

UNIVERSITE DE OUAGADOUGOU

N° d'ordre:

Faculté des Sciences et Techniques

Laboratoire d'Entomologie Appliquée



THESE

Présentée pour obtenir le titre de
DOCTEUR DE TROISIEME CYCLE

Spécialité: Sciences Biologiques Appliquées

Option: Biologie et Ecologie Animales

Par

Antoine SANON

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DU CONTROLE BIOLOGIQUE DES POPULATIONS DE
BRUCHIDAE RAVAGEURS DES GRAINES DE NIEBE, VIGNA UNGUICULATA
WALP, AU COURS DE LEUR STOCKAGE AU BURKINA FASO.**

Soutenue le 09 Janvier 1997

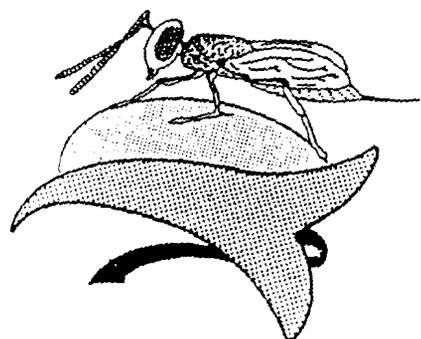
devant la commission d'examen:

Président: M. Jacques HUIGNARD, *Professeur à l'Université François Rabelais de Tours*

Membres: M. Inezdane ALZOUMA, *Professeur à l'Université ABDOU Moumouni de Niamey*

M. Sita GUINKO, *Professeur à l'Université de Ouagadougou*

M. Albert P. OUEDRAOGO, *Maître de Conférences à l'Université de Ouagadougou,
Directeur de thèse*



AVANT-PROPOS

Je voudrais tout d'abord témoigner ma très grande reconnaissance à Mr Albert Patoin OUEDRAOGO, Maître de Conférences à la FAST et Responsable du Laboratoire d'Entomologie Appliquée de l'Université de Ouagadougou et du Projet CEE-Niébé pour avoir bien voulu m'accepter dans son laboratoire. Il a dirigé ce travail avec toute la disponibilité et le soutien scientifique que cela demande. C'est grâce à lui et avec son soutien que j'ai pu mener cette étude à terme dans de bonnes conditions. Je lui rends ici hommage aussi bien pour son amour du labeur, sa rigueur scientifique que pour sa très grande générosité qui, en dehors du travail même, le rend si proche de ses étudiants et nous démontre sa vraie valeur d'homme. Je tiens à lui exprimer ma profonde satisfaction après ces années passionnantes passées à ses côtés.

Je remercie de tout coeur Monsieur le Professeur Jacques HUIGNARD, Directeur de l'IBEAS de Tours et Coordonnateur du Projet CEE-Niébé. Je lui suis reconnaissant de m'avoir permis de faire un stage de 3 mois dans son laboratoire. Son appui scientifique à travers ses nombreuses suggestions, sa franche collaboration et sa constante disponibilité m'ont énormément été utiles dans la collecte et l'interprétation des données. Je le remercie enfin pour l'honneur qu'il me fait en acceptant, malgré ses multiples occupations et la fatigue du long voyage que cela nécessite, de présider le jury chargé de juger ce travail.

Je remercie sincèrement:

Mr Inezdane ALZOUMA, Professeur à l'Université ABDOU Moumouni de Niamey

Mr Sita GUINKO, Professeur à l'Université de Ouagadougou

d'avoir accepté de faire partie de ce Jury et de me faire l'honneur de juger ce travail

J'adresse mes vifs remerciements à Monsieur le Chef de la station de recherches de l'INERA de Farakô-bâ, à Monsieur Abdou Salam SAWADOGO, Responsable du Laboratoire de Recherches de la Protection des Végétaux à Bobo-Dioulasso pour m'avoir fourni pendant 3 ans un local d'expérimentations dans l'enceinte même de l'institution. Ces remerciements s'adressent à Monsieur le Directeur du Centre Agricole Polyvalent (CAP) de Matourkou qui a bien voulu mettre à ma disposition les terrains expérimentaux nécessaires à la réalisation de certains thèmes de recherches. Mon Directeur de thèse et moi-même tenons à louer à nouveau cet esprit de collaboration qui traduit bien le désir commun d'assurer la promotion de la recherche au Burkina Faso. Qu'ils trouvent ici, ainsi que tous leurs collaborateurs et leur personnel de service l'expression de notre profonde reconnaissance.

Je voudrais associer à ces remerciements les collaborateurs de Monsieur le Professeur Jacques HUIGNARD pour les contributions variées qu'ils m'ont apportées lors de mon bref séjour à l'IBEAS:

- Mr J. P. MONGE

- Mlle N. GAUTHIER, MM A. NDOUTOUME-NDONG et Y. TRICAULT

- Mmes C. BESSE et G. TORTAY, Mr C. THIBEAUDEAU

- Tous mes autres amis de l'IBEAS: Rabi, Patricia, Mayte, Jacques, Pascal, Benoit, Fabrice qui n'ont ménagé aucun effort pour rendre mon séjour agréable et profitable pour mon travail.

Que mes collègues et amis de Ouagadougou et de Bobo-Dioulasso, en particulier MM Sibiri SOU, O. Franck KAM, Bouma THIO, J. B. RAYAISSE, Zezouma L. SANOU, Ousseini KOUDOUGOU, Karim SOULI, soient remerciés pour tout le soutien qu'ils m'ont apporté pendant toutes ces années.

Ma grande gratitude va également à MM Cheik O. KONE et Mamadou SAWADOGO pour leur appui technique durant la collecte des données.

Ce travail a été financièrement supporté par la Communauté Economique Européenne (C.E.E) dans le cadre du contrat TS3 CT 930201 intitulé: *Biological control of Bruchid pest in West Africa*. J'ai bénéficié, en outre d'une allocation de recherches auprès de cette institution pendant trois ans. Je lui exprime ici toute ma profonde reconnaissance.

Je ne saurais refermer cette page sans exprimer une pensée particulière à l'endroit de toute ma famille et notamment à mes parents qui m'ont constamment marqué leur soutien dans cette quête passionnée du savoir et du savoir faire.

A la mémoire de mon père

Aux êtres chers qui me restent

« ... Un responsable de la recherche agronomique d'un pays nordique signalait en 1972 qu'avec la fin de l'ère des insecticides polyvalents, le temps de la paresse était fini. Avec une approche écologique, excluant toute répétition des méthodes de protection pour éviter les sélections adaptatives, et au contraire utilisant toute la gamme des possibilités offertes par une bonne connaissance des relations biocénétiques, nous pouvons entrer dans l'ère de la sagesse »

V. LABEYRIE, 1987.

« Seul l'avenir donne un sens au passé. Ce que nous laisserons à nos enfants détermine la valeur de la vie que nous avons vécue. La Terre est comme une bibliothèque à laisser intacte après s'être enrichi à sa lecture et l'avoir enrichie. La vie en est le livre le plus précieux. Il convient de la protéger amoureusement avant de la transmettre - accompagnée de nouveaux commentaires - à d'autres qui oseront plus tard la porter plus loin, plus haut »

J. ATTALI, 1990.

TABLE DES MATIERES

Résumé.....	1
Abstract.....	2
Introduction générale.....	3

Chapitre I: Conditions d'études et matériel biologique

I- Les caractéristiques de la zone d'étude.....	9
A- Situation géographique de la zone d'étude.....	9
B- Conditions climatiques de la zone d'étude.....	9
1- La saison sèche.....	9
2- La saison des pluies.....	10
II- Le matériel biologique.....	13
A- La plante: le niébé, <i>Vigna unguiculata</i> Walp.....	13
1- Description botanique de la plante.....	13
2- Origine géographique et taxonomie de la plante.....	13
3- Exploitation traditionnelle du niébé dans l'agriculture Burkinabè.....	14
4- Importance et utilisations du niébé.....	15
B- Les insectes ravageurs du niébé.....	17
1- Les insectes nuisibles au niébé dans les cultures.....	17
2- Les insectes nuisibles au niébé en stockage.....	17
C- Les insectes parasitoïdes de bruches.....	20
1- <i>Eupelmus vuilleti</i>	21
2- <i>Dinarmus basalis</i>	22

Chapitre II: Colonisation des cultures de niébé par les bruches et leurs parasitoïdes

Introduction.....	24
I- Matériels et méthodes.....	25
I. 1 Le matériel végétal.....	25
I. 2 Le dispositif expérimental.....	25
I. 3 Les méthodes d'échantillonnage.....	26
I. 4 Traitement statistique des données.....	28

II- Résultats	29
I. 1 Evolution des densités de bruches et de leurs parasitoïdes dans les cultures...	29
I. 2 Suivi de l'évolution de l'infestation des gousses.....	32
I. 3 Analyse du parasitisme des oeufs de bruches par <i>U. lariophaga</i>	36
I. 4 Suivi des émergences d'insectes des gousses formées à différentes périodes.	38
I. 5 Estimation du taux d'infestation initiale des graines à la récolte.....	40
III- Discussion	42

Chapitre III: Analyse des facteurs influençant l'évolution des populations de *C. maculatus* et de ses parasitoïdes au cours du stockage des graines de niébé

Introduction.....	45
I- Matériels et méthodes	50
I. 1 Origine et maintien des souches d'insectes.....	50
I. 2 Matériel expérimental de stockage des graines de niébé.....	50
I. 3 Suivi de l'évolution des populations de <i>C. maculatus</i> , <i>D. basalis</i> et <i>E. vuilleti</i> au cours de la saison sèche dans les systèmes de stockage.....	51
I. 4 Suivi des paramètres démographiques de <i>C. maculatus</i> , <i>D. basalis</i> et <i>E. vuilleti</i> au cours de la saison sèche.....	52
I. 5 Réponse fonctionnelle et numérique de <i>D. basalis</i> et de <i>E. vuilleti</i>	54
I. 6 Analyse statistique des données.....	55
II- Résultats et discussions	56
A- Suivi des populations de <i>C. maculatus</i> en absence de parasitoïdes. Evolution des paramètres démographiques de cette bruche au cours de la saison sèche.....	56
1- Résultats.....	56
1.1 Suivi des populations de <i>C. maculatus</i> dans les systèmes de stockage.....	56
1.2 Paramètres démographiques de <i>C. maculatus</i> pendant la saison sèche.....	59
2- Discussion.....	60
B- Suivi des populations de <i>C. maculatus</i> en présence de <i>D. basalis</i> ou de <i>E. vuilleti</i> dans les systèmes de stockage. Evolution des paramètres démographiques de ces parasitoïdes au cours de la saison sèche.....	63
1- Résultats.....	63
1.1 Suivi des populations de <i>C. maculatus</i> et de ses parasitoïdes dans les systèmes de stockage.....	63

1.2 Paramètres démographiques des parasitoïdes pendant la saison sèche.....	68
2- Discussion.....	72
C- Analyse de la réponse fonctionnelle et numérique de <i>D. basalis</i> et de <i>E. vuilleti</i> au cours de la saison sèche.....	76
1- Résultats.....	76
1. 1 Nombre d'hôtes parasités, fécondité et nombre de descendants en fonction du nombre d'hôtes disponibles chez <i>D. basalis</i>	76
1. 2 Nombre d'hôtes parasités, fécondité et nombre de descendants en fonction du nombre d'hôtes disponibles chez <i>E. vuilleti</i>	79
1. 3 Compétition intraspécifique entre femelles dans un même patch.....	83
2- Discussion.....	87

Chapitre IV: Analyse de certains aspects de la compétition interspécifique entre *D. basalis* et *E. vuilleti*

Introduction.....	92
I- Matériels et méthodes	94
1. 1 Suivi de l'évolution des populations de bruches et de parasitoïdes issues d'un peuplement naturel au cours de la saison sèche.....	94
1. 2 Suivi de l'évolution des populations de <i>C. maculatus</i> en présence simultanée de <i>D. basalis</i> et de <i>E. vuilleti</i> après une infestation artificielle.....	95
1. 3 Conséquences de l'accroissement du nombre de femelles exploitant un patch et du nombre d'hôtes disponibles sur la compétition entre <i>D. basalis</i> et <i>E. vuilleti</i>	95
1. 4 Analyse du comportement de ponte des femelles <i>E. vuilleti</i> en présence de différentes densités d'hôtes déjà parasités par <i>D. basalis</i>	96
1. 5 Tests statistiques.....	97
II- Résultats et Discussions	98
A- Populations de bruches et de parasitoïdes issues d'un peuplement naturel.....	98
1- résultats.....	98
1. 1 Analyse des effectifs cumulés à la fin de l'expérience.....	98
1. 2 Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps.....	100
2- Discussion.....	104
B- Suivi de l'évolution des populations de <i>C. maculatus</i> en présence de <i>D. basalis</i> et de <i>E. vuilleti</i> après une infestation artificielle.....	106
1- Résultats.....	106
1. 1 Analyse des effectifs cumulés.....	106

1. 2 Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps.....	107
2- Discussion.....	109
C- Conséquences de l'accroissement du nombre de femelles <i>D. basalis</i> exploitant un patch et du nombre d'hôtes disponibles sur la compétition interspécifique entre <i>D. basalis</i> et <i>E. vuilleti</i>	110
1- Résultats.....	110
1. 1 Analyse de l'activité parasitaire de <i>D. basalis</i> en situation de compétition interspécifique.....	110
1. 2 Analyse de l'activité parasitaire de <i>E. vuilleti</i> en situation de compétition interspécifique.....	116
2- Discussion.....	118
D- Analyse du comportement de ponte des femelles <i>E. vuilleti</i> en présence de différentes densités d'hôtes déjà parasités par <i>D. basalis</i>	120
1- Résultats.....	120
1. 1 Analyse des taux de parasitisme et de multiparasitisme par <i>E. vuilleti</i>	120
1. 2 Analyse des émergences de parasitoïdes et taux sexuel.....	121
2- Discussion.....	122

Chapitre V: Contrôle biologique des populations de *C. maculatus* dans les systèmes de stockage de graines de niébé

Introduction.....	123
I- Matériels et méthodes	126
1. 1 Contrôle biologique des populations de <i>C. maculatus</i> après une infestation artificielle des graines de niébé.....	126
1. 2 Contrôle biologique des populations de bruches issues d'une contamination naturelle.....	128
1. 3 Analyse des données.....	129
II- Résultats	130
II. 1 Contrôle biologique des populations de <i>C. maculatus</i> après une infestation artificielle des graines de niébé.....	130
II. 2 Contrôle biologique des populations de bruches issues d'une contamination naturelle.....	136
III- Discussion	142
Conclusion générale et perspectives de recherches	144
Références bibliographiques	150

RESUME

Callosobruchus maculatus est, en zone soudano-sahélienne, le Coléoptère Bruchidae qui cause les dégâts les plus importants dans les stocks de niébé, *Vigna unguiculata* Walp. C'est le développement de ses larves aux dépens des réserves contenues dans les cotylédons des graines qui est à l'origine des dégâts et des pertes que l'on observe.

En vue de l'élaboration d'une méthode de lutte biologique contre ce ravageur, les potentialités d'accroissement de *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) et de *Eupelmus vuilleti* (Eupelmidae), ectoparasites solitaires des larves et/ou nymphes de bruches ont été évaluées en conditions naturelles dans la zone subhumide de Bobo-Dioulasso, au Burkina Faso. Trois points fondamentaux ont servi de support à la réalisation de cette étude:

- (1) la recherche des facteurs influençant l'évolution des populations de bruches et de parasitoïdes au cours de la conservation des graines de niébé
- (2) l'analyse de la compétition interspécifique au cours du stockage des graines de niébé, de l'importance de la densité d'hôtes disponibles et de celle des parasitoïdes mêmes sur le résultat des interactions compétitives entre *D. basalis* et *E. vuilleti*
- (3) la conduite d'essais de lutte biologique à l'aide d'introductions régulières de parasitoïdes dans des systèmes de stockage proches de ceux utilisés par les paysans.

Le suivi des paramètres démographiques de l'hôte (*C. maculatus*) et de ses parasitoïdes (*D. basalis* et *E. vuilleti*) au cours de la saison sèche montre que les variations des facteurs climatiques jouent un rôle important sur la dynamique des populations desdits insectes. Au début de la saison sèche, les trois espèces ont des capacités d'accroissement limitées en raison des conditions thermiques relativement basses et du faible taux d'humidité relative de l'air prévalant à cette période de l'année. A partir du mois de Mars, l'augmentation des températures et dans une certaine mesure de l'humidité relative de l'air entraînent chez tous les insectes étudiés, une hausse de la capacité intrinsèque d'accroissement naturel (R_m). Les deux parasitoïdes présentent une réponse fonctionnelle et numérique densité dépendante, variant avec les conditions climatiques. Leurs capacités parasitaires sont réduites par la présence d'un nombre élevé de congénères dans le même patch¹. Dans tous les cas, *D. basalis* possède les meilleures potentialités d'accroissement et les caractéristiques d'un bon agent de lutte biologique.

L'analyse de l'évolution comparée des populations de *D. basalis* et de *E. vuilleti* en situation de compétition interspécifique montre que celle-ci se fait à l'avantage de *E. vuilleti* dans les conditions de stockage. Le résultat de la compétition interspécifique entre les deux parasitoïdes peut dépendre de la densité d'hôtes disponibles ainsi que de celle des parasitoïdes mêmes. Lorsque le nombre d'hôtes disponibles est faible, la compétition est plus intense et favorable à *E. vuilleti* quel que soit le nombre de femelles *D. basalis* présentes dans le patch. Lorsque le nombre d'hôtes est important, *E. vuilleti* n'est dominant que dans le cas où une femelle de chacun des deux parasitoïdes se trouve dans le patch. La présence de femelles supplémentaires *D. basalis* entraîne une meilleure exploitation des hôtes par celles-ci.

Les essais de lutte biologique entrepris dans les systèmes de stockage font ressortir que des introductions régulières de *D. basalis*, même lorsque *E. vuilleti* est présent, permettent un bon contrôle des populations de *C. maculatus*. Après 6 à 7 mois de stockage, la réduction des effectifs de bruches est supérieure à 80 %, la perte en poids des graines est maintenue à moins de 13 %.

Ces résultats démontrent bien que *D. basalis* est un bon agent de lutte biologique et que son utilisation pour protéger les stocks de niébé en milieu paysan peut être envisagée. Les modalités de l'application effective de cette méthode de lutte par les producteurs restent à définir.

Mots clés: *V. unguiculata*, *C. maculatus*, *D. basalis*, *E. vuilleti*, paramètres démographiques, réponse fonctionnelle et numérique, compétition interspécifique, lutte biologique, Burkina Faso.

¹ Patch: expression empruntée qui désigne le milieu développement. Ici, il s'agit de la boîte de Pétri dans laquelle sont placées des graines de niébé renfermant un nombre variable de larves de bruches aux dépens desquelles se développent les parasitoïdes.

ABSTRACT

Callosobruchus maculatus (Coleoptera: Bruchidae) is responsible for the most important damages caused to stored cowpea, *Vigna unguiculata* Walp, in soudano sahelian area of West Africa. Considerable losses are often observed as a result of larval feeding at the expense of the seeds.

Biological control of this Bruchid using *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) and *Eupelmus vuilleti* (Eupelmidae), two solitary ectoparasitoids on relatively old larvae and pupae of *C. maculatus*, was investigated during this study. Experiments were conducted under natural conditions in the subhumid region of Bobo-Dioulasso, Burkina Faso in order to analyse:

- (1) the influence of the main factors affecting the evolution of *C. maculatus* and its parasitoids populations during cowpea storage
- (2) the result of interspecific competition between *D. basalis* and *E. vuilleti* in relation with the density of parasitoid adults and that of available hosts in a patch.
- (3) biological control strategies by means of several inoculations of parasitoids into stores

Climatic conditions such as temperature and air relative humidity proved to have a significant influence on the rate of parasitism of the insects as well as on their reproduction and growth. At the beginning of the dry season, the three species were limited growing abilities, probably due to the relatively cold temperatures and low air relative humidity of this period. In March, temperatures and relative humidity began to rise, and optimum conditions were met for higher growth and also for parasitic infections. The analysis of functional and numerical response revealed that fecundity and parasitic efficiency were density related and varied with climatic conditions for *D. basalis* and *E. vuilleti*. The parasitic abilities were reduced by the presence of a high number of conspecifics in the same patch. In all cases, *D. basalis* presented higher abilities to grow fast and a better potential for biological control.

Into storage conditions, the interspecific competition favoured *E. vuilleti*. This interspecific competition between *D. basalis* and *E. vuilleti* proved to be related to the density of parasitoid adults and that of hosts available in a patch. When a few number of hosts was available in the patch, *E. vuilleti* was always dominant whatever the number of *D. basalis* females present in the same patch. In presence of a high number of available hosts, *E. vuilleti* was dominant in the single case where one female of each species was in the patch. Then, an additional number of *D. basalis* females resulted in a better parasitization of the hosts by this species.

The attempt of inoculative strategies into storage situation revealed that several introductions of *D. basalis* adults into the stores allowed a good control of *C. maculatus*, even when *E. vuilleti* was present. After 6 or 7 months of study, we noticed a reduction in the number of *C. maculatus* adults higher than 80 %. In such conditions, less than 13 % of the initial weight of the seeds was lost.

These results demonstrate that *D. basalis* is an excellent biological control agent which can be used to prevent cowpea from high Bruchid attacks and to improve the storage of this important legume in rural areas. The conditions of the application of such a method by farmers remain to be determined.

Key words: *V. unguiculata*, *C. maculatus*, *D. basalis*, *E. vuilleti*, functional and numerical response, interspecific competition, biological control, Burkina Faso.

INTRODUCTION GENERALE

La culture du niébé, *Vigna unguiculata* Walp, est largement répandue en Afrique de l'Ouest (Jackai & Daoust, 1986). L'intérêt grandissant accordé à cette légumineuse résulte de ses nombreuses potentialités:

❶ - d'un point de vue alimentaire, les graines, riches en protéines (de 22 à 25 % de leur poids sec), jouent un rôle nutritionnel important (Huignard, 1985). A l'exception des acides aminés soufrés, elles renferment la plupart des acides aminés nécessaires à l'alimentation humaine (Smartt, 1964) et constituent en zone tropicale sèche, la source de protéines la moins onéreuse (Stanton, 1970).

❷ - sur le plan agronomique, le niébé est considéré comme une plante améliorante. Grâce aux *Rhizobium*, bactéries symbiotiques contenues dans les nodosités de ses racines, il est capable de fixer l'azote atmosphérique. Une culture pure de niébé peut produire 240 kg/ha d'azote, ce qui lui permet de satisfaire ses propres besoins et même de laisser dans le sol un résidu de 60 à 70 kg/ha (Rachie, 1985). Le niébé pourrait ainsi donner de bons rendements sans aucun apport d'engrais si les autres contraintes à la production sont maîtrisées.

❸ - après la récolte des gousses, les fanes de niébé sont récupérées, séchées puis conservées. Elles sont ensuite utilisées comme fourrage pour le bétail. En zones sahélienne et soudano-sahélienne, ces fanes sont d'une grande importance pendant la saison sèche où les disponibilités en herbe des pâturages naturels sont très réduites.

❹ - la culture du niébé peut constituer une source de revenus non négligeable. Le Burkina Faso connaît actuellement une augmentation de sa production annuelle. Celle-ci est passée de 95 000 T en 1985 (Rachie, 1985) à environ 245 000 T après la campagne agricole 1993-1994 (ENSA, 1996). Les prix de vente sur les marchés locaux varient au cours de l'année. Ils sont estimés à Ouagadougou à environ 200 Fcfa¹ par kilogramme de graines, juste après les récoltes de niébé. A la fin de la saison sèche, le prix du kilogramme atteint 500 Fcfa. Une bonne conservation des graines de niébé au cours de la saison sèche pourrait donc accroître le revenu des producteurs de cette légumineuse alimentaire.

¹ 100 F cfa = 1 FF

Les attaques de nombreux insectes aussi bien dans les cultures que dans les greniers au moment de la conservation des récoltes constituent une entrave sérieuse à la production de cette légumineuse. Les pertes les plus spectaculaires sont causées durant le stockage par les Coléoptères Bruchidae (planche I-F). Deux espèces séminivores, *Callosobruchus maculatus* Fab. et *Bruchidius atrolineatus* Pic., sont les principaux ravageurs des graines de *V. unguiculata* au Burkina Faso (Ouedraogo & Huignard, 1981) comme dans la plupart des régions tropicales d'Afrique (Caswell, 1961; Alzouma, 1981, 1987; Glitho & Nuto, 1987). Les adultes colonisent les cultures et déposent leurs oeufs sur les gousses (Huignard *et al.*, 1985). Le développement des larves se poursuit dans les cotylédons des graines au cours de leur conservation. Ces deux espèces présentent, dans les conditions de stockage, une évolution différente:

⇒ Un nombre limité de générations de *B. atrolineatus* se développent dans les systèmes de stockage. A partir du mois de Janvier, une grande partie des adultes émergents sont en diapause reproductrice. Ils quittent alors les systèmes de stockage pour des sites d'estivation non encore déterminés (Monge *et al.*, 1988, 1989; Huignard *et al.*, 1989). La diapause reproductrice est induite au cours du développement post-embryonnaire et dépend des conditions dans lesquelles celui-ci a lieu. En zone sahélienne, ce sont les conditions froides de Décembre-Janvier qui représentent le principal facteur induisant la diapause chez *B. atrolineatus* (Lenga *et al.*, 1991).

⇒ *C. maculatus* est particulièrement adapté aux conditions de stockage grâce à l'apparition d'un morphe non voilier, caractérisé par Utida (1954) et Ouedraogo (1991). Les adultes de ce morphe se maintiennent dans les stocks pendant toute la période de conservation des récoltes. Plusieurs générations peuvent ainsi se succéder dans les systèmes de stockage, ce qui fait de *C. maculatus* l'espèce de bruche la plus destructrice des graines de niébé. Des récoltes entières peuvent ainsi être détruites après trois à quatre mois de stockage (Caswell, 1961; Preveit, 1961; Alzouma, 1981).

De nombreux programmes de recherches sont actuellement menés au Burkina Faso dans le but d'accroître les rendements de niébé. Il est évident qu'il ne sert à rien de chercher à produire beaucoup s'il faut tout perdre au moment de la conservation. Il est donc indispensable de mettre au point des moyens efficaces de protection des graines.

Les méthodes de lutte habituellement utilisées contre les ravageurs du niébé en stockage sont variées. Elles sont surtout constituées par:

⇒ les méthodes chimiques qui, basées sur l'application de produits chimiques pesticides dans les stocks, sont généralement entreprises dans les grands centres de conservation. Le coût élevé de ces produits limite leur utilisation par les petits exploitants agricoles. Leur rémanence relativement longue peut également entraîner des risques pour la santé de l'homme et de pollution pour l'environnement. L'application d'insecticides dans les cultures n'est pas toujours efficace car les adultes sont très mobiles et difficiles à atteindre. Leur inefficacité s'explique aussi par le fait que le développement des larves a lieu à l'intérieur des graines, ce qui les rend pratiquement inaccessibles (Alzouma, 1987).

⇒ les techniques dites traditionnelles auxquelles ont recours la plupart des petits exploitants. Il s'agit de produits inertes (cendres de bois, sable fin, etc) qui asphyxient les adultes et empêchent la fixation des oeufs sur les graines, de produits ou d'organes de plantes à propriétés répulsives ou insecticides (Ofuya 1986; Alzouma & Boubacar, 1987; Sagnia & Schute, 1992; Ouedraogo, 1995). Cependant, l'efficacité de ces méthodes traditionnelles reste limitée dans le temps.

La mise au point d'alternatives plus efficaces, peu coûteuses, acceptables et compréhensibles par les producteurs préoccupe depuis longtemps les chercheurs et représente toujours une voie originale de recherche. Nous partageons ces préoccupations et c'est ce qui justifie la conduite de la présente étude. Celle-ci est une contribution à l'évaluation des potentialités des ennemis naturels de bruches dans la perspective de leur utilisation pour contrôler les populations de ces ravageurs dans les systèmes de stockage. La lutte biologique peut être envisagée car plusieurs espèces de parasitoïdes se

développant aux dépens des oeufs ou des larves de bruches ont été identifiées dans les cultures et/ou dans les greniers. On distingue principalement:

⇒ *Uscana lariophaga* Steffan, une espèce de parasitoïde oophage, appartenant à la famille des Trichogrammatidae.

⇒ *Dinarmus basalis* Rond, parasitoïde se développant aux dépens des larves et/ou des nymphes de bruches, de la famille des Pteromalidae.

⇒ *Eupelmus vuilleti* Crwf et *Eupelmus orientalis* Crwf, deux espèces de parasitoïdes larvo-nymphaux, appartenant à la famille des Eupelmidae.

Les études menées aussi bien au Niger (Lammers & Van Huis, 1989; Monge & Huignard, 1991; Monge *et al.*, 1995) qu'au Burkina Faso (Sanon, 1993) montrent que ces différentes espèces peuvent se développer dans les greniers au moment de la conservation des graines de niébé. Cependant, leur présence n'empêche pas la destruction des stocks en raison de la compétition interspécifique qui s'installe entre ces différentes espèces. Les récentes études de Ouedraogo *et al.* (1996) montrent que *D. basalis* peut, lorsqu'il est placé seul en présence de son hôte, réduire de façon importante l'accroissement des populations de celui-ci. Ce parasitoïde peut être, comme le montrent les expériences de laboratoire, un très bon agent de lutte biologique compte tenu de son activité reproductrice élevée, de son excellent comportement de recherche et de parasitisme (Monge, communication personnelle; Gauthier, 1996).

Le travail que nous présentons a été entièrement réalisé en conditions naturelles à Bobo-Dioulasso, au Burkina Faso. Au cours de cette étude, nous examinerons les possibilités d'utilisation de *D. basalis* et de *E. vuilleti*, ectoparasitoïdes larvo-nymphaux, pour contrôler les populations de bruches dans des conditions de stockage proches de celles des paysans.

➤ Nous avons, dans un premier temps, analysé les conditions de colonisation des cultures de niébé par les bruches et leurs parasitoïdes afin d'établir le niveau d'infestation

initiale des récoltes par les bruches et de déterminer l'incidence des différentes espèces de parasitoïdes rencontrées dans cette région sur la dynamique des populations de leurs hôtes en situation de stockage.

➤ Nous avons ensuite suivi l'évolution des populations de *C. maculatus*, *D. basalis* et de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche dans les systèmes de stockage. Le grenier constitue un système plus ou moins clos, soumis à des variations aussi bien des conditions de l'environnement, de la qualité du substrat trophique que des densités des insectes qui s'y développent. Nous disposons de peu d'informations pour comprendre la dynamique d'un tel système. A l'aide d'expériences complémentaires, nous avons recherché l'impact des facteurs susceptibles d'influencer la reproduction et le développement des différentes espèces et d'expliquer les variations temporelles de leurs densités pendant le stockage:

↳ au cours de la saison sèche, la température et l'hygrométrie varient de façon importante aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur des systèmes de stockage. L'influence de ces variations climatiques sur les paramètres démographiques de *C. maculatus* et de ses parasitoïdes a été étudiée. La capacité intrinsèque d'accroissement naturel de chaque espèce est également déterminée. Celle-ci constitue un critère important pour l'évaluation des potentialités d'un ennemi naturel en lutte biologique (Van Lenteren, 1986).

↳ la disponibilité et la qualité des ressources trophiques influencent de façon importante la dynamique du système. Les conséquences des variations de ce paramètre sont connues chez *C. maculatus* (Messina & Renwick, 1985; Credland *et al.*, 1986). Elles seront analysées chez les deux espèces de parasitoïdes.

↳ les effets de l'augmentation des densités des parasitoïdes sont aussi déterminés.

➤ Par ailleurs, la présence simultanée de *D. basalis* et de *E. vuilleti* peut entraîner une compétition entre ces deux espèces pour l'exploitation des hôtes disponibles. De nombreux travaux ont été réalisés sur ce sujet en laboratoire (Van Alebeek, 1991; Van

Alebeek *et al.*, 1993; Leveque *et al.*, 1993) et dans les systèmes de stockage (Monge & Huignard, 1991; Monge *et al.*, 1995). Ils montrent tous que la compétition interspécifique est défavorable à *D. basalis*, ennemi naturel le plus efficace, et que ceci favorise l'accroissement des populations de l'hôte. Au cours de cette étude, nous analyserons d'autres aspects de la compétition interspécifique. Nous examinerons les conséquences de la variation de la densité des parasitoïdes présents ainsi que celle des hôtes disponibles sur le résultat des interactions compétitives entre *D. basalis* et *E. vuilleti* lorsque ces deux espèces se retrouvent simultanément dans un patch.

➡ Jusqu'à présent, peu d'études ont cherché à utiliser, en conditions naturelles, des parasitoïdes comme agents de contrôle des populations de ravageurs de denrées stockées dans les systèmes de stockage (Van Huis, 1991). En complément aux essais de lutte biologique contre les bruches du niébé déjà entrepris au Burkina Faso (Sou, 1994; Sanon, 1995; Ouedraogo *et al.*, 1996), nous analyserons l'impact d'introductions successives d'adultes de *D. basalis* sur l'évolution des populations de bruches (et plus particulièrement *C. maculatus*). Cette étude devrait permettre d'envisager la détermination des modalités de la mise au point d'une méthode de lutte biologique efficace contre ces ravageurs dans les conditions de conservation des graines de niébé par les producteurs.

CHAPITRE I: CONDITIONS D'ETUDE ET MATERIEL BIOLOGIQUE

I- LES CARACTERISTIQUES DE LA ZONE D'ETUDE

A- Situation géographique de la zone d'étude

Tous les travaux réalisés au cours de cette étude se sont déroulés dans la région de Bobo-Dioulasso, située dans la partie Sud-Ouest du Burkina Faso, à 366 Km de Ouagadougou. Les essais en champ ont été conduits au Centre Agricole Polyvalent (CAP) de Matourkou, localité distante d'une dizaine de kilomètres de Bobo-Dioulasso. Les expériences de stockage ont été effectuées dans la cour du Laboratoire de Recherches de la Protection des Végétaux à Bobo-Dioulasso même.

B- Les conditions climatiques de la zone d'étude

Le Burkina Faso jouit dans son ensemble d'un climat tropical à deux saisons:

- une saison sèche plus ou moins longue du Nord au Sud du pays.
- une saison des pluies généralement courte.

1- La saison sèche

Elle se caractérise par une variation importante des facteurs climatiques telles que la température et l'humidité relative de l'air. Dans la région de Bobo-Dioulasso, la saison sèche s'étale en général de la fin du mois d'Octobre à celle du mois d'Avril. Les variations de températures enregistrées au cours des années 1993, 1994 et 1995 sont résumées dans le tableau I.1. Elles montrent que:

- ↪ entre Octobre et Novembre, les températures moyennes sont relativement élevées.
- ↪ de Décembre à Janvier, on observe une baisse de ces températures moyennes.
- ↪ à partir de Février, elles s'élèvent à nouveau pour être maximales entre Mars et Avril.

L'amplitude thermique, écart entre les minima et les maxima de températures, est élevée entre Novembre et Février; elle diminue à partir de Mars (figure I. 1).

L'humidité relative de l'air, encore forte au début de la saison sèche (Octobre et Novembre), diminue progressivement et reste faible entre Décembre et Mars. Elle commence à s'élever à partir d'Avril avec l'apparition des premières pluies (tableau I. 2).

Tableau I.1: Variations des maxima, minima et moyennes mensuelles de températures enregistrées au cours de trois années à Bobo-Dioulasso.
(d'après la section météorologique de Bobo-Dioulasso).

	Janv	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept	Oct.	Nov.	Déc.
1993 Maxi	30,9	35,2	36,7	37,1	35,4	32,6	29,9	29,6	30,3	32,9	34,4	32,7
1993 Mini	17,5	21,7	24,1	24,8	24,5	22,5	21,5	21,3	20,4	21,7	22,1	18,9
1993 Moy.	24,2	28,4	30,4	30,9	30,0	27,5	25,7	25,4	25,3	27,3	28,2	25,8
1994 Maxi	31,9	35,1	36,8	37,4	35,3	32,6	29,7	28,3	29,4	31,1	33,3	31,8
1994 Mini.	18,1	21,4	24,2	25,1	24,0	22,6	21,9	21,1	21,7	21,3	20,3	17,9
1994 Moy.	25,0	28,2	30,5	31,2	29,6	27,6	25,8	24,7	25,5	26,2	26,8	24,8
1995 Maxi	31,3	34,1	37,4	34,1	35,3	32,0	29,6	29,1	30,5	32,8	34,0	33,0
1995 Mini.	16,6	19,9	24,9	23,5	24,3	22,1	21,8	21,1	21,4	21,7	20,4	19,8
1995 Moy.	23,9	27,0	31,1	28,8	29,8	27,0	25,7	25,1	25,9	27,2	27,2	26,4

Tableau I. 2: Variations des maxima, minima et moyennes mensuelles d'humidité relative de l'air enregistrées au cours de trois années à Bobo-Dioulasso.
(d'après la section météorologique de Bobo-Dioulasso).

	Janv	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept	Oct.	Nov.	Déc.
1993 Maxi	35,2	31,4	58,6	74,5	80,3	88,9	94,8	93,8	96,2	91,0	74,8	39,6
1993 Mini	16,3	11,6	22,5	31,0	41,3	51,3	60,9	62,3	59,1	51,0	32,0	16,2
1993 Moy.	27,5	21,5	40,5	52,7	60,8	70,1	77,8	78,0	77,6	71,0	53,4	27,9
1994 Maxi	34,7	33,6	50,0	64,9	80,9	88,1	94,0	97,0	97,5	95,8	78,5	40,0
1994 Mini.	14,5	12,8	18,3	23,9	37,5	48,6	61,2	69,0	65,6	57,4	25,0	13,0
1994 Moy.	24,6	23,2	34,1	44,4	59,2	68,3	77,6	83,0	81,5	76,6	51,7	26,5
1995 Maxi	31,2	26,8	55,5	87,4	80,8	91,7	95,3	97,4	96,5	91,7	63,8	46,5
1995 Mini.	9,72	9,1	19,7	46,3	38,2	57,1	64,3	68,7	62,6	48,5	20,3	16,5
1995 Moy.	20,4	17,9	37,6	66,8	59,5	74,4	79,8	83,0	79,5	70,1	42,0	31,5

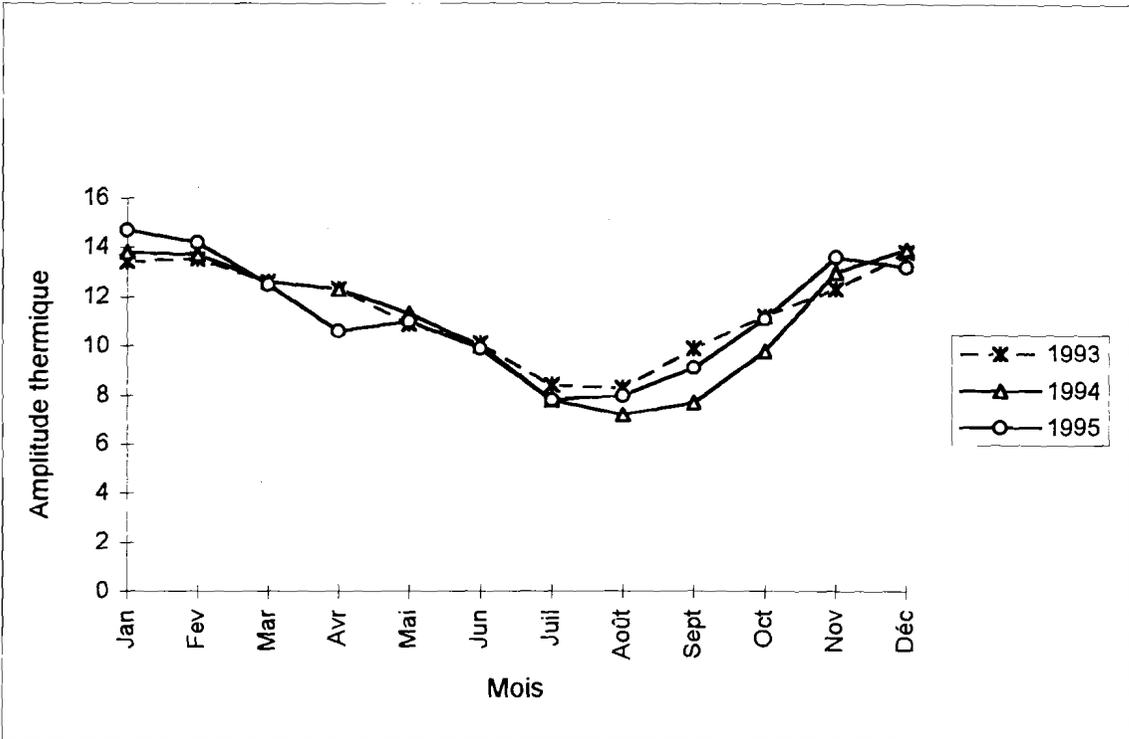


Figure I. 1: Variations mensuelles de l'amplitude thermique au cours des années 1993 à 1995 à Bobo-Dioulasso.

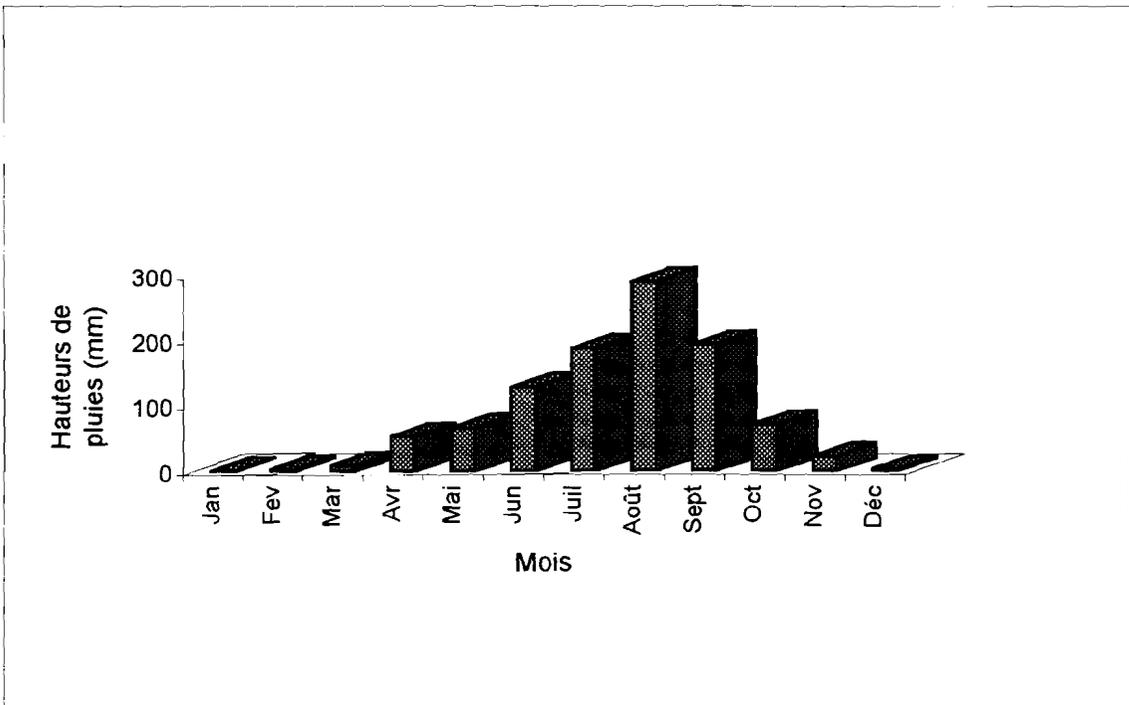


Figure I. 2: Répartition mensuelle des hauteurs moyennes de pluies enregistrées entre 1993 et 1995 au CAP de Matourkou, près de Bobo-Dioulasso.

2- La saison des pluies

Au Burkina Faso, les précipitations sont inégalement réparties aussi bien dans le temps que dans l'espace.

En fonction de la répartition des précipitations dans le temps, la longueur de la saison des pluies varie entre 3 et 6 mois du Nord au Sud du pays. L'analyse de la répartition mensuelle des pluies enregistrées à Bobo-Dioulasso au cours des 3 dernières années (figure I. 2) montre que dans cette région, les premières pluies s'observent à partir de Mars. Cependant, la saison ne s'installe véritablement qu'entre Mai et Juin. Ce sont les mois de Juillet, Août et Septembre qui sont les plus arrosés.

L'analyse de la répartition des pluies dans l'espace permet de distinguer 3 grandes régions climatiques au Burkina Faso (Gbikpi, 1996). Ce sont:

- ❶ - la zone soudanienne qui occupe toute la partie sud du pays est la plus humide avec 900 à 1300 mm de précipitation annuelle. La région de Bobo-Dioulasso appartient à cette zone climatique. Il faut noter que durant ces 30 dernières années, on observe une diminution de la hauteur annuelle des précipitations. Dans la zone soudanienne par exemple, la hauteur annuelle des pluies est passée entre 1979 et 1987 de 1100 à 860 mm (Gbikpi, 1996).
- ❷ - la zone soudano sahélienne située au centre du pays reçoit 600 à 900 mm de pluies chaque année.
- ❸ - la zone sahélienne sèche localisée dans la partie Nord du pays se caractérise par des précipitations annuelles en deçà de 600 mm.

Au cours de la saison des pluies, les températures sont plus douces et l'amplitude thermique faible. L'humidité relative de l'air augmente de façon très importante.

II LE MATERIEL BIOLOGIQUE

A- La plante: le niébé, Vigna unguiculata WALP.

1- Description botanique de la plante

Le niébé, *Vigna unguiculata* Walp., est une plante herbacée annuelle autogame (Mémento, 1991). Il présente de grandes variabilités morphologiques en relation avec le nombre élevé de ses variétés (Borget, 1989). Ainsi, le port de la plante peut être érigé, semi-érigé, rampant, buissonnant voire volubile. L'inflorescence est du type grappe axillaire, les fleurs se regroupant par paire le long d'un axe de 20 à 25 cm. La corolle des fleurs a une coloration variable: elle peut être blanche, jaunâtre, bleue, rose ou violette. Les fruits sont des gousses indéhiscentes, rampantes ou dressées par paire, formant un "V". La paroi des gousses est brune ou pourpre. Leur forme est cylindrique plus ou moins comprimée, voire aplatie. Elles mesurent 8,5 à 30 cm de long et 0,5 à 1,2 cm de large. Une gousse comporte de 8 à 20 graines. celles-ci présentent un tégument épais dont la coloration est comprise dans un large spectre incluant le blanc, le brun et le rose. La graine est pourvue d'un hile, souvent cerné de noir ou de brun, tranchant sur la teinte du tégument.

2- Origine géographique et taxonomie de la plante

L'exploitation du niébé dans l'agriculture par l'homme date de très longtemps. La plante serait connue en Inde longtemps avant le christianisme (Ng & Maréchal, 1985). Son origine exacte n'est pas actuellement connue. Des sources concordantes indiquent que l'Afrique en serait le berceau mais des polémiques persistent encore sur la partie du continent concernée (Ng & Maréchal, 1985). Les régions de dissémination du niébé seraient l'Afrique occidentale (Murdoch, 1959) et l'Ethiopie (Maréchal & Baudoin, 1985). Il n'est pas exclu que la plante ait pu passer d'une de ces régions à l'autre depuis très longtemps, étant donné l'existence de contacts très anciens entre l'Est et l'Ouest Africain (Purseglove, 1976).

La présence de formes distinctes et multiples, l'existence de synonymes et d'affinités avec les *Phaseolus* et les *Dolichos* ont longtemps occasionné des confusions dans la nomenclature et la classification du niébé. Il est aujourd'hui reconnu comme une légumineuse appartenant à l'espèce botanique *Vigna unguiculata* (Ng & Maréchal, 1985). L'espèce cultivée en Afrique de l'Ouest présenterait la systématique suivante (Marechal et al., 1978 cités par Ouedraogo, 1991):

Famille: Légumineuses

Sous-famille: Papilionaceae

Genre: *Vigna*

Espèce: *unguiculata*

Sous-espèce: *unguiculata* Walp Verdc.

3- Exploitation traditionnelle du niébé dans l'agriculture au Burkina Faso

Les modes de culture du niébé varient selon les régions. Cependant, en règle générale, il est rarement exploité en monoculture. Il est le plus souvent cultivé en association avec une céréale, le mil ou le sorgho et moins fréquemment le maïs (Rachie, 1985). L'association, telle que pratiquée par les paysans Burkinabè se fait généralement de la façon suivante: les graines de niébé et de céréales sont mélangées et semées ensemble dans les mêmes poquets. Les semis ont lieu au début de la saison des pluies (Juin ou Juillet). La période de floraison, variable en fonction de la date des semis et des variétés, se situe généralement entre la fin du mois d'Août et le début du mois de Septembre. En culture traditionnelle, le niébé n'est soumis à aucun traitement phytosanitaire particulier.

La récolte, manuelle, a lieu lorsque la majorité des gousses sont sèches. Elles peuvent ainsi séjourner longtemps dans les champs où elles reçoivent les pontes de bruches. Les variétés précoces qui arrivent plus tôt à maturité sont récoltées entre la fin du mois d'Août et le début du mois de Septembre. Pour les variétés tardives, les récoltes ont lieu entre Octobre et Novembre. Après leur collecte, les gousses sont souvent soumises à un séchage supplémentaire au soleil avant d'être écosées. Cette pratique pourrait

accroître le niveau d'infestation initiale par les bruches comme l'a observé Robert (1984) en ce qui concerne l'infestation des arachides par un autre Bruchidae, *Caryedon serratus* Ol.

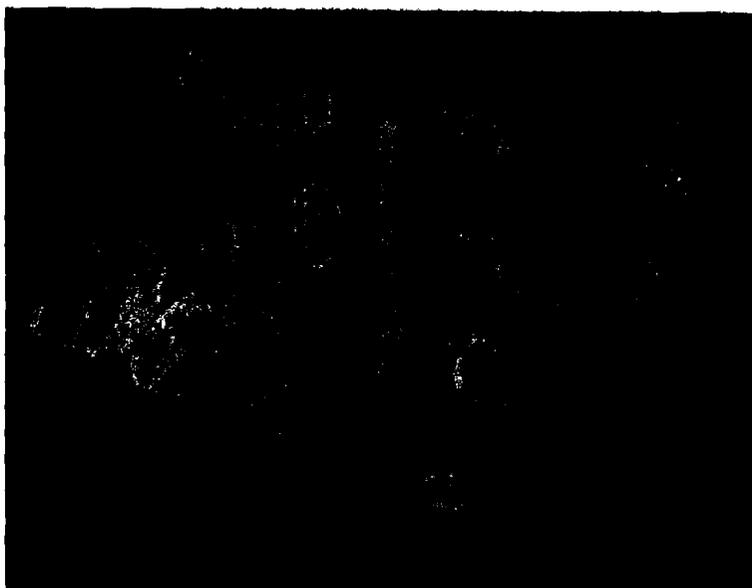
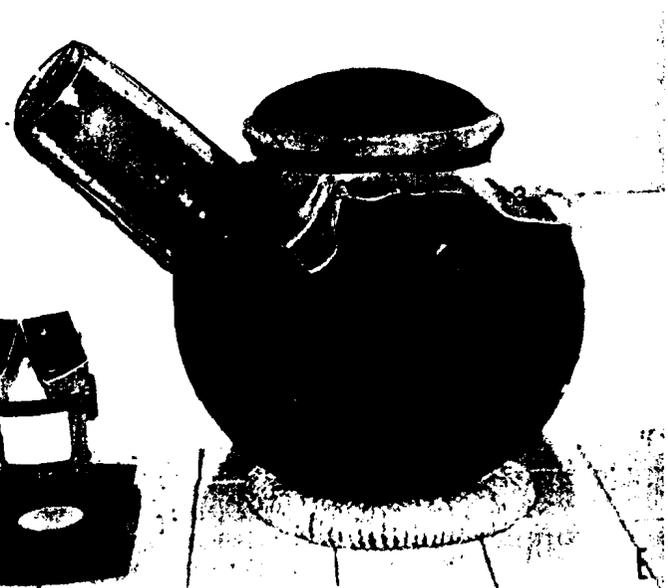
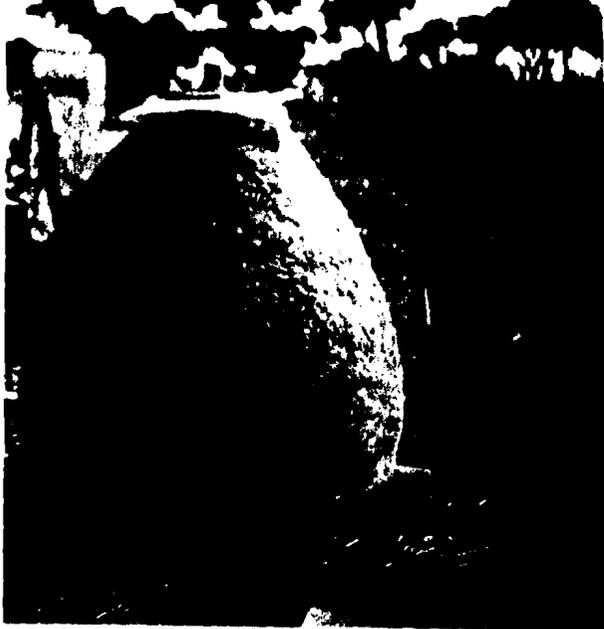
La conservation du niébé se fait souvent en graines et plus rarement en gousses. Les structures traditionnelles de stockage, variables en fonction des régions sont constituées principalement par des greniers en banco ou en paille et des jarres en argile cuite (Dabire, 1982; planches I-A et I-B). Pour protéger les graines contre les dégâts de bruches, elles sont mélangées à de la cendre de bois ou à du sable fin avant d'être entreposées. Des plantes à propriétés insecticides ou insectifuges sont également utilisées. Il s'agit de feuilles, de rameaux ou d'huiles végétales qui sont introduits dans les greniers ou mélangés aux graines. Les plantes les plus utilisées sont *Hyptis spicigera* Lam (Labiées), à propriétés insectifuges et *Boscia senegalensis* (Capparidacée), à propriétés insecticides (Ouedraogo, 1995). L'application de produits chimiques pesticides pour la protection des stocks reste limitée.

4- Importance et utilisations du niébé

En Afrique Occidentale en général, et au Burkina Faso en particulier, la culture du niébé occupe une place importante dans l'agriculture. Les superficies emblavées pour son exploitation sont de l'ordre de 4,8 millions d'hectares dans l'ensemble de la sous région (Jackai & Daoust, 1986) pour une production annuelle représentant plus de 50 % de la production mondiale (Rachie, 1985).

Au Burkina Faso, les surfaces réservées à la culture du niébé sont en pleine expansion depuis quelques années. Après le Nigéria et le Niger, le Burkina Faso est le 3^{ème} producteur africain en graines de cette légumineuse (Rachie, 1985). La production qui était habituellement autoconsommée (Ouedraogo, 1991) est de plus en plus exportée vers les pays côtiers (Nigéria, Ghana, Côte d'Ivoire).

La plus grande importance du niébé réside dans son rôle alimentaire (Huignard, 1985). De part sa composition chimique, le niébé possède une grande valeur nutritive. Il renferme de fortes teneurs en protéines, des vitamines et la majorité des acides aminés indispensables (tableaux I.3 et I. 4). Au Burkina Faso, de nombreux mets sont préparés à



base de graines ou de feuilles de niébé. La teneur particulièrement élevée de ses graines en lysine fait de cette légumineuse un excellent améliorateur de la qualité protéique des céréales. Ainsi, les combinaisons niébé-maïs, niébé-sorgho ou niébé-riz seraient d'une grande qualité nutritive (Bressani, 1985).

Tableau I. 3: Composition des graines et feuilles du niébé en éléments nutritifs essentiels.
(Source: Viaud, 1983).

Substance (en %)	graines	feuilles	Substance (en mg/100 g)	graines	feuilles
Eau	9	83	Calcium	91	295
Protéines	23	4,8	Phosphore	370	58
Lipides	1	0,4	Acide ascorbique	2	60
Glucides	61	8	Thiamine B1	1,02	0,20
Cellulose	3	2	Riboflavine B2	0,17	0,38
Matières minérales	3	1,8	Niacine PP	2,70	2,12

Tableau I. 4: Teneur moyenne des graines de niébé en principaux acides aminés
(Source: Bressani, 1985)

Acides aminés	Teneur moyenne des graines (en mg/gr.)
Arginine	500
Histidine	213
Isoleucine	318
Leucine	484
Lysine	486
Méthionine	79
Cystine	32
Phénylalanine	263
Tyrosine	124
Thréonine	251
Tryptophane	68
Valine	314

B- Les insectes ravageurs du niébé

1- Les insectes nuisibles au niébé dans les cultures

De très nombreux insectes attaquent le niébé dans les cultures à tous les stades de développement, occasionnant d'importantes pertes en rendements (Singh & Jackai, 1985; Ouedraogo, 1991). Singh & Allen (1979) distinguent:

a- les insectes nuisibles au niébé avant la floraison.

Ce sont essentiellement:

- des Homoptères piqueurs-suceurs de sève (Aphidae et Jassidae)
- des Coléoptères consommateurs de feuilles (Chrysomelidae)
- des larves de Lépidoptères consommatrices de feuilles
- des Orthoptères broyeurs de feuilles
- des Thysanoptères inféodés aux bourgeons foliaires

b- les insectes nuisibles au niébé après la floraison.

Ils appartiennent aux ordres suivants:

- Thysanoptères des fleurs
- Coléoptères des fleurs (Meloidae et Curculionidae)
- Larves de Lépidoptères foreuses de gousses (Pyralidae, Tortricidae)
- Hétéroptères suceurs de gousses (Coreidae, Pentatomidae)

2- Les insectes nuisibles au niébé en stockage: les bruches

Il s'agit principalement de Coléoptères Bruchidae dont les larves se développent dans les cotylédons des graines. Au Burkina Faso, deux espèces, *C. maculatus* et *B. atrolineatus* sont signalées (Ouedraogo & Huignard, 1981; Ouedraogo, 1991). La plupart des études faites dans la sous région Ouest Africaine mentionnent également ces espèces (Caswell, 1961; Prevett, 1961; Alzouma, 1987; Gliitho, 1990).

a- *Callosobruchus maculatus* Fab.

⇒ Description morphologique et position systématique

L'adulte de *C. maculatus* est un insecte de petite taille mesurant 2,8 à 3,5 mm de long. Le corps, de forme oblongue, est généralement rougeâtre, recouvert de poils blancs à blanc-jaunâtres. Une partie de l'abdomen dépasse légèrement les élytres notamment au moment de l'émergence de l'adulte des graines. Une coloration différente des élytres et du pygidium permet de distinguer le mâle de la femelle. Les antennes sont de couleur brune.

Il existe un polymorphisme imaginal chez *C. maculatus*. Deux formes d'adultes, différant par des caractères morphologiques, physiologiques et comportementaux (planche IIA et IIB) ont été décrites par Utida (1954) puis étudiées par Ouedraogo (1978, 1991).

La position systématique de *C. maculatus* est la suivante:

Ordre: Coléoptères
Super famille: Phytophagoidae
Famille: Bruchidae
Sous famille: Bruchinae
Genre: *Callosobruchus*
Espèce: *maculatus* (Fab.)

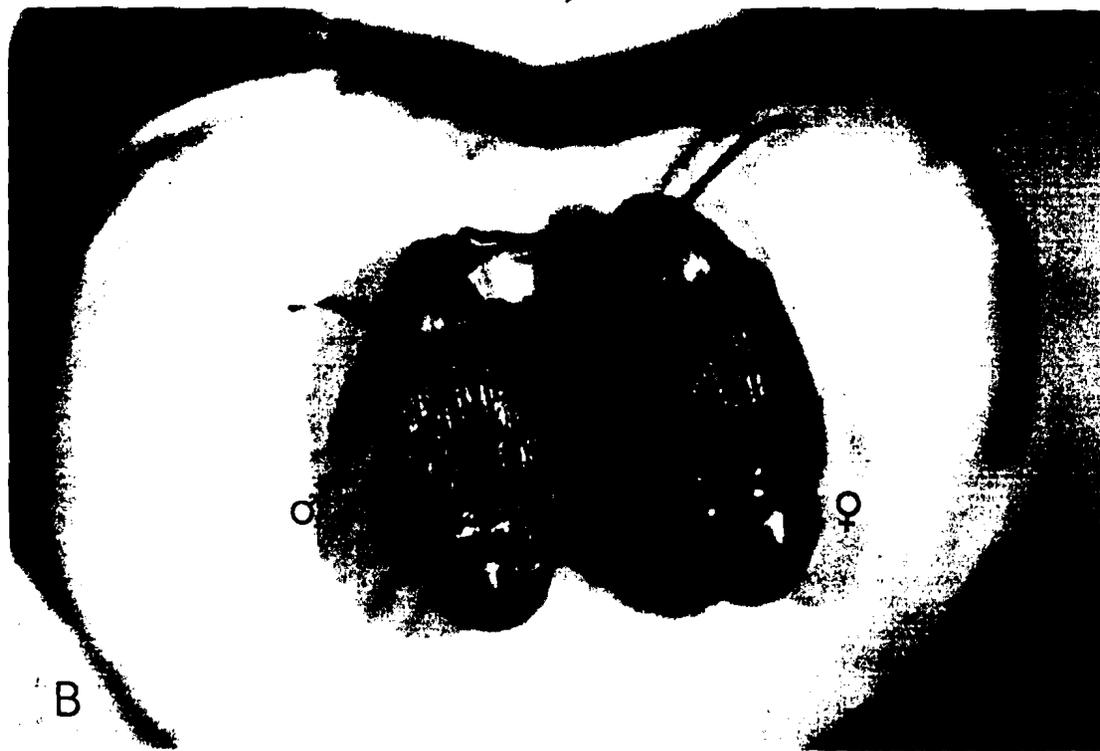
⇒ Biologie et cycle de développement

C. maculatus est largement représenté dans les zones tropicales et subtropicales où il infeste principalement les légumineuses cultivées et sauvages du genre *Vigna* (Bilal, 1987). Il peut également se développer sur *Vouandzeia subterranea*, *Cajanus cajan*, *Cicer arietinum*, *Lablab purpureus* et *Cassia occidentalis* (Decelle, 1987).

Les adultes colonisent les cultures de niébé pendant la période de fructification. Les oeufs sont déposés sur les gousses mûres ou jaunissantes (Ouedraogo & Huignard, 1981). Après la récolte, le développement des larves se poursuit dans les graines au cours du stockage. Le temps de développement, variable avec les conditions dans lesquelles celui-ci se fait, comporte quatre stades larvaires et un stade nymphal (Ouedraogo, 1978).



A



B



L'apparition de l'une ou l'autre forme est liée aux conditions climatiques prévalant lors du développement post-embryonnaire (Ouedraogo, 1991). La forme non voilière est particulièrement reproductrice et adaptée à la vie des stocks. Plusieurs générations d'adultes peuvent ainsi s'y succéder. Les individus de la forme voilière, en quiescence reproductrice et aptes au vol, auraient tendance à quitter les systèmes de stockage. Ils seraient à l'origine de l'infestation des cultures (Sano-Fujii, 1984).

b- *Bruchidius atrolineatus* Pic.

⇒ Description morphologique et position systématique

Le corps de l'adulte est oblong, étroit antérieurement, subglobuleux postérieurement, fauve à roux (De Luca, 1968). Il est couvert d'une vestiture mouchetée de brun sombre, saupoudrée par des zones de chètes blanchâtres. Les antennes sont variables d'aspect et de couleur selon le sexe (planche II-C). Chez le mâle, les articles sont fortement pectinés extérieurement, sauf le dernier qui est oblong testacé clair. Chez la femelle, les antennes ont une apparence serrulée testacée.

La classification systématique de *B. atrolineatus* est:

Ordre: Coléoptères
Super famille: Phytophagoidae
Famille: Bruchidae
Sous famille: Bruchinae
Genre: *Bruchidius*
Espèce: *atrolineatus* (Pic.)

⇒ Biologie et cycle de développement

Comme *C. maculatus*, *B. atrolineatus* se développe aux dépens de légumineuses sauvages et cultivées du genre *Vigna* (Alzouma *et al.*, 1985).

Dans les cultures de niébé, la contamination des gousses se fait au fur et à mesure de leur formation. Les femelles *B. atrolineatus* pondent de préférence sur les gousses

jeunes mais peuvent également déposer leurs oeufs sur les gousses mûres (Alzouma & Huignard, 1981; Alzouma, 1987; Monge & Germain, 1988).

Au cours de la saison sèche, lorsque les récoltes sont placées dans les systèmes de stockage, le développement des populations de *B. atrolineatus* est rapidement limité. Dès la seconde génération, les adultes émergents sont en diapause reproductrice. Ils quittent alors les stocks pour des lieux d'estivation non identifiés d'où ils reinfesteront les cultures de la saison suivante (Monge & Germain, 1988).

C- Les insectes parasitoïdes de bruches

Les parasitoïdes se développant aux dépens de bruches inféodées au niébé dans la sous région Ouest Africaine appartiennent principalement aux familles des Trichogrammatidae, des Eupelmidae et des Pteromalidae (Van Huis *et al*, 1991a; Monge & Huignard, 1991).

Les insectes parasitoïdes diffèrent des insectes prédateurs par le fait que généralement, un individu parasitoïde ne détruit qu'un nombre limité ou un seul individu hôte au cours de son cycle de développement. L'expression parasites protéliens leur est attribuée car seuls les stades larvaires et/ou nymphaux se développent aux dépens de l'hôte, les imagos étant le plus souvent floricoles (Riba & Silvy, 1989). Certains adultes se nourrissent cependant de l'hémolymphe de l'hôte qu'ils blessent au moment de la ponte. Chez les insectes parasitoïdes, la rencontre avec l'hôte se fait essentiellement grâce à des kairomones agissant à courte distance ou par contact direct (Vinson, 1984). Plusieurs phases sont observées dans le déroulement du processus parasitaire (Vinson, 1976):

- ↳ Recherche de l'habitat de l'hôte
- ↳ Localisation de l'hôte
- ↳ Reconnaissance, exploration et détection de la qualité de l'hôte
- ↳ Décision ou non de pondre
- ↳ développement sur ou dans l'hôte dans le cas où il y a ponte

D'autres particularités biologiques permettent de distinguer les parasitoïdes:

↳ les ectoparasitoïdes: ce sont des parasitoïdes dont les femelles déposent leurs oeufs à la surface de l'hôte. La larve s'y fixe et s'y développe. Ils s'opposent aux endoparasitoïdes qui pondent à l'intérieur même de l'hôte.

↳ les parasitoïdes solitaires: pour ceux-ci, quel que soit le nombre d'oeufs déposés sur l'hôte, un seul individu adulte est capable de s'y développer. Chez les parasitoïdes grégaires, par contre, plusieurs individus peuvent se développer aux dépens d'un même hôte.

↳ Chez de nombreux parasitoïdes, les mâles, haploïdes sont issus d'une parthénogenèse arrhénotoque tandis que les femelles, diploïdes proviennent d'ovules fécondés.

↳ le superparasitisme: c'est la présence ou le développement de plusieurs individus d'une même espèce de parasitoïde sur un même hôte au lieu d'un seul comme habituellement pour ce parasitoïde (Doutt & Debach, 1964). La compétition intraspécifique aboutit en général à la destruction des oeufs ou des larves surnuméraires.

↳ le multiparasitisme: il correspond à la situation où un même et seul individu hôte est attaqué simultanément par des parasitoïdes appartenant à plusieurs espèces différentes. Ce phénomène entraîne alors une compétition interspécifique dont le résultat est l'élimination par une de ces espèces, de ou des espèces concurrentes.

↳ l'hyperparasitisme: c'est le cas où un parasitoïde est parasité par un autre.

Dans ce chapitre, nous décrivons essentiellement deux espèces, *E. vuilleti* (Eupelmidae) et *D. basalis* (Pteromalidae).

1- *Eupelmus vuilleti* Crwf

⇒ Description morphologique et position systématique

Cette espèce a été décrite pour la première fois par Crawford en 1913 sous le binôme *Bruchocida vuilleti*. Les adultes sont de couleur bronze irisée de vert. Il existe un dimorphisme sexuel marqué (planche III-B). Les femelles sont en général plus grandes et présentent une longue tarière à l'extrémité de l'abdomen. Cette espèce a la position systématique suivante:



A



B

Ordre: Hyménoptères
Super famille: Chalcidoidea
Famille: Eupelmidae
Genre: *Eupelmus*
Espèce: *vuilleti* (Crawf.)

⇒ Biologie et cycle de développement

E. vuilleti est un ectoparasitoïde solitaire se développant aux dépens des larves et des nymphes de différentes espèces de bruches et notamment *C. maculatus* et *B. atrolineatus*. *E. vuilleti* manifeste des comportements de superparasitisme (Cortesero, 1994), de multiparasitisme et d'hyperparasitisme (Leveque *et al.*, 1993).

L'oeuf de *E. vuilleti*, lisse et translucide est de forme allantoïde. Il mesure environ 800 µm de long sur 200 µm de large et porte un pedicelle à son pôle micropylaire (Ndoutoume-Ndong, 1996). Environ 36 heures après le dépôt de l'oeuf, l'éclosion de la larve néonate a lieu. Celle-ci est pourvue de mandibules qui jouent un rôle important lors des combats larvaires. Le développement de l'oeuf à l'adulte comporte cinq stades larvaires, un stade prénympgal et un stade nympgal. Les mâles émergent 2 à 3 jours avant les femelles (Ndoutoume-Ndong, 1996).

2- *Dinarmus basalis* Rond.

⇒ Description et position systématique

D. basalis est un petit insecte noir. Comme chez *E. vuilleti*, les mâles sont généralement plus petits. En outre, les femelles se distinguent facilement des mâles par deux caractéristiques principales (planche III-A):

↳ une coloration uniformément noire de l'abdomen. Celui du mâle porte transversalement une petite bande blanchâtre.

↳ la présence d'un ovipositeur court à l'extrémité de l'abdomen.

Sa classification systématique a souvent été controversée (Rasplus, 1988); l'insecte ayant été successivement décrit sous les dénominations de *Entondon basalis*, *Bruchobius laticeps* puis enfin de *Dinarmus basalis*. Il occupe la position systématique suivante:

Ordre: Hyménoptères
Super famille: Chalcidoidea
Famille: Pteromalidae
Genre: *Dinarmus*
Espèce: *basalis* (Rond.)

⇒ Biologie et cycle de développement

D. basalis possède une vaste aire de répartition et parasite les larves et les nymphes de différentes espèces de bruches dont les principaux genres sont *Acanthoscelides*, *Callosobruchus*, *Bruchidius* et *Zabrotes* (Rasplus, 1989). A l'instar de *E. vuilleti*, *D. basalis* est également un ectoparasitoïde solitaire. Le superparasitisme existe faiblement chez cet insecte (Gauthier *et al.*, 1996); le multiparasitisme est rare (Van Alebeek, 1991) et l'hyperparasitisme inexistant (Leveque *et al.*, 1993).

L'oeuf de *D. basalis*, est de forme oblongue et ne porte aucun pedicelle. Il mesure 600 µm de long et 150 µm de diamètre. Le chorion de l'oeuf est recouvert de nombreuses protubérances adhésives assurant son maintien sur le tégument de l'hôte. L'éclosion de la larve néonate intervient entre 24 et 32 heures après le dépôt de l'oeuf. Le développement post embryonnaire est plus court chez *D. basalis* comparativement à *E. vuilleti*. Il comporte trois stades larvaires et un stade nymphal. Les mâles émergent en moyenne 1 jour avant les femelles (Gomez-Alvarez, 1980).

CHAPITRE II:

ETUDE DE LA COLONISATION DES CULTURES DE NIEBE

PAR LES BRUCHES ET LEURS PARASITOIDES

INTRODUCTION

Chez les Bruchidae dont le cycle se déroule aux dépens de légumineuses alimentaires, les attaques débutent dans les cultures puis se poursuivent dans les structures de stockage. Au moment de l'entreposage des récoltes, celles-ci sont donc déjà contaminées. Bien que les Bruchidae soient souvent considérés comme des insectes de stocks, l'étude des conditions de contamination dans les cultures est nécessaire pour la mise au point de méthodes de lutte efficaces. En dehors des observations faites par Alzouma (1987) au Niger sur la reproduction et le développement de *B. atrolineatus* dans les cultures, les études de ce genre sont plutôt rares. Au Burkina Faso, nous disposons de quelques informations sur les conditions de contamination des cultures dans la région de Ouagadougou (Ouedraogo & Huignard, 1981; Ouedraogo, 1991; Sanon, 1993). Cependant, aucune donnée relative aux espèces de Bruchidae qui attaquent les gousses de niébé en zone subhumide de Bobo-Dioulasso n'était disponible au moment où nous entreprenions ce travail. La présente étude avait donc pour objectif d'estimer le niveau d'infestation des gousses à la récolte par les espèces de bruches présentes dans cette région et de déterminer l'impact des parasitoïdes oophages et larvo-nymphaux qui pourraient y exister. Il est, en effet, possible qu'on ne trouve pas les mêmes résultats qu'ailleurs comme le montrent les observations antérieures de Prevett (1961) et Glitho & Nuto (1987) concernant la répartition géographique de *B. atrolineatus*.

Au cours de cette étude, nous analyserons:

- ⇒ l'évolution des densités des populations des différentes espèces de bruches et de parasitoïdes présentes dans les cultures de deux variétés de niébé.
- ⇒ l'évolution des pontes de bruches sur les gousses mûres en fonction de la période de leur formation ainsi que l'action des parasitoïdes oophages.
- ⇒ les émergences d'insectes à partir des gousses échantillonnées.

L'association du niébé aux céréales est une pratique ancienne et courante (Steele, 1976). Nous tenterons d'appréhender l'importance de cette technique culturale sur l'infestation des cultures par les bruches et la répartition de leurs ennemis naturels.

I- MATERIELS ET METHODES

I. 1 Le matériel végétal

Il est constitué par deux variétés de niébé:

- ↪ une variété tardive dite Kamboincé local dont le cycle est de 80 jours avec un port rampant. Les graines ont une coloration blanchâtre et sont rugueuses au toucher.
- ↪ une variété précoce dénommée KN1 possédant un cycle de 60 jours. La plante présente un port semi érigé, les graines sont plus petites et de coloration brunâtre.

Dans les essais d'association culturale, les variétés *gnonfing* de sorgho et *M12* de mil ont été utilisées.

I. 2 Le dispositif expérimental

Des terrains expérimentaux aménagés en Blocs Fisher complètement randomisés ont été mis en place au début de la saison des pluies des années 1994 et 1995. Quatre traitements répétés chacun quatre fois ont été appliqués. Il s'agit pour l'année 1994 de:

- (1) variété précoce en monoculture, traitement noté **VP**
- (2) variété précoce cultivée en association avec le sorgho, traitement noté **VPS**.
- (3) variété tardive en culture pure, traitement noté **VT**
- (4) variété tardive cultivée en association avec le sorgho, traitement noté **VTS**.

En 1995, les mêmes traitements ont été appliqués mais le sorgho est remplacé par le mil (*Pennisetum typhoides*) dans les agrosystèmes associés. Les traitements **VPS** et **VTS** deviennent alors **VPM** et **VTM**. Dans les parcelles d'association culturale, une ligne de niébé est intercalée avec une ligne de céréale. Les planches I-C et I-D montrent des parcelles expérimentales en cultures pure et associée.

Les parcelles élémentaires ont une superficie de 10 m x 10 m chacune et entre deux blocs consécutifs, une allée de 3 m est aménagée. Avant le début des travaux, une fumure organique de fonds a été appliquée à la dose de 10 t/ha.

Les semis ont été effectués à plat le 10 Juillet de chaque année. Les écartements étaient les suivants:

- pour la variété KN1:

0,40 m x 0,60 m (interpoquet x interligne) en monoculture

0,40 m x 0,60 m en association avec le sorgho

0,40 m x 0,80 m en association avec le mil.

- Pour la variété Kamboincé local:

0,80 m x 0,80 m (interpoquet x interligne) en monoculture

0,80 m x 0,80 m en association avec le sorgho

0,80 m x 0,90 m en association avec le mil.

50 % des plants de niébé de la variété KN1 atteignaient le stade floraison 38 à 40 jours après les semis tandis que ce stade n'était atteint qu'entre 54 et 56 jours après semis pour la variété Kamboincé local.

I. 3 Les méthodes d'échantillonnage

1.3.1 Estimation des densités de populations de bruches et de leurs parasitoïdes

L'estimation des densités de populations de bruches et de leurs parasitoïdes a été faite par le filet fauchoir au cours de différents stades de développement phénologique des plants de niébé. L'échantillonnage, hebdomadaire, consiste à effectuer 25 coups de filet en rasant légèrement le dessus des cultures sur 2 lignes de semis de chaque parcelle. Les insectes, recueillis dans de l'alcool à 70 %, sont identifiés puis dénombrés.

En 1995, une autre méthode basée sur des systèmes de piègeage a été utilisée pour déterminer le moment d'arrivée des Hyménoptères parasitoïdes larvo-nymphaux dans les cultures. Le dispositif comprend un piquet de 0,60 m de long, surmonté d'une petite cage ouverte et grillagée (planche I-C). Des graines de niébé renfermant des larves de stade 4 ou des nymphes de *C. maculatus* sont régulièrement introduites dans la cage une fois par semaine. Les émergences d'insectes (bruches et parasitoïdes) sont suivies à partir des graines ayant séjourné dans les cages pendant 72 heures.

1.3.2 Evolution des pontes de bruches et parasitisme des oeufs par *U. lariophaga*

Le suivi des pontes de bruches et de leur attaque par le parasitoïde oophage *U. lariophaga* ont été effectués sur des gousses en fonction de la période de leur formation. La méthode utilisée a consisté à marquer 3 séries de 100 gousses de stade II¹ dans chaque parcelle suivant l'ordre de leur formation. Les 3 marquages, effectués à l'aide de fils de couleurs différentes, sont espacés les uns des autres d'une semaine. L'estimation des pontes se fait sur les gousses lorsqu'elles arrivent à maturité et deviennent sèches (stade IV selon la définition de Alzouma & Huignard, 1981). A maturité, 75 des 100 gousses marquées sont récoltées dans chaque parcelle pour chacune des 3 séries notées A, B, C pour la variété précoce, et D, E, F pour la variété tardive (Tableau II.1). Nous déterminons:

- ⇨ le pourcentage de gousses de chaque variété de niébé portant des oeufs de bruches
- ⇨ le nombre d'oeufs déposés par les femelles de chaque espèce de bruches en fonction de la variété et de la période de formation des gousses
- ⇨ le pourcentage d'oeufs parasités par *U. lariophaga* pour chaque espèce de bruches

Les émergences d'insectes sont suivies à partir des gousses échantillonnées durant les 30 jours qui suivent la récolte. Cette durée est nécessaire pour le développement des insectes de première génération issue des pontes en champ (Ouedraogo, 1991).

Tableau II. 1: Dates de marquage et de récolte des gousses de niébé en 1994 et en 1995.

Variété précoce	Marquage	Date	25/08	1/09	8/09
		JAS	46	53	60
	Récolte	Date	13/09 (A)	20/09 (B)	27/09 (C)
		JAS	65	72	79
Variété tardive	Marquage	Date	10/09	17/09	24/09
		JAS	62	69	76
	Récolte	Date	29/09 (D)	06/10 (E)	13/10 (F)
		JAS	81	88	95

JAS = nombre de jours après semis

¹ Selon Alzouma & Huignard (1981), la formation de la gousse du niébé passe par 4 stades phénologiques. Le stade II correspond à celui où les graines commencent à se former.

1.3.3 Détermination du niveau d'infestation initiale des graines à la récolte par les bruches

Après le suivi des émergences d'insectes, 600 gousses provenant de chaque série sont écosées. Le nombre total de graines contenues dans ces gousses ainsi que celui des graines présentant des orifices d'émergence de bruches sont déterminés. Le taux d'infestation initiale est estimé par la formule:

$$T (\%) = \frac{\text{Nombre de graines portant des orifices de sortie de bruches}}{\text{Nombre total de graines}} \times 100$$

I. 4 Traitement statistique des données

Dans le but de normaliser les fréquences de distribution et de stabiliser les variances, les données concernant les effectifs d'insectes ainsi que les pontes de bruches ont subi, avant analyse, une transformation en $\ln(x+1)$. Les données sur les pourcentages d'infestation et de parasitisme ont été transformées en $\text{Arcsin } \sqrt{x}$ pour les mêmes raisons que précédemment. Toutes les données transformées ont ensuite été soumises à une analyse de variance (ANOVA) suivie d'une séparation des moyennes significativement différentes par le test de comparaison multiple de Newman-Keuls.

II-RESULTATS

II. 1 Suivi de l'évolution des densités de bruches et de parasitoïdes dans les cultures.

II. 1. 1 Evolution des densités de bruches dans les cultures

Deux espèces de bruches, *C. maculatus* et *B. atrolineatus* ont été capturées au filet fauchoir (tableau II. 2). Au cours des deux années d'études, 47,19 et 49,12 % des adultes de bruches capturées dans les cultures sont des *C. maculatus* tandis que 52,81 et 50,88 % appartiennent à l'espèce *B. atrolineatus*.

Ces insectes s'observent dans les échantillons dès le début de la formation des fleurs. Les premières captures sont faites sur la variété précoce (figures II.1 et II.2). Les plants de cette variété reçoivent un nombre croissant de bruches en relation avec l'accroissement des fleurs et de la présence des gousses. Les mêmes observations peuvent se faire sur la variété tardive avec toutefois un certain décalage.

Tableau II. 2: Nombre total de bruches capturées au filet fauchoir sur 2 variétés de niébé.

Année	Variétés	<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	Total bruches
1994	Variété précoce	13	15	28
	Variété tardive	29	32	61
	% relatif	47,19	52,81	
1995	Variété précoce	8	6	14
	Variété tardive	20	23	43
	% relatif	49,12	50,88	

II. 1. 2 Evolution des densités de parasitoïdes larvo-nymphaux dans les cultures

⇒ Les captures au filet fauchoir

Seule l'espèce *D. basalis* a été mise en évidence par les captures au filet fauchoir. Les adultes sont capturés dans les cultures entre le 56^{ème} et le 63^{ème} jour après semis (figures II. 3 et II. 4). Leurs densités augmentent par la suite sur les deux variétés et se maintiennent à un niveau important jusqu'à la fin des observations.

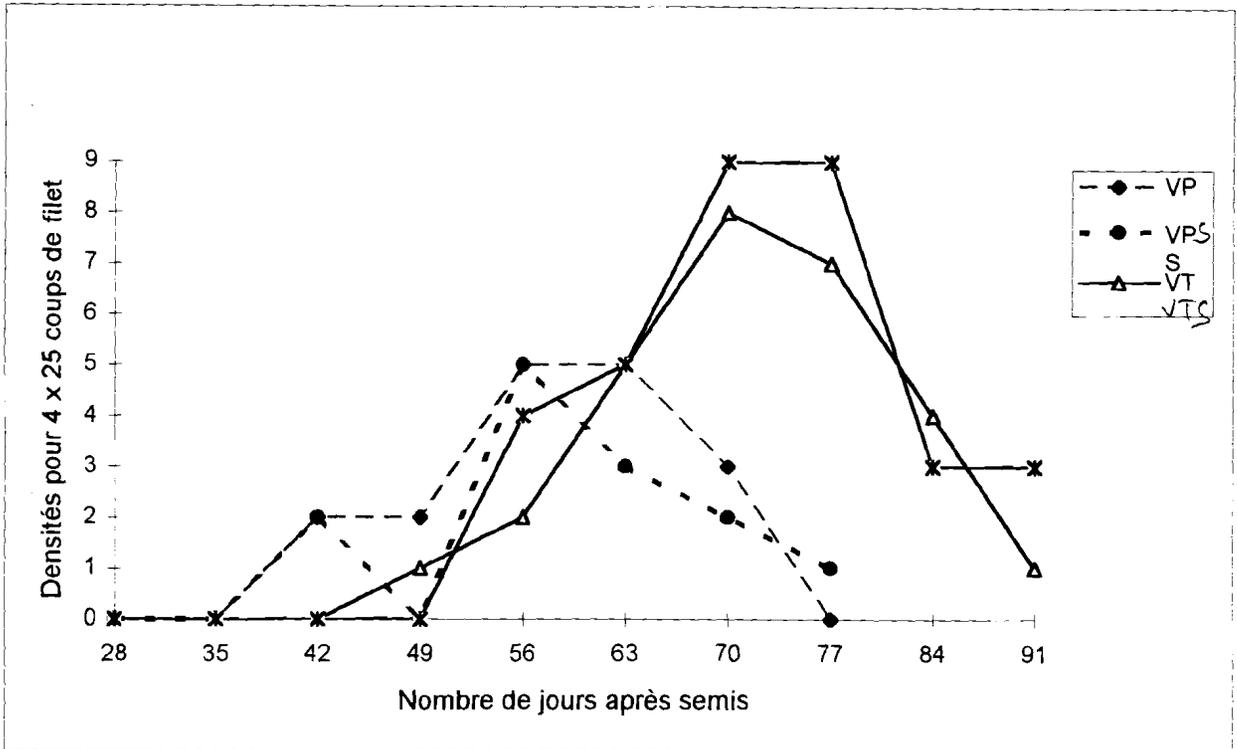


Figure II. 1: Evolution des densités de bruches capturées au filet fauchoir sur deux variétés de niébé en monoculture ou en association avec le sorgho en 1994

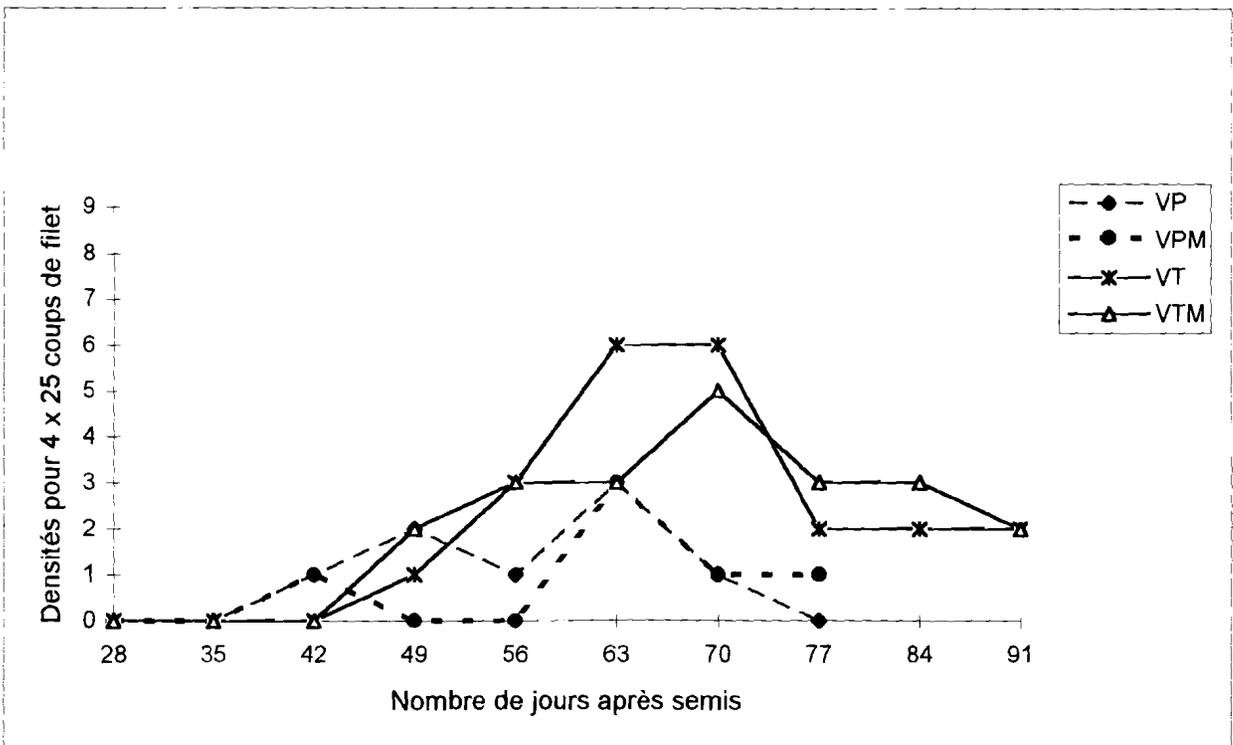


Figure II. 2: Evolution des densités de bruches capturées au filet fauchoir sur deux variétés de niébé en monoculture ou en association avec le mil en 1995.

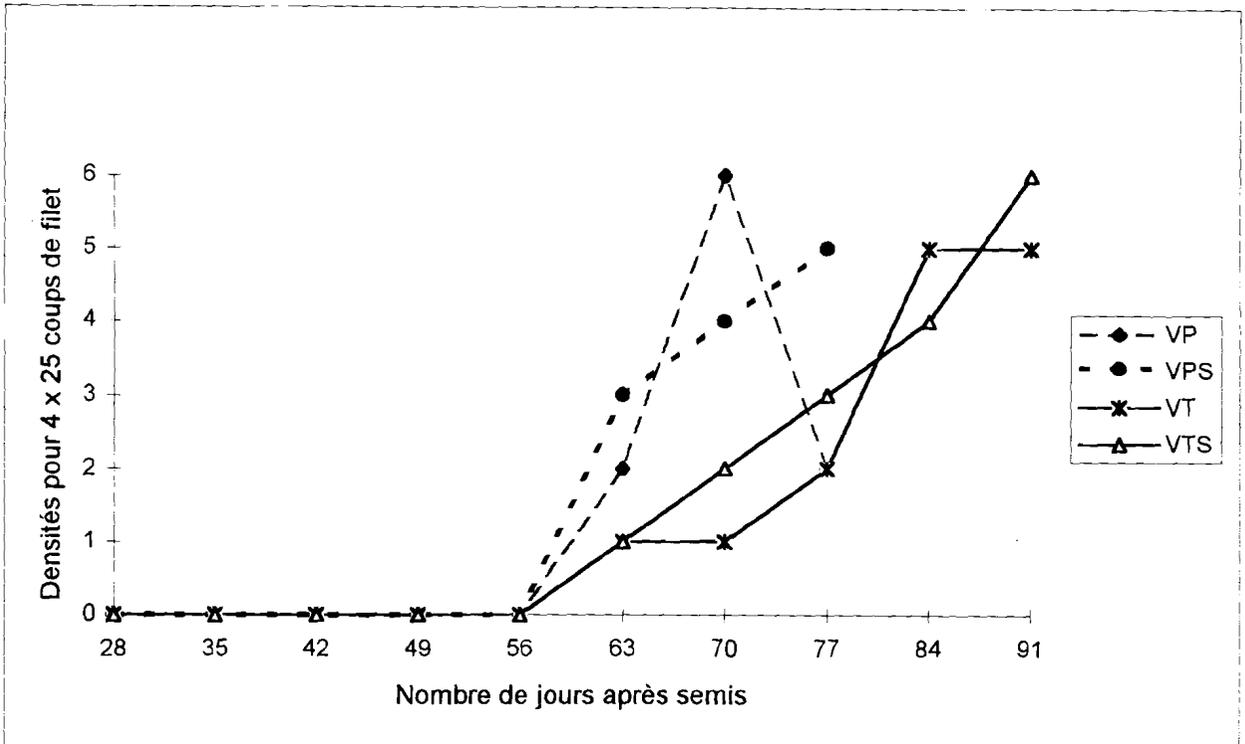


Figure II. 3: Evolution des densités de *D. basalis* capturés au filet fauchoir sur deux variétés de niébé en monoculture et en association avec le sorgho en 1994.

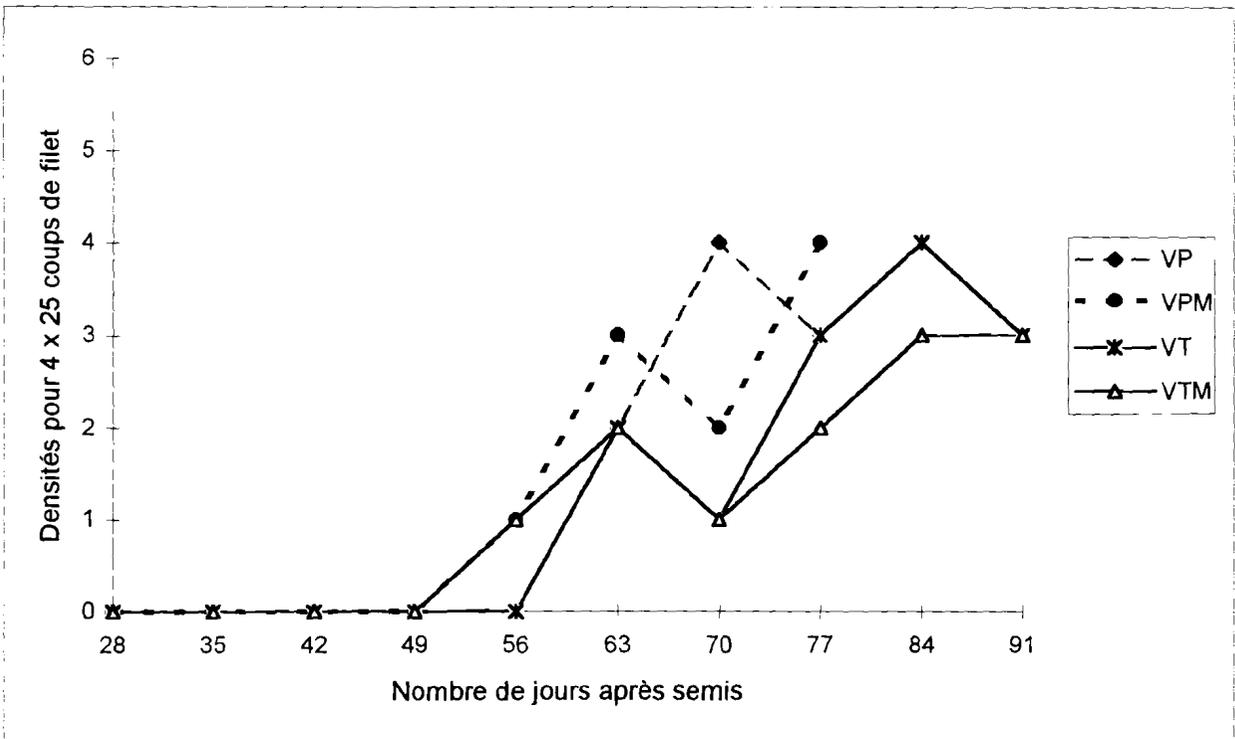


Figure II. 4: Evolution des densités de *D. basalis* capturés au filet fauchoir sur deux variétés de niébé en monoculture et en association avec le mil en 1995.

⇒ Les piégeages:

La capture par les pièges révèle également la présence de *D. basalis* dans les cultures à partir du 74^{ème} jour après les semis (tableau II. 3).

Tableau II. 3: Evolution des effectifs de *D. basalis* issus des pontes déposées dans les pièges en 1995 à Matourkou, Burkina faso.

Date	JAS	Piège 1	Piège 2
19/08/95	39	0	0
26/08/95	46	0	0
02/09/95	53	0	0
09/09/95	60	0	0
16/09/95	67	0	0
23/09/95	74	3	0
30/09/95	81	0	0
07/10/95	88	0	8
14/10/95	95	10	0
Total		13	8

JAS = nombre de jours après semis

II. 2 Suivi de l'évolution de l'infestation des gousses

II. 2. 1 Analyse du pourcentage de gousses portant des pontes de bruches

Les pourcentages d'infestations figurant dans le tableau II. 4 sont des valeurs moyennes calculées par unité d'échantillon de 75 gousses.

L'infestation des gousses est fonction de la variété sur laquelle elles sont prélevées (tableau II. 4). Le pourcentage de gousses portant des oeufs de bruches est significativement plus élevé au niveau de la variété tardive:

⇨ En 1994, 43,3 % des gousses de la variété précoce et 73,3 % de celles de la variété tardive ont reçu des pontes des deux espèces de bruches.

⇨ En 1995, ces taux ne sont respectivement plus que de 28,7 et 57,6 %.

Au cours des deux années, les proportions de gousses portant à la fois des oeufs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* sont relativement peu élevées (tableau II. 4).

Tableau II. 4: Pourcentages moyens de gousses des deux variétés de niébé portant des oeufs de bruches par unité d'échantillon de 75 gousses au cours de deux années successives.

Année	Variété	(%) de gousses portant des pontes de			Total
		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	<i>C. m</i> et <i>B. a</i>	
1994	V. précoce	13,4 b ¹	19,4 b	10,7 b	43,3 b
	V. tardive	26,5 a	25,2 ab	21,6 a	73,3 a
1995	V. précoce	15,6 b	10,8 b	2,3 b	28,7 b
	V. tardive	29,8 a	15,1 ab	12,7 a	57,6 a

C. m = *C. maculatus*

B. a. = *B. atrolineatus*

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

II. 2. 2 Analyse des pontes de bruches sur les gousses des deux variétés de niébé

L'analyse du nombre moyen d'oeufs de bruches observés par échantillon de 75 gousses (tableau II. 5) montre qu'il y a une augmentation significative du nombre d'oeufs déposés par les femelles de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* sur les gousses de la variété tardive. Lorsque l'on considère les deux années d'étude, aucune différence nette n'apparaît entre les pontes observées sur les gousses issues de culture pure et de culture associée.

Une comparaison de l'importance relative des oeufs de chaque espèce de bruches montre des résultats différents d'une année à l'autre. Les pontes de *B. atrolineatus* sont toujours prédominantes en 1994 pour les deux variétés de niébé. Par contre en 1995, ce sont celles de *C. maculatus* qui sont les plus nombreuses.

Tableau II. 5: Nombre moyen d'oeufs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* observés par unité d'échantillon de 75 gousses mûres prélevées en monoculture ou en association. Les pourcentages d'oeufs de chaque espèce de bruches sont entre parenthèses.

Année	Traitement	Oeufs de <i>C. maculatus</i>	Oeufs de <i>B. atrolineatus</i>	Total
1994	VP	25,50 b ¹	46,25 b	71,75 c
	VPS	32,08 b	56,92 b	89,00 c
	Moyenne	28,79 b (35,82 %)	51,59 b (64,18 %)	80,38 c
	VT	81,50 a	103,25 a	184,75 a
	VTS	76,58 a	89,17 a	165,75 b
	Moyenne	79,04 a (45,10 %)	96,21 a (54,90 %)	175,25 ab
1995	VP	17,08 b	15,33 b	32,41 c
	VPM	16,17 b	14,67 b	30,84 c
	Moyenne	16,63 b (52,58 %)	15,00 b (47,42 %)	31,63 c
	VT	46,08 a	33,67 a	79,75 b
	VTM	54,33 a	47,17 a	101,50 a
	Moyenne	50,21 a (55,40 %)	40,42 a (45,60 %)	90,63 ab

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne, pour une même année et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

II. 2. 3 Importance de la période de formation des gousses sur leur infestation par les pontes de bruches

Le nombre moyen d'oeufs déposés sur les gousses par les femelles de bruches dépend de la période de leur formation et donc de leur récolte (tableaux II. 6 et II. 7).

- En 1994, on observe une augmentation significative du nombre moyen d'oeufs de bruches par échantillon entre les premières et les dernières séries de gousses de la variété précoce qui se forment. Sur les gousses de la variété tardive, ce nombre diminue au niveau des dernières séries de gousses formées.

- En 1995, le nombre moyen d'oeufs de bruches par échantillon augmente entre les premières séries de gousses formées et les dernières, quelle que soit la variété.

Tableau II. 6: Nombre moyen d'oeufs de bruches par échantillon en fonction de la période de formation des gousses et de la variété en 1994.

	Séries de gousses	Nombre moyen d'oeufs de		
		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	Total
VP	A	8,75 b	9,00 c	17,75 c
	B	24,25 a	37,25 b	61,50 b
	C	43,50 a	92,50 a	136,00 a
VPS	A	14,25 b	10,25 c	24,50 c
	B	28,25 a	33,50 b	61,75 b
	C	53,75 a	127,00 a	180,75 a
VT	D	81,50 a	169,50 a	251,00 a
	E	84,50 a	69,50 b	154,00 b
	F	78,50 a	70,75 b	149,25 b
VTS	D	72,25 a	146,25 a	218,50 a
	E	70,00 a	64,50 b	134,50 b
	F	87,50 a	56,75 b	144,25 b

Tableau II. 7: Nombre moyen d'oeufs de bruches par échantillon en fonction de la période de formation des gousses et de la variété en 1995.

	Séries de gousses	Nombre moyen d'oeufs de		
		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	Total
VP	A	9,75 c	10,00 b	19,75 c
	B	15,25 b	12,75 b	28,00 b
	C	26,25 a	23,25 a	49,50 a
VPM	A	11,00 b	2,00 c	13,00 c
	B	16,50 ab	12,25 b	28,75 b
	C	21,00 a	29,75 a	50,75 a
VT	D	32,75 b	15,50 b	48,25 b
	E	47,25 a	18,50 b	65,75 b
	F	58,25 a	67,00 a	125,25 a
VTM	D	36,00 b	23,50 b	59,50 b
	E	63,75 a	35,50 b	99,25 b
	F	63,25 a	82,50 a	145,75 a

II. 3 Analyse du parasitisme des oeufs des 2 bruches par *U. lariophaga*

II. 3. 1 Résultats globaux obtenus par variété

L'analyse de l'attaque des oeufs de bruches par *U. lariophaga* montre que:

⇒ en 1994, les taux moyens de parasitisme des oeufs des 2 bruches sont importants. Ils augmentent de façon significative lorsque les oeufs sont déposés sur les gousses de la variété tardive (tableau II. 8). L'association du sorgho au niébé ne montre pas d'influence significative sur les proportions d'oeufs attaqués par le parasitoïde. Quels que soient la variété et l'agrosystème considérés, les oeufs de *C. maculatus* sont parasités dans des proportions plus élevées que ceux de *B. atrolineatus*.

⇒ en 1995, on observe la même préférence des oeufs de *C. maculatus* par *U. lariophaga* mais il n'y a pas de différence statistiquement significative entre les taux de parasitisme observés d'une variété à l'autre ni d'un système cultural à l'autre (tableau II. 8).

Tableau II. 8: Proportions moyennes d'oeufs de bruches parasités par *U. lariophaga* par échantillon de 75 gousses provenant des différents agrosystèmes.

Année		Pourcentage moyen d'oeufs parasités de		
		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	Total
1994	VP	56,20 b ¹	48,92 b	50,26 b
	VPS	50,23 b	44,80 b	49,12 b
	Moyenne	53,22 b	46,86 b	49,69 b
	VT	83,72 a	74,99 a	77,28 a
	VTS	77,30 a	71,65 a	72,73 a
	Moyenne	80,51 a	73,32 a	75,01 a
1995	VP	70,49 a	41,39 a	55,81 a
	VPM	59,58 a	40,64 a	51,55 a
	Moyenne	65,04 a	41,02 a	53,68 a
	VT	61,64 a	51,19 a	56,36 a
	VTM	62,89 a	41,75 a	53,43 a
	Moyenne	62,27 a	46,47 a	54,90 a

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne, pour une même année et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

II. 3. 2 Relations entre la période de formation des gousses et le parasitisme des oeufs de bruches par *U. lariophaga*

En 1994, au niveau de la variété précoce, on n'observe pas de différences significatives entre les taux de parasitisme observés en fonction de la période de formation des gousses (tableau II. 9). En ce qui concerne la variété tardive, quelques différences existent entre les séries de gousses mais ne traduisent aucune tendance particulière.

En 1995, les proportions d'oeufs des deux bruches parasités par *U. lariophaga* diminuent de façon significative en fonction de la période de formation des gousses (tableau II. 10).

Tableau II. 9: Pourcentages moyens de parasitisme des oeufs des deux bruches calculés par échantillon en fonction de la période de formation des gousses dans les différents agrosystèmes en 1994.

Séries de gousses		pourcentage d'oeufs parasités de		
		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	Total
VP	A	56,00 a ¹	47,14 a	46,97 a
	B	58,60 a	47,00 a	51,16 a
	C	54,01 a	52,62 a	52,66 a
VPS	A	47,44 a	50,10 a	49,31 a
	B	54,21 a	40,95 a	48,48 a
	C	49,04 a	43,34 a	45,56 a
VT	D	90,04 a	61,29 b	70,06 b
	E	83,63 ab	86,89 a	85,38 a
	F	77,48 b	76,78 a	76,41 ab
VTS	D	79,95 a	58,00 b	65,15 b
	E	87,36 a	86,78 a	86,20 a
	F	64,58 b	70,19 a	66,84 b

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau II. 10: Pourcentages moyens de parasitisme des oeufs des deux bruches calculés par échantillon en fonction de la période de formation des gousses dans les différents agrosystèmes en 1995.

	Séries de gousses	pourcentage moyen d'oeufs parasités de		
		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	Total
VP	A	69,90 a ¹	54,08 a	62,38 a
	B	68,80 a	47,28 a	61,83 a
	C	72,78 a	22,80 b	43,23 b
VPM	A	67,53 a	50,00 a	66,08 a
	B	48,90 b	34,08 b	41,73 b
	C	62,30 a	37,83 b	46,83 b
VT	D	77,28 a	61,33 a	70,95 a
	E	55,13 b	52,80 a	54,78 b
	F	52,50 b	39,43 b	43,35 b
VTM	D	68,53 a	52,18 a	61,08 a
	E	66,60 a	37,18 b	55,60 ab
	F	53,53 b	35,90 b	43,60 b

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

II. 4- Suivi des émergences d'insectes des gousses formées à différentes périodes

II. 4. 1 Analyse des émergences de bruches

Le suivi des émergences de bruches à partir des gousses des deux variétés de niébé montre que:

- en 1994 les taux de survie sont toujours faibles et inférieurs à 10 % (tableau II. 11). Ils sont plus élevés chez *B. atrolineatus* qui représente 62,3 % de l'ensemble des insectes émergents.

- en 1995, les taux de survie sont plus importants (tableau II. 12). Cependant, ils demeurent plus élevés chez *B. atrolineatus* qui constitue ici 53,60 % des émergences.

Les associations culturales n'ont aucun effet significatif sur les taux de survie de bruches.

Tableau II. 11: Nombre moyen de bruches émergeant et taux de survie calculés par échantillon de 75 gousses prélevées dans différents agrosystèmes en 1994.

	<i>C. maculatus</i>		<i>B. atrolineatus</i>		Total bruches	
	Nombre	% survie	Nombre	% survie	Nombre	% survie
VP	1,75 a ¹	6,86	3,67 c	7,94	5,42 ab	7,55
VPS	2,58 a	8,04	6,17 b	10,84	8,75 a	9,83
Moyenne	2,17 a	7,45	4,92 bc	9,39	7,09 a	8,69
VT	4,42 a	5,42	7,17 a	6,94	11,59 b	6,27
VTS	4,92 a	6,42	5,58 a	6,28	10,50 b	6,33
Moyenne	4,67 a	5,92	6,38 a	6,60	11,05 b	6,30
% relatif	37,70 %		62,30 %			

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau II. 12: Nombre moyen de bruches émergeant et taux de survie calculés par échantillon de 75 gousses prélevées dans différents agrosystèmes en 1995.

	<i>C. maculatus</i>		<i>B. atrolineatus</i>		Total bruches	
	Nombre	% survie	Nombre	% survie	Nombre	% survie
VP	2,83 b ¹	16,57	3,25 c	21,20	6,08 c	18,76
VPM	2,67 b	16,51	3,67 c	25,02	6,34 c	20,56
Moyenne	2,75 b	16,54	3,46 c	23,11	6,21 c	19,66
VT	7,25 a	15,73	7,58 b	22,51	14,83 b	18,59
VTM	7,67 a	14,12	9,33 a	19,78	17,00 a	16,75
Moyenne	7,46 a	14,93	8,46 ab	21,15	15,92 ab	17,67
% relatif	46,14 %		53,86 %			

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

II. 4. 2 Analyse des émergences de parasitoïdes larvo-nymphaux

D. basalis est la seule espèce de parasitoïde larvaire qui a émergé des gousses au cours des deux années d'étude (tableau II. 13). En 1995, quelques adultes *E. vuilleti* ont cependant été observés parmi les insectes émergents.

Une comparaison des résultats obtenus sur les deux variétés montre qu'il y a significativement un plus grand nombre d'adultes *D. basalis* qui émergent des gousses de la variété tardive. Les émergences de *E. vuilleti* sont faibles et ont été observées uniquement sur la variété tardive.

Tableau II. 13: Nombre moyen d'adultes de *D. basalis* et de *E. vuilleti* émergeant de 75 gousses provenant de différents agrosystèmes en 1994 et 1995.

Année	Traitements	<i>D. basalis</i>	<i>E. vuilleti</i>
1994	VP	0,583 b ¹	0,000
	VPS	0,583 b	0,000
	Moyenne	0,583 b	0,000
	VT	1,416 a	0,000
	VTS	1,500 a	0,000
	Moyenne	1,458 a	0,000
1995	VP	1,000 b	0,000 a
	VPM	0,250 b	0,000 a
	Moyenne	0,625 b	0,000 a
	VT	4,500 a	0,167 a
	VTM	2,500 a	0,167 a
	Moyenne	3,500 a	0,167 a

¹ Les moyennes, situées dans la même colonne et pour une même année, suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement distinctes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

II. 5 Estimation du taux d'infestation initiale des graines à la récolte

A l'exception des résultats observés au niveau de la variété tardive en 1994, le niveau d'infestation initiale des graines est fonction de la période de formation des gousses et de la variété de niébé sur laquelle elles sont prélevées. Il augmente entre les premières

et les dernières séries de gousses formées, puis de la variété précoce à la variété tardive (tableaux II.14 et II. 15). Les taux d'infestation initiale sont toujours plus élevés lorsque les gousses proviennent de la variété tardive.

Tableau II. 14: Estimation du taux d'infestation initiale des graines de niébé par les bruches en fonction de la période de formation des gousses et de la variété en 1994.

Variété	Séries de gousses	Nombre total de graines	Nb de graines avec trous de sortie de bruches	Taux d'infestation initiale (%)
Variété précoce	A	3 571	31	0,87
	B	4 053	60	1,48
	C	3 177	103	3,24
	Total	10 801	194	1,80
Variété tardive	D	2 519	135	5,36
	E	2 945	66	2,24
	F	2 416	82	3,39
	Total	7 880	283	3,59

Tableau II. 15: Estimation du taux d'infestation initiale des graines de niébé par les bruches en fonction de la période de formation des gousses et de la variété en 1995.

Variété	Séries de gousses	Nombre total de graines	Nb de graines avec trous de sortie de bruches	Taux d'infestation initiale (%)
Variété précoce	A	4 938	39	0,79
	B	4 809	62	1,29
	C	5 132	73	1,42
	Total	14 879	174	1,16
Variété tardive	D	3 945	116	2,94
	E	3 870	145	3,75
	F	4 356	289	6,63
	Total	12 171	550	4,52

En considérant les proportions de chaque espèce de bruches, on constate que le taux d'infestation initiale des graines par *B. atrolineatus* est toujours plus élevé que celui de *C. maculatus* (tableau II. 16).

Tableau II. 16: Taux d'infestation des graines de 2 variétés de niébé à la récolte par chaque espèce de bruches en 1994 et 1995.

		Taux d'infestation par les bruches	<i>C. maculatus</i>		<i>B. atrolineatus</i>	
			% relatif	Tx d'infest.	% relatif	Tx d'infest.
1994	V. précoce	1,80	30,61	0,55	69,39	1,25
	V. tardive	3,59	42,26	1,52	57,74	2,07
1995	V. précoce	1,16	44,28	0,51	55,72	0,65
	V. tardive	4,52	46,14	2,09	53,07	2,43

III- DISCUSSION

Deux espèces de bruches, *C. maculatus* et *B. atrolineatus*, colonisent les cultures de niébé dans la région de Bobo-Dioulasso. Les mêmes espèces ont été trouvées dans les zones plus sèches de Niamey au Niger (Alzouma, 1987) et de Ouagadougou au Burkina Faso (Ouedraogo & Huignard, 1981; Sanon, 1993). Les premières captures ont lieu dès le début de la formation des fleurs. Ces organes qui jouent un rôle primordial dans la levée de la diapause reproductrice chez *B. atrolineatus* (Alzouma *et al.*, 1985) et de la quiescence chez *C. maculatus* (Bilal, 1987; Ouedraogo, 1991) pourraient avoir une importance dans la colonisation des cultures par les bruches (Monge & Germain, 1988). La densité des adultes augmente par la suite lorsque le nombre de fleurs puis de gousses disponibles pour la ponte s'accroît. Ce phénomène, assez général chez les Bruchidae a également été observé chez *Bruchus rufimanus* (Huignard *et al.*, 1990).

Le dépôt des oeufs de bruches sur les gousses se fait progressivement, les dernières à se former et donc à être récoltées reçoivent un plus grand nombre de pontes. Le nombre d'oeufs des deux espèces varie dans le même sens sur les gousses des deux variétés de niébé. Cette observation montre que l'activité de ponte de ces Bruchidae reste importante pendant une longue période. Le comportement de ponte ainsi que le choix du site pour le dépôt de l'oeuf, variables selon les espèces, sont assez complexes chez *C. maculatus* et *B. atrolineatus* (Ouedraogo & Huignard, 1981; Alzouma & Huignard, 1981; Alzouma, 1987). L'exploitation de variétés précoces ainsi que la récolte des gousses au fur et à mesure de leur maturation devraient réduire de façon importante le niveau de leur infestation par les pontes de bruches. Cette observation faite dans une zone dominée par la culture de variétés tardives de niébé peut s'expliquer par plusieurs facteurs:

- ⇒ Au moment de la fructification des plants de la variété précoce, il y a une faible présence d'adultes de bruches dans les cultures.
- ⇒ Lorsque la floraison intervient sur la variété tardive, la présence des adultes, beaucoup plus importante, pourrait résulter de l'effet d'une floraison massive dans la zone de culture, ce qui attirerait un plus grand nombre de bruches.
- ⇒ Il est possible que les variétés tardives soient préférentiellement attaquées par les Bruchidae pour une raison non déterminée.

Le parasitisme des oeufs par *U. lariophaga* semble se faire en relation avec la période de formation des gousses et de la variété sur laquelle celles-ci sont prélevées. Les taux de parasitisme sont particulièrement importants comparés à ceux rapportés au Niger par Alzouma (1987) et par Lammers & Van Huis (1989). Cependant, on observe une grande variabilité d'une année à l'autre. Conformément aux résultats antérieurs (Alzouma, 1987; Lammers & Van Huis, 1989; Monge *et al.*, 1991), les oeufs de *C. maculatus* sont parasités dans des proportions plus importantes que ceux de *B. atrolineatus*. Les résultats que nous avons obtenus ne montrent pas de différences significatives entre les taux de parasitisme observés en monoculture et ceux obtenus lorsque le niébé est cultivé en association avec le sorgho ou le mil. Une telle observation a également été faite au Niger (Huignard *et al.*, 1985). L'hypothèse selon laquelle les ennemis naturels auraient une action

plus importante dans les cultures associées (Root, 1973) n'est donc pas vérifiée ici. L'association culturelle telle que nous l'avons pratiquée a cependant eu des effets bénéfiques en diminuant les densités d'autres insectes nuisibles, en augmentant les populations des insectes utiles en général de même que les rendements globaux des cultures (voir Annexes).

Au niveau des parasitoïdes larvo-nympaux, seuls des adultes de *D. basalis* ont été capturés dans les cultures puis observés dans les émergences lors des 2 années d'études. Quelques individus *E. vuilleti* ont émergé des gosses de la variété tardive au cours de l'année 1995. Il y a ici encore, une variabilité interannuelle. En zone plus sèche de Niamey, les deux espèces semblent être présentes dans des proportions presque égales dès les premiers mois de stockage (Monge & Huignard, 1991; Monge *et al.*, 1995). Les présentes observations se rapprochent plutôt de celles faites au Togo, en zone guinéenne plus humide (Glitho, communication personnelle). Elles pourraient signifier que *E. vuilleti* ne colonise pas (ou très peu) les cultures de cette région de Bobo-Dioulasso. Il est également possible que les méthodes d'échantillonnage utilisées dans les cultures soient inefficaces pour capturer cette espèce.

Le suivi des émergences d'insectes à partir des gosses formées à différentes périodes montre de faibles taux de sortie de bruches. Si l'on s'en tient à l'importance des pontes observées sur les gosses, les résultats des émergences indiquent une très forte mortalité. Celle-ci pourrait être liée à l'ampleur du parasitisme des oeufs de bruches par *U. lariophaga* dans les cultures (Huignard *et al.*, 1985; Lammers & Van Huis, 1989). Elle pourrait également être le résultat d'une forte compétition entre larves de Bruchidae et celles d'apions (Coleoptera: Curculionidae) à l'intérieur des graines. De nombreux adultes d'apions ont, en effet, émergé au cours de nos observations.

Au moment de l'entreposage des récoltes, il n'y a donc qu'un nombre limité d'adultes de bruches et de parasitoïdes qui émergent dans les systèmes de stockage. C'est à partir de ce faible nombre que se fera la contamination des stocks.

CHAPITRE III:

**ANALYSE DES FACTEURS INFLUENÇANT L'EVOLUTION DES
POPULATIONS DE *C. MACULATUS* ET DE SES PARASITOIDES**

INTRODUCTION

Lorsque des graines de niébé, récoltées dans les cultures et renfermant des larves de Coléoptères Bruchidae et de parasitoïdes, sont placées dans les systèmes de stockage, plusieurs facteurs peuvent influencer l'évolution des populations des insectes au cours du temps:

↳ Les variations climatiques intervenant au cours de la période de stockage

Dans la région de Bobo-Dioulasso, située en zone soudanienne subhumide, la saison sèche, qui correspond à la période de conservation des graines de niébé, présente d'importantes variations climatiques tant en ce qui concerne la température que l'humidité relative de l'air. La mesure de ces paramètres entre Janvier et Juin à l'intérieur de systèmes expérimentaux de stockage du niébé a permis de distinguer au cours de la saison sèche 3 périodes (tableau III.1):

❶ une période relativement froide et sèche qui se situe entre Janvier et le début du mois de Février. Durant cette période, les températures diurnes moyennes varient de 31 à 32°C, et les nocturnes de 18 à 20°C avec des minima de 15°C. L'humidité relative moyenne de l'air est de 14 %.

❷ une période chaude qui débute à la mi Février et se poursuit jusqu'à la fin du mois d'Avril. Au cours de celle-ci, les températures moyennes diurnes varient entre 35 et 40°C et les nocturnes de 24 à 34°C. L'humidité relative de l'air, bien que commençant à s'accroître, reste inférieure à 60 %.

❸ entre Mai et Juin, les températures connaissent une certaine baisse. Elles sont de l'ordre de 30 à 34°C le jour, et de 21 à 29°C la nuit. L'humidité relative de l'air, élevée, varie de 57 à 73 %. Cette période correspond, en général, au début de la saison des pluies.

Tableau III. 1: Variations des températures et de l'humidité relative au cours de la saison sèche à l'intérieur des systèmes de stockage.

Mois	Périodes	Température (°C)			Humidité relative (%)		
		Diurne	Nocturne	Moyenne	Maxima	Minima	Moyenne
Janvier	1*	31,6	18,6	25,1	16,6	13,6	15,1
	2	32,4	20,6	26,5	15,2	12,7	13,9
Février	1	33,5	21,6	27,6	15,3	11,9	13,6
	2	37,8	24,6	31,2	13,4	10,7	12,1
Mars	1	40,9	27,5	34,2	26,4	19,4	22,9
	2	39,4	30,8	35,1	38,9	29,7	34,3
Avril	1	37,8	33,9	35,8	47,3	43,7	45,5
	2	35,7	32,3	34,0	59,2	57,2	58,2
Mai	1	34,4	29,2	31,8	60,2	53,6	56,9
	2	31,9	26,8	29,3	62,3	57,5	59,9
Juin	1	31,2	26,7	28,9	63,6	58,6	61,1
	2	30,1	20,8	25,5	84,7	60,5	72,6

Les températures moyennes diurnes et nocturnes ainsi que les maxima et minima d'humidité relative sont calculés par période de 15 jours entre Janvier et Juin 1995.

* 1 = première quinzaine du mois

2 = deuxième quinzaine du mois

Les insectes étant des ectothermes, ils ne possèdent donc aucune thermorégulation. Ainsi, leur activité reproductrice et les différents stades de leur développement dépendront des facteurs climatiques, notamment de la température et de la teneur en eau du milieu dans lequel ils vivent. De nombreux travaux ont analysé, particulièrement chez les Coléoptères Bruchidae, l'importance des facteurs climatiques sur la vie des insectes. La plupart de ces études ont été réalisées en conditions constantes au laboratoire avec l'espèce *C. maculatus* ou différentes espèces du genre *Callosobruchus* (Shoof, 1941; Howe & Curie, 1964; Giga & Smith, 1983).

Ainsi, Howe & Curie (1964) ont montré que chez *C. maculatus*, les conditions thermiques les plus favorables à la reproduction et au développement post-embryonnaire sont de 32°C en présence d'une humidité relative de l'air de 70 %. Des températures inférieures à 20°C ou supérieures à 40°C, quelle que soit la teneur en eau de l'atmosphère ne permettent pas un bon développement des insectes.

Les variations de la teneur en eau de l'atmosphère et des graines interviennent également dans l'induction du polymorphisme imaginal chez *C. maculatus*. Lorsque la teneur en eau des graines dans lesquelles a lieu le développement des larves est supérieure à 14 %, il y a émergence d'un fort taux d'adultes appartenant au morphe voilier sexuellement inactifs au début de leur vie imaginale (Ouedraogo, 1991). Par contre, en conditions sèches (teneur en eau < 8 %), il n'y a que des adultes de morphe non voilier sexuellement actifs qui émergent.

Chez *B. atrolineatus*, un autre Bruchidae vivant en sympatrie avec *C. maculatus* au cours des premiers mois de stockage, les basses températures prévalant entre Décembre et Janvier en zones sahéenne et soudano-sahéenne sont à l'origine de l'induction de la diapause reproductrice (Monge *et al.*, 1989; Lenga, 1991; Lenga *et al.*, 1991).

Les études analysant l'influence des variations thermiques et hygrométriques sur la reproduction et le développement des Hyménoptères parasitoïdes associés aux bruches du niébé sont moins nombreuses. Les seuls travaux réalisés avec l'espèce *D. basalis* sont ceux de Tricault (1995) et de Ouedraogo *et al.* (1996). Ces auteurs ont montré l'importance de la température et surtout de l'humidité sur la durée de la période d'oviposition. Les expériences effectuées chez d'autres parasitoïdes montrent que les variations de température et d'humidité affectent le comportement de recherche de l'hôte chez les femelles, leur fécondité, la durée du développement et le taux de survie de la descendance (Burnett, 1954; Messenger, 1968; Flinn, 1991; Smith, 1994).

↳ La densité des bruches et des parasitoïdes présents dans les systèmes de stockage

Lorsque les ressources trophiques (c'est-à-dire le nombre et la qualité des graines de niébé disponibles pour les bruches, le nombre de larves de bruches disponibles pour les

parasitoïdes) deviennent limités, il peut y avoir compétition inter ou intraspécifique pour l'exploitation de ces ressources.

Les conséquences de cette compétition intraspécifique chez *C. maculatus* sont une diminution de la fécondité (Mitchell, 1975) et une augmentation de la mortalité larvaire (Larson & Fisher, 1924). L'analyse des conséquences de cette compétition sur l'évolution des populations de *C. maculatus* a été faite par Bellows (1982a, 1982b, 1990). Il montre qu'à partir d'un certain niveau de densité, la compétition intraspécifique provoque une limitation importante de l'accroissement de la population résultant d'une forte mortalité.

↳ la réponse des parasitoïdes aux variations de la densité d'hôtes et/ou aux variations de la densité des parasitoïdes eux-mêmes (réponse fonctionnelle et numérique)

❶ La réponse fonctionnelle se définit chez les parasitoïdes comme le nombre ou le pourcentage d'hôtes parasités en fonction de la densité d'hôtes disponibles par unité de temps. Elle peut s'analyser également en fonction de la densité de parasitoïdes présents dans un patch (Arditi, 1979).

Holling (1959a, 1959b, 1965 et 1966), en étudiant des prédateurs a défini 3 types de réponses fonctionnelles (figure III.1) qui sont rencontrées aussi bien chez les prédateurs que chez les parasitoïdes:

Réponse du type I: le nombre d'hôtes parasités s'accroît linéairement lorsque le nombre d'hôtes disponibles augmente jusqu'à l'obtention d'un niveau de saturation.

Réponse du type II: le nombre d'hôtes parasités reste constant ou augmente lentement lorsque la densité d'hôtes s'accroît. Ce qui se traduit par une décroissance du taux de parasitisme en fonction de la densité d'hôtes disponibles. Cette réponse couramment rencontrée chez les invertébrés et en particulier les insectes prédateurs et parasitoïdes a été mathématiquement décrite par Holling (1959b) sous le nom de "l'équation des disques".

Réponse du type III: le nombre d'hôtes parasités s'accroît de façon sigmoïdale en fonction de la densité d'hôtes disponibles. Dans ces conditions, le nombre d'hôtes parasités

est important lorsque les densités d'hôtes sont faibles. L'accroissement est ralenti progressivement lorsque ces densités deviennent élevées.

② La réponse numérique analyse les conséquences de l'accroissement de la densité d'hôtes sur le nombre de parasitoïdes produits; ces deux variables évoluant généralement dans le même sens (Arditi, 1979; Hassel, 1986)

Au cours de la présente étude, nous analysons l'évolution des populations de *C. maculatus* en absence ou en présence de deux Hyménoptères parasitoïdes à l'intérieur de systèmes de stockage placés en conditions naturelles. L'impact des différents facteurs influençant l'évolution des populations de ces insectes est également examiné.

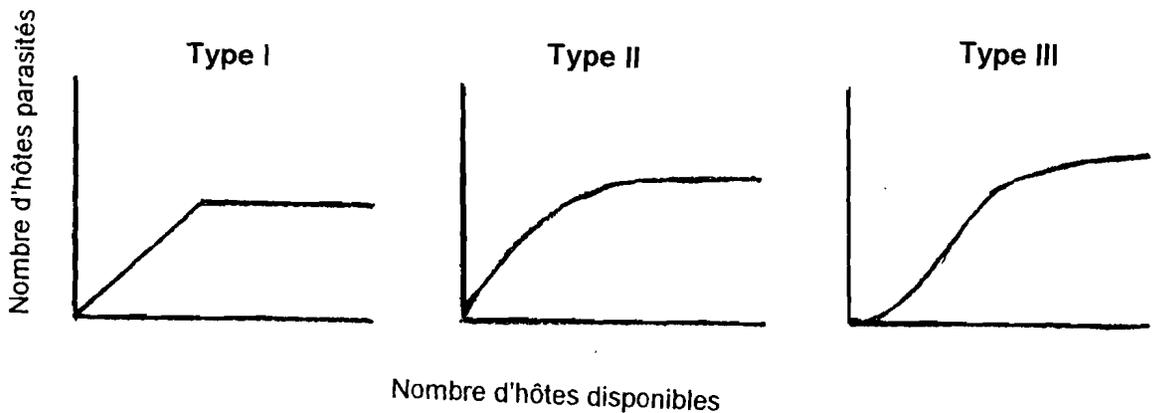


Figure III. 1: Les trois types de réponse fonctionnelle selon Holling (1959a)

I- MATERIELS ET METHODES

I.1 Origine et maintien des souches d'insectes

La souche de *C. maculatus* utilisée pour ces expériences a été constituée à partir d'insectes ayant émergé de gousses de niébé, variété Kamboincé local, récoltées dans les cultures à Matourkou, près de Bobo-Dioulasso en Octobre 1994. Dès leur émergence, les adultes sont mis en présence de graines saines de niébé de la même variété dans des boîtes d'élevage (L = 17 cm x l = 11 cm x h = 4 cm) qui sont placées dans les conditions ambiantes. Les insectes de la nouvelle génération sont utilisés soit pour le maintien de la souche, soit pour les expériences.

La souche de *D. basalis* a été obtenue de la même manière et de la même localité. Les élevages ont consisté à placer les adultes sur des graines de niébé renfermant des larves de stade 4 ou des nymphes de *C. maculatus*. Ces stades sont préférentiellement attaqués par le parasitoïde (Terrasse, 1986) et dans ces conditions, le taux sexuel de la descendance est proche de 0,50 (Gomez-Alvarez, 1980).

Pour ce qui concerne *E. vuilleti*, très peu d'adultes ont émergé des gousses récoltées à Matourkou. La souche utilisée a été formée à partir d'insectes recueillis au niveau de graines de niébé achetées sur le marché de Bobo-Dioulasso. Les mêmes procédés d'élevage ci-dessus décrits pour *D. basalis* sont utilisés.

Ces différentes souches sont renouvelées par un apport d'individus émergeant des nouvelles récoltes en Octobre 1995.

I. 2 Matériel expérimental de stockage de graines de niébé

Il est constitué par des jarres en argile cuite ayant chacune un volume d'environ 50 dm³ (planche I-E). Le côté latéral de la jarre porte une ouverture surmontée d'un piège, source de lumière. L'ouverture centrale est tapissée d'une fine toile de gaze sur laquelle est déposé un couvercle étanche. Le choix de ce dispositif se justifie par le fait que ces jarres sont souvent utilisées en milieu paysan pour la conservation de petites quantités de graines de niébé. Il présente en outre l'avantage d'être facilement maniable en laboratoire.

I. 3 Suivi de l'évolution des populations de *C. maculatus*, *D. basalis* et de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche dans les systèmes de stockage.

1.3.1 Les expériences de stockage

Les expériences de stockage décrites dans ce chapitre ont commencé le 28 Décembre 1994 et se sont poursuivies jusqu'au 11 Juin 1995.

Six jarres contenant chacune 3 kg de graines saines de niébé variété Kamboincé local (graines ayant séjourné au congélateur à - 18°C pendant 8 jours) sont disposées sous un hangar ouvert grillagé sur les 4 côtés. Les conditions climatiques sont celles du milieu ambiant. Dans chaque jarre, on introduit des graines renfermant 200 larves de *C. maculatus* réparties en 50 larves de stade 1 (L1), 50 larves de stade 2 (L2), 50 larves de stade 4 (L4) et 50 nymphes. Seules les graines comportant moins de 3 larves de bruches sont utilisées afin de limiter les risques de compétition larvaire. Les différents stades larvaires ont été étudiés dans des conditions climatiques proches de celles prévalant au début des expériences et déterminés par mesure de la capsule céphalique (Ouedraogo, 1978). En Décembre, le premier stade larvaire est atteint 6 à 8 jours après la ponte, le stade 2 entre 8 et 14 jours, le stade 4 entre 14 et 16 jours et la nymphe entre 18 et 20 jours. Les larves de stade 3 dont la durée est éphémère n'ont pas été utilisées.

Dans les jarres **Cm 1** et **Cm 2**, le développement des bruches est suivi en absence de parasitoïdes.

Dans les autres jarres, dès le début du stockage, on introduit en plus soit 60 couples de *D. basalis* (jarres **Db 1** et **Db 2**), soit 60 couples de *E. vuilleti* (jarres **Ev 1** et **Ev 2**).

1.3.2 Les paramètres étudiés

Tous les 15 jours, les jarres sont vidées. Les insectes morts sont collectés, identifiés et dénombrés. Les insectes vivants sont réintroduits dans les jarres en même temps que les graines. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel de la population, **R**, est déterminé selon la formule utilisée par Begon *et al.* (1990):

$$R = (1/t) \ln N_t/N_i$$

Dans cette formule

t est la durée de la période d'étude

N_i est le nombre initial d'adultes émergeant des graines infestées introduites dans les jarres. Pour faciliter la comparaison entre les différents lots, il est considéré comme équivalent au nombre de larves introduites en début d'expérience, soit 200 larves.

N_t est la différence entre le nombre total d'insectes collectés dans la jarre et le nombre initial introduit.

Le taux de parasitisme T_p est déterminé pour chaque condition expérimentale par la formule utilisée par Monge *et al.* (1995):

$$T_p = (N_p / (N_p + N_b)) \times 100$$

N_p est le nombre total de parasitoïdes qui ont émergé des jarres durant la période d'étude

N_b est le nombre total de bruches qui ont émergé des jarres durant la période d'étude.

I. 4. Suivi de l'évolution des paramètres démographiques de *C. maculatus*, *D. basalis* et de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche.

Cette étude s'est déroulée de Janvier à Juillet 1995.

I.4.1 Détermination des paramètres démographiques de C. maculatus

10 couples de cette espèce sont constitués au début de chaque mois. Ils sont placés séparément dans des boîtes de Pétri en présence de 10 graines saines de niébé. Celles-ci sont renouvelées toutes les 48 heures et ceci pendant toute la durée de la vie des femelles. Les graines ayant reçu les pontes de bruches sont conservées en conditions naturelles jusqu'à l'émergence des adultes de la nouvelle génération. Les paramètres suivants sont déterminés:

- la fécondité des femelles (N)
- le taux de survie larvaire (S)
- la durée du développement (T)
- la durée de vie des femelles (L)

La capacité intrinsèque d'accroissement de la population (R_m) est déterminée selon la méthode de Howe (1965) et de Giga & Smith (1983):

$$R_m = \ln(NS) / (T + 1/2 L)$$

Le temps de génération (T_g) est déterminé par la formule utilisée par Tricault (1995):

$$T_g = T \text{ (durée de développement) } + \text{âge moyen d'une femelle} \\ \text{à la ponte de l'ensemble de ses oeufs}$$

1.4.2 Détermination des paramètres démographiques de *D. basalis* et de *E. vuilleti*

Au début de chaque mois, deux lots de 10 couples de chaque espèce de parasitoïde sont formés à partir d'insectes venant d'émerger. Chaque couple est placé isolément dans une boîte de Pétri selon les deux lots suivants:

Lot 1: Au début de l'expérience et toutes les 48 heures après, 10 graines de niébé renfermant 20 larves L4 ou nymphes de *C. maculatus* sont introduites dans chaque boîte.

L'expérience est répétée pendant toute la durée de la vie des femelles. Les graines qui sont restées 48 heures en contact avec le couple sont recueillies après la phase de ponte. Elles sont humidifiées à l'aide d'un coton imbibé d'eau puis ouvertes pour la détermination:

- ⇨ du nombre de larves de *C. maculatus* (hôtes disponibles)
- ⇨ du nombre total d'oeufs déposés par le parasitoïde (fécondité)
- ⇨ du nombre de larves parasitées c'est-à-dire qui portent au moins un oeuf du parasitoïde concerné.
- ⇨ du nombre de larves portant plus d'un oeuf du parasitoïde

Le taux de parasitisme est le rapport entre le nombre d'hôtes portant au moins un oeuf du parasitoïde et le nombre total d'hôtes disponibles

Le taux de superparasitisme est défini par le rapport entre le nombre d'hôtes portant plus d'un oeuf du parasitoïde et le nombre total d'hôtes parasités

Lot 2: comme précédemment, on introduit dans chaque boîte et toutes les 48 heures, 10 graines de niébé contenant 20 larves L4 ou nymphes de *C. maculatus*. Par contre, les graines ne sont pas ouvertes après la phase de ponte. Elles sont conservées et suivies en conditions naturelles jusqu'à l'émergence des insectes (bruches et parasitoïdes) de première génération. On détermine:

- ⇨ la durée du développement pour chaque espèce de parasitoïde
- ⇨ le nombre d'insectes parasitoïdes émergents et estimation de leur taux de survie.
- ⇨ le taux sexuel de la descendance des parasitoïdes; c'est le rapport entre le nombre de mâles et le nombre total de parasitoïdes (effectifs mâles + effectifs femelles)

La capacité intrinsèque d'accroissement de chaque espèce ainsi que le temps de génération sont calculés par les mêmes formules précédemment définies dans le cas de *C. maculatus*.

I. 5 Analyse de la réponse fonctionnelle et numérique de *D. basalis* et de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche

I.5.1 Réponse des femelles à l'augmentation du nombre d'hôtes disponibles

Des lots de femelles et de mâles de *D. basalis* ou de *E. vuilleti* sont constitués dès leur émergence et placés en présence de graines renfermant des larves de stade 4 ou des nymphes de *C. maculatus*. Les femelles sont inséminées et au bout de 3 à 4 jours, leur fécondité est maximale (Terrasse & Rojas-Rousse, 1986; Gauthier *et al.*, 1996). Elles sont alors isolées et disposées individuellement dans des boîtes de Pétri pour les expériences.

Suivant les situations expérimentales, 40 femelles de chaque espèce sont placées individuellement pendant 48 heures en présence de graines contenant soit 3, 5, 7, 10, 20, 30, 40 ou 50 hôtes (larves L4 ou nymphes de *C. maculatus*). Chacune des graines utilisées au cours de ces expériences renferme de une à deux larves.

Dans chaque cas, les graines soumises aux 20 premières femelles sont humidifiées et ouvertes, le nombre d'hôtes parasités, superparasités et le nombre d'oeufs qu'ils portent sont déterminés.

Pour les 20 autres femelles, les graines sont exposées dans les conditions climatiques naturelles. Les émergences de bruches et de parasitoïdes sont suivies quotidiennement. Le taux sexuel des parasitoïdes est également déterminé.

Cette expérience est réalisée durant deux périodes différentes de la saison sèche:

⇨ la période " froide " et sèche qui se situe entre le mois de Janvier et le début du mois de Février.

⇨ la période " chaude " et relativement humide intervenant entre Mars et Avril

1.5.2 Réponse à l'augmentation du nombre de femelles placées dans un même patch

Les femelles des 2 espèces sont utilisées pour les expériences lorsque leur fécondité est maximale (3 à 4 jours en présence de graines infestées). Des lots de 1, 2, 3 et 4 femelles de chaque espèce sont placées dans des boîtes de Pétri en présence de graines renfermant soit 20 soit 40 larves L4 ou nymphes de *C. maculatus* pendant 48 heures. Chaque situation expérimentale est répétée 40 fois et l'étude a lieu au cours des 2 périodes précédemment définies. Les mêmes paramètres sont déterminés soit par ouverture des graines soit par le suivi des émergences d'insectes.

I. 6 Analyse statistique des données

Pour chaque espèce étudiée, lorsque cela a été possible, les différents paramètres démographiques ont été comparés en fonction de la période d'étude par le test de séparation des moyennes de Newman-Keuls après une analyse de variance. Le même test a été appliqué pour comparer les fécondités obtenues en fonction de la densité des hôtes disponibles ou de celle des parasitoïdes mêmes.

II- RESULTATS ET DISCUSSION

A- SUIVI DES POPULATIONS DE *C. MACULATUS* EN ABSENCE DE PARASITOIDES. EVOLUTION DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DE CETTE BRUCHE AU COURS DE LA SAISON SECHE.

1- Résultats

1. 1 Suivi des populations de *C. maculatus* dans les systèmes de stockage

1.1.1 Estimation des effectifs cumulés de bruches à la fin de l'étude

Après 6 mois et demi de stockage, les effectifs de bruches collectées dans les jarres où *C. maculatus* évoluait en absence de parasitoïdes sont très importants. Les taux d'accroissement de 5,70 et 5,68 ne sont pas significativement différents dans les deux répétitions (tableau III. 2).

Tableau III. 2: Effectifs de bruches collectées dans les jarres où *C. maculatus* évolue en absence de parasitoïdes et taux d'accroissement par période de 6 mois.

Jarres	Nb d'adultes		R/6 mois
	Ni	Nt	
<i>Cm 1</i>	200	60 022	5,70
<i>Cm 2</i>	200	58 913	5,68

1.1.2 Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps

L'estimation des effectifs de *C. maculatus* par période de 15 jours permet de distinguer 3 phases importantes dans l'évolution temporelle de ses populations (figure III.2):

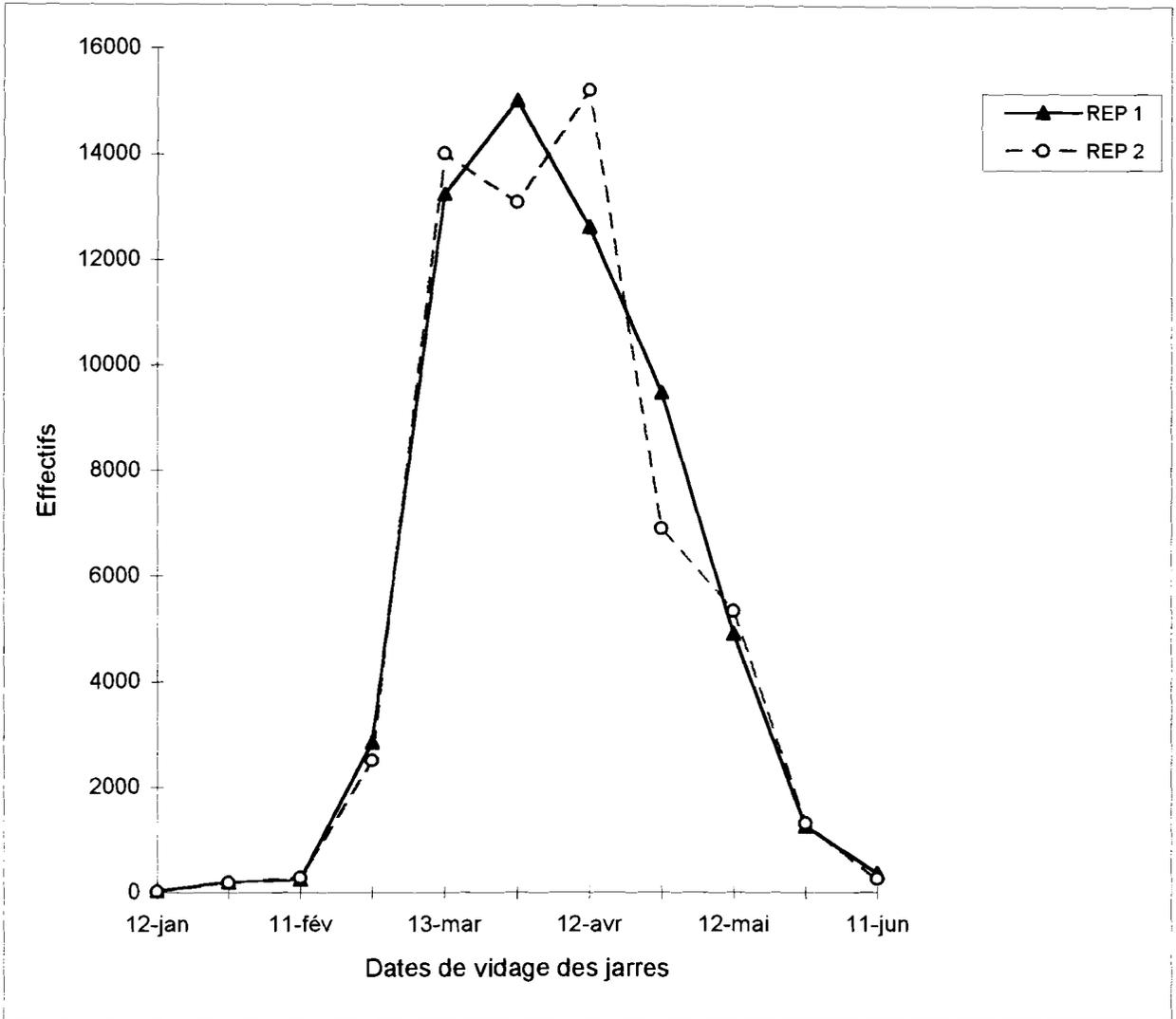


Figure III. 2: Evolution des effectifs de *C. maculatus* au cours de la saison sèche dans les jarres témoins placées en absence de parasitoïdes.

❶ Du 28 Décembre 1994 au 11 Février 1995:

La densité d'adultes de *C. maculatus* émergeant des graines reste faible dans les deux jarres. Les taux d'accroissement par période de 15 jours sont de 0,47 et de 0,49 pendant cette période. Des températures moyennes diurnes de 31-32°C, nocturnes de 18-20°C relativement basses et une hygrométrie faible (14 %) pourraient expliquer ces faibles taux d'accroissement.

❷ Du 11 Février au 12 Avril 1995:

Il y a un accroissement important des effectifs de bruches qui atteignent un pic respectivement le 28 Mars et le 12 Avril dans les jarres *Cm 1* et *Cm 2*. Les taux d'accroissement par période de 15 jours sont élevés entre le 11 Février et le 13 Mars puisqu'ils sont de 3,50 et de 3,40 dans les deux répétitions. Cette augmentation des effectifs pourrait être liée à l'élévation des températures moyennes diurnes (38°C) et nocturnes (26°C).

Entre le 13 Mars et le 12 Avril 1995, les densités d'adultes de *C. maculatus* se maintiennent à un niveau élevé. Cependant, les taux d'accroissement qui ne sont plus que de 0,04 et de 0,01 sont limités. Durant cette période, les températures moyennes diurnes sont de 38°C, les moyennes nocturnes de 32°C. L'humidité relative atteint 40 %. Les faibles taux d'accroissement pourraient résulter de la compétition intraspécifique soit entre femelles pour la ponte soit entre les larves pour le développement. En effet, une dissection des graines prélevées dans les systèmes de stockage pendant cette période, montre qu'il y a en moyenne de 5 à 8 larves par graines.

❸ Du 12 Avril au 11 Juin 1995:

On observe une décroissance progressive des effectifs de bruches alors que les températures moyennes diurnes (32°C) et nocturnes (27°C) sont encore élevées et l'humidité relative forte (60 %). Ce résultat est sans doute une conséquence de la forte compétition entre larves de *C. maculatus* précédemment incriminée.

1. 2 Suivi des paramètres démographiques de *C. maculatus* pendant la saison sèche
(tableau III. 3)

Tableau III. 3: Evolution de la durée de vie des femelles ($x \pm \text{sem}$), de leur fécondité ($x \pm \text{sem}$), de la durée de développement ($x \pm \text{sem}$), du taux de survie larvaire, du R_m et du temps de génération chez *C. maculatus*.

Périodes	Fécondité moyenne par femelle	Durée de vie des femelles (jours)	Durée du dvpmt (jours)	Taux de survie larvaire (%)	R_m (/jour)	T_g (jours)
Janv-Fév	55,9 \pm 3,1 bc	6,4 \pm 0,6 a ¹	31,9 \pm 0,6 a	56,7 a	0,098	34,7
Fév-Mar	43,7 \pm 4,1 c	4,4 \pm 0,2 b	25,4 \pm 0,3 b	60,2 a	0,121	28,2
Mar-Avr	61,1 \pm 5,9 bc	3,9 \pm 0,2 b	20,3 \pm 0,1 d	72,3 a	0,170	23,0
Avr-Mai	69,6 \pm 4,6 b	5,6 \pm 0,3 a	20,7 \pm 0,3 d	60,5 a	0,159	23,4
Mai-Juin	86,6 \pm 8,7 a	5,5 \pm 0,2 a	22,0 \pm 0,4 c	55,5 a	0,156	25,4
Juin-Juil	64,8 \pm 5,6 b	5,4 \pm 0,4 a	25,6 \pm 0,3 b	60,9 a	0,131	28,7

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

En Janvier-Février, période où les températures moyennes nocturnes sont basses (20°C) et l'hygrométrie moyenne de l'air faible (13 %), la durée de vie des femelles, plus longue, est de 6,4 jours, la fécondité moyenne est de 55,9 oeufs/femelle et la durée de développement de 31,9 jours. Dans ces conditions, le taux intrinsèque d'accroissement de la population est de 0,098 et le temps de génération de 34,7 jours.

Ces résultats montrent que *C. maculatus* a des capacités de développement limitées pendant la période de Janvier à Février. Ils peuvent expliquer le faible niveau d'accroissement des effectifs de bruches observé dans les systèmes de stockage au cours de cette période.

En Mars-Avril, l'accroissement des températures moyennes diurnes et nocturnes et dans une certaine mesure de l'humidité relative de l'air provoque une réduction de la durée

de vie des femelles qui n'est plus que de 3,9 jours. La fécondité moyenne des femelles n'est pas significativement affectée. Par contre, la durée moyenne de développement et le temps de génération avec des valeurs respectives de 20,3 et de 23 jours sont réduits. Le R_m atteint sa valeur maximale de 0,170.

Pendant cette période, *C. maculatus* acquiert donc des capacités de développement importantes en relation avec l'augmentation des températures et de l'humidité de l'air. Ce sont probablement les principaux facteurs qui provoquent l'accroissement des effectifs de bruches que l'on observe dans les systèmes de stockage au cours de cette période.

Entre Avril et Juillet, la durée moyenne de vie des femelles ne diffère pas de celle observée en Janvier-Février. Il y a par contre une augmentation significative de la fécondité des femelles ainsi qu'un allongement de la durée de développement et du temps de génération. Le R_m , qui varie entre 0,131 et 0,159 reste relativement important.

Malgré des capacités de développement relativement importantes, on observe un faible taux d'accroissement des effectifs de *C. maculatus* dans les systèmes de stockage au cours de cette période. Ce résultat ne s'explique donc pas seulement par l'action des facteurs climatiques.

2- Discussion

Dans nos expériences, lorsque *C. maculatus* évolue sur des graines de niébé placées en absence de toute mesure de protection, ses populations s'accroissent de façon considérable au cours de la saison sèche. Le développement des larves aux dépens des réserves contenues dans les cotylédons se traduit par une destruction importante des graines au bout de quelques mois de conservation (Caswell, 1961; Huignard, 1985; Huignard & Monge, 1993; Monge *et al.*, 1995; Ouedraogo *et al.*, 1996), ce qui les rend impropres à la consommation. Les variations des facteurs climatiques intervenant pendant

la période de stockage du niébé jouent un rôle important sur la dynamique des populations de *C. maculatus*. En effet, à partir du mois de Mars, l'élévation des températures et dans une moindre mesure de l'humidité relative de l'air entraînent chez l'insecte une modification des paramètres démographiques, notamment une augmentation de la capacité intrinsèque d'accroissement et une réduction du temps de génération. La conséquence immédiate est une explosion des populations de *C. maculatus* dans les systèmes de stockage pendant cette période de l'année.

L'action des températures et de l'hygrométrie sur les paramètres démographiques de Coléoptères Bruchidae en général, et de *C. maculatus* en particulier, a fait l'objet de nombreuses études en conditions constantes au laboratoire. Les travaux les plus détaillés ont été réalisés par Howe & Curie (1964). Ils montrent, en accord avec nos résultats, que la durée du développement post-embryonnaire dépend des variations de températures et d'humidité relative dans lesquelles ont lieu la croissance des larves. Les durées les plus faibles sont obtenues à 30°C en présence d'une humidité relative de 70 %. Une baisse des températures de 30 à 20°C et de l'humidité relative de l'air de 70 à 25 % entraîne un allongement de la durée du développement. Ces auteurs analysent l'humidité relative ambiante sans tenir compte de la teneur en eau des graines, mais celle-ci est probablement inférieure à 8 % lorsque l'humidité de l'atmosphère est de 25 % (Ouedraogo, 1991). Dans ces conditions, ce dernier auteur observe également un allongement de la durée du développement chez *C. maculatus*.

Howe & Curie (1964) ont observé chez plusieurs espèces de Bruchidae du genre *Callosobruchus*, une augmentation de la fécondité des femelles lorsque les températures sont élevées (35 à 40°C) et l'humidité relative forte (70 %). Ils expliquent ce résultat par une stimulation du métabolisme et probablement des processus d'ovogenèse. Nous observons une augmentation significative de la durée de vie des femelles entre Avril et Juillet avec l'accroissement des températures et de l'humidité. Il est possible que l'augmentation de l'humidité stimule directement la ponte comme suggéré par Ouedraogo *et al.* (1996).

Le taux de survie larvaire varie très peu durant l'étude. Les taux observés sont toujours plus faibles que ceux obtenus en laboratoire. Il est possible qu'une forte mortalité

intervienne au moment de la perforation du tégument de la graine par la larve néonate comme l'ont observé Howe & Curie (1964) chez plusieurs espèces de Bruchidae du genre *Callosobruchus*, puis Stamopoulos & Huignard (1980) chez la bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* Say.

Le fléchissement important des populations de *C. maculatus* intervenu à partir du mois de Mai s'explique difficilement par les conditions climatiques puisque la capacité intrinsèque d'accroissement (R_m) reste élevée pendant cette période. Ce résultat peut s'expliquer par plusieurs facteurs:

- ⇒ Chez de nombreux Bruchidae, la compétition intraspécifique entraîne une réduction considérable de la fécondité des femelles (Mitchell, 1975; Messina & Renwick, 1985; Credland *et al.*, 1986). Celle-ci serait due à l'émission d'une substance d'origine lipidique appelée " Biological Conditioning Substance " ou BCS en même temps que les oeufs déposés lors des premières pontes et qui aurait un effet répulsif vis à vis des femelles pour de nouvelles pontes (Yamamoto, 1990).
- ⇒ Une autre conséquence de la compétition intraspécifique est l'accroissement de la mortalité larvaire résultant de combats larvaires en raison d'une réduction importante des ressources trophiques disponibles (Larson & Fisher, 1924; Utida, 1972; Bellows, 1982a). La présence d'une grosse larve pourrait même inhiber le développement des petites larves qui se trouvent dans une même graine (Thanthianga & Mitchell, 1988). *C. maculatus* adopte donc, en situation de compétition intraspécifique une stratégie différente de celle d'*Acanthoscelides obtectus* Say. Chez cet autre Bruchidae, le surpeuplement larvaire n'aboutit qu'à une miniaturisation des insectes à leur émergence (Desroches, 1980).

B- SUIVI DES POPULATIONS DE *C. MACULATUS* EN PRESENCE DE *D. BASALIS* OU DE *E. VUILLETI* DANS LES SYSTEMES DE STOCKAGE. EVOLUTION DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DE CES PARASITOIDES AU COURS DE LA SAISON SECHE.

1- Résultats

1. 1 Suivi des populations de *C. maculatus* et de ses parasitoïdes dans les jarres.

1.1.1 Analyse des effectifs cumulés à la fin de l'expérience (tableau III. 4)

a- lorsque *C. maculatus* évolue en présence de *D. basalis*

Les effectifs de *C. maculatus* sont réduits par rapport à ceux observés dans les jarres témoins de 81,6 % en moyenne. Les taux d'accroissement des effectifs de *C. maculatus* après 6 mois de stockage sont de 3,95 et de 4,01 dans les deux répétitions.

Les effectifs cumulés de *D. basalis* à la fin de l'expérience sont très importants puisque 24 660 et 23 771 adultes ont émergé respectivement dans les jarres DB1 et DB2. Les taux d'accroissement de 5,32 et 5,29 sont supérieurs à ceux de *C. maculatus*. Dans ces jarres, 69,67 et 67,92 % des larves de bruches qui se sont développées ont été parasitées par *D. basalis*.

b- lorsque *C. maculatus* évolue en présence de *E. vuilleti*

Les effectifs de bruches sont également réduits mais de façon moins importante comparativement au cas précédent. Le taux moyen de réduction de ces effectifs est de 47,6 %, les taux d'accroissement pour la période de 6 mois considérée sont de 5,03 et de 5,05 pour les deux jarres EV1 et EV2.

A la fin de l'étude, l'augmentation des effectifs de *E. vuilleti* se traduit par des taux d'accroissement respectifs de 4,78 et de 4,79. Dans ces conditions, *E. vuilleti* ne parasite que 28,3 à 31,63 % des larves de *C. maculatus* au cours de l'expérience.

L'analyse de ces différents résultats montre que *D. basalis* est le parasitoïde qui se développe le mieux dans les systèmes de stockage, tout au moins lorsqu'il est placé seul en présence de son hôte.

Tableau III. 4: Effectifs cumulés, taux d'accroissement, de réduction et de parasitisme observés dans les différents lots.

Espèces		Lot DB 1	Lot DB 2	Lot EV 1	Lot EV 2
<i>C. maculatus</i>	Ni	200	200	200	200
	Nt	10 414	11 086	30 765	31 287
	T/6mois	3,95	4,01	5,03	5,05
	Tr (%)	82,37	80,91	48,58	46,73
<i>D. basalis</i>	Ni	120	120		
	Nt	24 660	23 771		
	T/6 mois	5,32	5,29		
	Tp (%)	69,67	67,92		
<i>E. vuilleti</i>	Ni			120	120
	Nt			14 326	14 490
	T/6 mois			4,78	4,79
	Tp (%)			31,63	28,30

Tr = taux de réduction

Tp = taux de parasitisme

1.1.2 Evolution des effectifs au cours du temps

a- Evolution des effectifs de *C. maculatus* en présence de parasitoïdes

Elle se fait dans le même sens que celui observé dans les jarres témoins à la seule différence que les effectifs sont toujours plus faibles dans les situations où il y a une pression parasitaire. Quelle que soit l'espèce de parasitoïde présente, les effectifs de *C. maculatus* atteignent un pic entre le 28 Mars et le 12 Avril, suivi d'une diminution progressive des effectifs (figures III.3, III.4 et III.5).

b- Evolution des effectifs des deux parasitoïdes au cours de la saison sèche

Les effectifs des deux parasitoïdes suivent pratiquement le même schéma d'évolution au cours du stockage. On peut y distinguer 3 phases (figures III.6 et III.7):

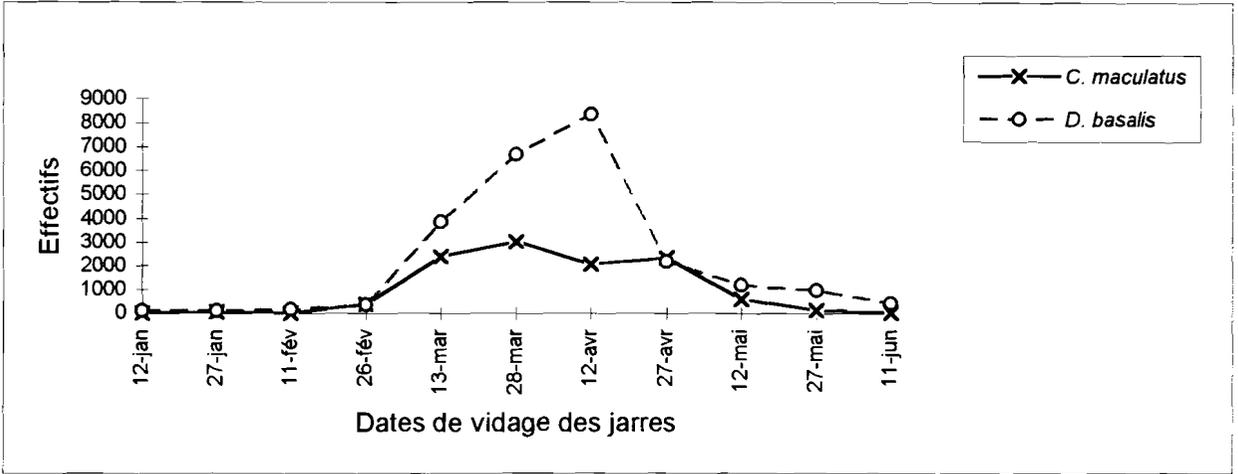


Figure III. 3: Evolution des effectifs de *C. maculatus* en présence de *D. basalis* au cours de la saison sèche.

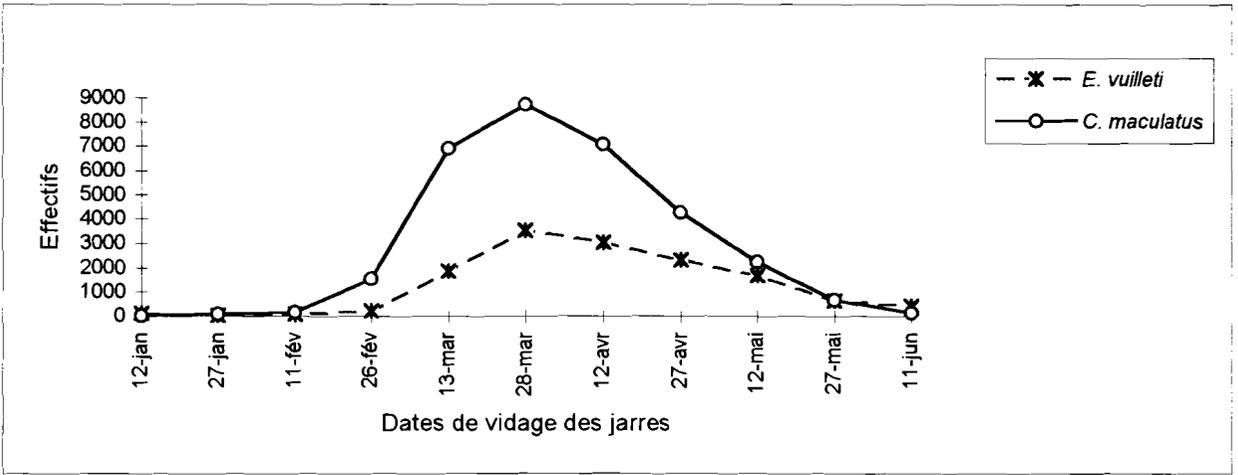


Figure III. 4: Evolution des effectifs de *C. maculatus* en présence de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche.

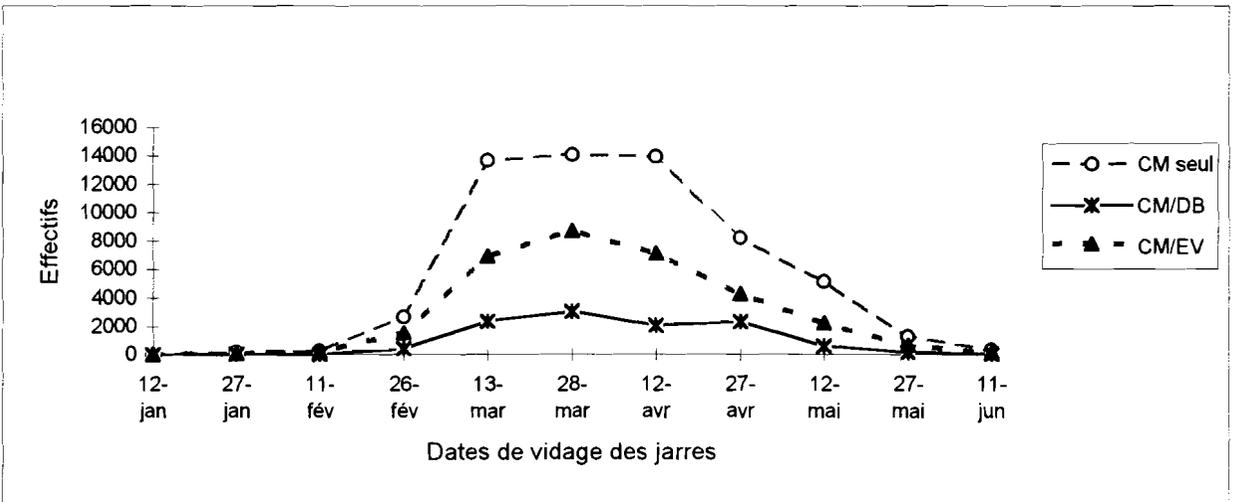


Figure III. 5: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* seule, et en présence de *D. basalis* ou de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche

Du 28 Décembre 1994 au 26 Février 1995, il y a un accroissement limité des effectifs de parasitoïdes. Les taux d'accroissement par période de 15 jours sont respectivement de 0,43 et de 0,38 chez *D. basalis*. Ils sont de 0,30 et de 0,32 chez *E. vuilleti*.

Du 26 Février au 12 Avril 1995, l'accroissement des effectifs de parasitoïdes est important. Le taux d'accroissement par période de 15 jours est de 2,87 dans chacune des deux jarres dans lesquelles a été introduit *D. basalis*.

Chez *E. vuilleti*, ces taux, plus faibles, sont de 1,23 et de 1,25 dans les deux répétitions.

A partir du 27 Avril 1995, s'ébauche une décroissance progressive des effectifs de parasitoïdes qui se poursuivra jusqu'à la fin des observations.

Comme chez l'hôte, les différentes phases d'évolution des populations des parasitoïdes pourraient être liées aux variations des conditions climatiques, notamment la température et l'humidité relative de l'air. Pour déterminer l'importance de ces facteurs sur les capacités de développement de ces insectes, nous analysons l'évolution de leurs paramètres démographiques en relation avec les variations des conditions climatiques intervenant au cours de la saison sèche.

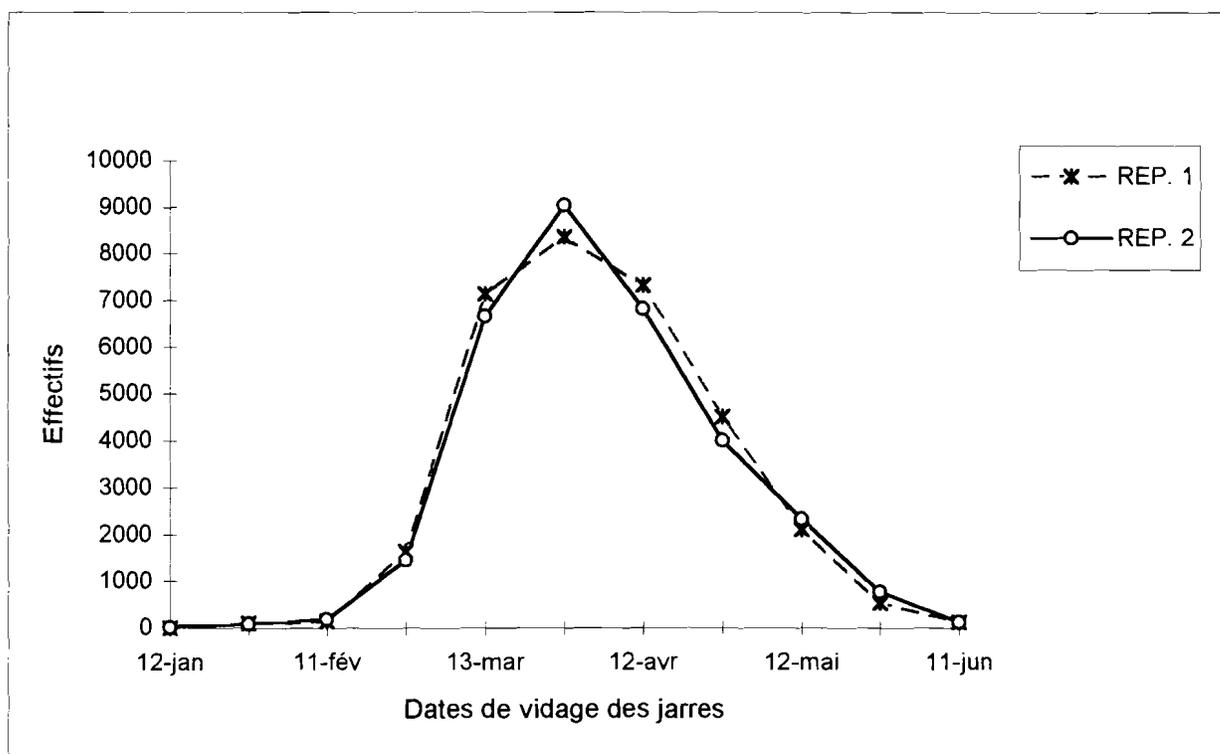


Figure III. 6: Evolution des effectifs de *D. basalis* au cours de la saison sèche

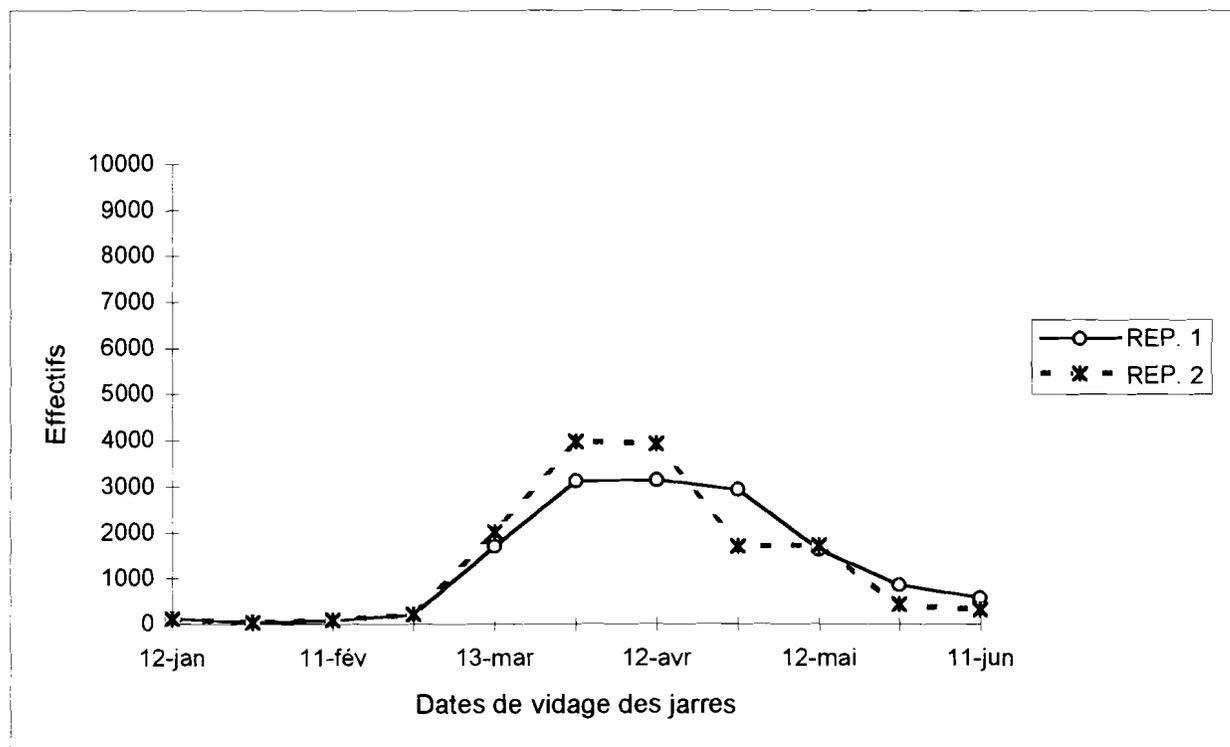


Figure III. 7: Evolution des effectifs de *E. vuilleti* au cours de la saison sèche

1. 2 Suivi des paramètres démographiques des parasitoïdes pendant la saison sèche

1.2.1 Cas de *D. basalis* (tableaux III.5 et III.6)

De Janvier à février, période la plus froide et la plus sèche de l'année, les femelles ont une durée de vie plus longue (28,7 jours), le taux de parasitisme est de 54,5 %, et la fécondité moyenne de 92,7 oeufs/femelle. La durée du développement est allongée (18,3 jours), la capacité intrinsèque d'accroissement naturel prend sa valeur la plus faible (0,136) alors que le temps de génération est maximal (32,6 jours).

Ces résultats, qui montrent des capacités limitées de développement de *D. basalis* au cours de cette période de l'année pourraient expliquer les faibles niveaux d'accroissement des effectifs de ce parasitoïde observés dans les systèmes de stockage entre Janvier et Février.

Pendant les périodes de Mars-Avril et d'Avril-Mai, périodes plus chaudes et relativement plus humides, le taux de parasitisme et les fécondités moyennes augmentent de façon significative. Le taux de parasitisme varie entre 61,5 et 69,9 % alors que la fécondité moyenne est de 135,6 à 142,4 oeufs/femelle. La durée de vie des femelles, de 20,7 à 20,9 jours et la durée de développement, de 11,2 à 12 jours, sont significativement réduites. On note une diminution du temps de génération jusqu'à la limite de 19,8 jours. La capacité intrinsèque d'accroissement atteint sa valeur maximale de 0,227.

Les conditions climatiques de cette période favorisent donc un développement optimal de *D. basalis* et expliqueraient l'accroissement important des effectifs de ce parasitoïde observé entre Mars et Avril dans les systèmes de stockage, période où les effectifs de l'hôte deviennent également importants.

De Mai-Juin à Juin-Juillet, l'humidité relative de l'air est plus élevée et il y a une certaine baisse des températures. On constate que la fécondité moyenne par femelle qui varie de 102,1 à 109,3 oeufs/femelle, diminue significativement sans être différente de celle observée en début d'étude. Il en est de même des taux de parasitisme qui sont de

48,6 à 52,8 % durant ces deux périodes. La durée du développement, et le temps de génération ont tendance à s'allonger de nouveau. La capacité intrinsèque d'accroissement naturel diminue mais demeure encore élevée (entre 0,181 et 0,216).

Ces derniers résultats ne permettent pas d'expliquer la dernière phase d'évolution des effectifs de *D. basalis* au cours du stockage. Son explication implique l'intervention de paramètres autres que les facteurs climatiques.

L'analyse de l'évolution du taux de superparasitisme montre que ce phénomène est relativement faible chez *D. basalis* (taux de superparasitisme compris entre 11,9 et 20,5 %). Il présente des variations limitées pendant la majeure partie de l'étude. Des différences significatives ont été observées seulement entre la première et la dernière période de l'étude mais ne semblent pas liées aux fluctuations des facteurs climatiques.

Le taux sexuel est toujours en faveur des femelles. On n'observe pas de variation significative de ce paramètre au cours des différentes périodes.

Tableau III. 5: Evolution de la durée de vie des femelles ($x \pm \text{sem}$), de la fécondité moyenne ($x \pm \text{sem}$), des taux de parasitisme et de superparasitisme au cours de la saison sèche chez *D. basalis*.

Périodes	Durée de vie des femelles (jours)	Fécondité moyenne/ femelle	Taux de parasitisme	Taux de superparasitisme
Janv-Fév	28,7 \pm 1,6 a ¹	92,7 \pm 8,9 b	54,5 b	11,9 b
Fév-Mar	23,8 \pm 2,2 b	100,0 \pm 11,7 b	51,2 b	15,6 ab
Mar-Avr	20,9 \pm 1,5 c	135,6 \pm 12,1a	61,5 ab	13,9 ab
Avr-Mai	20,7 \pm 1,2 c	142,4 \pm 9,3 a	69,9 a	15,9 ab
Mai-Juin	20,5 \pm 1,6 c	102,1 \pm 9,8 b	52,8 b	17,9 ab
Juin-Juil	21,5 \pm 1,0 bc	109,3 \pm 7,7 b	48,6 b	20,5 a

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau III. 6: Evolution du taux de survie larvaire¹, du sex ratio, de la durée du développement ($x \pm \text{sem}$), de la capacité intrinsèque d'accroissement (R_m) et du temps de génération (T_g) au cours de la saison sèche chez *D. basalis*.

	Taux de survie	Sex ratio (M/M+F)	Durée de développement			R_m (/jour)	T_g (jours)
			Mâle (M)	Femelle (F)	Moyenne		
Janv-Fév	90,9	0,42 a ²	17,3 a	19,2 a	18,3 \pm 0,3 a	0,136	32,6
Fév-Mar	87,7	0,46 a	13,9 b	14,9 b	14,4 \pm 0,4 b	0,180	22,8
Mar-Avr	92,8	0,45 a	10,8 d	11,7 d	11,2 \pm 0,1 d	0,227	19,8
Avr-Mai	91,6	0,35 a	11,5 c	12,5 c	12,0 \pm 0,1 c	0,225	20,1
Mai-Juin	79,4	0,38 a	11,4 c	12,5 c	11,9 \pm 0,1 c	0,216	20,3
Juin-Juil	73,2	0,43 a	13,9 b	15,1 b	14,5 \pm 0,1 b	0,181	22,4

² Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

1.2.2 Cas de *E. vuilleti* (tableaux III. 7 et III. 8)

Les différents paramètres évoluent comme chez *D. basalis* en fonction des variations de températures puis de l'humidité relative de l'air intervenant au cours de la saison sèche.

De Janvier à Février, la durée de vie est plus longue (17,1 jours), le taux de parasitisme (42,5 %) et la fécondité moyenne (40 oeufs/femelle) sont faibles et inférieurs à ceux de *D. basalis*. La durée du développement est allongée (25,8 jours), la capacité intrinsèque d'accroissement naturel est minimale (0,110), le temps de génération atteint sa valeur la plus élevée (33,8 jours).

De Mars-Avril à Avril-Mai, comme chez *D. basalis*, le taux de parasitisme (43,6 à 48,9 %) et la fécondité moyenne (56,2 à 58,1 oeufs/femelle) augmentent de façon significative. La durée de vie des femelles (11,2 à 12,6 jours) et la durée de développement (15,7 à 17,1 jours) diminuent de même que le temps de génération (22 à 22,9 jours). La capacité intrinsèque d'accroissement naturel atteint sa valeur maximale (0,186).

¹ Il s'agit là d'une estimation du taux de survie larvaire puisque ce paramètre ne peut être déterminée avec précision dans le cas présent.

Ici encore, les facteurs climatiques semblent être à l'origine de l'acquisition de grandes capacités de développement et expliquent probablement la phase d'accroissement important observée dans les systèmes de stockage pendant la même période.

Tableau III. 7: Evolution de la durée de vie des femelles ($x \pm \text{sem}$), de la fécondité moyenne ($x \pm \text{sem}$), des taux de parasitisme et de superparasitisme au cours de la saison sèche chez *E. vuilleti*.

Périodes	Durée de vie des femelles (jours)	Fécondité moyenne/femelle	Taux de parasitisme (%)	Taux de superparasitisme (%)
Janv-Fév	17,1 a ¹	40,0 \pm 5,3 b	42,5 ab	23,6 a
Fév-Mar	15,3 ab	50,8 \pm 3,7 ab	30,1 c	17,1 a
Mar-Avr	12,6 b	56,2 \pm 7,5 a	43,6 ab	20,6 a
Avr-Mai	11,2 bc	58,1 \pm 8,5 a	48,9 a	17,1 a
Mai-Juin	8,1 c	40,8 \pm 4,4 b	37,8 abc	26,02 a
Juin-Juil	13,7 b	60,6 \pm 4,8 a	34,4 bc	25,17 a

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau III. 8: Evolution du taux de survie larvaire, du sex ratio, de la durée du développement ($x \pm \text{sem}$), de la capacité intrinsèque d'accroissement (R_m) et du temps de génération (T_g) au cours de la saison sèche chez *E. vuilleti*.

	Taux de survie	Sex ratio (M/M+F)	Durée du développement			R_m (/jour)	T_g (jours)
			Mâle (M)	Femelle (F)	Moyenne		
Janv-Fév	91,0	0,38 a ¹	25,3 a	26,3 a	25,8 \pm 0,5 a	0,110	33,8
Fév-Mar	82,9	0,42 a	18,2 b	19,3 b	18,7 \pm 0,6 b	0,147	26,9
Mar-Avr	92,9	0,49 a	17,0 bc	17,3 cd	17,1 \pm 0,6 c	0,170	22,9
Avr-Mai	86,0	0,32 a	15,5 c	15,9 d	15,7 \pm 0,3 c	0,186	22,0
Mai-Juin	61,5	0,27 a	16,5 c	16,3 d	16,4 \pm 0,4 c	0,160	22,7
Juin-Juil	58,9	0,35 a	18,5 b	18,9 bc	18,7 \pm 0,4 b	0,140	25,5

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

De Mai à Juin, la durée de vie des femelles et la fécondité moyenne par femelle diminuent de façon très importante. Ce résultat, qui n'a pas été observé chez *D. basalis* s'explique difficilement. Au cours de la dernière période de l'étude ces paramètres augmentent de façon significative. Il en est de même de la durée du développement et du temps de génération. Par contre, le R_m diminue et varie de 0,140 à 0,160.

Le taux de superparasitisme de *E. vuilleti*, plus important que celui de *D. basalis*, est compris entre 17,1 et 26,02 %. Les valeurs observées ne diffèrent pas significativement au cours de l'étude.

Le taux sexuel et le taux de survie présentent également des variations limitées. Comme chez *D. basalis*, il y a plus de femelles que de mâles qui se développent.

Une comparaison des paramètres démographiques des deux parasitoïdes montre que dans les conditions climatiques de Bobo-Dioulasso, *D. basalis* semble être avantagé par rapport à *E. vuilleti* car quelle que soit la période d'étude:

- ⇨ **la durée de vie de ses femelles et leur période d'oviposition sont plus longues; par conséquent leur fécondité est plus importante.**
- ⇨ **il y a une meilleure répartition de ses pontes (taux de superparasitisme faible)**
- ⇨ **la durée de développement et le temps de génération sont réduits**
- ⇨ **la capacité intrinsèque d'accroissement naturel est plus importante.**

2- Discussion

Comme chez *C. maculatus*, les variations de la température et de l'humidité relative de l'air entraînent des modifications importantes des fonctions de reproduction et de développement chez *D. basalis* et *E. vuilleti*. L'accroissement des températures et de l'humidité relative de l'air à partir du mois de Mars provoque en général une augmentation de la fécondité des femelles et de leur capacité intrinsèque d'accroissement, une diminution de leur durée de vie, de la durée du développement et du temps de génération. Durant

cette période, les effectifs de parasitoïdes s'accroissent dans les systèmes de stockage, en même temps que ceux de leur hôte.

Les effets des variations de températures sur les paramètres démographiques ont été étudiés chez plusieurs espèces de parasitoïdes. Chez différentes espèces de Trichogrammes, Pavlik (1992) obtient une augmentation des taux de parasitisme et de la fécondité en faisant varier les températures de 15 à 25° C. Smith (1992) observe chez *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae), parasitoïde se développant aux dépens des larves de *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae), une diminution importante de la longévité des femelles, de la durée du développement, du temps de génération et une augmentation de la fécondité totale et de la capacité intrinsèque d'accroissement lorsque la température varie de 20 à 35° C. Des résultats similaires sont rapportés pour des spectres de températures différents chez l'Hyménoptère Encyrtidae *Copidosoma truncatellum*, parasite des oeufs et des larves de plusieurs Lépidoptères (Stoner & Richard, 1974), chez le trichogramme *Trichogrammatidea bactrae* se développant aux dépens des oeufs du Lépidoptère Gelechiidae *Pectinophora gossypiella* (Hutchison *et al.*, 1990; Naranjo, 1993) ou encore chez le trichogramme *Uscana lariophaga* attaquant les oeufs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* (Van Huis *et al.*, 1994).

Les faibles fécondités observées lorsque les insectes sont exposés à des températures basses pourraient s'expliquer par une diminution de l'activité des femelles dans de telles conditions thermiques. En effet, les comportements locomoteurs et de recherche sont réduits par la présence de faibles températures chez plusieurs espèces de Trichogrammes (Biever, 1972; Bolt, 1974; Kot, 1979).

Le superparasitisme, phénomène fréquent chez les parasitoïdes (Salt, 1961), se rencontre également chez *D. basalis* et *E. vuilleti*. Les taux de superparasitisme obtenus au cours de notre étude chez *E. vuilleti* sont différents de ceux de Cortesero (1994) qui montre que 36 % des hôtes peuvent être superparasités par les femelles de cette espèce. En fait, les situations expérimentales sont un peu différentes puisque cet auteur ne considère que la période de vie pendant laquelle la fécondité des femelles est maximale. Chez *Eupelmus orientalis*, une espèce voisine de *E. vuilleti*, Doury & Rojas-Rousse (1994) observent un

taux de superparasitisme d'environ 30 %. Chez *D. basalis*, le superparasitisme varie en fonction de la densité d'hôtes offerts aux femelles (Gauthier *et al.*, 1996).

Chez les deux espèces de parasitoïdes, le taux sexuel s'exprime toujours en faveur des femelles et ne semble pas être influencé par les variations des conditions climatiques intervenant au cours de la saison sèche. Plusieurs facteurs peuvent influencer le taux sexuel chez les espèces à reproduction parthénogénétique:

↳ La taille de l'hôte est importante puisque, en général, lorsque les hôtes parasités sont des larves de stades âgés ou des nymphes, il y a une prédominance de femelles dans la descendance de *D. basalis* (Gomez-Alvarez, 1980; Wai & Fuji, 1990; Nishimura, 1993). Nos résultats s'expliquent alors par l'utilisation de larves de stade 4 et de nymphes. Terrasse *et al.* (1996) obtiennent 70 à 90 % de femelles dans la descendance de *E. vuilleti* lorsqu'ils analysent le développement de cette espèce en utilisant des nymphes de *C. maculatus* comme hôtes.

↳ Les fluctuations de la température auraient un rôle important dans le déterminisme du sexe chez les espèces à reproduction parthénogénétique arrhénotoque (Wilkes, 1959; 1963). En effet, l'accroissement des températures entraîne chez l'Eulophidae, *Dahlbominus fuliginosus* Nees (Wilkes, 1959) et chez l'Ichneumonidae, *Diadromus pulchellus* (Rojas-Rousse, 1981) une perturbation de la spermatogenèse, ce qui provoquerait une augmentation de la proportion de mâles dans la descendance du parasitoïde. Au cours de notre étude, l'élévation des températures en Mars n'apporte aucune modification significative du taux sexuel chez *D. basalis* et *E. vuilleti*, ce qui pourrait être le résultat d'une adaptation. En effet, les espèces à parthénogenèse arrhénotoque seraient adaptées à des aires où les températures maximales n'occasionneraient pas de perturbations importantes dans la spermatogenèse (Wilkes, 1959).

Au cours de la dernière période de notre étude, c'est-à-dire entre Mai et Juin, période où l'humidité relative est la plus forte, nous observons généralement une baisse de la fécondité et de la capacité intrinsèque d'accroissement, une élévation de la longévité des femelles et de la durée du développement. Ces résultats ne s'expliquent pas seulement par la hausse de l'humidité relative de l'air car on observe aussi une certaine baisse des

températures pendant la même période. Les effets de l'humidité relative sur les paramètres démographiques des parasitoïdes sont mal connus. Cependant, les observations antérieures tendent à montrer que ce facteur n'a que très peu d'influence sur des paramètres tels que la longévité des imagos, la fécondité, le taux sexuel de la descendance sauf dans des conditions extrêmes de température et d'humidité (Rechav, 1978; Gautam, 1986; Yadav & Chaudhary, 1987, 1988; Gross, 1988). L'augmentation de l'humidité semble entraîner une baisse de la durée du développement et une hausse de la capacité intrinsèque d'accroissement chez *Anisopteromalus calandrae* (Smith, 1993). L'allongement de la durée du développement en présence d'une faible humidité serait liée à la baisse du niveau de nutrition (Corbet, 1968) ou à l'augmentation des dépenses énergétiques pour le maintien de l'équilibre hydrique (Willmer, 1982).

Nos résultats, obtenus en conditions naturelles où les températures et l'humidité relative de l'air fluctuent en permanence, sont difficiles à lier à tel ou tel facteur pris séparément. Les études de Tricault (1995) sur *D. basalis* montrent que c'est la température qui est le facteur primordial qui affecte les paramètres démographiques de cet insecte. Nous pensons comme Sinha (1973) et Flinn & Hagstrum (1990) qu'il y a une interaction très complexe entre ces deux paramètres climatiques qui représentent les plus importants facteurs abiotiques affectant la dynamique des populations des insectes dans les systèmes de stockage.

Les résultats du suivi des paramètres démographiques des deux parasitoïdes permettent de comprendre en partie l'évolution de leurs populations au cours du stockage et surtout pourquoi *D. basalis* se développe mieux que *E. vuilleti* lorsque chacun de ces parasitoïdes est placé séparément en présence de son hôte, mais ne suffisent pas pour les interpréter. En effet, la diminution des effectifs à partir du mois de Mai ne résulte sans doute pas de l'effet de la température ou de l'humidité de l'air. Pour une meilleure compréhension de ces résultats, nous allons analyser la réponse des deux espèces de parasitoïdes en fonction de différentes densités d'hôtes ainsi que le résultat de l'interaction entre plusieurs individus de la même espèce placés en situation de compétition intraspécifique.

C- ANALYSE DE LA REPONSE FONCTIONNELLE ET NUMERIQUE DE *D. BASALIS* ET DE *E. VUILLET* AU COURS DE LA SAISON SECHE

1- Résultats

1.1 Nombre d'hôtes parasités, fécondité et nombre de descendants en fonction de la densité d'hôtes disponibles chez *D. basalis* (figures III. 8 et III. 9; tableau III. 9).

a- Cas de la première période d'étude:

⇨ Le nombre d'hôtes parasités est fonction du nombre d'hôtes offerts aux femelles. Il est faible et varie peu lorsque le nombre d'hôtes disponibles passe de 3 à 7. Il y a ensuite une augmentation significative pour un nombre d'hôtes compris entre 7 et 50. Cependant, on n'observe aucune différence lorsque les femelles sont en présence de 30 ou 40 hôtes.

⇨ La fécondité moyenne ne varie pas lorsque le nombre d'hôtes augmente de 3 à 7. Par contre, elle s'accroît de façon significative pour des densités d'hôtes comprises entre 7 et 30. Les fécondités observées en présence de 30, 40 ou 50 hôtes ne sont pas statistiquement différentes.

⇨ Le nombre de descendants produits par femelle augmente significativement lorsque le nombre d'hôtes offerts passe de 3 à 20. Il ne varie pas statistiquement pour un nombre d'hôtes compris entre 20 et 30 mais s'accroît de manière significative à nouveau lorsque celui-ci passe de 40 à 50.

b- Cas de la seconde période:

comparativement à la première période, il y a, en général, une augmentation importante du nombre d'hôtes parasités, de la fécondité et du nombre de descendants produits lorsque l'étude a lieu au cours de la seconde période. On constate que:

⇨ Le nombre d'hôtes parasités augmente significativement avec le nombre d'hôtes offerts. Il n'y a pas de différence significative entre les valeurs obtenues lorsque le nombre d'hôtes disponibles passe de 3 à 5 puis de 7 à 10.

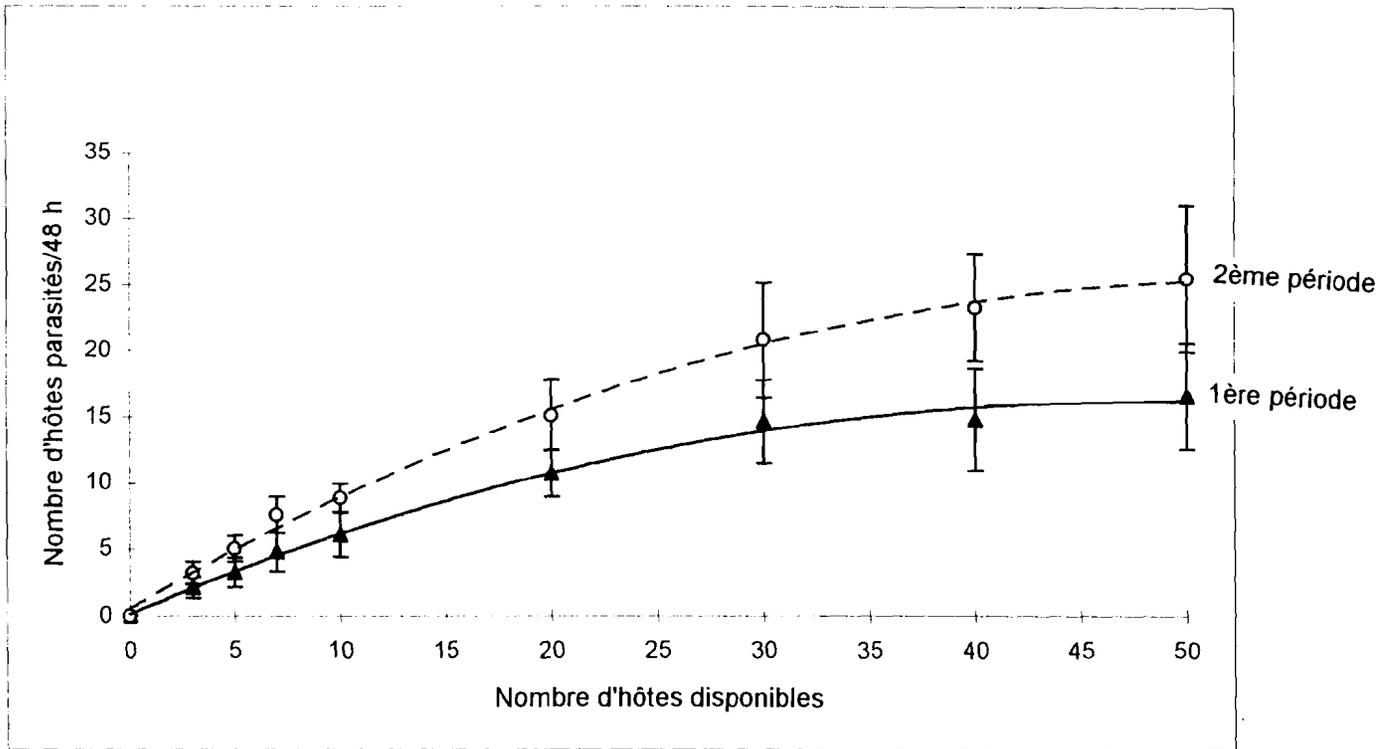


Figure III. 8: Réponse fonctionnelle de *D. basalis* au cours de 2 périodes de la saison sèche

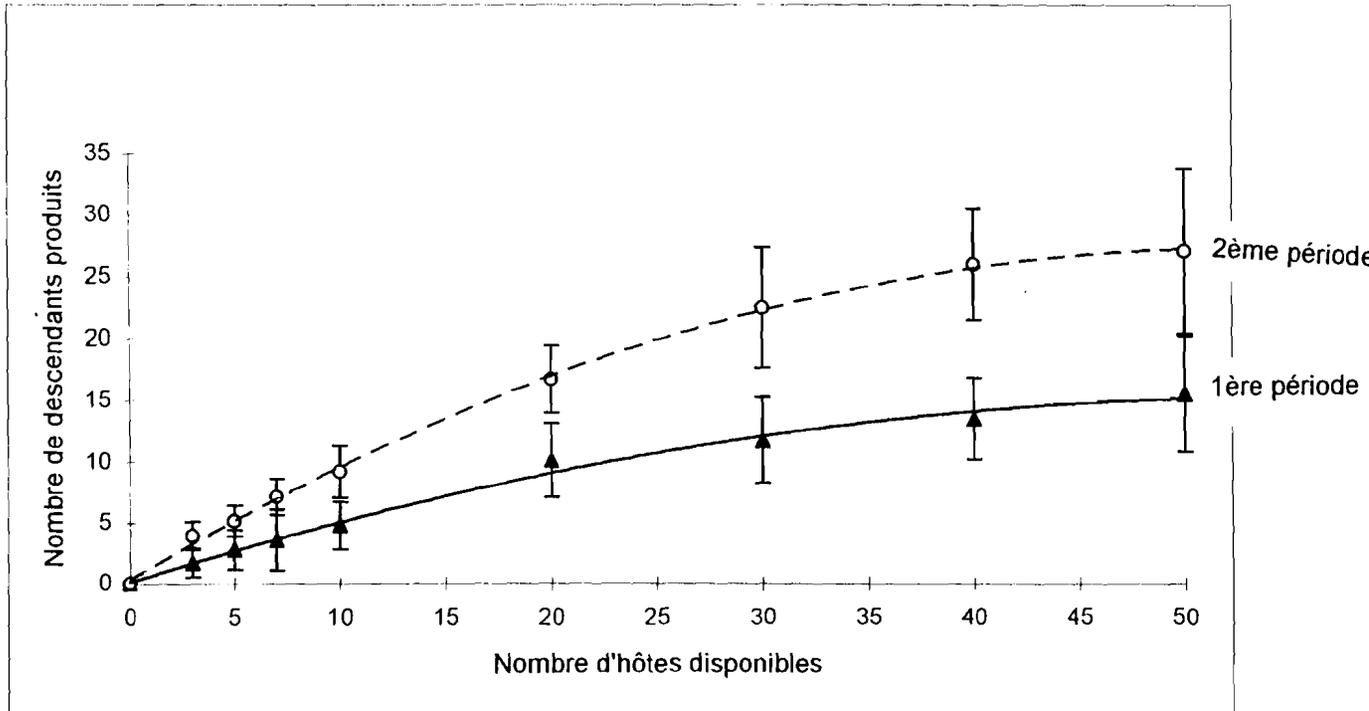


Figure III. 9: Réponse numérique de *D. basalis* au cours de 2 périodes de la saison sèche

↻ La fécondité moyenne augmente également avec le nombre d'hôtes disponibles. Seules les valeurs observées lorsque les femelles sont placées en présence de 30 et de 40 hôtes ne sont pas significativement différentes.

↻ Le nombre de descendants par femelle augmente de la même manière mais aucune variation significative n'est observée lorsque le nombre d'hôtes passe de 40 à 50.

Tableau III. 9: Evolution de la fécondité moyenne ($x \pm \text{sem}$) et du taux de superparasitisme chez *D. basalis* en fonction du nombre d'hôtes disponibles.

Nombre d'hôtes disponibles	1ère période		2ème période	
	Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme	Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme
3	5,10 \pm 0,54 d	64,2	7,75 \pm 0,76 f	81,2
5	6,60 \pm 0,49 d	45,9	10,60 \pm 0,63 f	62,0
7	6,95 \pm 0,59 d	30,2	14,70 \pm 0,60 e	51,0
10	9,25 \pm 0,46 c	36,3	17,50 \pm 0,68 d	48,2
20	13,50 \pm 0,52 b	18,6	19,57 \pm 0,57 c	22,5
30	17,15 \pm 0,82 a	13,3	24,80 \pm 0,85 b	15,3
40	17,00 \pm 0,72 a	12,7	25,40 \pm 0,80 b	7,3
50	18,80 \pm 0,85 a	9,9	27,60 \pm 1,05 a	7,0

L'analyse du taux sexuel de la descendance montre que ce paramètre ne semble pas varier en fonction de la densité d'hôtes disponibles quelle que soit la période d'étude (tableau III. 10). Il y a toujours plus de femelles que de mâles qui émergent sans doute en raison de la nature des hôtes offerts (larves L4 ou nymphes).

Tableau III. 10: Evolution du taux sexuel chez *D. basalis* en fonction du nombre d'hôtes disponibles au cours de deux périodes de la saison sèche.

Nb d'hôtes	3	5	7	10	20	30	40	50
1ère période	0,41	0,46	0,42	0,43	0,43	0,43	0,40	0,42
2ème période	0,36	0,39	0,33	0,42	0,33	0,47	0,41	0,40

1. 2 Nombre d'hôtes parasités, fécondité et nombre de descendants en fonction du nombre d'hôtes disponibles chez *E. vuilleti* (figures III. 10 et III. 11; tableau III. 11).

a- Cas de la première période:

Comme chez *D. basalis*, il n'y a généralement pas de variation du nombre d'hôtes parasités, de la fécondité et du nombre de descendants produits, pour les densités d'hôtes comprises entre 3 et 7.

⇨ On observe, par contre, un accroissement significatif du nombre d'hôtes parasités lorsque le nombre d'hôtes disponibles varie de 7 à 40. Entre 40 et 50 hôtes, les différences ne sont plus significatives.

⇨ La fécondité augmente de façon significative entre 7 et 50 hôtes mais se stabilise pour un nombre d'hôtes compris entre 30 et 40.

⇨ Il n'y a pas de variation significative du nombre de descendants produits par femelle lorsque le nombre d'hôtes disponibles passe de 20 à 30, puis de 40 à 50.

b- Cas de la seconde période:

⇨ Le nombre d'hôtes parasités et la fécondité augmentent significativement avec le nombre d'hôtes disponibles jusqu'à la limite de 30 hôtes. Au delà de ce nombre, il n'y a plus de variation significative.

⇨ Par contre, on observe une croissance continue du nombre de descendants produits en fonction de la densité d'hôtes disponibles.

L'analyse du taux sexuel de la descendance (tableau III. 12) montre que, comme chez *D. basalis*, ce paramètre varie peu avec le nombre d'hôtes offerts et reste toujours en faveur des femelles.

Quelle que soit la période d'étude ou l'espèce de parasitoïde, les taux de parasitisme (figures III.12 et III.13) et de superparasitisme, élevés aux faibles densités d'hôtes, diminuent progressivement pour se stabiliser lorsque le nombre d'hôtes offerts est important.

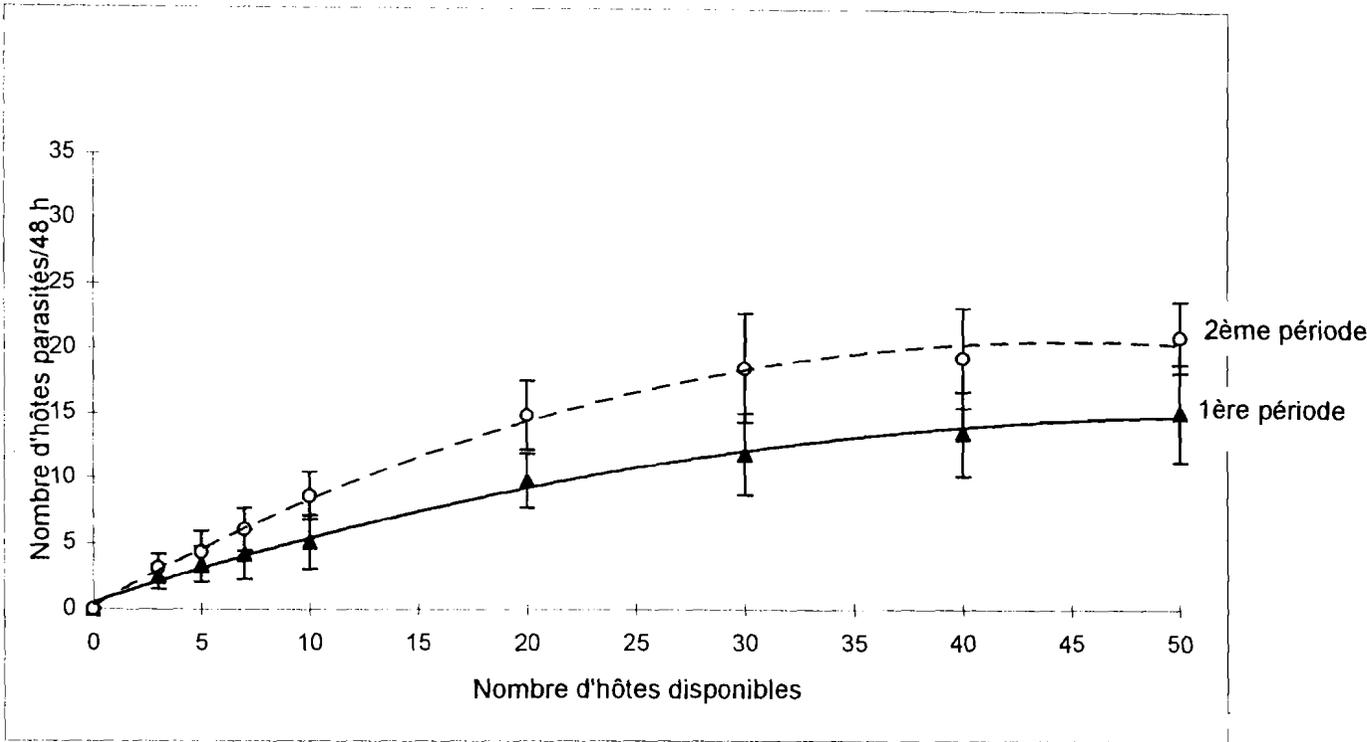


Figure III.10: Réponse fonctionnelle de *E. villetti* au cours de 2 périodes de la saison sèche

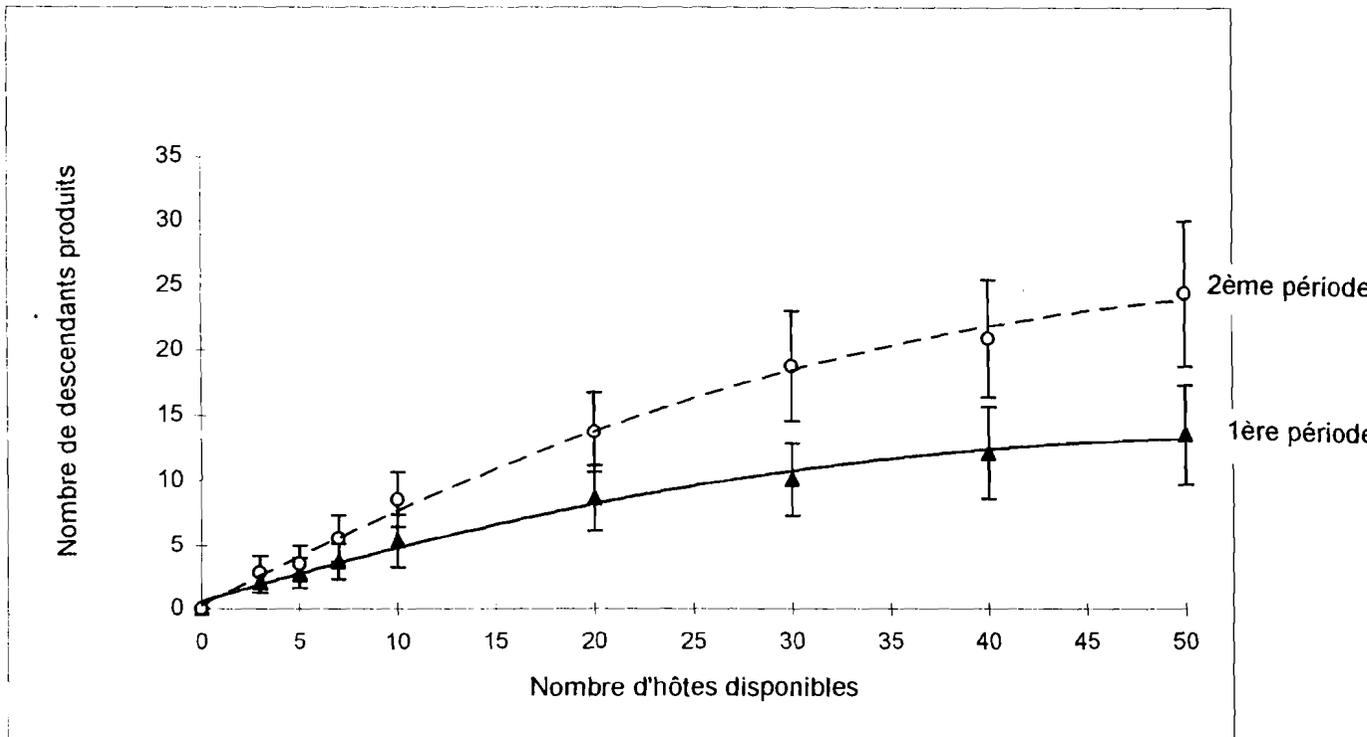


Figure III. 11: Réponse numérique de *E. villetti* au cours de 2 périodes de la saison sèche

Tableau III. 11: Evolution de la fécondité moyenne ($x \pm \text{sem}$) et du taux de superparasitisme chez *E. vuilleti* en fonction du nombre d'hôtes disponibles.

Nombre d'hôtes disponibles	1ère période		2ème période	
	Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme	Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme
3	5,85 \pm 0,65 e ¹	62,5	8,65 \pm 0,61 e	87,1
5	6,80 \pm 0,63 e	68,5	11,50 \pm 1,06 d	73,2
7	7,10 \pm 0,51 e	56,0	12,15 \pm 0,73 d	64,1
10	9,00 \pm 0,56 d	52,4	15,25 \pm 0,67 c	47,7
20	12,80 \pm 0,54 c	26,1	18,55 \pm 0,75 b	21,6
30	15,40 \pm 0,83 b	13,3	21,85 \pm 0,80 a	16,2
40	16,90 \pm 0,67 b	18,5	21,50 \pm 0,78 a	10,1
50	18,90 \pm 0,75 a	13,9	23,30 \pm 0,55 a	9,7

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau III. 12: Evolution du taux sexuel chez *E. vuilleti* en fonction du nombre d'hôtes disponibles au cours des deux périodes de la saison sèche.

Nb d'hôtes	3	5	7	10	20	30	40	50
1ère période	0,39	0,40	0,46	0,40	0,40	0,44	0,41	0,41
2ème période	0,36	0,42	0,31	0,38	0,37	0,40	0,41	0,35

L'analyse de ces résultats montre que la réponse des parasitoïdes à l'augmentation du nombre d'hôtes est une réponse densité dépendante qui se rapproche de la réponse fonctionnelle du type II tel que décrit par Holling (1959b).

Si l'on considère la variation des différents paramètres étudiés en fonction de la période d'étude, il ressort que le nombre d'hôtes parasités, la fécondité ainsi que le nombre de descendants produits s'accroissent de façon considérable lorsque l'étude a lieu au cours de la période de Mars à Avril. Les variations des facteurs climatiques tels que la température et l'humidité relative de l'air jouent donc un rôle important sur la réponse fonctionnelle des parasitoïdes.

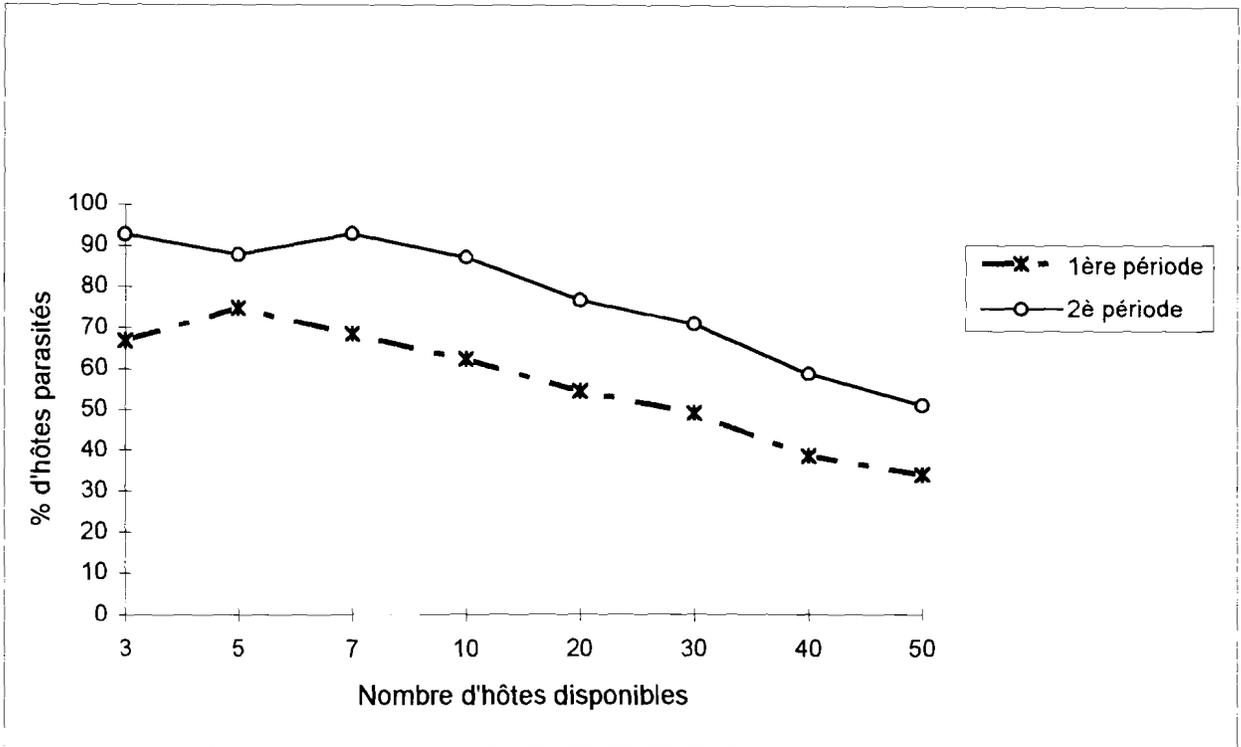


Figure III. 12: Evolution des taux de parasitisme de *D. basalis* en fonction du nombre d'hôtes disponibles au cours de 2 périodes de la saison sèche.

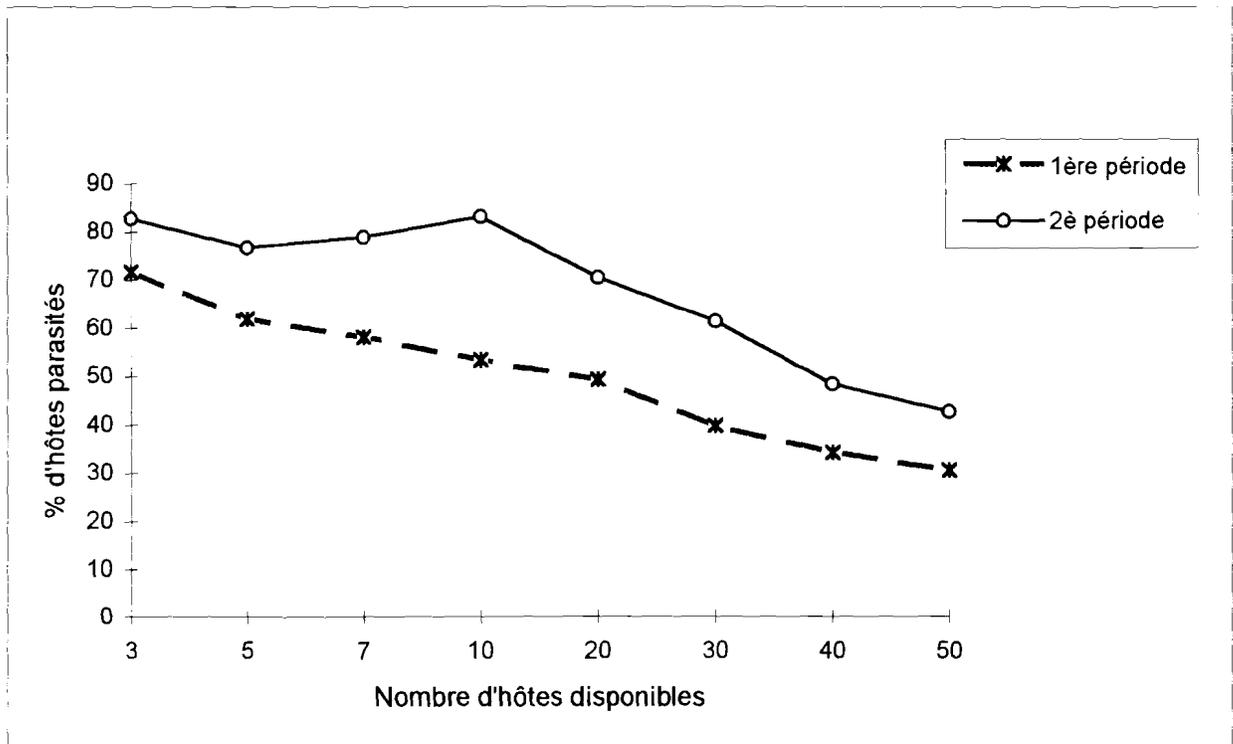


Figure III. 13: Evolution des taux de parasitisme de *E. villetti* en fonction du nombre d'hôtes disponibles au cours de 2 périodes de la saison sèche.

1.3 Analyse de la compétition intraspécifique entre femelles exploitant un même patch

1.3.1 Analyse du nombre d'hôtes parasités et du nombre de descendants produits

a- Lorsque 20 hôtes sont offerts aux femelles:

Chez les deux espèces, l'augmentation de 1 à 3 du nombre de femelles présentes dans le patch entraîne, aux deux périodes étudiées, un accroissement significatif du nombre d'hôtes parasités et du nombre de descendants. Par contre, la présence de 3 ou 4 femelles de la même espèce n'a aucun effet significatif sur ces paramètres (tableau III.13).

Tableau III. 13: Nombre d'hôtes parasités et de descendants produits par un nombre croissant de femelles *D. basalis* et *E. vuilleti* en présence de 20 hôtes.

	Nb de femelles	1ère période		2ème période	
		Nb d'hôtes parasités	Nb de descendants	Nb d'hôtes parasités	Nb de descendants
<i>D. basalis</i>	1	10,30 c ¹	10,70 c	15,10 c	16,65 b
	2	12,95 b	13,75 b	16,40 b	16,70 b
	3	17,60 a	17,00 a	18,45 a	18,10 a
	4	18,00 a	17,15 a	19,50 a	18,55 a
<i>E. vuilleti</i>	1	9,80 c	8,60 c	14,80 c	13,65 b
	2	13,05 b	12,85 b	17,00 b	16,70 a
	3	16,80 a	17,00 a	18,10 ab	18,00 a
	4	17,50 a	16,90 a	18,60 a	18,15 a

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et pour la même espèce, suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

b- Lorsque 40 hôtes sont offerts aux femelles (tableau III.14)

Chez *D. basalis*, la variation du nombre de femelles de 1 à 3 affecte positivement le nombre d'hôtes parasités et le nombre de descendants produits au cours des deux périodes d'étude. Les effets de l'augmentation du nombre de femelles exploitant le patch de 3 à 4 ne sont pas significatifs pour les deux paramètres étudiés, sauf pour le nombre de descendants lors de la première période.

Tableau III. 14: Nombre d'hôtes parasités et de descendants produits par un nombre croissant de femelles *D. basalis* et *E. vuilleti* en présence de 40 hôtes.

	Nb de femelles	1ère période		2ème période	
		Nb d'hôtes parasités	Nb de descendants	Nb d'hôtes parasités	Nb de descendants
<i>D. basalis</i>	1	15,55 c ¹	16,25 d	23,35 c	26,10 c
	2	25,60 b	26,75 c	32,60 b	32,90 b
	3	35,45 a	32,85 b	37,30 a	37,55 a
	4	37,15 a	37,60 a	38,20 a	37,75 a
<i>E. vuilleti</i>	1	13,45 d	12,05 d	19,30 c	20,85 c
	2	23,50 c	22,80 c	27,45 b	27,15 b
	3	33,00 b	32,55 b	36,90 a	37,15 a
	4	38,05 a	37,20 a	38,05 a	37,50 a

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et pour la même espèce, suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Chez *E. vuilleti*, le nombre d'hôtes parasités et le nombre de descendants augmentent significativement, au cours de la première période, lorsque le nombre de femelles présentes dans le patch passe de 1 à 4. Toutes les différences observées sont significatives. Lors de la seconde période d'étude, les résultats sont identiques à ceux observés chez *D. basalis*.

1.3.2 Analyse du taux sexuel de la descendance

Le taux sexuel de la descendance, toujours en faveur des femelles, semble augmenter au profit des mâles avec l'accroissement du nombre de femelles pondeuses. Ce résultat s'observe pour les deux espèces quels que soient la période et le nombre d'hôtes utilisés (tableau III. 15).

Tableau III. 15: Evolution du taux sexuel chez *D. basalis* et *E. vuilleti* en fonction du nombre d'hôtes disponibles et du nombre de femelles exploitant le patch.

	Nombre de femelles	20 hôtes		40 hôtes	
		1ère période	2ème période	1ère période	2ème période
<i>D. basalis</i>	1	0,36	0,33	0,35	0,41
	2	0,38	0,29	0,37	0,48
	3	0,39	0,39	0,43	0,46
	4	0,42	0,38	0,42	0,46
<i>E. vuilleti</i>	1	0,40	0,37	0,41	0,41
	2	0,40	0,40	0,38	0,42
	3	0,44	0,41	0,42	0,46
	4	0,43	0,45	0,43	0,45

1.3.3 Analyse de la fécondité moyenne par femelle et du taux de superparasitisme

En général, le nombre moyen d'oeufs déposés par femelle est significativement réduit avec l'augmentation du nombre de femelles présentes dans le patch au cours des deux périodes (tableaux III. 16 et III. 17).

a- Analyse de la fécondité lorsque 20 hôtes sont offerts aux femelles:

Chez les deux espèces de parasitoïdes, la réduction de la fécondité moyenne par femelle se manifeste dès qu'il y a 2 femelles qui exploitent le même patch.

b- Analyse de la fécondité lorsque 40 hôtes sont offerts aux femelles:

Chez *D. basalis*, on observe une réduction significative du nombre moyen d'oeufs déposés par une femelle au cours de la première période, lorsqu'il y a 3 ou 4 femelles. Par contre, au cours de la seconde période, la réduction a lieu déjà en présence de 2 femelles.

Chez *E. vuilleti*, quelle que soit la période, la réduction de la fécondité moyenne par femelle n'a lieu que lorsqu'il y a au moins 3 femelles dans le patch.

Tableau III. 16: Evolution de la fécondité et du taux de superparasitisme en fonction du nombre de femelles pondeuses de *D. basalis*.

Nombre d'hôtes disponibles	Nombre de femelles	1ère période		2ème période	
		Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme	Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme
20	1	12,40 a ¹	15,05	19,95a	22,50
	2	8,65 b	24,71	12,42 b	35,96
	3	8,47 b	34,37	10,70 c	47,03
	4	7,17 c	46,94	8,80 d	52,36
40	1	18,25 a	13,18	25,40 a	7,33
	2	17,62 a	18,55	20,27 b	19,02
	3	15,02 b	21,86	17,23 c	29,36
	4	12,77 c	28,13	15,60 d	38,87

¹ Les moyennes situées dans la même colonne pour le même nombre d'hôtes, suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau 17: Evolution de la fécondité et du taux de superparasitisme en fonction du nombre de femelles pondeuses de *E. vuilleti*.

Nombre d'hôtes disponibles	Nombre de femelles	1ère période		2ème période	
		Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme	Fécondité moyenne/femelle	Taux de superparasitisme
20	1	12,80 a	25,10	18,55 a	21,60
	2	10,05 b	32,95	14,50 b	41,47
	3	8,40 c	36,64	12,65 c	50,57
	4	8,42 c	48,28	10,20 d	56,30
40	1	16,90 a	18,50	21,50 a	10,10
	2	16,00 a	24,37	21,20 a	26,59
	3	13,05 b	26,65	17,20 b	34,55
	4	12,32 b	33,03	14,66 c	42,47

¹ Les moyennes situées dans la même colonne pour le même nombre d'hôtes, suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

c- Analyse du taux de superparasitisme

Le taux de superparasitisme s'accroît régulièrement chez *D. basalis* comme chez *E. vuilleti* avec l'augmentation du nombre de femelles présentes dans le patch quels que soient la période d'étude et le nombre d'hôtes utilisés. Cependant, il est toujours plus élevé lorsque l'expérience a lieu avec 20 hôtes. Dans la plupart des cas, le taux de superparasitisme réalisé par *E. vuilleti* est plus important que celui de *D. basalis*.

L'analyse de ces différents résultats montre que la compétition intraspécifique entre plusieurs femelles de *D. basalis* ou de *E. vuilleti* pour la ponte dépend surtout du nombre d'hôtes disponibles et dans une certaine mesure de la période d'étude.

2- Discussion

L'analyse de la réponse des femelles à l'augmentation de la densité des hôtes qui leur sont offerts montre que *D. basalis* et *E. vuilleti* ont le même type de réponse. De nombreuses études ont analysé la réponse fonctionnelle chez diverses espèces d'insectes prédateurs ou parasitoïdes (Messenger, 1968; Hassel & May, 1974; Van Lanteren & Bakker, 1976, 1978; Hassel, 1978; Smith & Press, 1992; Van Alebeek, 1995). Les situations expérimentales varient en fonction des auteurs, notamment en ce qui concerne les densités d'hôtes à tester, leur distribution ou encore la durée de l'expérience. Aucune donnée antérieure relative à la réponse fonctionnelle chez les parasitoïdes *E. vuilleti* et *D. basalis* n'étant disponible dans la littérature, les différents paramètres expérimentaux ont été fixés avec le souci de nous rapprocher au mieux de situations susceptibles de se présenter dans la nature.

Comme chez la plupart des espèces d'insectes parasitoïdes étudiées, la réponse fonctionnelle de *D. basalis* et de *E. vuilleti* est densité dépendante et se rapproche du type II selon la définition de Holling (1959b). Cependant, le maintien des taux de parasitisme à un niveau élevé ou leur hausse aux faibles densités d'hôtes (entre 3 et 7 hôtes disponibles) ne permet pas d'exclure totalement une réponse du type III. La détermination

exacte et surtout la distinction entre les types II et III sont complexes dans la pratique (Arditi, 1979; Juliano & Williams, 1985, 1987; Juliano, 1993). En effet, si les conditions expérimentales ne permettent pas de maintenir le nombre d'hôtes disponibles invariables pendant toute la durée de l'expérience, la réponse mesurée est une réponse moyenne qui est différente de la réponse fonctionnelle (Arditi, 1979). Chez les parasitoïdes comme *D. basalis* et *E. vuilleti* où les hôtes déjà parasités sont susceptibles de recevoir de nouvelles pontes, on peut considérer que le nombre d'hôtes disponibles ne varie pas de façon importante dans le temps. L'importance de la distinction entre les réponses de types II et III réside dans leur contribution respective à la stabilisation des systèmes hôtes-parasitoïdes. Les espèces qui présentent une réponse fonctionnelle du type II ne seraient pas en mesure de stabiliser les populations de leurs hôtes contrairement à celles qui ont une réponse fonctionnelle du type III (Hassell & May, 1973; Murdoch & Oaten, 1975). Nos observations laissent penser que lorsque les effectifs de la population de *C. maculatus* commencent à s'accroître à partir de Mars, le parasitoïde dont l'activité s'amplifie pendant la même période joue un rôle déterminant dans l'évolution ultérieure des populations de la dite bruche. Cela explique bien la baisse importante des effectifs de bruches observée dans les systèmes de stockage à partir de cette période surtout en présence de *D. basalis*.

L'influence du nombre d'hôtes sur la distribution des pontes des femelles est aussi un facteur important à analyser. Nos résultats montrent une augmentation de la fécondité des femelles avec l'accroissement du nombre d'hôtes. Une telle observation a également été faite chez *D. basalis* par Gauthier *et al.* (1996) et pourrait s'expliquer par plusieurs facteurs:

↳ Il y aurait chez *D. basalis*, le dépôt en même temps que l'oeuf d'une substance inhibitrice qui empêche la même femelle de pondre à nouveau sur le même hôte. Cette substance ne deviendrait active qu'entre 16 et 24 heures après son émission (Gauthier *et al.*, 1996). Dans ces conditions, lorsque la densité d'hôtes disponibles est faible, les femelles pondent durant les premières heures sur les hôtes sains et une partie d'hôtes déjà

parasités. Entre 16 et 24 heures après le dépôt de l'oeuf, il y a une inhibition de la ponte puis une reprise de celle-ci au delà de cette période. Cette hypothèse permet de comprendre les phénomènes d'oosorption observés par Gauthier *et al.* (1996) et la réduction conséquente de la fécondité en présence de faibles densités d'hôtes comme le montrent nos résultats. L'augmentation du taux de superparasitisme en présence de faibles densités d'hôtes est conforme aux observations antérieures de Van Alphen & Nell (1982) et de Bai & Mackauer (1990). Ces auteurs montrent que le nombre d'hôtes superparasités s'accroît lorsque la probabilité de rencontrer un hôte est faible ou lorsque la qualité du substrat est pauvre.

↳ Lorsque la densité d'hôtes disponibles s'accroît, les femelles n'utilisent que partiellement les hôtes présents. Elles ont donc permanentement le choix entre des hôtes sains et des hôtes parasités. Dans une telle situation, elles pondent de préférence sur les hôtes sains (Gauthier *et al.*, 1996). Ce qui explique l'accroissement de la fécondité observée jusqu'à un niveau de saturation. En ce moment, il est probable que la femelle ait déjà émis le maximum d'ovocytes disponibles compte tenu des ressources dont elle dispose pendant la période de 48 h choisie pour l'expérience (qui ne permet sans doute pas un renouvellement de la vitelogenèse). Un faible taux de superparasitisme et donc une meilleure répartition des pontes sur les hôtes expliquent le nombre élevé de descendants émergeant lorsque la densité d'hôtes s'accroît. Cette observation est très importante et explique bien l'accroissement notable des effectifs de *D. basalis* dans les systèmes de stockage au moment où les effectifs de l'hôte augmentent.

Le taux sexuel de la descendance, quelles que soient la densité d'hôtes disponibles et la période d'étude, présente des variations limitées et reste dans la majorité des cas en faveur des femelles. Il est probable que les conditions expérimentales, plaçant les femelles en présence de larves de stades 4 ou de nymphes, c'est-à-dire en présence d'hôtes favorables à l'émission d'oeufs destinés à donner des femelles (Doury *et al.*, 1995; Rojas-Rousse *et al.*, 1995; Terrasse *et al.*, 1996), expliquent ces observations.

Une comparaison des résultats obtenus au cours des deux périodes montre que la réponse des deux espèces de parasitoïdes est plus importante pendant la période de Mars-Avril, au moment où la température et l'humidité sont plus élevées. Ces résultats confirment ceux obtenus dans l'expérience précédente concernant le suivi de l'évolution des populations et des paramètres démographiques de *C. maculatus* et de ses parasitoïdes. La variation de la réponse fonctionnelle en fonction de la température a également été observée chez les Hyménoptères parasitoïdes Béthylidae, *Cephalonomia waterstoni* (Flinn, 1991) et Pteromalidae, *Anisopteromalus calandrae* (Smith, 1994).

De nombreux modèles proies-prédateurs ou hôtes-parasitoïdes ont été élaborés en supposant que la réponse fonctionnelle ne dépendait que de la densité des proies ou des hôtes (Arditi, 1979). Si cette considération facilite les calculs théoriques, la réalité est plus complexe et pour que les modèles soient applicables aux systèmes étudiés, ils doivent inclure le maximum de facteurs qui influencent la dynamique desdits systèmes (Bellows *et al.*, 1992). En considérant un complexe bruches-parasitoïdes, la densité des parasitoïdes peut représenter une composante déterminante de la dynamique du système. C'est pour cette raison que nous avons étudié l'effet de la présence de plusieurs femelles de la même espèce dans un patch (compétition intraspécifique) sur les potentialités de développement.

L'analyse de la compétition intraspécifique chez *D. basalis* et *E. vuilleti* montre que l'augmentation de la densité de femelles de la même espèce exploitant un patch entraîne une modification du comportement des insectes et affecte différents aspects de la reproduction.

En effet, le nombre d'hôtes parasités et le nombre de descendants ne varient plus lorsqu'il y a plus de 3 femelles dans le patch. Cela s'explique sans doute par une limitation de la densité des hôtes disponibles. *D. basalis* et *E. vuilleti* étant des parasitoïdes solitaires, il ne peut pas se développer plus d'un individu adulte par hôte parasité.

La fécondité moyenne par femelle diminue significativement dès qu'il y a plus d'une femelle de la même espèce. Cette observation n'est pas nouvelle; elle a également été faite chez d'autres insectes parasitoïdes tels que *Cheiropachus quadratum* Fab. et *Raphitelus*

maculatus Walker (Hymenoptera: Pteromalidae) attaquant le Scolyte, *Phloeotribus scarabaeoides* Bernard (Campos & Gonzalez, 1991). Le nombre d'oeufs déposés résulte, dans ces conditions d'une interférence mutuelle entre les individus, phénomène qui détermine les comportements de recherche de l'hôte puis de la ponte (Beddington, 1975; Free *et al.*, 1977; Visser & Driessen, 1991).

Les variations du taux sexuel, bien que limitées, semblent se faire au profit des mâles à mesure que le nombre de femelles présentes dans le patch augmente. Pour confirmer cette tendance, il aurait fallu utiliser des densités plus élevées de parasitoïdes. Gauthier (1996) n'observe de variation significative du taux sexuel chez *D. basalis* que lorsque le nombre de femelles exploitant le patch augmente entre 1 et 25. L'accroissement du nombre de mâles en fonction de la densité de femelles conspécifiques répond à la théorie d'Hamilton (1967; 1979). Celle-ci prédit que lorsqu'une femelle exploite seule un patch, elle produira un nombre suffisant de mâles pour féconder les femelles de sa descendance. Le taux sexuel représente donc un facteur important de régulation des populations des parasitoïdes (Waage & Hassel, 1982).

CHAPITRE IV:

ANALYSE DE CERTAINS ASPECTS DE LA COMPETITION

INTERSPECIFIQUE ENTRE *D. BASALIS* ET *E. VUILLETI*

INTRODUCTION

D. basalis et *E. vuilleti* sont deux ectoparasitoïdes qui se développent aux dépens des larves et des nymphes de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus*. Les études réalisées sur le terrain dans les régions de Niamey au Niger et de Ouagadougou au Burkina Faso, montrent que les deux espèces de parasitoïdes vivent en sympatrie dans les systèmes de stockage au moment de la conservation des récoltes (Monge & Huignard, 1991; Sanon, 1993; Monge *et al.*, 1995). Cependant, l'évolution de leurs populations est différente au cours de la saison sèche. En effet, alors qu'il y a sensiblement autant d'individus de chaque espèce au début du stockage, les effectifs de *E. vuilleti* augmentent progressivement et deviennent dominants à la fin de la saison sèche. L'accroissement des populations de *D. basalis* reste limité. Ainsi, cette espèce ne représente que 10,9 et 35 % des parasitoïdes présents dans les stocks respectivement à Niamey (Monge *et al.*, 1995) et à Ouagadougou (Sanon, 1993) après plusieurs mois de stockage. Cette dominance de *E. vuilleti* s'explique probablement par une compétition pour les hôtes disponibles qui se ferait à son avantage.

Les études analysant la compétition interspécifique entre *D. basalis* et *E. vuilleti* en laboratoire (Van Alebeek, 1991; Van Alebeek *et al.*, 1993; Leveque *et al.*, 1993) montrent:

↳ qu'en présence d'hôtes déjà parasités par *D. basalis*, la fécondité des femelles *E. vuilleti* n'est pas affectée. Lorsque les hôtes sont multiparasités, c'est-à-dire qu'ils portent à la fois les oeufs des deux espèces, ce sont les larves de *E. vuilleti* qui sortent victorieuses des combats larvaires. Les femelles *E. vuilleti* sont aussi capables de pondre sur des larves de dernier stade de *D. basalis*, il y a donc hyperparasitisme. Dans ces conditions, les larves de *E. vuilleti* peuvent se développer et donner des individus viables (Leveque *et al.*, 1993). Les femelles *E. vuilleti* seraient, en outre, capables de tuer les larves de *D. basalis* en les piquant avec leur ovipositeur.

↳ que lorsque les femelles *D. basalis* se trouvent en présence d'hôtes déjà parasités par *E. vuilleti*, elles évitent de pondre et ont, dans ces conditions, une fécondité très réduite.

Gauthier (1996), en utilisant des oeufs et des larves de différents âges de *E. vuilleti*, a montré que les femelles *D. basalis* explorent les hôtes avec leur ovipositeur et sont capables de percevoir la présence des oeufs ou des larves d'un certain âge. Dans ces cas, elles retirent alors leur ovipositeur sans déposer d'oeufs. La détection de la présence d'un oeuf ou d'une larve de *E. vuilleti* par *D. basalis* dépendrait donc de son âge.

Ces travaux montrent qu'il y a bien une reconnaissance entre les deux espèces de parasitoïdes et que celles-ci adoptent des stratégies différentes en situation de compétition interspécifique.

Le but de la présente étude est de:

- ⇒ suivre l'évolution des populations d'insectes issus d'un peuplement naturel à l'intérieur des systèmes de stockage, afin de déterminer si les deux espèces de parasitoïdes larvaires sont présentes ou non dans la région de Bobo-Dioulasso.
- ⇒ d'examiner avec les espèces présentes, l'issue de la compétition interspécifique et son impact sur l'évolution des populations de bruches.
- ⇒ d'interpréter les résultats en analysant quelques facteurs susceptibles d'influencer la compétition entre *D. basalis* et *E. vuilleti*, en particulier la densité des hôtes disponibles et celle des parasitoïdes eux-mêmes.

I- MATERIELS ET METHODES

I. 1 Suivi de l'évolution des populations de bruches et de parasitoïdes issues d'un peuplement naturel au cours de la saison sèche

I.1.1 Constitution des échantillons

A la fin du mois d'Octobre 1995, deux lots de 3 kg de graines de niébé sont formés à partir de deux variétés de niébé, une variété précoce notée (Lot VP) et une variété tardive notée (Lot VT), récoltées dans les cultures entre Septembre et Octobre 1995. Ils sont disposés dans deux jarres et placés dans les conditions naturelles le 26 Octobre 1995 à Bobo-Dioulasso. Les émergences d'insectes sont suivies jusqu'au 11 Juin 1996.

I.1.2 Paramètres étudiés

En début d'étude, les effectifs initiaux sont estimés après un suivi des émergences d'insectes de 600 gousses prélevées sur chaque variété. Trente jours après les premières émergences, les gousses sont écosées et les graines qu'elles renferment sont dénombrées. Connaissant le nombre de graines contenues dans 1 kg (Ouedraogo, 1991), les effectifs initiaux d'insectes émergeant de 3 kg de graines peuvent ainsi être déterminés à partir du nombre d'insectes émergeant de 600 gousses.

Pour l'estimation des populations d'insectes au cours du stockage des graines, les jarres sont vidées tous les 15 jours et les insectes morts sont recueillis. Ils sont répartis entre les espèces de bruches et d'Hyménoptères parasitoïdes présents. Les insectes vivants sont réintroduits dans les jarres.

Pour mesurer l'action du parasitoïde oophage *U. lariophaga*, 30 gousses, ne portant pas d'oeufs et ayant séjourné au moins 8 jours au congélateur (afin d'éliminer d'éventuelles larves à l'intérieur des graines), sont introduites dans chaque jarre et renouvelées tous les 15 jours. A chaque date de vidage, le nombre d'oeufs de bruches qu'elles portent ainsi que les proportions d'oeufs attaqués par *U. lariophaga* sont déterminés.

Les taux d'accroissement naturel de la population et de parasitisme sont déterminés par les mêmes formules utilisées dans le chapitre précédent.

I. 2 Suivi de l'évolution des populations de *C. maculatus* en présence de *D. basalis* et de *E. vuilleti* dans les systèmes de stockage après une infestation artificielle

1.2.1 Les lots expérimentaux

Les lots suivants répétés chacun deux fois sont constitués en Décembre 1994:

⇒ les lots témoins notés *C. m* 1 et *C. m.* 2 contiennent chacun 3 Kg de graines saines de niébé auxquelles sont ajoutées 200 larves de *C. maculatus* réparties en 50 L1, 50 L2, 50 L4 et 50 Nymphes (ce sont les mêmes que ceux du chapitre précédent).

⇒ les lots *EV+DB* 1 et *EV+DB* 2 comportent chacun en plus des 3 Kg de graines saines et des 200 larves de *C. maculatus*, 30 couples de *D. basalis* et 30 de *E. vuilleti*.

1.2.2 Les paramètres déterminés

Comme précédemment, tous les 15 jours, un vidage des jarres a lieu, les insectes morts sont recueillis, identifiés et dénombrés.

1.3 Conséquences de l'accroissement du nombre de femelles *D. basalis* exploitant un patch et du nombre d'hôtes sur l'issue de la compétition entre *D. basalis* et *E. vuilleti*.

1.3.1 Méthode expérimentale

Des femelles fécondées de *D. basalis* et de *E. vuilleti* âgées de 3 à 4 jours sont isolées à la fin du mois de Mars 1996. Elles sont réparties à l'intérieur de boîtes de Pétri en deux lots:

⇒ Dans le Lot A, les femelles sont placées en présence de graines renfermant 10 larves L4 ou nymphes de *C. maculatus* pendant une durée de 48 heures. En fonction du nombre de femelles de *D. basalis* et de *E. vuilleti* présentes dans le patch, on distingue trois séries:

A1: 1 femelle de *D. basalis* + 1 femelle de *E. vuilleti*

A2: 3 femelles de *D. basalis* + 1 femelle de *E. vuilleti*

A3: 5 femelles de *D. basalis* + 1 femelle de *E. vuilleti*

⇒ Dans le Lot B, les femelles sont placées en présence de graines renfermant 40 larves L4 ou nymphes de *C. maculatus* pendant une durée de 48 heures. Il y a aussi trois séries:

B1: 1 femelle de *D. basalis* + 1 femelle de *E. vuilleti*

B2: 3 femelles de *D. basalis* + 1 femelle de *E. vuilleti*

B3: 5 femelles de *D. basalis* + 1 femelle de *E. vuilleti*

L'utilisation de plusieurs femelles de *D. basalis* dans les séries A2, A3, B2 et B3 favorise une compétition intraspécifique entre ces femelles. Le but de cette étude étant d'analyser la compétition interspécifique, une expérience complémentaire de compétition intraspécifique a été faite en plaçant soit 1, 2, 3 ou 4 femelles de *D. basalis* en présence de graines renfermant 10 larves L4 ou nymphes de *C. maculatus*. Les résultats obtenus dans ces conditions sont comparés à ceux du lot A. Les résultats du lot B sont comparés à ceux obtenus dans le chapitre précédent relatifs à la compétition intraspécifique entre femelles de *D. basalis* en présence de 40 hôtes.

1.3. 2 Paramètres étudiés

Pour chacune de ces situations expérimentales, 40 répétitions sont réalisées. Les graines des 20 premières répétitions sont humidifiées puis ouvertes à la fin de l'expérience. Le nombre d'hôtes parasités et multiparasités, ainsi que le nombre d'oeufs déposés par chaque espèce sont déterminés. Les graines des 20 autres répétitions sont placées en conditions naturelles pour le suivi des émergences de bruches et des deux espèces de parasitoïdes.

I. 4. Analyse du comportement de ponte des femelles *E. vuilleti* en présence de différentes densités d'hôtes déjà parasités par *D. basalis*.

I.4.1 Méthode expérimentale

Des graines de niébé renfermant chacune une ou deux nymphes de *C. maculatus* sont placées pendant une durée de 24 h en présence d'un nombre variable de femelles

fécondées de *D. basalis*. Après la phase de ponte, les graines sont suivies pendant 3 jours. Dans les conditions expérimentales, cette durée de temps est nécessaire pour la transformation des nymphes de *C. maculatus* en adultes. Au bout des 3 jours, on suppose que les graines qui n'ont pas permis des émergences de bruches renferment des larves de *D. basalis* âgées de 72 h. Elles sont alors triées et utilisées pour les expériences. Cinq lots ont été constitués:

Lot A: 1 femelle de *E. vuilleti* est placée pendant 48 h en présence de graines renfermant 20 hôtes dont 1 seul est préalablement parasité par *D. basalis* depuis 72 h.

Lot B: 1 femelle de *E. vuilleti* est placée pendant 48 h en présence de graines renfermant 20 hôtes dont 5 sont préalablement parasités par *D. basalis* depuis 72 h.

Lot C: 1 femelle de *E. vuilleti* est placée pendant 48 h en présence de graines renfermant 20 hôtes dont 10 sont préalablement parasités par *D. basalis* depuis 72 h.

Lot D: 1 femelle de *E. vuilleti* est placée pendant 48 h en présence de graines renfermant 20 hôtes dont 15 sont préalablement parasités par *D. basalis* depuis 72 h.

Lot E: 1 femelle de *E. vuilleti* est placée pendant 48 h en présence de graines renfermant 20 hôtes préalablement parasités par *D. basalis* depuis 72 h.

1.4.2 Paramètres étudiés

Comme précédemment, 40 répétitions sont constituées pour chaque situation expérimentale. Les graines des 20 premières répétitions sont disséquées pour la détermination du taux de parasitisme, de la fécondité et du taux de multiparasitisme; celles des 20 autres répétitions sont réservées au suivi des émergences de bruches et de parasitoïdes.

1.5 Les tests statistiques

Après une analyse de variance, le test de comparaison multiple de Newman-Keuls a été utilisé pour détecter les moyennes significativement différentes.

II- RESULTATS ET DISCUSSION

A- EVOLUTION DES POPULATIONS DE BRUCHES ET DE PARASITOIDES ISSUES D'UN PEUPEMENT NATUREL

1- Résultats

1.1 Analyse des effectifs cumulés à la fin de l'expérience (tableaux IV.1, IV.2 et IV.3)

a- Cas de la variété précoce

L'estimation du niveau d'infestation initiale montre que les effectifs initiaux issus des pontes en champ sont de 163 adultes *C. maculatus*, 205 *B. atrolineatus* et 37 *D. basalis*.

Après 7 mois et demi de stockage, le taux d'accroissement des effectifs de *C. maculatus* dans le lot VP est de 5, 53. Peu d'adultes appartenant à l'espèce *B. atrolineatus* ont émergé des graines de la variété précoce si bien que le taux d'accroissement de cette espèce est globalement nul.

Comme parasitoïde larvaire, seuls des individus *D. basalis* ont émergé et se sont développés puisque le taux d'accroissement estimé à la fin de l'étude est de 5,94.

Dans ces conditions, 25,51 % des larves de bruches qui se sont développées au cours de l'étude, ont été parasitées par *D. basalis*.

Aucune émergence de *E. vuilleti* n'a été notée sur cette variété. Le suivi régulier des gousses montre qu'il n'y a pas eu de parasitisme des oeufs par *U. lariophaga*.

b- Cas de la variété tardive

Les effectifs initiaux, plus importants dans ce lot, sont de 441 adultes *C. maculatus*, 500 de l'espèce *B. atrolineatus*, 121 *D. basalis* et 10 adultes *E. vuilleti*.

Les effectifs de *C. maculatus* collectés durant toute l'étude sont beaucoup moins importants que dans le cas précédent; le taux d'accroissement n'est que de 3,45. Comme dans le cas de la variété précoce, Les effectifs de *B. atrolineatus* ne s'accroissent pas.

En ce qui concerne les parasitoïdes larvaires, 3 individus *E. vuilleti* ont émergé dès le début de l'étude, mais n'ont pas pu se reproduire par la suite. Par contre, les effectifs de *D. basalis* augmentent de façon importante et leur taux d'accroissement final est de 5,14.

Dans ce lot, 59,76 % des larves de bruches ont été parasités par *D. basalis*.

La présence du parasitoïde oophage a également été observée au niveau des graines de la variété tardive. L'action de *U. lariophaga* est importante puisque 30 % des oeufs de bruches ont été parasités par cet insecte durant toute l'étude.

Tableau IV. 1: Effectifs initiaux et finaux, taux d'accroissement globaux des différents insectes obtenus dans les lots VP et VT.

Lots		<i>C. maculatus</i>	<i>B. atrolineatus</i>	<i>D. basalis</i>	<i>E. vuilleti</i>
V P	Eff. initiaux	163	205	37	0
	Eff. finaux	41 090	56	14092	0
	R/7,5 mois	5,53	-	5,94	-
V T	Eff. initiaux	441	500	121	10
	Eff. finaux	13 875	71	20 707	3
	R/7,5 mois	3,45	-	5,14	-

Tableau IV. 2: Taux de parasitisme réalisé par *D. basalis* dans les lots VP et VT

	Effectif de bruches	Effectif de <i>D. basalis</i>	Taux de parasitisme (%)
Variété précoce	41 146	14 092	25,51
Variété tardive	13 946	20 710	59,76

Tableau IV. 3: Taux de parasitisme des oeufs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* par *U. lariophaga* dans le lot VT.

<i>C. maculatus</i>			<i>B. atrolineatus</i>			Total oeufs de bruches		
Nb d'oeufs	Nb parasités	%	Nb d'oeufs	Nb parasités	%	Nb d'oeufs	Nb parasités	%
1548	473	30,55	17	4	23,53	1565	477	30,48

1.2 Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps

a- Evolution des effectifs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* (figures IV.1 et IV.2)

↳ Graines de la variété précoce:

Les effectifs de *C. maculatus* sont faibles entre Octobre et Décembre puis s'accroissent et restent importants entre Février et Mars. A partir de ce mois, il y a une décroissance progressive qui se poursuit jusqu'à la fin des observations.

En ce qui concerne *B. atrolineatus*, ses effectifs diminuent continuellement et deviennent nuls à la fin du mois de Janvier.

↳ Graines de la variété tardive:

Les résultats sont un peu différents: les effectifs de *C. maculatus* sont dans tous les cas inférieurs à ceux obtenus sur la variété précoce. Il y a un accroissement entre Janvier et Février. Les effectifs se maintiennent à un niveau assez bas au cours du reste de l'étude. *B. atrolineatus* évolue de la même manière que sur les graines de la variété précoce.

b- Evolution des effectifs de *D. basalis* au cours du temps

↳ Graines de la variété précoce: (figure IV.3)

Les effectifs de *D. basalis* restent très faibles entre Octobre et le début du mois de Février. Ils s'accroissent de façon importante entre la fin du mois de Février et celle du mois de Mars. A partir d'Avril et jusqu'en Juin, on note une décroissance progressive des effectifs.

↳ Graines de la variété tardive: (figure IV.4)

Les effectifs de *D. basalis* suivent 3 phases d'évolution comme sur la variété précoce. Ils restent faibles d'Octobre à la fin du mois de Décembre. A partir de Janvier et jusqu'en Mars, les effectifs de *D. basalis* augmentent et se maintiennent à un niveau important. D'Avril à Juin, on observe une décroissance progressive de ces effectifs.

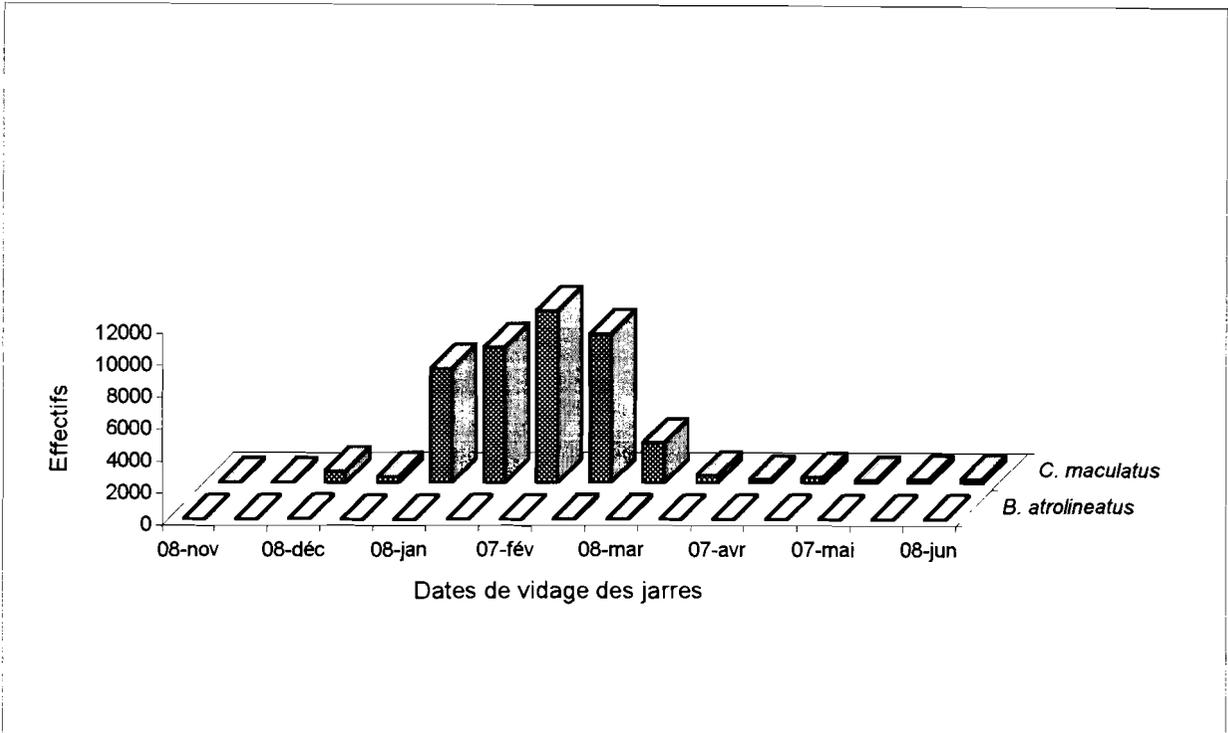


Figure IV. 1: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* sur les graines de la variété précoce au cours de la saison sèche

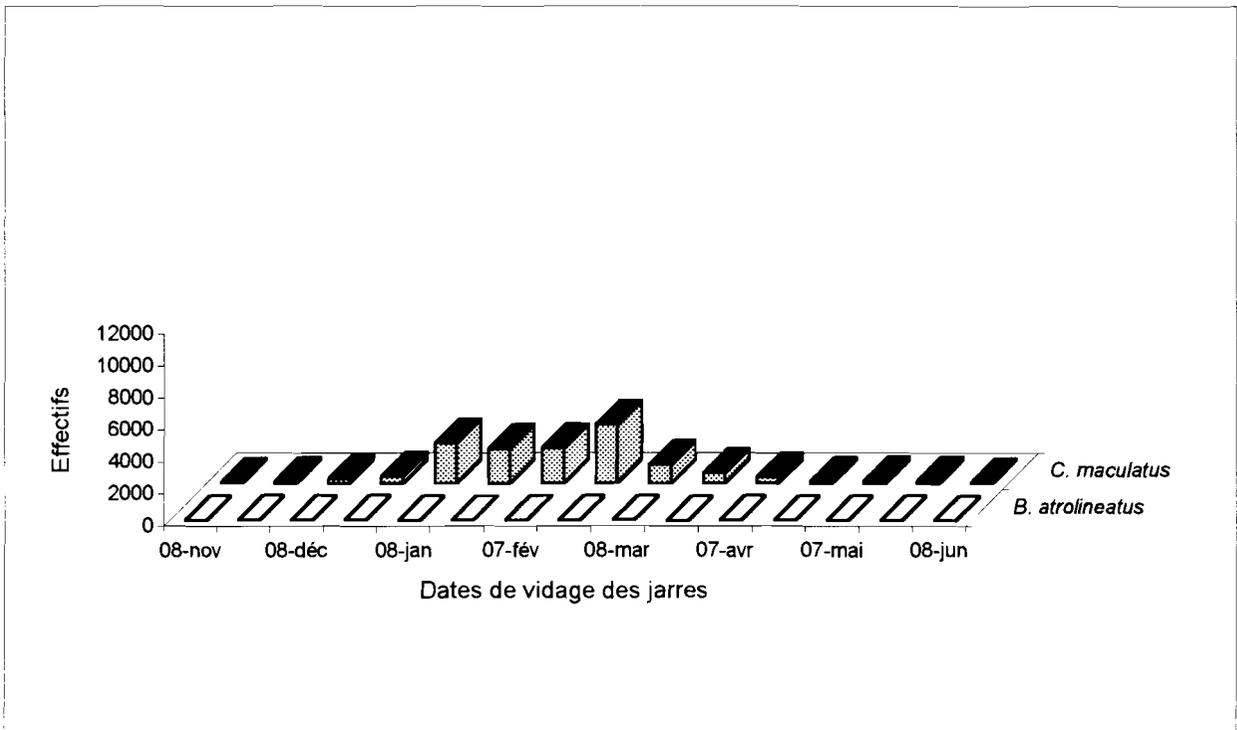


Figure IV. 2: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *B. atrolineatus* sur les graines de la variété tardive au cours de la saison sèche

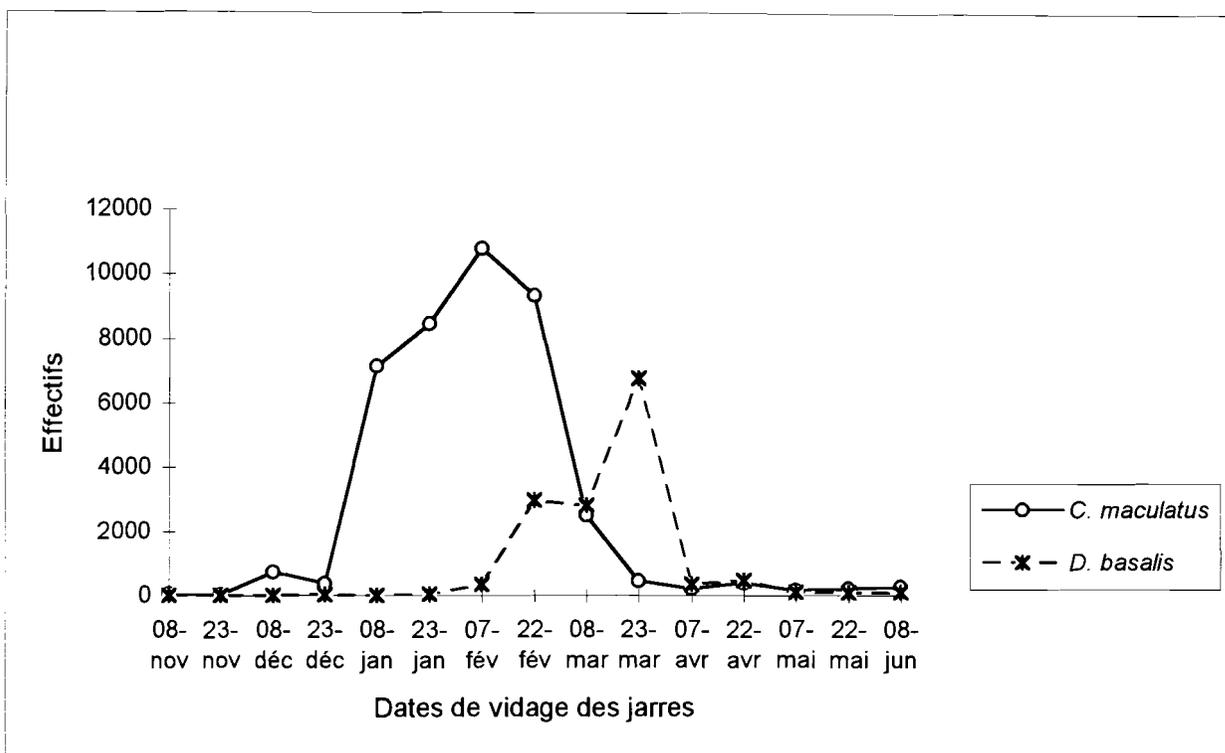


Figure IV. 3: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalidis* sur les graines de la variété précoce au cours de la saison sèche

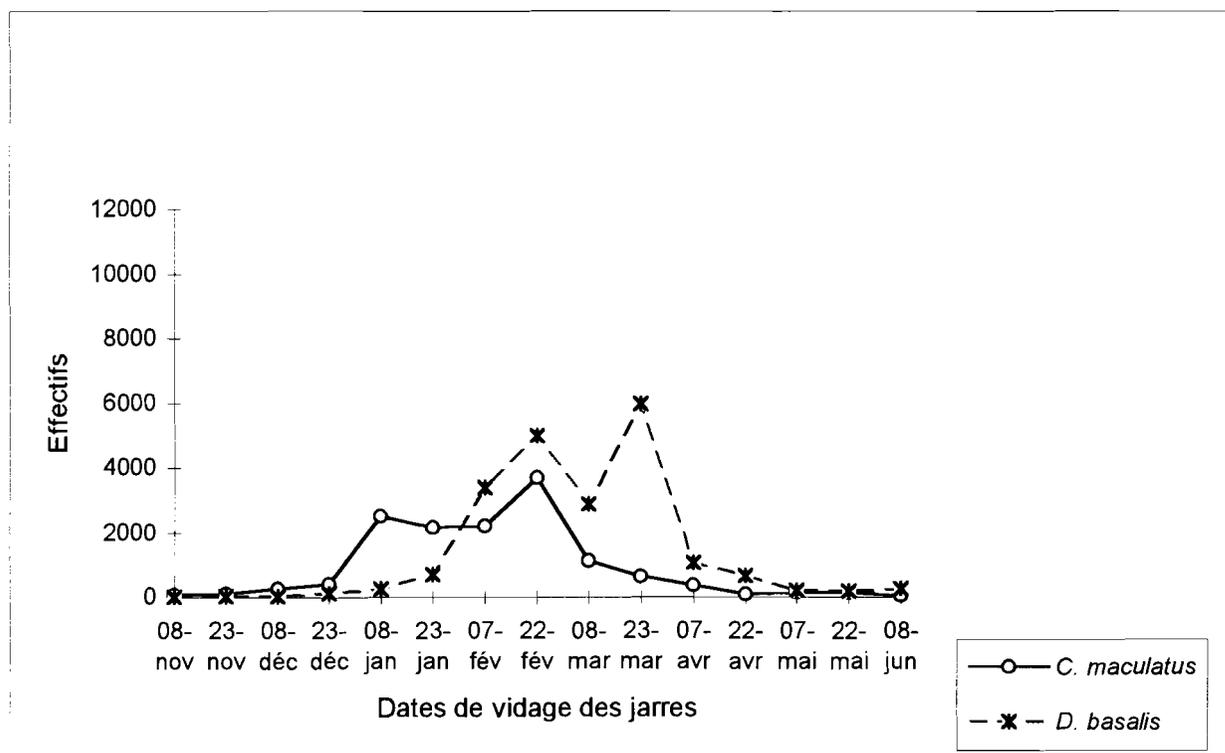


Figure IV. 4: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalidis* sur les graines de la variété tardive au cours de la saison sèche

c- Evolution du taux de parasitisme des oeufs par *U. lariophaga* (figure IV.5)

Faible au début de l'étude, le taux de parasitisme des oeufs de bruches par *U. lariophaga* augmente progressivement et devient maximal en Janvier. A partir de Février, ce taux commence à diminuer et devient nul dès le début du mois d'Avril.

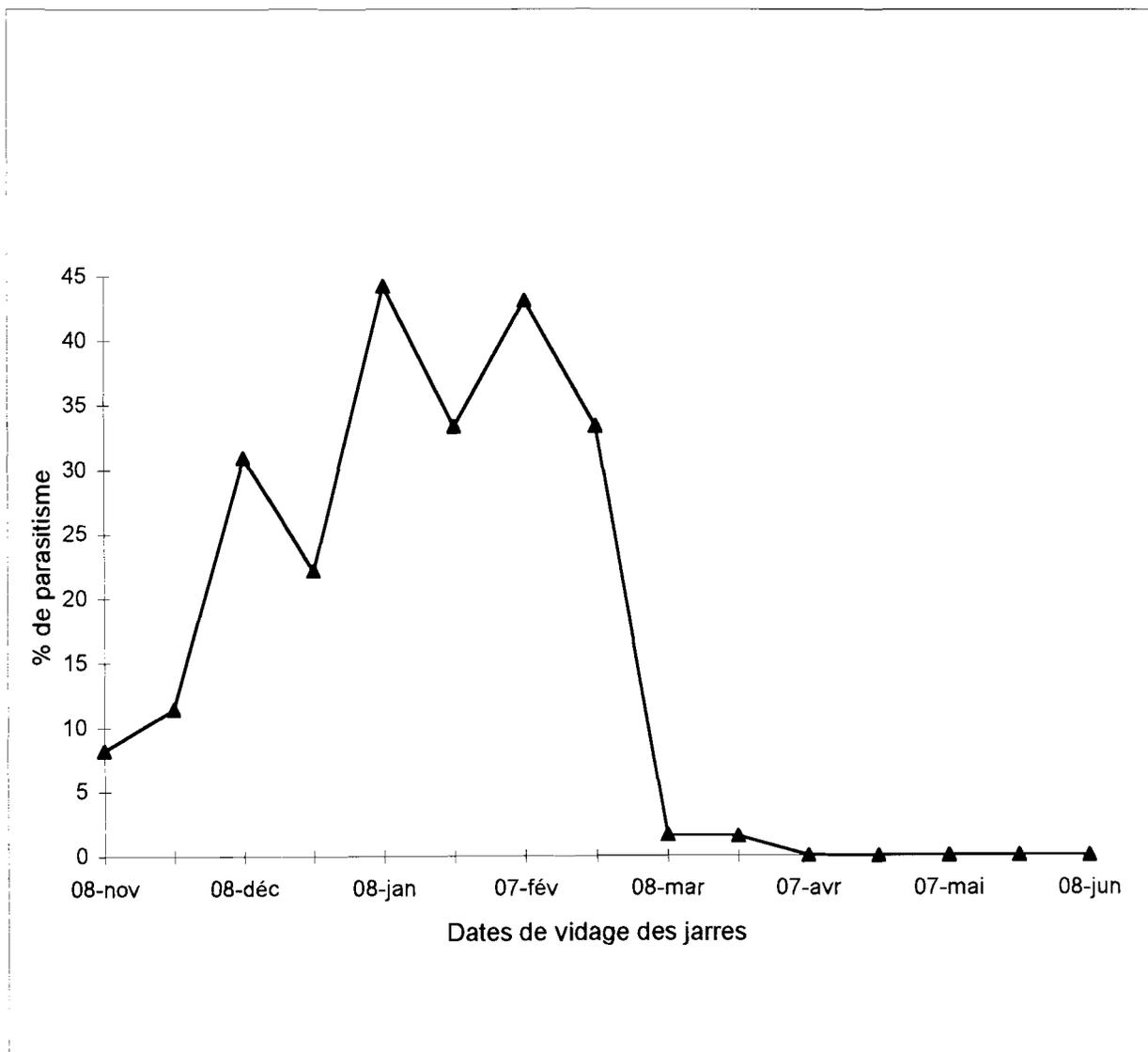


Figure IV. 5: Evolution du taux de parasitisme des oeufs de bruches par *U. lariophaga* au cours de la saison sèche dans le lot VT0.

2- Discussion

Les deux espèces de bruches, *C. maculatus* et *B. atrolineatus*, émergent des graines de deux variétés de niébé récoltées dans les cultures à Matourkou, près de Bobo-Dioulasso. Le suivi des populations de ces insectes en conditions naturelles de stockage de graines de niébé montre qu'ils ont des stratégies différentes de développement:

↳ les populations de *B. atrolineatus* ne s'accroissent pratiquement pas et disparaissent dès le mois de Janvier des systèmes de stockage quelle que soit la variété. Ce résultat s'explique par la diapause reproductrice induite chez *B. atrolineatus* au cours du développement postembryonnaire par les faibles températures qui interviennent entre Décembre et Janvier (Monge *et al.*, 1989; Lenga *et al.*, 1991). Des études récentes effectuées sur une souche de *B. atrolineatus* originaire de la région de Bobo-Dioulasso ont montré qu'une forte proportion de la population de cet insecte ne donne naissance qu'à des individus diapausants quelles que soient les conditions de développement (Huignard, communication personnelle).

↳ les effectifs de *C. maculatus* s'accroissent de façon importante et se maintiennent dans les systèmes de stockage durant toute la saison sèche par l'intermédiaire de la forme non voilière. L'apparition et le développement de cette forme dont les individus sont très prolifiques, sont favorisés par une faible teneur en eau des graines engendrée par des conditions hygrométriques sèches prévalant au cours des premiers mois de stockage (Ouedraogo, 1991).

Le suivi de l'évolution des parasitoïdes à partir de graines de niébé infestées dans les cultures montre que les deux parasitoïdes larvaires, *D. basalis* et *E. vuilleti*, ainsi que le parasitoïde oophage *U. lariophaga* peuvent se retrouver dans les systèmes de stockage.

U. lariophaga, lorsqu'il est présent, a une activité parasitaire non négligeable qui augmente avec la disponibilité des hôtes; toutefois, cette espèce disparaît des systèmes de stockage dès la fin du mois de Mars. Une observation similaire a également été faite par Van Huis *et al.* (1990) au Niger et pourrait résulter d'un antagonisme avec *D. basalis* pour l'exploitation des hôtes disponibles.

L'analyse de l'évolution comparée des effectifs des parasitoïdes larvaires montre qu'il n'y a que très peu d'adultes *E. vuilleti*. Ceux-ci disparaissent d'ailleurs dès le début du stockage. Ces faibles effectifs de *E. vuilleti* pourraient être dûs aux conditions climatiques de Bobo-Dioulasso. Il est possible que cette zone ne corresponde pas à l'aire de répartition de *E. vuilleti*.

Pour répondre à cette question, un suivi a été effectué à partir de graines infestées artificiellement et comportant un nombre égal d'adultes de chaque espèce de parasitoïdes, introduits en début d'expérience.

B- SUIVI DE L'EVOLUTION DES POPULATIONS DE *C. MACULATUS* EN PRESENCE DE *D. BASALIS* ET DE *E. VUILLETI* APRES UNE INFESTATION ARTIFICIELLE

1- Résultats

1. 1 Analyse des effectifs cumulés à la fin de l'expérience (tableau IV. 4)

a- Cas de *C. maculatus*

En absence de parasitoïdes, les effectifs de *C. maculatus* se développent de façon très importante puisque les taux d'accroissement sont de 5,68 et de 5,70.

Lorsque *C. maculatus* est placé simultanément en présence de *D. basalis* et de *E. vuilleti*, ses effectifs sont réduits d'environ 59 % par rapport aux lots témoins. Les taux d'accroissement calculés à la fin de l'étude sont de 4,76 et de 4,80 dans les 2 répétitions.

b- Cas de *D. basalis*

Les effectifs de *D. basalis* sont faibles et les taux d'accroissement varient de 4,35 à 4,38 dans les deux lots. Il n'y a que 11,20 à 12,27 % des larves de *C. maculatus* qui se sont développées dans ces lots qui ont été parasités par *D. basalis*.

c- Cas de *E. vuilleti*

Les effectifs de ce parasitoïde sont beaucoup plus importants que ceux de *D. basalis*. Les taux d'accroissement estimés à la fin de l'étude qui vont de 5,36 à 5,47 dans les deux répétitions sont supérieurs à ceux de *D. basalis*. Dans ces lots, 30,59 à 33 % des larves de bruches sont parasités par *E. vuilleti*.

Lorsque *C. maculatus* évolue en présence des deux parasitoïdes, 41,79 à 45,27 % de ses larves sont parasités au cours de l'étude. La présence simultanée des deux parasitoïdes n'entraîne pas un effet de sommation de l'activité parasitaire de chacun d'eux pris séparément. En effet, en présence d'un seul parasitoïde, les taux de parasitisme observés sont respectivement de 30 et 70 % pour *E. vuilleti* et *D. basalis*. Il y a donc une réduction importante des taux de parasitisme réalisés par *D. basalis* lorsqu'il évolue en compétition avec *E. vuilleti*.

Tableau IV. 4: Effectifs, taux d'accroissement et taux de parasitisme dans les différents lots

		Lot CM 1	Lot CM 2	Lot EV+DB1	Lot EV+DB2
<i>C. maculatus</i>	Ni	200	200	200	200
	Nt	60 022	58 913	24 402	23 735
	T/6mois	5,70	5,68	4,80	4,76
	Tr (%)			59,34	59,71
<i>D. basalis</i>	Ni	-	-	60	60
	Nt	-	-	4 655	5 285
	T/6 mois	-	-	4,35	4,48
	Tp (%)	-	-	11,20	12,27
<i>E. vuilleti</i>	Ni	-	-	60	60
	Nt	-	-	12 823	14 319
	T/6 mois	-	-	5,36	5,47
	Tp (%)	-	-	30,59	33,00

Tr = taux de réduction

Tp = taux de parasitisme

1. 2 Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps

a- Evolution des effectifs de *C. maculatus* en présence des deux parasitoïdes:

Le suivi de l'évolution des effectifs de *C. maculatus* au cours du temps montre qu'il y a ici aussi les mêmes phases d'évolution déjà décrites dans le chapitre précédent.

b- Evolution comparée des effectifs de *D. basalis* et de *E. vuilleti* (figure IV. 6)

L'analyse de l'évolution comparée des populations de *D. basalis* et de *E. vuilleti* au cours du stockage montre que:

↳ les effectifs des deux parasitoïdes sont faibles du 28 Décembre au 13 Mars en raison de leur taux d'accroissement réduits pendant cette période.

↳ ils augmentent à partir du 28 Mars mais la suite de l'évolution est différente chez les deux espèces: les effectifs de *E. vuilleti* se maintiennent à un niveau élevé jusqu'au 27 Avril puis diminuent progressivement par la suite jusqu'à la fin des observations. Les effectifs de *D. basalis* atteignent leur maximum entre le 28 Mars et le 12 Avril et commencent à diminuer à partir des observations suivantes. Les effectifs de *E. vuilleti* sont toujours supérieurs à ceux de *D. basalis* au cours de cette période.

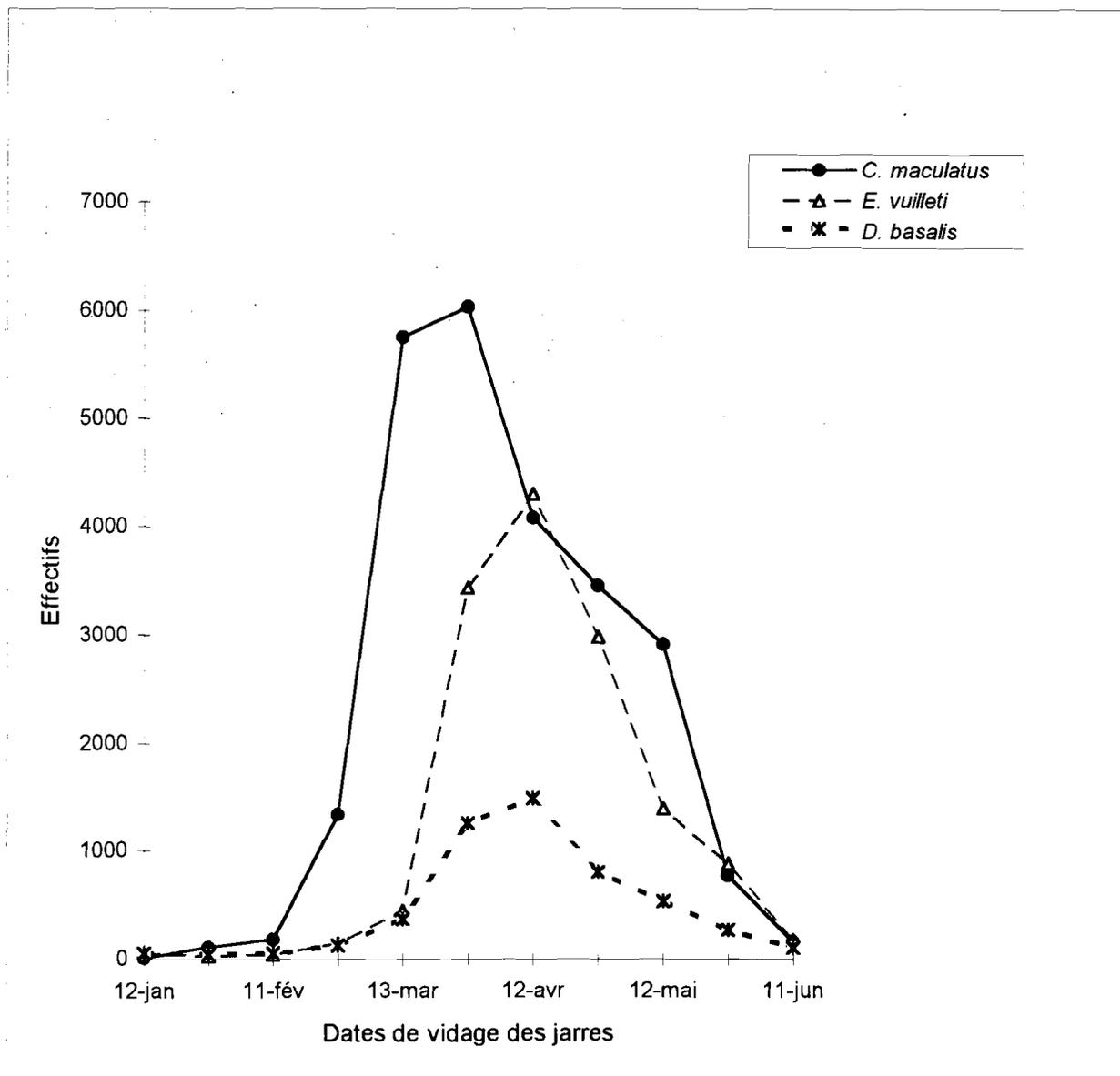


Figure IV. 6: Evolution comparée des effectifs de *E. vuilleti* et de *D. basalís* en situation de compétition interspécifique aux dépens des populations de *C. maculatus*

2- Discussion

Ces résultats montrent que *E. vuilleti* est capable de se développer en situation de compétition interspécifique avec *D. basalis* dans les conditions climatiques de Bobo-Dioulasso. La compétition se fait à son avantage car ses effectifs sont toujours supérieurs à ceux de *D. basalis*. A la fin de l'expérience, *D. basalis* ne représentent que 26,95 % du nombre total de parasitoïdes qui ont émergé des graines. Les densités de populations de *D. basalis* et de *E. vuilleti* augmentent à partir de Mars en même temps que celles de leur hôte. Une telle réponse densité-dépendante est assez commune chez les parasitoïdes (Hassel, 1986; Royama, 1990; Tuda & Shimada, 1995). Elle s'explique probablement par l'accroissement des températures et de la densité de l'hôte au cours de cette période. Cette situation provoque, en effet, une hausse de la capacité intrinsèque d'accroissement naturel et une amplification de la réponse fonctionnelle desdites espèces.

La dominance de *E. vuilleti* s'explique probablement par son comportement agressif en présence d'hôtes déjà parasités par *D. basalis* mais aussi par la réduction de l'activité parasitaire de ce dernier en situation de compétition (Leveque *et al.*, 1993).

Plusieurs études ont analysé la compétition entre *D. basalis* et *E. vuilleti* à l'intérieur de systèmes de stockage (Monge & Huignard, 1991; Monge *et al.*, 1995). Si la dominance de *E. vuilleti* est une observation commune, il n'en est pas de même de l'importance relative des effectifs de *D. basalis* dans la population des parasitoïdes. En effet, Monge *et al.* (1995), suite à des expériences similaires réalisées au Niger, observent que seulement 10,9 % des parasitoïdes appartiennent à l'espèce *D. basalis*. Nos résultats montrent des proportions plus élevées de cette espèce. Ils pourraient signifier que l'issue de la compétition entre les deux parasitoïdes est variable suivant les conditions climatiques, *D. basalis* étant, selon Ouedraogo *et al.* (1996) plus adapté aux conditions humides.

Il est également possible que le résultat de la compétition dépende d'autres facteurs, notamment des effectifs initiaux de chacun des deux parasitoïdes présents dans les systèmes de stockage. C'est la raison pour laquelle nous analyserons le résultat de la compétition interspécifique en faisant varier le nombre d'adultes *D. basalis* par rapport à celui de *E. vuilleti* lorsqu'ils sont placés simultanément dans un patch.

C- CONSEQUENCES DE L'ACCROISSEMENT DU NOMBRE DE FEMELLES DE *D. BASALIS* EXPLOITANT UN PATCH ET DU NOMBRE D'HOTES DISPONIBLES SUR LA COMPETITION INTERSPECIFIQUE ENTRE *D. BASALIS* ET *E. VUILLETI*

1- Résultats

1. 1 Analyse de l'activité parasitaire de *D. basalis* en situation de compétition interspécifique

(tableaux IV.5 et IV.6)

a- Le taux de parasitisme

⇨ En présence de 10 hôtes:

Lorsqu'une femelle de *D. basalis* est placée en même temps qu'une femelle de *E. vuilleti* dans un patch (série A1), 42,78 % des hôtes disponibles sont parasités par *D. basalis*. Ce pourcentage augmente de façon significative avec le nombre de femelles de cette espèce qui sont dans le patch. Il atteint 78,61 % dans la série A2 où 3 femelles de *D. basalis* sont présentes puis 76,85 % lorsque le nombre de femelles *D. basalis* passe à 5 (série A3). Ces taux ne sont pas significativement différents dans les séries A2 et A3.

En absence de toute compétition, une femelle *D. basalis* placée en présence de 10 hôtes, parasite en moyenne 87,1 % de ces hôtes. Il y a une réduction importante du taux de parasitisme de *D. basalis* lorsque une ou plusieurs femelles de cette espèce se trouvent en situation de compétition interspécifique avec une femelle de *E. vuilleti*.

⇨ En présence de 40 hôtes:

Une femelle de *D. basalis* placée dans le même patch qu'une femelle *E. vuilleti* (série B1), parasite 45,37 % des hôtes offerts. Lorsqu'une femelle *D. basalis* est placée en absence de compétition en présence de 40 hôtes, elle parasite 58,37 % de ces hôtes.

Ce résultat montre qu'ici aussi, il y a une réduction du taux de parasitisme de *D. basalis* lorsqu'une femelle de cette espèce est placée en situation de compétition interspécifique avec une femelle *E. vuilleti*. Cependant, cette réduction est beaucoup moins importante que dans le cas où 10 hôtes sont offerts aux femelles.

Tableau IV. 5: Activité parasitaire de *D. basalis* en situation de compétition interspécifique

Lots	Séries	% d'hôtes parasités	Fécondité moy./femelle	Nombre de descendants	Taux sexuel	Taux de survie (%)
A	A1	42,78 b ¹	6,40 a	2,10 a	0,38	32,81
	A2	78,61 a	4,15 b	2,65 a	0,40	21,28
	A3	76,85 a	3,73 b	2,70 a	0,47	14,48
B	B1	45,37 c	20,30 a	16,75 b	0,40	82,51
	B2	64,12 b	15,28 b	19,95 a	0,45	43,52
	B3	73,25 a	11,84 c	21,50 a	0,47	36,32

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau IV. 6: Activité parasitaire de *D. basalis* en situation de compétition intraspécifique

Nombre d'hôtes	Nb femelles <i>D. basalis</i>	% d'hôtes parasités	Fécondité moy./femelle	Nombre de descendants	Taux de survie (%)
10	1	87,10	17,50 a	9,20 a	52,57
	2	94,55	10,89 b	9,25 a	42,47
	3	97,75	9,38 c	10,00 a	35,53
	4	98,85	6,72 d	9,85 a	31,89
40	1	58,37	25,40 a	25,40 c	100,00
	2	81,50	20,27 b	32,90 b	81,15
	3	93,25	17,23 c	37,55 a	72,64
	4	95,50	15,60 d	37,75 a	60,50

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Le pourcentage de parasitisme augmente significativement avec l'accroissement du nombre de femelles *D. basalis* présentes dans le patch. Il est respectivement de 64,12 et de 73,25 % en présence de 3 et de 5 femelles (Séries B2 et B3). Lorsque l'on compare ces taux avec ceux observés en situation de compétition intraspécifique, on constate qu'à partir de 3 femelles, le taux de parasitisme est supérieur à 90 %. La présence de *E. vuilleti* est donc à l'origine d'une baisse importante du nombre d'hôtes parasités par *D. basalis*.

b- La fécondité moyenne par femelle

Le nombre moyen d'oeufs déposés par une femelle *D. basalis* diminue significativement avec le nombre de femelles de cette espèce présentes dans le patch. Il varie de 6,40 à 3,73 en présence de 10 hôtes et de 20,30 à 11,84 lorsque 40 hôtes sont offerts aux femelles.

En absence de toute compétition, la fécondité moyenne d'une femelle *D. basalis* placée en présence de 10 ou de 40 hôtes, est respectivement de 17,5 et de 25,4 oeufs.

Le nombre d'oeufs déposés par une femelle *D. basalis* diminue lorsque celle-ci exploite le même patch qu'une femelle *E. vuilleti*. Cette réduction de la fécondité est d'autant plus importante que le nombre d'hôtes est faible.

Par contre, les résultats sont un peu différents lorsque l'on considère les situations où il y a plusieurs femelles de *D. basalis*. Dans ces cas, la réduction de la fécondité moyenne par femelle peut être due aussi bien à la compétition intraspécifique entre femelles de *D. basalis* qu'à la compétition interspécifique entre celles-ci et la femelle *E. vuilleti* qui exploitent le même patch. Pour répondre à cette question, nous avons analysé comment évolue la fécondité des femelles en situation de compétitions intra et interspécifique. On constate que:

⇒ lorsqu'il y a 10 hôtes

L'analyse comparative des résultats obtenus dans les situations où une femelle *D. basalis* exploite un patch seule (17,5 oeufs par femelle), en compétition intraspécifique avec une autre femelle *D. basalis* (10,89 oeufs par femelle) ou en compétition interspécifique

avec une femelle *E. vuilleti* (6,40 oeufs par femelle), montre que la présence de 2 femelles conspécifiques de *D. basalis* réduit de façon importante la fécondité moyenne par femelle. Cependant, c'est en présence d'une femelle *E. vuilleti* que l'on observe la fécondité moyenne la plus faible.

La comparaison des résultats obtenus dans les cas où 3 puis 4 femelles *D. basalis* exploitent un patch en situation de compétition intraspécifique (respectivement 9,38 et 6,72 oeufs par femelle) à ceux obtenus lorsque 3 femelles *D. basalis* exploitent un patch en même temps qu'une femelle *E. vuilleti* (4,15 oeufs par femelle) aboutit à la même conclusion.

La présence de *E. vuilleti* dans un patch entraîne donc une réduction de la fécondité moyenne par femelle *D. basalis* quel que soit le nombre de femelles de cette dernière espèce qui sont placées en présence des 10 hôtes offerts.

⇨ lorsqu'il y a 40 hôtes:

Si l'on effectue les mêmes comparaisons que précédemment, on constate qu'il n'y a aucune différence entre les fécondités moyennes par femelle *D. basalis* dans la situation où deux femelles de cette espèce sont placées en compétition intraspécifique (20,27 oeufs par femelle) et celle où une femelle *D. basalis* est placée en compétition interspécifique avec une femelle *E. vuilleti* (20,30 oeufs par femelle).

Il en est de même de la comparaison entre les fécondités moyennes par femelle *D. basalis* observées dans le cas où quatre femelles sont en compétition intraspécifique (15,60 oeufs par femelle) et celui où trois femelles *D. basalis* sont placées en compétition interspécifique avec une femelle *E. vuilleti* (15,28 oeufs par femelle).

Ces résultats montrent donc que lorsque 40 hôtes sont offerts aux femelles, l'effet de la présence de *E. vuilleti* dans le patch (compétition interspécifique) sur la fécondité moyenne par femelle *D. basalis* est comparable à celui engendré par la présence d'une femelle supplémentaire de *D. basalis* (compétition intraspécifique).

c- Analyse du nombre de descendants produits et du taux sexuel

⇨ Cas où 10 hôtes sont disponibles dans le patch:

Le nombre de descendants *D. basalis* produits ne varie pas de façon significative quel que soit le nombre de femelles de cette espèce qui sont en compétition avec une femelle *E. vuilleti*. Lorsqu'une femelle *D. basalis* est placée dans un patch en situation de compétition interspécifique avec une femelle *E. vuilleti* (série A1), il n'y a en moyenne que 2,10 adultes *D. basalis* qui émergent. Ce nombre est considérablement réduit si l'on le compare à celui obtenu lorsqu'une femelle exploite le même nombre d'hôtes en absence de toute compétition (en moyenne 9,2 adultes).

Dans les séries A2 et A3 où il y a respectivement 3 et 5 femelles *D. basalis*, la réduction du nombre de descendants ne résulte pas de la compétition intraspécifique puisque dans cette situation il y a une tendance à l'optimisation du nombre de descendants avec l'accroissement du nombre de femelles conspécifiques.

⇨ Cas où 40 hôtes sont disponibles dans le patch:

Il y a une augmentation significative du nombre de descendants *D. basalis* dans le sens de l'accroissement du nombre de femelles de cette espèce en compétition. Ce nombre varie de 16,75 dans la série B1 (une femelle *D. basalis* + une femelle *E. vuilleti*) à 21,5 dans la série B3 (cinq femelles *D. basalis* + une femelle *E. vuilleti*). Cependant, on n'observe pas de variation statistiquement significative du nombre de descendants *D. basalis* produits, qu'il y ait 3 ou 5 femelles de cette espèce dans le patch.

La présence de *E. vuilleti* entraîne une réduction du nombre de descendants *D. basalis* comparativement aux valeurs obtenues en absence de compétition interspécifique (une femelle *D. basalis* seule ou plusieurs femelles en situation de compétition intraspécifique). Cette réduction du nombre de descendants *D. basalis* malgré l'augmentation du nombre d'hôtes parasités s'explique probablement par le phénomène de multiparasitisme. En effet, le pourcentage d'hôtes qui portent à la fois les oeufs des deux espèces de parasitoïdes s'accroît lorsque le nombre de femelles *D. basalis* qui sont en

compétition augmente (figure VI 7). Il diminue en général quand le nombre d'hôtes disponibles passe de 10 à 40. Les taux élevés de multiparasitisme peuvent expliquer les fortes mortalités observées chez *D. basalis* puisque dans cette situation, les combats larvaires aboutissent à l'élimination des larves de *D. basalis* (Leveque *et al.*, 1993).

L'estimation des taux de survie de *D. basalis* (rapport entre le nombre de descendants et le nombre d'oeufs déposés) montre, pour les deux densités d'hôtes:

↳ une diminution de ce paramètre lorsque le nombre de femelles *D. basalis* présentes dans le patch s'accroît. Cependant, comparativement aux taux de survie observés en situation de compétition intraspécifique, les valeurs les plus faibles sont toujours obtenues lorsque *E. vuilleti* est présent.

↳ une réduction des taux de survie est d'autant plus importante que le nombre d'hôtes disponibles est faible.

Le taux sexuel de la descendance augmente au profit des mâles en fonction de l'accroissement du nombre de femelles présentes dans le patch quelle que soit la densité d'hôtes disponibles.

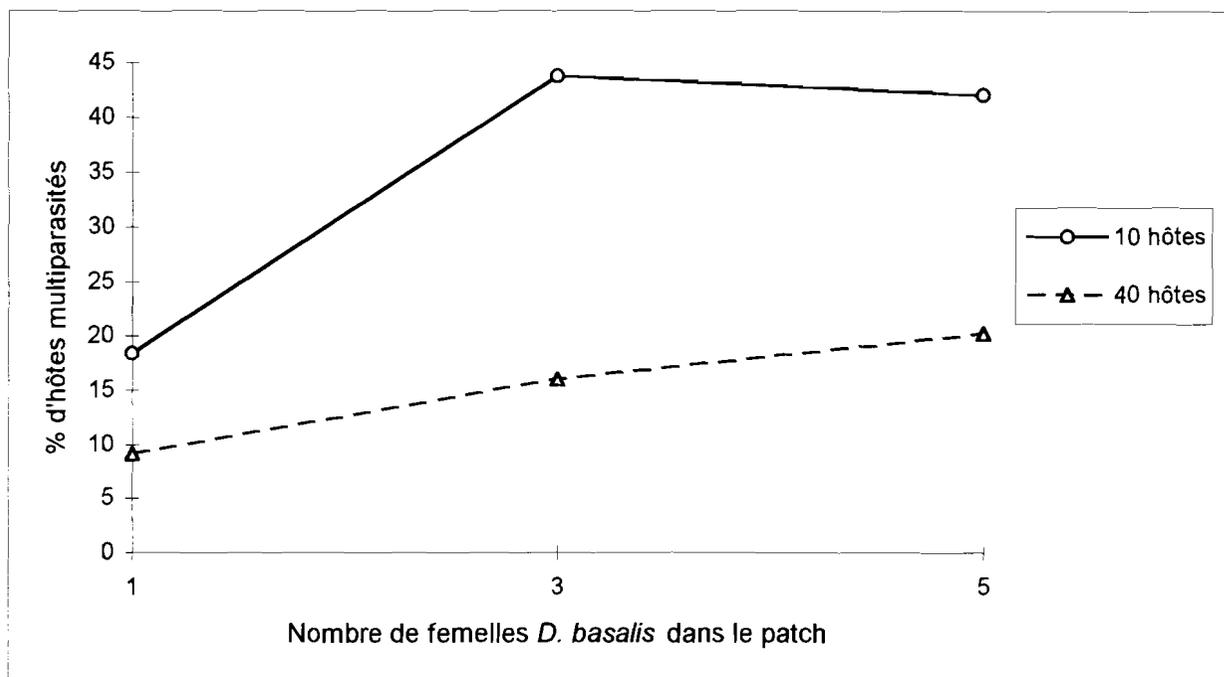


Figure IV. 7: Analyse des taux de multiparasitisme par *E. vuilleti* en fonction du nombre de femelles *D. basalis* et du nombre d'hôtes disponibles dans le patch

1. 2 Analyse de l'activité parasitaire de *E. vuilleti* en situation de compétition interspécifique

(tableaux IV.7 et IV.8)

a- Le taux de parasitisme

En présence de 10 hôtes, lorsqu'une femelle *E. vuilleti* est placée en compétition avec une femelle *D. basalis*, elle parasite 69 % des hôtes offerts. On constate que ce taux est réduit par rapport à celui observé lorsqu'une femelle exploite le même nombre d'hôtes en absence de compétition (83,1 %).

En présence de 40 hôtes, une femelle *E. vuilleti* placée avec une femelle *D. basalis*, parasite en moyenne 46,40 % des hôtes offerts. En absence de compétition, ce taux qui est de 48,25 % reste assez proche de celui obtenu en situation de compétition interspécifique.

Pour les deux densités d'hôtes testées, le pourcentage d'hôtes parasités par *E. vuilleti* diminue significativement avec l'accroissement du nombre de femelles *D. basalis* qui sont en compétition. Cependant, la présence de 3 ou de 5 femelles *D. basalis* dans le patch n'entraîne pas de variation significative du nombre d'hôtes parasités par *E. vuilleti*.

b- La fécondité moyenne par femelle

L'augmentation du nombre de femelles *D. basalis* dans le patch n'a pas d'effet significatif sur la fécondité moyenne d'une femelle *E. vuilleti*. Elle varie, avec l'accroissement du nombre de femelles *D. basalis* en compétition, de 12,25 à 10,45 dans le lot A puis de 22,50 à 19,30 dans le lot B. Ces valeurs, observées en situation de compétition interspécifique ne diffèrent que très peu de celles obtenues en absence de toute compétition. En effet, dans ce dernier cas, la fécondité moyenne par femelle *E. vuilleti* est respectivement de 15,25 et de 21,50 lorsqu'il y a 10 ou 40 hôtes dans le patch.

c- Le nombre de descendants et le taux sexuel

Pour les deux densités d'hôtes testées, on observe une diminution significative du nombre de descendants *E. vuilleti* produits lorsque le nombre de femelles *D. basalis* qui sont en compétition augmente. Aucune différence significative n'est notée entre le nombre de descendants *E. vuilleti* produits en présence de 3 ou de 5 femelles *D. basalis*. Si l'on

compare ces résultats à ceux obtenus en absence de compétition interspécifique (8,5 et 20,85 adultes pour un nombre d'hôtes respectif de 10 et 40), on constate que le nombre de descendants produits par une femelle *E. vuilleti* est toujours moins important lorsqu'elle se trouve en situation de compétition interspécifique.

Par contre, l'analyse des taux de survie de *E. vuilleti* montre que ceux-ci ne varient pas de façon significative avec l'accroissement du nombre de femelles *D. basalis* qui sont placées dans un même patch qu'une femelle *E. vuilleti*.

Comme chez *D. basalis*, la proportion de mâles augmente dans la descendance avec l'accroissement du nombre de femelles qui sont en compétition.

L'analyse de ces résultats montre que la présence de *D. basalis* dans le patch entraîne une réduction du nombre de descendants produits par une femelle *E. vuilleti* comparativement aux valeurs obtenues lorsque cette espèce est en absence de toute compétition. Cette réduction s'accroît dans le sens de l'augmentation du nombre de femelles *D. basalis* placées dans le patch.

Tableau IV. 7: Activité parasitaire de *E. vuilleti* en situation de compétition interspécifique

Lots	Séries	% d'hôtes parasités	Fécondité moy./femelle	Nombre de descendants	Taux sexuel	Taux de survie (%)
A	A1	69,00 a ¹	12,25 a	6,85 a	0,43	55,92
	A2	62,50 b	12,95 a	5,80 b	0,44	44,79
	A3	62,50 b	10,45 a	5,70 b	0,48	54,54
B	B1	46,40 a	22,50 a	18,10 a	0,43	80,44
	B2	39,67 b	20,55 a	16,15 b	0,44	78,59
	B3	38,39 b	19,30 a	14,95 b	0,49	77,46

¹ Les moyennes situées dans la même colonne et pour le même lot, suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse statistique par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

Tableau IV. 8: Activité parasitaire d'une femelle *E. vuilleti* en absence de toute compétition.

Nombre d'hôtes	% d'hôtes parasités	Fécondité moyenne/femelle	Nombre de descendants	Taux de survie
10	83,1	15,25	8,50	55,74
40	48,25	21,50	20,85	96,98

2- Discussion

La compétition entre les deux parasitoïdes larvaires, *D. basalis* et *E. vuilleti*, a déjà été étudiée par plusieurs auteurs (Van Alebeek, 1991; Leveque *et al.*, 1993; Van Alebeek *et al.*, 1993; Monge *et al.*, 1995). La plupart de ces études analysent le comportement des femelles d'une de ces espèces en présence d'hôtes déjà parasités par l'autre depuis quelques heures à plusieurs jours. Dans ces conditions, l'issue de la compétition est toujours à l'avantage de *E. vuilleti*. L'importance du rapport entre les effectifs de chacune de ces espèces placées simultanément en compétition ainsi que celle de la densité d'hôtes disponibles sur le résultat de cette compétition n'ont pas encore été abordées. Ces phénomènes, qui sont susceptibles de se présenter dans les systèmes de stockage, étaient de ce fait importants à analyser.

Nos résultats montrent que les conséquences de la compétition entre *D. basalis* et *E. vuilleti* lorsque les deux espèces sont placées simultanément dans un patch, dépendent aussi bien du nombre de femelles *D. basalis* présentes dans le patch que de la densité des hôtes disponibles:

➤ Lorsque le nombre d'hôtes est faible (10 hôtes), malgré des taux de parasitisme élevés, le nombre de descendants produits par *D. basalis* ne varie pas quel que soit le nombre de femelles de cette espèce en compétition. Ce résultat s'explique par le fait que les taux de parasitisme de *E. vuilleti*, bien que diminuant avec l'augmentation du nombre de femelles *D. basalis* présentes dans le patch, restent importants. Comme le nombre d'hôtes multiparasités s'accroît, la compétition larvaire qui est dans la plupart des cas favorable à

L'émergence d'individus *E. vuilleti*, provoque une forte mortalité chez *D. basalis* (Leveque et al., 1993).

➤ Lorsque le nombre d'hôtes est élevé (40 hôtes), le nombre de descendants *E. vuilleti* n'est supérieur à celui de *D. basalis* que dans le cas où il y a une femelle de chaque espèce en compétition. Dans cette situation, on peut supposer qu'il y a un partage des hôtes entre les deux femelles, *D. basalis* pondant de préférence sur des hôtes sains (Monge et al., 1995).

Lorsqu'il y a plusieurs femelles *D. basalis* en compétition avec une seule femelle *E. vuilleti*, le nombre de descendants *D. basalis* est toujours plus important. L'hypothèse suivante pourrait expliquer ce résultat:

Quand une femelle *E. vuilleti* est seule en présence de 40 hôtes, elle pond sur moins de 50 % de ces hôtes. En situation de compétition, l'interférence entre les femelles entraîne une diminution de ce taux de parasitisme potentiel et ce sont les femelles *D. basalis* qui exploitent le reste des hôtes. Comme elles sont les plus nombreuses, on peut supposer qu'elles pondent les premières, ce qui entraîne l'augmentation du taux de multiparasitisme par *E. vuilleti*.

L'inhibition de la ponte que nous observons en situation de compétition interspécifique a également été constatée entre de nombreuses espèces de parasitoïdes et s'expliquerait par des stimuli physiques ou chimiques (Read et al., 1970; Richerson & Borden, 1972; Mc Brien & Mackauer, 1991) résultant de la présence ou de l'activité de la première espèce présente sur l'hôte. Une interférence entre les femelles des deux espèces pourrait également expliquer ce résultat (Visser & Driessen, 1991).

L'augmentation du taux sexuel chez *D. basalis* au profit des mâles avec l'accroissement du nombre de femelles est probablement due à la compétition intraspécifique. Par contre chez *E. vuilleti*, ce phénomène pourrait être lié à l'augmentation du taux de multiparasitisme. Les situations de multiparasitisme pourraient favoriser l'émission par les femelles *E. vuilleti* d'un plus grand nombre d'ovules non fécondés.

D- ANALYSE DU COMPORTEMENT DE PONTE DES FEMELLES *E. VUILLETI* EN PRESENCE DE DIFFERENTES DENSITES D'HOTES DEJA PARASITES PAR *D. BASALIS*.

1- Résultats

1. 1 Analyse des taux de parasitisme et de multiparasitisme par *E. vuilleti*

(tableau IV. 9)

Lorsqu'il n'y a qu'un seul hôte déjà parasité par *D. basalis* dans le patch (lot A), 77,74 % des hôtes sains présents et 14,29 % des hôtes préalablement parasités par *D. basalis* reçoivent des pontes de *E. vuilleti*. Dans le lot B où il y a 5 hôtes déjà parasités par *D. basalis* dans le patch, le pourcentage d'hôtes multiparasités augmente et atteint 41,67%.

On constate donc que malgré la présence d'un fort pourcentage d'hôtes sains, les femelles *E. vuilleti* vont pondre sur une proportion non négligeable d'hôtes préalablement parasités par *D. basalis*.

Lorsqu'il y a autant d'hôtes sains que d'hôtes déjà parasités par *D. basalis* (lot C), la répartition des pontes de *E. vuilleti* ne se fait pas de façon homogène. En effet, 70,73 % des hôtes préalablement parasités par *D. basalis* portent des pontes de *E. vuilleti* alors que 54,46 % des hôtes sains sont parasités par cette espèce.

Ce résultat montre que *E. vuilleti* détecte les hôtes qui portent déjà des larves de *D. basalis* et y pond la majorité de ses oeufs. Cette espèce n'évite donc pas le multiparasitisme.

Le pourcentage d'hôtes sains parasités par *E. vuilleti* diminue progressivement avec l'augmentation dans le patch du nombre d'hôtes portant des larves de *D. basalis*. Par conséquent, le pourcentage d'hôtes multiparasités évolue proportionnellement au nombre d'hôtes déjà parasités par *D. basalis* présents dans le patch.

Tableau IV. 9: Analyse des taux de parasitisme et de multiparasitisme par *E. vuilleti* en fonction du nombre d'hôtes déjà parasités par *D. basalis*

Lots	Nb d'hôtes déjà parasités par <i>D. basalis</i>	Nombre d'hôtes sains	% d'hôtes sains parasités par	% d'hôtes parasités par <i>D. basalis</i>
			<i>E. vuilleti</i>	multiparasités par <i>E. vuilleti</i>
A	1	19	77,74	14,29
B	5	15	73,49	41,67
C	10	10	54,46	70,73
D	15	5	38,61	75,67
E	20	0	-	70,78

1. 2 Analyse des émergences de parasitoïdes et taux sexuel (tableau IV. 10)

Les émergences de *E. vuilleti* ne varient pas de manière significative quel que soit le nombre d'hôtes préalablement parasités par *D. basalis* qui se trouvent dans le patch. Leur présence n'affecte donc pas les capacités parasitaires de *E. vuilleti*. Le taux sexuel de la descendance de *E. vuilleti* semble augmenter au profit des mâles avec l'accroissement dans le patch du nombre d'hôtes multiparasités.

Tableau IV. 10: Nombre moyen de parasitoïdes émergents et taux sexuel en fonction du nombre d'hôtes déjà parasités par *D. basalis*.

Nb d'hôtes déjà parasités par <i>D. basalis</i>	Adultes <i>D. basalis</i>		Adultes <i>E. vuilleti</i>	
	Nombre	Taux sexuel	Nombre	Taux sexuel
1	0,95	0,37	13,55 a	0,35
5	2,50	0,40	13,55 a	0,42
10	2,95	0,44	13,20 a	0,47
15	3,20	0,42	13,70 a	0,46
20	4,35	0,41	14,20 a	0,49

2- Discussion

Ces résultats montrent que les femelles *E. vuilleti* pondent de préférence sur des hôtes sains lorsqu'il y a seulement un faible nombre d'hôtes préalablement parasités par *D. basalis* dans le patch. Cette tendance s'inverse avec l'augmentation du nombre d'hôtes portant des larves de *D. basalis* dans le patch. Lorsqu'il y a 50 % d'hôtes sains dans le patch, ce sont les hôtes déjà parasités par *D. basalis* qui sont majoritairement attaqués par *E. vuilleti*. Cette observation pourrait signifier que le comportement agressif de *E. vuilleti* devient d'autant plus important que la menace de la présence de *D. basalis* est grande. Ce qui suppose des capacités importantes de reconnaissance et de détection de la part de *E. vuilleti*. Bien que le multiparasitisme soit un phénomène fréquent dans la nature, une telle reconnaissance interspécifique est, en général, assez rare (Van Alphen & Visser, 1990). Elle s'observe plutôt entre des espèces très proches phylogénétiquement comme l'ont montré Vet *et al.* (1984) entre *Azobara tabida* et *A. rufescens* puis Mc Brien & Mackauer (1990; 1991) entre *Aphidius ervi* et *A. smithi*.

Les différentes stratégies développées en situation de compétition interspécifique entre *D. basalis* et *E. vuilleti* seraient, selon Leveque *et al.* (1993), le résultat d'une longue coévolution de ces deux espèces exploitant la même niche écologique dans les zones où nous travaillons. L'existence d'une telle compétition influence de façon considérable l'évolution des populations de l'hôte lorsque ces deux parasitoïdes sont présents. Ce phénomène ainsi que les différents facteurs influençant l'issue de la compétition interspécifique doivent être pris en compte dans les essais de lutte biologique utilisant ces deux espèces.

CHAPITRE V:

**CONTROLE BIOLOGIQUE DES POPULATIONS DE *C. MACULATUS*
DANS LES SYSTEMES DE STOCKAGE DE GRAINES DE NIEBE**

INTRODUCTION

En zones sahéenne et soudano-sahéenne d'Afrique de l'Ouest, le recours à la lutte biologique pour protéger les stocks de niébé contre les dégâts des bruches se justifie sur la base des considérations suivantes:

- ⇒ l'utilisation de produits chimiques pesticides n'est pas toujours appropriée à cause des risques de toxicité qu'ils entraînent. Leur coût est également élevé quand on considère les revenus des producteurs.
- ⇒ l'inexistence, en dehors des insecticides, de moyens de protection efficace et durable des stocks de niébé. Cette situation aboutit presque toujours à une destruction importante des graines de niébé au cours de leur conservation.
- ⇒ la présence d'un cortège de nombreux ennemis naturels accompagnant les populations de bruches au cours de la conservation du niébé (Lammers & Van Huis, 1989; Monge & Huignard, 1991). Ces ennemis naturels peuvent permettre une protection saine, non traumatisante pour l'environnement.

La lutte biologique est définie, dans son sens large, comme étant un ensemble de méthodes de protection des cultures ou des récoltes qui exclue l'usage de produits chimiques pesticides. Cette définition s'étend à l'utilisation de techniques culturales, de variétés résistantes, d'agents physiques, de procédés génétiques, d'ennemis naturels pour limiter les dégâts des insectes nuisibles à des seuils économiquement tolérables.

La première définition de Smith (1919) selon laquelle la lutte biologique désigne l'utilisation d'ennemis naturels (insectes prédateurs, parasitoïdes et agents pathogènes) pour contrôler les populations des insectes ravageurs aux dépens desquels ils se nourrissent ou se développent correspond mieux à la méthode utilisée au cours de cette étude. L'application de la lutte biologique est basée sur trois principales stratégies qui peuvent être utilisées séparément ou combinées entre elles (Arbogast, 1984). Ce sont:

❶ L'importation et l'acclimatation d'ennemis naturels exotiques; cette approche est également connue sous l'appellation de " lutte biologique classique ". Elle est souvent envisagée lorsqu'un ravageur est accidentellement introduit dans une région. Dans ces

conditions, le ou les ennemis naturels les plus efficaces peuvent être ramenés de la zone d'origine du nuisible et être utilisés pour contrôler ses populations. Selon Haines (1984), cette méthode n'est pas appropriée contre les ravageurs de denrées stockées car leurs ennemis naturels seraient largement répandus dans la plupart des régions climatiques du monde. Cependant, les observations faites à partir d'introductions accidentelles ou d'essais d'acclimatation de parasitoïdes inféodés aux bruches montrent que l'importation d'espèces exotiques peut être une alternative efficace (Bridwell, 1918; 1919; Ishii, 1940; Aitken, 1984).

② Les inondations, les inoculations et les lâchers: Les ennemis naturels locaux sont élevés et produits en masse au laboratoire. Ils sont ensuite lâchés dans les cultures ou dans les structures de stockage pour renforcer l'action des agents bénéfiques préexistants.

③ La conservation et l'augmentation des espèces d'ennemis naturels locaux: il s'agit de manipuler les conditions de l'environnement pour les rendre favorables au développement des ennemis naturels locaux (limitation de l'utilisation de pesticides chimiques) et d'améliorer leur efficacité (en leur fournissant de la nourriture par exemple). Les études en laboratoire de Van Huis *et al.* (1991b) montrent qu'un apport de miel a pour effet l'augmentation de la durée de vie, de la fécondité et de la capacité intrinsèque d'accroissement chez *U. lariophaga*.

Ces deux dernières stratégies semblent mieux appropriées pour des essais de lutte biologique contre les bruches du niébé, en particulier par une ou plusieurs introductions de parasitoïdes à l'intérieur des systèmes de stockage. Les expériences que nous décrivons dans ce chapitre sont basées sur cette stratégie en utilisant le parasitoïde larvo-nympheal *D. basalis*. En effet, les études que nous avons réalisées (voir chapitre III) ainsi que celles menées dans d'autres laboratoires montrent que ce parasitoïde est un bon ennemi naturel qui répond bien aux critères définis par Jervis & Kidd (1996):

⇒ une importante capacité de recherche des hôtes. *D. basalis* est attiré par l'odeur de graines de niébé renfermant des larves de bruches. Il est parfaitement capable de se déplacer entre les graines pour localiser ses hôtes (Monge, communication personnelle).

⇒ une bonne synchronisation du cycle de développement avec celui de son hôte. Il se développe plus rapidement que son hôte et est particulièrement attiré par les larves de

stade 4 (substrat le plus favorable au développement du parasitoïde et au maintien d'un taux sexuel équilibré).

⇒ une capacité intrinsèque d'accroissement naturel (R_m) importante et supérieure à celle de son hôte.

⇒ une réponse numérique intéressante et immédiate: l'accroissement des effectifs de *D. basalis* suit rapidement celui de son hôte dans tous les suivis de population que nous avons réalisés jusque là.

⇒ une capacité de discrimination importante de la qualité des hôtes comme l'ont montré les études de Gauthier *et al.* (1996).

⇒ une possibilité d'élevage en masse relativement facile comme le montrent les études de laboratoire et qui restent à vérifier sur le terrain.

Au cours de cette étude, nous tenterons de voir si l'introduction de *D. basalis* dans les systèmes de stockage en présence de l'espèce concurrente peut permettre de contrôler les populations de *C. maculatus* et être un bon agent de lutte biologique. Nous analyserons l'impact de plusieurs introductions de *D. basalis* en absence ou en présence de *E. vuilleti* sur l'évolution des populations de *C. maculatus* en utilisant aussi bien des graines infestées artificiellement que des graines issues de contaminations naturelles.

I- MATERIELS ET METHODES

I. 1 Contrôle biologique de *C. maculatus* après une infestation artificielle des graines

I.1.1 Constitution des lots expérimentaux

Cette expérience débute le 29 Décembre 1995 et prend fin 165 jours plus tard soit le 11 Juin 1996. Le matériel expérimental de stockage est constitué par 10 jarres en argile cuite. Dans chacune de ces jarres on introduit, en début d'expérience, 3 kg de graines saines et 750 larves de *C. maculatus* comprenant 150 larves du stade 1, 150 larves du stade 2, 300 larves des stades 3 et 4, et 150 nymphes. L'introduction supplémentaire ou non de parasitoïdes permet de différencier cinq lots répétés chacun deux fois:

Lot A (*ce sont les lots témoins*): les jarres A1 et A2 sont suivies en absence de parasitoïdes

Lot B: dans les jarres B1 et B2, on introduit dès le début de l'expérience 100 couples de *D. basalis*. Il y a, en outre, des introductions successives et régulières de 100 couples de *D. basalis* tous les 15 jours.

Lot C: les jarres C1 et C2 ont la même composition que les jarres B1 et B2 mais les introductions successives sont arrêtées deux mois après le démarrage de l'expérience soit le 29 Février 1996.

Lot D: 100 couples de *D. basalis* et 30 couples de *E. vuilleti* sont introduits en début de stockage dans les jarres D1 et D2. Tous les 15 jours, il y a, en outre des introductions successives et régulières de 100 couples de *D. basalis*.

Lot E: les jarres E1 et E2 ont la même constitution que les jarres D1 et D2 mais les introductions successives et régulières de 100 couples de *D. basalis* ne durent que deux mois, c'est-à-dire qu'elles sont arrêtées le 29 Février 1996.

Ces jarres sont placées en conditions naturelles sous un hangar grillagé ouvert sur les quatre côtés.

1.1.2 Les paramètres étudiés

Comme dans les chapitres précédents, les effectifs de chaque espèce sont déterminés par vidage des jarres et comptage des insectes morts collectés tous les 15 jours.

Les paramètres tels que le taux d'accroissement naturel de la population et le taux de parasitisme sont déterminés de la même manière par les formules déjà définies. En considérant comme effectifs initiaux de bruches, le nombre de larves de *C. maculatus* introduites au départ, nous pouvons comparer entre eux les taux d'accroissement obtenus dans les différents lots. Pour *D. basalis*, le taux d'accroissement naturel de ses populations est difficile à calculer étant donné que plusieurs introductions sont effectuées. Seul le taux de parasitisme sera donc analysé. Il est calculé en considérant comme effectifs finaux le nombre total de parasitoïdes collectés duquel on retranche le nombre introduit au cours de l'étude.

A la fin de l'expérience, une estimation des pertes en poids des graines est faite pour chaque situation expérimentale suivant la méthode de Schulten & Adams (1978). Celle-ci compare les poids de graines dégradées et celles de graines non dégradées. Il est évident que cette méthode n'est efficace que si les graines sont prises dans les mêmes conditions. Ainsi six échantillons de 100 graines chacun, soit trois de graines saines (ne comportant aucun orifice d'émergence d'insectes) et trois autres constitués uniquement de graines dégradées (comportant des orifices de sorties d'insectes) sont prélevés au hasard dans chaque jarre. Ces différents échantillons sont pesés et la perte de poids est calculée selon la formule:

$$P \text{ (Perte en poids en \%)} = \frac{PS-PD}{PS} \times 100$$

Dans cette formule,

PS représente le poids des graines saines

PD est le poids des graines dégradées

En ce qui concerne les jarres témoins pour lesquelles il était pratiquement impossible de trouver des graines saines à la fin de l'expérience, le calcul s'effectue en considérant les pesées effectuées sur les graines saines provenant des autres conditions expérimentales.

I. 2 Contrôle biologique des populations de bruches issues de contaminations naturelles.

I.2.1 Choix des échantillons

L'expérience se déroule du 23 Octobre 1995 au 11 Juin 1996. Les gousses de deux variétés de niébé, une variété précoce (VP) et une variété tardive (VT), ont été récoltées dans des champs expérimentaux entre Septembre et Octobre 1995 à Matourkou, près de Bobo-Dioulasso. Après leur écosage, les graines obtenues sont disposées dans 6 jarres selon les lots suivants:

Les lots témoins: ils sont constitués par deux jarres dans lesquelles sont introduits respectivement 3 kg de graines issues de la variété précoce (lot VP0) et 3 kg de graines provenant de la variété tardive (lot VT0).

Les lots VP1 et VT1: les jarres correspondant à ces lots contiennent respectivement 3 Kg de graines de la variété précoce (lot VP1) et 3 Kg de graines de la variété tardive (lot VT1). 40 couples de *D. basalis* y sont introduits dès le début de l'expérience. Ces jarres reçoivent en outre tous les 15 jours 100 couples de *D. basalis* régulièrement pendant toute la durée du suivi.

Les lots VP2 et VT2: ils évoluent comme les lots précédents VP1 et VT1, à la seule différence que les introductions successives n'ont lieu que pendant les quatre premiers mois de stockage; elles sont interrompues en fin Février.

Trente gousses de niébé, ne portant aucune ponte et ayant préalablement séjourné au congélateur pendant 8 jours, sont placées au dessus des graines de chacun des 6 lots ainsi constitués. Renouvelées tous les 15 jours après le vidage des jarres, elles sont destinées à recevoir les pontes des bruches et à permettre l'analyse les taux de parasitisme de ces pontes par *U. lariophaga*.

1.2.2 Les paramètres étudiés

Les effectifs de chaque espèce sont déterminés tous les 15 jours après le vidage des jarres et la collecte des insectes morts. Les taux d'accroissement naturels et de parasitisme sont calculés par les formules antérieurement définies. Dans cette expérience, les effectifs initiaux de bruches comme de parasitoïdes sont estimés à partir des émergences d'insectes de première génération issue des contaminations en champ.

A la même occasion du vidage des jarres, le nombre d'oeufs de chaque espèce de bruches ainsi que le nombre d'oeufs parasités par *U. lariophaga* sont déterminés à partir des 30 gousses introduites.

Comme précédemment, les pertes de poids des graines sont estimées à la fin de l'expérience.

I. 3 Analyse des données

A la fin de l'expérience, Les effectifs cumulés obtenus dans les différents lots sont comparés entre eux par un test du χ^2 .

II- RESULTATS

II. 1 Contrôle biologique des populations de *C. maculatus* après une infestation artificielle des graines (tableau V.I)

a- Analyse des effectifs de *C. maculatus*

Lorsque *C. maculatus* évolue en absence de parasitoïdes (lot A), un nombre important de bruches émergent des graines au bout de 5 mois et demi de stockage (en moyenne 66 136). Le taux d'accroissement des effectifs de *C. maculatus* est alors de 4,48.

L'analyse des résultats obtenus dans les autres lots montre que les introductions successives de *D. basalis* ont limité de façon significative l'accroissement des populations de *C. maculatus*: χ^2 (effectifs lots A-B-C-D-E) = 4285,6; 4 ddl, S. Les effectifs de *C. maculatus* sont, en effet, réduits de plus de 85 %, les meilleurs résultats étant obtenus dans le lot B (taux de réduction de 92 % en moyenne) où des introductions régulières de *D. basalis* sont effectuées durant toute l'expérience. Le taux d'accroissement des effectifs de *C. maculatus* varie entre 1,97 (lot B) et 2,54 (lot E).

Une comparaison des effectifs de *C. maculatus* obtenus dans les différents lots par le test du χ^2 montre qu'en absence ou en présence de *E. vuilleti*, les différences observées entre des introductions de *D. basalis* seulement pendant les deux premiers mois de stockage et celles effectuées durant toute l'expérience sont significatives:

$$\hookrightarrow \chi^2 \text{ (lots B-C) = 24,7; 1 ddl, S}$$

$$\hookrightarrow \chi^2 \text{ (lots D-E) = 32,2; 1 ddl, S}$$

De même, des différences significatives existent entre les effectifs de *C. maculatus* obtenus dans les lots où *D. basalis* évolue seul et ceux où il est placé en présence de *E. vuilleti*:

$$\hookrightarrow \chi^2 \text{ (lots B-D) = 22,3; 1 ddl, S}$$

$$\hookrightarrow \chi^2 \text{ (lots C-E) = 29,2; 1 ddl, S}$$

Tableau V. 1: Effectifs cumulés de *C. maculatus*, taux d'accroissement et de réduction

LOTS ↓	Effectifs initiaux	Effectifs finaux	Taux d'accroissement	Taux de réduction par rapport aux témoins
A	750	66 136	4,48	
B	750	5 419	1,97	91,81
C	750	7 110	2,24	89,25
D	750	7 014	2,23	89,39
E	750	9 519	2,54	85,61

Les introductions successives de *D. basalis* en présence ou non de *E. vuilleti* permettent de limiter de façon significative l'accroissement des populations de *C. maculatus*. Dans ces conditions, la présence de *E. vuilleti* n'empêche pas un bon contrôle des populations de *C. maculatus*.

b- Analyse des effectifs de D. basalis (tableau V. 2)

Les effectifs de *D. basalis* sont très importants dans les lots B et C où ce parasitoïde évolue en absence de *E. vuilleti*. Les taux de parasitisme sont respectivement dans ces lots de 85,07 et 79,09 %. Les lots D et E où *E. vuilleti* est présent, ont permis l'émergence d'un nombre plus réduit de *D. basalis*. Les taux de parasitisme dûs à ce parasitoïde ne sont plus que de 20,19 % (lot E) et de 34,34 % (lot D).

Ces résultats montrent que les capacités d'accroissement de *D. basalis* sont affectées par la présence de *E. vuilleti* (lots D et E). Ses effectifs sont significativement plus élevés dans le lot D où les introductions de *D. basalis* se poursuivent durant toute l'étude comparativement au lot E (introductions de *D. basalis* pendant seulement les 2 premiers mois de stockage): $\chi^2 = 20,6$; 1 ddl, S.

Lorsque l'on compare ces résultats à ceux obtenus suite à une seule introduction simultanée des deux espèces de parasitoïdes à effectifs initiaux égaux au début du stockage, on constate que dans ce dernier cas, le taux de parasitisme dû à *D. basalis*, seulement de 12 %, est plus faible (voir chapitre précédent).

L'issue de la compétition interspécifique entre *D. basalis* et *E. vuilleti* au cours du stockage des graines de niébé est donc modifiée par des introductions régulières de *D. basalis*.

Tableau V. 2: Effectifs, taux d'accroissement et taux de parasitisme de *D. basalis* dans les différents lots.

LOTS ↓	Effectifs finaux	Taux de parasitisme (%)
B	30 869	85,07
C	26 892	79,09
D	10 971	34,34
E	6 957	20,19

c- Analyse des effectifs de E. vuilleti (tableau V. 3)

Les effectifs de *E. vuilleti* sont significativement plus importants dans le lot E probablement en raison de l'arrêt des introductions de *D. basalis* après les deux premiers mois de stockage ($\chi^2 = 22,8$; 1 ddl, **S**). Cette observation confirme nos conclusions du paragraphe précédent. Les taux de parasitisme réalisés par *E. vuilleti* dans les lots D et E sont respectivement de 43,70 et de 52,17 %.

Tableau V. 3: Effectifs, taux d'accroissement et de parasitisme de *E. vuilleti*

LOTS ↓	Effectifs initiaux	Effectifs finaux	Taux d'accroissement	Taux de parasitisme
D	60	13 961	5,45	43,70
E	60	17 974	5,70	52,17

Les taux de parasitisme résultant de l'action combinée de *D. basalis* et de *E. vuilleti* sont respectivement de 78,04 et de 72,36 % dans les lots D et E. Les introductions régulières de *D. basalis* en présence de *E. vuilleti* aboutissent donc à une meilleure exploitation des hôtes disponibles par les deux espèces de parasitoïdes comparativement au cas où ces deux espèces sont introduites à effectifs égaux seulement au début du stockage.

d- Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps (figures V.1, V.2, V.3 et V.4)

Le suivi de la dynamique des populations des insectes dans les différents lots montre que les effectifs des deux parasitoïdes ont une réponse densité dépendante et évoluent en fonction des populations de leur hôte. Dans les lots où *D. basalis* et *E. vuilleti* évoluent en situation de compétition interspécifique, les effectifs des deux espèces restent très proches pendant une longue période mais à la fin de l'expérience, c'est *E. vuilleti* qui finit par être dominant.

e- Analyse des pertes en poids des graines

Les graines provenant du lot A, placées en absence de parasitoïdes, perdent 79,39 % de leur poids initial après cinq mois et demi de stockage en raison du développement d'un nombre important de larves de *C. maculatus*. La présence de parasitoïdes (lots B, C, D et E) permet de réduire cette perte qui n'est plus que de 8,66 à 12,10 %. Dans ces conditions, on aboutit donc à une bonne conservation des graines (tableau V. 4).

Tableau V. 4: Estimation des pertes en poids des graines dans les différents lots

LOTS →	A	B	C	D	E
% de perte	79,39	8,66	11,58	10,63	12,10

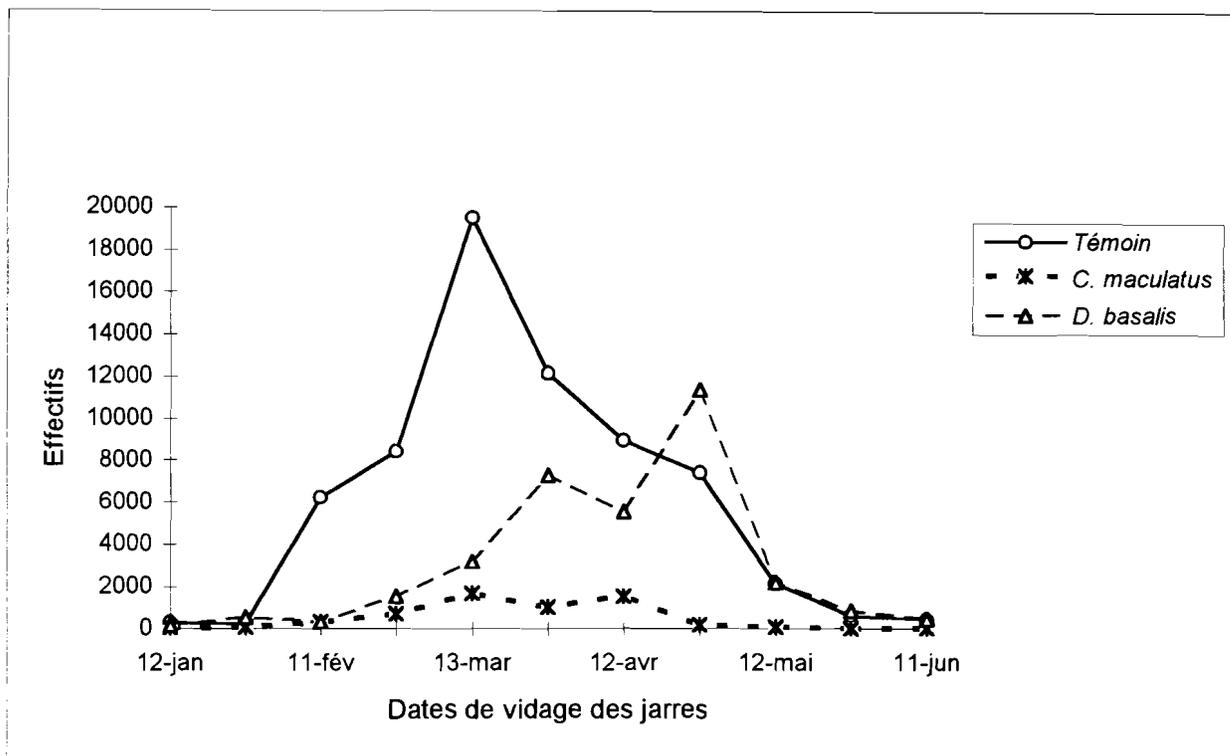


Figure V. 1: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalis* dans le lot B

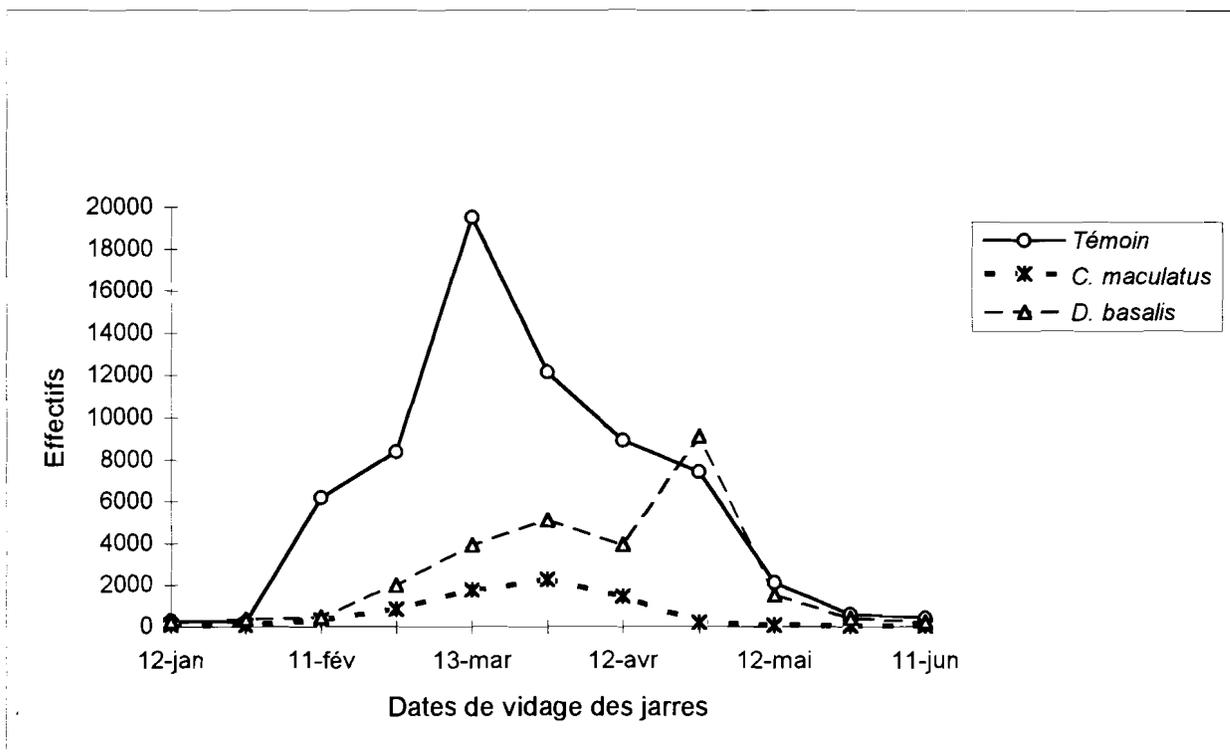


Figure V. 2: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalis* dans le lot C

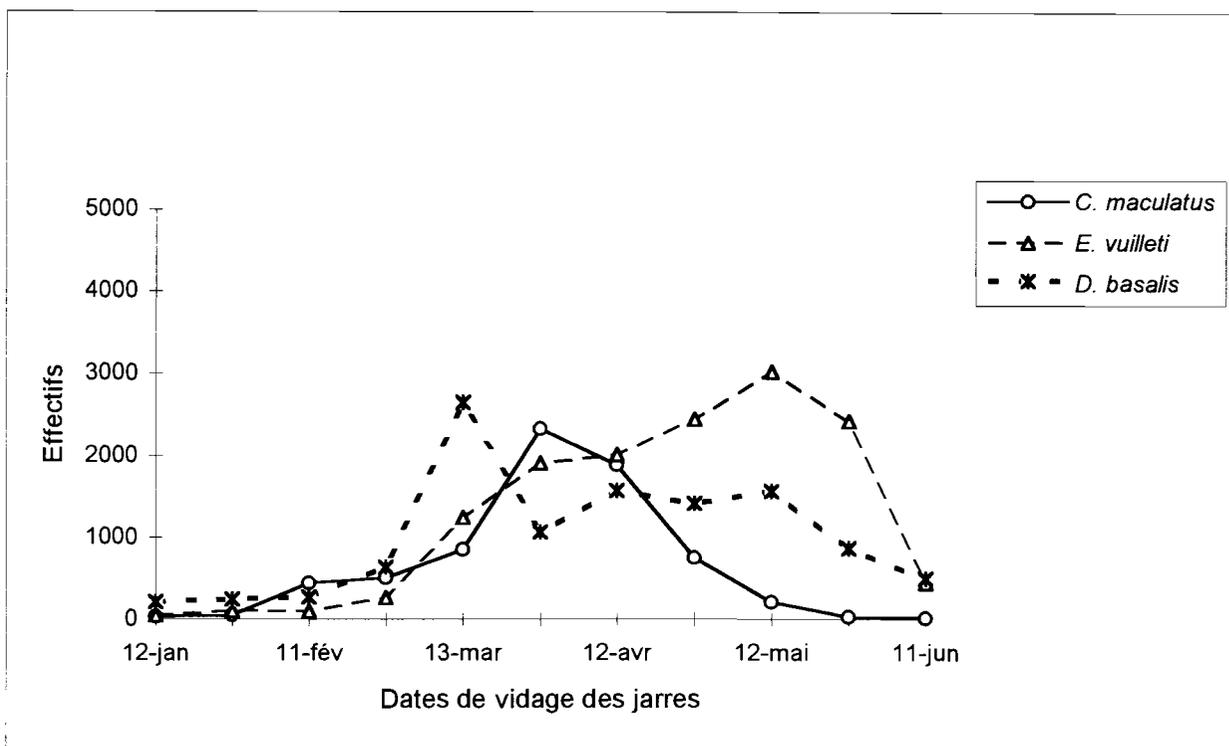


Figure V. 3: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus*, *E. vuilleti* et de *D. basalis* dans le lot D

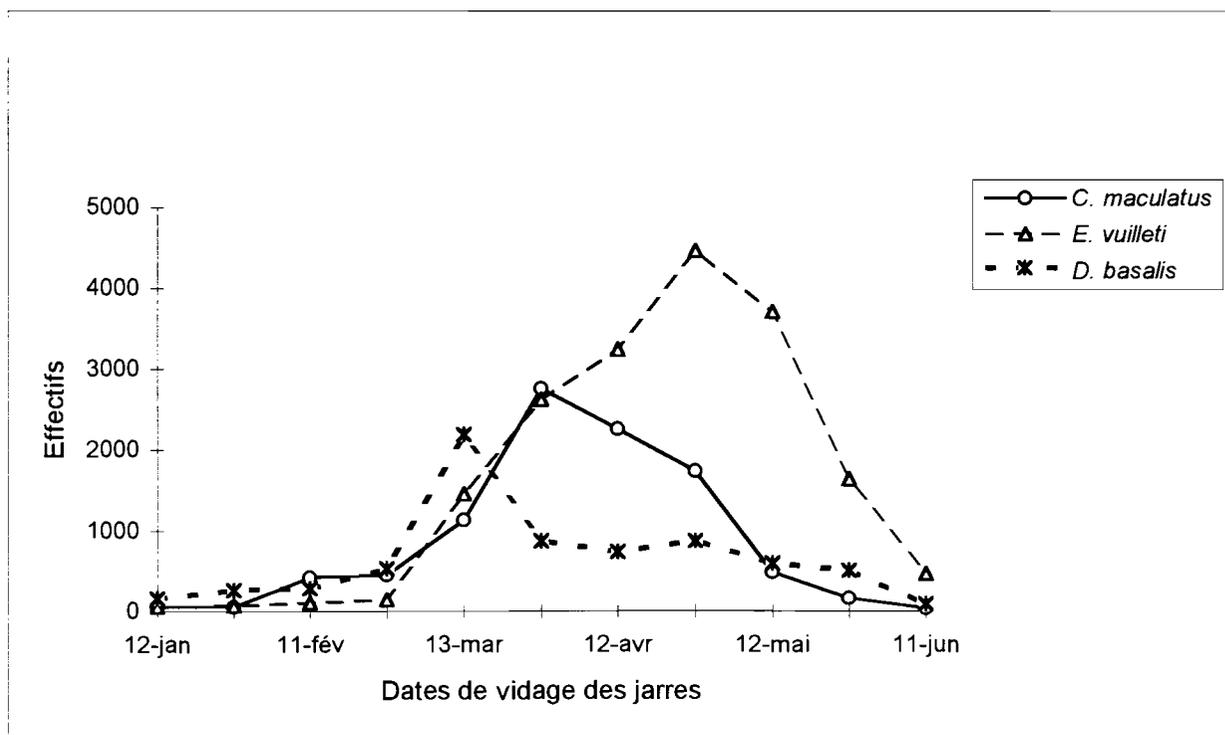


Figure V. 4: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus*, *E. vuilleti* et de *D. basalis* dans le lot E

II. 2 Contrôle biologique des populations de bruches issues de contaminations naturelles

a- Analyse des effectifs de bruches (tableau V. 5)

Les deux espèces de bruches, *B. atrolineatus* et *C. maculatus*, sont rencontrées dans tous les lots étudiés. Les effectifs de *B. atrolineatus*, faibles et disparaissant assez tôt des systèmes de stockage, ne sont donc pas pris en compte dans les analyses qui suivent.

↳ **Au niveau de la variété précoce:** la présence initiale de parasitoïdes est faible. En absence d'introductions supplémentaires de *D. basalis* (lot VP0), les effectifs de *C. maculatus* s'accroissent de façon considérable avec un taux d'accroissement de 5,53. Les introductions de *D. basalis* réduisent ce taux à 2,58 et 2,90 respectivement dans les lots VP1 et VP2. Les effectifs de *C. maculatus* sont réduits de 92,75 (lot VP2) à 94,76 % (lot VP1) comparativement au lot VP0.

Tableau V. 5: Effectifs de *C. maculatus* collectés sur les graines de deux variétés de niébé placées dans différentes situations expérimentales

Variété	Lots	Effectifs initiaux	Effectifs finaux	Taux d'accroissement	Taux de réduction % aux témoins
Variété précoce	VP0	163	41 090	5,53	
	VP1	163	2 151	2,58	94,76
	VP2	163	2 980	2,90	92,75
variété tardive	VT0	441	13 875	3,45	
	VT1	441	1 833	1,42	86,79
	VT2	441	2 831	1,86	79,60

↳ **Au niveau de la variété tardive:** la présence initiale de parasitoïdes est plus importante. Les effectifs de *C. maculatus* dénombrés dans le lot témoin VT0 sont moins élevés comparativement au lot VP0. Malgré des effectifs initiaux plus élevés, le taux d'accroissement de la population de *C. maculatus* n'est que de 3,45. Les introductions supplémentaires de *D. basalis* (lots VT1 et VT2) ont permis de réduire les effectifs de

C. maculatus par rapport à ceux du lot VT0 de 86,79 % (lot VT1) et de 79,60 % (lot VT2). Les taux d'accroissement sont respectivement de 1,42 et de 1,86.

Comme précédemment, une comparaison des effectifs de bruches obtenus dans les différents lots par le test du χ^2 montre que les différences observées suite aux deux types d'introductions de *D. basalis* sont significatives au seuil de 5 %:

↳ χ^2 (lots VP1-VP2) = 10,1; 1 ddl, S

↳ χ^2 (lots VT1-VT2) = 32,2; 1 ddl, S

b- Analyse des effectifs de *D. basalis* (tableau V. 6)

Au cours de l'étude, il y a eu émergence de 3 individus appartenant à l'espèce *E. vuilleti* dans le lot VT0. *D. basalis* est donc l'espèce de parasitoïde larvaire dominante dans nos conditions d'étude.

Tableau V. 6: Effectifs cumulés, taux d'accroissement et de parasitisme de *D. basalis*

Variété	Lots	Effectifs initiaux	Effectifs finaux	Taux d'accroissement	Taux de parasitisme (%)
Variété précoce	VP0	37	14 092	5,94	25,54
	VP1	37	9 954	5,59	82,23
	VP2	37	9 033	5,09	75,19
variété tardive	VT0	121	20 707	5,14	59,88
	VT1	121	12 619	4,65	87,32
	VT2	121	11 081	4,52	79,65

Dans le lot VP0 (témoin de la variété précoce), il s'est développé un plus grand nombre de *D. basalis* comparé aux lots VP1 et VP2 où ont été régulièrement introduits des parasitoïdes. Cependant, seulement 25,54 % des larves de bruches qui se sont développées dans le lot VP0 sont parasitées par *D. basalis*. Ce pourcentage atteint respectivement 82,23 et 75,19 % dans les lots VP1 et VP2.

Les mêmes observations peuvent être faites sur les différents lots de la variété tardive. Environ 60 % des larves de bruches sont parasitées par *D. basalis* dans le lot VT0. Les taux de parasitisme sont de 87,32 % dans le lot VT1 et de 79,65 % dans le lot VT2.

c- Analyse du parasitisme des oeufs par U. lariophaga (tableau V. 7)

Le suivi régulier des gousses montre que le parasitoïde oophage *U. lariophaga* est présent dans les lots VP1, VT0 et VT1. Dans chacun de ces trois lots, on note une activité non négligeable d' *U. lariophaga* puisque les taux de parasitisme des oeufs sont compris entre 30,48 et 34,34 %.

Tableau V. 7: Pourcentage d'oeufs des deux bruches parasités par *U. lariophaga*.

	<i>C. maculatus</i>			<i>B. atrolineatus</i>			Total des oeufs de bruches		
	Nb d'oeufs	Nb parasités	%	Nb d'oeufs	Nb parasités	%	Nb d'oeufs	Nb parasités	%
VP1	776	256	32,99	16	3	18,75	792	272	34,34
VT0	1548	473	30,55	17	4	23,53	1565	477	30,48
VT1	836	277	33,13	6	2	33,33	842	279	33,13

d- Analyse de l'évolution des effectifs au cours du temps

L'analyse de l'évolution comparée des populations de *C. maculatus* et de *D. basalis* est illustrée par les figures V. 5, V. 6, V. 7 et V. 8.

On constate que dans les lots où est régulièrement introduit *D. basalis*, les effectifs de *C. maculatus* se maintiennent à un niveau très faible (en général ≤ 1000 individus à chaque date d'observation) durant toute l'étude.

Par contre, les effectifs de *D. basalis* augmentent à partir du mois de Mars avant de décroître sans doute en raison du nombre réduit d'hôtes disponibles.

L'analyse de l'évolution du parasitisme des oeufs par *U. lariophaga* au cours du temps montre que l'action de ce parasitoïde reste importante entre Novembre et Février mais s'annule à partir de la fin du mois de Mars (figure V. 9).

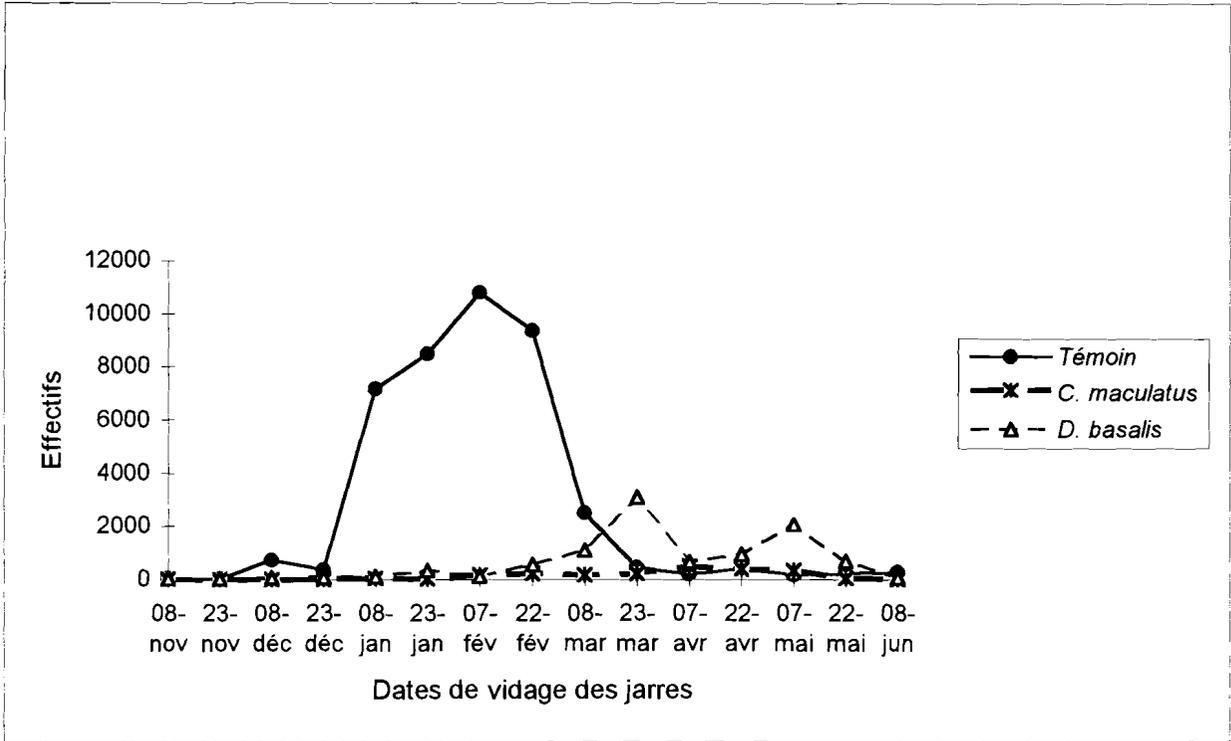


Figure V. 5: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalis* dans le lot VP1

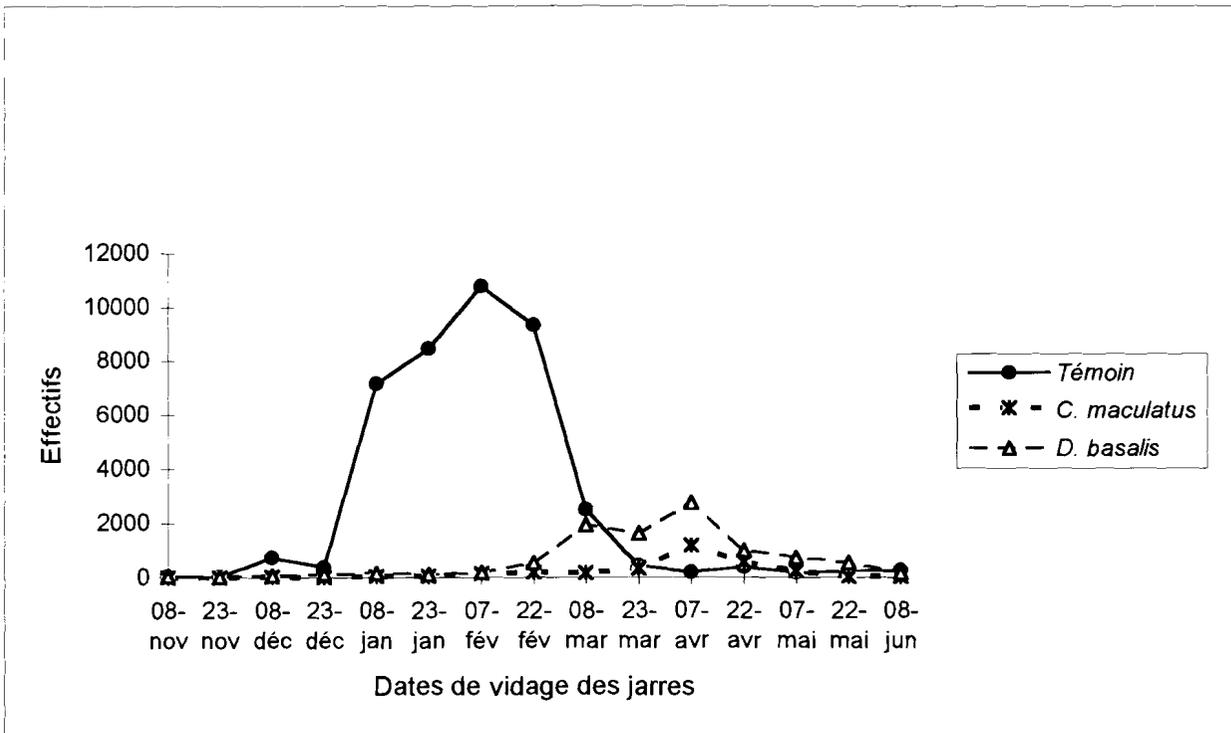


Figure V. 6: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalis* dans le lot VP2

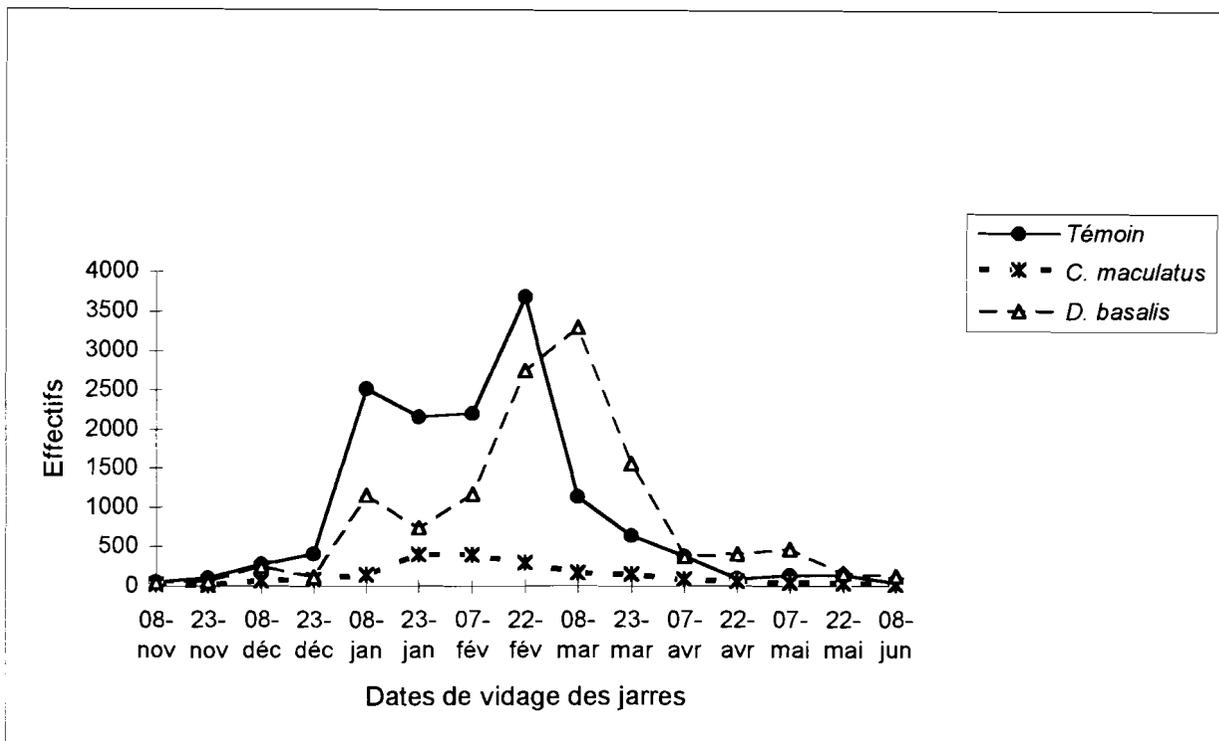


Figure V. 7: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalis* dans le lot VT1

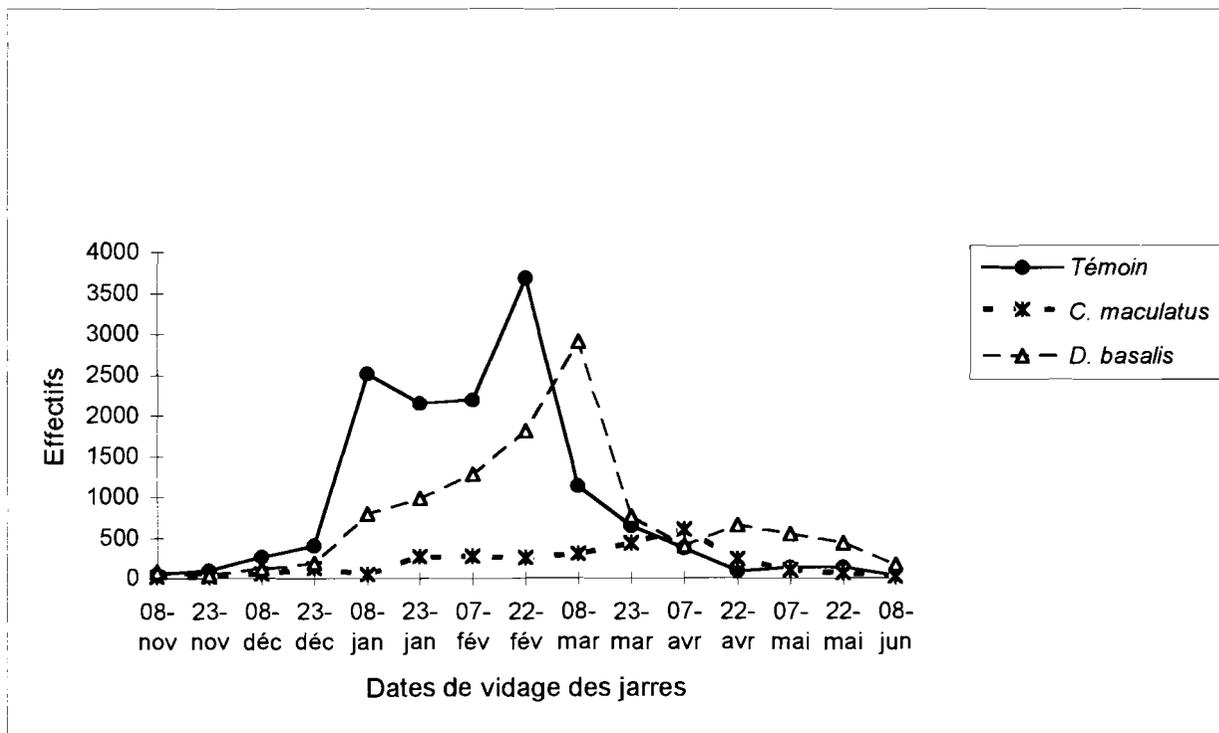


Figure V. 8: Evolution comparée des effectifs de *C. maculatus* et de *D. basalis* dans le lot VT2

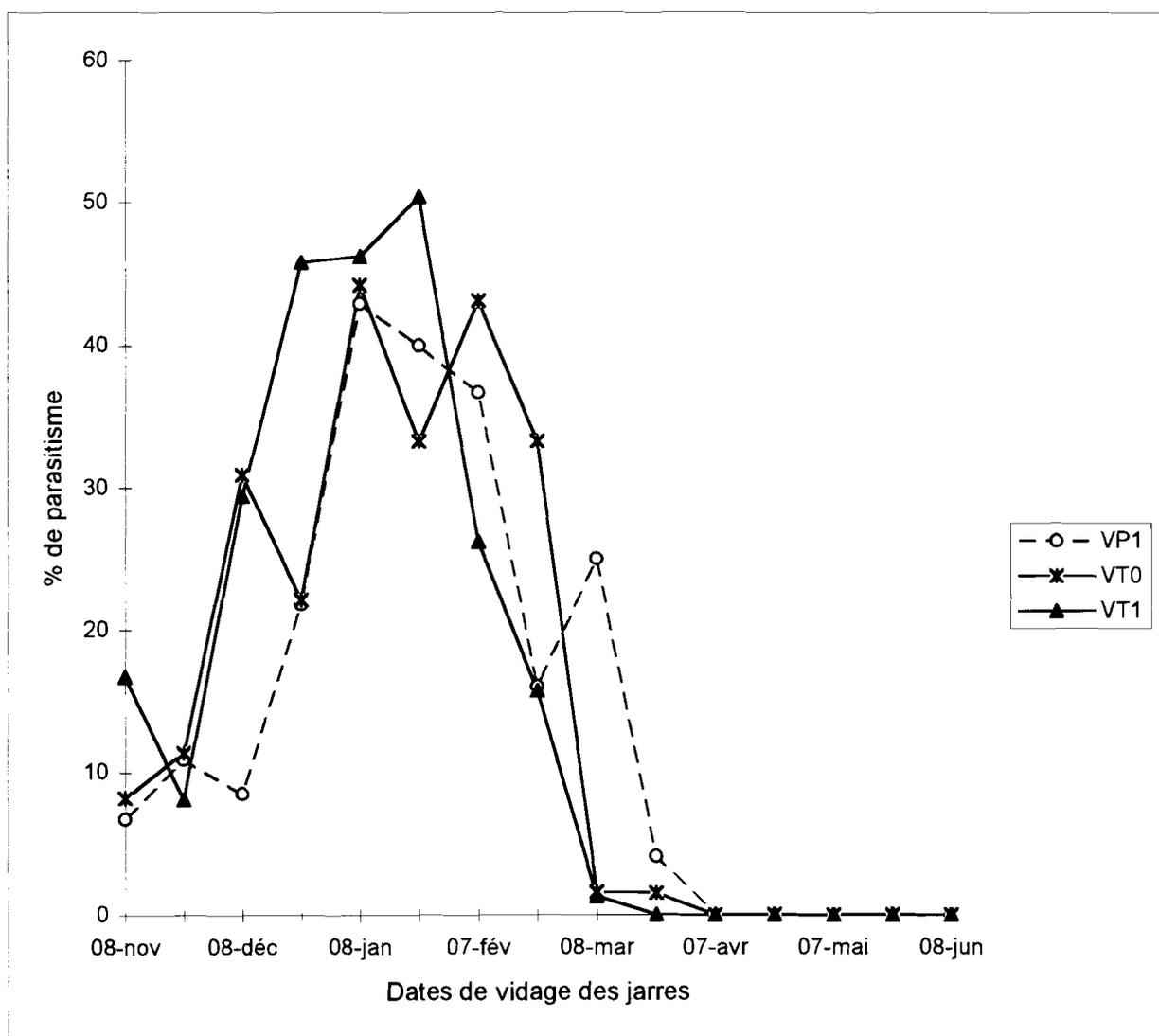


Figure V. 9: Evolution comparée des taux de parasitisme des oeufs de bruches par *U. lariophaga* dans les lots VP1, VT0 et VT1

e- *Analyse des pertes en poids des graines* (tableau V. 8)

Lorsque des graines infestées dans les cultures par les bruches et leurs parasitoïdes sont placées dans les systèmes de stockage, les introductions répétées de *D. basalis* permettent de maintenir la perte de poids des graines à moins de 10 % après 7 mois et demi de stockage. Très peu de larves de bruches se sont effectivement développées dans ces graines dont la majorité ne porte aucun orifice d'émergence d'insectes.

Tableau V. 8: Estimation des pertes en poids des graines dans les différents lots

LOTS	VP0	VP1	VP2	VT0	VT1	VT2
% de perte	62,70	8,35	9,02	28,20	7,92	10,36

III- DISCUSSION

De nombreux ennemis naturels, notamment des Hyménoptères parasitoïdes attaquent les Bruchidés au cours de leur cycle de développement (De Luca, 1962; Hetz & Johnson, 1988). Leur utilisation dans la lutte contre les insectes ravageurs des denrées stockées a souvent été suggérée mais des essais ont rarement été conduits dans des situations de stockage réelles (Arbogast, 1984; Van Huis, 1991). Dans la plupart des cas, les études ont été réalisées en cages à populations. C'est ainsi que les observations de Finlayson (1950), en températures contrôlées, montrent que la présence de *Cephalonomia watersoni* (Hymenoptera: Bethyridae) réduit de façon importante l'accroissement des populations de son hôte, *Cryptolestes* sp (Coleoptera: Cucujidae) qui se développe dans les grains de blé. De même, *Anisopteromalus Calandrae* et *Choetospila elegans* (Hymenoptera: Pteromalidae) sont capables de réduire de 25 à plus de 50 % la croissance des populations du Curculionidae *Sitophilus zeamais*, ravageur du maïs en stockage (Williams & Floyd, 1971).

Les résultats obtenus au cours de la présente étude montrent que dans la zone soudano-sahélienne de l'Afrique de l'Ouest, la protection des graines de niébé au cours de leur conservation par l'introduction d'ennemis naturels de *C. maculatus* dans les systèmes de stockage est envisageable. L'analyse de ces résultats fait ressortir que:

↳ lorsque les graines, infestées artificiellement, sont placées dans les systèmes de stockage, des introductions répétées de *D. basalis*, à intervalles réguliers, en absence ou en présence de *E. vuilleti* permettent un bon contrôle des populations de *C. maculatus*. Après 5 mois et demi de stockage, il y a une réduction des effectifs de bruches supérieure à 85 %. Lorsque les deux espèces de parasitoïdes sont présentes, les introductions répétées et régulières de *D. basalis* modifient le résultat de la compétition interspécifique. En effet, bien qu'étant toujours favorable à *E. vuilleti* qui devient dominant à la fin de l'étude, la compétition aboutit ici à une meilleure exploitation des hôtes comparativement au cas où les deux espèces sont introduites en nombre égal seulement au début de l'expérience. Cette observation est importante car elle montre que même dans les zones où *E. vuilleti* apparaît en nombre élevé (situation rencontrée dans les régions plus sèches de Niamey et de ouagadougou), des introductions massives de *D. basalis* pourraient permettre une bonne protection des graines de niébé.

↳ lorsque les graines de niébé sont entreposées après avoir été contaminées dans les cultures, le cortège de parasitoïdes qui les accompagne ne permet pas un contrôle efficace des populations des bruches qui s'y développent. Les introductions régulières de *D. basalis* renforcent leur action et permettent de contenir les dégâts des bruches à moins de 10 % de perte après 7 mois et demi de stockage.

↳ La limitation des introductions de *D. basalis* pendant les deux ou trois premiers mois de stockage produit également de bons résultats.

Cette étude montre que *D. basalis* est un bon agent de lutte biologique et confirme les observations antérieures faites au Burkina Faso en conditions naturelles de stockage de graines de niébé (Sou, 1994; Sanon, 1995; Ouedraogo *et al.*, 1996).

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Notre étude est une contribution à la recherche de méthodes de protection efficace des graines de niébé contre les dégâts de bruches, en vue de limiter les pertes habituellement observées lors du stockage à des seuils acceptables par les producteurs et les consommateurs de cette importante légumineuse. Au terme de notre analyse, les différents résultats obtenus permettent de faire les mises au point suivantes:

➤ **En ce qui concerne les études de terrain analysant les conditions de colonisation des cultures par les bruches et leurs parasitoïdes**

Elles font ressortir que la contamination des cultures par les bruches dépend aussi bien de la période de formation des gousses que de la variété de niébé cultivée. L'exploitation de variétés précoces, de même que la récolte des gousses au fur et à mesure de leur maturation devraient les soustraire à une activité de ponte trop importante des bruches. Ce résultat s'explique-t-il par une faible colonisation des cultures par les bruches au moment de la fructification des variétés précoces ou par une préférence pour les variétés tardives? Des études supplémentaires, incluant un plus grand nombre de variétés, une méthode plus précise de la détermination de la période de formation des gousses et d'estimation des densités de bruches dans les cultures devraient permettre de répondre à cette question.

Cependant, la mise en oeuvre de techniques culturales encourageant l'exploitation de variétés précoces et la pratique de récoltes multiples pourrait poser des problèmes de différents ordres:

↳ la maturation précoce de ces variétés qui nécessite la récolte des gousses à un moment où les pluies sont encore importantes les expose à un risque de pourrissement et de développement de moisissure.

↳ Il y a une certaine réticence des consommateurs liée à la couleur brunâtre du tégument des graines de la plupart des variétés précoces et à leur goût même. La prise en

compte des exigences organoleptiques des consommateurs par les sélectionneurs peut résoudre ce problème.

↳ l'utilisation massive de variétés précoces pourrait entraîner un risque d'adaptation des bruches à ces variétés, suite à une maturation précoce de l'activité ovarienne (cas de *C. maculatus*) ou à une levée précoce de la diapause (cas de *B. atrolineatus*).

↳ par ailleurs, en ce qui concerne les récoltes multiples, les producteurs considèrent ces pratiques comme un travail plus laborieux.

Les résultats obtenus au cours de deux années successives montrent que dans la région de Bobo-Dioulasso, il n'y a qu'un nombre limité d'adultes de bruches et de parasitoïdes larvo-nymphaux qui émergent des graines infestées dans les cultures. Ce faible niveau d'infestation initiale par les bruches s'explique en partie par une action importante du parasitoïde oophage *U. lariophaga*. Des pratiques culturelles favorisant le développement de cet insecte utile dans les cultures comme la limitation de l'utilisation des insecticides devraient être encouragées. La culture du niébé en association avec des céréales même si elle n'a pas d'impact sur le niveau d'infestation par les bruches (Huignard *et al.*, 1985; Alzouma, 1987) peut réduire significativement les dégâts d'autres insectes nuisibles et améliorer les rendements globaux des cultures. Une bonne maîtrise de cette technique, en respectant par exemple les écartements et les dates de semis optimales, peut être une alternative à l'application massive des insecticides et de ce fait permettrait de préserver les ennemis naturels dans leur ensemble.

Au vu de ces résultats, et pour la mise au point d'une méthode de lutte biologique efficace, plusieurs questions se posent et peuvent faire l'objet d'autres recherches:

↳ d'où viennent les parasitoïdes oophages et larvophages au moment de la colonisation des cultures? Comment découvrent-ils les cultures? Quel est l'état de leur appareil reproducteur lorsqu'ils arrivent dans ces cultures?

↳ ces parasitoïdes se développent-ils sur d'autres hôtes ou sont-ils spécifiques aux bruches du niébé? Il est possible qu'il y ait un transfert de ces insectes de légumineuses sauvages aux plantes cultivées, ce qui suppose l'existence d'hôtes de relais. Quelles

seraient alors les conséquences et les implications d'un tel phénomène sur les stratégies de lutte biologique que nous voulons développer?

➤ **En ce qui concerne l'étude de l'influence des conditions climatiques sur la biologie des bruches et de leurs parasitoïdes**

Les variations des conditions climatiques intervenant au cours de la saison sèche jouent un rôle déterminant sur l'activité reproductrice des insectes étudiés (*C. maculatus*, *D. basalis* et *E. vuilleti*) et sur l'évolution temporelle de leurs populations dans les systèmes de stockage. Il ne semble pas y avoir de différences importantes quant aux exigences thermiques des bruches et de leurs parasitoïdes. Dans ces conditions, il est difficile d'envisager des mesures de conservation et d'amélioration des capacités parasitaires des parasitoïdes par la manipulation des conditions de stockage (et particulièrement la température) comme cela a été suggéré pour d'autres espèces (Van Huis, 1991). En effet, les conséquences se ressentiront aussi bien sur les populations de l'hôte que sur celles des parasitoïdes.

Une autre mesure de conservation est la fourniture d'une source de nourriture aux parasitoïdes. Chez *U. lariophaga* par exemple, un apport de miel entraîne l'allongement de la durée de vie des femelles, l'augmentation de leur fécondité et de leurs capacités parasitaires (Van Huis *et al.*, 1991b). Nos observations montrent que *D. basalis* présente les meilleures potentialités de lutte biologique tout au long de l'étude. Un apport de nourriture dans un grenier où *D. basalis* et *E. vuilleti* sont présents ne risque-t-il pas d'améliorer les capacités de développement de *E. vuilleti* et donc d'intensifier la compétition interspécifique qui, on le sait, est favorable à la croissance de l'hôte (Monge & Huignard, 1991; Monge *et al.*, 1995)? La manipulation des conditions de stockage devrait donc chercher à éliminer ou à limiter le développement de *E. vuilleti* dans les stocks qui, de toute façon n'est pas un bon agent de lutte biologique.

➤ Pour ce qui est de la compétition interspécifique entre *E. vuilleti* et *D. basalis*

Les résultats montrent qu'elle dépend aussi bien de la densité des hôtes disponibles que de celle des parasitoïdes mêmes. Elle devient d'autant plus agressive et favorable à *E. vuilleti* que le nombre d'hôtes est faible. Ce résultat permet de comprendre dans une certaine mesure les observations faites sur le terrain à Niamey. Dans cette région du Niger, malgré une présence des deux parasitoïdes en nombre presque égal au début du stockage, *E. vuilleti* est l'espèce dominante après plusieurs mois (Monge & Huignard, 1991; Monge *et al.*, 1995). Malheureusement, la situation où les deux parasitoïdes sont présents n'a qu'un impact limité sur le développement des populations de l'hôte.

Dans la région de Bobo-Dioulasso où nous avons mené cette étude, *D. basalis* semble être l'espèce de parasitoïde dominante, tout au moins lorsque nous suivons l'évolution des populations d'insectes issus d'un peuplement naturel. Si cette observation se confirme, elle ouvre une perspective intéressante à l'application de la lutte biologique dans cette zone car l'effet néfaste résultant de la compétition avec *E. vuilleti* serait absent. Une telle observation qui a également été faite à Lomé au Togo (Glitho, communication personnelle) est contraire aux résultats obtenus à Ouagadougou au Burkina Faso et à Niamey au Niger. Dans ces deux dernières localités, on retrouve les deux espèces (Monge & Huignard, 1991; Sanon, 1993). Quelles sont les causes de l'absence de *E. vuilleti* à Bobo-Dioulasso? Aucune réponse précise ne peut être donnée à cette question pour l'instant. Il est possible que la différence des conditions climatiques (conditions sahéliennes plus sèches à Ouagadougou et Niamey/conditions soudano-guinéenne et guinéenne plus humides à Bobo-Dioulasso et Lomé) explique ce résultat. Les zones sahéliennes représenteraient alors la limite de l'aire de répartition de cette espèce. Nos expériences montrent que *E. vuilleti* est potentiellement capable de se développer dans la région de Bobo-Dioulasso. Dans ce cas, la commercialisation de graines de niébé (de provenance variée) pourrait constituer un risque d'extension de cette espèce (la souche que nous avons utilisée a été obtenue à partir de graines achetées sur le marché de Bobo-Dioulasso).

Cependant, nous pensons que des études complémentaires sont nécessaires dans ce domaine pour vérifier les résultats obtenus après deux années d'étude, surtout si l'on considère les variations importantes observées d'une année à l'autre.

➤ Pour ce qui concerne les essais de lutte biologique en conditions de stockage

La protection des graines de niébé au cours de leur conservation par la méthode d'introductions de parasitoïdes dans les systèmes de stockage est envisageable. Des introductions successives de *D. basalis* pendant toute la période de stockage donnent des résultats satisfaisants même lorsque *E. vuilleti* est présent. La limitation de ces introductions aux deux premiers mois de stockage, période où la croissance des populations de l'hôte est limitée, peut être suffisante pour un bon contrôle. L'application de cette méthode de lutte au niveau paysan peut susciter certaines réflexions:

⇒ les systèmes de stockage traditionnellement utilisés ne sont pas toujours hermétiquement fermés. Ils peuvent par conséquent permettre des évasions d'insectes, et particulièrement les parasitoïdes, à tout moment (Idi, 1994). Ils pourraient également permettre l'arrivée d'autres parasitoïdes. Les conséquences de tels phénomènes migratoires sur la dynamique du système doivent être étudiées. Avant toute chose, il faudrait mettre en place des systèmes de stockage compatibles avec l'application des méthodes que nous voulons développer. Cela doit se faire en tenant compte des caractéristiques des différentes espèces et de leurs conditions de développement (Smith & Hubbes, 1987; Van Lenteren & Woets, 1988). Par exemple, les études de Ndoutoume-Ndong (1996) à l'intérieur de cages à populations, montrent que la lumière pouvait jouer un rôle non négligeable sur les capacités parasitaires de *E. vuilleti* et de *E. orientalis*.

⇒ l'approche et la compréhension du milieu rural ne sont pas toujours aisées. Les producteurs vont-ils accepter ces techniques basées sur l'introduction d'insectes dans leurs stocks? Quelle est la meilleure stratégie à adopter pour une telle approche? Il serait aussi

intéressant de déterminer la réaction des consommateurs lorsqu'on leur présente des graines ayant subi un tel traitement.

⇒ Comment produire les parasitoïdes en nombre suffisant pour mener la lutte à grande échelle? Quel serait le coût d'une production massive de parasitoïdes? La nécessité d'utiliser le niébé comme substrat de développement des bruches ne risque-t-il pas de poser un problème à terme? Peut-on envisager l'utilisation ou la recherche d'un autre substrat de développement? Un autre aspect de la question est de savoir si les producteurs peuvent maîtriser les techniques d'élevage et surtout respecter les contraintes des introductions successives.

⇒ la compatibilité de la lutte biologique avec les autres méthodes de lutte actuellement utilisées, en particulier les méthodes traditionnelles, mérite également d'être analysée dans la perspective d'une protection intégrée.

Nos études, réalisées en conditions naturelles dans la région de Bobo-Dioulasso, sont une bonne démonstration de la possibilité du contrôle biologique des populations des Bruchidae ravageurs des graines de niébé en stockage par leurs ennemis naturels. L'application effective de cette méthode est conditionnée par la résolution des problèmes ci-dessus évoqués. Les résultats obtenus peuvent être utilisés pour la mise au point de stratégies de lutte biologique applicables en Afrique de l'Ouest ou dans d'autres zones productrices de niébé. Il est évident que la réussite de telles méthodes est basée sur une connaissance et une compréhension approfondies des relations entre le ou les hôtes, le ou les parasitoïdes et les conditions de l'environnement. En effet, comme le dit si bien Labeyrie (1981), « *prétendre passer à une protection efficace en faisant l'économie d'études sérieuses abordées avec une conception écologique est une mystification* ».

En définitive, la poursuite d'un programme de lutte biologique contre les Bruchidae ravageurs des graines de niébé en stockage devrait, de notre point de vue, s'orienter désormais vers la mise en place des stratégies développées au cours de cette étude en milieu rural, dans les structures paysannes de conservation.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AITKEN, 1984.

Insect travellers. The Coleoptera. In: *Technical Bulletin*.
Her Majesty's Stationary office, London. 74 p.

ALZOUMA, I., 1981.

Observations on the ecology of *Bruchidius atrolineatus* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) in Niger. In: *The ecology of Bruchids attacking legumes (pulses)*. Labeyrie, V. (ed.). Junk The Hague: 205-213.

ALZOUMA, I., 1987.

Reproduction et développement de *Bruchidius atrolineatus* Pic (Coleoptera: Bruchidae) aux dépens des cultures de *Vigna unguiculata* L. Walp dans un agrosystème sahélien au Niger. Thèse de Doctorat d'Etat, Tours. 162 p.

ALZOUMA, I. & HUIGNARD, J., 1981.

Données préliminaires sur la biologie et le comportement de ponte de *Bruchidius atrolineatus* (Coléoptère, Bruchidae) dans une zone sud sahélienne au Niger. *Acta Oecologia*, 2: 391-400.

ALZOUMA, I., HUIGNARD, J. & LEROI, B., 1985.

Etude du comportement de ponte de *Bruchidius atrolineatus* au cours de la maturation des gousses de sa plante hôte (*Vigna unguiculata*) et de ses conséquences sur le développement des oeufs. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 21: 207-217.

ALZOUMA, I. & BOUBACAR, A., 1987.

Effet des feuilles vertes de *Boscia senegalensis* (Capparidacée) sur la biologie de *Bruchidius atrolineatus* et de *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) ravageurs des graines du niébé. In: colloque International sur *Les légumineuses Alimentaires en Afrique*. 19-22 Novembre 1985, Niamey, Niger. pp 288-295.

ARBOGAST, R. T., 1984.

Biological control of stored-product insects: status and prospectus. pp 226-238.
In Baur, F. J. (ed.), *Insect Management for Food Storage and Processing*.
Minnesota, The American Association of Cereal chemists, Inc.

ARDITI, R., 1979.

Les composants de la predation, les modèles proie-prédateur, et les cycles de populations naturelles. Thèse de Doctorat d'état, Université Paris VII.

BAI, B. & MACKAUER, M., 1990.

Host discrimination by the aphid parasitoid *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae): when superparasitism is adaptative. *The Can. Entom.*, 122: 363-372.

BEDDINGTON, J. R., 1975.

Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. Anim. Ecol.*, 44: 331-340.

BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1990.

Ecology: individuals, populations and communities. 2nd edn. 943 pp. Oxford, Blackwell.

BELLOWS, T. S. JR., 1982a.

Analytical models for laboratory populations of *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Anim. Ecol.*, 51: 236-287.

BELLOWS, T. S. JR., 1982b.

Simulation models for laboratory populations of *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Anim. Ecol.*, 51: 597-623.

BELLOWS, T. S. JR., 1990.

Population processes and dynamics of laboratory populations of *Callosobruchus* spp. In: K. Fujii *et al.* (eds), *Bruchids and Legumes: Econ., Ecol. and Coevol.*, 373-383.

BELLOWS, T. S. JR., VAN DRIESCHE, R. G. & ELKILTON, J. S., 1992.

Life table construction and analysis in the evaluation of natural enemies. *Ann. Rev. Entom.*, **37**: 587-614.

BIEVER, K. D., 1972.

Effects of temperature on the rate of search by *Trichogramma* and its potential application in field releases. *Environ. Entomol.*, **1**: 194-197.

BILAL, H., 1987.

Biologie de la reproduction chez *Callosobruchus maculatus*, formes voilière et non voilière. Thèse de Doctorat d'Etat, Tours. 179 p.

BOLT, P. E., 1974.

Temperature, humidity and host: effect on rate of search of *Trichogramma evanescens* and *T. minutum* auct. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **67**: 706-708.

BORGET, M., 1989.

Les légumineuses vivrières tropicales. G. P. Maisonneuve et Larose et ACCT. pp 40-42.

BRESSANI, R., 1985.

Nutritive value of cowpea. In: *Cowpea Research, Production and Utilization*. Singh, S. R. & K. O. Rachie (eds). pp 353-359.

BRIDWELL, J. C., 1918.

Notes on the Bruchidae and their parasites in the Hawaiian Islands. *Proc. Hawaii Ent. Soc.*, **3**: 465-505.

BRIDWELL, J. C., 1919.

Some additional notes on Bruchidae and their parasites in the Hawaiian Islands. *Proc. Hawaii Ent. Soc.*, **4**: 15-20.

BURNETT, T., 1954.

Influences of natural temperatures and controlled host densities on oviposition of an insect parasite. *Physiol. Zool.*, **27**: 239-248.

CAMPOS, M. & GONZALEZ, R., 1991.

Effect of parent density on fecundity of two parasitoids (Hym.: Pteromalidae) of the olive beetle, *Phloeotribus Scarabaeoides* (Col.: Scolytidae). *Entomophaga*, **36** (4): 473-480.

CASWELL, G., 1961.

The infestation of cowpeas in the Western region of Nigeria. *Trop. Sci.* **3**: 154-158.

CORBET, S. A., 1968.

The influence of *Ephestia kuehniella* on the development of its parasite *Nemeritis canescens*. *J. Exp. Biol.*, **48**: 291-304.

CORTESERO, A. M., 1994.

La recherche de l'hôte chez *Eupelmus villeti* Crw. Analyse des régulations tritrophiques entre la plante, *Vigna unguiculata* Walp, l'hôte, *Bruchidius atrolineatus* Pic, et le parasitoïde. Thèse de Doctorat. Université F. Rabelais, Tours. 128 p.

CREDLAND, P.F., DICK, K. M. & WRIGHT, A. W., 1986.

Relationships between larval density, adult size and egg production in the cowpea beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ecol. Entom.* **11**: 41-450.

DABIRE, L. C., 1982.

Rapport de campagne. Projet CRDI. 18 p.

DECELLE, J. E., 1987.

Les coléoptères Bruchidae nuisibles aux légumineuses alimentaires cultivées dans la région Afrotropicale. In: Colloque International sur *Les légumineuses Alimentaires en Afrique*. pp 188-200.

DE LUCA, Y., 1962.

Contributions aux bruchides (Col.) d'Algérie: leurs hôtes, leurs parasites, leurs stations, 2è note. *Annls. Natn. Agric. Alger*, **3**: 1-15.

DE LUCA, Y., 1968.

A propos de *Bruchidius atrolineatus* Pic. (Coleoptère, Bruchidae). Nouvelles descriptions et remarques. *Bull. IFAN XXX*, série A, No 1: 187-199.

DESROCHES, P., 1980.

Influence du surpeuplement larvaire sur le développement post embryonnaire et sur les capacités reproductrices des adultes d'*Acanthoscelides obtectus* say (Coleoptera: bruchidae). Thèse de Doctorat de 3è cycle, Tours. 45 p.

DOURY, G. & ROJAS-ROUSSE, D., 1994.

Reproductive potential in the parasitoid *Eupelmus orientalis* (Hymenoptera: Eupelmidae). *Bull. of Entom. Res.*, **84**, 199-206.

DOURY, G., ROJAS-ROUSSE, D. & PERRIQUET, G., 1995.

Ability of the ectoparasitoid *Eupelmus orientalis* larvae to develop on and unparalysed host in the absence of female stinging behaviour. *J. Insect Physiol.*, **41** (4): 287-296.

DOUTT, R. L. & DE BACH, P., 1964.

Some biological control concepts and questions. In: P. De Bach (ed.): *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman and Hall Ltd., London. **Chap. 5**: 118-142.

ENSA, 1996.

Enquête Nationale de Statistiques Agricoles. Rapport général. 87 p.

FINLAYSON, L. H., 1950.

The biology of *Cephalonomia waterstoni* Gahan (Hym.: Bethyridae), a parasite of *Laemophloeus* (Coleoptera: Cucujidae). *Bull. of Entom. Res.*, **41** (1): 79-97.

FLINN, P. W., 1991.

Temperature-dependent functional response of the parasitoid *Cephalonomia waterstoni* (Hym.: Bethyridae) attacking rusty grain beetle larvae. *Environ. Entom.*, **20**: 872-876.

FLINN, P. W. & HAGSTRUM, D. W., 1990.

Simulations comparing the effectiveness of various stored-grain management practices used to control *Rhyzoptera dominica*. *Environ. Entomol.*, **19**: 725-729.

FREE, C. A., BEDDINGTON, J. R & LAWTON, J. H., 1977.

On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *J. Anim. Ecol.*, **46**: 543-554.

GAUTAM, R. D., 1986.

Effect of different temperatures and relative humidities on the efficiency of parasitoid *Telenomus remus* Nixon (Hym.: Scelionidae) in the laboratory. *J. Ent. Res.*, **10**: 34-39.

GAUTHIER, N., 1996.

Analyse du superparasitisme chez l'ectoparasitoïde solitaire *Dinarmus basalis* en situation de compétitions intra et interspécifique. Thèse de Doctorat, Tours.

- GAUTHIER, N., MONGE, J. P. & HUIGNARD, J., 1996.**
Superparasitism and host discrimination in the solitary ectoparasitoid *Dinarmus basalis*.
Entom. Exp. Appl., **79**: 91-99.
- GIGA, D. P., & SMITH, R. H., 1983.**
Comparative life history studies of four *Callosobruchus* species infesting cowpeas with special reference to *Callosobruchus rhodesianus* (Pic.) (Coleoptera: Bruchidae).
J. Stored Prod. Res., **19** (4): 189-198.
- GLITHO, A. I., 1990.**
Les Bruchidae ravageurs de *Vigna unguiculata* (Walp) en zone guinéenne. Analyse de la diapause reproductrice chez les mâles de *Bruchidius atrolineatus* Pic.
Thèse de Doctorat, Tours. 100 p.
- GLITHO, A. I. & NUTO, Y., 1987.**
Fluctuation des populations de Bruchidae parasites du niébé (*Vigna unguiculata*) du Nord au Sud du Togo. In: Colloque International sur *Les Légumineuses Alimentaires en Afrique*. 19-22 Novembre 1985, Niamey. pp 224-229.
- GOMEZ-ALVAREZ, L. E., 1980.**
Etudes de quelques aspects de la biologie d'un chalcidien *Dinarmus basalis* nécessaires à l'étude du taux sexuel. Thèse, Université F. Rabelais, Tours. 96 p.
- GBIKPI, P., 1996.**
L'agriculture Burkinabè. Projet d'appui au PASA. CID, Juin 1996. 63 p.
- GROSS, H. R., 1988.**
Effect of temperature, relative humidity, and free water on the number and normalcy of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) emerging from eggs of *Heliothis zea* Boddie (Lepidoptera: Noctuidae). *Envir. Ent.*, **17**: 470-475.
- HAINES, C. P., 1984.**
Biological methods for integrated control of insects and mites in tropical stored products. III: The use of predators and parasites. *Tropical Stored Product Information*, **48**: 17-25.
- HAMILTON, W. D., 1967.**
Extraordinary sex-ratios. *Science*, **156**: 477-488.
- HAMILTON, W. D., 1979.**
Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: Blum, M. S. & N. A. Blum (eds): *Reproductive competition and sexual selection in insects*. pp. 167-220
- HASSEL, M. P. 1978.**
The dynamics of Arthropod Predator-Prey systems. Princeton, New York. 229 p.
- HASSEL, M. P., 1986.**
Parasitoids and population regulation. In: Waage, J. & Greathead, D. (eds), *Insect Parasitoids*. London, Academic Press (*Symp. of the Royal Entom. Soc.* No 13). pp. 201-224
- HASSEL, M. P. & MAY, R. M., 1973.**
Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.*, **42**: 693-726.
- HASSEL, M. P. & MAY, R. M. 1974.**
Aggregation of predators and insects parasites and its effect on stability.
J. Anim. Ecol., **43**: 567-594.
- HETZ, M. & JOHNSON, C. D., 1988.**
Hymenopterous parasites of some bruchid beetles of North and Central America.
J. Stored Prod. Res., **4**: 131-143.

HOLLING, C. S., 1959a.

Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entom.*, **91**: 385-398.

HOLLING, C. S., 1959b.

The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European sawfly. *Can. Entom.*, **91**: 293-320.

HOLLING, C. S., 1965.

The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomol. Soc. of Canada*, **45**: 3-60.

HOLLING, C. S., 1966.

The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomol. Soc. of Canada*, **48**: 1-86.

HOWE, R. N., 1965.

A summary of estimates of optimal and minimal conditions for population increase of some stored product insects. *J. of Stored Prod. Res.* **1**: 177-184.

HOWE, R. C., & CURRIE, J. F., 1964.

Some laboratory observations on the rates of development, mortality, and oviposition of several species of Bruchidae breeding in stored pulses. *Bull. of Entomol. Res.*, **55**: 437-477.

HUIGNARD, J., 1985.

Importance des pertes dues aux insectes ravageurs des graines: problèmes posés par la conservation des légumineuses alimentaires, source de protéines végétales. *Cah. Nutr. Diét.* **XX**, **3**: 193-199.

HUIGNARD, J., LEROI, B., ALZOUMA, I. & GERMAIN, J. F. 1985.

Oviposition and development of *Bruchidius atrolineatus* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) in *Vigna unguiculata* cultures. *Insect Sci. Application*, **6** (6): 691-699.

HUIGNARD, J., MONGE, J. P. & GERMAIN, J. F., 1989.

Influence of thermoperiodic variations on the induction of the reproductive diapause of *Bruchidius atrolineatus* Pic. *In: Regulation of Insect Reproduction IV*. Tonner et al. (eds). pp 197-207.

HUIGNARD, J., DUPONT, P. & TRAN, B., 1990.

Coevolutionary relations between Bruchids and their host plants. The influence on the physiology of the insects. *In: K. Fujii et al. (eds), Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution*. pp. 171-179.

HUIGNARD, J. & MONGE, J. P., 1993.

Lutte biologique contre les Coléoptères ravageurs de niébé (*Vigna unguiculata*) dans les systèmes de stockage en Afrique de l'Ouest. *In: Troisième Conf. Int. sur les ravageurs en Agriculture*. pp. 331-339.

HUTCHISON, W. D., MORATORIO, M. & MARTIN, J. M., 1990.

Morphology and biology of *Trichogrammatoidea bactrae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), imported from Australia as a parasitoid of pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) eggs. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **83**: 46-54.

IDI, A. 1994.

Suivi de l'évolution des populations de bruches et de leurs parasitoïdes dans les systèmes de stockage traditionnel de niébé au Niger. *Thèse de Spécialité, Niamey*. 110 p.

ISHII, T., 1940.

The problem of biological control in Japan. *Proc. 6th Pacif. Sci. Congr.*, **4**: 365-367.

JACKAI, L. E. N. & DAoust, R. A., 1986.

Insect pests of cowpeas. *Annual review of Entomology*, **31**, 95-119.

JERVIS, M. & KIDD, N, 1996.

Population dynamics. In: *Insect Natural Enemies: Practical approaches to their study and evaluation*, Jervis, M. & Kidd, N. (eds). Chapman & Hall, 293-374.

JULIANO, S. A., 1993.

Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. In: Cheineir, S. M. and Gurevitch, J. (eds), *Design and Analysis of Ecological Experiments*. New York, Chapman & Hall, pp. 159-182.

JULIANO, S. A. & WILLIAMS, F. M. 1985.

Further difficulties in the analysis of functional-response experiments and a resolution. *Can. Entomol.*, **117**: 631-640.

JULIANO, S. A. & WILLIAMS, F. M. 1987.

A comparison of methods for estimating the functional response parameters of the random predator equation. *J. Anim. Ecol.*, **56**: 641-653.

KOT, J., 1979.

Analysis of factors affecting the phytophage reduction by *Trichogramma* Westw. species. *Pol. Ecol. Stud.*, **5**: 5-59.

LABEYRIE, V., 1981.

Vaincre la carence protéique par le développement des légumineuses alimentaires et la protection de leurs récoltes contre les bruches. *Food and Nutrition Bulletin*, **3** (1): 24-38.

LAMMERS, P. M. & VAN HUIS, A., 1989.

Uscana lariophaga Steffan (Hym.: Trichogrammatidae), egg parasitoid of the stored insect pests *Callosobruchus maculatus* F, and *Bruchidius atrolineatus* Pic (Coleoptera: bruchidae): population studies in the fields and in storage in Niger. *Proc. of the Intern. conf. on Integrated Pest Management in trop. and subtrop. Ecosystems*. Bad Dürkheim, Germany, 8-15 February 1989, **3**: 1013-1022.

LARSON, A. O. & FISHER, C. K., 1924.

Longevity and fecundity in *Bruchus quadrimaculatus* influenced by different foods. *J. of Agric. Res.*, **29**: 287-305.

LENGA, A., 1991.

La diapause reproductrice chez *Bruchidius atrolineatus* (Pic.): Conséquences physiologiques et évolutives. Analyse de la variabilité des réponses aux facteurs inducteurs de la diapause. Thèse de Doctorat. Université F. Rabelais, Tours. 110 p.

LENGA, A, THIBEAUDEAU, C. & HUIGNARD, J., 1991.

Influence of thermoperiod and photoperiod on reproductive diapause in *Bruchidius atrolineatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Physiol. Entomol.*, **16**: 295-303.

LEVEQUE, L., MONGE, J. P., ROJAS-ROUSSE, D., VAN ALEBEEK, F. & HUIGNARD, J., 1993.

Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* Crw (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* Rond (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* Pic (Coleoptera: Bruchidae). *Oecologia*, **94**: 272-277.

MARECHAL, R. & BAUDOIN, J. P., 1985.

Genetic diversity in Vigna. In: *Cowpea Research, Production and Utilization*. Singh, S. R. & K. O. Rachie (eds). pp. 3-9.

Mc BRIEN, H. & MACKAUER M., 1990.

Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *A. smithi*. *Entomol. Exp. Appl.*, **56**: 145-153.

Mc BRIEN, H. & MACKAUER M., 1991.

Decision to superparasitize based on larval survival: competition between aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *A. smithi*. *Entomol. Exp. Appl.*, **59**: 145-150.

MEMENTO DE L'AGRONOME, 1991.

Le niébé. Quatrième édition. Collection *Techniques rurales en Afrique*. pp 851-853.

MESSENGER, P. S., 1968.

Bioclimatic studies of the aphid parasite *Praon exsoletum*. Effects of temperature on the functional response of females to varying host densities. *Can. Ent.*, **100**: 272-277.

MESSINA, F. J. & RENWICK, J. A. A., 1985.

Dispersal polymorphism of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae): Variation among population in response to crowding. *Ann. of Entom. Soc. of Am.* **78**(2): 201-206.

MITCHELL, R., 1975.

The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecology*, **56**: 696-702.

MONGE, J. P. & GERMAIN, J. F., 1988.

Analyse des stimulations issues de la plante hôte influençant la recherche d'un substrat de ponte et induisant la ponte de *Bruchidius atrolineatus* Pic. (Coléoptère, Bruchidae): Importance des conditions expérimentales. *Insect Sci. Applic.*, **9** (1): 89-94.

MONGE, J. P., GERMAIN, J. F. & HUIGNARD, J., 1988.

Importance des variations sur l'induction de la diapause reproductrice chez *Bruchidius atrolineatus* Pic (Coleoptère, Bruchidae). *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, vol. **9**, No 3: 297-307.

MONGE, J. P., LENGA, A. & HUIGNARD, J., 1989.

Induction of reproductive diapause in *Bruchidius atrolineatus* Pic during the dry season in a sahelian zone. *Entomol. Exp. Appl.*, **53**: 95-104.

MONGE, J. P. & HUIGNARD, J. 1991.

Population fluctuations of two Bruchid species *Callosobruchus maculatus* Fab. and *Bruchidius atrolineatus* Pic. (Coléoptera, bruchidae) and their parasitoids *Dinarmus basalis* (Rond) and *Eupelmus vuilleti* (Cwf) (Hymenoptera, Pteromalidae, Eupelmidae) in a storage situation in Niger. *J. of African Zool.*, **105**, 187-196.

MONGE, J. P., OUEDRAOGO, A. P., PIQUET, S. & HUIGNARD, J., 1991.

Development of two bruchid species *Callosobruchus maculatus* and *Bruchidius atrolineatus* and their larval parasitoids during storage of cowpea seeds, *Vigna unguiculata* Walp, in West Africa. In: F. Fleurat-Lessard & P. Ducom (eds), *Proc. 5th International Working Conf. on Stored-Product Protection*, Bordeaux, France, 9-14 Septembre 1990. Vol. **1**: 151-160.

MONGE, J. P., DUPONT, P., IDI, A. & HUIGNARD, J., 1995.

The consequences of interspecific competition between *Dinarmus basalis* (Rond) (Hym.: Pteromalidae) and *Eupelmus vuilleti* (Cwf) (Hym.: Eupelmidae) on the development of their host populations. *Acta Oecologica* **16** (1): 19-30.

MURDOCH, G. P., 1959.

Africa: its people and their culture history. New York NY. Mc Graw-Hile.

MURDOCH, W. W. & OATEN, A., 1975.

Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.*, **9**: 1-125.

NARANJO, S. E., 1993.

Life history of *Trichogrammatoidea bactrae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae), with emphasis on performance at high temperatures. *Environ. Entomol.*, **22** (5): 1051-1059.

NDOUTOUME-NDONG, A., 1996.

Capacités parasitaires et plasticité comportementale de deux Hyménoptères Eupelmidae (*Eupelmus orientalis* et *Eupelmus vuilleti*) partenaires de la communauté parasitaire des stades larvaires et nymphaux de *Callosobruchus maculatus* (Coléoptère, Bruchidae). Thèse de Doctorat, Tours. 154 p.

NG, N. Q. & MARECHAL, R., 1985.

Cowpea taxonomy, origin and germplasm. In: *Cowpea Research, Production and Utilization*. Singh, S. R. & K. O. Rachie (eds). pp 11-21.

NISHIMURA, K., 1993.

Oviposition strategy of the parasitic wasp *Dinarmus basalis* (Hym: Pteromalidae). *Evol. Ecol.*, **7**: 199-206.

OFUYA, T. I., 1986.

Use of wood ash, dry chili pepper fruits and onion scale leaves for reducing *Callosobruchus maculatus* damage in cowpea seeds during storage. *J. Agric. Sci. Camb.*, **107**: 467-468.

OUEDRAOGO, A. P., 1978.

Etude de quelques aspects de la biologie de *Callosobruchus maculatus* F. (Coléoptère, Bruchidae) et de l'influence des facteurs externes stimulants (plante hôte et copulation) sur l'activité reproductrice de la femelle. Thèse de Doctorat de 3^è cycle, Toulouse. 101 p.

OUEDRAOGO, A. P., 1991.

Le déterminisme du polymorphisme imaginal chez *Callosobruchus maculatus* Fab. (Coléoptère:Bruchidae). Son importance sur la biologie des populations de ce Bruchidae. Thèse de Doctorat d'Etat. Université François Rabelais, Tours. 113 p.

OUEDRAOGO, A. P., 1995.

La bruche du niébé, *Callosobruchus maculatus* F. (Coléoptère, Bruchidae). *Guide Phytosanitaire des cultures du Burkina faso*. pp 100-101.

OUEDRAOGO, A. P. & HUIGNARD, J., 1981.

Polymorphism and ecological reactions in *Callosobruchus maculatus* in Upper Volta. *Series Entomologica*, vol. **19**: 175-184.

OUEDRAOGO, A. P., SOU, S., SANON, A., MONGE, J. P., HUIGNARD, J., TRAN, M. D. & CREDLAND, P. F., 1996.

Influence of temperature and humidity on populations of *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its parasitoid *Dinarmus basalis* (Pteromalidae) in two zones of Burkina Faso. *Bull. of Entom. Res.* (sous presse).

PAVLIK, J., 1992.

The effect of temperature on parasitization activity in *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Zool. Jb. Physiol.*, **96**: 417-425.

PREVETT, P. F., 1961.

Field infestation of cowpea (*Vigna unguiculata*) pods by beetles of the families Bruchidae and Curculionidae in Northern Nigeria. *Bull. Ent. Research*, **52**: 535-545.

PURSEGLOVE, J. W., 1976.

The origin and migration of crops in tropical Africa. In: Harlan, J. R., De Wet, J. M. & Stemler, A. B. L. (eds), *Origin of African plant domestication*. The Hague, Mouton Publishers, 291-309.

RACHIE, K. O., 1985.

Introduction. In: *Cowpea Research, Production and Utilization*.
Singh, S. R. & Rachie, K. O. (eds). John Wiley & Sons.

RASPLUS, J. Y., 1988.

La communauté parasitaire des Coléoptères séminivores de légumineuses dans une mosaïque forêt savane en Afrique de l'Ouest (Lamto-RCI). *Thèse de Doct.*, Paris XI, 437 p.

RASPLUS, J. Y., 1989.

Révision des espèces afrotropicales du genre *Dinarmus* Thomson (Hym: Pteromalidae).
Annls. Soc. Ent. Fr. (N. S.) **25**: 135-162.

READ, D. P., FEENY, P. P. & ROOT, R. B., 1970.

Habitat selection by the aphid parasite *Diaerdiella rapae* and hyperparasite *Chaips brassicae*.
Can. Entomol., **102**: 1561-1578.

RECHAV, Y., 1978.

Biological and ecological studies of the parasitoid *Chelonus inanitus* (Hym.: braconidae) in Israel. III. Effects of temperature, humidity and food on the survival of the adult.
Entomophaga, **23**: 89-94.

RIBA, G. & SILVY, C., 1989.

Combattre les ravageurs des cultures. Enjeux et Perspectives. INRAN, Paris. 228 p.

RICHERSON, J. V. & BORDEN, J. H., 1972.

Host finding by heat in *Coeloides brunneri* (Hymenoptera: Braconidae).
Can. Entomol., **104**: 1877-1881.

ROBERT, P., 1984.

Contribution à l'étude la bruche de l'arachide: *Caryedon serratus* (Col.: Bruchidae) sur ses différentes plantes hôtes. *Thèse de Doctorat de 3è cycle*, Tours. 122 p.

ROJAS-ROUSSE, D., 1981.

Conséquences d'une augmentation des températures dans un cycle thermopériodique sur la reproduction d'entomophages parasitoïdes. *Bull. Soc. Zool. de Fr.*, **106** (4): 407-417.

ROJAS-ROUSSE, D., DOURY, G., TERRASSE, C. & KHALMES, R., 1995.

Behavioural plasticity in the stinging act of female ectoparasitoids. *Phys. Ent.*, **20**: 147-154.

ROOT, R. B., 1973.

Organisation of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica olearacea*). *Ecological Monographs* **43**: 95-124.

ROYAMA, T., 1990.

Simulation of Professor UTIDA's classic experiment on an interaction between the Azuki bean weevil and its parasitic wasp. In: Fujii K. et al. (eds), *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution*. Kluwer Academic Publ., 387-394.

SAGNIA, S. B. & SCHUTTE, 1992.

Le système de stockage du niébé en milieu villageois dans l'état de Kano, Nigéria.
Sahel PV Info, **46**: 6-15.

SALT, G., 1961.

Competition among insect parasitoids. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **15**: 96-119.

SANO-FUJII, I., 1984.

Effect of bean water content on the production of active form of *Callosobruchus maculatus* F. (Coleoptera: Bruchidae). *J. Stored Prod. Research*, **20** (3): 153-161.

SANON, A. 1993.

Observation des pontes de *Bruchidius atrolineatus* PIC. et de *Callosobruchus maculatus* FAB. (Coléoptères, Bruchidae) sur les gousses de *Vigna unguiculata* WALP dans les cultures. Suivi de l'évolution des populations de ces Bruchidae et de leurs parasitoïdes dans un système expérimental de stockage du niébé. *Mémoire de fin d'études IDR, Ouagadougou*. 107 p.

SANON, A., 1995.

Incidence du développement de *Dinarmus basalis* Rond. (Hym.: Pteromalidae) sur l'évolution des populations de *Callosobruchus maculatus* Fab. (Coléoptère: Bruchidae) à l'intérieur de systèmes expérimentaux de stockage du niébé (*Vigna unguiculata* Walp). *Mémoire de DEA, Université de Ouagadougou*. 58 p.

SCHULTEN, G. G. M. & ADAMS, J. M., 1978.

Losses caused by insects, mites and microorganisms. *In*: Postharvest grain loss assesment methods. Harris, K. L. & Lindblad (eds.). 193 p.

SHOOF, H. F., 1941.

The effects of various relatives humidities on the life processes of the southern cowpea weevil, *C. maculatus* (Fab.) (Col.: Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.*, **20** (3): 153-161.

SINHA, R. N., 1973.

Interrelations of physical, chemical and biological variables in the deterioration of stored grains. *In*: Sinha, R. N. & Muvi, W. E. (eds), *Grain storage part of system*. Wesport Avi.

SINGH, S. R. & ALLEN, D. J., 1979.

Cowpea pests and diseases. Ibadan, Nigeria. *Manual series 2*, 119 p.

SINGH, S. R. & JACKAI, L. E. N., 1985.

Insect pests of cowpeas in Africa. *In*: *Cowpea Research, Production and Utilization*. Singh, S. R. & K. O. Rachie (eds). pp. 65-101.

SMARTT, J, 1964.

Pulses in human nutrition. *In*: *Tropical pulses*. Longman, London. pp 96-104.

SMITH, H. S., 1919.

On some phases of insect control by the biological method. *Journal of Economical Entomology*, **12**: 288-292.

SMITH, L., 1992.

Effect of temperature on life history characteristics of *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitizing maize weevil larvae in corned kernels. *Environ. Entomol.*, **21**: 877-887.

SMITH, L., 1993.

Effect of humidity on life history characteristics of *Anisopteromalus calandrae* parasitizing maize weevil larvae in corned kernels. *Environ. Entomol.*, **22** (3): 618-624.

SMITH, L., 1994.

Temperature influences functional response of *Anisopteromalus calandrae* parasitizing maize weevil larvae in shelled corn. *Annals of Entom. Soc. of Am.*, **87** (6): 849-855.

SMITH, L. & PRESS, J. W., 1992.

Functional response of *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae): influence of host numbers versus host density. *J. Entomol. Sci.*, **27**: 375-382.

SMITH, S. M. & HUBBES, M., 1987.

Strains of the egg parasitoid *Trichogramma minutum* Riley II. Utilization for release against the spruce budworm. *J. Appl. Entomol.*, **102**: 81-93.

SOU, S., 1994.

Etude de la contamination des gousses de niébé à la récolte par les bruches et leurs parasitoïdes. Contrôle biologique des populations de *Callosobruchus maculatus* Fab. par *Dinarmus basalis* Rond. (Hym.: Pteromalidae) en conditions de stockage expérimental. *Mémoire de fin d'études IDR, Ouagadougou*. 58 p.

STAMOPOULOS, D. & HUIGNARD, J., 1980.

L'influence des diverses parties de la graine de haricot *Phaseolus vulgaris* sur le développement des larves d'*Acanthoscelides obtectus*. *Entom. Exp. & Appl.* **28**: 38-46.

STANTON, W. R., 1970.

Les légumineuses à graines en Afrique. Publ. FAO. 199 p.

STEELE, W. M., 1976.

Cowpeas, *Vigna unguiculata*. In: Simmonds N. W. (ed.), *Evolution of Crop Plants*. 183-185.

STONER, A. & RICHARD, E. W., 1974.

Copidosoma truncatellum (Hymenoptera: Encyrtidae): Effect of temperature on the developmental rate, duration of emergence, and longevity. *Envir. Ent.*, **3** (6): 957-960.

TERRASSE, C., 1986.

Mise en évidence et hypothèse de régulation du stade de l'hôte, *Callosobruchus maculatus* F (Col., Bruchidae) et de sa taille sur le taux sexuel d'un de ses parasitoïdes *Bruchocida vuilleti* Crwf (Hym., Eupelmidae). *Thèse, Université F. Rabelais, Tours*. 187 p.

TERRASSE, C & ROJAS-ROUSSE, D., 1986.

Distribution de la ponte et évitement du superparasitisme chez l'hyménoptère solitaire *Bruchocida vuilleti*, parasite des stades larvaires de son hôte, *Callosobruchus maculatus* F. (Col., Bruchidae). *J. Appl. Entomol.*, **101**: 243-256.

TERRASSE, C., NOWBAHARI, B. & ROJAS-ROUSSE, D., 1996.

Sex ratio regulation in the wasp *Eupelmus vuilleti* Crwf (Hymenoptera: Eupelmidae), an ectoparasitoid of bean weevil larvae. *J. of Insect Behav.*, **9** (2): 251-263.

THANTHIANGA, C. & MITCHELL, R., 1988.

Vibrations mediate prudent resource exploitation by competing larvae of the bruchid bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.*, **44**: 15-21.

TRICAULT, Y., 1995.

Influence de la température et de l'hygrométrie sur l'évolution du système hôte-parasitoïde: cas des espèces tropicales *Callosobruchus maculatus* et *Dinarmus basalis*. *Rapport de D.E.A, Université François Rabelais, Tours*, 28 p.

TUDA, M. & SHIMADA, M., 1995.

Developmental schedules and persistence of experimental host-parasitoid systems at two different temperatures. *Oecologia*, **103**: 283-291.

UTIDA, S., 1954.

"Phase" dimorphism observed in the laboratory population of the cowpea weevil, *Callosobruchus quadrimaculatus* Jap. *J. Appl. Zool.*, **18**: 161-168.

UTIDA, S., 1972.

Density dependent polymorphism in the adult of *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.* **8**: 111-126.

VAN ALEBEEK, F. A. N. 1991.

Interspecific host discrimination by two solitary ectoparasitoids of immature stages of Bruchidae. *Med. Fac. Landbouww Rijksuniv gent*, **56/3b**: pp 1011-1020.

VAN ALEBEEK, F. A. N., 1995.

The functional response of *Uscana lariophaga* Steffan (Hym.: Trichogrammatidae) under different egg distributions of its host *callosobruchus maculatus* F. (Col.: Bruchidae). *Proc. of the 6th Working Conf. on Stored-product Protection- Vol. 2*: 1152-1157.

VAN ALEBEEK, F. A. N, ROJAS-ROUSSE, D. & LEVEQUE, L. 1993.

Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomol. Exp. Appl.*, **69**: 21-31.

VAN ALPHEN, J. J. M. & NELL, W., 1982.

Superparasitism and host discrimination by *Asobara tabida* Nees (Braconidae: Alysiinae), a larval parasitoid of Drosophilidae. *The Neth. J. of Zool.*, **32**: 232-260.

VAN ALPHEN, J.J.M. & VISSER, M. E., 1990.

Superparasitism as an adaptative strategy for insect parasitoids. *Annual Rev. Ent.*, **35**: 59-79.

VAN HUIS, A. 1991.

Biological methods of Bruchid control in the tropics: a review. *Ins. Sci. Ap.*, **12** (1,2,3): 87-102.

VAN HUIS, A., KAASHOEK, N. K. & LAMMERS, P. M., 1990.

Uscana lariophaga (Hym.: Trichogrammatidae), egg parasitoid of two Bruchid species of cowpea in West Africa. *Proc. Exp. & Appl. Entomol.*, N.E.V. Amsterdam, Vol. 1: 101-106.

VAN HUIS, A., KAASHOEK, N. K. & MAES, H. M., 1991a.

Biological control of bruchids (Col.: Bruchidae) in stored pulses by using egg parasitoids of the genus *Uscana* (Hym.: Trichogrammatidae): a review. In: *Proc. of the first Intern. Working Conf. on stored-prod. Protection*, F. Fleurat-Lessard & P. Ducom (eds). September 9-14, 1990, Bordeaux France, **2**: 99-108.

VAN HUIS, A., WIJKAMP, M. G., LAMMERS, P. M., KLEIN GOLDEWIJK, C. G. M., SEETERS, VAN J. H. & KAASHOEK, N. K., 1991b.

Uscana lariophaga (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of bruchid beetle (Coleoptera: Bruchidae) storage pests in west Africa: host-age and host-species selection. *Bull. of Entom. Res.*, **81**: 65-75.

VAN HUIS, A, ARENDSE, P. W., SCHILTHUISEN, M., WIEGERS, P. P., HEERINGS, H., HULSHOF, M. & KAASHOEK, N. K., 1994.

Uscana lariophaga, egg parasitoid of bruchid beetle storage pests of cowpea in West Africa: the effect of temperature and humidity. *Entomol. Exp. Appl.*, **70**: 41-53.

VAN LENTEREN, J. C., 1986.

Evaluation, mass production, quality control and release of entomophagous insects. In: *Biological Plant and Health protection*, K. Fanz (ed.). *Fortschritte der Zoologie* **32**: 31-56.

VAN LENTEREN, J. C. & BAKKER, K. 1976.

Functional responses in invertebrates. *Neth. J. of Zool.*, **26**, 567-572.

VAN LENTEREN, J. C. & BAKKER, K. 1978.

Behavioural aspects of the functional responses of a parasite (*pseudeucoila bochei* Weld) to its host (*Drosophila melanogaster*). *Neth. J. of Zool.*, **28** (2): 213-233.

VAN LENTEREN, J. C. & WOETS, J., 1988.

Biological and integrated pest control in greenhouses. *Ann. Rev. Entomol.*, **33**: 239-269.

VET, L. E. M., MEYER, M., BAKKER, K. & VAN ALPHEN, J.J.M, 1984.

Intra and interspecific discrimination in *Asobara* larval endoparasitoid of Drosophilidae: comparison between closely related and less closely related species. *Anim. Behav.*, **32**: 871-874.

- VIAUD, P., 1983.**
La protection des légumineuses contre les bruches (Col.). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **88**: 241-249.
- VINSON, S. B., 1976.**
Host selection by insect parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.*, **21**: 109-133.
- VINSON, S. B., 1984.**
Parasitoid-host relationships in chemical ecology of insects. Bell W. J. & R. T. Cardé (eds), pp 205-233.
- VISSER, M. E. & DRIESSEN, G., 1991.**
Indirect mutual interference in parasitoids. *Netherlands J. of Zool.*, **41**: 214-227.
- WAAGE, J. K. & HASSEL, M. P., 1982.**
Parasitoids as biological control agents-A fundamental approach. *Parasit.* **84**: 241-268.
- WAI, K. M. & FUJII, K., 1990.**
Sex-ratio determination in three wasp species ectoparasitic on bean weevil larvae. In: Fujii, K., et al. (eds), *Bruchids and Legumes: Econ., Ecol. and Coevol.*, 331-340.
- WILKES, A., 1959.**
Effects of high temperatures during postembryonic development on the sex-ratio of an arrhenotokous insect, *Dahlbominus fuliginosus* (Nees) (Hymenoptera: Eulophidae). *Can. J. Gen. Cytol.*, **1**: 102-109.
- WILKES, A., 1963.**
Environmental causes of variation in the sex-ratio of an arrhenotokous insect, *Dahlbominus fuliginosus* (Nees) (Hymenoptera: Eulophidae). *Can. Ent.*, **95**: 183-202.
- WILLIAMS, R. N. & FLOYD, E. H., 1971.**
Effect of two parasites, *Anisopteromalus calandrae* and *Choetospila elegans*, upon populations of the maize weevil under laboratory and natural conditions. *J. of Econ. Entomol.*, **64** (6): 1407-1408.
- WILLMER, P. G., 1982.**
Microclimate and the environmental physiology of insects. *Adv. Insect Phys.*, **16**: 1-57.
- YADAV, R. P. & CHAUDHARY, J. P., 1987.**
Effect of temperature and relative humidity on longevity and development of the parasitoid, *Tetrastichus pyrillae* Crawford (Hymenoptera: Eulophidae). *Insect Sci. Appl.*, **8**: 39-41.
- YADAV, R. P. & CHAUDHARY, J. P., 1988.**
Studies on the combined effects of constant temperature and relative humidity on progeny production and sex ratio of *cheiloneurus pyrillae* Mani, an egg parasitoid of *Pyrilla perpusilla* Walker. *Beitr. Entomol.*, **38**: 233-238.
- YAMAMOTO, I., 1990.**
Chemical ecology of Bruchids. In Fujii K. et al. (eds), *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution*, 53-62.

ANNEXES

ANNEXE I: Effets de l'association du niébé au sorgho ou au mil sur l'évolution des densités d'insectes récoltés dans les bourgeons foliaires (pucerons) et dans les fleurs de niébé.

JAS	Trt	Densités/10 bourgeons		JAS	Trt	Densités pour 10 fleurs (1995)	
		1994	1995			Thrips	Larves Lépidoptères
28	VP	111,50 a ¹	93,75 a	47	VP	50,75 a	4,25 a
	VPS/VPM	123,85 a	102,75 a		VPM	55,50 a	5,25 a
	VT	86,25 b	20,00 b		VT	-	-
	VTS/VTM	70,25 b	22,50 b		VTM	-	-
35	VP	111,75 a	135,50 a	54	VP	61,00 a	3,25 a
	VPS/VPM	117,00 a	126,75 a		VPM	76,00 a	2,25 a
	VT	51,25 b	72,00 b		VT	-	-
	VTS/VTM	50,00 b	54,75 b		VTM	-	-
42	VP	34,75 b	73,25 a	61	VP	81,25 a	6,25 a
	VPS/VPM	64,0 a	82,50 a		VPM	93,25 a	2,25 b
	VT	30,50 b	54,25 a		VT	18,25 b	0,75 c
	VTS/VTM	9,25 c	60,75 a		VTM	15,00 b	0,25 c
49	VP	55,25 a	34,25 a	68	VP	114,25 a	2,50 a
	VPS/VPM	47,50 a	32,00 a		VPM	60,00 b	1,50 a
	VT	22,00 b	22,25 ab		VT	19,25 c	0,75 b
	VTS/VTM	23,50 b	14,75 b		VTM	19,25 c	0,25 b
56	VP	14,00 b	45,25 a	75	VP	79,75 a	1,00 c
	VPS/VPM	29,00 a	13,75 b		VPM	45,25 b	0,75 c
	VT	17,75 b	17,75 b		VT	73,75 a	4,75 a
	VTS/VTM	9,75 b	51,50 a		VTM	31,75 b	2,50 b
63	VP	11,00 b	16,75 b	82	VP	-	-
	VPS/VPM	14,75 ab	5,25 c		VPM	-	-
	VT	26,75 a	21,50 ab		VT	73,75 a	3,75 a
	VTS/VTM	15,25 ab	38,75 a		VTM	30,25 b	1,25 b
70	VP	0,75 d	4,50 b	89	VP	-	-
	VPS/VPM	1,75 c	5,25 b		VPM	-	-
	VT	4,25 a	7,25 ab		VT	68,25 a	1,75 a
	VTS/VTM	2,75 b	10,00 a		VTM	21,50 b	0,75 b
77	VP	2,50 a	2,25 a				
	VPS/VPM	2,25 a	3,00 a				
	VT	1,50 a	4,50 a				
	VTS/VTM	3,75 a	3,75 a				

Les moyennes situées dans la même colonne, pour la même date et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

JAS= nombre de jours après semis

Larves de Lépidoptères = *Maruca testulalis* (Pyralidae)

ANNEXE II: Effets de l'association du niébé au sorgho sur l'évolution des densités des principaux ordres d'insectes nuisibles capturés au filet fauchoir sur les plants de niébé en 1994.

Densités moyennes d'insectes pour 25 coups de filet fauchoir									
JAS	Trt	Coléopt.	Jassidés	Hétéropt.	JAS	Trt	Coléopt.	Jassidés	Hétéropt.
28	VP	1,00 a ¹	5,25 a	0,25 a	63	VP	13,00 a	8,50 a	6,00 a
	VPS	1,00 a	4,00 a	0,00 a		VPS	7,25 b	4,25 b	3,25 b
	VT	0,75 a	2,50 a	0,25 a		VT	10,00 ab	11,25 a	0,75 c
	VTS	1,00 a	3,50 a	0,25 a		VTS	8,25 b	5,75 b	1,00 c
35	VP	1,50 a	4,00 a	0,50 a	70	VP	10,50 ab	8,75 a	7,50 a
	VPS	1,50 a	4,50 a	0,25 a		VPS	4,75 c	4,75 b	3,00 b
	VT	2,00 a	2,25 b	0,00 b		VT	15,50 a	9,00 a	3,25 b
	VTS	0,75 a	2,50 b	0,00 b		VTS	7,00 b	4,00 b	1,50 c
42	VP	4,00 a	8,50 a	1,25 a	77	VP	10,25 a	6,50 a	6,00 a
	VPS	1,75 b	8,50 a	1,50 a		VPS	4,25 b	2,75 b	3,25 b
	VT	3,50 a	5,75 b	0,25 b		VT	12,75 a	7,50 a	3,25 b
	VTS	2,50 ab	3,75 b	0,00 b		VTS	5,50 b	3,00 b	1,75 c
49	VP	6,25 a	9,00 a	4,50 a	84	VP	-	-	-
	VPS	3,00 b	6,50 bc	2,00 b		VPS	-	-	-
	VT	5,50 a	6,25 bc	0,75 c		VT	10,25 a	5,50 a	5,00 a
	VTS	2,50 b	4,00 c	0,50 c		VTS	4,75 b	2,00 b	2,25 b
56	VP	13,00 a	11,25 a	4,75 a	91	VP	-	-	-
	VPS	5,50 b	6,00 b	1,75 b		VPS	-	-	-
	VT	7,50 ab	9,50 a	0,00 c		VT	9,00 a	8,75 a	5,25 a
	VTS	3,75 c	5,75 b	0,25 c		VTS	4,25 b	4,50 b	3,00 b

Les moyennes situées dans la même colonne, pour la même date et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

JAS= nombre de jours après semis

Les principales familles qui composent les ordres d'insectes nuisibles dont les densités figurent dans le tableau ci-dessus sont:

- pour les Coléoptères: Curculionidae, Meloidae, autres Coléoptères
- pour les Hétéroptères: Coreidae, Pentatomidae

Les Jassidés sont des Homoptères du genre *Empoasca*

ANNEXE III: Effets de l'association du niébé au mil sur l'évolution des densités des principaux ordres d'insectes nuisibles capturés au filet fauchoir sur les plants de niébé en 1995.

Densités moyennes d'insectes pour 25 coups de filet fauchoir									
JAS	Trt	Coléopt.	Jassidés	Hétéropt.	JAS	Trt	Coléopt.	Jassidés	Hétéropt.
28	VP	0,00 a ¹	0,50 a	0,00 a	63	VP	8,50 a	8,75 ab	6,00 a
	VPM	0,50 a	0,50 a	0,25 a		VPM	3,75 b	6,75 b	6,50 a
	VT	0,00 a	0,75 a	0,50 a		VT	6,75 ab	11,75 a	3,25 b
	VTM	0,00 a	1,00 a	0,00 a		VTM	4,00 b	6,25 b	6,25 a
35	VP	0,75 a	1,50 a	0,00 b	70	VP	5,50 a	1,75 c	15,25 a
	VPM	0,75 a	2,00 a	1,25 a		VPM	4,25 a	4,25 b	6,75 b
	VT	0,00 a	0,50 a	0,00 b		VT	6,25 a	8,25 a	1,50 c
	VTM	0,25 a	1,00 a	0,50 b		VTM	2,75 b	4,75 b	3,00 c
42	VP	4,50 a	8,75 a	0,50 a	77	VP	6,75 a	2,75 b	7,25 a
	VPM	1,50 b	1,75 b	0,00 a		VPM	3,00 b	2,25 b	2,75 c
	VT	0,50 b	0,00 c	0,00 a		VT	5,75 a	6,75 a	4,25 b
	VTM	1,00 b	1,50 b	0,25 a		VTM	2,50 b	3,50 b	1,75 c
49	VP	5,00 a	9,00 a	0,50 a	84	VP	-	-	-
	VPM	3,50 ab	2,00 c	0,25 a		VPM	-	-	-
	VT	1,00 b	10,25 a	0,50 a		VT	5,75 a	12,50 a	4,00 a
	VTM	2,50 b	5,00 b	0,50 a		VTM	5,25 a	10,25 a	3,25 a
56	VP	10,50 a	11,50 a	7,50 a	91	VP	-	-	-
	VPM	4,00 b	6,50 b	3,25 b		VPM	-	-	-
	VT	6,25 b	11,75 a	2,50 b		VT	2,25 a	10,50 a	5,25 a
	VTM	2,25 c	6,25 b	3,00 b		VTM	2,00 a	6,25 b	3,75 a

Les moyennes situées dans la même colonne, pour la même date et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

JAS= nombre de jours après semis

Les principales familles qui composent les ordres d'insectes nuisibles dont les densités figurent dans le tableau ci-dessus sont:

- pour les Coléoptères: Curculionidae, Meloidae, autres Coléoptères
- pour les Hétéroptères: Coreidae, Pentatomidae

Les Jassidés sont des Homoptères du genre *Empoasca*

ANNEXE IV: Effets de l'association du niébé au sorgho sur l'évolution des densités des principaux ordres d'insectes utiles capturés au filet fauchoir sur les plants de niébé en 1994.

Densités moyennes d'insectes pour 25 coups de filet fauchoir									
JAS	Trt	Prédateurs	Parasitoïde	Total	JAS	Trt	Prédateurs	Parasitoïde	Total
28	VP	0,25 a ¹	0,50 a	0,75 a	63	VP	1,00 b	2,50 b	3,50 c
	VPS	0,00 a	0,50 a	0,50 a		VPS	3,50 a	5,50 a	9,00 a
	VT	0,00 a	0,50 a	0,50 a		VT	1,00 b	2,25 b	3,25 c
	VTS	0,25 a	0,25 a	0,50 a		VTS	2,75 a	2,50 b	6,25 b
35	VP	0,50 a	0,00 a	0,50 a	70	VP	0,00 c	1,50 b	1,50 c
	VPS	0,75 a	0,50 a	1,25 a		VPS	1,25 b	4,25 a	5,50 b
	VT	0,50 a	0,25 a	0,75 a		VT	1,25 b	1,75 b	3,00 c
	VTS	0,75 a	0,25 a	1,00 a		VTS	3,25 a	4,75 a	8,00 a
42	VP	0,75 a	1,00 a	1,75 a	77	VP	0,50 b	1,50 b	2,00 b
	VPS	1,25 a	1,25 a	1,50 a		VPS	2,75 a	2,50 b	5,25 a
	VT	1,00 a	1,75 a	2,75 a		VT	0,75 b	1,75 b	2,50 b
	VTS	0,75 a	1,25 a	2,00 a		VTS	2,50 a	3,75 a	6,25 a
49	VP	1,50 a	1,00 b	2,50 b	84	VP	-	-	-
	VPS	2,50 a	2,50 ab	5,00 a		VPS	-	-	-
	VT	1,25 a	1,00 b	2,25 b		VT	0,75 b	1,25 b	2,00 b
	VTS	3,00 a	3,25 a	6,25 a		VTS	1,75 a	3,25 a	5,00 a
56	VP	2,00 a	1,50 b	3,50 b	91	VP	-	-	-
	VPS	3,00 a	3,25 a	6,25 a		VPS	-	-	-
	VT	1,50 a	0,75 c	2,25 b		VT	0,25 b	1,00 b	1,25 b
	VTS	2,75 a	1,50 b	4,25 ab		VTS	1,25 a	3,25 a	4,50 a

Les moyennes situées dans la même colonne, pour la même date et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

JAS= nombre de jours après semis

Les insectes utiles dont les densités figurent dans le tableau ci-dessus sont constitués par les ordres suivants:

- Coléoptères prédateurs (Carabidae, Staphilinidae, Coccinelidae)
- Hétéroptères prédateurs (Nabidae)
- Hyménoptères parasitoïdes (Chalcidoidea, Tachinidae, Ichneumonidae, Braconidae)

ANNEXE V: Effets de l'association du niébé au mil sur l'évolution des densités des principaux ordres d'insectes utiles capturés au filet fauchoir sur les plants de niébé en 1995.

Densités moyennes d'insectes pour 25 coups de filet fauchoir									
JAS	Trt	Prédateurs	Parasitoïde	Total	JAS	Trt	Prédateurs	Parasitoïde	Total
28	VP	0,00 a ¹	1,00 a	1,00	63	VP	1,00 b	7,50 b	8,50 b
	VPM	0,00 a	0,75 a	0,75		VPM	3,25 a	15,25 a	18,50 a
	VT	0,00 a	0,75 a	0,75		VT	1,25 b	3,75 c	5,00 b
	VTM	0,00 a	0,25 a	0,25		VTM	1,50 b	13,00 a	14,50 a
35	VP	0,00 a	1,75 a	1,75 a	70	VP	0,25 b	10,50 a	10,75 a
	VPM	0,00 a	1,00 a	1,00 ab		VPM	1,00 b	10,25 a	11,25 a
	VT	0,00 a	0,75 a	0,75 b		VT	0,50 b	5,25 b	5,75 b
	VTM	0,50 a	1,50 a	2,00 a		VTM	2,50 a	10,00 a	12,50 a
42	VP	0,25 b	0,50 a	0,75 b	77	VP	0,75 b	3,00 b	3,75 b
	VPM	1,50 a	1,75 a	2,25 a		VPM	2,50 a	6,75 a	9,25 a
	VT	0,00 b	0,50 a	0,50 b		VT	0,50 b	8,75 a	9,25 a
	VTM	0,75 b	1,50 a	2,25 a		VTM	0,50 b	7,25 a	7,75 a
49	VP	0,75 b	2,25 a	3,00 b	84	VP	-	-	-
	VPM	3,00 a	3,75 a	6,75 a		VPM	-	-	-
	VT	0,75 b	0,75 b	1,50 c		VT	0,00 a	6,50 b	6,50 b
	VTM	3,00 a	2,00 a	5,00 a		VTM	0,25 a	15,50 a	15,75 a
56	VP	0,00 b	5,25 b	5,25 b	91	VP	-	-	-
	VPM	1,50 a	14,50 a	16,00 a		VPM	-	-	-
	VT	1,25 a	2,75 c	4,00 b		VT	0,50 a	6,25 a	6,75 a
	VTM	2,75 a	7,25 b	10,00 a		VTM	0,75 a	6,25 a	7,00 a

Les moyennes situées dans la même colonne, pour la même date et suivies de lettres alphabétiques différentes sont significativement différentes. Analyse par le test de Newman-Keuls, $\alpha = 0,05$.

JAS= nombre de jours après semis

Les insectes utiles dont les densités figurent dans le tableau ci-dessus sont constitués par les ordres suivants:

- Coléoptères prédateurs (Carabidae, Staphilinidae, Coccinelidae)
- Hétéroptères prédateurs (Nabidae)
- Hyménoptères parasitoïdes (Chalcidoidea, Tachinidae, Ichneumonidae, Braconidae)

ANNEXE VI: Effets de l'association du niébé au sorgho ou au mil sur les rendements des cultures

Rendements moyens en gousses (niébé) et en grains (céréales) en Kg/ha								
	Monoculture				Association culturale			
	V. P.	V. T.	Sorgho	Mil	Sorgho	Mil	V. P.	V. T.
V. Précoce	325,09				183,65	260,89		
V. Tardive		409,97			135,13	328,13		
Sorgho			1000,48				1075,29	1028,92
Mil				689,50			790,34	777,20

VT = variété tardive VP = variété précoce

ANNEXE VII: Effets de l'association du niébé au sorgho ou au mil sur les LER

	Sorgho		Mil	
	LER	Bilan association	LER	Bilan association
Variété Précoce	1,640	+ 64,0 %	1,948	+ 94,8 %
Variété Tardive	1,357	+ 35,7 %	1,927	+ 92,7 %

Le rendement est estimé sur deux lignes de semis et calculé par la formule:

$$R = \frac{10\,000}{12 \times y} \times \frac{(n + 1)}{n} \times P$$

avec: y = largeur de l'interligne; n = nombre de plantes sur les 2 lignes

P = production en Kg des 2 lignes

Le LER ou Land Equivalent Ratio est déterminé par:

$$LER = \frac{Aa}{Am} + \frac{Ba}{Bm}$$

Aa = rendement de la culture A en association avec la culture B

Am = rendement de la culture A en monoculture

Ba = rendement de la culture B en association avec la culture A

Bm = rendement de la culture B en monoculture

Lorsque LER > 1, le bilan du système d'association est globalement positif