

Développement et fécondité de *Stethorus madecassus* Chazeau (Coléoptères, Coccinellidae), élevé en conditions extérieures dans le sud-ouest de Madagascar

J. CHAZEAU

Laboratoire de Zoologie appliquée
Mission ORSTOM à Tananarive
B.P. 434, Tananarive, Madagascar

RÉSUMÉ

Une étude de la biologie de *S. madecassus* élevé dans les conditions extérieures a été faite à Tuléar (sud-ouest de Madagascar) pendant la saison cotonnière 1971-1972. Le développement préimaginal le plus rapide a été observé en janvier. On peut admettre la succession de six ou sept générations de *S. madecassus* entre novembre et juin. Aucune différence sensible n'a pu être constatée entre la longévité et la fécondité journalière des femelles des générations de janvier et d'avril.

ABSTRACT

The biology of *S. madecassus* reared in outside conditions has been studied in Tulear (south-west of Madagascar) in 1971-1972 during the growing season of cotton. The shortest preimaginal development period stands in January. Six or seven generations can take place between November and June. No sensible difference could be observed between longevity and daily fecundity of females of the January and April generations.

Dans une étude précédente (GUTIERREZ et CHAZEAU, 1972), les grands traits de la biologie de *Stethorus madecassus* Chazeau, élevé dans un insectarium simulant les conditions moyennes d'une saison chaude dans le sud-ouest de Madagascar, ont été définis et rapprochés des caractéristiques de sa proie *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens, *Tetranychidae*), élevée dans les mêmes conditions.

Ces données sont complétées par le présent travail, effectué à Tuléar (sud-ouest de Madagascar) dans les conditions extérieures. Les essais ont eu lieu pendant la saison cotonnière réelle, de novembre 1971 à juin 1972.

1. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1.1. CONDITIONS GÉNÉRALES

La souche de *Stethorus* provient d'une population prédatrice locale, observée dans une plantation de manioc non traitée où elle s'attaque à *T. neocaledonicus*. La souche de tétranyques proies, entretenue sur *Phaseolus*, provient de la même parcelle. Les besoins supplémentaires sont couverts par le prélèvement de *T. neocaledonicus* sur des papayers voisins.

Les élevages sont installés à l'extérieur, protégés des intempéries par un toit et des prédateurs (en particulier des fourmis) par un fin grillage et des barrières de glu.

L'enregistrement des conditions climatiques (température et hygrométrie) se fait sous un abri météorologique classique installé à proximité immédiate. L'hygrométrie moyenne varie relativement peu pendant la période d'observation, et le dispositif expérimental supprime l'effet mécanique de la pluie. La température est donc le seul facteur climatique important variant pendant les essais.

Les résultats sont donnés avec un coefficient de sécurité de 95%.

1.2. ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT PRÉIMAGINAL

La technique, exposée en détail dans la note précédemment citée, utilise des plaques de plexiglass entre lesquelles sont disposées les feuilles qui supportent l'élevage. Le substrat employé est la feuille de pois du Cap, *Phaseolus lunatus* L.

Le contrôle de l'évolution des stades préimaginaux est effectué toutes les huit heures. Les résultats acquis antérieurement en insectarium donnant une durée de génération $T = 28,8$ jours, un essai est mené chaque mois de novembre à juin, de façon à couvrir l'ensemble de la saison cotonnière.

1.3. ÉTABLISSEMENT DE LA TABLE DE VIE

La méthode suivie est celle déjà employée pour l'étude en insectarium. Les femelles sont accouplées 24 heures après la mue imaginale, et sont en présence d'un mâle pendant toute l'étude. Le nombre d'œufs déposés est relevé chaque jour à heure fixe. Les résultats antérieurs conduisent à admettre que ces œufs donneront autant de mâles que de femelles, quel que soit l'âge de la mère.

Afin d'établir si des différences sensibles du potentiel reproducteur peuvent être observées pendant la période d'étude (janvier à juin), deux essais distincts ont été menés : l'un débutant le 6 janvier et portant sur 18 femelles, l'autre débutant le 28 mars et portant sur 15 femelles. L'étude d'une femelle du second essai, qui a vécu 134 jours, a été achevée en insectarium à Tananarive.

2. RÉSULTATS

2.1. DURÉE DU DÉVELOPPEMENT PRÉIMAGINAL

Le tableau I présente la durée des différents stades préimaginaux au cours des huit essais mensuels. La figure 1 met en relation cette durée et la température moyenne enregistrée pendant l'essai. Il existe entre cette température et la durée totale du développement préimaginal une forte corrélation négative : $r = -0,9$. De l'œuf à l'adulte, le développement le plus court est observé en janvier (11 jours). Il atteint près du double en juin (20,8 jours). Cette augmentation est sensible sur tous les stades.

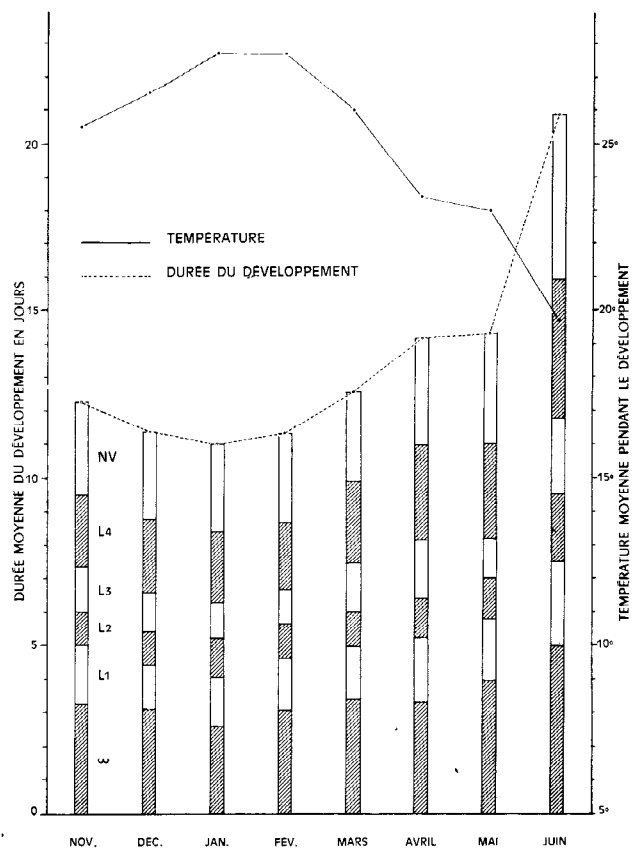


Fig. 1. — Evolution de la durée des stades du développement préimaginal de *S. madecassus* pendant la saison cotonnière. Mise en parallèle de cette évolution avec celle de la température moyenne pendant le développement

TABEAU I

ÉVOLUTION DE LA DURÉE DU DÉVELOPPEMENT PRÉIMAGINAL DE *STETHORUS MADECASSUS* A TULÉAR, PENDANT LA SAISON COTONNIÈRE (durée de chaque stade exprimée en jours)

Mois	Effectif	Œuf	Stade L1	Stade L2	Stade L3	Stade L4	Nymphe	Ensemble des stades
Novembre	19	3,2	1,8	1,0	1,4	2,1	2,8	12,3 ± 0,4
Décembre	23	3,1	1,3	1,0	1,2	2,2	2,6	11,4 ± 0,3
Janvier	23	2,6	1,5	1,1	1,1	2,1	2,6	11,0 ± 0,2
Février	20	3,1	1,5	1,1	1,0	2,0	2,6	11,3 ± 0,2
Mars	28	3,4	1,6	1,1	1,4	2,4	2,7	12,6 ± 0,3
Avril	42	3,3	1,9	1,2	1,8	2,8	3,2	14,2 ± 0,4
Mai	20	4,0	1,8	1,2	1,2	2,8	3,3	14,3 ± 0,3
Juin	37	5,0	2,5	2,0	2,3	4,1	4,9	20,8 ± 0,4

2.2. TABLE DE VIE

2.2.1. Comparaison des données fournies par les essais de janvier et de mars

La température moyenne observée pendant le premier trimestre est de 27,4°. Les femelles accouplées le 6 janvier ont vécu en moyenne 41,1 ± 12,4 jours (maximum : 103 jours, minimum : 10 jours). Elles ont pondu en moyenne chaque jour 3,8 ± 0,5 œufs (plus forte moyenne individuelle : 5,5 œufs, plus faible moyenne individuelle : 2 œufs).

La température moyenne observée pendant le second trimestre est de 22,5°. La longévité moyenne des femelles accouplées le 28 mars est de 46,7 ± 15,2 jours (maximum : 134 jours, minimum : 17 jours). La fécondité moyenne journalière est de 4,5 ±

0,7 œufs (plus forte moyenne individuelle : 8,4 œufs, plus faible moyenne individuelle : 2,1 œufs).

Il existe donc une forte variabilité au sein de chacune des séries. Un test de *t* indique que, malgré les différences climatiques enregistrées, l'écart observé entre les longévités (*t* = 0,61), et celui remarqué entre les fécondités (*t* = 1,79) ne sont pas significatifs au risque 5%.

2.2.2. Caractéristiques moyennes et table de vie de l'espèce

Il est par conséquent possible de regrouper les données de ces deux essais afin d'obtenir les caractéristiques moyennes des individus testés, entre janvier et juillet (tableau II). La température moyenne enregistrée pendant ces six mois est de 24,9°; l'hygrométrie moyenne est de 78%.

TABLEAU II

LONGÉVITÉ ET FÉCONDITÉ DES FEMELLES DE *STETHORUS MADECASSUS*, OBSERVÉES A TULÉAR ENTRE JANVIER ET JUIN (température moyenne : 24,9°; hygrométrie moyenne : 78%)

	Longévité des imagos ♀ (jours)	Durée de la période de préoviposition (jours)	Fécondité totale (œufs/♀)	Fécondité journalière moyenne (œufs/♀/jour)	Fécondité journalière absolue (œufs)
Moyenne	43,6 ± 9,8	4,2 ± 0,4	184,3 ± 40,2	4,2 ± 0,4	
Maximum	134	7	471	8,4	25
Minimum	10	3	20	2,0	0

Ces données permettent de dresser la table de vie de l'espèce, selon la méthode exposée par BIRCH (1948) et par ANDREWARTHA et BIRCH (1954). Les 33 femelles étudiées sont assimilées à une cohorte dont la durée de développement préimaginal est la moyenne de celles de décembre et de mars, soit douze jours. La période de préoviposition est, pour chaque femelle, la période réellement observée. Cette table de vie est présentée ici sous une forme graphique (fig. 2).

La figure 2 montre la variation en fonction de l'âge *x*, exprimé en jours et compté à partir de l'œuf, de l'espérance de vie d'une femelle l_x (l_x = probabilité pour une femelle à la naissance d'être en vie à l'âge *x*, soit, en pratique, pourcentage de femelles survivantes à l'âge *x*), et du produit $l_x.m_x$ (m_x = nombre d'œufs « femelles » pondus par femelle entre l'âge *x*-1 et l'âge *x*).

La somme des produits $l_x.m_x$ est la multiplication

par génération, $R_0 = 92,38$, représentée graphiquement par l'aire comprise entre la courbe représentative du produit $l_x.m_x$ et la droite $l_x.m_x = 0$. Le calcul du taux intrinsèque d'accroissement de la population, r_m , se fait en résolvant par une méthode d'approximations successives, l'équation : $\sum l_x.m_x.e^{-r_m \cdot x} = 1$. On obtient ici : $r_m = 0,155$. La connaissance de R_0 et de r_m permet de calculer la durée moyenne d'une génération :

$$T = \frac{\log_e R_0}{r_m} = 29,2 \text{ jours}$$

L'accroissement théorique maximum de la population dans les conditions de l'étude est donc de 92,38 fois en une génération de 29,2 jours.

On calcule en outre qu'il existe entre la longévité des femelles et leur fécondité totale une forte corrélation positive : $r = + 0,90$ (fig. 3).

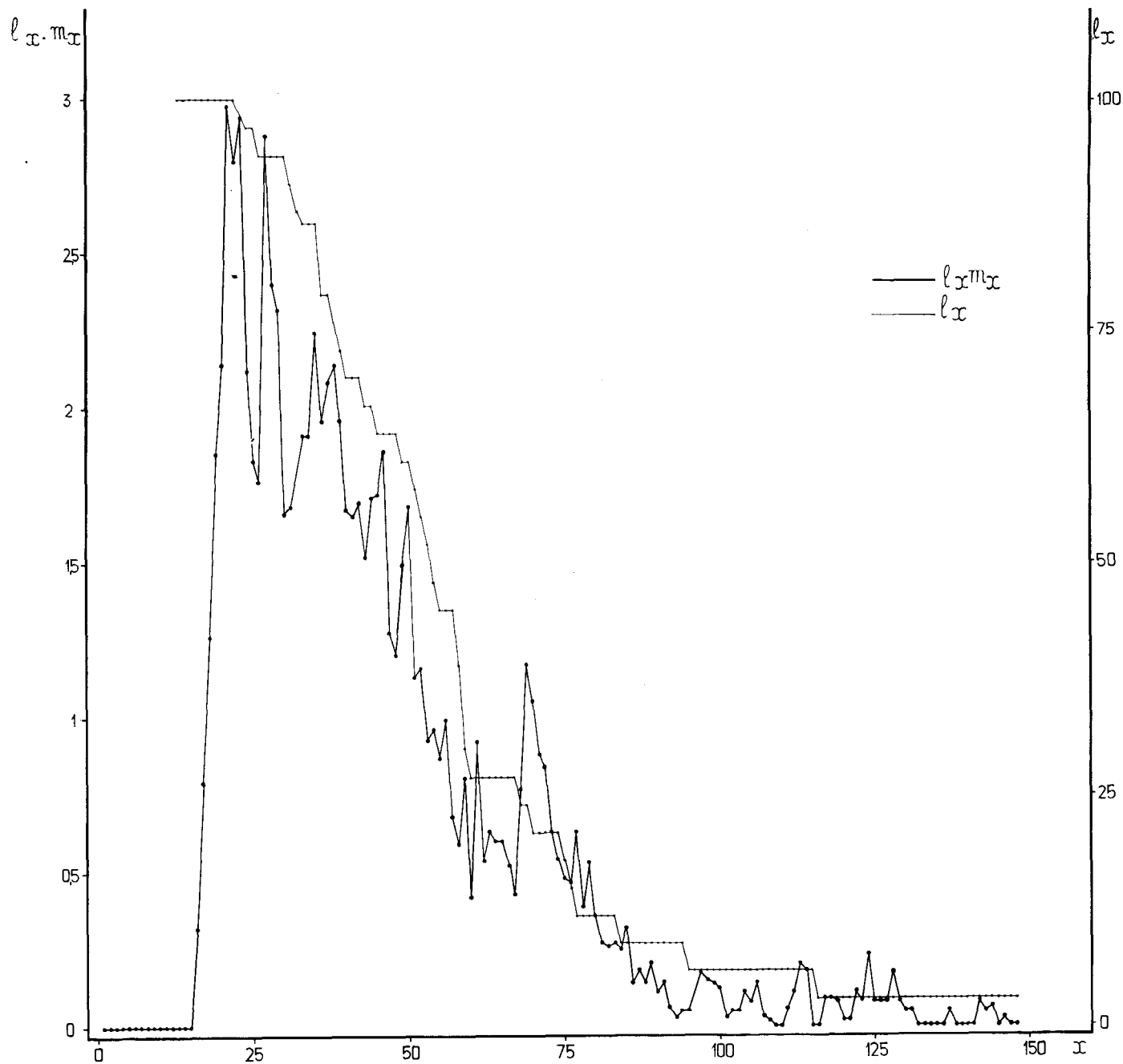


Fig. 2. — Variation de l'espérance de vie l_x des femelles de *S. madecassus* et du produit $l_x \times m_x$ en fonction de l'âge x compté à partir de l'œuf

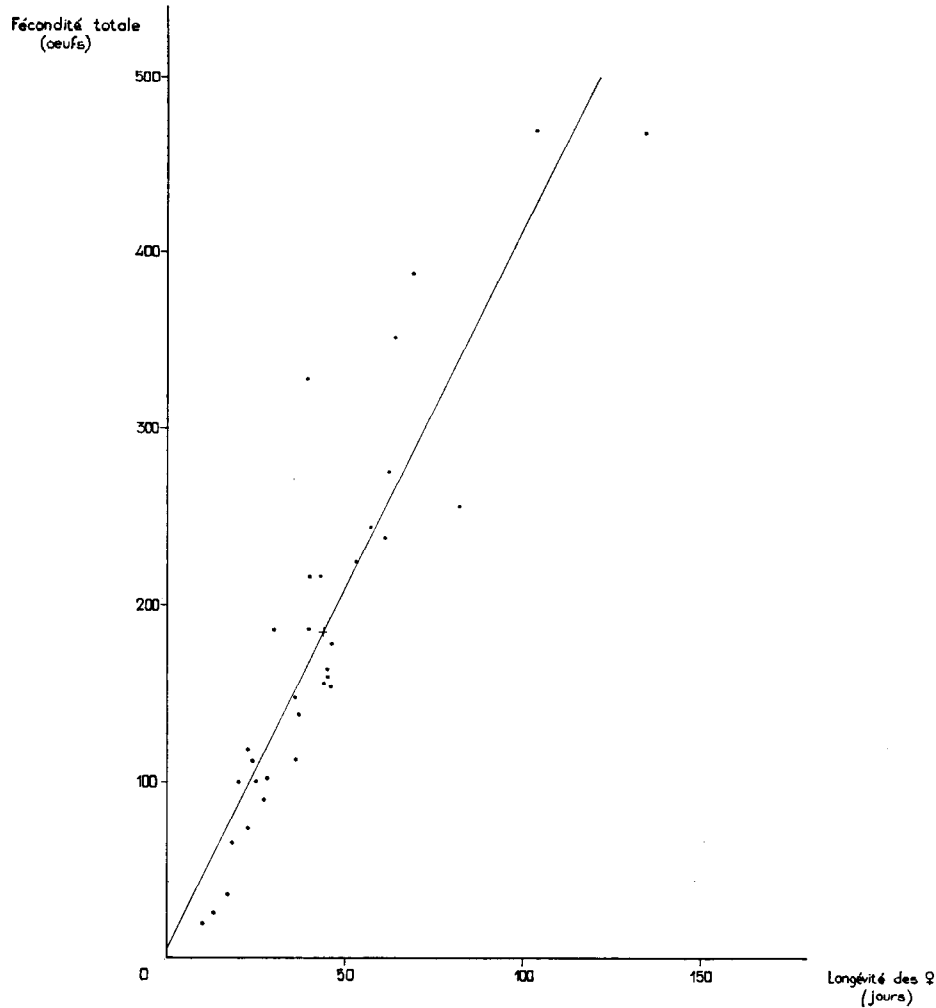


Fig. 3. — Mise en évidence de la corrélation existant entre la longévité des femelles de *S. madecassus* et leur fécondité totale

3. DISCUSSION

3.1. COMPARAISON AVEC LES DONNÉES ACQUISES EN LABORATOIRE

Dans l'étude, précédemment citée, faite à Tananarive dans une serre semi-climatisée, la température moyenne était de 30° et l'hygrométrie moyenne de 60%. On avait obtenu dans ces conditions une durée de développement préimaginal de 11,7 jours et un taux intrinsèque d'accroissement $r_m = 0,137$, qui permettait un accroissement maximum théorique de la population de $R_0 = 51,57$ fois au cours d'une génération de $T = 28,8$ jours.

On s'aperçoit donc que la durée de développement mesurée en insectarium est proche de celle admise

comme moyenne pour l'étude en conditions extérieures ; de même, le calcul de la durée d'une génération fournit une approximation très convenable de la valeur trouvée ici.

Par contre, l'essai en conditions extérieures révèle un dynamisme reproducteur très supérieur à ce que laissait prévoir l'essai en conditions simulées, puisque le R_0 est sensiblement doublé. Une remarque du même ordre avait été faite pour le tétranyque (GUTIERREZ et CHAZEAU, 1972).

Des tests menés dans une enceinte à température constante (CHAZEAU, 1974) ont montré d'autre part que les femelles pondent d'autant plus d'œufs par jour que la température est élevée (3,8 œufs/♀/jour à 20°, 7,5 à 25°, 15,5 à 30°). La constance de la fécondité moyenne journalière au cours des deux essais partiels semble contredire cette observation, et les chiffres

obtenus ici sont inférieurs à ceux que l'on pouvait attendre.

En fait, il faut remarquer que les tests à température constante portaient sur une période physiologique déterminée (début de la ponte) et restreinte dans le temps (dix jours consécutifs). Dans le cas présent, il s'agit pour chaque femelle d'une fécondité moyenne établie sur l'ensemble de la vie ; en outre, un confinement moindre a modifié les conditions de la prise alimentaire, et il est établi qu'une forte corrélation positive existe entre consommation et fécondité journalières. Il faut, enfin, tenir compte du fait que 65% des œufs pondus par la cohorte le sont dans le premier mois de la ponte. On doit donc, pour comparer les deux essais partiels, considérer principalement les températures moyennes de janvier (27,5°) et d'avril (24,7°). L'écart thermique est beaucoup moins sensible, et l'on conçoit que l'importante variabilité individuelle observée ait pu masquer les différences imputables aux conditions extérieures.

3.2. DIFFÉRENTES EXPRESSIONS DU POTENTIEL REPRODUCTEUR DE L'ESPÈCE

Le taux intrinsèque d'accroissement r_m est intéressant pour comparer le dynamisme reproducteur de deux espèces dans les mêmes conditions, ou de la même espèce dans diverses conditions. Il faut toutefois rappeler que son calcul n'a de sens que dans l'hypothèse d'une distribution d'âge stable dans la population considérée, et d'un environnement illimité. D'autre part, la durée d'une génération chiffrée par le paramètre T a une signification mathématique précise, mais un sens biologique beaucoup plus flou.

LAUGHLIN (1965) souligne cet inconvénient, et, considérant la longueur des calculs nécessités par l'élaboration d'une table de vie complète (donnant R_0 et r_m , d'où l'on déduit T), il définit le paramètre T_c dont la signification est seulement biologique : T_c est l'âge des femelles de la cohorte au moment où 50% des œufs qui donneront des femelles sont pondus. Par analogie avec la définition mathématique qui donne T en fonction de r_m , LAUGHLIN définit un taux r_c en fonction de T_c (taux qu'il nomme « *capacity for increase* ») :

$$r_c = \frac{\log_e R_0}{T_c}$$

Dans le cas présent, $T_c = 38,5$ jours et $r_c = 0,117$.

Ces paramètres sont nettement différents de ceux que l'on déduit de la table de vie. Cette différence atteint 32% par excès pour la durée d'une génération et 25% par défaut pour le taux d'accroissement. Dans le cas de ce *Stethorus*, ils ne constituent donc pas une approximation suffisante des paramètres caractéristiques de l'espèce déduits d'une table. Toutefois, il faut remarquer que la définition approximative donnée par ANDREWARTHA et BIRCH (1954) :

$$T = \frac{\sum l_x m_x x}{\sum l_x m_x}$$

fournit ici un résultat encore plus divergent : $T = 44,4$ jours. En ce sens, les paramètres de Laughlin sont intéressants pour un calcul d'approche, en particulier lorsqu'on manque de références sur l'espèce étudiée.

3.3. COMPORTEMENT DU STETHORUS ET DE SA PROIE PENDANT LA SAISON COTONNIÈRE

Les températures moyennes mensuelles pendant la saison cotonnière 1971-1972 ont été très proches des températures moyennes observées au cours des trente dernières années. L'hygrométrie moyenne à Tuléar est toujours élevée, et ses variations sont tamponnées par l'influence marine. Ceci permet, dans une certaine mesure, de reconnaître aux observations effectuées une portée plus générale.

D'après une étude faite par GUTIERREZ (1974), onze à treize générations de *T. neocaledonicus* peuvent se succéder pendant la période considérée. En ce qui concerne le *Stethorus*, on peut admettre la succession de six ou sept générations pendant le même temps.

La durée du développement préimaginal du ravageur est minimum en février (7,9 jours) tandis que le minimum observé pour le prédateur se situe en janvier (11 jours) ; toutefois, la durée de développement de février en est très proche (11,2 jours). Avec l'abaissement de la température, cette durée s'accroît dans les mêmes proportions chez les deux espèces (15,4 jours en juin pour le tétranyque, 20,8 jours pour son prédateur).

Les périodes les plus favorables au développement du tétranyque (valeur maximum du r_m) se situent au début de janvier et en mars-avril. Il n'est pas possible d'apporter, pour le prédateur, un renseignement semblable, car, comme on l'a vu, la longévité et la fécondité moyennes journalières des femelles des deux générations étudiées (janvier à mars et avril à juin) ne diffèrent pas significativement. Dans les conditions de l'essai, la mortalité moyenne au cours du développement préimaginal varie en outre assez peu (30 à 40%). Il s'agit essentiellement d'une mortalité larvaire, car le pourcentage d'éclosion des œufs à chaque génération est supérieur à 90%.

Il est probable cependant que l'augmentation de la durée du développement, qui implique un accroissement de la durée des générations, diminue sensiblement le potentiel reproducteur théorique des générations de juin, juillet et août.

CONCLUSION

Cette étude fait apparaître la difficulté d'établir, dans des conditions reconstituées en laboratoire, une table de vie théorique dont les résultats soient aisément extrapolables aux conditions extérieures. Les études antérieures conduisent en effet à sous-estimer de façon importante le R_0 et le r_m de *S. madecassus*.

BIBLIOGRAPHIE

La diminution de la durée du développement préimaginal est fortement liée à l'augmentation de la température moyenne, et l'évolution la plus rapide est observée en février. On peut admettre que six ou sept générations se succèdent à Tuléar de novembre à juin.

Dans les conditions de l'étude, la température ne paraît pas agir de façon nette sur le pourcentage d'éclosion et la mortalité larvaire. Par la diminution de la durée de développement et, dans une certaine mesure, par l'augmentation instantanée de la fécondité des femelles, les fortes températures doivent donc conduire à un accroissement du potentiel reproducteur, mais il est difficile de le mettre en évidence sur des générations rapprochées du fait de la grande variabilité des individus.

La forte corrélation positive mise en évidence entre la longévité des femelles et leur fécondité totale permet de penser que les femelles âgées peuvent jouer un rôle important dans la survie et la multiplication de l'espèce si, selon une possibilité qu'évoque LAUGHLIN (1965), leur résistance aux altérations des conditions extérieures est supérieure à la moyenne. Elle peut expliquer également la grande différence de fécondité qui existe entre cette espèce et les *Stethorus* des régions tempérées, comme *S. punctillum* Weise, qui vivent beaucoup plus longtemps (PUTMAN, 1955).

Il semble enfin que les facteurs qui déterminent en champ l'efficacité de la réaction du prédateur sont, plus que les conditions climatiques évoquées, le caractère de la répartition de la proie (une faible densité peut augmenter de façon considérable la mortalité larvaire), et la possibilité d'une immigration rapide du *Stethorus* à partir de milieux refuges.

- ANDREWARTHA (H. G.), BIRCH (L. C.) - 1954 - The distribution and abundance of animals. *Univ. Chicago Press* : 782 p.
- BIRCH (L. C.) - 1948 - The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. anim. Ecol.*, 17 : 15-26.
- CHAZEAU (J.) - 1974 - Evaluation de l'action prédatrice de *Stethorus madecassus* Chazeau (Coléoptères, *Coccinellidae*) sur *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens, *Tetranychidae*). *Entomophaga*, 19 (2) : 183-193.
- GUTIERREZ (J.) - 1974 - Caractéristiques des générations successives de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens : *Tetranychidae*) pendant la saison cotonnière, dans le sud-ouest de Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 25 : 13-25.
- GUTIERREZ (J.), CHAZEAU (J.) - 1972 - Cycles de développement et tables de vie de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens, *Tetranychidae*) et d'un de ses principaux prédateurs à Madagascar *Stethorus madecassus* Chazeau (*Coccinellidae*). *Entomophaga*, 17 (3) : 275-295.
- LAUGHLIN (R.) - 1965 - Capacity for increase : a useful population statistic. *J. anim. Ecol.*, 34 : 77-91.
- PUTMAN (W. L.) - 1955 - Bionomics of *Stethorus punctillum* Weise (*Coleoptera, Coccinellidae*) in Ontario. *Can. Ent.*, 87 : 9-33.