DIV).

ANNEE	MOIS DE L'ANNEE											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1962 SB	50	100	400	400	400	400	400	350	400	400	400	400
SNB	225	400	400	400	300	400	400	350	400	400	400	500
DIV		100 ^a			100 ^b							
1963 SB	600 ^c	500	500	375	375	425	200	325	125	600		200
SNB	200	500	400	300	300	400	325	350	250	325	200	200
1964 SB	900 ^d	700	700	200	400		750	300		575	350	400
SNB	500	500	700	200	400		250	50				
DIV			200 ^c		100 ^f							50 ^g
1965 SB	300	325	300	150	150	150	150	150	150	150	150	150
SNB	150	150	150	150	150	150	150	150	150	150	150	150
SBT				150	150	150	150	150	150	150	150	150
1966 SB	300 ^h	150	150									
SNB	150	150										
SBT	150	150	150									
1969 SB					500	100	200					
SNB					200	200						
DIV					200 ⁱ							
TOTAUX	3525	3725	4050	2325	3725	2375	2975	2175	1625	2750	1800	2200

a : bas-fond non brûlé au milieu de la savane brûlée

b : petite savane enclose dans la forêt-galerie du Bandama

c : relevés exécutés avant le passage du feu

d : dont 100 m² avant le passage du feu

e : sur pare-feu coupé mais non brûlé

f : en milieu non brûlé humide à Vetiveria nigritana

g : 25 m² en bas-fond et 25 m² sur une butte

h : dont 150 m² avant le passage du feu

i : dans une zone protégée du feu depuis plus de 7 ans.

C. ELEVAGES

1) Techniques d'élevage

Nous nous sommes heurtés, dans l'élevage des Pentatomides de la savane, à de nombreuses difficultés.

Les nombreuses espèces de Pentatomides qui ont été élevées avec succès depuis longtemps sont en général des espèces cosmopolites, nuisibles aux plantes cultivées et très polyphages. On nourrit ces insectes en captivité sur des fruits coupés.

Mais Esselbaugh (1948), qui a essayé l'élevage d'un grand nombre d'espèces habitant les milieux naturels d'Amérique du Nord, a enregistré, lui aussi, de nombreux échecs et les a attribués à une nourriture inadéquate ou impossible à conserver en bonne condition.

En effet, pour les Pentatomides, insectes piqueurs-suceurs de sève et de sucs cellulaires, dont l'alimentation est donc essentiellement liquide, l'état physiologique de la plante dont ils se nourrissent est probablement vital, surtout lorsqu'il s'agit d'organes végétaux qui n'ont pas de réserves comme les gaines et feuilles de Graminées telles qu'elles se présentent dans le tapis herbacé de la savane.

a) Elevages sous conditions semi-naturelles

La méthode a priori la plus simple pour suivre des insectes en élevage dans des conditions aussi naturelles que possible et sur du matériel végétal en bon état est de les enfermer dans de grandes cages transparentes posées en savane directement sur la végétation naturelle ou encore sur des parcelles cultivées d'espèces végétales connues.

C'est dans de telles cages, posées sur des parcelles de culture, que des populations de Nezara viridula ont pu être régulièrement suivies au Japon (Kiritani, Hokyo et Kimura, 1963 et 1967). Ces expérimentations ne semblent pas avoir rencontré les mêmes obstacles que les nôtres;

pourtant leurs auteurs signalent la présence dans les cages, comme dans les champs voisins, de prédateurs tels que des Araignées et des Grenouilles.

Tous les essais de ce type se sont en revanche révélés négatifs à Lamto car les Pentatomides enfermés ont été la proie, sans possibilité de fuir, des prédateurs (Araignées, mais surtout Fourmis) qui s'introduisent dans la cage par le sol.

Il a donc fallu réaliser des élevages isolés du sol et de ses prédateurs.

b)-Elevages en laboratoire

- La nourriture

Les Graminées représentant 80 % du poids frais de matière végétale dans le tapis herbacé de la savane de Lamto (Roland et Heydacker, 1963), il est probable que la majorité des espèces de Pentatomides qui habitent ce milieu sont graminivores. Nous avons donc fait la plupart des essais d'élevage sur Graminées.

Pour nourrir les insectes, la technique la plus simple consiste à donner, sous forme de bouquets, des plantes cueillies et renouvelées chaque jour, dont l'extrémité coupée est constamment maintenue dans l'eau. Cette méthode d'élevage réussit en effet à beaucoup d'insectes phytophages de la savane. Mais aucun élevage de Pentatomide n'a été possible par cette technique, sans doute parce que les herbes se dessèchent trop rapidement dans ces conditions et que la qualité, la quantité et la pression de la sève et des sucs cellulaires sont insuffisants pour assurer l'alimentation normale d'un Pentatomide.

On a donc essayé de cultiver des plants entiers dans des pots en terre ou en culture hydroponique.

Même dans ces conditions, les plantes ainsi cultivées en pot doivent être fréquemment renouvelées dans les cages d'élevage (tous les deux jours environ) car, bien que maintenues à la lumière naturelle, elles dépérissent rapidement si elles restent sous cage et soumises à l'action des Pentatomides qui s'en nourrissent.

Nous avons donc dû multiplier, pour chaque espèce végétale, le nombre de plants pour pouvoir en assurer le renouvellement suffisant dans les élevages, ce qui nous a obligée à limiter le nombre d'espèces ainsi cultivées.

Nous avons alors sélectionné, parmi les plus communes de la savane, les huit espèces de Graminées suivantes : Andropogon schirensis, Hyparrhenia chrysargyrea, H. diplandra, H. dissoluta, Loudetia simplex, Schizachyrium platyphyllum, Brachiaria brachylopha et B. fulva.

- Les cages

Nous n'avons eu de réussite dans les élevages que lorsqu'ils étaient réalisés, dehors, dans des cages transparentes.

Pour qu'elles continuent à photosynthétiser dans les élevages et pour que le transit de la sève y reste aussi normal que possible, les plantes doivent être exposées à la lumière du jour et même au soleil. Les cages ont donc été faites de tulle ou voile de nylon tendu sur des montants rigides (fig.3). Elles sont constamment maintenues dehors, ou seulement abritées sous un toit transparent d'altuglass, pendant la saison des pluies, pour protéger le matériel.

Un autre essai s'est révélé encore plus satisfaisant: les cages sont des cylindres d'altuglass transparent, d'environ 30 cm de diamètre, ouverts aux deux extrémités. Une des deux ouvertures est enfoncée dans la terre du pot où est enracinée la plante, l'autre est fermée par du tulle de nylon maintenu sur le cylindre par un bracelet élastique (fig.4). Ces cages sont placées dehors, mais exposées de façon à être protégées, pendant les heures les plus chaudes de la journée, des rayons directs du soleil, qui provoquent une élévation de température trop forte dans ces enceintes transparentes fermées et peu ventilées. La transparence bien plus grande de l'altuglass par rapport au tulle ou au voile de nylon permet aux plantes de se maintenir plus longtemps en bon état. Certains élevages n'ont été obtenus que dans ce type de cage, probablement aussi parce que les conditions d'humidité y restent beaucoup plus constantes.

Figure 3 - Cage d'élevage en voile de nylon.

Figure 4 - Cage d'élevage en altuglass.

2) Succès et échecs dans les élevages

La plupart des essais ont porté naturellement sur les espèces de Pentatomides les plus communes de la savane. 26 espèces ont été élevées avec plus ou moins de succès.

-Il y a eu réussite totale pour 10 espèces : le développement larvaire complet a été obtenu et les adultes issus de ces élevages ont pondu à leur tour. Plusieurs générations se sont ainsi succédé en élevage. Ce sont : Hotea subfasciata, Oncozygidea flavitarsis, Aeptus singularis, Dymantis grisea, Afrius purpureus, Dichelorhinus vittatus, Genopsis reuteri, Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis, et Macrina juvenca.

Parmi ces réussites figure une espèce appartenant à la sous-famille carnivore des Asopinae, Afrius purpureus, que nous avons élevée en la nourrissant de chenilles. Cet élevage ne présente aucune difficulté à côté de celui des Pentatomides phytophages pour lesquels le maintien en bon état de la plante-hôte est si fondamental et délicat.

-Il y a eu réussite partielle pour 6 espèces : le développement larvaire complet a été réalisé, mais les adultes ainsi obtenus n'ont pas pondu. Les conditions d'élevage ne sont donc pas parfaites. Ce sont Cyptocoris lundi, Thoria gillonae, Dymantis plana, Delegorguella phalerata, Ennius ater et Gellia punctulata.

- Il y a eu échec pour 10 espèces. Ce sont Deroplax nigropunctata, Thoria rotundata, Sepidiocoris noualhieri, Ennius morio, Neococalus clausus, Halydicoris kraatzi, Aeliomorpha divisa, Actuarius varians, Cyclopelta funebris et Sandehana labiosa. Toutes les larves issues des pontes en élevage ont mué une fois et atteint le second stade, mais cette première mue n'a aucune signification, car elle est indépendante de la qualité de la source de nourriture. Aucune, par contre, n'a dépassé le second stade, sauf une larve de Thoria rotundata qui a récemment atteint le troisième stade.

Parmi les dix dernières espèces citées, certains adultes récoltés dans la nature ont pourtant vécu pendant plusieurs mois en élevage, mais n'ont pondu que pendant les premières semaines après leur capture. Nous estimons que ces adultes ont seulement "survécu", parfois longtemps, à de mauvaises conditions d'élevage.

Pour chaque espèce importante de Pentatomide, l'élevage a été systématiquement tenté sur chacune des 8 espèces de Graminées : l'échec constant peut alors signifier qu'aucune d'elles ne convient. Cependant, comme les espèces de Pentatomides élevées sont parmi les plus communes, il y a de fortes chances pour qu'au moins l'une des 8 Graminées les plus courantes convienne. Les échecs peuvent alors être imputables à de mauvaises conditions microclimatiques, lumière, température et humidité, très difficiles à contrôler dans les élevages sans installations compliquées.

3) Interprétation des résultats obtenus en élevage

On peut déterminer en élevage, pour chaque espèce, un certain nombre de caractéristiques biologiques :

- le temps d'incubation des oeufs, la durée de chacun des 5 stades larvaires, et donc le temps nécessaire entre la ponte et l'apparition des adultes issus de ces oeufs. La durée des stades larvaires indiquée au cours de l'étude de chaque espèce est calculée uniquement à partir des cas de développement larvaire complet;

- le temps entre la mue imaginale et la première ponte chez les femelles, qui peut traduire le temps nécessaire à la maturation des ovaires. En l'ajoutant à la durée de l'incubation des oeufs et au temps de développement larvaire, on obtient le temps minimal qui sépare deux générations;

- la durée de vie adulte, la durée de la période de ponte et le nombre d'oeufs pondus par femelle, donc la fécondité de l'espèce. On peut aussi calculer le rythme moyen de ponte pendant la période de reproduction;

- la ou les plantes-hôtes sur lesquelles le développement larvaire et la reproduction sont possibles;

- l'évolution du poids chez les espèces pour lesquelles les conditions d'élevage semblent satisfaisantes : les larves ont été pesées au lendemain de chaque mue et les adultes chaque semaine pendant toute leur vie.

Ces données ne sont observables qu'en élevage, mais ne sont pas forcément transposables à la nature.

Lorsque le développement larvaire se réalise complètement, on peut estimer que les conditions sont suffisamment bonnes. Le temps de développement larvaire en élevage doit être assez proche de la réalité.

En revanche, la durée de vie adulte en élevage peut difficilement être extrapolée à la nature. D'une part, en effet, il n'existe aucune preuve que toutes les possibilités de l'espèce se soient exprimées au cours de la vie adulte, d'autre part les facteurs de mortalité sont très faibles en élevage par suite de l'absence des parasites et des prédateurs. Les données d'élevage concernant la durée de vie adulte représentent probablement, dans les meilleurs cas, les potentialités de l'espèce qui doivent rarement se réaliser dans la nature; dans les autres cas, une faible image de la réalité si les conditions d'élevage sont mauvaises.

La fécondité en élevage est également difficile à interpréter car, d'une part, la période de ponte est dans certains cas sûrement plus longue que dans la nature pour les raisons précédemment données mais, d'autre part, l'alimentation sûrement meilleure et plus variée dans la nature que dans les élevages induit peut-être un rythme de ponte plus rapide.

CHAPITRE II

ANALYSE DU CYCLE SAISONNIER DES ESPECES DE
LA STRATE HERBACEE



A. METHODES D'ETUDE

A partir des grands relevés effectués périodiquement pendant plus de 4 ans, on peut isoler les données relatives à chaque espèce de Pentatomide. Pour chacune, les variations dans le temps de l'effectif des populations sont dues pour une part à l'hétérogénéité du milieu échantillonné et à celle de la répartition spatiale des individus, mais surtout à leur cycle de reproduction. Ce sont les fluctuations les plus régulières affectant l'abondance des jeunes et des adultes qui traduisent le rythme annuel de la reproduction dans chaque population et souvent la succession des générations.

La plupart des espèces de Pentatomides ont un cycle de reproduction très net lié au rythme annuel des saisons, mais la plupart sont polyvoltines, de sorte qu'il est souvent difficile de distinguer les générations les unes des autres pendant toute la durée de la ou des périodes de reproduction car elles se succèdent rapidement et se chevauchent dans le temps; les fluctuations successives d'abondance ont tendance à se compenser et même à s'annuler.

De plus, les jeunes larves (L1, L2 et L3), qui sont dans la nature les plus nombreuses et qui devraient marquer le plus fortement les fluctuations d'abondance des populations, sont mal récoltées dans les grands relevés. Il s'ensuit une diminution apparente de l'amplitude des fluctuations et un léger retard sur la réalité dans l'apparition des jeunes qui ne sont bien récoltés, pour la majorité des espèces, qu'à partir du 4ème stade.

Les données naturelles sur l'ensemble d'une population étant alors souvent difficiles à interpréter, nous avons eu recours aux élevages qui, lorsqu'ils réussissent, donnent des renseignements précis sur les principales caractéristiques biologiques de chaque espèce.

En confrontant les données d'élevage et les données naturelles, on peut, dans la plupart des cas, démêler la succession des générations dans la nature.

1) Données naturelles

Toute observation dans la nature est irremplaçable, surtout en ce qui concerne l'alimentation: un Pentatomide surpris en train de piquer dans une plante identifiable montre, sans aucun doute possible, qu'à cette époque précise il se nourrit naturellement de cette espèce végétale. C'est ainsi que nous avons réussi à élever certaines espèces en les alimentant avec la plante sur laquelle elles avaient été observées dans la nature. Les Pentatomides sont malheureusement des insectes très discrets qu'il est difficile d'observer dans la nature. De plus, la seule observation ne donne aucun renseignement sur le cycle de reproduction.

Ce sont les relevés quantitatifs qui vont fournir les meilleures données naturelles sur les principales espèces de Pentatomides. L'étude s'est déroulée de janvier 1962 à mars 1966, donc pendant plus de 4 ans. Des échantillonnages ont été faits chaque mois, sauf en juin et septembre 1964 (cf. tableau 9).

Toutes les données et diagrammes décrivant l'évolution annuelle moyenne des populations commenceront, non avec le début légal de l'année, mais en mars car, pour la grande majorité des espèces, le cycle de reproduction est lié à celui des saisons et le mois de mars, au cours duquel tombent les premières grandes pluies après la saison sèche, est celui de l'apparition de la première génération de jeunes de l'année.

a) Evolution dans le temps de la densité des jeunes et des adultes

Chaque espèce n'est pas assez abondante pour que les fluctuations mensuelles au cours de chaque année d'étude soient immédiatement interprétables. Pour plus de sécurité et pour avoir une image moyenne de l'évolution annuelle de chaque population, on a totalisé pour chaque mois l'ensemble des captures des 4 années d'étude et rapporté l'effectif à 1000 m² de savane, unité la plus proche de la

surface réellement échantillonnée au total chaque mois (cf. tableau 9). On obtient ainsi un diagramme décrivant l'évolution annuelle moyenne du nombre des jeunes et de celui des adultes de chaque espèce.

L'évolution de la densité donne une bonne idée des époques d'abondance de jeunes et d'adultes, mais elle est influencée par beaucoup de facteurs indépendants du cycle de reproduction dont le milieu et le feu de savane sont les plus importants.

b) Proportion de jeunes au sein de la population

Chaque espèce n'est pas assez abondante pour que la proportion de jeunes diffère significativement de mois en mois chaque année, on l'a donc calculée, chaque mois, sur la totalité des récoltes des diverses années.

La proportion de jeunes au sein d'une population dépend moins des facteurs du milieu et donne une image de sa structure d'âge. Dans le cas le plus simple, l'évolution de la proportion de jeunes suit une courbe classique : la proportion part d'un minimum, passe par un maximum puis décroît, ce qui en principe correspond à une génération de jeunes devenant adulte. Au cours d'une année, il peut ainsi se succéder plusieurs maximums suivis chacun d'un minimum qui correspondent à autant de cohortes de jeunes devenant adultes.

Dans la plupart des cas cependant, les générations se chevauchent et les jeunes d'une génération ne sont pas tous devenus adultes que déjà la vague suivante de jeunes apparaît. Il s'ensuit un aplatissement de la courbe de succession des maximums et des minimums et même une confusion entre les générations qui se télescopent.

c) Méthode de l'autocorrélogramme

Pour chaque mois de chaque année étudiée, on détermine le pourcentage de jeunes de l'espèce choisie; on obtient ainsi, de janvier 1962 à Mars 1966, juin et septembre 1964 exclus, 49 valeurs.

On calcule alors le coefficient de corrélation r_1 entre les pourcentages x_i de chaque mois a, b, c...i et ceux y_{i+1} de chaque mois suivant b, c, d... i+1 :

$$r_1 = \frac{\sum x_i y_{i+1} - \frac{n \bar{x} \bar{y}}{n-1}}{\sqrt{V(x) V(y)}}$$

où n est le nombre de comparaisons, dans ce cas 48-2 car on élimine les 2 comparaisons dans lesquelles interviennent les données manquantes, juin et septembre 1964; \bar{x} et \bar{y} sont les moyennes et $V(x)$ et $V(y)$ les variances des valeurs x et y utilisées pour le calcul de ce coefficient de corrélation.

Cette corrélation exprime le taux de ressemblance de la proportion de jeunes d'un mois à l'autre pour l'ensemble de la période étudiée, donc à 1 mois d'intervalle.

On calcule ensuite, de la même façon, les coefficients de corrélation $r_2, r_3 \dots r_{36}$ à 2 mois, 3 mois... jusqu'à 36 mois d'intervalle. Au delà de 36 mois d'intervalle, le nombre de comparaisons est trop faible pour être valable.

L'évolution du coefficient de corrélation à intervalles de temps croissants, l'autocorrélogramme, permet de visualiser le rythme auquel la proportion de jeunes d'une espèce donnée passe par des valeurs identiques ou comparables, auquel cas le coefficient de corrélation passe par un maximum pour cet intervalle de temps, et celui auquel les proportions s'inversent, le coefficient de corrélation passant alors par un minimum. Si ce rythme est très accusé, c'est-à-dire si réellement la proportion de jeunes s'inverse et se reconstitue à intervalles de temps réguliers, les fluctuations du coefficient de corrélation seront d'autant plus fortes, cycliques et se maintiendront même au-delà de 12 mois d'intervalle.

Si l'échelle statistique ne permet pas de dénombrer avec sécurité les fluctuations de la proportion de jeunes au cours d'une année moyenne, c'est la répétition de ces fluctuations pendant plusieurs années et leur régularité

qui permettront de les individualiser avec sécurité.

d) Répartition dans le temps des différents stades larvaires

Pour les espèces abondantes et de taille suffisante pour que les larves soient récoltées par les grands relevés, on sépare les différents stades larvaires parmi les jeunes collectés dans les relevés. L'évolution mensuelle de la proportion de jeunes stades par rapport à l'ensemble des larves ou la répartition par stades larvaires des jeunes chaque mois donne une image plus fine de l'évolution de la structure d'âge de la population.

e) Présence d'adultes récemment mués

Les insectes, pendant les quelques heures qui suivent la mue, sont reconnaissables à leur tégument clair et mou.

Etant données les faibles chances de rencontrer des adultes venant visiblement de muer, leur présence dans les relevés est le signe que les mues imaginaires sont nombreuses à cette époque, ce qui est une indication non négligeable d'une étape précise du cycle.

2) Données complémentaires par les élevages

Les données naturelles brutes permettent en général de connaître le cycle annuel de reproduction mais rarement le nombre de générations qui se succèdent dans l'année au cours de la ou des périodes de reproduction.

On essaye alors d'interpréter les données naturelles sur l'ensemble de la population à l'aide des données individuelles d'élevage.

Une des caractéristiques biologiques les plus précieuses données par les élevages est celle relative à la durée du développement larvaire qui permet d'interpréter la succession des maximums d'abondance de jeunes, puis d'adultes, dans la nature. Le temps de maturation des ovaires ajouté à celui du développement larvaire permet d'avoir une idée du temps minimal qui sépare deux générations et d'interpréter ainsi le diagramme d'évolution

annuelle de l'abondance des jeunes et des adultes et celui du pourcentage de jeunes.

Pour connaître la durée de chaque génération ou son étalement dans le temps, il est nécessaire de connaître la durée moyenne de vie adulte et la durée de la période de ponte de chaque génération.

La durée de vie adulte en élevage étant, comme nous l'avons constaté dans le chapitre précédent, difficilement extrapolable à la nature, nous n'utiliserons pas cette caractéristique pour interpréter les données naturelles. Nous aurons recours à un autre procédé. On capture en général, dans l'ensemble de l'année, bien plus d'adultes que de larves et, en particulier, de larves de dernier stade pourtant les mieux récoltées par notre technique d'échantillonnage. Ce déséquilibre peut s'expliquer par le fait que la technique des relevés échantillonne plus fidèlement les insectes de plus grande taille, les adultes en l'occurrence, que ceux de plus petite taille, les larves de 5ème stade. Cependant, chez les insectes de taille suffisamment grande pour que les larves de 5ème stade soient, elles aussi, bien récoltées, la différence est tellement grande qu'elle a une autre cause. En réalité, les adultes vivent bien plus longtemps que les larves de 5ème stade, de sorte que les chances de les rencontrer sont d'autant plus grandes. Si par exemple le 5ème stade larvaire dure 1 mois et si les adultes vivent en moyenne 12 mois, il y a au total dans l'année une probabilité 12 fois plus grande de rencontrer un adulte qu'une larve et l'on capturera environ 12 fois plus d'adultes que de larves de 5ème stade.

Si, par les élevages, on arrive à connaître la durée du 5ème stade larvaire et si, par les relevés, on peut calculer la proportion d'adultes trouvés au total de l'année par rapport aux larves de 5ème stade, en prenant bien soin de donner à chaque mois la même valeur, c'est-à-dire en ramenant le nombre de captures chaque mois à la même surface, on peut avoir une idée de la durée de vie

moyenne des adultes de la manière suivante.

Le nombre d'adultes et celui des larves de 5ème stade trouvés étant proportionnels à leur durée respective de vie, on peut écrire :

$$\frac{N_a}{N_{L5}} = \frac{t_a}{t_{L5}}$$

où N_a est le nombre d'adultes récoltés au total de l'année; N_{L5} , le nombre de larves de 5ème stade récoltées au total de l'année; t_a , la durée de vie moyenne des adultes dans la nature (inconnu); t_{L5} , la durée du 5ème stade larvaire (en élevage).

On peut alors déduire la durée de vie moyenne des adultes dans la nature par la formule :

$$t_a = t_{L5} \frac{N_a}{N_{L5}}$$

La durée de la période de ponte sera déduite de la durée de vie adulte car, dans les élevages, il est rare qu'une femelle arrête de pondre longtemps avant de mourir. On considère donc que, après la période présumée de maturation des ovaires ou à partir du moment où les femelles commencent à pondre, elles pondront toute leur vie jusqu'à leur mort, ce qui paraît une loi d'économie logique.

En intégrant toutes ces données, il est en général possible de connaître le nombre de générations dans l'année pour les espèces les plus abondantes.

B. EXPOSE DES RESULTATS

Les cycles spécifiques seront décrits dans l'ordre systématique (cf. tableau 1) car les données sont bien trop irrégulières d'une espèce à l'autre pour qu'il ait été possible de réunir les espèces par types de cycles : certaines espèces ont un cycle net; chez d'autres il est difficile à interpréter, donc hypothétique; d'autres enfin sont récoltées trop irrégulièrement pour en déduire un cycle de reproduction.

Nous ne traiterons pas de la même façon les cycles de toutes les espèces et les séparerons en deux catégories : les espèces les plus abondantes dont l'ensemble représente 90 % du peuplement, et les autres.

1) Les espèces les plus abondantes

90 % de l'effectif des Pentatomides récoltés au total des 4 années d'étude par notre technique d'échantillonnage sont constitués par les 16 espèces les plus abondantes. Ce sont, par ordre d'importance décroissante (cf. tableau 1) : Dymantis grisea, Delegorguella phalerata, Oncozygidea flavitarsis, Thoria gilloniae, Lobopeltista guineensis, Thoria rotundata, Gellia dilatata, Ennius ater, Cyptocoris lundii, Aeptus singularis, Dichelorhinus vittatus, Ennius morio, Sepidiocoris noualhieri, Aeliomorpha divisa, Deroplax nigropunctata et Sandehana labiosa. Parmi ces 16 espèces, on a dû traiter à part Sepidiocoris noualhieri, 13ème par ordre d'importance, dont les jeunes sont indistinguables de ceux de l'espèce voisine moins fréquente S. dispar (17ème par ordre d'importance). L'étude approfondie portera donc sur les 15 espèces les plus fréquentes de la savane, S. noualhieri exclue.

a) -Elevages

L'élevage de ces 16 espèces a systématiquement été essayé sur les principales Graminées de la savane.

Le cycle complet a été obtenu en élevage pour 6 d'entre elles : D. grisea, O. flavitarsis, L. guineensis, G. dilatata, A. singularis et D. vittatus.

Un développement larvaire complet a été obtenu pour 4 autres : D. phalerata, T. gillonae, E. ater et C. lundi.

L'échec a été total chez les 6 espèces restantes, sauf pour T. rotundata dont une larve a dépassé le second stade.

b) - Cycle annuel

Pour chacune de ces espèces (S. noualhieri exceptée) on a établi le pourcentage moyen mensuel de jeunes avec une sécurité statistique de 95 % calculée comme suit :

- pour un nombre total de captures par mois n supérieur à 100, les valeurs du pourcentage $q = \frac{r}{n}$ sont comprises dans les limites $q \pm 2\sigma$, où $\sigma = \sqrt{\frac{q(q-1)}{r}}$;

- pour un nombre total faible (plus petit que 100), on utilise les tableaux donnant les intervalles de confiance d'un pourcentage compris entre 1 et 10 et entre 10 et 100 (Lamotte 1962, tableaux D et E).

On peut ainsi comparer de mois en mois la proportion de jeunes de chaque espèce avec une sécurité de 95 %.

Pour 6 espèces, cette méthode suffit à dénombrer et à situer avec une sécurité suffisante le nombre de maximums et de minimums qui se succèdent en une année : Dymantis grisea, Delegorguella phalerata, Thoria rotundata, Ennius morio, Aeptus singularis et Deroplax nigropunctata.

Dans les cas où les différences ne sont pas significatives et ne permettent pas ainsi de séparer avec sécurité les diverses fluctuations au cours d'une année moyenne, on a recours à une autre méthode, celle de l'autocorrélogramme, précédemment décrite.

Ces autocorrélogrammes ont été calculés pour celles des 15 principales espèces dont l'évolution moyenne de la proportion de jeunes ne présente pas de différences assez significatives pour en déduire le nombre de générations par an : Gellia dilatata, Cyptocoris lundi, Sandehana labiosa, Thoria gillonae, Dichelorhinus vittatus, Lobopeltista

guineensis, Ennius ater, Oncozygidea flavitarsis et Aeliomorpha divisa.

Pour les 9 autocorrélogrammes calculés, un certain nombre de caractères constants sont apparus :

- le cycle annuel est prédominant - sauf pour une espèce, Aeliomorpha divisa - c'est-à-dire que le coefficient de corrélation a une valeur maximale aux intervalles de temps : 12, 24 et 36 mois. Ce phénomène est lié au rythme annuel des saisons: chaque année, le pourcentage de jeunes s'abaisse, souvent jusqu'à être nul, pendant la saison sèche et, tout en subissant des fluctuations, reste toujours élevé pendant toute la durée de la saison des pluies;

- d'un mois à l'autre, le pourcentage de jeunes reste assez semblable ou change progressivement. Le coefficient de corrélation est donc toujours positif pour l'intervalle de temps : 1 mois ;

- pour les deux raisons précédentes réunies, les valeurs des mois voisins, mais d'années différentes, sont souvent comparables, le coefficient de corrélation pour les intervalles 12 ± 1, 24 ± 1, 36 - 1 mois est alors positif.

Les plus intéressantes sont les fluctuations du coefficient de corrélation à l'intérieur de l'année, donc aux intervalles de 2 à 10 mois et même avec une ou deux années d'intervalle : 14 à 22 mois, 16 à 34 mois, car ce sont elles qui indiqueront le rythme dominant de l'évolution du pourcentage de jeunes au cours de l'année. Il ne correspond pas toujours, comme nous le constaterons, à celui des générations.

2) Les espèces de moindre importance

a) - Elevages

L'élevage, essayé un peu au hasard des récoltes dans la nature, a donné les résultats suivants :

- on a obtenu le cycle complet en élevage de 4 espèces : Afrius purpureus, Macrina juvenca, Hotea subfasciata

et Gonopsis reuteri;

- le développement larvaire complet a été suivi chez 2 autres espèces : Gellia punctulata et Dymantis plana;

- l'échec a été total chez Neococalus clausus, Halydicoris kraatzi, Actuarius varians et Cyclopelta funebris.

b) - Cycle annuel

Pour certaines espèces, les renseignements biologiques obtenus par les élevages recoupent les données de capture dans les relevés avec assez de précision pour qu'on puisse avoir une bonne idée de leur cycle et du nombre de générations dans la nature, mais sans possibilité de sécurité statistique puisque les effectifs récoltés sont trop faibles. C'est le cas de Gonopsis reuteri, Gellia punctulata, Dymantis plana et Halydicoris kraatzi.

Pour d'autres espèces, les effectifs sont faibles mais suffisants pour donner une idée de l'évolution moyenne de leur densité au cours de l'année. Ce sont Neococalus clausus, Diploxys angusta, Eusarcoris purpurissatus, Hermolaus gestroi, Actuarius varians et Menida maculiventris.

Pour toutes les autres espèces, les renseignements sont trop fragmentaires et nous ne signalerons que les mois au cours desquels adultes ou jeunes de ces espèces ont été récoltés, dans les tableaux récapitulatifs relatifs à chaque sous-famille. Nous ne ferons pas mention des récoltes à la lumière car la provenance des insectes est alors inconnue et seuls les adultes sont récoltés par cette technique.

C. CYCLES DES DIFFERENTES ESPECES

1) Scutellerinae

- Sphaerocoris annulus et S. testudogrisea

Ces deux espèces ont été souvent observées sur Vernonia guineensis, petite Composée de savane commune.

D. Duviard (1970) les a récoltées sur des V. guineensis en période de croissance et de floraison, après le passage du feu de savane de mars à mai, et sur une autre Composée qui fleurit plus tard, Gutembergia macrocephala, en novembre et décembre.

- Hotea subfasciata

Cette espèce vit également en zone forestière de Côte d'Ivoire. Elle a été élevée avec succès pendant plusieurs générations sur la Malvacée Sida rhombifolia. Les caractéristiques biologiques en élevage sont les suivantes :

Incubation des oeufs	10 jours
1er stade larvaire	6 à 7 jours
2ème stade larvaire	7 jours
3ème stade larvaire	5 à 6 jours
4ème stade larvaire	7 jours
5ème stade larvaire	9 à 11 jours
durée du développement larvaire	35 à 37 jours
maturation des ovaires	17 jours
nombre d'oeufs par ponte	14
durée de vie adulte	2 mois

- Deroplax nigropunctata

Elevages

Les adultes récoltés dans la nature ont vécu souvent très longtemps en élevage (9 mois), aussi bien sur Schizachyrium platyphyllum que Hyparrhenia dissoluta et Andropogon schirensis, mais aucun de ces adultes n'a jamais pondu. Ceux qui ont vécu le plus longtemps sont généralement morts en octobre-novembre.

Par contre, des femelles ont pondu en janvier 1972, quelques jours après leur récolte dans la nature, des pontes de 12 et 13 oeufs. L'incubation a duré 10 jours et le premier stade larvaire entre 3 et 4 jours; aucune larve n'a dépassé le second stade, tant sur Schizachyrium platyphyllum que sur Loudetia simplex et Andropogon schirensis.

Cycle annuel

Il est unique en son genre. Les jeunes apparaissent en décembre et disparaissent en mars (fig.5). La reproduction se situe donc en plein coeur de la saison sèche. Aucun jeune n'a jamais été observé en dehors de ces 4 mois.

La reproduction est de courte durée puisqu'on n'a trouvé de larves de 3ème stade qu'en décembre dans les relevés (fig.6). Les pontes avaient donc toutes eu lieu en novembre-décembre.

Les jeunes adultes atteignent leur densité maximale en mai. De mai à novembre, leur abondance diminue progressivement et passe de 18 à 1 par 1000 m². Les adultes qui se reproduisent vivraient donc au minimum 9 à 10 mois, mais peu nombreux sont apparemment ceux qui survivent et atteignent le mois de novembre. Nous avons eu, en élevage, des adultes qui ont vécu et sont morts aux mêmes époques que dans la nature.

Le tableau qui suit résume les traits principaux des cycles saisonniers des espèces de Scutellerinae de la savane de Lamto. Il récapitule les mois au cours desquels les adultes (a) et les jeunes (j) ont été récoltés. Une astérisque désigne les espèces qui, bien qu'habitent la strate herbacée de la savane, n'ont jamais été récoltées dans les relevés et ne feront donc pas partie de la description ultérieure du peuplement et de son étude quantitative.

Aucun jeune n'a été récolté de mai à août. La reproduction chez les Scutellerinae semble n'avoir lieu qu'en fin de saison des pluies et en saison sèche.

SCUTELLERINAE	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
<i>Sphaerocoris testudogrisea</i>	a	a	a	a			aj		aj	a	a	a
* <i>Sphaerocoris annulus</i>	a	a	a					a	a	a		
<i>Chiatosternum unicolor</i>								a				
<i>Hotea subfasciata</i>		j				a		aj	j			a
<i>Deroplax nigropunctata</i>	aj	a	a	a	a	a	a	a	a	aj	aj	aj
<i>Alphocoris lixoides</i>	a	a	a		a	a		a		j	a	a

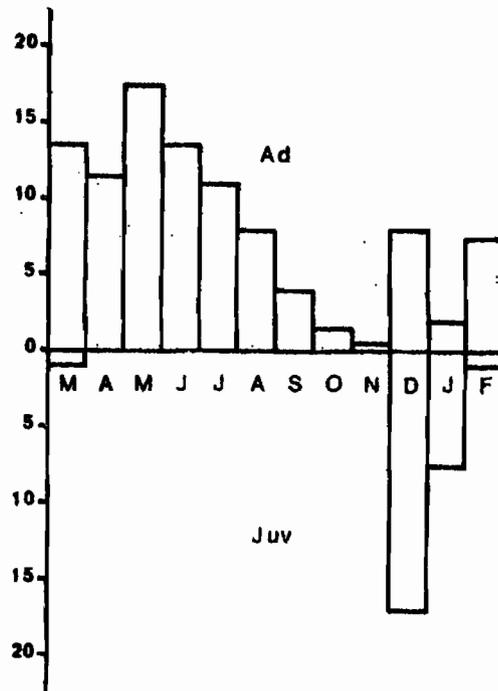


Figure 5 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes (en haut) et des jeunes (en bas) de Deroplax nigropunctata.

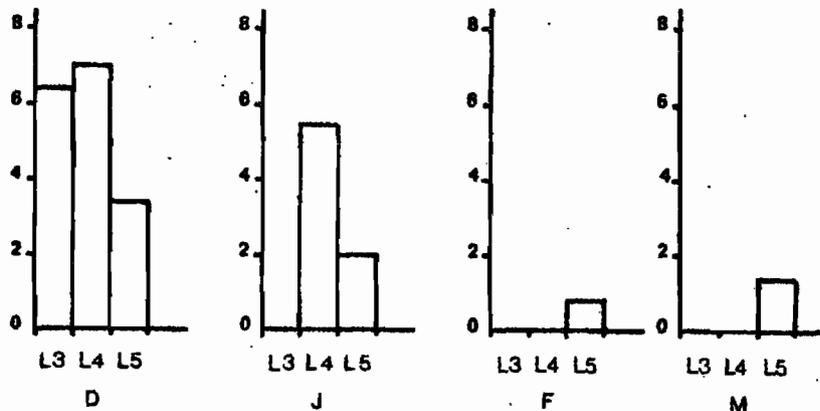


Figure 6 - Deroplax nigropunctata : répartition par stades larvaires des jeunes récoltés.

2) Graphosomatinae

- Cyptocoris lundi

Elevages

C'est une espèce difficile à élever. Trois développements larvaires complets seulement ont été obtenus, sur Schizachyrium platyphyllum et Loudetia simplex, après des dizaines d'essais. Toutes les tentatives sur Andropogon schirensis, Hyparrhenia chrysargirea, H. dissoluta, H. diplandra, Brachiaria brachylopha et B. fulva et même beaucoup d'autres sur S. platyphyllum et L. simplex ont échoué.

On a cependant obtenu des développements partiels jusqu'au 5ème stade sur H. chrysargirea et B. brachylopha, jusqu'au 4ème stade sur A. schirensis, jusqu'au 3ème stade sur B. fulva et H. dissoluta, ce qui indique que ce ne sont pas seulement des facteurs alimentaires qui entrent en jeu dans les échecs mais aussi des facteurs d'ordre microclimatique. En effet toutes les réussites ou semi-réussites n'ont été obtenues que dans les cages d'altuglass, pas une dans les cages de tulle.

Les seules pontes obtenues proviennent de femelles fraîchement collectées dans la nature. Les adultes en élevage ne sont en général pas restés longtemps en vie.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs		6 jours
1er stade larvaire	4 à 5 jours	5 jours
2ème stade larvaire	8 à 10 jours	9 jours
3ème stade larvaire	7 à 10 jours	9 jours
4ème stade larvaire	7 à 12 jours	10 jours
5ème stade larvaire	11 à 25 jours	18 jours
durée de vie larvaire	40 à 59 jours	48 jours

Cycle annuel dans la nature

Les jeunes apparaissent en petit nombre en mars, massivement en avril, et disparaissent au cours du mois de janvier (fig.7).

La fréquence relative moyenne des jeunes passe par 3 maximums : en avril, août et novembre-décembre, mais les maximums ne sont absolument pas significatifs statistiquement (fig.8).

L'évolution du pourcentage des jeunes au cours de chaque année montre l'existence de 3 générations par an, au moins pendant les années 1962 et 1965 (fig.10).

L'autocorrélogramme traduit un rythme accusé de ressemblance de base 4, ce qui signifie que la même situation se répète tous les 4 mois, trois fois par an (fig.11). Ce rythme se répète discrètement au-delà d'un an d'intervalle: les corrélations passent par un maximum non seulement tous les 4 et 8 mois mais aussi pour les intervalles 12+4, 12+8, 24 +8 mois. Les dissemblances se manifestent tous les 2, 6 et 10 mois d'intervalle, c'est-à-dire à la mi-temps entre 2 cycles de ressemblance.

Ayant trouvé en moyenne dans l'année 55,0 larves de 5ème stade et 272,3 adultes, ceux-ci vivraient donc $\frac{272,3}{55,0}$ = 4,95 fois plus longtemps que les jeunes de 5ème stade, soit d'après les données d'élevage : 18 jours x 4,95 = 89 jours, donc 3 mois.

Les élevages n'ont malheureusement pas permis de connaître le temps nécessaire à la maturation des ovaires des femelles. On sait seulement que de l'oeuf à l'adulte, il faut 6 jours d'incubation pour les oeufs et 48 jours de développement larvaire complet, soit au total 54 jours - moins de 2 mois -. D'une ponte théorique du début du mois d'avril au moment du plus grand nombre de larves de 2ème et 3ème stade larvaire (fig.9), les adultes de la première génération devraient apparaître, d'après les données d'élevage, moins de 2 mois après en mai-juin. D'après les données naturelles, la densité des plus jeunes stades passant par un premier maximum en avril, puis un second en juillet (fig.9), la seconde génération ne commencerait donc qu'en juillet. On peut donc supposer que la majorité des adultes apparus en juin ne pondent en moyenne qu'en juillet; la maturation des ovaires demanderait ainsi environ un mois.

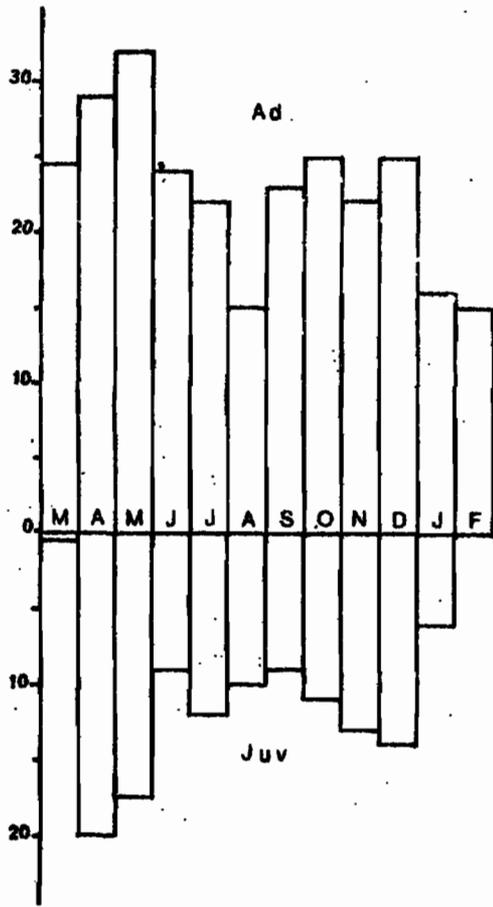


FIG 7

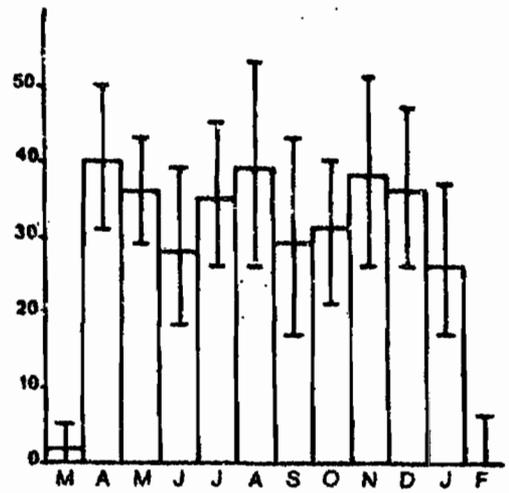


FIG 8

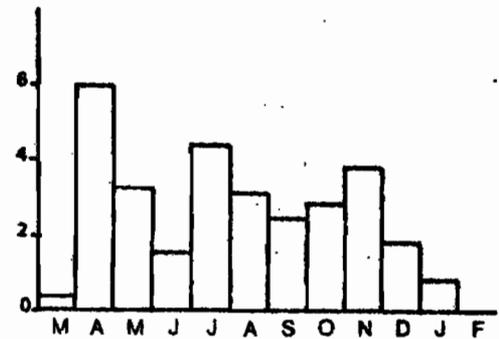
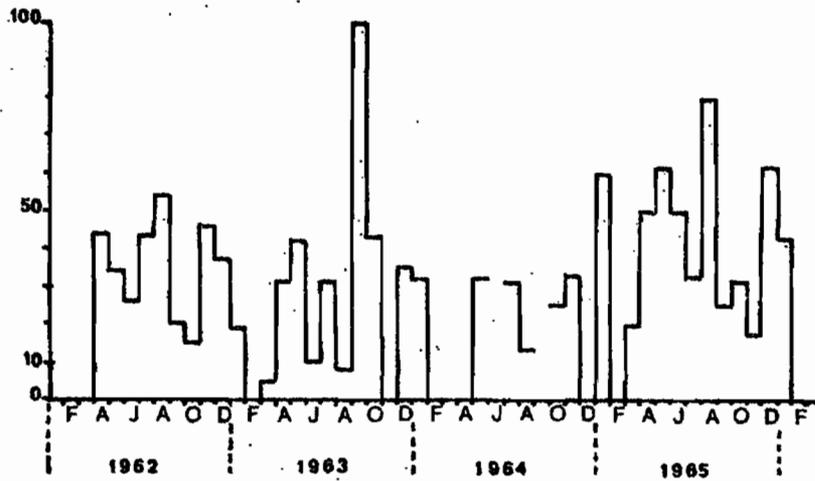


FIG 9



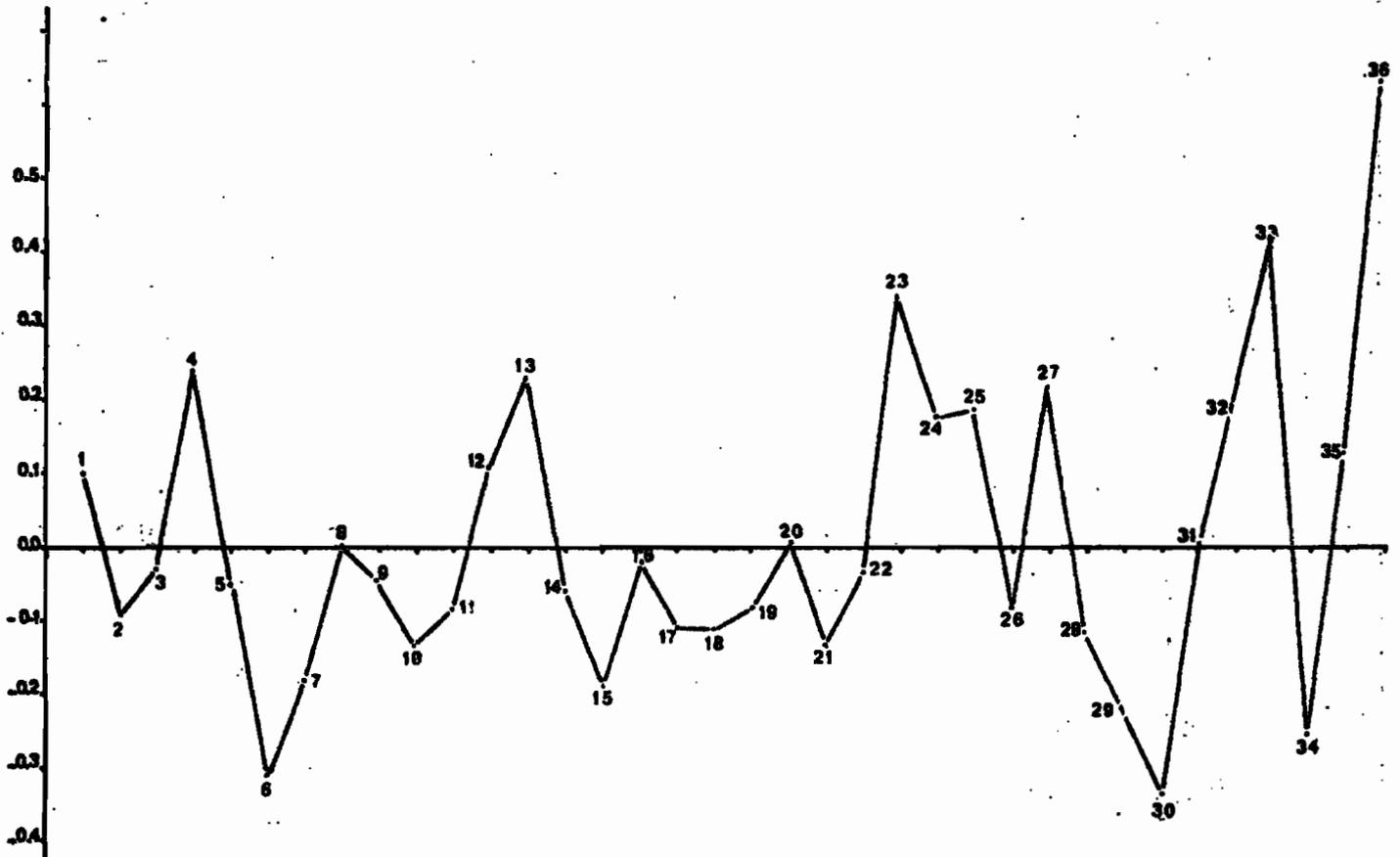
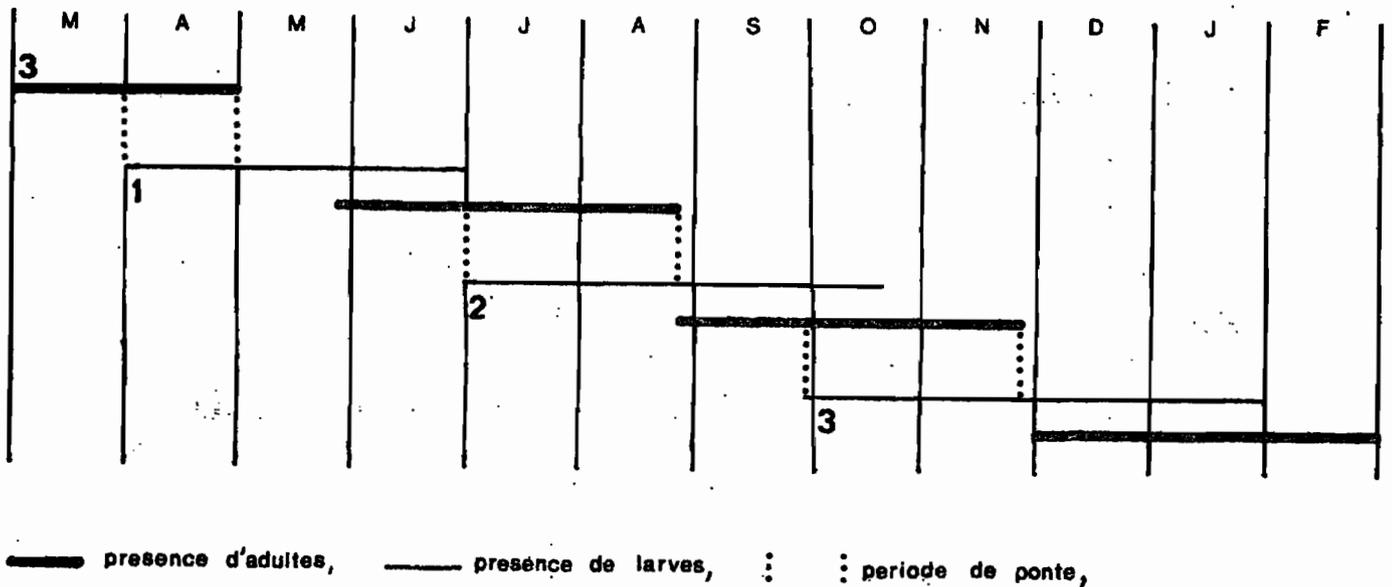


Figure 11 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Cyptocoris lundi.



— présence d'adultes, — présence de larves, ∴ période de ponte,

Figure 12 - Modele théorique de la succession annuelle des 3 générations de Cyptocoris lundi.

Les adultes de première génération apparus en juin vivraient 3 mois d'après nos estimations, donc jusqu'en août. S'ils pondent en juillet et août, les adultes de seconde génération apparaîtraient de août à octobre, puis ceux de la troisième génération de décembre à février. Les jeunes les plus tardifs de la troisième génération disparaissent dans la nature en janvier, les dernières pontes auraient donc lieu à la fin du mois de novembre.

D'après ces données, on peut élaborer un modèle théorique qui donne une image cohérente de la succession des 3 générations annuelles en accord avec les données naturelles et les caractéristiques biologiques en élevage (fig.12). Une confirmation à ce modèle théorique est apportée par la présence d'adultes fraîchement mués dans les relevés en mai, août-septembre et janvier-février.

On peut dans ces conditions établir le calendrier des générations suivant :

1ère génération : jeunes d'avril à juin, adultes à partir de mai, pontes en juillet et août.

2ème génération : jeunes de juillet à octobre, adultes à partir de septembre, pontes en octobre et novembre.

3ème génération : jeunes d'octobre à janvier, adultes à partir de décembre, pontes au mois d'avril suivant.

- Oncozygidea flavitarsis

Elevages

C'est une espèce dont le cycle complet a été obtenu en élevage à plusieurs reprises sur Hyparrhenia chrysargirea, H. diplandra et Andropogon schirensis.

La durée du développement larvaire a beaucoup varié d'un élevage à l'autre, de 53 jours sur H. chrysargirea à 111 jours sur A. schirensis. Les larves ayant subi un développement très lent ont cependant donné des adultes féconds qui ont vécu plus de 2 mois.

Comme c'est une des plus petites espèces de Pentatomide de la savane, les mues sont difficiles à détecter. Aussi ne donnerons-nous pas la durée des différents stades larvaires, imprécis dans les élevages. De plus, la durée du cinquième stade larvaire ne serait guère utile, car les larves, trop petites, sont mal collectées dans les relevés.

Caractéristiques biologiques en élevage

Incubation des oeufs	6 jours
Durée de vie larvaire	de 53 à 111 jours
Durée de vie adulte	de 2 à 6 mois
Maturation des ovaires	de 24 à 45 jours
Nombre d'oeufs pondus par femelle	de 22 à 116
Rythme de ponte	tous les 4 à 9 jours.

Cycle annuel dans la nature

Les adultes sont présents toute l'année, avec un minimum pendant la saison sèche, de décembre à février (fig. 13). C'est une espèce qui se réfugie alors en lisière, ce qui explique sa disparition dans la pleine savane. Les adultes se dissémineraient à nouveau en mars-avril, dès la chute des premières pluies.

Les jeunes apparaissent discrètement en avril puis, avant de disparaître en janvier, passent par 2 maximums nets en mai-juin et en novembre. A cause de la petite taille de l'espèce, on ne trouve dans les relevés que les stades âgés des larves (L4 et L5), ce qui donne une image de la population de jeunes avec un mois de retard environ sur la réalité. Ce fait explique aussi le faible effectif de jeunes collectés par rapport à celui des adultes: le pourcentage de jeunes ne dépasse jamais 30 % (fig.14). Il s'ensuit une très faible amplitude dans l'évolution du pourcentage des jeunes, qui ne présente en moyenne aucune différence significative de mai à décembre.

L'évolution année par année du pourcentage de jeunes (fig.15) n'est guère plus instructive.

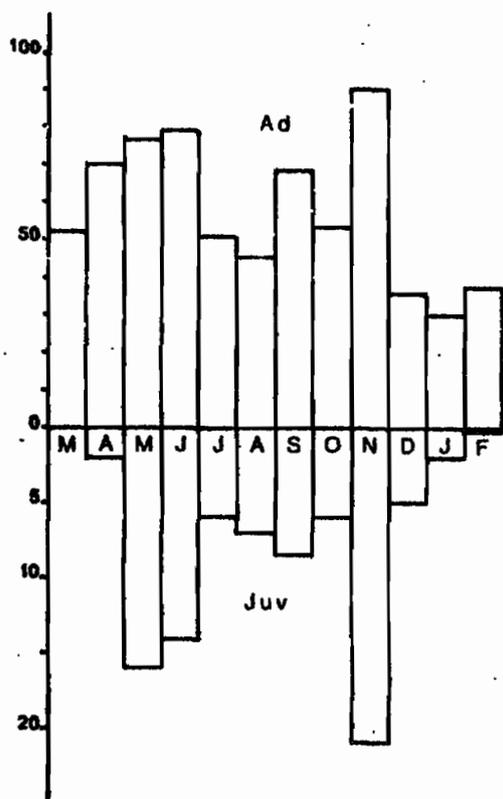


FIG 13

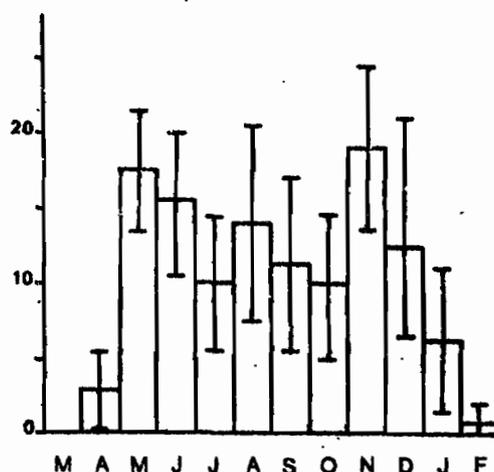


FIG 14

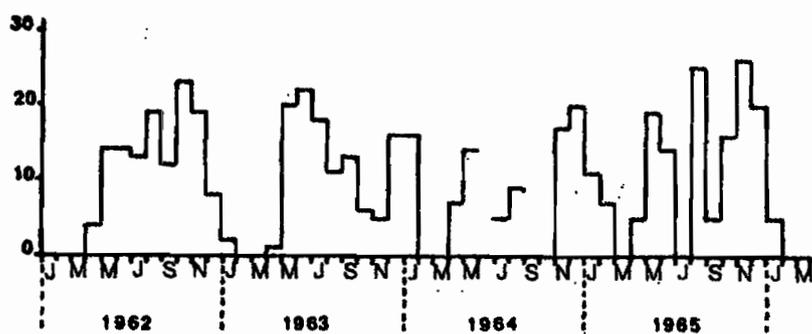


FIG 15

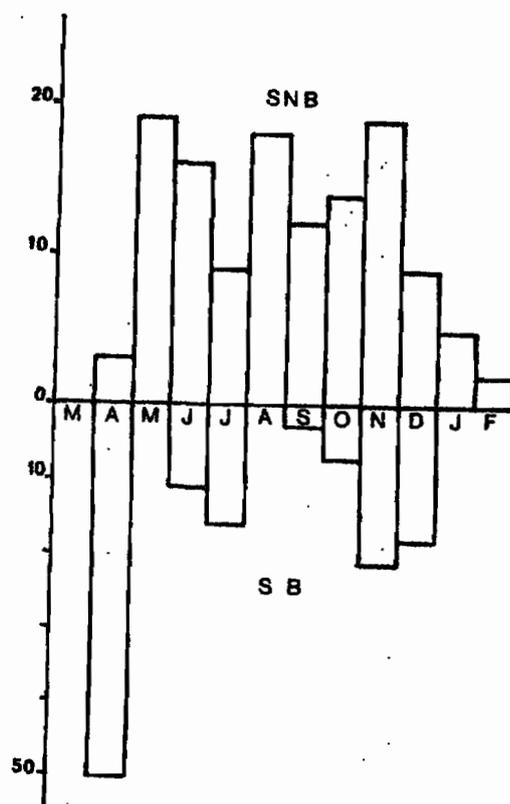


Fig 16

- Figure 13 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Oncozygidea flavitarsis.
- Figure 14 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Oncozygidea flavitarsis.
- Figure 15 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez Oncozygidea flavitarsis.
- Figure 16 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes en savane non brûlée (en haut) et en savane brûlée (en bas) chez Oncozygidea flavitarsis.

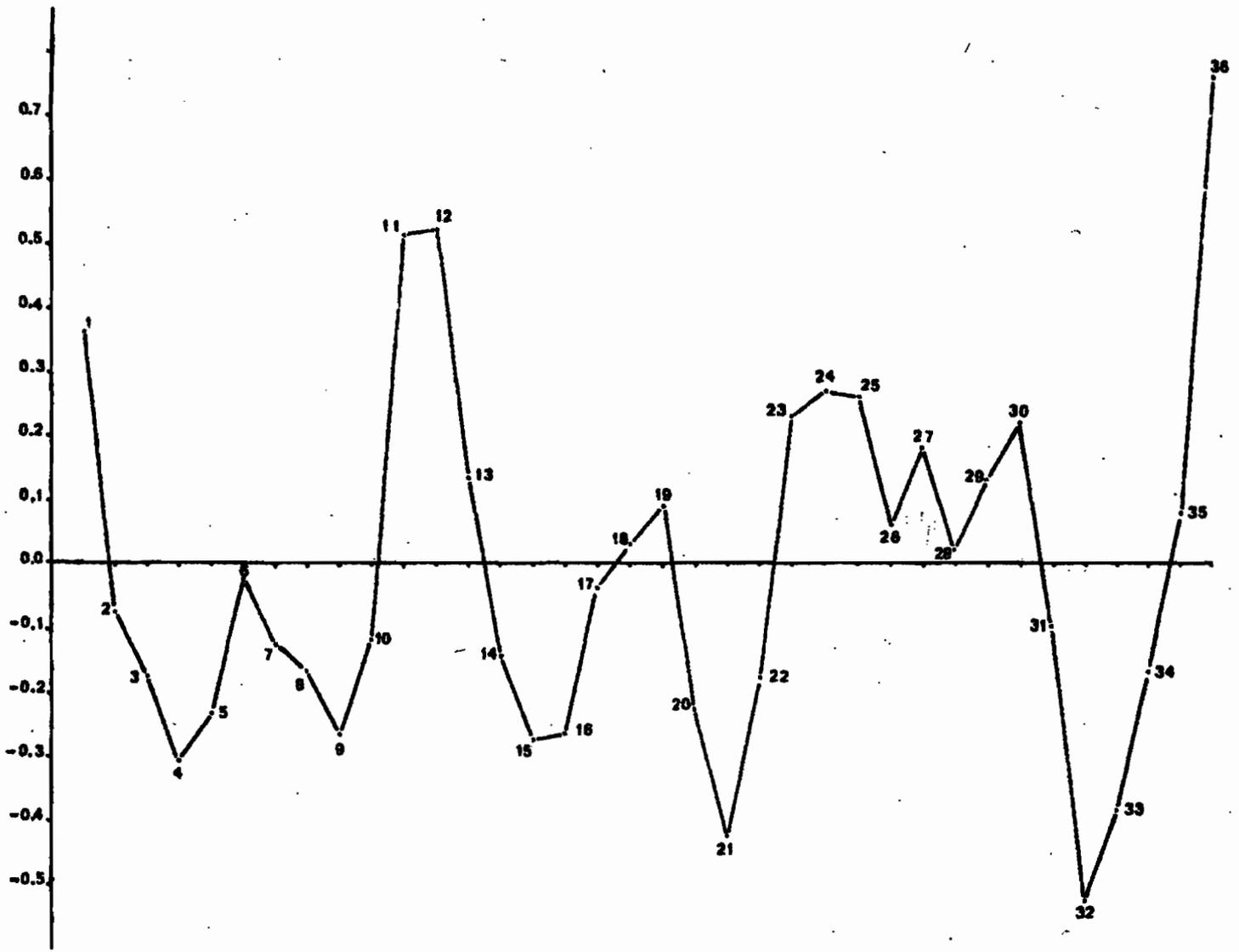


Figure 17 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Oncozygidea flavitarsis.

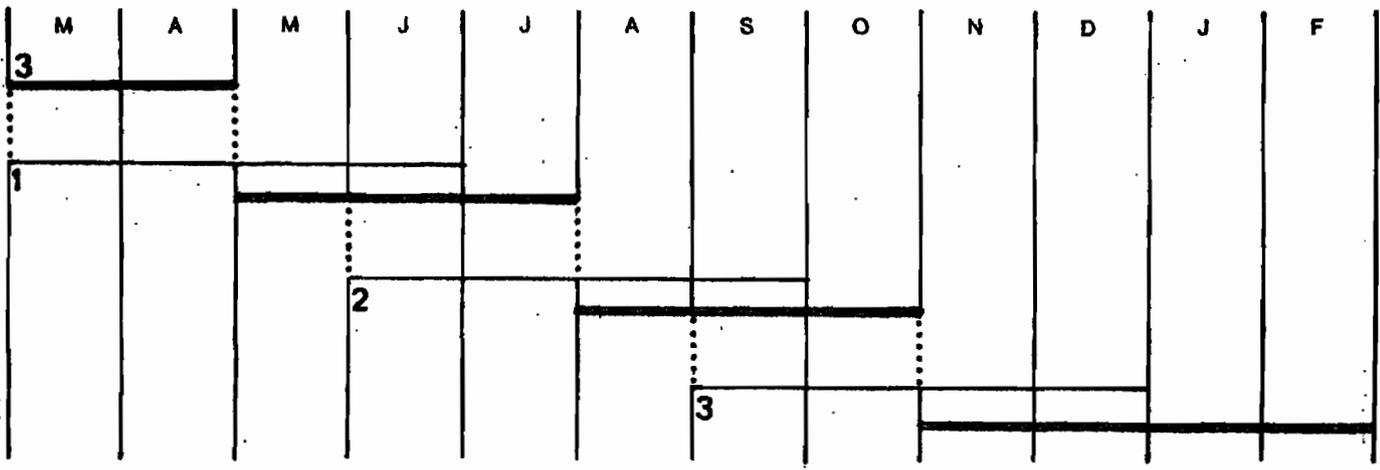


Figure 18 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Oncozygidea flavitarsis.

L'autocorrélogramme (fig.17) montre, en dehors du rythme annuel classique, un cycle de moindre différence tous les 6 mois qui se maintient au-delà d'un an : à 12+6 et 24+6 mois d'intervalle. En effet les deux maximums sont en moyenne distants de 6 mois: mai-juin et novembre-décembre. C'est le rythme d'opposition qui est le plus marquant. Il se répète tous les 4 et 9 mois et même au-delà d'un an à 12+4, 12+9, 24+4 et 24+9 mois d'intervalle et correspond aux oppositions saison sèche (janvier à avril) - 1ère partie et 2ème partie de la saison de reproduction.

Il y aurait donc deux grands cycles dominants de jeunes par an : d'avril à septembre et de septembre à février, ce qui ne signifie pas qu'il y a deux générations de jeunes seulement, mais que le rythme annuel suit une cadence dominante de 6 mois.

En séparant les données de la savane brûlée de celles de la savane non brûlée, dans laquelle cette espèce est nettement plus abondante, on observe que le rythme des générations n'y est pas tout à fait synchrone (fig.16). En savane non brûlée, l'évolution du pourcentage de jeunes passe par 3 maximums à peu près identiques en mai, août et novembre, c'est-à-dire régulièrement tous les 3 mois.

L'incubation des oeufs demandant 6 jours et le développement larvaire durant, dans les meilleurs cas, 53 jours, on peut estimer qu'il faut 2 mois pour passer de l'oeuf à l'adulte. Comme il faut 1 mois environ pour la maturation des ovaires des femelles et que, du fait de leur petite taille, les jeunes ne peuvent être collectés qu'un mois après leur éclosion, il y aurait donc 3 générations possibles dans l'année (fig.18) :

1ère génération : jeunes de mars à juin, adultes à partir de mai-juin, ponte en juin et juillet.

2ème génération : jeunes de juin à septembre, adultes à partir d'août-septembre, ponte en septembre et octobre.

3ème génération ; jeunes de septembre à décembre, adultes à partir de novembre-décembre; ceux-ci attendraient le mois de mars suivant pour pondre.

On a trouvé dans les relevés des adultes ayant récemment mué au cours des mois de mai, juin, juillet, août, novembre et décembre, ce qui correspond bien, dans le déroulement théorique des générations, aux périodes d'apparition présumées de jeunes adultes. Ainsi se trouve confirmée l'existence de trois générations par an et d'une durée de vie de deux à trois mois pour les adultes.

- Thoria rotundata

Elevages

Aucun développement larvaire complet n'en a jamais été obtenu bien que l'essai systématique sur les principales espèces de Graminées ait été tenté. Une seule larve a dépassé le second stade sur Hyparrhenia diplandra, ce qui prouve qu'elle s'est alimentée, mais elle n'a pas été plus loin que le 3ème stade. Les larves collectées dans la nature, au 5ème stade, ne sont jamais devenues adultes sur Schizachyrium platyphyllum.

Les adultes ont survécu de 1 mois à plus de 6 mois (sur S. platyphyllum). Les femelles n'ont pondu que pendant les 3 premiers jours après leur capture dans la nature.

L'incubation des oeufs dure 7 jours.

Cycle annuel

T. rotundata est abondant au début de la saison sèche, de novembre à janvier (fig. 19). Les adultes disparaissent temporairement à la fin de la saison sèche en février et mars, puis réapparaissent en avril.

Les jeunes apparaissent en petit nombre en avril, restent peu abondants jusqu'en octobre, passent par un maximum en novembre et décembre, puis disparaissent en janvier et février.

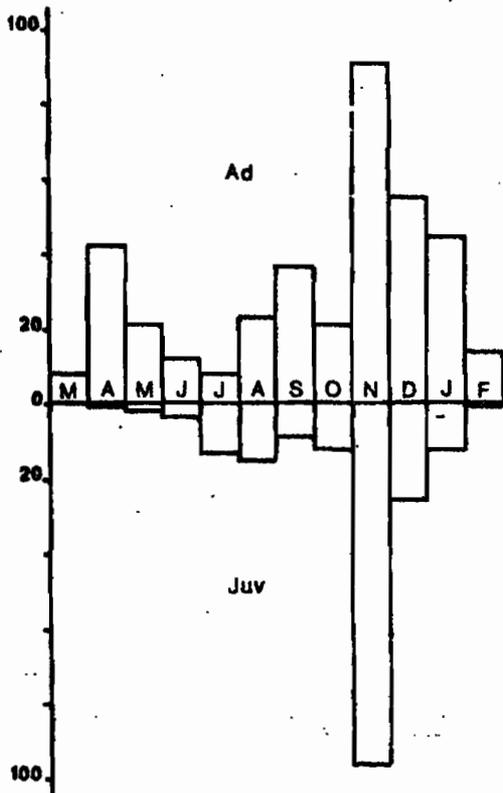


FIG 19

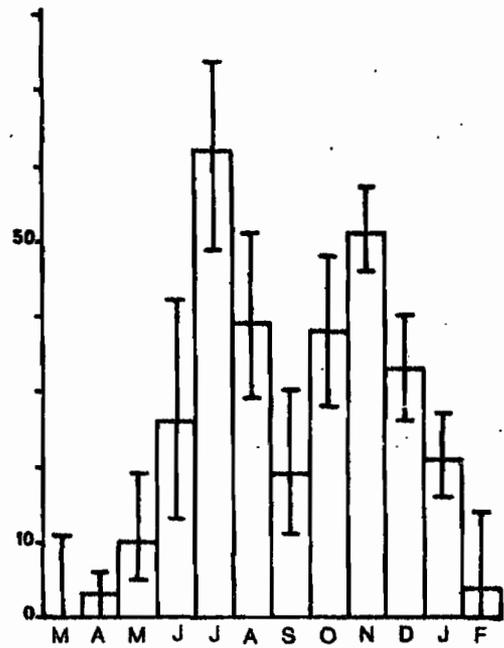


FIG 20

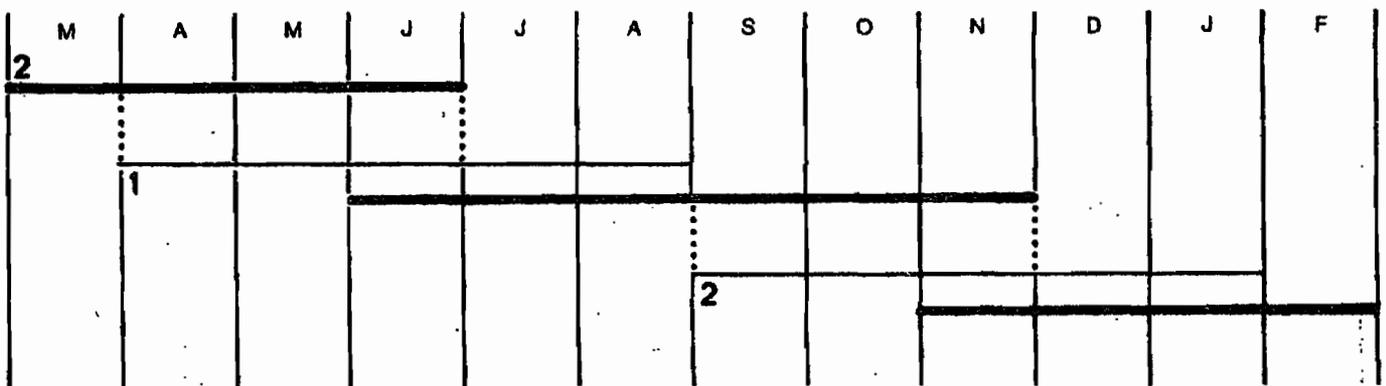


FIG 21

Figure 19 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Thoria rotundata.

Figure 20 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Thoria rotundata.

Figure 21 - Modèle théorique de la succession annuelle des 2 générations de Thoria rotundata.

L'espèce présente 2 maximums significatifs d'abondance relative de jeunes, le premier en juillet, le second en novembre, séparés par une période où la population est relativement pauvre en jeunes : autour de septembre (fig.20). Il y aurait donc 2 générations de jeunes par an : la première d'avril à septembre, peu abondante, la seconde de septembre à février. Des adultes ayant récemment mué figurent dans les relevés de juin à septembre et de novembre à janvier, ce qui est une preuve supplémentaire de l'existence de deux générations dans l'année.

Les adultes de la première génération, apparus à partir de juin, ne commenceraient à pondre qu'à partir de septembre et il y aurait donc deux mois, juillet et août, pendant lesquels ils ne pondraient pas. Quant aux adultes de seconde génération, ils apparaîtraient à partir de novembre et ne pondraient qu'au mois d'avril suivant. Le développement larvaire dure donc 2 mois, mais les pontes s'étalent chaque fois sur 4 mois, d'avril à juillet et de septembre à décembre.

Le calendrier des générations est ainsi (fig.21) :

1ère génération : jeunes d'avril à août, adultes à partir de juin, ponte de septembre à novembre.

2ème génération : jeunes de septembre à janvier, adultes à partir de novembre, ponte d'avril à juin.

Les adultes vivraient donc, en moyenne, de 3 à 4 mois.

- Thoria gillonae

Elevages :

Le développement larvaire complet de cette espèce a été obtenu à deux reprises sur Andropogon schirensis, mais sa durée a varié de 56 à 85 jours.

La femelle dont le développement a été le plus lent (85 jours) a pourtant vécu plus de 6 mois en élevage, mais sans pondre faute de mâle.

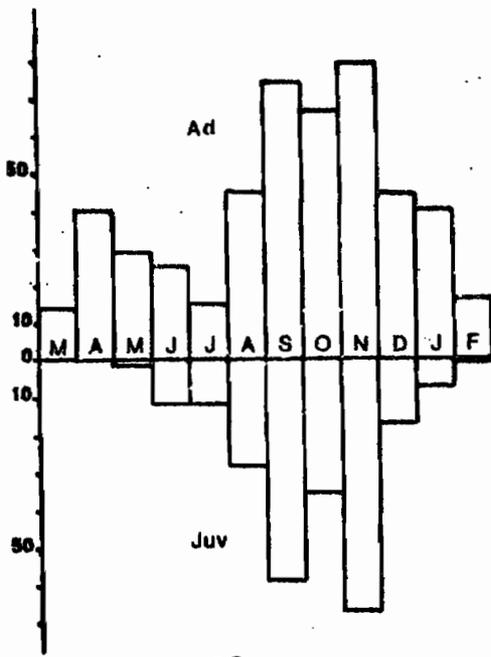


FIG 22

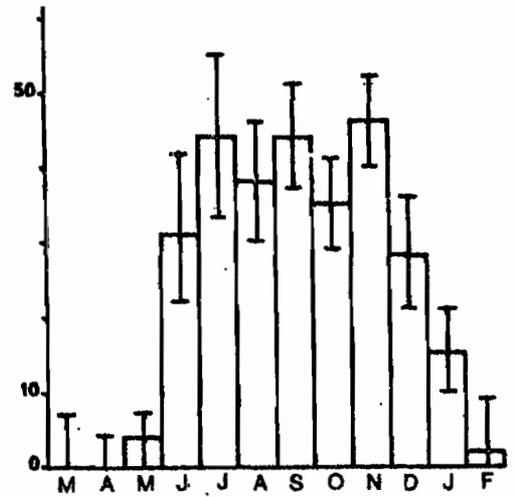


FIG 23

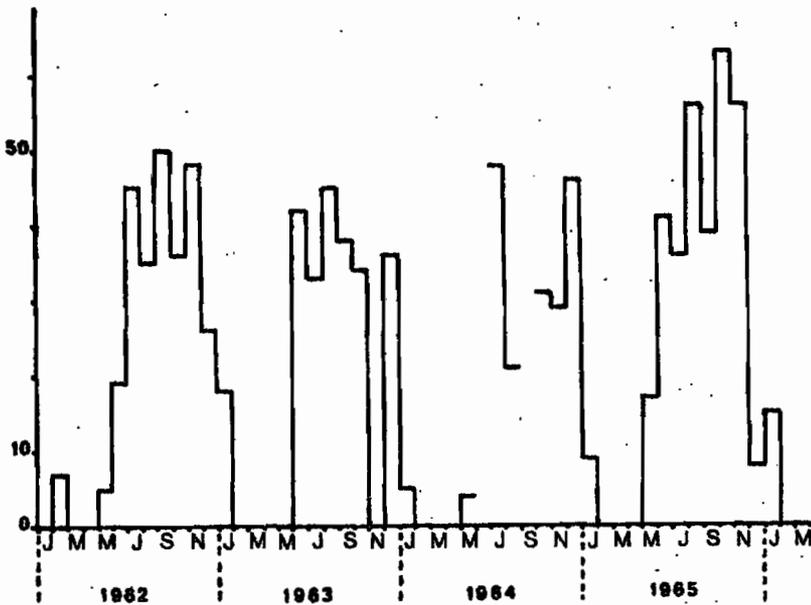


FIG 24

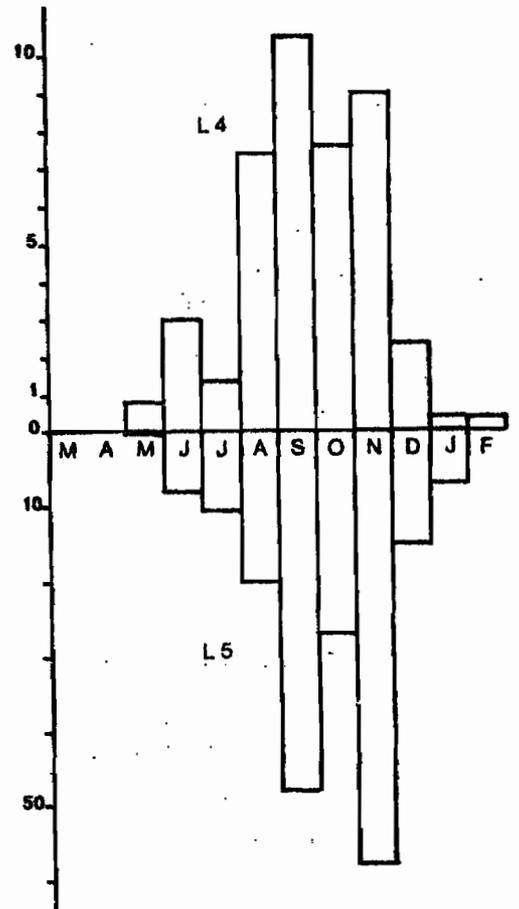


FIG 25

Figure 22 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de *Thoria gilloniae*.

Figure 23 - Evolution annuelle du pourcentage de jeunes avec une sécurité de 95 % chez *Thoria gilloniae*.

Figure 24 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez *Thoria gilloniae*.

Figure 25 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m² des larves de 4ème stade (en haut) et de 5ème stade (en bas) de *Thoria gilloniae*.

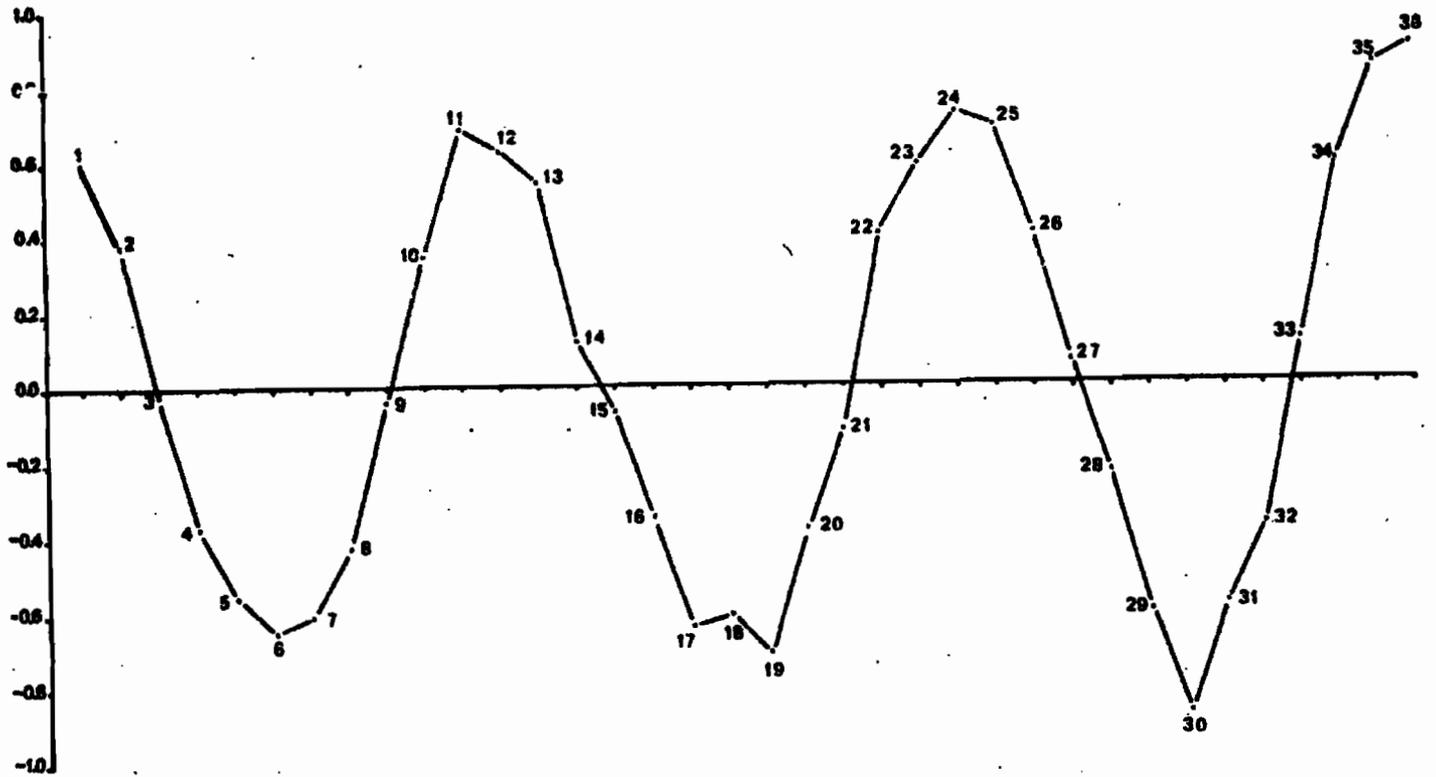


Figure 26 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Thoria gilloniae.

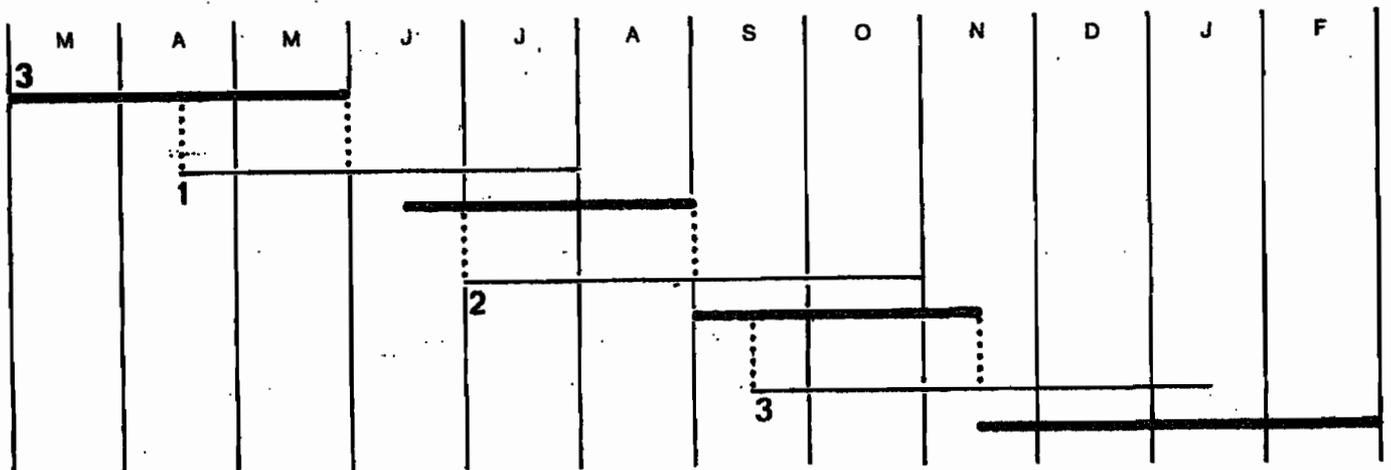


Figure 27 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Thoria gilloniae.

Les adultes récoltés dans la nature ont vécu en élevage de 3 à 5 mois sur différentes espèces végétales. Une femelle a même pondu deux mois après sa capture.

L'incubation des oeufs dure 6 jours.

Cycle annuel dans la nature

Adultes et jeunes sont peu abondants de janvier à juillet (fig.22). De fait, l'espèce a une reproduction tardive: les jeunes n'apparaissent que discrètement en mai et disparaissent au cours du mois de janvier. En février 1962, il a été trouvé une larve de 4ème stade dans un bas-fond humide, mais les jeunes sont totalement absents en mars et avril.

Comme l'espèce est relativement petite, les jeunes ne sont collectés qu'à partir du 4ème stade. L'évolution moyenne du pourcentage de jeunes montre seulement une différence significative entre la pleine saison de reproduction, de juin à décembre, et le reste de l'année (fig.23). Au cours de cette période, il se succède 3 maximums-non significatifs en juillet, septembre et novembre, donc tous les deux mois.

L'évolution année par année de la fréquence relative des jeunes (fig.24) montre l'existence, très régulière, de 3 maximums par an, mais non synchronés d'une année à l'autre, ils se trouvent confondus au niveau de la moyenne.

L'autocorrélogramme montre la succession régulière des périodes de reproduction et de repos, qui se partagent à peu près également l'année (fig.26). Les corrélations évoluent, moitié dans la zone positive, moitié dans la zone négative, et les ressemblances atteignent leur maximum tous les 12 mois et ses multiples, leur minimum tous les 6 mois d'intervalle (6, 12+6, 24+6). Notons que la corrélation de type 2 est nettement positive : 2, 12+2, 24 + 2 et 36-2, et qu'elle devient presque nulle ou négative à 3 mois d'intervalle : 3, 12+3, 24+3 et 36-3.

L'évolution de la densité respective des larves de 4ème et 5ème stades montre une première vague de L4 en mai-juin, une autre en août-septembre et une troisième en octobre-novembre (fig.25).

Si les jeunes mettent, comme dans les élevages, au moins 2 mois pour se développer, les larves de 4ème stade apparaîtront un mois après les pontes. L'évolution de la population de jeunes dans les relevés a donc un mois de retard, ce qui correspond au calendrier suivant (fig.27):

- 1ère génération : Jeunes d'avril à juillet, adultes à partir de juin, ponte en juillet-août;
- 2ème génération : jeunes de juillet à octobre, adultes à partir de septembre, ponte de septembre à novembre;
- 3ème génération: jeunes de septembre à janvier, adultes à partir de novembre, ponte aux mois d'avril et mai suivants.

De fait, on trouve des adultes ayant récemment mué dans les relevés de juillet et de chaque mois compris entre septembre et janvier.

Il y a donc 3 générations possibles par an et les adultes vivraient de 2 à 5 mois.

- Sepidiocoris dispar et S. noualhieri

Ces deux espèces sont étudiées ensemble car leurs larves sont indiscernables. L'élevage, qui aurait sans doute donné des renseignements précieux pour les distinguer, n'a été réalisé pour aucune de ces deux espèces.

Les jeunes apparaissent tardivement dans la savane, en juin. Leur densité augmente jusqu'en octobre, puis décroît. Ils disparaissent au cours des mois de janvier et février (fig.28).

Les adultes de S. noualhieri passent par deux maximums, en août-septembre et novembre-décembre, mais leur densité est très faible en octobre.

Les adultes de S. dispar sont toujours moins fréquents que ceux de l'espèce voisine, sauf en octobre et en décembre.

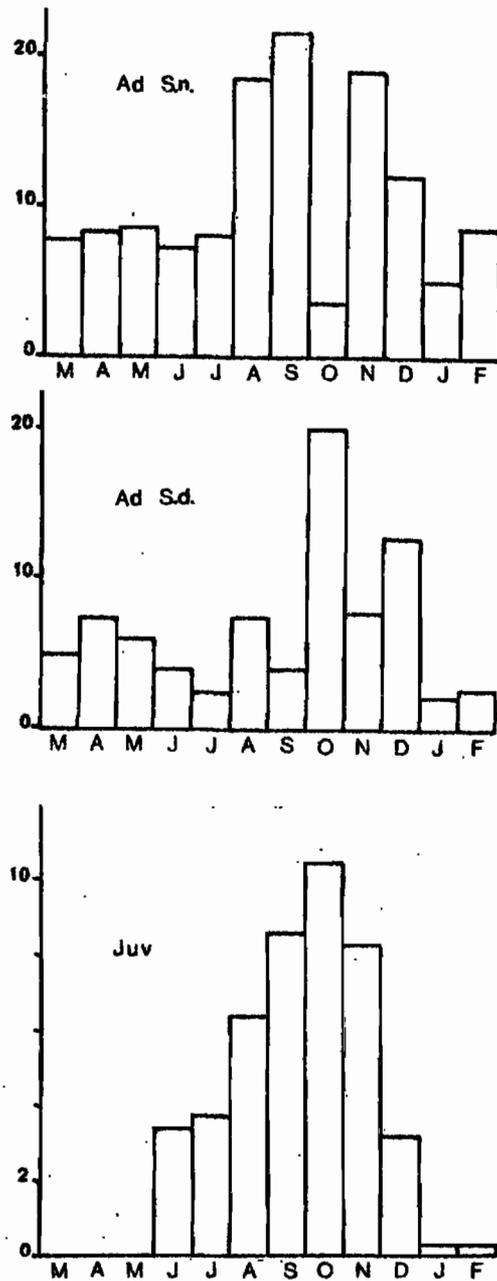


Figure 28 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² de Sepidiocoris :

- adultes de S. noualhieri (en haut)
- adultes de S. dispar (au centre)
- jeunes des 2 espèces (en bas).

Le mois où la fréquence des adultes de l'une passe par un maximum correspond justement au moment où l'autre espèce est à sa fréquence minimale.

Le tableau qui suit résume les traits principaux des cycles saisonniers des espèces de Graphosomatinae de la savane de Lamto.

GRAPHOSOMATINAE	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
<i>Cyptocoris lundii</i>	aj	a										
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	a	aj										
<i>Thoria rotundata</i>	a	aj										
<i>Thoria gillona</i>	a	a	aj									
<i>Scotinophara mixta</i>	a		a		a							
<i>Sepidiocoris</i> spp.	a	a	a	aj								

3) Pentatominae

- Atelocera spinulosa

Cette espèce vit sur diverses espèces végétales non graminéennes. De jeunes larves de 5ème stade trouvées dans la nature ont mué et sont devenues adultes sur la légumineuse Cassia occidentalis. Ces adultes ont pondu, un mois après la mue imaginale, 10 oeufs. L'incubation des oeufs dure 6 jours.

- Aeptus singularis

Elevages

Le cycle complet a été obtenu en élevage à de nombreuses reprises, tant sur Brachiaria brachylopha que sur Andropogon schirensis, Hyparrhenia chrysargirea et H. diplandra. Les développements les plus rapides ont été observés sur A. schirensis, les plus lents sur B. brachylopha.

Des femelles ont pondu des oeufs fécondés pendant 3 mois après que le mâle soit mort.

C'est la seule espèce de la savane qui pond des oeufs isolés.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	6 à 8 jours	7 jours
1er stade larvaire	5 à 9 jours	7 jours
2ème stade larvaire	9 à 17 jours	13 jours
3ème stade larvaire	7 à 14 jours	10 jours
4ème stade larvaire	9 à 23 jours	16 jours
5ème stade larvaire	14 jours	14 jours
Durée du développement larvaire	43 à 77 jours	52 jours
Longueur de vie de l'adulte	1 à 5 mois	
Maturation des ovaires	10 à 32 jours	
Nombre d'oeufs pondus par femelle	13 à 70 oeufs	
Rythme de ponte	tous les 1 à 2 jours	
Période de ponte	1 à 4 mois et demi.	

Cycle annuel dans la nature

C'est une espèce nettement plus abondante pendant la première moitié de l'année que pendant la seconde (fig. 29). Comme elle est petite, on ne récolte que les stades âgés des larves (L4 et L5).

Les jeunes Aeptus ont été trouvés tous les mois de l'année, sauf en août. En janvier et février, il n'y a que des larves de 5ème stade (fig.31). Comme il faut compter 1 mois en moyenne, en élevage, pour que les larves atteignent le 4ème stade, les pontes doivent avoir lieu, dans la nature, de février à juin et de août à novembre, donc pendant 2 périodes distinctes de 5 et 4 mois.

S'il faut 52 jours en moyenne pour le développement larvaire et 7 jours d'incubation pour les oeufs, de la ponte à l'adulte fraîchement mué, il faut au total 59 jours - pratiquement deux mois -; les adultes apparaîtront donc d'avril à août et d'octobre à janvier.

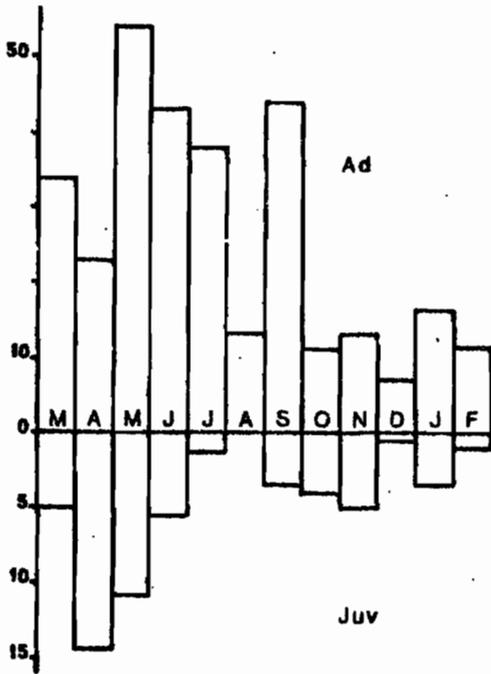


FIG 29

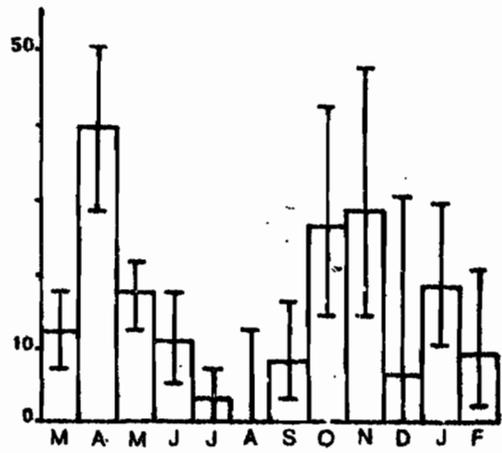


FIG 30

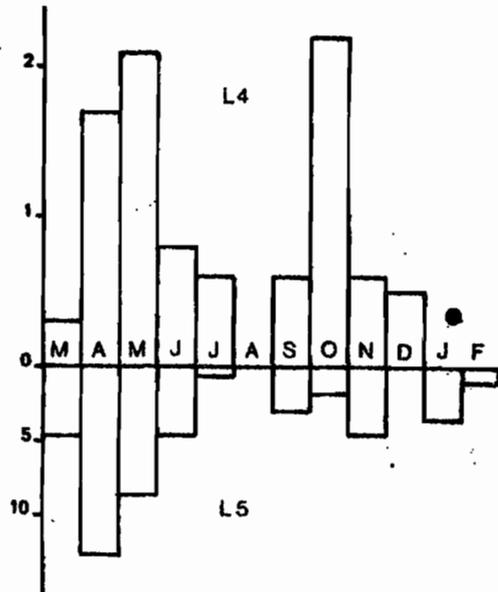


FIG 31

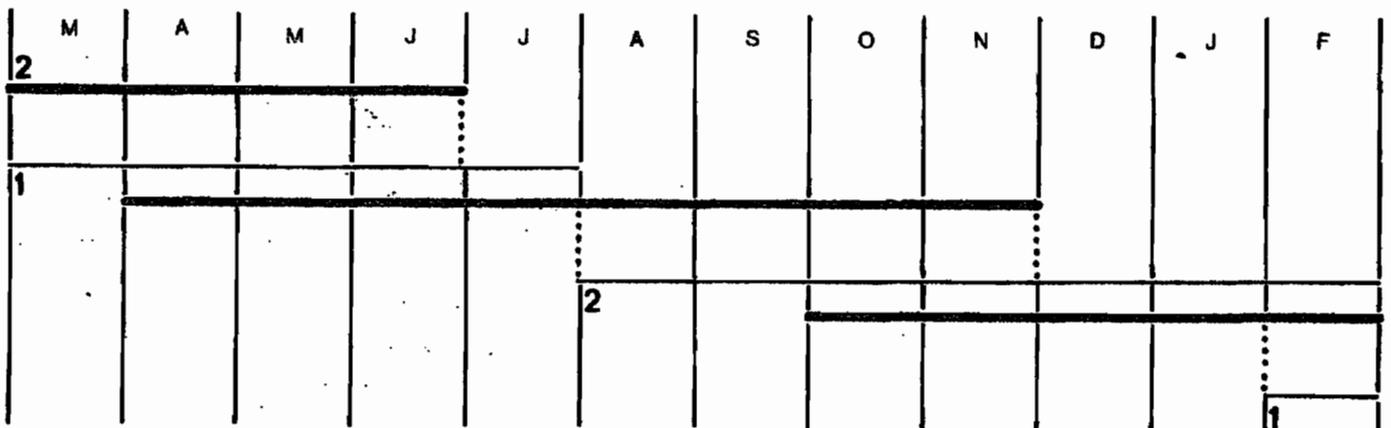


FIG 32

- Figure 29 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Aeptus singularis.
- Figure 30 - Evolution annuelle du pourcentage moyen des jeunes avec une sécurité de 95 % chez Aeptus singularis.
- Figure 31 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m² des larves de 4ème stade et de 5ème stade de Aeptus singularis.
- Figure 32 - Modèle théorique de la succession annuelle des 2 générations de Aeptus singularis.

Ayant trouvé 45,1 larves de 5ème stade en moyenne dans l'année et 308,4 adultes, ces derniers vivraient donc $\frac{308,4}{45,1} = 6,84$ fois plus longtemps que les larves de 5ème stade, donc 14 jours x 6,84 = 96 jours, soit plus de 3 mois en moyenne.

L'évolution du pourcentage de jeunes montre l'existence de 2 grandes vagues, ou générations de jeunes, bien distinctes statistiquement (fig.30).

Il n'est pas exclu que, dans la nature, les adultes les plus précoces de la première génération pondent immédiatement à leur tour, mais rien ne permet de l'affirmer, au vu de la forme de l'évolution de la proportion de jeunes, qui passe par un maximum en mai et décroît régulièrement jusqu'en août.

Les adultes issus de la première vague de jeunes ne pondent apparemment pas avant les mois d'août et de septembre suivants; ils attendent donc pendant plusieurs mois; de fait, le nombre d'adultes diminue de mai à août (fig.29).

En septembre apparaissent les premières larves de 4ème stade de la seconde vague de jeunes qui commenceront à devenir adultes en octobre. Il n'est pas totalement exclu qu'il y ait plus d'une génération au cours de cette seconde période, mais le minimum de jeunes au sein de la population, en décembre, est trop peu sûr pour conclure à l'existence de deux maximums distincts de jeunes en novembre et janvier.

Le calendrier serait donc le suivant (fig.32):

- 1ère génération : jeunes de février à juillet, adultes à partir d'avril, ponte d'août à novembre;
- 2ème génération : jeunes d'août à février, adultes à partir d'octobre, ponte de février à juin.

Ce calendrier est compatible avec les données d'élevage comme avec les données de terrain et l'estimation de la durée de vie moyenne des adultes: en effet, la majorité des adultes apparaît en mai et juin et pond, trois mois plus tard, en août et septembre. Ceux qui apparaissent en novembre et décembre pondent en février et mars.

- Dymantis plana

Elevages

Le développement larvaire complet de D. plana a été obtenu à diverses reprises sur Andropogon schirensis, Loudetia simplex, Hyparrhenia chrysargirea, Brachiaria brachylopha et sur des espèces végétales différentes données chaque jour.

Aucun développement complet n'a été observé sur Schizachyrium platyphyllum, H. diplandra et H. dissoluta.

Aucune femelle issue des élevages n'a pondu, sauf une qui a pondu 5 oeufs juste avant de mourir et trois mois après la mue imaginale. Seuls les adultes capturés dans la nature ont normalement pondu.

Le développement larvaire le plus court a été observé dans les élevages où des espèces végétales différentes étaient données chaque jour (49 à 51 jours) et sur Loudetia simplex (50 jours). Le plus lent a été sur H. chrysargirea (70 jours).

Caractéristiques biologiques en élevage

	moyenne
Incubation des oeufs	7 jours
1er stade larvaire	2 à 4 j. 4 jours
2ème stade larvaire	8 à 17 j. 10 jours
3ème stade larvaire	8 à 12 j. 10 jours
4ème stade larvaire	8 à 17 j. 11 jours
5ème stade larvaire	16 à 29 j. 20 jours
Durée du développement larvaire	49 à 70 j. 58 jours
Durée de la vie adulte	1 à 3 mois

Cycle annuel dans la nature

D. plana est peu abondant pendant toute la première partie de l'année (fig.33).

C'est l'une des espèces les plus grandes de la savane, de sorte qu'on récolte une partie des larves de 3ème stade.

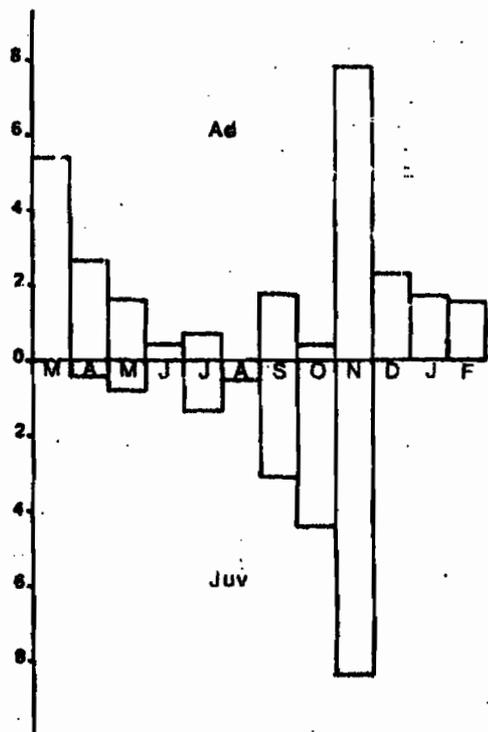


FIG 33

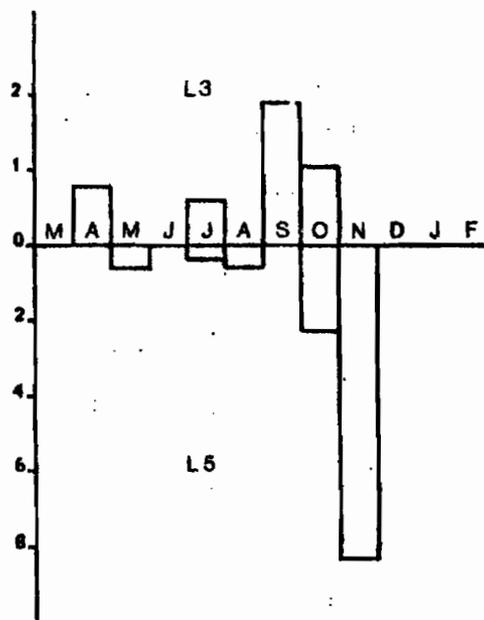


FIG 34

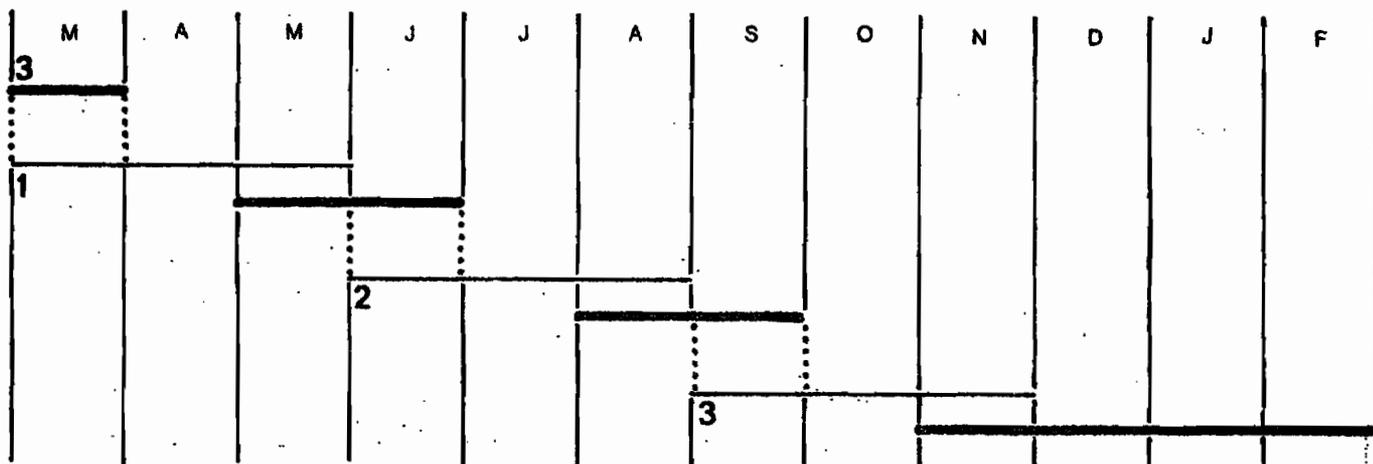


FIG 35

Figure 33 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Dymantis plana.

Figure 34 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m² des larves de 3ème stade et de 5ème stade de Dymantis plana.

Figure 35 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Dymantis plana.

Les jeunes sont présents en avril-mai, puis en juillet-août et enfin de septembre à novembre. La succession des stades larvaires en particulier des 3ème et 5ème stades, distants d'une vingtaine de jours, montre (fig. 34):

- des L3 en avril, des L5 en mai,
- des L3 en juillet, L5 en juillet-août,
- des L3 en septembre-octobre, L5 en octobre et novembre.

Comme on a trouvé 11,8 larves de 5ème stade vivant en moyenne 20 jours et 26,3 adultes dans l'ensemble de l'année, les adultes vivraient donc $\frac{20 \times 26,3}{11,8} = 45$ jours au moins.

Sachant qu'il faut en moyenne 21 jours pour que les larves atteignent le 3ème stade, on est conduit à admettre l'existence des 3 générations suivantes :

- 1ère génération : jeunes de mars à mai, adultes à partir de mai, ponte en juin;
- 2ème génération : jeunes de juin à août, adultes à partir d'août, ponte en septembre;
- 3ème génération : jeunes de septembre à novembre, adultes à partir de novembre; ceux-ci ne pondraient qu'au mois de mars suivant.

- Dymantis grisea

Elevages

C'est une espèce extrêmement polyphage. Le cycle complet en élevage a été obtenu sur chacune des 8 principales espèces de Graminées de la savane. Il a même été possible de suivre plusieurs générations en élevage.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	6 à 8 jours	7 jours
1er stade larvaire	3 à 5 jours	4 jours
2ème stade larvaire	7 à 21 jours	10 jours
3ème stade larvaire	6 à 14 jours	9 jours
4ème stade larvaire	8 à 16 jours	11 jours
5ème stade larvaire	9 à 36 jours	17 jours
Durée du développement larvaire	36 à 71 jours	49 jours
Durée de vie adulte	jusqu'à 4 mois	
Maturation des ovaires	14 à 55 jours	
Nombre de pontes par femelle	jusqu'à 17 (170 oeufs)	
Rythme de ponte	tous les 2 à 13 jours.	

Cycle annuel dans la nature

C'est une espèce caractéristique de saison sèche dont les adultes sont surtout abondants de novembre à mars. Adultes et jeunes sont spécialement peu fréquents de juin à août (fig.36).

Les jeunes apparaissent dans la savane en mars: leur densité passe par 2 maximums en avril et octobre, et ils disparaissent au cours du mois de décembre. Il a été exceptionnellement trouvé des larves de 5ème stade en janvier 1963.

L'évolution de la densité mensuelle des larves dans la savane évoque l'idée de deux grandes générations de jeunes par an, la première de mars à juin, la seconde de juillet à décembre. La proportion de jeunes stades, nettement plus élevée à deux reprises, en mars et juillet, appuierait cette hypothèse (fig.38).

Plusieurs observations vont toutefois à l'encontre de cette hypothèse.

De l'oeuf à l'adulte, on compte en moyenne 5^b jours, donc moins de 2 mois; certains adultes obtenus en élevage se sont même développés en 43 jours. S'il faut, dans les meilleurs cas, 14 jours pour la maturation des ovaires, le cycle complet de l'oeuf à l'adulte se boucle en 70 jours.

Ayant récolté au total de l'année 199,3 larves de 5^{ème} stade et 714,1 adultes, ceux-ci vivraient $\frac{714,1}{199,3} = 3,58$ fois plus longtemps que les larves de 5^{ème} stade, donc 17 jours x 3,58 = 61 jours, soit 2 mois. Ce ne peut donc pas être une espèce divoltine.

En fait, l'évolution du pourcentage mensuel de jeunes montre une succession de 3 maximums significatifs par rapport aux minimums précédents : en avril, juin et septembre-octobre (fig.37).

La répartition, mois par mois, des stades larvaires, montre qu'il y a d'abord une plus forte proportion de jeunes stades en mars, suivie par une prédominance de larves âgées en avril: c'est la première génération de jeunes dans l'année. Elle se traduit aussi bien sur l'évolution du pourcentage de jeunes qu'au niveau de la densité des adultes qui s'accroît, en avril-mai, après la disparition de ceux qui ont pondu en mars.

A partir de mai, les phénomènes sont moins clairs. Adultes et jeunes sont peu abondants jusqu'en août, mais il existe en permanence une proportion stable de jeunes stades jusqu'en octobre, sauf en juillet où elle double (fig.38). La disparition des jeunes au cours du mois de décembre montre que la ponte s'arrête au cours du mois de novembre.

En supposant que les générations suivantes obéissent au même rythme que la première - et il n'y a aucune raison de supposer le contraire -, on peut imaginer la succession suivante (fig.39):

1^{ère} génération : jeunes en mars et avril, adultes dès avril, ponte en mai-juin;

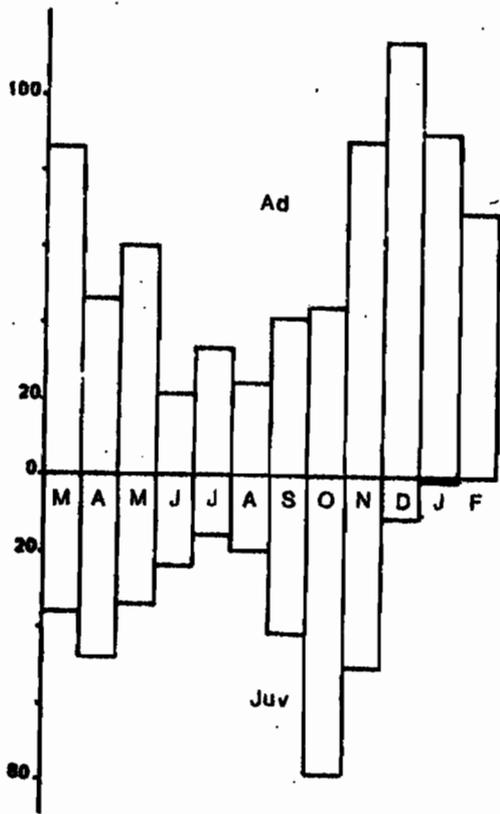


FIG 36

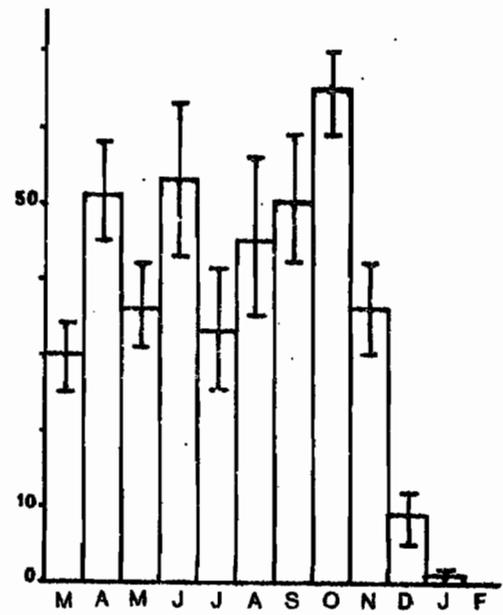


FIG 37

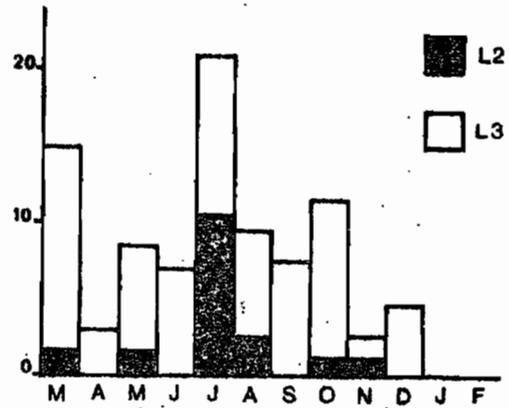


FIG 38

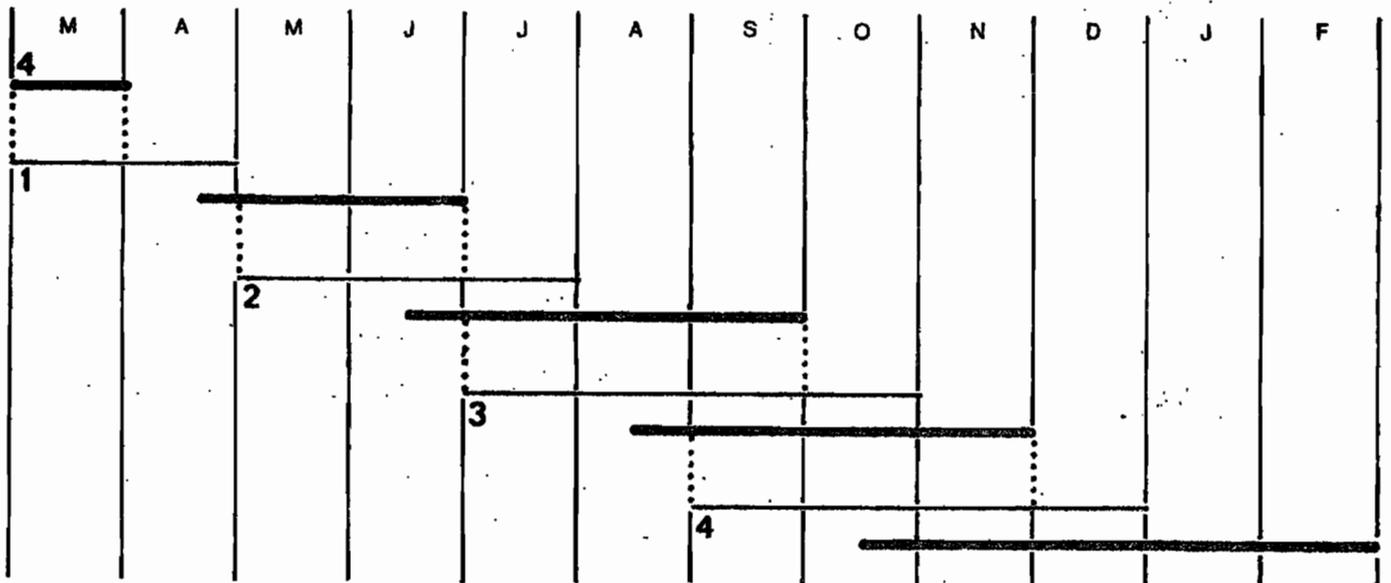


FIG 39

- Figure 36 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Dymantis grisea.
- Figure 37 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Dymantis grisea.
- Figure 38 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes larves (2ème et 3ème stades) par rapport à l'ensemble des larves de Dymantis grisea.
- Figure 39 - Modèle théorique de la succession annuelle des 4 générations de Dymantis grisea.

- 2ème génération : jeunes de mai à juillet, adultes à partir de juin, ponte de juillet à septembre;
3ème génération: jeunes de juillet à octobre, adultes à partir d'août, ponte de septembre à novembre;
4ème génération : jeunes de septembre à décembre, adultes à partir d'octobre, ponte en mars.

Un certain nombre d'observations vont dans le sens de cette hypothèse : en particulier, il a été trouvé des larves de second stade en mars, mai, juillet-août et octobre-novembre, c'est-à-dire pendant les 4 périodes présumées de pontes (fig.38). Ainsi s'expliqueraient la très forte densité de jeunes en octobre et le fait que, d'août à novembre, elle passe par un seul maximum et non deux, car il y aurait superposition et accumulation des jeunes des deux dernières générations en septembre-octobre (fig.39).

Cette hypothèse suppose que la seconde génération de jeunes, en mai-juin, donne peu d'adultes (de juin à septembre). La troisième génération, à qui ils donneraient naissance serait alors de faible intensité, mais elle serait rapidement rattrapée par la 4ème génération.

Dymantis grisea apparaît donc comme une espèce de saison sèche, abondante surtout à cette époque et peut-être peu prolifique au plein coeur de la saison des pluies.

-Caystrus brunnescens et C. marginiventris

C. brunnescens se trouve en pleine savane, tandis que C. marginiventris n'a été récolté qu'aux abords de la lisière des forêts-galerie.

- Delegorguella phalerata

Elevages

Un seul cas de développement larvaire complet de D. phalerata a été obtenu, sur Hyparrhenia chrysargirea, malgré de multiples essais, et ce développement paraît lent. La femelle obtenue a survécu plus de 2 mois en élevage sans pondre.

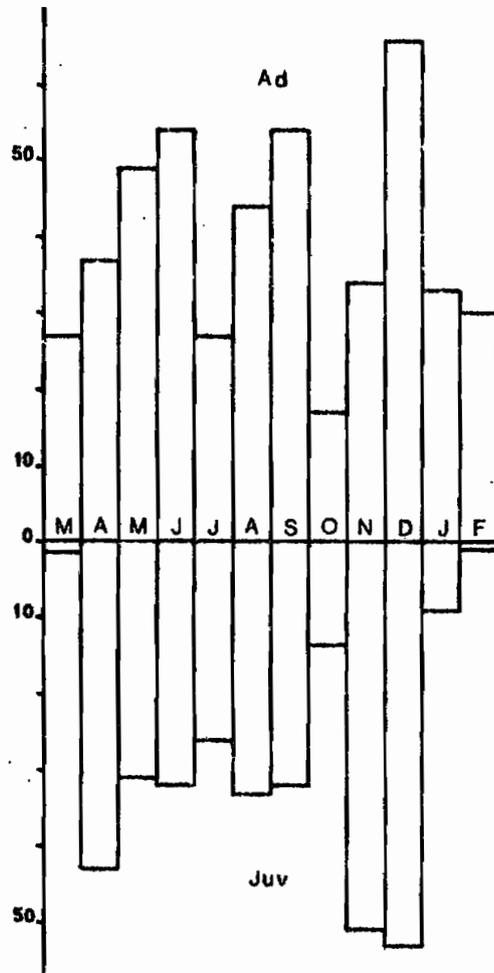


Figure 40 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Delegorguella phalerata.

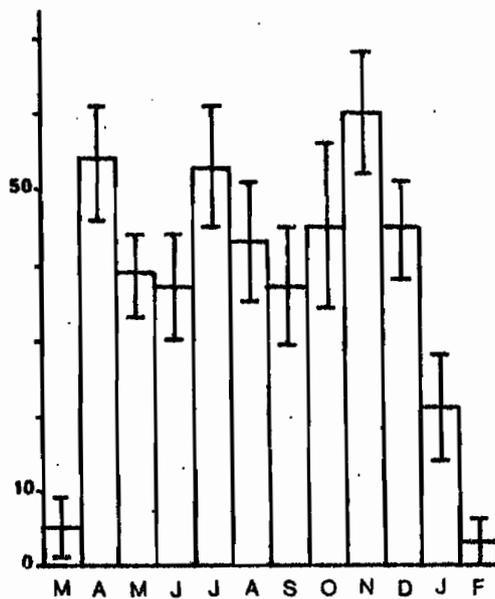


Figure 41 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Delegorguella phalerata.

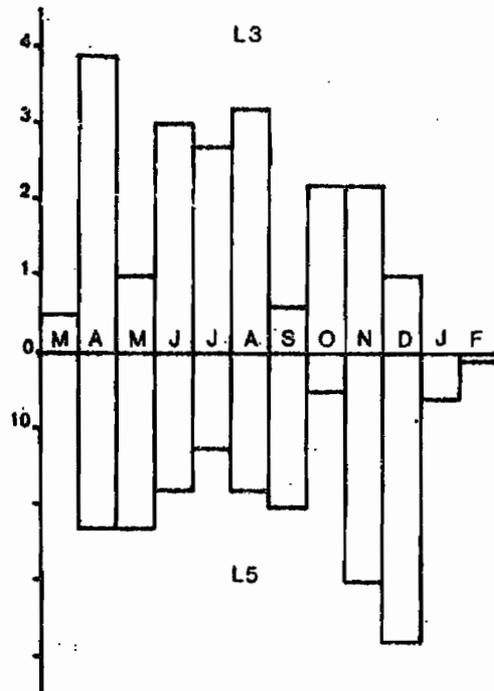


Figure 42 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m² des larves de 3ème stade et 5ème stade de Delegorguella phalerata.

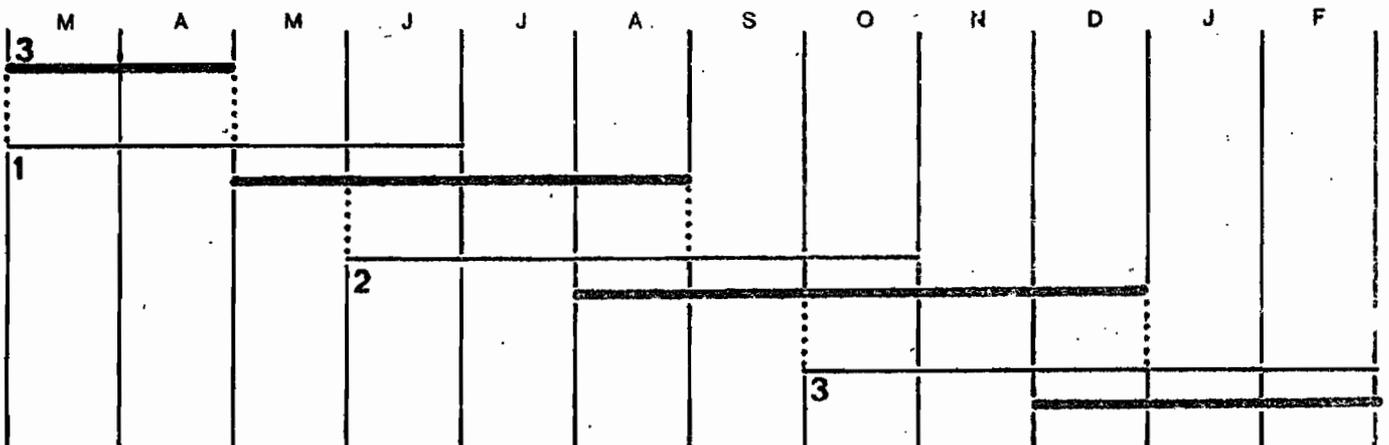


Figure 43 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Delegorguella phalerata.

Certaines larves ont atteint le 4ème et le 5ème stade larvaire sur H. chrysargirea. D'autres ont franchi le cap du second stade, sans toutefois aller plus loin que le 3ème, sur d'autres espèces végétales : Schizachyrium platyphyllum, Andropogon schirensis et H. dissoluta.

Les adultes qui ont survécu le plus longtemps en élevage étaient nourris de H. chrysargirea (5 et 6 mois). Cependant, les seules pontes obtenues proviennent de femelles récemment capturées dans la nature, depuis 15 jours au plus.

Caractéristiques biologiques en élevage

Incubation des oeufs	6 jours
1er stade larvaire	4 jours
2ème stade larvaire	6 jours
3ème stade larvaire	18 jours
4ème stade larvaire	22 jours
5ème stade larvaire	36 jours
durée du développement larvaire	86 jours

Cycle annuel dans la nature

Les adultes sont présents toute l'année avec une plus forte densité en juin, septembre et décembre (fig.40).

Les jeunes apparaissent discrètement en mars, massivement en avril et disparaissent en janvier-février. Leur densité est plus grande en avril et en novembre-décembre.

La proportion de jeunes passe par trois maximums, en avril, juillet-août et octobre-novembre (fig.41). Tous les pourcentages ne sont pas significativement différents d'un mois à l'autre, mais les trois maximums sont tous séparés dans le temps par une période pendant laquelle la proportion de jeunes est significativement plus faible.

L'évolution de la densité mensuelle des larves de 3ème stade comparée à celle de 5ème stade (fig.42) montre une succession de trois cycles de jeunes par an :

- larves de 3ème stade de mars à mai, larves de 5ème stade d'avril à juin;
- larves de 3ème stade de juin à août, larves de 5ème stade de juillet à septembre;

- larves de 3ème stade en octobre-novembre, larves de 5ème stade en novembre-décembre.

Tous ces faits concordent en faveur du calendrier suivant (fig.43) :

1ère génération : jeunes de mars à juin, adultes à partir de mai, ponte de juin à août;

2ème génération : jeunes de juin à septembre, adultes à partir d'août, ponte d'octobre à décembre;

3ème génération : jeunes d'octobre à janvier, adultes à partir de décembre, ponte en mars-avril.

Les adultes de 1ère et 2ème génération vivraient et pondraient ainsi pendant trois mois: de juin à août et d'octobre à décembre. Ceux de la 3ème génération attendraient quatre mois avant de pondre, en mars.

Si l'on suppose en effet que le dernier stade dure réellement 36 jours et que les adultes trouvés sont au total dans l'année $\frac{470,8}{194,3} = 2,42$ fois plus nombreux que les larves de 5ème stade, ils vivraient 36 jours x 2,42 = 86 jours, soit environ trois mois.

- Ennius ater

Elevages

Un seul développement larvaire complet, très lent puisqu'il a duré 90 jours, a été obtenu malgré une centaine d'essais infructueux sur les principales espèces de Graminées de la savane. Cette semi-réussite a été réalisée sur Hyparrhenia diplandra. D'autres larves ont franchi le cap du second stade, sans toutefois parvenir jusqu'à l'état adulte : sur H. diplandra également et sur H. dissoluta.

Certains adultes ont survécu deux mois sur chacune des 8 principales espèces de Graminées; certains plus de 4 mois sur H. diplandra et Loudetia simplex.

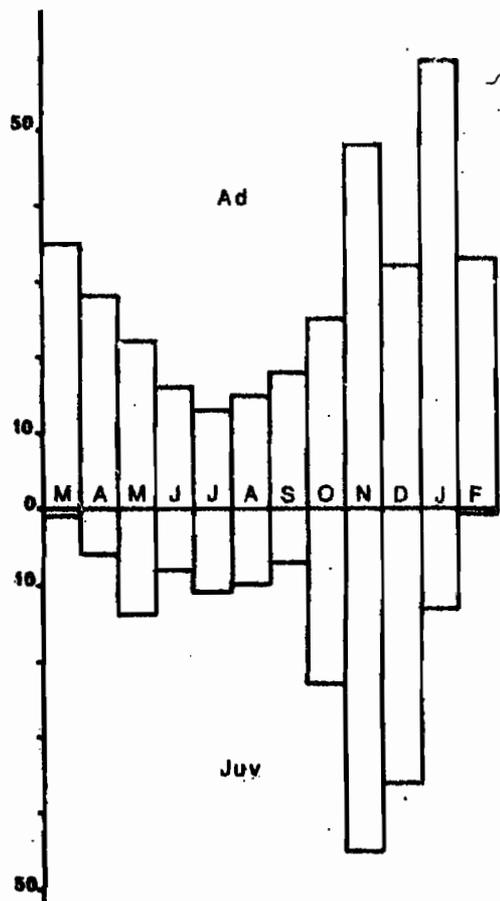


FIG 44

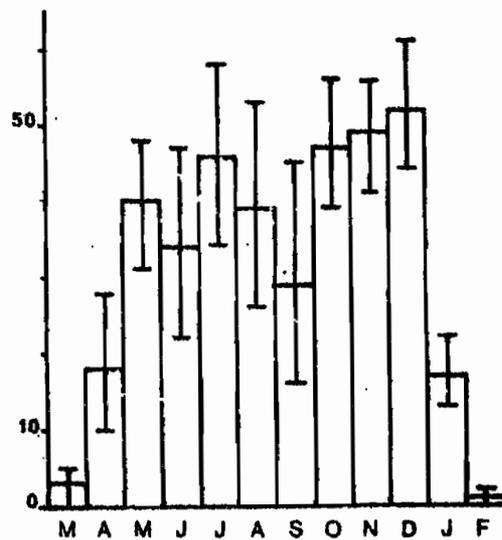


FIG 45

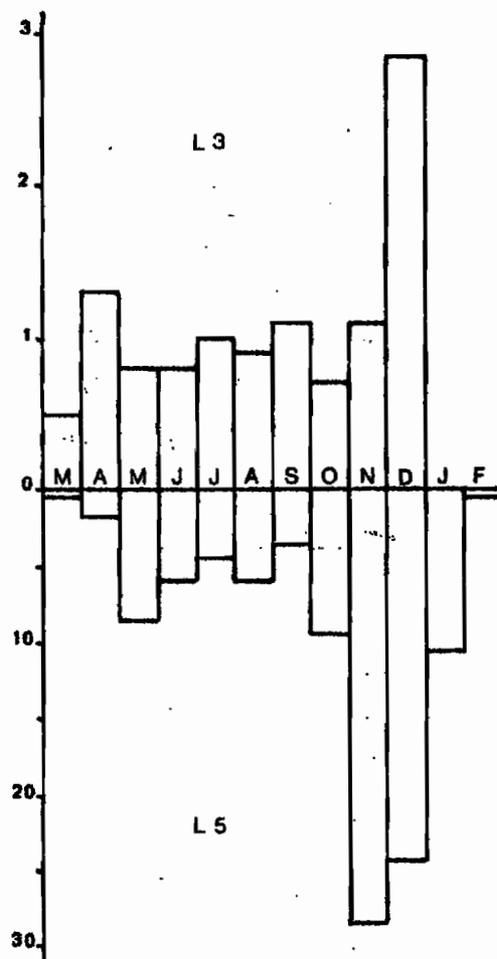


FIG 46

Figure 44 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m2 des adultes et des jeunes de Ennius ater.

Figure 45 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Ennius ater.

Figure 46 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m2 des larves de 3ème stade et de 5ème stade de Ennius ater.

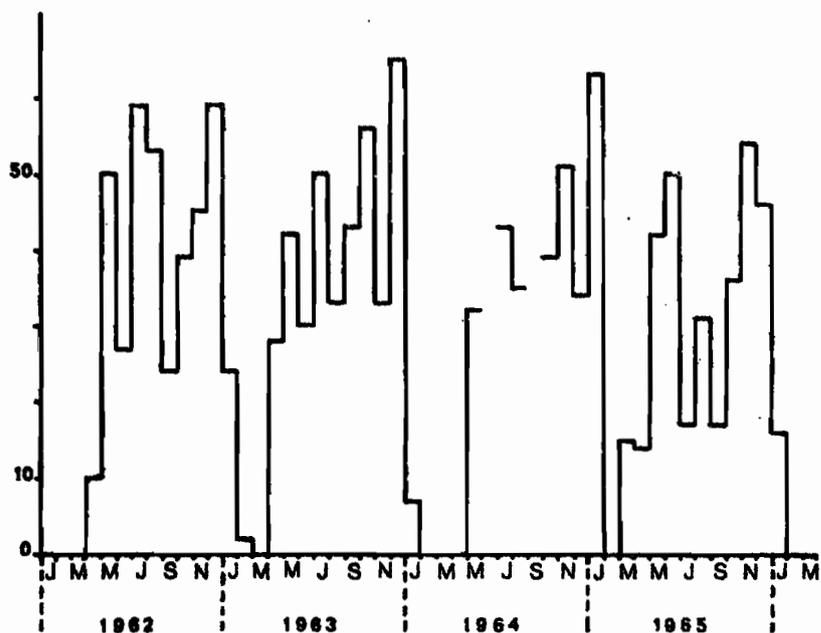


Figure 47 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez Ennius ater.

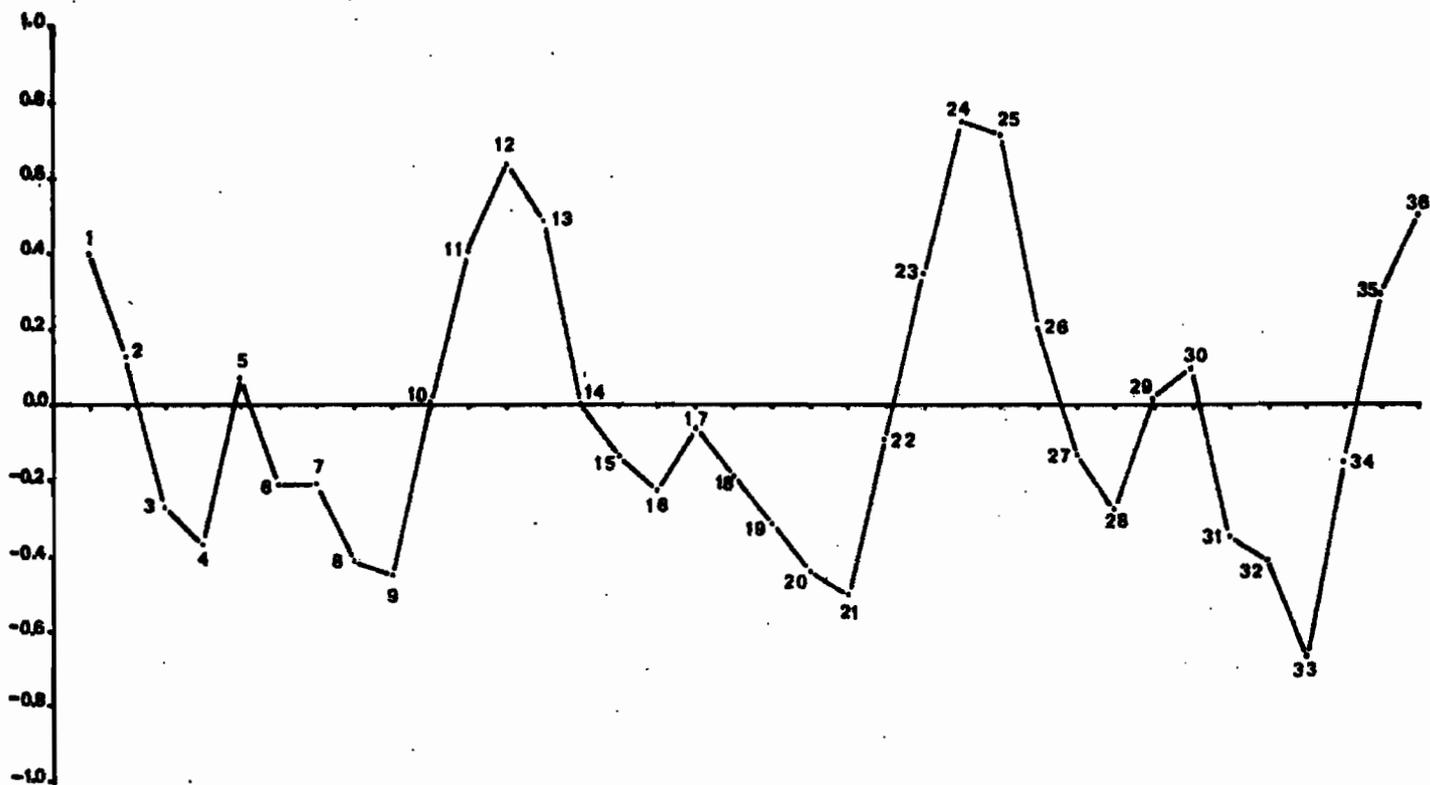


Figure 48 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3...36 mois d'intervalle chez Ennius ater.

Quelques femelles collectées dans la nature et élevées sur H. diplandra ont pondu jusqu'à trois mois après leur capture. Une femelle isolée a pondu des oeufs fécondés un mois après la mort du mâle.

Caractéristiques biologiques en élevage

incubation des oeufs	6 à 7 jours
1er stade larvaire	4 jours
2ème stade larvaire	5 jours
3ème stade larvaire	9 jours
4ème stade larvaire	34 jours
5ème stade larvaire	38 jours
durée du développement larvaire	90 jours

Cycle annuel dans la nature

On trouve des adultes de E. ater toute l'année, mais à une fréquence moindre d'avril à octobre, pendant la saison des pluies. Ils sont en revanche bien plus abondants pendant la saison sèche, de novembre à mars (fig.44).

Les jeunes apparaissent en mars-avril et restent eux aussi peu abondants jusqu'en septembre. D'octobre à décembre, ils passent au contraire par un maximum, puis disparaissent en janvier. Un seul jeune, de 5ème stade, a été trouvé en février 1963.

D'après l'évolution comparée de la densité des larves de 3ème et 5ème stade, on devine une première vague de jeunes de mars à juin : L3 en mars-avril, L5 en mai-juin; les générations se chevauchent ensuite jusqu'en décembre (fig.46).

L'évolution moyenne du pourcentage de jeunes ne permet pas de dénombrer les maximums de l'année: les fréquences relatives ne différant pas significativement de mai à décembre (fig.45).

L'évolution, année par année, de la fréquence relative des jeunes (fig.47) montre un nombre variable de maximums selon les années (de 3 à 4).

L'autocorrélogramme montre un cycle de ressemblance tous les 5 mois, mais plus faible, tous les 2 cycles, à 10 mois d'intervalle (fig.48). Ce rythme se maintient, avec plus d'un an d'intervalle, à 12+5, 12+10, 24+5, 24+10 mois d'intervalle. 4 mois après, la proportion des jeunes s'inverse : à 4, 5+4, 12+4, 12+9, 24+4 et 24+9 mois d'intervalle. La corrélation positive tous les deux mois (12+2, 24+2 mois), montre qu'il y a une certaine périodicité de la fréquence relative des jeunes tous les deux mois, visible sur la figure 47. Les maximums et les minimums se répètent plus nettement tous les 5 mois : maximum de mai à juillet se retrouvent d'octobre à décembre, minimum de septembre, à mi-distance entre les mois de saison sèche, de janvier à avril, pauvres en jeunes.

Il y aurait donc deux grands cycles de jeunes par an, l'un de mars à août, l'autre de septembre à février, ce qui ne signifie cependant pas forcément qu'il n'y a que deux générations annuelles. En effet, le nombre de générations n'est pas connu entre la première qui se déroule de mars à juin (fig.46), et la dernière, bien plus importante en nombre. Elles sont probablement nombreuses et rapprochées étant donnée la densité relativement constante des larves de 3ème stade jusqu'en décembre.

Les adultes sont, au total de l'année, $\frac{344,3}{104,6} = 3,29$ fois plus nombreux que les larves de 5ème stade. Le seul développement larvaire obtenu en élevage est tellement lent que nous n'utilisons que sous toute réserve la durée du 5ème stade larvaire comme référence. La durée moyenne de vie adulte dans la nature serait estimée ainsi à 38 jours x 3,29 = 125 jours, soit 4 mois. Cette estimation serait en accord avec un cycle divoltin.

- Ennius morio

Elevages

Malgré de nombreux essais, aucune réussite n'a été obtenue au cours de l'élevage de cette espèce.

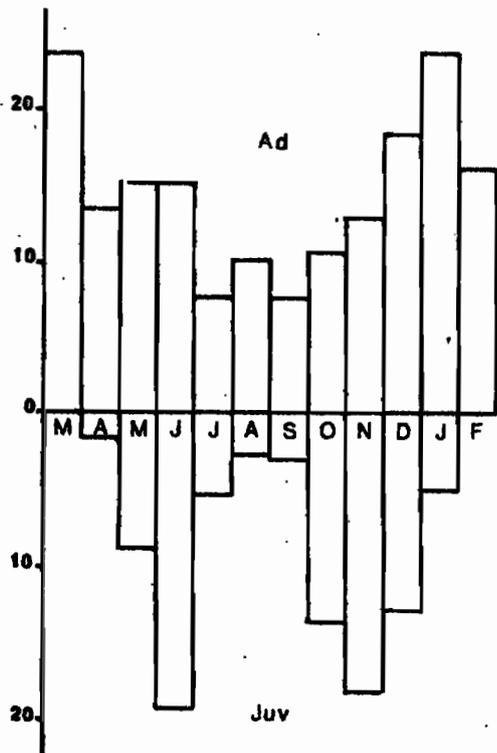


FIG 49

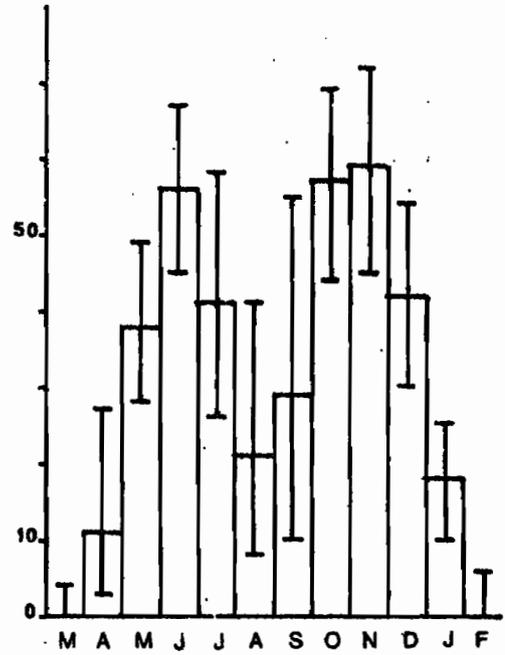


FIG 50

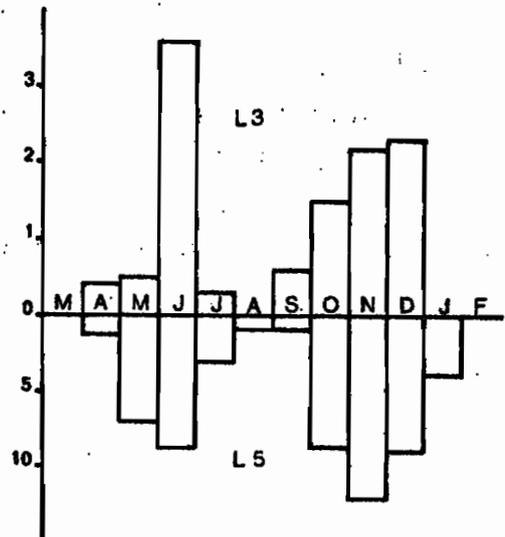


FIG 51

Figure 49 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Ennius morio.

Figure 50 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Ennius morio.

Figure 51 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m² des larves de 3^{ème} stade et 5^{ème} stade de Ennius morio.

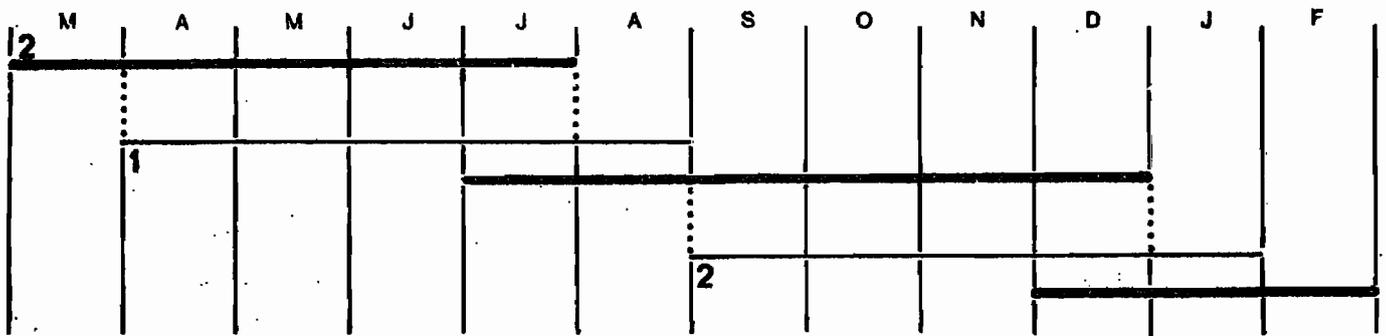


Figure 52 - Modèle théorique de la succession annuelle des 2 générations de Ennius morio.

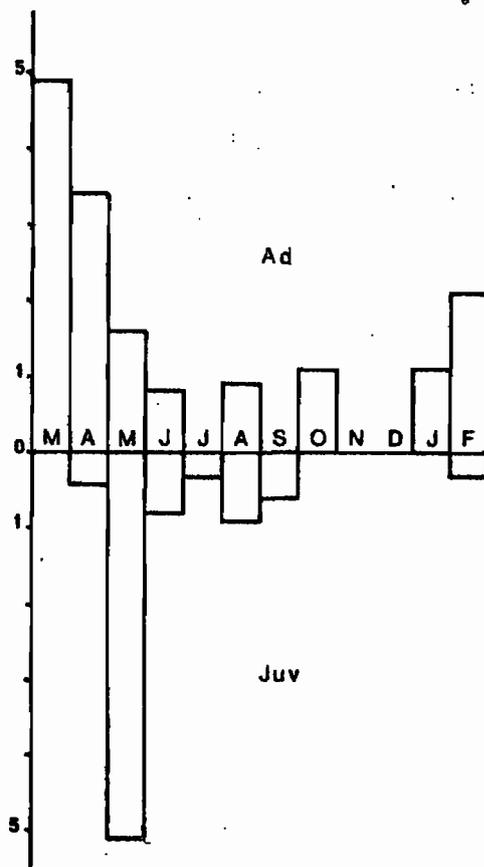


Figure 53 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Neococalus clausus.

Les adultes ont vécu de 1 à 2 mois sur différentes espèces de Graminées. Un mâle a vécu 4 mois sur Hyparrhenia dissoluta. Une seule femelle a pondu quelques jours après sa capture, mais aucun jeune n'a dépassé le second stade, aucun n'a donc accepté de s'alimenter sur une des 8 espèces de Graminées. L'incubation des oeufs dure 5 jours.

Cycle annuel dans la nature

C'est une espèce peu abondante en juillet, août et septembre. La densité des adultes est maximale pendant la saison sèche, de décembre à mars. Les jeunes apparaissent en avril et disparaissent en janvier, après être passés par deux maximums, en juin et novembre (fig.49).

L'évolution moyenne du pourcentage de jeunes montre l'existence de deux maximums : l'un en juin, l'autre en octobre-novembre, séparés par un mois significativement plus pauvre en jeunes, le mois d'août (fig.50). Il y aurait donc deux générations de jeunes dans l'année, la première d'avril à août, la seconde de septembre à janvier.

L'évolution de la densité des jeunes larves de 3ème stade montre que les pontes s'étalent pendant deux périodes de 4 mois: d'avril à juillet et de septembre à décembre (fig.51). Les parents de la première génération vivent donc jusqu'aux mois de juin-juillet. Les adultes issus de cette première génération sont apparemment peu nombreux et ne pondent qu'à partir du mois de septembre, jusqu'au mois de décembre.

Les adultes vivraient donc, en moyenne, de 4 à 6 mois : la majorité des adultes de 1ère génération, apparus en juillet-août après la première période de densité maximale de larves de 5ème stade, pondraient en novembre-décembre, à la seconde période de densité maximale de larves de 3ème stade. Les adultes issus de la seconde vague de jeunes, en décembre-janvier, pondraient en juin.

On aurait ainsi le calendrier suivant (fig.52):

1ère génération : jeunes d'avril à août, adultes à partir de juin, ponte de septembre à décembre;

2ème génération : jeunes de septembre à janvier, adultes à partir de novembre, ponte d'avril à juillet.

- Neococalus clausus

Elevages

L'élevage a été tenté sans succès sur Hyparrhenia chrysargirea, Schizachyrium platyphyllum, Loudetia simplex, et Andropogon schirensis: les larves ne dépassent pas le second stade.

Cycle annuel dans la nature

Les adultes ont été régulièrement récoltés, chaque année, de janvier à juin, plus irrégulièrement de juillet à décembre (fig.53).

Les jeunes apparaissent en avril, passent par un maximum en mai et disparaissent au cours du mois de septembre. En février 1962, une larve de 5ème stade a été exceptionnellement récoltée dans un bas-fond humide.

Les stades larvaires des jeunes récoltés dans les relevés sont les suivants :

	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
L2		1										
L3			1									
L4			2	1		1						
L5			11	1	1	1	1					1

Cette répartition des stades larvaires évoque l'existence d'une seule génération par an. Mais, dans ce cas, où sont les adultes de juillet à décembre ?

- Niphe aethiopica

Cette espèce est trouvée sous forme adulte assez régulièrement chaque année de mai à août, plus épisodiquement de septembre à avril.

Les jeunes -au total 16 de tous stades- ont été trouvés, une seule fois, sur le même relevé de 100 m², en novembre 1962. Les larves seraient-elles grégaires?

- Halydicoris kraatzi

Elevages

Bien que connaissant une des principales plantes-hôtes de cette espèce, la Composée Vernonia guineensis, il a été impossible d'obtenir le développement larvaire complet, probablement parce que cette Composée supporte très mal la transplantation.

L'incubation des oeufs dure 7 jours.

Cycle annuel dans la nature

Les adultes ont été observés à deux époques de l'année : d'avril à juin et d'octobre à février (fig.54).

Les jeunes ont également été recueillis à deux époques distinctes ; de mars à juin et d'août à janvier.

La répartition des stades larvaires, en particulier celle des 2ème et 5ème stades, montre qu'il y a probablement trois générations par an (fig.55):

- 1) jeunes stades en mars-avril, stades âgés d'avril à juin, adultes à partir d'avril;
- 2) jeunes stades en août-septembre, stades âgés en septembre-octobre, adultes probablement en octobre-novembre;
- 3) jeunes stades en novembre-décembre, stades âgés de novembre à janvier, adultes en décembre, janvier et février.

On a pu observer en mars-avril, dans la nature, des pontes déposées sur la Graminée qui est la première à croître et à fleurir après le passage du feu de savane: Imperata cylindrica. Le premier stade larvaire se déroulerait sur cette Graminée; ensuite, dès le second stade, les larves se trouvent sur Vernonia guineensis.

La première génération se déroulerait sur Vernonia guineensis qui croît et fleurit 6 semaines après le feu, donc à partir de février-mars, puis se dessèche 5 mois après le feu, en juin. Il est difficile de ne pas trouver, pendant toute cette période, un pied de Vernonia sans

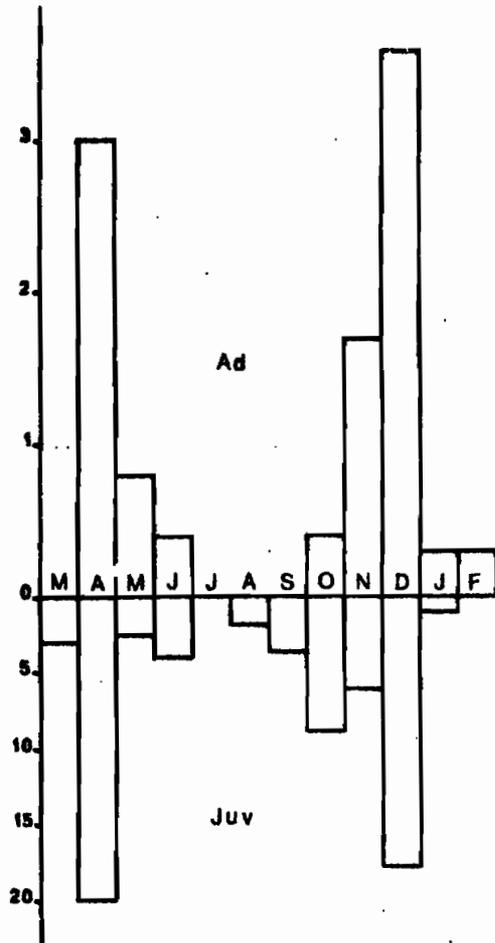


FIG 54

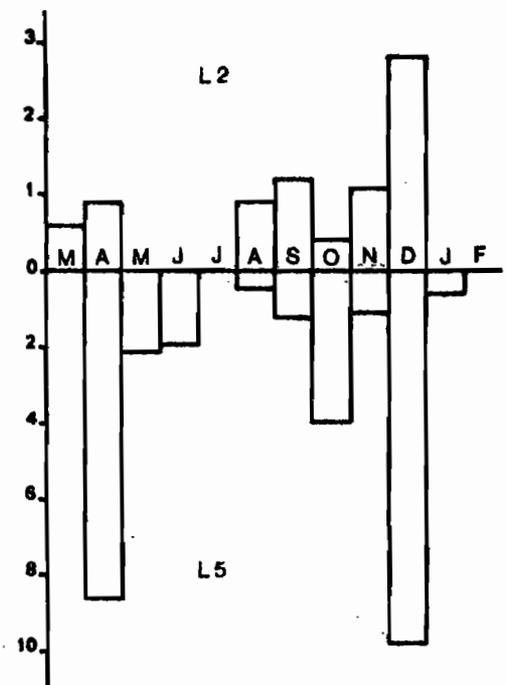


FIG 55

Figure 54 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m2 des adultes et des jeunes de Halydicoris kraatzi.

Figure 55 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m2 des larves de 2ème stade et de 5ème stade de Halydicoris kraatzi.

larve ou adulte de ce Pentatomide. Cinq mois après le feu, Halydicoris quitte les milieux brûlés et se répartit dans toute la savane pour réaliser sa 2ème, puis sa 3ème génération. Les adultes, très mobiles, se déplacent probablement en fonction des plantes-hôtes disponibles.

Quand, en juin, disparaît Vernonia guineensis, deux autres Composées prennent la relève, Vernonia nigritiana et Gutembergia macrocephala, sur lesquelles Halydicoris pourrait très bien s'alimenter pendant les deux générations suivantes. En novembre et en décembre, on le trouve fréquemment sur l'arbre Filiostigma thonningii, dont il pique les vieilles gousses (Flanquette 1972). En janvier et février, H. kraatzi se rencontre aussi dans le sous-bois des forêts-galerie.

- Diploxys angusta

Cette petite espèce a été observée dans la nature sur les inflorescences de Loudetia simplex en octobre-novembre.

C'est une espèce épisodique de février à août, mais relativement constante de septembre à novembre (fig. 56). Les jeunes ont été trouvés, à plusieurs reprises, en octobre et novembre.

L'abondance de cette espèce, de même que son cycle de reproduction, est probablement liée à la floraison des Graminées, qui a lieu de septembre à novembre.

- Aeliomorpha divisa

Jeunes et adultes se rencontrent toute l'année (fig. 57). Les jeunes de cette espèce, de petite taille, ne sont échantillonnés qu'à partir du 5ème stade.

La proportion mensuelle de jeunes n'évolue pas significativement tout au long de l'année, du fait surtout de la faible abondance de l'espèce (fig. 58).

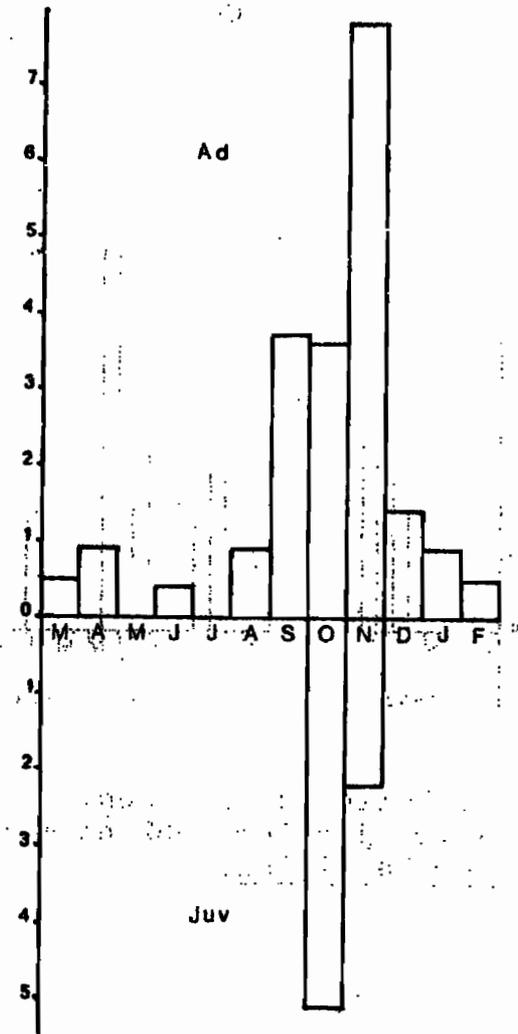


Figure 56 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Diploxys angusta.

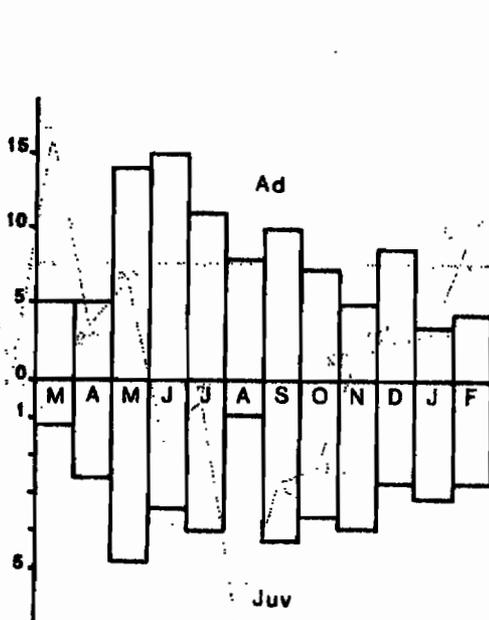


FIG 57

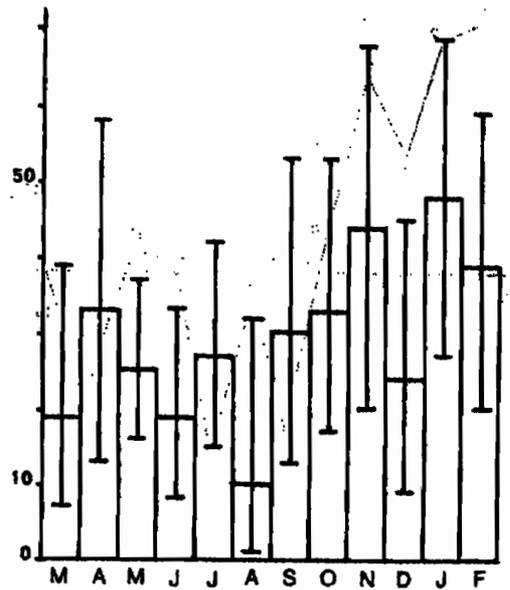


FIG 58

Figure 57 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Aeliomorpha divisa.

Figure 58 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Aeliomorpha divisa.

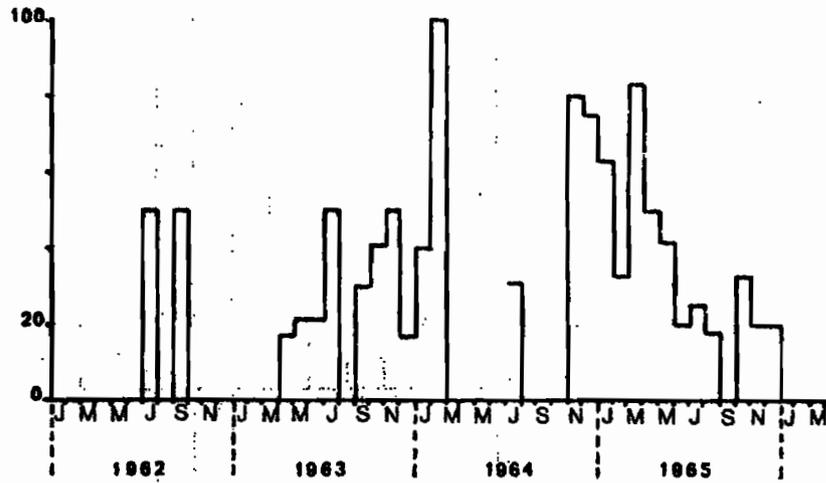


Figure 59 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez Aelomorpha divisa.

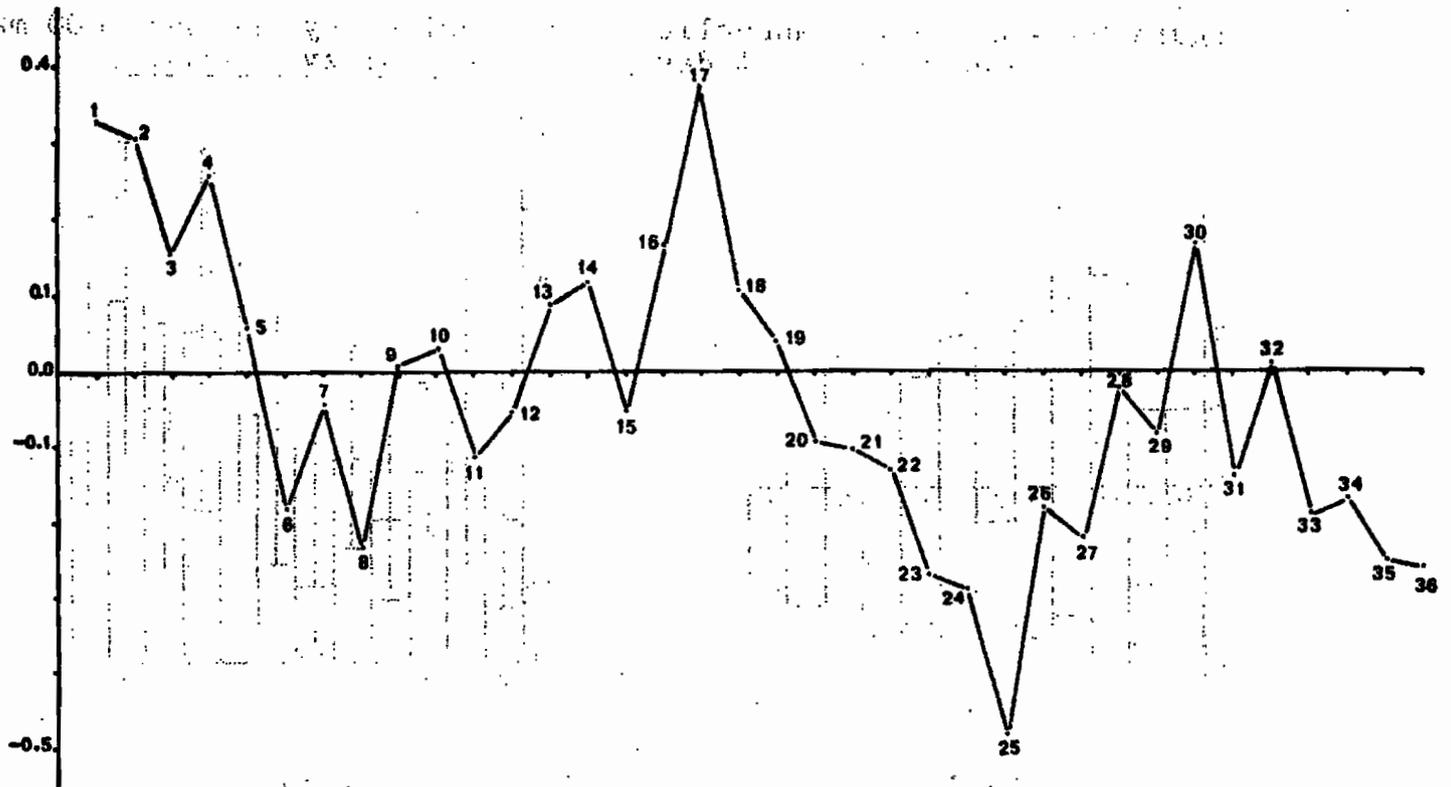


Figure 60 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Aelomorpha divisa.

Année par année, la fréquence relative des jeunes est trop irrégulière pour donner une indication sur le nombre des générations (fig.59).

L'autocorrélogramme montre bien l'absence de rythme, même annuel, de la reproduction, la corrélation étant toujours négative aux intervalles 12, 24 et 36 mois (fig.60).

A. divisa est apparemment une espèce à reproduction ininterrompue, quelles que soient la saison et la pluviométrie.

- Eusarcoris purpurissatus

L'espèce est peu commune tout le long de l'année, sauf pendant les mois de décembre, janvier et février, au cours desquels jeunes et adultes sont bien plus abondants, et ceci pendant plusieurs années successives (fig.61).

Quelques jeunes ont aussi été trouvés en avril, mai et octobre, ce qui prouve que la reproduction se maintient à d'autres époques de l'année.

C'est essentiellement une espèce de saison sèche.

- Hermolaus gestroi

C'est aussi une espèce de saison sèche puisqu'on rencontre les adultes de décembre à mai et les jeunes en janvier et février (fig.62).

- Aspavia armigera

L'espèce a été trouvée exclusivement à la lisière ou à proximité, ainsi qu'en sous-bois de forêt-galerie.

- Aspavia hastator

A. hastator a également été trouvé en lisière de forêt-galerie.

- Dryadocoris goniodes

L'espèce vit sur diverses Composées, dont Vernonia guineensis.

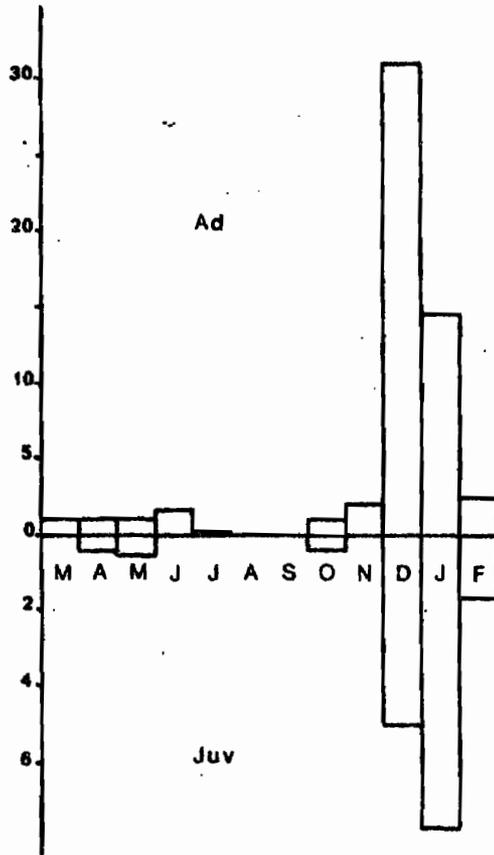


Figure 61 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Eusarcoris purpurissatus.

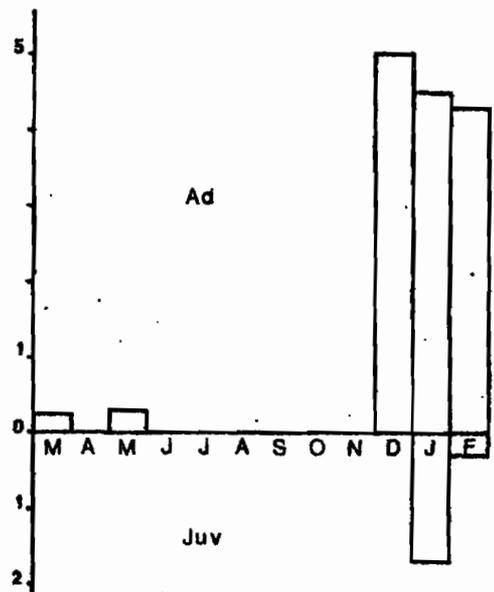


Figure 62 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Hermolaus gestroi.

- Actuarius varians

C'est une petite espèce très mobile qui a été souvent observée piquant dans la nature l'Annonacée Annona senegalensis, plante difficile à transplanter. L'élevage a été tenté, sans succès, sur les diverses espèces de Graminées: aucun jeune ne s'est alimenté.

Les adultes sont présents dans la savane toute l'année, mais avec une plus faible fréquence pendant la saison sèche (fig.63). C'est à cette époque que se rencontrent des adultes à la lisière des forêts-galerie et même dans le sous-bois.

Les jeunes apparaissent en mars et disparaissent en novembre, après être passés par une période de densité maximale, de juillet à novembre.

L'évolution comparée de la densité des adultes et des larves évoque une succession de trois générations par an:

- 1) jeunes de mars à mai, adultes d'avril à juillet;
- 2) jeunes de juin à août, adultes de juillet à octobre;
- 3) jeunes de septembre à novembre, adultes d'octobre à mars-avril.

- Menida maculiventris

Cette espèce a été observée piquant des espèces végétales non graminéennes.

Les adultes sont présents à trois périodes de l'année: avril-mai, juillet à septembre et novembre à janvier (fig. 64). De décembre à février, on la rencontre à la lisière des forêts-galerie. Les jeunes sont également présents en avril-mai et de juillet à janvier.

Il y a donc plusieurs générations dans l'année, peut-être trois.

- Bathycoelia rodhaini

L'espèce a été récoltée sur l'arbuste de la famille des Césalpiniées, Piliostigma thonningii.

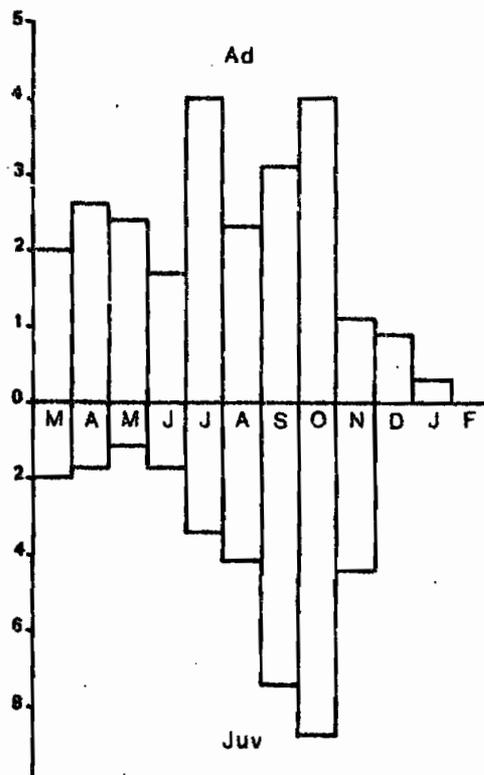


Figure 63 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m2 des adultes et des jeunes de Actuarius varians.

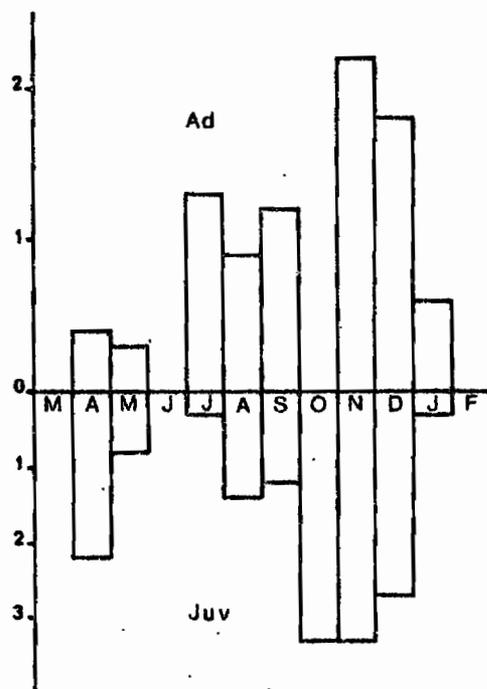


Figure 64 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m2 des adultes et des jeunes de Menida maculiventris.

Le tableau qui suit résume les traits principaux des cycles saisonniers des espèces de Pentatominae de la savane de Lamto.

PENTATOMINAE	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
<i>Atelocera spinulosa</i>	.	j	j	j	aj	.	.	j	.	a	j	.
<i>Aeptus singularis</i>	aj											
<i>Dymantis plana</i>	a	aj	aj	a	aj	j	aj	aj	aj	a	a	a
<i>Dymantis grisea</i>	aj	a										
<i>Caystrus brunnescens</i>	.	aj	j	.	.	.
* <i>Caystrus marginiventris</i>	aj	.	.	j	.	.	a	.	.	.	a	.
<i>Delegorguella phalerata</i>	aj											
<i>Ennius ater</i>	aj											
<i>Ennius morio</i>	a	aj	a									
<i>Erachteus sp.</i>	a	.
<i>Neococalus clausus</i>	a	aj	aj	aj	j	aj	j	a	.	.	a	aj
<i>Niphe aethiopica</i>	a	a	a	a	a	a	a	a	aj	.	a	.
<i>Sephela linearis</i>	a	.	a	.	.
<i>Halydicoris kraatzi</i>	j	aj	aj	aj	.	j	j	aj	aj	aj	aj	a
<i>Halyomorpha reflexa</i>	a
<i>Farnya lestoni</i>	a	.	.
<i>Diploxys angusta</i>	a	a	.	a	.	a	a	aj	aj	a	a	a
<i>Diploxys lari</i>	a	.	.
<i>Acoloba lanceolata</i>	a	.	.	j	aj	aj	.	.
<i>Aeliomorpha divisa</i>	aj											
<i>Eusarcocoris purpurissatus</i>	a	aj	aj	a	a	.	.	aj	a	aj	aj	aj
<i>Hermolaus gestroi</i>	a	.	a	a	aj	aj
<i>Durmia haedula</i>	a	a	aj	.	.
<i>Durmia vittiventris</i>	.	.	j	.	a	a	a	aj	aj	j	.	a
<i>Durmia circe</i>	.	aj	j	aj	.	a
<i>Durmia feai</i>	a	.	aj	.	aj	j	a	a	aj	.	.	.
* <i>Aspavia armigera</i>	aj	aj
<i>Aspavia hastator</i>	.	a	a	a	.	aj	.	.	.	a	j	a
<i>Carbula capito</i>	.	.	.	a	.	.	.	a
* <i>Carbula melacantha</i>	.	a	a	a	aj	a	.
* <i>Dryadocoris goniodes</i>	a	a	a	.	.
<i>Antestia sp.</i>	a	a	.	.
<i>Actuarius varians</i>	aj	a	a	.								
<i>Menida maculiventris</i>	.	aj	aj	.	aj	aj	aj	j	aj	aj	aj	.
<i>Piezodorus pallescens</i>	a	aj	aj	.
* <i>Bathycoelia rodhaini</i>	a	.	.	.

4) Asopinae

C'est une sous-famille dont les espèces sont toutes carnivores.

- Dorycoris pavoninus

Des adultes ont été observés dans la nature se nourrissant d'un petit Chrysomélide exactement de la même couleur, bleu métallique.

- Glypsus conspicuus

Cette espèce a été trouvée à plusieurs reprises et uniquement sur l'arbuste Crossopteryx febrifuga, de la famille des Rubiacées.

- Afrius purpureus

Le cycle complet de cette espèce a été obtenu, à nombreuses reprises, en alimentant jeunes et adultes avec diverses espèces de Chenilles.

Caractéristiques biologiques en élevage

		Moyenne
Incubation des oeufs	10 à 12 jours	11 jours
1er stade larvaire	3 à 4 jours	3 jours
2ème stade larvaire	6 à 8 jours	7 jours
3ème stade larvaire	4 à 8 jours	6 jours
4ème stade larvaire	4 à 7 jours	5 jours
5ème stade larvaire	5 à 11 jours	7 jours
Durée du développement larvaire	23 à 31 jours	28 jours
Maturation des ovaires	14 jours	

C'est donc une espèce dont le cycle de reproduction, rapide, peut se boucler en 50 jours.

Dans la nature, A. purpureus a été observé, sur la Légumineuse Indigofera polysphaera, se nourrissant des larves du Chrysomélide Phaedonia serata F., dont les adultes ont les mêmes couleurs métalliques, bleu et rouge, que lui.

Le tableau qui suit résume les traits principaux des cycles saisonniers des espèces d'Asopinæ de la savane de Lamto.

ASOPINÆ	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
*Dorycoris pavoninus					a							
Glypsus carinulatus										aj		
*Glypsus conspicuus				a								
Afrius purpureus		a	a	a		a			j	j		
Afrius kolleri	a									a		

5) Dinidorinae

Une seule espèce représente cette sous-famille dans la savane de Lamto.

- Cyclopelta funebris

L'espèce a été trouvée dans les milieux riches en jeunes arbustes de Piliostigma thonningii (Césalpinées) dont elle pique les feuilles.

Aucun élevage de cette espèce n'a été réussi, même sur Piliostigma sp. cultivé à Adiopodoumé.

L'incubation des oeufs dure de 17 à 19 jours.

Certains adultes ont survécu plus de 3 mois en élevage sur Piliostigma sp.

On trouve fréquemment C. funebris en lisière, surtout pendant la saison sèche, de décembre à mai.

L'espèce a été récoltée aux mois suivants :

	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
Adultes	+	+	+	+				+	+	+	+	+
jeunes			+		+	+	+	+		+	+	

D'une façon générale, on trouve les jeunes pendant la saison des pluies et les adultes pendant la saison sèche.

6) Phyllocephalinae

- Dichelorhinus vittatus

Elevages

D. vittatus a été élevé , à multiples reprises et pendant plusieurs générations, sur 2 espèces de Graminées du genre Hyparrhenia : H. chrysargirea et H. diplandra. L'essai systématique sur les autres Graminées de savane s'est révélé constamment négatif, aucune larve n'ayant jamais dépassé le second stade. Le seul essai sur une autre espèce d'Hyparrhenia , H. dissoluta, a été un échec.

Une femelle, capturée dans la nature et isolée dans une cage sans mâle, a pondu, pendant 5 mois, 102 oeufs fécondés.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	7 à 8 jours	7 jours
1er stade larvaire	4 à 8 jours	6 jours
2ème stade larvaire	9 à 15 jours	13 jours
3ème stade larvaire	7 à 9 jours	8 jours
4ème stade larvaire	7 à 11 jours	8 jours
5ème stade larvaire	9 à 14 jours	11 jours
Durée de la vie larvaire	40 à 64 jours	49 jours
Durée de vie adulte	2 à 6 mois	
Nombre d'oeufs pondus par femelle	jusqu'à 499	
Durée de la période de ponte	jusqu'à 5 mois	
Maturation des ovaires	17 à 75 jours	
Temps moyen entre deux pontes	3 à 4 jours	3 jours

Cycle annuel dans la nature

Les adultes sont abondants toute l'année, sauf de janvier à avril et de septembre à novembre (fig.65).

Les jeunes apparaissent au cours du mois de mars et disparaissent au cours des mois de décembre et janvier. A part un maximum net en avril, puis un autre en juin, les jeunes ont une fréquence assez stable jusqu'en novembre.

Il y a en moyenne 52,4 larves de 5ème stade pour 191,1 adultes; ces derniers étant 3,7 fois plus abondants que les larves vivraient donc en moyenne $11 \text{ jours} \times 3,7 = 40 \text{ jours}$.

D. vittatus montre deux périodes d'abondance relative de jeunes significativement plus grandes : avril et septembre à novembre; en novembre, le pourcentage de jeunes est significativement supérieur à celui du mois d'août précédent (fig.66). Entre ces deux maximums, l'abondance relative des jeunes reste élevée, mais ne présente pas de différences significatives d'un mois à l'autre.

L'évolution mensuelle, année par année, du pourcentage de jeunes paraît anarchique (fig.68).

L'autocorrélogramme montre, à l'intérieur du cycle annuel (corrélation aux intervalles 12, 24 et 36 mois) et en plus de la corrélation liant positivement les mois successifs (corrélation aux intervalles 1, 12+1, 24+1 et 36-1 mois), un cycle de ressemblance tous les 5 mois, se reproduisant même tous les 2 cycles, à 10 mois d'intervalle (fig.69). Il y aurait donc, à l'intérieur d'une année, deux cycles de ressemblance se succédant tous les 5 mois. Entretiens, 3 mois après, les cycles s'opposent et la corrélation devient minimale à 3 et 5+3 mois d'intervalle. On peut donc conclure à la plus grande fréquence chaque année de 2 maximums et 2 minimums, tous les 5 mois.

L'évolution de la densité comparée des larves de 3ème et 5ème stade montre la succession suivante (fig.67) :

- jeunes stades en avril, stades âgés en avril-mai;
- jeunes stades en juin, stades âgés en juin-juillet;
- jeunes stades d'août à octobre, stades âgés en octobre-novembre.

Si l'on prend comme hypothèse que les larves mettent 50 jours à se développer, que les adultes vivent en moyenne 40 jours et que les femelles pondent environ 20 jours après la mue imaginale, on peut proposer le calendrier suivant (fig.70) :

1ère génération : jeunes de mars à juin, adultes à partir d'avril, ponte de mai à juillet.

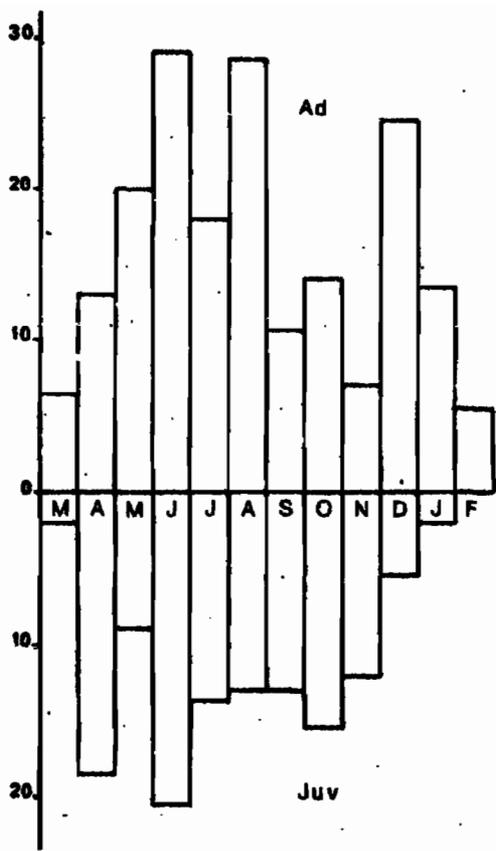


FIG 65

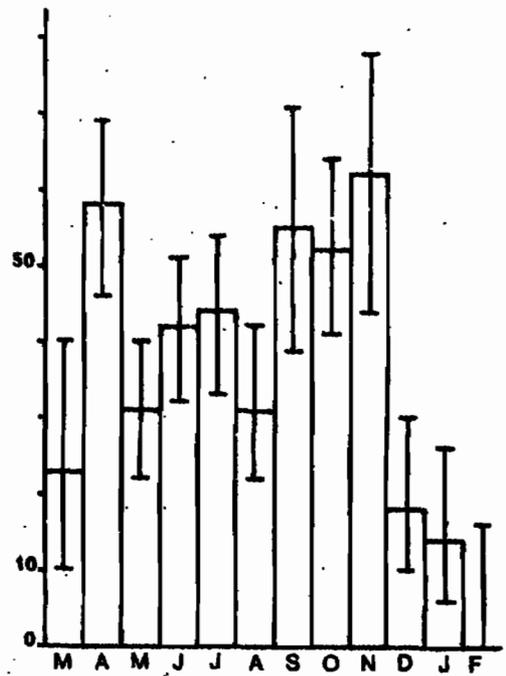


FIG 66

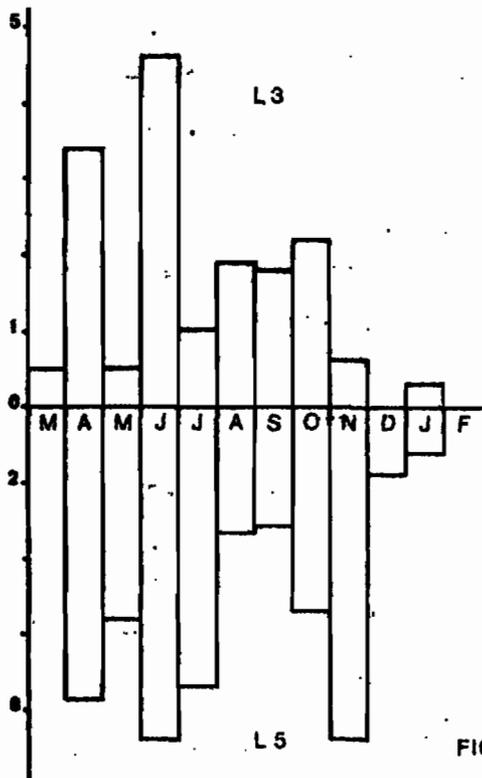


FIG 67

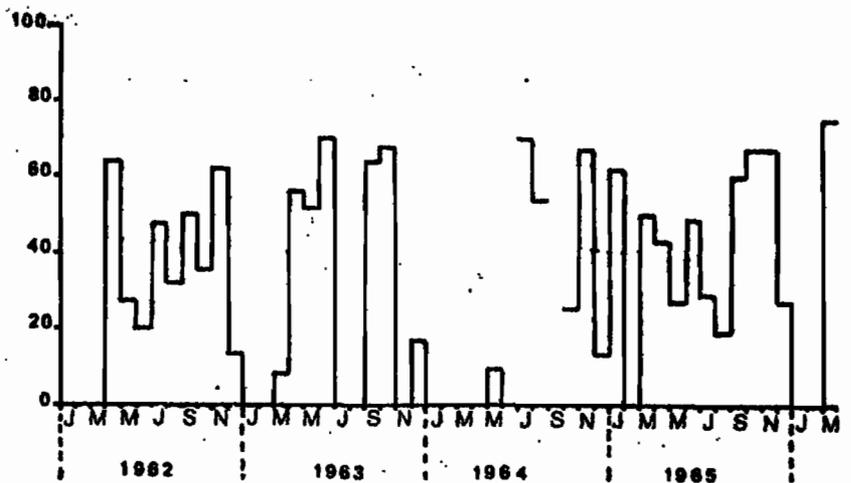


FIG 68

- Figure 65 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m2 des adultes et des jeunes de Dichelorhinus vittatus.
- Figure 66 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Dichelorhinus vittatus.
- Figure 67 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m2 des larves de 3ème stade et de 5ème stade de Dichelorhinus vittatus.
- Figure 68 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez Dichelorhinus vittatus.

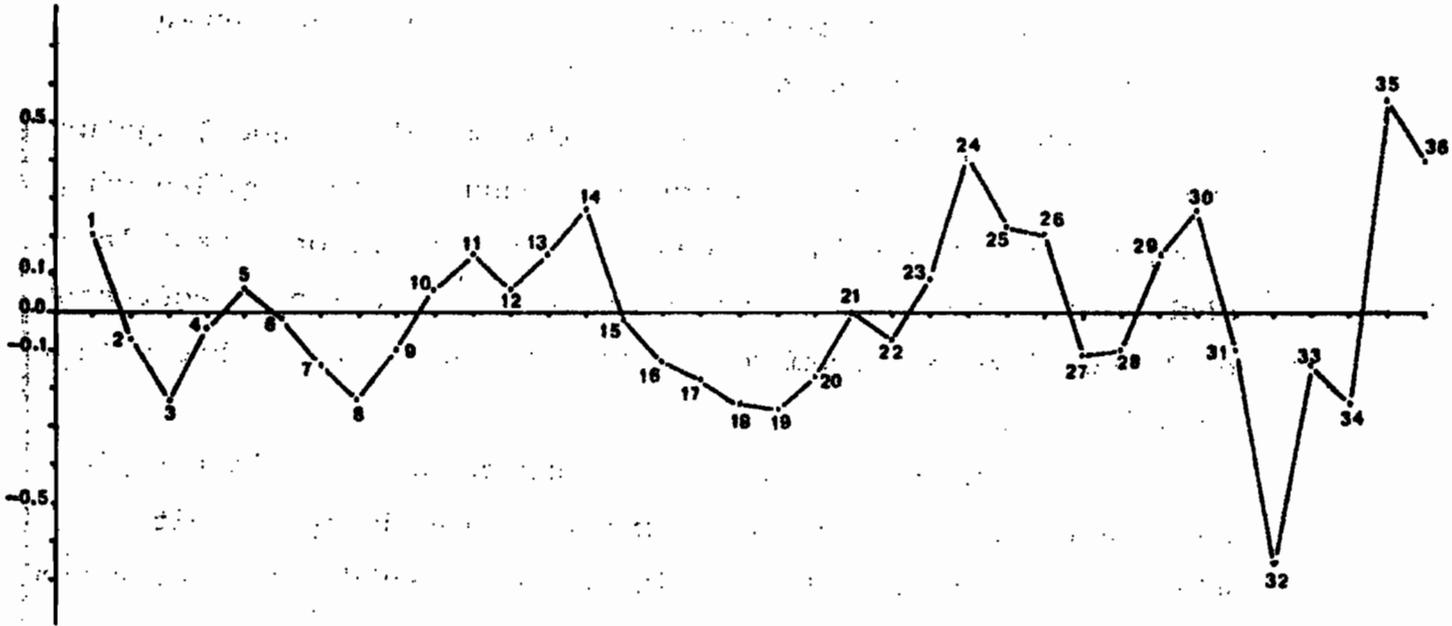


Figure 69 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Dichelorhinus vittatus.

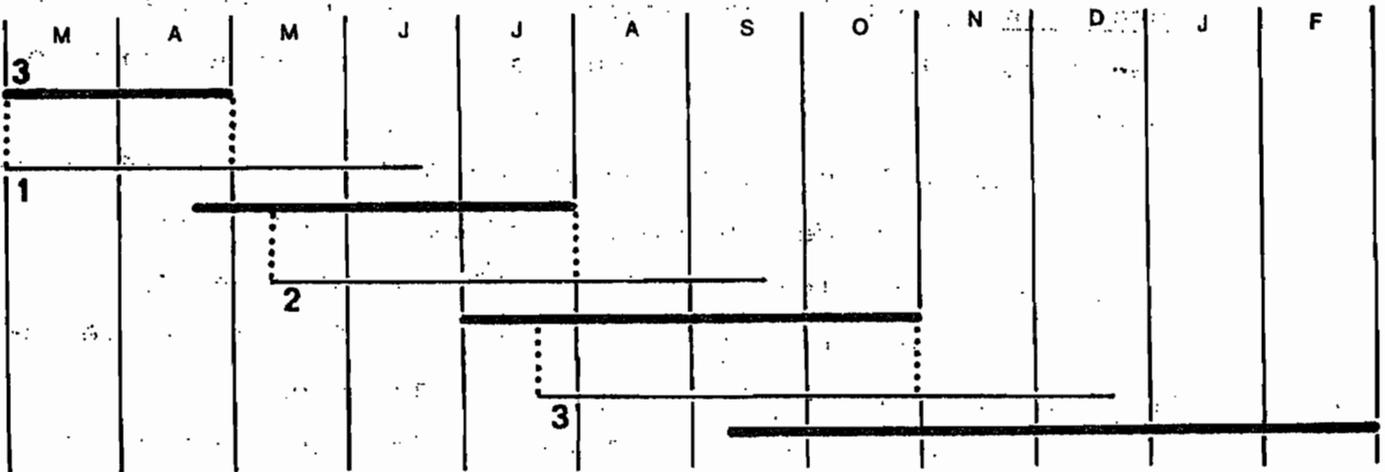


Figure 70 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Dichelorhinus vittatus.

2ème génération : jeunes de mai à septembre, adultes à partir de juillet, ponte de juillet à octobre ;

3ème génération : jeunes de juillet à décembre, adultes à partir de septembre, ponte aux mois de mars-avril suivants.

Dans les élevages, une femelle récoltée dans la nature au début de juin, très probablement issue de la première génération, a été à l'origine de deux autres générations avant la saison sèche : la génération suivante est devenue adulte en août-septembre et la dernière en décembre, ce qui correspond au rythme présumé dans la savane.

Les deux premières générations se succéderaient rapidement dans le temps, si bien que la reproduction se trouverait en fait séparée en deux périodes distinctes au cours de l'année, rythme qui se traduit dans l'autocorrélogramme.

- Gonopsis reuteri

Elevages

C'est une espèce qui a été observée, dans la nature se nourrissant de la Graminée Schizachyrium platyphyllum.

L'élevage a été réalisé avec succès et pendant plusieurs générations, exclusivement sur cette espèce végétale. Tous les essais sur les autres Graminées, Andropogon schirensis, Loudetia simplex, Hyparrhenia chrysargirea, H. diplandra et Brachiaria brachylopha, ont été des échecs, tant avec les jeunes qui n'ont pas dépassé le second stade qu'avec les adultes qui sont morts rapidement.

Les adultes, issus des larves dont on a mesuré la durée de chaque stade, ont tous abondamment pondu ; on peut donc estimer que les conditions d'élevage sont assez bonnes pour que les mesures donnent une bonne idée des caractéristiques naturelles du développement de l'espèce.

Dans les deux cas où la maturation des ovaires n'a duré que 14 jours, les couples ont été appariés dès la mue imaginale et isolés. L'élevage était donc plus proche des conditions naturelles. Dans les autres cas, la femelle était

seule ou, au contraire, les couples étaient nombreux dans la même cage, ce qui a apparemment retardé la ponte.

Certaines particularités sont à noter :

Une femelle, récoltée vierge dans la nature, venant donc probablement de muer, n'a pas pondu pendant un mois, puis a pondu, pendant deux mois, 288 oeufs non fécondés. La première ponte fécondée a eu lieu 11 jours après qu'elle se soit accouplée. Une autre femelle a pondu, 22 jours après la mue imaginale, sans avoir été fécondée. La maturation des oeufs, de même que la ponte, n'est donc pas déclenchée par l'accouplement.

Des développements larvaires et des pontes ont eu lieu, en élevage, pendant la saison sèche, de décembre à mars, ce qui ne s'observe jamais dans la nature. L'arrêt de la reproduction dans la nature obéit donc à un facteur externe, dépendant des conditions climatiques, et non à un déterminisme interne.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	5 à 6 jours	6 jours
1er stade larvaire	3 à 5 jours	4 jours
2ème stade larvaire	8 à 12 jours	9 jours
3ème stade larvaire	7 à 11 jours	8 jours
4ème stade larvaire	7 à 9 jours	8 jours
5ème stade larvaire	10 à 12 jours	11 jours
Durée de vie larvaire	38 à 51 jours	44 jours
Durée de vie adulte	2 à 5 mois	
Nombre d'oeufs pondus par femelle	466 & 493	
Durée de la période de ponte	4 mois	
Maturation des ovaires	14 à 32 jours	
Temps entre 2 pontes	3 à 4 jours.	

Cycle annuel dans la nature

Dans la nature, les jeunes apparaissent en avril et disparaissent au cours du mois de janvier (fig.71). L'évolution de la proportion de jeunes ne diffère pas significativement entre avril et décembre, du fait de la faible abondance de cette espèce (fig.72), mais montre une

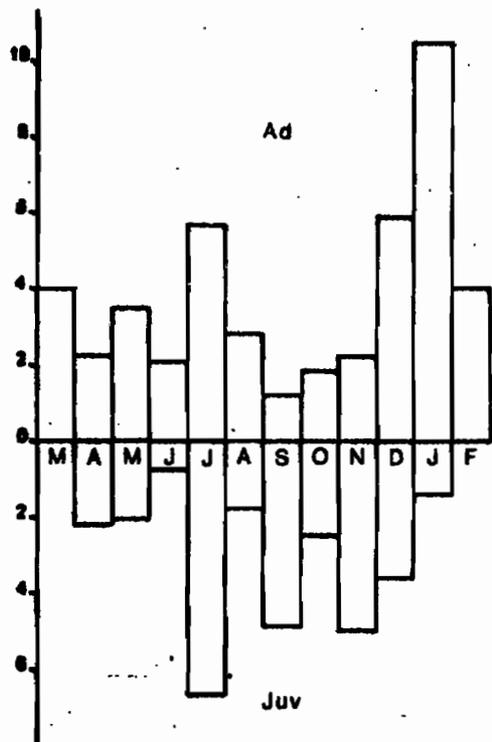


FIG 71

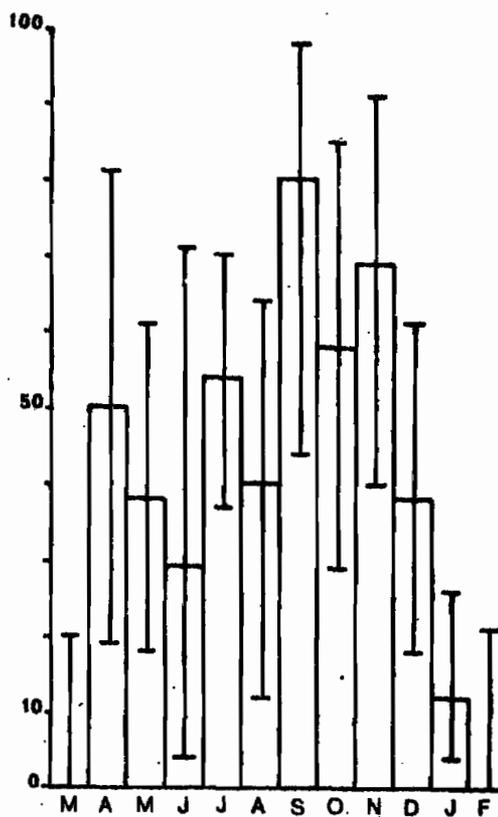


FIG 72

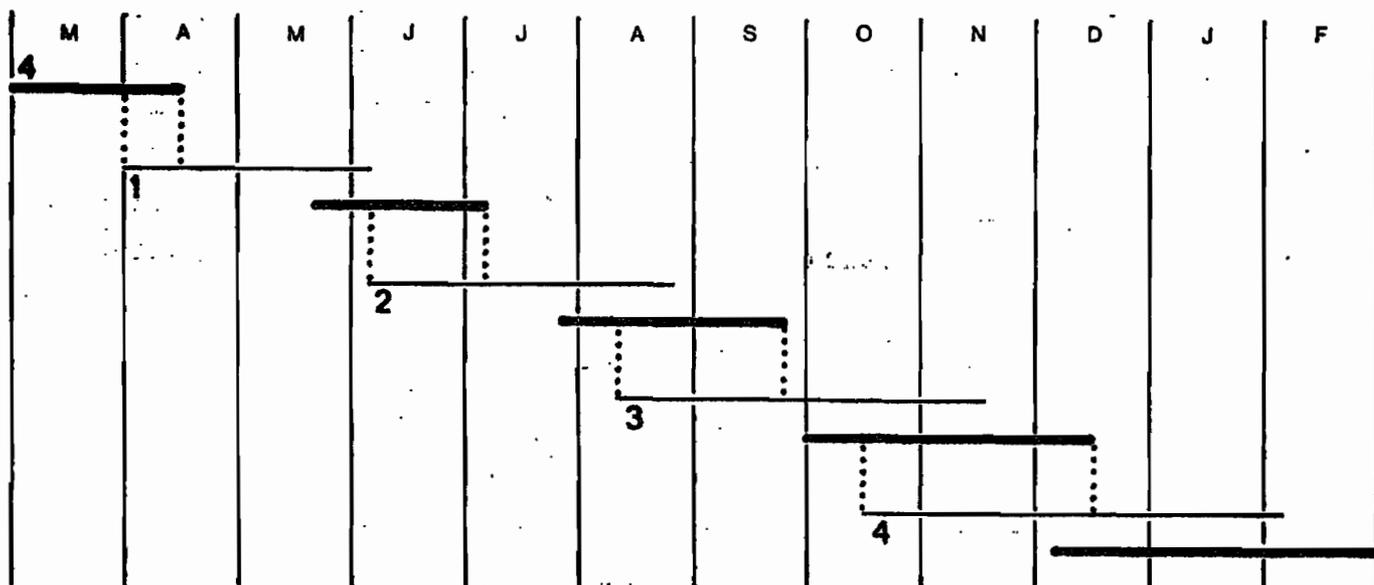


FIG 73

Figure 71 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des larves de Gonopsis reuteri.

Figure 72 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Gonopsis reuteri.

Figure 73 - Modèle théorique de la succession annuelle des 4 générations de Gonopsis reuteri.

succession de 4 maximums, en avril, juillet, septembre et novembre.

La vie larvaire durant en moyenne 44 jours et l'incubation des oeufs 6 jours, on peut estimer qu'il faut 50 jours de l'oeuf à l'adulte. Dans les conditions les plus naturelles d'élevage, les adultes attendent encore 14 jours avant de pondre; de l'oeuf à l'oeuf, il faut donc environ 64 jours.

Au cours des 12 mois de relevés, on a collecté en moyenne 17,2 larves de 5ème stade et 45,9 adultes. Ceux-ci, trouvés 2,66 fois plus nombreux que les jeunes de 5ème stade, vivraient ainsi $11 \text{ jours} \times 2,66 = 29 \text{ jours}$, soit 1 mois. C'est une estimation très moyenne car il est bien évident que la mue imaginale est accompagnée d'une plus forte mortalité et donc que les femelles survivantes vivent probablement plus longtemps.

En supposant que les larves apparaissent dans la nature en avril et disparaissent au cours du mois de janvier, que, de l'oeuf à l'adulte, il faut compter 50 jours, et que chaque adulte pond environ 15 jours après la mue imaginale et pendant toute sa vie, soit pendant 15 jours en moyenne, on obtient un modèle correspondant à 4 générations dans l'année (fig.73) :

1ère génération : jeunes d'avril à juin, adultes à partir de mai, ponte en juin-juillet;

2ème génération : jeunes de juin à août, adultes à partir de juillet, ponte en août-septembre;

3ème génération : jeunes d'août à novembre, adultes à partir d'octobre, ponte d'octobre à décembre;

4ème génération : jeunes d'octobre à janvier, adultes à partir de décembre, ponte au mois d'avril suivant.

Ce schéma est en accord avec les périodes de plus forte proportion de jeunes dans la nature, en avril, juillet, septembre et novembre (fig.72).

On observe que l'étalement des générations augmente dans l'année et que, bien que le modèle soit simplifié à l'extrême, il y a continuité entre la seconde et la troisième génération et superposition des jeunes des deux dernières générations, en octobre. Ceci explique que, dans l'évolution du pourcentage de jeunes, les valeurs minimales entre deux générations de jeunes augmentent à chaque génération, en juin, août et octobre.

- Gellia dilatata

Elevages

Le cycle complet en élevage de G. dilatata n'a pu être réalisé que sur les Graminées Schizachyrium platyphyllum, Andropogon schirensis, Hyparrhenia chrysargirea et H. diplandra. Aucun n'a été obtenu sur Loudetia simplex, ni Brachiaria brachylopha, ni même sur ces différentes espèces données successivement chaque jour.

Les développements larvaires les plus rapides ont été obtenus sur A. schirensis et S. platyphyllum (50 jours) et sur H. chrysargirea (55 jours). Sur H. diplandra, les deux développements complets obtenus ont été lents (107 et 94 jours).

La durée du développement larvaire est particulièrement irrégulière chez cette espèce, même sur une même espèce végétale: sur Schizachyrium platyphyllum, par exemple, la longueur du développement varie de 50 à 82 jours.

Une particularité : une femelle a pondu 152 oeufs fécondés pendant 51 jours après que le mâle soit mort.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	6 à 8 jours	7 jours
1er stade larvaire	6 à 7 jours	7 jours
2ème stade larvaire	11 à 28 jours	16 jours
3ème stade larvaire	8 à 27 jours	13 jours
4ème stade larvaire	9 à 26 jours	13 jours
5ème stade larvaire	13 à 37 jours	20 jours
Durée de la vie larvaire	50 à 107 jours	69 jours

Nombre d'oeufs pondus par femelle	99 et 216
Durée de la période de ponte	2,5 et 3 mois
Maturation des ovaires	22 jours
Temps moyen entre deux pontes	3 et 7 jours.

Cycle annuel dans la nature

Dans la nature, les jeunes apparaissent en avril et disparaissent au cours du mois de janvier (fig.74). En février et mars, se rencontrent quelques larves de 4ème et 5ème stades.

L'évolution moyenne du pourcentage de jeunes (fig. 75) montre un maximum significatif en avril-mai, un autre entre août et octobre, le pourcentage de jeunes en septembre étant significativement supérieur à celui des mois de juin et juillet précédents. D'octobre à décembre, les valeurs du pourcentage, tout en se maintenant élevées, ne diffèrent pas entre elles avec assez de sécurité pour conclure à une éventuelle troisième génération de jeunes. C'est pourquoi il a été fait appel à la méthode de l'autocorrélogramme.

Si l'on considère l'évolution du pourcentage de jeunes au cours des années successives (fig.77), on observe, mise à part l'année incomplète 1964, une succession de 3 maximums par an, très régulière pendant les années 1962 et 1963 (les maximums se situant en avril-mai, septembre et décembre), bien moins en 1965.

L'autocorrélogramme montre, à l'intérieur du cycle annuel de base 12, un rythme de ressemblance faible tous les 4 et 8 mois (fig.78). Ceci signifie que la même situation se retrouve tous les 4 mois et se répète trois fois dans une année: le minimum du début d'année, en février-mars, se reproduit 4 mois après, en juin-juillet et 8 mois après, en octobre-novembre. De même, le maximum d'avril-mai se répète en août-septembre et décembre-janvier. Le rythme ne se maintient guère au-delà d'une année d'écart. Par contre, la proportion de jeunes s'inverse à 3 mois, 6 mois et 9 mois d'intervalle même au-delà d'un an, mais

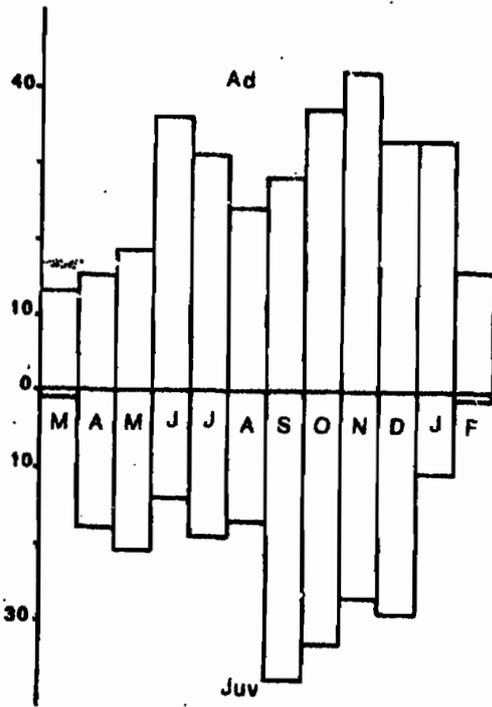


FIG 74

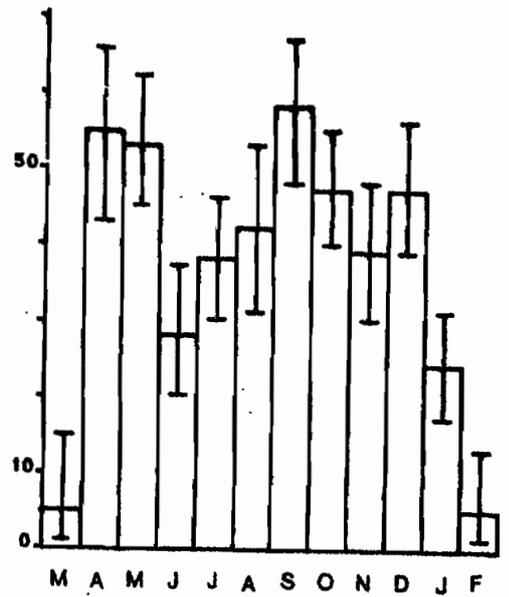


FIG 75

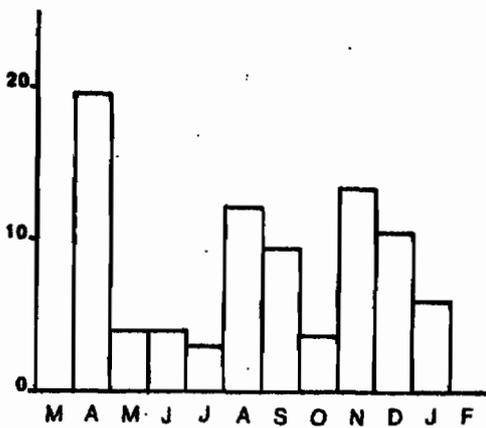


FIG 76

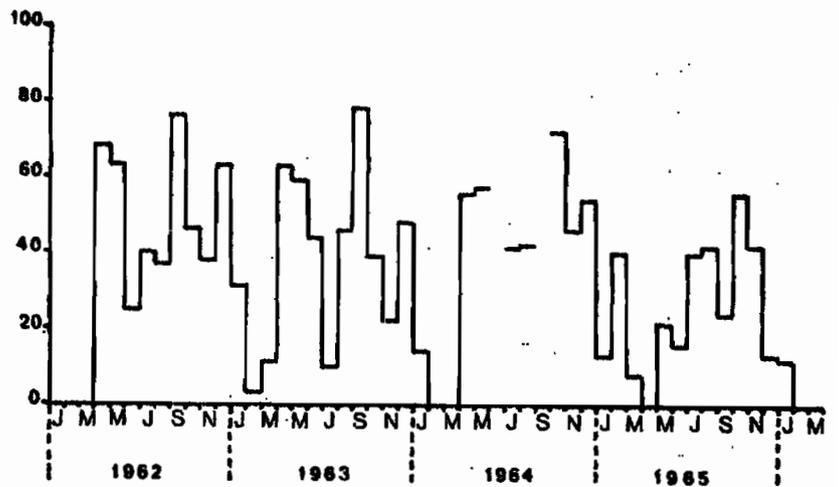


FIG 77

- Figure 74 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de *Gellia dilatata*.
- Figure 75 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec 95 % de sécurité chez *Gellia dilatata*.
- Figure 76 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes larves (2ème et 3ème stades) par rapport à l'ensemble des larves de *Gellia dilatata*.
- Figure 77 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez *Gellia dilatata*.

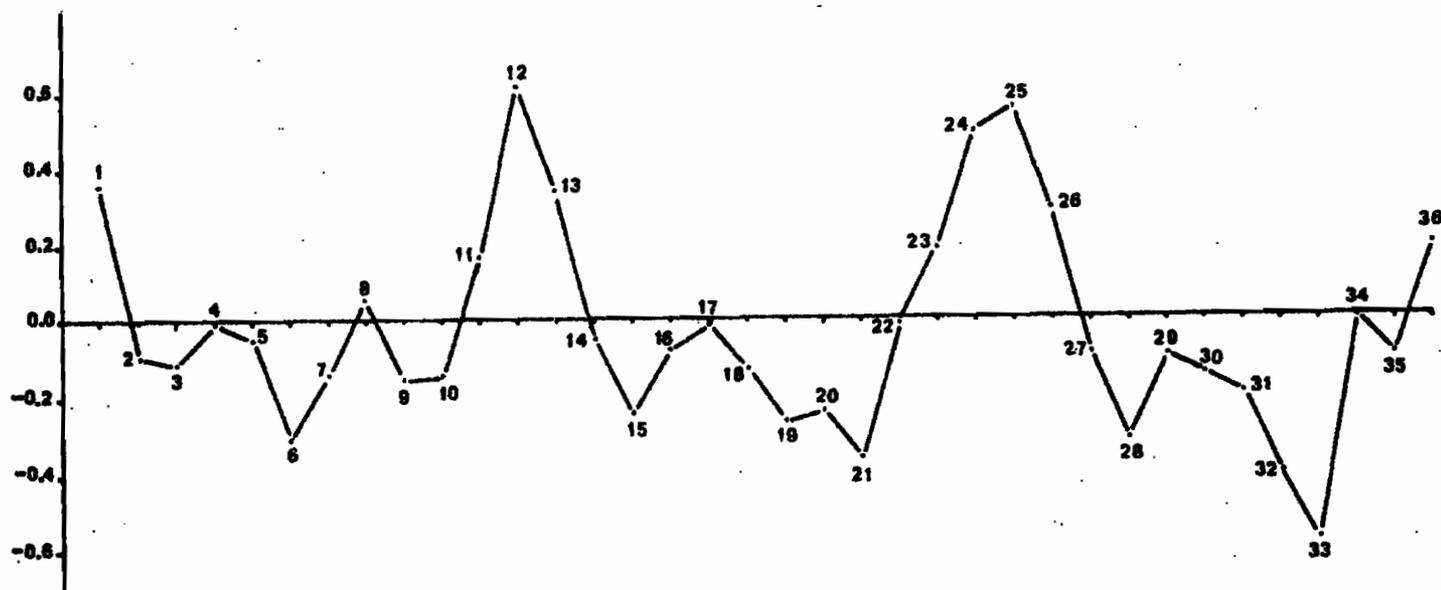


Figure 78 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Gellia dilatata.

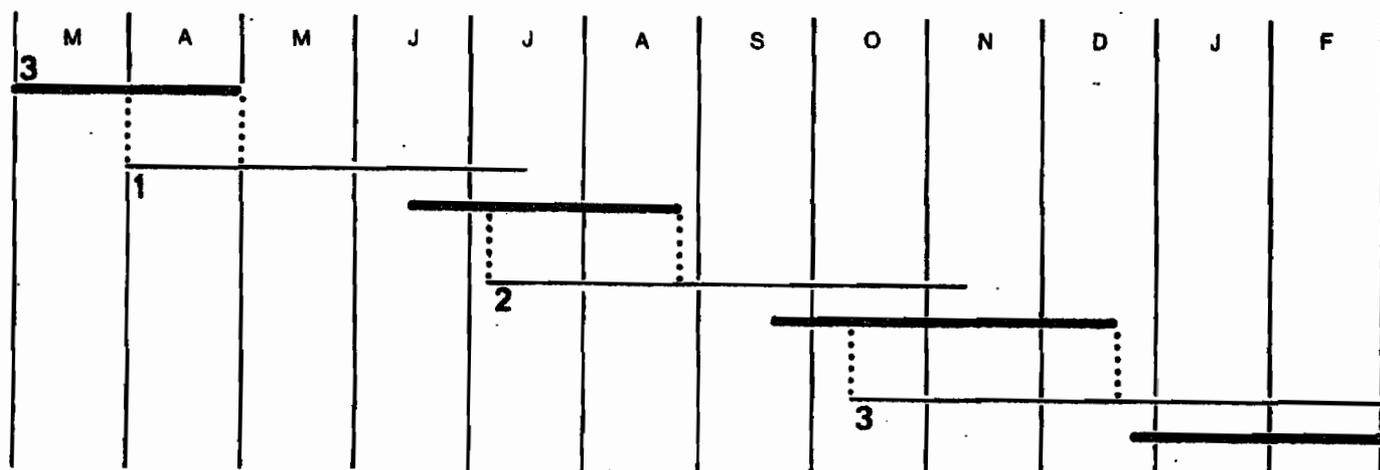


Figure 79 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Gellia dilatata.

moins régulièrement (12+3, 12+9 et 24+9 mois). A chaque maximum correspondent ainsi 3 minimums dans l'année et à chaque minimum 3 maximums. Le cycle présente donc bien trois cycles de jeunes par an.

Si, en moyenne, l'incubation des oeufs dure 7 jours et le développement larvaire 69 jours, il faut compter, de l'oeuf à l'adulte fraîchement mué, 76 jours. S'il faut d'autre part 22 jours pour la maturation des oeufs, on peut estimer qu'il faut environ 98 jours de l'oeuf à l'oeuf. Comme on trouve en moyenne, au total de l'année, 147,3 larves de 5ème stade et 325,8 adultes, soit 2,2 fois plus d'adultes, on peut estimer que les adultes vivent 2,2 fois plus longtemps que les larves de dernier stade, donc $2,2 \times 20$ jours = 44 jours. Les femelles, vivant selon nos estimations 44 jours, pondraient donc pendant 22 jours, la moitié de leur vie adulte.

Les larves de 2ème et 3ème stade se trouvent en proportion plus grande par rapport à l'ensemble des larves en avril, août et novembre (fig.76).

De toutes ces informations, on peut conclure qu'il se succède, au cours de l'année, trois générations avec un maximum relatif de jeunes en avril-mai, août-septembre et décembre (fig.79):

1ère génération : jeunes d'avril à juillet, adultes à partir de juin, ponte en juillet et août;

2ème génération : jeunes de juillet à novembre, adultes à partir de septembre, ponte d'octobre à décembre;

3ème génération : jeunes d'octobre à février-mars, adultes à partir de décembre, ponte au mois d'avril suivant.

- Gellia punctulata

Elevages

Les seuls développements larvaires complets ont été obtenus dans un seul élevage sur Andropogon schirensis. Les adultes issus de ces élevages n'avaient toujours pas pondu 2 mois après la mue imaginaire.

Un mâle récolté dans la nature a vécu plus de 6 mois en élevage sur différentes espèces végétales : Andropogon schirensis, Brachiaria brachylopha et H. chrysargirea.

Les seules pontes obtenues proviennent de femelles récemment collectées dans la nature.

Caractéristiques biologiques en élevage

	mâles	femelles
1er stade larvaire	6 jours	6 jours
2ème stade larvaire	15 jours	22 jours
3ème stade larvaire	10 jours	10 jours
4ème stade larvaire	10 jours	10 jours
5ème stade larvaire	14 jours	14 jours
Durée du développement larvaire	55 jours	62 jours

Cycle annuel dans la nature

Les adultes sont peu nombreux et les jeunes absents en mars, juillet et août (fig.80). Les jeunes ont ainsi été récoltés au cours de deux périodes distinctes : d'avril à juin et de septembre à février, mais à partir de décembre, on ne trouve que des larves âgées (fig.81).

S'il faut compter environ 21 jours pour que les larves atteignent le 3ème stade et probablement 7 jours pour l'incubation des oeufs, il y aurait deux époques de ponte, de mars à mai-juin et d'août à octobre-novembre et donc deux générations par an :

1ère génération : jeunes de mars à juin, adultes de mai à novembre;

2ème génération : jeunes d'août à février, adultes de novembre à mai.

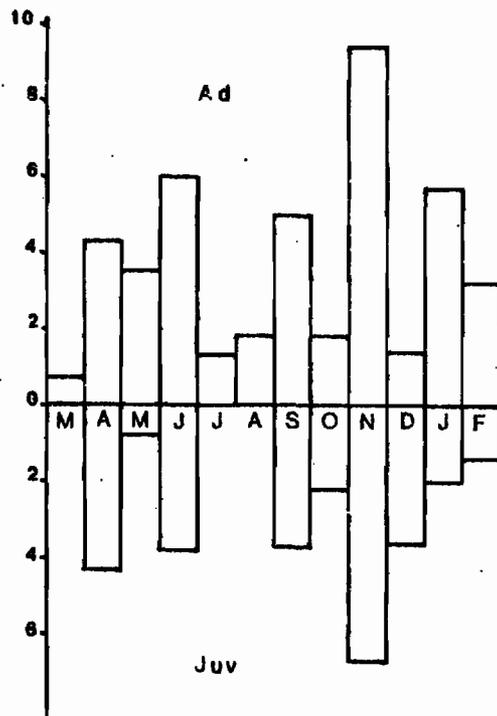


Figure 80 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m2 des adultes et des jeunes de Gellia punctulata.

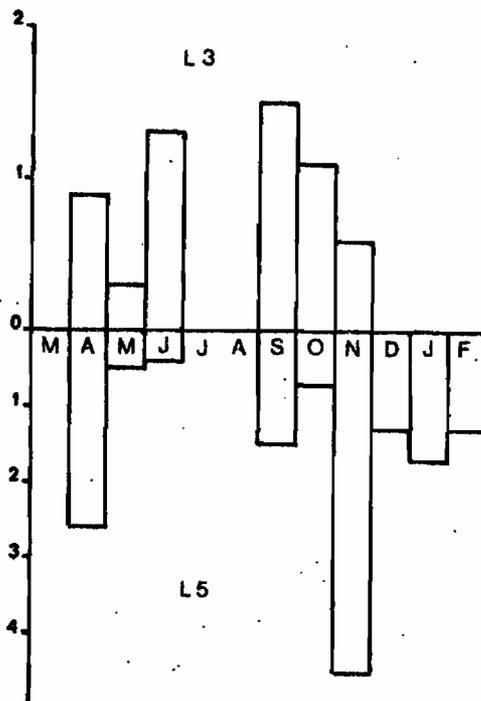


Figure 81 - Evolution annuelle comparée de la densité moyenne par 1000 m2 des larves de 3ème stade et de 5ème stade de Gellia punctulata.

- Lobopeltista guineensis

Elevages

L. guineensis a été observé maintes fois en savane piquant dans la Graminée Loudetia simplex. Les larves, très peu mobiles, aux expansions latérales finement et longuement dentelées, se confondent admirablement avec les couronnes de poils blancs qui entourent chaque noeud des tiges de cette Graminée.

De fait, l'élevage sur cette espèce végétale est très facile et plusieurs générations successives ont été obtenues en cage.

Lobopeltista guineensis est même probablement strictement inféodé à Loudetia simplex, car l'essai systématique d'élevage sur chacune des autres Graminées importantes de la savane a toujours échoué, les larves ne dépassant jamais le second stade.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	7 à 8 jours	7 jours
1er stade larvaire	2 à 7 jours	4 jours
2ème stade larvaire	10 à 23 jours	14 jours
3ème stade larvaire	7 à 20 jours	12 jours
4ème stade larvaire	5 à 28 jours	12 jours
5ème stade larvaire	8 à 25 jours	16 jours
Durée du développement larvaire	43 à 93 jours	59 jours
Durée de vie de l'adulte	jusqu'à plus de	7 mois
Maturation des ovaires	16 à 70 jours	42 jours
Nombre d'oeufs pondus par femelle	jusqu'à	322 oeufs
Rythme de ponte	tous les 4 à 12 j.	8 jours

Cycle annuel dans la nature

Jeunes et adultes sont présents à tous les mois de l'année, mais les jeunes sont peu abondants de janvier à mars et les adultes de mars à mai (fig.82).

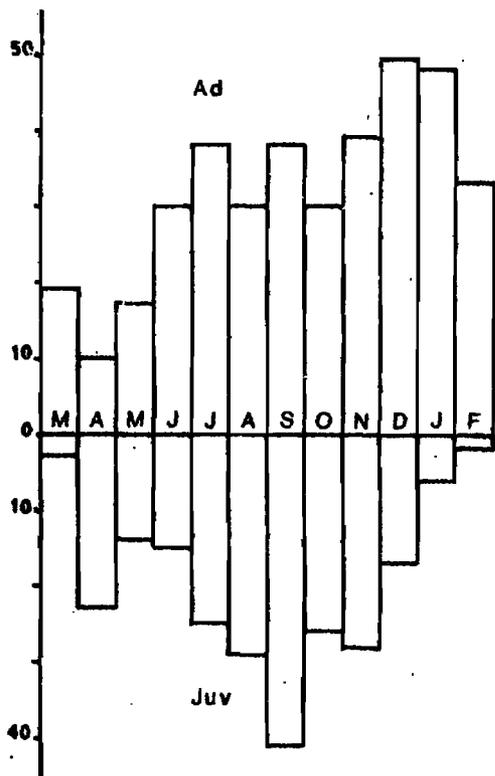


FIG 82

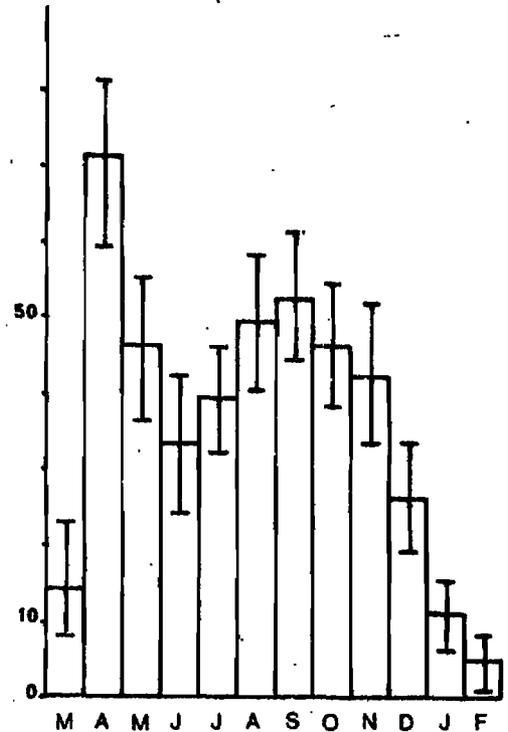


FIG 83

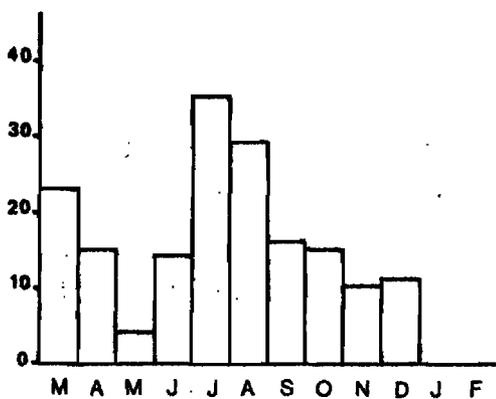


FIG 84

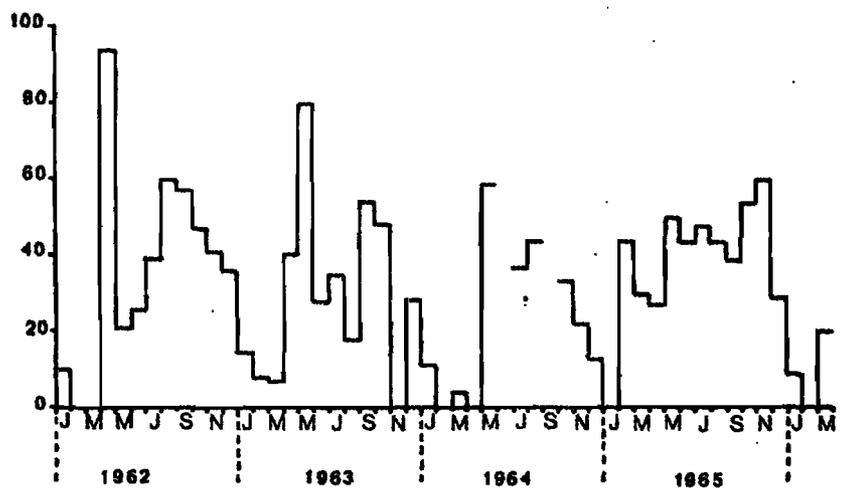


FIG 85

- Figure 82 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des jeunes de Lobopeltista guineensis.
- Figure 83 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Lobopeltista guineensis.
- Figure 84 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes larves (2ème et 3ème stades) par rapport à l'ensemble des larves chez Lobopeltista guineensis.
- Figure 85 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez Lobopeltista guineensis.

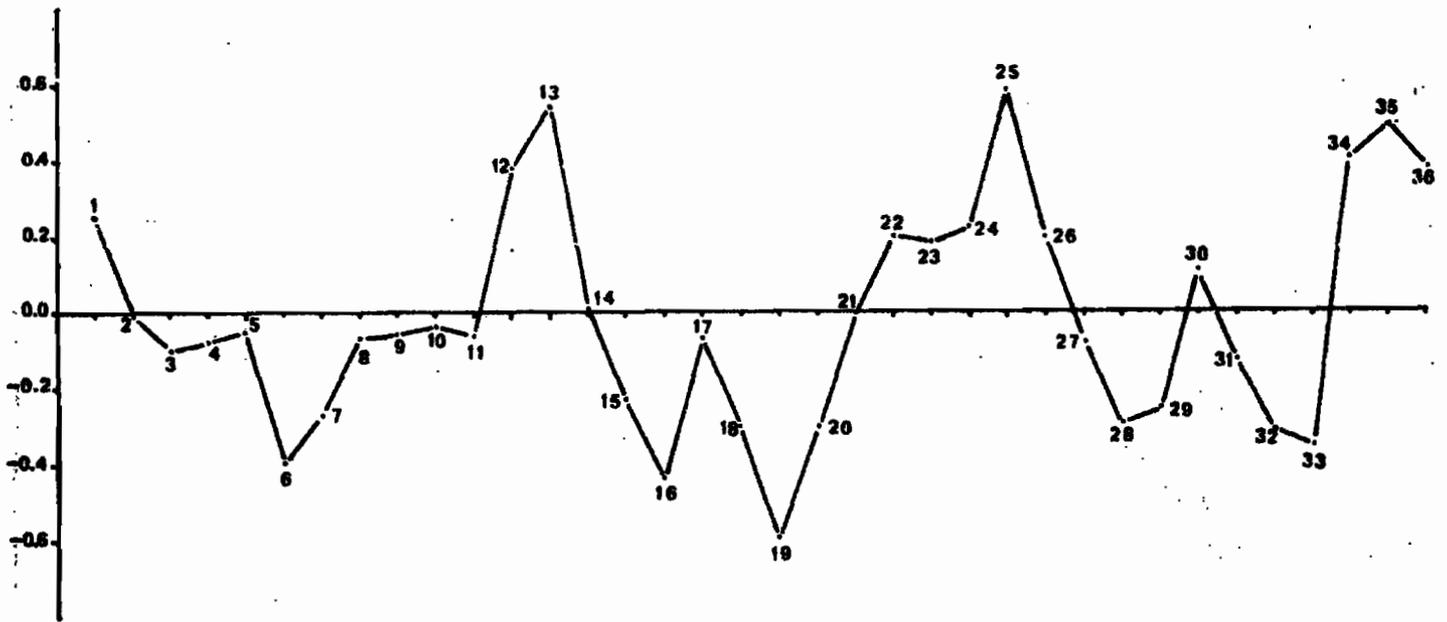


Figure 86 - Autocorrélogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3... 36 mois d'intervalle chez Lobopeltista guineensis.

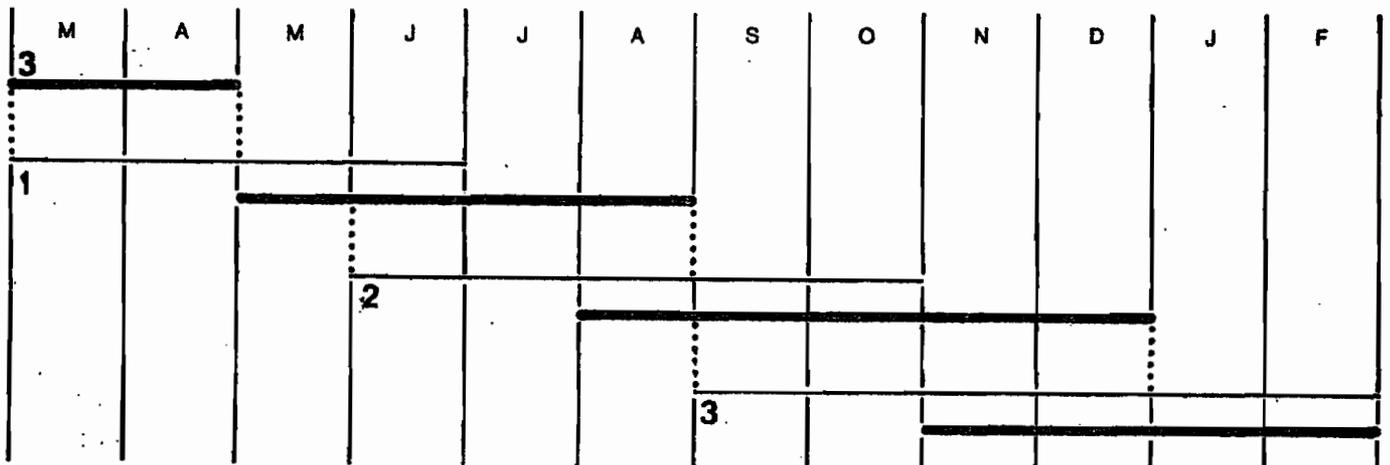


Figure 87 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Lobopeltista guineensis.

L'évolution moyenne du pourcentage de jeunes (fig.83) montre l'existence de 2 maximums, l'un bien significatif en avril, le second entre juillet et novembre : en septembre, le maximum est significativement différent du minimum du mois de juin précédent. Cependant entre juillet et novembre, le pourcentage n'évolue pas significativement.

L'évolution mensuelle du pourcentage de jeunes est peu fidèle d'une année à l'autre (fig.85). En 1962, elle est très semblable à celle de la moyenne mais, en 1965, l'abondance relative des jeunes augmente tôt dans l'année et paraît passer par 3 maximums.

L'autocorrélogramme a beaucoup de points communs avec celui de Dichelorhinus vittatus; il est moins accusé, mais plus fidèle (fig.86). On retrouve le rythme de ressemblance à 5 et 10 mois d'intervalle, moins accusé puisque la corrélation reste négative, mais plus constant puisque le rythme se maintient à une année d'intervalle : 12+5 et 12+10 mois.

Cette espèce a donc probablement, comme la précédente, deux cycles de fréquence relative de jeunes en moyenne par an : l'un de mars à août, le second de juillet à février.

La répartition, par mois, des stades larvaires montre, en mars et juillet-août, une plus forte proportion de jeunes larves, signe révélateur d'une période plus intense de pontes (fig.84). En mai s'observe au contraire une prédominance de larves âgées et en janvier-février, il ne se trouve plus que des larves de 4ème et 5ème stade, signe de la fin d'une période de développement larvaire.

Il y a donc une première génération de jeunes qui se traduit aussi bien au niveau de l'évolution de la fréquence des larves et des adultes qu'au niveau de la répartition des stades larvaires : pontes et jeunes stades en mars-avril, larves âgées en mai, adultes à partir de mai-juin.

S'il faut 7 jours d'incubation pour les oeufs et 59 jours en moyenne pour que la larve éclore devienne adulte, on peut estimer qu'il faut 66 jours, soit environ 2 mois

de l'oeuf à l'adulte. Comme on a recueilli au total dans l'année 4,1 fois plus d'adultes que de larves de 5ème stade, les adultes vivraient donc 16 jours x 4,1 = 66 jours, soit deux mois encore.

On peut donc supposer, d'après les données naturelles et ces estimations, que les générations se succèderaient ainsi (fig.87) :

- 1ère génération : jeunes de mars à juin, adultes à partir de mai, ponte de juin à août;
- 2ème génération : jeunes de juin à octobre, adultes à partir d'août, ponte de septembre à décembre;
- 3ème génération : jeunes de septembre à février, adultes à partir de novembre; ces adultes pondraient en mars-avril.

Un fait vient à l'appui de cette hypothèse : des adultes ayant récemment mué étaient présents en mai, août, septembre et novembre, ce qui correspond aux trois périodes auxquelles de nouveaux adultes sont supposés apparaître.

En juin, il y aurait seulement une faible superposition des jeunes de première et seconde générations, ce qui explique que la densité des larves ne passe pas par un maximum pendant ce mois. En septembre et octobre, il y a cumul des larves des deux dernières générations, ce qui explique leur grande densité et le niveau élevé du pourcentage de jeunes entre août et octobre. De même, la proportion de jeunes stades reste stationnaire de septembre à décembre (fig.84), car l'apparition des jeunes larves de la troisième génération est compensée par la présence des plus âgées de la seconde.

L'autocorrélogramme traduit cette grande abondance de larves en avril et septembre, à 5 mois d'intervalle.

- Sandehana labiosa

Aucun essai d'élevage de cette espèce n'a réussi. Des adultes ont survécu de 1 à 3 mois en captivité.

Les jeunes apparaissent en mars et disparaissent en décembre après être passés par trois maximums, en mai, juillet et octobre (fig.88).

L'évolution moyenne du pourcentage de jeunes montre également une succession très régulière de trois maximums pendant l'année : avril-mai, juillet-août et octobre-novembre (fig.89).

Le premier maximum est, en mai, significativement supérieur au minimum du mois de mars précédent. Le deuxième l'est par rapport au mois de juin précédent. Le troisième ne se distingue pas avec sécurité car, d'août à novembre, le pourcentage de jeunes n'évolue pas significativement.

En réalité, cette évolution moyenne reflète essentiellement celle de 1962 (fig.91). Elle est renforcée par la rencontre épisodique des jeunes, les années suivantes, exclusivement au cours des mois où ils étaient à leur maximum en 1962: mai, juillet et août, octobre et novembre.

L'autocorrélogramme ne donne pas beaucoup de renseignements supplémentaires, car il est très perturbé par l'irrégularité avec laquelle cette espèce a été récoltée après 1962 (fig.92).

En dehors des caractères communs à tous les autocorrélogrammes - cycle annuel prédominant, corrélation positive de type 1, $12_{\pm 1}$, $24_{\pm 1}$ reflétant la ressemblance entre mois successifs -, celui-ci montre quelques particularités liées au cycle de Sandehana labiosa : la corrélation est positive tous les 2 et 3 mois, même à un ou deux ans d'intervalle : $12_{\pm 2}$, $12_{\pm 3}$, $24_{\pm 2}$, $24_{\pm 3}$, et devient négative à 4 mois d'intervalle : 4, $12_{\pm 4}$, $24_{\pm 4}$, 36-4. De fait, en 1962, le cycle de base est de trois mois et au cours des années suivantes, les jeunes ont tous été récoltés à 1, 2 ou 3 mois d'intervalle. Ceci a pour

corollaire que, entre 4 et 8 mois d'intervalle, même d'années différentes, la corrélation reste négative. Elle s'élève pourtant légèrement à 12+6 et 24+6 mois d'intervalle car les maximums d'avril-mai et d'octobre-novembre 1962 ont tous une répétition en octobre-novembre et avril-mai des années suivantes.

Le pourcentage de jeunes stades (L2 et L3) sur l'ensemble des larves passe, lui aussi, par trois périodes, au cours desquelles il est plus élevé, périodes qui correspondent chaque fois au début d'une génération : avril, juin et septembre.

Les générations se succèderaient donc ainsi (fig.93):

1ère génération : jeunes de mars à mai, adultes à partir de mai, ponte en juin-juillet;

2ème génération : jeunes de juin à septembre, adultes à partir d'août, ponte en septembre-octobre;

3ème génération : jeunes de septembre à décembre, adultes à partir de novembre, ponte au mois de mars suivant.

D'après ces estimations, qui concordent avec les données de terrain, les jeunes mettraient 2 mois à se développer et les adultes vivraient de 2 à 3 mois.

- Macrina juvenca

Élevages

Tous les essais d'élevage sur les principales espèces de Graminées de pleine savane ont échoué; des larves ont cependant atteint le cinquième stade sur Schizachyrium platyphyllum. Seuls les élevages sur Andropogon macrophyllus, grande graminée de lisière, ont totalement réussi.

Pendant 4 mois, une femelle a déposé, après la mort du mâle, 24 pontes fécondées.

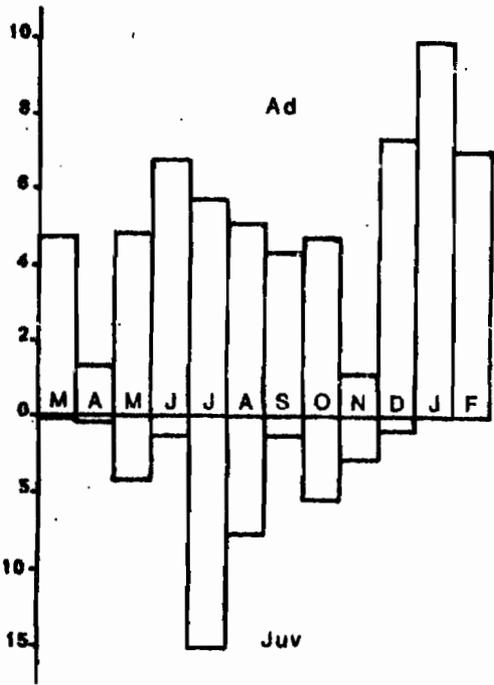


FIG 88

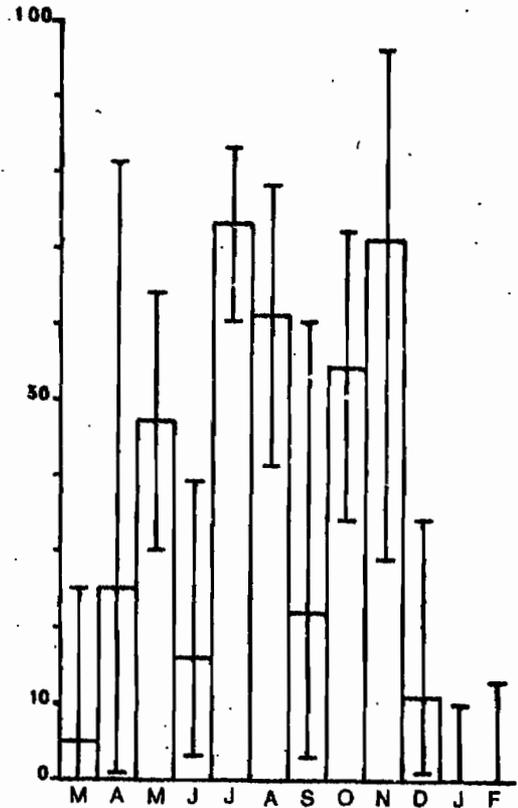


FIG 89

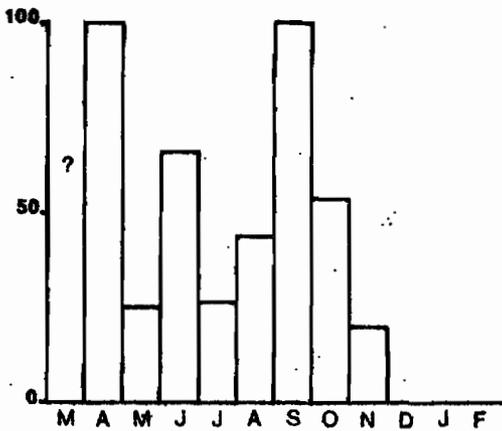


FIG 90

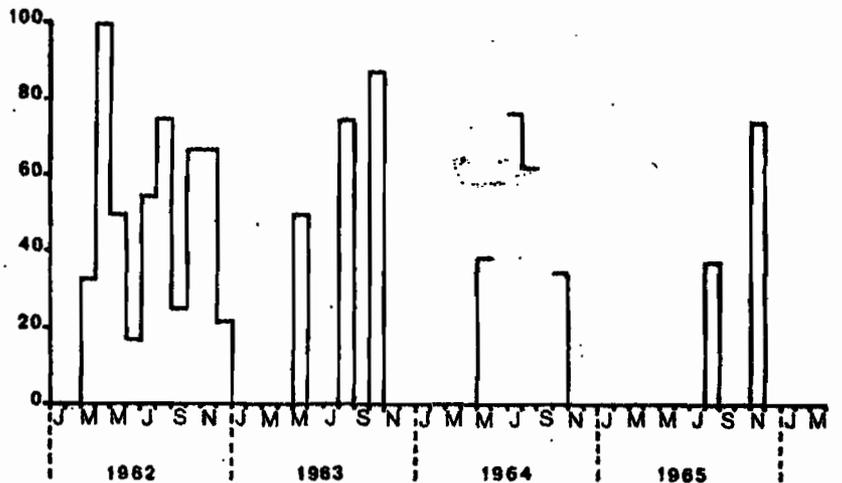


FIG 91

Figure 88 - Evolution annuelle de la densité moyenne par 1000 m² des adultes et des larves de Sandehana labiosa.

Figure 89 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes avec une sécurité de 95 % chez Sandehana labiosa.

Figure 90 - Evolution annuelle du pourcentage moyen de jeunes larves (2ème et 3ème stades) par rapport à l'ensemble des larves chez Sandehana labiosa.

Figure 91 - Evolution du pourcentage mensuel de jeunes entre janvier 1962 et mars 1966 chez Sandehana labiosa.

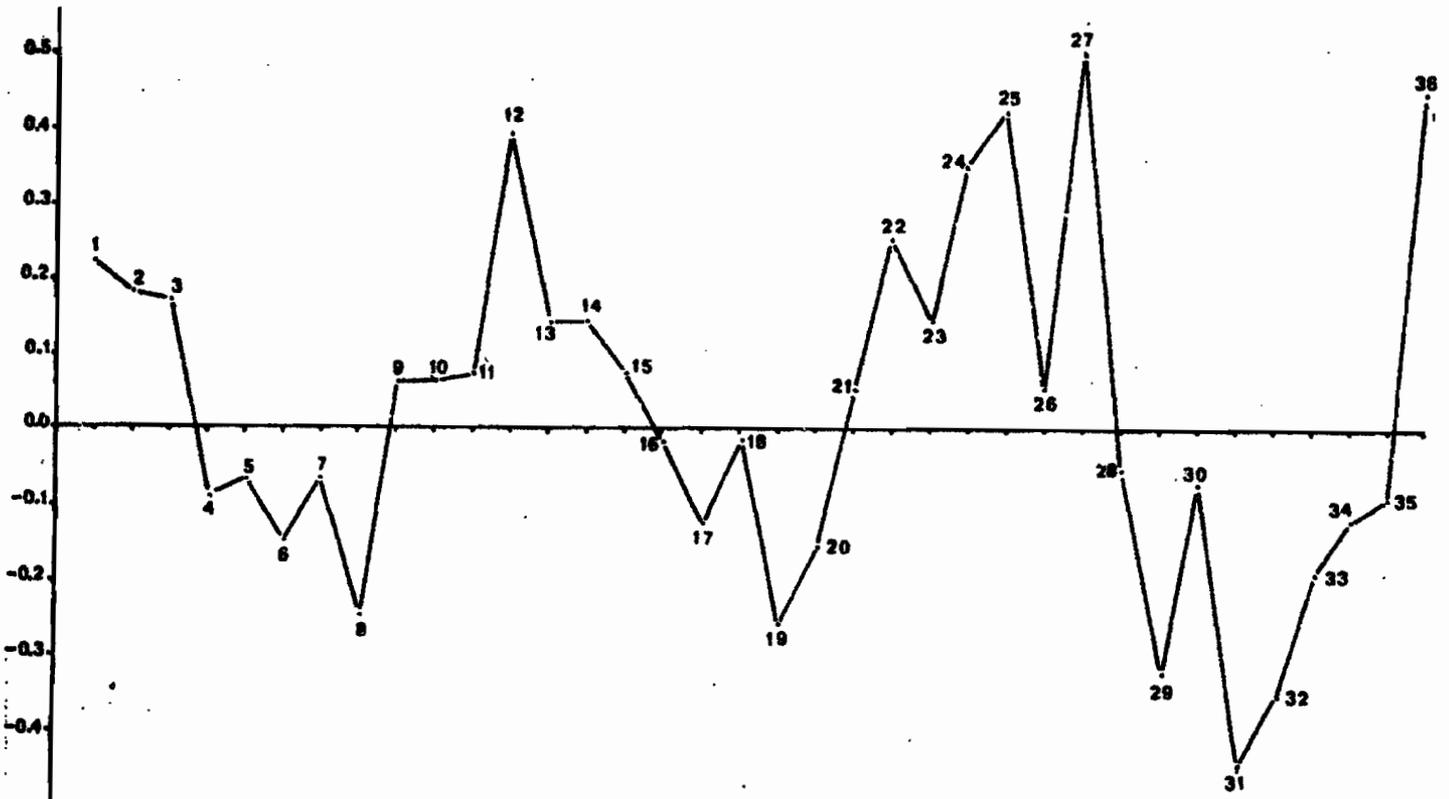


Figure 92 - Autocorrelogramme traduisant l'évolution du coefficient de corrélation entre les valeurs mensuelles du pourcentage de jeunes à 1,2,3...36 mois d'intervalle chez Sandehana labiosa.

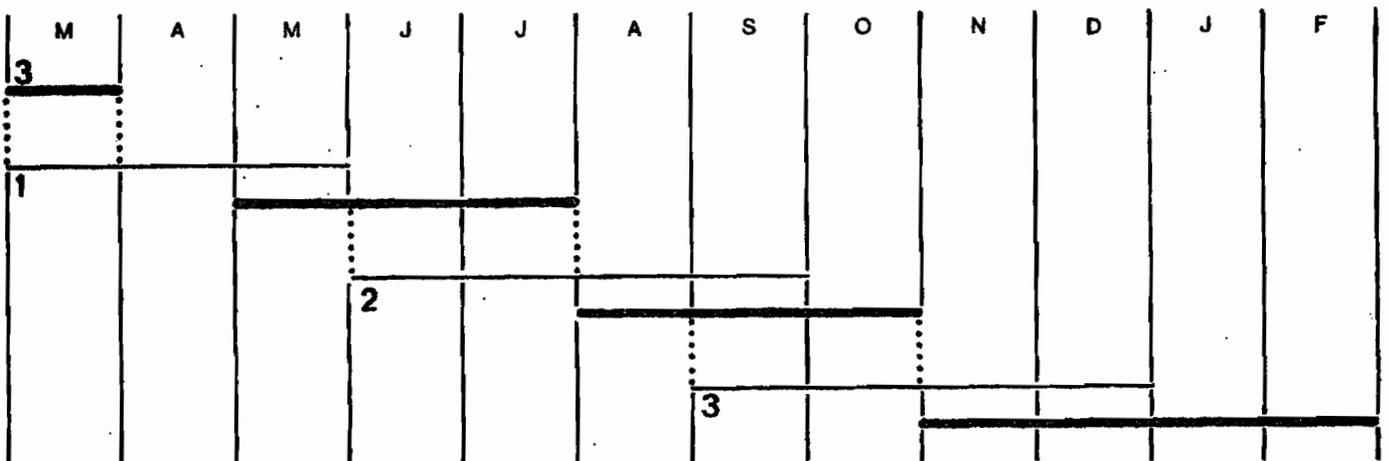


Figure 93 - Modèle théorique de la succession annuelle des 3 générations de Sandehana labiosa.

Caractéristiques biologiques en élevage

		moyenne
Incubation des oeufs	7 jours	
1er stade larvaire	4 à 5 jours	4 jours
2ème stade larvaire	8 à 16 jours	12 jours
3ème stade larvaire	9 à 12 jours	11 jours
4ème stade larvaire	7 à 24 jours	14 jours
5ème stade larvaire	4 à 25 jours	13 jours
Durée du développement larvaire	48 à 58 jours	54 jours
Durée de vie de l'adulte	jusqu'à 7 mois	
Nombre d'oeufs pondus par femelle	jusqu'à 336 oeufs	
Maturation des ovaires	au moins 2 mois	
Nombre d'oeufs par ponte	14 oeufs	
Rythme de ponte	tous les 6 jours	

Exclusivement rencontrée en lisière, Macrina juvenca est une espèce rare dans les relevés.

Le tableau qui suit résume les traits principaux des cycles saisonniers des espèces de Phyllocephalinae de la savane de Lamto.

PHYLLOCEPHALINAE	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
Phyllocephala volxemii	a	j		a					aj			
Basicryptus pallidus		a		aj	aj	a		aj	a	aj	a	a
Dichelorhinus vittatus	aj	a										
Gonopsis reuteri	a	aj	a									
Gonopsis gilloniae	a		a	a	aj	a			a	a		a
Gellia dilatata	aj											
Gellia punctulata	a	aj	aj	aj	a	a	aj	aj	aj	aj	aj	aj
Lobopeltista guineensis	aj											
Sandehana labiosa	aj	a	a									
Frisimelica signata					aj	aj					a	a
Macrina juvenca		aj	aj	a	j	j	j			a	aj	

CHAPITRE III

LES GRANDES LIGNES DE LA BIOLOGIE DES
ESPECES



A. LES OEUFS

Les pontes que nous avons pu observer ont toutes été décrites précédemment dans "Les Hémiptères Pentatomides d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire" (Gillon, 1972).

Mis à part le cas de Aeptus singularis, qui pond des oeufs isolés, le nombre d'oeufs par ponte varie, selon les espèces, de 6 à 14. Ils sont disposés sur un ou plusieurs rangs et collés à la surface des feuilles, le plus souvent à leur face inférieure, ce qui les rend difficiles à voir.

Certains oeufs sont d'une belle couleur verte, due à celle des larves qu'ils contiennent, et deviennent alors difficilement discernables de leur substrat: ce sont les oeufs de Dichelorhinus vittatus, Gonopsis reuteri, Lobopeltista guineensis et Macrina juvenca.

Dans les sous-familles des Pentatominae, Phyllocephalinae et Graphosomatinae, la durée de l'incubation est remarquablement constante, de 6 à 7 jours (tableau 10). Elle est de 10 jours chez Hotea subfasciata et Deroplax nigropunctata (Scutellerinae), de 11 jours chez Afrius purpureus (Asopinae) et de 18 jours chez Cyclopelta funebris (Dinidorinae).

B. LA VIE LARVAIRE

1) Etude précise de quelques développements larvaires

Parmi les espèces dont on a réussi à obtenir le développement larvaire complet en élevage, six ont été suivies plus précisément. Le nombre d'individus élevés de l'oeuf à l'adulte est indiqué entre parenthèses pour chaque espèce.

a) Les espèces étudiées (Tableau 11)

Ce sont les espèces dont on obtient le plus facilement le développement larvaire en élevage et dont on peut

espérer que les caractéristiques observées et mesurées reflètent le mieux celles de la nature.

Parmi ces six espèces, trois sont polyphages, c'est-à-dire capables d'effectuer leur développement larvaire complet sur différentes espèces de Graminées; ce sont deux Pentatominae :

- Dymantis grisea, l'espèce la plus commune de la savane, de taille moyenne (11 mâles et 11 femelles);

- Dymantis plana, une parmi les espèces les plus grandes de la savane, mais assez peu commune (2 mâles et 5 femelles);

et un Phyllocephalinae :

- Gellia dilatata (2 mâles et 2 femelles).

Trois sont monophages et ne peuvent dépasser le second stade larvaire que sur une seule, parfois deux espèces de Graminées systématiquement très voisines. Toutes appartiennent à la sous-famille des Phyllocephalinae :

- Gonopsis reuteri, strictement inféodée à Schizachyrium platyphyllum (3 femelles);

- Lobopeltista guineensis, strictement inféodée à Loudetia simplex, l'espèce monophage la plus fréquente de la savane (3 mâles et 2 femelles);

- Dichelorhinus vittatus, espèce s'élevant très facilement sur Hyparrhenia chrysargirea, mais dont le développement larvaire s'est réalisé une fois sur H. diplandra, jamais sur d'autres espèces de Graminées. C'est donc une espèce moins strictement monophage que les deux autres (2 mâles et 3 femelles).

Pour avoir une idée moyenne de leur développement, on a élevé les espèces polyphages sur différentes espèces végétales.

TABLEAU 10 - Durées moyennes (en jours) de l'incubation des oeufs (O), de chacun des stades larvaires, du développement larvaire total (D.L.) et temps moyen minimal et maximal écoulés de l'oeuf pondu à l'adulte.

S = Scutellerinae, A = Asopinae, D = Dini-dorinae, G = Graphosomatinae, P = Pentatominae, Ph = Phyllocephalinae.

	O	Stades larvaires					D.L.	de l'oeuf à l'adulte		
		1	2	3	4	5		moy.	min.	max.
S <i>Hotea subfasciata</i>	10	7	7	6	7	10	36	46	45	47
<i>Deroplax nigropunctata</i>	10									
A <i>Afrius purpureus</i>	11	3	7	6	5	7	28	39	34	42
D <i>Cyclopelta funebris</i>	18									
G <i>Cyptocoris lundi</i>	6	5	9	9	10	18	48	54	46	65
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	6					17	78	84	59	117
<i>Thoria rotundata</i>	7									
<i>Thoria gillona</i>	6						70	76	64	93
P <i>Atelocera spinulosa</i>	6									
<i>Aeptus singularis</i>	7	7	13	10	16	14	52	59	50	84
<i>Dymantis plana</i>	7	4	10	10	11	20	58	65	56	77
<i>Dymantis grisea</i>	7	4	10	9	11	17	49	56	43	78
<i>Delegorguella phalerata</i>	6	4	6	18	22	36	86	92		
<i>Ennius ater</i>	7	4	5	9	34	38	90	97		
<i>Halydicoris kraatzi</i>	7									
Ph <i>Dichelorhinus vittatus</i>	7	6	13	8	9	11	49	56	47	71
<i>Gonopsis reuteri</i>	6	4	9	8	8	11	44	50	44	57
<i>Gellia dilatata</i>	7	7	16	13	13	20	69	76	57	114
<i>Gellia punctulata</i>	7	6	19	10	10	14	59	66	62	69
<i>Lobopeltista guineensis</i>	7	4	14	12	12	16	59	66	50	100
<i>Macrina juvenca</i>	7	4	12	11	14	13	54	61	55	65

TABLEAU 11 - Caractéristiques quantitatives du développement larvaire chez 6 espèces de Pentatomides = Dymantis plana (D.F.), Gellia dilatata (G.D.), Dichelorhinus vittatus (D.V.), Dymantis grisea (D.G.), Gonopsis reuteri (G.R.) et Lobopeltista guineensis (L.G.).

Pour chaque stade (1 à 5), les poids sont exprimés en mg de matière fraîche et la durée en jours.

	D.P.	G.D.	D.V.	D.G.	G.R.	L.G.
Poids de l'adulte P _a	123.1	87.0	71.4	67.4	67.4	63.2
Durée	3.4	7.0	5.2	3.8	4.3	6.6
Poids de la larve P ₁	1.48	0.84	0.56	0.55	0.38	0.42
1 P ₂ /P ₁	1.82	1.90	1.79	2.36	1.43	1.67
Gain de poids	1.22	0.76	0.44	0.75	0.12	0.28
Gain relatif	0.8	0.9	0.8	1.4	0.3	0.7
Durée	10.3	15.3	12.2	9.9	9.3	18.6
Poids de la larve P ₂	2.7	1.6	1.0	1.3	0.5	0.7
2 P ₃ /P ₂	3.37	3.44	3.00	3.38	5.60	4.14
Gain de poids	6.4	3.9	2.0	3.1	2.3	2.2
Gain relatif	2.4	2.4	2.0	2.4	4.6	3.1
Durée	9.9	13.5	8.5	8.9	8.3	19.6
Poids de la larve P ₃	9.1	5.5	3.0	4.4	2.8	2.9
3 P ₄ /P ₃	3.04	3.11	4.37	3.02	3.32	3.10
Gain de poids	18.6	11.6	10.1	8.9	6.5	6.1
Gain relatif	2.0	2.1	3.4	2.0	2.3	2.1
Durée	10.4	10.8	7.3	10.6	8.0	20.2
Poids de la larve P ₄	27.7	17.1	13.1	13.3	9.3	9.0
4 P ₅ /P ₄	2.62	2.54	3.00	2.64	2.96	3.07
Gain de poids	44.8	26.3	26.2	21.8	18.2	18.6
Gain relatif	1.6	1.5	2.0	1.6	2.0	2.1
Durée	20.4	15.8	11.0	16.9	11.0	20.4
Poids de la larve P ₅	72.5	43.4	39.3	35.1	27.5	27.6
5 P _a /P ₅	1.70	2.00	1.82	1.92	2.45	2.29
Gain de poids	50.6	43.6	32.1	32.3	39.9	35.6
Gain relatif	0.7	1.0	0.8	0.9	1.5	1.3
Durée du développement	54.4	62.3	44.8	50.0	41.0	85.4
P _a /P ₁	83	104	128	123	177	150

b) Poids à chaque stade

- A l'éclosion, les larves sont trop petites pour être pesées individuellement. Toutes les larves issues d'une même ponte sont donc pesées ensemble. On obtient ainsi le poids moyen frais de la larve de 1er stade à l'éclosion (P_1 dans le tableau 11).

- Chaque individu est ensuite élevé individuellement et pesé après chaque mue. Pendant un certain nombre d'heures après la mue, les larves sont trop molles et fragiles pour être manipulées et pesées sans crainte de les endommager; on les a donc pesées systématiquement le lendemain de chaque mue, y compris le jeune adulte au lendemain de la 5ème mue ou mue imaginale (P_a dans le tableau 11).

On obtient ainsi, pour chacune des 6 espèces, la durée de chaque stade et le gain de poids frais au cours de chacun d'eux (tableau 11).

2) Description des cinq stades larvaires

Les développements observés sont tous passés, sans exception, par cinq stades larvaires, chacun se terminant par une mue.

a) Premier stade larvaire

C'est toujours le plus court des stades. Sa durée moyenne varie de 3 à 7 jours selon les espèces (tableau 10), mais peu chez une même espèce.

Les larves pèsent à l'éclosion de 0,38 à 1,48 mg suivant l'espèce (tableau 11). Les plus lourdes appartiennent aux espèces qui, adultes, sont de plus grande taille, et inversement (sauf Gonopsis reuteri qui a des larves particulièrement petites à l'éclosion).

Au cours du premier stade, l'accroissement en poids des larves varie d'une espèce à l'autre. Dymantis grisea s'est distingué des cinq autres espèces par son premier stade plus court et par son poids qui a plus que doublé.

Pour les cinq autres, la prise de poids est d'autant plus importante que la larve est plus grosse à l'éclosion. Elle représente un accroissement de 70 à 90 %, sauf chez Gonopsis reuteri, déjà petite au départ, dont le poids ne s'accroît que de 30 %.

Il est généralement admis que les larves de premier stade peuvent vivre sur leurs réserves et n'ont pas besoin de s'alimenter pour effectuer leur première mue. Cette opinion est fondée sur le fait que, chez les Pentatomides, les larves de premier stade, quelle que soit la plante sur laquelle on les place, muent toujours une première fois et atteignent le second stade. Le problème est tout autre pour les larves de second stade, qui ne peuvent effectuer leur seconde mue que si elles s'alimentent d'une plante qui leur convient.

Quraishi (1963) a toutefois démontré que les larves de premier stade du parasite du blé Eurygaster integriceps ne pouvaient pas, même maintenues dans une atmosphère à 98 % d'humidité, effectuer leur première mue sans source de nourriture, cette source pouvant n'être que de l'eau pure imbibant du papier filtre. En revanche, l'eau même glucosée ne permet pas aux larves de second stade d'effectuer leur seconde mue; elles doivent nécessairement s'alimenter sur des feuilles de blé.

De fait, des larves de Dymantis grisea placées à leur éclosion dans des boîtes de Pétri sur du papier filtre imbibé d'eau, ont toutes mué une fois, puis sont mortes quelques jours après.

De même, les larves des espèces monophages Lobopeltista guineensis, Gonopsis reuteri et Dichelorhinus vittatus, mises à l'éclosion sur une autre espèce végétale que celle qui permet le développement larvaire complet, muent toutes une première fois, après un premier stade d'une durée très normale (tableau 12). Le gain de poids au cours du premier stade prouve qu'elles se sont alimentées, mais il est faible chez l'une de ces trois espèces, Dichelorhinus vittatus.

TABLEAU 12 - Comparaison du début du développement larvaire des 3 espèces monophages Lobopeltista guineensis (L.G.), Gonopsis reuteri (G.R.) et Dichelorrhinus vittatus (D.V.) élevées d'une part sur leur plante-hôte, d'autre part sur d'autres espèces végétales.

	L.G.	G.R.	D.V.
Gain de poids moyen au 1er stade (en mg)			
- sur la plante-hôte	0.28	0.12	0.44
- sur d'autres espèces	0.38	0.12	0.19
Durée moyenne du 1er stade (en jours)			
- sur la plante-hôte	6.6	4.3	5.2
- sur d'autres espèces	6.6	3.2	6.0
Durée moyenne du second stade			
- jusqu'à la 2ème mue sur la plante-hôte	18.6	9.3	12.2
- jusqu'à la mort sur les autres espèces	8.4	4.7	5.2

En réalité, les larves de premier stade ont besoin d'une source d'alimentation liquide, quelle qu'elle soit, pour muer, mais elles peuvent vivre sur leurs réserves puisqu'elles peuvent se contenter d'eau pure.

b) Second stade larvaire

Le second stade a une durée variable selon les espèces: de 5 à 19 jours en moyenne (tableau 10). Il n'est pas constant chez les individus appartenant à une même espèce.

Toutes les larves pesées triplent au moins de poids au cours du second stade. C'est une phase d'alimentation apparemment décisive puisque c'est au cours de ce stade, et bien avant le moment de la seconde mue, que meurent les larves mises en élevage sur une espèce végétale qui ne leur convient pas (tableau 12).

Ce sont les deux espèces monophages qui avaient eu le plus faible accroissement au stade précédent - Gonopsis reuteri et Lobopeltista guineensis - qui prennent le plus de poids à ce stade. Elles compensent ainsi le retard pris et leur poids quintuple ou quadruple (tableau 11).

Chez les trois espèces polyphages, plus les larves sont lourdes après la première mue, plus elles gagnent de poids au cours du second stade.

c) Troisième stade larvaire

Si l'on excepte Delegorguella phalerata, dont l'élevage est particulièrement difficile, la durée du 3ème stade est en moyenne de 6 à 13 jours selon les espèces (Tableau 10). Elle est variable chez les individus d'une même espèce.

Toutes les larves pesées triplent au moins de poids au cours de ce stade. Dichelorhinus vittatus, qui a eu le plus petit accroissement de poids au stade précédent, quadruple de poids (tableau 11).

Le gain de poids à ce stade est d'autant plus grand que l'adulte pèsera plus lourd.

d) Quatrième stade larvaire

En dehors de Delegorguella phalerata et de Ennius ater, où sa durée est particulièrement longue, en rapport probablement avec de mauvaises conditions d'élevage, le 4ème stade dure en moyenne de 5 à 16 jours selon les espèces (tableau 10). Cette durée est variable au sein d'une même espèce.

Le facteur d'accroissement en poids commence à diminuer : il est compris entre 2,5 et 3,0 (tableau 11).

e) Cinquième stade larvaire

C'est le dernier et c'est en général le plus long. Il dure de 7 à 20 jours dans les élevages, si l'on excepte encore Delegorguella phalerata et Ennius ater (tableau 10).

Le facteur d'accroissement diminue encore et reste compris entre 1,70 et 2,45 (tableau 11).

3) Caractéristiques du développement larvaire en élevage

a) Durée

- Chez les Scutellerinae et les Asopinae

Les deux espèces élevées ont un développement larvaire particulièrement rapide à côté de celui des espèces appartenant aux autres sous-familles et bien que l'incubation des oeufs soit plus longue, le temps écoulé de la ponte à l'adulte y est au total plus court : de 45 à 47 jours chez Hotea subfasciata (Scutellerinae) et de 34 à 42 jours chez l'Asopinae Afrius purpureus (tableau 10). Esselbaugh (1948) a lui aussi observé que le développement larvaire des Asopinae est plus rapide que celui des autres sous-familles. Il dure en moyenne aux Etats-Unis de 21 à 27 jours. Il est par contre de 45 jours chez Podisus serieventris, un Asopinae du Canada (Prebble, 1933).

- Chez les Graphosomatinae, Pentatominae et Phyllocephalinae

Pour une même espèce, de l'oeuf pondu à l'adulte, le temps varie selon les individus au maximum du simple au double (Lobopeltista guineensis, Gellia dilatata et Oncozygidea flavitarsis). Le temps minimum est compris, selon les espèces, entre 43 jours (Dymantis grisea) et 64 jours (Thoria gilloniae). Il s'écoule donc, de la ponte à l'adulte, un minimum d'un mois et demi à deux mois selon les espèces.

Si l'on excepte Delegorguella phalerata et Ennius ater, qui se développent particulièrement lentement (86 et 90 jours), reflétant des conditions d'élevage mal adaptées, et Oncozygidea flavitarsis, dont la durée moyenne du développement larvaire (78 jours) est calculée d'après 4 élevages dont un, qui a pourtant donné une femelle féconde, bat le record de durée dans les élevages (117 jours), la durée moyenne du développement larvaire varie de 44 à 70 jours.

De l'oeuf à l'adulte, le temps moyen est donc de 50 à 76 jours, autrement dit de un mois et demi à deux mois et demi. Le développement larvaire d'espèces de Pentatominae nord-américaines est en moyenne un peu plus rapide puisqu'il dure de 35 à 59 jours (Esselbaugh 1948).

La durée moyenne de l'incubation des oeufs et du développement larvaire en élevage a servi de base pour établir le calendrier des générations de chaque espèce. Ces caractéristiques d'élevage s'intègrent en général parfaitement avec l'ensemble des données observées sur le terrain.

Les espèces qui ont les développements les plus courts sont Dymantis grisea, Gonopsis reuteri, Cyptocoris lundi et Dichelorhinus vittatus (moins de 50 jours de l'oeuf pondu à l'adulte dans les meilleurs cas). Les plus lentes à se développer sont Gellia dilatata et Thoria gillona.

b) Croissance des larves

En l'espace de 41 à 85 jours, les larves des 6 espèces élevées et pesées après chaque mue augmentent de 80 à 180 fois leur poids initial, ce qui représente une synthèse active de biomasse.

Lobopeltista guineensis, strictement inféodé à une seule espèce végétale, a été particulièrement lent à se développer dans ces élevages : 85 jours en moyenne alors que, dans l'ensemble, la durée moyenne de son développement est de 59 jours. C'est, parmi les 6 espèces, celle qui, une fois adulte, pèse le moins lourd. En revanche, c'est Gonopsis reuteri, strictement monophage aussi, mais inféodée à une autre espèce végétale, qui a été la plus rapide à se développer : 41 jours en moyenne. Elle est aussi l'une des espèces à poser le moins lourd au lendemain de la mue imaginale.

Il n'y a donc apparemment pas de relation entre le temps de développement et le poids de l'adulte obtenu ou le type du régime alimentaire. Chez les individus d'une même espèce, il n'y a pas non plus de relation entre la durée du développement et le gain de poids au cours du développement.

La durée du 1er stade semble déterminée spécifiquement, comme celle de l'incubation, et la première mue s'effectue quelle que soit la source de nourriture, si les conditions d'humidité sont suffisantes. Les deux suivants sont des stades d'alimentation et de croissance; l'accroissement relatif des larves y est le plus élevé. Au cours des deux derniers stades, la croissance relative des larves ralentit. Le gain de poids augmente à chaque stade en relation probable avec la capacité des larves à s'alimenter.

c) Poids moyen des larves à chaque stade

Si l'on admet que le poids moyen d'une larve à un stade donné i est la moyenne entre son poids au début du stade (le lendemain de la mue $i - 1$) et celui du début du stade suivant (le lendemain de la mue i), on constate qu'il représente, d'une espèce à l'autre, une fraction assez constante du poids de l'adulte (tableau 13).

TABLEAU 13 - Poids moyen à chaque stade, exprimé en pourcentage du poids de l'adulte.

	L1	L2	L3	L4	L5
<i>Dymantis plana</i>	1,7	4,8	14,9	40,7	79,4
<i>Gellia dilatata</i>	1,2	4,1	13,0	34,8	75,0
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	1,1	2,8	11,3	36,7	77,5
<i>Dymantis grisea</i>	1,4	4,2	13,1	35,8	75,9
<i>Gonopsis reuteri</i>	0,7	2,4	9,0	27,2	70,2
<i>Lobopeltista guineensis</i>	0,9	2,8	9,4	28,9	71,7
moyenne	1,2±0,6	3,5±1,3	11,8±3,2	34,0±6,8	75,0±4,7

On peut donc ainsi estimer, en connaissant le poids de l'adulte, le poids moyen des larves à chaque stade.

4) Le développement larvaire chez les mâles et les femelles.

Chez Dymantis grisea, Dymantis plana et Lobopeltista guineensis, les femelles ont en moyenne un développement larvaire plus rapide que les mâles. L'inverse s'observe chez Gellia dilatata et les durées sont sensiblement égales chez Dichelorhinus vittatus (tableau 14). La durée du développement est toujours variable, même au sein de chacun des sexes (37 à 56 jours chez les femelles de Dymantis grisea, 46 à 69 jours chez les mâles).

TABLEAU 14 - Durée moyenne du développement et poids moyen de l'adulte obtenu au lendemain de la mue imaginale chez les mâles et les femelles.

	Durée du développement (en jours)		Poids de l'adulte (en mg)	
	mâles	femelles	mâles	femelles
<u>Dymantis grisea</u>	54.5	45.6	70.0	64.5
<u>Dymantis plana</u>	61.0	51.8	137.5	117.4
<u>Lobopeltista guineensis</u>	89.7	79.0	54.3	76.6
<u>Dichelorhinus vittatus</u>	45.0	44.7	58.0	80.3
<u>Gellia dilatata</u>	52.5	72.0	81.1	93.0
<u>Gonopsis reuteri</u>	-	41.0	-	67.4

Au lendemain de la mue imaginale, les mâles pèsent en moyenne plus lourd que les femelles chez les Pentatominae : Dymantis grisea et Dymantis plana. On observe l'inverse chez les Phyllocephalinae : Lobopeltista guineensis, Gellia dilatata et Dichelorhinus vittatus (tableau 14). De toutes façons, le poids des adultes au lendemain de la mue imaginale est très variable (50 à 77 mg chez les femelles de Dymantis grisea, 41 à 91 mg chez les mâles).

5) Influence de l'aliment végétal sur le développement larvaire de *Dymantis grisea*

Sur les 22 individus pesés après chaque mue, 1 a été élevé sur *Andropogon schirensis*, 3 sur *Loudetia simplex*, 4 sur *Schizachyrium platyphyllum*, 3 sur *Brachiaria brachylopha*, 3 sur *Hyparrhenia diplandra*, 3 sur *Hyparrhenia chrysargirea* et 5 sur ces six espèces végétales, données chacune successivement chaque jour (tableau 15).

TABLEAU 15 - Durée totale du développement larvaire et poids de l'adulte obtenu chez les mâles et chez les femelles de *Dymantis grisea* selon la plante-hôte.

	Durée (jours)		Poids (mg)	
	mâles	femelles	mâles	femelles
<i>Andropogon schirensis</i>		37		75.4
<i>Loudetia simplex</i>	46	48	71,7	50.0
	53		41.0	
<i>Schizachyrium platyphyllum</i>	46	56	90.8	57.6
	49	45	77.7	76.9
<i>Brachiaria brachylopha</i>		43		64.2
		39		58.4
		47		59.1
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	64	55	68.5	67.1
	60		58.7	
<i>Hyparrhenia chrysargirea</i>	56		89.6	
	69		59.6	
	60		64.1	
6 espèces végétales	49	44	70.3	54.1
	47	43	77.6	71.4
		45		75.3

Selon le critère choisi, durée du développement larvaire ou poids de l'adulte obtenu à l'issue du développement larvaire en fonction de la source de nourriture s'apprécie différemment puisqu'il ne semble pas exister de relation entre ces deux caractéristiques. De plus, le

nombre d'individus élevé par espèce végétale et la proportion de mâles et de femelles a varié pour chaque essai: il n'est donc pas possible de considérer les valeurs moyennes, compte tenu des différences observées dans le développement selon le sexe.

a)-Durée du développement

Chez les femelles, les développements larvaires les plus courts ont été observés sur A. schirensis, sur B. brachylopha et sur les six espèces végétales. Les plus longs ont été obtenus sur S. platyphyllum et sur H. diplandra.

Chez les mâles, les développements les plus courts ont été obtenus sur L. simplex, S. platyphyllum et les six espèces végétales. Les plus longs sur H. chrysargirea et H. diplandra.

b)-Poids de l'adulte au lendemain de la mue imaginale

Chez les femelles, les adultes les plus lourds ont été obtenus sur S. platyphyllum, A. schirensis et les six espèces végétales. Les moins lourds sur L. simplex, mais également sur S. platyphyllum et les six espèces végétales.

Chez les mâles, les plus lourds étaient sur S. platyphyllum, H. chrysargirea, les moins lourds sur L. simplex, sur H. diplandra et également sur H. chrysargirea.

Le seul individu élevé et pesé sur A. schirensis a été l'une des femelles les plus lourdes et les plus rapides à se développer.

Sur S. platyphyllum, on a obtenu la femelle la plus lourde et les mâles parmi les plus lourds et les plus rapides à se développer, mais aussi l'une des femelles les moins lourdes et les plus lentes.

Sur H. diplandra, les mâles et les femelles ont été les plus lents à se développer et les mâles étaient parmi les moins lourds à l'issue du développement.

C'est sur les six espèces végétales données successivement chaque jour qu'ont été obtenus les résultats les plus réguliers : les développements parmi les plus courts et les adultes les plus lourds au lendemain de la mue imaginale.

Il est difficile de conclure quant à l'influence de la source de nourriture sur le développement larvaire, d'abord parce que les expérimentations ne sont pas comparables entre elles, que ce soit d'une espèce végétale à l'autre ou d'une espèce de Fentatomide à l'autre, ensuite parce que la source de nourriture ne varie pas seulement à cause des différences spécifiques, mais aussi probablement selon la qualité des plants et l'aptitude de chacune de ces espèces végétales à s'adapter aux conditions de culture en pot.

On peut seulement observer :

- que la source de nourriture n'a pas d'influence décisive sur le développement larvaire, les résultats étant inconstants pour une même espèce végétale et variant probablement pour d'autres causes;
- que les six espèces végétales données successivement chaque jour permettent un développement larvaire régulier. Dymantis grisea, espèce polyphage, semble favorisée par une alimentation variée.

6) Estimation de la production au cours du développement

a) Calcul de la production

La production au cours du développement est égale au gain de poids au cours de chacun des 5 stades augmenté du poids des exuvies laissées au cours de chacune des 5 mues, soit :

$$P = \sum_{i=1}^{i=5} [(X_{i+1} - X_i) + E_i]$$

où X_i est le poids de la larve au début du stade i (le lendemain de la mue $i-1$) et X_{i+1} le poids au début du stade suivant $i+1$ (le lendemain de la mue i). Au premier stade ($i=1$), X_i représente le poids de la larve à l'éclosion. Au dernier stade ($i=5$), X_{i+1} représente le poids de l'adulte au lendemain de la mue imaginale.

E_i est le poids de l'exuvie laissée lors de la mue i , à la fin du stade i . Chez Dymantis grisea, plusieurs exuvies (de 14 à 88) de chacune des 5 mues ont été pesées. Elles

représentent en moyenne 1,5 % du poids frais de la larve ou de l'adulte pesé au lendemain de la mue. Pour toutes les espèces, l'exuvie de la mue i sera donc estimée comme pesant 1,5 % de X_{i+1} . La production s'écrit alors :

$$P = \sum_{i=1}^{i=5} \left[(X_{i+1} - X_i) + \frac{1.5}{100} X_{i+1} \right]$$

La production en poids sec est obtenue en tenant compte de la teneur en eau, qui est de 80 % au lendemain de la mue. La production quotidienne P/T s'obtient en divisant la production moyenne en poids sec pendant le stade i par la durée moyenne T , en jours, de ce stade.

La production relative, production par unité de poids sec du producteur et par jour, est calculée d'après le poids moyen sec des larves à chaque stade, moyenne entre les poids de la larve au début du stade i et au début du stade $i+1$. Elle s'écrit ainsi :

$$P/\text{mg}/j = \frac{\sum_{i=1}^{i=5} \left[(X_{i+1} - X_i) + \frac{1.5}{100} X_{i+1} \right]}{T \frac{(X_i + X_{i+1})}{2}}$$

b) La production brute P (Tableau 16)

Elle augmente à chaque stade et se trouve toujours plus élevée chez la plus grande espèce en raison de la plus grande capacité des larves à s'alimenter. Elle augmente aussi d'un stade à l'autre, à peu près également chez toutes les espèces : la production est 4 à 5 fois plus grande au 2ème stade qu'au 1er (sauf chez 2 des 3 espèces monophages qui prennent très peu de poids au cours du 1er stade), 2 à 3 fois plus grande au 3ème stade qu'au 2ème et au 4ème stade qu'au 3ème (sauf chez la 3ème espèce monophage qui prend peu de poids au cours du 2ème stade) et 1 à 2 fois plus grande au 5ème stade qu'au 4ème.

La moitié environ de la production totale est réalisée au cours du dernier stade.

TABLEAU 16 - Production au cours du développement larvaire chez 6 espèces de Pentatomides : Dymantis grisea (D.G.), Gellia dilatata (G.D.), Dichelorrhinus vittatus (D.V.), Gonopsis reuteri (G.R.), Lobopeltista guineensis (L.G.) et Dymantis plana (D.P.)

	D.P.	G.D.	D.V.	D.G.	G.R.	L.G.
Production brute en poids frais (mg)						
stade 1	1.3	0.8	0.5	0.8	0.1	0.3
2	6.5	4.0	2.0	3.3	2.3	2.2
3	19.0	11.9	10.3	9.0	6.6	6.2
4	45.9	27.0	26.8	22.3	18.6	19.0
5	52.4	44.9	33.2	33.3	40.9	36.5
total	125.1	88.6	72.8	68.7	68.5	64.2
Production brute en poids sec (mg)						
stade 1	0.3	0.2	0.1	0.2	ε	0.1
2	1.3	0.8	0.4	0.7	0.5	0.4
3	3.8	2.4	2.1	1.8	1.3	1.2
4	9.2	5.4	5.4	4.5	3.7	3.8
5	10.5	9.0	6.6	6.7	8.2	7.3
total	25.1	17.8	14.6	13.9	13.7	12.8
Production quotidienne (mg/j)						
stade 1	0.07	0.02	0.02	0.04	0.01	0.01
2	0.13	0.05	0.03	0.06	0.05	0.02
3	0.38	0.18	0.25	0.20	0.16	0.06
4	0.88	0.50	0.74	0.42	0.46	0.19
5	0.51	0.57	0.60	0.40	0.75	0.36
Production relative en mg/mg/j						
stade 1	0.12	0.08	0.13	0.21	0.11	0.09
2	0.11	0.07	0.07	0.10	0.17	0.05
3	0.10	0.08	0.16	0.11	0.13	0.05
4	0.09	0.08	0.14	0.09	0.12	0.05
5	0.03	0.04	0.05	0.04	0.08	0.04

c) La production quotidienne P/T (tableau 16)

Elle est toujours plus importante chez l'espèce de plus grande taille qui ne se développe pas plus lentement que les autres et qui synthétise, pendant le même temps, une plus forte biomasse.

Elle augmente jusqu'au 4ème stade et en relation avec la durée respective des deux derniers stades. Elle atteint son maximum soit au 4ème, soit au 5ème stade, selon les espèces.

Lobopeltista guineensis est l'espèce qui montre la plus petite production journalière, au cours de chaque stade, en raison de la lenteur particulière de son développement.

d) La production relative ou taux de production
(tableau 16)

Pour toutes les espèces, la production relative est la plus élevée au cours des trois premiers stades, et toujours minimale au 5ème stade.

Dymantis plana, l'espèce de plus grande taille, s'accroît quotidiennement de 9 à 12 % au cours des 4 premiers stades et de 3 % au cours du dernier stade.

Gellia dilatata s'accroît régulièrement de 7 à 8 % par jour pendant les 4 premiers stades et de 4 % au dernier.

Dichelorhinus vittatus a une augmentation journalière pondérale assez variable d'un stade à l'autre : de 7 à 16 % pendant les 4 premiers stades et de 5 % au dernier.

Dymantis grisea présente pendant trois jours la plus forte production quotidienne relative, puisqu'il s'accroît de 21 % chaque jour pendant le premier stade. La production s'équilibre ensuite entre 9 et 12 % pendant les 3 stades suivants et à 4 % au dernier stade.

Gonopsis reuteri s'accroît de 11 à 17 % par jour pendant les 4 premiers stades, puis de 8 % au dernier.

Lobopeltista guineensis a une production relative quotidienne de 9 % au premier stade, puis de 4 à 5 % pendant tout le reste du développement.

En moyenne, si l'on excepte D. grisea au premier stade, les larves ont une production relative journalière de 5 à 17 % pendant les 4 premiers stades et de 3 à 8 % au dernier.

C. LA VIE ADULTE

1) Sex-ratio

a) Valeur du sex-ratio

La proportion des femelles au sein de la population a été calculée sur le total des captures, les valeurs de chaque mois étant ramenées à 1000 m² de savane.

Pour les 16 espèces les plus abondantes qui forment 90 % du peuplement, les valeurs du sex-ratio sont, pour la plupart, supérieures à 0,50, ce qui signifie que les femelles sont plus abondantes que les mâles dans l'ensemble de l'année (tableau 17).

TABLEAU 17 - Valeur du sex-ratio pour les 16 espèces les plus abondantes de la savane. G = Graphosomatinae, Ph = Phyllocephalinae, P = Pentatominae, S = Scutellerinae.

	Sex-ratio	Nombre de générations annuelles
G Thoria gilloniae	0.66	3
Ph Lobopeltista guineensis	0.65	3
Ph Gellia dilatata	0.65	3
Ph Dichelorrhinus vittatus	0.64	3
Ph Sandehana labiosa	0.60	3
P Ennius morio	0.56	2
G Thoria rotundata	0.54	2
P Dymantis grisea	0.54	4
G Oncozygidea flavitarsis	0.54	3
P Delegorguella phalerata	0.53	3
S Deroplax nigropunctata	0.52	1
P Aeptus singularis	0.52	2
P Ennius ater	0.50	
P Aeliomorpha divisa	0.50	
G Cyptocoris lundii	0.49	3
G Sepidiocoris noualhieri	0.47	

Le sex-ratio est toujours élevé chez les Phyllocephalinae puisque sa valeur varie de 0,60 à 0,65 selon les espèces (tableau 17). Il est hétérogène chez les Graphosomatinae, où il va de 0,47 et 0,49, valeurs les plus faibles observées, à la valeur au contraire la plus élevée : 0,66. Il est proche de l'équilibre chez les Pentatominae, variant de 0,50 à 0,56 selon les espèces, et chez le Scutellerinae Deroplax nigropunctata : 0,52.

Si les femelles sont, au total, plus abondantes que les mâles, c'est probablement parce qu'elles vivent plus longtemps, comme l'ont observé Kiritani, Hokyo et Kimura (1963) chez Nezara viridula.

b) Evolution annuelle du sex-ratio

Si les femelles vivent réellement plus longtemps que les mâles, la valeur du sex-ratio doit varier en fonction du stade d'évolution annuelle de chaque population: il doit s'équilibrer à l'époque de l'apparition des adultes, les deux sexes arrivant à maturité en proportions équivalentes, et s'élever ensuite en fin de génération si les mâles meurent avant les femelles.

En établissant la moyenne mensuelle des valeurs du sex-ratio en regroupant par types de cycle annuel de reproduction, on obtient 4 types d'évolution du sex-ratio selon le nombre de générations annuelles.

- Cycle à une seule génération (fig. 94 A)

L'évolution du sex-ratio chez la seule espèce monovoltine, Deroplax nigropunctata, montre que la proportion des mâles et des femelles est variable en relation avec le faible niveau de la population, mais sans évolution nette au cours de l'année, sauf en novembre où les femelles, en petit nombre, sont seules présentes. On peut présumer que mâles et femelles vivent donc jusqu'à la période de l'accouplement en octobre. Seules survivraient alors les femelles, qui pondent en novembre, les mâles mourant dès leur fonction reproductrice achevée.

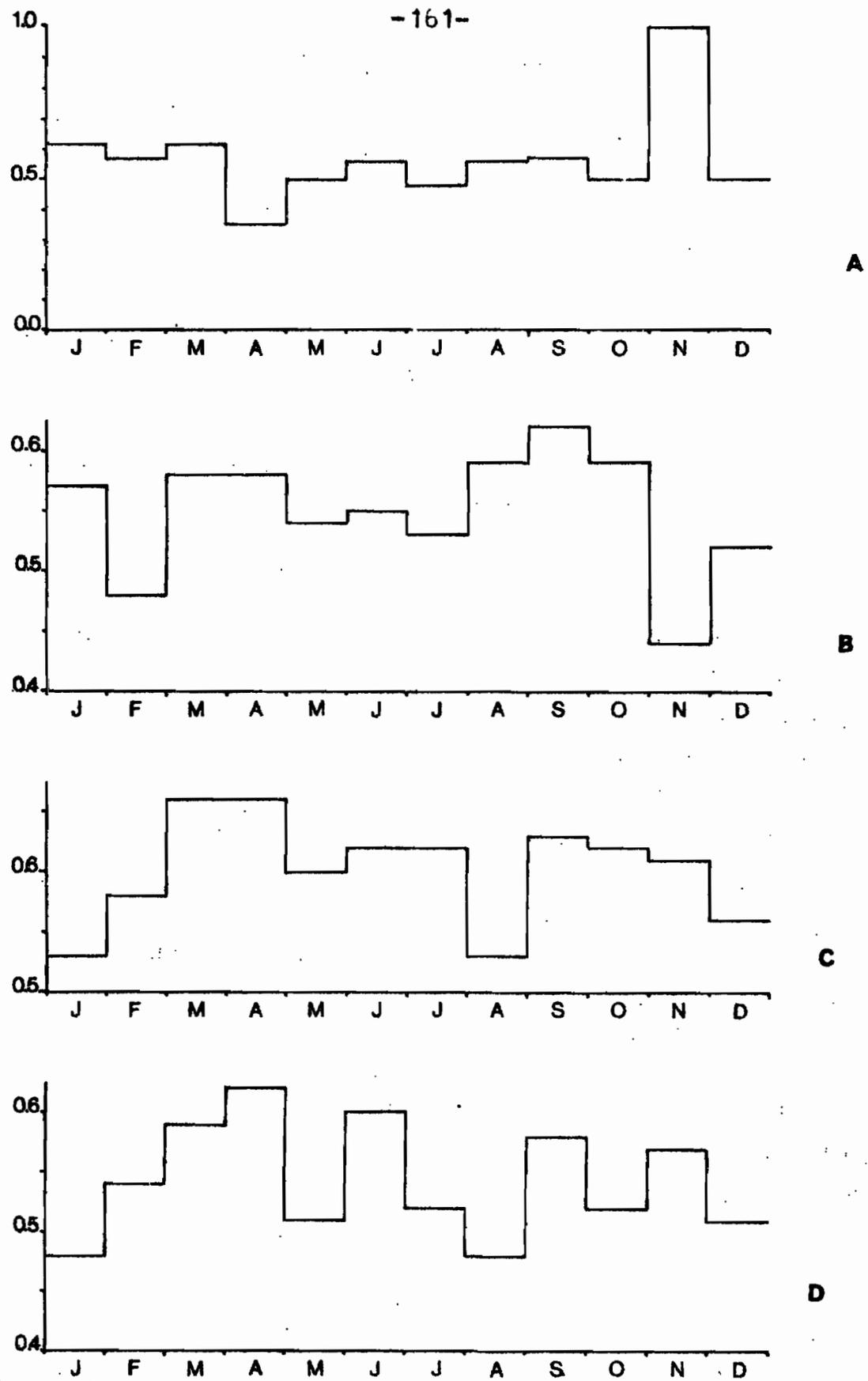


Figure 94 - Evolution de la valeur moyenne mensuelle du sex-ratio pour les espèces
A : à 1 seule génération par an
B : à 2 générations par an
C : à 3 générations par an
D : à 4 générations par an.

- Cycle à deux générations (fig.94 b)

C'est l'évolution moyenne du sex-ratio chez Thoria rotundata, Aeptus singularis et Ennius morio.

En février s'observe une chute momentanée de la valeur du sex-ratio, inexplicable par le cycle de reproduction puisqu'il n'y a pas de nouvelle génération à cette époque. Cette diminution de la proportion de femelles est liée à une baisse générale de la densité des adultes par suite de l'effet du feu et de la saison sèche. Le phénomène se produit chez chacune des 3 espèces divoltines, mais aussi chez d'autres espèces, trivoltines : Oncozygidea flavitarsis et Delegorguella phalerata, très sensibles aux effets du feu. Peut-être, est-ce l'effet des migrations temporaires à cette époque qui affecte surtout les femelles ?

De mai à juillet, la proportion de femelles diminue. Il apparaît de nouveaux adultes mâles et femelles de première génération. Le sex-ratio ne s'abaisse cependant pas jusqu'à l'équilibre, en raison probablement de la persistance des femelles dont sont issus les adultes de la première génération.

En août et septembre, le sex-ratio s'élève : les mâles de la première génération meurent et les femelles leur survivent et pondent.

En octobre, le sex-ratio commence à baisser, car les adultes de seconde génération apparaissent, mais les mères de la génération précédente sont encore vivantes et actives dans la savane. C'est en novembre que le sex-ratio passe par un minimum : les mères sont mortes et il ne se trouve plus que les nouveaux adultes de seconde génération avec même une prédominance de mâles.

Le sex-ratio s'équilibre aux environs de 0.50 en décembre, puis s'élève en janvier.

• Cette évolution du sex-ratio concorde bien avec le cycle de reproduction :

- 1) mâles et femelles apparaissent de mai à juillet, la plupart des mâles meurent en août et septembre et les femelles leur survivent et pondent jusqu'en octobre;

2) mâles et femelles apparaissent d'octobre à décembre, les femelles survivent aux mâles et pondent jusqu'au mois de juillet suivant.

- Cycle à trois générations (fig.94 C)

C'est l'évolution moyenne du sex-ratio chez Thoria gillonac, Lobopeltista guineensis, Gellia dilatata, Diche-
lorhinus vittatus, Sandehana labiosa, Oncozygidea flavi-
tarsis, Delegorguella phalerata et Cyptocoris lundii.

De janvier à mars-avril, le sex-ratio s'élève: les mâles meurent, les femelles attendent les premières pluies pour pondre.

En mai, le sex-ratio s'abaisse; les nouveaux adultes de la première génération de l'année apparaissent mais les mères sont encore présentes, ce qui élève la valeur moyenne du sex-ratio. En juin et juillet, la valeur moyenne du sex-ratio s'élève à nouveau.

En août, le sex-ratio s'abaisse à nouveau par l'arrivée d'une nouvelle génération d'adultes, puis s'élève en septembre.

D'octobre à janvier, la valeur du sex-ratio s'abaisse constamment: ce sont les adultes de troisième génération qui apparaissent, tandis que les mères disparaissent peu à peu.

On voit donc bien se succéder 3 générations d'adultes débutant chacune par un sex-ratio proche de l'équilibre puis se terminant par une augmentation de sa valeur.

- Cycle à quatre générations (fig.94 D)

C'est le cycle de Dymantis grisea.

De janvier à avril, le sex-ratio s'élève constamment, car les mâles meurent et les femelles attendent, pour pondre, des conditions climatiques plus favorables.

Il s'abaisse brutalement en mai, avec l'apparition de la nouvelle génération, puis s'élève en juin.

Il s'abaisse à nouveau en juillet-août, avec la seconde génération, puis s'élève.

Il s'abaisse encore en octobre, à la troisième génération, puis s'élève en novembre.

Il s'abaisse enfin en décembre et janvier, au moment de l'apparition des adultes de la dernière et quatrième génération de l'année.

Il y a donc ici la preuve que les femelles vivent plus longtemps que les mâles et ceci à chaque génération.

L'évolution annuelle du sex-ratio dépend donc directement du cycle annuel de reproduction mais, au total de l'année, sa valeur moyenne n'a aucune relation avec le nombre de générations (tableau 17). C'est une valeur spécifique qui dépend des durées de vie respectives des mâles et des femelles.

De la proportion relative de chaque sexe, on peut donc déduire leur durée de vie relative dans la nature, ce qui permet d'estimer plus précisément la durée de vie des femelles.

2) Durée de vie des adultes

La méthode d'estimation de la durée de vie moyenne des adultes dans la nature par la formule (voir chapitre II) :

$$t_a = t_{L5} \frac{N_a}{N_{L5}}$$

fondée sur la durée du 5ème stade en élevage (t_{L5}) et sur le rapport du nombre d'adultes (N_a) et de larves de 5ème stade (N_{L5}) capturés dans les relevés, donne une surestimation de la réalité car les larves, surtout celles des espèces de petite taille, sont moins bien collectées que les adultes. Le rapport est donc probablement plus élevé qu'il ne le serait si les larves de 5ème stade étaient collectées dans les mêmes proportions que les adultes. Il faut toutefois compter, en compensation, sur une certaine mortalité à la dernière mue de telle sorte que le reste des adultes, ceux qui sont récoltés dans les relevés, vivraient alors plus longtemps que le temps moyen estimé.

a) Le rapport N_a/N_{L5}

Le rapport du nombre des adultes à celui des larves de 5ème stade, rapport qui représente en principe la durée de vie relative des adultes par rapport à celle des larves de 5ème stade, est le plus élevé chez Deroplax nigropunctata: 13,9 (Tableau 18).

TABLEAU 18 - Comparaison de la durée de vie des adultes dans la nature estimée d'après le rapport du nombre d'adultes et du nombre de larves de 5ème stade récoltés dans la nature (N_a/N_{L5}), et la durée du 5ème stade en élevage ou estimée(), avec la durée maximale de vie chez les adultes en élevage. S = Scutellerinae, G = Graphosomatinae, P = Pentatominae, Ph = Phyllocephalinae, A = Asopinae.

	N_a/N_{L5}	5ème stade (jours)	Vie adulte (mois)	
			nature	max. en élevage
S Deroplax nigropunctata	13.9	(10-20)	(5-9)	9
G Oncozygidea flavitarsis	8.6	17	5	6
P Aeptus singularis	6.8	14	3	5
G Sepidiocoris spp.	5.3	(11-20)	(2-3)	
G Cyptocoris lundi	5.0	18	3	3
Ph Sandehana labiosa	4.7	(11-20)	(2-3)	2
Ph Lobopeltista guineensis	4.1	16	2	7
G Thoria rotundata	4.1	(11-20)	(1.5-3)	7
Ph Dichelorrhinus vittatus	3.7	11	1.5	6
P Dymantis grisea	3.5	17	2	4
P Neococalus clausus	3.5	(11-20)	(1-2)	
P Ennius ater	3.3	38	4	4
P Ennius morio	3.1	(11-20)	(1-2)	4
Ph Gellia punctulata	3.0	14	1.5	6
Ph Gonopsis reuteri	2.7	11	1	5
G Thoria gillonae	2.5	(11-20)	(1-1.5)	6
P Delegorguella phalerata	2.4	36	3	6
P Dymantis plana	2.2	20	1.5	3
Ph Gellia dilatata	2.2	20	1.5	5
P Halydicoris kraatzi	0.4			
Ph Macrina juvenca		13		
S Hotea subfasciata		10		
A Afrius purpureus		7		

On sait en effet que c'est une espèce monovoltine, qui se reproduit une fois dans l'année, à la saison sèche. Les adultes apparus en février-mars ne se reproduisent qu'au mois de novembre ou décembre suivant. Ceux qui se reproduiraient vivraient donc 9 mois, c'est-à-dire bien plus longtemps que le cinquième stade.

Les rapports les plus grands se rencontrent ensuite chez les espèces les plus petites : Oncozygidea flavitar-sis (8,6), Aeptus singularis (6,8) et Sepidiocoris spp. (5,3). Dans ces cas, le rapport est certainement surestimé par suite du petit nombre de larves de 5ème stade récoltées en raison de leur petite taille.

Le rapport le plus petit se rencontre chez Halydicoris kraatzi (0,4) : c'est la seule espèce dont on ait récolté moins d'adultes que de larves de 5ème stade. Le faible nombre d'adultes capturés peut s'expliquer par leur mobilité : ils volent très bien et se déplacent probablement dans les arbres de la savane et des forêts-galerie (c'est la seule espèce à venir en masse au piège lumineux la nuit), ne venant dans la strate herbacée que pour y pondre.

Pour les autres espèces, toutes de taille suffisante pour que les larves de 5ème stade soient récoltées dans les mêmes proportions que les adultes, le rapport varie de 2,2 à 5,0.

b) Estimation de la durée de vie moyenne dans la nature

Si l'on excepte les Scutellerinae et les Asopinae, dont le développement est particulièrement bref, ainsi que Delegorguella phalerata et Ennius ater qui se sont développés particulièrement lentement, la durée du 5ème stade se situe entre 11 et 20 jours, valeurs extrêmes observées en élevage. Il est ainsi possible d'avoir une idée, pour toutes les espèces dont on ne connaît pas la durée du 5ème stade larvaire, de leur durée de vie adulte (valeurs entre parenthèses dans le tableau 18).

Four Deroplax nigropunctata, on estime que la durée du 5ème stade se situe entre 10 jours (durée observée chez Hotea appartenant comme elle à la sous-famille des Scutellerinae) et 20 jours. Les adultes vivraient alors en moyenne entre 5 et 9 mois. La méthode d'estimation donne donc des résultats plausibles pour cette espèce monovoltine, la seule dont le cycle soit absolument sûr.

L'estimation de la durée de vie adulte pour Delegorguella phalerata (3 mois) et Ennius ater (4 mois) est probablement faussée puisqu'elle est calculée sur la base d'un 5ème stade particulièrement lent (36 et 38 jours) qui est probablement un artefact dû à des conditions d'élevage peu adaptées.

Quant à la durée de vie adulte de Oncozygidea flavitarsis (5 mois), elle est probablement surestimée en raison de la valeur particulièrement élevée du rapport N_a/N_{L5} comme nous l'avons constaté.

En dehors de ces quatre espèces, l'ensemble des données sont cohérentes : les adultes vivraient entre 1 et 3 mois dans la nature (tableau 18).

c) Durée de vie des adultes en élevage

Les élevages, protégeant les insectes des parasites et des prédateurs et les maintenant dans des conditions de milieu constantes, peuvent dans les meilleurs cas, donner une idée de la longévité des espèces. Kiritani, Hokyo et Kimura (1963) ont en effet observé une longévité chez Nezara viridula plus grande dans les élevages que dans les champs de riz.

On remarque que c'est Deroplax nigropunctata qui a vécu le plus longtemps (9 mois), comme dans la nature (Tableau 18). Cette possibilité de vivre si longtemps est une nécessité vitale pour l'espèce chez qui la reproduction implique une vie de plus de 9 mois.

Aucun adulte des autres espèces n'a vécu plus longtemps que 7 mois: ce sont toutes des espèces polyvoltines.

d) Durée de vie des adultes de *Dymantis grisea* et évolution de leur poids en élevage

Les 11 mâles et 11 femelles dont on a pesé les larves après chaque mue ont été ensuite pesés chaque semaine pendant toute la durée de leur vie adulte. Ils ont vécu 57 jours en moyenne, soit environ 2 mois, comme dans la nature d'après nos estimations (tableau 18). Comme dans la nature également, les femelles ont vécu en moyenne plus longtemps (71 jours) que les mâles (43 jours). La durée de vie maximale en élevage est de 4 mois, pour les femelles comme pour les mâles.

Au cours des 8 premiers jours après la mue, le poids des femelles passe en moyenne de 64,5 à 70,9 mg. Ce gain de poids de 6,4 mg correspond probablement à la maturation des ovaires et des oeufs puisqu'une ponte pèse en moyenne 6,3 mg.

Par la suite, le poids moyen s'équilibre à 68,3 mg, moyenne des pesées hebdomadaires, donc du poids des femelles avant et après qu'elles aient pondu.

Chez les mâles, le poids moyen augmente très peu, passant de 70,0 à 71,6 mg en une semaine après la mue, puis se stabilise à cette dernière valeur.

Les variations individuelles du poids d'une semaine à l'autre correspondent aussi bien à l'état des ovaires chez les femelles qu'à la réplétion plus ou moins grande du tube digestif chez ces insectes à alimentation liquide, une seule gouttelette du liquide anal, régulièrement excrété, pouvant peser, à elle seule, chez les adultes, 4,9 mg.

La plus grande variation de poids observée chez les mâles en une semaine a été de 13,6 mg, soit 15 % du poids maximal. Chez les femelles, elle a été de 18,8 mg, soit environ 20 % du poids maximal. Cette variabilité plus grande chez les femelles que chez les mâles est due à la présence d'oeufs mûrs ou à leur absence.

Des adultes capturés dans la nature pendant la saison sèche, donc pendant la période de repos sexuel, pèsent en

moyenne 72,3 mg pour les mâles et 62,7 mg pour les femelles, poids très équivalents à celui des mâles en élevage et à celui des femelles aux ovaires immatures au lendemain de la mue imaginale.

e) Durée de vie des mâles et des femelles

Si l'on admet que les individus ont d'autant plus de chances d'être récoltés qu'ils vivent plus longtemps dans la nature, les nombres de femelles (n_1) et de mâles (n_2) trouvés dans les relevés doivent être proportionnels à leurs durées de vie respectives (t_1 et t_2) :

$$\frac{n_1}{n_2} = \frac{t_1}{t_2}$$

La durée de vie moyenne des adultes (t_a) dans la nature a par ailleurs été estimée pour l'ensemble de chaque population, mâle et femelle. On a donc :

$$t_a = \frac{n_1 t_1 + n_2 t_2}{n_1 + n_2}$$

Disposant, pour un certain nombre d'espèces, à la fois des valeurs n_1 (nombre de femelles récoltées), n_2 (nombre de mâles) et t_a (estimation de la durée de vie moyenne des adultes dans la nature), il est facile de calculer les valeurs de t_1 (durée de vie des femelles dans la nature) et t_2 (durée de vie des mâles). Les résultats de ces estimations sont rassemblés dans le tableau 19.

TABLEAU 19 - Estimation, pour les espèces dont on connaît la durée du 5ème stade larvaire, de la durée de vie (en jours) dans la nature des femelles (t_1) et des mâles (t_2), d'après l'estimation de la durée de vie de l'ensemble des adultes (t_a) et la proportion de femelles et de mâles (n_1/n_2) récoltés dans les relevés.

	$\frac{n_1}{n_2}$	t_a	t_1	t_2
<i>Gonopsis reuteri</i>	2.26	29	34	15
<i>Lobopeltista guineensis</i>	1.90	66	80	42
<i>Gellia dilatata</i>	1.88	44	53	28
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	1.81	40	47	26
<i>Dymantis plana</i>	1.56	45	53	34
<i>Gellia punctulata</i>	1.37	42	48	35
<i>Dymantis grisea</i>	1.17	60	64	54
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	1.17	146	157	134
<i>Delegorguella phalerata</i>	1.12	86	91	81
<i>Aeptus singularis</i>	1.09	96	100	92
<i>Ennius ater</i>	1.02	125	125	125
<i>Cyptocoris lundi</i>	0.96	89	87	91

Nous avons vu que l'estimation de la durée de vie moyenne des adultes est probablement "gonflée" chez *Oncozygidea flavitarsis*, *Aeptus singularis*, *Ennius ater* et *Delegorguella phalerata*. L'estimation de la durée de vie des femelles l'est par conséquent aussi.

Pour les autres espèces, en revanche, elle doit donner une idée plus précise de la durée de vie des femelles, importante à connaître pour estimer la fécondité des espèces. Chez les Phyllocephalinae en particulier, la vie des femelles serait ainsi de 14 à 21 % plus longue que celle de la moyenne des adultes, ce qui n'est pas négligeable si l'on applique ces estimations à l'ensemble de la population.

3) Maturation sexuelle des femelles

Le temps minimum entre la mue imaginaire et la première ponte (t_0) a été en élevage entre 10 et 24 jours selon les espèces (tableau 20) :

<i>Aeptus singularis</i>	10 jours
<i>Dymantis grisea</i>	14 jours
<i>Afrius purpureus</i>	14 jours
<i>Gonopsis reuteri</i>	14 jours
<i>Lobopeltista guineensis</i>	16 jours
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	17 jours
<i>Hotea subfasciata</i>	17 jours
<i>Gellia dilatata</i>	22 jours
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	24 jours

Ce temps peut être interprété comme le minimum nécessaire à la maturation des ovaires et des oeufs, qui varie en général dans cette famille entre une et quatre semaines (Esselbaugh, 1948).

Pour une même espèce, cet intervalle de temps entre la mue et la première ponte a varié sans qu'il soit possible d'en interpréter la raison, certaines femelles étant très fécondes après un temps relativement long passé avant l'émission de la première ponte. Les mêmes observations ont été faites sur Nezara viridula (Kiritani, 1963).

Ainsi chez Lobopeltista guineensis, une des femelles qui a le plus pondu en élevage a attendu un mois, alors que 16 jours ont suffi pour d'autres, avant de commencer à pondre; puis elle a déposé 19 pontes en 4 mois, soit une ponte tous les 6 jours. Une autre a attendu 1 mois et demi avant de pondre au rythme accéléré d'une ponte tous les 4 jours pendant un mois et demi. Dans les deux cas, les femelles étaient appariées depuis leur mue imaginaire à un mâle fécond.

Chez Dymantis grisea, le temps minimum est de 14 jours. Une femelle a pourtant attendu deux fois plus longtemps avant de pondre au rythme record d'une ponte tous les deux

jours. Des femelles récoltées dans la nature en pleine saison sèche et possédant donc des ovaires parfaitement immatures, ont été mises en élevage sur des Graminées bien vertes : elles ont pondu 13 et 16 jours après leur capture, ce qui correspond probablement au temps nécessaire à la maturation des ovaires et des oeufs.

La femelle la plus féconde chez Dichelorhinus vittatus a attendu 40 jours auprès de deux mâles féconds avant de déposer 50 pontes en 5 mois au rythme d'une ponte tous les trois jours. La première ponte a eu lieu 7 jours après qu'un des deux mâles soit retiré de la cage.

La ponte, dans certains cas, peut avoir lieu sans qu'il y ait accouplement. Le fait a été observé à plusieurs reprises chez Gonopsis reuteri (22, 24 et 46 jours après la mue), Lobopeltista guineensis (40 jours après la mue) et Aeptus singularis (54 jours après la mue), mais jamais chez Dymantis grisea. Le temps de maturation des oeufs est spécialement long dans la plupart de ces cas.

Chez certaines femelles, en revanche, la ponte semble avoir été déclenchée par l'arrivée d'un mâle. Chez Lobopeltista guineensis, une femelle vierge n'a pas pondu pendant 2 mois, puis elle a commencé à pondre des oeufs fécondés 24 jours après l'introduction d'un mâle dans la cage; une autre, 9 jours après l'introduction du mâle.

4) Fécondité

a) Accouplements

Bien que les accouplements soient très fréquents en élevage, chez certaines espèces, les femelles, une fois fécondées, n'ont plus besoin de s'accoupler pour pondre :

- chez Gellia dilatata, une femelle, après avoir été isolée du mâle, a pondu pendant 2 mois 19 pontes fécondées, au rythme le plus rapide observé en élevage pour cette espèce d'une ponte tous les 3 jours.

- Chez Lobopeltista guineensis, une femelle a pondu pendant plus de 3 mois 18 pontes fécondées, une autre 11 pontes après la mort du mâle, au rythme moyen de 1 ponte tous les 8 jours.

- Chez Aeptus singularis, des femelles fécondées ont pondu pendant 2 et 3 mois des oeufs féconds en l'absence de tout mâle.

- Chez Dichelorhinus vittatus, une femelle récoltée dans la nature et isolée de tout mâle a pondu, pendant 3 mois, des oeufs fécondés.

b) Fécondité en élevage

De toutes les espèces dont le développement larvaire complet a été obtenu en élevage, sept ont pondu et les adultes ont été suivis jusqu'à leur mort. On peut donc estimer leur fécondité en élevage (tableau 21).

TABLEAU 21 - Fécondité de 7 espèces en élevage = nombre d'oeufs par ponte (N_o/P), valeurs minimales et maximales du nombre de pontes par femelle (N_p/o), du nombre d'oeufs pondus par femelle (N_p/o) et du rythme de ponte en jours (T/N_p)
- Critère de fécondité : nombre d'oeufs maximal pondu par jour et par femelle ($N_o/J/o$)

	N_o/P	N_p/o	N_o/o	T/N_p	$N_o/J/o$
<i>Dymantis grisea</i>	10	1-17	10-170	2-23	5.0
<i>Gonopsis reuteri</i>	14	32-39	448-546	3-4	4.7
<i>Lobopeltista guineensis</i>	14	5-23	70-322	4-12	3.5
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	10	4-50	40-500	3-4	3.3
<i>Gellia dilatata</i>	8	13-27	104-216	3-7	2.7
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	6	4-25	24-150	4-9	1.5
<i>Aeptus singularis</i>	1	13-70	13-70	1-2	1.0

Pendant des oeufs isolément, Aeptus singularis est l'espèce qui a pondu le plus grand nombre de fois, au rythme record d'une ponte tous les 1 ou 2 jours, mais le plus petit nombre d'oeufs au total.

De toutes les espèces, les femelles les plus fécondes de Dymantis grisea ont pondu au total le plus petit nombre de fois, car c'est l'espèce qui a vécu le moins longtemps en élevage. C'est cependant l'espèce qui, avec Aeptus singularis, a eu le rythme de ponte le plus rapide : une ponte tous les 2 jours.

C'est Oncozygidea flavitarsis qui, après Aeptus singularis, a pondu au total le plus petit nombre d'oeufs, malgré un rythme de ponte moyen, à cause du faible nombre d'oeufs par ponte (6).

Dichelorhinus vittatus et Gonopsis reuteri détiennent le record de fécondité avec 500 et 546 oeufs pondus par femelle. L'une a pondu 50 fois au rythme moyen d'une ponte tous les 3 jours et l'autre à 39 reprises au rythme d'une ponte tous les 3 jours. Mais ces femelles ont vécu beaucoup plus longtemps que la moyenne.

Le nombre d'oeufs pondus par les femelles de ces 7 espèces est du même ordre de grandeur que celui observé chez Nezara viridula qui varie de 24 à 194 (Kiritani, Hokyô et Kimura, 1963).

Pour une même espèce, les femelles en élevage qui ont au total le plus pondu sont en général celles dont le rythme de ponte est le plus rapide: il en est ainsi pour D. grisea, D. vittatus, G. reuteri, A. singularis et G. dilatata. Chez L. guineensis en revanche, c'est la femelle qui a vécu le plus longtemps (7 mois) qui a pondu au total le plus, au rythme moyen d'une ponte tous les 7 jours. Chez O. flavitarsis, c'est aussi celle qui a vécu le plus longtemps (6 mois) qui a le plus pondu, au rythme d'une ponte tous les 5 jours.

Si l'on prend comme critère de fécondité le nombre d'oeufs maximal pondu quotidiennement par une femelle, c'est Dymantis grisea qui est l'espèce la plus féconde (5,0 oeufs par jours).

c) Estimation de la fécondité des femelles dans la nature

Il est difficile d'extrapoler ces données de fécondité à la nature. Le nombre maximal d'oeufs pondus par une femelle en élevage reflète probablement les potentialités de l'espèce, mais comme ce critère est en partie lié à la durée de vie des femelles en élevage, il est impossible de savoir si, dans la nature, ces potentialités se réalisent et, si elles se réalisent, sur quelle proportion d'individus.

Il est probablement plus exact de transposer le rythme de ponte maximal observé en élevage comme une autre potentialité spécifique et de déduire la fécondité moyenne ~~par femelle~~ de la durée moyenne de vie des femelles dans la nature et du temps nécessaire à la maturation des ovaires (Tableau 22).

TABLEAU 22 - Estimation de la durée (en jours) de la période de ponte des femelles dans la nature ($t_1 - t_0$) d'après leur durée de vie dans la nature (t_1 , tableau 19) et le temps nécessaire à la maturation des ovaires en élevage (t_0 , tableau 20), et estimation du nombre d'oeufs pondus par femelle dans la nature (N_0/ϕ) d'après leur fécondité en élevage ($N_0/J/\phi$, tableau 21).

	t_1	t_0	$t_1 - t_0$	$N_0/J/\phi$	N_0/ϕ
<i>Dymantis grisea</i>	64	14	50	5.0	250
<i>Lobopeltista guineensis</i>	80	16	64	3.5	224
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	157	24	133	1.5	199
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	47	17	30	3.3	99
<i>Gonopsis reuteri</i>	34	14	20	4.7	94
<i>Aeptus singularis</i>	100	10	90	1.0	90
<i>Gellia dilatata</i>	53	22	31	2.7	84

Il faut probablement faire une réserve quant aux estimations qui concernent *Aeptus singularis* et *Oncozygidea flavitarsis* pour lesquels la durée de vie moyenne des femelles est peut-être surestimée puisqu'elle est

fondée au départ sur la proportion d'adultes et de larves de 5ème stade récoltés dans les relevés alors que ces dernières sont de petite taille et mal récoltées.

C'est Dymantis grisea qui pondrait, par femelle, le plus d'oeufs. C'est parmi les Pentatomides de la savane, le plus abondant, mais c'est aussi celui qui s'élève le plus facilement. Viennent ensuite Lobopeltista guineensis et Oncozygidea flavitarsis qui, de fait, sont, des six espèces restantes, celles qui sont les plus abondantes de la savane.

Pour les quatre autres, les estimations obtenues sont assez équivalentes.

5) Estimation de la production d'oeufs par femelle

A partir des estimations précédentes sur la fécondité des femelles dans la nature, il est possible d'évaluer ce que représente la biomasse des oeufs produits par femelle.

Connaissant le poids frais des oeufs de cinq espèces, Dymantis grisea, Lobopeltista guineensis, Gollia dilatata, Dichelorhinus vittatus et Gonopsis reuteri, dont on a précédemment étudié la production au cours du développement larvaire et la teneur en eau de ces oeufs qui, variant de 48 à 52 %, sera estimée à 50 %, on peut calculer la production totale (en poids sec) des oeufs par femelle (P), la production quotidienne par femelle (P/j) pendant la période de ponte, et la production relative ou poids sec d'oeufs produit par unité de poids sec du producteur pendant sa vie (P mg/mg).

TABLEAU 23 : Estimation de la production d'oeufs par femelle dans la nature en mg de poids sec: production brute (P), production quotidienne pendant la période de ponte (P/j) et production relative (P mg/mg), d'après le poids moyen des oeufs (p_o) et l'estimation de la fécondité des femelles dans la nature (N_o/φ tableau 22). DG : Dymantis grisea, LG : Lobopeltista guineensis, GD : Gellia dilatata, DV : Dichelorhinus vittatus, GR : Gonopsis reuteri.

	DG	LG	GD	DV	GR
p_o frais	0,63	0,63	0,99	0,66	0,45
sec	0,315	0,315	0,495	0,330	0,225
N_o/φ	250	224	84	99	94
P	78,8	70,6	41,6	32,7	21,2
P/j	1,58	1,10	1,34	1,09	1,06
P mg/mg	3,90	3,72	1,59	1,53	1,05

a) Production brute

Elle varie du simple au triple selon les espèces étudiées, **pourtant** de tailles et de poids assez voisins puisque les adultes pèsent, frais, entre 63 et 87 mg.

Elle est la plus élevée chez les espèces les plus fécondes, Dymantis grisea et Lobopeltista guineensis, la plus faible chez Gonopsis reuteri, en raison de la petite taille de ses oeufs qui ne pèsent que 0,45 mg en poids frais.

b) Production quotidienne

Elle est toujours supérieure à 1 mg de poids sec pendant la période de leur vie où les femelles pondent. Elle est la plus élevée chez Dymantis grisea, qui pond le plus grand nombre d'oeufs par jour, assez forte chez Gellia dilatata, en raison du poids particulièrement élevé de ses oeufs (0,99 mg en poids frais) émis pendant une période de ponte relativement courte comparée, par exemple, à celle de Lobopeltista guineensis (32 jours chez G. dilatata et 64 jours chez L. guineensis dans le tableau 22).

c) Production relative

Elle est toujours supérieure à 1, même chez les espèces les moins fécondes, ce qui signifie qu'une femelle pond, au cours de sa vie, au moins l'équivalent de son propre poids en oeufs.

On peut estimer que les femelles de Dymantis grisea et Lobopeltista guineensis produisent près de quatre fois leur propre poids en oeufs, celles de Gellia dilatata et Dichelorhinus vittatus une fois et demie leur poids. Quant à Gonopsis reuteri, elle ne fournit en oeufs que le seul équivalent de son poids : c'est une espèce estimée peu prolifique aussi bien par le nombre que par le poids des oeufs qu'elle pond.

6) Estimation de la production totale d'un couple

Au cours de la vie d'un individu, la production totale est la somme de la production larvaire au cours du développement (P_d) et de la production de reproduction (P_r).

Nous ne présentons ces résultats que pour donner un ordre de grandeur, car ils sont fondés au départ sur deux méthodes d'estimation différentes : la production de développement a été déterminée en élevage, tandis que la production de reproduction a été estimée d'une part à partir des élevages - pour obtenir des critères de fécondité, la durée de l'incubation des oeufs et du cinquième stade larvaire -, d'autre part à partir des données des relevés pour estimer la durée de la vie adulte dans la nature.

La production totale sera estimée pour un couple; le développement larvaire n'ayant pas présenté de différences notables selon le sexe, la production de développement pour chacune de ces espèces, présentée dans le tableau 16, sera donc multipliée par deux. La production de reproduction est inconnue pour les mâles, mais probablement négligeable par rapport à celle fournie par les femelles; aussi sera-t-elle estimée, pour le couple, comme étant la seule production des oeufs, indiquée dans le tableau 23.

TABLEAU 24 - Estimation de la production totale d'un couple (P) en mg de poids sec d'après la production de développement (P_d) calculée en élevage (Tableau 16), la production de reproduction (P_r) estimée dans le tableau 23 et la proportion de chaque type de production par rapport à la production totale.

	mg P_d	%	mg P_r	%	P mg
<i>Dymantis grisea</i>	27,8	26,1	78,8	73,9	106,6
<i>Lobopeltista guineensis</i>	25,6	26,6	70,6	73,4	96,2
<i>Gellia dilatata</i>	35,6	46,1	41,6	53,9	77,2
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	29,2	47,2	32,7	52,8	61,9
<i>Gonopsis reuteri</i>	27,4	56,4	21,2	43,6	48,6

La production totale d'un couple varie du simple au double selon les espèces. Cette variabilité est surtout due à celle de la production de reproduction qui est bien moins constante d'une espèce à l'autre que la production de développement, et ceci pour deux raisons : comme la reproduction est bien plus délicate à obtenir en élevage que le développement larvaire, les données concernant la reproduction sont probablement très dépendantes des conditions d'élevage; de plus, la production de reproduction est en grande part fondée sur des estimations.

La proportion de chaque type de production varie selon les espèces. La production fournie pour la reproduction représente environ 73 % de la production totale d'un couple de *Dymantis grisea* et *Lobopeltista guineensis*, soit deux fois la production au cours du développement larvaire. En revanche, elle représente seulement 53 % chez *Gellia dilatata* et *Dichelorhinus vittatus*. Elle est plus faible que la production de développement chez *Gonopsis reuteri*, qui pond des oeufs particulièrement petits et dont les larves doivent augmenter de 180 fois leur poids initial au cours du développement larvaire.

A titre indicatif, quelques mesures calorimétriques peuvent donner un ordre de grandeur de la valeur énergétique relative de ces productions.

Des oeufs de Lobopeltista guineensis représentent 5993 cal/g de poids sec, des larves de Dymantis grisea 4880 cal/g et des adultes de la même espèce 4834 cal/g. Ces valeurs sont très inférieures à celles mesurées par Mukerji et Le Roux (1969) chez le Pentatomide prédateur, de la sous-famille des Asopinae, Podisus maculiventris, qui sont de 7678 cal/g d'oeuf, de 6000 à 7500 cal/g de larve et de 6300 à 7800 cal/g d'adulte. Mais on peut difficilement comparer des espèces qui, bien qu'appartenant à la même famille, ont des régimes alimentaires aussi différents. Nos valeurs calorimétriques sont plus proches de celles trouvées par Wiègert (1965) chez l'Homoptère Cercopide Philaenus spumarius qui se nourrit de sève brute : 6307 cal/g d'oeuf, 4500 à 5700 cal/g de larve et 5500 à 6000 cal/g d'adulte.

Nous appliquerons, faute de mieux, les valeurs mesurées aux cinq espèces étudiées.

TABLEAU 25 - Estimation de la production totale d'un couple (P) exprimée en calories, d'après la production de développement (P_d) et la production de reproduction (P_r) et proportion de chaque type de production par rapport à la production totale.

	P_d		P_r		P cal
	cal	%	cal	%	
Dymantis grisea	135,7	22,3	472,2	77,7	607,9
Lobopeltista guineensis	124,9	22,8	423,1	77,2	548,0
Gellia dilatata	173,7	41,1	249,3	58,9	423,0
Dichelorhinus vittatus	142,5	42,1	196,0	57,9	338,5
Gonopsis reuteri	133,7	51,3	127,1	48,7	260,8

Les oeufs ayant une forte valeur calorimétrique, la production de reproduction exprimée en calories représente une part de l'énergie totale fournie par un couple au cours de sa vie plus importante qu'il n'apparaissait à l'examen des biomasses : près de 80 % de la production totale chez Dymantis grisea et Lobopeltista guineensis, près de 60 % chez Gellia dilatata et Dichelorhinus vittatus, et 50 % chez Gonopsis reuteri.

D. L'ALIMENTATION

1) Expérience de choix alimentaire dans la savane

a) Technique

Pour essayer de préciser les préférences alimentaires de quelques espèces de Pentatomides dans les conditions les plus naturelles possibles, nous avons réalisé l'expérience suivante (*).

Quelques essais préliminaires ont permis de mettre au point une méthode pour rendre radioactive une touffe de Graminées par absorption foliaire de P^{32} sans contaminer les voisines, et assez puissamment pour qu'un Pentatomide qui s'en nourrit devienne à son tour radioactif. L'extrémité d'une feuille de la Graminée choisie est coupée et trempée pendant au moins 24 heures dans une solution de phosphore radioactif. Une fois éliminée toute la feuille qui a été en contact avec la solution radioactive, toutes les parties de la touffe sont radioactives et un Pentatomide laissé 48 heures sur la plante devient radioactif à son tour.

Nous avons sélectionné dans la savane six emplacements de 1 m², dans lesquels les six graminées suivantes étaient présentes ensemble : Andropogon sp., Hyparrhenia chrysargirea, H. diplandra, Loudetia simplex, Schizachyrium platyphyllum et Brachiaria brachylopha. Sur chacun de ces six emplacements a été placée une cage de 1 m² enfermant la végétation dans laquelle une seule de ces six espèces, différente dans chaque cage, était rendue radioactive par la méthode décrite. Après 24 heures, des Pentatomides capturés le jour même étaient introduits.

Chaque insecte introduit dans une cage avait donc le choix entre les six Graminées citées et d'autres encore, puisque nous n'avons pas supprimé des emplacements les autres espèces végétales pour laisser le milieu aussi

* avec Paul LESPINAT, ingénieur au C.E.A.

intact que possible. Si un insecte devenait radioactif dans une cage, c'est donc qu'il avait choisi de se nourrir sur l'espèce rendue radioactive. L'insecte non radioactif révélait qu'il n'avait pas choisi, dans la cage pendant les 48 heures de l'expérience, l'espèce radioactive, sans qu'il soit possible de savoir quel avait été son choix.

b) Résultats

Les résultats de l'expérience sont rassemblés dans le tableau 26 (*).

TABLEAU 26 - Résultats de l'expérience de choix alimentaire dans la savane. Dans chaque cage, 1 des 6 espèces végétales est radioactive * : Hyparrhenia diplandra (HD), Loudetia simplex (LS), Andropogon sp.(AS), Brachiaria brachylopha (BB), Hyparrhenia chrysargirea (HC) et Schizachyrium platyphyllum (SP).
A la fin de l'expérience, les insectes sont marqués nettement (+), ou probablement marqués (?) ou enfin sûrement non marqués (-). Si l'on compte 1 point pour chaque espèce marquée, 1/2 point pour celles qui ne sont que probablement marquées, on peut calculer le rapport (r) des résultats positifs au total des essais.

		HD*	LS*	AS*	BB*	HC*	SP*	r
Delegorguella phalerata	ad	+	+	+	+	+	+	1.0
	juv	+	?	+	+	+	+	0.9
Thoria rotundata	ad	+	+	+	+	-	?	0.8
Dymantis grisea	ad	+	+	-	-	+	?	0.6
	juv		+				-	0.5
Gellia dilatata	ad	+	+	?	?	?	-	0.6
Dichelorhinus vittatus	ad	+				-		0.5
Aeptus singularis	ad	-		?		-	+	0.4
Deroplax nigropunctata	ad	+	-	-	?	?	-	0.3
Oncozygidea flavitarsis	ad	+		-	-	-	-	0.2
Thoria gillonae	ad				-		-	0.0
r		0.9	0.8	0.5	0.5	0.4	0.4	

* Ce sont des espèces trouvées au hasard des captures et non pas celles que nous aurions a priori sélectionnées pour l'expérience, car nous ne voulions pas stocker à l'avance les Pentatomides pour ne pas fausser l'expérience en introduisant des insectes affamés ou influencés par une mise en cage prolongée avec une nourriture imposée.

On constate que, pour certaines espèces de Pentatomides, l'expérience est incomplète: nous n'avons pas récolté assez d'individus pour en mettre systématiquement un par cage, ou bien nous n'avons pas retrouvé tous les insectes dans les cages à la fin de l'expérience. Il est en effet difficile de collecter, sur 1 m² de végétation dense, tous les insectes présents dont beaucoup se cachent au coeur des touffes de Graminées; de plus, des individus ont réellement dû disparaître par l'effet des prédateurs (Fourmis et Araignées comme on l'a souvent constaté dans ce type de cages), ou par mort des suites des manipulations qu'entraîne nécessairement leur capture.

La radioactivité a été mesurée en incinérant les insectes et en passant ensuite leurs cendres devant un compteur. Certains avaient une radioactivité mesurable mais d'autres étaient marqués à la limite de la sensibilité des appareils, ils ont donc été considérés comme s'étant probablement nourris de la plante radioactive mais, si c'est le cas, sûrement en petite quantité.

Certaines espèces ont eu une radioactivité positive simultanément dans plusieurs cages. Comme il est peu probable qu'elles aient choisi systématiquement l'espèce radioactive dans chaque cage, cela signifie qu'elles passent naturellement d'une plante à l'autre pour s'alimenter. Ce sont des espèces typiquement polyphages : Delegorguella phalerata, Thoria rotundata, Dymantis grisea, Gellia dilatata.

D'autres espècesⁿ ont été marquées de façon certaine que dans une seule cage, mais l'expérience n'était pas complète ; c'est le cas de Oncozygidea flavitarsis et Dichelorrhinus vittatus.

D'autres encore ont une radioactivité mesurable sur une seule espèce végétale mais une radioactivité probable sur d'autres : Aeptus singularis, Deroplax nigropunctata.

Une espèce enfin, Thoria gilloniae, ne s'est alimentée sur aucune des deux plantes radioactives proposées.

c) Comparaison des résultats de l'expérience et des données d'élevage

- Delegorguella phalerata se révèle l'espèce la plus polyphage puisque jeunes et adultes se sont, dans chaque cage, alimentés de l'espèce végétale radioactive. Il semble se nourrir de toutes les plantes à sa portée. D. phalerata s'est effectivement montrée polyphage dans les élevages puisque les larves ont dépassé le second stade sur plusieurs espèces végétales différentes, signe qu'elles se sont sûrement alimentées de ces diverses Graminées. Un seul développement larvaire s'est toutefois poursuivi jusqu'au stade adulte, ce qui signifie que l'élevage s'est heurté à des facteurs autres que d'ordre strictement alimentaire, probablement à des conditions de milieu peu favorables. C'est de fait une espèce dont le comportement vis-à-vis du feu est très accusé: elle est éliminée de la savane brûlée et dominante en savane non brûlée. Puisque les Graminées sont les mêmes dans les deux milieux, c'est bien le signe que ce sont les conditions du milieu qui détermineraient la présence de l'espèce.

- Thoria rotundata est aussi une forme polyphage puisqu'elle s'est alimentée de Andropogon sp., Hyparrhenia diplandra, Loudetia simplex, Brachiaria brachylopha et peut-être de Schizachyrium platyphyllum. Ce renseignement est nouveau et précieux, puisque nous n'avons jamais réussi à l'élever en cage: une seule larve a dépassé le second stade en élevage sur H. diplandra. D'après les résultats de cette expérience, les échecs ne provenaient donc pas du facteur alimentaire, et il faut donc les attribuer à des conditions de milieu défavorables. C'est une espèce qui a, comme Delegorguella phalerata, un comportement exclusif vis-à-vis des divers milieux: complètement éliminée de la savane brûlée et dominante en savane non brûlée.

- Dymantis grisea se montre polyphage, ce qui confirme nos observations, mais moins que les deux espèces

précédentes. Il a choisi Hyparrhonia chrysargirea, H. diplandra, Loudetia simplex et peut-être Schizachyrium platyphyllum, mais ayant le choix, a délaissé, dans les cages où elles étaient radioactives, Andropogon sp. et Brachiaria brachylopha qui permettent pourtant son développement larvaire complet en élevage. Des deux larves mises en expérience, l'une a choisi Loudetia simplex, l'autre a délaissé S. platyphyllum au profit des autres espèces disponibles, ce qui confirme que cette plante est moins appréciée que les autres par D. grisea, adulte et jeune. Ces résultats concordent donc bien avec nos observations puisque les espèces végétales choisies dans l'expérience permettent effectivement le développement larvaire complet en élevage. Ils nous obligent cependant à nuancer nos conclusions en dévoilant quelques restrictions dans le choix des espèces végétales dans la nature.

D. grisea est donc une espèce particulièrement susceptible de s'adapter : elle est polyphage et capable de se développer sur des Graminées qu'elle ne choisit pas naturellement, dans la nature. C'est la plus ubiquiste de la savane et l'une des plus abondantes dans tous les milieux.

- Gellia dilatata est aussi une espèce polyphage comme dans les élevages. Elle a choisi, dans les conditions de l'expérience, H. diplandra, Loudetia simplex et peut-être Andropogon sp., H. chrysargirea et Brachiaria brachylopha, mais a délaissé S. platyphyllum.

En élevage, un développement complet a pourtant été obtenu sur cette dernière espèce, mais jamais sur L. simplex.

Comme pour D. grisea, G. dilatata est une espèce adaptable puisqu'elle peut se développer sur des espèces végétales qu'elle ne choisirait peut-être pas dans la nature. Cependant les échecs sur des Graminées qui, d'après cette expérience, lui conviennent manifestement, montrent que, comme pour D. phalerata et T. rotundata, elle est dans une certaine mesure vulnérable aux conditions de milieu. C'est une espèce répandue dans tous les milieux de

la savane mais en moins grande abondance que D. grisea.

- Dichelorhinus vittatus est une espèce dont le développement larvaire n'a pu se faire en élevage que sur H. diplandra et H. chrysargirea. Des deux individus testés, l'un a choisi la première et l'autre a délaissé la seconde, sur laquelle nous avons pourtant obtenu le plus facilement son développement larvaire en élevage.

- Aeptus singularis a choisi avec netteté S. platyphyllum, sur laquelle nous n'avons cependant obtenu en élevage qu'un développement larvaire incomplet et, inversement, a dédaigné des espèces végétales qui lui conviennent en élevage : H. chrysargirea et diplandra. Cette espèce semble donc faire un choix pour s'alimenter.

- Deroplax nigropunctata, dont nous ignorons tout en ce qui concerne l'alimentation puisque nous n'avons jamais réussi à l'élever, (les adultes ont survécu plus de 9 mois sur différentes espèces végétales, mais n'ont pas pondu), a choisi H. diplandra et s'est peut-être alimenté un peu sur H. chrysargirea et B. brachylopha. C'est donc probablement une espèce polyphage. Elle est très sensible aux différences de milieu et ne se trouve qu'en savane non brûlée.

- Oncozygidea flavitarsis a été la forme la plus sélective, ne choisissant qu'une seule des 5 espèces végétales radioactives présentées : H. diplandra, sur laquelle en effet le développement larvaire est possible. Elle a délaissé d'autres espèces qui pourtant lui ont convenu en élevage : Andropogon sp. et H. chrysargirea. Cette espèce, bien que polyphage dans les élevages, porte naturellement son choix sur un nombre restreint d'espèces végétales, en l'occurrence une seule dans le cadre de cette expérience.

- Thoria gillonae a refusé S. platyphyllum et B. brachylopha au profit des autres espèces disponibles, ce qui ne contredit pas le fait que son développement larvaire a été obtenu sur A. schirensis.

d) Conclusions

De cette expérience de marquage des plantes-hôtes potentielles, on peut tirer les conclusions suivantes :

- Les espèces qui semblent avoir le moins de préférences alimentaires (r : 0,8 à 1,0), Delegorguella phalerata et Thoria rotundata, sont justement celles qu'il a été le plus difficile d'élever. Leur comportement après le passage du feu montre que les facteurs limitants seraient plutôt liés aux conditions du milieu.

- Les espèces polyphages en élevage, Dymantis grisea, Gellia dilatata, Aeptus singularis et Oncozygidea flavitarsis semblent faire un choix plus ou moins sélectif dans la nature (r : 0.2 à 0.6). Ce sont essentiellement des espèces adaptables aussi bien aux divers milieux qu'à différents types d'alimentation.

- Au cours de cette expérience, ce sont Hyparrhenia diplandra et Loudetia simplex qui ont été le plus souvent choisies (r : 0.9 et 0.8), les 4 autres plantes étant assez équivalentes quant à leur "succès" (r = 0.4 et 0.5). L'échantillonnage des tentatomides testés n'est toutefois pas assez représentatif pour que l'on puisse déduire une "attractibilité" relative des espèces végétales. De plus, le volume des touffes ou quantité de nourriture offerte, leur état physiologique, peuvent introduire des effets attractifs sans relation avec leurs qualités spécifiques.

2) Régime alimentaire

a) Types de régimes

A part les Asopinae qui ont un régime carnivore, les espèces appartenant aux autres sous-familles sont toutes phytophages.

On y trouve (tableau 27) :

- deux espèces strictement monophages, dont les larves ne réalisent leur développement larvaire complet que

TABLEAU 27 - Récapitulation des plantes-hôtes

- 1) permettant en élevage le développement larvaire complet (+), partiel (?) et pas au-delà du 2ème stade (-)
- 2) choisies au cours de l'expérience de choix alimentaire (C) et
- 3) observées dans la nature pour les espèces dont l'élevage n'a pas été tenté .

AS = Andropogon schirensis, HC = Hyparrhenia chrysargirca, H dp = H. diplandra, LS = Loudetia simplex, BB = Brachiaria brachylopha, SP = Schizachyrium platyphyllum, H ds = Hyparrhenia dissoluta, BF = Brachiaria fulva, AM = Andropogon macrophyllus, VG = Vernonia guineensis, A se = Annona senegalensis, PT = Filiostigma thonningii.

	AS	HC	Hdp	LS	BB	SP	Hds	BF	AM	nat.
Sphaerocoris annulus										VG
Sphaerocoris testudogrisea										VG
Deroplax nigropunctata			C							
Cyptocoris lundii	?	?	-	+	?	+	?	?		
Oncozygidea flavitarsis	+	+	+C							
Thoria rotundata	-C	-	?C	-C	-C	-	-			
Thoria gilloniae	+									
Aeptus singularis	+	+	+		+	?C				
Dymantis plana	+	+	-	+	+	-	-			
Dymantis grisea	+	+C	+C	+C	+	+	+			
Delegorguella phalerata	?C	+C	-C	-C	-C	?C	?	-		
Ennius ater	-	-	+	-	-	-	?			
Ennius morio		-	-							
Neococalus clausus	-	-		-		-				
Diploxys angusta										LS
Halydicoris kraatzi										VG
Actuarius varians										Ase
Cyclopelta funebris										PT
Dichelorhinus vittatus	-	+	+C	-	-	-	-			
Gonopsis reuteri	-	-	-	-	-	+				
Gellia dilatata	+	+	+C	-C	-	+				
Gellia punctulata	+					-				
Lobopeltista guineensis	-	-	-	+	-	-				
Macrina juvenca	-	-	-	-	-	?	-	-	+	

sur une seule espèce végétale :

- Gonopsis reuteri sur Schizachyrium platyphyllum
- Lob. feltista guineensis sur Loudetia simplex.

- deux espèces ne pouvant se développer et dépasser le second stade que sur deux espèces végétales :

- Dichelorhinus vittatus sur deux espèces d'Hyparrhenia, H. chrysargirea et H. diplandra. Lorsqu'il a le choix, D. vittatus semble sélectionner une seule de ces deux plantes: H. diplandra.

- Macrina juvenca, observé dans la nature exclusivement sur une Graminée qui ne pousse qu'en lisière, Andropogon macrophyllus, mais capable d'atteindre en élevage le 5ème stade larvaire sur Schizachyrium platyphyllum. Cette espèce, apparemment monophage dans la savane, peut s'adapter et même devenir une espèce parasite et nuisible aux Graminées cultivées (riz).

- Toutes les autres espèces élevées se sont révélées polyphages et capables de réaliser leur développement larvaire sur diverses espèces végétales. Dans la nature cependant, leur choix paraît plus ou moins sélectif. Ceci a également été observé chez Nezara viridula qui, pourtant notoirement polyphage, choisit cependant les plantes-hôtes en fonction de leur état de maturité (Kiritani, Kimura et Nakasuji, 1965).

Il est intéressant de noter que les espèces plus ou moins strictement monophages appartiennent toutes à la sous-famille des Phyllocéphalinae. La réciproque n'est pas vraie puisque Gellia dilatata, de la même sous-famille, s'est révélée polyphage aussi bien dans les élevages que dans son comportement devant un choix d'espèces végétales.

b) Régime alimentaire et comportement

La vie sédentaire qu'entraîne obligatoirement le régime monophage semble liée aux stades les moins mobiles et les plus vulnérables, avec une certaine tendance à se confondre avec le milieu. Les oeufs et les larves des

espèces monophages, Gonopsis reuteri, Lobopeltista guineensis, Macrina juvenca et Dichelorhinus vittatus, sont tous d'une belle couleur verte qui les rend difficiles à distinguer des feuilles sur lesquelles elles restent immobiles. Les larves de Lobopeltista guineensis présentent même de longues expansions latérales qui leur permettent de se confondre admirablement avec les couronnes de poils qui entourent chaque noeud de sa plante-hôte, Loudetia simplex (fig.95).

Rien de tel n'existe chez les Pentatomides polyphages de la savane dont la couleur varie, chez les jeunes, du noir au gris et au beige.

Chez les Asopinae, qui sont prédateurs, certaines espèces semblent avoir les mêmes couleurs que celles de leurs proies (Doricoris pavoninus et Afrius purpureus).

3) Source de nourriture des espèces phytophages

Lorsqu'on observe un Pentatomide s'alimenter sur une plante, on constate, surtout chez une espèce de la sous-famille des Pentatominae, que son rostre change perpétuellement d'orientation en effectuant un mouvement permanent de va-et-vient et qu'il déplace même très souvent le lieu d'impact de sa piqûre.

De fait, les Pentatomides phytophages enfoncent leurs stylets maxillaires et mandibulaires dans la plante, en les guidant avec le labium qui reste à l'extérieur, et sondent les tissus dans toutes les directions en perçant les parois des cellules, ce qui forme une chambre unique par laquelle les liquides peuvent être aspirés (Esselbaugh, 1948).

Nous avons, pour notre part, sectionné le rostre d'insectes pendant leur prise de nourriture et fait des coupes histologiques dans les tissus de la plante en laissant les stylets en place. Sur ces coupes, nous avons observé de nombreuses déchirures mécaniques dans les tissus, toute

Figure 95 - Larve de 4ème stade de Lobopeltista guineensis
sur sa plante-hôte Loudetia simplex.

une zone de cellules vidées de leur contenu, mais aucune trace de nécrose qui pourrait être due à une action chimique de la salive. Les stylets sont en général de taille nettement supérieure à celle des vaisseaux de la plante, ce qui exclut a priori l'idée que ces insectes prélèvent directement et exclusivement la sève des plantes, comme le font certains Homoptères (Davidson, 1923 et Mittler, 1957). Les pentatomides s'alimentent probablement de tout ce qui peut être aspiré grâce aux déchirures occasionnées par les stylets, c'est-à-dire les contenus cellulaires aussi bien du parenchyme que des vaisseaux de la plante. Cela explique que nous n'ayons jamais pu recueillir de liquide par l'extrémité coupée des stylets laissés en place dans les tissus de la plante vivante intacte, comme l'ont fait Kennedy et Mittler (1953) pour analyser la nourriture des pucerons, les stylets n'étant jamais "branchés" directement sur les vaisseaux de la plante.

On voit que l'étude de la consommation chez les insectes phytophages piqueurs pose des problèmes techniques très délicats puisqu'on ne peut pas mesurer directement la quantité de nourriture ingérée.

Les auteurs qui ont réussi à faire l'étude bioénergétique de populations d'insectes présentant ce type d'alimentation ont donc dû faire appel à des procédés indirects pour mesurer la consommation. Wicgert (1964) a estimé la consommation de sève brute dont se nourrit le Cercopide Philaenus spumarius, en rapportant la quantité de liquide excrétée par unité de temps à la valeur calorimétrique de la sève brute dont il a prélevé directement des échantillons sur plantes coupées et qu'il a analysés.

Mc Neill (1971) a mesuré sur les feuilles la surface des zones plus claires vidées de leur contenu cellulaire par le Miride Leptopterna dolobrata et a rapporté cette surface à la valeur calorimétrique des contenus cellulaires par unité de surface de feuille.

Le problème est évidemment tout autre pour les insectes prédateurs piqueurs dont on peut facilement mesurer la consommation en calculant le nombre et le poids de proies vidées de leur contenu. Ainsi Mukerji et Le Roux (1969) ont pu faire le bilan énergétique du Pentatomide Asopinae Fodisus maculiventris en le nourrissant de larves de Galleria mellonella.

Les Pentatomides de la savane étant en très grande majorité phytophages, ne se nourrissant pas exclusivement de sève et les effets de leurs piqûres étant invisibles, l'étude quantitative de leur alimentation s'est heurtée à des problèmes techniques très compliqués et n'a finalement pas été poursuivie.

E. LES ENNEMIS NATURELS

1) Les parasites

On ignore tout du parasitisme des oeufs, car ils sont presque introuvables dans la nature. On sait que ces parasites sont des Hyménoptères appartenant en général aux familles des Scelionidae, Eupelmidae et Encyrtidae. Chez des populations de Nezara viridula suivies par Kiritani, Hokyo et Kimura (1967) dans de grandes cages placées dans les champs cultivés, le parasitisme affecte de 0 à 30 % des oeufs selon les générations. Mais de l'avis même des auteurs, ces observations ne reflètent pas les phénomènes naturels.

Nous avons observé seulement une fois un Mermithidae sortant d'un adulte de Afrius purpureus (Asopinae).

Deux espèces de Tachinaires parasites des Pentatomides de la savane de Lamto ont été recensées et déterminées par le Dr. Crosskey du British Museum. Ce sont Gymnosoma fuscihalateratum et Plesiocyptera sp., espèce probablement nouvelle, proche de F. deserta.

a) Gymnosoma fuscihalterum

Les Pentatomides parasités par cette espèce portaient tous un oeuf, de 1 mm de long environ, collé sur le tégument, parfois deux (fig.96). Le jour où apparaît la puppe du parasite dans la cage, l'adulte parasité est retrouvé mort sans aucune trace apparente de la sortie du parasite.

Entre la date où étaient collectés les Pentatomides dans la savane et la sortie des parasites, il s'est écoulé au maximum 33 jours (tableau 28): la durée du développement du parasite à l'intérieur de l'hôte est donc d'au moins 33 jours.

Un Pentatomide récolté dans la savane et portant un oeuf collé sur le scutellum est mort 14 jours après, en élevage. A la dissection, une larve de Diptère vivante, longue de 2 mm environ, a été trouvée dans la cavité générale. Au bout de 14 jours au moins, la larve du parasite n'avait donc atteint que 2 mm de long.

De la sortie du parasite, qui s'empuise immédiatement, à l'éclosion du Diptère adulte, il s'est écoulé de 7 à 12 jours, selon les cas observés.

Le poids d'une puppe, pleine, pesée le jour de la sortie du parasite, était de 16,3 mg, soit 31 % du poids du Pentatomide à sa mort (Dymantis grisea : 52,5 mg).

Un adulte de Gymnosoma, le jour de son éclosion, pesait 11,5 mg.

b) Flesiocyptera sp. (fig.97)

Les Pentatomides parasités par ce Tachinaire ne présentent aucun signe extérieur de parasitisme. Ils meurent, comme dans le cas précédent, le jour où sort le parasite, qui ne laisse pas plus de trace que précédemment sur son hôte.

Entre la date de la collecte des Pentatomides dans la nature et la sortie du parasite, il s'est écoulé au maximum 32 jours (tableau 28). Le développement du parasite à l'intérieur de l'hôte dure donc au moins 32 jours.

Figure 96 - Oeuf de Gymnosoma fuscihalteratum (Tachinidae)
collé sur le Scutellum d'un mâle de Dymantis
grisea.

De la sortie du parasite, qui s'empuie immédiatement, à l'adulte qui éclot, il s'est écoulé selon les cas de 11 à 15 jours.

A la veille de l'éclosion du parasite adulte, une pupe pesait 34,2 mg. A l'éclosion, la pupe vide pesait 4,7 mg et l'adulte 28,6 mg. Une pupe pleine pesait, deux jours avant l'éclosion, 29 mg, ce qui représente plus du tiers du poids moyen de l'hôte (Dymantis grisea). Une fois vide, elle pesait 3,0 mg et l'adulte, trois jours après sa sortie, pesait 18,7 mg. Il avait donc perdu environ 7 mg en 3 jours.

Un essai d'élevage de ces Tachinaires a été tenté sans succès. Un mâle et deux femelles sont morts en quelques jours, bien qu'ils se soient alimentés sur du coton imbibé d'eau miellée.

Aucune de ces deux espèces de Tachinaires ne semble inféodée à une seule espèce d'hôte. Notons cependant que Plesiocyptera sp. n'a été collecté que sur Dymantis grisea et Dymantis plana.

TABLEAU 28 - Parasites des Fentatomides collectés dans la nature.

<u>Gymnosoma fuscihalteratum</u>			
HOTE		PARASITE	
espèce	date de capture	sortie	éclosion adulte
Lobopeltista guineensis	20/9	23/10	30/10
Ennius ater	20/9	22/9	4/10
Dymantis grisea	20/9	9/10	19/10
<u>Plesiocyptera</u> sp.			
HOTE		PARASITE	
espèce	date de capture	sortie	éclosion adulte
Dymantis grisea	20/9	19/10	3/11
Dymantis grisea		27/9	11/10
Dymantis grisea	20/9	17/10	28/10
Dymantis grisea	20/9	17/10	30/10
Dymantis plana (L5)	20/9	23/9	8/10
Dymantis plana		25/9	10/10

Figure 97 - Plesiocyptera sp. (Tachinidae) ayant parasité
Dymantis plana.
Cliché Y. GILLON

c) Le parasitisme dans la nature

Dans la nature, seuls les individus parasités par Gymnosoma fuscihalteratum sont reconnaissables, grâce aux oeufs du parasite collés sur le tégument (fig.96). Sur les 21665 Pentatomides, jeunes et adultes, capturés dans les relevés, 36 étaient ainsi parasités par cette espèce, ce qui représente 0,17 % des individus.

L'évolution mensuelle du nombre d'individus parasités par Gymnosoma fuscihalteratum passe par deux maximums dans l'année, en mai et en novembre (fig.98).

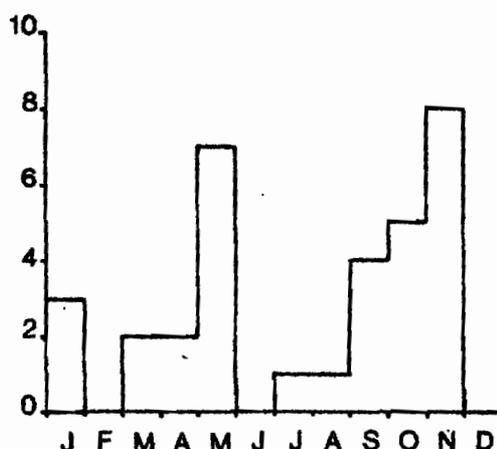


Figure 98 - Evolution mensuelle du nombre de Pentatomides parasités par Gymnosoma fuscihalteratum.

Les individus parasités sont : 11 Delegorguella phalerata, 10 Ennius ater, 4 Ennius morio, 3 Dymantis grisea, 2 Aeptus singularis, 1 Neococalus clausus, 1 Basicryptus pallidus, 1 Cyptocoris lundii, 1 Lobopeltista guineensis, 1 Dymantis plana, 1 Gonopsis reuteri.

Ce sont les adultes et les larves de 5ème stade qui sont parasités. On peut donc penser qu'un certain nombre de larves de 5ème stade parasitées ont mué avant la sortie des pupes puisque la durée du 5ème stade est plus courte que le développement à l'intérieur de l'hôte, les oeufs collés sur le tégument n'étaient donc plus visibles. Le taux de parasitisme serait alors supérieur à 0,17 %.

Une des espèces parasitées, Aeptus singularis, est de très petite taille, et pèse environ 25 mg. Il est probable que le parasite ne peut arriver à maturité sur de si petits hôtes, le poids habituel des pupes représentant les 2/3 du poids de l'hôte.

Il est intéressant de noter que ce ne sont pas les espèces les plus abondantes de la savane qui sont le plus parasitées.

D'après les résultats en élevage, Flesiocyptera sp. serait au moins aussi abondant que Gymnosoma fuscihalteredatum, mais nous ignorons tout de son cycle d'abondance annuel et s'il est réellement inféodé au genre Dymantis.

2) Les prédateurs

D'après certaines expériences, les sécrétions des glandes odorifiques, appelées parfois glandes répugnatoires, des Pentatomides sont toxiques (Conradi 1904). Pourtant les Pentatomides sont la proie d'un grand nombre de prédateurs contre lesquels ces glandes odorifiques paraissent ne pas être une protection très efficace.

D'après Miller (1956), les principaux prédateurs connus d'Hétéroptères sont les Oiseaux, les Reptiles, les Batraciens, les Fourmis, les Araignées et, bien que leur régime alimentaire soit peu connu, probablement les Mammifères insectivores.

a) Les Oiseaux

Les Oiseaux sont probablement les ennemis les plus redoutables des Pentatomides. Knowlton (1944) a recensé,

sur 2373 Oiseaux de l'Utah aux USA, 225 prédateurs de Pentatomides, soit plus de 9 % des Oiseaux examinés. Les 33 espèces auxquelles appartiennent ces prédateurs ingèrent les Pentatomides aussi bien sous forme d'adultes que de larves ou d'oeufs. Nezara viridula, parasite du riz important en Inde, est également apprécié d'un grand nombre d'Oiseaux (Miller, 1956).

D'après Thiollay (1970), les Hémiptères sont un des trois ordres qui constituent la base de la nourriture de plus de la moitié des Oiseaux de Lamto, et plus spécialement pour les Falconidae, les Coucous, les Rolliers, les Moqueurs, les Fauvettes et les Piegrièches.

Nous avons personnellement examiné les contenus stomacaux d'un certain nombre d'Oiseaux collectés par Thiollay à Lamto: sur 33 Rolliers (Coracias cyanogaster, Eurystomus afer et E. gularis), 14 avaient ingéré des Pentatomides et ceux-ci représentaient environ 12 % des proies contenues dans les estomacs, si on excepte les innombrables Termites trouvés dans les estomacs de E. gularis. Sur 35 estomacs de divers Guêpiers (Dicrocerus hirundineus, Melittophagus gularis, M. pusillus et Aerops albicollis), 6 seulement, appartenant tous à l'espèce Aerops albicollis, contenaient des restes de Pentatomides. Ceux-ci représentaient environ 3 % des Insectes capturés par cette espèce.

L'estomac d'une Outarde, Lissotis melanogaster, contenait à lui tout seul, parmi beaucoup de restes d'Hétéroptères, 20 Pentatomides appartenant exclusivement à des espèces de la strate herbacée : Dichelorhinus vittatus, Aeptus singularis, Ennius ater, Ennius morio et Macrina juvenca. Ces Pentatomides représentaient 19 % des insectes contenus dans l'estomac.

Par contre, aucun Pentatomide ne figurait dans les contenus stomacaux de Rapaces diurnes aussi bien que nocturnes, même après un feu de savane.

b) Les Reptiles

Les Serpents sont rarement insectivores, pourtant Miller (1956) cite le cas d'un Cobra dans lequel il a trouvé les restes d'un Pentatomide. Mais parmi les Reptiles, ce sont les Lézards qui sont les prédateurs les plus réguliers d'Hétéroptères, et notamment de Pentatomides.

Le même auteur signale le cas de Mabuia striata, un Lézard africain, qui mange les Pentatomides du genre Sciocoris.

Barbault (1973), étudiant le régime alimentaire des cinq espèces de Lézards de Lamto, trouve des Hétéroptères chez 19 % des individus de Mabuia perrotetis, 13 % de ceux de M. maculilabris, 2% de ceux de M. buettneri, 1 % de ceux de Panaspis nimbaensis, mais jamais chez ceux de Riopa sp.

Nous avons personnellement examiné les contenus stomacaux de deux espèces de Lézards capturés par Barbault à Lamto. 7 Mabuia maculilabris sur les 71 examinés avaient ingéré des Pentatomides vivant dans la strate herbacée : Dymantis grisea et Sandehana labiosa. Ces Pentatomides représentaient environ 3 % des proies ingérées au total. Par contre, aucun des 33 Panaspis nimbaensis ne présentaient de Pentatomides dans leur estomac.

c) Les Batraciens

Essentiellement insectivores, les Batraciens mangent régulièrement des Hétéroptères.

Conradi (1904) a trouvé des Pentatomides dans des estomacs de crapauds, il estime cependant que les Hétéroptères ne fournissent pas plus de 3 % des proies chez ce Batracien.

Barbault (1973), étudiant le régime alimentaire des Batraciens de Lamto trouve que 25 % des individus de Ptychadena pumilio, 13 % des P. maccarthyensis, 11 % des Bufo regularis, 10 % des Hyperolius nasutus, 8 % des Phrynobatrachus gutturosus et P. accraensis, 5 % des Leptopelis viridis, 4 % des Ptychadena oxyrhynchus, ingèrent des Hétéroptères, mais jamais Phrynobatrachus calcaratus, ni Afrixalus weidholzi.

Les mêmes Batraciens habitent une petite savane incluse dans le bloc forestier du sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Leur régime alimentaire a été analysé par l'examen des contenus stomacaux (Bellier et col., 1969). 15 % environ des proies sont des Hétéroptères. Mais parmi eux, les Batraciens montrent une prédilection pour les Lygéides et délaissent les Pentatomides : ceux-ci ne représentent en effet que 15 à 20 % des Hétéroptères ingérés alors qu'en réalité ils constituent 65 % des Hétéroptères de la strate herbacée. Au total, les Pentatomides entrent pour 4 % dans le régime alimentaire des Batraciens de cette petite savane.

d) Les autres prédateurs

Dans la savane de Lamto, les Fourmis et les Araignées sont à tel point prédatrices de Pentatomides, surtout de leurs larves, qu'elles ont rendu impossibles tous nos essais d'élevage en milieu naturel car elles venaient par le sol capturer nos insectes enfermés.

On parle souvent des moeurs "anthropophages" des Pentatomides phytophages qui se nourrissent parfois de leurs propres oeufs, de leurs larves ou d'individus venant de muer. En élevage, nous n'avons observé ce comportement que dans des circonstances particulières où les insectes étaient en surnombre, privés de nourriture ou en présence de plantes desséchées, comme l'ont également constaté Esselbaugh (1948) et Fendergraft (1952), mais en aucun cas lorsque les insectes avaient des plantes vivantes à leur portée. Les Pentatomides affamés recherchent probablement n'importe quelle source d'alimentation liquide, que ce soient leurs congénères plus vulnérables ou de l'eau pure. Ce comportement est donc probablement très rare dans les conditions naturelles et n'a certainement aucune influence sur le peuplement de la savane. Kiritani (1964) et Kiritani, Hokyô et Kimura (1967) pensent cependant que le prédatisme intraspécifique est un des principaux facteurs de la mortalité chez les oeufs et les jeunes larves de Nezara viridula, parasite du riz. Mais il est probable que les facteurs

régulateurs des populations sont très différents dans les milieux artificiels et surpeuplés que sont les champs de riz et dans les milieux naturels.

F. CYCLES ANNUELS DE REPRODUCTION

A part certaines exceptions comme Aeliomorpha divisa, dont la reproduction semble ininterrompue pendant toute l'année, l'ensemble des espèces de Pentatomides a un rythme de reproduction orchestré par celui des saisons.

La plupart des espèces se reproduisent pendant la saison des pluies, puis cessent de pondre à la saison sèche. Les adultes issus de la dernière génération de saison des pluies attendent donc une période plus favorable pour pondre, en général celle des premières grandes pluies, en mars - avril. Il existe donc peu de jeunes pendant la saison sèche.

C'est en effet très généralement au stade adulte que les Pentatomides passent les périodes défavorables (Esselbaugh, 1948). Dans les pays tempérés, les Pentatomides hibernent sous forme adulte pendant tout l'hiver. Mais il ne s'agit pas ici d'hibernation proprement dite puisque les adultes restent actifs pendant la saison sèche et peuvent se reproduire dès qu'on les place dans des conditions favorables.

Une seule espèce, Deroplax nigropunctata, a le comportement inverse. La ponte s'effectue en novembre-décembre, à la fin de la saison des pluies, et les jeunes se développent pendant la saison sèche, de novembre à mars. Il semble d'ailleurs que l'ensemble des Scutellerinae, peu abondants dans la savane de Lamto, aient un cycle un peu analogue puisqu'on ne trouve aucun jeune entre mars et septembre, époque où justement l'ensemble des autres espèces de Pentatomides se reproduisent.

1) Espèces monovoltines

D. nigropunctata, dont la ponte semble déclenchée par l'apparition de la saison sèche, ou d'un facteur dépendant de ce phénomène climatique, ne peut se reproduire qu'une fois dans l'année. Les adultes issus de ces pontes devront donc, pour pondre, vivre jusqu'à la fin de la saison des pluies suivante, donc près de 9 mois. Les estimations de durée de vie adulte dans la nature, l'évolution annuelle de la valeur du sex-ratio et la durée de vie des adultes en élevage concordent bien avec ce cycle de reproduction.

2) Espèces polyvoltines

L'ensemble des autres espèces, dont la reproduction peut se faire en général pendant toute la durée de la saison des pluies, et qui se développent toutes en moins de 3 mois, sont polyvoltines, c'est-à-dire qu'elles présentent plusieurs générations par an.

a) Nombre de générations annuelles

Le nombre de générations par an, déduit de l'évolution mensuelle de l'effectif des jeunes et des adultes a été confirmé par l'évolution de la valeur du sex-ratio chez les adultes.

Certaines espèces ne semblent présenter que deux générations par an : Thoria rotundata, Aeptus singularis et Ennius morio.

La majorité a trois générations par an : Cyptocoris lundi, Oncozygidea flavitarsis, Thoria gilloniae, Dymantis plana, Delegorguella phalerata, Dichelorhinus vittatus, Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis, Sandchana labiosa.

D'autres paraissent se renouveler quatre fois dans l'année : Dymantis grisea et Gonopsis reuteri.

Les premières pontes après la saison sèche ont lieu en mars ou avril selon les espèces, les dernières de l'année entre octobre et décembre, lorsque les pluies diminuent

et que la végétation, après avoir fleuri en septembre-octobre, commence à jaunir et à se dessécher. Quel que soit le nombre de générations, il y a donc une grande simultanéité dans l'apparition des premières générations des différentes espèces et l'arrêt de la reproduction, si l'on excepte D. nigropunctata et Aeliomorpha divisa.

b) Rythme de renouvellement

1) Les deux espèces quadrivoltines, qui ont donc le rythme de renouvellement le plus rapide, ne sont ni plus précoces ni plus tardives à pondre dans l'année que les autres mais une nouvelle génération apparaît tous les deux mois durant la saison des pluies :

- en mars, mai, juillet et septembre pour D. grisea;
- en avril, juin, août et octobre pour G. reuteri.

2) Les espèces qui présentent trois générations par an ont un rythme de renouvellement plus lent, d'une génération tous les trois mois :

- en mars, juin et septembre pour O. flavitarsis, D. plana, L. guineensis et S. labiosa;
- en avril, juillet et octobre pour C. lundi, T. gil. lonae et G. dilatata;

- en mars, juin et octobre pour D. phalerata qui pond jusqu'en décembre;

- mais en mars, mai-juin et juillet-août - donc tous les deux mois - pour D. vittatus, qui s'arrête de pondre tôt dans l'année, en octobre.

3) Les trois espèces qui ont le rythme de renouvellement le plus lent semblent être sensibles à l'interruption de la saison des pluies, appelée "petite saison sèche", aux environs du mois d'août. T. rotundata et A. singularis ne pondent pas pendant les mois de juillet et août, E. morio pendant le mois d'août. Ces trois espèces ne pondraient que pendant deux périodes distinctes de 3 à 4 mois chacune, entre mars et juillet, puis entre septembre et décembre.

c) Caractéristiques biologiques et nombre de générations annuelles

Le nombre de générations par an, pour les espèces polyvoltines dont nous avons pu étudier le cycle, semble lié en premier lieu à la rapidité du développement larvaire, les espèces les plus rapides devant logiquement se renouveler plus souvent. En moyenne, Dymantis grisea et Gonopsis reuteri sont, dans les élevages, parmi les plus rapides à se développer (Tableau 29), mais Cyptocoris lundi et Dichelorhinus vittatus, espèces trivoltines, ont un développement larvaire moyen également rapide.

TABLEAU 29 - Durées minimale et moyenne (en jours) des différentes étapes de la vie en élevage des individus de chaque espèce : de l'oeuf à l'adulte, de l'oeuf à l'oeuf et de l'oeuf à la mort des femelles, comparées au nombre de générations annuelles dans la nature.

	Nombre de gén.	de l'oeuf à l'adulte		de l'oeuf à l'oeuf		de l'oeuf à la mort (♀)	
		min.	moy.	min.	moy.	min.	moy.
<u>Dymantis grisea</u>	4	43	56	57	70	107	120
<u>Gonopsis reuteri</u>	4	44	50	58	64	78	84
<u>Cyptocoris lundi</u>	3	46	54			133	141
<u>Oncozygidea flavitarsis</u>	3	59	84	83	108	216	241
<u>Thoria gilloniae</u>	3	64	76				
<u>Delegorguella phalerata</u>	3		92				183
<u>Dichelorhinus vittatus</u>	3	47	56	64	73	94	103
<u>Gellia dilatata</u>	3	57	76	79	98	110	129
<u>Lobopeltista guineensis</u>	3	50	66	66	82	130	146
<u>Aeptus singularis</u>	2	50	59	60	69	150	159

Les deux espèces quadrivoltines détiennent le record de rapidité en se développant, dans les meilleurs cas, incubation des oeufs comprise, en 43 et 44 jours. Chez les autres espèces à deux et trois générations annuelles, le temps minimal de l'oeuf à l'adulte varie de 46 à 64 jours.

Le nombre de générations par an peut être lié également au temps nécessaire à la maturation des ovaires chez les femelles (tableau 20). En ajoutant ce temps à celui du développement larvaire (incubation des oeufs compris), on obtient le temps minimal qui peut séparer deux générations successives de l'oeuf à l'oeuf (tableau 29).

En élevage, la seule espèce divoltine qui ait pondu, Aeptus singularis, a présenté le temps de maturation le plus court : 10 jours. Les conditions en élevage sont toutefois loin d'être celles de la nature et ne peuvent reproduire les phénomènes qui stoppent la ponte chez les espèces divoltines avant et pendant la petite saison sèche.

Ce sont encore les deux espèces quadrivoltines qui, en moyenne ou d'après les développements les plus courts, ont présenté le temps le plus court entre l'oeuf d'une génération et celui de la suivante. Dichelorhinus vittatus les suit de près, ce qui est logique puisque ses trois générations se succèdent, tous les deux mois dans la nature, comme chez les espèces quadrivoltines.

Le nombre de générations peut être lié aussi à la durée de vie des adultes dans la nature et en particulier des femelles qui vivent plus longtemps (tableau 19). En ajoutant ce temps à celui du développement larvaire (toujours incubation des oeufs comprise), on obtient la durée d'une génération (de l'oeuf à la mort des femelles, tableau 29).

Les trois espèces dont les générations sont les plus courtes sont encore Gonopsis reuteri, Dichelorhinus vittatus et Dymantis grisea, chacune se renouvelant en effet tous les deux mois dans la nature.

Enfin le nombre annuel de générations est en corrélation avec le rythme de ponte (tableau 21). En élevage, les deux espèces qui ont le rythme de ponte le plus rapide sont Dymantis grisea (5,0 oeufs par jour) et Gonopsis

reuteri (4,7 oeufs/j), toutes deux quadrivoltines. Vient ensuite des espèces à 3 générations : Lobopeltista guineensis (3,5 oeufs/j), Dichelorhinus vittatus (3,3 oeufs/j), Gellia dilatata (2,7 oeufs/j) et Oncozygidea flavitarsis (1,5 oeufs/j). La seule espèce divoltine qui a été élevée possède le rythme de ponte le plus lent : Aeptus singularis (1,0 oeuf/j).

Un rythme de ponte rapide rapprocherait donc les générations entre elles.

Il y a en réalité 3 espèces dont les larves se développent plutôt plus vite que les autres et dont les adultes vivent plutôt moins longtemps que les autres dans la nature; leurs générations se succèdent tous les deux mois:

- Dymantis grisea et Gonopsis reuteri, qui ont le temps de se reproduire 4 fois dans l'année,

- Dichelorhinus vittatus qui, pour une raison inconnue, s'arrête de pondre tôt dans l'année, en octobre, et n'a le temps de se reproduire que 3 fois dans l'année.

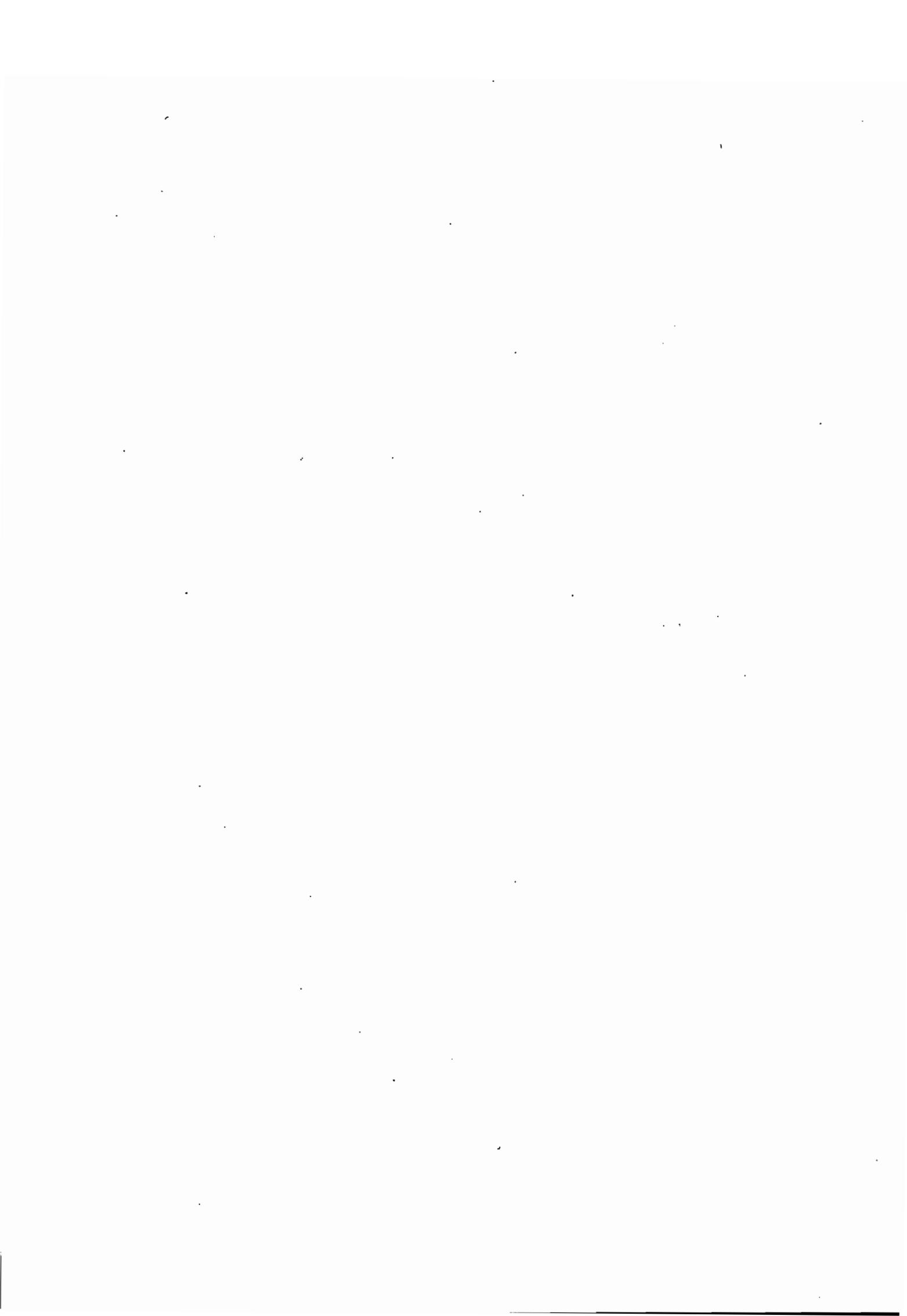
A part Oncozygidea flavitarsis et Delegorguella phalerata dont la durée de vie adulte est probablement surestimée, toutes les autres espèces semblent avoir des générations de durées assez voisines.

Les espèces divoltines se distingueraient des espèces trivoltines par une certaine sensibilité à la petite saison sèche, puisque les adultes de la première génération ne semblent pas pondre avant et pendant la petite saison sèche et ceux de la deuxième génération avant et pendant la grande saison sèche.

CHAPITRE IV

L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE PEUPEMENT :

LE FEU DE BROUSSE.



Les Pentatomides peuvent être regroupés selon quelques caractéristiques qui interviennent dans leur réaction devant le feu et ses répercussions :

- les formes aptères; ce sont toutes les larves et l'espèce adulte Aeptus singularis. Ne pas pouvoir voler est évidemment une caractéristique importante vis-à-vis du feu;

- les espèces à tendance sciaphile, qui vivent au coeur de la strate herbacée, souvent enfouies au plus profond des touffes de Graminées; leur tégument est le plus souvent recouvert d'une couche de terre. Ce sont tous les Graphosomatinae et le Scutellerinae Deroplax nigropunctata (espèces désignées par la lettre s dans le tableau 1);

- les espèces plus héliophiles, et surtout plus mobiles, qui se déplacent dans toutes les couches de la strate herbacée et qui ont tendance à s'envoler à l'approche d'un danger. Ce sont tous les Pentatominae et les Phyllocephalinae.

A. LE FEU

Le feu passe normalement chaque année pendant la saison sèche, lorsque la végétation est la plus pauvre en eau. Une des caractéristiques les plus importantes des feux, dans les savanes préforestières, est leur étendue toujours limitée, par suite des digitations des forêts-galerie qui cloisonnent le paysage. Les savanes ne brûlent jamais toutes le même jour et il y a toujours des zones qui ne brûlent pas pendant un an, mais qui ont alors d'autant plus de chances de brûler l'année suivante, la quantité de combustible s'étant accrue de la production végétale d'une année.

Les caractéristiques physiques du feu ont déjà été décrites (Gillon et Pernès, 1968). Rappelons seulement que les températures provoquées par le feu lui-même sont topographiquement très irrégulières : elles peuvent être très élevées à certains niveaux au-dessus du sol, mais ne

s'élèvent que de quelques degrés au niveau même du sol. Surtout, une touffe de Graminées qui ne brûle pas, un matelas d'herbes qui ne s'enflamme pas, un écran quelconque, représentent autant de refuges pour les insectes. A l'intérieur des touffes de Graminées, Jaeger et Adam (1967) ont relevé des températures de l'ordre de 50 ° au moment d'un passage de feu de savane en Sierra Leone. C'est dire que, bien que spectaculaire, le feu peut ne pas être très destructeur au niveau des insectes et en particulier des Pentatomides dont il est question ici.

Les effets du feu sur la végétation et sur le milieu ont été étudiés par Monnier (1968). Après son passage, le milieu est complètement différent de ce qu'il était avant: d'une couverture végétale dense, il ne reste que des étendues grises de cendres (fig.99). La repousse débute quelques jours après. Un mois plus tard, la savane prend l'aspect d'une pelouse haute dont les touffes sont nettement isolées les unes des autres et ne recouvrent que 40 % de la surface du sol. La reconstitution du tapis végétal est rapide, surtout lors des premières grandes pluies et, quatre mois après le feu, le recouvrement atteint en moyenne 90 %. La savane brûlée restera néanmoins pendant toute l'année différente de la savane non brûlée par son couvert végétal plus faible et par l'absence du matelas d'herbes sèches : la production végétale de l'année précédente. Le milieu sera donc plus perméable aux variations climatiques (Bonvallot - A paraître).

Chaque année, les feux ont été volontairement allumés en janvier et certaines zones ont été protégées par des pare-feux. L'évolution de la faune, dans ces zones brûlées et non brûlées, a été suivie pendant un an après les feux 1 (1962), 2 (1963), 3 (1964), 4 (1965) et pendant trois mois après le feu 6 (1966).

Il arrive qu'exceptionnellement la savane brûle à une toute autre époque; c'est pour étudier les incidences particulières d'un tel phénomène qu'un feu expérimental 5 a été réalisé en avril 1965.

13

Figure 99 - La savane avant et après le passage du feu:
deux milieux entièrement différents.

Les effets du feu sur les principaux groupes d'Arthropodes de la savane ont déjà été étudiés (Gillon et Pernès, 1968; Gillon, 1970); ce sont les résultats relatifs au seul groupe des Hémiptères Pentatomides qui seront discutés ici. On sait que ce groupe est relativement peu touché par le passage même du feu, mais qu'il accuse ensuite fortement le contrecoup du changement du milieu. Les effets du feu sur les Pentatomides sont donc de deux types qui se succèdent dans le temps: d'abord une action directe et immédiate puis une influence indirecte liée à la transformation à long terme du milieu.

Le rythme annuel du peuplement de Pentatomides est soumis à divers facteurs du milieu dont les deux principaux sont les pluies et le feu. Seul le feu est un facteur que l'on peut expérimentalement supprimer du milieu ou déplacer dans le temps, dont on peut donc mesurer l'importance et comprendre les mécanismes. Comparer la savane brûlée à la savane non brûlée est alors un artifice précieux et indispensable pour comprendre les effets spécifiques des feux sur l'évolution du peuplement des Pentatomides. Les zones non brûlées existent naturellement dans la savane étudiée et nous verrons leur importance, mais ce sont des formations éphémères, généralement de faible étendue, qui durent rarement plus d'un an; leur évolution a un caractère artificiel puisqu'elle est due, au départ, à un phénomène exceptionnel qui est l'absence de feu. Le peuplement non soumis à l'influence du facteur feu va évoluer d'une façon particulière, suite exceptionnelle du processus normal qui débute après le passage du feu et se poursuit toute l'année jusqu'au feu suivant. L'évolution du peuplement non soumise, pour une année, à l'influence du feu illustre alors ce que le feu chaque année supprime, modifie ou apporte.

B. LES EFFETS DU FEU AU COURS DES TROIS PREMIERS MOIS

1) L'effet direct du feu sur les Pentatomides

a) Observations

Dès la mise à feu de la savane, on peut observer que, dans le voisinage immédiat, certaines espèces de Pentatomides grimpent rapidement des profondeurs de la végétation vers le haut des tiges et s'envolent. Ce sont toujours les mêmes espèces qui se comportent ainsi : Dymantis grisea, Ennius ater, Ennius morio, Lobopeltista guineensis et Delegorguella phalerata. Lorsque le feu a commencé à progresser, ce comportement s'observe dans toute la savane devant le feu et pendant tout le temps de l'incendie. Les espèces qui se comportent ainsi sont les plus mobiles des Pentatomides, celles qui volent le plus aisément. Elles sont pourtant très difficiles à voir habituellement et ce comportement n'a jamais été observé en aucune autre circonstance.

A partir d'une certaine avance du feu, beaucoup d'insectes refluent vers les zones déjà brûlées en passant par-dessus le rideau de flammes. Des spécimens de diverses espèces ont été retrouvés à moitié calcinés après le feu : adultes et jeunes de Mellia dilatata, adultes de Dymantis grisea, Thoria gilloniae, Lobopeltista guineensis, Cyptocoris lundi et Aëliomorpha divisa. Ce sont aussi bien des espèces à vol prompt comme Dymantis grisea et Lobopeltista guineensis qui s'envolent devant le feu, que des espèces à tendance sciapile et peu mobiles comme Thoria gilloniae et Cyptocoris lundi. Le feu brûle apparemment, au hasard, tous les types de Pentatomides.

b) L'effet des feux de janvier sur l'ensemble du peuplement

En janvier, avant les feux, 939 Pentatomides peuplent en moyenne 1000 m² de savane; après leur passage, il en reste 160. Ils font donc disparaître, en moyenne, 83 % du peuplement.

TABLEAU 30 - Total des Pentatomides sur 1000 m² de savane et pourcentages de disparition par le feu.

	Feux de janvier *					Feu d'avril
	2	3	4	6	V	5
Avant le feu	998	1230	807	640	939	1000
Après le feu	80	140	210	227	160	487
% de disparus : Total	92 %	89 %	74 %	65 %	83 %	51 %
Aptères	79 %	93 %	67 %	76 %	84 %	27 %
Adultes ailés	95 %	86 %	76 %	60 %	83 %	63 %
Adultes ailés sciaphiles	97 %	91 %	83 %	100 %	90 %	59 %
Adultes ailés héliophiles	94 %	85 %	69 %	58 %	79 %	67 %
Distance en km à la ligne de départ du feu.....	0.2	0.5	0.1	2.0		0.2

* Il n'a été fait aucun relevé juste avant et après le feu 1.

Que l'on considère l'ensemble des individus ou seulement ceux qui ne peuvent pas voler, ou encore l'ensemble des adultes pourvus d'ailes, la disparition moyenne au cours des feux est du même ordre de grandeur (tableau 30). A première vue, l'ensemble du peuplement subit donc passivement le passage du feu puisque les adultes capables de fuir disparaissent comme les jeunes qui n'ont aucun moyen particulier de fuir ou de se protéger des flammes.

La disparition respective des aptères et des ailés n'est cependant pas équivalente selon les feux. Les effets des feux 2 et 4 ont été étudiés dans des régions bien brûlées, proches de la ligne de départ du feu (à 100 et 200 mètres) et loin des limites de son extension; après ces feux, les ailés manquent proportionnellement plus que les aptères (Tableau 30). Après les feux 3 et 6, dont les effets ont été étudiés dans la région où ils se sont éteints d'eux-mêmes, loin de leur ligne de départ (500 mètres et 2 km), on retrouve proportionnellement plus d'ailés que d'aptères. Ces constatations confirment nos observations : au début de la progression du feu, les

insectes capables de voler fuient au devant des flammes, mais à partir d'une certaine avance du feu, ils commencent à refluer vers la savane qui vient de brûlé.

Si l'on distingue, parmi les Pentatomides adultes ailés, les espèces sciaphiles des espèces héliophiles plus promptes à s'envoler, la proportion de disparus au sein de chacun de ces groupes est constamment différente : il disparaît toujours proportionnellement plus d'individus sciaphiles que d'héliophiles; puisqu'ils volent moins bien que les héliophiles, ils ont donc brûlé plus qu'eux.

Il disparaît proportionnellement plus d'adultes ailés sciaphiles que d'aptères, une partie de ces adultes a donc pu fuir devant le feu.

Au total, 16 individus sur 100 aptères arrivent, sans aucun moyen de protection autre que celui de se cacher, à subir sans dommage le passage des flammes. Une partie des adultes sciaphiles réussit à s'enfuir. Une partie des héliophiles aussi, mais ils montrent déjà un comportement positif vis-à-vis des zones brûlées puisqu'ils ont le réflexe d'aller s'y réfugier au cours de la progression du feu.

Puisque les sciaphiles disparaissent plus que les héliophiles, le peuplement change de type, la proportion d'héliophiles passant de 68 %, à la veille du feu, à 82 % après son passage (tableau 36).

L'examen des contenus stomacaux montre que les Milans n'ont, au cours des feux, aucune prédilection pour les Pentatomides qui doivent leur sembler de bien piètres proies en comparaison des Acridiens, Sauterelles et Mantes qui volent au devant des feux (Gillon et Roy, 1968; Gillon et Pernès, 1968).

c) L'effet du feu d'avril

Le feu tardif est très particulier, puisqu'il a lieu à l'époque où les Pentatomides, après les premières grandes pluies, ont commencé à pondre; la savane est donc riche de jeunes larves: plus de 300 par 1000 m² (au lieu de 183 en

janvier). De plus, comme la savane n'a pas brûlé depuis plus de 15 mois, la végétation est bien plus fournie, humide, complexe et stratifiée qu'en janvier, douze mois seulement après le dernier feu. Le peuplement de Pentatomides est alors plus riche en espèces sciaphiles et ne compte que 59 % d'héliophiles.

Sur 1000 Pentatomides, on en retrouve 487 par 1000 m² après le passage du feu. Le feu n'a donc fait disparaître que 51 % du peuplement, c'est-à-dire bien moins qu'en janvier où même le feu 6, le moins destructeur, avait tout de même diminué de 65 % le peuplement (Tableau 30).

Sur une même surface il disparaît moins d'individus aptères qu'en janvier et, comme les jeunes sont bien plus nombreux au départ, la proportion épargnée est presque trois fois plus élevée qu'au cours des feux de janvier. Les adultes ailés sont également moins touchés qu'en janvier. Le feu d'avril, pourtant fort et rapide, a apparemment moins perturbé les Pentatomides, probablement parce que le milieu, plus complexe et riche en abris, offre plus de possibilités aux insectes pour se cacher et se protéger des flammes.

Comme après le feu 2, l'effet du feu tardif a été étudié près de son départ (à environ 200 mètres) et loin des limites de son extension. Son effet sur les formes ailées est également plus accentué que sur les aptères.

A l'inverse de tous les feux de janvier, le taux de disparition est faible chez les adultes sciaphiles, moins élevé même que chez les héliophiles; probablement pour les mêmes raisons que chez les aptères, la complexité du milieu permet la survie de beaucoup plus d'insectes qui ne fuient pas le feu.

Le feu tardif a donc sur le peuplement de Pentatomides un effet direct bien moins important que les feux de janvier, et pourtant ce feu était spécialement intense. Il a également peu d'effet sur le type du peuplement car la proportion d'héliophiles reste stationnaire à 60 % (tableau 36).

d) L'effet direct du feu au niveau des espèces

La plupart des espèces sont touchées par le passage du feu et leur nombre diminue.

TABLEAU 31 - Effectif par 1000 m² (N) et pourcentage (%) de chaque espèce avant (A) et après (B) le passage des feux de janvier et du feu d'avril. S = espèces sciaphiles, H = espèces héliophiles.

	Feux de janvier				Feu d'avril				
	N		%		N		%		
	A	B	A	B	A	B	A	B	
S	Cyptocoris lundi	50	14	5.3	8.8	120	80	12.8	16.5
	Oncozygidea flavitarsis	64	6	6.8	3.8	134	13	13.4	2.7
	Thoria rotundata	17	0	1.8	0.0	107	67	10.7	13.8
	Thoria gillonae	138	5	14.7	3.1	33	0	3.3	0.0
	Deroplax nigropunctata	29	1	3.1	0.6	7	20	0.7	4.1
	Dichelorhinus vittatus	25	5	2.7	3.1
	Gellia dilatata	84	0	8.9	0.0	13	33	1.3	6.8
	Gellia punctulata	16	3	1.7	1.9	60	0	6.0	0.0
	Lobopeltista guineensis	53	15	5.6	9.4	27	0	2.7	0.0
H	Aeptus singularis	33	3	3.5	1.9	27	60	2.7	12.4
	Dymantis grisea	112	42	11.9	26.3	33	13	3.3	2.7
	Delegorguella phalerata	19	3	2.0	1.9	366	186	36.6	38.4
	Ennius ater	145	20	15.4	12.5	20	0	2.0	0.0
	Ennius morio	41	9	4.4	5.6
	Aeliomorpha divisa	50	14	5.3	8.8	7	0	0.7	0.0

C'est parmi les espèces héliophiles que se trouvent les espèces les moins touchées par le passage des feux de janvier: Dymantis grisea, Lobopeltista guineensis, Ennius ater. A part Gellia dilatata, qui disparaît totalement, et Aeptus singularis, espèce brachyptère, toutes les autres espèces héliophiles gardent la même importance au sein du peuplement.

Chez les espèces sciaphiles, à l'exception de Cyptocoris lundi, toutes les espèces, et en particulier Thoria gillonae, disparaissent presque totalement: leur importance diminue considérablement au sein du peuplement.

Après le feu tardif, l'espèce héliophile dominante du peuplement, Delegorguella phalerata, reste dominante. A part cela, les effets du feu sur les héliophiles sont inverses de ceux des feux de janvier: Gellia dilatata

et Aeptus singularis sont favorisés par le passage du feu, tandis que les autres espèces sont presque éliminées de la savane brûlée.

Parmi les espèces sciaphiles, Cyptocoris lundi et Thoria rotundata sont moins touchées par le feu que les autres et restent dominantes en savane brûlée.

A l'exception de Cyptocoris lundi, qui est constamment favorisé par le passage du feu, de Oncozygidea flavitarsis et Thoria gilloniae, qui au contraire accusent très fortement le passage des feux, la plupart des espèces n'ont pas un comportement constant au cours des feux de janvier et d'avril.

Après le passage des feux de janvier, ce sont des espèces héliophiles qui dominent le peuplement, alors qu'après le feu tardif, ce sont des espèces sciaphiles qui, en plus de Delegorguella phalerata et Aeptus singularis, dominent le peuplement.

2) Evolution du peuplement pendant le mois suivant

a) Après les feux de janvier

Si la repousse est rapide, le recouvrement au bout d'un mois n'atteint encore que 40 %; les Graminées n'ont que 10 cm de haut et la biomasse végétale n'est que de 50 g par 100 m². Durant ce temps, le peuplement passe en moyenne de 160 à 195 Pentatomides par 1000 m².

Cette stabilité relative n'est cependant qu'apparente. Au cours du mois qui suit chaque feu, le peuplement ne reste pas le même: après les feux 2 et 3, il augmente en nombre, tandis qu'après les feux 4 et 6, il diminue (Tableau 32).

TABLEAU 32 - Relation entre l'effet direct du feu et l'évolution de l'ensemble du peuplement pendant le mois suivant.

	Feu 2	Feu 3	Feu 4	Feu 6	Feu 5
Disparition le jour du feu	92 %	89 %	74 %	64 %	51 %
Reste le lendemain du feu	8 %	11 %	26 %	36 %	49 %
Retrouvé 1 mois après	25 %	17 %	22 %	11 %	25 %

On peut même établir une relation entre l'importance de l'effet direct du feu sur l'ensemble du peuplement et son évolution au cours du mois suivant : plus la disparition a été brutale, plus rapide est la recolonisation du nouveau milieu et inversement. C'est au cours du feu 2 que la disparition la plus importante a été observée, et le peuplement s'accroît le mois suivant de 17 %. Lors du feu 3, où 89 % du peuplement disparaît, il ne s'accroît ensuite que de 6 %. En revanche, après le feu 4 au cours duquel la disparition n'a été que de 74 %, le peuplement continue de diminuer le mois suivant de 4 %, et après le feu 6, au cours duquel on a enregistré le taux le plus faible de disparition, le peuplement diminue de 25 % le mois suivant.

On retrouve ainsi, un mois après, de 11 à 25 % du peuplement qui habitait la savane à la veille du feu; c'est là déjà un peuplement bien plus constant d'une année à l'autre que celui du lendemain du feu où l'on retrouvait de 8 à 36 % des Pentatomides selon les années. Au cours du mois qui suit le passage du feu, il y a donc une sorte de phénomène compensateur qui homogénéise l'hétérogénéité des effets directs du feu.

Les larves, peu nombreuses après le passage des feux et toutes âgées, ont tendance à diminuer, ce qui est normal puisqu'elles ont eu, en un mois, le temps de devenir adultes et que ces adultes n'ont pas encore pondu (Tableau 33).

TABLEAU 33 - Evolution du peuplement sur 1000 m² de savane du lendemain du feu au mois suivant.

		Feux de janvier					Feu avril 5
		2	3	4	6	M	
Jeunes	Après le feu	6	23	53	40	32	207
	1 mois après	18	0	25	0	10	67
Adultes	Après le feu	74	117	157	187	128	280
	1 mois après	229	206	157	67	185	186
Sciaphiles adultes	Après le feu	40	7	47	0	24	140
	1 mois après	47	16	31	7	26	7
Héliophiles adultes	Après le feu	34	110	110	187	104	140
	1 mois après	182	190	126	60	159	179
Proportion d'héliophiles	Après le feu	50%	93%	73%	100%	82%	60%
	1 mois après	76%	92%	83%	90%	87%	97%

Parmi les adultes, les sciaphiles, peu nombreux au lendemain du feu, restent rares, tandis que des changements importants se manifestent chez les héliophiles au cours de ce mois.

Contrairement à tous les autres feux de janvier, après lesquels on peut observer un début de recolonisation du nouveau milieu, il y a, après le feu 6, un phénomène général de fuite hors des zones brûlées puisque les héliophiles passent de 187 à 60 individus par 1000 m². On peut expliquer ce processus de fuite tout à fait spécial, par la présence toute proche, en 1966 et uniquement cette année-là, d'une savane contiguë brûlée dix mois auparavant par le feu tardif 5, présentant donc toutes les caractéristiques d'une savane brûlée, mais dont la couverture végétale a déjà pu se reconstituer. Cette savane est une zone d'attraction positive pour les Pentatomides héliophiles des zones dénudées par le feu récent et peu riches encore de matière végétale. Après les autres feux de janvier, au contraire, les seules zones de refuge sont des savanes brûlées depuis plus d'un an et ce sont alors les zones récemment brûlées qui attirent les héliophiles des zones non brûlées où ils s'étaient réfugiés lors des feux.

Au cours du mois qui suit le passage du feu, le peuplement s'enrichit donc surtout d'espèces héliophiles,

dont la proportion tend à augmenter de 82% à 87% (tableau 36).

b) Après le feu tardif

On a vu que l'effet de ce feu était très spécial. En premier lieu, il a été très peu destructeur, d'où, comme après les feux de janvier les moins destructeurs, une diminution notable du peuplement pendant le mois suivant. Il disparaît ainsi 24 % du peuplement (Tableau 32) et la population passe de 484 à 254 individus pour 1000 m². On retrouve donc 25 % seulement du peuplement qui habitait la savane à la veille du feu, proportion tout à fait équivalente à celle retrouvée un mois après les feux de janvier.

Des larves qui avaient résisté très nombreuses au passage du feu, les 2/3 disparaissent en un mois (Tableau 33). Une partie a dû mourir car, étant jeunes pour la plupart, elles n'ont pas toutes eu le temps de devenir adultes. De plus les pontes collées sur les feuilles de Graminées sont particulièrement vulnérables au feu. Elles ont toutes brûlé le jour du feu et pendant une ou deux semaines, l'absence de végétation, donc de support pour les oeufs, a dû momentanément interrompre la ponte chez les Pentatomides. Le stock de jeunes n'a donc pas été renouvelé.

Les adultes diminuent également. Ce sont les sciaphiles, particulièrement nombreux après le feu, qui désertent complètement le nouveau milieu (Tableau 33). Les héliophiles en revanche ont déjà tendance à recoloniser le nouveau milieu.

C'est au cours de ce mois que le peuplement atteint l'équilibre qui caractérise la savane brûlée, où les héliophiles représentent la grande majorité du peuplement (97 %), comme après les feux de janvier. Le nouveau milieu entraîne le remaniement complet du peuplement de Pentatomides et ceci est d'autant plus net après le feu tardif que le feu avait épargné la plupart des espèces sciaphiles.

c) Au niveau des espèces

Si l'on excepte les répercussions du feu 6 qui a provoqué la fuite presque totale des Fentatomides, les remaniements après les trois autres feux de janvier et ceux qui ont suivi le feu tardif sont tous semblables. Ils révèlent des échanges entre la savane brûlée et les zones proches qui n'ont pas récemment brûlé. Les échanges se font dans les deux sens :

- retour ou arrivée de certaines espèces héliophiles caractéristiques de la savane brûlée. Ce sont des espèces qui réagissent positivement vis-à-vis de la savane brûlée: Dichelorhinus vittatus, Gonopsis reuteri, Lobopeltista guineensis, Sandehana labiosa, Dymantis grisea, Ennius morio.

Notons que Dymantis grisea a déjà commencé à pondre, aussi bien en savane brûlée en janvier que dans celle brûlée en avril;

- départ des espèces sciaphiles, comme Cyptocoris lundi, Oncozygidea flavitarsis, Thoria rotundata et des espèces héliophiles : Delegorguella phalerata, Ennius ater et Gellia dilatata.

TABLEAU 34 - Variations des principales espèces (effectif par 1000 m²) du lendemain du feu (B) au mois suivant (C) après les feux 2,3,4,5 et après le feu 6.

	Feux 2,3,4,5		Feu 6	
	B	C	B	C
Cyptocoris lundi	27	7	.	.
Oncozygidea flavitarsis	9	2	.	.
Thoria rotundata	11	0	.	.
Sepidiocoris noualhierii ad.	3	2	.	.
Delegorguella phalerata	34	0	13	.
Ennius ater	17	5	20	.
Gellia dilatata	11	4	.	7
Deroplax nigropunctata	4	4	.	.
Aeptus singularis	13	16	.	.
Thoria gilloniae	5	7	.	.
Dichelorhinus vittatus	2	14	20	.
Gonopsis reuteri	0	6	.	.
Lobopeltista guineensis	5	17	60	20
Sandehana labiosa	1	5	.	.
Dymantis grisea	48	72	7	7
Ennius morio	6	24	20	7

Grâce à ces échanges, se dessine déjà , un mois après le passage des feux, l'image du peuplement qui va caractériser les milieux brûlés pendant tout le reste de l'année.

Un relevé fait, trois jours après le passage du feu, en 1965, dans une petite zone épargnée, au milieu de la savane brûlée, montre que la faune y a déjà subi quelques remaniements. Certes, la parcelle est un peu plus riche (28 Pentatomides par 100 m²) que la savane environnante (21 par 100 m²) parce qu'elle n'a pas brûlé, mais elle l'est bien moins que les grandes zones de savane non brûlée (91 par 100 m²). Le feu qui est passé tout autour a fait fuir les Pentatomides et le phénomène semble trop récent pour que cette petite parcelle épargnée ait déjà attiré et concentré les espèces qui voudraient s'y réfugier. Dymantis grisea a déserté cette petite zone où il est totalement absent, alors qu'on en trouve 7 par 100 m² dans la savane brûlée tout autour.

Deux relevés de 100 m² faits un mois après le passage du feu 1, l'un à côté de l'autre, mais l'un en savane brûlée et l'autre dans un bas-fond humide qui n'a pas brûlé, permettent de déceler les échanges possibles qui ont pu se faire, en un mois, entre ces deux milieux très différents (tableau 35).

TABLEAU 35 - Comparaison entre deux relevés voisins de 100 m² faits un mois après le passage du feu, l'un en savane brûlée (SB) et l'autre dans un bas-fond non brûlé (SNB) au milieu de la savane brûlée.

	SB	SNB
<i>Dymantis grisea</i>	3	.
<i>Sandehana labiosa</i>	2	.
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	3	.
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	1	29
<i>Sepidiocoris ncualhieri</i>	2	4
<i>Thoria gillona</i>	2	1
<i>Aeptus singularis</i>	1	2
<i>Delegorguella phalerata</i>	.	9
<i>Ennius ater</i>	.	13
<i>Ennius morio</i>	.	8
<i>Gellia dilatata</i>	2	5
<i>Gonopsis reuteri</i>	.	2
<i>Lobopeltista guineensis</i>	.	24
<i>Deroplax nigropunctata</i>	.	2
Total de toutes les espèces	16	102

Le bas-fond humide (SNB) apparaît bien plus riche que la savane brûlée (SB) et que les grandes zones non brûlées (43 Pentatomides par 100 m²), ce qui prouve que cette petite parcelle n'abrite pas seulement la faune d'avant le feu, mais qu'elle a aussi concentré celle des zones voisines brûlées. En particulier, les espèces Oncozygidea flavitarsis, Ennius ater, Lobopeltista guincensis, s'y sont manifestement réfugiées. Au contraire, trois espèces présentes tout autour en savane brûlée, ont déserté le bas-fond humide et herbeux : Dymantis grisea, Sandehana labiosa et Dichelorhinus vittatus, qui justement recolonisent la savane brûlée après les autres feux.

3) Le peuplement deux mois après le passage du feu

a) Après les feux de janvier

Il se trouve en moyenne, en mars, deux mois après les feux, 412 Pentatomides sur 1000 m² de savane, ce qui représente une très nette augmentation de densité depuis le mois précédent (tableau 36).

TABLEAU 36 - Evolution moyenne du peuplement sur 1000 m² de savane la veille du feu (A), le lendemain (B), 1 mois après (C), 2 mois après (D) et 3 mois après (E) en savane brûlée en janvier et en avril.

FEUX DE JANVIER	A	B	C	D	E
Total	939	160	195	412	509
Jeunes	183	32	10	101	201
Adultes	756	128	185	311	308
Adultes sciaphiles	239	24	26	37	78
Adultes héliophiles	517	104	159	274	230
Proportion d'héliophiles (ad+juv)	68%	82%	87%	91%	84%
FEU D'AVRIL					
Total	1000	487	253	567	413
Jeunes	300	207	67	233	147
Adultes	700	280	186	334	266
Adultes sciaphiles	347	140	7	33	20
Adultes héliophiles	353	140	179	301	246
Proportion d'héliophiles (ad+juv)	59%	60%	97%	93%	92%

Cette augmentation est en premier lieu due au fait que les Pentatomides ont commencé à pondre : les larves passent en effet de 10 à 100 par 1000 m².

Elle est due également à l'accroissement de la densité des adultes, qui double, signe que la recolonisation du milieu se poursuit. Ce sont surtout les formes héliophiles qui regagnent les milieux brûlés.

Si l'on sépare les résultats des relevés faits à plus de 100 mètres de la savane non brûlée de ceux faits à moins de 100 mètres, on observe des densités fort différentes : 143 adultes et 73 larves par 1000 m² loin des limites de la savane non brûlée, contre 353 et 108 près de ces limites, donc deux fois plus (tableau 38). Ces valeurs montrent que la recolonisation des milieux brûlés se fait à partir des zones non brûlées, où se sont vraisemblablement réfugiés les insectes le jour du feu. A distance des zones de réserve d'où peuvent migrer les Pentatomides, l'évolution de la savane brûlée présente un léger retard par rapport aux zones limitrophes plus faciles à recoloniser.

Cette recolonisation est directement liée à la repousse de la végétation, dont la biomasse décuple en un mois et offre maintenant 500 g d'herbes vertes par m². Les premières grandes pluies déclenchent simultanément une repousse vigoureuse et la ponte chez les Pentatomides.

La proportion d'héliophiles passe en un mois de 87 % à 91 %, non par suite du départ des espèces sciaphiles, dont la densité reste relativement stationnaire, mais par l'arrivée des héliophiles adultes qui, en plus, se mettent à pondre (tableau 36).

b) Après le feu tardif

Tout se passe, dans cette savane brûlée tardivement, comme après les feux de janvier (tableau 36) : augmentation de la densité globale, éclosions massives de larves, recolonisation du nouveau milieu par les adultes héliophiles. On remarque seulement que, deux mois après le feu tardif, en juin, le taux de jeunes atteint 41 % alors qu'il n'est

que de 25 % en mars, deux mois après les feux de janvier; ceci parce que l'évolution saisonnière de la population est plus avancée : la plupart des femelles sont mûres et ont déjà pondu à l'époque du feu d'avril.

c) Au niveau des espèces

Un certain nombre d'espèces sont plus abondantes qu'au mois précédent (tableau 37).

Parmi les espèces sciaphiles, seule Cyptocoris lundi regagne la savane brûlée aussi bien après les feux de janvier qu'après celui d'avril. Parmi les espèces héliophiles, Delegorguella phalerata et Gellia punctulata ont complètement déserté les milieux brûlés. En revanche, Dichelorhinus vittatus, Gellia dilatata, Ennius morio, Halydicoris kraatzi et surtout Dymantis grisea recolonisent les milieux brûlés après les deux types de feux. Sandehana labiosa, Aeptus singularis et Ennius ater après les feux de janvier, Lobopeltista guineensis après le feu tardif. La première génération de jeunes Dichelorhinus vittatus, Sandehana labiosa, Dymantis grisea et Halydicoris kraatzi apparaît dans les zones brûlées.

TABLEAU 37 - Evolution de la densité (sur 1000 m²) des principales espèces à la veille du feu (A), le lendemain (B), 1 mois après (C), 2 mois après (D) et 3 mois après (E) les feux de janvier et celui d'avril. S = espèces sciaphiles, H = espèces héliophiles.

	FEUX DE JANVIER					FEU D'AVRIL				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
S										
Cyptocoris lundi	50	14	7	22	25	120	80	.	14	13
Oncozygidea flavitarsis	64	6	2	.	2	134	13	.	7	.
Thoria rotundata	17	.	.	.	2	107	67	.	.	2
Thoria gillonae	138	5	7	4	34	33	.	.	.	20
Sepidiocoris noualhieri ad.	1	1	2	4	4	7	13	.	.	.
Sepidiocoris dispar ad.	5	1	4	4	12
Deroplax nigropunctata	29	1	4	3	4	7	20	7	.	4
Delegorguella phalerata	19	3	.	.	.	366	186	.	.	.
Dichelorhinus vittatus	25	5	9	18	63	.	.	40	147	106
Gonopsis reuteri	5	.	6	6	7	13
Gellia dilatata	84	.	4	8	11	13	33	.	20	47
H										
Gellia punctulata	16	3	.	.	2	60
Lobopeltista guineensis	53	15	17	18	26	27	.	20	46	34
Sandehana labiosa	9	1	5	8	3
Aeptus singularis	33	3	11	37	14	27	60	40	13	.
Dymantis grisea	112	42	61	190	135	33	13	100	220	93
Ennius ater	145	20	5	17	43	20	.	.	.	7
Ennius morio	41	9	25	31	31	.	.	.	20	34
Halydicoris kraatzi	3	.	1	8	44	.	.	.	12	.

Si l'on compare la densité des principales espèces de Pentatomides à plus de 100 m de la savane non brûlée et à moins de 100 m, on constate d'abord une plus grande richesse spécifique près des zones non brûlées et, à part Dichelorhinus vittatus, toutes les espèces y sont plus abondantes (Tableau 38).

TABLEAU 38 - Densité (sur 1000 m²) des principales espèces à plus de 100 mètres de la savane non brûlée et à moins de 100 mètres. S = espèces scia- philes, H = espèces héliophiles.

	Plus de 100 m de SNB	Moins de 100 m de SNB
	6	26
	6	4
S	.	5
	.	5
	3	3
	37	13
	3	6
	.	10
	12	20
	.	10
H	.	47
	110	211
	12	18
	18	34
	6	9
Total des espèces	216	461

Les espèces qui augmentent le plus après les feux de janvier sont justement celles qui ont les densités les plus différentes près et loin des zones non brûlées : Cyptocoris lundī, Gellia dilatata, Sandehana labiosa, Aeptus singularis, Dymantis grisea, Ennius ater et Ennius morio. La recolonisation se fait donc graduellement à partir des zones non brûlées.

4) Le peuplement trois mois après les feux

a) Après les feux de janvier

On trouve au mois d'avril 509 Pentatomides par 1000 m², ce qui représente encore une augmentation par rapport au mois précédent (tableau 36). Elle est due, ce mois-ci,

au seul accroissement du nombre de jeunes, qui double en un mois, atteignant la densité de 201 par 1000 m². Les espèces réinstallées en savane brûlée se reproduisent et pondent, mais la recolonisation intense des milieux brûlés par les adultes semble se ralentir.

Les régions proches de la savane non brûlée ne sont pas plus riches que les autres, en adultes au moins. On peut donc considérer que la population de Pentatomides est maintenant stable en savane brûlée et que les espèces ont trouvé le milieu qui leur convenait pour se reproduire.

Comme les espèces sciaphiles ont aussi commencé à se reproduire, la proportion de sciaphiles et d'héliophiles se rééquilibre: les héliophiles représentent alors 84 % du peuplement (tableau 36).

b) Après le feu tardif

Le peuplement ne s'enrichit pas de nouveaux adultes et tend même à s'appauvrir momentanément (tableau 36): les mois de juillet et août sont des périodes où la population totale passe en général par un minimum (fig. 102 A).

c) Au niveau spécifique

En plus des espèces qui avaient déjà commencé à se reproduire le mois précédent, il y a des jeunes de Cyrtocoris lundi, Oncozygidea flavitarsis, Gonopsis reuteri, Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis, Aeptus singularis, Ennius ater, Ennius morio et Menida maculiventris.

Toutes ces espèces, puisqu'elles se reproduisent, montrent qu'elles ont trouvé en savane brûlée le milieu qui leur convenait. Leur présence n'est donc pas liée au hasard de la dilution des individus sur les surfaces disponibles. Leur retour en savane brûlée est un mouvement positif et non passif.

Bien que le nombre d'individus soit resté le même d'un mois à l'autre, il s'est produit cependant quelques remaniements: en particulier deux espèces sciaphiles commencent discrètement à recoloniser la savane brûlée: Thoria gillonae et Sepidiocoris dispar (tableau 37; en compensation,

on observe une baisse de la densité chez certaines espèces héliophiles comme Dymantis grisea, qui a été l'une des premières à pondre en savane brûlée, et dont les adultes, parents de la première génération, commencent à disparaître.

5) Evolution du peuplement en l'absence de feu

Les peuplements des milieux qui n'ont pas brûlé suivent une évolution propre et subissent, à leur manière, les répercussions du feu.

a) De janvier à février

En l'absence de feu, la densité globale des Pentatomides décroît de janvier à février; cette décroissance est la conséquence de la diminution normale du nombre de jeunes qui correspond au moment du cycle annuel où les larves âgées de la dernière génération de l'année deviennent adultes, et plus encore de la disparition d'un grand nombre d'adultes, héliophiles et sciaphiles (tableau 39).

TABLEAU 39 - Evolution moyenne du peuplement sur 1000 m² en savane non brûlée de janvier à avril.

	J	F	M	A
Adultes	756	506	580	598
Jeunes	183	15	39	312
Total	939	521	619	910
Nombre de Sciaphiles	305	151	246	392
Nombre d'Héliophiles	634	370	373	518
% d'héliophiles	68%	71%	60%	57%

C'est pendant la saison sèche que Follet (1970) a observé une nette augmentation de la densité des Pentatomides le long des lisières des forêts-galerie, avant même le passage des feux, ce qui prouverait qu'une partie de la population se réfugie à cette époque dans les milieux plus humides et expliquerait la diminution générale de la population en savane non brûlée.

C'est aussi à cette époque que la sécheresse est maximale dans la savane et que le feu a le plus de chances de se produire s'il n'a pas été volontairement mis avant. Le feu passerait donc à l'époque la moins nuisible pour les Pentatomides, les jeunes les plus vulnérables au feu et les adultes se trouvant au minimum de leur densité.

Toutes les espèces ne sont cependant pas touchées de la même façon par cette baisse générale et certaines deviennent même plus abondantes : Delegorguella phalerata, Dymantis grisea et Sepidiocoris noualhieri (tableau 41). Le peuplement se transforme en un type légèrement plus héliophile par une disparition plus importante des sciaphiles (tableau 39), qui sont plus sensibles aux changements de climat et qui ont la plus forte tendance à se réfugier dans les secteurs les plus humides de la savane.

Entre le peuplement des zones proches (à moins de 50 mètres) de la savane brûlée et celui des zones plus éloignées existent des différences qui traduisent des échanges avec la savane brûlée (tableau 40).

TABLEAU 40 - Evolution comparée du peuplement sur 1000 m² de la savane brûlée (SB) et d'une savane non brûlée qui en est proche (SNB X) ou éloignée (SNB Y) en février, mars et avril.

		F		M		A	
		N	%	N	%	N	%
Sciaphiles	SB	26	13%	37	9%	83	16%
	SNB X	117	24%	191	30%	270	39%
	SNB Y	188	34%	307	51%	565	44%
Héliophiles	SB	169	87%	372	91%	426	84%
	SNB X	373	76%	444	70%	427	61%
	SNB Y	367	66%	293	49%	710	56%
Total	SB	195		409		509	
	SNB X	491		635		697	
	SNB Y	555		600		1275	

On voit que, près de la savane brûlée :

- la densité globale des Pentatomides est plus faible qu'en pleine savane non brûlée;
- la densité des sciaphiles est moins forte;
- celle des héliophiles est, au contraire, légèrement plus élevée.

Dans la frange de savane non brûlée qui borde la savane brûlée, le peuplement apparaît d'un type intermédiaire entre celui de la savane brûlée et celui de la savane non brûlée (tableau 40).

Le même phénomène s'observe au niveau des espèces (tableau 41).

TABLEAU 41 - Evolution de la densité (par 1000 m²) des principales espèces de Pentatomides de janvier à avril en moyenne dans l'ensemble de la savane non brûlée, à moins de 50 mètres de la savane brûlée (X) et à plus de 50 mètres (Y).
S = espèces sciaphiles, H = espèces héliophiles.

	Moyenne				F		M		A	
	J	F	M	A	X	Y	X	Y	X	Y
Cyptocoris lundii	50	22	38	75	20	25	37	39	66	100
Oncozygidea flavitarsis	64	63	131	174	46	82	89	177	90	267
Thoria rotundata	17	3	12	50	4	2	17	7	57	60
SThoria gillonae	138	32	26	55	25	40	11	42	17	91
Sepidiocoris noualhierii	2	15	10	10	8	23	6	15	7	15
Sepidiocoris dispar	5	3	3	5	4	2	.	7	.	9
Deroplax nigropunctata	29	12	26	23	9	15	31	22	33	24
Delegorguella phalerata	19	29	71	149	20	38	94	47	90	222
Dichelorhinus vittatus	25	4	.	1	3	5	.	.	3	.
Gonopsis reuteri	5	4	2	4	1	8	2	2	.	7
Gellia dilatata	84	26	27	71	34	18	31	23	80	85
HGellia punctulata	16	4	1	20	8	.	2	.	3	34
Lobopeltista guineensis	53	37	29	58	41	31	43	13	17	96
Sandehana labiosa	9	9	6	.	7	12	6	5	.	.
Aeptus singularis	33	18	55	74	22	12	56	53	130	64
Dymantis grisea	112	124	83	79	20	128	94	71	66	107
Ennius ater	145	49	62	25	71	23	74	50	13	38
Ennius morio	41	30	10	1	17	45	5	17	.	2
Aeliomorpha divisa	5	4	2	3	8	.	.	3	.	5

- On peut constater que toutes les espèces sciaphiles sont moins abondantes près de la savane brûlée que loin. Il en est de même pour Delegorguella phalerata, qui fuit la savane brûlée, comme on l'a déjà indiqué.

- A l'exception de Lobopeltis guineensis, toutes les espèces héliophiles qui commencent, en février, à recoloniser la savane brûlée - Dichelorhinus vittatus, Gonopsis reuteri, Sandchana labiosa, Dymantis grisea et Ennius morio - sont moins abondantes près de la savane brûlée que plus loin: elles ont quitté les bords de la savane non brûlée.

- Au contraire, toutes les espèces qui sont plus abondantes près de la savane brûlée que loin - Gellia dilatata, Aeptus singularis et Ennius ater - sont des espèces qui recolonisent les milieux brûlés le mois suivant.

b) De février à mars

La densité générale des Pentatomides s'accroît légèrement: les jeunes de la première génération de l'année commencent à apparaître. Le nombre de sciaphiles augmente considérablement, alors que celui des héliophiles reste stationnaire (tableau 39). Comme la densité des Pentatomides décroît le long des forêts-galerie (Pollet, 1970) et donc probablement aussi dans toutes les zones de refuge, on peut penser que l'ensemble de la population se répartit partout dans la savane, les premières grandes pluies redonnant au milieu l'humidité favorable à la reprise de la végétation et un biotope propice aux Pentatomides sciaphiles. Le peuplement devient donc de type plus sciaphile et la proportion d'héliophiles y tombe à 60 %.

Les effectifs de certaines espèces augmentent particulièrement: les sciaphiles Cyptocoris lundi, Oncozygidea flavitarsis, Thoria rotundata, Deroplax nigropunctata et les héliophiles Aeptus singularis et Delegorguella phalerata. Au contraire, Dymantis grisea, Ennius morio, Thoria gillonae et Sepidiocoris noualhieri décroissent en nombre (tableau 41).

Si l'on compare à nouveau le peuplement situé près de la savane brûlée à celui de la pleine savane non brûlée, on constate que (tableau 40) :

- le peuplement y devient aussi abondant;
- il s'enrichit en espèces sciaphiles dans les mêmes proportions que le reste de la savane non brûlée, mais reste néanmoins toujours plus pauvre;
- il s'enrichit en héliophiles contrairement au reste de la savane non brûlée.

En mars, la zone limitrophe de savane non brûlée présente encore un peuplement d'un type intermédiaire entre ceux des deux milieux adjacents, et encore plus différent que le mois précédent de celui de l'ensemble de la savane non brûlée par sa richesse en héliophiles.

Au niveau des espèces également, cette frange est une zone de transition entre les deux milieux (tableau 41). Chez les espèces sciaphiles, la densité suit en général un gradient croissant de la savane brûlée, à la zone limitrophe de la savane non brûlée, jusqu'à la pleine savane non brûlée. Il décroît au contraire pour la plupart des espèces héliophiles.

C'est en mars également que s'observe un gradient dans la distribution des espèces montrant la recolonisation progressive des zones brûlées à partir de la savane non brûlée.

c) De mars à avril

Comme en savane brûlée, la densité des jeunes Pentatomides s'accroît (tableau 39): c'est la pleine période de reproduction. La proportion d'héliophiles diminue encore un peu par l'accroissement plus important du nombre de sciaphiles.

Près de la savane brûlée, le peuplement est de nouveau moins dense que plus loin, mais présente encore un type intermédiaire entre ceux des deux milieux. Toutefois, les différences avec la pleine savane non brûlée s'amenuisent (tableau 40). La zone limitrophe de la savane non

brûlée semble se vider de ses héliophiles: ils y sont moins nombreux que dans le reste de la savane non brûlée et leur densité y est devenue semblable à celle de la savane brûlée. Les échanges se sont donc apparemment ralentis entre la savane non brûlée et la savane brûlée.

Dans l'ensemble, la densité de toutes les espèces s'accroît en savane non brûlée, sauf pour Ennius ater et Ennius morio, qui disparaissent nettement, et Dymantis grisea, qui perd sa relative importance. Oncozygidea flavitarsis et Delegorguella phalerata deviennent les espèces dominantes des milieux non brûlés.

6) Bilan au bout de trois mois

Considérant que la savane brûlée a désormais acquis une certaine stabilité et que le gros des échanges avec les zones non brûlées est terminé, on peut essayer de faire le bilan des phénomènes liés directement au passage du feu et à ses répercussions immédiates. Pendant les trois premiers mois qui suivent le passage du feu, le peuplement de Pentatomides a subi en effet, dans toutes les parties de la savane, de profonds remaniements.

En savane brûlée, la faune est profondément perturbée par le passage du feu qui brûle et fait fuir 80 % du peuplement; de plus, le milieu est complètement transformé. En trois mois, s'organise dans ce nouveau milieu un peuplement différent de celui qui habitait la savane avant le feu, mais au total toujours plus pauvre.

En l'absence de feu, l'équilibre du peuplement ne reste pas figé mais évolue, d'une part à cause de l'existence de milieux brûlés jamais très éloignés qui attirent certaines espèces et en excluent d'autres, d'autre part en fonction de l'évolution du milieu lui-même. Il est difficile d'imaginer ce qu'il adviendrait du peuplement en l'absence totale de feu dans la région, les héliophiles ne pouvant pas quitter les milieux envahis par la végétation pour des milieux dénudés à coloniser. Seraient-ils peu à peu éliminés par le milieu couvert qu'envahiraient les espèces

sciaphiles ?

La recolonisation des milieux brûlés se fait d'abord par les espèces héliophiles les plus mobiles, ensuite plus discrètement par les espèces sciaphiles. Au bout de trois mois, la proportion d'héliophiles est encore de 84 %, alors qu'elle n'était que de 68 % avant les feux.

Dans les milieux préservés du feu, le peuplement s'appauvrit en héliophiles et devient d'un type plus sciaphile qu'avant les feux, bien que Delegorguella phalerata, considéré comme une espèce héliophile, devienne dominant dans ces milieux.

Comme les espèces héliophiles sont les premières à pondre, le cycle du peuplement de savane brûlée paraît plus précoce : dès le mois de mars, les jeunes représentent 25 % de la population alors que la première vague de jeunes n'apparaît qu'en avril dans la savane non brûlée.

Pendant les trois mois qui suivent le passage du feu, il existe dans le peuplement de Pentatomides un gradient depuis un type très héliophile en savane brûlée vers un type bien plus sciaphile en savane non brûlée. Au bord de la savane brûlée, le peuplement n'a pas les traits accusés d'un type non brûlé mais présente au contraire des caractères intermédiaires entre les deux peuplements.

On ne peut expliquer la richesse plus grande en héliophiles des bords de la savane non brûlée par la présence des espèces réfugiées au moment du feu, parce que les relevés ont tous été faits en amont du parcours du feu. Même si c'était le cas, les sciaphiles déplacés seraient, eux aussi, plus abondants que dans le reste de la savane non brûlée; or il n'en est rien.

Ce type de répartition selon un gradient aussi net évoque un déplacement progressif des héliophiles depuis les zones lointaines de la savane non brûlée jusqu'à la pleine savane brûlée. Ces espèces se rapprocheraient peu à peu de la savane brûlée en février, et se concentreraient donc dans les zones proches de la savane brûlée, puis commenceraient à passer dans la savane brûlée en mars et

enfin, avec un certain retard, se propageraient dans toutes les parties de la savane brûlée en avril. Inversement, les sciaphiles s'éloigneraient de la savane brûlée. De tels phénomènes semblent indiquer que l'influence de la savane brûlée se ferait sentir au-delà de ses frontières; il est toutefois difficile de dire jusqu'où puisque, malheureusement, l'échantillonnage réalisé n'est pas complet, les relevés les plus lointains n'étant jamais éloignés de plus de 250 mètres de la savane brûlée.

Cette influence expliquerait l'attraction lointaine des héliophiles pour la savane brûlée et la désertion des sciaphiles en direction des zones éloignées de la savane brûlée. On peut penser à une influence physique et climatique à distance. Le sol nu et noir de cendres de la savane brûlée doit emmagasiner la chaleur bien plus intensément que la savane non brûlée. De plus le sol y est soumis à une forte évaporation qui peut rapidement épuiser sa réserve d'humidité et créer des conditions climatiques extrêmes, très différentes de celles des zones couvertes d'une végétation qui forme écran et matelas thermo-régulateur. Disons que, dans certaines limites, le climat aux environs de la savane brûlée doit être bien plus chaud et sec, avec des variations d'amplitude plus grandes. C'est ce gradient climatique qui réglerait les déplacements des Pentatomides.

Au bout de trois mois, Dichelorhinus vittatus, Halydicoris kraatzi et Dymantis grisea sont plus abondantes en savane brûlée qu'avant les feux, comme si le nouveau milieu créé par le feu les stimulait. Les deux premières espèces désertent même complètement les milieux non brûlés.

Ennius ater, Ennius morio sont moins nombreux qu'avant les feux mais montrent une nette préférence pour les milieux brûlés.

En savane non brûlée, Oncozygidea flavitarsis, Delegorguella phalerata, Cyptocoris lundi, Aeptus singularis et Thoria rotundata sont plus abondants qu'avant les feux, bien adaptés qu'ils paraissent être aux milieux fermés et ombragés qui se constituent en l'absence de feu.

En plus de ces cinq espèces, Thoria gilloniae, Lobopeltista guineensis, Gellia dilatata, Gellia punctulata et Deroplax nigropunctata sont mieux représentés en savane non brûlée qu'en savane brûlée.

Dans le cas particulier du feu tardif, les répercussions du feu sont bien plus importantes. Comme nous l'avons constaté, le peuplement évolue, en l'absence de feu, vers un type plus sciaphile jusqu'en avril. Sa transformation en un type héliophile caractéristique de savane brûlée suppose un remaniement encore plus complet. Bien que le peuplement soit au départ différent, les conséquences du feu sont semblables dans tous les cas et il se reconstitue un peuplement identique à celui qui apparaît après les feux de janvier. Ceci tend à prouver que l'influence du nouveau milieu est prédominante sur le peuplement.

Les conséquences d'un feu tardif sur Oncozygidea flavitarsis, Thoria rotundata, Gellia punctulata, Aeptus singularis et surtout sur Delegorguella phalerata sont extrêmes: ces espèces sont littéralement exclues du nouveau milieu.

Ce sont les mêmes espèces qu'après les feux de janvier qui recolonisent le nouveau milieu. Trois mois après le feu tardif, Dichelorhinus vittatus devient dominant, alors qu'on n'en trouvait pas un seul avant le feu.

C. LES EFFETS A LONG TERME DU FEU

1) Après les feux de janvier

a) Evolution du peuplement jusqu'au feu suivant

Le peuplement de Pentatomides reste deux fois moins abondant en savane brûlée qu'en savane non brûlée, et cela même si l'on ne considère les peuplements qu'à partir de mai, époque à laquelle ils semblent avoir acquis une certaine stabilité (tableau 42).

TABLEAU 42 - Evolution comparée du peuplement en savane brûlée (SB) et en savane non brûlée (SNB). Effectifs sur 1000 m².

	J*	F*	M*	A*	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
S.B.													
Total	160	195	412	509	539	458	422	568	502	714	778	845	6102
Jeunes	32	10	101	201	185	158	151	214	206	336	331	242	2167
Adultes	128	185	311	308	354	300	271	354	296	378	447	603	3945
Sciaphiles	28	26	37	83	86	76	90	172	164	219	231	178	1390
Héliophiles	132	169	375	426	453	382	332	396	338	495	547	667	4712
% d'héliophiles	82%	87%	91%	84%	84%	83%	79%	70%	67%	69%	70%	79%	77 %
S.N.B.													
Total	984	569	569	860	1176	866	819	713	1186	830	1637	1077	11286
Jeunes	195	22	34	277	364	245	298	267	426	332	697	415	3572
Adultes	789	547	535	583	812	621	521	446	760	498	940	662	7714
Sciaphiles	360	173	234	398	452	352	292	335	521	392	954	445	4908
Héliophiles	624	396	335	462	724	514	527	378	665	438	683	632	6378
% d'héliophiles	63%	70%	59%	54%	62%	59%	64%	53%	56%	53%	42%	59%	57 %

* Les peuplements des quatre premiers mois en savane non brûlée diffèrent de ceux du tableau 39 car on a groupé ici les peuplements de la savane brûlée depuis plus d'un an avec ceux des savanes brûlées depuis 2 et 3 ans.

La différence entre les deux populations ne s'amenuise guère avec le temps et la densité s'accroît parallèlement au cours de l'année dans les deux milieux (fig. 102A).

Le nombre d'héliophiles reste légèrement plus faible en savane brûlée, mais la différence tend à diminuer avec le temps, car leur densité reste relativement stationnaire en savane non brûlée, tandis qu'elle tend à s'accroître en savane brûlée.

En revanche, si le nombre de sciaphiles augmente tout le long de l'année en savane brûlée, il reste cependant toujours trois fois moins élevé qu'en savane non brûlée, dans laquelle leur densité tend continuellement à s'accroître.

Le feu limite donc la population de Pentatomides. En son absence, non seulement son effectif s'accroît presque du double mais sa composition change, passant d'un type à tendance héliophile à un type plus sciaphile.

La savane brûlée se présente comme un milieu pauvre en possibilités écologiques. Chaque année, que le feu passe ou non, l'évolution annuelle du tapis végétal offre aux formes héliophiles les mêmes possibilités : la strate des herbes vivantes et dressées produites dans l'année (fig. 100 A). Le handicap que représentent au départ l'action directe du feu sur les Pentatomides et la disparition temporaire de la strate herbacée peut suffire, à lui seul, pour expliquer la légère différence dans la densité des héliophiles en savane brûlée et en savane non brûlée, différence qui tend à disparaître en fin d'année.

En revanche, le feu détruit la strate des herbes sèches qui représente l'accumulation de la production végétale de l'année précédente. Elle ne se reconstitue que très lentement et n'offre alors, pendant un an, que peu de possibilités aux sciaphiles. Si le feu ne passe pas, cette strate supplémentaire, qui ne peut qu'augmenter avec le temps, offre de plus en plus d'habitats propices aux sciaphiles dont la population s'accroît constamment au cours de l'année (Fig. 100 B).

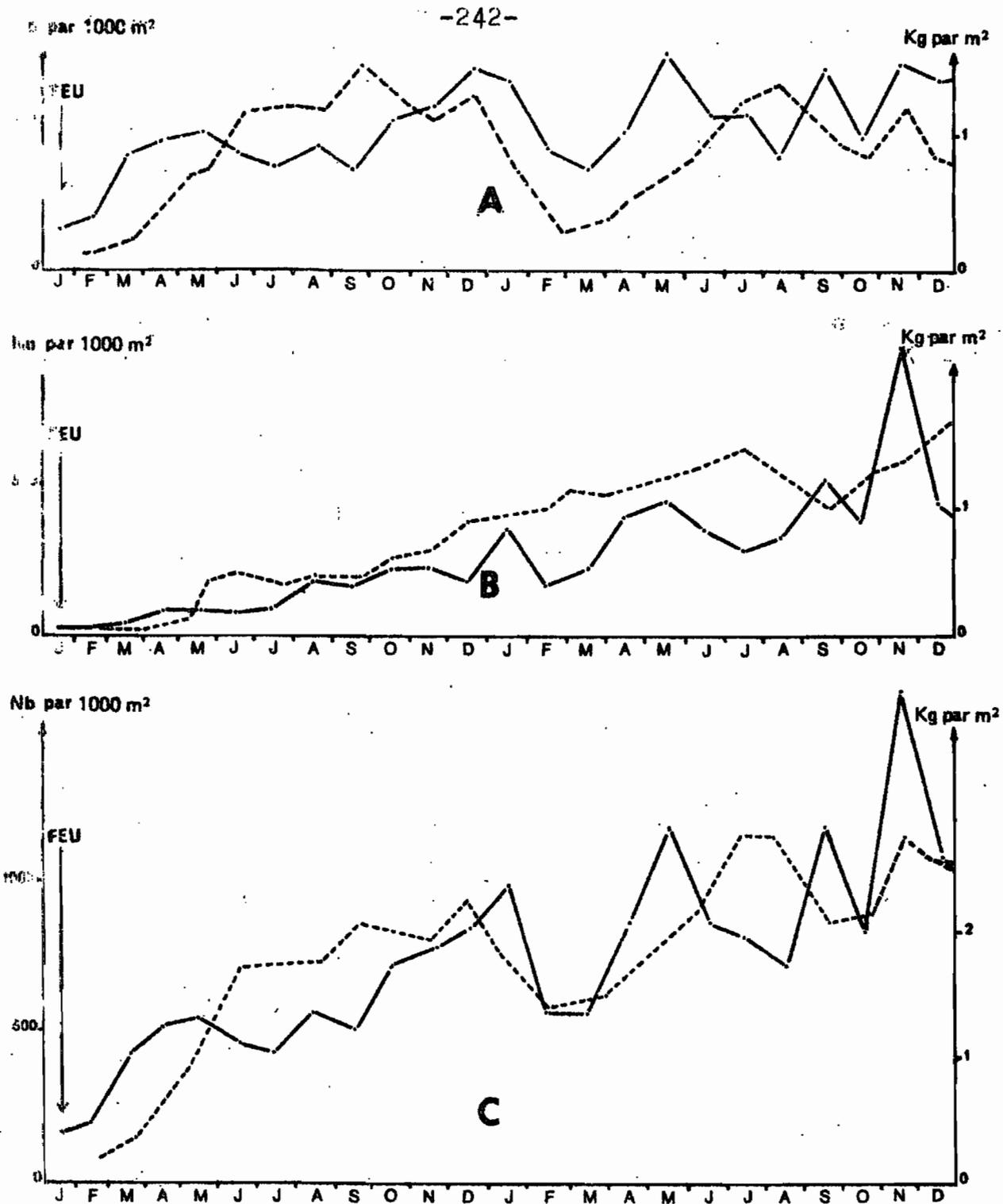


Figure 100 - Évolution mensuelle de l'effectif des Pentatomides (en traits pleins) comparée à celle de la quantité de végétation (en pointillés) pendant l'année qui suit le passage du feu et l'année suivante si le feu ne passe pas (d'après ROLAND, 1967).
 A: évolution des espèces héliophiles comparée à celle de la partie vivante de la végétation. B: évolution des espèces sciaphiles comparée à celle de la partie morte de la végétation. C: Evolution de l'ensemble des Pentatomides comparée à celle de la charge totale de la végétation.

Au total, le peuplement de Pentatomides croît proportionnellement à la charge totale de la végétation, c'est-à-dire qu'il y a d'autant plus de Pentatomides que le volume habitable et le nombre de strates végétales sont grands (fig. 100 C). La complexité du milieu favorise le peuplement de Pentatomides.

b) Comparaison de la composition spécifiques des peuplements en savane brûlée et en savane non brûlée

La répartition et les surfaces relatives des deux milieux varient selon les années mais ils sont toujours présents.

Les insectes ont ainsi constamment le choix entre savane brûlée et savane non brûlée; la composition des peuplements à un instant donné est alors la résultante des préférences de chacune des espèces pour l'une ou pour l'autre. Comme les savanes évoluent constamment depuis le jour du passage du feu, leur attractivité pour chaque espèce évolue aussi et la composition des peuplements varie dans le temps, ce qui suppose des échanges continus entre les deux milieux et de constants remaniements au sein des peuplements.

Certaines espèces montrent une nette préférence :

- Dichelorhinus vittatus, Dymantis grisea, Sandehana labiosa, Ennius ater, Ennius morio, Actuarius varians et Sepidiocoris dispar préfèrent toute l'année la savane brûlée (fig. 101).

- Thoria rotundata, Cyptocoris lundi, Delegorguella phalerata, Oncozygidea flavitarsis, Aeptus singularis, Deroplax nigropunctata, Sepidiocoris noualhieri et Gellia punctulata préfèrent la savane non brûlée (fig. 102).

- Gellia dilatata, Thoria gillonae, Lobopeltista guineensis, Eusarcoris purpurissatus regagnent la savane brûlée seulement après que l'influence du feu est un peu atténuée (fig. 103 A, B, C et D).

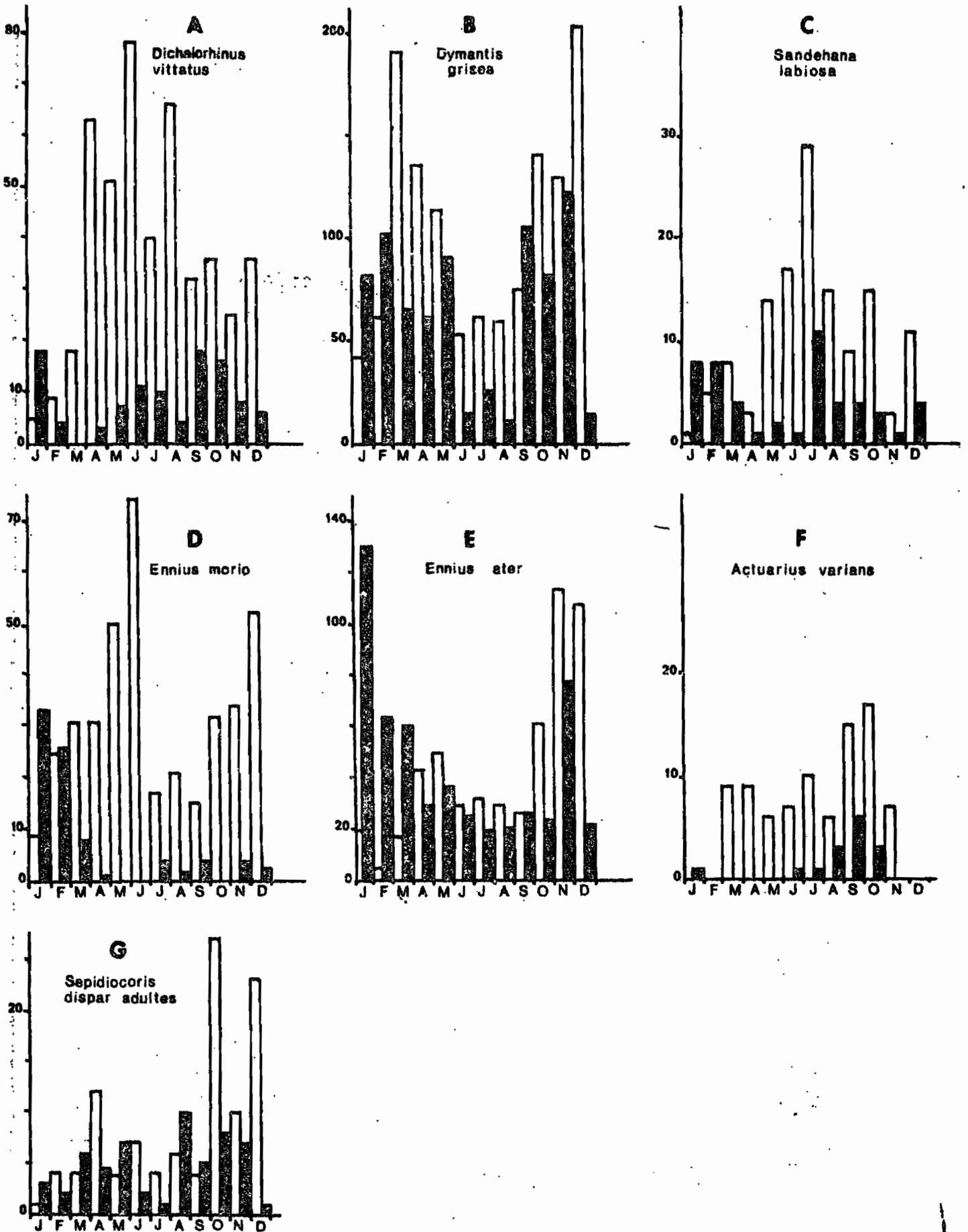


Figure 101 - Evolution mensuelle comparée de l'effectif des principales espèces de Pentatomides par 1000 m² de savane brûlée (en blanc) et de savane non brûlée dans l'année (en noir).

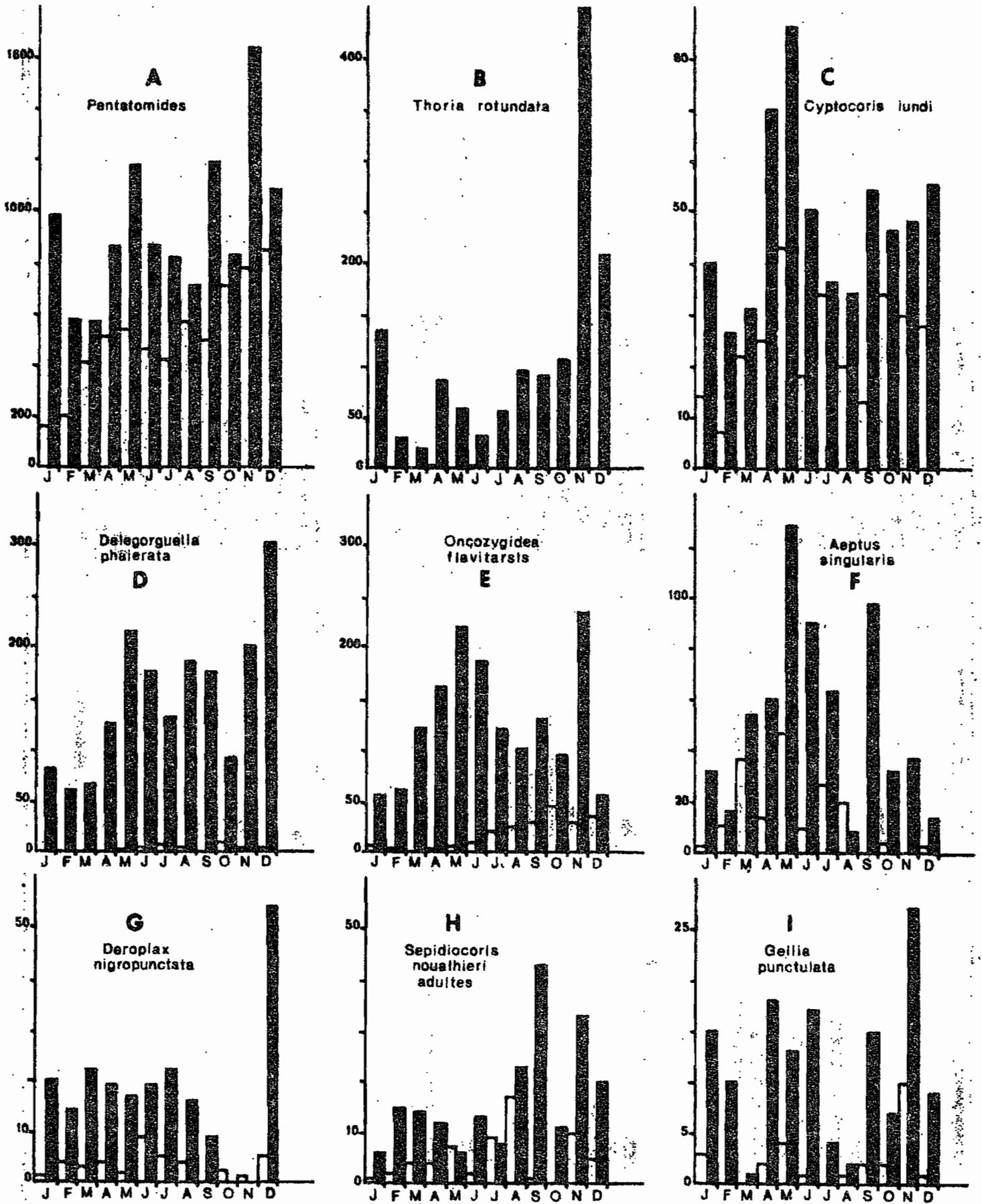


Figure 102 - Evolution mensuelle comparée de l'effectif des principales espèces de Pentatomides par 1000 m² de savane brûlée (en blanc) et de savane non brûlée dans l'année (en noir).

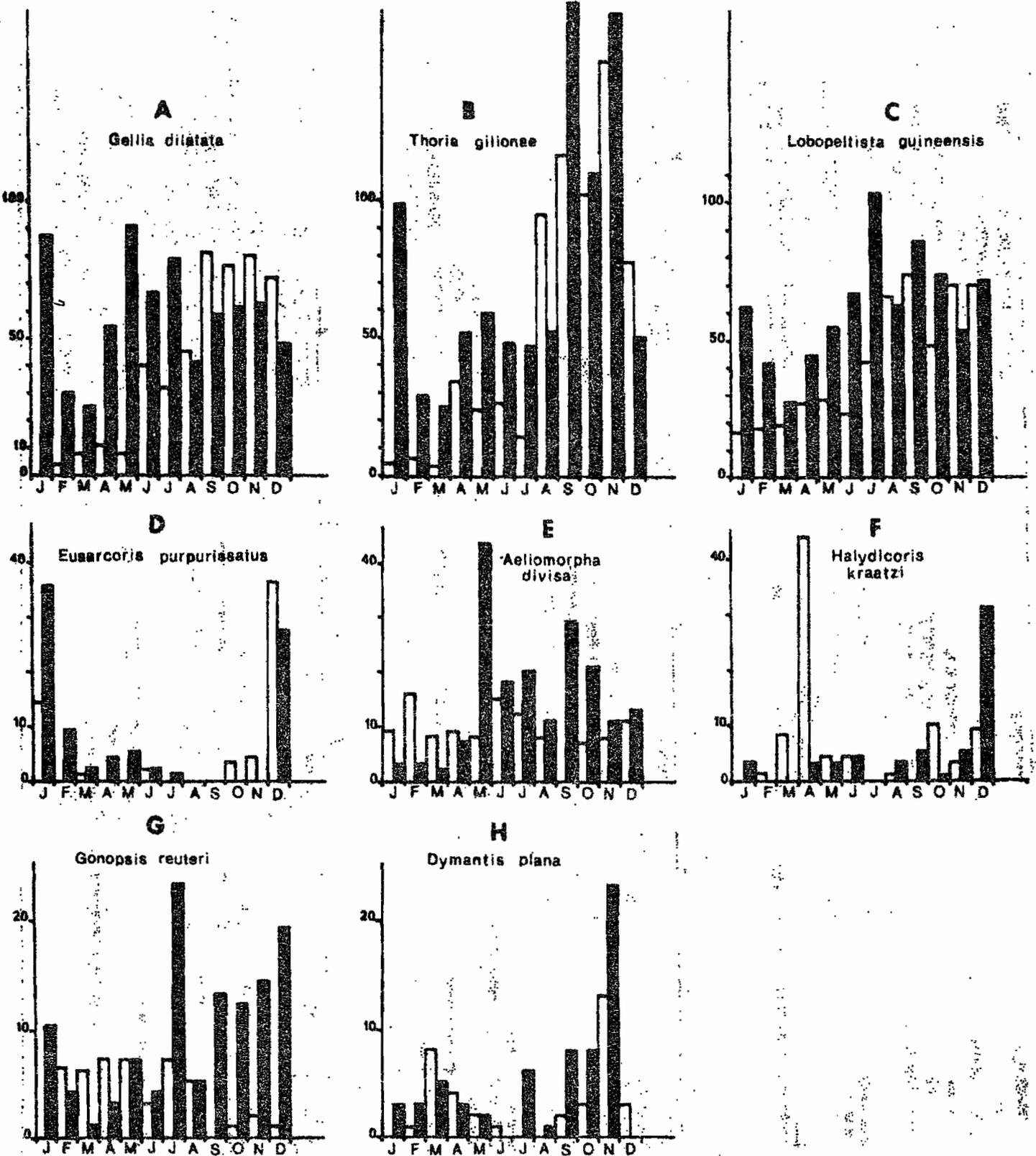


Figure 103 - Evolution mensuelle comparée de l'effectif des principales espèces de Pentatomides par 1000 m² de savane brûlée (en blanc) et de la savane non brûlée dans l'année (en noir).

- Aeliomorpha divisa, Halydicoris kraatzi, Gonopsis reuteri, Dymantis plana gagnent au contraire la savane brûlée juste après le feu. Lorsque les différences entre les deux milieux s'amenuisent ou lorsque la savane brûlée a perdu le caractère favorable qu'elle avait, elles se répartissent ensuite dans les deux milieux ou gagnent même sélectivement la savane non brûlée (Fig. 103 E, F, G, H). Ce phénomène s'explique très bien pour Halydicoris kraatzi par exemple, car il trouve une Composée qu'il affectionne particulièrement, Vernonia guineensis, qui croît et fleurit après le feu. Lorsque cette plante se lignifie et sèche, Halydicoris kraatzi la quitte et se répartit sur diverses autres plantes (Duviard 1970).

Dans les deux milieux s'organisent donc deux peuplements différents, au sein desquels les espèces se répartissent inégalement (tableau 43 et fig. 104). Les milieux brûlés étant plus pauvres, il peut arriver que certaines espèces y soient, en valeur absolue, moins abondantes qu'en savane non brûlée mais que leur importance relative au sein du peuplement y soit plus grande; Thoria gillonae, Ennius ater, Lobopeltista guineensis et Gellia dilatata montrent ainsi une nette attirance pour la savane brûlée (tableau 43).

TABLEAU 43 - Effectifs et fréquences relatives des principales espèces de Pentatomides en savane brûlée (SB) et en savane non brûlée (SNB) (1000 m² par mois dans l'ensemble de l'année).

	Effectifs		Pourcentages	
	SB	SNB	SB	SNB
<i>Dymantis grisea</i>	1258	773	20.6 %	6.8 %
<i>Thoria gilloniae</i>	659	905	10.8 %	8.0%
<i>Ennius ater</i>	530	529	8.7%	4.7%
<i>Lobopeltista guineensis</i>	489	736	8.0%	6.5%
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	459	105	7.5%	0.9%
<i>Gellia dilatata</i>	457	700	7.5%	6.2%
<i>Ennius morio</i>	391	84	6.4%	0.7%
<i>Cyptocoris lundii</i>	288	576	4.7%	5.1%
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	202	1523	3.3%	13.5%
<i>Aeptus singularis</i>	176	630	2.9%	5.6%
<i>Sandchana labiosa</i>	130	51	2.1%	0.5%
<i>Sepidiocoris dispar</i>	124	71	2.0%	0.6%
<i>Aeliomorpha divisa</i>	111	181	1.8%	1.6%
<i>Cyclopelta funebris</i>	104	12	1.7%	0.1%
<i>Actuarius varians</i>	86	15	1.4%	0.1%
<i>Halydicoris kraatzi</i>	84	58	1.4%	0.5%
<i>Sepidiocoris noualhicri</i>	73	258	1.2%	2.3%
<i>Deroplax nigropunctata</i>	40	212	0.7%	1.9%
<i>Delegorguella phalerata</i>	27	1809	0.4%	16.0%
<i>Thoria rotundata</i>	4	1368	0.1%	12.1%

c) Stades d'évolution du peuplement

Les milieux brûlés coexistent avec les milieux non brûlés mais ce sont, en réalité, deux stades d'évolution d'une même savane. Après le feu, le milieu repart à zéro et évolue jusqu'au feu suivant. Si le feu ne passe pas, l'évolution se poursuit et le milieu se complexifie. Le peuplement qui habite ces savanes va donc évoluer lui aussi et sa composition va varier en fonction de l'âge du milieu. Les phénomènes peuvent être résumés ainsi : le jour du feu, toutes les espèces sont touchées. Un mois après, Dichelorhinus vittatus et Gonopsis reuteri gagnent les zones brûlées. Deux mois après, en mars, Dymantis grisea, Sandchana labiosa, Ennius morio, Actuarius varians, Halydicoris kraatzi et Dymantis plana colonisent à leur tour la savane brûlée. En avril, c'est le tour de Ennius ater,

en août celui de Gellia dilatata, Thoria gillonae et Lobopeltista guineensis, en octobre de Eusarcoris purpurissatus.

Un an après, si le feu ne passe pas, certaines espèces commencent à prédominer dans le peuplement : Thoria rotundata, Cyptocoris lundi, Delegorguella phalerata, Oncozygidea flavitarsis, Aeptus singularis, Deroplax nigropunctata, Sepidiocoris noualhicri, Gellia punctulata. On ne peut toutefois pas faire abstraction du feu qui passe dans le voisinage et crée un pôle d'attraction ou de répulsion suivant les espèces. Il n'est donc pas possible de prévoir ce qu'il adviendrait, en l'absence totale de feu dans la région, de toutes les espèces héliophiles qui quittent la savane non brûlée pour les zones brûlées. Sans doute l'équilibre serait-il un peu différent et ne s'établirait-il que plus progressivement.

d) Les espèces dominantes des peuplements.

En savane brûlée dans l'année, une espèce domine nettement les autres : C'est Dymantis grisea, qui représente à elle seule, dans l'ensemble de l'année, plus de 20 % du peuplement (tableau 43). Elle est deux fois plus abondante que toute autre espèce de ce milieu. Dymantis grisea et la seconde espèce par ordre d'importance en savane brûlée, Thoria gillonae, sont également parmi les plus fréquentes en savane non brûlée, où elles occupent les 4ème et 5ème rangs par ordre d'importance (fig. 104).

En savane non brûlée, trois espèces dominant de façon presque équivalente : Delegorguella phalerata, Oncozygidea flavitarsis et Thoria rotundata (tableau 43). Parmi elles, deux sont presque inconnues en savane brûlée, ou en tout cas très rares; Delegorguella phalerata et Thoria rotundata et la troisième, Oncozygidea flavitarsis, y est peu abondante (9ème par ordre d'importance).

Les espèces qui dominant en savane brûlée sont donc les plus ubiquistes de la savane, les plus adaptables à des conditions écologiques différentes, les moins exigeantes.

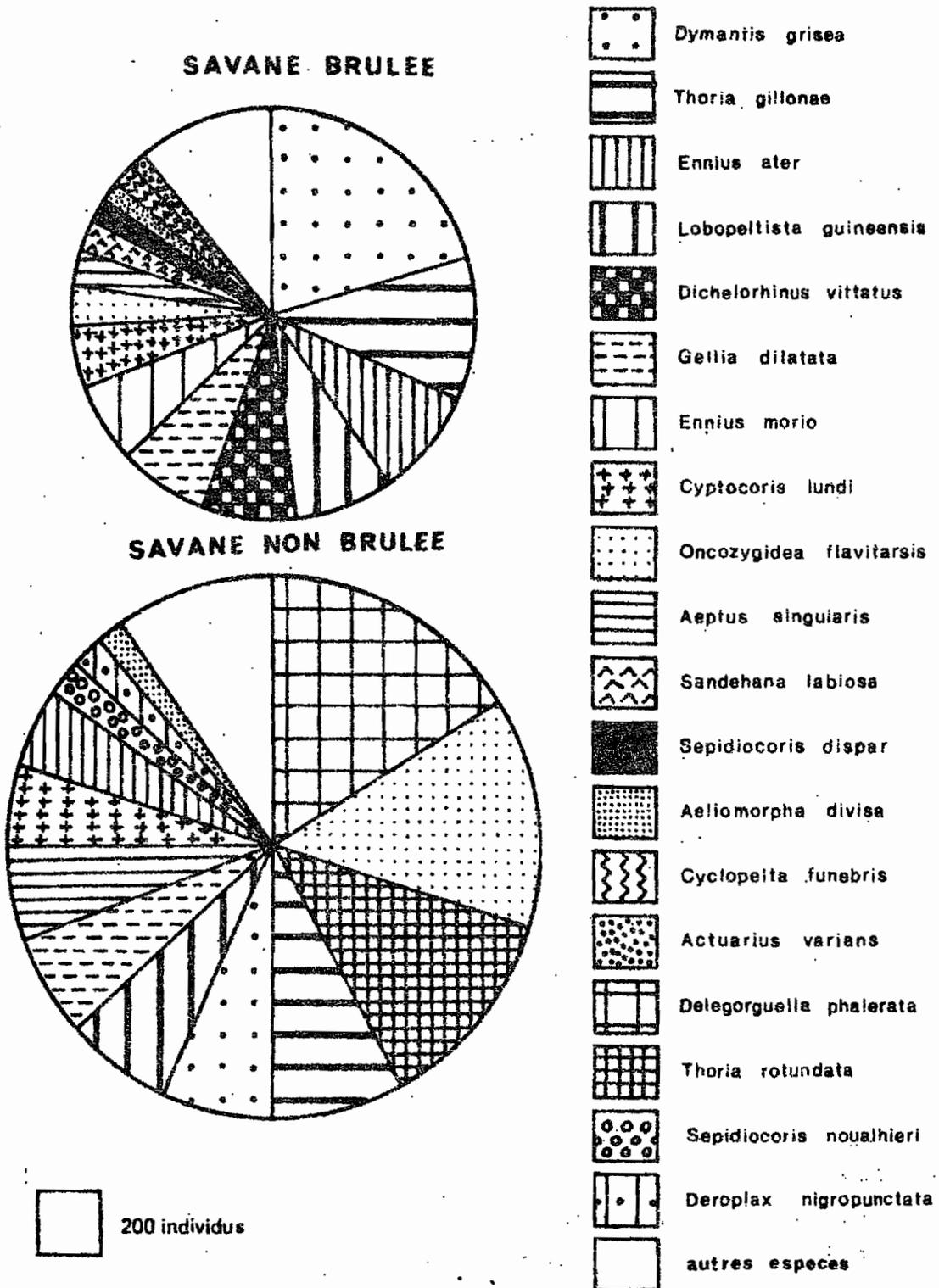


Figure 104 - Composition spécifique du peuplement de Pentatomides en savane brûlée et en savane non brûlée dans l'ensemble de l'année (d'après le tableau 43). Les valeurs sont rapportées à 12.000 m², soit 1000 m² par mois.

Celles qui "réussissent" en savane non brûlée ne peuvent se développer en savane brûlée, n'y trouvant pas les conditions répondant à leurs exigences écologiques, sans doute étroites.

La savane brûlée se présente donc comme un milieu moins favorable aux Pentatomides que la savane non brûlée puisque, toute l'année, leur abondance y est réduite. Elle permet le développement seulement d'espèces peu exigeantes. Elle offre moins de possibilités pour les sciaphiles car, sur les 7 espèces les plus abondantes en savane brûlée, une seule, Thoria gilloniae, est de la catégorie dite sciaphile alors qu'en savane non brûlée trois sont sciaphiles sur les 7 prédominantes.

Deux espèces moins importantes trouvent cependant des conditions nettement favorables en savane brûlée puisqu'elles y sont quatre fois plus abondantes qu'en savane non brûlée : Ennius morio et Dichelorhinus vittatus.

La savane non brûlée est un milieu bien plus complexe, offrant des possibilités écologiques plus diverses, notamment aux sciaphiles, et capable au total d'accueillir une population deux fois plus abondante de Pentatomides. Des espèces complètement éliminées de la savane brûlée y trouvent des conditions favorables et peuvent s'y développer jusqu'à dominer le peuplement.

Tout se passe comme si le peuplement de la savane brûlée était modifié par l'addition, lorsque le feu ne passe pas à nouveau, de deux espèces supplémentaires, Delegorguella phalerata et Thoria rotundata. Elles entrent en compétition avec les deux espèces dominantes et limitent leur importance : Delegorguella phalerata, espèce héliophile, prend la place de Dymantis grisea, Thoria rotundata, espèce sciaphile, celle de Thoria gilloniae. Il subsiste encore une place pour une autre espèce sciaphile déjà présente auparavant mais peu importante (9ème dans l'ordre d'importance des espèces) : Oncozygidea flavitarsis par suite des nouvelles possibilités qu'elle offre aux sciaphiles la strate des herbes mortes en savane non brûlée.

Les deux espèces dominantes de la savane brûlée, Dymantis grisea et Thoria gillonae, sont alors repoussées aux 4ème et 5ème rangs en l'absence de feu.

La survie des deux espèces caractéristiques de la savane non brûlée, Delegorguella phalerata et Thoria rotundata, ne tient donc qu'à l'existence, chaque année, de zones qui ne brûlent pas. Il est difficile d'imaginer ce qu'elles deviendraient si toutes les parties de la savane brûlaient chaque année.

2) Après le feu tardif

On a vu que l'effet direct du feu tardif sur le peuplement est faible parce qu'il épargne surtout les espèces sciaphiles caractéristiques de la savane non brûlée, particulièrement abondantes à cette époque. Ce n'est qu'au cours du mois suivant que le peuplement présente le faciès caractéristique de savane brûlée. C'est la raison pour laquelle il ne sera pas tenu compte du peuplement trouvé le lendemain du feu d'avril (tableau 44).

TABLEAU 44 - Evolution pendant un an après le feu du peuplement de la savane brûlée en avril 1965 (150 m² par mois).

	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M
<i>Thoria rotundata</i>	10	2
<i>Cyptocoris lundi</i>	12	.	2	2	3	2	1	1
<i>Delegorguella phalerata</i>	28	3	5	3	10
<i>Deroplax nigropunctata</i>	3	1	3	.	.	.
<i>Sepidicoris noualhieri</i>	2	1	.	.	2
<i>Gellia punctulata</i>	1	.	2
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	2	.	1	.	1	.	1	.	2	5	8	12
<i>Aeptus singularis</i>	9	6	2	.	.	.	7	4	1	1	2	8
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	.	6	22	16	12	2	6	6	19	3	1	.
<i>Dymantis grisea</i>	2	15	33	14	18	1	24	42	28	8	5	19
<i>Sandehana labiosa</i>	7	.	.	3	2	3	.	.
<i>Actuarius varians</i>	.	2	.	5	5	2	3	4	2	.	.	.
<i>Ennius morio</i>	.	.	3	5	2	4	13	22	6	6	2	6
<i>Ennius ater</i>	.	.	.	1	3	2	7	7	8	5	1	3
<i>Gellia dilatata</i>	5	.	3	7	2	6	7	6	12	3	1	2
<i>Thoria gillonae</i>	2	.	1	.	1	.	1	.	2	5	8	12
<i>Lobopeltista guineensis</i>	.	3	7	5	1	11	10	21	4	13	13	10
<i>Eusarcocoris purpurissatus</i>	14	8	.	.
<i>Aeliomorpha divisa</i>	.	4	7	2	1	.	.	.	1	.	.	.
<i>Halydicoris kraatzii</i>	.	.	2	.	.	2	8	7	9	.	.	.

Quelle que soit la date des feux - avril (SBA) ou janvier (SBJ), le nombre de Pentatomides reste faible dans les deux types de savane brûlée comparativement à celui qu'on trouve dans la savane non brûlée pendant la même période (Tableau 45).

TABLEAU 45 - Comparaison des peuplements de juin à décembre 1965 en savane brûlée en janvier (SBJ), en avril (SBA) et en savane non brûlée (SNB). (150 m² par mois).

	SBJ	SBA	SNB
<i>Thoria rotundata</i>	•	•	124
<i>Cyrtocoris lundii</i>	5	7	78
<i>Delegorguella phalerata</i>	10	3	320
<i>Deroplax nigropunctata</i>	5	4	9
<i>Sepidiocoris noualhierii</i> ad.	2	1	5
<i>Gellia punctulata</i>	•	3	47
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	24	5	255
<i>Aeptus singularis</i>	2	20	143
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	48	89	1
<i>Dymantis grisea</i>	63	175	67
<i>Sandehana labiosa</i>	5	12	2
<i>Actuarius varians</i>	9	23	2
<i>Ennius morio</i>	60	55	2
<i>Ennius ater</i>	41	28	58
<i>Gellia dilatata</i>	78	43	93
<i>Thoria gillonae</i>	26	18	81
<i>Lobopeltista guineensis</i>	73	62	139
<i>Eusarcocoris purpurissatus</i>	27	14	8
<i>Aeliomorpha divisa</i>	13	15	52
<i>Halydicoris kraatzi</i>	9	28	27
Sciaphiles	70	37	561
Héliophiles	484	625	1075
% d'héliophiles	87 %	94 %	66 %
Total (de toutes les espèces)	554	662	1636

Contrairement à ce que pourrait faire croire le passage plus récent du feu et son incidence sur le niveau de la population, il n'y a pas moins de Pentatomides dans la savane brûlée en avril (SBA) que dans celle brûlée en janvier (SBJ). La reconstitution du peuplement est donc plus rapide qu'après les feux de janvier, en grande partie parce que, au moment du feu, l'évolution saisonnière du peuplement de

Pentatomides est plus avancée et que les adultes, génitalement mûrs, se reproduisent dès leur retour dans la savane brûlée. C'est aussi parce que la reconstitution de la végétation est plus rapide après les feux tardifs (Monnier, 1968).

On trouve même davantage de Pentatomides dans la savane brûlée en avril que dans celle brûlée en janvier, par suite du nombre plus important d'héliophiles qui compense et au-delà la pauvreté en sciaphiles (tableau 45).

La composition spécifique du peuplement qui s'organise dans la savane brûlée en avril est très proche de celle du peuplement de la savane brûlée en janvier, malgré quelques variantes (tableau 45).

- Les espèces caractéristiques de la savane non brûlée (Thoria rotundata, Cyptocoris lundii, Delegorguella phalerata, Oncozygidea flavitarsis, Aeptus singularis, Dercplax nigropunctata, Gellia punctulata) (fig. 102) y sont, comme en savane brûlée en janvier, bien moins abondantes qu'en savane non brûlée. L'effectif d'Oncozygidea flavitarsis est spécialement faible, ce qui peut s'expliquer par le comportement habituel de l'espèce dans les régions brûlées qu'elle ne commence à regagner que six mois après le passage des feux de janvier (fig. 102 E). Le phénomène inverse s'observe chez Aeptus singularis (fig. 102 F).

- Les espèces caractéristiques de la savane brûlée qui, en général, recolonisent précocement les milieux brûlés (Dichlorhinus vittatus, Dymantis grisea, Sandehana labiosa et Actuarius varians) sont évidemment plus abondantes qu'en savane non brûlée (SNB), mais elles le sont aussi plus qu'en savane brûlée en janvier (SBJ), ce qui s'explique par l'attraction particulièrement forte et sélective de ces espèces pour les milieux les plus récemment brûlés (fig. 101 A, B, C, F). Seule l'espèce Ennius morio n'y est pas plus abondante et Ennius ater, la plus tardive des espèces précoces à coloniser les milieux brûlés en janvier (fig. 101 E), l'est même bien moins.

- Pour les espèces qui ne recolonisent les zones brûlées en janvier que plusieurs mois après le passage du feu, lorsque la strate herbacée s'est reconstituée, les milieux brûlés en avril sont trop récents: ils ne commenceront à les attirer et les accueillir qu'en décembre (tableau 44). Leur densité y reste donc plus faible que dans la savane qui a brûlé en janvier: tel est le cas de Gellia dilatata, Thoria gillonae, Lobopeltista guineensis, Eusarcoris purpurissatus.

- En revanche, Halydicoris kraatzi qu'on trouve en grand nombre dès les premiers mois après les feux de janvier (fig. 103 F) est bien plus abondant dans la savane brûlée tardivement que dans la savane brûlée en janvier, trop ancienne déjà pour l'attirer.

Le peuplement qui s'organise dans la savane brûlée en avril est donc du type général de la savane brûlée mais à un même moment plus jeune que celui de la savane brûlée en janvier: il renferme un nombre plus grand d'espèces héliophiles les plus fortement attirées par les milieux récemment brûlés et un nombre plus faible d'espèces sciaphiles qui ne recolonisent les milieux brûlés qu'à partir du moment où l'influence du feu sur le milieu s'est un peu effacée.

Si l'on suit au-delà du mois de décembre l'évolution du peuplement de la savane tardivement brûlée en la protégeant artificiellement des feux de saison sèche jusqu'au mois de mars de l'année suivante, soit onze mois après le passage du feu, on y voit réapparaître les espèces qui recolonisent tardivement les milieux brûlés (tableau 44): Thoria gillonae, Lobopeltista guineensis, et aussi, phénomène amplifié par le passage du feu dans les zones voisines, des espèces caractéristiques de la savane non brûlée: Cyptocoris lundi, Oncozygidea flavitarsis, Thoria rotundata, Aeptus singularis et Delegorguella phalerata. Inversement, les espèces héliophiles quittent alors cette zone pour celles qui viennent de brûler: Dichelorhinus vittatus, Sandehana labiosa, Dymantis grisea, Actuarius varians, Ennius ater et Halydicoris kraatzi.

Quelle que soit la date de leur passage, les feux ont toujours le même effet sur le milieu et, par voie de conséquence, sur le peuplement de Pentatomides lié à ce milieu. Seul le type du peuplement au moment du passage du feu varie selon l'âge du milieu: plus sa composition est différente de ce qu'elle était au départ et plus le bouleversement pour revenir au point de départ est important. Si le passage du feu se situe avant les premières grandes pluies, donc avant le début de la saison de reproduction des Pentatomides, le peuplement aura une année entière pour se reconstituer. Si le feu passe après le début de la période de reproduction, le peuplement se reconstituera plus vite mais n'aura pas le temps suffisant pour accomplir son évolution complète. Certaines espèces plus tardives à recoloniser les milieux brûlés n'auront donc pas le temps de regagner les régions brûlées tardivement si les feux passent normalement à la saison sèche suivante.

D. EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES PEUPLEMENTS

La composition spécifique des peuplements varie selon le temps écoulé depuis le dernier passage du feu. Tentons de comprendre comment évolue la structure spécifique du peuplement pendant l'année qui suit le passage des feux de janvier et pendant les années suivantes si le feu ne passe pas à nouveau.

Seules seront prises en considération les 19 espèces principales de Pentatomides qui constituent 90 % de chacun des deux types de peuplement. A l'exception de Halydicoris kraatzi, ce sont les espèces du tableau 43.

On calcule, selon la méthode déjà décrite (Gillon et Pernès, 1968), le coefficient de corrélation de rang de Spearman entre deux peuplements en comparant les rangs respectifs de chaque espèce au sein de chaque peuplement. Ce coefficient de corrélation, qui va de -1 à +1, traduit le degré de ressemblance entre deux peuplements. Il permet de comparer le peuplement de chaque mois, en savane brûlée d'une part, en savane non brûlée d'autre part, avec chacun des 23 autres peuplements (tableau 46).

Un dendrogramme est alors construit en réunissant deux à deux les peuplements les plus semblables, et les ensembles de peuplements entre eux en faisant la moyenne arithmétique de leurs coefficients respectifs (Sokal et Sneath, 1963).

On constate que (fig. 105) :

1) Durant toute l'année les peuplements qui ont subi le passage du feu restent très différents de ceux qui ne l'ont pas subi, et le niveau général de ressemblance entre les deux types de peuplements se situe très bas, au-delà du seuil de probabilité 0,05. L'influence du feu est donc prédominante sur la structure des peuplements.

2) La ressemblance entre les divers peuplements mensuels est plus grande en savane non brûlée qu'en savane brûlée: le feu introduit donc une certaine hétérogénéité qui se

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1	1.00	0.65	0.62	0.68	0.69	0.83	0.79	0.51	0.55	0.61	0.68	0.77	0.44	0.37	0.22	0.01	0.07	-0.10	0.01	-0.11	-0.01	0.02	0.08	-0.12
2		1.00	0.56	0.56	0.62	0.60	0.69	0.49	0.35	0.38	0.37	0.49	0.10	0.00	0.08	0.00	0.15	0.00	0.11	-0.13	0.14	0.06	-0.08	-0.09
3			1.00	0.77	0.76	0.72	0.74	0.35	0.40	0.48	0.49	0.49	0.20	0.12	0.12	-0.11	-0.06	-0.20	-0.22	-0.38	-0.10	-0.16	-0.16	-0.32
4				1.00	0.66	0.82	0.68	0.78	0.82	0.65	0.70	0.77	0.33	0.15	0.02	-0.17	-0.15	-0.22	-0.25	-0.27	-0.04	0.00	-0.02	-0.26
5					1.00	0.68	0.63	0.66	0.45	0.41	0.44	0.59	0.14	0.03	-0.05	-0.29	-0.23	-0.34	-0.38	-0.54	-0.24	-0.22	-0.22	-0.51
6						1.00	0.78	0.34	0.73	0.73	0.79	0.83	0.39	0.25	0.03	-0.10	-0.06	-0.18	-0.11	-0.16	-0.05	-0.01	0.03	-0.18
7							1.00	0.65	0.68	0.73	0.55	0.70	0.41	0.36	0.22	0.16	0.23	0.12	0.16	0.00	0.13	0.18	0.13	-0.32
8								1.00	0.78	0.75	0.69	0.80	0.27	0.12	0.00	-0.10	-0.05	0.01	-0.03	-0.04	0.10	0.22	0.11	-0.16
9									1.00	0.93	0.89	0.82	0.51	0.41	0.17	0.11	0.13	0.09	0.13	0.17	0.23	0.33	0.30	0.01
10										1.00	0.95	0.89	0.56	0.55	0.35	0.22	0.25	0.19	0.20	0.27	0.35	0.43	0.42	0.09
11											1.00	0.92	0.57	0.53	0.29	0.15	0.16	0.09	0.13	0.21	0.24	0.36	0.35	0.08
12												1.00	0.56	0.52	0.29	0.08	0.12	0.04	0.08	0.10	0.16	0.25	0.29	-0.31
I													1.00	0.91	0.64	0.67	0.58	0.46	0.60	0.58	0.60	0.69	0.77	0.55
II														1.00	0.80	0.74	0.67	0.57	0.67	0.68	0.67	0.69	0.83	0.61
III															1.00	0.80	0.79	0.70	0.72	0.61	0.69	0.53	0.62	0.60
IV																1.00	0.95	0.85	0.89	0.82	0.86	0.82	0.84	0.81
V																	1.00	0.87	0.91	0.73	0.78	0.76	0.77	0.68
VI																		1.00	0.93	0.83	0.80	0.71	0.69	0.79
VII																			1.00	0.86	0.84	0.76	0.73	0.83
VIII																				1.00	0.80	0.82	0.84	0.93
IX																					1.00	0.91	0.86	0.69
X																						1.00	0.98	0.68
XI																							1.00	0.69
XII																								1.00

TABEAU 46 - Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre le peuplement de chaque mois en savane brûlée (1 à 12) et en savane non brûlée (I à XII) avec chacun des 23 autres.

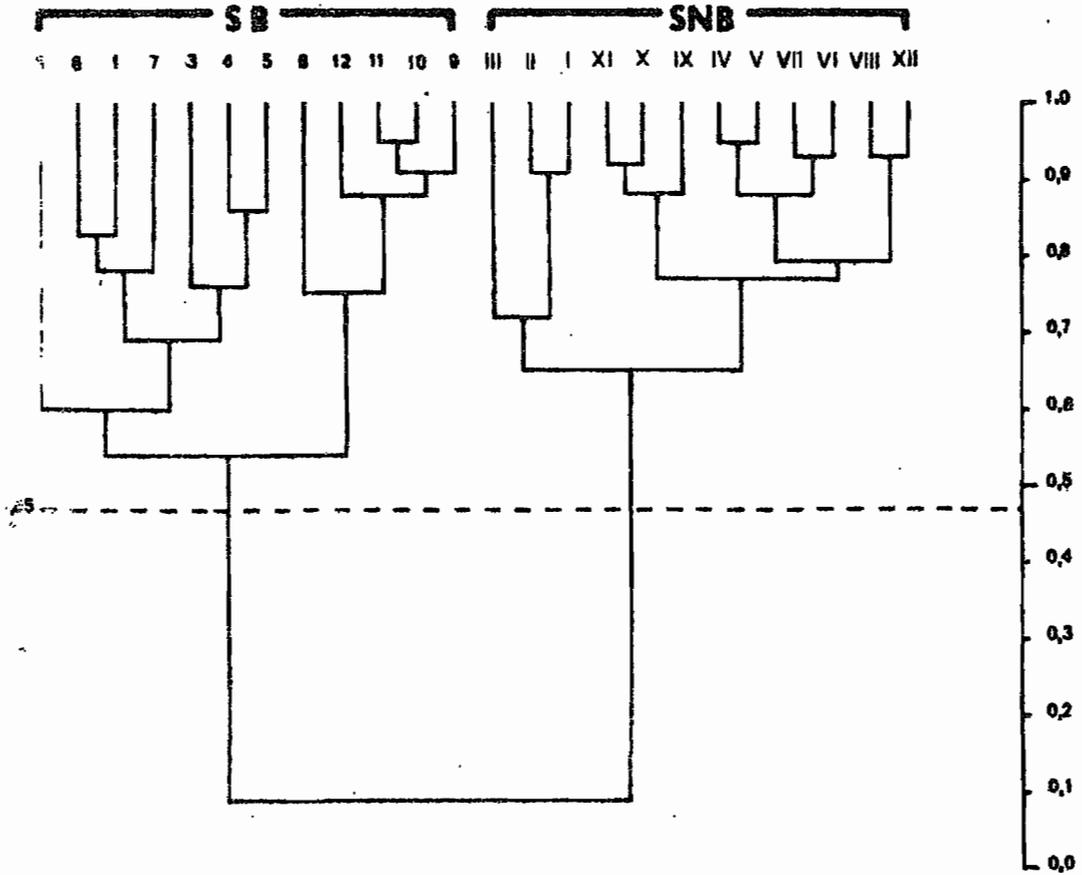


Figure 105 - Dendrogramme des ressemblances entre les peuplements de chaque mois en savane brûlée et en savane non brûlée dans l'année.

traduit par le niveau de corrélation plus faible entre les peuplements mensuels de la savane brûlée;

3) en l'absence de feu, c'est le cycle des saisons qui marque la structure des peuplements: ceux de saison sèche, de janvier à mars, se ressemblent entre eux et diffèrent de l'ensemble des autres; ceux d'avril à juillet, première saison des pluies, se séparent de ceux de septembre à novembre, seconde saison des pluies, tandis que les peuplements d'août et décembre, deux périodes de transition climatique, se ressemblent entre eux;

4) après le feu, deux grands types de peuplements apparaissent :

. celui de la seconde saison des pluies; on remarque que les peuplements d'août et décembre sont encore très semblables;

. celui, peu homogène, de janvier à juillet, dans lequel les peuplements de saison sèche, fortement perturbés par le récent passage du feu, ne se ressemblent guère entre eux. Juste après le passage du feu, en janvier, le peuplement, peu perturbé dans sa structure, présente une ressemblance assez forte avec ceux des mois suivants. En revanche celui de février, un mois après le passage des feux, est très différent des autres. Dès le mois de mars, le peuplement se reconstitue et s'homogénéise bien avec ceux des mois suivants.

5) les plus forts coefficients de corrélation relient entre eux les peuplements des mois qui se succèdent. Ceux d'août et décembre en savane non brûlée sont cependant parmi les plus semblables entre eux (tableau 46);

6) les dissemblances les plus fortes se manifestent par des coefficients de corrélation négatifs entre les peuplements de savane brûlée, de janvier à août, et ceux de savane non brûlée, d'avril à décembre (tableau 46). On voit donc se dessiner une sorte d'évolution de la structure du peuplement qui devient de plus en plus différente de ce qu'elle était après le feu, à mesure que s'éloigne son influence.

Deux traits principaux dominent ainsi l'évolution de la structure des peuplements :

- le feu perturbe moins profondément le peuplement par son action directe que par le changement du milieu;

- l'action du feu sur la structure du peuplement dure toute l'année jusqu'au feu suivant.

A partir du point zéro qui représente son état au lendemain du feu, la structure du peuplement évolue constamment (fig. 106).

Pendant un an après le passage du feu, le peuplement garde une structure assez homogène; il est seulement rythmé par les saisons. A l'installation de la saison sèche, en novembre et décembre, sa structure rappelle même celle du peuplement de janvier après le feu précédent. Le peuplement paraît "adapté" au passage annuel des feux, les espèces gardant à peu près les mêmes places au sein du peuplement tout au long de l'année.

C'est lors du passage du feu que les phénomènes se précipitent. Dans la région où le feu passe, le peuplement revient à l'état zéro sans que cela représente une grosse perturbation de sa structure. Dans les régions non brûlées, la structure du peuplement évolue en trois mois vers un type de plus en plus différent, qu'il gardera pendant toute l'année. On comprend alors que le feu, lorsqu'il passe en avril, entraîne un bouleversement total de l'organisation du peuplement, puisque celui-ci passe brutalement d'un type évolué à l'état zéro (fig. 106).

Les espèces responsables des dissemblances les plus grandes entre les peuplements sont surtout celles qui habitent exclusivement les milieux non brûlés, Delegorguella phalerata et Thoria rotundata, dont l'abondance est maximale tout le long de l'année en savane non brûlée et minimale en savane brûlée.

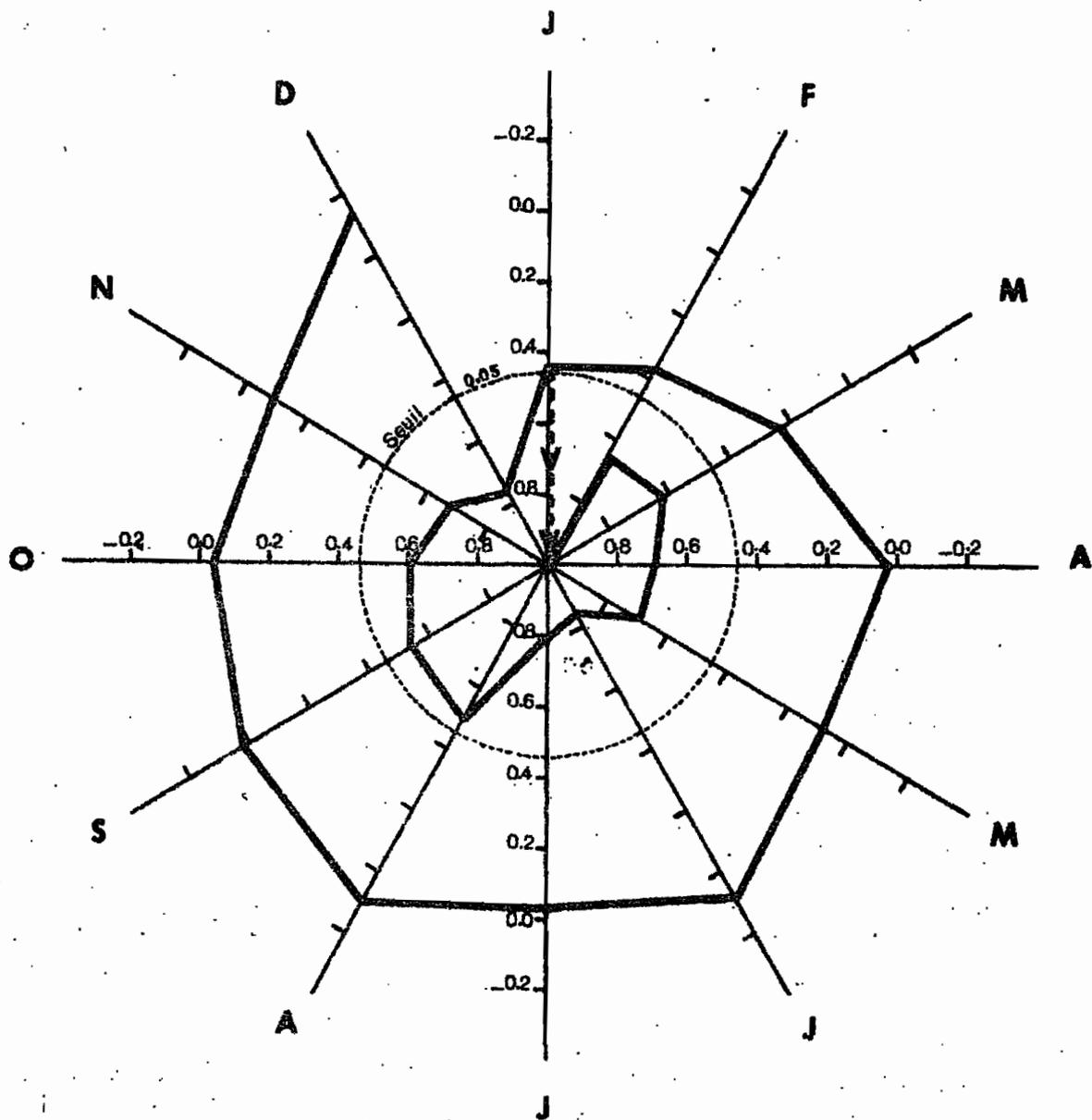


Figure 106 - Evolution du coefficient de corrélation de Spearman entre le peuplement de janvier après le feu et ceux de chacun des autres mois sans autre intervention de feu.

E. CONCLUSIONS

Les conclusions qui peuvent être tirées de cette étude sont propres à la région étudiée et peut-être difficilement généralisables à d'autres types de savane, car le morcellement de la savane qui ne brûle jamais entièrement chaque année, et jamais le même jour, permet le maintien d'un peuplement bien plus riche et varié.

Sans doute un certain nombre d'espèces sont-elles présentes dans la savane étudiée uniquement à cause de l'existence, chaque année, de zones non brûlées : en particulier Delegorguella phalerata et Thoria rotundata, qui disparaissent presque totalement des zones brûlées chaque année.

L'abondance même de certaines espèces en savane brûlée semble liée également à l'existence de ces zones épargnées : celles qui s'y réfugient une partie de l'année en attendant que les milieux brûlés retrouvent une certaine maturité pour s'y développer : Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis, Thoria gillonae.

Si la savane brûlait entièrement chaque année, le peuplement devrait logiquement s'appauvrir en espèces et devenir très héliophiles, les espèces sciaphiles ayant du mal à se multiplier uniquement à partir du faible niveau de la population qui l'habite pendant les premiers mois après le passage du feu.

On a vu que, si le peuplement de Pentatomides peut réaliser un cycle annuel entier après le passage du feu, il a le temps de s'enrichir avec l'arrivée successive et la multiplication des diverses espèces avant le passage du feu suivant. C'est normalement ce qui se passe dans cette région où le feu a le plus de chances de passer pendant la saison sèche - décembre, janvier ou février - , lorsque la strate herbacée est desséchée. Les feux à contre-saison, qui rajeunissent le peuplement tard dans l'année et l'empêchent ainsi de réaliser son évolution complète avant le feu de saison sèche suivant, sont rares. S'ils se produisent, volontairement allumés par la population

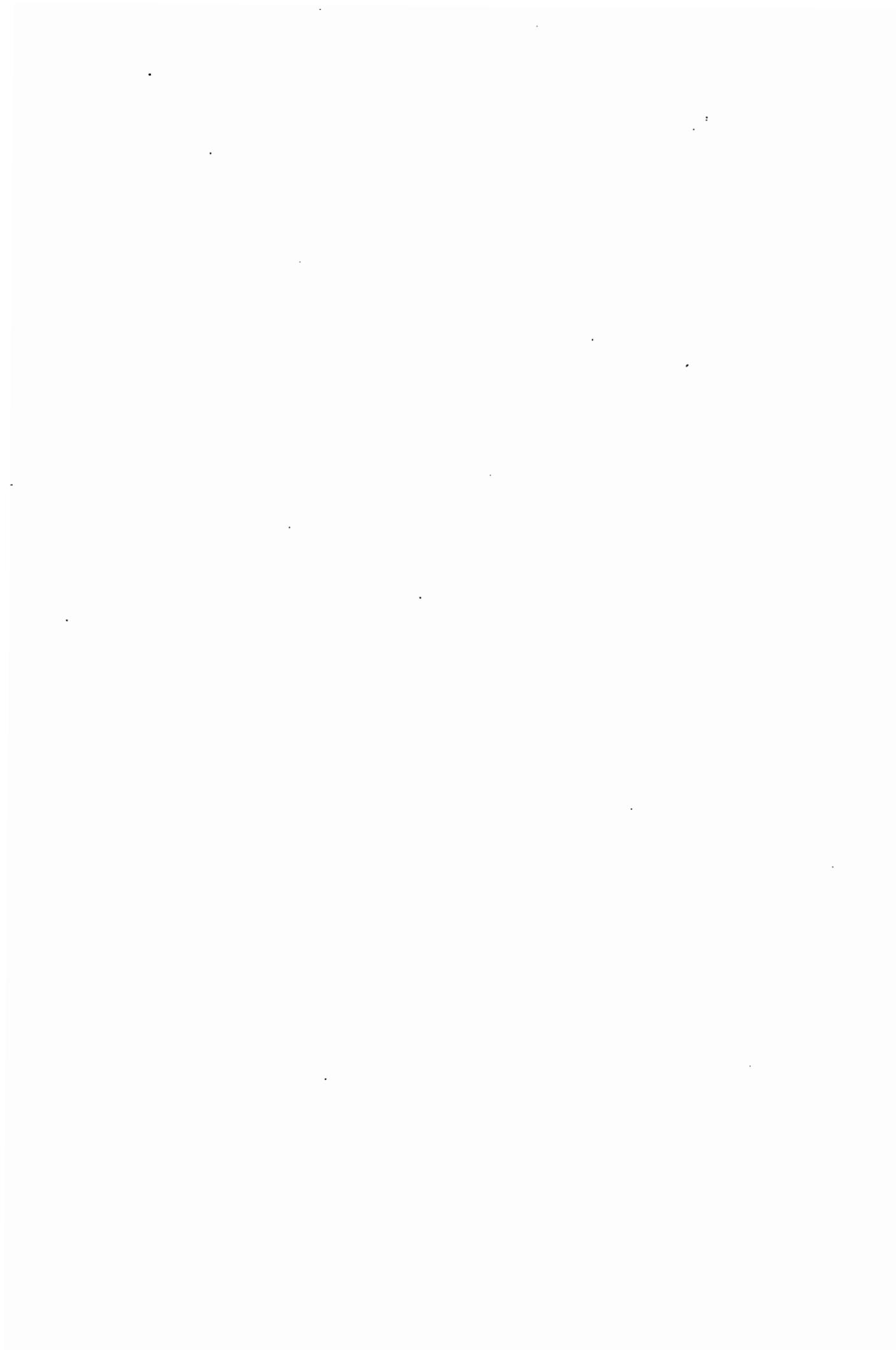
locale, ils n'ont jamais beaucoup d'extension, l'état de la végétation ne s'y prêtant guère. Leur effet appauvrissant sur la composition spécifique du peuplement est pratiquement nul dans la région étudiée.

Le feu n'est pas un facteur très destructeur. Il simplifie le milieu qui conserve ainsi un peuplement de Pentatomides de type héliophile. Certains auteurs (Adjanohoun, 1964) pensent que le feu maintient la savane et qu'en son absence, la savane évoluerait vers un type de savane boisée, puis une forêt. De fait, dans les conditions naturelles, si le feu ne passe pas pendant plusieurs années successives, le milieu évolue (Vuattoux, 1970); cependant ses chances de brûler augmentent, puisque la quantité de combustible croît chaque année avec l'accumulation d'herbes mortes. C'est seulement à partir d'un certain stade de cette évolution que des espèces ligneuses peuvent se développer et que la probabilité d'un nouveau feu commence à décroître. Parallèlement, lié à ce milieu, le peuplement de Pentatomides évolue vers un type de plus en plus différent de celui d'origine, le peuplement de la savane non brûlée de cette étude en étant l'une des premières étapes. A la limite de cette évolution, les espèces héliophiles tendraient à disparaître en même temps que diminuerait la probabilité du passage du feu: le peuplement deviendrait alors d'un type exclusivement sciaphile lié à un milieu de sous-bois.

Le feu fait donc partie du milieu de la savane et le peuplement de Pentatomides qui le subit chaque année, fortement héliophile, s'adapte chaque fois au nouveau milieu qu'il impose. Le feu est un facteur annuel de rajeunissement, mais l'évolution annuelle du peuplement de Pentatomides est fortement influencée par l'existence de zones qui ne brûlent pas chaque année.

L'absence de feu apparaît là comme une libération pour le peuplement qui se met à évoluer naturellement vers un type très différent. C'est à ce titre que le feu apparaît

primordial pour l'équilibre du peuplement de Pentatomides qu'il maintient ainsi semblable à lui-même, d'année en année. On ne peut pas exclure le feu du milieu sans gravement perturber l'équilibre de cette famille d'insectes qui, depuis au moins une centaine d'années, est "adaptée" à ce phénomène annuel, devenu, au même titre que les phénomènes naturels, un facteur essentiel du milieu.



CHAPITRE V

L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE PEUPLEMENT :
LES SAISONS



Insectes à alimentation essentiellement liquide, les Pentatomides sont très dépendants des conditions climatiques du milieu, surtout de celles qui influencent le bilan hydrique de la savane. En premier lieu, naturellement, la pluviométrie influence de façon directe l'état physiologique des plantes dont ils prélèvent la sève et les contenus cellulaires. Si les adultes sont assez résistants et capables de survivre en élevage pendant plusieurs mois sur des plantes en mauvais état, les larves, elles, ne peuvent se développer que sur des plantes en bon équilibre physiologique et bien alimentées en eau. C'est pourquoi l'évolution annuelle du peuplement de Pentatomides est essentiellement rythmée, nous allons le voir, par la succession des saisons.

A. LES FACTEURS SAISONNIERS DU MILIEU

1) Le climat

a) La pluviométrie

Il tombe environ 1300 mm de pluie par an à Lamto. Etant donnée sa position en latitude, la région est soumise à un régime à quatre saisons: deux saisons humides et deux saisons sèches, avec une nette prédominance des saisons pluvieuses. On distingue ainsi (fig.107) :

- une grande saison sèche de décembre à février;
- une première saison des pluies, de mars à juillet, avec une forte recrudescence de la pluviométrie, vers le mois de juin en général;
- une petite saison sèche, en août;
- une seconde saison des pluies, de septembre à novembre.

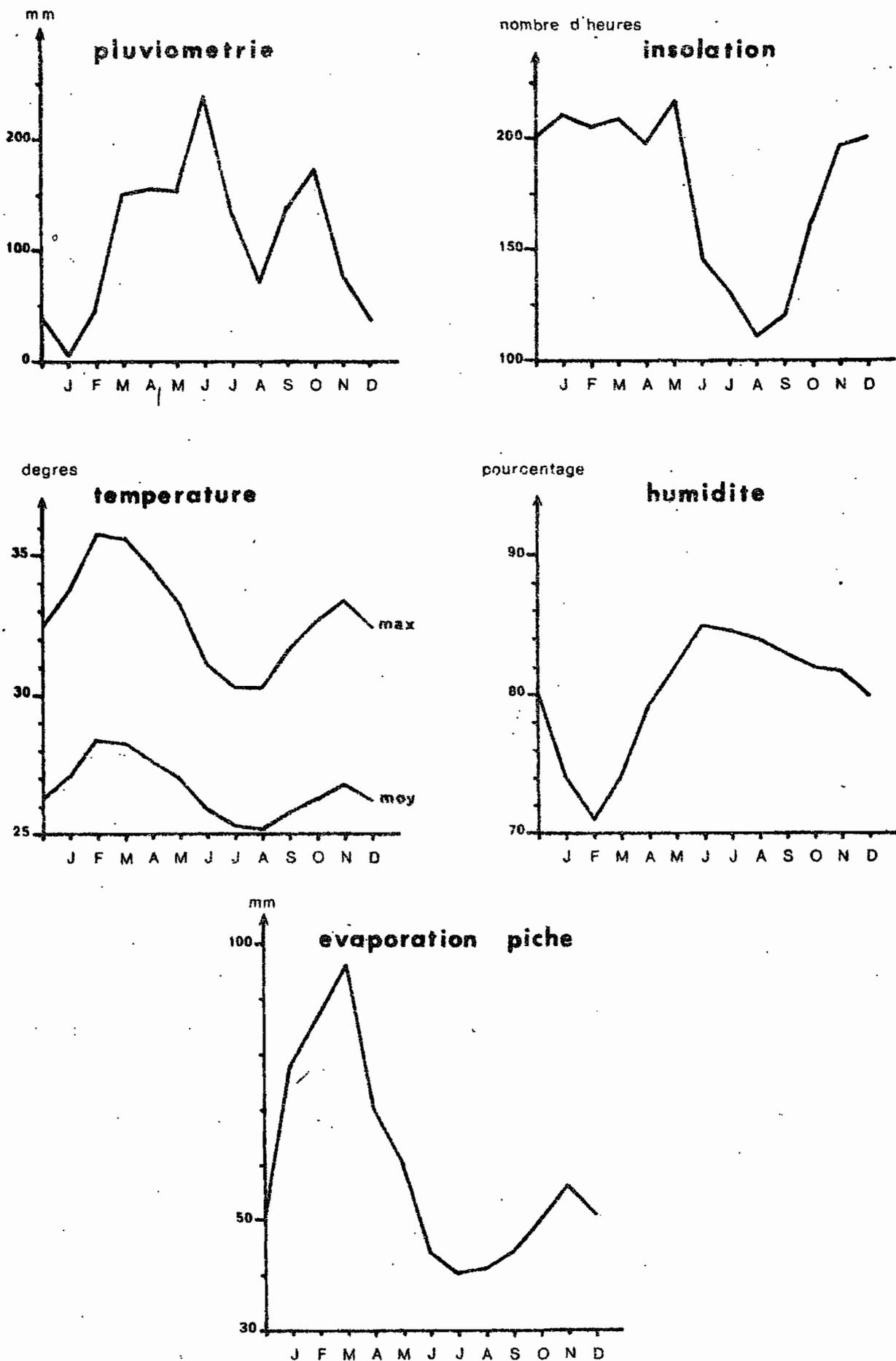


Figure 107 - Evolution annuelle moyenne des principaux facteurs climatiques pendant la période étudiée, de janvier 1962 a mars 1966.

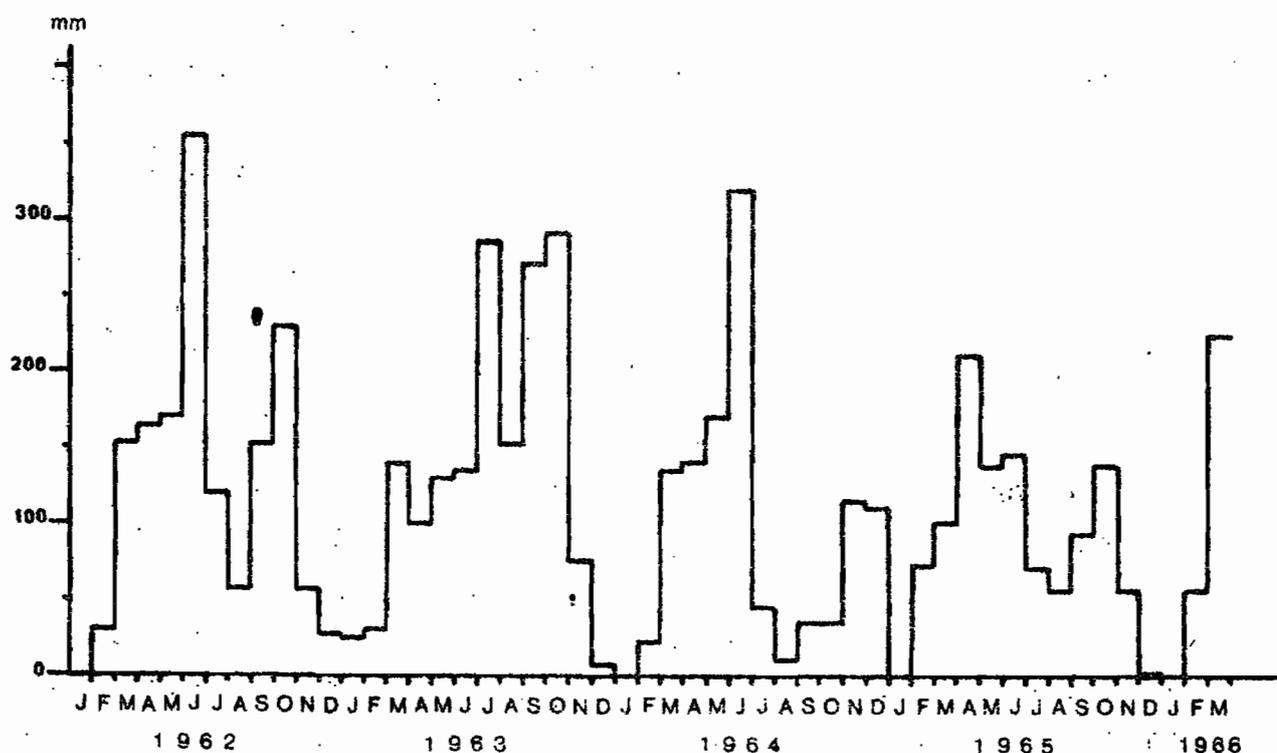


Figure 108 - Pluviométrie mensuelle pendant la période étudiée.

Cette répartition moyenne des pluies est sujette à de grandes variations selon les années, le type équatorial à 4 saisons pouvant se rapprocher plus ou moins du type tropical à 2 saisons (fig. 108):

- l'année 1962 est très conforme à la moyenne;

- en 1963, la première saison des pluies débute normalement en mars, mais n'atteint son maximum qu'en juillet. Il n'y a pratiquement pas d'interruption des pluies en août et la seconde saison pluvieuse continue jusqu'en octobre. C'est l'année la plus arrosée;

- en 1964, la petite saison sèche est particulièrement marquée et longue, puisqu'elle dure de juillet à octobre. La seconde saison des pluies est tardive, et il tombe plus de 100 mm de pluie en novembre et décembre;

- en 1965, la première saison des pluies débute précocement, dès le mois de février, au cours duquel il tombe 72 mm de pluie, et atteint son maximum dès le mois d'avril. La seconde saison des pluies est déficitaire. C'est, au total, l'année la moins pluvieuse;

- en 1966, les pluies sont également précoces: il tombe 58 mm de pluie dès le mois de février.

b) L'insolation

On peut distinguer deux périodes dans l'année (fig. 107): - l'une de fort ensoleillement, qui dure du mois de novembre au mois de mai;

- l'autre de faible ensoleillement, de juin à octobre.

Il n'y a pas de grandes variations selon les années. Bien que l'année 1963 soit la plus pluvieuse, c'est aussi l'année la plus ensoleillée.

c) La température

La température dépend du nombre d'heures d'insolation mensuelle. Elle est constamment élevée et les variations saisonnières sont faibles (fig. 107). La température moyenne varie peu au cours de l'année, de l'ordre de 5 degrés. En revanche l'amplitude des variations de la température maximale est plus importante. Ce sont elles qui peuvent avoir la plus grosse influence sur les organismes vivants et sur leur bilan hydrique; elles atteignent leur maximum en février et mars, décroissent jusqu'en juillet-août, puis s'élèvent à nouveau à partir de septembre.

d) L'humidité et l'évaporation

Dans le bilan hydrique de la savane, les pluies ne sont pas les seules à intervenir: l'évaporation et la transpiration des organismes vivants dépendent essentiellement de la température et de l'humidité atmosphérique.

De janvier à mars, au coeur de la période où l'ensoleillement est le plus fort et les températures maximales, l'hygrométrie est la plus faible et l'évaporation la plus intense. Le degré hygrométrique s'abaisse parfois jusqu'à des valeurs très faibles (10 à 20) aux heures les plus chaudes de la journée, mais l'humidité redevient forte pendant la nuit. Des condensations nocturnes importantes se produisent à cette époque et la savane apparaît couverte de rosée chaque matin, ce qui est probablement un phénomène important pour la survie des insectes à alimentation liquide pendant cette période difficile.

Du mois d'avril au mois de décembre, après l'installation de la grande période pluvieuse, l'humidité atmosphérique s'élève et l'évaporation devient faible. En pleine saison des pluies, le degré hygrométrique reste constamment voisin de la saturation, ne descendant que quelques moments à 70 ou 80 au milieu de la journée, lorsqu'il ne pleut pas.

Durant la petite saison sèche, en août, l'humidité reste élevée même pendant le jour et l'évaporation demeure faible. Biologiquement cette saison est en fait une saison humide, d'autant que le sol reste imbibé d'eau et couvert de flaques.

Le mois de décembre est également un mois humide à faible évaporation, malgré l'arrêt des pluies et une forte insolation.

e) Les grands traits du climat

De l'ensemble de ces observations, il est possible de dégager les grands traits du climat de Lamto.

L'évaporation est un bon critère, car il rend compte de l'ensemble des conditions climatiques du milieu dans lequel vivent les organismes vivants. On distinguera donc:

- une saison sèche de janvier à mars. Ce sont les seuls mois écologiquement secs, avec une faible humidité, une forte insolation, des températures élevées et une évaporation importante. Cependant, le mois de mars marque une rupture brutale du climat par la chute des premières fortes pluies;

- une grande saison humide. Du mois d'avril au mois de décembre, se succèdent les deux saisons des pluies séparées par une période moins pluvieuse en août, mois qui reste cependant biologiquement humide. Bien que l'ensoleillement redevienne important dès le mois de novembre, les températures et l'évaporation restent faibles et l'humidité élevée jusqu'au mois de décembre.

Pendant cette grande période humide, les conditions climatiques autres que celles de la pluviosité restent d'une grande constance, de sorte que les variations

d'intensité des pluies et leur répartition jouent, sur le milieu et sur le peuplement de Pentatomides, un rôle déterminant.

2) La végétation

Le cycle saisonnier de la strate herbacée, qui est à la fois la nourriture et l'habitat des Pentatomides, est naturellement en liaison étroite avec celui des facteurs climatiques et tout spécialement celui de la pluviosité.

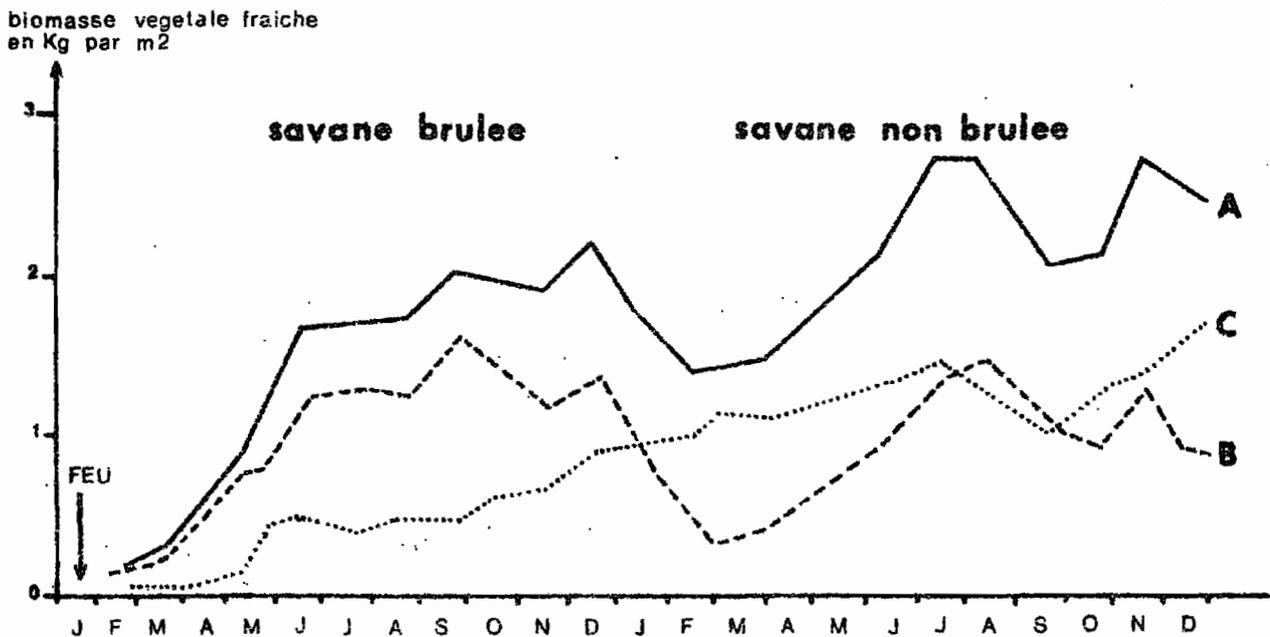


Figure 109 - Evolution annuelle de la strate herbacée (d'après Roland, 1967). A = charge herbacée totale. B = organes vivants, C = organes morts.

A partir de décembre, lorsque les pluies s'arrêtent, la végétation se dessèche et la part vivante des plantes diminue jusqu'à un minimum en février, époque à laquelle la strate herbacée, si elle n'a pas brûlé, est essentiellement constituée d'organes secs (fig. 109). C'est une période particulièrement défavorable pour les Pentatomides suceurs de sève et de sucs cellulaires.

De février à mars, la végétation repart avec la chute des premières grandes pluies. La savane, si elle a brûlé, se recouvre de jeunes pousses vertes. Le reverdissement de la savane non brûlée, moins spectaculaire, n'en est pas moins réel au sein de l'épaisse strate herbacée jaune et desséchée.

A partir du mois d'avril, lorsque s'installe la grande saison humide, la végétation vivante s'accroît activement jusqu'à un optimum aux environs des mois d'août et septembre. C'est l'époque de la floraison de la grande majorité des Graminées.

D'août à décembre, la végétation vivante ne s'accroît plus, mais la proportion d'herbes sèches augmente. C'est l'époque de l'année où la charge totale de la végétation est la plus importante et où la strate herbacée présente la structure la plus complexe et le plus grand nombre d'habitats divers.

Le feu de saison sèche ne fait donc qu'accuser le contraste saisonnier de la végétation, sans en modifier le rythme. Il supprime momentanément la végétation à l'époque où elle est la plus pauvre en éléments vivants.

B. ROLE DES FACTEURS SAISONNIERS SUR LE PEUPEMENT DE PENTATOMIDES

1) Evolution annuelle de l'ensemble du peuplement

a) Population globale

La densité globale des Pentatomides, en effectif et en biomasse, suit un rythme annuel très net (fig. 110 A et B).

En février, au coeur de la saison sèche, lorsque la végétation est essentiellement constituée d'organes desséchés et que la plus grande partie de la savane a brûlé, la charge totale de Pentatomides est à son minimum. C'est le seul mois de l'année au cours duquel on trouve moins de 400 individus, pesant environ 20 grammes, par 1000 m² de savane.

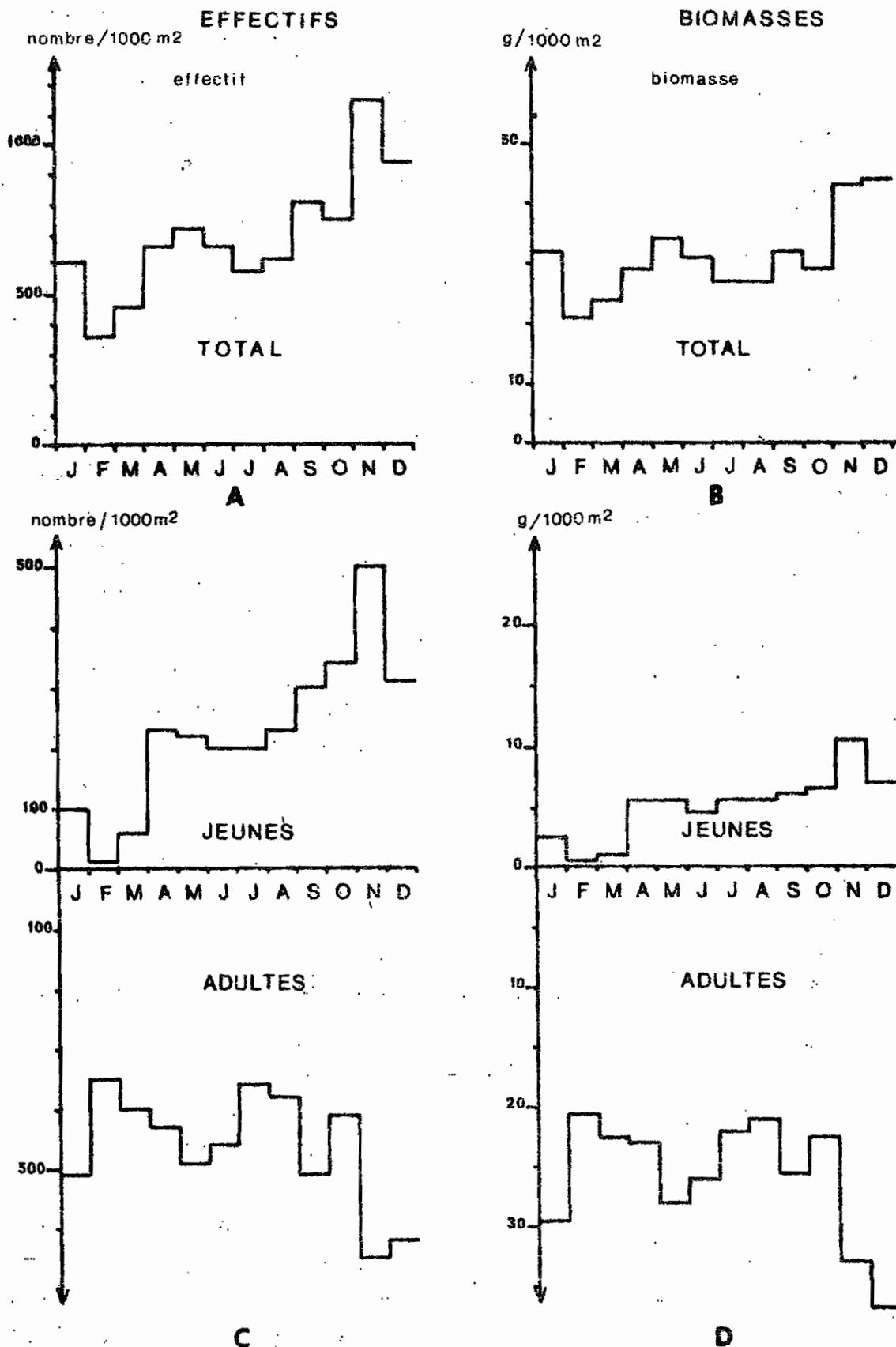


Figure 110 - Evolution moyenne annuelle de la population de Fentatomides :
A : évolution de l'effectif total de fentatomides;
B : évolution de la biomasse fraîche totale de Fentatomides;
C : évolution de l'effectif des jeunes et des adultes;
D : évolution de la biomasse fraîche des jeunes et des adultes.

Du début de la grande saison humide, en mars, jusqu'à sa fin, la population totale s'accroît progressivement. En novembre et décembre, leur densité atteint son maximum, environ 1100 individus par 1000 m² qui représentent une biomasse de plus de 40 grammes.

De décembre à février, l'effet conjugué de la saison sèche et du feu de savane ramène la population à son niveau initial: environ la moitié du peuplement disparaît en deux mois.

La comparaison de l'évolution annuelle de la densité des Pentatomides en savane brûlée et en savane non brûlée montre que, même en l'absence de feu, ce qui est exceptionnel dans la vie de la savane, le peuplement, tout en restant plus abondant, garde cependant le même type de rythme annuel. Du seul fait du dessèchement du milieu, la densité des Pentatomides passe de plus de 1000 individus à environ 600 par 1000 m² de savane non brûlée (fig. 102 A). Le feu de savane ne fait qu'accentuer le cycle annuel de la population en augmentant l'amplitude de la variation annuelle du niveau de population, mais n'en modifie pas le type.

Ce phénomène est inverse de celui observé durant plus d'une année par Pollet, de part et d'autre des lisières de forêts-galerie (fig. 111).

Pendant la saison sèche, le nombre de Pentatomides augmente à la lisière des forêts-galerie. Certains individus appartenant à des espèces pourtant strictement sava-nicoles et graminivores se rencontrent même à cette époque, sous le couvert forestier. Le processus, débutant dès le mois de décembre, avant même le passage du feu de savane, prouve que les Pentatomides fuient la pleine savane devenue inhospitalière et se réfugient dans les milieux les plus humides et les plus protégés. On peut donc supposer qu'une partie des Pentatomides qui disparaissent de la pleine savane pendant la saison sèche, migre vers des milieux-refuge et ne les quitte que lorsque l'hygrométrie s'élève à nouveau dans l'ensemble de la savane, en mai.

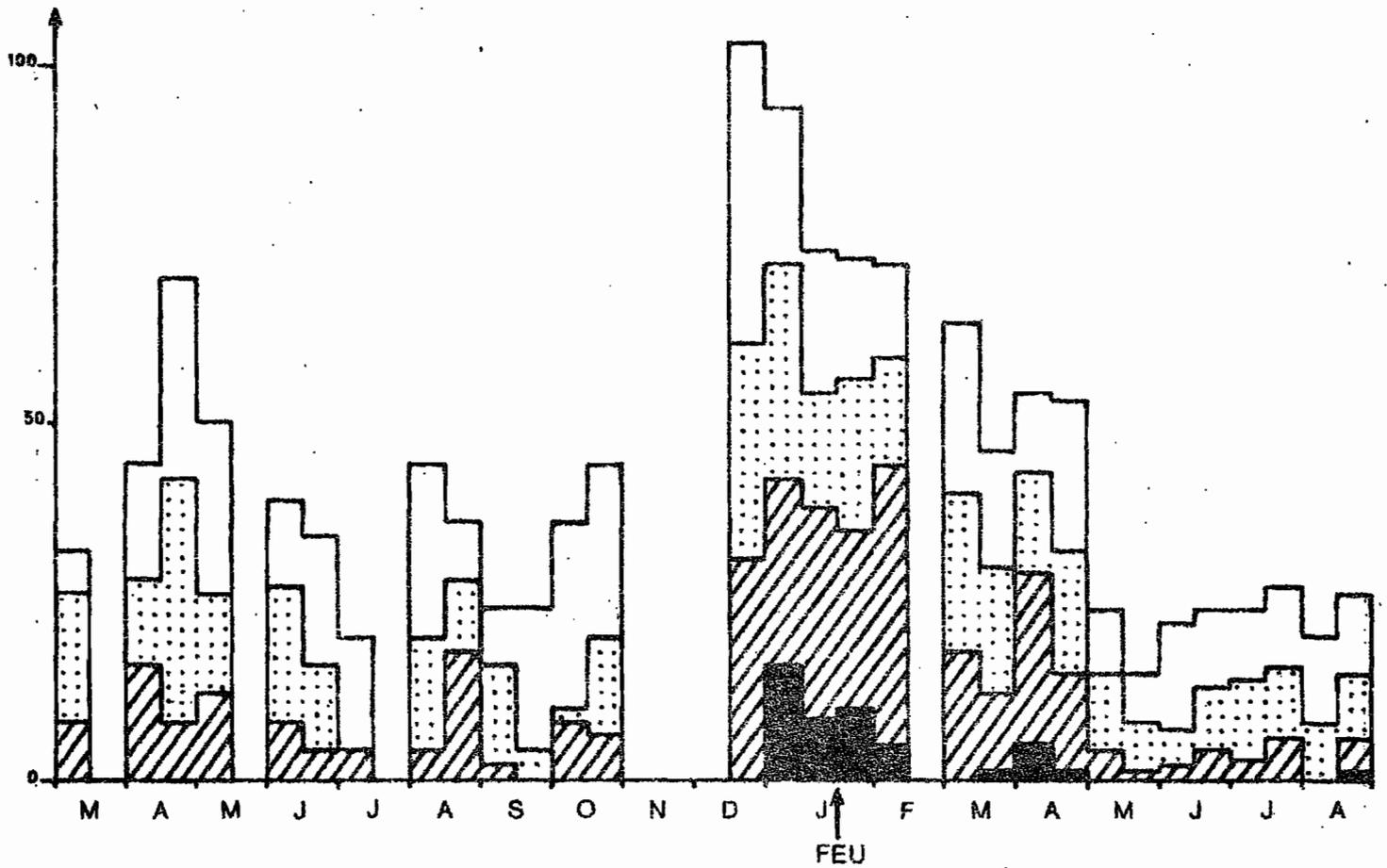


Figure 111 - nombre de centatomides collectés chaque quinzaine dans le même nombre de relevés sous forêt-galerie (en noir), à la lisière (en hachuré), en savane à 5 mètres de la lisière (en pointillé) et à 10 mètres (en blanc) (d'après Pollet, 1970).

b) Les jeunes

Le cycle annuel des jeunes est entièrement dépendant du régime des pluies. En février, les larves sont pratiquement absentes de la savane (fig. 110 C et D). A partir de mars, à la chute des premières grandes pluies, les larves apparaissent. Leur nombre augmente pendant toute la saison humide. A la fin de la grande période pluvieuse en novembre, leur densité atteint alors 500 par 1000 m², ce qui ne représente cependant qu'une biomasse d'environ 10 grammes. De décembre à février, lorsque les pluies s'arrêtent, les larves disparaissent de la savane.

c) Les adultes

La densité des adultes, en nombre et en biomasse, reste bien plus stable que celle des jeunes. Elle ne varie pas du simple au double au cours de l'année (fig. 110 C et D).

Le niveau de population des adultes fluctue, en fonction du rythme de l'apparition des générations, autour d'une moyenne de 400 individus, pesant 25 grammes, par 1000 m² entre janvier et octobre. À la fin de la grande période pluvieuse, ce niveau augmente jusqu'à plus de 600 adultes par 1000 m², pesant plus de 35 grammes. De décembre à février, avec l'installation de la saison sèche, le nombre et le poids d'adultes diminue de près de la moitié.

d) Le cycle annuel

En février, lorsque la végétation est essentiellement constituée d'herbes sèches, la population de Pentatomides est à son minimum et n'est représentée que par des adultes.

En mars, bien que le climat soit encore de type sec, la chute des premières grandes pluies déclenche la reprise de la photosynthèse dans le tapis herbacé et l'apparition des larves dans la savane, donc la reproduction chez les Pentatomides.

Les générations se succèdent ensuite sans interruption pendant toute la grande période humide. Lorsque la végétation atteint sa charge la plus grande et sa structure la plus complexe, la population de Pentatomides atteint sa densité maximale. En novembre, la savane regorge de jeunes et des adultes de toutes les dernières générations de l'année.

En décembre, lorsque la pluviométrie s'abaisse, les jeunes devenus adultes ne sont plus remplacés, les Pentatomides cessent de se reproduire. De décembre à février, au fur et à mesure que la végétation se dessèche, le niveau de population de Pentatomides décroît ainsi jusqu'à son niveau le plus bas. Les larves disparaissent

totalelement du milieu, une partie des adultes meurt par suite du dessèchement du milieu ou se réfugie dans les milieux les plus humides.

2) Rôle des facteurs climatiques sur la reproduction

La reproduction semble directement dépendre des conditions climatiques: à l'exception de l'espèce monovoltine Deroplax nigropunctata, et peut-être des autres espèces moins fréquentes de Scutellerinae de la savane, la reproduction des Pentatomides n'a lieu que pendant la grande saison humide.

a) Cas particulier de Deroplax nigropunctata

Les jeunes ne sont présents que de décembre à mars (fig.5): les pontes ont donc lieu de novembre à janvier, c'est-à-dire à la fin de la saison humide, lorsque la pluviométrie s'abaisse après la seconde saison des pluies. Il est pourtant difficile de définir les facteurs qui peuvent déclencher la reproduction.

La seule saison sèche au cours de laquelle aucun jeune Deroplax n'a été récolté est celle qui a suivi l'année 1964. Or cette année se caractérise justement par une répartition anormale des pluies en fin d'année: la "petite saison sèche" y a duré de juillet à octobre et en novembre, époque à laquelle l'espèce se reproduit généralement, le climat était de type sec et les pluies se sont remises à tomber. Apparemment cette situation climatique particulière a perturbé la reproduction.

b) La reproduction chez les espèces polyvoltines

- Déclenchement des pontes après la saison sèche

Les larves de la majorité des espèces ne sont collectées avec fidélité qu'à partir du 4ème stade: comme 33 jours s'écoulent en moyenne dans les élevages entre la ponte et la 3ème mue, les pontes ont donc lieu environ un mois avant la brusque remontée du nombre de larves qui suit la saison sèche.

En prenant comme critère, par exemple, qu'une densité de 100 larves par 1000 m² de savane correspond à des pontes déclenchées le mois précédent, celles-ci ont eu lieu (tableau 47) : - en mars pour 1962 et 1963; - en février pour 1965 et 1966.

TABLEAU 47 - Fluviométrie mensuelle aux mois de janvier, février et mars et nombre de larves par 1000 m² le mois suivant.

Année	1962	1963	1964	1965	1966
Fluviosité janvier					
hauteur :	0	23,7	0	0,1	0
nombre de jours:	0	3	0	1	0
Nombre de larves/1000 m ² le mois suivant :	12	16	3	42	2
Fluviosité février					
hauteur :	31,8	30,6	21,8	72,0	57,7
nombre de jours:	9	5	2	10	8
Nombre de larves/1000 m ² le mois suivant :	86	28	34	120	100
Fluviosité mars					
hauteur :	154,3	140,7	136,4	99,3	222,0
nombre de jours:	12	8	8	14	14
Nombre de larves/1000 m ² le mois suivant :	351	184	63	256	147

En 1964, les relevés d'avril ont tous été effectués le premier jour du mois et donnent, de ce fait, une image précoce du peuplement de ce mois, effectivement pauvre en jeunes (63 par 1000 m²). Il est probable que des relevés effectués 15 jours plus tard ou chaque semaine du mois comme les autres années auraient donné une image différente du peuplement de jeunes. En mai, au contraire, les relevés ont été effectués à la fin du mois et donnent une image bien plus tardive et riche en jeunes (269 par 1000 m²). On ne peut donc guère conclure quant à l'époque de l'apparition des pontes en 1964.

On constate alors, si l'on excepte cette année 1964, qu'il faut, après la saison sèche, au moins 50 mm de pluie au cours d'un mois pour observer le mois suivant

au moins 100 larves par 1000 m² de savane (fig. 112).

En 1962, il y a dès le mois de mars 86 larves par 1000 m², alors qu'il n'est pourtant tombé que 32 mm de pluie au cours du mois précédent, mais ces pluies ont été réparties sur 9 jours. En 1963, 31 mm répartis sur 5 jours ne semblent pas avoir déclenché massivement les pontes. La même quantité de pluie a donc certainement un rôle très différent sur le milieu selon sa répartition: de rares pluies abondantes semblent avoir moins d'effet sur le milieu desséché que des pluies moins abondantes mais plus fréquentes.

- Arrêt des pontes à la fin de la saison humide

Mise à part l'année 1964, très particulière quant à la répartition des pluies en fin d'année, le nombre de larves diminue chaque année à partir du mois de décembre (fig. 112). Les larves devenues adultes ne sont donc pas remplacées par de jeunes larves qui seraient nées le mois précédent et la ponte commence à se ralentir à partir du mois de novembre, au moment où la pluviométrie commence à s'abaisser après la seconde saison des pluies.

Le développement larvaire dure, dans les élevages, 65 jours en moyenne; on peut ainsi considérer que les pontes cessent totalement environ deux mois avant la disparition complète ou quasi-complète des larves de la savane.

TABLEAU 48 - Pluviométrie mensuelle aux mois de novembre et décembre et nombre de larves par 1000 m² deux mois après.

Année	1962	1963	1964	1965
Pluviosité novembre				
hauteur :	57,6	76,3	115,0	56,0
nombre de jours :	17	7	11	7
Nombre de larves/1000 m ²				
deux mois après :	184	60	82	145
Pluviosité décembre				
hauteur :	27,0	7,4	111,5	1,4
nombre de jours :	5	2	10	5
Nombre de larves/1000 m ²				
deux mois après :	16	3	42	2

L'arrêt complet des pontes a donc eu lieu en décembre 1963 et 1965, puisqu'on ne trouve, deux mois après, que 3 et 2 larves par 1000 m² de savane (tableau 48). L'arrêt presque complet a eu lieu en décembre 1962 puisqu'il n'y a plus que 16 larves par 1000 m², deux mois après. En 1964, au contraire, il y a ralentissement, mais les pontes ne cessent jamais vraiment, puisque la densité des larves ne descend jamais en dessous de 42 par 1000 m².

Au mois de novembre, où la pluviométrie a toujours été supérieure à 50 mm, les pontes ne sont jamais totalement stoppées. En décembre, l'arrêt des pontes est d'autant plus net que la pluviométrie est plus faible. En 1964, la pluviosité anormalement élevée en novembre et décembre entretient donc le phénomène de reproduction à une époque où il cesse normalement.

- La reproduction pendant la grande saison humide

Elle paraît ininterrompue pendant toute la grande saison humide puisque des larves sont toujours présentes. Leur nombre ne demeure cependant pas constant et la fluctuation de leur densité témoigne de périodes plus ou moins intenses de pontes.

La densité des larves passe chaque année, pendant la grande saison humide, par une succession de maximums et de minimums. La réaugmentation de la densité des larves après un minimum est le signe de l'apparition d'une nouvelle vague de jeunes qui succède à une période plus intense de ponte le mois précédent. De même, un maximum de jeunes qui traduit une densité maximale de larves de 4^{ème} et 5^{ème} stade correspond, avec un mois et demi de retard, à une période maximale de ponte.

On observe ainsi chaque année, après la première vague de pontes déclenchée par la chute des premières grandes pluies, deux périodes plus intenses de pontes au coeur de la saison humide (fig. 112):

- en juin et septembre-octobre 1962,
- en juillet et septembre-octobre 1963,
- en avril-mai et septembre 1965.

En 1964, les relevés quantitatifs sont trop irréguliers pour rendre compte des fluctuations de la densité des larves.

Comme celle qui suit immédiatement la saison sèche, ces périodes privilégiées de ponte correspondent chacune à une période de recrudescence des pluies : c'est la brusque augmentation des précipitations au cours de la première saison des pluies qui déclenche la seconde vague de pontes (juin 1962, juillet 1963 et avril 1965) et c'est la reprise des pluies après la "petite saison sèche" qui déclenche la troisième vague de pontes (septembre-octobre 1962, 1963 et 1965).

- Les facteurs climatiques et l'évolution annuelle des Pentatomides

Le cycle général de l'ensemble des larves reflète celui de la majorité des espèces, qui se reproduisent trois fois dans l'année.

Le déclenchement des pontes chez les espèces divoltines et quadrivoltines n'obéit apparemment pas aux mêmes lois, mais leur densité est malheureusement trop faible et leur récolte trop irrégulière chaque année pour permettre la recherche des facteurs qui influencent les périodes de ponte. De plus, même les espèces qui ont le même nombre de générations dans l'année ne se reproduisent pas exactement aux mêmes époques, c'est-à-dire que les facteurs déclenchant la ponte ne sont pas les mêmes.

En définitive, les périodes privilégiées de reproduction, chez la majorité des espèces polyvoltines de Pentatomides, sont directement déterminées par les précipitations:

- la première vague de ponte par la chute de plus de 50 mm de pluie après la saison sèche;
- la seconde par la recrudescence des pluies au cours de la première saison des pluies;
- la troisième par l'arrivée de la seconde saison des pluies après la petite saison sèche.

Le nombre de pontes décroît lorsque les pluies commencent à diminuer, en novembre, et la ponte est

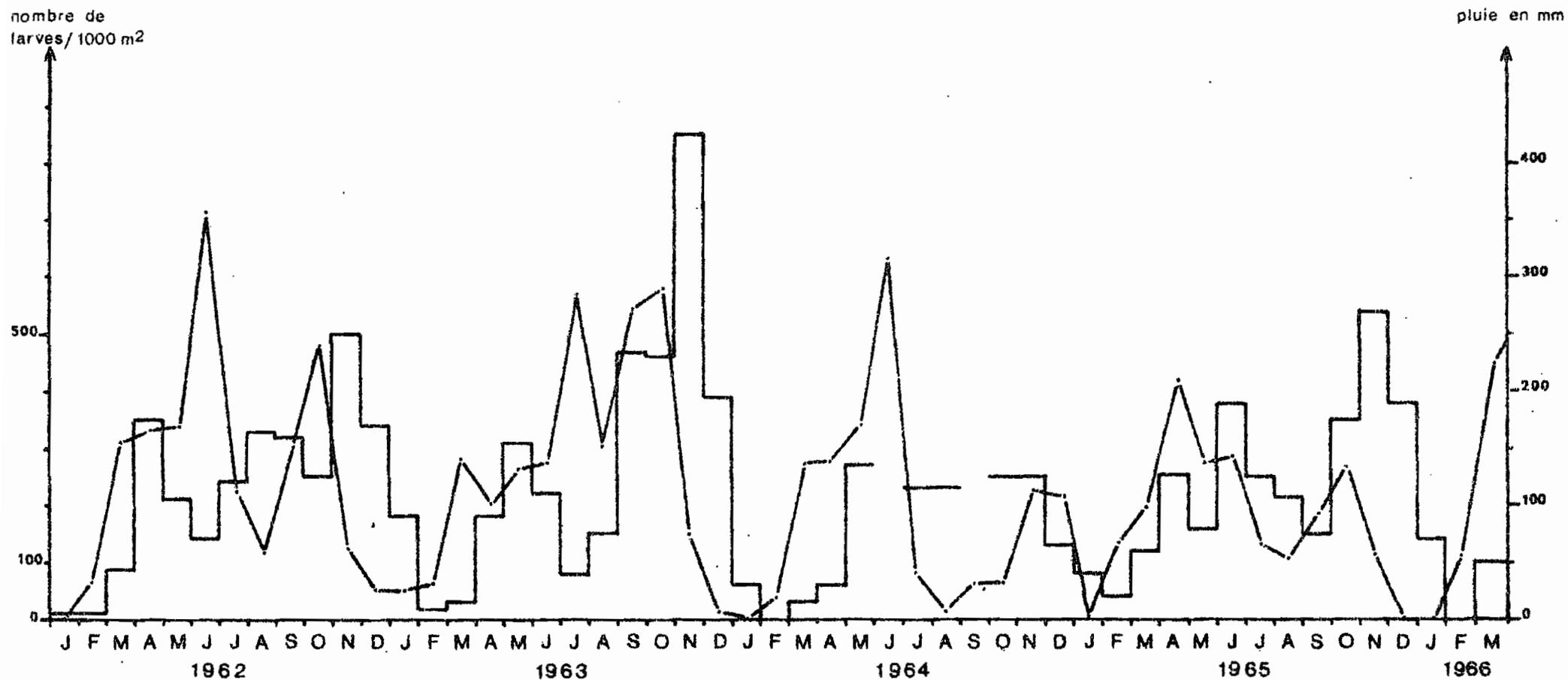


Fig. 112 Evolution mensuelle de la densité des larves de Pentatomides (en histogramme) comparée à celle de la pluviométrie.

complètement stoppée avec l'arrêt total des pluies.

La répartition des pluies chaque année est ainsi en rapport direct avec celle des principales vagues de jeunes, puis d'adultes. En 1962, année la plus moyenne quant à la répartition des pluies, les périodes de ponte sont bien distinctes les unes des autres et les vagues de jeunes se succèdent régulièrement, environ tous les trois mois. En 1963, la recrudescence des pluies au cours de la première saison des pluies qui n'a lieu qu'en juillet déclenche une seconde vague de jeunes tardive qui se télescope avec la troisième. En 1964, la seconde saison des pluies tardive entretient la reproduction pendant la saison sèche. En 1965, où les pluies arrivent précocement dès février puis redoublent dès le mois d'avril, les deux premières générations de l'année sont rapprochées et, de ce fait, se télescopent entre elles; la troisième est alors bien distincte des deux premières. En 1966, l'apparition précoce des pluies déclenche une première vague précoce de jeunes.

De façon générale, on observe un maximum dans l'évolution de la densité des larves deux mois après toute augmentation importante des précipitations (fig. 112).

3) La structure spécifique du peuplement selon les saisons

Dans le dendrogramme qui traduit les corrélations entre les peuplements des divers mois de l'année en savane brûlée et en savane non brûlée (fig. 105), on a constaté que le feu influait sur la structure spécifique du peuplement pendant un an: durant toute l'année, les peuplements qui ont subi l'influence du feu sont très différents de ceux qui ne l'ont pas subie.

En l'absence de feu, le cycle des saisons marque la structure du peuplement: en savane non brûlée, les peuplements de saison sèche, de janvier à mars, se ressemblent entre eux et diffèrent de l'ensemble des autres. Les peuplements d'avril à juillet, première saison des pluies, se

séparent de ceux de septembre à novembre, seconde saison des pluies. Les peuplements d'août et décembre, deux périodes de transition climatique, se ressemblent entre eux et sont plus proches du type trouvé pendant la première saison des pluies que de celui trouvé pendant la seconde saison des pluies.

En savane brûlée, le feu marque si profondément la structure spécifique du peuplement que l'influence de la saison n'apparaît pas avant le mois d'août. Lorsque l'effet du feu s'estompe, on constate alors le regroupement des peuplements des mois de septembre à novembre, seconde saison des pluies. Là encore les peuplements d'août et de décembre se ressemblent entre eux.

Il n'est guère possible de confondre la structure spécifique des Pentatomides de la savane brûlée avec celle de la savane non brûlée, étant donnée leur grande différence. On peut toutefois définir les trois types de peuplements qui se succèdent dans l'année, dans chacun des deux milieux:

- le peuplement de la saison sèche, de janvier à mars;
- le peuplement de la première saison des pluies, d'avril à juillet;
- le peuplement de la seconde saison des pluies, de septembre à novembre.

a) Le peuplement de la saison sèche

C'est le peuplement le plus pauvre en espèces sciaphiles, puisqu'elles ne représentent que 12 % des individus en savane brûlée et 36 % en savane non brûlée. L'époque est favorable aux espèces héliophiles, qui supportent bien les conditions climatiques qui règnent en saison sèche. Ce peuplement est caractérisé par l'abondance de l'espèce héliophile la plus commune de la savane, Dymantis grisea, qui représente à elle seule 38 % du peuplement de la savane brûlée et 12 % de celui de la savane non brûlée. Deux autres espèces sont prédominantes en savane non brûlée: Ennius ater, espèce héliophile représentant 12 % du peuplement, et Oncozygidea flavitarsis, espèce sciaphile qui en représente 11 %.

b) Le peuplement de la première saison des pluies

Il s'enrichit un peu en espèces sciaphiles, puisqu'elles représentent 17 % des individus de la savane brûlée et 40 % de ceux de la savane non brûlée. Dans chaque milieu, deux espèces différentes dominent le peuplement et représentent chacune plus de 10 % des individus. En savane brûlée, ce sont deux espèces héliophiles : Dymantis grisea, en proportion moins importante qu'à la saison sèche (19%) et Dichelorhinus vittatus (12 % des individus). En savane non brûlée, l'une est sciaphile, Oncozygidea flavitarsis, en proportion plus importante qu'à la saison précédente (18 %), l'autre est héliophile, Delegorguella phalerata (18 % également).

c) Le peuplement de la seconde saison des pluies

C'est le plus riche en individus sciaphiles: ils représentent 31 % du peuplement de la savane brûlée et 51 % de celui de la savane non brûlée. La saison est caractérisée par l'abondance, dans tous les milieux, de l'espèce sciaphile Thoria gilloniae, qui représente 19 % du peuplement de la savane brûlée et 12 % de celui de la savane non brûlée. Trois autres espèces, différentes dans chaque milieu, dominent le peuplement : en savane brûlée, ce sont Dymantis grisea (17 %), Gellia dilatata (12 %) et Ennius ater (10 %), toutes héliophiles; en savane non brûlée, ce sont deux espèces sciaphiles, Thoria gilloniae (18 %), Oncozygidea flavitarsis (13 %) et Delegorguella phalerata (12 %), espèce héliophile.

d) Les espèces caractéristiques des saisons

Les 16 espèces principales, qui constituent 90 % du peuplement moyen de la savane, peuvent être classées selon l'époque à laquelle leur importance relative au sein du peuplement est la plus grande (tableau 49).

TABLEAU 49 - Importance relative (en pourcentage) des 16 principales espèces de la savane au sein du peuplement de la saison sèche (janvier à mars), de la première saison des pluies (avril à juillet) et de la seconde saison des pluies (septembre à novembre).

	Saison sèche	Première saison des pluies	Seconde saison des pluies
<i>Cyptocoris lundi</i>	4,3	6,4	3,8
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	8,5	12,1	9,1
<i>Thoria rotundata</i>	5,4	4,0	9,8
<i>Thoria gillonae</i>	5,4	5,1	14,0
<i>Sepidiocoris noualhieri</i>	1,5	1,4	2,2
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	2,1	5,5	2,7
<i>Gellia dilatata</i>	5,2	6,6	7,6
<i>Lobopeltista guineensis</i>	7,7	6,6	7,5
<i>Sandehana labiosa</i>	1,5	1,5	0,7
<i>Deroplax nigropunctata</i>	2,3	2,1	0,2
<i>Aeptus singularis</i>	5,0	7,3	3,0
<i>Dymantis grisea</i>	19,6	10,8	12,7
<i>Delegorguella phalerata</i>	7,1	11,5	7,4
<i>Ennius ater</i>	9,8	4,6	6,1
<i>Ennius morio</i>	4,8	3,3	2,4
<i>Aeliomorpha divisa</i>	1,4	2,3	1,3
Total	91,6	91,1	90,5

Trois espèces, toutes héliophiles, ont une importance relative nettement plus grande à la saison sèche que pendant le reste de l'année; ce sont Dymantis grisea, Ennius ater et Ennius morio (fig. 113).

Pendant la première saison des pluies, ce sont Delegorguella phalerata, Oncozygidea flavitarsis, Dichelorhinus vittatus, Aeptus singularis, Cyptocoris lundi et Aeliomorpha divisa.

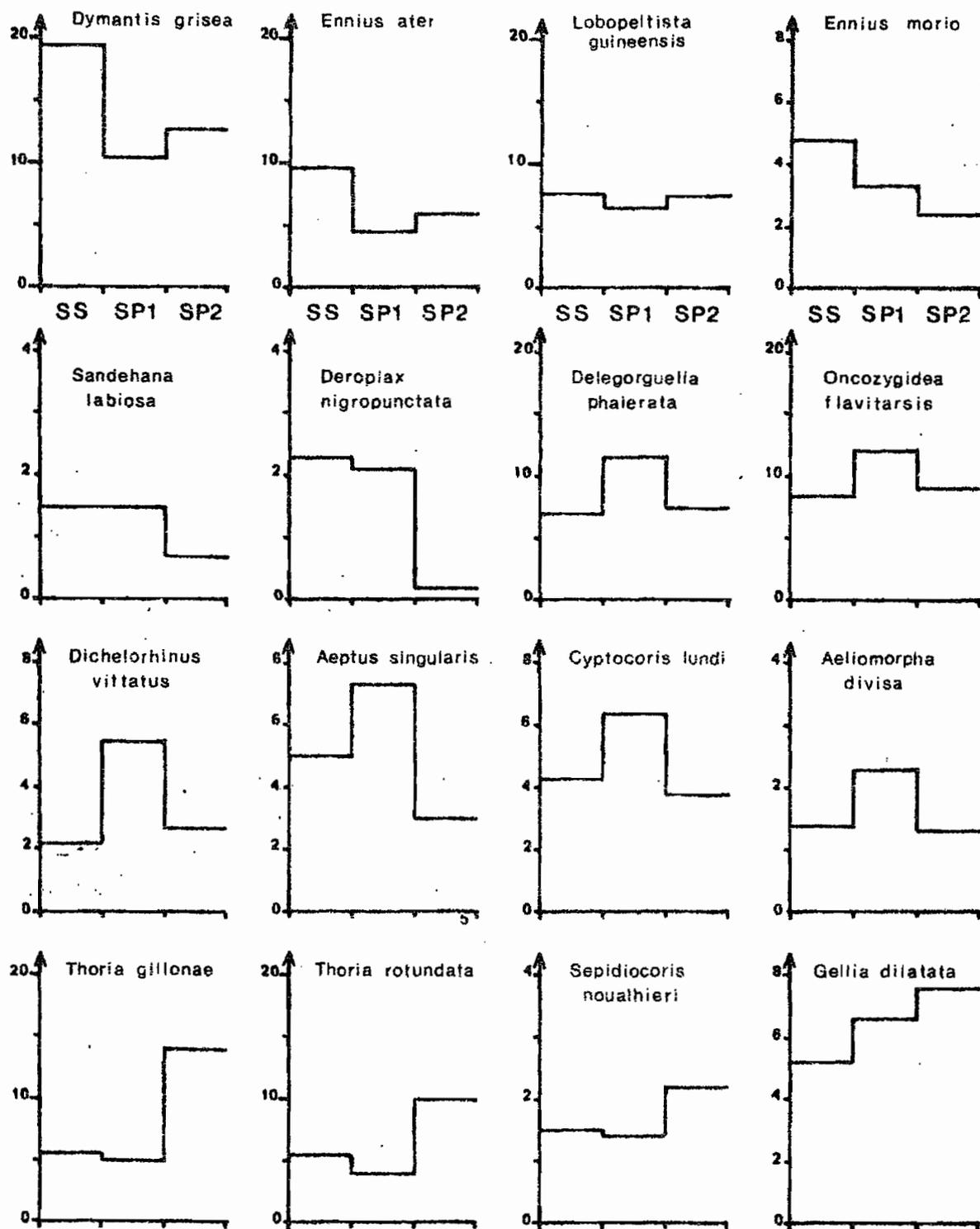


Figure 113 - Variations de l'importance relative (en pourcentage) des 16 principales espèces de la savane au cours des trois saisons : saison sèche (SS), première saison des pluies (SP 1) et seconde saison des pluies (SP 2).

Pendant la seconde saison des pluies, ce sont trois espèces sciaphiles : Thoria gilloniae, Thoria rotundata, Sepidiocoris noualhieri et une espèce héliophile: Gellia dilatata.

L'importance relative de Sandehana labiosa et de Deroplax nigropunctata reste constante de la saison sèche à la première saison des pluies, puis diminue sensiblement au cours de la seconde saison des pluies.

Quant à Lobopeltista guineensis, il constitue une fraction très constante du peuplement tout au long de l'année.

Ce sont donc des espèces héliophiles qui s'adaptent le mieux à la saison sèche et surtout des espèces sciaphiles qui trouvent le milieu propice en fin d'année. La tendance générale du peuplement à s'enrichir au cours de l'année en individus sciaphiles peut être mise en relation avec l'évolution de la complexité de la strate herbacée. Plus la charge végétale totale augmente, plus l'épaisseur du tapis herbacé est grande, plus grand est le nombre d'habitats divers protégés des rayons du soleil qu'offre le milieu aux espèces vivant enfouies au coeur de la strate herbacée. C'est aussi la raison pour laquelle, nous l'avons vu, la savane non brûlée abrite toujours plus d'individus sciaphiles que la savane brûlée.

CHAPITRE VI

L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR LE PEUPEMENT :

LES FACIES DE LA SAVANE



A. LES DIFFERENTS FACIES DE LA SAVANE

La réserve de Lamto est constituée d'une mosaïque de savanes cloisonnées par des forêts-galerie qui bordent les cours d'eau. Les pentes sont faibles, mais très importantes car elles déterminent en grande partie le drainage des sols.

Ces savanes sont loin d'être homogènes et l'on peut y distinguer plusieurs faciès selon la densité du couvert arbustif et selon les Graminées dominantes du tapis herbacé (César, 1971; Menaut, 1971, et carte botanique de P. de la Souchère et L. Badarello, 1969).

1) Les savanes à Loudetia simplex

Elles sont appelées savanes herbeuses ou prairies à Loudetia simplex à cause de la grande pauvreté de la strate arbustive et sont situées sur les sols hydromorphes mal drainés, gorgés d'eau et asphyxiants pendant la saison des pluies, très secs pendant la saison sèche. Ces conditions édaphiques très contraignantes pour la végétation se traduisent par une flore pauvre et par la dominance, à plus de 50 %, de la Graminée peu exigeante Loudetia simplex. On y trouve aussi une faible proportion d'Andropogon schirensis et Hyparrhenia diplandra. De tous les milieux, ce sont ceux dont la biomasse végétale est la plus faible (César, 1971). Deux faciès peuvent y être distingués selon la position topographique :

a) le "Loudetia de plateau" qui couvre de grandes étendues. C'est le faciès C de la carte botanique de Lamto;

b) le "Loudetia de bas de pente" où l'engorgement du sol dure plus longtemps dans l'année et qui est généralement situé à proximité des forêts-galerie. Ce milieu est plus humide que le précédent; c'est le faciès B de la carte.

L'ensemble des zones à Loudetia simplex occupe environ 1/4 de la superficie totale de la savane.

2) Les savanes à Andropogonées

Mieux drainés sont les sols, plus ils sont favorables à la végétation : la flore s'enrichit, le peuplement ligneux devient plus dense et la biomasse végétale du tapis herbacé s'accroît. Les Andropogonées, essentiellement Andropogon schirensis, Hyparrhenia diplandra et H. chrysargirea, envahissent la strate herbacée et éliminent progressivement Loudetia simplex qui ne supporte pas leur concurrence.

Selon la densité des arbres et des arbustes, ces savanes, dites arbustives, ont été subdivisées en 4 faciès:

a) Savanes arbustives ouvertes ou savanes mixtes à Loudetia simplex et Andropogonées.

La densité des arbustes y est inférieure à 150 pieds à l'hectare. Loudetia simplex est encore largement présent dans la strate herbacée, mais les Andropogonées sont déjà dominantes.

Ces savanes correspondent au faciès D1 de la carte botanique. Elles couvrent les plus grandes surfaces et occupent environ 1/3 de la superficie totale.

b) Savanes arbustives moyennement ouvertes ou savanes à Andropogonées

Les arbustes sont plus abondants (entre 150 et 300 pieds à l'hectare). La strate herbacée est essentiellement constituée d'Andropogonées (Hyparrhenia spp.) et ne comporte, en principe, plus de Loudetia simplex.

Ces savanes correspondent au faciès D2 de la carte botanique. Elles occupent environ 1/4 de la superficie totale.

c) Savanes arbustives denses et très denses

Elles correspondent aux faciès E1 et E2 de la carte botanique.

La densité des arbustes est supérieure à 300 pieds à l'hectare. D'autres Graminées, Sorghastrum bipennatum

et Imperata cylindrica, apparaissent, puis dominant dans la strate herbacée, témoignant de la présence de zones d'ombre.

Ces savanes sont les moins étendues et n'occupent que 1/6 environ de la superficie totale. Elles n'ont pas été étudiées dans le présent travail.

3) Les milieux particuliers

A ces différents faciès, il faut ajouter quelques milieux particuliers et très localisés :

- les savanes marécageuses à Fuirena umbellata et Vetiveria nigriflora, situées dans les dépressions marécageuses recouvertes de plusieurs décimètres d'eau pendant la saison des pluies, ou celles à Loudetia phragmitoides.

- les lisières des forêts-galerie, au tapis graminé en très particulier à Beckeropsis uniseta et Andropogon macrophyllus.

B. REPARTITION DES PENTATOMIDES SELON LES PRINCIPAUX MILIEUX

1) La structure spécifique du peuplement dans les principaux milieux

a) Les milieux étudiés

Les quatre faciès dominants de la savane échantillonnés sont:

- la savane à Loudetia simplex de plateau (Lp);
- la savane à Loudetia simplex de bas de pente (Lb);
- la savane mixte à Loudetia simplex et Andropogonées (LA);
- la savane à Andropogonées (A).

Pour avoir une image globale de ces peuplements, on a rassemblé les résultats de tous les relevés effectués, à diverses époques des différentes années, dans chacun de ces milieux.

Le feu de savane, comme on a pu le constater dans le chapitre consacré à ses effets, influence profondément la structure spécifique du peuplement de Pentatomides. On ne pouvait donc pas envisager d'étudier les peuplements des divers milieux sans y distinguer les zones brûlées des zones non brûlées. Toutefois, étant donnée leur situation, les savanes à Loudetia de plateau sont difficiles à protéger des feux: la plus grande partie de ces milieux a donc brûlé chaque année de sorte que le nombre des relevés effectués dans les zones non brûlées est trop faible pour donner une bonne image du peuplement qui les habite (tableau 50).

On obtient alors du peuplement global de chacun des 7 milieux les compositions données dans le tableau 51.

TABLEAU 50 - Surfaces échantillonnées en m² (S) et nombre de relevés effectués (N) dans les principaux milieux en savane brûlée (SB) et non brûlée (SNB)

	SB		SNB	
	S(m ²)	N	S(m ²)	N
Savane à <u>Loudetia</u> de plateau (Lp)	1150	53		
Savane à <u>Loudetia</u> de bas de pente (Lb)	875	20	2225	32
Savane mixte à <u>Loudetia</u> et Andropogonées (LA)	4150	118	3800	80
Savane à Andropogonées (A)	7125	139	4575	65

b) Comparaison des peuplements entre eux

Seules sont prises en considération les espèces les plus abondantes: celles qui constituent, au total, dans chaque milieu étudié, 90 % des Pentatomides récoltés. 24 espèces sont ainsi sélectionnées. Le tableau 51 donne leur densité dans les divers milieux.

Chaque milieu est ensuite caractérisé par l'importance relative de chacune d'entre elles, c'est-à-dire leur rang respectif au sein du peuplement de Pentatomides. Les peuplements des 7 milieux étudiés sont alors comparés deux à deux en calculant les coefficients de corrélation de rang de Spearman (tableau 52) selon la méthode déjà décrite dans le chapitre sur les effets du feu.

TABLEAU 51 - Densité (par 1000 m²) des espèces les plus abondantes dans les principaux milieux en savane brûlée (SB) et non brûlée (SNB): Loudetia de plateau (Lp), Loudetia de bas de pente (Lb), savane mixte à Loudetia et Andropogonées (LA) et savane à Andropogonées (A).

	SB				SNB		
	Lp	Lb	LA	A	Lb	LA	A
<i>Cyclopelta funebris</i>	-	-	1,2	7,4	-	10,5	2,0
<i>Cyptocoris lundi</i>	14,2	36,6	15,7	23,4	38,6	58,4	47,0
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	9,0	5,7	23,1	18,2	54,8	104,4	200,0
<i>Thoria rotundata</i>	-	-	3,4	-	55,7	158,9	82,4
<i>Thoria gillona</i>	6,5	10,3	38,3	70,3	32,8	67,1	102,3
<i>Sepidiocoris noualhieri</i>	1,9	19,4	2,7	4,9	24,7	18,1	22,5
<i>Sepidiocoris dispar</i>	12,9	-	16,4	10,4	0,4	8,2	7,7
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	27,7	10,3	33,5	58,7	1,8	4,7	16,2
<i>Gonopsis reuteri</i>	1,9	11,4	3,1	3,1	8,1	8,2	10,3
<i>Gellia dilatata</i>	59,3	14,9	43,6	38,1	51,2	45,5	70,8
<i>Gellia punctulata</i>	0,6	1,1	1,2	2,1	4,5	19,2	10,3
<i>Lobopeltista guineensis</i>	80,0	74,3	60,5	23,7	115,4	65,8	32,1
<i>Sandehana labiosa</i>	0,6	41,1	7,0	11,6	1,3	2,4	5,5
<i>Deroplax nigropunctata</i>	1,9	3,4	5,1	2,8	9,4	11,0	28,9
<i>Aeptus singularis</i>	2,6	59,4	12,1	5,6	26,9	64,4	38,0
<i>Dymantis grisea</i>	63,9	58,3	112,1	113,5	19,3	58,9	87,0
<i>Delegorguella phalerata</i>	0,6	1,1	16,9	1,5	132,5	166,5	139,9
<i>Ennius ater</i>	61,3	34,3	42,4	38,6	49,4	54,7	37,6
<i>Ennius morio</i>	38,1	20,6	40,2	25,8	7,2	16,8	5,2
<i>Halydricoris kraatzi</i>	8,4	2,3	9,2	10,8	1,3	9,5	3,1
<i>Diploxys angusta</i>	9,0	-	5,5	0,6	1,3	3,2	0,7
<i>Aeliomorpha divisa</i>	7,7	3,4	5,1	10,8	6,7	13,7	18,6
<i>Eusarcocoris purpurissatus</i>	20,6	-	15,9	2,8	5,8	3,4	9,8
<i>Actuarius varians</i>	7,7	3,4	10,1	7,4	0,9	1,8	0,9
Autres espèces	22,2	12,8	19,6	23,0	4,2	39,1	26,1
Total	458,6	424,1	543,9	515,1	654,2	1004,4	1004,9

TABLEAU 52 - Coefficients de corrélation entre les peuplements des divers milieux en savane brûlée et non brûlée (*).

		SB			SNB			
		Lp	Lb	LA	A	Lb	LA	A
SB	Lp	1,000	0,436	0,851	0,697	<u>0,167</u>	<u>0,093</u>	<u>0,098</u>
	Lb		1,000	0,497	0,653	0,418	<u>0,327</u>	<u>0,351</u>
	LA			1,000	0,767	0,436	0,416	<u>0,385</u>
	A				1,000	<u>0,130</u>	<u>0,152</u>	<u>0,262</u>
SNB	Lb					1,000	0,940	0,916
	LA						1,000	0,934
	A							1,000

(*) Les coefficients de corrélation soulignés ne sont pas significatifs au seuil 0,05 ($r < 0,404$).

On construit, à partir de ces coefficients de corrélation, le dendrogramme représenté sur la figure 114.

c) Influence du feu

Le dendrogramme fait apparaître en premier lieu l'influence prédominante du feu de savane sur la structure spécifique: les peuplements des différents milieux brûlés sont groupés et se séparent de ceux des milieux non brûlés (fig. 114). Autrement dit, les différences sont plus grandes d'une zone brûlée à une zone non brûlée qu'entre milieux différents ayant subi la même influence du feu. L'ensemble des peuplements des milieux brûlés est même significativement différent de celui des milieux non brûlés ($r=0,270$).

Ce ne sont pas les milieux équivalents qui ont les coefficients de corrélation les plus élevés entre savane brûlée et savane non brûlée (tableau 52): le feu introduit donc une modification de la structure spécifique du peuplement telle que, s'ils n'ont pas subi la même influence du feu, les peuplements d'un même milieu ne se ressemblent pas plus entre eux qu'ils ne ressemblent à ceux d'autres milieux.

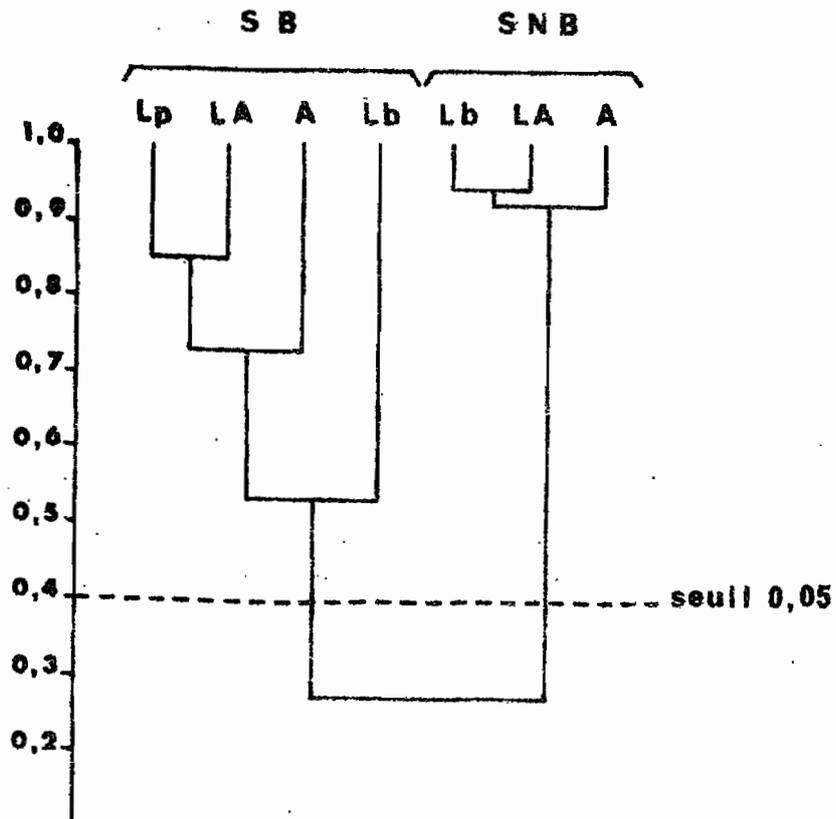


Figure 114 - Dendrogramme montrant les relations entre les peuplements des principaux milieux brûlés : Lp (Loudetia de plateau), LA (savane à Loudetia et Andropogonées), A (savane à Andropogonées), Lb (Loudetia de bas de pente).

Il faut donc considérer les savanes brûlées et les savanes qui n'ont pas brûlé comme deux habitats entièrement différents pour le peuplement de Pentatomides, les milieux ne faisant que moduler secondairement ces différences.

d) Gradient savane brûlée-savane non brûlée

En savane non brûlée, les peuplements sont plus homogènes d'un milieu à l'autre qu'en savane brûlée. Les peuplements des trois milieux échantillonnés: savane à Loudetia de bas de pente, savane mixte à Loudetia et Andropogonées et savane à Andropogonées, ont un niveau moyen de corrélation très élevé ($r=0,925$). Les espèces ont pratiquement la même place dans ces trois milieux, ce qui traduit probablement une certaine homogénéité dans la structure et les conditions microclimatiques au sein de la strate herbacée de la savane non brûlée. Cela signifie aussi que la composition floristique de la strate herbacée a bien peu d'influence sur la structure spécifique du peuplement de Pentatomides.

En savane brûlée, les peuplements des divers milieux sont bien plus différents entre eux; le niveau moyen de corrélation entre les quatre milieux échantillonnés: Loudetia de plateau, Loudetia de bas de pente, savane mixte à Loudetia et Andropogonées et savane à Andropogonées est faible ($r=0,529$), comparé à celui qu'on trouve en savane non brûlée. Cependant aucun peuplement n'est significativement différent d'un autre: les espèces ont seulement une place un peu différente d'un milieu à l'autre.

En savane brûlée, les plus ressemblants entre eux sont les peuplements de la prairie à Loudetia de plateau et de la savane mixte à Loudetia et Andropogonées. Ces deux milieux sont le plus souvent contigus et leur distinction n'est pas toujours nette sur le terrain, seule variant la proportion relative de Loudetia simplex et des Andropogonées.

Ensuite se raccorde le peuplement de la savane à Andropogonées qui est la suite logique de la succession, les Andropogonées ayant conquis tout le terrain sur Loudetia simplex.

C'est le peuplement à Loudetia de bas de pente qui a la structure la plus originale. Tout en appartenant au type brûlé, sa structure spécifique est plus proche de celle trouvée en savane non brûlée que celle qui est commune et caractéristique aux trois autres milieux de la savane brûlée.

On observe donc un certain gradient dans la structure du peuplement en relation avec celle observée sur le terrain: du milieu le plus pauvre (Loudetia de plateau) et le plus exposé aux variations climatiques du fait de l'absence de couvert arbustif et de la faible densité des herbes, on passe aux milieux plus riches et plus protégés dans les savanes arbustives à Andropogonées. Le Loudetia de bas de pente, en raison peut-être de sa situation proche des arbres de la forêt-galerie, de la durée de l'engorgement des sols et de sa position topographiquement basse, serait pour les conditions microclimatiques à l'échelle des Pentatomides, un milieu intermédiaire entre les milieux caractéristiques de la savane brûlée et ceux de la savane non brûlée. On observerait enfin le stade ultime de cette succession dans les milieux les plus protégés, au sein de la strate herbacée non brûlée où l'épaisseur de la matière morte maintient continuellement un microclimat plus humide et plus constant.

Ce sont en effet les milieux les plus extrêmes de cette succession qui abritent les peuplements les plus différents ($r=0,093$ et $0,098$ entre les peuplements du Loudetia de plateau brûlé et les savanes à Andropogonées non brûlées).

2) Les principales espèces des différents milieux

En raison probablement de leur pauvreté, les milieux qui abritent le plus petit nombre de Pentatomides, que ce soit en savane brûlée ou non brûlée, sont les prairies à Loudetia simplex. Le niveau de population dans les savanes à Andropogonées est plus élevé (tableau 51). Ces milieux,

par leur plus forte biomasse végétale et leur plus grande richesse floristique, offrent apparemment plus de possibilités aux Pentatomides.

Comme nous venons de le constater, les peuplements des mêmes milieux brûlés et non brûlés n'ont rien de commun. Nous devons donc les étudier séparément.

a) Les milieux de la savane brûlée

- Savane à Loudetia de plateau

L'espèce la plus abondante est naturellement Lobopeltista guineensis (80 individus par 1000 m²) qui est inféodé à la Graminée dominante du milieu, Loudetia simplex. Elle représente 17 % de la population.

Les trois espèces suivantes, qui représentent chacune plus de 10 % des Pentatomides, ont des abondances assez équivalentes. Ce sont Dymantis grisea, Ennius ater et Gellia dilatata (59 à 64 individus par 1000 m²).

Ces quatre espèces constituent, à elles seules, plus de la moitié du peuplement de ce milieu (58 %). Les autres espèces sont nettement moins abondantes.

- Savane mixte à Loudetia et Andropogonées

C'est le peuplement le plus riche en savane brûlée. Loudetia simplex n'étant plus dominant, l'espèce la plus abondante n'est plus Lobopeltista guineensis, qui passe au second rang. Sa densité tombe en effet de 80 à 60 individus par 1000 m² et elle ne représente plus que 11 % de l'ensemble des Pentatomides.

Au contraire, la densité de Dymantis grisea double. Cette espèce domine le peuplement avec 112 individus par 1000 m² et représente, à elle seule, plus de 20 % de la population.

Ce sont encore Gellia dilatata et Ennius ater qui sont ensuite les espèces les plus abondantes, comme dans le milieu précédent. Mais leur densité décroît (42 à 44 individus par 1000 m²) et elles se détachent moins des espèces suivantes : Ennius morio (40 individus par 1000 m²), Thoria gilloniae (38) et Dichelorhinus vittatus (33).

- Savane à Andropogonées

La Graminée Loudetia simplex devient négligeable de sorte que, naturellement, Lobopeltista guineensis se raréfie (24 individus par 1000 m²). Les Andropogonées forment l'essentiel de la strate herbacée.

C'est Dymantis grisea qui domine encore le peuplement avec la même densité que dans le milieu précédent; elle représente, à elle seule, 22 % des Pentatomides. Deux espèces ont une densité qui double : Thoria gilloniae (70 individus par 1000 m²) et Dichelorhinus vittatus (59). Ces trois espèces, Dymantis grisea, Thoria gilloniae et Dichelorhinus vittatus représentent à elles seules presque la moitié des Pentatomides de ce milieu (47 %).

Ennius ater (39 individus par 1000 m²), Gellia dilatata (38), Ennius morio (26) et Lobopeltista guineensis viennent ensuite.

Ce sont donc presque toujours les mêmes espèces, mais dans des ordres différents selon les milieux, qui dominent les peuplements des trois milieux les plus semblables de la savane brûlée.

- Savane à Loudetia de bas de pente

L'espèce la plus abondante est à nouveau Lobopeltista guineensis (78 individus par 1000 m²), en raison de la dominance de Loudetia simplex. Elle représente 17 % des individus comme dans la savane à Loudetia de plateau.

Dymantis grisea (58 individus par 1000 m²) a également une densité très comparable à celle observée dans la savane à Loudetia de plateau. Le peuplement se caractérise par l'abondance de Aeptus singularis (59 individus par 1000 m²), Sandehana labiosa (41) et Cyptocoris lundi (37) et par sa pauvreté en Ennius ater et Gellia dilatata qui sont deux à quatre fois moins abondants que dans la savane à Loudetia de plateau.

b) Les milieux de la savane non brûlée

Il est un peu illusoire de vouloir caractériser des milieux qui sont, en définitive, habités par des peuplements

dont la structure spécifique est très uniforme. L'absence de feu donne un caractère homogène à la structure de la strate herbacée, ce qui semble bien plus important que les différences dans la composition spécifique de la strate herbacée.

La différence réside surtout dans le fait que la savane à Loudetia est plus pauvre et que la densité des Fentatomides y est plus faible que dans les savanes à Andropogonées (tableau 51). Les espèces se distribuent à peu près pareillement dans les différents milieux, mais avec des densités différentes.

Le peuplement des différents milieux est toujours dominé par les espèces caractéristiques de la savane non brûlée: Delegorguella phalerata, Thoria rotundata et Oncozygidea flavitarsis (tableau 43).

- Savane à Loudetia de bas de pente

C'est son peuplement qui se rapproche le plus de ceux des milieux brûlés (tableau 52). En effet, s'il est dominé par l'espèce caractéristique des milieux non brûlés, Delegorguella phalerata (132 individus par 1000 m²), qui représente 20 % de la population, la seconde place est tenue par Lobopeltista guineensis en raison de la dominance de sa plante-hôte: sa densité, plus élevée que dans le même milieu brûlé, représente cependant la même proportion de la population (18 %).

Les autres espèces sont bien moins abondantes : Thoria rotundata (56 par 1000 m²), Oncozygidea flavitarsis (55), Gellia dilatata (51), Ennius ater (49).

Ce peuplement est donc le moins caractéristique des milieux non brûlés: les espèces qui les caractérisent habituellement y sont moins dominantes que dans les autres milieux non brûlés.

On n'y retrouve pas une abondance particulière des espèces qui caractérisent ce même milieu brûlé : Aeptus singularis, Sandehana labiosa et Cyptocoris lundii.

- Savane mixte à Loudetia et Andropogonées

Le peuplement est dominé par les trois espèces les plus caractéristiques de la savane non brûlée et dont la densité a beaucoup augmenté: Delegorguella phalerata (166 individus par 1000 m²), Thoria rotundata (159) et Oncozygidea flavitarsis (104). Elles représentent, à elles trois, presque la moitié de la population (43 %).

Les autres espèces sont bien moins abondantes: la densité de Lobopeltista guineensis diminue parallèlement à celle de sa plante-hôte (66 par 1000 m²). Au contraire Thoria gilloniae (67 par 1000 m²) et Dymantis grisea (59) ont une densité qui double au moins, comme en savane brûlée.

- Savane à Andropogonées

Son peuplement est dominé par deux espèces de savane non brûlée, Oncozygidea flavitarsis (200 individus par 1000 m²), dont la densité double, et Delegorguella phalerata (134), mais ensuite par les espèces qui justement dominent dans le même milieu brûlé: Thoria gilloniae (102) et Dymantis grisea (87). Ces quatre espèces constituent plus de la moitié des Pentatomides (53 %).

Lobopeltista guineensis, en raison de la faible abondance de sa plante-hôte, se raréfie; on n'en trouve plus que 32 par 1000 m².

c) Les milieux particuliers

- Savane marécageuse

La plupart des milieux marécageux échantillonnés étaient situés en savane non brûlée. 950 m² ont été prospectés au total.

Par la densité de Pentatomides qu'on y trouve (686 individus par 1000 m²), ce milieu est très proche des biotopes à Loudetia de bas de pente non brûlés (654 individus par 1000 m²). Les peuplements sont également très semblables: on y retrouve en particulier la même prédominance de Delegorguella phalerata (tableau 53).

TABLEAU 53 - Comparaison de deux milieux non brûlés: savane à Loudetia de bas de pente (Lb) et savane marécageuse (M). Densité (par 1000 m²) des principales espèces.

	Lb	M
Cyptocoris lundi	38,6	27,4
Oncozygidea flavitarsis	54,8	49,5
Thoria rotundata	55,7	117,9
Thoria gillona	32,8	29,5
Sepidiocoris dispar	24,7	15,8
Gellia dilatata	51,2	66,3
Lobopeltista guineensis	115,4	19,0
Aeptus singularis	26,9	107,4
Dymantis grisea	19,3	22,1
Delegorguella phalerata	132,5	141,1
Ennius ater	49,4	15,8
Aeliomorpha divisa	6,7	12,6
Autres espèces	46,2	61,1
Total	654,2	685,5

Quatre espèces ont cependant des densités très différentes dans ces deux milieux:

- Lobopeltista guineensis est naturellement bien moins abondant (19 individus par 1000 m²) dans les milieux marécageux pauvres en Loudetia simplex, que dans les milieux à Loudetia de bas de pente (115). Ennius ater présente aussi le même type de répartition (16 contre 49 individus par 1000 m²).

- Thoria rotundata et Aeptus singularis sont au contraire plus abondants dans les milieux marécageux (118 et 107 par 1000 m²) que dans les milieux à Loudetia de bas de pente (56 et 27 par 1000 m²).

Les deux milieux, semblables surtout par leur position topographiquement basse, et probablement par l'humidité de leur microclimat, sont donc habités par deux peuplements de Pentatomides assez proches.

- La lisière et le sous-bois des forêts-galerie

Pollet (1970) a régulièrement échantillonné, par la technique des cages de 1 m² et pendant plus d'un an, la savane brûlée à 10 mètres de la lisière, à 5 mètres, à la lisière même et sur la végétation basse des forêts-galerie, ce qui fait au total une prospection de 249 m² dans chacun de ces biotopes.

Si le peuplement au niveau de la strate basse de la forêt-galerie est très pauvre (137 individus par 1000 m²), il est difficile de dire si la lisière et la savane proche sont plus ou moins densément peuplées de Pentatomides que le reste de la savane. Les densités le long des lisières, obtenues par Pollet avec la technique des cages de 1 m² (entre 1160 et 1300 individus par 1000 m²), sont environ deux fois plus fortes que celles trouvées en savane brûlée par la technique des grands relevés (424 à 544 individus par 1000 m² selon les milieux). Comme on sait que les cages de 1 m² capturent environ deux fois plus de Pentatomides que les grands relevés, on peut dire que les Pentatomides ont une densité à peu près comparable en pleine savane et le long des lisières.

A 5 et 10 mètres de la lisière, le peuplement trouvé est une image moyenne des peuplements des divers biotopes de la savane brûlée, avec prédominance de Dymantis grisea, Lobopeltista guineensis, Ennius ater et, signe que ces milieux sont pour la plupart en bas de pente, une grande participation de Aeptus singularis (tableau 54).

Notons que le peuplement, à 5 mètres de la lisière, se rapproche du type trouvé en savane à Loudetia de bas de pente: densité faible, prédominance de Lobopeltista guineensis sur Dymantis grisea qui se raréfie, disparition de Thoria gillonae, augmentation des proportions de Cyrtocoris lundi et Sandehana labiosa.

TABLEAU 54 - Nombre d'individus des principales espèces de Pentatomides récoltés par Pollet à 10 mètres de la lisière, à 5 mètres, à la lisière même et sous forêt-galerie par la technique des cages de 1 m² (249 m² au total dans chaque biotope).

	savane 10 m	savane 5 m	lisière	forêt
<i>Cyclopelta funebris</i>	4	8	21	7
<i>Cyptocoris lundii</i>	12	16	4	.
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	17	29	45	1
<i>Thoria gilloniae</i>	22	8	.	.
<i>Sepidiocoris noualhieri</i>	16	8	6	1
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	7	5	.	.
<i>Gonopsis reuteri</i>	2	7	.	.
<i>Gellia dilatata</i>	9	11	30	1
<i>Lobopeltista guineensis</i>	44	48	.	.
<i>Sandehana labiosa</i>	2	6	3	.
<i>Macrina juvenca</i>	10	5	18	.
<i>Aeptus singularis</i>	32	32	.	.
<i>Dymantis plana</i>	7	16	25	2
<i>Dymantis grisea</i>	54	25	1	.
<i>Ennius ater</i>	42	35	29	7
<i>Ennius morio</i>	5	.	.	1
<i>Niphe aethiopica</i>	.	.	8	.
<i>Halydicoris kraatzi</i>	.	1	4	3
<i>Aspavia hastator</i>	.	1	11	.
<i>Carbula melacantha</i>	2	.	1	8
<i>Actuarius varians</i>	3	6	19	1
<i>Menida maculiventris</i>	29	18	21	2
Total	324	290	254	34

A la lisière même, le peuplement s'appauvrit et diffère de celui de la savane. On y trouve en abondance certaines espèces rares de la savane: *Cyclopelta funebris*, *Macrina juvenca*, *Dymantis plana*, *Aspavia hastator* et *Actuarius varians* (tableau 54). Certaines de ces espèces

semblent liées à ce milieu par la présence des espèces végétales qui y sont localisées: Macrina juvenca, par exemple, se nourrit essentiellement, dans les savanes de Lamto, de la grande Graminée Andropogon macrophyllus. D'autres, en revanche, polyphages comme Dymantis plana, trouvent probablement là un milieu climatique favorable.

Les espèces les plus abondantes, au total des relevés faits en lisière, sont en fait celles qui semblent utiliser ce milieu comme refuge à certaines époques de l'année:

- Oncozygidea flavitarsis est surtout abondant entre février et avril, à l'époque où le reste de la savane est le plus sec (sur les 45 récoltés au total, 20 individus l'ont été pendant ces trois mois).

- Deux autres s'y concentrent en décembre, dès l'installation de la saison sèche, jusqu'en février. Sur les 30 individus de Gellia dilatata et les 29 de Ennius ater récoltés au total des relevés, 24 et 28, respectivement, l'ont été pendant ces trois mois. Autant dire que ces espèces sont absentes des lisières pendant tout le reste de l'année.

Certaines espèces abondantes de la savane sont rares le long des lisières: Thoria gillona, Dichelorhinus vittatus, Lobopeltista guineensis, Aeptus singularis, Dymantis grisea.

Sous forêt, les Pentatomides sont rares et ne se rencontrent que pendant la saison sèche. Des 34 individus récoltés au total des relevés, 33 l'ont été entre janvier et avril et une en août, pendant la petite saison sèche (fig. 111). Ce sont essentiellement des espèces de savane ou de lisière qui pénètrent provisoirement sous la forêt-galerie (tableau 54).

Des grands relevés effectués également sous forêt-galerie en septembre (150 m² au total) n'ont récolté que 3 exemplaires d'une seule espèce, Aspavia hastator, très peu commune en savane, mais fréquente en lisière.

Une seule espèce a été récoltée exclusivement en forêt-galerie et à proximité des lisières: Carbula melan-cantha, qui semble inféodé à ces milieux, car jamais aucun individu n'a été trouvé sur les 33.250 m² prospectés en pleine savane.

La forêt-galerie est probablement un milieu très riche en Pentatomides dans les strates supérieures des arbres si l'on considère le grand nombre d'individus, appartenant à des espèces forestières, capturés la nuit à la lumière, mais c'est un milieu très pauvre au niveau du sol et totalement différent de la savane: c'est plutôt un milieu de refuge temporaire.

3) Distribution des espèces les plus abondantes selon les milieux

C'est en savane brûlée que le peuplement de Pentatomides montre les plus grandes différences d'un milieu à l'autre. Le feu, en éliminant les herbes mortes, accuse probablement les caractéristiques propres à chaque milieu au niveau de la strate herbacée: sa structure (écartement, épaisseur et hauteur des touffes, recouvrement au sol), donc son microclimat au sein des herbes, probablement aussi sa composition floristique. En savane non brûlée, le matelas d'herbes mortes entretient une structure et un microclimat bien plus homogène dans les différents milieux.

Nous allons donc étudier la répartition des principales espèces dans les milieux de la savane brûlée et la comparer avec celle observée en savane non brûlée.

Si l'on considère non plus les rangs des espèces au sein du peuplement, mais leur densité dans chaque milieu, on constate deux grands types de répartition en savane brûlée:

- ou bien leur abondance suit, dans les quatre milieux étudiés, le même gradient que la structure spécifique du peuplement, un gradient qu'on a pu interpréter comme d'ordre microclimatique;

- ou bien leur abondance est en relation avec la dominance de Loudetia simplex ou de celle des Andropogonées.

a) Répartition selon un gradient d'ordre micro-climatique

Le même gradient se manifeste dans les deux sens opposés :

- Espèces plus abondantes dans les milieux humides de la savane brûlée

La densité la plus faible est observée dans la savane à Loudetia de plateau; elle augmente dans la savane arbustive à Andropogonées et atteint son maximum dans le Loudetia de bas de pente (fig. 115). C'est le cas de Cyrtocoris lundi, Gonopsis reuteri, Sepidiocoris noualhierii, Sandehana labiosa. La progression est moins régulière chez Aeptus singularis.

Le stade ultime de cette gradation, dans l'échelle des milieux étudiés, est la savane non brûlée. Logiquement, on devrait donc trouver, chez ces espèces, une abondance plus grande en savane non brûlée qu'en savane brûlée. C'est effectivement le cas de quatre d'entre elles, qui montrent donc une préférence pour les milieux humides et protégés, mais pas celui de Sandehana labiosa qui, pour une raison inconnue, est plus rare en savane non brûlée qu'en savane brûlée.

Les espèces abondantes et même dominantes en savane non brûlée et rares en savane brûlée, comme Thoria rotundata et Delegorguella phalerata, pourraient être considérées comme représentant la forme extrême de ce type de répartition; leur absence totale ou presque totale de la savane brûlée, même dans les milieux les plus humides, rend toutefois cette interprétation hypothétique (fig. 117).

- Espèces plus abondantes dans les milieux secs de la savane brûlée

La densité la plus forte s'observe ici dans le milieu le plus ouvert, la savane à Loudetia de plateau; elle

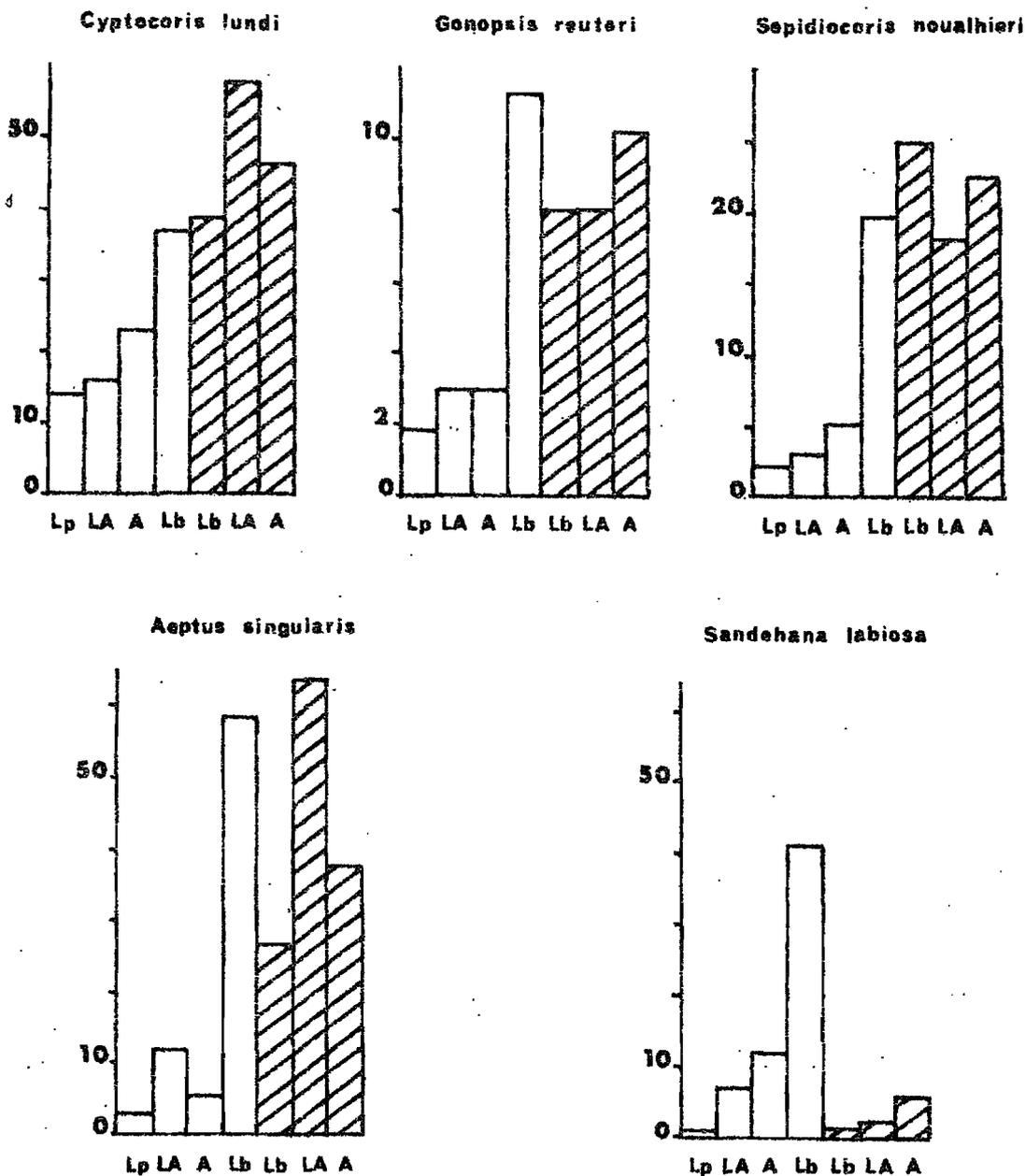


Figure 115 - Espèces plus abondantes dans les milieux humides de la savane brûlée. Densité par 1000 m² dans les principaux milieux brûlés (en blanc) et non brûlés (hachuré) dans l'ordre défini par le dendrogramme: Loudetia de plateau (Lp), savane à Loudetia et Andropogonées (LA), savane à Andropogonées (A) et Loudetia de bas de pente (Lb).

diminue dans la savane à Andropogonées et elle atteint son niveau le plus bas dans le Loudetia de bas de pente (fig. 116).

C'est le cas de Gellia dilatata, Ennius ater, Eusarcoris purpurissatus, Diploxys angusta. La répartition est un peu moins régulière pour Ennius morio, Sepidiocoris dispar et Actuarius varians.

Logiquement, à l'inverse des précédentes, ces espèces devraient être moins abondantes en savane non brûlée qu'en savane brûlée. C'est effectivement le cas de cinq d'entre elles, qui montrent donc une certaine préférence pour les milieux les plus secs et les plus exposés aux variations climatiques, mais pas celui de Ennius ater, qui est en moyenne aussi abondant dans les deux types de savane, ni celui de Gellia dilatata, dont la densité est plus élevée en savane non brûlée.

d) Répartition selon la dominance de Loudetia simplex ou des Andropogonées

- Espèces plus abondantes dans les milieux à Andropogonées

Certaines espèces ont une densité faible dans les milieux où Loudetia simplex représente plus de 50 % de la strate herbacée, c'est-à-dire dans les savanes à Loudetia de plateau et de bas de pente. Leur densité est nettement plus élevée dans les savanes à Andropogonées (fig. 117). Tel est le cas de Oncozygidea flavitarsis, Thoria gilloniae, Dichelorhinus vittatus, Dymantis grisea, Cyclopelta funebris. A l'exception de Oncozygidea flavitarsis, toutes ces espèces sont d'autant plus abondantes que les Andropogonées sont plus dominantes dans le milieu brûlé, c'est-à-dire dans la savane pure à Andropogonées. Leur répartition dans les trois milieux de la savane non brûlée est tout à fait semblable, mais à des niveaux différents, certaines espèces étant plus abondantes en savane non brûlée, les autres en savane brûlée.

Les espèces caractéristiques de la savane non brûlée,

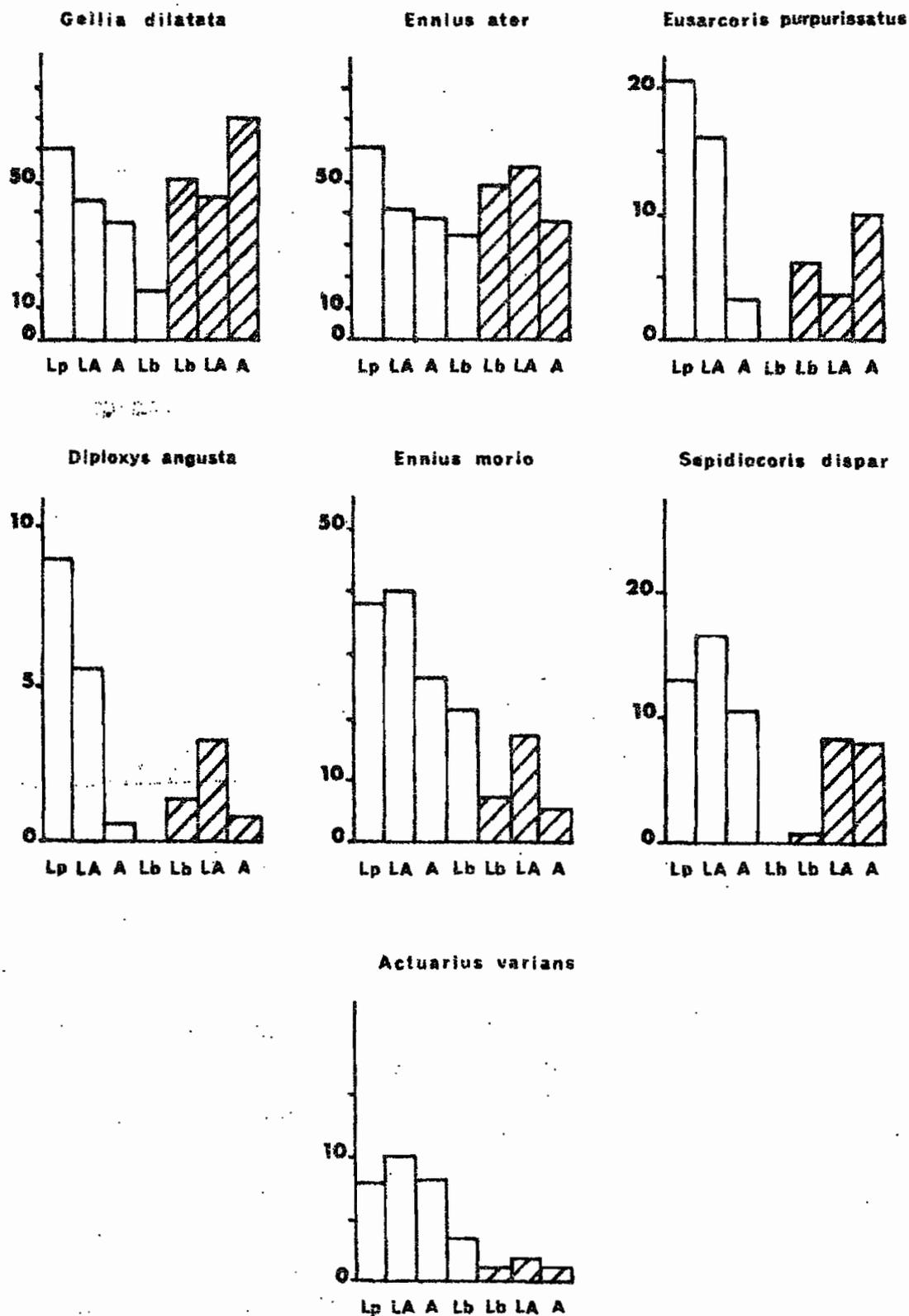


Figure 116 - Espèces plus abondantes dans les milieux secs de la savane brûlée. Densité par 1000 m² dans les principaux milieux brûlés (en blanc) et non brûlés (en hachuré) dans l'ordre défini par le dendrogramme.

Delegorguella phalerata et surtout Thoria rotundata montrent en savane non brûlée une certaine préférence pour la savane mixte à Loudetia et Andropogonées. De plus, les quelques exemplaires de ces deux espèces pris en savane brûlée l'ont été dans cette savane mixte (fig. 117).

Les autres espèces, Gellia punctulata, Deroplax nigropunctata, Halydicoris kraatzi et Aeliomorpha divisa, montrent plus ou moins nettement une préférence pour les savanes à Andropogonées (tableau 51).

- Espèces plus abondantes dans les milieux à Loudetia

Une seule espèce, Lobopeltista guineensis, est nettement liée aux milieux à Loudetia simplex: plus Loudetia est dominant dans le milieu, plus elle est abondante. Sa répartition est exactement la même en savane non brûlée (fig. 117).

4) Répartition et caractéristiques biologiques

L'abondance des Pentatomides paraît être régie par deux grands types de facteurs :

- des facteurs d'ordre microclimatique, ou liés aux gradients microclimatiques,
- des facteurs d'ordre alimentaire, ou liés à la composition floristique des associations végétales définies par l'abondance relative de Loudetia simplex et des Andropogonées.

a) Habitat

Les exigences microclimatiques sont difficiles à étudier. En l'absence de toute connaissance objective à ce sujet, on a distingué deux catégories d'espèces, d'après leur habitat :

- les espèces à tendance sciaphile, en général enfouies au plus profond des touffes de Graminées et dont le tégument est le plus souvent recouvert d'une croûte de terre: ce sont tous les Graphosomatinae et le Scutellerinae Deroplax nigropunctata (espèces désignées par la lettre s dans le tableau 4);

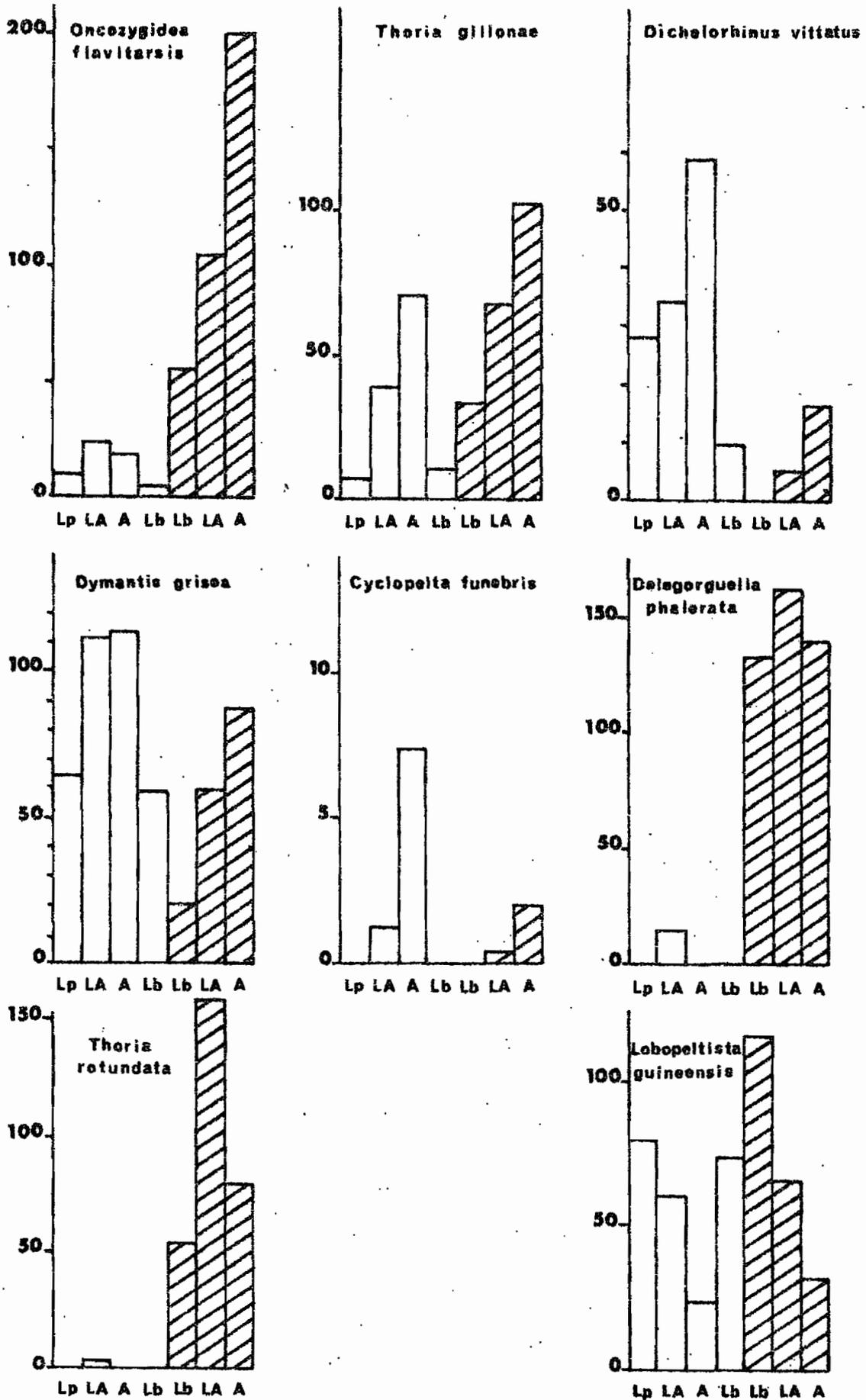


Figure 117 - Espèces plus abondantes dans les milieux à *Andropogonées* ou à *Loudetia*. Densité par 1000 m² dans les principaux milieux brûlés (en blanc) et non brûlés (en hachuré) dans l'ordre défini par le dendrogramme.

- les autres, plus héliophiles et surtout plus mobiles, qui se déplacent dans toutes les couches de la strate herbacée et dont aucun individu n'a été trouvé recouvert de terre.

On a constaté que l'un des effets du feu est de maintenir dans la savane un peuplement de type héliophile. En l'absence de feu, le peuplement s'enrichit au contraire en espèces sciaphiles. On a pensé que cette évolution était liée à la modification de la structure du milieu qui, en l'absence de feu, offrait à l'abri de l'herbe morte toute une gamme d'habitats propices aux espèces sciaphiles. De fait, plus l'herbe morte est abondante, plus la densité des sciaphiles augmente (fig. 100 B).

On peut donc penser que le milieu devient d'autant plus propice aux espèces sciaphiles que le couvert végétal est plus important. Effectivement, le nombre d'individus appartenant à des espèces dites sciaphiles et, ce qui est encore plus probant, la proportion du peuplement qu'ils représentent, augmente des milieux les plus pauvres et les plus exposés - les savanes à Loudetia - aux milieux les plus protégés - les savanes arbustives à Andropogonées -. Le fait s'observe aussi bien en savane brûlée qu'en savane non brûlée (fig. 118).

En savane brûlée, le peuplement du Loudetia de bas de pente est plus riche en formes sciaphiles que celui du Loudetia de plateau, mais il l'est moins que celui des savanes arbustives à Andropogonées. On voit là que les espèces dites sciaphiles ne se répartissent pas exactement selon le gradient interprété comme microclimatique. Le Loudetia de bas de pente peut se comporter comme le milieu le plus "humide" de tous les milieux de la savane brûlée pour certaines espèces, mais l'absence de couvert arbustif et la faible densité des herbes en fait un milieu moins "protégé" que les milieux arbustifs à Andropogonées pour les espèces qui recherchent l'ombre.

D'une façon générale, cependant, l'abondance des espèces sciaphiles dépend de l'épaisseur du couvert végétal

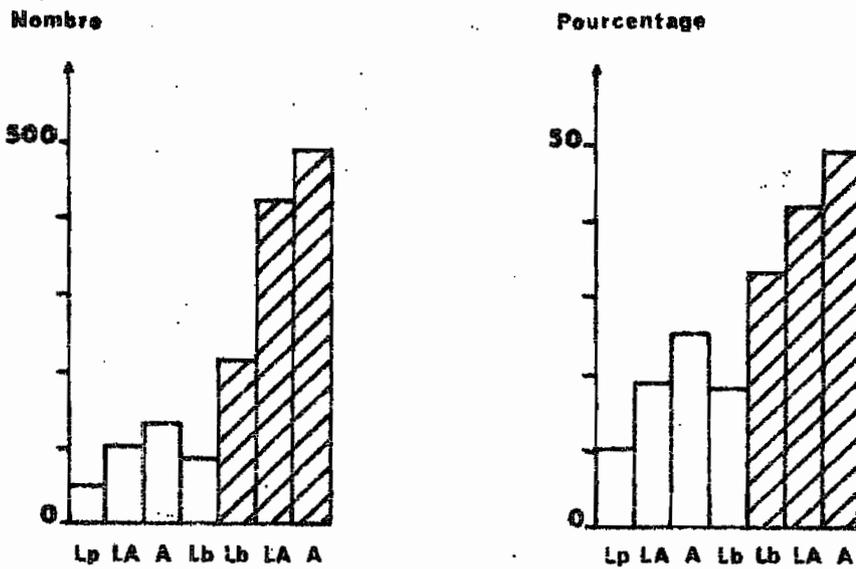


Figure 118 - Nombre d'individus d'espèces sciaphiles par 1000 m² et pourcentage du peuplement qu'ils représentent dans les principaux milieux brûlés (en blanc) et non brûlés (en hachuré): Loudetia de plateau (Lp), savane à Loudetia et Andropogonées (LA), savane à Andropogonées (A) et Loudetia de bas de pente (Lb).

et la composition spécifique du peuplement est donc en grande partie modelée par la structure du milieu.

b) Régime alimentaire

Une des caractéristiques biologiques les plus faciles à étudier en élevage, et que nous connaissons avec une certaine précision pour quelques espèces, est leur régime alimentaire.

Une espèce qui ne peut s'alimenter et se développer que sur une seule espèce végétale devrait être entièrement dépendante de la répartition de sa plante-hôte en savane. Une espèce polyphage devrait, au contraire, être indépendante des variations de la composition spécifique de la strate herbacée.

- Espèces monophages

- Lobopeltista guineensis

Cette espèce est inféodée à Loudetia simplex: elle est strictement monophage. Sa répartition dans la savane apparaît directement en relation avec celle de sa plante-hôte: plus Loudetia simplex est dominant, plus elle est abondante, et ceci aussi bien en savane brûlée qu'en savane non brûlée.

Densité par 1000 m² de Lobopeltista guineensis et pourcentage du peuplement dans les différents milieux brûlés (SB) et non brûlés (SNB): Loudetia de plateau (Lp), Loudetia de bas de pente (Lb), savane à Loudetia et Andropogonées (LA) et savane à Andropogonées (A) :

	Lp	Lb		LA		A	
	SB	SB	SNB	SB	SNB	SB	SNB
Densité	74,3	80,0	115,4	60,5	65,8	23,7	32,1
% du peuplement	17,4	17,5	17,6	11,1	6,5	4,6	3,2

Bien que son abondance dans un milieu donné soit plus grande en savane non brûlée qu'en savane brûlée, dans tous les milieux brûlés ou non où Loudetia simplex constitue plus de 50 % de la biomasse végétale de la strate herbacée, Lobopeltista guineensis représente toujours la même fraction du peuplement : de l'ordre de 17,5 %.

Cette espèce, étant la seule à présenter un type de répartition lié à Loudetia simplex, peut être considérée comme la seule à être exclusivement inféodée à cette Graminée. Elle ne serait donc pas en compétition avec une autre espèce, quelles que soient par ailleurs les conditions microclimatiques.

- Dichelorhinus vittatus

D. vittatus ne peut se développer et effectuer son cycle complet que sur deux espèces d'Andropogonées : Hyparrhenia diplandra et H. chrysargirea. De fait, sa répartition en savane brûlée apparaît liée à celle des Andropogonées: plus celles-ci sont dominantes dans le milieu, plus D. vittatus est abondant. Le fait s'observe aussi bien en savane non brûlée, mais à une autre échelle, car l'espèce se raréfie en zone non brûlée. Même dans les savanes à Andropogonées pures, elle n'y représente plus qu'une part infime du peuplement alors qu'elle dispose, apparemment au moins, de la même quantité de nourriture que dans le milieu brûlé.

Densité par 1000 m² de Dichelorhinus vittatus et pourcentage du peuplement dans les différents milieux brûlés et non brûlés :

	Lp	Lb		LA		A	
	SB	SB	SNB	SB	SNB	SB	SNB
Densité	27,7	10,3	1,8	33,5	4,7	58,7	16,2
% du peuplement	6,0	2,4	0,3	6,2	0,5	11,4	1,6

La répartition de D. vittatus semble donc dépendre, à la fois, de deux types de facteurs:

- un facteur d'ordre alimentaire lié à la nécessité de s'alimenter sur une des deux espèces d'Hyparrhenia. Ce facteur nécessaire est apparemment loin d'être suffisant,
- un facteur dépendant du feu

. soit d'ordre microclimatique, terme vague traduisant l'effet global de la présence ou de l'absence du tapis d'herbes mortes, l'espèce ayant apparemment besoin du climat plus sec qui règne dans les milieux brûlés. Cette

interprétation pourrait expliquer également qu'elle soit deux fois moins abondante, en savane brûlée, dans le Loudetia de bas de pente que dans le Loudetia de plateau, plus sec.

. soit d'ordre biotique: Dichelorhinus vittatus entre-rait en compétition avec d'autres espèces qui prospèrent en savane non brûlé, tout particulièrement dans les savanes à Andropogonées : Oncozygidea flavitarsis, Delegorguella phalerata, Thoria rotundata.

Il s'agit donc d'une espèce au régime alimentaire assez exclusif mais qui n'a pas une répartition uniquement liée à celle de ses plantes-hôtes.

Parmi les espèces qui présentent le même type de répartition se trouvent une espèce polyphage, Dymantis grisea, des espèces qui se nourrissent d'Andropogonées, Oncozygidea flavitarsis et Thoria gillona (mais nous ne savons pas si leur régime est exclusif), et une espèce, Cyclopelta funebris, qui vit sur un arbuste de savane, Piliostigma thonningii (tableau 27). Un tel type de répartition n'est donc pas réservé à des espèces exclusivement inféodées aux Andropogonées.

- Gonopsis reuteri

Cette espèce est strictement inféodée à Schizachyrium platyphyllum, Graminée qui "est assez fréquente et exige une certaine fraîcheur ambiante que peut lui offrir indifféremment un sol à hydromorphie prolongée ou un ombrage intense. Pour la même raison, l'espèce semble plus abondante en savane non brûlée où elle bénéficie toute l'année de la protection de la matière morte" (César 1971).

La répartition de Gonopsis reuteri semble directement en relation avec celle de Schizachyrium platyphyllum: l'espèce est plus abondante en savane non brûlée qu'en savane brûlée et, en savane brûlée, plus abondante dans le Loudetia de bas de pente que dans les autres milieux;

Densité par 1000 m² de Gonopsis reuteri et pourcentage du peuplement dans les différents milieux de la savane brûlée et non brûlée.

	Lp	Lb		LA		A	
	SB	SB	SNB	SB	SNB	SB	SNB
Densité	1,9	11,4	8,1	3,1	8,2	3,1	10,3
% du peuplement	0,4	2,7	1,2	0,6	0,8	0,6	1,0

Elle est également plus abondante dans les relevés de Pollet à 5 mètres de la lisière qu'à 10 mètres (tableau 54).

Gonopsis reuteri, pour des raisons apparemment strictement alimentaires, a une répartition liée au gradient microclimatique qui, en réalité, régit celle de sa plante-hôte.

Les autres espèces qui ont le même type de répartition sont deux espèces polyphages: Cyptocoris lundi et Aeptus singularis. L'une peut effectuer son développement complet sur Schizachyrium platyphyllum, l'autre l'a préféré dans l'expérience de choix alimentaire, mais toutes deux peuvent très bien se développer sur d'autres Graminées (voir tableau 27). Quant aux autres espèces, Sandehana labiosa et Sepidiocoris noualhieri, nous ne savons rien de leur régime alimentaire.

La répartition qui correspond en apparence à un gradient d'ordre microclimatique peut donc être due, entre autres, à des raisons d'ordre alimentaire.

- Espèces polyphages

- Dymantis grisea

Bien que très répandue dans tous les milieux, cette espèce est bien plus abondante dans la savane à Andropogonées que dans les savanes à Loudetia, aussi bien en savane brûlée que non brûlée. La différence n'est pas liée seulement à la plus grande capacité du milieu à Andropogonées, car D. grisea y représente aussi une fraction plus importante du peuplement.

Densité par 1000 m² de Dymantis grisea et pourcentage du peuplement dans les principaux milieux de la savane brûlée et non brûlée.

	Lp	Lb		LA		A	
	SB	SB	SNB	SB	SNB	SB	SNB
Densité	63,9	58,3	19,3	112,1	58,9	113,5	87,0
% du peuplement	13,9	13,7	3,0	20,6	5,9	22,0	8,7

Dymantis grisea peut pourtant s'alimenter aussi bien sur Loudetia simplex que sur des Andropogonées et elle a choisi aussi bien l'une que les autres dans l'expérience de préférendum alimentaire.

Quoique apparemment polyphage, cette espèce a donc exactement le même type de répartition que Dichelorhinus vittatus, qui est inféodé à des Andropogonées.

Notons que Dymantis grisea représente dans les deux milieux à Loudetia brûlés la même proportion de la population: 14 %. Cette proportion s'abaisse à 3 % dans le même milieu non brûlé, où l'espèce semble supplantée, comme Dichelorhinus vittatus, par toute la série des espèces caractéristiques de la savane non brûlée.

- Gellia dilatata

Cette espèce a une répartition bien différente de celle de Dymantis grisea. Elle est, en savane brûlée, d'autant plus abondante que le milieu est plus ouvert et plus sec. Pourtant, ce qui paraît contradictoire avec cette interprétation, elle est, en moyenne et dans chaque milieu, plus abondante en savane non brûlée qu'en savane brûlée.

Densité par 1000 m² de Gellia dilatata et proportion du peuplement dans les principaux milieux brûlés et non brûlés.

	Lp	Lb		LA		A	
	SB	SB	SNB	SB	SNB	SB	SNB
Densité	53,9	14,9	51,2	43,6	45,5	38,1	70,8
% du peuplement	12,9	3,5	7,8	8,0	4,5	7,4	7,0

La faculté qu'a G. dilatata de s'alimenter sur différentes espèces végétales le rend apparemment indépendant de la composition spécifique du milieu, mais non des conditions microclimatiques. Rappelons que c'est une des espèces les plus mobiles de la savane; elle se réfugie en lisière pendant la saison sèche et ne rallie la savane brûlée que six mois après le passage du feu. L'image moyenne de sa répartition ne signifie donc probablement rien si l'on ne tient pas compte de ses fluctuations dans le temps.

De toutes les espèces qui ont le même type de répartition, aucune n'a été élevée réellement avec succès et nous ne connaissons presque rien de leurs exigences alimentaires. Notons que Ennius ater, qui a la même répartition inexplicable que Gellia dilatata est, comme elle, une espèce particulièrement mobile se réfugiant, pendant la saison sèche, à la lisière des forêts-galerie.

5) Conclusions

Il importe d'être prudent pour interpréter les variations de la densité des espèces selon les milieux.

Chaque milieu est habité par une population en équilibre dynamique, d'abord parce que les échanges sont constants entre milieux, comme en témoignent ceux observés entre savane brûlée et savane non brûlée, et aussi parce que beaucoup d'espèces étant polyvoltines, les individus se renouvellent constamment. Malheureusement, les milieux sont trop nombreux et les relevés effectués dans chacun d'eux pas assez fréquents pour permettre une étude précise des variations saisonnières de leur peuplement.

De plus, les critères qui définissent les différents milieux choisis sont certainement très grossiers par rapport aux facteurs qui influencent réellement la présence et l'abondance de chaque espèce de Pentatomide. Les essais d'élevage nous ont suffisamment démontré que la plupart des raisons pour lesquelles des espèces pourtant abondantes et notoirement polyphages ne se développaient pas, sont inconnues.

Le gradient dit microclimatique est peut-être en relation avec l'humidité des milieux. Dans ce cas, les espèces dont l'abondance suit ce gradient pourraient être considérées comme particulièrement sensibles au facteur humidité, soit dans un sens, soit dans l'autre. Mais les phénomènes sont apparemment plus complexes: on s'aperçoit en effet que l'influence de l'ombrage du milieu peut avoir une influence différente de celle de l'humidité.

Même les connaissances acquises sur le régime alimentaire des espèces ne suffisent en général pas pour expliquer leur répartition dans les différents milieux. Il intervient apparemment aussi une autre gamme de facteurs très puissants, comme en témoignent les différences énormes constatées entre le peuplement de la savane brûlée et celui de la savane non brûlée.

De plus, les espèces réagissent probablement entre elles, limitant mutuellement leur densité. La seule présence de la plante-hôte qui lui convient ne suffit pas alors à une espèce pour prospérer: il faut aussi qu'elle se fasse une place parmi les autres, dont beaucoup sont polyphages.

Enfin, certaines espèces peu exigeantes, qui paraissent sélectionner certains milieux, n'y sont peut-être plus abondantes que parce que, peu compétitives, elles ne peuvent se développer que là où les autres sont moins abondantes.



CHAPITRE VII

TENDANCES ECOLOGIQUES DES PRINCIPALES
ESPECES

Les résultats des trois derniers chapitres ont montré que trois facteurs du milieu, au moins, ont une influence très nette sur le peuplement de Pentatomides : le feu, les saisons et les faciès végétaux. A un instant donné et dans un milieu donné, le peuplement est la résultante de l'effet conjugué de ces trois facteurs sur chacune des espèces, mais il n'est pas possible de discerner l'action propre à chacun d'eux. Les fluctuations mensuelles de la densité globale de chaque espèce dépendent tout à la fois des milieux échantillonnés et de la succession des saisons.

La comparaison des fluctuations mensuelles des différentes espèces va révéler la similitude ou l'antagonisme de leur réaction aux mêmes facteurs, puisque leur densité est calculée, chaque mois, d'après les mêmes relevés. On va pouvoir ainsi :

- mesurer les ressemblances et différences de réaction aux mêmes facteurs entre les principales espèces;
- essayer d'identifier les facteurs responsables de ces ressemblances ou de ces différences;
- définir les tendances écologiques qui sont communes aux espèces dont les fluctuations mensuelles sont parallèles et celles qui, au contraire, opposent les espèces chez lesquelles la densité varie chaque mois de façon inverse;
- comparer éventuellement l'action des facteurs identifiés.

A. DIFFERENTS TYPES D'EVOLUTION MENSUELLE

1) Méthode d'étude

Au cours des 49 mois d'étude, de janvier 1962 à mars 1966 (à l'exception de juin et septembre 1964, cf. tableau 9), la densité globale des espèces a varié selon leur propre rythme annuel d'abondance, mais aussi selon les milieux échantillonnés. Comparons entre elles les

évolutions mensuelles de la densité globale des 15 principales espèces de Pentatomides de la savane (les 16 espèces les plus abondantes qui constituent, au total, 90 % des Pentatomides récoltés, en excluant Sepidiocoris noualhierii dont les jeunes sont indiscernables de ceux de l'espèce voisine S. dispar). La liste de ces espèces est donnée dans le tableau 56.

La corrélation des variations de l'abondance totale - jeunes et adultes- d'une espèce x, au cours des 49 mois, avec celles d'une autre espèce y, peut s'écrire :

$$r = \frac{\text{cov}(x,y)}{s_x s_y} = \frac{1/n(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{s_x^2 s_y^2}$$

où n est le nombre de comparaisons, soit 49;

s_x^2 et s_y^2 sont les variances de l'abondance de x et y au cours des 49 mois.

En comparant chaque espèce à chacune des autres, on obtient $\frac{15 \times 14}{2} = 105$ coefficients de corrélation (tableau 55).

Chaque coefficient de corrélation mesure donc de -1,000 à + 1,000, le degré de ressemblance dans l'évolution de la densité de deux espèces calculée, chaque mois, d'après les mêmes relevés. Deux espèces à forte corrélation ont donc des densités mensuelles qui évoluent parallèlement. Leur abondance dépend donc des mêmes facteurs. Deux espèces à faible corrélation évoluent différemment. Les mêmes facteurs ont des effets opposés sur leur densité.

En additionnant les coefficients de corrélation de chaque espèce avec les 14 autres, on peut classer les espèces selon leur corrélation moyenne avec l'ensemble des autres (tableau 56).

	Cl	Of	Tr	Tg	Dv	Gd	Lg	Sl	Dn	As	Dp	Ea	Em	Ad
Dg	+0,198	+0,157	+0,074	+0,270	-0,057	+0,182	+0,073	-0,001	<u>-0,192</u>	+0,069	+0,177	<u>+0,393</u>	-0,092	+0,266
Cl		+0,225	<u>-0,156</u>	<u>+0,293</u>	<u>+0,313</u>	<u>+0,295</u>	+0,030	+0,220	+0,264	<u>+0,415</u>	<u>+0,286</u>	+0,181	<u>-0,167</u>	-0,038
Of			+0,138	<u>+0,512</u>	<u>+0,307</u>	<u>+0,384</u>	-0,031	-0,077	-0,007	+0,150	+0,269	+0,074	-0,076	<u>+0,475</u>
Tr				+0,031	<u>-0,184</u>	+0,049	<u>-0,204</u>	<u>-0,124</u>	-0,077	+0,010	<u>+0,519</u>	-0,055	<u>-0,145</u>	+0,068
Tg					+0,241	<u>+0,623</u>	+0,088	+0,061	+0,035	<u>-0,149</u>	+0,154	+0,238	<u>-0,287</u>	+0,160
Dv						<u>+0,374</u>	<u>+0,283</u>	+0,104	-0,043	+0,202	+0,207	<u>-0,122</u>	-0,047	+0,211
Gd							+0,217	+0,041	+0,142	<u>-0,122</u>	+0,241	<u>+0,453</u>	-0,056	<u>+0,300</u>
Lg								+0,242	<u>-0,280</u>	+0,042	+0,033	<u>+0,293</u>	+0,247	+0,001
Sl									+0,117	+0,146	-0,067	+0,078	<u>-0,168</u>	-0,069
Dn										-0,068	+0,062	-0,005	-0,069	<u>-0,235</u>
As											+0,253	<u>-0,300</u>	<u>-0,197</u>	+0,015
Dp												-0,062	-0,035	<u>+0,284</u>
Ea													+0,113	+0,089
Em														-0,076

-331-

Tableau 55 : Coefficients de corrélation entre les 15 principales espèces de la savane : Tg=Thoria gilloniae, Dg = Dymantis grisea, Cl = Cyptocoris lundi, Of = Oncozygidea flavitarsis, Tr = Thoria rotundata, Dv = Dichelorhinus vittatus, Gd = Gellia dilatata, Lg = Lobopeltista guineensis, Sl = Sandehana labiosa, Dn = Deroplax nigropunctata, As = Aeptus singularis, Dp = Delegorguella phalerata, Ea = Ennius ater, Em = Ennius morio, Ad = Aeliomorpha divisa. Les 18 coefficients significatifs ($r > +0,282$) sont soulignés d'un trait continu, les 16 coefficients les plus négatifs ($r < -0,100$) sont soulignés d'un trait discontinu.

TABLEAU 56 - Classement des espèces d'après la somme de leurs corrélations avec les 14 autres espèces.

<i>Gellia dilatata</i>	+ 3,123
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	+ 2,500
<i>Cyptocoris lundi</i>	+ 2,359
<i>Delegorguella phalerata</i>	+ 2,321
<i>Thoria gillonae</i>	+ 2,270
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	+ 1,789
<i>Dymantis grisea</i>	+ 1,518
<i>Aeliomorpha divisa</i>	+ 1,451
<i>Ennius ater</i>	+ 1,368
<i>Lobopeltista guineensis</i>	+ 1,034
<i>Sandehana labiosa</i>	+ 0,504
<i>Aeptus singularis</i>	+ 0,466
<i>Thoria rotundata</i>	- 0,056
<i>Deroplax nigropunctata</i>	- 0,356
<i>Ennius morio</i>	- 1,055

2) Types moyens

Gellia dilatata est, de loin, l'espèce qui totalise les plus fortes corrélations avec l'ensemble des autres espèces. C'est donc celle dont l'évolution mensuelle ressemble le plus, en moyenne, à celle des autres. Oncozygidea flavitarsis, Cyptocoris lundi, Delegorguella phalerata et Thoria gillonae ont, après Gellia dilatata, les plus fortes corrélations avec l'ensemble des autres.

3) Types extrêmes

Trois espèces ont en moyenne des corrélations négatives avec l'ensemble des autres: l'évolution mensuelle de leur abondance est donc différente du type général. Ce sont Ennius morio, Deroplax nigropunctata et Thoria rotundata. Une autre espèce, Aeptus singularis, a une somme de coefficients positive, mais très faible (tableau 56).

Les trois premières espèces ont entre elles des corrélations négatives (- 0,069, - 0,077, - 0,145). Aeptus singularis a également des corrélations négatives ou pratiquement nulles avec ces trois espèces (- 0,197, - 0,068, + 0,010). Ce n'est donc pas pour les mêmes raisons que l'évolution de la densité de ces espèces diffère de celle de l'ensemble des autres. Elles définissent quatre types extrêmes d'évolution mensuelle entre lesquels vont se répartir toutes les autres espèces.

Sandehana labiosa a aussi une très faible corrélation avec l'ensemble des autres. Ses corrélations avec Ennius morio et Thoria rotundata sont très faibles (- 0,168 et - 0,124); elles sont par contre assez positives avec Deroplax nigropunctata et Aeptus singularis (+ 0,117 et + 0,146). L'évolution mensuelle de cette espèce n'est pas entièrement originale puisqu'elle se rapproche à la fois de celle de Deroplax nigropunctata et de Aeptus singularis.

B. RELATIONS ENTRE LES ESPECES

1) Représentation des corrélations entre espèces

a) Dendrogramme classique

L'ensemble des corrélations ne pouvant pas être représenté sur un plan, on utilise la méthode classique du dendrogramme, qui permet de figurer la hiérarchie des diverses corrélations en construisant progressivement l'arbre des raccordements des espèces, par ordre de ressemblance décroissante.

On observe sur ce dendrogramme la hiérarchie suivante (fig. 119): - Gellia dilatata est lié à Thoria gillonae par le plus fort coefficient de corrélation (+ 0,623);

- à ce couple central, se joint un deuxième couple constitué par Oncozygidea flavitarsis et Aeliomorpha divisa, puis une espèce isolée, Dichelorhinus vittatus. La moyenne de l'ensemble des corrélations est significative;

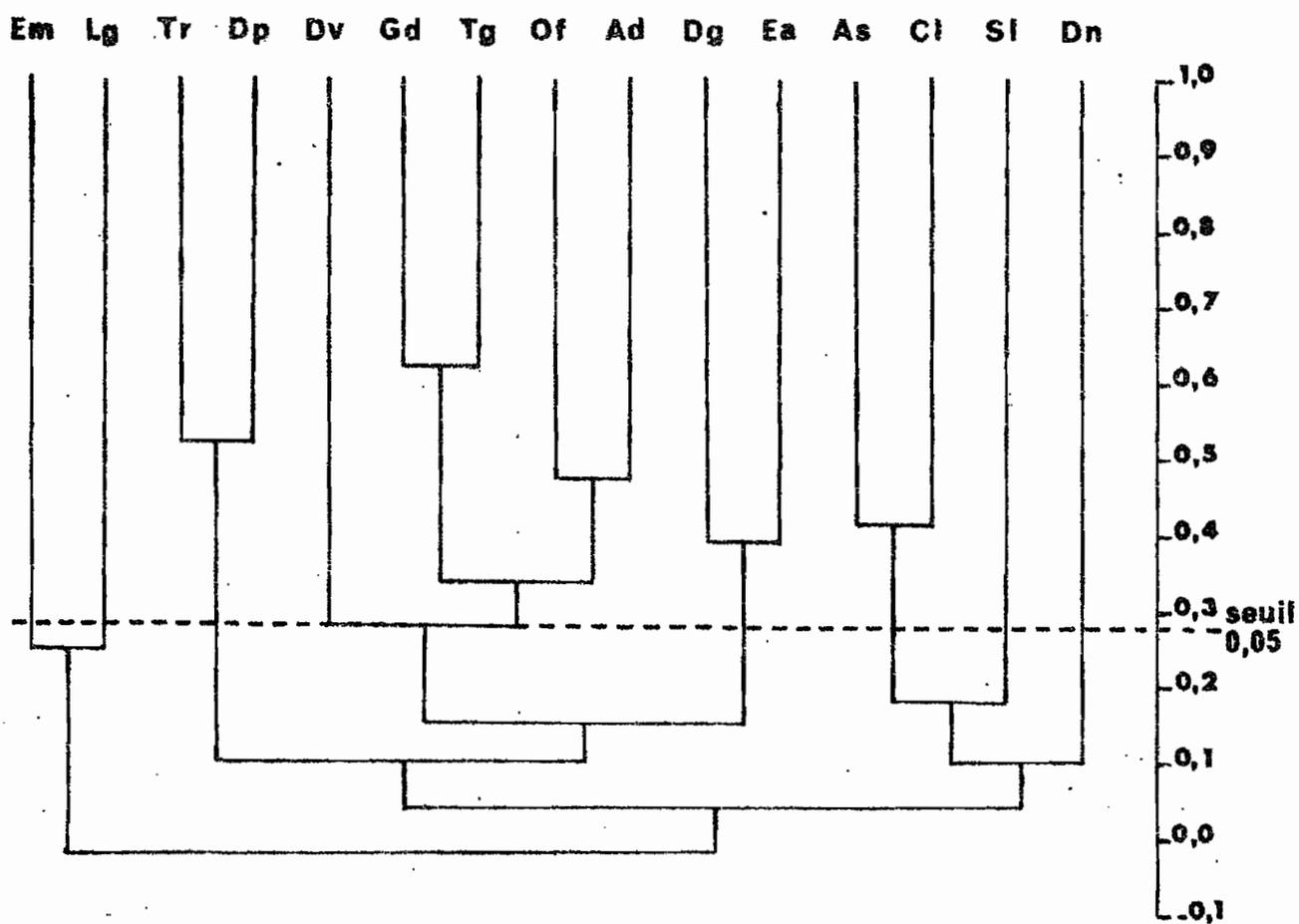


Figure 119 - Représentation classique du dendrogramme: relations entre les 15 principales espèces de la savane désignées par leurs initiales.

il s'agit donc d'un groupe d'espèces homogène, dont les évolutions dans le temps sont parallèles.

- il se joint ensuite un couple, Dymantis grisea et Ennius ater;

- puis un couple constitué de Thoria rotundata et Delegorguella phalerata;

- un groupe bipolaire lié à Deroplax nigropunctata et Aeptus singularis. Seul le couple Aeptus singularis - Cyptocoris lundi est significatif;

- enfin, se raccorde le couple Lobopeltista guineensis - Ennius morio, mais leur corrélation n'est pas significative.

Dans la partition formée par ces 15 espèces, il existe donc : - une espèce nettement centrale, Gellia dilatata, qui rassemble autour d'elle des espèces dont les évolutions mensuelles sont d'un type moyen;

- quatre "espèces-pôles" qui attirent, hors de l'orbite centrale, des espèces ayant pourtant de fortes corrélations moyennes avec les autres, comme Delegorguella phalerata et Cyptocoris lundi;

- un groupe complexe qui comprend en particulier deux espèces aux évolutions pourtant fort différentes, Aeptus singularis et Deroplax nigropunctata, probablement regroupées à cause de leur commune ressemblance avec Sandehana labiosa.

Cette représentation classique du dendrogramme ne permet cependant pas de rendre compte de toutes les corrélations entre espèces: deux espèces qui ont au départ une corrélation assez élevée peuvent, par suite de la composition progressive des groupes, diverger de plus en plus. Gellia dilatata et Thoria gilloniae, qui ont entre elles la plus forte corrélation, vont en effet définir le type de ressemblance général et tout le dendrogramme va se construire en référence à ce seul type, les espèces les plus proches de ce type moyen se raccordant les premières au couple. Ainsi, l'espèce qui ressemble le plus à Gellia dilatata est, après Thoria gilloniae, Ennius ater ($r=+0,453$);

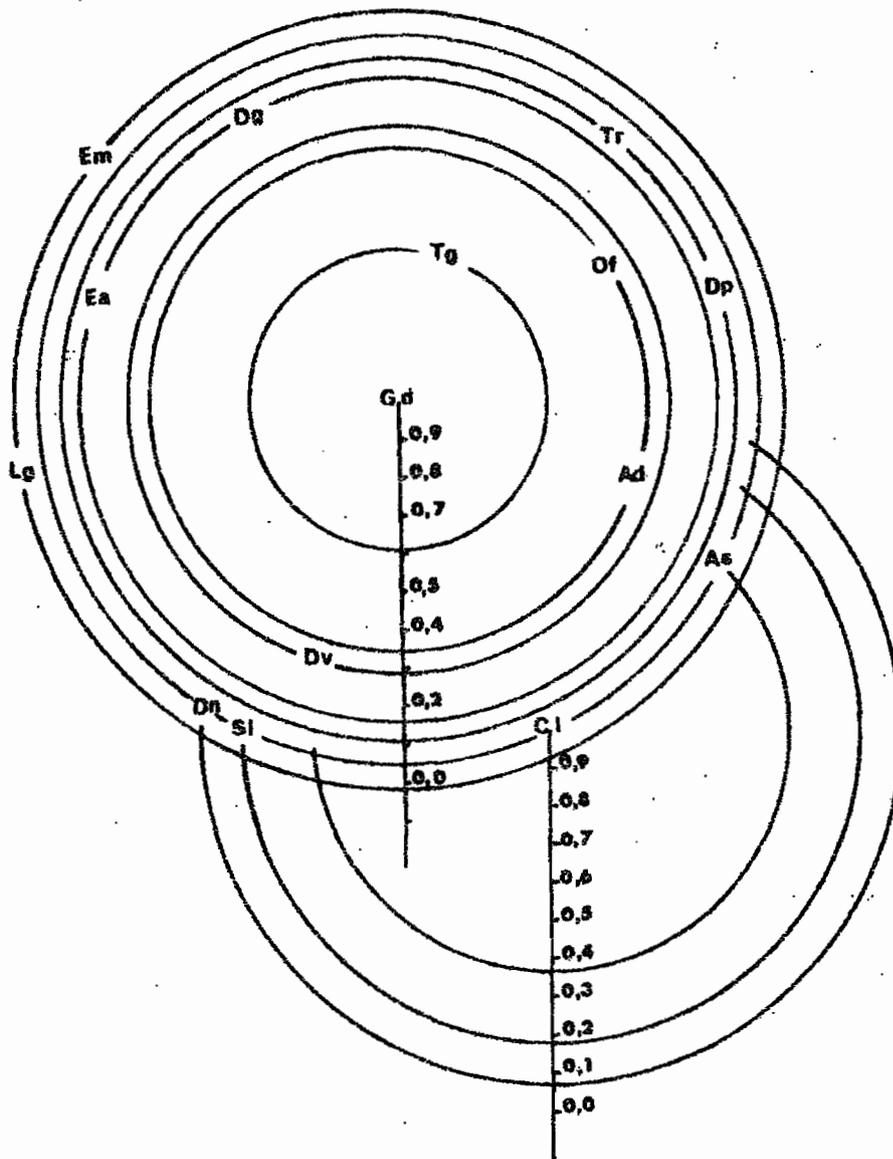


Figure 120 - Construction du corrélogramme circulaire permettant de placer les 15 principales espèces selon leurs ressemblances.

mais comme le type de ressemblance entre Gellia dilatata et Ennius ater n'est pas le même que celui du premier couple (la corrélation entre Ennius ater et Thoria gillonae est faible : + 0,238), Ennius ater va être rejeté plus bas dans l'échelle des corrélations du type défini dans le dendrogramme. L'analyse nodale ayant donné des résultats très comparables et regroupé les espèces de façon identique au dendrogramme, nous avons essayé un autre type de représentation qui permet, tout en conservant leur hiérarchie dans le dendrogramme, de mieux faire ressortir les ressemblances entre espèces.

b) Corrélogramme circulaire

- Principe

1. Les espèces, au lieu de se placer parallèlement les unes aux autres selon une échelle verticale de corrélation, peuvent se placer, selon une échelle concentrique, sur des cercles ayant pour centre l'espèce qui a la plus forte corrélation avec l'ensemble des autres et pour rayon le niveau de raccordement dans le dendrogramme.

2. La position des espèces ou des groupes d'espèces sur les cercles ainsi définis se fait selon leur ressemblance, donc selon leur corrélation, avec les espèces les plus centrales déjà placées.

3. La distance sur ce cercle entre deux espèces du même couple, ou du même groupe, est mesurée par leur coefficient de corrélation réciproque.

- Construction (fig. 120)

Gellia dilatata, l'espèce dont l'évolution mensuelle est la plus moyenne, est le centre du corrélogramme. A elle se joint d'abord Thoria gillonae qui se place n'importe où sur le cercle de corrélation 0,623 dont Gellia dilatata est le centre.

A ce premier couple se joint le second, Oncozygidea flavitarsis et Aeliomorpha divisa, qui se place sur le cercle de corrélation 0,339, moyenne de leurs corrélations

avec le premier couple. Ces deux espèces sont distantes entre elles de 0,475, leur corrélation réciproque. Leur position sur le cercle est déterminée par leurs ressemblances avec chacune des deux espèces du premier couple déjà placées : Aeliomorpha divisa est plus proche de Gellia dilatata (+ 0,300) que de Thoria gillonae (+ 0,211) et Oncozygidea flavitarsis est plus proche de Thoria gillonae (+ 0,512) que de Gellia dilatata (+ 0,384).

De proche en proche, toutes les espèces ou groupes d'espèces sont finalement placés autour de Gellia dilatata, selon la méthode précédemment décrite. Seul le groupe lié à Deroplax nigropunctata est plus complexe. Toutes ses espèces sont sur le même cercle de corrélation + 0,038, mais ce groupe a lui-même pour centre Cyptocoris lundi qui a la plus forte corrélation moyenne avec les autres espèces du groupe. C. lundi est d'abord lié à Aeptus singularis (+ 0,415); à ce premier couple se joint Sandehana labiosa, espèce opposée à Aeptus singularis (+ 0,146) par rapport à Cyptocoris lundi (+ 0,220). Puis à cet ensemble se joint Deroplax nigropunctata, plus proche de Sandehana labiosa (+ 0,117) que de Aeptus singularis (- 0,068). Ce groupe d'espèces se trouve donc à l'intersection d'une part du cercle ayant pour centre Gellia dilatata et pour rayon le coefficient de corrélation moyen du groupe avec l'ensemble central (+ 0,038), d'autre part, des cercles ayant pour centre Cyptocoris lundi et pour rayons, les corrélations avec Cyptocoris lundi et les espèces qui lui sont plus directement liées.

2) Affinités et répulsions entre espèces

Le corrélogramme circulaire permet, tout en respectant la hiérarchie des espèces du dendrogramme classique, de rapprocher les espèces qui se ressemblent le plus et de figurer les corrélations significatives au seuil 0,05 et les corrélations les plus faibles ($r < -0,100$). Il permet ainsi de représenter les associations positives et négatives les plus

fortes qui sont en partie estompées dans la représentation classique du dendrogramme si elles ne sont pas du type dominant défini par le premier couple (fig.121).

Le regroupement des espèces correspond à plusieurs types de ressemblances:

a) selon le comportement après le feu

On constate sur le corrélogramme circulaire que les espèces se regroupent selon leur comportement après le feu: les espèces qui représentent une proportion du peuplement plus forte en savane brûlée qu'en savane non brûlée (d'après le tableau 43 du chapitre IV) et montrent donc une préférence pour les milieux brûlés (groupe SB de la figure 121) sont toutes situées dans la même zone et se séparent des autres qui montrent les préférences opposées (groupe SNB). Seul Deroplax nigropunctata, espèce préférant pourtant la savane non brûlée, se situe, pour d'autres raisons, dans la zone des espèces qui préfèrent la savane brûlée.

Si l'on définit les espèces aux comportements les plus opposés vis-à-vis du feu, c'est-à-dire les plus caractéristiques de chaque groupe, comme celles qui présentent les plus grandes différences de densité entre les milieux brûlés et non brûlés, ce sont (d'après le même tableau 43):

- Ennius morio et Dichelorhinus vittatus, caractéristiques des milieux brûlés,

- Thoria rotundata et Delegorguella phalerata, caractéristiques des milieux non brûlés.

De fait, Ennius morio et Thoria rotundata ont chacun des corrélations négatives avec les deux espèces opposées. Dichelorhinus vittatus et Delegorguella phalerata ont, pour d'autres raisons des évolutions bien plus semblables ($r = + 0,207$).

En revanche, bien que représentant dans l'ensemble de l'année une part du peuplement plus importante en savane brûlée qu'en savane non brûlée, Gellia dilatata et Thoria gilloniae sont d'un type intermédiaire puisque ce sont, de toutes les espèces de savane brûlée, les plus tardives à la reconquérir, longtemps après le passage du feu.

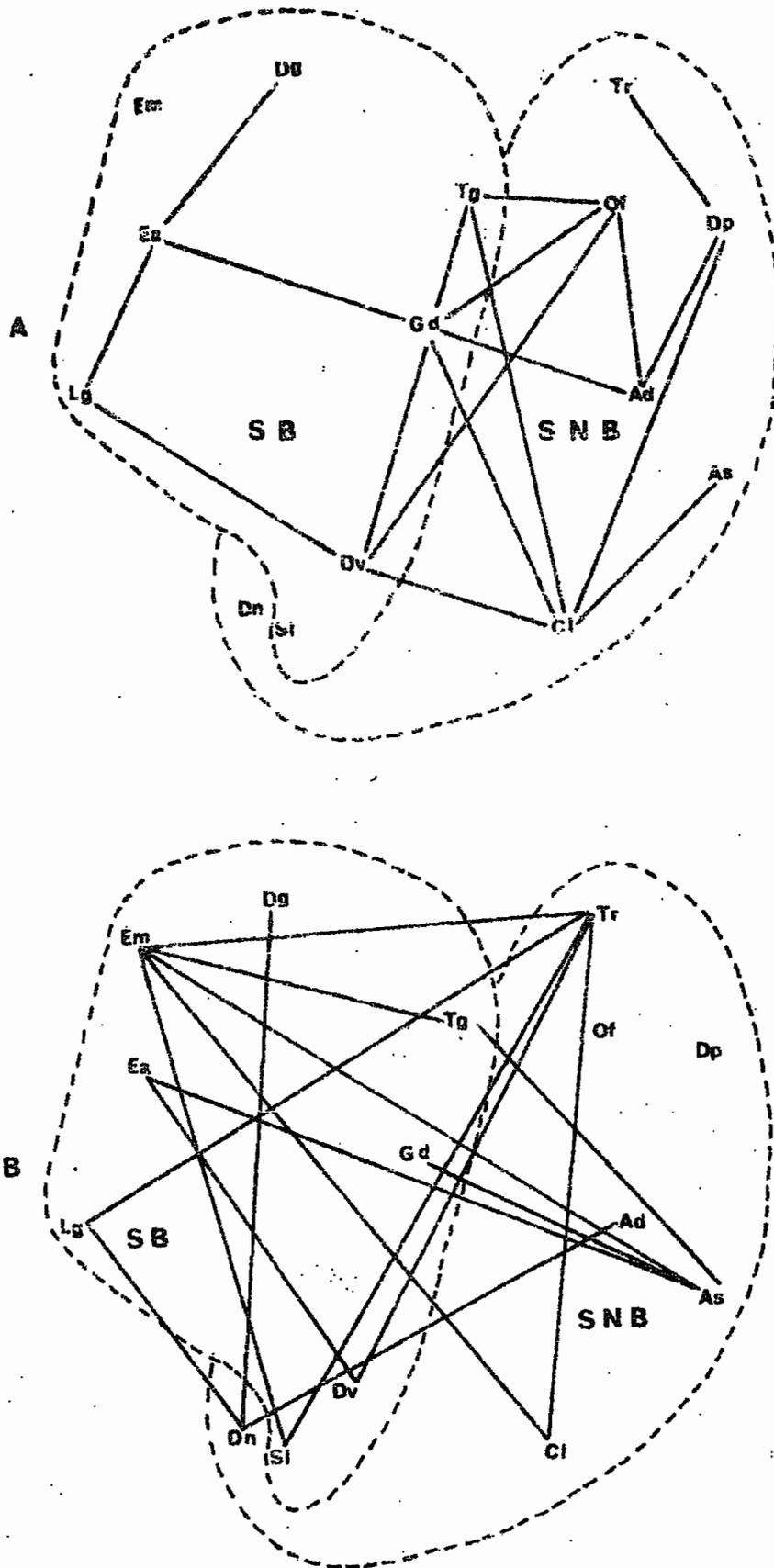


Figure 121 A : corrélations significatives ($r > + 0,282$) et B : corrélations les plus faibles ($r < - 0,100$) entre espèces placées selon le corrélogramme circulaire. Les espèces sont séparées en deux groupes selon leur préférence pour la savane orûlée (SB) ou non orûlée (SNB).

Sur les 18 corrélations significatives (fig. 121 A):

- 11 lient entre elles des espèces ayant le même comportement après le feu,
- 5 lient Gellia dilatata et Thoria gillonae, qui recolonisent tardivement la savane après le feu, à des espèces de savane non brûlée,
- 2 seulement lient des espèces à comportement franchement opposés après le feu: Dichelorhinus vittatus à Cyptocoris lundi et à Oncozygidea flavitarsis.

Sur les 16 corrélations les plus négatives ($r < -0,100$):

- 11 opposent des espèces ayant des comportements différents après le feu (fig. 112 B);
- 5 seulement opposent des espèces appartenant au même groupe.

Les ressemblances et différences dans l'évolution mensuelle des espèces dépendent en grande partie du type de comportement après le feu, Thoria rotundata et Ennius morio en représentant les deux types extrêmes, Gellia dilatata et Thoria gillonae les types intermédiaires.

Le comportement après le feu n'explique cependant pas toutes les relations apparues entre les espèces.

b) selon le cycle saisonnier d'abondance

Selon que leur importance au sein du peuplement est plus grande à la saison sèche, pendant la première saison des pluies, ou pendant la seconde (d'après le tableau 49 et la figure 113 du chapitre V), la plupart des espèces peuvent être classées en trois groupes principaux:

- 3 espèces dites de saison sèche (SS),
- 6 espèces dites de la première saison des pluies (SP1),
- 3 espèces dites de la seconde saison des pluies (SP2).

On constate que les espèces se regroupent, sur le corrélogramme circulaire, selon leur type de cycle annuel (fig. 122), les espèces les plus éloignées appartenant aux deux types de cycles les plus opposés, SS et SP1. En effet, les conditions écologiques en saison sèche diffèrent bien plus de celles de la première saison des pluies que de celles qui règnent pendant la seconde, bien moins arrosée.

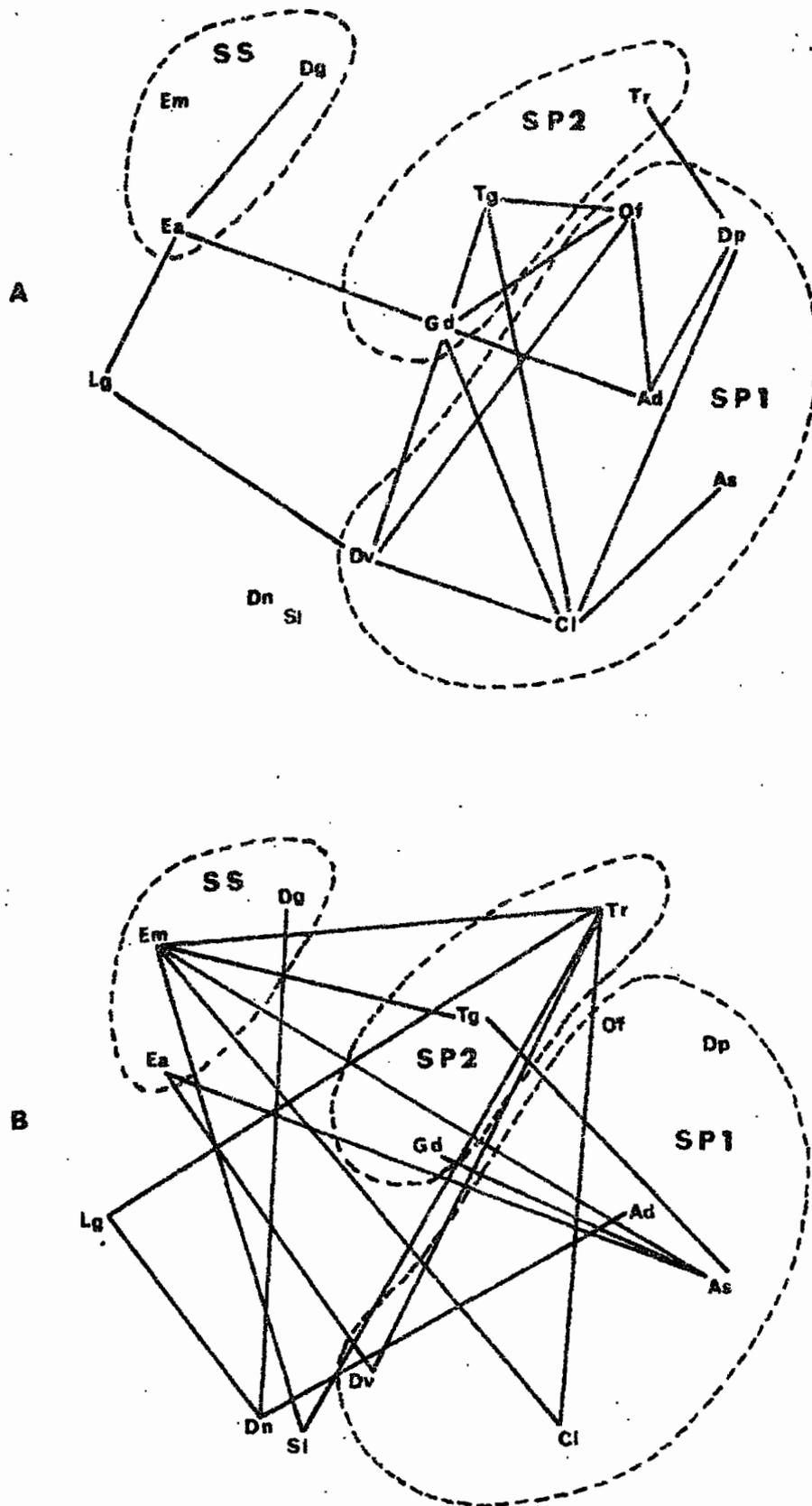


Figure 122 A: corrélations significatives ($r > + 0,282$) et B : corrélations les plus faibles ($r < - 0,100$) entre espèces placées selon le corrélogramme circulaire. Les espèces sont séparées en trois groupes selon que leur abondance relative est plus grande en saison seche (SS), pendant la première saison des pluies (SP1) ou pendant la seconde (SP2).

Deroplax nigropunctata et Sandehana labiosa ne se rattachent à aucun de ces groupes puisque leur importance au sein du peuplement est très équivalente pendant la saison sèche et la première saison des pluies (voir fig. 113). De même Lobopeltista guineensis est exclue de l'ensemble car elle représente une proportion assez constante du peuplement à toutes les saisons.

Sur les 18 corrélations significatives (fig. 122 A):

- 8 lient entre elles des espèces ayant le même type de cycle,
- 8 lient des espèces du type intermédiaire SP2 à des espèces présentant les deux autres types de cycles.
- 2 relient Lobopeltista guineensis, dont l'abondance relative reste constante, à deux espèces dont les cycles sont nets et opposés.

Les deux seules corrélations significatives qui ont été observées entre espèces opposées par leur comportement après le feu, lient en réalité des espèces ayant le même cycle d'abondance annuel : Dichlorhinus vittatus, Cyptocoris lundii et Oncozygidea flavitarsis sont toutes relativement plus abondantes pendant la première saison des pluies.

Les 16 corrélations les plus négatives opposent toutes des espèces dont les cycles annuels sont différents (fig. 122 B).

Les 5 corrélations les plus faibles qui ont été observées entre espèces ayant pourtant des comportements comparables après le feu, peuvent toutes être attribuées à des différences dans leurs cycles d'abondance annuels:

- Cyptocoris lundii (SP1) et Thoria rotundata (SP2)
- Deroplax nigropunctata (SS) et Aeliomorpha divisa (SP1)
- Ennius morio (SS) et Thoria gilloniae (SP2)
- Ennius ater (SS) et Dichlorhinus vittatus (SP1)
- Ennius morio (SS) et Sandehana labiosa (SS - SP1).

Les ressemblances et différences les plus grandes dans l'évolution mensuelle des 15 principales espèces de la savane traduisent essentiellement leur comportement après le feu et leur cycle d'abondance annuel.

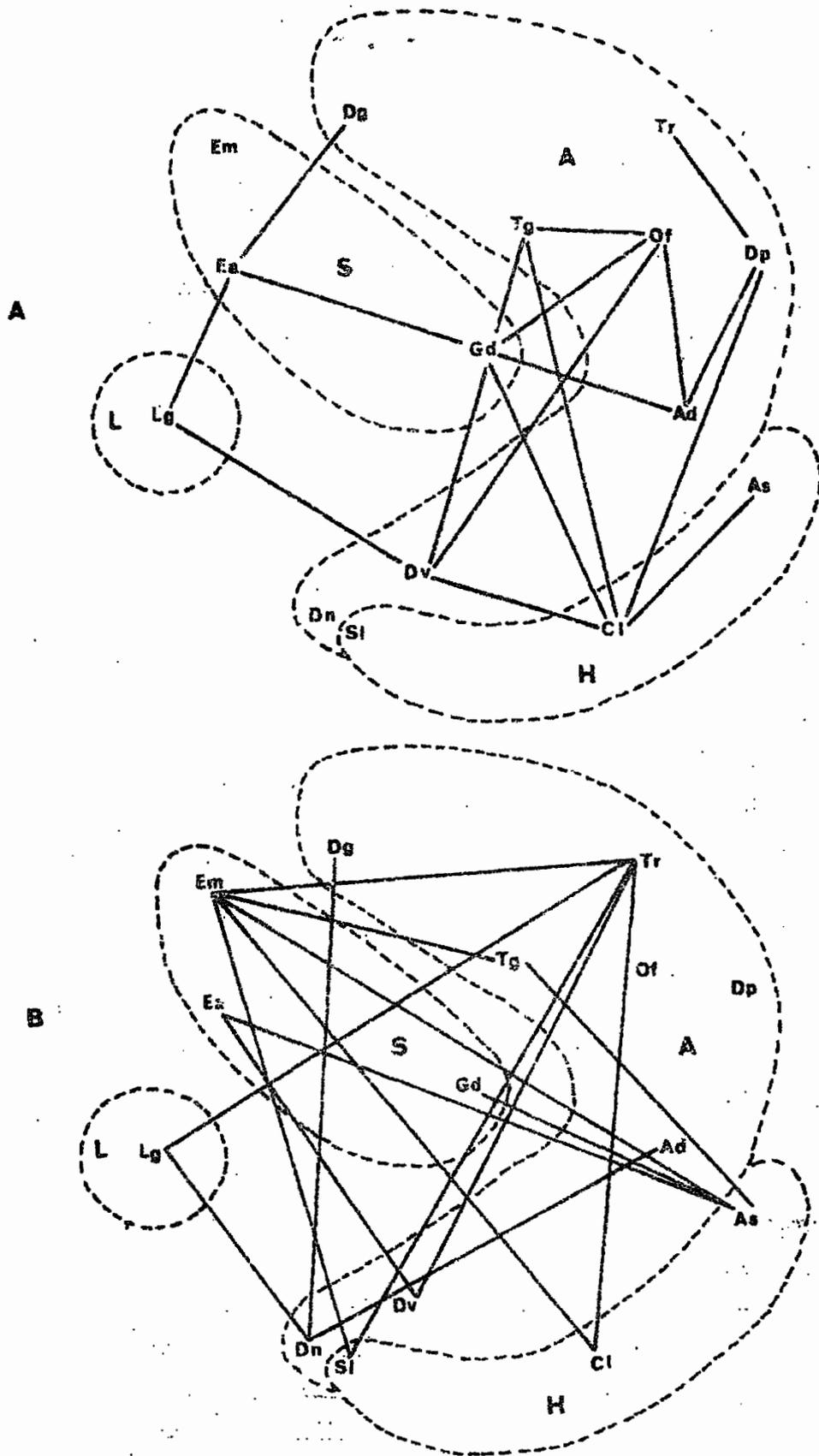


Figure. 123 A : corrélations significatives ($r > + 0,282$) et B: corrélations les plus faibles ($r < - 0,100$) entre espèces placées selon le corrélogramme circulaire. Les espèces sont séparées en deux groupes de deux selon leur type de répartition dans les principaux milieux de la savane; - parmi les espèces paraissant surtout sensibles aux conditions microclimatiques, celles préférant les milieux les plus humides (H) ou les plus secs (S); - parmi les espèces apparemment sensibles à la composition spécifique des milieux, celles préférant les savanes à Loudetia (L) ou à Andropogones (A).

c) selon la préférence pour les différents milieux de la savane

Dans le chapitre consacré au peuplement des différents milieux de la savane, nous avons constaté que l'abondance des espèces n'était pas en relation simple avec la composition spécifique du tapis herbacé des différents milieux de la savane. Deux grands types de répartition semblent prédominer selon les espèces:

- une répartition selon un gradient dit "microclimatique", certaines espèces semblent plus abondantes dans les milieux les plus humides (H) ou les plus secs (S) de la savane, sans rapport avec leur composition spécifique (voir fig. 115 et 116);

- une répartition selon la dominance de la Graminée Loudetia simplex (L) ou des Andropogonées (A) (voir fig. 117).

L'un ou l'autre des deux types de répartition semble plus ou moins dominer selon l'espèce, mais ils ne s'opposent pas forcément.

Il existe ainsi quatre groupes d'espèces qui, sur le corrélogramme, s'opposent deux à deux et selon deux axes à peu près perpendiculaires: H à S et A à L (fig. 123).

Sur les 18 corrélations significatives (fig. 123 A):

- 7 lient des espèces ayant les mêmes préférences,
- 9 lient des espèces ayant des types de répartition différents, mais qui ne s'opposent pas,
- 2 seulement lient des espèces ayant des préférences franchement opposées: - Cyptocoris lundii, qui préfère les milieux les plus humides de la savane, et Gellia dilatata, les milieux secs;

- Lobopeltista guineensis, qui préfère les milieux à Loudetia, et Dichelorrhinus vittatus, les milieux à Andropogonées.

Sur les 16 corrélations les plus négatives (fig. 123 B):

- 7 opposent des espèces ayant des préférences franchement opposées,

- 6 opposent des espèces ayant des types de répartition différents mais qui ne s'opposent pas,
- 3 opposent des espèces qui ont pourtant une préférence commune pour les savanes à Andropogonées.

Deux espèces s'opposent systématiquement à toutes les espèces qui ont le type de répartition le plus différent:

- Aeptus singularis s'oppose aux trois espèces qui préfèrent les milieux secs de la savane.

- Ennius morio s'oppose aux trois espèces qui préfèrent les milieux les plus humides de la savane.

Ce sont en réalité les deux espèces qui ont le type de répartition le plus différent.

C'est probablement sa préférence pour les milieux humides qui isole Sandehana labiosa, pourtant bien caractéristique des milieux brûlés, de toutes les autres espèces de la savane brûlée et la rapproche, dans le corrélogramme, du couple Cyptocoris lundi - Aeptus singularis.

L'influence des différents milieux de la savane sur la densité des espèces paraît bien faible à côté de celle du feu et des saisons; elle permet cependant d'isoler les espèces les plus sensibles aux conditions microclimatiques du milieu.

C. GROUPEMENT ECOLOGIQUE DES ESPECES

Le corrélogramme apparaît ainsi constitué d'un noyau d'espèces centrales dont la densité varie chaque mois parallèlement à celle de l'espèce la plus moyenne, Gellia dilatata, et d'"espèces satellites" qui sont d'autant plus éloignées du centre que les fluctuations de leur densité se rapprochent de celles d'une "espèce-pôle" qui a les corrélations les plus faibles avec l'ensemble.

Les "espèces-pôles" réagissent plus fortement que les autres, et différemment de l'ensemble, à certains facteurs que nous avons essayé d'individualiser. Elles définissent des types écologiques autour desquels se rassemblent

d'autres espèces dont la densité subit le même type de fluctuations, c'est-à-dire qui présentent les mêmes tendances écologiques.

1) Les "espèces-pôles" et les "espèces satellites"

1. Ennius morio se distingue de l'ensemble des autres espèces par sa nette préférence pour la savane brûlée, sa dominance en saison sèche et sa prédilection pour les milieux les plus secs de la savane: les plateaux à Loudetia. C'est le type même de l'espèce héliophile.

Deux seules corrélations positives le rapprochent d'une part de Ennius ater, qui présente les mêmes caractéristiques moins accusées, et d'autre part de Lobopeltista guineensis qui, lié à la Graminée Loudetia simplex pour des raisons trophiques, est dominant en particulier dans les plateaux à Loudetia. A ce groupe, se rattache Dymantis grisea, qui ne diffère de Ennius ater que par sa préférence pour les savanes à Andropogonées.

Ce groupe, dont l'espèce la plus caractéristique est Ennius morio, dominant en savane brûlée et pendant la saison **sèche**, représente la partie la plus héliophile ou xérophile du peuplement.

2. Aeptus singularis se distingue de l'ensemble des espèces par sa préférence pour la savane non brûlée, sa dominance à la saison la plus pluvieuse - la première saison des pluies - et sa nette prédilection pour les milieux les plus humides. C'est le type même de l'espèce hygrophile.

Sa seule corrélation significative la rapproche de Cyrtocoris lundi, qui a les mêmes préférences.

3. Thoria rotundata se distingue de l'ensemble des espèces par sa franche répulsion pour les milieux brûlés qu'elle déserte totalement, ce qui la rapproche de Delegorguella phalerata. Cependant, sa dominance pendant la seconde saison des pluies la différencie des autres espèces de la savane non brûlée, car ce type de cycle ne

se rencontre que chez des espèces de savane brûlée.

4. Sandehana labiosa est la seule espèce de savane brûlée à préférer les milieux humides de la savane, ce qui paraît contradictoire. Ce type de répartition qui l'écarte de l'ensemble des espèces, la rapproche en revanche de Cyptocoris lundii et Aeptus singularis.

5. Deroplax nigropunctata se distingue de l'ensemble des espèces de savane non brûlée, auquel il appartient, par sa dominance à la saison sèche, liée à son cycle original de reproduction. Il se rapproche par là des espèces de la savane brûlée, qui seules présentent ce type de cycle et en particulier de Sandehana labiosa, la moins typique du groupe, qui présente exactement le même cycle.

2) Les espèces centrales

Les espèces du couple central, Gellia dilatata et Thoria gilloniae, ont toutes deux un comportement intermédiaire entre les espèces qui préfèrent la savane brûlée et celles qui préfèrent la savane non brûlée. De même leur maximum d'abondance se situe à la saison intermédiaire : la seconde saison des pluies. Ces deux caractéristiques font que l'évolution de leur densité représente un type moyen entre toutes les espèces.

Elles n'ont toutes deux de corrélations négatives qu'avec les deux types écologiques les plus opposés : Ennius morio, l'espèce héliophile par excellence, et Aeptus singularis, l'espèce la plus hygrophile.

Les autres espèces dont l'évolution ne diffère pas significativement de celle du couple central sont toutes des espèces dominantes pendant la première saison des pluies et dans les milieux à Andropogonées. L'une est caractéristique des milieux non brûlés, Oncozygidea flavitarsis, l'autre des milieux brûlés, Dichelorhinus vittatus, et enfin la troisième paraît indifférente au passage du feu, Aeliomorpha divisa.

3) Les différents groupes écologiques du peuplement

En résumé, 90 % du peuplement est constitué :

- d'un groupe d'espèces à tendance héliophile ou xérophile : Ennius morio, Ennius ater, Lobopeltista guineensis et Dymantis grisea;
- d'un groupe d'espèces à tendance hygrophile: Aeptus singularis et Cyptocoris lundii;
- d'un groupe d'espèces qui disparaissent totalement de la savane brûlée mais sont parmi les plus abondantes des milieux non brûlés: Thoria rotundata et Delegorguella phalerata;
- d'espèces atypiques, sans grande ressemblance entre elles, si ce n'est par leur cycle saisonnier d'abondance: Sandehana labiosa et Deroplax nigropunctata;
- d'espèces à tendances moyennes: Gellia dilatata, Thoria gillonae, Oncozygidea flavitarsis, Aeliomorpha divisa et Dichelorhinus vittatus.

Le peuplement de Pentatomides est constitué d'un ensemble d'espèces dont les tendances écologiques sont assez diversifiées pour pouvoir s'adapter aussi bien au passage du feu qu'à son absence, à la succession des saisons sèches et humides et à tous les milieux de la savane.

4) Comparaison de l'action des trois facteurs du milieu étudiés

En classant les espèces d'après leur réponse à chacun des trois facteurs (tableau 57), on observe une succession relativement régulière qui va de Ennius morio, l'espèce qui réunit les réponses les plus positives à la sécheresse, à Aeptus singularis qui est, à l'opposé, l'espèce qui réagit le plus positivement à l'humidité.

TABLEAU 57 - Gradient hygrométrique déduit des réactions des principales espèces aux trois facteurs du milieu: le feu, selon que leur abondance relative est plus forte en savane brûlée (SB) ou non brûlée (SNB); les saisons, selon que leur abondance relative est plus élevée à la saison sèche (SS), pendant la seconde saison des pluies (SP2) ou pendant la première saison des pluies (SP1); les milieux, selon que leur densité est plus grande dans les milieux les plus secs (S), les savanes à Loudetia (L), les milieux à Andropogonées (A) ou les milieux les plus humides (H).
 → : gradient hygrométrique croissant.

	Feu		Saisons			Milieux			
	SB	SNB	SS	SP2	SP1	S	L	A	H
<i>Ennius morio</i>	++		+			+			
<i>Ennius ater</i>	+		+			+			
<i>Lobopeltista guineensis</i>	+						+		
<i>Dymantis grisea</i>	+		+					+	
<i>Sandehana labiosa</i>	+		+		+				+
<i>Gellia dilatata</i>	+			+		+			
<i>Thoria gillona</i>	+			+				+	
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	++				+			+	
<i>Deroplax nigropunctata</i>		+	+		+			+	
<i>Thoria rotundata</i>		++		+				+	
<i>Delegorguella phalerata</i>		++			+			+	
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>		+			+			+	
<i>Aeliomorpha divisa</i>		+			+			+	
<i>Cyptocoris lundi</i>		+			+				+
<i>Aeptus singularis</i>		+			+				+

On constate que les espèces les plus abondantes en saison sèche le sont aussi en savane brûlée, et, inversement, les espèces les plus abondantes pendant la première saison des pluies le sont aussi en savane non brûlée. De même, les espèces qui montrent une préférence pour les milieux secs sont caractéristiques des milieux brûlés et, inversement, celles qui vivent surtout dans les milieux humides préfèrent la savane non brûlée.

On observe cependant dans cette succession quelques irrégularités :

- Sandehana labiosa, espèce caractéristique des milieux brûlés, montre cependant une préférence pour les milieux les plus humides de la savane et son abondance

au sein du peuplement est grande pendant la première saison des pluies:

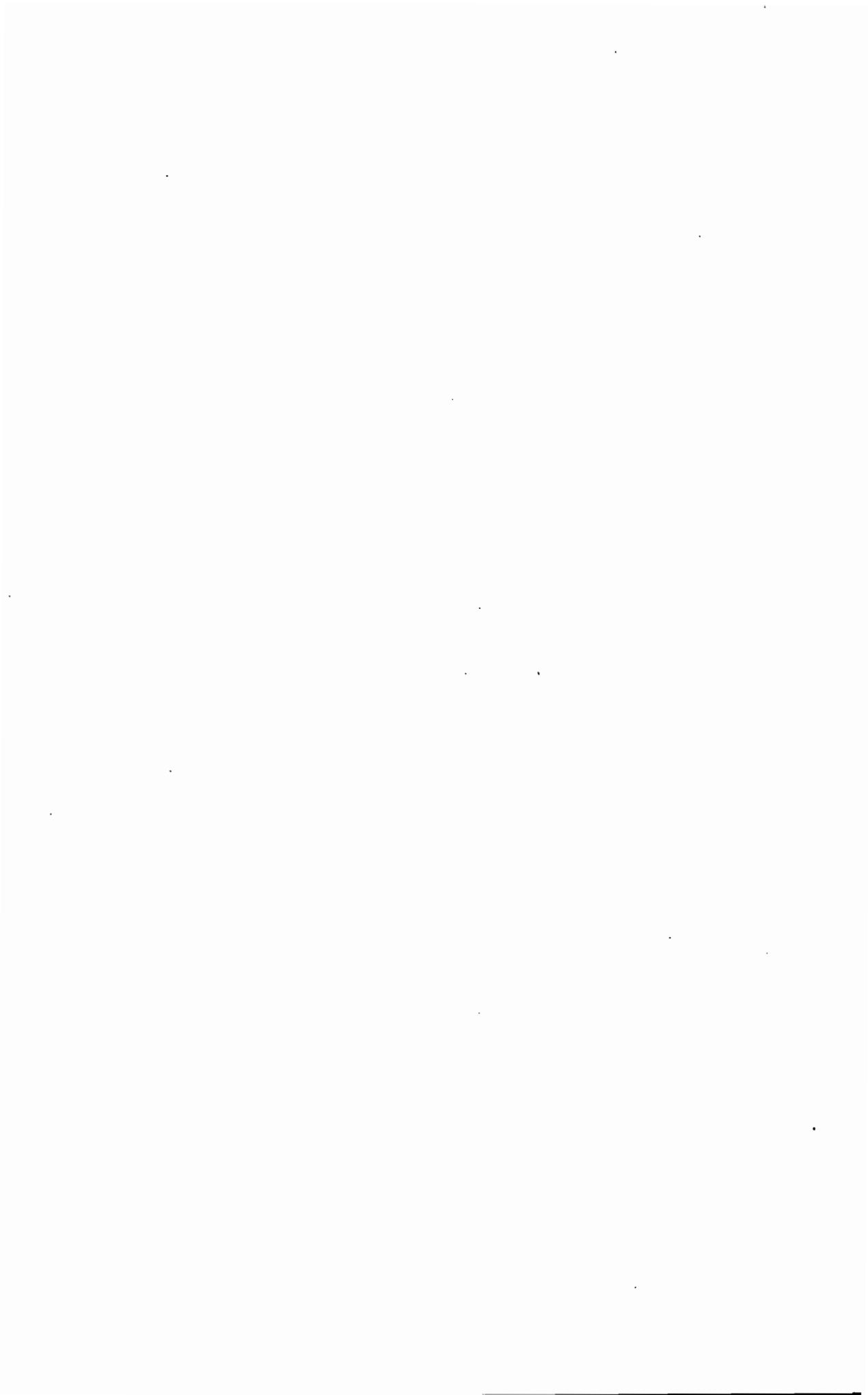
- Dichelorhinus vittatus, très caractéristique également des milieux brûlés, présente également son maximum d'abondance pendant la première saison des pluies;

- Deroplax nigropunctata, espèce de savane non brûlée, est cependant spécialement abondante pendant la saison sèche, lorsqu'elle se reproduit.

Le gradient global de sensibilité aux conditions climatiques n'est donc pas seul responsable des différences observées dans les fluctuations mensuelles globales entre les espèces. La désertion de la savane brûlée par deux espèces qui sont parmi les plus abondantes de la savane non brûlée ne peut pas être attribuée seulement à une plus grande sensibilité à la sécheresse, car ce ne sont pas les espèces les plus hygrophiles qui présentent ce comportement. Ces espèces réagissent au passage du feu d'une manière bien plus forte que celle qu'on pourrait attendre d'espèces seulement sensibles à un changement des conditions climatiques du milieu. Le feu a donc sur certaines espèces une action bien plus complexe que n'aurait le seul fait de dénuder le milieu. De même, les réactions apparemment contradictoires, selon les facteurs envisagés, de Sandehana labiosa et Deroplax nigropunctata, montrent que d'autres facteurs, qui n'ont pas été identifiés, influencent la densité de ces espèces.

CHAPITRE VIII

CARACTERISTIQUES QUANTITATIVES DU PEUPEMENT LE
PLUS REPRESENTATIF



Le feu passant normalement tous les ans, ce sont les savanes brûlées qui couvrent les plus grandes surfaces. C'est donc le peuplement de la savane brûlée chaque année qui caractérise la région étudiée. Il ne faut toutefois pas oublier que, bien qu'elles ne soient jamais très étendues, les zones non brûlées sont très importantes pour les Pentatomides, par le rôle décisif qu'elles jouent comme refuge temporaire après le feu, permettant le maintien, d'année en année, d'un peuplement plus diversifié d'espèces.

A. DENSITE DES PENTATOMIDES

1) Effectifs

a) Densité globale

Dans les grands relevés, on récolte en moyenne 528 Pentatomides par 1000 m² de savane brûlée, soit un Pentatomide tous les deux mètres carrés environ. L'étude de la validité des différentes méthodes d'échantillonnage que nous avons pratiquées a montré que ces effectifs globaux obtenus par la technique des grands relevés doivent être corrigés par un facteur de l'ordre de 1,4 au moins. On peut donc estimer qu'il y a en réalité un minimum de 8000 Pentatomides, en moyenne, par hectare de savane brûlée.

Parmi les 528 Pentatomides récoltés, 344 sont adultes et 184 sont jeunes. Là encore, ces données brutes doivent être corrigées, puisque la validité de la méthode d'échantillonnage n'est pas la même pour les larves et pour les adultes.

b) Densité d'adultes

Nous avons constaté que si les adultes des espèces de grande taille -pesant au moins 40 mg- sont correctement échantillonnés par les grands relevés, une correction par un facteur de l'ordre de 2 est à apporter à l'estimation

des espèces de petite taille (désignées par la lettre p dans le tableau 1). Comme, sur les 344 adultes récoltés en moyenne, 100 appartiennent à des espèces de petite taille, la densité moyenne corrigée s'élève à 444 adultes par 1000 m² de savane brûlée.

c) Densité de jeunes

Les 184 larves par 1000 m² récoltées en moyenne par la technique des grands relevés donnent certainement une image très éloignée de la réalité, puisque les larves sont d'autant moins bien récoltées qu'elles sont plus jeunes, donc en principe plus nombreuses.

La comparaison entre les divers relevés a montré que plus la surface d'échantillonnage est petite, plus les relevés sont faits avec minutie, donc mieux les jeunes stades sont collectés. Les relevés de 1 m² sont même les seuls à collecter les larves de second stade appartenant à des espèces de petite taille. En prenant comme référence les densités de larves estimées à partir des cages de 1 m², qui donnent l'image la plus proche de la réalité, il faut corriger les récoltes des grands relevés, pour l'ensemble des jeunes, par un facteur de l'ordre de 2,4. La densité moyenne des larves se trouve alors estimée à 442 par 1000 m² de savane brûlée.

Les cages de 1 m² ne récoltent cependant jamais de larves de 1er stade - ce qui n'est pas étonnant car elles sont de très petite taille et ne se dispersent pas-; aussi n'avons-nous aucun moyen de tester la valeur de la récolte des plus jeunes stades.

Une autre méthode pour connaître la densité des jeunes consiste à estimer d'abord la densité des larves les plus âgées - celles du 5ème stade -, qui sont les plus grandes et les mieux récoltées par toutes les techniques d'échantillonnage. Si l'on prend comme référence la densité de ces larves estimée à partir des cages de 1 m², on doit corriger les récoltes faites sur les grands relevés par un facteur de l'ordre de 1,6. On obtient alors

une densité moyenne de larves de 5ème stade de 136 par 1000 m² de savane brûlée. Si l'on pouvait collecter depuis leur éclosion toutes les larves qui arrivent au 5ème stade, on aurait dû trouver en moyenne, compte tenu de la durée relative moyenne de chaque stade en élevage (le 5ème stade dure 17 jours, le 4ème stade, 13 jours, le 3ème stade, 10 jours, le 2ème stade, 11 jours et le 1er stade, 5 jours), donc des probabilités de les rencontrer : 104 larves de 4ème stade, 80 larves de 3ème stade, 88 larves de 2ème stade et 40 larves de 1er stade, pour 136 larves de 5ème stade, soit un total de 448 larves par 1000 m² de savane brûlée.

Les deux méthodes d'estimation donnent donc des résultats très comparables : 442 et 448 larves par 1000 m². Remarquons cependant que la seconde ne tient compte d'aucune mortalité au cours du développement larvaire et il faut donc en déduire que ces estimations sont vraiment minimales.

2) Biomasses

a) Biomasse globale

On trouve, en moyenne, un poids frais de Pentatomides de 26017 mg par 1000 m² de savane brûlée. L'analyse des méthodes d'échantillonnage a montré que les poids de Pentatomides obtenus par la méthode des cages de 1 m² sont significativement supérieurs à ceux obtenus par les grands relevés, dont il faut donc corriger les résultats par un facteur de l'ordre de 1,8. On doit ainsi estimer qu'il y a 46831 mg de Pentatomides par 1000 m², soit environ 500₀ grammes en poids frais par hectare de savane brûlée.

Mais, là encore, les corrections à apporter diffèrent selon la taille des insectes récoltés.

b) Poids d'adultes

Si l'on prend comme référence, pour l'estimation des poids, les résultats obtenus par les cages de 1 m², le

facteur correctif est de 2,9 pour les espèces de petite taille récoltées dans les grands relevés et de 1,4 pour celles de grande taille (*).

TABLEAU 58 - Estimation du poids frais d'adultes en mg par 1000 m² de savane brûlée.

	récolté	estimé
Espèces de petite taille	2364	6856
Espèces de grande taille	19469	27257
Total	21833	34113

Le poids frais d'adultes est alors estimé à 34113 mg par 1000 m² de savane brûlée, soit environ 350 grammes par hectare.

c). Poids de larves

On récolte, en moyenne, 4184 mg de larves par 1000 m² de savane brûlée. La valeur de ce poids est plus difficile à apprécier et à corriger car les larves non récoltées sont en général les plus petites, donc celles qui influencent le moins la biomasse totale.

On peut cependant essayer d'évaluer le poids que pèseraient les 448 larves estimées par le procédé suivant: dans les élevages, on a constaté que le poids des larves à un stade donné, quelle que soit l'espèce, représentait en moyenne un pourcentage à peu près constant du poids moyen de l'adulte (cf. tableau 13 du chapitre III). On peut donc estimer, à partir du poids moyen des adultes récoltés dans les relevés (63,5 mg), le poids des larves à chaque stade.

(*) Les corrections à apporter aux poids de Fentatomides récoltés dans les grands relevés sont différentes de celles apportées aux effectifs; car les poids récoltés dans les grands relevés sont significativement plus faibles que ceux trouvés dans les cages de 1 m². Ces derniers sont alors pris comme référence pour le calcul des facteurs correctifs. Pour les effectifs, par contre, ce sont les densités obtenues dans les 10 m² qui se sont révélées significativement supérieures et qui servent alors de base de référence (voir chapitre I).

TABLEAU 59 - Estimation du poids de larves en mg par 1000 m² de savane brûlée.

	% du poids de l'adulte	poids moyen par larve en mg	nombre de larves /1000 m ²	poids total de larves /1000 m ²
L5	75 ± 5	47,6	136	6474
L4	34 ± 7	21,6	104	2246
L3	12 ± 3	7,6	80	608
L2	4 ± 1	2,5	88	220
L1	1,2 ± 0,6	0,76	40	30
Total			448	9578

Le poids frais total de larves peut être ainsi estimé à 9578 mg par 1000 m² de savane brûlée, soit environ une centaine de grammes par hectare.

3) Estimation de la densité moyenne de Pentatomides

Les densités estimées sont résumées dans le tableau 60.

TABLEAU 60 - Nombre et poids (en mg) de Pentatomides récoltés et estimés par 1000 m² de savane brûlée.

	Récolté		estimé		
	nb	poids frais	nb	poids frais	poids sec
adultes	344	21833	444	34113	10234
jeunes	184	4184	448	9578	2395
total	528	26017	892	43691	12629

La teneur en eau des adultes étant en moyenne de 70 % et celle des larves de 75 %, on estime qu'il y aurait 892 Pentatomides pesant 43691 mg en poids frais ou 12629 mg en poids sec par 1000 m², soit environ 9000 Pentatomides, pesant 126 grammes en poids sec, par hectare de savane brûlée.

A notre connaissance, aucune donnée n'existe sur la densité des Pentatomides en milieu naturel. Ricou (1967) n'en mentionne aucun dans son étude sur le peuplement de

la prairie normande. Nous n'avons donc aucun point de comparaison pour évaluer la richesse ou la pauvreté du peuplement de Pentatomides qui habite cette savane tropicale.

4) Variations de la densité selon les années

Le nombre de Pentatomides varie, selon les années, de 375 à 605 par 1000 m² de savane brûlée, c'est-à-dire de 29 % au maximum par rapport à la moyenne.

La biomasse varie de son côté de 15 à 29 grammes par 1000 m², ce qui représente une fluctuation de 41 % par rapport à la moyenne, donc plus importante que celle des effectifs.

TABLEAU 61 - Variations, selon les années, de la densité (effectif et biomasse en mg par 1000 m²) et du poids individuel moyen (en mg) des Pentatomides récoltés.

		1962	1963	1964	1965
Adultes	Effectif	347	415	328	242
	Biomasse	22691	25033	23346	12980
	Poids moyen	65,4	60,3	71,2	53,6
Jeunes	Effectif	230	190	128	133
	Biomasse	5066	4181	3638	2380
	Poids moyen	22,0	22,0	28,4	17,9
Total	Effectif	577	605	456	375
	Biomasse	27757	29214	26984	15360

La variabilité observée peut en grande partie s'expliquer par la différence, selon les années, de l'importance relative des milieux échantillonnés. Nous avons en effet constaté, dans le chapitre consacré à ce sujet, que le niveau de population de Pentatomides varie selon les milieux. Or, en 1962 et 1963, la plupart des relevés ont été effectués dans les milieux les plus riches à Andropogonées: la densité des Pentatomides y est nettement plus forte que les années suivantes (tableau 61). En 1964 et 1965, les relevés ont été en majorité réalisés dans les savanes à

Loudetia qui sont habitées, on le sait, par une faune de Pentatomides nettement plus pauvre. En 1965 en particulier, c'est une région spécialement pauvre qui a été échantillonnée à partir du mois d'avril, celle dite du "plateau de la mare Portères", zone à Loudetia étendue et très uniforme. La densité des Pentatomides y est spécialement faible et abaisse sensiblement la densité moyenne annuelle. De plus, c'est en 1965, qu'ayant mis définitivement au point et testé nos méthodes d'échantillonnage, nous avons exclusivement pratiqué la technique plus minutieuse des quadrats de 25 m² alors qu'elle était, les années précédentes, associée à celle des 100 m². Il en résulte que les insectes collectés sont en moyenne de plus petite taille: le poids moyen individuel des adultes et des larves récoltés est nettement plus faible en 1965 que les années précédentes (tableau 61). Ces deux raisons associées expliquent qu'en 1965 le poids de Pentatomides récolté est très faible comparé à celui des années précédentes qui montre, par contre, une grande stabilité (de 27 à 29 grammes par 1000 m² de savane).

La densité des Pentatomides dans la savane brûlée chaque année ne varie donc pas du simple au double selon les années, malgré l'hétérogénéité des milieux échantillonnés et la diversité des techniques de relevés utilisés. On peut donc la considérer comme relativement stable.

B. STRUCTURE SPECIFIQUE DU PEUPELEMENT

1) Image globale du peuplement

51 espèces ont été rencontrées en savane brûlée, mais elles sont loin d'être d'importance équivalente. Qu'elle soit exprimée en effectif ou en biomasse, la densité des espèces, rangées par ordre décroissant d'importance, diminue très rapidement (fig. 124 et 125). Le peuplement de Pentatomides est en réalité constitué de peu d'espèces abondantes et d'un grand nombre d'espèces rares.

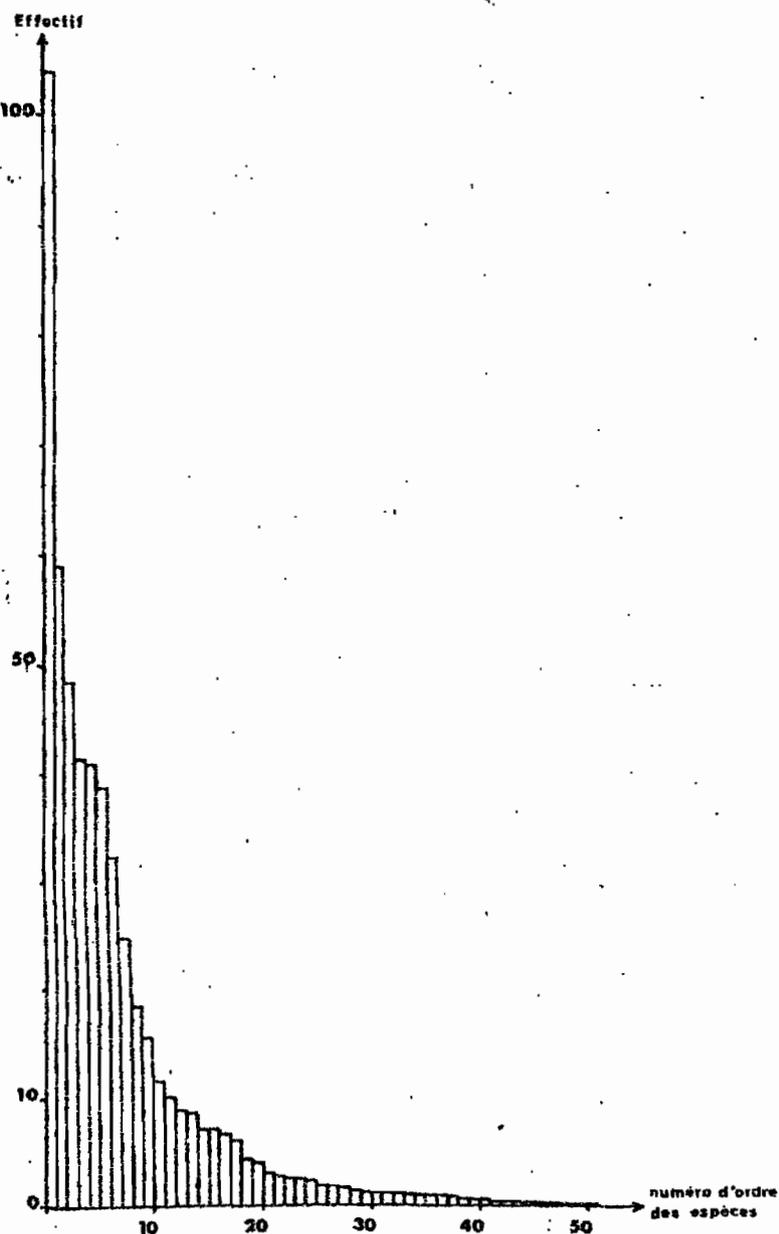


Figure 124 - Effectif par 1000 m² de chacune des espèces récoltées en savane brûlée et rangées par ordre décroissant de densité.

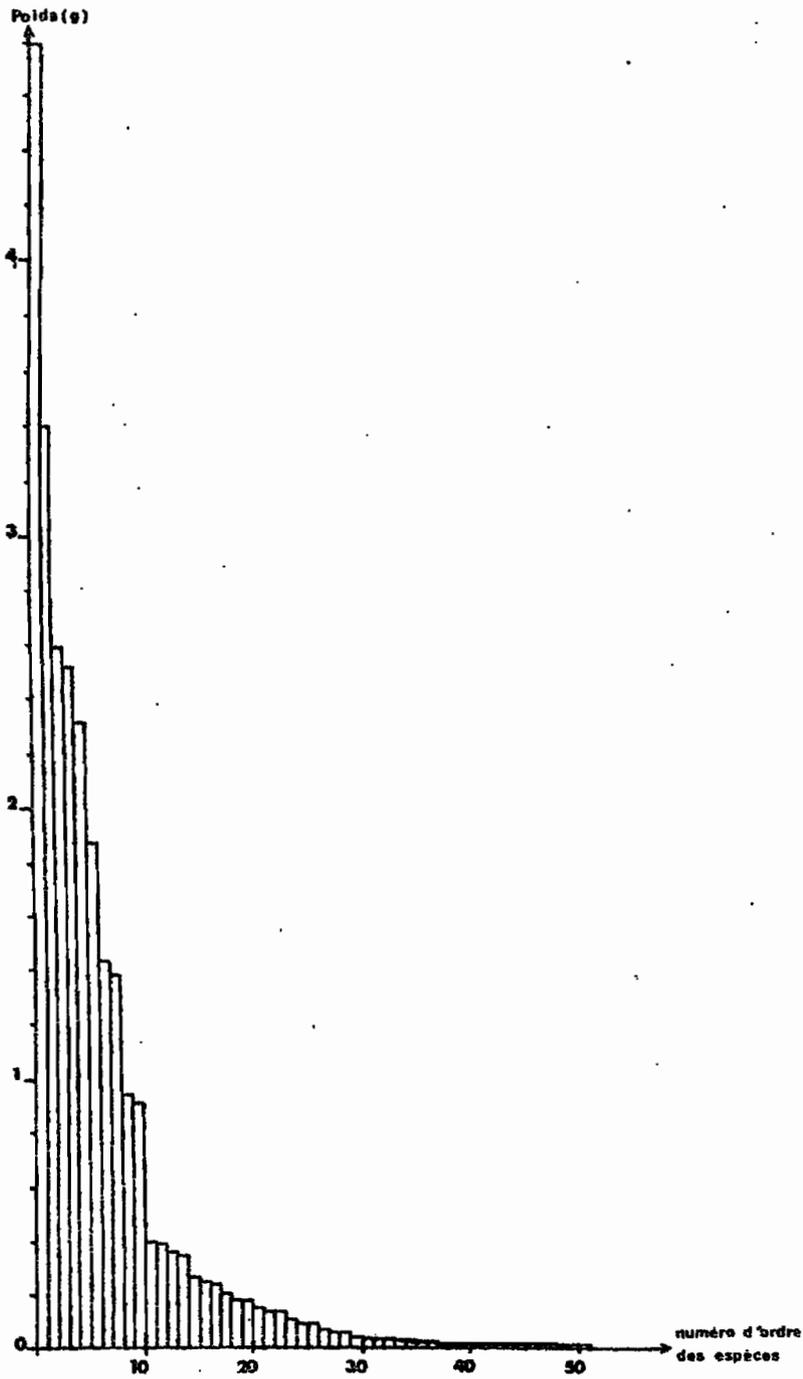
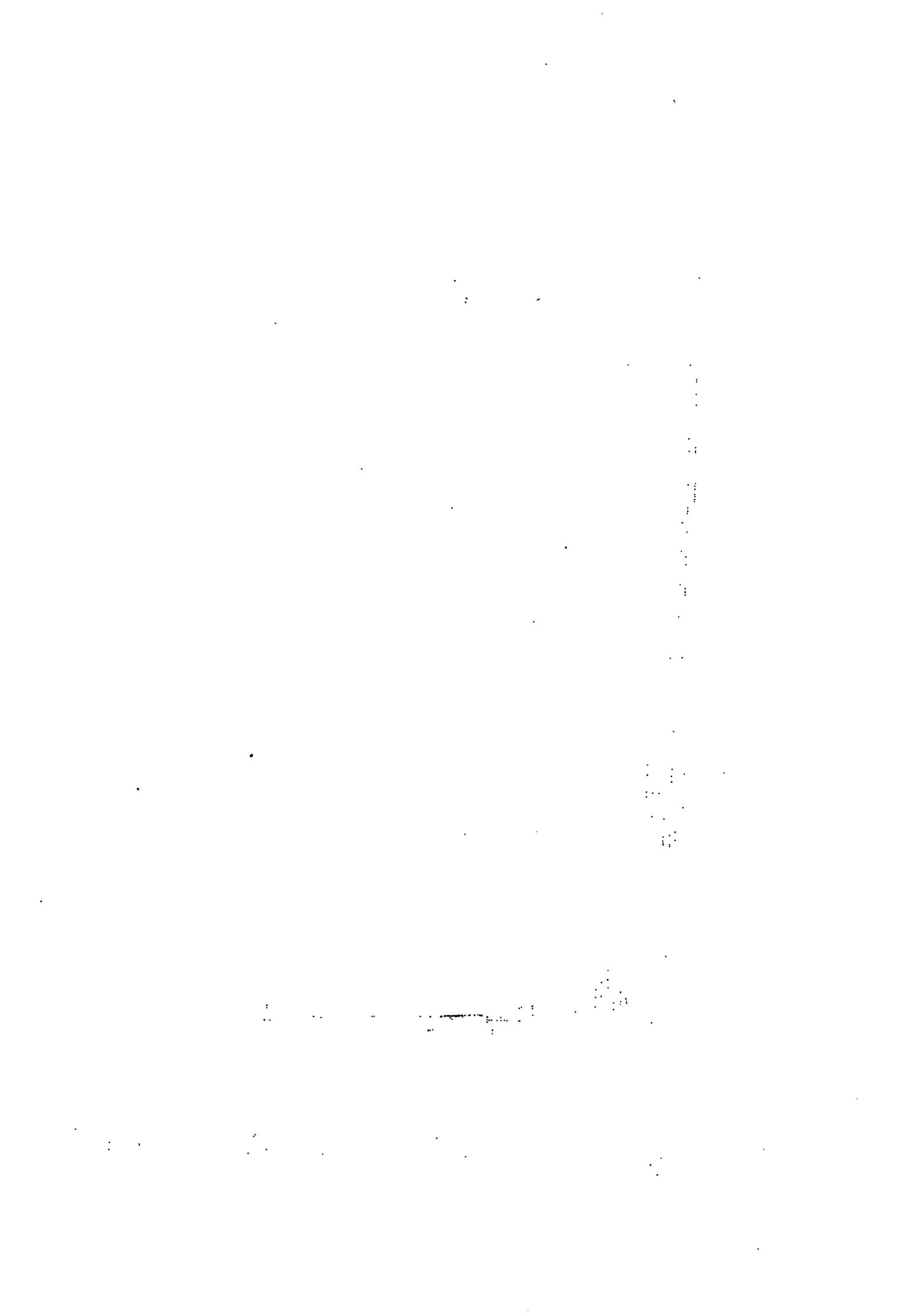


Figure 125 - Poids frais par 1000 m² de chacune des espèces récoltées en savane brûlée et rangées par ordre décroissant de densité.



Quatre espèces, en moyenne, représentent plus de la moitié de la biomasse totale des Pentatomides et cinq espèces plus de 50 % des Pentatomides récoltés.

14 espèces constituent 90 % de la biomasse totale et 16 espèces plus de 90 % des individus récoltés. Les 37 et 35 autres, soit plus du double, ne constituent donc même pas, à elles toutes, 10 % du poids et de l'effectif total des Pentatomides.

a) Effectifs

Une espèce domine largement toutes les autres, Dymantis grisea, qui représente 20 % des Pentatomides de la savane brûlée (tableau 62 et fig. 126 A). Elle est presque deux fois plus abondante que l'espèce, secondée par ordre d'importance, Thoria gilloniae, qui représente plus de 10 % des Pentatomides. En moyenne, un Pentatomide récolté sur quatre en savane brûlée appartient à l'une de ces deux espèces, et ceci est vrai toute l'année, à l'exception des deux mois situés au coeur de la saison des pluies, juin et juillet (fig. 128).

En ajoutant les trois espèces suivantes, Ennius ater, Lobopeltista guineensis et Gellia dilatata, on obtient en moyenne plus de 50 % des Pentatomides (fig. 126) et ceci aussi durant 8 mois sur 12 (fig. 128). D'avril à juillet, période qui correspond à la première saison des pluies, ces cinq espèces sont toutefois moins abondantes et ne représentent plus la moitié des Pentatomides. C'est Dichelorhinus vittatus, 6ème en moyenne par ordre d'abondance, qui, au contraire des cinq autres, passe à cette époque par une période de densité maximale, devenant même en juin l'espèce dominante du peuplement de la savane brûlée, dont il représente 17 %.

Donc, chaque mois de l'année, un individu sur deux appartient à l'une de ces 6 espèces.

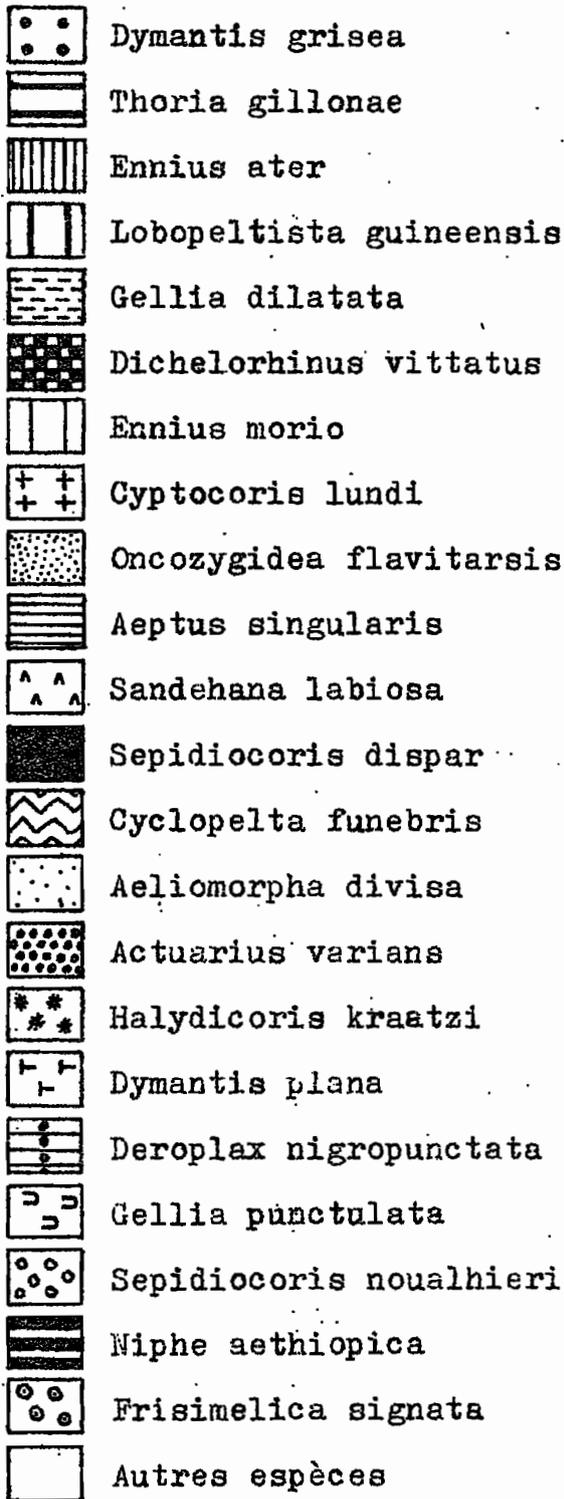
TABLEAU 62 - Effectifs par 1000 m² des 16 espèces les plus abondantes de la savane brûlée et proportion (%) de chaque espèce par rapport à l'effectif total.

	Effectifs			%		
	Ad	Juv	Total	Ad	Juv	Total(*)
<i>Dymantis grisea</i>	70,4	33,8	104,2	20,4	18,4	19,8
<i>Thoria gilloniae</i>	38,7	20,6	59,3	11,3	11,2	11,2
<i>Ennius ater</i>	29,0	19,6	48,6	8,4	10,7	9,2
<i>Lobopeltista guineensis</i>	28,2	13,2	41,4	8,2	7,2	7,9
<i>Gellia dilatata</i>	25,2	15,7	40,9	7,3	8,6	7,8
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	22,9	15,9	38,8	6,7	8,7	7,4
<i>Ennius morio</i>	20,2	12,2	32,4	5,9	6,6	6,2
<i>Cyrtocoris lundii</i>	18,9	6,0	24,9	5,5	3,3	4,7
<i>Oncozygidea flavitarsis</i>	16,8	1,8	18,6	4,9	1,0	3,5
<i>Aeptus singularis</i>	13,5	1,9	15,4	3,9	1,0	2,9
<i>Sandehana labiosa</i>	6,7	4,7	11,4	1,9	2,6	2,2
<i>Sepidiocoris dispar</i>	8,7	1,2	9,9	2,5	0,6	1,9
<i>Cyclopelta funebris</i>	2,6	6,2	8,8	0,8	3,4	1,7
<i>Aeliomorpha divisa</i>	5,7	2,8	8,5	1,6	1,5	1,6
<i>Actuarius varians</i>	3,1	4,0	7,1	0,9	2,2	1,3
<i>Halydicoris kraatzi</i>	1,1	5,9	7,0	0,3	3,2	1,3
Autres espèces	32,2	18,1	50,3	9,5	9,8	9,4
Total	343,9	183,6	527,5	100,0	100,0	100,0

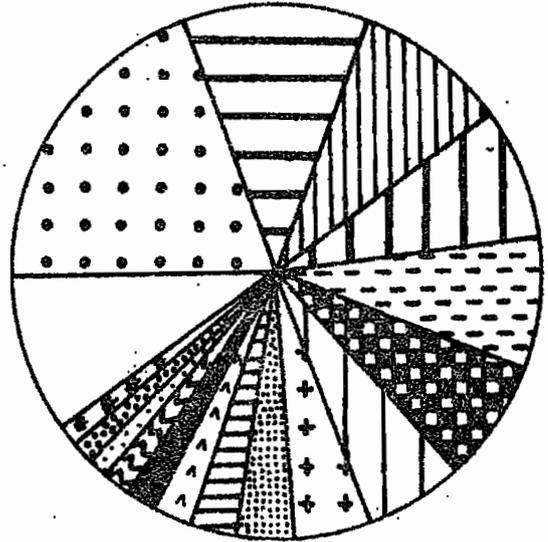
(*) Les pourcentages des principales espèces de la savane brûlée diffèrent légèrement de ceux donnés dans la colonne SB du tableau 43 du chapitre IV. Ceci est dû au fait que, dans le présent tableau, les densités ont été calculées d'après tous les relevés effectués en savane brûlée tandis que, dans le tableau 43, pour bien mettre en évidence les différences entre savane brûlée et non brûlée, les calculs ont été faits, de janvier à mars, uniquement d'après les relevés réalisés dans les régions les plus caractéristiques, après élimination de ceux réalisés avant le feu ou après des feux à caractère particulier.

TABLEAU 63 - Poids frais (en mg par 1000 m²) des 14 espèces constituant 90 % du poids total de Pentatomides récoltés en savane brûlée, et proportion (%) de chaque espèce par rapport au poids total.

	Poids			%		
	Ad	Juv	Total	Ad	Juv	Total
<i>Dymantis grisea</i>	4033	756	4789	18,4	18,1	18,4
<i>Cyptocoris lundi</i>	3178	225	3403	14,6	5,4	13,1
<i>Gellia dilatata</i>	2045	547	2592	9,4	13,1	10,0
<i>Lobopeltista guineensis</i>	2215	311	2526	10,1	7,4	9,7
<i>Dichelorhinus vittatus</i>	1937	379	2316	8,9	9,1	8,9
<i>Ennius ater</i>	1442	428	1870	6,6	10,2	7,2
<i>Thoria gillonae</i>	1192	243	1435	5,5	5,8	5,5
<i>Sandehana labiosa</i>	1146	234	1380	5,3	5,6	5,3
<i>Ennius morio</i>	775	161	936	3,6	3,8	3,6
<i>Cyclopelta funebris</i>	686	224	910	3,1	5,4	3,5
<i>Dymantis plana</i>	356	32	388	1,6	0,8	1,5
<i>Deroplax nigropunctata</i>	336	45	381	1,5	1,1	1,5
<i>Gellia punctulata</i>	315	40	355	1,4	1,0	1,4
<i>Aeptus singularis</i>	321	18	339	1,5	0,4	1,3
Autres espèces	1856	541	2397	8,5	12,8	9,1
Total	21833	4184	26017	100,0	100,0	100,0



A : EFFECTIF



B : BIOMASSE

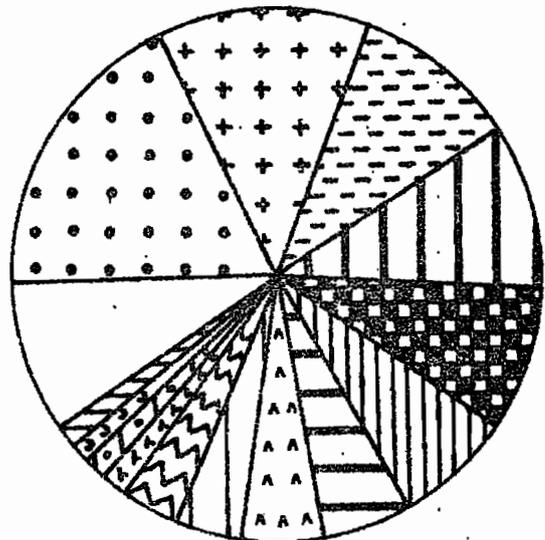
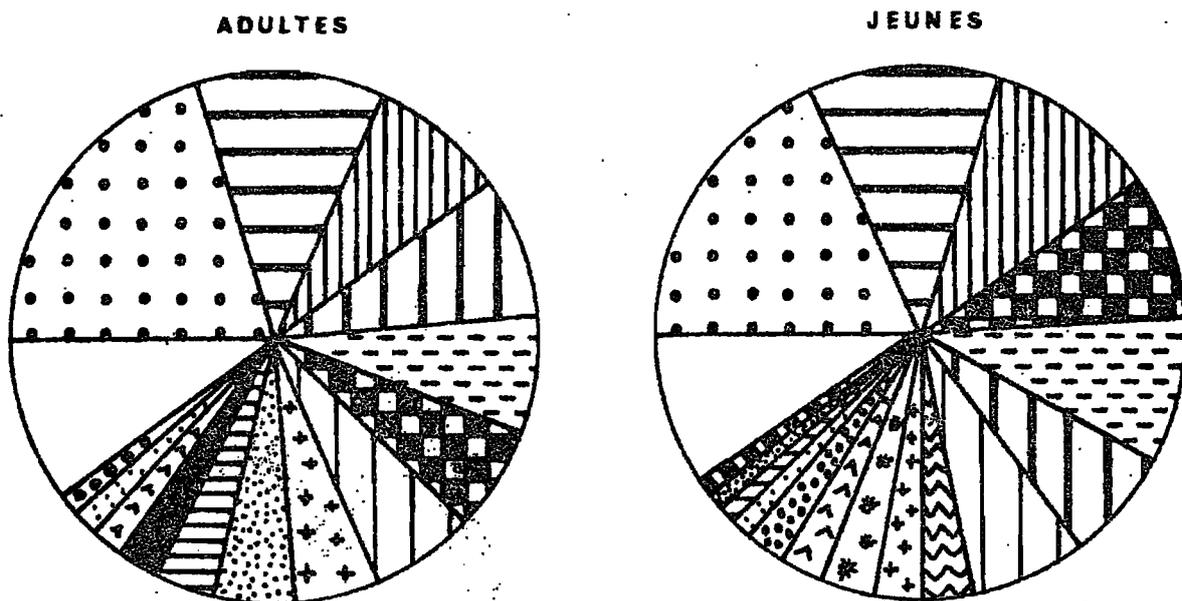


Figure 126 - Composition spécifique du peuplement global des Pentatomides de la savane brûlée.
 A: Répartition de l'effectif total entre les espèces (d'après le tableau 62) - seules les 16 espèces les plus abondantes, constituant plus de 90 % des individus récoltés, sont représentées.
 B: Répartition de la biomasse globale entre les espèces (d'après le tableau 63). Seules les 14 espèces, représentant plus de 90 % du poids total de Pentatomides récolté, sont représentées.

A : EFFECTIF



B : BIOMASSE

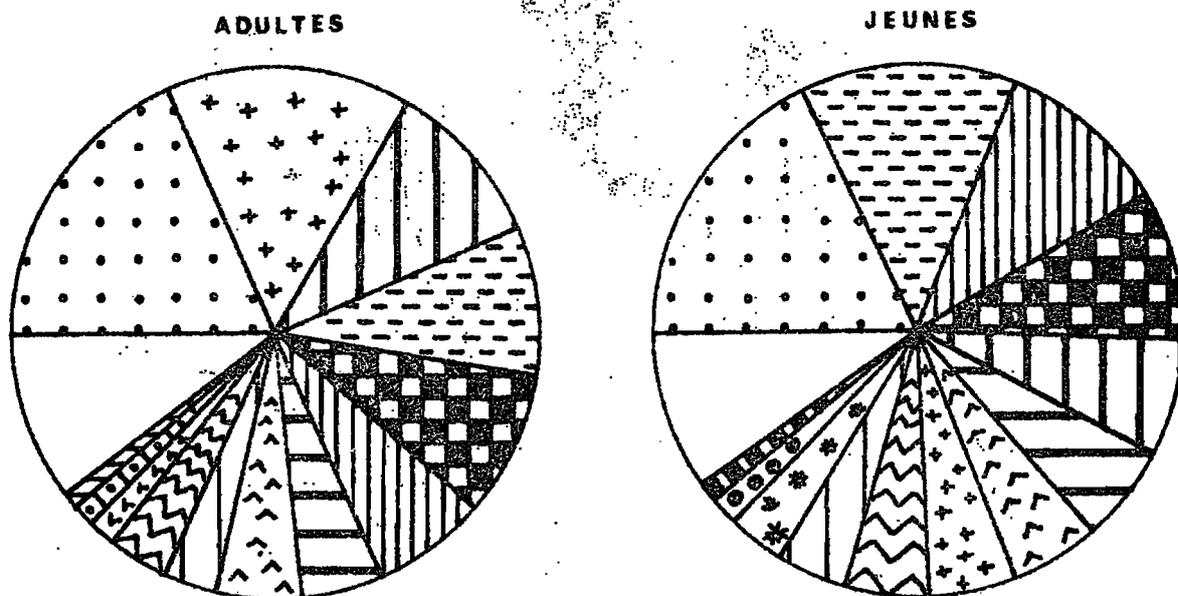


Figure 127 - Composition spécifique des adultes d'une part et des jeunes d'autre part récoltés en savane brûlée.
A: Répartition de l'effectif entre les espèces. Seules les espèces principales constituant ensemble plus de 90 % de l'effectif sont représentées.
B: Répartition de la biomasse entre les espèces. Seules les espèces constituant plus de 90 % de la biomasse sont représentées.

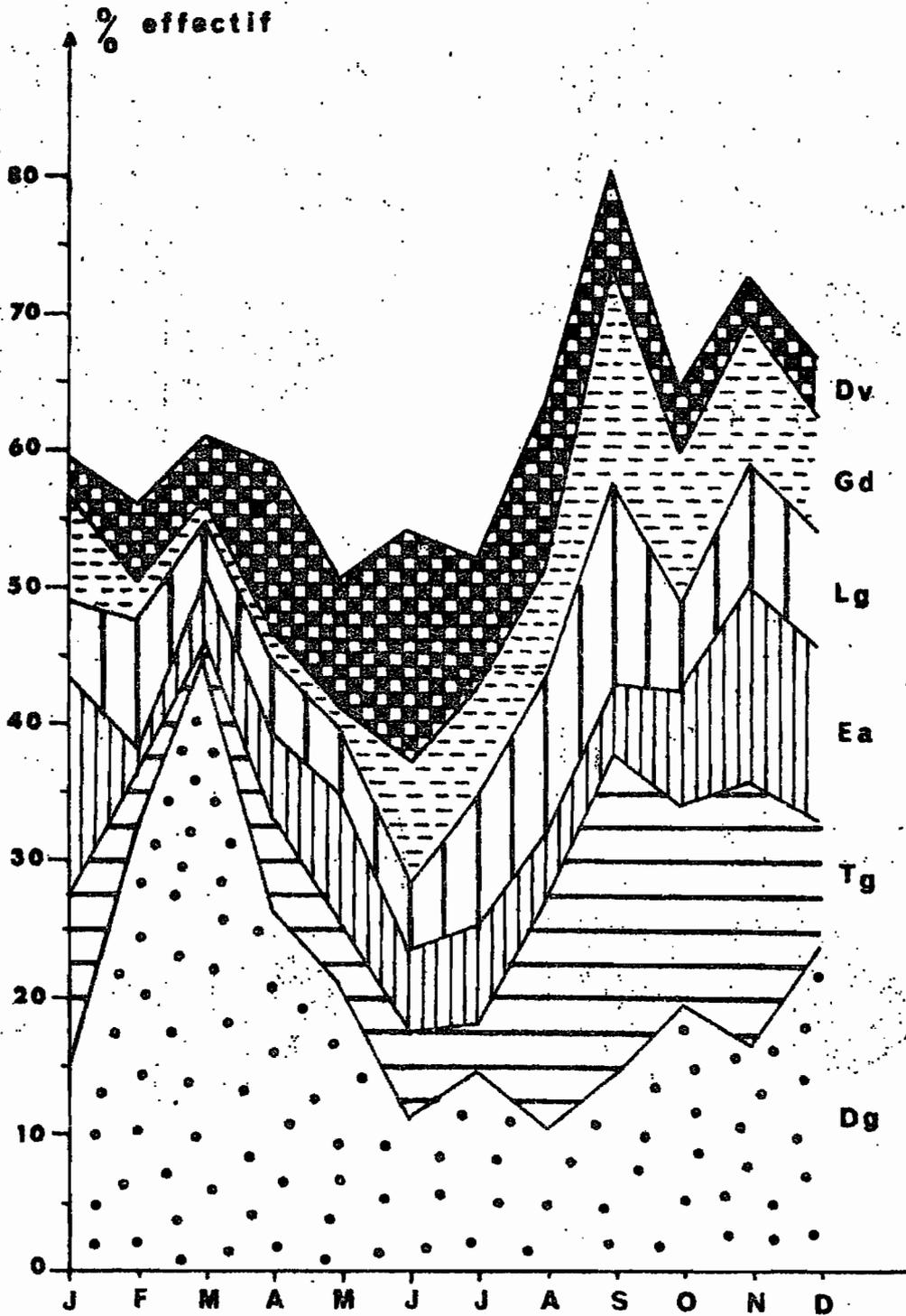


Figure 128- Evolution annuelle de la composition spécifique du peuplement de Pentatomides : pourcentages mensuels des six espèces les plus abondantes de la savane brûlée.

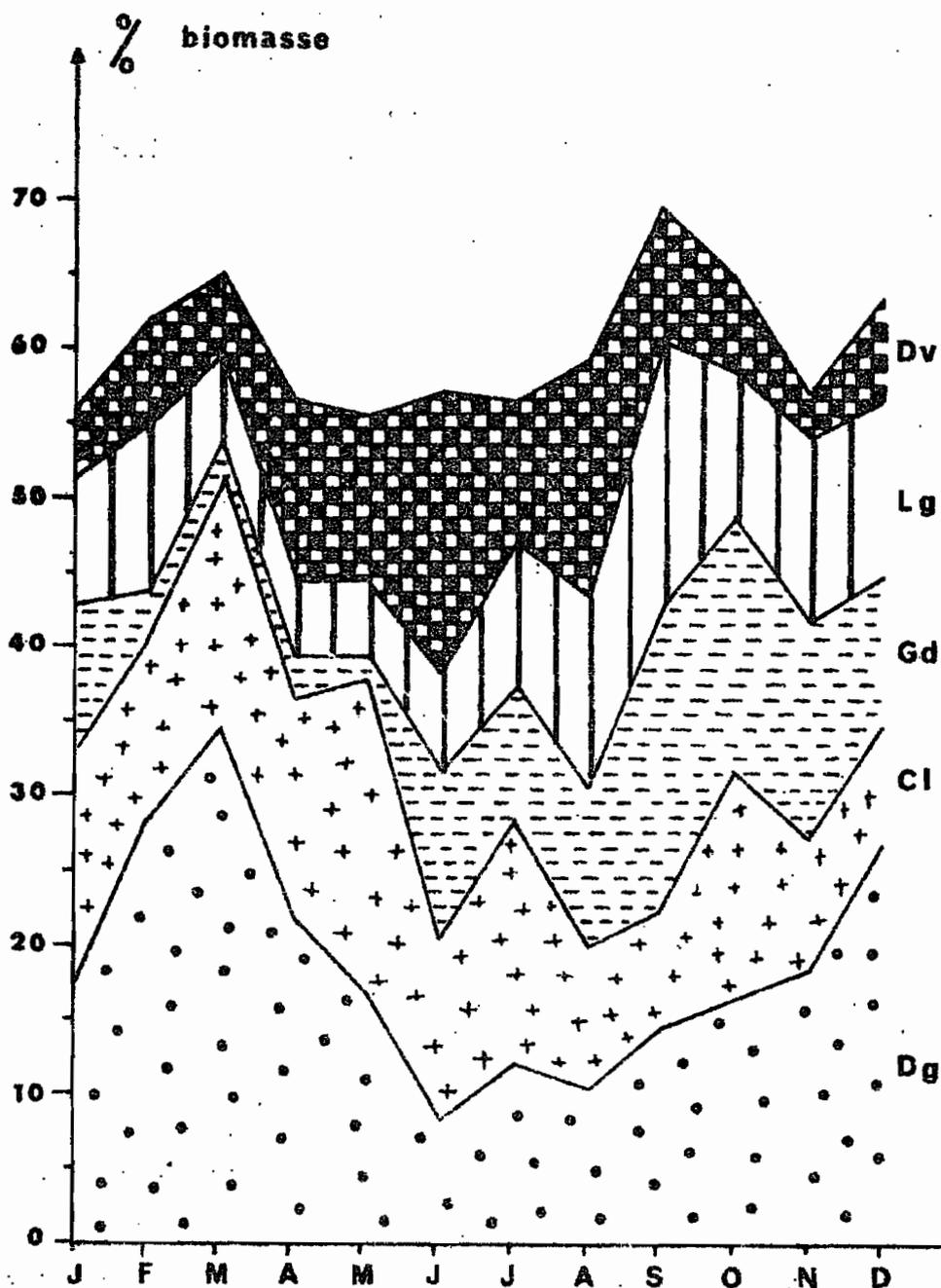


Figure 129 - Evolution annuelle de la composition spécifique du peuplement de Pentatomides: pourcentage mensuel des cinq espèces représentent toujours plus de 50 % de la biomasse totale.

Plus de la moitié du peuplement est donc constituée:

- d'une espèce surtout dominante en saison sèche, Dymantis grisea,

- d'une espèce essentiellement dominante pendant la première saison des pluies, Dichelorhinus vittatus,

- d'une espèce dominante surtout pendant la seconde saison des pluies, Thoria gilloniae,

- de trois autres, Ennius ater, Lobopeltista guineensis et Gellia dilatata, qui restent des éléments bien plus constants du peuplement.

b) Biomasses

L'importance relative des espèces diffère sensiblement si l'on considère leur poids plutôt que leur nombre.

Dymantis grisea est, dans les deux cas, l'espèce dominante du peuplement; elle représente 18 % du poids total de Pentatomides récolté, en moyenne, en savane brûlée (tableau 63 et fig. 126).

C'est en revanche une espèce qui ne tient que le 8ème rang par son effectif et ne représente que 5 % des Pentatomides qui occupe la seconde place dans l'échelle des poids, Cyptocoris lundi. Elle représente 13 % du poids total des Pentatomides récoltés en savane brûlée.

Viennent ensuite, par ordre d'importance, deux espèces qui dominent aussi par leurs effectifs, Gellia dilatata et Lobopeltista guineensis. Elles représentent chacune 10 % de la biomasse totale.

Ces quatre espèces constituent, en moyenne, la moitié du poids des Pentatomides récoltés en savane brûlée (fig. 126) et ceci également durant 7 mois sur 12 (fig. 129). Mais, d'avril à août, pendant toute la durée de la première saison des pluies, leur importance diminue. Dichelorhinus vittatus s'ajoute alors aux quatre premières pour constituer la moitié de la biomasse totale.

A tous les mois de l'année, la moitié de la biomasse au moins est ainsi constituée par les cinq espèces: Dymantis grisea, Cyptocoris lundi, Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis et Dichelorhinus vittatus.

Les différences qui apparaissent dans le classement selon que l'on considère leur effectif ou leur biomasse, sont dues évidemment à la taille, donc au poids individuel des espèces. La considération de la biomasse rend mieux compte de la place, au sein du peuplement et du milieu, des espèces moins nombreuses mais de grande taille, dont le rôle sur les autres niveaux trophiques de l'écosystème, aussi bien comme proies que comme consommateurs, peut être équivalent à celui d'espèces plus abondantes mais de plus petite taille .

Ainsi, Cyptocoris lundi, l'une parmi les espèces les plus grandes, a-t-elle par la biomasse qu'elle représente une place dominante dans le peuplement de la savane brûlée, ce qui n'apparaît pas si l'on ne considère que ses effectifs. De même Sandehana labiosa, Cyclopelta funebris, Dymantis plana, Deroplax nigropunctata et Gellia punctulata sont des espèces peu abondantes mais loin d'être négligeables par leur biomasse (fig. 126).

A l'inverse, une espèce de petite taille comme Thoria gillonae représente, par sa faible biomasse, une part peu importante au sein du peuplement, malgré sa grande abondance. Il en est de même pour Ennius ater, Aeptus singularis, Oncozygidea flavitarsis, Sepidiocoris dispar, Aeliomorpha divisa et Actuarius varians.

La majeure partie du peuplement est donc constituée par: - Dymantis grisea, l'espèce la plus abondante et qui représente la plus forte biomasse;

- trois espèces qui tiennent une place assez équivalente, tant par leur biomasse que par leurs effectifs: Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis et Dichelorhinus vittatus;

- Cyptocoris lundi, important par sa biomasse;
- Thoria gillonae et Ennius ater, importants par leurs effectifs.

2) Structure spécifique des jeunes et des adultes

a) Effectifs

Si l'on sépare maintenant les jeunes des adultes, la composition spécifique ne change guère pour l'essentiel: cinq espèces constituent, dans chaque cas, plus de la moitié du peuplement; les six mêmes espèces sont dominantes, avec toutefois une inversion de l'importance relative de Lobopeltista guineensis et de Dichelorhinus vittatus: il y a en effet moins de jeunes de la première que de la seconde espèce (fig. 127 et tableau 62). Ces deux espèces sont pourtant approximativement de la même taille et la mobilité des jeunes comme celle des adultes sont semblables, de sorte que la méthode d'échantillonnage n'est donc pas, en principe, responsable de cette différence.

Les seules différences importantes dans la composition spécifique des jeunes et celle des adultes sont les suivantes (fig. 127):

- chez les espèces de petite taille Oncozygidea flavitarsis, Aeptus singularis et Sepidiocoris dispar, les larves sont proportionnellement moins bien récoltées que celles de l'ensemble des autres espèces;

- Inversement, trois espèces sont nettement mieux représentées sous forme de jeunes que d'adultes : Cyclopelta funebris, Halydicoris kraatzi et Actuarius varians. Les deux premières sont de grande taille, ce qui pourrait expliquer la bonne récolte des jeunes, mais la troisième est de petite taille. En réalité, à la différence de toutes les autres, ce sont trois espèces non graminivores, dont les adultes passent une partie de leur vie dans la strate arbustive. Ils sont donc peu nombreux dans les relevés de la strate herbacée en comparaison de leurs larves.

b) Biomasses

La répartition spécifique des biomasses diffère bien plus entre jeunes et adultes que celle des effectifs (fig. 127).

Le spectre spécifique des adultes ressemble beaucoup au spectre global des biomasses puisqu'on a récolté, au total, un poids cinq fois plus grand d'adultes que de jeunes. Celui des jeunes, en revanche, reflète plutôt celui des effectifs, puisque les différences de taille entre les espèces sont bien moins importantes chez les larves que chez les adultes. C'est pour cette raison que Cyptocoris lundi perd sa prédominance parmi les larves et que Ennius ater, au contraire, la reprend (fig. 127 B).

Le spectre spécifique des biomasses larvaires est donc à la fois le reflet du spectre des effectifs, avec prédominance de Ennius ater, Gellia dilatata et Dichelorhinus vittatus sur Lobopeltista guineensis et Cyptocoris lundi, et aussi de celui des biomasses, les différences de taille entre espèces se répercutant en partie sur les larves, avec prédominance des espèces de grande taille sur celles de petite taille pourtant abondantes, comme Thoria gillonae.

3) Variations de la composition spécifique selon les années

L'importance relative des principales espèces varie selon les années étudiées (tableau 64 et 65). Cette variabilité peut s'expliquer, comme celle de la densité, par l'importance relative des milieux échantillonnés qui diffère chaque année. Or nous avons vu que les espèces ne se répartissent pas uniformément dans les divers milieux de la savane brûlée et il est donc normal que la composition spécifique du peuplement soit, au total de l'année, celle du milieu dont proviennent la majorité des échantillons.

a) Effectifs

TABLEAU 64 - Variation, selon les années, de l'abondance relative (en pourcentage) des six principales espèces de la savane brûlée.

	1962	1963	1964	1965
Dymantis grisea	22,0	21,7	21,2	14,3
Thoria gillonae	15,7	12,7	5,3	4,5
Ennius ater	5,9	10,5	12,3	6,5
Lobopeltista guineensis	5,9	4,2	10,8	10,8
Gellia dilatata	9,3	6,8	4,7	10,4
Dichelorhinus vittatus	12,4	5,7	3,5	7,7
Total	71,2	61,6	57,8	54,2

En 1962, les 3/4 des relevés ont été réalisés dans les milieux à Andropogonées purs. Le peuplement moyen est donc celui qui caractérise ce milieu, avec prédominance de Dymantis grisea, Thoria gilloniae et Dichelorhinus vittatus qui constituent, à eux seuls, 50 % des Pentatomides récoltés cette année-là.

En 1963, les relevés se sont partagés entre les milieux à Andropogonées purs et les milieux mixtes à Loudetia et Andropogonées. On observe que Thoria gilloniae est encore dominant, mais que l'importance de Dichelorhinus vittatus au sein du peuplement décroît au profit de Ennius ater.

En 1964 et 1965, au contraire, les 2/3 des relevés ont été réalisés dans la savane à Loudetia pure, ou mixte à Loudetia et Andropogonées. On y voit Lobopeltista guineensis dominer avec Ennius ater ou Gellia dilatata, et Thoria gilloniae et Dichelorhinus vittatus peu abondants, ainsi que Dymantis grisea moins commun, surtout en 1965 (tableau 64).

b) Biomasses

TABLEAU 65 - Variation, selon les années, de l'importance relative (en pourcentage) de la biomasse des cinq principales espèces de la savane brûlée.

	1962	1963	1964	1965
<u>Dymantis grisea</u>	17,8	21,7	18,2	15,1
<u>Cyptocoris lundi</u>	9,8	18,0	17,5	2,4
<u>Gellia dilatata</u>	12,4	9,7	4,7	16,2
<u>Lobopeltista guineensis</u>	6,7	5,6	11,9	15,5
<u>Dichelorhinus vittatus</u>	16,5	6,1	4,0	10,5
Total	63,2	61,1	56,3	59,7

L'importance de Cyptocoris lundi, chaque année, est directement en relation avec l'humidité des milieux échantillonnés. C'est en 1965, année où le milieu particulièrement sec de la savane à Loudetia du "plateau de la mare Portères" a été échantillonné, que cette espèce représente la plus petite part du peuplement. Elle représente au contraire une part bien plus importante de la biomasse totale en 1963, l'année la plus humide, et en 1964, dans les milieux à Loudetia de bas de pente.

Dymantis grisea est, des cinq principales espèces, celle de plus petite taille. Etant donnée sa faible densité dans le Loudetia de plateau, elle n'est pas en 1965, contrairement aux autres années, l'espèce dominante par sa biomasse.

Au total, Dymantis grisea est chaque année l'espèce la plus commune de la savane brûlée, la caractéristique la plus constante de son peuplement. Par la biomasse, elle peut cependant ne pas être dominante dans les milieux à Loudetia les plus purs.

Bien que l'importance relative des principales espèces soit variable selon les milieux échantillonnés chaque année, elles représentent cependant toujours plus de la moitié du peuplement (tableaux 64 et 65).

C. PRODUCTION

1) Renouvellement de la biomasse en savane brûlée

Sur les 51 espèces récoltées en savane brûlée, 18 y sont assez abondantes et les informations obtenues par les relevés et les élevages assez cohérentes pour que leur cycle annuel ait pu être précisé.

Ces 18 espèces représentent 419 individus en moyenne par 1000 m² de savane brûlée, soit 79 % des Pentatomides et 84 % de la biomasse récoltée; c'est dire qu'on peut les considérer comme représentatives de l'ensemble du peuplement.

Parmi les 33 espèces dont nous ne connaissons pas le cycle annuel, la plupart sont rares, mais il s'en trouve aussi quelques unes qui sont importantes, comme Ennius ater, une des plus abondantes de la savane brûlée, Sepidiocoris dispar, Cyclopelta funebris et Aeliomorpha divisa. C'est pourquoi les cycles annuels restent indéterminés pour 21 % des individus. Nous supposons cependant que ces espèces appartiennent à l'un des 4 types connus et dans les mêmes proportions que l'ensemble des autres Pentatomides dont le cycle est connu.

TABLEAU 66 - Différents types de cycles saisonniers. Nombre d'espèces (N), effectif (E) et biomasse (B) en mg par 1000. m² de savane brûlée, de Pentatomides ayant le même type de cycle et proportion (%) par rapport à l'ensemble des Pentatomides dont le cycle est connu.

	N	E	%	B	%
Espèces quadrivoltines	2	108	25,8	5030	23,2
Espèces trivoltines	11	255	61,0	14675	67,5
Espèces bivoltines	4	51	12,2	1639	7,5
Espèces monovoltines	1	5	1,0	382	1,8
Total	18	419	100,0	21726	100,0
Autres espèces	33	109		4291	

Des quatre types de cycles rencontrés, le plus fréquent est celui à trois générations annuelles puisqu'on le rencontre chez 11 des 18 espèces étudiées : Cyptocoris lundi, Oncozygidea flavitarsis, Thoria gillonae, Dichelorrhinus vittatus, Gellia dilatata, Lobopeltista guineensis, Sandehana labiosa, Dymantis plana, Delegorguella phalerata, Halydicoris kraatzi et Actuarius varians. 61 % des Pentatomides dont le cycle est connu appartiennent donc à des espèces trivoltines.

Deux espèces seulement sont présumées avoir quatre générations par an, Dymantis grisea et Gonopsis reuteri. Comme la première est l'espèce dominante de la savane brûlée, ce type de cycle est représenté chez 26 % des individus.

Les quatre espèces à deux générations annuelles sont toutes assez peu abondantes en savane brûlée: Thoria rotundata, Gellia punctulata, Aeptus singularis et Ennius morio. Elles ne représentent, au total, que 12 % des Pentatomides au cycle annuel connu.

Une seule espèce est manifestement monovoltine, Dero-plax nigropunctata, qui est peu abondante en savane brûlée. Elle ne représente que 1 % des Pentatomides.

Si l'on admet que ces 18 espèces sont représentatives de l'ensemble du peuplement, 23 % de la biomasse moyenne

se renouvelle quatre fois par an, 68 % trois fois, 8 % deux fois et 2 % une fois. Au total, on peut ainsi estimer que la biomasse moyenne de l'ensemble des Pentatomides se renouvelle 3,12 fois chaque année en savane brûlée.

2) Production de croissance

Les larves étant très petites jusqu'au troisième stade (elles ne pèsent, en moyenne, que 8 mg au 3ème stade et ne mesurent que 3 à 4 mm), et peu nombreuses (pas même une larve de 3ème stade par mètre carré selon nos estimations les plus favorables), nos techniques d'échantillonnage, même les plus précises, ne permettent pas d'avoir une idée de la mortalité au cours du développement larvaire dans la nature. Chez Nezara viridula, la mortalité larvaire varie en fonction de la densité des individus dans les champs de riz (Kiritani, Hokyo et Jimura, 1967). Elle varie de 70 à 95 % de l'oeuf au troisième stade larvaire et elle est toujours supérieure à 94 % jusqu'au stade adulte (Kiritani 1964). On peut cependant difficilement extrapoler les facteurs de mortalité larvaire du peuplement pratiquement monospécifique d'un champ cultivé au peuplement très diversifié d'un milieu naturel. Nous n'avons donc aucune possibilité de savoir, à chaque génération, combien de larves ont atteint chacun des cinq stades.

De même, les générations étant courtes et se chevauchant, le nombre d'adultes trouvé chaque mois est la résultante de l'arrivée à maturité des jeunes adultes de la nouvelle génération et de la présence des plus âgés de la génération précédente. On ne peut donc isoler, de génération en génération, le nombre réel d'adultes arrivés à maturité.

Il s'avère par conséquent impossible d'estimer la production annuelle de jeunes et d'adultes et donc d'évaluer la production de croissance des principales espèces de Pentatomides.

En revanche, pour les espèces dont la fécondité a pu être étudiée en élevage, on peut tenter d'estimer, à partir de la densité mensuelle de femelles pendant la période de reproduction, la production annuelle d'oeufs, c'est-à-dire la production de reproduction.

3) Production d'oeufs

a) Production d'oeufs pour les cinq espèces étudiées

Pour les cinq espèces dont on a pu étudier la production d'oeufs, il est possible, en connaissant la densité mensuelle des femelles reproductrices en savane brûlée et les mois pendant lesquels ces espèces pondent, d'estimer le nombre d'oeufs pondus au cours d'une année.

La densité moyenne mensuelle des femelles en savane brûlée peut être déduite de la densité moyenne mensuelle des adultes et de la valeur moyenne mensuelle du sex-ratio calculée dans l'ensemble de la savane pour chacune des espèces. Toutes les femelles présentes au cours d'un mois ne sont pas reproductrices, puisque les plus jeunes passent par une période, variable selon les espèces, de maturation sexuelle (t_0 du tableau 22 dans le chapitre III). Si, en effet, les femelles d'une espèce passent 15 jours sans pondre sur deux mois de vie adulte, $3/4$ seulement en moyenne de celles qui sont présentes dans la population seront reproductrices. Le taux de femelles reproductrices sera ainsi estimé égal à la durée relative de la période de ponte par rapport à la durée de la vie adulte (t_1 du tableau 22), soit à $t_1 - t_0 / t_1$.

Le nombre d'oeufs pondus par femelle reproductrice et par jour ($M_0/j/q$ dans le tableau 22) est ensuite rapporté au mois, en le multipliant par 30. Enfin, le nombre d'oeufs pondus pendant un mois par une espèce sera obtenu en multipliant la densité moyenne des femelles reproductrices pendant ce mois par le nombre d'oeufs estimé pondu par femelle et par mois.

Le calcul doit être étendu, pour chacune de ces cinq espèces, à tous les mois de l'année pendant lesquels elles se reproduisent, c'est-à-dire au cours desquels on trouve des jeunes stades dans la savane: ces périodes de reproduction sont déduites des résultats du chapitre II. On obtient ainsi le nombre d'oeufs pondus par an et par unité de surface, en savane brûlée.

Les cinq tableaux suivants (67 à 71) donnent les détails des calculs pour l'estimation du nombre d'oeufs pondus par les cinq espèces étudiées.

TABLEAU 67 - Nombre d'oeufs pondus chaque mois (N_o) par Dymantis grisea sur 1000 m² de savane brûlée pendant la période de reproduction (de mars à novembre).

N_a = densité moyenne d'adultes par 1000 m² de savane brûlée; S_r : sex-ratio mensuel; $N_{\text{♀}}$: densité de femelles; $N_{\text{♀}^r}$: densité de femelles reproductrices.

Le taux moyen de femelles reproductrices est $t_1 - t_0 / t_1 = 0,78$.

Le nombre d'oeufs pondus par mois et par femelle reproductrice est $5,0 \times 30 = 150$.

	M	A	M	J	J	A	S	O	N	Total
N_a	106	71	70	23	40	39	44	49	104	
S_r	0,59	0,62	0,51	0,60	0,52	0,48	0,58	0,52	0,57	
$N_{\text{♀}}$	62,5	44,0	35,7	13,8	20,8	18,7	25,5	25,5	59,3	
$N_{\text{♀}^r}$	48,8	34,3	27,8	10,8	16,2	14,6	19,9	19,9	46,3	
N_o	7320	5145	4170	1620	2430	2190	2985	2985	6945	35790

TABLEAU 68 - Nombre d'oeufs pondus chaque mois (N_o) par Lobopeltista guineensis sur 1000 m² de savane brûlée pendant la période de reproduction (de mars à décembre).

N_a : densité moyenne d'adultes par 1000 m² de savane brûlée. S_r : sex-ratio mensuel;

$N_{\text{♀}}$: densité de femelles; $N_{\text{♀}^r}$: densité de femelles reproductrices.

Le taux moyen de femelles reproductrices est $t_1 - t_0 / t_1 = 0,80$.

Le nombre d'oeufs pondus par mois et par femelle reproductrice est $3,5 \times 30 = 105$.

	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
N_a	16	14	18	20	26	31	40	29	46	58	
S_r	0,83	0,82	0,55	0,71	0,73	0,79	0,70	0,67	0,56	0,58	
$N_{\text{♀}}$	13,3	11,5	9,9	14,2	19,0	24,5	28,0	1,4	25,8	33,6	
$N_{\text{♀}r}$	10,6	9,2	7,9	11,4	15,2	19,6	22,4	15,5	20,6	26,9	
N_o	1113	966	830	1197	1596	2058	2352	1628	2163	2825	16728

TABLEAU 69 - Nombre d'oeufs pondus chaque mois (N_o) par Gellia dilatata sur 1000 m² de savane brûlée pendant la période de reproduction (d'avril à décembre).

N_a : densité moyenne d'adultes par 1000 m² de savane brûlée; S_r : sex-ratio mensuel; $N_{\text{♀}}$: densité de femelles; $N_{\text{♀}r}$: densité de femelles reproductrices. Le taux moyen de femelles reproductrices est $t_1 - t_o / t_1 = 0,58$.

Le nombre d'oeufs pondus par mois et par femelle reproductrice est $2,7 \times 30 = 81$.

	M	J	J	A	S	O	N	D	total	
N_a	9	5	32	21	28	40	42	50	37	
S_r	0,76	0,64	0,66	0,73	0,73	0,78	0,68	0,62	0,50	
$N_{\text{♀}}$	6,8	3,2	21,1	15,3	20,4	31,2	28,6	31,0	18,5	
$N_{\text{♀}r}$	3,9	1,9	12,2	8,9	11,8	18,1	16,6	18,0	10,7	
N_o	316	154	988	721	956	1466	1345	1458	867	8271

TABLEAU 70 - Nombre d'oeufs pondus chaque mois (N_o) par Diche-lorhinus vittatus sur 1000 m² de savane brûlée pendant la période de reproduction (de mars à octobre).

N_a = densité d'adultes par 1000 m² de savane brûlée; S_r : sex-ratio mensuel; $N_{\text{♀}}$: densité de femelles; $N_{\text{♀}r}$: densité de femelles reproductrices. Le taux moyen de femelles reproductrices est $t_1 - t_o / t_1 = 0,64$.

Le nombre d'oeufs pondus par mois et par femelle reproductrice est $3,3 \times 30 = 99$.

	M	A	M	J	J	A	S	O	Total
N_a	13	25	32	44	21	44	19	18	
S_r	0,74	0,71	0,65	0,75	0,60	0,60	0,71	0,72	
$N_{\text{♀}}$	9,6	17,8	20,8	33,0	12,6	26,4	13,5	13,0	
$N_{\text{♀r}}$	6,1	11,4	13,3	21,1	8,1	16,9	8,6	8,3	
N_o	604	1129	1317	2089	802	1673	851	822	9287

TABLEAU 71 - Nombre d'oeufs pondus chaque mois (N_o) par Gonopsis reuteri sur 1000 m² de savane brûlée pendant la période de reproduction (d'avril à décembre).

N_a : densité d'adultes par 1000 m² de savane brûlée; S_r : sex-ratio mensuel; $N_{\text{♀}}$: densité de femelles; $N_{\text{♀r}}$: densité de femelles reproductrices.

Le taux moyen de femelles reproductrices est $t_1 - t_o / t_1 = 0,59$.

Le nombre d'oeufs pondus par mois et par femelle reproductrice est $4,7 \times 30 = 141$.

	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
N_a	4	3	3	3	4	0	0	0	1	
S_r	1,00	0,77	0,40	0,71	1,00	1,00	0,60	0,25	0,69	
$N_{\text{♀}}$	4,0	2,3	1,2	2,1	4,0				0,7	
$N_{\text{♀r}}$	2,4	1,4	0,7	1,2	2,4				0,4	
N_o	338	197	98	169	338				56	1196

b) Nombre et poids d'oeufs pondus par an

Le nombre et le poids des oeufs pondus sont surtout fonction de la densité des adultes dans la savane. L'espèce de loin la plus abondante en savane brûlée, Dymantis grisea, est aussi celle qui a pondu, dans l'ensemble de l'année, le plus grand nombre d'oeufs. Des cinq espèces, la moins fréquente, Gonopsis reuteri est celle qui a pondu le plus petit nombre d'oeufs (tableau 72).

TABLEAU 72 - Nombre d'oeufs pondus par an (N_o), leur poids sec - ou production annuelle de reproduction (P_r) - en mg par 1000 m² de savane brûlée et rapport de la production annuelle de reproduction à la biomasse moyenne des adultes (P_r/B_a) pour les cinq espèces étudiées: DG : Dymantia grisea; LG: Lobopeltista guineensis; GD : Gellia dilatata; DV : Dichelorhinus vittatus et GR : Gonopsis reuteri.

N_a : densité moyenne des adultes par 1000 m² de savane brûlée

B_a : biomasse moyenne des adultes en mg de poids sec par 1000 m² de savane brûlée

p_o : poids moyen sec d'un oeuf en mg.

	DG	LG	GD	DV	GR
N_a	70,4	28,2	25,3	22,9	2,5
B_a	1211	665	614	581	60
p_o	0,315	0,315	0,495	0,330	0,225
N_o	35790	16728	8271	9287	1196
P_r	11274	5270	4094	3065	269
P_r/B_a	9,31	7,92	6,67	5,28	4,48

Cependant Lobopeltista guineensis, dont la densité est à peine plus élevée que Gellia dilatata, a pondus plus de deux fois plus d'oeufs, et Dichelorhinus vittatus a pondus plus d'oeufs que Gellia dilatata à partir d'une densité en moyenne plus basse d'adultes. La raison en est que les femelles de Gellia dilatata ont eu, en élevage, une période de maturation sexuelle très longue par rapport à leur durée moyenne de vie adulte de sorte que le taux de femelles reproductrices a été estimé assez faible : 0,58. De plus, c'est l'espèce qui a montré la fécondité la plus faible en élevage: 2,7 oeufs par jour et par femelle. En revanche, comme elle pond les plus gros oeufs (0,495 mg en poids sec), l'équilibre est rétabli: plus la biomasse adulte est importante, plus l'espèce pond un poids élevé d'oeufs.

c) Rapport entre la production d'oeufs et la biomasse adulte

Le rapport P_r/B_a entre le poids total d'oeufs pondus en un an et le poids des adultes trouvés en moyenne dans la savane montre combien de fois une espèce produit, en un an, son propre poids en oeufs.

Dymantis grisea est l'espèce qui a le rapport P_r/B_a le plus élevé (tableau 72): elle produit, en oeufs, plus de neuf fois sa biomasse moyenne d'adultes. Même l'espèce la moins productrice, Gonopsis reuteri, produit en oeufs plus de quatre fois son poids moyen d'adultes, en un an.

Le rapport décroît au fur et à mesure que la densité en effectif ou en biomasse des espèces décroît dans la savane, ce qui signifie que la production d'oeufs décroît plus vite que la biomasse d'une espèce, autrement dit, moins une espèce est abondante, moins sa biomasse produit. Cette diminution du taux de production d'oeufs à partir de la biomasse est assez déconcertante, car des espèces qui sont en équilibre dans un milieu donné ont des densités assez comparables d'une année sur l'autre, un couple donnant grosso modo un couple l'année suivante, ce qui semble être le cas dans la savane étudiée où le peuplement montre une certaine stabilité. Le taux de production devrait donc être assez équivalent d'une espèce à l'autre, quelle que soit sa densité.

Ce phénomène est peut-être dû au fait que la savane brûlée est un milieu qu'il faut reconquérir chaque année et que plus les espèces ont un taux de production de reproduction élevé, plus elles ont de chances de se multiplier dans le nouveau milieu et d'y avoir une place prédominante. Ainsi les espèces se distribueraient, en abondance, selon leur faculté à produire des oeufs. Le taux de production d'oeufs serait alors un critère de la vitalité des espèces dans un milieu donné ou de leur adaptabilité à la savane qui brûle chaque année.

IX

RESUME ET CONCLUSIONS

L'analyse du peuplement de Pentatomides, de sa densité et de son évolution en fonction des différents facteurs du milieu comporte des exigences particulières.

Celles-ci obligent à écarter toutes les techniques d'échantillonnage qui ne donnent qu'un indice de densité, sans doute comparable d'un échantillon à l'autre et peut-être d'un milieu à l'autre, mais qui ne renseignent pas sur l'ensemble du peuplement d'un milieu. Les techniques de piégeage ou de fauchage n'échantillonnent qu'une partie du peuplement en fonction du comportement des espèces et bien souvent des conditions climatiques. Le comptage à vue, qui semble a priori la méthode de dénombrement la plus simple, est impraticable dans une savane recouverte, la plupart du temps, d'un manteau touffu de hautes herbes au sein duquel vivent les Pentatomides, qui sont par surcroît des insectes peu mobiles et peu visibles. Cette technique ne serait d'ailleurs pas fidèle en raison des changements saisonniers dans la hauteur et la densité de la végétation herbacée parcourue, chaque année, par le feu. Les Pentatomides sont, en outre, trop peu nombreux pour permettre l'utilisation de la technique de marquage-recapture, qui s'applique à une population monospécifique au comportement homogène et qui nécessite, pour être précise, la collecte d'un grand nombre d'individus. Enfin le milieu se prêterait mal à ce genre d'expérimentation, car les allées et venues dans la savane courbent les herbes qui ne se relèvent pas. C'est pourquoi la technique des relevés sur quadrats s'est révélée comme la seule qui soit réellement bien adaptée au but de notre étude.

Il est cependant difficile de bien échantillonner l'ensemble du peuplement, en raison de sa faible densité qui impose des relevés sur grandes surfaces, et de la petite taille des larves et de certaines espèces qui nécessiterait l'utilisation de techniques plus minutieuses, mais plus longues, adaptées à des surfaces restreintes.

Devant ce dilemme, nous avons choisi la technique des grands relevés qui, en moins de temps et avec moins de personnel, récolte plus d'individus et donne des résultats plus fidèles que celle des relevés sur petites surfaces. Des relevés sur petites surfaces sous cages de 1 et 10 m² effectués parallèlement pendant un an à proximité des relevés "à ciel ouvert de grandes surfaces, de 25 et 100 m², ont permis, en comparant les deux techniques, d'estimer la précision des grands relevés et donc de pouvoir en corriger les résultats.

En utilisant ainsi, avec une certaine sécurité, les relevés sur grandes surfaces, nous avons étudié le peuplement de Pentatomides et nous avons échantillonné au total, sur plus de quatre ans, plus de 30.000 m² de savane.

Ces relevés ont permis la récolte de 58 espèces de Pentatomides. La plupart des formes adultes étaient connues, mais toutes les larves ont dû être déterminées par nos propres moyens; or, dans beaucoup de cas, surtout aux stades jeunes, elles sont très différentes des adultes; des élevages ont donc dû être réalisés pour permettre les identifications.

Les relevés faits chaque mois dans différents milieux de la savane indiquent la densité mensuelle des larves et des adultes, au moins pour les espèces les plus fréquentes. Pour interpréter les variations des densités et la répartition des espèces dans les différents milieux, il faut connaître les principales caractéristiques de leur développement et de leur biologie et, pour cela, mettre au point des élevages réunissant des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles.

Ces élevages étaient rendus difficiles, dans les enceintes posées sur la végétation naturelle, à cause des Fourmis. Aussi avons-nous dû réaliser les élevages dans des conditions bien plus artificielles, ce qui a nui aux plantes dont se nourrissent les Pentatomides et

par conséquent aux insectes eux-mêmes. Un certain nombre de développements larvaires complets ont néanmoins été obtenus et même, pour certaines espèces, plusieurs générations.

Les élevages, dans les meilleurs cas, fournissent des informations concernant la durée de l'incubation des oeufs, du développement larvaire, de la vie adulte et de la maturation sexuelle des femelles. Ces données permettent d'évaluer la durée d'une génération et le rythme auquel des générations peuvent se succéder et se remplacer.

Les relevés quantitatifs, d'autre part, renseignent sur l'évolution annuelle des populations dans la nature - densité de jeunes et d'adultes, proportion de larves au sein des populations, proportion de jeunes stades par rapport à l'ensemble des larves-. Dans la majorité des cas, ces données ne permettent cependant pas de dénombrer avec sûreté les générations qui se succèdent dans l'année, celles-ci se chevauchant. Pendant toute la saison humide, de mars à novembre, ni les larves, ni les adultes ne disparaissent totalement de la savane. Ce sont uniquement les variations de leur densité qui indiquent l'arrivée de nouvelles générations. La méthode de l'autocorrélogramme a permis de préciser le rythme auquel les jeunes présentent, au cours des années, la même proportion de la population.

Toutes ces données de terrain ne peuvent cependant être interprétées avec une certaine sécurité que si elles sont confrontées avec les données d'élevage. Dans bien des cas, heureusement, les cycles présumés sont en accord avec les durées des générations observées en élevage. Si la durée du développement larvaire peut ainsi, avec quelques restrictions, être extrapolée à la nature, il n'en est pas de même pour la durée de vie adulte, car les élevages ne représentent en rien les conditions naturelles et notamment pas les pressions du milieu que sont les parasites et les prédateurs; on a donc dû recourir à un

procédé qui fait appel à la fois aux données d'élevage et aux données provenant des relevés. En supposant qu'on récolte d'autant plus d'individus qu'ils vivent plus longtemps, le nombre d'adultes récolté par rapport aux larves de cinquième stade traduit ainsi la durée de vie relative des adultes et des larves de cinquième stade. Connaissant par les élevages la durée du cinquième stade larvaire, on peut en déduire alors la durée de vie moyenne des adultes dans la nature.

Pour chaque espèce récoltée avec assez de régularité dans les relevés, toutes les informations obtenues en élevage et par les relevés sont réunies et confrontées. Dans la plupart des cas, elles forment un ensemble cohérent qui permet de préciser le cycle annuel. Seul le cycle de quelques espèces reste inconnu, aucune méthode n'arrivant à démêler les générations les unes des autres.

En réunissant et en comparant entre elles toutes les données relatives à chaque espèce, on peut synthétiser les grands traits de la vie du peuplement de Pentatomides. Comme les élevages sont loin de représenter les conditions naturelles, on sélectionne, parmi les caractéristiques observées et mesurées, celles qui sont probablement les moins influencées par les conditions d'élevage et qu'on peut donc le mieux transposer aux populations naturelles.

Le développement larvaire, lorsqu'il a été réalisé à plusieurs reprises en élevage et que ses caractéristiques coïncident avec les données naturelles, peut être considéré comme représentatif du développement de l'espèce dans la nature: les pressions du milieu naturel se traduisent en effet plus sur la mortalité des larves que sur les caractéristiques du développement.

En élevage, toutes les larves sont passées, sans exception, par cinq stades larvaires. Le temps d'incubation des oeufs et la durée du premier stade sont caractéristiques d'une espèce et ne varient guère d'un individu à l'autre

chez une même espèce. Les larves de premier stade restent groupées autour des pontes et la première mue a lieu, quelle que soit la source de nourriture, pourvu que celle-ci soit liquide. Les larves de second stade se disséminent ensuite et se nourrissent activement. La deuxième mue n'a lieu que si les larves se sont alimentées d'une espèce végétale qui leur convient. Les quatre derniers stades sont de durée variable selon les individus et selon les espèces.

Le développement larvaire, incubation des oeufs comprise, dure en moyenne chez les Pentatominae, les Graphosomatinae et les Phyllocephalinae, sous-familles les plus fréquentes de la savane, entre un mois et demi et deux mois et demi. Chez les espèces des autres sous-familles (Asopinae, Scutellerinae), en dépit d'un temps d'incubation plus long, le développement larvaire est nettement plus rapide.

Une étude plus précise de cinq espèces montre que les larves augmentent, au cours du développement larvaire, de 80 à 180 fois leur poids initial. Le développement larvaire ne présente pas de différences systématiques selon le sexe ni, pour les espèces polyphages, selon la source de nourriture.

Dans la nature, les femelles adultes sont en général plus nombreuses que les mâles. Le sex-ratio annuel varie de 0,47 à 0,66 selon les espèces; sa valeur est toujours élevée chez les Phyllocephalinae. Il n'est cependant pas constant dans le temps et décroît jusqu'à l'équilibre à l'époque de l'apparition des adultes d'une nouvelle génération, puis s'élève en fin de génération: les femelles vivent donc plus longtemps que les mâles.

D'après notre méthode d'estimation, la vie adulte durerait, en moyenne, de un à trois mois dans la nature. Comme les femelles vivent plus longtemps que les mâles, on peut apporter à ces estimations une correction selon le sexe: la durée de vie des femelles varierait, selon

les espèces, de un à quatre mois. Chez les Phyllocephalinae, dont toutes les espèces ont un sex-ratio élevé, la correction est importante puisqu'elle conduit pour les femelles à une vie de 1,4 à 2,3 fois plus longue que celle des mâles.

Ayant observé dans les élevages que les femelles peuvent pondre toute leur vie des oeufs fertiles après avoir été fécondées une seule fois, nous pouvons négliger la durée de vie des mâles pour l'évaluation de la fécondité des espèces.

Pour estimer la durée moyenne pendant laquelle les femelles d'une espèce pondent dans la nature, il faut connaître le temps de maturation sexuelle: il peut être déduit du temps minimal observé entre la mue imaginale et la première ponte en élevage. Il varie de 10 à 24 jours selon les espèces observées.

Les élevages mettent les Pentatomides à l'abri des proies et des prédateurs, ce qui peut, dans certains cas, prolonger la durée de vie des adultes, mais ils présentent des caractéristiques de milieu et d'alimentation probablement minimales, ce qui influe sans doute sur la fécondité. Pour cette raison, le critère de fécondité n'est pas estimé sur la moyenne des observations en élevage, mais sur les cas les plus favorables: c'est le nombre d'oeufs maximal pondu en moyenne par une femelle au cours de sa vie sexuelle active.

Ce rythme de ponte rapporté à la durée moyenne de la période de ponte des femelles dans la nature donne une estimation de la fécondité des espèces. Les femelles des espèces pour lesquelles ces estimations peuvent être établies pondraient de 84 à 250 oeufs chacune au cours de leur vie dans la savane, soit de une à quatre fois leur propre poids sec en oeufs.

Un couple fournirait, pour la reproduction, une énergie en général plus élevée que celle représentée par leur développement larvaire, sauf chez une espèce qui pond des

oeufs de petite taille et dont les larves ont à s'accroître proportionnellement plus que les autres espèces étudiées.

Deux types de régimes alimentaires ont été observés. Certains Pentatomides sont monophages et ne peuvent se développer et se reproduire que sur une seule espèce de Graminée, ou deux systématiquement très voisines. Les autres sont polyphages et peuvent effectuer un développement larvaire complet sur des Graminées différentes.

Une expérimentation dans la nature montre que les espèces polyphages font cependant une sélection parmi les Graminées qui permettent pourtant leur développement complet. Elle révèle aussi que certaines espèces, dont l'élevage a constamment échoué ou s'est montré particulièrement capricieux, sont apparemment polyphages, ce qui prouve que des facteurs autres que strictement alimentaires ont une importance primordiale sur leur développement et leur vie.

Les espèces monophages appartiennent toutes à la sous-famille des Phyllocephalinae et sont les seules à présenter, par la coloration verte de leurs larves et de leurs oeufs, une tendance à se confondre avec le milieu: la vie sédentaire qu'entraîne obligatoirement leur régime alimentaire semble, aux stades les plus vulnérables et les moins mobiles, liée à un certain mimétisme.

Les Pentatomides ont un cycle annuel de reproduction qui diffère selon les espèces. La très grande majorité passe par une période de repos sexuel pendant la saison sèche et se reproduit pendant la saison humide, qui dure en général de mars à novembre. Cette période est assez longue pour permettre à plusieurs générations de se succéder. Toutes ces espèces sont polyvoltines. Les espèces qui présentent le plus grand nombre de générations se renouvellent quatre fois dans l'année. Ce sont justement celles

qui ont les générations les plus courtes et le rythme de ponte le plus rapide en élevage. La majorité des espèces se renouvellent trois fois dans l'année. D'autres enfin paraissent ne présenter que deux générations annuelles; elles semblent plus sensibles que les autres aux facteurs climatiques, puisque le répit de la pluviométrie appelé petite saison sèche, au sein de la grande saison humide, semble ralentir leur ponte.

Une espèce se reproduit au contraire pendant la saison sèche. La courte durée de cette saison ne lui permet qu'une seule génération par an. Les autres espèces, moins fréquentes, qui appartiennent, comme elle, à la sous-famille des Scutellerinae, semblent présenter le même type de cycle puisqu'aucune de leurs larves n'a été trouvée pendant la saison humide. Nous ignorons la raison pour laquelle elles choisissent pour pondre, à l'inverse de toutes les autres espèces de la savane, la période la plus défavorable pour la végétation. Les adultes issus de cette génération de saison sèche, devant attendre l'année suivante pour pondre, vivent donc bien plus longtemps que les autres. Ce sont effectivement les adultes qui, dans les élevages, ont vécu le plus longtemps.

Le feu nous est très vite apparu comme l'un des facteurs les plus importants du milieu. Dénudant en quelques heures des hectares de savane, détruisant brutalement le tissu des relations entre le milieu et ses habitants et laissant pendant plusieurs mois la marque de son passage dans la strate herbacée, le feu de savane est à la fois un phénomène brutal auquel répond immédiatement l'ensemble des espèces animales et un facteur permanent du milieu par ses effets à long terme sur la strate herbacée.

Le feu passe généralement chaque année pendant la saison sèche. Il fait disparaître directement 80 % de la population de Pentatomides.

Pendant les 3 premiers mois qui suivent son passage, les milieux brûlés agissent comme un pôle d'attraction ou de répulsion sur les différentes espèces de la savane. En savane brûlée, le peuplement de Pentatomides va se reconstituer avec les espèces héliophiles les plus fortement attirées par les milieux récemment brûlés et dénudés. En savane non brûlée, le peuplement est aussi fortement remanié par le départ des espèces qui recolonisent les milieux brûlés et par une concentration graduelle des espèces qui ne peuvent vivre dans les zones récemment brûlées.

Pendant toute l'année, jusqu'au feu suivant, deux peuplements très différents vont s'organiser côte à côte, l'un en savane brûlée dans l'année, l'autre dans la savane protégée des feux; ils vont s'influencer l'un l'autre par des échanges continus. De mois en mois, la composition spécifique du peuplement de Pentatomides de la savane brûlée évolue en fonction de la reconstitution graduelle du milieu qui devient plus complexe et offre de plus en plus de possibilités écologiques pour de nouvelles espèces réfugiées jusque là en savane non brûlée.

La savane brûlée reste un milieu pauvre en Pentatomides; les espèces dominantes y sont les plus ubiquistes de la savane. Au contraire la savane non brûlée, deux fois plus riche en Pentatomides, offre une gamme variée d'habitats et permet ainsi l'existence d'espèces plus spécialisées qui ne peuvent se développer en savane brûlée.

Lorsqu'il passe en avril après les premières grandes pluies, le feu a les mêmes conséquences à long terme sur les Pentatomides. Il intervient toutefois sur un peuplement qui a déjà évolué vers le type caractéristique de savane non brûlée. Son action directe est faible mais, par la transformation radicale du milieu, il entraîne indirectement une transformation bien plus profonde du peuplement de Pentatomides.

L'étude de la structure spécifique des peuplements au moyen des coefficients de rang de Spearman montre que, pendant toute l'année qui suit le passage du feu, le peuplement garde une structure relativement homogène et que le passage du feu n'en modifie pas profondément le type. L'absence de feu est au contraire cause d'une évolution profonde de la structure spécifique du peuplement de Pentatomides.

Dans un climat par ailleurs assez constant, la variation de la durée et du volume des pluies a une influence très grande sur l'évolution annuelle du milieu et des Pentatomides qui l'habitent.

Pendant la saison sèche, de décembre à février, le peuplement de Pentatomides est essentiellement constitué d'adultes et sa densité est faible. Les premières pluies, en mars et avril, déclenchent la reproduction chez toutes les espèces polyvoltines, et la densité du peuplement s'accroît de toutes les larves de première génération. Pendant toute la durée de la grande saison humide, deux, trois ou quatre générations se succèdent selon les espèces; la densité des larves et celle des adultes augmentent jusqu'à leur valeur maximale, qui est atteinte en novembre. A partir de décembre, les pontes se raréfient, les larves deviennent adultes sans être remplacées et leur densité commence à décroître. En janvier et surtout en février, lorsque la sécheresse est à son maximum, même si l'espèce monovoltine se reproduit à cette époque, les larves deviennent rares dans la savane et la densité des adultes est à son minimum, d'autant plus que certaines espèces vont se concentrer dans des milieux-refuges comme les lisières des forêts-galerie. Le feu de savane, qui passe généralement à cette époque, intervient donc au moment le moins défavorable pour les Pentatomides, lorsque les stades les plus vulnérables - pontes et jeunes - ont disparu et que le nombre des adultes est au plus bas.

Avec le feu de savane, la saison sèche, pourtant de courte durée, semble être l'un des principaux facteurs limitants de la densité des Pentatomides, en raison probablement de leur alimentation essentiellement liquide.

La reproduction, chez la majorité des espèces polyvoltines, semble directement liée aux pluies. Déclenchée par la chute de plus de 50 mm de pluie après la saison sèche, la reproduction commence à se ralentir à la fin de la saison humide, lorsque les pluies diminuent, et elle est complètement stoppée avec l'arrêt total des pluies. Pendant toute la durée de la grande saison humide, les périodes privilégiées de ponte correspondent toutes à une recrudescence des précipitations.

Comme les espèces réagissent différemment en fonction de l'évolution des conditions climatiques, la composition spécifique du peuplement varie selon les saisons. C'est encore le régime des pluies qui détermine la structure spécifique du peuplement. Le peuplement de saison sèche, entre janvier et mars, garde une certaine constance dans sa composition spécifique et contraste avec celui qui se constitue pendant la grande saison pluvieuse. Cependant, la baisse de la pluviométrie en août est l'occasion d'un remaniement du peuplement: celui de la première saison des pluies est différent de celui de la seconde saison des pluies.

Certaines espèces sont relativement plus abondantes pendant la saison sèche; ce sont toutes, en dehors de l'espèce monovoltine qui se reproduit à cette époque, des formes héliophiles. Au contraire, à l'exception de la même espèce monovoltine, toutes les formes sciaphiles trouvent, au cours de l'une ou l'autre des deux saisons pluvieuses, des conditions climatiques et un milieu favorables puisque leur abondance relative y est plus grande qu'en saison sèche.

Chaque année, l'action conjuguée de la saison sèche et du feu remodèle le peuplement en favorisant les espèces héliophiles, donc strictement savaniques.

La comparaison des peuplements des principaux milieux de la savane fait à nouveau apparaître l'influence prédominante du feu sur la répartition des Pentatomides. La différence de structure spécifique du peuplement est plus grande entre zone brûlée et zone non brûlée qu'entre milieux différents ayant subi la même influence du feu. De même, deux milieux identiques, mais qui n'ont pas subi la même influence du feu, abritent des peuplements aussi différents que si c'étaient les milieux eux-mêmes qui différaient.

En savane brûlée, le peuplement est hétérogène et sa structure spécifique change graduellement depuis les milieux les plus secs et les plus exposés jusqu'aux milieux les plus humides, pour finalement se rapprocher du type plus homogène trouvé dans les mêmes milieux non brûlés. Ce sont les conditions climatiques régnant au sein de la strate herbacée et la structure de celle-ci plutôt que sa composition floristique qui semblent régir cette succession.

La répartition des principales espèces dans les différents milieux ne suit pas des lois simples et faciles à interpréter.

Certaines espèces semblent sensibles surtout aux conditions climatiques. Chez les unes, l'abondance en savane brûlée est d'autant plus grande que le milieu est plus constamment humide; et cette abondance est généralement plus remarquable encore en savane non brûlée, où elle atteint son maximum. Chez les autres, on observe un gradient exactement inverse. Pourtant, des exceptions à la cohérence de ce comportement montrent que les phénomènes sont plus complexes et qu'on ne peut réduire le rôle du feu à son seul effet sur la structure et les conditions climatiques du milieu. On doit en effet souligner également que les espèces qui réagissent le plus fortement à l'action du feu et sont exclues des milieux brûlés ne présentent pas du tout ce type de répartition.

L'abondance des autres espèces semble plutôt dépendre de la dominance de certaines Graminées. Dans certains cas, le régime alimentaire suffit à expliquer ce type de répartition. Chez les espèces monophages inféodées aux Graminées dominantes, l'abondance est liée à celle de leur plante-hôte, mais ce facteur alimentaire n'est pas le seul à régir leur répartition puisque leur abondance dans deux milieux identiques est fonction du passage du feu. Chez une autre espèce monophage, inféodée à une Graminée non dominante, la répartition semble liée à celle de sa plante-hôte qui est elle-même régie par des facteurs d'ordre climatique. Une liaison avec des espèces de Graminées s'observe aussi chez des espèces pourtant notoirement polyphages, aussi bien dans les élevages que dans la nature. Là encore, on ne voit pas d'explication simple à ce phénomène, pas plus qu'à la répartition des espèces dans les milieux brûlés et non brûlés.

En comparant les variations de l'abondance des principales espèces de la savane, calculées chaque mois d'après les mêmes relevés, on peut classer les espèces en fonction de leurs réactions aux mêmes facteurs du milieu.

La plupart des relations observées entre les espèces, ressemblances aussi bien qu'oppositions, sont explicables par leur seule réaction au passage du feu et à ses conséquences. Les autres peuvent être attribuées à leur cycle d'abondance annuel et au type de répartition dans les différents milieux de la savane.

Les espèces se regroupent selon quelques grandes tendances écologiques. Il existe un groupe d'espèces héliophiles ou xérophiles dont les réactions à la sécheresse sont toutes positives: elles sont favorisées au sein du peuplement par le passage du feu, par la saison sèche et par les milieux les plus secs et les plus exposés de la savane brûlée. A ce groupe s'oppose celui des espèces hygrophiles, dont les réactions sont exactement inverses: elles sont favorisées par l'absence de feu, par la saison la plus

humide - la première saison des pluies - et par les milieux les plus humides de la savane brûlée. Un autre groupe d'espèces se caractérisent par une tendance très spéciale à désertier totalement les milieux brûlés pour devenir dominantes dans les milieux non brûlés. Le caractère exclusif de ce comportement les isole du reste des espèces, même de celles qui sont défavorisées par le passage du feu. Enfin, deux espèces se placent en dehors de l'ensemble des autres: par leur comportement atypique vis-à-vis des trois grands facteurs du milieu, elles ne peuvent appartenir à aucun des trois groupes définis.

Au centre de toutes ces tendances opposées, se trouve un couple d'espèces qui présentent les comportements les plus moyens: elles recolonisent activement les milieux brûlés longtemps après le passage du feu et leur densité la plus forte se situe à la saison intermédiaire entre les deux saisons les plus opposées, la seconde saison des pluies. L'ensemble des espèces restantes forme un groupe homogène autour de ce couple central. Elles ont en commun un cycle d'abondance annuel et une répartition identique, mais on voit déjà se dessiner, au sein de ce groupe, les divergences qui divisent le plus profondément le peuplement de Pentatomides, puisque l'une est caractéristique des milieux non brûlés, l'autre l'est au contraire des milieux brûlés et enfin la troisième semble indifférente au passage du feu.

Le peuplement de Pentatomides est toujours constitué d'un ensemble d'espèces assez diversifié pour pouvoir s'adapter aussi bien au passage du feu qu'à son absence, à la succession des saisons sèches et humides et à tous les milieux de la savane.

Comme le feu passe normalement tous les ans, c'est le peuplement des milieux brûlés qui est le plus répandu et donc le plus caractéristique de cette région de savanes préforestières.

Une fois compensées les erreurs dues à la méthode d'échantillonnage en appliquant aux résultats les divers facteurs correctifs calculés lors de l'analyse des techniques, la densité globale peut être estimée à environ 9000 Pentatomides par hectare de savane brûlée - soit presque un Pentatomide par mètre carré -, ce qui représente un poids frais de 440 grammes ou un poids sec de 126 grammes par hectare. Les jeunes sont en moyenne aussi nombreux que les adultes, mais ils ne pèsent même pas le quart de leur poids. Au cours des quatre années d'étude sur le terrain, la densité moyenne a varié, au maximum, du simple au double; ces variations sont en grande partie dues à la différence des milieux échantillonnés chaque année.

51 espèces au total ont été récoltées en savane brûlée, mais elles sont loin d'avoir toutes la même importance. 5 espèces représentent à elles seules plus de la moitié des récoltes et 16 espèces plus de 90 %. De même, plus de la moitié de la biomasse appartient à 4 espèces et les 9/10 à 14 espèces. Le peuplement de Pentatomides est donc constitué d'un petit nombre d'espèces abondantes et d'un grand nombre d'espèces rares.

Comme la densité, l'importance relative des principales espèces a varié selon les années en raison surtout de la différence des milieux échantillonnés, mais ce sont toujours les mêmes espèces qui constituent plus de la moitié du peuplement.

Le peuplement de la savane brûlée montre donc une certaine stabilité d'une année à l'autre malgré l'apparente irrégularité, dans le temps et dans l'espace, du feu lui-même et de ses conséquences sur le milieu.

La biomasse moyenne de Pentatomides se renouvelle environ trois fois dans l'année, en raison de la prédominance des espèces trivoltines.

D'après l'estimation de la fécondité des quelques espèces dont on a pu obtenir le cycle complet en élevage et d'après la densité moyenne mensuelle des femelles

reproductrices en savane brûlée, on peut calculer le nombre et le poids d'oeufs pondus chaque année pour ces espèces. Le poids d'oeufs pondus est naturellement en relation directe avec la densité des espèces. Cependant, le rapport entre le poids d'oeufs et la biomasse moyenne des adultes n'est pas constant: il est d'autant plus élevé que l'espèce est plus abondante, ce qui est assez surprenant pour un peuplement apparemment assez stable dont la structure spécifique reste relativement constante d'une année à l'autre. Peut-être doit-on rechercher la cause de ce phénomène dans le fait que la savane brûlée est un milieu à reconquérir chaque année après le passage du feu: les espèces auraient d'autant plus de chance de s'y multiplier, donc y seraient d'autant plus abondantes que leur taux de reproduction serait plus élevé.

Le peuplement, malgré la faible mobilité des Pentatomides par rapport à celle d'autres groupes d'insectes de la savane, montre cependant une grande plasticité devant les transformations fondamentales du milieu qu'entraîne le passage annuel des feux et la variation saisonnière du régime hydrique auquel sont étroitement liés ces insectes à alimentation liquide. Ce peuplement est constitué d'un ensemble d'espèces dont les exigences écologiques sont assez diversifiées pour pouvoir s'adapter à toute modification du milieu. De plus, la rapidité de la réaction de la plupart des espèces aux variations des facteurs du milieu et leur vitesse élevée de renouvellement rendent d'autant plus grande l'adaptation de ce peuplement.

BIBLIOGRAPHIE

- ADJANOHOUN E. (1964) - Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale.
Mém. ORSTOM, 7, 178 p.
- ATHIAS F. (1971) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Etude quantitative préliminaire des microarthropodes du sol.
Terre et Vie, 1971, 73-87.
- BANKS C.J. & BROWN E.S. (1962) - A comparison of methods of estimating population density of adult Sunn pest, Eurygaster integriceps Put. (Hemiptera, Scutelleridae) in wheat fields.
Ent. exp. & appl. 5, 255-260.
- BANKS C.J., BROWN E.S. & DEZFULIAN A. (1961) - Field studies of the daily activity and feeding behaviour of Sunn pest, Eurygaster integriceps Put. (Hemiptera, Scutelleridae) on wheat in north Iran.
Ent. exp. & appl., 4, 289-300.
- BARBAULT R. (1967) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Le cycle annuel de la biomasse des Amphibiens et des Lézards.
Terre et Vie, 21, 297-318.
- BARBAULT R. (1970) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Les traits quantitatifs du peuplement des Ophidiens.
Terre et Vie, 1970, (2), 94-107.
- BARBAULT R. (1971) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Production annuelle des populations naturelles du Lézard Mabuya buttneri (Matschie).
Terre et Vie 1971, 3-17.
- BARBAULT R. (1973) - Le régime alimentaire des Lézards et des Amphibiens de Lamto (Côte d'Ivoire).
A paraître.
- BELLIER L. (1967) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Densité et biomasses des petits Mammifères.
Terre et Vie, 21, 197-329.

- BELLIER L., GILLON D., GILLON Y., GUILLAUMET J.L. & PERRAUD A. (1969) - Recherches sur l'origine d'une savane incluse dans le bloc forestier du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire) par l'étude des sols et de la biocénose. Cah. ORSTOM, sér. Biol. n° 10, 65-94.
- BLANDIN P. (1971) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Observations préliminaires sur le peuplement aranéologique. Terre et Vie, 1971, 18-39.
- BONVALLOT J. (1962) - Etude du régime hydrique de quelques sols de Lamto. Rapport ORSTOM 51 p.
- BONVALLOT J., DUGERDIL M. & DUVIARD D. (1970) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Répartition de la végétation dans la savane préforestière. Terre et Vie 1970 (2): 3-21.
- BROWN E.S. (1962) - Researches on the ecology and biology of Eurygaster integriceps Put. (Hemiptera, Scutelleridae) in Middle East countries, with special reference to the overwintering period. Bull. ent. Res., 53, 445-514.
- CESAR J. (1971) - Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Thèse 3ème cycle, Fac. Sci. Paris, 111 p.
- CONRADI A.F. (1904) - Variations in the protective value of the odoriferous secretions of some Heteroptera. Science, 19 (N.S.), 393-394.
- DAGET J. & LECORDIER C. (1969) - Influence du feu sur les peuplements de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 5 (2), 315-327.
- DAGET J. et LECORDIER C. (1971 a) - Structure d'un peuplement de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Bull. IFAN XXXVIII, A (2), 425-435.
- DAGET J. et LECORDIER C. (1971 b) - Variabilité et structure des peuplements de Carabiques (Coleoptera) au pied des palmiers rôniers dans une savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). Rev. Ecol. Biol. Sol VIII (3); 471-489.

- DAVIDSON J. (1923) - Biological studies of Aphis rumicis.
The penetration of plant tissues and the source of
the food supply of aphids.
Ann. Appl. Biol., 10, 35-54.
- DELMAS J. (1966) - Etude préliminaire de quelques profils
de sol en savane tropicale, Lamto (Côte d'Ivoire).
Rapport INRA 24 p.
- DELMAS J. (1967) - Recherches écologiques dans la savane
de Lamto (Côte d'Ivoire): Premier aperçu sur les
sols et leur valeur agronomique.
Terre et Vie, 21, 216-227.
- DUVIARD D. (1970 a) - Place de Vernonia guineensis Benth.
(Composées) dans la biocénose d'une savane préfo-
restière de Côte d'Ivoire.
Ann. Univ. Abidjan E. III (1), 7-174.
- DUVIARD D. (1970 b) - Recherches écologiques dans la sa-
vane de Lamto (Côte d'Ivoire): L'entomocénose de
Vernonia guineensis (Benth.) (Composées).
Terre et Vie, 1970, 62-79.
- ESSELBAUGH C.O. (1948) - Notes on the bionomics of some
midwestern Pentatomidae.
Ent. Amer., 28, 1-73.
- GILLON D. (1963) - Recherches écologiques sur les hémiptè-
res Pentatomides d'une savane de Côte d'Ivoire.
D.E.S. Paris, 46 p.
- GILLON D. (1970) - Recherches écologiques dans la savane
de Lamto (Côte d'Ivoire): les effets du feu sur les
Arthropodes de la savane.
Terre et Vie 1970, 80-92.
- GILLON D. (1972) - Les Hémiptères Pentatomides d'une sa-
vane préforestière de Côte d'Ivoire.
Ann. Univ. Abidjan E, V (1).
- GILLON D., GILLON Y. et PERNES J. (1970) - Recherches
écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire):
Comparaison entre relevés de 25 m² et 100 m² pour
l'étude de la faune de la strate herbacée.
Terre et Vie, 1970, 40-53.
- GILLON D. & PERNES J. (1968) - Etude de l'effet du feu de
brousse sur certains groupes d'Arthropodes dans une
savane préforestière de Côte d'Ivoire.
Ann. Univ. Abidjan E. 1, 113-197.
- GILLON Y. et GILLON D. (1965) - Recherche d'une méthode
quantitative d'analyse du peuplement d'un milieu
herbacé.
Terre et Vie, 378-391.

- GILLON Y. et GILLON D. (1967) - Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale.
Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems (II)
Petruşewicz. Warszawa-Krakow : 519-543.
- GILLON Y. et GILLON D. (1967) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Cycle annuel des effectifs et des biomasses d'Arthropodes de la strate herbacée.
Terre et Vie 1967, 262-277.
- GILLON Y. et ROY R. (1968) - Les Mantres de Lamto et des savanes de Côte d'Ivoire.
Bull. IFAN, XXX, A, 3, 1038-1151.
- HOKYO N. & KIRITANI K. (1962) - Sampling design for estimation the southern green stink bug, Nezara viridula (Pentatomidae, Hemiptera) in the paddy field.
Jap. J. Ecol., 12 (6), 228-235.
- IWAO S., KIRITANI K. & HOKYO N. (1966) - Application of a marking-and-recapture method for the analysis of larval-adult populations of an insect, Nezara viridula (Hemiptera: Pentatomidae).
Res. Popul. Ecol., VIII, 147-160.
- JAEGER P. & ADAM J.G. (1967) - Sur le mécanisme d'action des feux de brousse en prairie d'altitude (Monts Loma, Sierra Leone). Observations et expériences.
C.R. Acad. Sc. Paris, 264, 1428-1430.
- JOSENS G. (1971) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Données préliminaires sur le peuplement en Termites.
Terre et Vie 1971, 55-72.
- JOSENS G. (1972) - Etudes biologiques et écologiques des Termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire).
Thèse Sciences Univ. Bruxelles. 262 p.
- KENNEDY J.S. & LITTLER T.E. (1953) - A method for obtaining phloem sap via the mouth-part of Aphids.
Nature, Lon., 171, 528.
- KIRITANI K. (1963) - Oviposition habit and effect of parental age upon the post-embryonic development in the southern green stink bug, Nezara viridula.
Jap. J. Ecol., 13 (3), 88-96.
- KIRITANI K. (1964) - The natural regulation of the population of the southern green stink bug, Nezara viridula L.
Proc. XII Int. Congr. Ent. London 1964, sec.6, Ecol., 375.

- KIRITANI K., HOKYO N. & IWAO S. (1966) - Population behaviour of the southern green stink bug, Nezara viridula, with special reference to the developmental stages of early-planted paddy.
Res. Popul. Ecol. VIII, 133-146.
- KIRITANI K., HOKYO N. & KIMURA K. (1963) - Survival rate and reproductivity of the adult Southern Green Stink Bug, Nezara viridula, in the field cage.
Jap. Jour. Appl. Ent. Zool. 7 (2), 113-124.
- KIRITANI K., HOKYO N. & KIMURA K. (1967) - The study of the regulatory system of the population of the southern green stink bug, Nezara viridula L. (Heteroptera: Pentatomidae) under semi-natural conditions.
Appl. Ent. Zool., 2 (1), 39-50.
- KIRITANI K., HOKYO N., KIMURA K. & NAKASUJI F. (1965) - Imaginal dispersal of the southern green stink bug, Nezara viridula L., in relation to feeding and oviposition.
Jour. Appl. Ent. Zool., 2 (4), 291-297.
- KNOWLTON G.F. (1944) - Pentatomidae eaten by Utah birds.
Jour. Econ. Ent. 37, 118-119.
- LAMOTTE M. (1946) - Un essai de bionomie quantitative.
Ann. SC. Nat. Zool., 11ème sér., VIII, 195-211.
- LAMOTTE M. (1962) - Initiation aux méthodes statistiques en biologie.
Masson, Paris, 144 p.
- LAMOTTE M. (1967) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Présentation du milieu et du programme de travail.
Terre et Vie, 21, 197-215.
- LAVELLE P. (1971) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Production annuelle d'un ver de terre, Millsonia anomala Omodeo.
Terre et Vie 1971, 40-54.
- LEVIEUX J. (1967) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Données préliminaires sur le peuplement en Fourmis terricoles.
Terre et Vie 21, 278-296.
- LEVIEUX J. (1971) - Données écologiques et biologiques sur le peuplement de Fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire.
Thèse Sciences Univ. Paris.

- LINNAVUORI R. (1970) - Studies on African Heteroptera.
Ann. Ent. Fenn., 36 (4), 195-204.
- LINNAVUORI R. (sous presse) - Ann. Ent. Fenn.
- LINNAVUORI R. (sous presse) - INEPA Bull. Congo.
- Mc NEILL S. (1971) - The energetics of a population of
Leptopterna dolobrata (Miridae).
J. Anim. Ecol., 40, 127-140.
- MENAUT J.C. (1971) - Etude de quelques peuplements ligneux
d'une savane guinéenne de Côte d'Ivoire.
Thèse 3ème cycle, Fac. Sci. Paris, 153 p.
- MILLER N.C.E. (1956) - The biology of the Heteroptera.
London 162 P.
- MITTLER T.E. (1957) - Studies on the feeding and nutrition
of Tuberolachnus salignus (Gmelin) (Homoptera, Aphididae). I. the uptake of phloem sap.
J. Exp. Biol., 34, 334-341.
- MONNIER Y. (1968) - Les effets du feu de brousse sur une
savane préforestière de Côte d'Ivoire.
Etudes éburnéennes, 9, 1-250.
- MUKERJI M.K. & LEROUX E.J. (1969) - A quantitative study
of food consumption and growth of Podisus maculiventris
(Hemiptera: Pentatomidae).
Canad. Ent. 101 (4), 387-403.
- MUKERJI M.K. & LEROUX E.J. (1969) - A study of energetics of
Podisus maculiventris (Hemiptera: Pentatomidae).
Canad. Ent. 101 (5), 449-460.
- PENDERGRAST J.B. (1952) - Studies on the biology of Pentatomid bugs on the genus Rhopalimorpha Dallas (Heteroptera).
Trans. Roy. Soc. N.Z. 80 (2), 143-153.
- PLANQUETTE F. (1972) - Les peuplements des divers arbustes (Piliostigma thonningii, Crossopteryx febrifuga, Cussonia barteri) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire).
Thèse 3ème cycle Univ. Paris 122 p.
- POLLET A. (1970) - Etude de dynamique d'un peuplement
d'insectes d'une lisière entre forêt-galerie et
savane éburnéenne.
Rapport ORSTOM ronéot. 154 p. Thèse 3ème cycle Paris.

- PREBBLE M.L. (1933) - The biology of Podisus serieventris Uhler, in Cape Breton, Nova Scotia.
Can. Journ. Res., 9 (1), 1-30.
- QURAISEI M.S. (1963) - Water and food relationship of the eggs and first instar nymph of Eurygaster integriceps with the aid of P³².
J. Econ. Ent. 56 (5), 666-668.
- RICOU G. (1967) - Etude biocénotique d'un milieu "naturel", la prairie permanente pâturée.
INRA Paris 154 p.
- RIOU C. (1961) - Notes sur quelques problèmes de géomorphologie et de pédologie dans la zone de transition forêt-savane, région de Toumodi.
Rapport ORSTOM.
- ROLAND J.C. (1967) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée.
Terre et Vie, 21, 228-247.
- ROLAND J.C. & HEYDACKER F. (1963) - Aspects de la végétation dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire).
Rev. gén. Bot., 70, 605-620.
- SCHOUTEDEN H. (1963) - Pentatomides de la Côte d'Ivoire I.
Rev. Zool. Bot. Afr., 68, 397-402.
- SCHOUTEDEN H. (1964 a) - Pentatomides de la Côte d'Ivoire. II.
Rev. Zool. Bot. Afr. 70, 92-95.
- SCHOUTEDEN H. (1964 b) - Pentatomides de la Côte d'Ivoire III.
Rev. Zool. Bot. Afr., 70, 188-208.
- SNEDECOR G.W. (1964) - Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology (5ème éd.).
Aimes. Iowa.
- SOKAL R.R. & SNEATH P.H.A. (1963) - Principles of numerical taxonomy.
Freeman and Co, 359 p.
- de la SOUCHERE F. & BADARELLO L. (1969) - Carte physiionomique des faciès savaniens de Lamto.
Carte provisoire au 1/5000, ORSTOM.

- THIOLLAY J.M. (1970) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire); le peuplement avien. Essai d'étude quantitative. Terre et Vie 1970, (2), 108-144.
- TOURNIER J.L. (1972) - Résultats de dix années d'enregistrements météorologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Communication au Colloque FBI de Lamto Déc. 1971-janvier 1972.
- VILLIERS A. (1949) - Mission P.L. Dekeyser et A. Villiers en Guinée et Côte d'Ivoire (1946). Insectes (première partie). Catalogues IFAN V, Dakar.
- VILLIERS A. (1952) - Hémiptères Hétéroptères terrestres. La réserve intégrale du Mont Nimba. Mém. Inst. Franç. Af. Noire, 19, 289-309.
- VINCENT J.P. (1970) - Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Observations préliminaires sur les Oligochètes. Terre et Vie 1970 (2), 22-39.
- VUATTOUX R. (1968) - Le peuplement du palmier rônier (Borassus aethiopum) d'une savane de Côte d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan E. I (1) : 138 p.
- VUATTOUX R. (1970) - Observations sur l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan E. III (1), 285-315.
- WIEGERT R.G. (1964) - Population energetics of meadow spittlebugs (Philaenus spumarius L.) as affected by migration and habitat. Ecol. Mono. 34, 217-241.
- WIEGERT R.G. (1965) - Intraspecific variation in calories/g of meadow spittlebug (Philaenus spumarius L.). Bioscience 15 (8), 543-545.