

**Contribution à l'étude de la bionomie
d'un des homoptères *Cicadidae*,
nouveaux ravageurs
de la canne à sucre dans le monde :
Yanga guttulata Sign.
à Madagascar**

Annie MONSARRAT
Entomologiste agricole
ORSTOM Adiopodoumé
BP V 51, Abidjan, Côte d'Ivoire

RÉSUMÉ

L'étude des populations larvaires et adultes de la cigale *Yanga guttulata* Sign. a été effectuée dans les champs de canne à sucre de deux exploitations du nord-ouest de Madagascar. L'observation en grandes cages grillagées a permis de préciser les courbes de sortie des adultes, leur longévité et la fécondité des femelles. Un essai de marquages et recaptures a donné des indications sur la dispersion des adultes à partir des zones à fortes densités de population et a contribué à la mise en place d'une politique rationnelle de lutte agronomique contre le ravageur. Des durées de cycle de 1 an et de 2 ans, en fonction de la date d'éclosion des œufs ont été mises en évidence au moyen d'infestations artificielles en plein champ.

Les populations larvaires sont du type à agrégats. Les échantillonnages souterrains, effectués en fonction de l'âge des champs montrent qu'il y a une relation entre la moyenne et la variance des populations larvaires du type $am^2 = s^2$ et que le taux d'infestation en larves de cigales augmente avec l'âge de la canne pour atteindre un niveau d'équilibre. Les variations des taux d'infestation et des taux d'équilibre sont étudiées. L'utilisation immédiate des résultats a permis à l'une des exploitations sucrières de retrouver un taux d'infestation assez bas pour juguler toute nouvelle pullulation, sous réserve d'une surveillance constante. L'action d'un oiseau prédateur, *Bubulcus ibis ibis* a aidé efficacement à la lutte contre ce ravageur. Des hypothèses émises quant à l'origine de cette pullulation sont discutées.

MOTS-CLÉS : Homoptères — *Cicadidae* — *Yanga guttulata* — Bionomie — Fluctuations de population — Canne à sucre — IN MADAGASCAR.

ABSTRACT

CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF BIONOMICS OF *Yanga guttulata* Sign. (Homoptera-Cicadidae), A NEW PEST OF SUGAR-CANE IN MADAGASCAR.

The Cicadidae *Yanga guttulata* Sign. became suddenly an important pest of sugar cane in the N.W. of Madagascar. Nymph and adult populations were studied in sugar-cane fields of two plantations. Using large wire-netting cages in the fields, adults emergence curves, their longevity and the fecundity of females were precised. An experiment of labelling gave us datas on the spreading of adults from high population density areas and was useful to carry on a strategy of agronomic control of the pest.

One and two years long cycle according to the egg hatching period were revealed by the means of artificial breeding in the field.

Nymph populations were found to be of an aggregative type. The sampling results studied according to field age show a relation between means and standard deviation of the type $am^2 = S^2$ and that the density in cicada nymph increase with the age of sugar cane up to reach an equilibrium level. The variations of the density of nymphs and of the equilibrium level are studied.

The rapid use of these datas allowed to keep the density of cicada enough low in a plantation to prevent a new pullulation provided that population will be observed.

A predator bird *Bubulcus ibis ibis* help usefully to control this pest.

We discuss the origin of the pullulation.

KEY WORDS : Homoptera — *Cicadidae* — *Yanga guttulata* — Bionomics — Population fluctuations — Sugar-cane — Madagascar.

INTRODUCTION

Depuis 1962, la production de certaines plantations malgaches de canne à sucre est compromise par les attaques d'une cigale : *Yanga guttulata* Sign.

Les cigales américaines dites « périodiques » ont attiré l'attention de nombreux naturalistes (Riley, 1885; Marlatt, 1907; Beamer, 1929), en raison de la durée exceptionnelle de leur vie larvaire souterraine, qui peut aller jusqu'à 17 ans chez *Magicalada septendecim* L. Il en résulte des pullulations d'adultes qui se répètent périodiquement, avec des sorties annuelles moins importantes entre ces pullulations.

En dehors des cigales dites « périodiques » du Nouveau Monde, les cigales de l'Ancien Monde, dont le développement est généralement plus court, ont été beaucoup moins étudiées. Les espèces européennes ont fait l'objet d'observations anciennes de Réaumur (1740), Amyot (1847) et surtout Fabre (1897). Plus récemment, Boulard (1965) a complété ces études par des données nouvelles sur le comportement larvaire. Cumber (1952) et Kato (1956) ont apporté des informations biologiques sur les espèces orientales, en particulier sur *Melampsalta cruentata* Fab. et *Graptopsaltria nigrofuscata* Motsch.

La plupart des cigales ne provoquent guère de dégâts sur les plantes cultivées. Si l'on se réfère aux publications de Wymore (1934), Blunck (1956) et Boulard (1969), une cinquantaine d'espèces au total peuvent présenter une certaine incidence économique, mais quelques-unes seulement sont très nuisibles.

Jusqu'à une date récente, aucune espèce de cigale n'avait attaqué la canne à sucre sauf *Mogannia hebes* Walk. dont les dégâts à cette plante ont été rapportés par Schumacher dès 1915.

Or, à partir de 1962, des cigales, endémiques dans chaque cas, sont devenues brusquement et restent encore des ennemies majeures de la canne à sucre, dans quatre régions du monde. Nous les citerons par ordre chronologique de l'apparition de leur caractère nuisible :

Melampsalta puer Walk. et *Parnkalla muelleri* Dist. (Wilson, 1967) en Australie.

Yanga guttulata Sign. (Breniere et Syfrig, 1965) à Madagascar.

Mogannia hebes, déjà citée, (Chen et Hung, 1966) à Formose.

Enfin, *Proarna bergi* Dist. (Costilla, 1969), à Tucuman en Argentine.

A Madagascar, le problème posé par *Yanga guttulata* dans trois sucreries du nord-ouest a pris d'emblée

une importance telle qu'il a nécessité les travaux de plusieurs chercheurs (Dubois, 1966). Notre contribution à ce problème a été l'étude de la bionomie et de la dynamique des populations de cette cigale (Monsarrat 1966 a, et b, Monsarrat et Malinge, 1968).

Au début de nos recherches (juin 1965), les seules données existantes sur la biologie étaient celles, succinctes, publiées par Breniere et Syfrig (1965). L'étude entreprise présentait un double intérêt : d'une part, elle devait fournir des informations indispensables à la lutte contre cet insecte; d'autre part, elle pouvait contribuer à élucider le problème général posé par les pullulations soudaines, sur diverses cultures surtout tropicales, d'insectes jusque là réputés non nuisibles.

Nos recherches ont porté sur :

— La composition, la répartition spatiale et l'évolution des peuplements larvaires dans le temps.

— La durée du cycle biologique.

— Une étude qualitative et quantitative des dégâts provoqués par *Yanga guttulata*.

— La bionomie de l'adulte et son comportement de dispersion.

— L'action exercée sur les populations de *Y. guttulata* par les prédateurs et parasites, en champ de canne et en milieu naturel.

Certains travaux, conduits en utilisant des méthodes statistiques, ne sont pas encore terminés. Les premiers résultats recueillis confirment un certain nombre d'hypothèses émises ici (Monsarrat, 1971).

1. GÉNÉRALITÉS SUR LE MILIEU

1.1. CLIMAT ET SOL

Nos recherches bioécologiques ont été menées pour la plupart dans la région d'Ambilobe, vaste plaine de la côte nord-ouest de Madagascar, (à environ 13° sud de l'équateur), soumise à un climat tropical sub-humide à saison sèche bien marquée. Les températures moyennes mensuelles varient de 24,8 °C à 28 °C (fig. 1). La pluviométrie annuelle est de l'ordre de 1560 mm avec des maxima de décembre à mai, période pendant laquelle tombent 85 % des pluies totales (fig. 1). La climatologie de cette plaine est fréquemment perturbée, durant la saison humide par le passage de dépressions intertropicales ou cyclones.

Au point de vue pédologique, les terres d'Ambilobe sont formées par des alluvions jaunâtres, plus ou moins évoluées, provenant du delta de la Mahavavy-nord et de quelques fleuves côtiers. Les nécessités du drainage et de l'irrigation ont conduit à un nivellement assez brutal au bulldozer, expliquant, dans une certaine mesure, la très grande hétérogénéité de la granulo-

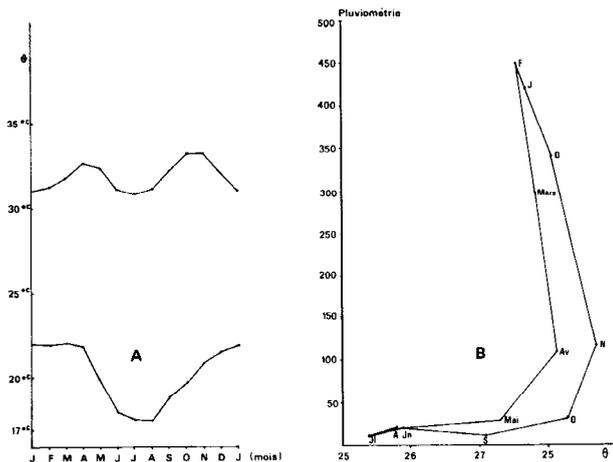


FIG. 1. — Climatogrammes — région d'Ambilobé.
 A : moyenne mensuelle des minima et maxima (de 1956 à 1970) ; B : climatogramme pluviométrique, moyennes de 1951 à 1967 pluviométrie - moyennes de 1957 à 1968 température.

métrie des sols rencontrés dans un même champ. Cependant, la majorité de ces sols peut se ranger dans la catégorie des « limono-sableux ».

Nous ferons mention, dans cet article, d'expérimentations ayant eu lieu à Namakia, zone alluviale située à l'ouest, sud-ouest de Majunga, à 16° sud de l'équateur. Elle diffère essentiellement de la région d'Ambilobe par une pluviométrie totale légèrement inférieure et une saison sèche beaucoup plus marquée. Les sols à canne à sucre sont des alluvions brunes, micacées, légèrement calcaires, en général plus fertiles.

1.2. LA CANNE A SUCRE, PLANTE-HÔTE DE *Yanga guttulata*

1.2.1. Historique

La canne à sucre, d'origine Indo-Malaise, existait sur la côte-est de Madagascar avant 1506 (Tristan de Cunha d'après Canitrot, 1921). En 1858, l'île de Sainte Marie fournissait déjà 300 tonnes de sucre (Barbie du Bocage 1858). Les grandes plantations de la côte ouest sont relativement plus récentes. Nous en avons retrouvé mention depuis 1880 pour Nossi-Bé, 1930 pour Namakia. Les plantations d'Ambilobe datent de 1950. En dehors de ces grandes zones, la culture de la canne pour la consommation familiale se pratique sur l'ensemble du territoire malgache.

1.2.2. Méthodes culturales actuelles

Nous rappellerons ici quelques renseignements technologiques et culturels auxquels nous ferons référence par la suite :

— La canne à sucre est cultivée à Madagascar comme une plante pérenne : les tiges sont coupées au niveau du collet tous les ans pendant la saison sèche.

— Pour éviter un encombrement inutile à l'usine, les feuilles sèches sont brûlées avant la coupe. Le sommet des tiges dit « bout blanc » est abandonné sur le terrain.

— Dès que les conditions du milieu sont favorables, (irrigation ou pluie), la souche émet de nouvelles tiges qui auront leur plus forte croissance en saison pluvieuse. Avec la saison sèche, après 10 à 14 mois de végétation, l'accumulation de saccharose dans les tiges devient optimale.

— Après la coupe, la souche de canne, non seulement émet de nouvelles tiges, mais renouvelle également tout son système racinaire d'une façon progressive (Humbert, 1968). Il est établi qu'en deux mois toutes les nouvelles racines sont en place et fonctionnelles.

— Un champ nouvellement planté est appelé « Vierge » en première année de culture avant la récolte. Un champ en 1^{re} repousse a déjà subi une coupe et se trouve en fait en 2^e année de végétation.

— Les mêmes souches de canne peuvent rester ainsi jusqu'à 8 et 10 ans dans un champ, avant le labour et la mise en place d'une nouvelle plantation.

La canne à sucre est une plante rustique. Cette qualité est conservée à travers la sélection constante dont elle est l'objet en vue d'augmenter sa teneur en sucre, son rendement à l'hectare et sa résistance aux maladies.

— La durée d'un cycle de culture dépend essentiellement de son rendement à la repousse et varie en fonction des variétés, des types de sol et des attaques parasitaires.

1.3. LES RAVAGEURS DE LA CANNE A SUCRE A MADAGASCAR

Avant d'aborder l'étude de *Y. guttulata*, il importe de donner un bref aperçu de nos connaissances sur les insectes s'attaquant à la canne à sucre. Box (1963) a dressé une liste très complète des insectes ayant ou pouvant avoir une incidence économique dans les plantations de canne à sucre, ainsi que les espèces n'ayant aucun caractère nuisible, dénombrant ainsi environ 1 500 espèces s'alimentant sur la canne. Plus récemment, Long et Hensley (1972) ont fait une mise au point sur les principaux ravageurs de cette plante en mentionnant, lorsqu'elles existent, les différentes techniques de lutte utilisées. Le plus récent et le plus complet des travaux concernant les principales espèces d'importance économique à Madagascar est celui de Caresche et Breniere (1962), qui comporte quelques indications sur leurs bionomies. Citons, parmi les Lépidoptères, les chenilles mineuses des tiges, *Chilo*

(Proceras) *sacchariphagus* Bojer et *Sesamia calamistis* Hamp. bien connues sous les noms communs de borer ponctué et borer rose. Certains Coléoptères Scarabéidae, *Hoplochelus rhizotrogoides* Blanch. et 4 espèces d'*Heteronychus* causent parfois de sérieux dommages; parmi les Orthoptères, les Acridiens migrants constituent un danger permanent pour la canne comme pour toute autre culture; enfin quelques Homoptères comme la Cochenille *Saccharicoccus sacchari* Coch., le Puceron *Rhopalosiphum maidis* Fitch. et *Perkensiella saccharicida* Kirk., bien connu comme vecteur de la maladie de Fidji (Mungomery et Bell, 1933), dans plusieurs régions du monde. Ce Delphacide est largement répandu à Madagascar en dehors des plateaux et notamment à Ambilobé et Nossi-Bé (Sigwalt 1962). La maladie de Fidji est restée toutefois localisée à la côte est de l'île où elle est actuellement en voie de disparition, après avoir causé en 1954, des dommages proportionnellement aussi importants que ceux occasionnés, de 1966 à 1970 par *Y. guttulata* dans les sucreries de l'ouest du pays.

1.4. LA CIGALE *Yanga guttulata* SIGN.

1.4.1. Position systématique

La faune de Madagascar comprend une trentaine d'espèce de cigales réparties en une douzaine de genres intéressant les deux familles principales des Cicadidae et des Tibicinidae. Le genre *Yanga* Distant appartient à la première de celles-ci où plus précisément, il se range dans la sous-famille des Platypleurinae. Il réunit des espèces de taille moyenne à très grande, dont les caractéristiques communes essentielles résident dans :

- la présence, chez le mâle, de protège-timbales (→ Cicadidae),
- la position perpendiculaire au plan sagittal du corps des paranota-pronotaux (→ Platypleurinae),
- la tête, légèrement conique, dont la largeur est supérieure à celle de la base du mésonotum,
- l'ampleur, aux homélytres, de la membrane costale dont l'étendue est au moins égale à celle de la cellule costale.

La considération de ces deux derniers caractères génériques suffit, en général, pour séparer les *Yanga* des représentants des genres voisins : *Platypleura* Amyot et Serville, *Pycna* A. et S., *Umjaba* Dist. et *Kongota* Dist., comme le montre la clé de détermination suivante imitée de Distant (1906), mais très modifiée que nous devons à M. Boulard :

- (a) tête plus large que la base du mésonotum 1
- (b) tête moins large que la base du mésonotum 3
- (1) ● Bord costal des homélytres très arqué dès l'insertion, membrane costale dilatée 2
- Bord costal des homélytres non très arqué dès

- l'insertion, membrane costale très étroite ou étroite *Platypleura*
- (2) ● Tête conique, largeur de la membrane costale étant au plus égale à deux fois celle de la cellule costale *Yanga*
- Tête plate, largeur de la membrane costale ayant plus de deux fois la valeur de celle de la cellule costale *Kongota*
- (3) ● Membrane costale moins étendue que la cellule costale *Umjaba*
- Membrane costale égale ou supérieure à la cellule costale *Pycna*

L'espèce *guttulata* a été décrite en 1860 par Signoret qui la plaça dans le genre *Platypleura* A. et S. Ce n'est que bien plus tard, en 1904, que Distant, au cours de sa revue systématique de la famille des Cicadidae, créa le genre *Yanga*, fondé sur *P. hova* Dist.; c'est à partir de 1906 que, sans équivoque, cet auteur classe *guttulata* Sign. dans son nouveau genre.

Il se trouve que cette séparation correspond assez bien à deux régions géographiques différentes : les *Platypleura* sont fort nombreuses en Afrique surtout, et on n'en connaît qu'une seule espèce malgache (*P. spicata* Dist.) tandis que les *Yanga* n'existent qu'à Madagascar et dans les îles voisines; une espèce, *Y. pembana* Dist. a bien été décrite de Pemba au nord de Zanzibar, mais selon M. Boulard, (communication personnelle), il s'agirait en réalité d'une *Kongota*.

A Madagascar cohabitent une dizaine de *Yanga* qu'il est relativement aisé de reconnaître les unes des autres grâce, d'une part à leurs tailles et, d'autre part, aux coloris des ailes inférieures surtout. *Y. guttulata* est la plus petite des *Yanga* : son corps mesure 25 à 28 mm de longueur pour 74 à 79 mm d'envergure homélytrale. La teinte fondamentale de ses ailes métathoraciques est le jaune plus ou moins ocré avec une bande submarginale brune qui, partant du champ anal, suit la nervure ambiante, se courbe avec elle à l'apex, longe le bord costal jusqu'à la nervure transverse au niveau de laquelle elle s'étale un peu plus largement; l'ensemble dessine une sorte de grand point d'interrogation (photo 1). La tête, le thorax et les

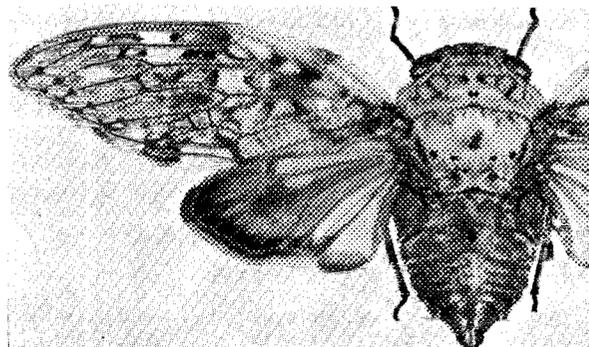


PHOTO 1. — *Yanga guttulata* sign. adulte.

homélytres revêtent en général une couleur brun verdâtre avec des reflets dorés; cependant nous avons observé des individus très clairs et d'autres très sombres et il existe toutes les transitions possibles entre ces deux extrêmes.

1.4.2. Biologie sommaire de *Yanga guttulata*

La biologie de *Y. guttulata*, dont Breniere et Syfrig (1965) ont tracé les grandes lignes, se rapproche beaucoup de celle décrite, pour les cigales européennes, par Fabre (1897). Les larves souterraines aspirent la sève des racines des végétaux. Les adultes, aériens, apparaissent à Madagascar, pendant la saison des pluies. Les femelles déposent leurs œufs dans les parties sèches des plantes: anfractuosités d'écorces, nervures de feuilles sèches... La présence des cigales peut être détectée, soit par le chant des adultes, l'observation des exuvies, ou bien, lorsque celles-ci ont disparu, l'existence de trous à la surface du sol, traces du passage des larves avant l'exuviation.

Pour une étude quantitative de population, nous avons préféré faire des comptages de larves souterraines.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les processus expérimentaux utilisés ont été très différents selon le stade étudié de l'insecte.

Les populations larvaires souterraines ont fait l'objet d'échantillonnages, d'enfouissements artificiels et de marquages par traceur radioactif.

Les adultes ont été observés au moyen de marquages à la peinture en cages et en plein champ. Nous ne détaillerons ci-dessous que les techniques de base utilisées pour l'étude des populations des larves et des adultes, nous réservant de préciser plus loin les processus expérimentaux plus spécialisés.

2.1. ECHANTILLONNAGES SOUTERRAINS

La population larvaire a été étudiée par prospection sous les souches de cannes et comptage des insectes récoltés. La technique employée en 1965 à Ambilobé a été normalisée: un bloc de terre de 50 cm × 50 cm × 50 cm (photo 2), comprenant la majeure partie du système racinaire et 58 % environ des larves se trouvant sous la souche. L'examen du bloc, débité en tranches fines, permet d'obtenir une évaluation aussi précise que possible de cette fraction de population. On retrouve la même composition de la population dans le bloc et dans la partie extérieure. Le nombre de Vers Blancs, (larves d'*Heteronychus* et d'*Hoplochelus*) est également compté. Ces échan-



PHOTO 2. — Echantillonnage souterrain, bloc de 50 cm × 50 cm × 50 cm.

tillonnages (*), à raison d'environ 1 tous les 2 ha pour les 6 000 ha d'Ambilobé et de 1 tous les ha pour les 2 000 ha de Namakia nous ont permis de déterminer les zones à forte infestation et de choisir ainsi les emplacements d'observations et d'expérimentations futures, sous réserve de sondages ultérieurs plus rapprochés.

2.2. ENFOUISSEMENTS ARTIFICIELS

Pour étudier la durée de la période larvaire, nous avons infesté, avec des larves de stade connu, de jeunes cannes, isolées par des cylindres en treillage métallique très fin, enterrés à 90 cm de profondeur. Les boutures de cannes avaient été plantées en champ, dans un sol indemne de cigales. Des échantillonnages souterrains réguliers ont permis de suivre l'évolution des larves.

2.3. OBSERVATIONS EN CAGES GRILLAGÉES

Afin d'étudier les adultes dans les conditions les plus naturelles possibles, de grandes cages grillagées, (toile moustiquaire métallique de maille de 2 mm sur les 5 faces), d'environ 8 m³, (photo 3), ont été placées à 6 m environ de la bordure, dans des champs infestés par une forte population larvaire de *Y. guttulata*. A l'intérieur de ces cages, les adultes naissants ont été marqués à la peinture, ce qui nous a permis de suivre, de façon assez précise, certains points

(*) Les échantillonnages ont été réalisés pour la plupart, par les équipes des Services de Recherches des Sucreries.

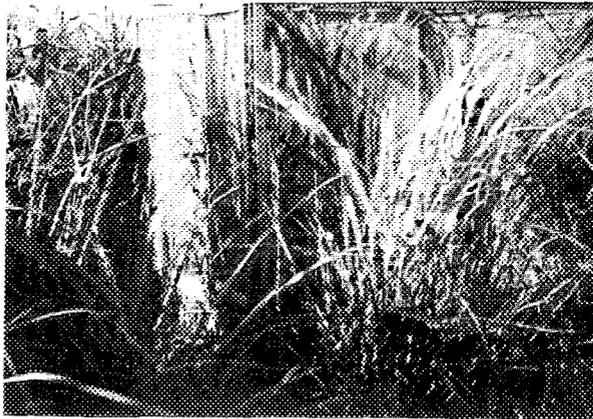


PHOTO 3. — Cage au champ de canne.

de leur biologie. Les sorties d'adultes et la mortalité étaient notées tous les deux jours, les nouvelles cigales étant repérées à la peinture sur le thorax à chaque passage.

Pour permettre les observations, nous avons été obligés de réduire le nombre de tiges de cannes et le feuillage à l'intérieur des cages, ce qui a pu avoir des répercussions sur le comportement des adultes ainsi que nous le verrons plus loin.

Le comptage des sorties d'adultes est devenu malaisé lorsqu'on enregistré 30 cigales nouvelles dans une cage où la population globale vivante était déjà importante. Le nombre de cigales mortes retrouvées a été inférieur au nombre des émergences du fait surtout de la destruction par des insectes détritiphages, en particulier des fourmis.

3. RESULTATS

3.1. RAPPORTS INSECTE PLANTE HÔTE

3.1.1. Répartition géographique et habitat de l'insecte

Alors que les différentes Cicadidae malgaches semblent avoir des biotopes assez bien définis, *Yanga guttulata* se caractérise par la grande diversité de ses habitats.

Breniere et Syfrig (1965), Dubois (1966), indiquent que cette espèce se rencontre aussi bien à Ambanja, Tanandava, Betsioky, dans les forêts de « Tapias » (*Uapaca bojeri*) d'Ambositra qu'au Lac Alaotra et à Moramanga.

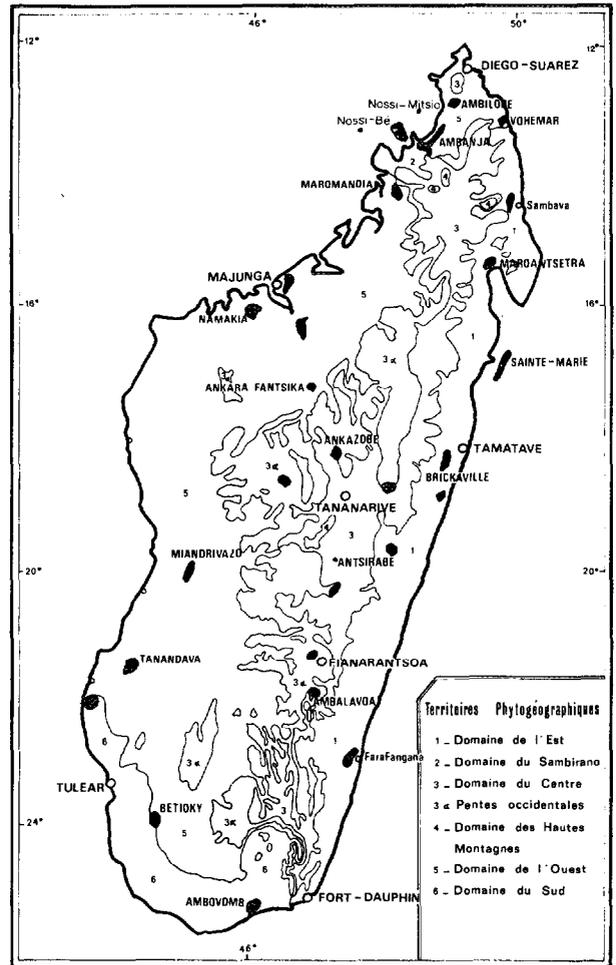


FIG. 2. — Lieux de capture de *Yanga guttulata* Sign.

La carte de la répartition géographique (fig. 2) complète ces observations et situe les biotopes de *Y. guttulata* dans les grands territoires phytogéographiques définis par Humbert (1955). Les zones bioclimatiques caractérisées par Morat (1969) d'après le quotient pluviométrique d'Emberger, dans lesquelles on trouve *Y. guttulata* sont :

- zones perhumides : Maroantsetra (pluviométrie moyenne annuelle de 3 703 mm). Tamatave.
- zones humides : Nossi-Bé, Sambava.
- zones sub-humides : Majunga, Ambilobé.
- zones semi-arides : Betsioky, Ambovombe, Tuléar; (pluviométrie moyenne annuelle de cette dernière localité : 356 mm).

La région la plus froide où l'on a observé *Y. guttulata* est Ankazobé (minima moyens : 8,9°C). A Métioky, on note une différence de 23°C entre la moyenne des maxima du mois le plus chaud et la

moyenne des minima du mois le plus froid, mais cette espèce n'a pas à supporter de telles variations non plus que les écarts diurnes-nocturnes de la saison froide, car les larves sont enfouies dans le sol, et de ce fait protégées.

3.1.2. Plantes-hôtes

La grande diversité des biotopes de *Yanga guttulata* se retrouve également au niveau des plantes-hôtes. Les larves peuvent vivre aux dépens de racines de nombreuses espèces importées, à des dates plus ou moins lointaines, aussi bien que de plantes endémiques : citons parmi les premières, le manguier, *Mangifera indica*, les Légumineuses d'ombrage *Inga dulcis* et *Albizia lebbek*, les bananiers et parmi les secondes des Cyperacées et des Graminées telles que *Loudetia simplex*, *Neyraudia madagascariensis*, *Imperata cylindrica* et *Phragmites communis* var. *mauritanica*.

Le seul caractère commun des habitats de pelouses graminéennes semble être la présence d'arbres qui paraissent indispensables lors du « chant » et de l'accouplement (photo 4).



PHOTO 4. — Accouplement de *Yanga guttulata*.

3.1.3. *Yanga guttulata* sur la canne à sucre

(a) Découverte des larves de cigales sur la canne à sucre

En 1958, dans le cadre de la lutte dirigée contre *Hoplochelus rhizotrogoïdes*, les nombreux échantillonnages totaux de la faune du sol, réalisés à Nossi-Bé par Syfrig et Ravelojoana (*) n'avaient pas révélé la

(*) Communication personnelle de MM. Syfrig et Ravelojoana.

présence de larves de Cigales. En dépit des campagnes de traitements insecticides menées pendant plusieurs années contre ce Scarabéide, l'état des cannes, dans certaines zones de Nossi-Bé, ne s'améliorait pas; au contraire même, le dépérissement s'accroissait. En décembre 1962, on procéda alors à de nouveaux échantillonnages qui firent découvrir, pour la première fois, et en abondance, des larves de cigales sur les racines des souches déficientes. On attribua d'emblée l'état souffreteux des cannes au grand nombre de ces larves, appartenant à l'espèce *guttulata* (Breniere et Syfrig, 1965). Les années suivantes, les zones infestées s'étendirent à Nossi-Bé. Par la suite, des invasions semblables sont enregistrées dans les plantations de cannes d'autres régions de la côte ouest :

— A Ambilobé, les premières cigales sont repérées grâce à leur stridulation en décembre 1973. Les échantillonnages entrepris dès la connaissance des dégâts causés à Nossi-Bé, ont montré que déjà en 1965, des cigales se trouvaient sur l'ensemble des 6 000 ha cultivés, avec deux foyers principaux, sans pour autant provoquer des dommages visibles.

— A Namakia, également en 1965, une prospection sur l'ensemble du domaine, a indiqué que seules quelques zones étaient atteintes.

Il est remarquable que certaines densités de populations larvaires, observées alors localement, aient été aussi élevées que celles qui, aujourd'hui, entraînent des dommages importants. Ces dégâts ne paraissent qu'indirectement dus à l'infestation de cigales, mais semblent liés à une dégradation générale de l'état phytosanitaire. Dans les trois régions sucrières infestées, il s'agit de la même cigale, *Yanga guttulata* Signoret, qui semble avoir brusquement trouvé dans les champs de cannes à sucre un milieu très favorable.

(b) Rapports phénologiques

La nouvelle plante-hôte a fourni tout à la fois à *Yanga guttulata* une source abondante d'alimentation et un support indispensable à ses activités imaginales (stridulations, accouplements, etc.).

Au moment de la sortie des adultes, les cannes suffisent à l'alimentation des cigales, et la hauteur des tiges (2,50 m - 3 m) satisfait leurs besoins d'un perchoir élevé, remplaçant ainsi les arbres que les *Yanga* recherchent en milieu naturel.

Au moment de la ponte, la femelle trouve également sur la canne de nombreuses feuilles sèches à la base des souches, qui suppléent aux supports habituels de ponte : les tiges sèches de graminées ou l'écorce des arbres. Parmi les nombreuses feuilles à tous les degrés de dessèchement, la femelle peut choisir celles qui lui paraissent convenables. Elle semble d'ailleurs préférer, en champ de cannes, ce nouveau support de pontes aux tiges de graminées sauvages.

Une autre espèce que *Yanga guttulata*, ayant les mêmes exigences pour l'alimentation, l'accouplement et la ponte, mais des dates de sorties d'adultes très différentes, n'aurait pas pu trouver dans la canne un milieu favorable. Si les adultes de cette espèce hypothétique apparaissaient en fin de saison des pluies, une grande partie des pontes seraient détruites par le brûlage lors de la coupe, avant d'éclore. Si, au contraire, les adultes sortaient beaucoup plus tôt que *Yanga guttulata*, les champs de cannes, juste coupés, ne présenteraient pas une végétation assez haute pour convenir aux adultes, et les femelles ne trouveraient pas encore les feuilles sèches conformes à leurs besoins pour la ponte, sauf dans les cannes dites de « grande saison » qui sont coupées après 18 mois de végétation. Cette pratique de cannes de « grande saison » est aujourd'hui extrêmement rare et ne s'opère que lors de la mise en culture trop tardive d'un champ. Elle était naguère plus courante et a pu favoriser l'adaptation de *Y. guttulata* à la canne. Les imago des populations naturelles sortent, en effet, sensiblement plus tôt, et pour pouvoir s'adapter à cette plante, ont dû trouver, dès leur éclosion, des tiges assez hautes et présentant beaucoup de feuilles sèches, comme c'est le cas pour les cannes de « grande saison ». De plus nous avons pu observer que la canne offre à *Y. guttulata* un abri efficace contre les intempéries et en particulier que par temps de cyclone les adultes se rassemblent dans l'amas de feuilles à la base des souches.

On arrive ainsi à la conclusion que les populations de *Y. guttulata* actuellement présentes dans les cannes y ont trouvé tout un ensemble de conditions favorables à leur reproduction et leur développement. En revanche, la canne souffre de la présence de cette cigale, par suite comme nous allons le voir, de l'activité alimentaire des larves.

(c) Dommages causés par *Y. guttulata*

— Dégâts directs

Les adultes de *Y. guttulata* ne causent que peu de dégâts directs à la canne. La spoliation résultant de l'aspiration de la sève reste faible et localisée, contrairement à ce qui a été observé chez d'autres Homoptères comme le Cercopide *Tomaspis liturata* (Moreira, 1925). De même, les incisions de ponte de *Y. guttulata*, pratiquées sur les feuilles sèches de la canne n'occasionnent aucun dommage alors que c'est le cas pour d'autres Cicadidae (Risbec, 1936). Costilla *et al.* (1971) signalent cependant, parmi les dommages occasionnés par la cigale *Proarna bergi* à la canne, ceux provenant d'incisions de ponte. Par contre, la présence de larves de *Y. guttulata*, en quantité importante dans les plantations, se traduit par les dégâts suivants :

— Une mauvaise reprise de végétation après la coupe, pouvant aller jusqu'à inhibition complète et mort de la souche (photo 5).

— Un jaunissement général du feuillage, une réduction du nombre et de la taille des rejets par souche.

L'influence sur la production est telle que, à Nossi-Bé, en 1964, la perte due aux cigales a été chiffrée à 2 000 tonnes de sucre (Breniere et Syfrig, 1965). Malgré l'importance des moyens de lutte mis en œuvre un préjudice de 4 000 tonnes en 1965 puis 8 000 tonnes de sucre en 1966 (soit 50 % de la production de 1963) a été imputé à cet insecte.

On n'a généralement fait état de dégâts directs provoqués par les cigales qu'à une période tardive de l'attaque, quand le dépérissement de la plante est bien apparent. On constate alors la présence d'un très grand nombre de larves que l'on rend responsable des dommages (Miss Morris, 1848, parle de 500 larves de *Magicicada septendecim* sur les racines d'un seul arbre fruitier).

Il n'y a pas toujours une relation directe stricte entre la densité des larves et le dégât; certaines plantes supportent un nombre important de larves sans apparemment en souffrir. Nous avons pu constater ce fait à propos de *Y. guttulata* et de la canne. Il convient en effet de noter que l'apparition d'un dommage visible dépend de nombreux facteurs, parmi lesquels nous pouvons donner une place prépondérante aux conditions de nutrition de la plante. Dans un champ à population homogène de cigales, mais présentant une grande hétérogénéité pédologique, les effets visibles du prédateur se font d'abord sentir dans les zones où les conditions de sol sont limites pour

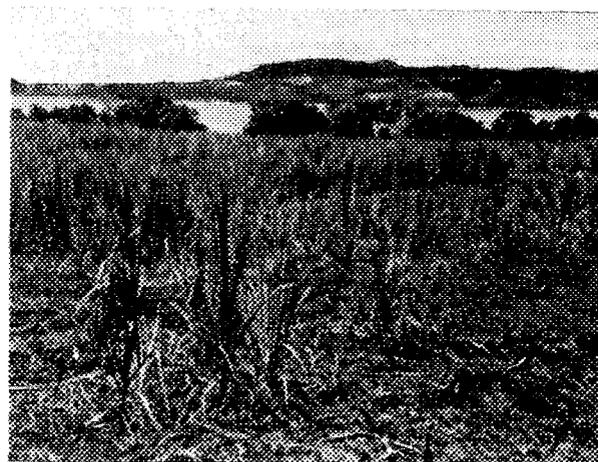


PHOTO 5. — Dégâts causés par *Yanga guttulata* en champ de canne à sucre.

la culture de la canne. En outre, il est pratiquement impossible de différencier à l'œil, les dégâts dus aux cigales, du mauvais état végétatif causé par une remontée de sel ou par une loupe de sable. Cette observation nous amène à penser que la nature essentielle du dégât tient à l'insuffisance de l'alimentation de la plante qui n'arrive pas à compenser la perte en sève provoquée par les larves. Dans les champs à bonne valeur agronomique nous avons cependant constaté des baisses de rendement dues aux cigales, alors que l'aspect végétatif de la canne paraissait normal.

L'ensemble de ces faits explique que certains planteurs aient pu dès l'abord, mettre en doute l'influence de *Y. guttulata* sur les rendements en canne. Nous avons donc cherché à démontrer la liaison entre le dommage et la densité de larves. Différentes preuves de cette corrélation ont été recherchées par :

— évaluation de la prise alimentaire des larves au moyen de marquage de la canne au P 32. En raison de la dispersion irrégulière du traceur dans la plante, cette technique n'a pas apporté des résultats utilisables quantitativement. Elle a, par contre, fourni des renseignements utiles sur certains points de la bionomie larvaire, notamment sur la vitesse de développement des larves;

— analyse de la variation de l'état physiologique (*) de la canne en fonction du nombre de cigales. Du fait des nombreux facteurs pouvant agir sur cet état physiologique, nous n'en avons pas retiré les résultats escomptés;

— étude de la corrélation directe entre le rendement et le nombre de larves.

Un essai d'infestation conduit sur 8 grandes parcelles (*) dont le sol avait une granulométrie homogène, de 10 m × 10 m chacune, entièrement isolées les unes des autres et de l'extérieur par un grillage fin, ont apporté au bout de 2 ans des résultats significatifs.

Ces 4 parcelles, infestées artificiellement avec des adultes et des pontes, ont accusé, à la coupe de la 1^{re} repousse, une différence moyenne de rendement de 30 tonnes/ha, par rapport aux parcelles témoins dont le rendement moyen a été de 243 tonnes/ha. L'écart est d'autant plus sensible que, lors de la première récolte (en vierge), les parcelles infestées avaient fourni un tonnage légèrement supérieur à celui des témoins. Ce résultat surprenant peut être expliqué

par l'apport d'éléments fertilisants supplémentaires provenant des 3 300 adultes introduits par parcelle.

Cet apport supplémentaire a été évalué à environ 230 kg de matières sèches fertilisantes à l'ha, soit environ 23 unités d'azote organique par ha.

Les échantillonnages sous les cannes ont montré qu'une population moyenne estimée à 10 larves de stade 5 par souche entraîne une chute de rendement de 5 à 6 tonnes de cannes à l'ha. Cette évaluation obtenue dans les essais d'infestation à Ambilobé confirme l'estimation faite par M. Syfrig à Nossi-Bé par comparaison de rendements de champs de valeur agronomique aussi voisine que possible (communication personnelle). Les échantillonnages ont confirmé l'absence de cigales dans les parcelles témoins (tabl. I). L'essai doit être poursuivi pendant quelques années et permettre de suivre la chute de rendement en fonction de l'évolution de la population du ravageur. Il faut cependant souligner que l'effet des larves sur la canne est certainement maximum sur de jeunes plantations ayant un système racinaire moins dense que les souches de cannes âgées de 5 ans et plus.

Se basant sur un autre critère, Shia *et al.*, (*in* Pan et Yang 1968) trouvent également, à Taïwan, une corrélation entre le dégât et le nombre de larves. Ils considèrent le nombre et la croissance des bourgeons émis par la souche après la coupe. Ces auteurs ont tenté d'expliquer la raison des dégâts causés par *Mogannia hebes* à la canne à sucre. Ils pensent que l'action principale de cette cigale est due à une action toxique de la salive qui contiendrait une substance capable d'inhiber le débourrement des bourgeons ou de ralentir leur croissance. En ce qui concerne *Y. guttulata*, nous ne pensons pas que l'on puisse imputer à une substance inhibitrice présente dans la salive, la majorité des dégâts. En outre, étant donné ce que l'on sait déjà de la biologie des cigales, qui semblent n'injecter que très peu de salive dans leur plante-hôte, les affirmations de ces auteurs paraissent surprenantes, à moins d'envisager l'action d'un microorganisme phytopathogène transmis par les cigales.

— Dégâts indirects

Aucun auteur, à notre connaissance ne signale de transmission de germes phytopathogènes par les adultes de cigales. Nous avons cependant pu faire quelques observations (Monsarrat, 1971).

— Les piqures d'alimentation des adultes favorisent la pénétration de champignons tels que *Colletotrychum* sp., *Fusarium* sp. avec formation d'une nécrose ponctuelle.

— Une maladie bactérienne à *Xanthomonas* le « leaf scald », propagée habituellement par les blessures lors

(*) Les techniques du diagnostic foliaire sur la canne dues à Halais ont été développées par la suite. Samuel (1969) en fait le point dans son ouvrage : *Foliar Diagnosis for Sugar Cane*. Rio Piedras, Puerto-Rico.

(*) 4 parcelles infestées et 4 témoins alternés.

TABLEAU I
PARCELLES INFESTÉES ET PARCELLES TÉMOINS.
COMPARAISON DU RENDEMENT EN CANNES EN
FONCTION DE L'INFESTATION EN CIGALES
(1^{ère} REPOUSSE)

A Témoin 4 Cig. ■ 132,5 T/ha ■ 0 Cig.	B infestée 74 Cig. ■ 115,8 T/ha ■ 53 Cig.
C infestée 41 Cig. ■ 96,9 T/ha ■ 48 Cig.	D Témoin 1 Cig. ■ 130,0 T/ha ■ 0 Cig.
E Témoin 2 Cig. ■ 143,1 T/ha ■ 0 Cig.	F infestée 52 Cig. ■ 105,3 T/ha 92 Cig./■
G infestée 31 Cig. ■ 132,2 T/ha 35 Cig. ■	H Témoin 1 Cig. ■ 166,1 T/ha 1 Cig. ■

de la coupe semble se disséminer plus rapidement, sur les variétés sensibles, lorsqu'il y a de fortes concentrations d'adultes de *Yanga*. Une observation semblable nous a été communiquée en 1972 par M. Berke concernant les plantations de cannes à Nossi-Bé.

— Une autre maladie cryptogamique, le charbon, s'étend d'autant plus sur les variétés sensibles que les populations de cigales sont importantes. Deux phénomènes sont à considérer pour expliquer cette rapide propagation : d'une part le transport mécanique des spores par les adultes est très plausible, d'autre part, on sait que l'extension du charbon est favorisée par un déficit en eau dans les plantes. Ainsi, à la Réunion, le charbon est surtout répandu sur les cul-

tures « sous le vent » où les plantes se dessèchent plus rapidement (Baudin, 1962). A Madagascar, le dessèchement physiologique de la canne, provoqué par de grandes quantités de larves, favorise de façon spectaculaire l'implantation, sur les variétés sensibles, de la maladie que les adultes aident vraisemblablement à disséminer.

3.2. CARACTÈRES D'UNE POPULATION DE *Y. guttulata* DANS UN MILIEU CHAMP DE CANNE A SUCRE

3.2.1. La période larvaire

(a) Nombre de stades

Nous avons montré (Monsarrat, 1971) que les stades larvaires sont bien au nombre de 5 (photo 6). La clé de détermination de chaque stade, au moyen des tarsi et des scies fémorales des pattes inférieures, définie par Boulard (1965), s'applique à cette espèce. Cependant, la reconnaissance sur le terrain se fait plus aisément en mesurant la largeur du post-clypeus. Cumber (1952), avait utilisé un caractère voisin, à savoir la largeur de la capsule céphalique entière, pour discriminer les stades de *Melampsalta cruentata*. Nous avons pu vérifier pour *Y. guttulata* qu'il ne s'agit pas là d'une méthode approximative car les histogrammes, s'ils sont accolés pour les dimensions des 2 premiers stades, sont par contre nettement séparés pour les suivants (fig. 3).

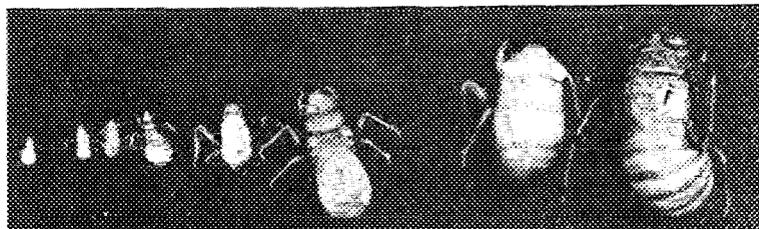
(b) Hétérogénéité de la population

Les résultats des échantillonnages larvaires montrent que, d'une façon générale, les populations de larves de *Y. guttulata* se rangent dans la catégorie « populations à agrégats » ou encore population de type « contagios », terme utilisé par Southwood (1966) en opposition à « régular ». L'hétérogénéité des populations se manifeste à deux niveaux différents :

— au niveau des souches : des sondages à distances rapprochées font apparaître des différences importantes dans le nombre des larves récoltées;

— au niveau du champ : dès la découverte des dégâts, nous avons constaté un phénomène d'infestation

PHOTO 6. — Stades larvaires de *Y. guttulata*; de gauche à droite : L₂, L₃L₃L₃, L₄L₄, L₅, L₅ nymphoïde.



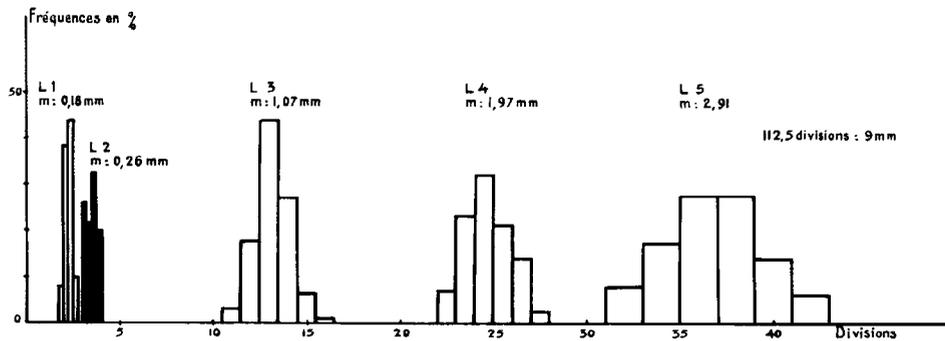


FIG. 3. — Histogramme des mesures du post-clypeus par stade larvaire.

par taches; la population des larves semble rassemblée en plages délimitées, avec une évolution centrifuge et une tendance à l'homogénéisation.

La composition de la population est variable d'une souche à l'autre. Une partie de ses éléments, constituée par les jeunes larves, échappe à toute évaluation. Il est pratiquement impossible de retrouver les larves de premier stade bien que nous ayons essayé plusieurs techniques sur le terrain. L'hétérogénéité est donc en partie artificielle puisque les larves de stade 1 et 2, non repérées à une certaine époque de l'année, vont intervenir dans les comptages plus tardifs. Ainsi que nous l'avons déjà signalé (Monsarrat, 1971), la figure 4 montre que le nombre moyen de larves par échantillonnage peut passer du simple au triple entre le mois de mai et le mois d'octobre de la même année.

(c) Durée des stades larvaires

Elles ont été définies au moyen des infestations artificielles réalisées en plein champ suivant le protocole que nous avons décrit précédemment. Nous rappellerons les résultats déjà donnés (Monsarrat, 1971) :

A partir de larves du 1^{er} stade, juste écloses, enfouies en février, nous avons obtenu :

— au bout de 4 mois :

- 25 % des larves survivantes en L3;
- 75 % des larves survivantes en L4;

— au bout de 12 mois toutes les larves restantes étaient à l'état nymphoïde (état pré-imaginal dont nous parlerons plus loin).

Par ailleurs une expérimentation au moyen de marquage au P32 (Monsarrat, 1971) montre que :

— des L3 étaient déjà toutes au 4^e stade au bout de 50 jours et en L5, 60 jours après leur enfouissement. Dans le cas de cette expérience, la durée de développement du stade L1 au stade L5 est donc inférieure à 6 mois.

Des résultats comparables ont été rapportés par Betheder-Matibet (1972) en ce qui concerne le déve-

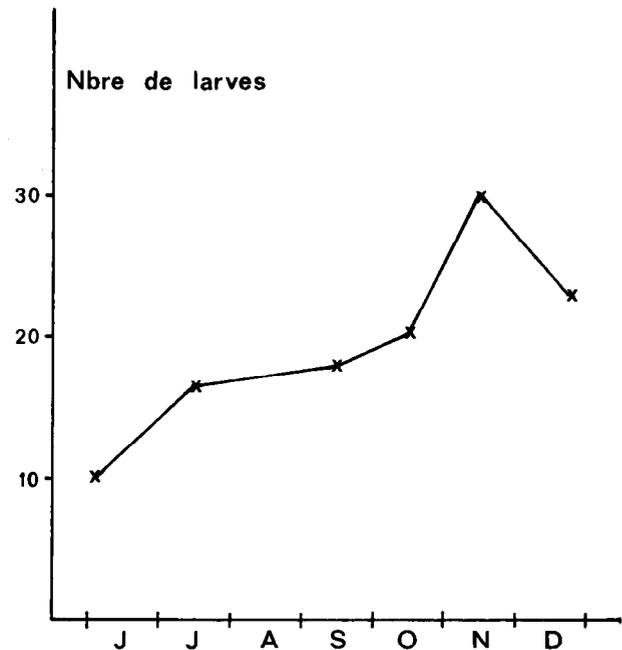


FIG. 4. — Variation du nombre moyen de larves par sondage en fonction de la date de sondage.

loppement des premiers stades. Ses observations sont légèrement différentes pour la durée des stades 4 et 5, mais l'auteur le signale lui-même, les conditions particulières de ses expérimentations, conduites en petits pots, ont pu influencer sur la vitesse de développement des larves. Nos propres essais étaient conduits en plein champ, en conditions naturelles de croissance de la canne et sous le même climat que rencontrent les populations de cigales observées sur les cannes.

Nous avons recommencé cette série d'infestation et nos premiers résultats ont été confirmés par l'apparition d'adultes, 11 mois après un enfouissement de L1 écloses début février. Ces larves nouveaux-nées

provenaient donc d'œufs pondus au plus tôt, début décembre, ce qui, dans ce cas précis montre un cycle biologique de 13 mois, de l'œuf à l'adulte. Toutefois deux faits nous inclinent à penser qu'il existe des cycles de plus de 13 mois. Lors des échantillonnages en champ, nous trouvons des L2 jusqu'en octobre, soit deux mois avant le début des premières sorties d'adultes. D'autre part, en novembre, on constate que les larves du 5^e stade appartiennent à deux types assez distincts, bien que l'on puisse trouver des intermédiaires : les larves du premier type, en état nymphoïde, sont proches de la métamorphose; les larves du second viennent tout juste d'accomplir leur mue de dernier stade et auront encore à passer un an sous terre, ainsi que nous l'avons vérifié expérimentalement.

Il en résulte que *Y. guttulata* peut présenter un cycle de 1 an, comme nous l'avons mis en évidence à Ambilobé, et un cycle de 2 ans qui semble propre aux larves nées au moins un à deux mois plus tard que celles nées en février. Plusieurs expérimentations par approche ont montré que, pour des larves nées après le 10 mars, le cycle était de 2 ans.

Betbeder-Matibet (1972) confirme nos propres observations concernant l'existence d'un cycle de un an et d'un cycle de deux ans (Monsarrat, 1971), par une expérimentation en plein champ à Nossi-Bé.

(d) Mortalité des stades larvaires

La mortalité constatée chez les larves paraît importante. Lors des quelques essais effectués, elle a été de l'ordre de 75 % sur les stades L1 à L4 et de 94 % pour l'ensemble de la population larvaire. Il semble que le premier stade soit le plus vulnérable, comme c'est le cas pour de nombreux insectes.

(e) Le stade « nymphoïde »

Rappelons que les larves de Cicadidae au 5^e stade, passent avant la métamorphose par un état nymphoïde durant lequel les fourreaux alaires sont plus épais, les téguments et les yeux pigmentés, (Pesson *in* Grasse la succession suivante dans la couleur des yeux : jaune, 1951, Boulard, 1965). Chez *Y. guttulata*, on observe orange, rouge, brun chocolat puis brun vert.

Sex ratio : on reconnaît très aisément le sexe des larves au 5^e stade (fig. 5). Sur 232 larves examinées, la proportion a été de 125 femelles pour 107 mâles. Il y a donc sensiblement égalité entre les deux sexes, observation que Dubois (1966) avait également signalée.

Durée de l'état nymphoïde : l'âge des larves à l'état nymphoïde et le laps de temps qui sépare les larves de la métamorphose peuvent être évalués grâce à la couleur des yeux (tabl. II). La pigmentation jaune clair caractérise le début de cet état. Les larves à

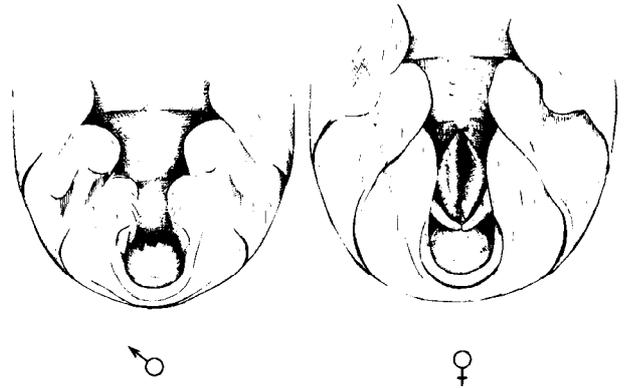


FIG. 5. — Extrémité abdominale chez la ♀ et le ♂ de *Yanga guttulata* au dernier stade larvaire. Détail du dernier segment abdominal.

yeux jaunes mettront au moins 37 jours pour que leur pigmentation oculaire passe au rouge, puis se produit un virage au brun qui dure de 20 à 28 jours; à peu près 7 à 10 jours s'écoulent ensuite avant que les larves à yeux bruns accomplissent leur métamorphose. Ces observations ont pu être réalisées lors des essais de marquage au P32 que nous allons détailler ci-après.

Alimentation à l'état nymphoïde : cette étude a été menée au moyen de marquage radioactif au P32, dans le cadre de tentatives pour estimer quantitativement les dégâts causés par *Y. guttulata* à la canne. Si nous n'avons pas obtenu des résultats quantitatifs escomptés, (Monsarrat *et al.* 1971) nous avons cependant recueilli quelques données qualitatives en ce qui concerne l'alimentation du stade pré-imaginal.

Le dispositif expérimental était le suivant :

Des souches de cannes, choisies en terrain indemne de cigales ont été infestées artificiellement avec les larves, une huitaine de jours avant la mise du traceur radioactif.

- 2 souches ont reçu chacune 15 L5 à yeux jaunes
- 2 souches ont reçu chacune 15 L5 à yeux rouges
- 2 souches ont reçu chacune 15 L5 à yeux brun

Une seule tige de canne est coupée par souche. Le P₃₂ est versé dans le tronçon de tige légèrement évidé, la blessure étant ensuite colmatée à l'aide du mastic. La dose employée a été de 5 millicuries d'acide phosphorique radioactif par souche. Les larves récoltées isolément 14 et 21 jours après la mise du traceur, ont été adressées au Laboratoire de Radioisotopes de Tananarive(*). La radio-activité mesurée en coups

(*) Je remercie très sincèrement M. Moutonnet, Ingénieur au Laboratoire des Radioisotopes de Tananarive, qui m'a procuré la source radioactive et a bien voulu mesurer la radioactivité des larves récoltées.

TABLEAU II
ALIMENTATION DES LARVES AU STADE NYMPHOÏDE

Enfouissement Larves nymphoïdes	1 ^{er} comptage (23 j après mise du P ₃₂) Récolte : 29 j après enfouissement 14 j après la mise du P ₃₂ C/m	K=3,019 B.d.F	Enfouissement	2 ^e comptage (30 j après mise du P ₃₂) Récolte : 37 j après enfouissement 21 j après la mise du P ₃₂ C/m	K=4,224 B.d.F.
14 L5 Y. jaunes	Vivantes 11		15 L5 Y. jaunes	Vivantes 7	
	<u>Y. jaune → Y. jaune</u>	N° 5 16 977 19		<u>Y. jaune → Y. jaune</u>	N° 19 20 872 22
	4	N° 6 132 21		1	
		N° 7 1 923 24		<u>Y. jaune → Y. rouges</u>	N° 1 50 492 20
		N° 11 16 497 26		3	N° 6 80 121 23
	<u>Y. jaune → Y. rouges</u>	N° 8 855 21			N° 18 53 375 23
	2	N° 10 2 214 21		<u>Y. jaune → Y. bruns</u>	N° 3 21 792 22
		N° 1 29 556 26		3	N° 5 77 791 20
	<u>Y. jaune D Y. bruns</u>	N° 2 16 221 26		Mortes 4	N° 8 60 317 24
		N° 3 87 147 22		<u>2 non marquées</u>	N° 7 768 20
Morte 0	N° 4 5 238 25		N° 9 793 22		
Emergence 0 Total 11	N° 9 31 293 19		Total 11		
15 L5 Y. rouges	Vivante 0		15 L5 Y. rouges	Vivante 0	
	Mortes 2	N° 1 549 26		Morte 1	N° 17 1 190 20
		N° 2 1 434 24			
	Trous de sortie 9			Trous de sortie 6	
	exuvies retrouv. 8	N° 1 822 26		pas d'exuvies retrouvées	
		N° 2 306 24		Total 7	
	3 pas marquées	N° 6 13 632 22			
	N° 7 231 21				
Total 11	N° 8 4 101 25				
10 L5 Y. bruns	Vivante 0		10 L5 Y. bruns	Vivante 1	
	Morte 1	N° 1 9 240 19		Mortes 6	N° 16 16 057 20
	Trous de sortie 1				N° 10 1 840 23
	exuvie 0				N° 11 338 21
	Total 2				N° 12 329 20
			N° 14 262 24		
			N° 15 2 304 21		
Etats successifs de développement des L5 en préexuvit.				Trous de sortie 3	
Y. jaunes → Y. rouges → Y. bruns → Adultes.				Pas d'exuvie retrouvée	
				Total 10	

minute des échantillons, a été multipliée par un correctif K afin de la ramener au taux d'origine en tenant compte de la perte d'activité du traceur. Le correctif K est donné par la formule :

$$K = \frac{1}{\rho - 0,693 \frac{t}{T}}$$

où t est le temps écoulé en jours depuis la mise du traceur jusqu'au comptage, T est la période du traceur soit 14,3 jours pour le P 32.

Les résultats du tableau II font apparaître qu'il peut y avoir prise alimentaire moins de 14 jours avant l'éclosion imaginale. Il est probable que la persistance de la prise alimentaire pendant presque toute la durée de l'état nymphoïde, est liée au fait que la maturation des ovaires s'accomplit en majeure partie pendant cette période. De très nombreuses études, portant sur d'autres insectes ont montré l'importance de l'alimentation larvaire sur la fécondité des femelles et la fertilité des œufs. Labeyrie (1967) présente une revue bibliographique de ce problème. En ce qui concerne *Y. guttulata*, il est possible que les adultes issus de

larves ayant passé deux ans sous terre, aient une longévité et une fécondité plus importante que ceux provenant de larves à cycle de un an.

3.2.2. L'imago

L'apparition des premiers adultes de *Y. guttulata* coïncide en champ de canne à sucre avec le début de la saison des pluies.

(a) Longévité au champ

Nous avons pu obtenir une estimation de la longévité des adultes au champ lors d'une expérience de marquage d'adultes. Une longévité allant jusqu'à 21 jours a pu être observée. Les conditions expérimentales qui seront décrites lors des études de dispersion étaient telles qu'il nous paraît que le chiffre de 21 jours (tabl. III) puisse être considéré comme valable.

(b) Comportement

Répartition dans le champ

Lors des marquages d'adultes, nous avons pu suivre, rangée par rangée, la répartition des adultes dans un champ jeune assez infesté (25 larves par souche en moyenne). La figure 6 montre que les adultes se répartissent d'une façon homogène sur toute la parcelle. Il semble qu'on ne puisse attribuer aucune signification précise aux variations enregistrées ligne par ligne. A partir de populations larvaires à agrégats, nous observons donc une tendance à une répartition plus homogène des populations d'adultes. Il ne semble pas y avoir de différence entre le comportement des mâles et celui des femelles.

Ces informations étaient intéressantes à obtenir à un moment où une lutte contre les adultes par insecticide chimique avait été envisagée uniquement sur les bordures des champs. De même, l'épauillage des souches en bordure des champs effectué pour détruire les pontes de cigales a eu un effet limité qui trouve ici son explication.

Alimentation

Les mâles et les femelles de *Y. guttulata* s'alimentent en piquant dans les tiges jeunes, les gaines foliaires et les nervures des feuilles de canne. La prise alimentaire a été observée dès 9 h du matin et peut se poursuivre toute la journée.

Accouplement

Quelques accouplements peuvent se produire dès la fin de la matinée, mais la plupart ont lieu dans l'après-midi, sur le haut des tiges de cannes. La stri-

dulation devient plus intense, et, à ce moment de la journée, on assiste à des groupements très nets, formés de plusieurs mâles et femelles, dans les endroits généralement bien éclairés, ce qui confirme les observations de Heath (1967) à propos de *Magicada cassini*. La formation du couple se fait par déplace-

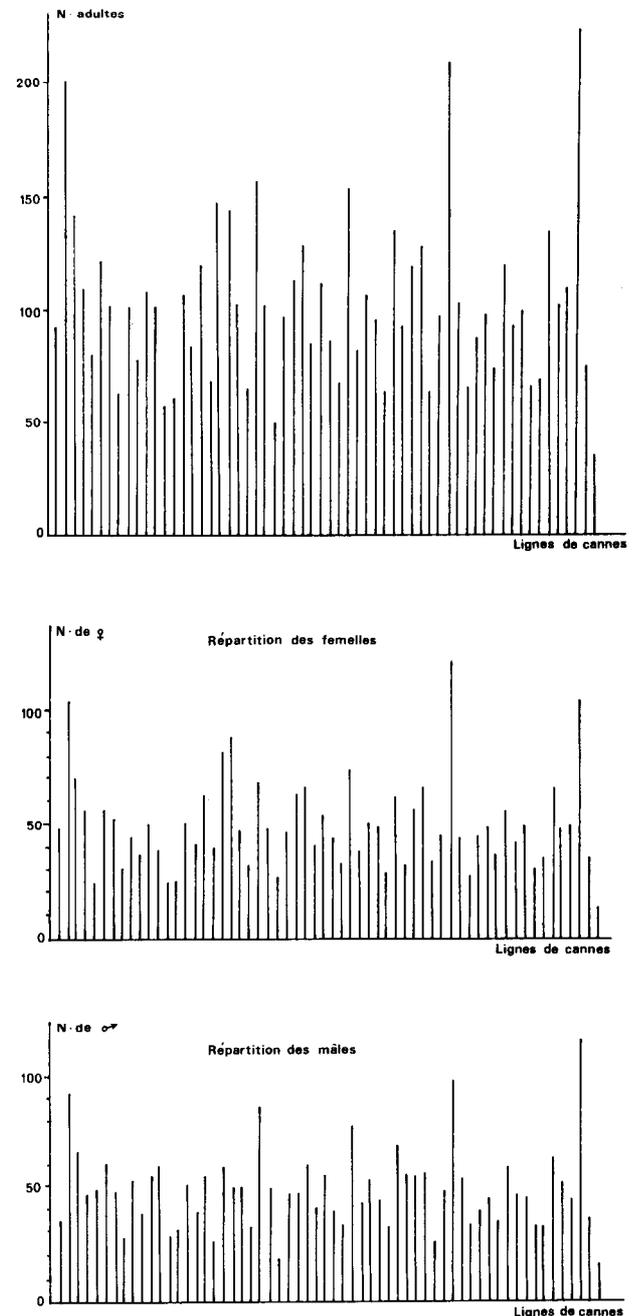


FIG. 6. — Répartition des adultes en champ prospecté ligne par ligne.

TABLEAU III
LONGÉVITÉ EN CHAMP
Marquage couleur jaune les 10 et 11.1.1968 :

Dates de recaptures	♂	♀	Longévité	Observations
23/01/68	1	1	12 j.	insectes laissés dans les cannes
24/01/68	0	0	—	
25/01/68	0	1	14 j.	
26/01/68	2	1	15 j.	
01/02/68	1	1	21 j.	
02/02/68	0	0	—	
03/02/68	0	0	—	
04/02/68	0	0	—	
05/02/68	0	0	—	

Marquages Rouge le 15.01.68, Blanc le 16.01.68, Bleu le 17.01.68.

Recaptures :

Couleur	23.01.68 ligne 10				24.01.68 ligne 11				25.01.68 ligne 9				26.01.68 ligne 8				01.02.68 ligne 7			
	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.
Bleu	6 j.	5	9	19,5 %	7 j.	6	3	12,8 %	8 j.	4	3	7,8 %	9 j.	1	3	6,4 %	15 j.	0	1	0,8 %
Blanc	7 j.	1	5	5,7 %	8 j.	3	7	7,3 %	9 j.	1	2	5,1 %	10 j.	1	0	1,8 %	16 j.	1	1	1,6 %
Rouge	8 j.	6	7	10,6 %	9 j.	7	13	18,0 %	10 j.	1	4	3,8 %	11 j.	3	2	4,1 %	17 j.	1	2	2,5 %

	2.02.68 ligne 4				5.02.68 ligne 3				6.02.68 ligne 2				7.02.68 ligne 6			
	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.	Age	♂	♀	% recap.
Bleu	16 j.	0	1	2,1 %	19 j.	1	2	4,0 %	20 j.	0	0	—	21 j.	0	0	—
Blanc	17 j.	1	2	9,6 %	20 j.	1	1	3,5 %	21 j.	0	0	—	22 j.	0	0	—
Rouge	18 j.	0	1	1,0 %	21 j.	0	1	0,9 %	22 j.	1	0	—	23 j.	0	0	—
																mort

ment du mâle et de la femelle l'un vers l'autre. Dès que les deux individus sont en contact, le mâle cesse de striduler et agrippe la femelle. L'accouplement dure en moyenne 20 mn, pendant lesquelles un second mâle « accompagnateur » reste parfois très près, continuant à striduler sans manifester semble-t-il l'intention de s'accoupler lui-même (photo 5).

La ponte

Les femelles commencent à pondre peu de temps après l'accouplement, comme nous l'avons observé en cage. Nous avons noté des émissions d'œufs dès 9 heures du matin et durant toute la journée. Les femelles prospectent de préférence les feuilles sèches des souches. Partant de la base du limbe, elles se déplacent lentement à la face inférieure, tête toujours dirigée vers le haut, en apposant la pointe de l'ovi-

positeur sur la nervure centrale jusqu'à la découverte d'un endroit propice pour pondre. Elles enfoncent alors leur tarière dans la nervure, creusent une logette et déposent une quinzaine d'œufs en commençant par le fond de la logette et en retirant peu à peu leur tarière. La ponte dure environ trente secondes. Puis les femelles se reposent quelques minutes avant de monter encore de quelques pas et de se remettre à pondre.

La ponte d'une femelle comprend une série ininterrompue de logettes ovigères, en moyenne 6, qui apparaissent à l'extérieur comme des incisions ou « boutonnières » sur la nervure. Les logettes sont espacées de 2 cm en moyenne et sont profondes de 10 mm. Très rarement, une femelle peut déposer un nombre d'œufs double du nombre habituel, les œufs étant alors placés sur deux plans superposés, correspondant

à une seule incision. Ce fait, assez rare, a également été signalé par Cumber (1952) chez *Melampsalta cruentata*.

3.2.3. Les œufs

(a) Nombre d'œufs par logette

Le nombre moyen d'œufs par logette à Ambilobé est de 17,1 calculé sur 209 logettes ovigères ouvertes, avec un écart type de 4,51. D'après le test t de Student, il y a une probabilité de 99 % pour que la moyenne réelle du nombre d'œufs par logette soit de $17,1 \pm 0,81$.

Ayant examiné 36 pontes composées de plusieurs logettes, afin de voir si le nombre d'œufs par logette croissait ou décroissait dans une série, nous n'avons trouvé aucune différence nette entre les nombres d'œufs par logette suivant leur place dans la série, sauf le premier dépôt d'œufs qui est en général moins abondant que les autres.

Le maximum d'œufs dénombrés dans une série de logettes creusées par une seule femelle a été de 276. Or, ainsi que nous le verrons plus loin, le nombre moyen d'ovarioles par ovaire est de 172 chez *Y. guttulata*, soit 344 pour les deux ovaires. Dans le cas de cette observation de 276 œufs, environ 80 % des ovarioles avaient donc un ovocyte chorioné au même moment.

(b) Durée d'incubation : influence sur la durée du cycle larvaire

La durée d'incubation des œufs est très variable suivant les conditions dans lesquelles les pontes sont placées. Des pontes dont la date d'émission était connue ont eu les durées d'incubation différentes suivant les localités. A Tananarive :

— en laboratoire, où les températures oscillent entre 18 °C et 26 °C, la durée d'incubation a varié de 7 à 10 semaines;

— à l'extérieur, sur terrasses, où les écarts diurnes-nocturnes sont plus importants l'incubation a demandé 9 à 13 semaines.

A Ambilobé :

— en salle climatisée à 22 °C, incubation de 5 à 10 semaines;

— à l'extérieur, incubation de 9 à 13 semaines, avec un maximum d'éclosions, 10 semaines après la ponte. Cette dernière observation montre que la durée de l'incubation à Ambilobé est supérieure à celle observée à Nossi-Bé par Syfrig (*in* Dubois, 1966) qui était de 6 à 8 semaines avec un maximum de naissances vers la 7^e semaine.

Cet échelonnement des éclosions d'œufs pondus un même jour nous a intrigué. Nous avons donc ouvert

les logettes pour examiner l'état de développement des œufs qui y sont enfermés. Nous avons ainsi pu constater que, dans tous les cas, les œufs d'une même logette, à un même moment, se trouvent à différents stades de développement embryonnaire (Monsarrat, 1971). Tous les œufs d'une même ponte n'évoluent donc pas simultanément et le développement embryonnaire ne semble pas avoir de relation précise avec la place qu'occupent ces œufs dans la logette. Les conditions de milieu variant probablement très peu dans une même logette et paraissant *a priori* comparables d'une logette à l'autre, on peut penser que ces différences sont préétablies au moment de la ponte et que le ou les facteurs qui induisent un arrêt de développement sont propres à l'insecte lui-même.

Cet échelonnement des éclosions, qui a également été noté par Betheder-Matibet (1972), est un phénomène important. Ajouté à l'étalement de sorties d'adultes sur deux mois et demi, il permet d'expliquer, du moins en partie, l'existence des deux durées possibles du cycle vital : 1 et 2 ans, la dernière étant évidemment prédominante. Le schéma figure 7 illustre le phénomène d'alternance que nous supposons exister entre les insectes à cycle de 1 an et à cycle de 2 ans.

Compte tenu du caractère tardif des pontes issues d'insectes de 1 an, celles-ci donneront presque uniquement des larves à cycle de 2 ans. Par contre de ces dernières naîtront des adultes précoces; les pontes de ceux-ci fourniront une fraction de larves à cycle de un an. Il faut cependant ajouter que d'autres facteurs, tels que l'alimentation en saison sèche, alors que la canne refait son système racinaire, le refroidissement relatif du sol à cette saison, une plus ou moins forte densité larvaire etc. peuvent également intervenir sur la durée du cycle.

(c) Fertilité des œufs

La fertilité des œufs a été observée à partir de pontes récoltées dans les champs. Nous avons noté le pourcentage des éclosions (Monsarrat, 1971) à Namakia, 80,3 % calculé sur 913 œufs, (pour 47 logettes, une éclosion à 100 %).

A Ambilobé : 67,1 % calculé sur 1 787 œufs.

Ce deuxième pourcentage est comparable à celui établi par Dubois (1966) sur des pontes prélevées à Nossi-Bé (68,6 %).

3.3. BIONOMIE ET POTENTIEL D'ACCROISSEMENT DE LA POPULATION

Les résultats obtenus au champ ont été complétés par des données quantitatives obtenues en cages grillagées.

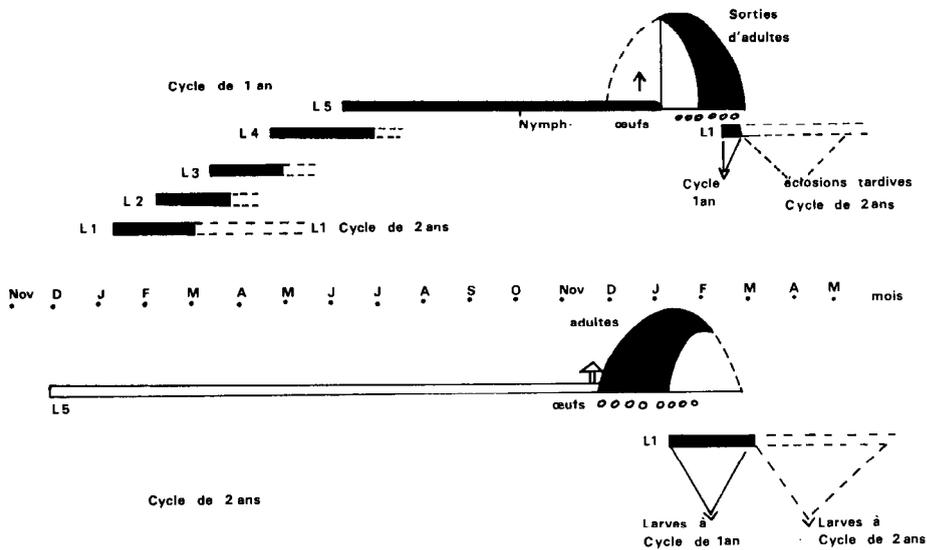


FIG. 7. — Schéma des larves à cycles de 1 an et des larves à cycle de 2 ans.

3.3.1. Echelonnement des sorties d'adultes

Les sorties d'adultes débutent avec la saison des pluies et s'échelonnent de la dernière semaine de novembre à la première quinzaine de mars. Il est toutefois possible de trouver quelques cigales en dehors de cette période. De l'examen des courbes de sorties (fig. 8 et 9), il ressort que :

— pour une même année, l'échelonnement a peu varié d'une cage à l'autre;

— les dates de sorties maximales d'adultes se situent entre le 2 et le 21 janvier. Il n'y a cependant pas un rapport constant entre ces dates et les pourcentages cumulés des sorties, contrairement à ce qui avait été observé lors de la première année d'expérimentation, (Monsarrat et Malinge, 1968). Nous avons en effet noté qu'aux dates de sorties maximales correspondaient les 50 % de la courbe des pourcentages cumulés (fig. 10), bien que les émergences commencent avec l'arrivée des pluies.

— pour une même année les pics des 3 courbes ne correspondent pas toujours aux mêmes dates : on note jusqu'à 20 jours de différence. Ceci semble indiquer que les sorties ne sont pas toujours sous la dépendance étroite des variations macroclimatiques. Cette observation est aussi en contradiction avec ce que nous avons pu constater dans la région d'Ambalavao (sud des plateaux), où les sorties d'adultes de *Y. guttulata* sont très nettement induites par les rares mais fortes pluies, moins bien réparties qu'à Ambilobé.

— en coordonnées arithmétiques et gaussiennes, la courbe des pourcentages cumulés des fréquences des

sorties peut facilement être ajustée à une droite (fig. 11, 12, 13) et les distributions des émergences dans le temps seront donc considérées comme normales. Toutefois, l'examen de ces courbes conduit à penser à la présence simultanée de 2 populations intriquées du fait du changement de pente que l'on observe (*). Nous avons essayé, par les méthodes de Harding (1949) et de Bhattacharya (1967) de séparer ces deux populations et de calculer leur pourcentage respectif. Ces méthodes ne nous ont pas donné de résultats satisfaisants, car ces deux populations, si elles existent, sont étroitement mélangées. Des expérimentations ont été entreprises pour essayer de confirmer l'hypothèse du mélange de ces deux populations, dont la première pourrait correspondre aux cigales ayant un cycle de 2 ans et la seconde à celles ayant accompli leur développement en un an.

Nous avons pesé des lots de 75 mâles et de 75 femelles capturés dès l'émergence tous les 3 ou 4 jours pendant toute la période de sortie des adultes. Ces insectes étaient tous prélevés au même endroit d'un champ très infesté, passés 5 mn à l'étuve à 60° pour les tuer et enlever l'eau de pluie. La courbe, fig. 14, montre qu'il y a une baisse régulière très nette du poids entre les insectes sortis début décembre et ceux récoltés fin février. Des mensurations : longueur totale, largeur totale, longueur et largeur du thorax, longueur et largeur des ailes, ont été réalisées pour chaque

(*). Nous remercions très vivement M. Dejardin, biometricien à l'ORSTOM qui a attiré notre attention sur ces déviations et nous en a indiqué la signification possible.

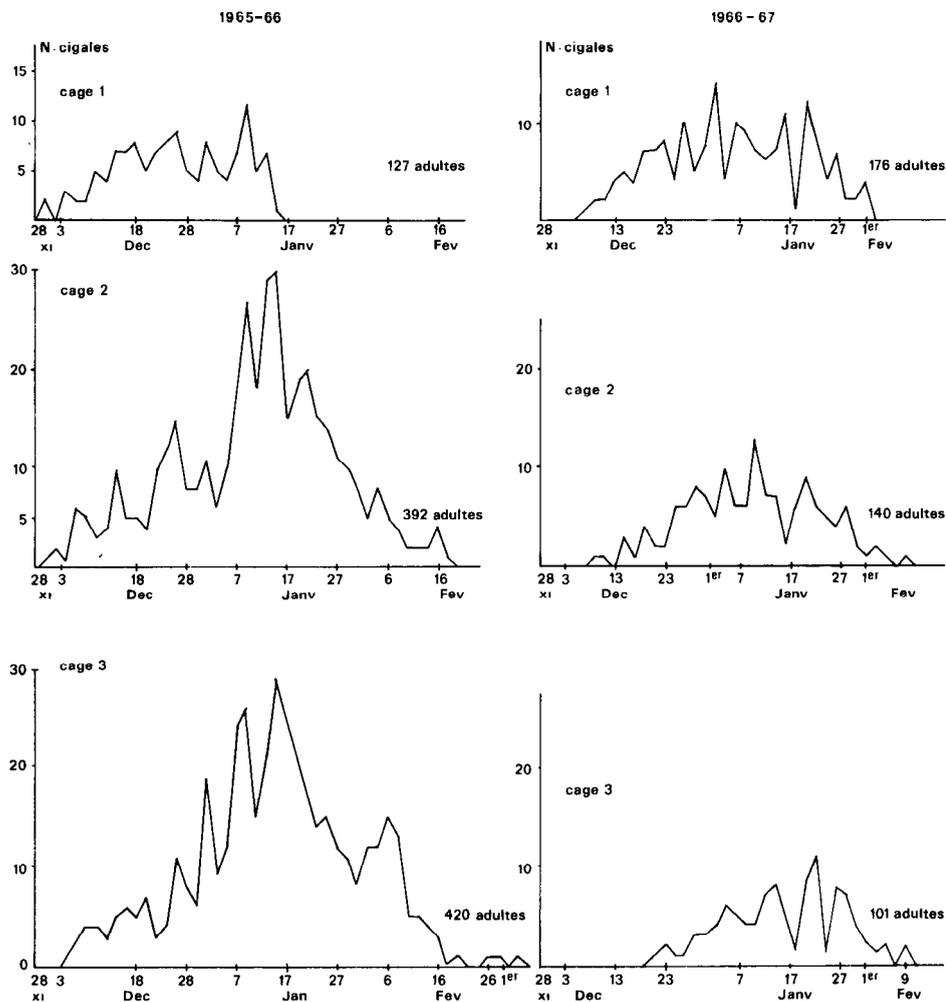


FIG. 8. — Variations journalières des sorties d'adultes à Ambilobé.

insecte de poids connu. Le tout doit être analysé par des techniques de traitement adaptées afin de voir si les deux populations apparaissent en deux nuages distincts.

Les résultats en cage 1, de l'expérimentation 1965-1966, semblent apporter un argument en faveur de cette hypothèse, (fig. 8). En effet, les émergences d'adultes se sont arrêtées à partir du 17 janvier si longtemps que nous avons cru les observations terminées pour cette cage : un retournement total du sol de la cage, fin janvier a révélé la présence de 52 larves nymphoïdes, lesquelles seraient donc sorties avant la fin février : si nous admettons que ces larves représentaient la deuxième population, nous avons calculé, pour cette année-là, les pourcentages de 71 % pour les larves ayant un cycle de 2 ans et de 29 %

pour celles ayant un cycle de un an, ce qui est en accord avec les hypothèses qui seront mentionnés plus loin à propos des pourcentages respectifs des deux cycles.

3.3.2. Longévité

La longévité maximale observée en cage est de 22 jours pour un mâle et de 19 jours pour 2 femelles.

Les longévités moyennes des mâles et des femelles ont été calculées dans chaque cage. Le tableau IV donne les valeurs des moyennes calculées seulement à partir des individus dont nous connaissons avec précision la date de la mort. Ce tableau montre que les femelles vivent un peu plus longtemps que les mâles, ce qui est en accord avec ce que l'on observe chez

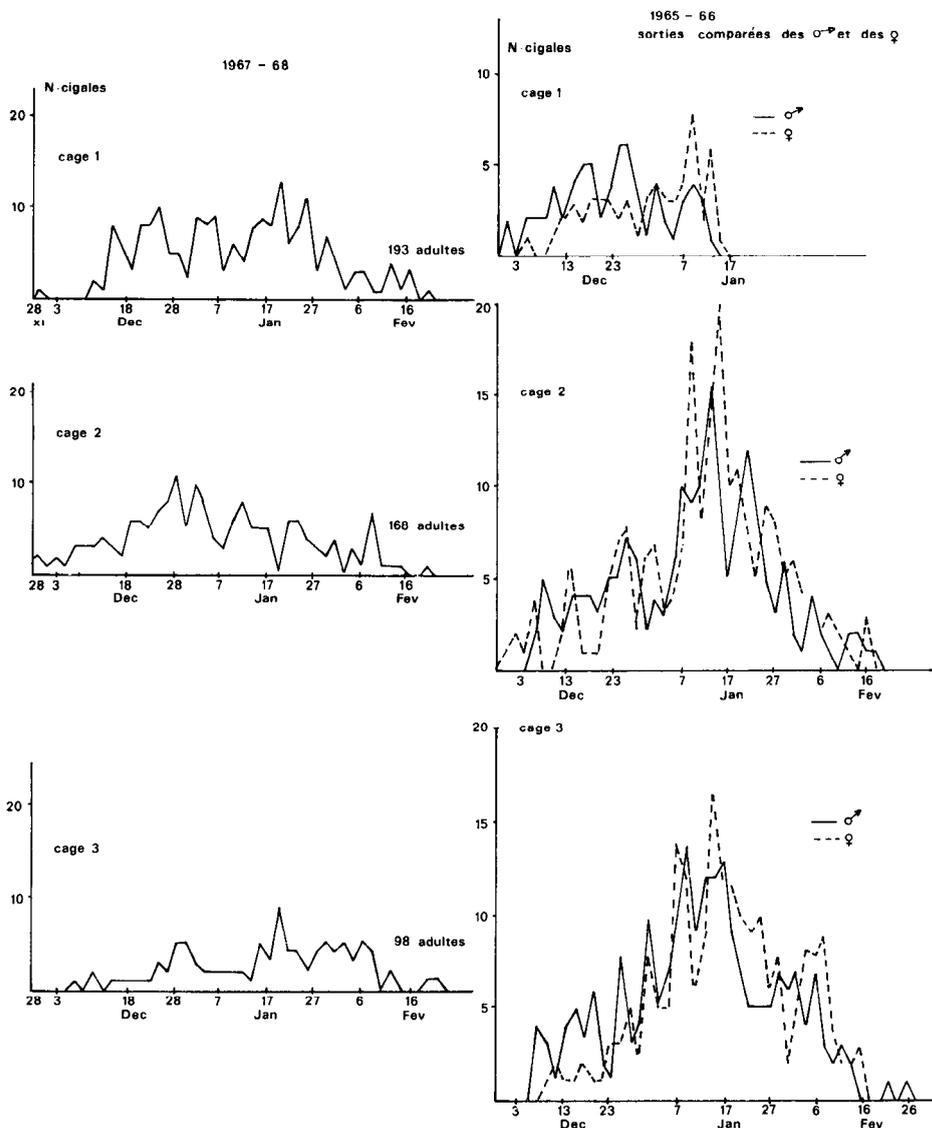


FIG. 9. — Variations journalières des sorties d'adultes à Ambilobé.

la plupart des insectes. Cette longévité supérieure des femelles ne provient pas de quelques individus aberrants ayant vécu beaucoup plus longtemps que la majorité mais est observée d'une façon très régulière, ainsi que le montre la figure 15.

En traçant en coordonnées arithmétiques et gaussiennes, (fig. 11, 12, 13) les courbes des pourcentages cumulés des mortalités en fonction de la date, nous avons constaté des légères déviations par rapport à la droite normale. Ces déviations semblent se produire au moment où les cages abritent les plus grandes

quantités d'adultes vivants. Il était intéressant de chercher à savoir s'il s'agissait d'un effet de groupe ou de l'influence des dates d'émergence. Nous avons donc étudié ces deux facteurs séparément :

— Comme critère permettant de relier la longévité de chaque cigale à un effet de groupe, nous avons utilisé le nombre moyen N d'adultes vivant en cage durant la vie de chaque cigale. Chaque individu a donc été classé en fonction, d'une part de sa longévité, et d'autre part de N. Le tableau V montre que les imago vivent en moyenne plus longtemps lorsque N

TABLEAU IV
LONGÉVITÉ MOYENNE DANS LES CAGES

saison des pluies	cage 1				cage 2				cage 3			
	♂		♀		♂		♀		♂		♀	
	N	l.m.	N	l.m.	N	l.m.	N	l.m.	N	l.m.	N	l.m.
1965-1966	52	7,6	45	10,2	150	6,2	169	7,9	173	6,4	168	7,2
1966-1967	74	5,9	82	6,3	60	6,1	65	6,3	50	5,3	43	5,9
1967-1968	95	8,1	97	8,5	87	7,0	82	7,4	46	7,3	52	9,6

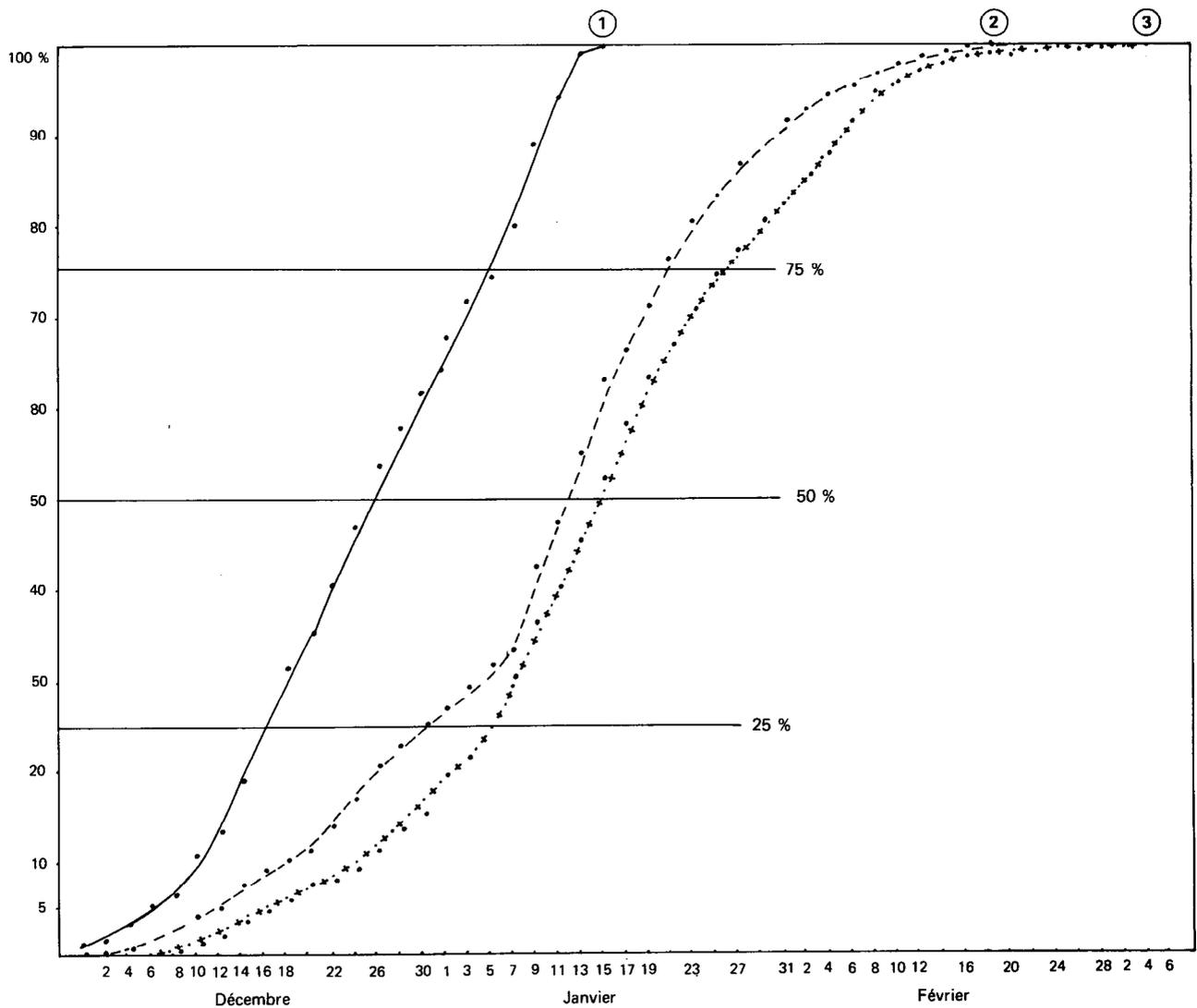


FIG. 10. — Pourcentages cumulés des sorties d'adultes de *Y. guttulata*.

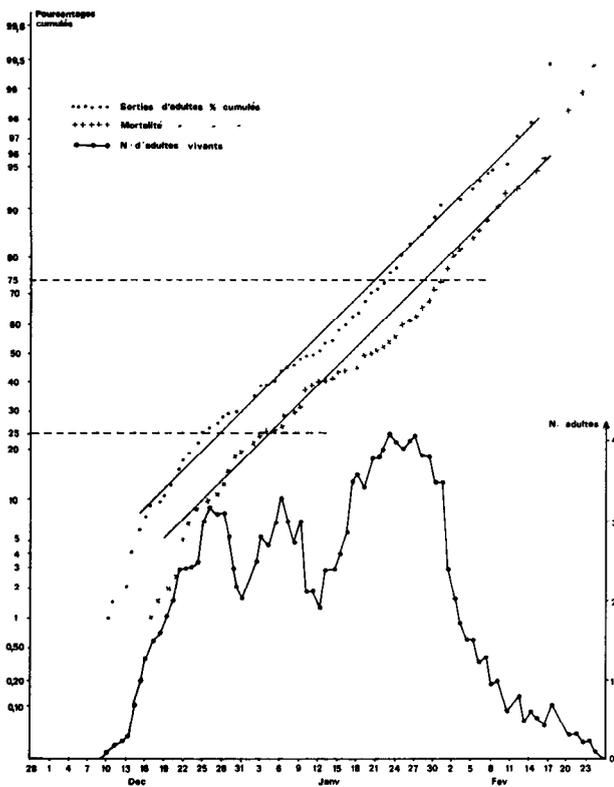


FIG. 11. — Pourcentages cumulés des sorties et des morts. Cage 1.

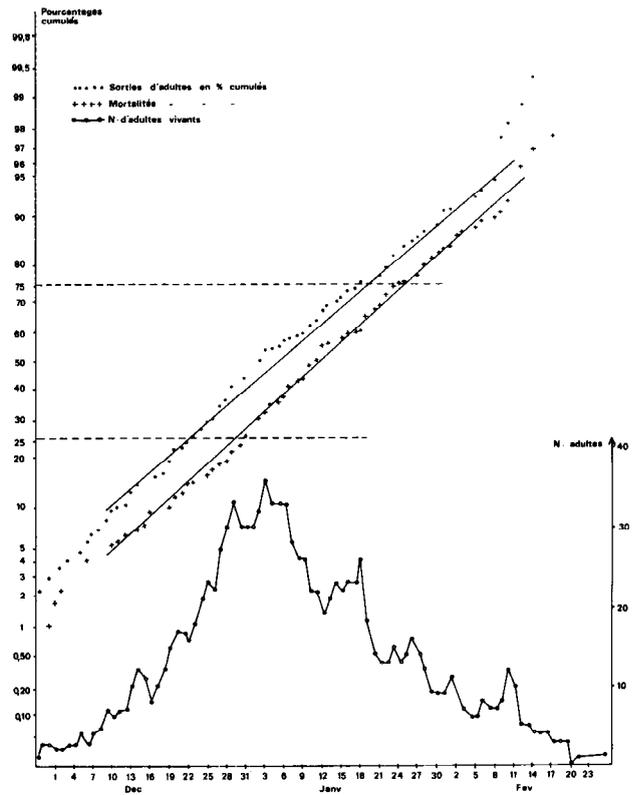


FIG. 12. — Pourcentages cumulés des sorties et des morts. Cage 2.

TABLEAU V
FRÉQUENCES DES LONGÉVITÉS OBSERVÉES
EN FONCTION DU NOMBRE MOYEN (N) D'ADULTES VIVANTS EN CAGE

cage I

longévit  en jours

25							1	
20			1		3	3		
15			2	3	18	4	12	
10	2	6	3	9	6	35	4	25
5	1	6	4	2	6	12	3	11
0	5	10	15	20	25	30	35	40 N

cage II

longévit 

20					1	1	
15					6	4	6
10		2		5	18	12	17
5	3	11	10	9	7	3	5
	7	13	7	3			
0	5	10	15	20	25	30	35 N

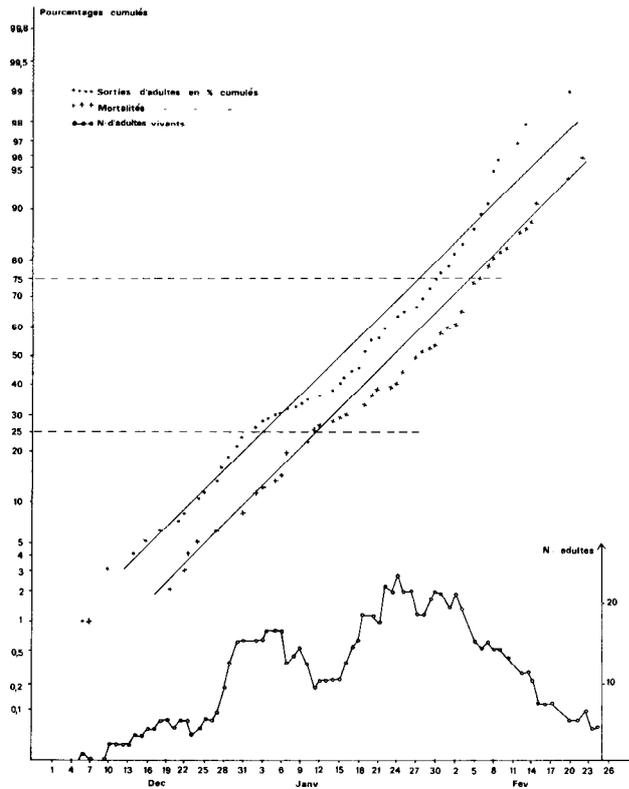


FIG. 13. — Pourcentages cumulés des sorties et des morts. Cage 3.

augmente. Ainsi on observe des longévités supérieures à 15 jours seulement à partir d'une population moyenne de 15 cigales par cage. Il semble donc bien qu'il y ait un effet positif de groupe.

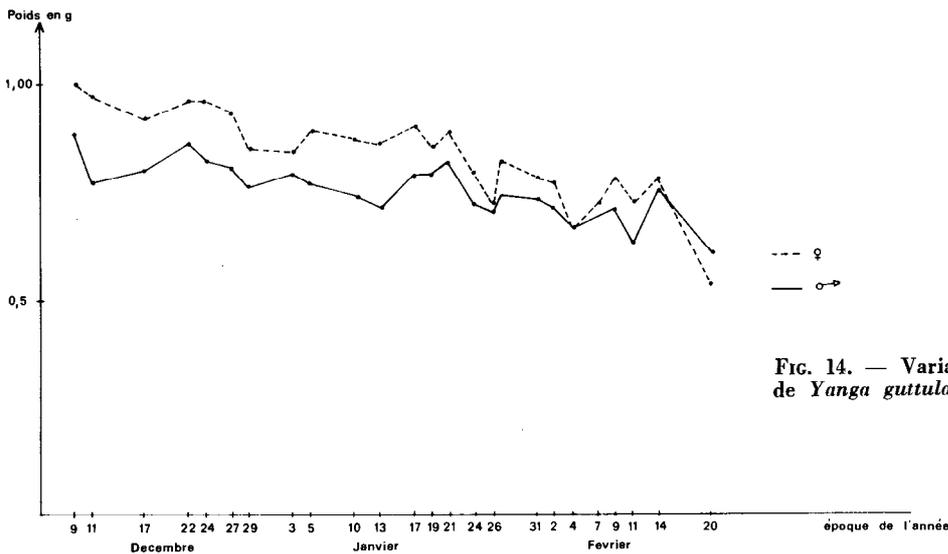


FIG. 14. — Variations du poids moyen des adultes de *Yanga guttulata* durant la période d'émergence.

— Pour étudier l'influence de la date d'émergence nous avons divisé le temps de sortie des adultes en 4 périodes égales :

- la première - du 27 novembre au 22 décembre
- la seconde - du 23 décembre au 16 janvier
- la troisième - du 17 janvier au 10 février
- la quatrième - du 11 février au 6 mars.

Nous nous sommes aperçus que les cigales naissant dans la première et dernière période avaient une longévité moindre que celles écloses au milieu de la saison, (fig. 16). Bien qu'au moment où il y a le plus d'adultes, la probabilité de rencontrer des individus ayant une longévité supérieure soit accrue, il semble cependant qu'il y ait à la fois, un effet de groupe positif et une période optimale favorisant la longévité des imago.

Ces résultats ont été obtenus en étudiant les populations des cages 1 et 2. Les observations en cage 3 ont porté sur trop peu d'individus. L'effet de groupe n'a pu être mis en évidence tandis que l'influence de la date d'émergence a été confirmée et a joué favorablement aussi pendant la dernière période des émergences.

Cet effet positif de la date peut être dû à de meilleures conditions de milieu (climat, alimentation), ou bien être propre aux insectes naissant lors de cette période. Il sera intéressant, lors d'expérimentations futures, d'essayer de voir si, à ce moment là, les individus vivant plus longtemps n'appartiennent pas à la population de type 2, (cycle de 2 ans), et ceux à longévité réduite, à la population de type 1. Il ne faut cependant pas oublier que ces observations ont eu lieu en cage et qu'elles ont pu être déformées de ce fait, notamment par le volume de feuillage laissé à l'intérieur, variable d'une cage à l'autre et difficilement mesurable.

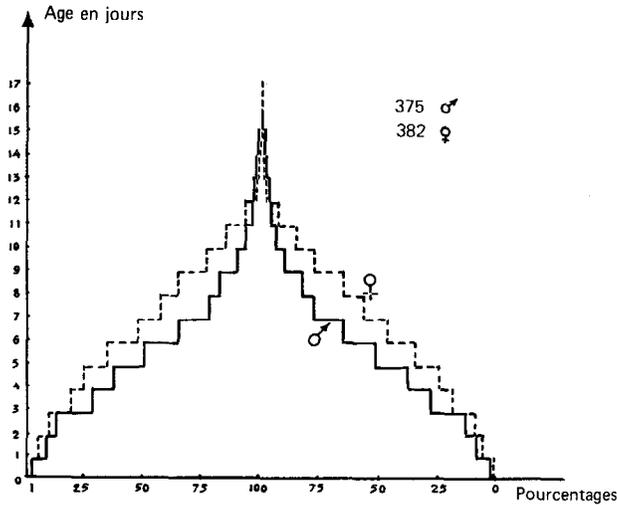


FIG. 15. — Pyramide de longévité des mâles et des femelles.

3.3.3. *Accouplement*

Dans les cages, des femelles et des mâles, éclos de la nuit, ont été introduits tous les deux jours et marqués chaque fois d'une couleur différente. Pour cette expérimentation, les femelles étaient prélevées après chaque accouplement et mises dans une autre cage.

46 accouplements ont pu être observés en 8 jours (tabl. VI). Les mâles s'accouplent en moyenne à 3,2 jours de vie adulte alors que les femelles s'accouplent en moyenne lorsqu'elles sont âgées de 2,2 jours. A chaque accouplement, les mâles étaient repérés d'un signe différent. De nombreux mâles se sont accouplés deux fois. Un mâle, âgé de 3 jours s'est accouplé 3 fois dans la même journée.

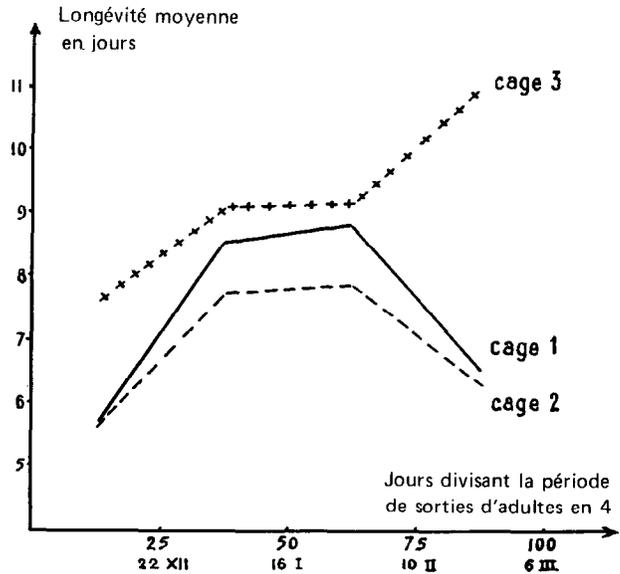


FIG. 16. — Longévité moyenne en fonction de la date de sortie.

La durée de l'accouplement, observée sur 43 accouplements, est en moyenne de 27 minutes. Elle peut aller jusqu'à 55 minutes. Cette durée moyenne correspond à celle observée en plein champ.

3.3.4. *Ponte et fécondité*

(a) *Données d'observation*

Contrairement à ce que Breniere et Syfrig (1965) ont écrit, (« la maturation des ovaires est assez longue de sorte que les premières pontes n'apparaissent que vers mi-janvier »), l'oviposition intervient aussitôt après

TABLEAU VI

Age au moment de l'accouplement	fréquences		Horaire au début des accouplements en cage	
	♂	♀	fréquences	
1 jour	4	9	avant 10 h.	0
2 jours	2	19	10 h. à 12 h.	7
3 jours	31	17	12 h. à 14 h.	8
4 jours	3	1	14 h. à 16 h.	16
5 jours	2	0	16 h. à 18 h.	12
6 jours	4	0	après 18 h.	1
7 jours	0	0		
8 jours	0	0		

l'accouplement, c'est-à-dire lorsque les femelles ont, en moyenne, 3 jours de vie, ainsi que le montre le tableau ci-dessus.

Pendant la saison des pluies 1965-1966, les pontes ont été récoltées dans les cages après la mort de tous les adultes. Nous avons obtenu les résultats consignés dans le tableau VII, où N.L. est le nombre moyen des logettes ovigères par femelle; N.o.f., le nombre moyen d'œufs émis par femelle calculé comme suit: $N.o.f. = N.L. \times N.o.L.$, N.o.L. étant égal à 16,5, nombre moyen d'œufs par logette, calculé sur 148 logettes issues des cages (*).

On remarque que ce nombre, 16,5, est voisin de celui calculé à partir de pontes récoltées en plein champ (17,1); ceci montre que les conditions de milieu en cage étaient comparables à celles du champ en ce qui concerne cet aspect de l'oviposition.

Nous avons essayé d'obtenir des données sur la quantité journalière de logettes. La mise au point des techniques d'expérimentation à cet égard ne nous a permis d'obtenir des résultats que pendant la saison des pluies 1967-1968: fig. 17-18-19 et tableau VIII.

TABLEAU VII
NOMBRE D'ŒUFS ÉMIS PAR FEMELLE;
ANNÉE 1965-1966

	N de ♀	longévité moyenne par ♀	N.L.	£N. o f.
cage 1	58	10,2 jours	22,8	374
cage 2	208	7,9 "	9,3	153
cage 3	209	7,2 "	5,2	97

TABLEAU VIII
NOMBRE D'ŒUFS ÉMIS PAR FEMELLE;
ANNÉE 1967-1968

	N de ♀	longévité moyenne par ♀	N.L.	N. o. f.
cage 1	97	8,5 jours	16,6	274
cage 2	82	7,4 jours	5,9	97
cage 3	52	9,6 jours	12,8	211

(*) Les chiffres moyens obtenus du nombre de logettes déposées par femelle sont en relation très étroite avec la longévité moyenne des femelles (Tabl. VIII et IX), N.L. augmentant avec la longévité.

La très grande variabilité des résultats obtenus d'une cage à l'autre, en ce qui concerne le nombre moyen de logettes par femelle, permet d'avoir seulement une idée de l'ordre de grandeur de la fécondité en cages. Il est pour l'instant, difficile d'expliquer ces variations.

Il paraît possible d'envisager un effet de la longévité, de l'importance de la végétation dans la cage et éventuellement du nombre d'adultes vivant en cage. L'examen des courbes de pontes journalières malgré une absence de relevés du nombre de logettes uniquement durant une courte période, montre que la corrélation avec la longévité moyenne, par classes d'environ 25 j. peut être assez sérieusement envisagée. Sachant que les femelles s'accouplent en moyenne lorsqu'elles sont âgées de 3 jours, nous avons tracé une seconde courbe indiquant, pour chaque jour, le nombre de femelles de plus de 3 jours restant en cage. La présence de quelques larves de 2^e stade, lors de comptages sous la cage après l'expérimentation, semble indiquer que des pontes ont échappé au contrôle journalier (dépôt dans les montants en bois de cages, par exemple).

(b) Evaluation de la fécondité maximale

Il nous a paru intéressant de compléter ces observations par une estimation de la fécondité maximale telle qu'on peut l'apprécier par comptage d'ovarioles et du nombre d'ovocytes mûrs.

Le nombre d'ovarioles a été observé sur 17 ovaires disséqués; il est en moyenne de 172 par ovaire, avec un écart type de 9,71. Il y a une probabilité de 95 % pour que le nombre réel soit compris entre 168,04 et 176,9. Cette donnée est du même ordre de grandeur que celle indiquée par Pesson (*in Grassé* 1951), qui note 100 à 150 ovarioles par ovaire chez les cigales.

Le nombre d'ovocytes chorionés par ovariole varie de 1 à 5 suivant l'âge de la femelle.

— A la naissance de la femelle, 70 % des ovarioles renferment un seul ovocyte chorioné.

— Une femelle de 1 jour possède 50 % de ses ovarioles ayant deux ovocytes chorionés et un troisième en fin de vitellogénèse.

— Chez les femelles de 4 jours, j'ai observé la composition moyenne des ovarioles suivante

— 2 ovocytes chorionés et 1 en fin de vitellogénèse	12,1 %
— 3 ovocytes chorionés	18,2 %
— 3 ovocytes chorionés et le 4 ^e en fin de vitellogénèse	51,5 %
— 4 ovocytes chorionés	9,1 %
— 4 ovocytes chorionés et le 5 ^e en fin de vitellogénèse	9,1 %

Le premier ovocyte mûr de chaque ovariole avait atteint sa taille maximale. Chez quelques rares femelles,

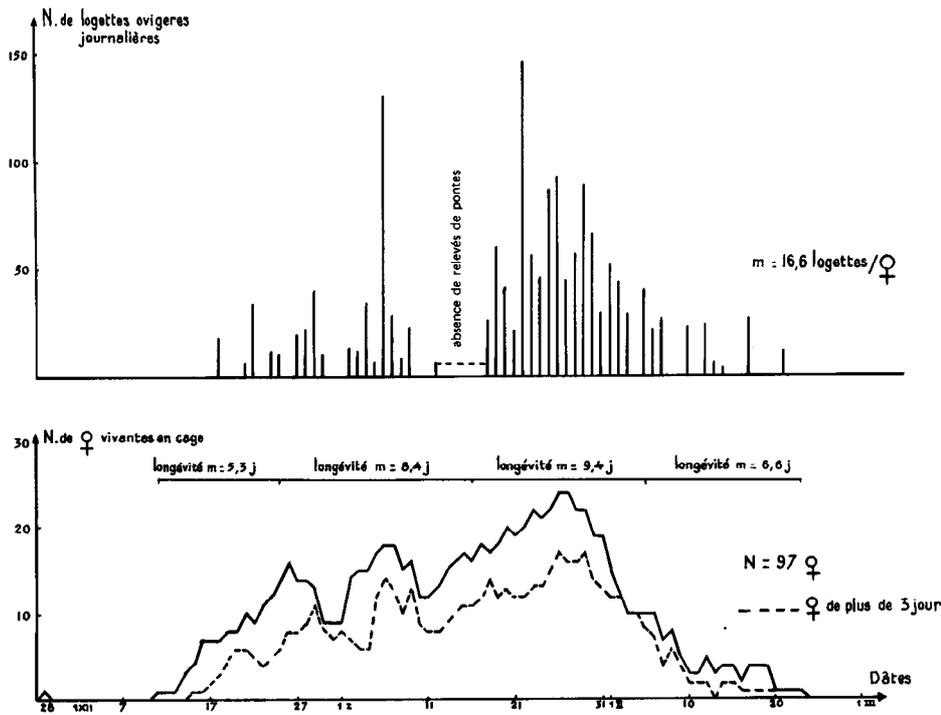


FIG. 17. — Nombre de logettes ovigères journalières en fonction du nombre de femelles. Cage 1.

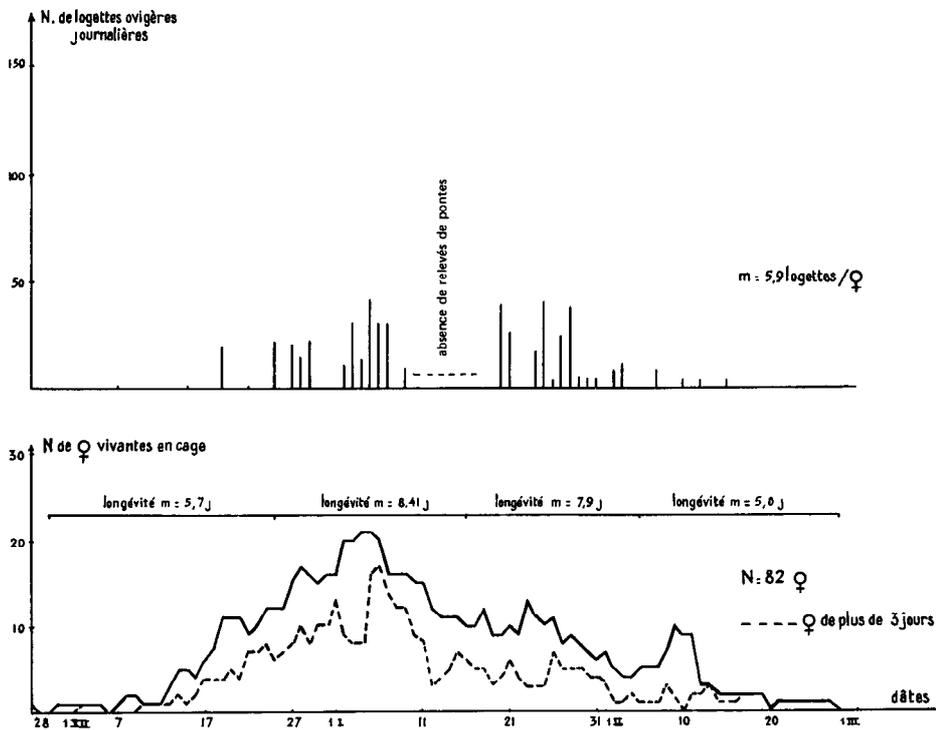


FIG. 18. — Nombre de logettes ovigères journalières en fonction du nombre de femelles. Cage 2.

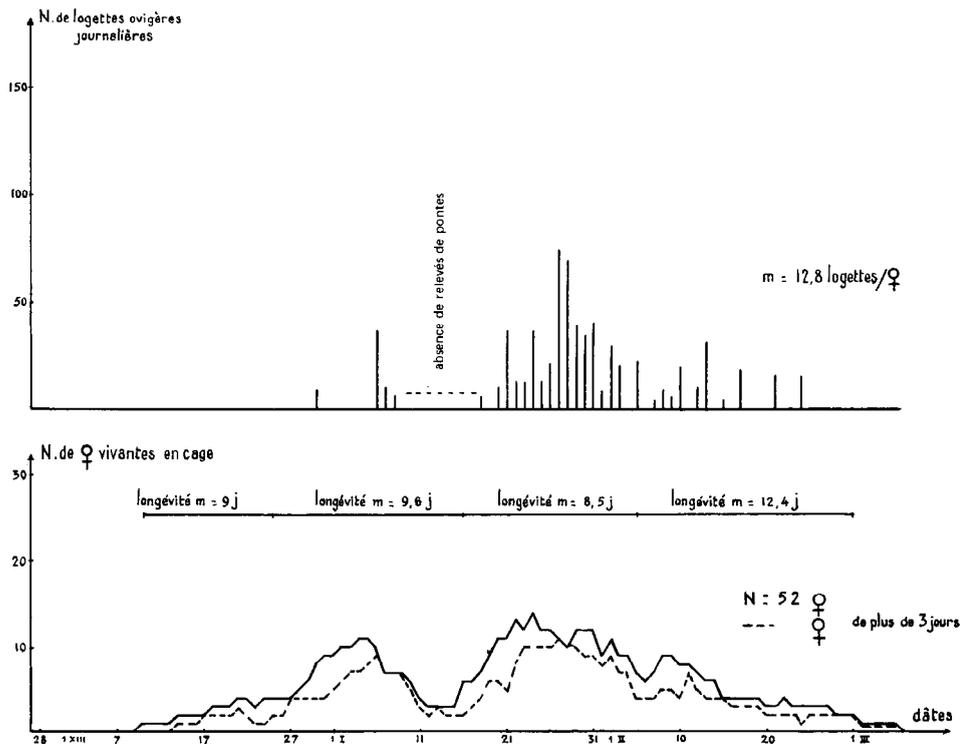


FIG. 19. — Nombre de logettes ovigères journalières en fonction du nombre de femelles. Cage 3.

âgées de 4 jours, nous avons également observé parfois 6 ovocytes par ovariole.

A la naissance de la femelle, les ovocytes chorionés n'ont pas tout à fait leurs dimensions définitives. Ils mesurent alors, en moyenne 1,39 mm de long et 0,36 mm de large. En deux ou trois jours, leur longueur atteint 1,97 mm en moyenne.

La fécondité potentielle de *Y. guttulata* est remarquable. Si l'on suppose que 4 ovocytes par ovariole ont le temps d'être émis au cours de la vie de l'adulte, on obtient un total de 1 376 œufs par femelle et un total de 2 064 œufs si les 6 ovocytes arrivent à maturité. Lors des dissections, nous avons dénombré 1 226 ovocytes chorionés chez une femelle âgée de 4 jours qui n'avait pas été fécondée.

Nous avons cependant pu observer un certain pourcentage de dégénérescence sur des ovocytes de femelles laissées sans mâle dès la naissance. Des observations *in vivo*, en solution physiologique après coloration au rouge neutre, ont montré que 7 % des ovarioles avaient un ovocyte en voie de résorption chez les femelles âgées de 3 jours. Cette dégénérescence atteignait généralement le 2^e, parfois le 3^e ovocyte. Le même phénomène peut se produire, à un degré moindre chez des femelles fécondées et nourries. Cette observation

peut être rapprochée de celle effectuée par Boulard (1965) chez *Cicada orni* concernant la dégénérescence des spermatozoïdes dans la poche dorso-vaginale de la femelle. L'apport alimentaire supplémentaire résultant de ce phénomène pourrait expliquer la différence du taux de dégénérescence des ovocytes entre les femelles fécondées et les femelles non fécondées. Cette dégénérescence est en elle-même un des facteurs qui expliquent que la fécondité maximale théorique n'est en pratique jamais atteinte.

(c) Comparaison du nombre de logettes ovigères à l'intérieur de la cage et à l'extérieur

En supposant que la population de cigales adultes était comparable à l'intérieur des cages et à l'extérieur, nous avons comparé en 1965-1966 le nombre de logettes ovigères obtenu en cages et sur des surfaces égales aux cages situées à proximité :

	Dans la cage N. de logettes	A l'extérieur N. de logettes	Rapport	Extérieur Cage
Cage 1	1 325	560		0,422
Cage 2	1 934	1 132		0,585
Cage 3	1 273	211		0,165

Il semble que ces différences puissent être imputées à la fois au prédatisme qui était très important et aux déplacements des adultes. En tenant compte des différents éléments d'appréciation proposés par Jour-dheuil (1965) dans sa formule

$$R = \frac{I}{I + S} \times (1 - M) \times O$$

où R = taux net de reproduction

S = sex ratio d'où $\frac{I}{I + S}$ = pourcentage de femelles

M = taux de mortalité jusqu'au stade reproducteur, d'où $1 - M$ = taux de survie

O = nombre moyen d'œufs fertiles émis par femelle,

nous avons essayé de calculer *grosso modo* le taux effectif de reproduction, en prenant comme base de référence une fécondité de 400 œufs par femelle (maximum obtenu en cage). A cet effet, nous avons utilisé les données déjà obtenues sur la fertilité des œufs, le sex ratio, la mortalité à chaque stade larvaire.

Afin de montrer comment des facteurs extérieurs aux cages interviennent pour réduire encore la population par rapport au nombre de référence de 400 œufs par femelle, nous avons étudié les cas des trois cages, indiqués; cas I, cas II, cas III, précédemment considérés, où les rapports entre l'extérieur et la cage étaient respectivement de 0,422, 0,585 et 0,165.

Pour 400 œufs émis par femelle en cage, il en subsiste à l'extérieur des cages :

	Cas III (0,165) 66,0 œufs	Cas I (0,422) 168,8 œufs	Cas II (0,585) 234,0 œufs
fertilité 68 % mortalité larvaire 94 %	44,88 LI	114,78 LI	159,12 LI
d'où survivantes 6 % sex ratio : 1/2	2,69 L 5 1,34 ♀	6,88 L 5 3,44 ♀	9,54 L 5 4,77 ♀
mortalité à la méma- morphose : 4,1 % survivantes : 95,9 %	1,29 ♀	3,29 ♀	4,58 ♀

Ces taux semblent assez voisins de ceux observés à Namakia où le taux d'accroissement de la population globale de cigales a été de 2,26 entre 1968 et 1969. De plus, la comparaison des niveaux de population de cigales, sur les mêmes champs en 1967 et 1969, indique un taux d'accroissement de 2,70 pour 2 ans.

Le schéma approximatif présenté ci-dessus ne tient pas compte des durées de cycle, de l'échelonnement des éclosions, de l'influence de la densité de population sur la longévité et la fécondité, facteurs qu'il serait nécessaire de préciser parmi d'autres pour avoir une image réelle des populations et pour essayer d'en prévoir l'évolution.

Après avoir analysé les caractéristiques des populations de *Y. guttulata* considérées dans un endroit donné et pendant une période donnée, nous examinerons maintenant les variations de ces populations sur l'ensemble des champs et d'une région à une autre pendant plusieurs années.

3.4. VARIATIONS DES POPULATIONS DE *Y. guttulata* DANS LES DIFFÉRENTES PLANTATIONS DE CANNE A SUCRE

3.4.1. Populations larvaires

(a) Nature des distributions des populations

Avant d'étudier les variations des populations, il faut signaler un caractère commun aux distributions obtenues lors des échantillonnages souterrains : quel que soit le champ considéré, la moyenne du nombre de cigales par sondage est voisine de l'écart-type. Il y a donc entre la moyenne et la variance une relation de type $s^2 = a m^b$, désignée sous le nom de Loi de puissance de Taylor (1961), (1965) dans laquelle :

- s^2 est la variance de la distribution obtenue dont m est la moyenne,
- a peut être considérée comme un facteur d'échantillonnage,
- b semble être un véritable indice d'agrégation (caractéristique de l'espèce, suivant Taylor (*in Southwood*, 1966).

Cette relation concerne une série continue de types de distribution allant de celles qui sont régulières, aux distributions à forte agrégation, en passant par celles régies par le hasard.

Le report, sur papier logarithme, des points représentant les couples variance-moyenne des distributions des populations de chaque champ, montre que l'ensemble de ces points peut être assimilé à une droite de pente 2. Ce cas particulier correspond à une loi de distribution Log-normale, ou loi de Galton-Mac Allister (1879) (*in Aitchison et Brown*, 1969). Les distributions suivant cette loi peuvent être ramenées à des distributions normales par un changement de variable du type : $X = \alpha \text{Log}(X + X_0) + \beta$. Malheureusement, l'estimation, même graphique des paramètres du changement de variable, est très difficile. Aussi avons-nous été obligés de procéder par approximation en considérant, avec une bonne vraisemblance mais sans preuves mathématiques, que les résultats des sondages

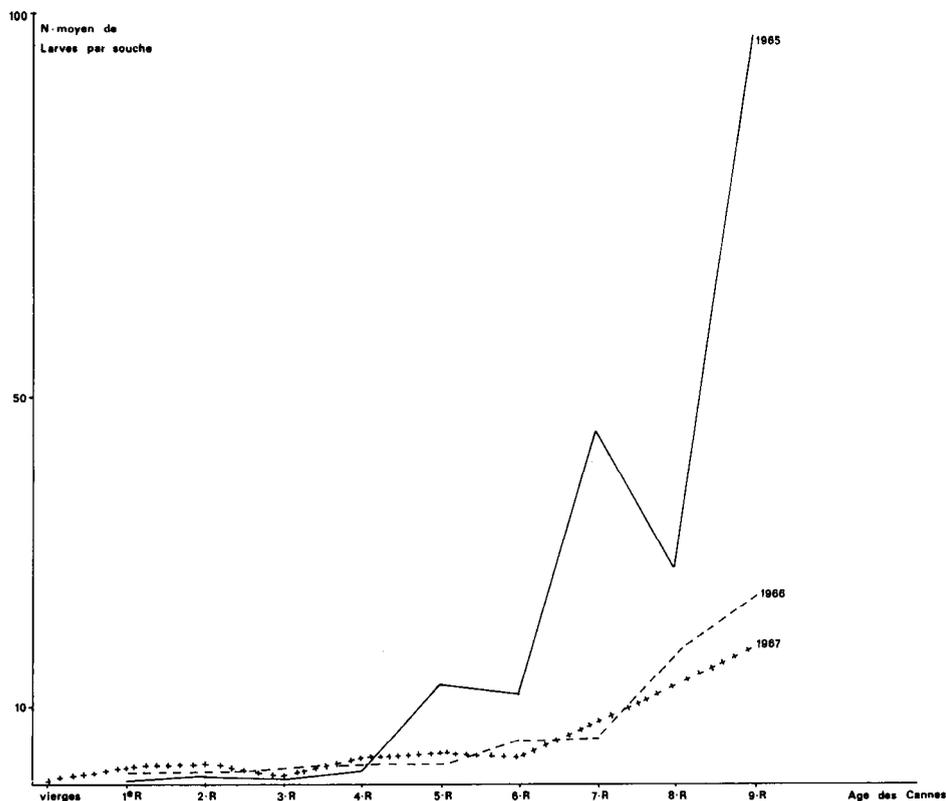


FIG. 20. — Variation du nombre moyen de cigales en fonction de l'âge des cannes (D.P.A.C.). Ambilobé 1965-1968.

dans les différents champs de même âge, pouvaient être considérés comme des échantillonnages d'une même population. C'est à partir de ce postulat, que les variations des moyennes et des variances des distributions ont été étudiées en fonction de l'âge des champs. Elles ont été calculées selon les méthodes habituelles.

(b) Etude des moyennes des distributions

Les résultats des sondages souterrains montrent que le nombre moyen de larves par souche varie en fonction de l'âge des champs.

Ce renseignement avait déjà été mis en évidence, en 1965, par le Service de Statistique de la Sucrierie d'Ambilobé, d'après une série de sondages plus ou moins normalisés.

Dubois (1966) en avait déduit une courbe d'accroissement correspondant à une fonction exponentielle. Sur la fig. 20, on voit très nettement que les champs en vierges et 1^{er}s repousses n'hébergent qu'une faible population de larves. A partir des 3^{mes} et 4^{mes} repousses, le niveau de population atteint un plateau assez élevé.

La canne étant une plante perenne, cultivée alors, dans l'ouest de Madagascar, pendant 10 ans environ, il semblait à première vue que la dynamique des populations de cigales, ainsi liées à l'âge de la plantation, doive s'étudier également sur 10 ans. Cependant comme l'exploitation comporte des champs de canne à tous les âges, il a pu paraître possible de mener beaucoup plus rapidement une telle étude, en comparant les moyennes des populations de Cigales par classes d'âge de champs. Il faut alors supposer au départ, d'abord que l'infestation reste constante pour les champs de même âge, (population totale en équilibre), ensuite que les lots de champs de même âge restent comparables tous les ans.

S'il en est bien ainsi, la comparaison de la situation des champs d'âges différents, une même année, permet d'établir une courbe représentant l'évolution des populations larvaires de cigales en fonction du temps, courbe que nous appelons D.P.-A.C., car elle exprime les variations de la densité de population en fonction de l'âge des champs. Après avoir établi cette courbe pour l'année 1965, (fig. 20), nous avons constaté que pour les suivantes, les courbes étaient différentes. L'une

au moins des deux hypothèses formulées plus haut était donc inexacte. En réalité, le taux d'infestation est variable ainsi que nous le verrons plus loin. Nous avons donc été obligés de comparer les courbes D.P.-A.C. de plusieurs années ce qui a été réalisé sur 4 ans à Namakia et 3 ans à Ambilobé.

La comparaison de ces courbes n'autorise pas de conclusions définitives sur la dynamique des populations mais permet, néanmoins, quelques constatations.

Après avoir présenté les courbes pour une seule année à Ambilobé et à Namakia, nous étudierons les variations entre les courbes d'une année à l'autre, dans ces deux régions :

— Variations au cours d'une même année :

A Ambilobé, fig. 20, la courbe D.P.-A.C. de 1965 est, à notre avis, typique d'un début de pullulation - très faible infestation dans les jeunes champs et accroissement important de la densité de larves à partir des champs en 4^{me} repousse.

Les champs en 9^e R. représentent seulement 2 % de l'ensemble planté en cannes. Avant 1965, aucun champ n'avait été labouré en raison de la pullulation de cigales. Sur cette courbe, il semble que l'on puisse distinguer un phénomène de périodicité à partir de la 4^e R. (accroissement brutal de la population entre les classes de 4^e R. et 5^e R., entre celles de 6^e R. et 7^e R. et enfin de 8^e R. et 9^e R.).

Par contre, à Namakia, fig. 21, les densités de population étaient déjà fortes au début des échantillonnages, aussi, cette périodicité dans l'accroissement de population n'apparaît-elle pas nettement entre deux classes de champs sur une même courbe D.P.-A.C. Les courbes des deux régions ne présentent donc pas la même allure, indiquant par là que l'infestation était à des stades différents dans les deux localités au moment où l'étude a commencé.

— Variations d'une année à l'autre :

Sur la figure 20, on voit que, à Ambilobé, les fortes densités de population larvaire ne sont établies que sur les champs âgés de 8 ans et plus. En 1966 et 1967, il y a eu labourage (*) de ceux de ces champs qui abritaient les plus fortes quantités de larves. Les courbes D.P.-A.C. de 1966 et 1967 traduisent ces modifications. Cependant les champs en vierges, 1^{re}, 2^e, 3^e et 4^e repousses supportent en 1966 et 1967 des nombres moyens de larves légèrement supérieurs à ceux observés en 1965. Cette augmentation résulte de la dispersion et de la réinfestation à partir des populations de champs à fortes densités de cigales, avant leur labourage. A Namakia, fig. 21, où la lutte

(*) La technique de lutte utilisée contre les populations de *Y. guttulata* a consisté en une destruction des larves par labourage des champs les plus infestés, les larves étant très sensibles à la dessiccation. Dans certains cas, la mise en jachère des champs parachevait l'assainissement.

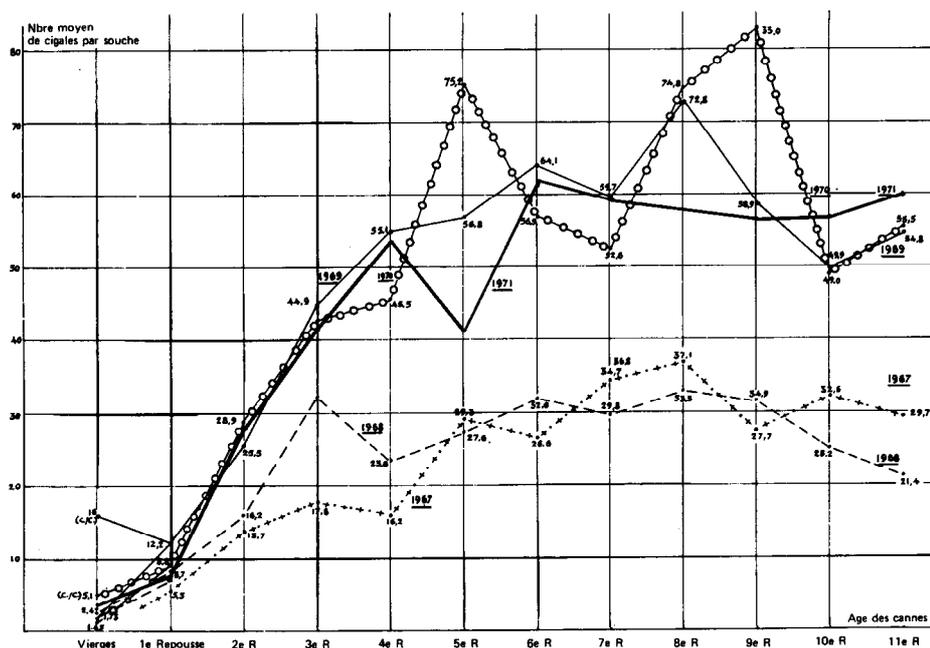


FIG. 21. — Variation du nombre moyen de cigales en fonction de l'âge des cannes (courbes D.P.A.C.). Namakia 1967-1971.

par labourage a été réduite et a commencé très tardivement par rapport au niveau des attaques, nous constatons les faits suivants :

— les courbes D.P.-A.C. de 1967 et 1968 coïncident presque.

A un autre niveau, celles de 1969, 1970 et 1971 en font autant, ce qui semble indiquer une périodicité de 2 ans dans l'accroissement des populations pour chaque classe d'âge de champ. Nous n'avons pas encore d'hypothèse, même conjecturale, pour expliquer cette périodicité de deux ans. Les résultats des sondages sont constitués en majeure partie de larves de stade 5 et la fraction la plus importante de la population larvaire est formée de larves à cycle de 2 ans. L'accroissement des populations larvaires observé entre 1968 et 1969 proviendrait de sorties massives d'adultes pendant la saison des pluies 1967-1968. Etant donné la périodicité de 2 ans que nous avons constatée, on pouvait s'attendre à observer un nouvel accroissement de population larvaire entre 1970 et 1971, qui serait lié à des sorties massives d'adultes pendant la saison des pluies 1969-1970. La courbe D.P.-A.C. de 1971 apparaît cependant beaucoup plus plate et régulière, tout en restant au même niveau que celles de 1969 et 1970. Il semble que les efforts très importants

réalisés à partir de 1969, aient réussi, en 1971, à maîtriser l'expansion de la population, sans toutefois amener un recul sensible.

● le plateau sur les courbes correspond à un niveau de population beaucoup plus élevé en 1968 et 1970 que les années précédentes. Il signifie qu'à partir d'une certaine densité de larves, pour une même année, l'infestation reste à peu près constante, quel que soit l'âge des champs. La hauteur de ce plateau dépend de la population totale de cigales sur l'ensemble du domaine;

● le début des courbes est décalé sur la gauche chaque année ce qui traduit un accroissement annuel des densités de cigales que supportent les jeunes champs;

● les variations des 2 courbes D.P.-A.C. 1969 et 1970 que nous constatons à partir de la classe des 7^e repousses sont dues à la lutte par labourage qui a porté sur des champs âgés ayant une population de cigales élevée.

La figure 22 montre l'accroissement moyen des populations de cigales des mêmes champs d'une année à l'autre. Les courbes sont visiblement parallèles. Sur chacune d'elles, on remarque un pallier entre 1967 et 1968 et un autre entre 1969 et 1970; ces palliers

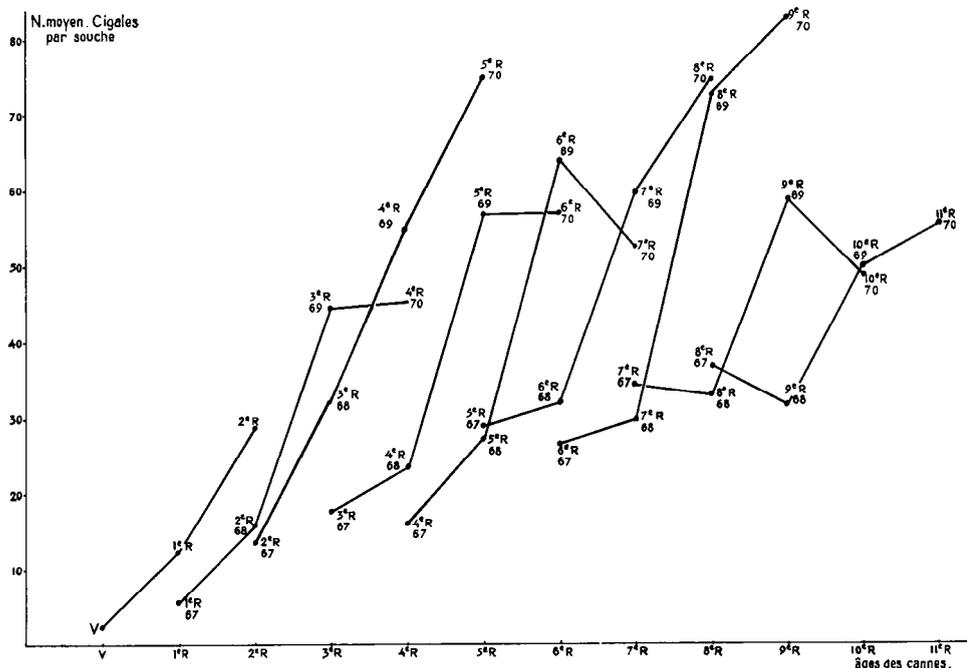


FIG. 22. — Courbes d'accroissement du nombre moyen de cigales pour les mêmes champs d'une année à l'autre Namakia 1967-1970.

traduisent le faible accroissement de population entre les années citées, tandis que le plus fort accroissement est représenté par les segments de courbe presque verticaux. Nous retrouvons là, sous une forme différente, le phénomène de brusque augmentation de population tous les deux ans.

(c) *Etude des variances des distributions de population*

Rappelons que, dans les distributions larvaires de *Y. guttulata*, la moyenne et la variance sont liées, en première approximation, par la relation : $s^2 = am^2$.

Toutefois, si l'on examine les chiffres de plus près, on constate que cette relation n'est pas constante mais présente quelques variations dont nous nous proposons de donner une idée en essayant de les interpréter. Dans tous les cas que nous allons étudier, nous constaterons les deux faits suivants : d'une part, les populations de cigales tendent à devenir plus homogènes dans les champs plus âgés et fortement infestés, d'autre part, les champs jeunes qui se réinfestent ont, au contraire, des populations larvaires faibles mais très hétérogènes.

— Changement de la variance en fonction du temps dans divers cas

Lorsque la moyenne de la population d'un champ augmente d'une année à l'autre, la variance augmente également en suivant sensiblement la relation indiquée. Cependant, lorsque, dans un champ donné, la moyenne du nombre de larves reste constante, on assiste à une diminution de la variance. Nous citerons quelques exemples de ce fait observé à Namakia :

Champ 140	en 1969	m = 46	$s^2 = 1\ 277$
	en 1970	m = 45	$s^2 = 163$
Champ 141	en 1969	m = 30	$s^2 = 500$
	en 1970	m = 33	$s^2 = 164$
Champ 221	en 1969	m = 55	$s^2 = 3\ 304$
	en 1970	m = 55	$s^2 = 1\ 026$

Cette tendance à l'homogénéisation, bien mise en évidence par la diminution de la variance correspond d'ailleurs à ce qu'on peut observer directement d'une manière plus approximative : à partir d'un foyer initial de forte population de larves de *Y. guttulata*, il y a évolution centrifuge et bientôt se réalise une répartition plus homogène des cigales sur l'ensemble d'un champ. Ce phénomène est lié à la fois à la dispersion de la population propre au champ et à l'apport important de populations extérieures, lorsqu'un champ fortement infesté existe à proximité. Il peut donc se produire plus ou moins vite, en fonction de l'environnement.

— Relation variance-moyenne par classes d'âge de champs

Si nous traçons sur un même graphique, en coordonnées logarithmiques les points correspondant aux moyennes et aux variances par classes de champs de même âge (fig. 23), nous constatons qu'en 1968, par exemple, les points correspondant aux classes des vierges, 1^{re}, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e repousses sont sensiblement alignés. Par contre, pour les champs très âgés, les points représentant les couples moyenne-variance forment un nuage relativement dense et peu étendu. La moyenne et la variance restent constantes quel que soit l'âge des champs. Cette particularité correspond aux plateaux des courbes D.P. - A.C. déjà commentés et s'explique également par les départs d'une partie des insectes des champs très infestés vers les jeunes champs et la formation d'un équilibre à un niveau élevé de population.

Les différentes droites, tracées d'après les données de 4 années d'expérimentation à Namakia et portées sur un même graphique (fig. 24) montrent entre elles des différences de pente assez faibles. Cependant nous

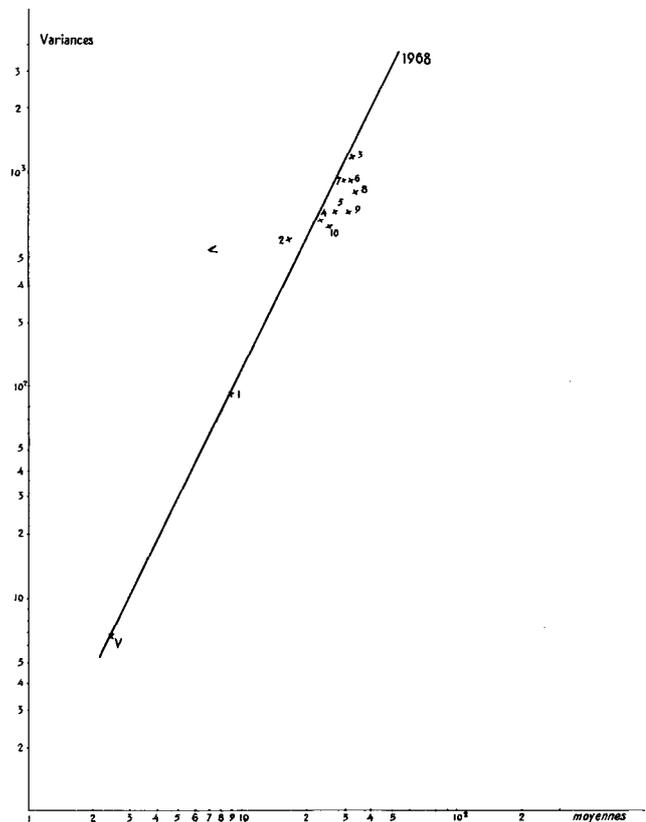


FIG. 23. — Relation entre les moyennes et les variances des populations de cigales par classes d'âge de champ en 1968.

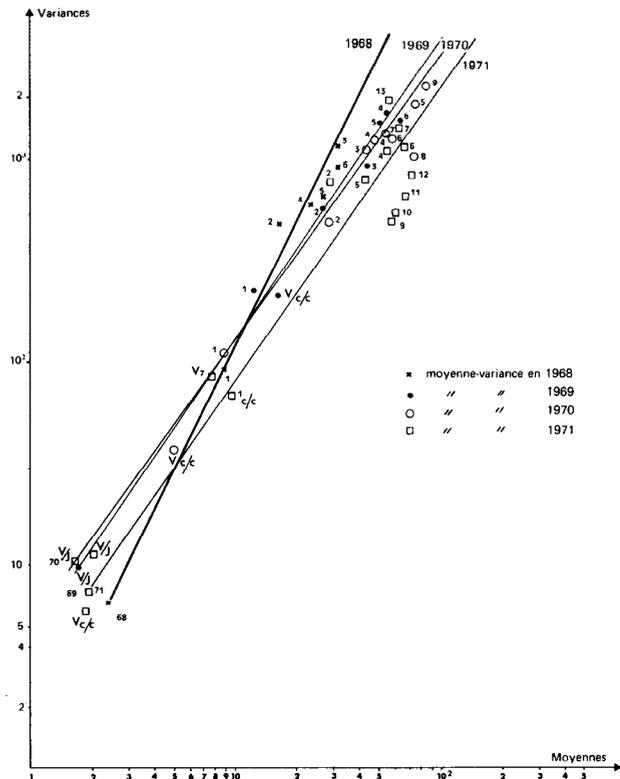


FIG. 24. — Relation entre les moyennes et les variances des populations de cigales par classes de champ. Namakia 1968-1969-1970-1971.

constatons que les droites obtenues pour les années 1969 et 1970 sont presque confondues tandis que celle tracée d'après les données de 1968 a une pente différente, sensiblement plus forte. La droite correspondant à 1971 est parallèle à celle de 1970 et par sa situation montre soit une baisse des moyennes soit une tendance à l'homogénéité, ce qui est confirmé par l'examen des courbes D.P. - A.C.

Entre 1968 et les années suivantes nous assistons donc à une légère diminution de l'indice b de Taylor ou indice d'agrégation qui, d'après Southwood (1966), serait une constante spécifique. Ces variations sont toutefois trop peu importantes pour qu'on puisse en tirer une conclusion définitive. Nous remarquons cependant actuellement une hétérogénéité croissante dans les populations des champs en vierges, tandis qu'une homogénéisation semble se produire dans les populations de cigales des champs plus âgés.

(d) Niveau d'équilibre des populations larvaires

Nous avons déjà constaté, tant sur les courbes D.P. - A.C. que sur les représentations des couples

moyenne-variance, qu'à partir d'un certain âge de champ, il y avait une infestation uniforme. Ceci peut faire penser à la formation d'un niveau d'équilibre dans les populations. Pour déceler ce phénomène nous avons porté sur un même graphique, fig. 25, 26, 27, les points correspondant aux variations de population de chaque champ. L'abscisse de chaque point est la densité de population l'année n et l'ordonnée, celle du même champ l'année $n + 1$. Pour des raisons de clarté du graphique, nous avons choisi, pour les abscisses une unité double de celle des ordonnées, par conséquent la droite passant par l'origine et de pente apparente $1/2$ représente les populations en équilibre. De même les droites de pente apparente 1 et 1,5 correspondent respectivement aux champs dont les populations ont doublé ou triplé en une année. L'examen de ces courbes montre que :

- pour une population initiale, en 1968 par exemple, comprise entre 0 et 10 cigales par souche, cette population en 1969 a plus que triplé;
- entre 10 et 25 cigales à l'origine, les populations peuvent doubler ou tripler l'année suivante;
- de 25 à 35 cigales, le nombre de larves par souche devient double;
- à partir de 35 cigales en 1968, la population est, en moyenne, inférieure au double de la population initiale. Il y a un changement de pente de la courbe moyenne d'accroissement des populations, qui tend à devenir parallèle à l'axe des abscisses. Cette « parallèle » signifie que, pour les densités de populations supérieures à 35 cigales par souche en 1968, et quelle que soit la valeur atteinte, l'infestation moyenne résultante a été environ de 70 cigales par souche en 1969.

L'équilibre moyen observé se situe donc, en 1969, à environ 70 cigales par souche.

Les niveaux d'équilibre sont cependant plus bas chaque année (fig. 26, 27 et 28). La population globale a augmenté régulièrement entre 1968 et 1970. Elle est passé d'environ 344,1 millions en 1968 (avant déchicotage) à 610 millions en 1969 et 618,6 millions en 1970 (*). L'explication de cette baisse du niveau d'équilibre nous paraît devoir être recherchée dans la tendance, déjà constatée (fig. 23 et 24), à l'homogénéisation de la population de cigales. A partir d'un type « contagious », la population se rapprocherait du type « regular » défini par Southwood. Il est à remarquer que les accroissements de population restent toujours très importants dans les jeunes champs (à

(*) Cette évaluation a été réalisée en multipliant le nombre moyen de larves par souche obtenu lors des sondages pour 1 champ par le nombre de souches à l'ha puis le nombre d'ha pour le champ considéré, puis en cumulant les résultats obtenus.

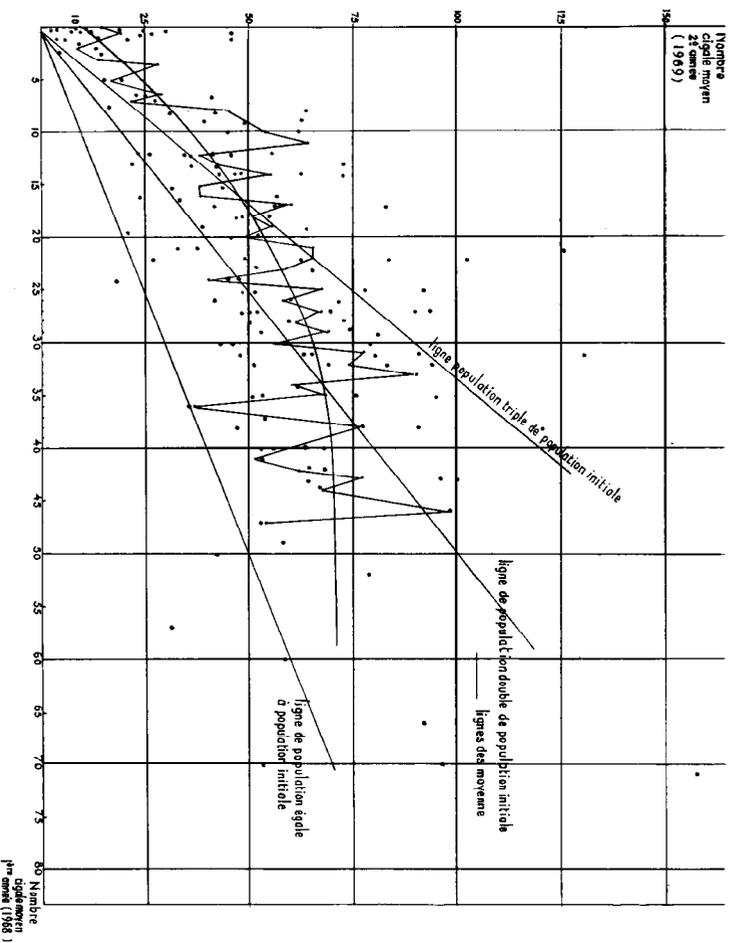


Fig. 25. — Accroissement de la population larvaire en fonction du nombre moyen initial de larves. Namakia 1968-1969.

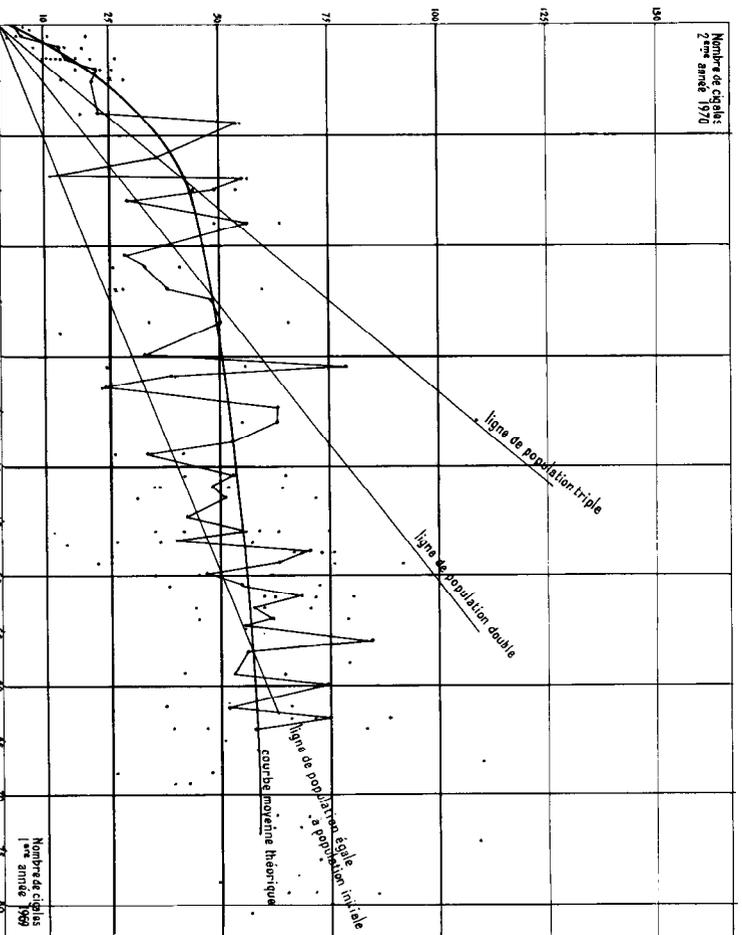


Fig. 26. — Accroissement de la population en fonction du nombre initial de larves. Namakia 1969-1970.

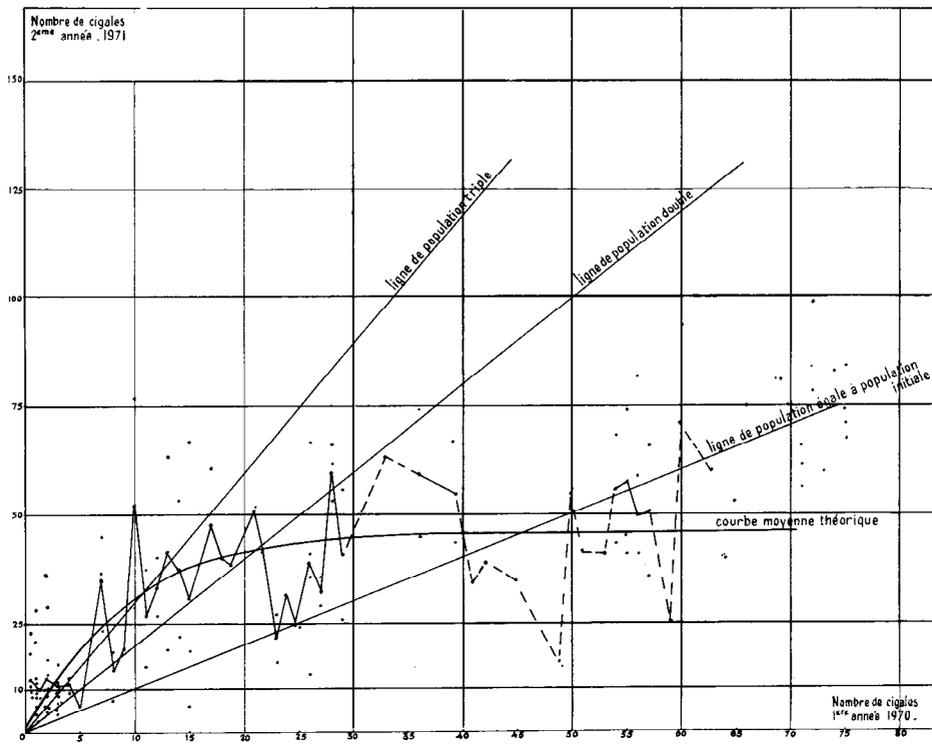


FIG. 27. — Accroissement de la population larvaire en fonction du nombre initial de larves. Namakia 1970-1971.

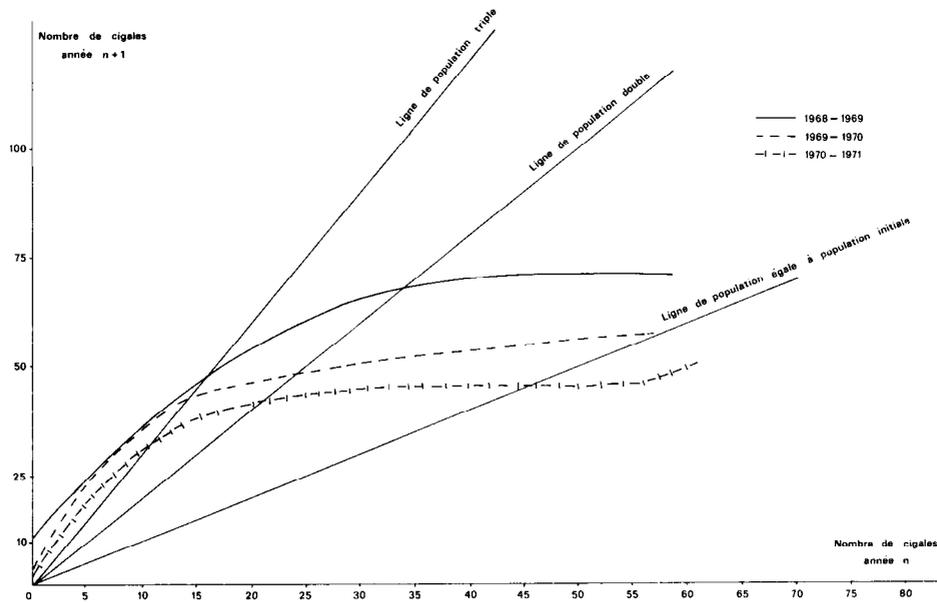


FIG. 28. — Comparaison des lignes d'accroissement moyen entre 1968 et 1971.

très faible population initiale). La dispersion des adultes doit donc s'effectuer à partir d'un niveau de population moyen plus bas chaque année.

La dispersion est uniquement le fait des adultes, les déplacements horizontaux de larves souterraines étant limités à quelques décimètres. Nous avons eu l'occasion d'observer une fois l'importance de ces déplacements d'adultes sur un champ en vierge à proximité d'un champ très infesté. Il y a eu transfert massif des adultes sur le jeune champ, ce qui a été confirmé par des échantillonnages souterrains l'année suivante. De nombreux autres résultats de sondages nous ont amené à la conclusion que les transferts d'adultes sur les jeunes champs dépendaient essentiellement de leur environnement.

Les parts respectives de la saturation et de la dispersion dans l'obtention de l'équilibre sont difficiles à évaluer. On peut toutefois penser que la quantité d'adultes quittant un champ est plus importante dans les champs très infestés.

3.4.2. Populations d'adultes

(a) Dispersion

La dispersion est considérée par Andrewartha et Birch (1954) comme l'activité normale de la plupart des espèces, à quel stade que ce soit de leur vie et elle pourrait être indépendante de la densité de population, si l'on en croit les travaux de Davidson et Andrewartha (1948), sur *Thrips imaginis*. Toutefois il y a de nombreuses observations qui mettent en évidence l'influence de la densité sur les phénomènes de dispersion et de migration. Nous citerons par exemple le cas des criquets, des pucerons, (voir la mise au point de Solomon, 1957).

Les dispersions des Homoptères supérieurs ont été très peu étudiées, hormis celles des Aphididae et des Cicadellidae, qui sont rapportées par Johnson, 1969. Cependant, à six occasions, des migrations de cigales ont été signalées par Beebe (1951), lors de 3 ans d'observations au col de Portachuela (Vénézuéla) à 1 136 m d'altitude. Ce furent le plus souvent des cigales de grande taille mais, en juillet 1948, Beebe a observé, en quelques minutes, le passage de 19 petites cigales vertes qui étaient, d'après lui, des *Taphura* sp.

Par ailleurs, dans une analyse des peuplements verticaux des couches aériennes, Glick 1939, lors d'observations portant sur 1 600 m de dénivellation, signale la présence d'une Cicadidae à 70 m de hauteur. Ces diverses études ne nous ont apporté aucun renseignement sur les distances que peuvent parcourir les

cigales, données indispensables pour apprécier la capacité de dispersion de ces insectes.

Les observations rapportées ci-dessus ont été effectuées de jour. L'influence de la température sur l'activité de vol de quelques insectes est, en effet, bien connue. Le Berre (1953), l'a montrée chez *Leptinotarsa decemlineata* où il y a corrélation étroite entre la température et l'envol des insectes. Heath, (1967), a également observé que les principales manifestations du comportement de l'adulte de *Magicicada cassini* étaient liées à la température, (celle de l'environnement et celle du corps de l'insecte). Toutefois, d'après lui, le vol des femelles est moins sous la dépendance de ce facteur que celui des mâles. A Madagascar, nous n'avons personnellement observé que les déplacements individuels et diurnes des cigales. Cependant Syfrig nous a signalé avoir assisté à un déplacement de *Y. guttulata*, à la tombée de la nuit. Une partie de ce vol, (en particulier les mâles), avait été attirée par la lumière des vérandas. Dans les champs de cannes, de tels vols massifs peuvent passer complètement inaperçus, surtout le soir.

Les résultats déjà présentés nous ont conduit à étudier la dispersion de *Y. guttulata* à partir de populations importantes d'adultes en champs de cannes à Ambilobé.

— Processus expérimental

Afin d'étudier les possibilités de dispersion des cigales, nous avons procédé à des marquages et recaptures d'adultes. Il s'agissait de marquer puis de lâcher une très grande quantité de *Y. guttulata*, sur une surface assez réduite, dans le minimum de temps, puis de procéder à des recaptures, en prospectant le plus de terrain possible autour du lieu de marquage. Le but était d'essayer de déterminer les distances maximales que peut couvrir cet insecte et les directions préférentielles de déplacement si elles existent.

La technique de marquage devait tenir compte de la végétation importante, à cette époque de l'année, et du fait que les tiges de cannes, déjà hautes, commencent à se coucher. *A priori*, le marquage par éléments radioactifs était séduisant, cependant il présentait les inconvénients suivants :

- difficultés de marquer souche par souche plusieurs hectares;

- danger que présentent de grandes surfaces marquées avec un élément radioactif du fait de la consommation traditionnelle de la canne par les ouvriers;

- difficulté de détection des cigales marquées à travers le feuillage au moyen des détecteurs de terrain disponibles;

- impossibilité d'obtenir des renseignements sur la longévité, le marquage étant continu.

Pour ces différentes raisons, après avoir envisagé le marquage radioactif, nous avons préféré utiliser le marquage à la peinture, nous référant aux essais de Teteftort (1963) sur les criquets. Cet auteur avait employé la peinture à l'huile; sur ses conseils, nous avons essayé la gouache Paillard, d'usage plus aisé et moins onéreux. Cette technique présentait de plus les avantages suivants :

- non toxicité de la gouache pour les insectes; adhérence satisfaisante et persistante. Des essais ont montré que les marquages subsistaient sans délayage;
- possibilité de changer de couleur à chaque opération de marquage.

Les équipes de marquage comprenaient chacune 3 ouvriers qui capturaient les cigales, les marquaient à la peinture sur le thorax et les relachaient aussitôt en inscrivant leur sexe sur une fiche. Chaque équipe prospectait un interligne de canne. Les équipes de recapture étaient constituées de 2 ouvriers : l'un d'eux notait la couleur et le sexe, tandis que l'autre mesurait la distance entre le point de recapture et le début du rang prospecté. Après avoir conçu ce protocole, nous avons surveillé attentivement toute l'exécution en coordonnant et contrôlant toutes les opérations avec l'aide du responsable du Service Expérimentation d'Ambilobé.

— Conditions de réalisation

Les endroits de marquage ont été choisis en fonction des caractéristiques suivantes :

- présenter une population d'adultes importante;
- être entourés de champs jeunes et de différentes barrières naturelles (rivières, routes, jachères...);
- avoir une végétation assez dense pour éviter l'action des pique-bœufs, prédateurs actifs des adultes en champ à faible végétation.

Selon ces critères, deux parcelles ont été choisies, distantes de 6 kms l'une de l'autre et ayant respectivement 0,7 ha et 2,5 ha de superficie. L'expérience se fit au moment des sorties maximales d'adultes. Le marquage commença à 5 heures du matin et dura jusque vers 10 heures. En effet, pendant cette période, les cigales venant juste de se métamorphoser, sont encore accrochées à leurs exuvies et les autres manifestent une activité réduite.

Chaque fois, les recaptures ont eu lieu, le premier jour à proximité du lieu de marquage et le second jour à des distances plus éloignées. Dans un souci de vérification, toute cigale recapturée a été conservée. Les secteurs de prospection ont été alternés afin de laisser aux adultes la possibilité de partir plus loin. Des passages réguliers sur les lieux de marquages nous ont permis d'essayer d'estimer la proportion de cigales restant en place et d'avoir des renseignements sur la longévité.

La vie de l'adulte étant relativement brève, il fut nécessaire d'employer un personnel nombreux (*) : à chaque essai, 40 ouvriers par jour ont procédé aux marquages et 108 par jour aux recaptures, les adultes étant capturés à la main.

— Résultats

● marquages :

34 000 cigales (16 936 et 17 065), ont été capturées, marquées puis relâchées au cours de 5 journées.

Dans le schéma expérimental, 14 mêmes lignes de cannes ont été visitées pendant 3 jours consécutifs et toutes les cigales s'y trouvant ont été repérées à la peinture :

- le premier jour, il a été marqué 1 710 adultes;
- le second jour, il a été marqué 1 139 adultes; (n'ayant pas été marqués précédemment).
- le troisième jour, il a été marqué 1 195 adultes; (n'ayant pas été marqués précédemment).

Le fait que le nombre de cigales, repérées le deuxième et le troisième jour soit sensiblement le même, est assez intéressant. Tout en tenant compte des possibilités de déplacement des cigales et de la perturbation créée par le passage, on peut penser que ces derniers nombres correspondent aux émergences d'adultes éclos dans la nuit précédant le marquage. Les 33 % de cigales supplémentaires marquées le premier jour pourraient donc représenter les adultes de plus de 1 jour, restant encore dans la parcelle. Pendant cette même période, le nombre de sorties journalières observé dans les cages a été constant. Les adultes de plus de 1 jour constituaient alors les 85 % de la population en cages. On voit donc que le pourcentage de cigales de plus de 1 jour observé en champ est nettement inférieur à celui en cages. Cette différence peut avoir deux causes qui s'ajoutent sans doute :

— la dispersion des adultes et leur départ du lieu de marquage;

— une mortalité plus importante que dans les cages, pouvant être attribuée en grande partie aux prédateurs, les conditions écologiques dans les cages et dans le champ restant par ailleurs très voisines.

● Recaptures :

Lors de dispersion au hasard, comme cela semble être le cas pour *Y. guttulata* en champ de canne, une étude statistique se révèle pratiquement impossible (Johnson, 1969), car le nombre de recaptures dans toutes les directions est trop restreint.

(*) Nous remercions ici M. Meunier, Directeur de la Culture et M. Malinge, Chef du Service Expérimentation de la SOCUMAV Ambilobé pour avoir mis ce personnel à notre disposition et nous avoir apporté une aide précieuse lors du déroulement de ces opérations.

Nous avons obtenu les résultats suivants :

Premier lieu de marquage :

— recaptures à proximité (distance moyenne 100 m) en % de la population marquée : 10 % des ♂ 8 % des ♀ ;

— recaptures à longue distance un mâle et une femelle âgés au moins de 2 jours ont été capturés à 1,2 km à l'est du lieu de marquage.

Second lieu de marquage :

— recaptures à proximité :

	♂	♀
• 1 jour après marquage	3,7 %	3,0 %
• 2 jours "	3,0 %	3,1 %
• 3 jours "	4,4 %	5,0 %

Le tableau IX indique les recaptures réalisées dans un rayon de 500 m en prenant pour origine la lisière de la parcelle de marquage la plus proche du lieu de capture.

Nous voyons que, un jour après le marquage, la majorité des adultes a été recapturée entre 0 et 30 m. Il y a peu de différence entre les distances parcourues deux jours et trois jours après le marquage. Cependant, les adultes après trois jours étaient tous partis à plus de 30 m.

Les directions du vent, notées pendant la période considérée, s'inversent au cours de la journée, (vent de terre, vent de mer), sur un axe sud-est-nord-ouest. Les recaptures ont été enregistrées dans toutes les directions et les adultes étaient généralement isolés les uns des autres. Cependant, nous avons remarqué un

TABLEAU IX

Plus petite distance	1 jour après le marquage			2 jours après le marquage			3 jours après le marquage			4 jours après le marquage		
	♂	♀	T	♂	♀	T	♂	♀	T	♂	♀	T
0 - 30 m	2	4	6	2	1	3	0	0	0			
30 - 60 m	1	1	2	1	1	2	1	2	3			
60 - 90 m	2	1	3	0	3	3	2	2	4			
90 - 120 m	1	1	2	2	1	3	3	4	7			
120 - 150 m	1	2	3	2	3	5	1	1	2	pas prospecté		
150 - 180 m	2	1	3	1	1	2	0	1	1			
180 - 250 m	1	1	2	1	1	2	0	2	2	1	1	2
250 - 400 m				2	1	3	2	1	3	3	2	5
+ de 400 m				0	1	1	1	0	1	1	0	1

petit rassemblement de 18 cigales à 120 m au nord-est du lieu de marquage. Tous ces insectes ont été récoltés sur une surface de 100 m² environ.

— recaptures à longue distance :

Le tableau X ci-après indique ces recaptures :

TABLEAU X

Sexe	Distance	Nombre de jours après marquage	Vitesse moyenne journalière
1 ♀	1 000 m	4	250 m
1 ♂	1 200 m	4	300 m
1 ♂	2 200 m	2	1 100 m
1 ♂	2 100 m	6	350 m
1 ♂	2 800 m	7	400 m
1 ♀	2 900 m	6	480 m

En conclusion, nous noterons que :

— Le comportement de dispersion semble être le même pour les mâles et les femelles.

— La vitesse maximale de déplacement observée a été de 1 100 m par jour.

— Les espaces nus ou non plantés en canne tels que routes, rivières, canaux, jachères ne constituent pas un obstacle infranchissable; une rivière large de 250 m a été franchie d'une seule traite par des cigales. Le fait semble toutefois suffisamment exceptionnel pour que de tels espaces nus puissent être utilisés comme barrières au cours d'une opération de lutte.

— Aucun déplacement massif n'a été constaté, bien qu'un certain regroupement ait été noté à 120 m environ du lieu de marquage. De même, nous n'avons pu mettre en évidence un axe préférentiel de déplacement.

— La distance maximale observée, près de 3 km, a été parcourue par une femelle. Cependant, après cette expérimentation, M. Garcia (*) a capturé un exemplaire de *Y. guttulata* à 5 km au large de la côte en direction des Iles Mitsio où cette espèce existe. Ce déplacement à grande distance a pu être favorisé par le vent.

(*) M. Garcia, responsable de Port Saint Louis à Ambilobé.

(b) Action des prédateurs :

Myers, 1929, donne une large bibliographie des parasites et prédateurs de cigales. Les ennemis des cigales japonaises ont été étudiés par Kato (1956) et Ohgushi (1953) qui a découvert un lépidoptère *Epipomponia nawai* Dyar, (Epipyropidae), parasitant les adultes de certaines espèces. Les Epipyropidae sont bien connus pour s'attaquer aux homoptères, principalement aux Fulgoridae (Westwood, 1876; Kato, 1940; Iwase, 1950). Cette famille est représentée à Madagascar mais n'a pas été observée s'attaquant à *Y. guttulata*.

L'influence de ces ennemis et leur rôle dans la dynamique des populations ont toutefois été relativement peu étudiés, en dehors de Lloyd et Dybas, (1966), qui insistent sur le rôle des prédateurs vertébrés, en particulier des taupes, dans l'évolution des populations de cigales périodiques.

En champ de cannes à sucre, à Ambilobé, nous avons eu l'occasion d'observer quelques prédateurs ayant un rôle régulateur non négligeable sur les populations de *Y. guttulata*.

— Un hyménoptère Stizidae, *Sphecius grandidieri*, (photo 7) attaque les adultes, les paralyse et les jeunes larves de *Sphecius* se nourriront de cigales encore en parfait état de conservation. C'est là un comportement général décrit chez les *Sphecius* par Fabre (1897). Marlatt, (1907) et Dambach et Good (1943) ont observé ce comportement de prédation pour des cigales américaines. A Madagascar *Sphecius grandidieri* est largement répandu dans les biotopes naturels de *Y. guttulata*.

— Des fourmis prédatrices de larves au moment de la métamorphose des adultes et de l'éclosion des larves ont été signalées par Dubois (1966). Ce sont *Tetramorium blockmanni* Forel et *Pheidole megacephala* Fab.

— Un petit mammifère de la famille des Centetidae, *Centetes ecaudatus*, communément appelé « Tenrec » ou « hérisson malgache », réduit les populations de *Y. guttulata* en se nourrissant de larves nymphoïdes,

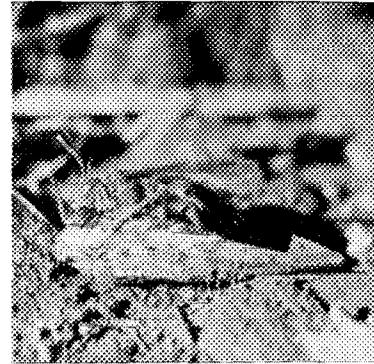


PHOTO 7. — *Sphecius grandidieri* paralysant un adulte de *Yanga*.

dans le sol et en surface, ainsi que d'adultes juste métamorphosés. Malheureusement, le « Tenrec » constitue pour la main-d'œuvre locale un met très recherché. La chasse dont il est lui-même l'objet diminue d'autant son action sur les populations de cigales.

— Mais de tous les prédateurs, ce sont les pique-bœufs, *Bubulcus ibis ibis*, ou « Kilandy » malgache, qui nous paraissent avoir une action prépondérante.

Alors qu'ils se nourrissent d'organismes tels que vers de terre, crustacés d'eau douce, criquets, etc., dès que les populations de Cicadidae se sont accrues dans les champs de canne à Ambilobé, ces oiseaux ont adopté un régime alimentaire presque uniquement composé de cigales : mangeant des adultes pendant la saison des pluies et des larves au moment des labours (photo 8). Un tel changement de comportement a déjà été observé chez d'autres espèces d'oiseaux par Mc Atee, (1920), Howard (1937), Riis (1940), lors de l'émergence d'adultes de cigales périodiques.

Les pique-bœufs parcourent les champs de cannes très tôt le matin et le soir peu avant la tombée de la nuit, c'est-à-dire aux deux moments de la journée où l'activité des Imago est réduite.

Tous ensemble, ils prospectent les rangées de cannes en avançant de front. Ils préfèrent chercher les cigales dans les champs où la végétation est moins importante,



PHOTO 8. — Pique-bœuf derrière une charrue.

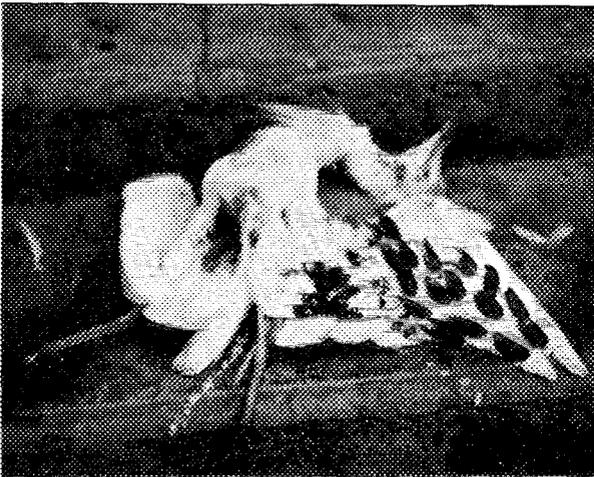


PHOTO 9. — Contenu stomacal d'un pique-bœuf.

soit par suite d'une très forte infestation, soit en raison des coupes tardives.

La consommation est assez importante : un de ces oiseaux, abattu après son repas du soir, portait dans son estomac, 16 adultes de *Y. guttulata* et 14 paires d'œufs, restes sans doute de la digestion du matin, ce qui porte à 30 cigales environ, le total ingéré en 24 heures dans les conditions naturelles, photo 9. Mais, en alimentation forcée, un pique-bœuf adulte, gardé en cage, peut manger en moyenne 90 cigales par jour. Il est capable d'engloutir 18 cigales en quinze minutes. Les pique-bœufs nourrissent également leurs petits avec des cigales qu'ils régurgitent. C'est ainsi que nous avons retrouvé des débris de *Y. guttulata* sous les nids de ces oiseaux, dans une héronnière située dans une mangrove à palétuviers, à 3 km des premiers champs de canne. L'estomac d'un oisillon ne volant pas encore contenait plusieurs adultes de cigales.

L'action prédatrice de *Bubulcus ibis* est donc très intéressante pour la limitation des populations de cigales, et d'autant plus que ces oiseaux sont toujours nombreux : plusieurs vols de 100 à 300 individus ont fréquemment été observés alors qu'ils prospectaient les champs de cannes. La population totale évaluée *grosso modo* était de l'ordre de 4 000 en 1965 à Ambilobé; elle paraissait être le double en 1971 alors que les populations de cigales étaient en nette régression depuis 1968.

L'influence des pique-bœufs a pu être vérifiée sur une surface limitée très infestée.

Des cigales ont été marquées en fin de nuit et des recaptures ont eu lieu 1 heure après l'arrivée des oiseaux. 12 % seulement des cigales marquées ont été retrouvées alors qu'elles ne manifestaient encore aucune activité.

Lors d'un autre essai, effectué dans les mêmes conditions, 5 % seulement ont pu être retrouvés.

Une contre expérience de marquage et recapture, dans un endroit non prospecté par les pique-bœufs nous a montré que 45 % des individus marqués sont retrouvés avant toute manifestation d'activité des cigales et 35 %, une heure après les premiers déplacements.

Il semble donc bien que les pique-bœufs seraient responsables de la disparition d'environ 40 % des cigales dans les premiers essais.

L'action bénéfique de ces oiseaux se fait également sentir lors des labours de champs très infestés : des vols de 200 à 300 pique-bœufs suivent les charrues. Ces oiseaux complètent l'action d'assainissement des champs en allant chercher les larves encore vivantes au fond des galeries découvertes par les charrues. Ces larves protégées par des mottes de terre échapperaient à la destruction si les pique-bœufs ne les délogeaient pas.

A Namakia, bien que les pique-bœufs soient nombreux dans les rizières et les marécages non loin des champs de canne, leur comportement est très différent de celui observé à Ambilobé. Leurs populations paraissent plus dispersées. Aucun vol comparable en nombre à ceux d'Ambilobé n'a pu être aperçu. Cette persistance de leur ancien régime, sans adaptation nette à une alimentation à base de cigales, s'explique peut-être par la superficie en cannes plus réduite et par la périodicité de 2 ans plus marquée à Namakia.

Depuis 1967, à Ambilobé, d'autres espèces d'oiseaux, un rapace, le milan noir *Milvus nigrans* et le corbeau à collier *Corvus collaris*, se sont joints aux pique-bœufs pour rechercher leur nourriture en suivant les labours. Ces oiseaux vivent en bonne intelligence, le nombre de larves étant suffisant pour tous. Brues (1950) a également signalé que les faucons peuvent se nourrir de cigales.

Dans cette région, l'action des oiseaux a certainement été l'un des facteurs les plus importants pour aider l'homme à limiter la pullulation de *Y. guttulata*. Cela confirme les observations de Buchner (1966) sur le rôle bénéfique de cette classe de Vertébrés dans les contrôles des populations d'insectes.

Les prédateurs cités ici sont les seuls ennemis de *Y. guttulata* dont nous ayons constaté la présence en champ de canne.

Nous avons cependant récolté des parasites dont nous signalerons l'intérêt puisqu'il s'agit de deux espèces d'hyménoptères Chalcidiens, un Chalcididae et un Eurytomidae non encore déterminés, ne s'attaquant actuellement qu'aux pontes des populations naturelles dans le sud de Madagascar.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

4.1. VALIDITÉ DES RÉSULTATS

4.1.1. Durée du cycle

L'observation de l'existence des cycles de 1 an et de 2 ans a été réalisée grâce à des infestations artificielles qui ont porté sur un nombre relativement faible d'individus, mais elle correspond vraisemblablement à la réalité. Des répétitions de ces expérimentations ont donné les mêmes résultats. Des cycles supérieurs à 2 ans n'ont pas été mis en évidence, ce qui ne veut pas dire pour autant qu'ils n'existent pas. Nous n'avons, en particulier aucune observation concernant les larves nées en mai et juin, nous ne connaissons pas non plus la durée du cycle des larves récoltées au 2^e stade en novembre. Cependant, si les larves à cycle de plus de 2 ans existent, elles sont certainement en très faible quantité.

4.1.2. Echelonnement des éclosions

Les résultats obtenus à Tananarive ont été comparables à ceux observés à Ambilobé. Bien que les jeunes stades soient difficilement retrouvés lors des échantillonnages souterrains, nous avons récolté des larves de premier stade en août, et des larves de deuxième stade en novembre ce qui montre bien que l'échelonnement des éclosions est effectif dans les champs.

4.1.3. Observations en cage

Les principales activités connues des adultes, observées dans la nature, l'ont été également dans les cages.

Il ne semble pas que les conditions macroclimatiques de la cage soient très différentes de celles enregistrées en champ.

Une étude de Hand et Keaster (1967) a montré que ces conditions, à l'intérieur et à l'extérieur d'une grande cage grillagée placée en champ étaient très voisines :

Pas de différence significative entre les températures ni entre les humidités relatives.

Les radiations solaires étaient réduites de 19 %.

Les quantités d'eau de pluie à l'intérieur de leur cage totalisaient seulement 16 % de moins qu'à l'extérieur.

Cependant la vitesse du vent était en moyenne de 51,1 % moins élevée et l'évaporation était réduite de 20 % à l'intérieur.

Les cages que nous avons utilisées étaient légèrement plus grandes que celles employées par Hand et Keaster, et leur grillage avait une maille de dimension double

de celui des cages de ces auteurs, si bien que les différences entre le milieu canne à sucre environnant et le milieu cage devaient être encore moins prononcées que celles observées par ces auteurs.

Cependant, il est possible que des variations microclimatiques, difficiles à déterminer, et n'ayant pas la même intensité d'une cage à l'autre, aient influencé la longévité ou la ponte.

D'autre part, il faut souligner deux éléments de différence notable entre les cages et les conditions naturelles : d'une part, la surpopulation artificielle due aux cages, d'autre part, une réduction délibérée du feuillage fourni aux cigales. Malgré ces deux conditions nettement différentes, il convient de rappeler les résultats concordants obtenus en cages et en champ :

— les courbes de sorties en cages semblent correspondre à ce que nous avons observé en champ ;

— les longévités maximales relevées en champ et en cages sont les mêmes ;

— le nombre moyen d'œufs par logette est sensiblement le même dans les deux milieux. Nous avons cependant noté que le nombre des logettes déposées en cages est très réduit en début de sortie des adultes. Nous ne savons pas s'il s'agit là d'un phénomène normal. S'il en était ainsi en plein champ, cela aurait une importance considérable sur la proportion de larves à cycle de 1 an.

4.2. FACTEURS INTERVENANT SUR LA PROPORTION DES LARVES A CYCLE DE 1 AN ET DES LARVES A CYCLE DE 2 ANS

Nos résultats montrent que, à Ambilobé, les larves écloses avant la mi-mars pourront accomplir leur développement dans l'année; les autres, nées plus tardivement auront un cycle d'au moins 2 ans. Si nous considérons la durée moyenne d'incubation nécessaire avant l'éclosion, nous voyons que seules les pontes déposées en décembre et début janvier pourront fournir des larves à cycle de 1 an. Or, pendant cette période :

(a) les adultes sont encore relativement peu nombreux, (sorties maximales d'adultes vers la mi-janvier);

(b) conséquence directe du petit nombre d'adultes, l'action prédatrice des pique-bœufs se fait davantage sentir, d'autant que cette action est favorisée par une hauteur de cannes relativement faible à cette époque-là. Cependant cette prédation exige un certain niveau de densité de population d'adultes pour se manifester : les adultes de cigales dans les jeunes champs ne seront donc pas détruits, l'existence de larves à cycle de 1 an y sera plus facilement maintenue;

(c) les observations en cage montrent que la longévité des adultes est plus courte pendant cette période

que lors des sorties massives. Ces trois facteurs concourent au même résultat : un nombre très faible d'œufs déposés à ce moment de l'année. Ajoutons à cela une durée d'incubation très variable, et nous voyons combien faible est la proportion de larves qui auront un cycle de un an.

Les observations (a) et (c) portent sur des facteurs inhérents en partie à l'insecte, tandis que l'action des pique-bœufs est totalement indépendante. Il semble cependant que ce soit ce dernier facteur, exogène, qui limite de façon prépondérante le nombre de larves à cycle de 1 an. L'action des pique-bœufs ne s'est manifestée qu'à une période de forte densité de cigales pour ensuite décroître peu à peu quand les populations de *Y. guttulata* sont devenues plus faibles, les oiseaux reprenant alors leurs habitudes primitives et délaissant les adultes de cigales. Progressivement, la fraction de larves à cycle de 1 an peut augmenter en fonction de l'action prédatrice des oiseaux, plus réduite, et être ainsi à la base d'un nouveau départ de pullulation.

L'existence de larves à cycle de 1 an au sein d'une population qui semble actuellement être composée en majorité de larves à cycle de 2 ans, montre le grand pouvoir d'adaptation de l'espèce si le déterminisme de la durée du cycle n'est pas génétique.

La variabilité de la durée du cycle pourrait avoir été un facteur très favorable à la pullulation soudaine de *Y. guttulata* en champ de cannes à sucre. Il semble utile d'exposer et de discuter ici les différentes hypothèses émises à propos de l'explosion de population de cet insecte.

4.3. ADAPTATION DE *Y. guttulata* A LA CANNE A SUCRE

4.3.1. Généralités. Pullulation d'insectes dans le monde

L'exemple de *Y. guttulata* sur la canne rappelle le cas bien connu, surtout en milieu tropical, d'insectes indigènes semblant dédaigner les plantes importées pendant des années jusqu'au jour où ils pullulent brusquement sur ces plantes. Tel fût le cas des *Antestiopsis*, Hétéroptères Pentatomidae, habituellement oligophages et vivant sur des rubiacées sauvages. Ces hémiptères sont restés longtemps à côté des *Coffea* introduits sans s'y installer puis, après des délais d'adaptation variables souvent très longs, se sont attachés aux seuls *Coffea arabica* sur lesquels ils ont par la suite pullulé. Depuis 1942, on assiste à des tentatives plus ou moins réussies d'invasions sur *C. canephora robusta* (Carayon, 1954).

Un autre cas de pullulation soudaine est celui des lépidoptères Drépanidae, un peu partout dans la zone intertropicale du globe. En Afrique, les epicampoptères par exemple, ont parfaitement réussi leur adaptation

sur caféiers cultivés qu'ils préfèrent aux rubiacées sauvages sur lesquelles d'ailleurs on ne les trouve pas actuellement (Pujol, 1960). Contrairement au cas précédent, cette adaptation s'est effectuée dans des délais très courts, de la même manière que le Doryphore, dans l'est des Etats-Unis, lorsqu'il a été mis en présence de la pomme de terre. Plus récemment, un autre exemple de pullulation, est celui de *Europtera punctillata* Saalm sur *Pinus patula* dans la zone sud-est des Plateaux de Madagascar (Monsarrat, 1972). Dans ce dernier cas, la gradation a été suivie d'un cortège de prédateurs, parasites et germes entomopathogènes qui l'ont très vite stabilisée.

Les phénomènes de pullulation soudaine peuvent être le fait soit d'augmentation de population dues à des conditions écologiques particulièrement favorables ou à des modifications profondes du milieu (comme la disparition d'un parasite par traitement insecticide), soit de l'adaptation secondaire d'une espèce polyphage ou oligophage à une nouvelle plante-hôte, avec création de « races physiologiques ».

4.3.2. Cas de *Y. guttulata* : hypothèses avancées :

Dès 1965, différentes hypothèses ont été proposées pour expliquer la brusque pullulation de *Y. guttulata* sur les cannes à sucre.

(a) Pullulation naturelle

— Pullulation cyclique

Cette hypothèse de pullulation périodique, comparable à celle de *Magicicada septendecim*, a été la première émise. Il ne semble pas toutefois qu'on puisse la retenir pour les deux raisons suivantes :

- La canne à sucre est cultivée à Nossi-Bé depuis près d'un siècle, et, jusqu'à ces dernières années, on n'a jamais constaté de pullulation de *Y. guttulata* sur cette plante.

- On n'observe pas la gradation parasitaire qui, en général, suit toute pullulation cyclique.

— Facteurs climatiques favorables

Breniere et Syfrig (1965) pensent que la succession de deux années à saison pluvieuse déficitaire a pu, en concordance avec d'autres facteurs, (épandages d'insecticides notamment), favoriser le développement larvaire de *Yanga*. De fait, les premières infestations ont été remarquées dans la zone la plus sèche de Nossi-Bé. Cependant plusieurs objections paraissent s'opposer à ce que l'on considère le facteur climatique comme primordial :

Il est probable que, depuis 95 ans que la canne à sucre et *Yanga* coexistent à Nossi-Bé, il y a déjà eu plusieurs fois deux années consécutives présentant

les mêmes conditions favorables de sécheresse relative. A Ambilobé où la sécheresse est compensée par des irrigations régulières, le même phénomène de pullulation de cigales a été constaté avec 3 ans d'écart.

Les années pluvieuses, qui ont été enregistrées à partir de 1965 n'ont pas fait régresser la population de *Yanga*, bien au contraire. De plus, il est normal que les premières constatations de dégâts aient eu lieu sur des champs en zone sèche, là où les cannes souffrent, non seulement de la ponction de sève des cigales, mais aussi du manque d'eau libre dans le sol.

(b) Pullulation liée à l'action de l'homme

Des modifications techniques dans la culture de la canne sont intervenues dans les années précédant l'infestation par *Y. guttulata*. Il paraît normal de chercher là une explication du phénomène, d'autant plus que 3 foyers distincts et très isolés les uns des autres se sont déclarés presque simultanément à Madagascar.

De l'enquête menée par Dubois (1966), auprès des responsables des différentes sucreries, il ressort que les principales modifications d'origine culturale qui seraient liées à la pullulation de *Y. guttulata* sont :

- l'augmentation de nombre de repousses
- le brûlage des cannes avant la coupe
- les traitements insecticides
- l'introduction de nouvelles variétés.

— Augmentation du nombre de repousses

Jusqu'en 1958, les champs de cannes étaient gardés en moyenne 4 ans en culture à Ambilobé et à Namakia, 5 ans à Nossi-Bé, avant le désouchage et la mise en place de nouvelles plantations. A partir de cette date, les champs à bon rendement ont été maintenus plus longtemps, si bien que progressivement, des cultures de 5 ans, 6 ans, 7 ans et plus ont été conservées.

Dubois (1966) a émis l'hypothèse à deux volets suivante :

(1) *Yanga guttulata* a toujours vécu sur canne à sucre en tant que plante-hôte,

(2) l'augmentation du nombre de repousses et la pratique du brûlage (qui sera étudiée plus loin), sont responsables de l'explosion de population. Certains faits cependant, nous amènent à contredire cet auteur, dans la première partie de son hypothèse, et à ne retenir que l'influence favorisante du nombre accru de repousses :

— Les cultures indigènes pour la production du vin de canne sont assez souvent des cultures très âgées (parfois jusqu'à 15 ans). En dehors des zones proches des sucreries atteintes par l'infestation, nous n'avons

jamais trouvé de cigales dans ces champs, malgré leur présence abondante dans les milieux « naturels » environnant les plantations.

— Sur la côte est où *Y. guttulata* existe également, on ne la signale pas dans les plantations industrielles.

— Les échantillonnages effectués en 1958 à Nossi-Bé n'indiquent aucune présence de *Y. guttulata* dans les plantations de canne.

— Enfin, dans les Sucreries de Nossi-Bé, Ambilobé et Namakia, il semble bien que l'infestation par les cigales soit partie de foyers déterminés et ait gagné rapidement l'ensemble des domaines, puis les plantations indigènes environnantes.

— De 1949 à 1951, la Sucrerie de Namakia a augmenté l'âge de certains champs jusqu'à 6 ans de culture, sans qu'une infestation de *Y. guttulata* soit apparue aussitôt.

Ces diverses raisons nous ont conduit à penser que cette cigale n'avait pas la canne à sucre comme plante-hôte habituelle.

Examinons maintenant l'influence favorisante du nombre de repousses :

Ainsi que nous l'avons déjà signalé il existe une corrélation étroite entre le nombre de cigales par souche et l'âge de ces souches.

— Le seul moyen de lutte efficace contre *Y. guttulata* consiste, à l'heure actuelle, à réduire le nombre des repousses avec un désouchage par labour profond, détruisant bon nombre de larves, l'assainissement étant souvent amélioré par une jachère. Cette pratique n'est pas toujours suffisante : à Nossi-Bé, un programme très importante de labourage et une réduction de l'âge des champs (1 an de moins qu'avant l'apparition du problème), ont fait considérablement baisser le taux moyen d'infestation, mais actuellement, cette sucrerie conserve un taux stable d'environ 10 larves en moyenne par souche (*).

Il semble donc bien que l'augmentation du nombre des repousses ait été un facteur favorisant pour l'accroissement des populations de *Y. guttulata* mais qu'elle ne puisse expliquer de façon satisfaisante, la soudaine pullulation de cette cigale sur la canne à sucre.

— Brûlage des cannes avant la coupe

D'après Dubois (*loc. cit.*), le feu agit en faveur des populations de cigales en détruisant leurs ennemis. Cet auteur se réfère aux études, menées aux Hawaï, concernant les températures à l'intérieur des cannes pendant les feux. D'après Questel et Bregger (1969), les températures atteintes au centre des tiges de cannes

(*) La technique d'échantillonnage a été standardisée depuis 1966 pour les trois sucreries.

varient de 32 °C à 88 °C. La température moyenne pour 20 variétés est de 60 °C.

Les cannes de la Sucrerie de la côte est et des « petites plantations de bouche », qui ne sont pas brûlées, sont, en effet, généralement exemptes de cigales. Cependant, contre cette hypothèse de Dubois, il convient de noter que :

— Le brûlage des cannes pratiqué avant la coupe, se traduit par un feu de paille spectaculaire mais passant très rapidement. Une simple motte de terre ou feuille humide posée sur le sol suffisent à protéger les petits insectes mauvais voiliers;

— ce feu a lieu en saison sèche, à une période où la plupart des insectes sont protégés d'une action directe (œufs, diapause...). On trouverait dans la littérature de nombreuses références qui montrent que le feu de saison sèche ne détruit pas les parasites d'autres déprédateurs de la canne, (Betbeder-Matibet et Malinge, 1967; Breniere *in* Fauconnier et Bassereau, 1970). Il semble inutile d'insister plus avant puisque, en ce qui concerne *Y. guttulata*, le taux de parasitisme en champ de cannes paraît très bas, sinon nul.

De plus, nous avons récolté en 1968 et 1969, dans la région d'Ambalavao, deux microhyménoptères, parasites d'œufs de *Y. guttulata*. Or, cette zone avait brûlé pendant la saison sèche de 1968, c'est-à-dire entre les deux prospections.

Enfin, le brûlage des cannes se pratique à Ambilobé depuis 1952, mais ce n'est que 13 ans plus tard que les premières cigales y ont été aperçues.

Le brûlage paraît donc avoir une importance très secondaire dans le développement des populations de *Y. guttulata*.

— Traitements insecticides

Breniere et Syfrig (1965), au cours d'un essai concernant l'effet phytotoxique possible de l'aldrine pour la canne, rapportent ce résultat surprenant : le nombre de larves de cigales vivantes semble augmenter avec la dose de l'insecticide. Ces auteurs pensent alors que la pullulation de *Yanga* s'explique par la disparition de certains ennemis de cet insecte due à l'épandage de l'insecticide sur l'ensemble des cultures de Nossi-Bé. Si nous pensons avec eux que l'emploi de ces produits chimiques a pu favoriser la croissance brutale de la population en éliminant des ennemis de la cigale (tels que le Pique-bœufs ou le « tenrec »), il nous semble que son action n'a pas été décisive : à Namakia où aucun traitement insecticide n'avait été pratiqué, nous avons cependant assisté à une semblable pullulation de *Yanga*.

— Introduction de nouvelles variétés

Parmi les modifications intervenues peu avant l'apparition brutale des cigales, signalons l'introduction

en grande culture, de plusieurs variétés nouvelles ayant des origines différentes. Exceptée l'une d'elles (S 17), ces variétés ne sont pas les mêmes pour la côte est et la côte ouest de Madagascar. Elles ont été plantées en 1954 à Nossi-Bé, 1956 à Ambilobé et 1957 à Namakia. Les pullulations de cigales ont suivi le même ordre et se sont déclarées d'abord à Nossi-Bé puis Ambilobé et enfin Namakia. Les nouvelles variétés sont en général choisies suivant les critères ci-après : rendement accru en tonnes de sucre par hectare et un maintien de la culture le plus longtemps possible. Ces qualités impliquent obligatoirement une richesse en saccharose satisfaisante et une bonne résistance phyto-sanitaire.

Si l'on explique difficilement le fait que la variété S17, cultivée à la fois sur la côte ouest et la côte est ne soit pas envahie par les cigales dans cette dernière région (ainsi que toutes les autres cannes), il semble toutefois que l'introduction de nouvelles variétés sur la côte ouest ait pu avoir un certain rapport avec la pullulation de *Y. guttulata*. En effet :

— les plantations familiales sont exemptes de cigales alors qu'elles sont en général constituées d'anciennes variétés.

— l'explosion a été à peu près simultanée dans les 3 régions sucrières avec toutefois un léger décalage dans le temps, dans le même ordre que celui des introductions. L'étude de l'influence des nouvelles variétés sur les populations de *Y. guttulata* représente un domaine extrêmement complexe qui n'a été qu'effleuré. L'influence différentielle des nouvelles variétés sur le comportement d'alimentation et de ponte de *Yanga* a été étudiée par Syfrig en 1965 (*in* Dubois 1966). Cet auteur a observé un ordre de préférence, en proposant des feuilles des variétés introduites à la ponte des cigales, mais n'a pas confirmé ce résultat par les comptages dans un champ d'essai variétal.

En ce qui concerne l'influence variétale sur la physiologie de *Yanga*, il est permis d'imaginer que la teneur accrue en saccharose des nouvelles variétés de canne, ou bien les taux variables d'autres substances organiques, ou inorganiques ont pu jouer un rôle important, mais nous ne possédons aucun fait précis étayant cette théorie.

Cependant, des études récentes (Russel et Barford, 1971) montrent que l'augmentation du taux de certains hydrates de carbone dans les feuilles de betteraves provoque des différences dans la résistance de ces plantes aux pucerons. Si nous considérons, sous réserve d'études ultérieures, que l'introduction de nouvelles variétés a pu être un facteur favorable à la pullulation, il nous est difficile de croire qu'il a été suffisant. Notre conclusion rejoint celles que nous avons déjà formulées pour certaines des hypothèses précédentes.

Nous nous trouvons en présence d'un ensemble d'éléments pouvant avoir influencé la pullulation, mais, à notre avis, insuffisants pour l'explication complète du phénomène.

(c) *Adaptation physiologique ajoutée à la concordance de facteurs cultureux*

Ne voyant pas d'explication suffisante à la pullulation dans les modifications du milieu, nous sommes amenés à penser qu'un autre facteur déterminant, propre à l'insecte est venu s'ajouter aux éléments favorables déjà étudiés. Ce pourrait être une adaptation physiologique.

Il est difficile d'expliquer que cette adaptation se soit produite simultanément ou presque dans les trois sucres de la côte ouest de Madagascar, ainsi que pour d'autres espèces de Cicadidae au Queensland et en Argentine.

Il apparaît, toutefois, très vraisemblable, comme nous le verrons plus loin, que de nombreux essais d'adaptation physiologique ont eu lieu sans succès jusqu'au jour où la coïncidence des facteurs cultureux favorables a permis leur réussite. L'hypothèse de tels essais s'accorde bien avec :

— l'importance relative des populations naturelles de *Y. guttulata* et de celles des autres espèces de Cicadidae dans les bosquets dispersés au milieu des zones de culture de la canne.

— le fait que les *Y. guttulata* sont depuis peu de temps sur les cannes.

L'existence d'une race particulière de *Yanga* adaptée à cette plante est rendue vraisemblable par l'observation suivante : il existe un décalage très important entre les dates d'émergence des adultes de *Y. guttulata* dans les bosquets et celles notées en champ de canne. Les premières sortent, en moyenne, un mois et demi avant les secondes. Il y a là une différence de comportement qui peut être due soit à des conditions écologiques particulières, soit à l'existence dans le champ d'une race physiologique différente. A l'appui de cette dernière idée vient le fait que le décalage constaté entre les deux populations est du même ordre que celui observé parfois entre les populations de cigales appartenant à des espèces distinctes.

Cette hypothèse concernant *Y. guttulata* rejoint celle émise par Carayon (1954) à propos de l'adaptation des *Antestiopsis* sur les *Coffea* en Afrique. Cet auteur, en parlant de la différenciation d'une racine physiologique nouvelle sur *C. arabica* écrit qu'il en voit un « indice dans les délais variables qui s'écoulent entre l'installation des premières caféières dans une région et leur invasion par les *Antestiopsis* préexistants dans le voisinage », p. 205, puis il rapporte des essais récents plus ou moins réussis d'adaptation sur *C.*

canephora robusta. Wilson (1968) rapporte également que, lors des pullulations de *Melampsalta puer* et *Parnkalla muelleri*, un seul champ était infesté au début de l'attaque. Il signale l'apparition presque simultanée de foyers limités chaque fois à un seul champ et distants les uns des autres de plus de 75 km.

Dans le cas de *Y. guttulata*, la différenciation d'une race physiologique nouvelle expliquerait l'absence des cigales dans les plantations indigènes en raison des variétés qui y sont cultivées, son absence également dans les champs de la côte est, du fait des conditions et des techniques culturelles différentes. Enfin, elle tient compte des modalités de départ de l'infestation à partir de foyers primaires. Il serait intéressant d'essayer de vérifier par des études ultérieures, cette hypothèse en faveur de laquelle n'existent actuellement que de fortes présomptions.

4.4. APPLICATIONS AGRONOMIQUES DES RÉSULTATS

Au début de cette étude, le niveau de l'infestation était si élevé à Nossi-Bé, que les responsables de cette sucrerie ont utilisé tous les moyens de lutte à leur disposition, même les plus draconiens, tels que le passage d'une sous-soleuse qui sectionnait les souches de canne en deux avec une injection d'insecticide au centre de la souche. A Ambilobé, l'infestation étant à son début, nos résultats ont été utilisés au fur et à mesure de leur obtention, en vue d'une meilleure organisation de la lutte contre cet insecte, ce qui a permis de dominer très vite le problème :

— les observations en cages ont montré que, si l'on envisageait une intervention contre les adultes, celle-ci devrait couvrir la période de 3 mois durant laquelle on observe les sorties d'adultes, bien que ceux-ci soient nettement plus nombreux en janvier;

— les femelles déposant leurs œufs en moyenne 3 jours après leur éclosion imaginaire, toute action contre les adultes devrait en principe être répétée pratiquement à des périodes rapprochées, compte tenu de la faible rémanence des insecticides de contact durant la saison des pluies, afin d'éviter les dépôts des œufs en un lieu donné;

— la répartition homogène des adultes dans les champs de canne a indiqué que toute action de lutte entreprise uniquement sur les bordures des champs, comme on l'a envisagée et parfois réalisée, reste très insuffisante;

— l'étude de la dispersion a apporté quelques notions sur la capacité de vol de *Y. guttulata*. Elle a mis en évidence l'importance qu'il y avait à assainir de grandes zones de culture en même temps et à ne pas planter

un nouveau champ à côté d'un champ très infesté. A Ambilobé, des jachères ont été mises en place pour isoler les champs sains des foyers importants de cigales;

— le labourage des champs a été décidé à partir d'un taux d'infestation de 30 cigales afin de limiter au maximum les départs d'adultes vers les jeunes champs;

— les pique-bœufs étant des prédateurs plus efficaces d'adultes dans les champs à faible végétation, quelques champs très infestés n'ayant pu être labourés, ont été coupés tardivement afin de favoriser l'action de ces oiseaux.

Les principes énoncés ci-dessus ont été appliqués plus tardivement à Namakia, alors que l'infestation était déjà importante sur l'ensemble du domaine. L'assainissement a été beaucoup plus long et coûteux qu'à Ambilobé, d'autant plus que l'action des pique-bœufs y était moins sensible. Nous avons obtenu sur cette exploitation des éléments intéressants concernant le mode de réinfestation des jeunes champs et la croissance de cette réinfestation. Ces résultats feront l'objet d'un prochain article.

CONCLUSION

Au terme de cette étude concernant divers aspects de la bionomie de *Y. guttulata* Sign., insecte devenu très nuisible à la canne à sucre, nous rappellerons brièvement les principaux résultats obtenus :

La longévité des adultes, leur comportement d'alimentation, d'accouplement et de ponte, la fécondité des femelles ont été précisés. Différents facteurs tels un effet de groupe, ou un effet de date, pouvant influencer sur la longévité ont été envisagés.

Nous avons mis en évidence des cycles biologiques de 1 an et de 2 ans. L'étalement de la période de sortie des adultes et l'échelonnement des éclosions expliquent en partie la séparation des populations en individus à cycle de 1 an et à cycle de 2 ans. Ces deux populations semblent être intriquées au moment de la sortie des adultes, de telle sorte que la courbe des sorties présente une forme normale.

Parmi les ennemis capables de limiter les populations de cette cigale, les prédateurs sont de beaucoup les plus importants, notamment le pique-bœufs, dont l'action peut être mise à profit, avec succès, dans un programme de lutte.

L'étude des populations larvaires a montré que le taux d'infestation augmente généralement avec l'âge de la canne pour atteindre un niveau d'équilibre à

partir de la 4^e repousse. Il apparaît cependant un accroissement périodique de 2 ans de la population globale, dans une région où celle-ci est encore en phase explosive. Les départs d'adultes des champs très infestés vers les jeunes champs s'amplifient en même temps que la population globale des cigales augmente.

S'il est relativement aisé de calculer le taux d'augmentation de la population totale, l'étude et la prévision de l'évolution des populations à l'intérieur d'un champ paraissent plus ardues car elles dépendent de facteurs complexes souvent difficilement mesurables constituant l'environnement. Pour Andreawartha (1961), « l'environnement d'un animal est toute chose qui peut influencer ses chances de survivre et de se multiplier ». Cet auteur distingue quatre grandes composantes : le temps, la nourriture, les autres animaux et maladies, un habitat. Pour *Yanga guttulata*, les principaux facteurs difficiles à mesurer, pouvant intervenir sur la population de *Yanga* dans un champ sont à notre avis :

- l'action des prédateurs
- l'effet de groupe sur la longévité et la fécondité
- les interactions au niveau des larves
- la dispersion des adultes.

Ce dernier facteur est lui-même très variable, étant directement lié à la canne, elle-même dépendante de nombreux facteurs agronomiques (climatologie, sol, variétés de canne, attaques parasitaires et action de l'homme). Ces transferts de populations de cigales interviendront donc à un niveau d'infestation plus ou moins élevé en fonction de l'état général de la canne. Nous en arrivons ainsi à la notion de rendement et de valeur agronomique de chaque champ, qu'il sera sans doute nécessaire d'évaluer avant et après une attaque par les cigales pour prévoir à partir de quelle densité de population l'état végétatif devient très déficient et les transferts de population plus importants ont lieu.

Parmi les différentes hypothèses concernant l'origine de la pullulation, il semble que *Yanga guttulata* Sign. se soit adaptée tardivement à la canne à sucre, avec peut-être création d'une « race physiologique », l'explosion ayant pu être favorisée ensuite par des modifications culturelles. Il semble que l'on puisse attendre beaucoup de la comparaison de la bionomie de *Yanga guttulata* en milieu naturel et en champ de canne pour tenter d'expliquer la soudaine pullulation de cet insecte sur cette plante dans l'ouest de Madagascar.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 15 décembre 1978.

BIBLIOGRAPHIE

- AITCHISON (J.) et BROWN (A. C.), 1969. — The Lognormal distribution. Cambridge University press., 176 p.
- AMYOT (J. C. B.), 1847. — Entomologie Française. Rhynchotes suite. Homoptères Triocellés. *Ann. Soc. Ent.*, France, (2) V : 144-149.
- ANDREWARTHA (H. G.), 1961. — Introduction to the study of Animal Populations. University of Chicago-London, 281 p.
- ANDREWARTHA (H. G.) et BIRCH (L. C.), 1954. — The distribution and abundance of animals. Chicago Univ. of Chicago Press. 782 p.
- BARBIE DU BOCACÉ (V. A.), 1858. — L'île de Madagascar. *Bul. Soc. Géographie* : 4-56.
- BAUDIN (P.), 1962. — Faits nouveaux en matière de pathologie de la Canne à sucre à Madagascar et à la Réunion. *Agr. Trop.*, (7-8) : 576-588.
- BEAMER (R. H.), 1929. — Studies on the biology of Kansas Cicadidae. *Kans. Univ. Sci. Bul.*, (18) : 155-263.
- BEEBE (W.), 1951. — Migration of Insects (other than Lepidoptera) through Portochulo Pass, Rancho Grande, North Central Venezuela. *Zoologica* (N. Y.), 36 : 255-266.
- BETBEDER-MATIBET (M.), 1972. — Contribution à l'étude de la biologie et du comportement de *Yanga guttulata* Sign. *Agr. Trop.*, 27, (12) : 1266-1286.
- BETBEDER-MATIBET (M.) et MALINCE (P.), 1967. — Un succès de la lutte biologique : Contrôle de *Proceras sacchariphagus* Boj., « borer ponctué » de la Canne à sucre à Madagascar, par un parasite introduit, *Apanteles flavipes* Cam. *Agr. Trop.*, (12) : 1196-1220.
- BHATTACHARYA (C. G.), 1967. — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrika March* 1967 : 115-135.
- BLUNCK (H.), 1956. — Cicadoidea in P. SORAUER Handbuch der Pflanzenkrankheiten Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen 2. Teil Heteroptera-Homoptera. P. Parey. Hambourg-Berlin : 190-199.
- BOULARD (M.), 1965. — Notes sur la biologie larvaire des Cigales (Hom. Cicadidae). *Ann. Soc. Entomol.*, France, N. S., 1 (3) : 503-521.
- BOULARD (M.), 1965. — L'appareil génital ectodermique des Cigales femelles. *Ann. Soc. Entomol.*, France, N. S. 1 (4) : 797-812.
- BOULARD (M.), 1969. — Hemipteroïdes nuisibles ou associés aux Cacaoyers en République Centrafricaine, 2^e part. Homoptères Auchenorhynches. *Café, Cacao, Thé*. XIII (4) : 310-324.
- BOX (H. E.), 1953. — List of Sugar Cane Insects. London Commonwealth Inst., 101 p.
- BRENIERE (J.), 1970. — Les ennemis animaux de la Canne à sucre in FAUCONNIER (R.) et BASSEREAUX (D) : La Canne à sucre. *Tech. Agr. et Prod. Trop.* Maisonneuve et Larose édit. 468 p.
- BRENIERE (J.) et SYFRIC (J.), 1965. — Un nouvel ennemi de la Canne à sucre à Nossi-Bé *Yanga guttulata* Sign. Cicadidae. *Cong. Prot. Cult. Trop.*, Marseille, mars 1965 : 401-8.
- BRUES (C. T.), 1950. — Large raptorial birds as enemies of Cicadas. *Psyche*, 57 : 74-75.
- BUCHNER (C. H.), 1966. — The role of vertebrate predators in the biological control of forest insects. *Ann. Rev. Ent.*, (II) : 449-470.
- CANITROT (1921). — Les Portugais sur la Côte orientale de Madagascar et en Anosy au xv^e siècle. *Rev. Hist. Col. Franç.* 9^e année, 2^e tri : 203-238.
- CARAYON (J.), 1954. — A propos d'une récente attaque du caféier *Robusta* par les *Antestiopsis* (Hemiptera, Pentatomidae) dans l'Oubangui, (A. E. F.). *Jour. Agr. Trop. Bot. App.* I. (5-6) : 204-209.
- CARESCHÉ (L.) et BRENIERE (J.), 1962. — Les insectes nuisibles à la Canne à sucre à Madagascar. Aspects actuels de la question. *Agr. Trop.* n° 7-8, Août-Sept. 1962 : 608-631.
- CHEN (C. B.) et HUNG (T. H.), 1966. — Studies on Cicada *Mogannia hebes* Walker, attacking on sugar cane ratoon and its control in Taiwan. *J. Agric. Assoc.*, China, new séries (53) : 31-38.
- COSTILLA (M. A.), 1969. — Un nuevo problema entomológico en caña de azúcar, la chicharra *Proarna bergi* Distant. (Homoptera-Cicadidae) *Rev. Ind. Agric.*, Tucuman, 46, (I) : 127-129.
- COSTILLA (M. A.), BASCO (H. J.), OSORES (V. M.), 1971. — The Cicada *Proarna bergi* Dist. (Homoptera Cicadidae) a pest of sugar-cane, its bionomics and control and damage it causes. *Rev. Ind. Agric.*, Tucuman, 48, (I) : 59-66.
- CUMBER (R. A.), 1952. — Note on the biology of *Melampsalta cruentata* Fab. (Hemiptera-Homoptera Cicadidae) with special reference to the nymphal stages. *Royal Ent. Soc.*, London, 103 : 219-237.
- DAMBACH (C. A.) et GOOD (E.), 1943. — Life history and habits of the Cicada killer in Ohio. *Ohio Jour. Sci.*, (43) : 32-41.
- DAVIDSON (J.) et ANDREWARTHA (H. G.), 1948. — Annual trends in a natural populations of *Thrips*

- imuginis* (Thysanoptera). *J. Animal Ecol.*, 17 : 193-9.
- DISTANT (W. L.), 1950. — Additions to a knowledge of the Homopterous family Cicadidae. *Royal Ent. Soc., London. Trans.* p. 196.
- DISTANT (W. L.), 1906. — A synonymic catalog of Homoptera. Part. I. Cicadidae. p. 17.
- DUBOIS (J.), 1966. — Influence de certaines modifications récentes dans la culture de la Canne à sucre sur l'évolution des populations de la Cigale *Yanga guttulata* Sign. *Agr. Trop.*, (6-7) : 786-821.
- FABRE (J. H.), 1897. — La Cigale in Souvenirs Entomologiques 1^{re} série : 229-308.
- FABRE (J. H.), 1897. — Le Sphex à Ailes Jaunes in Souvenirs Entomologiques 1^{re} série : 93-208.
- GLICK (P. A.), 1939. — The distribution of insects, spiders and mites in the air. *Tech. Bul. U. S. Dept. Agri.*, 673, 150 p.
- HAND (L. F.) et KEASTER (A. S.), 1967. — The environment of an Insect Field cage. *J. Econ. Ent.*, 60, (4) : 910-15.
- HARDING (J. P.), 1949. — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 28, p. 141-45.
- HEATH (J. E.), 1967. — Temperature responses of the periodical « 17 years » cicada, *Magicicada cassini* (Homoptera cicadidae). *Am. Midl. Nat.*, 77 : 64-76.
- HOWARD (W. J.), 1937. — Bird behaviour as a result of emergence of seventeen year locusts. *Wilson Bul.*, 49 : 43-44.
- HUMBERT (H.), 1955. — Madagascar. Carte de végétation. Climax. in « Les Territoires phytogéographiques de Madagascar. Coll. Régions Ecologiques du Monde, Paris, 1954.
- HUMBERT (R.), 1968. — The growing of sugar cane. Elsevier pub. Comp. Amsterdam. London. New-York. 779 p.
- IWASE (T.), 1950. — Entomophagus lepidoptera. *Bul. Tekarazuka Insectarium*, 75, (Nov. I) : 1-2.
- JOURDHEUIL (P.), 1965. — Facteurs limitatifs et modificateurs de l'expression du potentiel de multiplication d'un animal. *Ann. Epiphyties*, 16, (4) : 384-390.
- JOHNSON (C. G.), 1969. — Migration and dispersal of insects by flight. Methuen et Co Ltd. New Felter Lane London E. C4, 763 p.
- KATO (M.), 1940. — A monograph of Epipyropidae (Lepidoptera). *Ent. World*, 8 : 67-94.
- KATO (M.), 1956. — The biology of Cicada. *Bul. Cicada Mus. Iwasaki Shoten edit. Tokyo*, 319 p. (en Japonais, sous-titres anglais).
- LABEYRIE (V.), 1967. — Répercussion de l'état physiologique des parents sur la descendance chez les Insectes. 3^e col. *Ecol. Paris Mai* 1967.
- LE BERRE (J. R.), 1953. — Déterminisme du vol de l'insecte. *Rev. Zool. Agri. et Appl.*, 7-8 : 1-7.
- LLOYD (M.) et DYBAS (H. S.), 1966. — The periodical cicada problem. I. Population ecology. *Evolution*, 20, (2) : 133-147.
- LONG (W. H.) et HENSLEY (S. D.), 1972. — Insect pests of sugar cane. *Ann. Rev. Entomol.*, 17 : 149-176.
- LYON (H. L.), 1910. — A new cane disease now epidemic in Fidji Hawaiï. *Planters' Record*, 3 : 200-205.
- MCATEE (W. L.), 1920. — Abundance of periodical Cicadas, diverting attacks of birds from cultivated fruits. *Auk*, 37 : 144-145.
- MARLATT (C. L.), 1907. — The periodical Cicada. *Bull. U.S.D.A. Bur. Ent. n.s.*, 71 : 1-181.
- MONSARRAT (A.), 1966 a. — Premières observations sur *Yanga guttulata* Sign. Homoptère Cicadidae, ravageur de la Canne à sucre dans le Nord-Ouest de Madagascar. *Bul. de Madagascar*, 237, Fév. 1966 : 165-8.
- 1966 b. — Recherches sur la Cigale de la Canne à sucre *Yanga guttulata* Sign. *Rev. Suc., Ile Maurice*, 45, (3) : 213-219.
- MONSARRAT (A.), 1971. — Bionomie de la Cigale *Yanga guttulata* Sign. en champ de Cannes à sucre à Madagascar. Thèse Doctorat 3^e Cycle, Fac. Sci. Paris, 79 p., multigr.
- MONSARRAT (A.) et MALINGE (P.), 1968. — Observations sur une population de Cicadidae à Madagascar. — Etude des sorties d'adultes de *Yanga guttulata* dans un champ de Canne à sucre. *Agr. Trop.*, 12 : 1334-1344.
- MONSARRAT (A.) et MALINGE (P.), 1969. — Etude du comportement de dispersion des adultes de Cigales en champ de Canne à sucre à Madagascar. *Rev. Agr. et Sucr., Ile Maurice*, 48, 3 : 263-270.
- MONSARRAT (A.), MALINGE (P.) et TERRASSE (J. R.), 1971. — Possibilités d'étude au champ de l'alimentation des larves de cigales par l'utilisation du P 32. *Energie Nucléaire et ses applications, Colloque mai* 1971. *Terre malgache*, 12, 207-214.
- MONSARRAT (P.), 1972. — Premières observations sur *Europtera punctillata* Saalm., nouveau défoliateur du Pin à Madagascar. *Rapport ORSTOM, Centre de Tananarive*, 8 p.
- MORAT (P.), 1969. — Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviométrique d'Emberger. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, vol. IV, n° 10 : 117-132.
- MOREIRA (C.), 1925. — A Cigarrinha vermelha da Canna de Assucar, *Tomaspis liturata* L. et S. *Inst. Biol. Def. Agr.*, 4 : 1-15.

- MORRIS (M. H.), 1848. — Larvae of *Cicada septendecim* preying on the roots of fruit trees. *Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia*, 3 : 132-134.
- MUNCOMERY (R. W.) et BELL (A. F.), 1933. — Fidji disease of sugar cane and its transmission. Queensland Bur. Sug. Exp. Sta. Div. Path. Bul., 4 : 5-28.
- MYERS (J. G.), 1929. — Insect singers, a natural history of the Cicadas. London, George Routledge and son, 304 p.
- OHGUSHI (R.), 1953. — Ecological notes on *Epipomponia nawai* (Dyer), a parasite of cicada in Japan. Lepidoptera Epipyroipidae). *Shikoku Ent. Soc. Trans.*, 3 : 185-191.
- PAN (Y. S.) et YANG, (S. L.), 1968. — The nature of injury to sugar-cane ratoon caused by the nymph of *Mogannia hebes* Walker. *Proc. Inter. Soc. Sugar Cane Tech. 13th Congress Taiwan* : 1403-1409.
- PESSON (P.), 1951. — Homoptera in P.P. GRASSE, *Traité de Zoologie*. Masson édit. Paris 10 (2) : 1391-1656.
- PUJOL (R.), 1960. — Les chenilles marteau ou chenilles queue-de-rat. *Science et Nature*, 42 : 3-10.
- QUESTEL (D. D.) et BREGGER (T.), 1959. — Internal temperatures in preharvest burned cane and mortality of sugar cane borer. *Proc. Int. Soc. Sugar Cane Technologists. Hawaï* : 921-924.
- REAUMUR (de) (R. A. F.), 1740. — Sur les cigales et quelques mouches de genre approchant du leur in *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*. 5, (4) : 145-206.
- RHIS (P.), 1940. — « Indesirable » birds and seventeen-year locust. *Audubon Bul.*, 35 : 10-13.
- RILEY (C. V.), 1885. — The periodical Cicada. An account of *Cicada septendecim* and its tredecim race with a chronology of all broods known. *Bull. U.S.D.A. Dir. Ent. (O.S.)*, 8 : 1-46, fig. 1-8.
- RISBEC (J.), 1936. — Les parasites du caféier en Nouvelle Calédonie. *Agron. Col. Janv. n° 217* : 105-123.
- RUSSEL (G. E.) et BARFORD (I. A.), 1971. — Some factors affecting the concentration of sugars in leaves of inbred sugar beet lines. *Ann. Appl. Biol.*, 68 (3) : 299-305.
- SCHUMACHER (F.), 1915. — Der gegenwärtige stand unserer Kenntnis von der Homopteren Fauna der Insel Formosa. *Mittl. Zool. Mus. Berlin VII*. 71-134.
- SIGNORET (V.), 1860. — Hemiptères de Madagascar. *Ann. Soc. Ent., France*, 3^e sér., tome 8 : 177-206, pl. 4 et 5.
- SIGWALT (B.), 1962. — Note sur l'insecte vecteur de la maladie de Fidji, *Perkensiella saccharicida* Kirk. *Agr. Trop.*, 17-8 : 602-607.
- SOLOMON (M. E.), 1957. — Dynamics of insect population. *Ann. Rev. Ent.*, 2 : 121-143.
- SOUTHWOOD (T. R. E.), 1966. — Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Methuen et Co. Ltd. London. 391 p.
- TAYLOR (L. R.), 1961. — Agregation, variance and mean. *Nature*, London sér. B, 113 : 463-485.
- TAYLOR (L. R.), 1965. — A natural law for the spacial disposition of insects. *Proc. XII Int. Cong. Ent.* : 396-7.
- TETFORT (J. P.) et WINTREBERT (D.), 1963. — Elements d'acridologie pratique à Madagascar. *Agron. Trop.*, 9 : 878-932.
- WESTWOOD (J. O.), 1876. — Notes on the habits of a Lepidopterous insect parasitic on *Fulgora candelaria* with a description of the species. *Trans. Ent. Soc.*, London : 252-523.
- WILSON (G.), 1967. — Cicadas as pests of sugar cane in Queensland. *Proc. Qd. Soc. Sugar cane techn.*, 34 : 141-143.
- WILSON (G.), 1968. — Cicadas as pests of sugar cane in Queensland. *Proc. Inter. Soc. Sugar cane Techn. 13 th congress Taiwan* : 1410-1415.
- WYMORE (H.), 1934. — Cicadas in relation to agriculture. *J. Econ. Ent.*, 27, (I) : 884-890.