

Facteurs de limitation des populations d'Aphis fabae dans l'ouest de la France: nouvelles donnees sur le deroulement des epizooties entomophtrancees sur feverole de printemps

J.M. Rabasse, C.A. Dedryver, Julien Molinari, J.P. Lafont

► **To cite this version:**

J.M. Rabasse, C.A. Dedryver, Julien Molinari, J.P. Lafont. Facteurs de limitation des populations d'Aphis fabae dans l'ouest de la France: nouvelles donnees sur le deroulement des epizooties entomophtrancees sur feverole de printemps. Entomophaga, Springer-Verlag, 1982, 27 (1), pp.39-53. hal-02724884

HAL Id: hal-02724884

<https://hal.inrae.fr/hal-02724884>

Submitted on 2 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

FACTEURS DE LIMITATION DES POPULATIONS D'*APHIS FABAE*
DANS L'OUEST DE LA FRANCE
IV. NOUVELLES DONNÉES SUR LE DÉROULEMENT DES ÉPIZOOTIES
A ENTOMOPHTHORACÉES SUR FÉVEROLE DE PRINTEMPS (1)

J. M. RABASSE (2) & C. A. DEDRYVER (3)
Collaboration technique de Augustine GELLE (3),
Josette MOLINARI (2), J. P. LAFONT (2)

(2) I.N.R.A., Station de Lutte Biologique, 37, boulevard du Cap, 06602 Antibes, France.

(3) I.N.R.A., Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie - E.N.S.A., Domaine de la Motte-au-Vicomte B.P. 29, 35650 Le Rheu, France

Dans l'ensemble d'études consacrées aux épizooties à *Entomophthoraceae* sur *Aphis fabae* (SCOPOLI) en Bretagne, ce travail présente les résultats obtenus de 1972 à 1974 à l'aide d'échantillons importants (100 à 300 plantes). Ces résultats concernent principalement *Neozygites fresenii* (NOW.) REMAUDÈRE & KELLER.

En 1972, les conditions climatiques sont tamponnées et constamment favorables aux mycoses. Le nombre d'aphides sains et d'aphides mycosés suit une évolution exponentielle particulièrement régulière ; l'effet (évolution du pourcentage de mycosés) n'en est pas moins très brusque. L'arrivée des mycoses dans la parcelle a lieu en même temps que celle des pucerons, ce qui plaide en faveur d'une contamination exogène à laquelle prendraient part les ailés de différentes espèces. Le début du développement de la maladie n'est pas homogène dans l'espace. Les tout premiers mycosés apparaissent dans n'importe quelle colonie, mais très vite on constate que ce sont les colonies les plus grosses qui comportent le plus de mycosés. Cependant, cette relation, qui reste valable pendant la suite de l'épizootie, est très lâche. A un moment donné de son déroulement, quelle que soit la taille des colonies concernées, il y a une large gamme de variabilité dans leur taux de parasitisme. Les formes adultes sont systématiquement plus mycosées que les formes larvaires, mais la différence s'amenuise jusqu'à s'annuler à la fin de l'épizootie. En juillet, selon les années, les pucerons mycosés peuvent ou non former des spores durables ; en 1972, seulement 2,6 % d'entre eux en forment, mais la répartition de ces individus dans le champ est très homogène.

Les cultures de féveroles de l'Ouest de la France constituent un biotope exceptionnel pour l'étude des épizooties à *Entomophthoraceae*, qui détruisent chaque année de façon spectaculaire les populations d'*Aphis fabae* SCOPOLI. Dans un premier temps, MISSONNIER *et al.* (1970) ont défini dans quelles circonstances climatiques se produisaient les

(1) Les 3 premiers mémoires de cette étude ont été publiés dans *Entomophaga* respectivement par ROBERT, RABASSE & SCHELLES (18, 1973, 61-75), par RABASSE & ROBERT (20, 1975, 49-63) et par DEDRYVER (23, 1978, 137-151).

épizooties ; ensuite ROBERT *et al.* (1973), puis RABASSE & ROBERT (1975) ont décrit sommairement le déroulement du phénomène ; enfin, DEDRYVER (1978) a précisé le rôle que jouaient les différentes espèces d'*Entomophthoraceae*. Le présent travail fait partie du même ensemble. Il a pour objectif de préciser, à l'aide d'un échantillon important, certains points qui n'avaient pas pu l'être avec l'échantillonnage selon BANKS (1954) utilisé précédemment. D'utiles comparaisons peuvent être faites avec l'étude analogue conduite dans le Sud de l'Angleterre, où les espèces de mycoses n'ont pas la même importance relative (WILDING & PERRY, 1980).

MATERIEL ET MÉTHODES

L'essai principal s'est déroulé en 1972 dans une parcelle de 4 000 m² de féverole de printemps cv. Ascott, ayant une densité de 60 pieds/m² et située au Rheu, à proximité de Rennes (Ille-et-Vilaine). Dans la 1^{re} moitié de la parcelle, le semis a eu lieu le 16 mars et la levée début avril ; dans la 2^e moitié, la féverole a été semée le 13 avril et elle a levé début mai.

Des prélèvements hebdomadaires ont été effectués aux dates suivantes :

Semis 1 : 25/5 ; 31/5 ; 6/6 ; 14/6 ; 26/6 ; 5/7.

Semis 2 : 30/5 ; 5/6 ; 12/6 ; 20/6 ; 28/6 ; 12/7 ; 26/7.

Dans chaque semis, les 4 1^{ers} prélèvements ont porté sur 300 plantes, et les autres seulement sur 100.

Nous avons utilisé la méthode d'échantillonnage suivante, qui permet de couvrir toute la parcelle sans que les points d'observation soient disposés régulièrement : l'ensemble de la parcelle est parcourue à raison d'un rang sur 2 ; au bout d'un nombre de pas constant, calculé pour que soit couverte l'ensemble de la parcelle, l'observateur s'arrête et prélève la n^{ième} plante après son point d'arrêt, n'étant un nombre de 1 à 9 fourni par une table casualisée. Le décompte des pas ne s'arrête pas lors du virage en bout de rang, de sorte qu'il n'y a pas de régularité des observations entre rangs. Pour pouvoir préciser la répartition spatiale, la position de chaque plante prélevée est repérée par rapport à des piquets qui divisent chaque semis en 9 parcelles. La méthode utilisée conduit au prélèvement d'un nombre de plantes très voisin dans les différentes parcelles.

Les plantes sont coupées, placées chacune en sac de polyéthylène et ramenées au laboratoire. Dès que l'abondance de la population le justifie, la séparation des pucerons est faite par lavage à l'eau chaude (RABASSE & BOUCHERY, 1977). Les populations aphidiennes sont dénombrées dans leur intégralité et distribuées en larves, adultes aptères, adultes ailés vivants ou mycosés, éventuellement porteurs de spores durables.

Dans cet essai, les mycoses ne sont identifiées sur chaque puceron, que lors des premiers prélèvements (jusqu'au 12/6) ; l'ensemble des résultats porte donc sur « les *Entomophthoraceae* », toutes espèces confondues. Cependant, le résultat de l'analyse des espèces effectuée dans le même biotope pendant plusieurs années par DEDRYVER (1978), aussi bien que les vérifications que nous avons faites *a posteriori*, montrent que dans la phase épizootique *Neozygites fresenii* (Now.) REMAUDIÈRE & KELLER (= *Entomophthora fresenii* Now.), est de loin l'espèce dominante, *Erynia neoaphidis* REMAUDIÈRE & HENN. (= *Entomophthora aphidis sensu NOWAK.*) jouant un rôle généralement moins important. La nomenclature adoptée pour les mycoses est celle de REMAUDIÈRE & KELLER (1980).

Comme cela est toujours le cas sur féverole en Bretagne, *A. fabae* est l'espèce très largement dominante, *Acyrtosiphon pisum* HARRIS et *Megoura viciae* BCKT. étant peu abondants.

La « colonie » d'*A. fabae*, au sens où nous utiliserons ce terme ci-dessous, correspond à notre unité d'échantillonnage : c'est l'ensemble des pucerons portés par un pied de féverole. Selon son importance numérique et selon la période, les individus peuvent être plus ou moins agrégés, formant souvent un manchon sous l'apex de la tige, mais pouvant également être relativement disséminés.

Les distributions étudiées n'étant pas normales, nous avons préféré ne pas faire d'hypothèses sur leur nature et utiliser des tests non paramétriques (DAGNELIE, 1970).

Concernant l'étude de l'implantation des mycoses, ainsi que celle de l'influence de la taille de la colonie sur le nombre de pucerons mycosés trouvés, il est fait état de données collectées en 1973 à Rennes, selon la même technique d'échantillonnage qu'en 1972 (DEDRYVER, 1978). En 1974, à Reguiny, 460 plants étaient prélevés dans 20 placettes différentes d'une parcelle bocagère (DEDRYVER & RABASSE, 1977).

DESCRIPTION DU DÉROULEMENT DE L'ÉPIZOOTIE

La figure 1 indique l'évolution des populations d'*A. fabae*, du nombre de pucerons tués par les mycoses et de l'infestation de la féverole par le puceron et ses pathogènes. Les plantes sont colonisées par *A. fabae* en deux temps : par des ailés provenant de l'extérieur de la parcelle jusqu'au 10 juin, aboutissant à l'infestation de 40 % des plantes, puis par dissémination des aptères et des ailés de la culture entre le 10 et le 25 juin, date à laquelle toutes les plantes sont infestées. Après la période d'installation, l'évolution de la population aphidienne est exponentielle et apparaît donc presque linéaire en coordonnées semi-logarithmiques. Le décalage dans le temps de la population du second semis tend à se réduire et passe de 9 j. début juin à seulement 5 jours fin juin. Le pourcentage de plantes infestées, par contre, présente très peu de décalage : 3 j. au maximum.

Le nombre de pucerons tués par les mycoses, présents sur la plante, que nous prendrons pour mesure de la quantité d'inoculum, suit également une évolution exponentielle avec un léger fléchissement au moment où la population de pucerons décroît sous l'action des entomophthorales. On peut distinguer 3 phases successives dans le déroulement de l'épizootie :

— une période d'*implantation de l'inoculum* qui se prolonge jusqu'à la mi-juin et au cours de laquelle un faible % de plantes portent un ou des pucerons mycosés (5 % des plants du semis 2 le 12 juin, et 22 % de celles du semis 1, le 14 juin). Ces colonies mycosées constituent des foyers primaires d'infection. A cette époque entre 50 % (semis 2) et 65 % (semis 1) des féveroles portent des *A. fabae*.

— une période de *multiplication des foyers de mycose*, qui s'étend de la mi-juin à la fin juin, date à laquelle pratiquement toutes les plantes portent des mycosés. Pendant cette période le % de pucerons mycosés dans l'ensemble de la population reste faible (13 % le 26 juin pour les semis 1 et 9 % le 28 juin pour le semis 2). Ceci semble ne pas ou très peu influencer la dynamique de population des *A. fabae*.

— une période de *généralisation des mycoses* au sein des colonies, à partir de la fin juin, au cours de laquelle les populations sont détruites plus vite qu'elles ne se reconstituent. La figure 2 indique que les populations d'*A. fabae* commencent à décroître sous l'effet des mycoses quand environ 25 % des pucerons sont détruits par les champignons.

L'épizootie étudiée en 1972 se caractérise par une grande régularité de l'évolution des populations mycosées, qui contraste avec la notion de « déclenchement » du processus, une fois atteint un certain seuil d'inoculum (ROBERT *et al.*, 1973). Il apparaît qu'en 1972 le déroulement du processus est assez progressif du fait des conditions climatiques : le tableau 1 montre que du début mai au 9 juillet il y a, à intervalles réguliers et assez rapprochés, des périodes où l'humidité relative est très élevée pendant plus de 10 h (ce qui

correspond à une nuit favorable à l'accomplissement de la phase sporulation-infection de la maladie). Ceci a probablement permis une succession ininterrompue des cycles de mycose, uniquement ralentis par des températures moyennes stables, mais basses pour la saison (voisines de 12° C du 1^{er} mai au 11 juin, voisines de 15° C du 12 juin au 1^{er} juillet, supérieures à 17° C ensuite).

TABLEAU 1

Caractéristiques climatiques de la période étudiée en 1972

Décade	Température moyenne	Nombre de jours où l'humidité est saturante pendant plus de 10 h (*)	Nombre de jours de pluie	
Mai	1	12,9	9	6
	2	10,3	6	8
	3	14,1	9	9
Juin	1	13,0	10	8
	2	14,8	7	2
	3	15,0	10	3
Juillet 1	16,7	10	3	

(*) Mesuré à l'aide d'un humectographe Bazier.

IMPLANTATION DES MYCOSES DANS LA POPULATION APHIDIENNE

LES PREMIERS INDIVIDUS MYCOSÉS

Le tableau 2 précise l'identité des premiers individus mycosés observés sur les échantillons prélevés en début de saison en 1972, 1973 et 1974 (Réguiny). Un certain nombre de remarques s'imposent :

— *E. neoaphidis* et *N. fresenii* sont présents chaque année, *Conidiobolus obscurus* (HALL & DUNN) REMAUDIÈRE & KELLER (= *Entomophthora thaxteriana* PETCH) ne se manifeste qu'en 1974.

— Certains pucerons dont l'apparition sur la culture est plus précoce que celle d'*A. fabae* (*Acyrtosiphon pisum* et *Macrosiphum euphorbiae*) jouent un rôle dans l'implantation de *E. neoaphidis* et de *C. obscurus* : d'une manière générale, ces espèces sont présentes dans les parcelles dès le début de la période d'infestation des féveroles par les *A. fabae*.

— Les ailés émigrants jouent un rôle indéniable dans l'implantation des mycoses dans les cultures : ceci est particulièrement net pour *N. fresenii* dont les premiers cas de mycose sont presque toujours décelés chez des *A. fabae* ailés.

— *N. fresenii* est capable de former très tôt des foyers d'infection : en effet nous avons trouvé 167 individus groupés le 6 juin 1972 sur le semis 1, ce qui sous entend que le champignon a eu probablement le temps d'effectuer au moins deux cycles infection-mort-sporulation-infection et qu'il est arrivé vers le 20 mai, c'est-à-dire avec les 1^{ers} ailés de contamination.

— Il est évidemment difficile d'estimer avec précision la quantité d'inoculum présente dans une parcelle lors de la détection des 1^{ers} individus mycosés. Rappelons cependant que 1 mycosé/300 pieds de féveroles correspond à une densité d'environ 2 000 mycosés à l'hectare (cas du 25 mai 1972, semis 1).

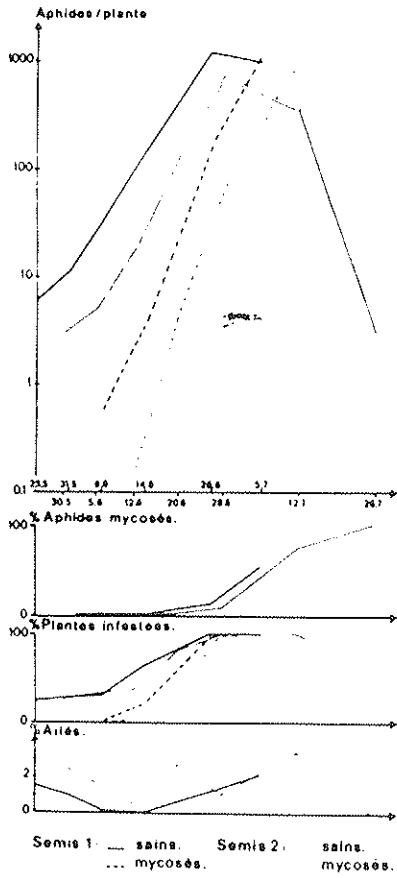


FIG. 1.

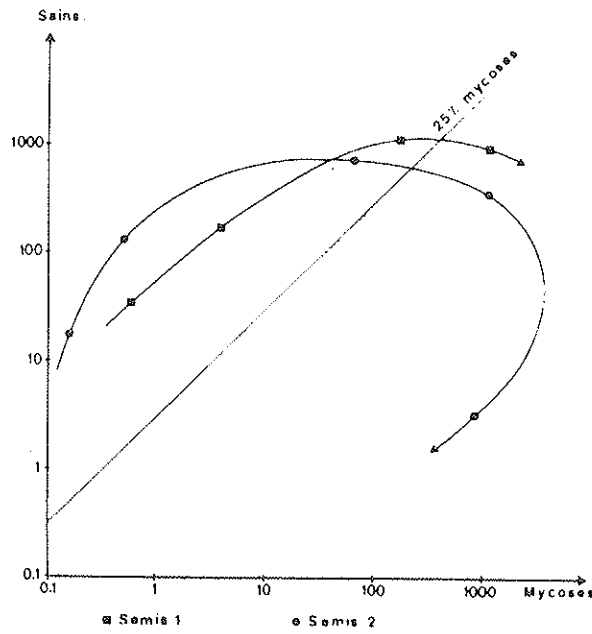


FIG. 2.

FIG. 1. Evolution des populations d'*Aphis fabae* et des mycoses à *Entomophthoraceae* sur féverole en 1972.
 Nombre de pucerons sains et mycosés (exprimés en log n).
 % de mycosés dans les populations.
 % de plantes portant d'une part des aphides sains, d'autre part des aphides mycosés.
 % de virginipares ailés dans les populations saines.

FIG. 2. Evolution dans le temps de la relation entre la population (nombre moyen par pied de féverole) d'*Aphis fabae* sains et mycosés.

TABLEAU 2

Identité des premières mycoses observées sur féverole

Dates	<i>Aphis fabae</i>					<i>Acyrtosiphon pisum</i> (et <i>Macrosiphum euphorbiae</i> en 1974)				
	V.L.		V.A. et Lv.			V.L.		V.A. et Lv.		
	N	E	N	C	E	?	C	E	C	E
1972 25-5 (S1)	1									
30-5 (S2)		1	2 × 1		2 × 1	2 × 1				1
31-5 (S1)			2 × 1			1				
5-6 (S2)		1								
6-6 (S1)			2 × 1 + 167		3 × 1					2 × 1
12-6 (S2)		1	7 × 1 + 3		2 × 1	2				2 × 1
1973 23-5										2
1-6										1
6-6	1				3 × 1			1		6 × 1
13-6			2		2 × 1 + 2 + 5 + 6 + 16					8 × 1
1974 14-5								3 × 1		
21-5							2 × 1.4 × 1	1	1	3 × 1
28-5							1	1		7 × 1
4-6								2 × 1		2 × 1
11-6	1		8	2						
18-6	7 × 1 + 5	29							1	3 × 1

V.L. : Virginipares ailés — V.A. : Virginipares aptères — Lv. : Larves.

N : *Neozygites fresenii* — E : *Erynia neoaphidis*.

C : *Conidiobolus obscurus* — ? = Espèce non identifiée.

Echantillons de 300 plantes en 1972 et 1973, de 460 plantes en 1974.

(3 × 1 + 25) signifie : 3 colonies comportant 1 mycosé et 1 colonie comportant 25 mycosés.

S1 : 1^{er} semis ; S2 : 2^e semis.

RELATION ENTRE LA TAILLE DE LA COLONIE ET L'APPARITION DE LA MALADIE

La question est de savoir si l'apparition de la maladie au sein d'une colonie est liée à la taille de celle-ci. Si, lors des 1^{ers} prélèvements, on calcule la population moyenne de l'ensemble des colonies et celle des colonies comportant un ou plusieurs individus mycosés (tableau 3), on constate que les colonies atteintes par la maladie sont dans l'ensemble de plus forte taille que la moyenne. Pour affiner cette observation, nous avons, à chaque date, rangé les colonies par ordre de grandeur et noté si elles étaient infestées. Lors du 3^e prélèvement, les 6 et 12 juin, il ne se dégage pas de relation nette ; par contre, au 4^e, les 14 et 20 juin, les colonies comportent d'autant plus souvent des mycosés, qu'elles sont plus grosses. On observe la même tendance le 4 juin 1974 à Rennes. Trois raisons peuvent concourir à ce résultat :

— les colonies les plus grosses offrent plus de surface, donc plus de possibilités pour la contamination,

— elles sont aussi les plus anciennes et ont donc été exposées plus longtemps à l'inoculum,

— enfin, elles présentent de meilleures chances de réussite pour le 1^{er} cycle du champignon. En effet, aux dates envisagées, les petites « colonies » ne comportent souvent que quelques individus disséminés sur la plante.

TABLEAU 3
Caractérisation des colonies d' Aphis fabae
infestées par des Entomophthoraceae en début de saison

Semis N°	Date	S	Sm	Q1	Q2	Q3	Q4
1	6.6.72	108,2	133,5	4	0	1	1
1	14.6.72	242,1	384,4	9	12	18	27
2	12.6.72	47,4	72,5	3	3	6	3
2	20.6.72	159,4	264,2	11	21	30	47
1	4.6.74	125,1	210,1	4	2	4	9
1	6.6.73	22,7	24,7	2	2	3	3
1	13.6.73	202,7	662,3	1	1	2	2

S = Nombre moyen de pucerons sains sur l'ensemble des plantes attaquées.

Sm = Nombre moyen de pucerons sains sur les plantes portant également des mycosés.

A une date donnée, on range les colonies par ordre de tailles croissantes ; Q1 est le nombre de colonies comportant des individus mycosés dans le quart des colonies les plus petites... Q4, le nombre de colonies comportant des mycosés dans le quart des colonies les plus grandes.

HOMOGENÉITÉ DE LA RÉPARTITION SPATIALE

L'objet de cet essai n'était pas d'étudier les causes des différences d'infestation d'*A. fabae* ou de contamination par les mycoses. Le champ était d'ailleurs situé en zone ouverte et chaque semis était phénologiquement homogène. Nous avons cependant testé l'homogénéité des 9 parcelles identiques découpées dans chaque semis en regard de ces 2 facteurs. Le tableau 4 montre que fin mai-début juin, après la 1^{re} phase de contamination par les ailés, l'infestation est hétérogène (c'est la partie Nord de chaque semis, qui est la plus infestée) ; après le 6 juin, on ne décèle plus de différence significative entre les parcelles. Les pucerons mycosés, eux, ne sont répartis de manière hétérogène que dans le 2^e semis (c'est une bordure du champ : la partie Est du 2^e semis, qui semble la plus contaminée). Dès le 14 juin, dans le semis 1 et à partir du 5 juillet dans le semis 2, l'attaque d'*Entomophthoraceae* doit être considérée comme homogène.

TABLEAU 4
Homogénéité de l'infestation des 9 sous-parcelles de chaque semis

Semis 1	25,5	31,5	6,6	14,6	26,6	5,7	
Sains	5,6	19,7 ^(a)	11,7	6,8	6,8	7,3	
Mycosés	—	—	—	8,7	8,7	9,7	
Semis 2	30,5	5,6	12,6	20,6	28,6	12,7	26,7
Sains	16,7 ^(a)	18,4 ^(a)	5,2	5,7	10,6	6,0	5,8
Mycosés	—	—	12,5	18,2 ^(a)	16,3 ^(a)	4,8	10,7

Valeurs du H de KRUSKAL & WALLIS corrigé pour les nœuds aux différentes dates de prélèvements. L'infestation est mesurée par le nombre de pucerons sains ou mycosés par pied de féverole.

$\chi^2_{0,05 \text{ s.d.d.f.}} = 15,5$.

(a) significatif à 5 %.

EFFET DES MYCOSES SUR LES POPULATIONS APHIDIENNES

HÉTÉROGÉNÉITÉ DU PROCESSUS

A titre d'illustration, pour le cas du semis 2, la figure 3 présente l'évolution dans le temps de la relation : « nombre de pucerons vivants — nombre de pucerons morts de mycose », pour l'ensemble des colonies.

L'hétérogénéité du processus épizootique selon la colonie est attestée par le caractère extrêmement dispersé du nuage de points dont chacun figure « l'état pathologique » plus ou moins grave d'une colonie. En début d'évolution du processus, ceci indique que le taux moyen de mycose d'une population donne une image fautive de celui-ci : ainsi le 12 juin, 3 colonies comportant chacune 10 pucerons mycosés constituent 70 % de l'inoculum total prélevé (sur 14 colonies mycosées), de même le 20 juin, 16 colonies comportant plus de 20 pucerons mycosés chacune constituent 76 % de l'inoculum prélevé, alors que 108 colonies sont « mycosées ».

Cette situation, marquée par la concentration de la majeure partie de l'inoculum dans un faible nombre de colonies se prolonge jusqu'à la phase finale du processus qui, elle, se caractérise par une distribution assez homogène de l'agent pathogène dans les populations (12 - 26 juillet). A ce stade, la différence entre des taux de mycose de 60 % ou de 90 % n'a pas de signification biologique importante : il en résulte des écarts de 2 ou 3 j dans les dates de destruction complète des colonies.

RELATION ENTRE LE NOMBRE DE MYCOSÉS ET LA TAILLE DE LA COLONIE.

Les colonies comportant le plus de pucerons sont-elles aussi les plus mycosées ? La figure 3 ne permet pas de conclure à ce sujet, mais le tableau 5 donne les valeurs du coefficient de corrélation de SPEARMAN aux dates où les mycoses affectent de nombreuses colonies, en 1972 et en 1974. En 1972, la corrélation est toujours faible (comprise entre 0,4 et 0,6), mais significativement différente de 0 au seuil 5 % de risque. La valeur de r_s est très constante dans le temps pour chaque semis. En 1974 par contre, la corrélation n'est significative que le 12 juin.

TABLEAU 5.

Analyse de corrélation entre le nombre de pucerons tués par les mycoses et le nombre de pucerons vivants dans les colonies d'Aphis fabae contaminées par les Entomophthoraceae en 1972 et 1974

Semis N°	Date	n	r_s	p1	p2
1	26.6.72	99	0,433 (*)	98 %	12,4 %
1	5.7.72	96	0,442 (*)	100 %	53,8 %
2	28.6.72	99	0,590 (*)	100 %	8,3 %
2	12.7.72	98	0,587 (*)	100 %	74,7 %
1	12.6.74	75	0,285 (*)	90 %	2,4 %
1	17.6.74	75	- 0,069	100 %	9,2 %

n = Nombre de colonies observées.

r_s = Coefficient de corrélation de Spearman.

(*) Corrélation significativement différente de 0.

Pour n = 100, $r_{0,975} = 0,2$.

Pour n = 75, $r_{0,975} = 0,22$.

p1 = Pourcentage de plantes portant des mycosés.

p2 = Pourcentage de mycosés dans la population aphidienne.

De même qu'en début de saison les mycoses apparaissent plus tôt dans les grosses colonies pendant le déroulement de l'épizootie, il existe une certaine liaison fonctionnelle entre la taille de la colonie et le nombre de mycosés, mais elle est faible et surtout variable selon les années. Elle peut être le reflet de conditions climatiques et biotiques

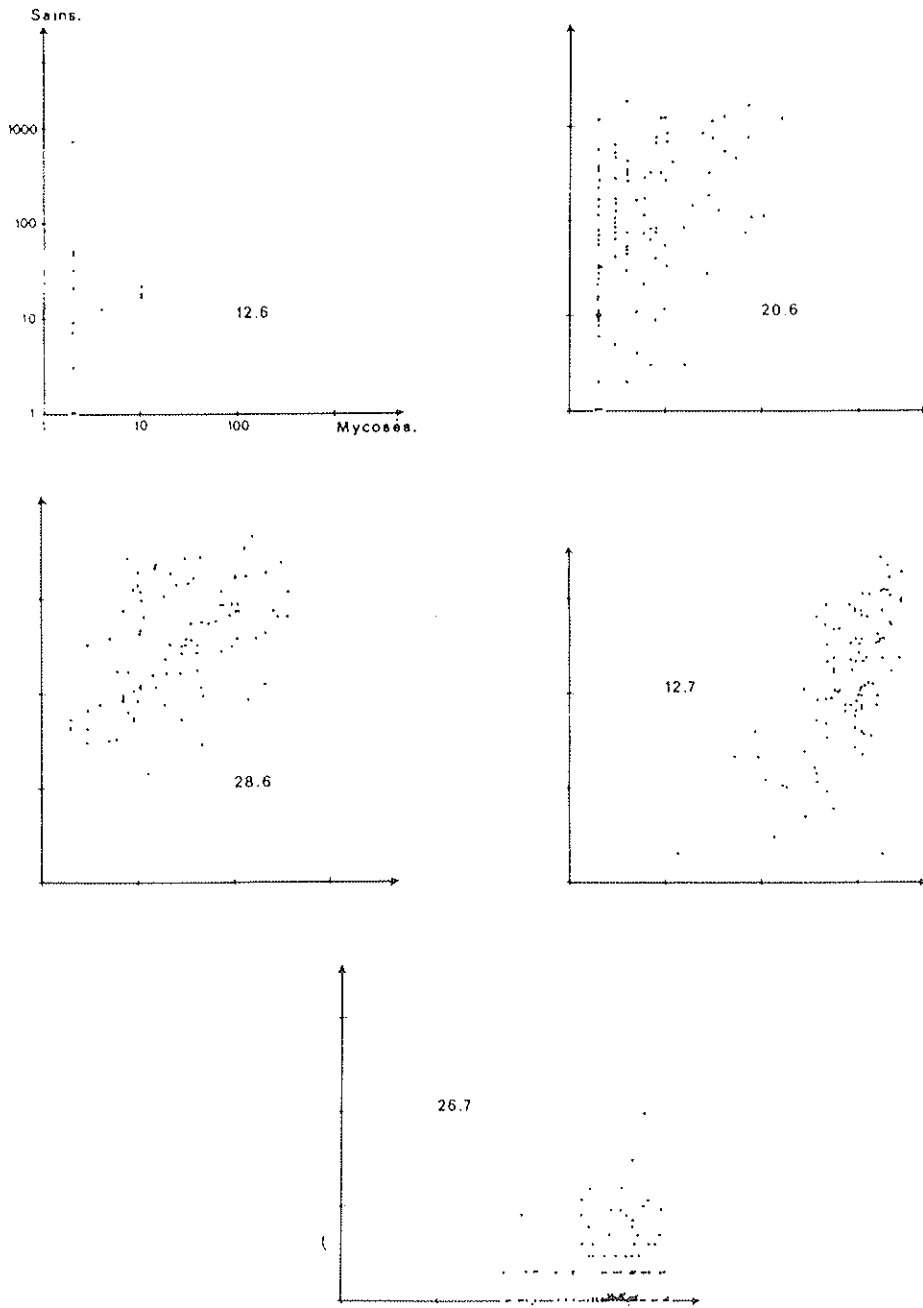


FIG. 3. Relation entre le nombre d'*Aphis fabae* sains et le nombre de mycosés sur chaque pied de féverole contaminé par *Entomophthoraceae* dans le 2^e semis à différentes dates (les données sont exprimées en log (n + 1)).

plus ou moins favorables à la dissémination de la maladie (température, humidité relative, densité de pucerons) mais elle peut aussi dépendre de la part de chaque *Entomophthoraceae* dans le déroulement de l'épizootie, les espèces en cause présentant divers degrés de densité-dépendance (DEDRYVER, 1978). Etant donné la faiblesse de la corrélation, nous ne rechercherons pas de relation de régression entre la taille de la colonie et le nombre de mycosés.

On a vu (cf. p. 45) que les taux de mycose restent très variables ; ceci est valable quelle que soit la taille de la colonie et, au niveau de chaque plante, comme au niveau du champ, on ne peut pas prétendre qu'un certain pourcentage d'aphides mycosés soit nécessaire au « déclenchement » de l'épizootie : le phénomène est progressif, spatialement hétérogène, et plus ou moins régulier selon les conditions climatiques.

PARASITISME DES DIFFÉRENTES FORMES DE PUCERONS

Les formes adultes ont été séparées des formes larvaires dans l'intégralité des échantillons prélevés. Le tableau 6 compare l'intensité des mycoses sur ces différentes formes. Les formes adultes sont 4 à 5 fois plus mycosées que les formes larvaires dans leur ensemble à la mi-juin, puis ce rapport décroît progressivement, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de différence entre l'intensité de la mycose sur les aphides des différents âges à partir de mi-juillet. Sans même faire appel aux relations entre les mycoses et leurs hôtes lors de l'infection ou au cours de l'évolution de la maladie sur l'individu, on peut affirmer que plus un puceron est âgé, plus il a eu le temps d'être exposé à l'inoculum et d'extérioriser la maladie. Si cette formulation expliquait suffisamment la différence observée au début, on pourrait penser que progressivement la quantité d'inoculum augmente tellement que le temps d'exposition à cet inoculum joue moins, tous les stades devenant alors également attaqués.

TABLEAU 6

Evolution dans le temps de l'intensité du parasitisme par Entomophthora sur différentes formes d'Aphis fabae.

Semis 1	14.6	26.6	5.7	
P V.L.	4,1 (*)	0,8	2,1	
P V.A.	4,8	3,6	1,6	
Semis 2	20.6	28.6	12.7	26.7
P V.L.	3,4 (*)	4,0	0,94	1,0
P V.A.	1,9	4,3	1,3	1,0

P V.L. : Rapport entre le % de virginipares ailés mycosés et le % de larves mycosées.

P V.A. : Rapport entre le % de virginipares aptères mycosés et le % de larves mycosées.

Exemple : Le 14 Juin, dans le semis 1, les ailés étaient 4,1 fois plus mycosés que les larves.

(*) Valeurs calculées sur des effectifs faibles.

PRODUCTION DE SPORES DURABLES

En 1972, nous avons observé une production abondante de spores durables de *N. fresenii* sur *A. fabae*, ce qui n'arrive que certaines années sur féverole (1972, 1978) (DEDRYVER, comm. pers.). Les individus formant des spores durables apparaissent progressivement dans toutes les colonies au point que, fin juillet, il y a des spores durables dans toute la parcelle (tableau 7). Le pourcentage d'individus mycosés susceptibles de

former des spores n'en demeure pas moins très bas (2,6 % au maximum) en regard de cette répartition spatiale étonnamment homogène. Nous avons recherché, au moment où les spores durables sont les plus abondantes, le 26 juillet, s'il existait une corrélation entre le nombre d'aphides mycosés et le nombre d'aphides contenant des spores durables. Avec les notations du tableau 5, les résultats sont les suivants : $n = 99$; $r_s = 0,564$. Ici encore, une faible corrélation positive — du même ordre de grandeur que celle que nous avons observée dans la relation sains-mycosés — semble se dessiner.

TABLEAU 7
Importance des pucerons mycosés formant des spores durables de Neozygites fresenii en 1972

Semis	Dates	% Colonies	‰ Individus
1	26.6	5,1	0,6
2	28.6	4,4	0,6
1	5.7	34,4	1,9
2	12.7	70,4	7,1
2	26.7	98,0	26,2

% colonies : Rapport entre le nombre de colonies comportant des individus formant des spores durables et le nombre de colonies mycosées.

‰ individus : rapport entre le nombre d'individus formant des spores durables et le nombre d'individus mycosés.

Les spores durables se forment à partir de fin juin dans un petit nombre de pucerons, mais pas toutes les années : à Rennes en 1971, on notait 0,5 % des cadavres remplis de spores durables le 10 juin et 3 % le 17 juin ; en 1973, 1,1 % le 2 juillet ; à Radenac, en 1974, 1,6 % le 9 juillet et jusqu'à 10 % le 10 juillet 1978. Par contre dans 2 autres cas, aucune spore durable n'a été observée jusqu'au dernier prélèvement, à savoir le 16 juin 1974 et le 25 juillet 1975 à Rennes.

DISCUSSION

Pour la première fois en 1972, on a pu suivre l'évolution d'une épizootie à Entomophthorales sur féverole, en employant, pendant toute la période d'étude, la même technique d'échantillonnage des populations d'*A. fabae*, ce qui a permis d'obtenir, en fin d'évolution des populations, un nombre de colonies suffisamment grand (100) pour être assez représentatif de la population étudiée. Ceci nous permet d'apporter des précisions sur un certain nombre de points originaux, peu ou pas abordés dans les publications précédentes.

ORIGINE DE L'INOCULUM

L'évolution des mycoses ne peut être raisonnée dans le seul cadre étroit d'un aphide sur une de ses plantes-hôtes (KELLER & SUTER, 1980). RABASSE & ROBERT (1975) ont montré que dès le début du mois de mai 1972, 3 espèces d'Entomophthorales étaient présentes à l'état endémique dans les populations d'*A. fabae*, sur hôte primaire (*E. neoaphidis*, *N. fresenii* et *E. planchoniana*). D'autre part, en 1973, 3 % d'une population d'ailés d'*A. fabae* récoltés sur fusain à Rennes et mis en élevage le 15 mai, révélaient une mycose à *E. neoaphidis* 4 j. plus tard. Il semble donc bien que les ailés émigrants peuvent transporter la mycose sur leur plantes-hôtes secondaires. Le fait qu'apparemment plus de 1000 *A. fabae* en incubation de mycose atterrissent sur 1 ha de féveroles est indicatif de

l'ampleur du phénomène et de l'importance épidémiologique des mycoses sur hôtes primaires. On peut se poser la question des sources des Entomophthorales dont seule la forme conidienne est connue (*E. neoaphidis*); par contre, en ce qui concerne *N. fresenii* (et également *E. planchoniana*), on peut penser que l'inoculum apparu sur hôte primaire provient de spores durables formées l'été ou l'automne précédent. Des *A. fabae* remplis de spores durables de *N. fresenii* ont en effet été observés sur hôte primaire en juillet (RABASSE & ROBERT, 1975).

Cependant, d'autres voies d'arrivée de l'inoculum sont possibles. Nous avons déjà signalé (DEDRYVER & RABASSE, 1977) l'importance de pucerons tels *Aulacorthum solani* KALTENBRÜNER et surtout *A. pisum* dans l'apport de *E. neoaphidis* et *C. obscurus*. Les observations faites en 1972, 1973, 1974 autorisent à penser que, dans des régions eu-atlantiques, où coexistent des espèces holocycliques et anholocycliques de pucerons, voire des populations holocycliques et anholocycliques de la même espèce, certaines espèces, anholocycliques, parasitées en permanence par des Entomophthorales sous forme conidienne, servent assez généralement de relais pour l'infection d'espèces holocycliques sur leurs hôtes secondaires, comme l'ont fréquemment observé REMAUDIÈRE *et al.* (1981).

Enfin, la démonstration faite par LATTEUR (1977) de la possibilité de contaminer directement les pucerons à partir du sol humide d'une culture ayant supporté une épizootie plusieurs mois auparavant, rend plausible l'hypothèse d'une origine locale d'une partie de l'inoculum. Cette hypothèse est confortée par l'observation épisodique (1972, 1978) de la formation d'une très grande quantité de spores durables de *N. fresenii* en cultures de féveroles. Ces spores durables se trouvent après la récolte et les labours mélangées à la partie superficielle du sol et semblent pouvoir garder plusieurs années de suite leur faculté germinative (DEDRYVER, comm. pers.). Nous notons que, bien que WILDING (1972) observe une formation plus importante de spores durables de *N. fresenii* à l'automne sur ce même puceron sur féverole sous l'influence des jours courts et de températures basses, ces spores peuvent cependant se former pendant l'été.

DÉROULEMENT DE L'ÉPIZOOTIE ET EFFET DES MYCOSES SUR *A. FABAE*

TANADA (1963) distingue 3 phases successives dans le déroulement des épizooties; ce découpage se prête bien à la description du phénomène sur féverole. La 1^{re} phase consiste en l'arrivée et la ponte des pucerons ailés, ainsi que la formation des 1^{ers} foyers de mycoses. Ces phénomènes sont très localisés et à l'échelle de la parcelle, le champ des observations est hétérogène. De plus, ce que nous observons est complexe: par exemple plusieurs espèces de pucerons peuvent apporter différentes *Entomophthoraceae*; nous sommes dans le domaine de l'observation qualitative. Dans la phase suivante, en 1972, tout se régularise: la répartition dans les sous-parcelles apparaît homogène; l'évolution quantitative des pucerons et des mycoses est régulière. On est maintenant dans un domaine qui semblerait facile à quantifier, si son évolution n'était pas aussi rapide. La 3^e phase enfin débute lorsque la population commence à diminuer sous l'effet des mycoses. L'évolution semble inéluctable et, comme la plupart des auteurs, nous nous sommes peu intéressés à cette phase post-épizootique d'où sortiront vraisemblablement quelque survivants.

L'étude détaillée de l'épizootie de 1972 et des suivantes (DEDRYVER, 1978) permet de faire les remarques suivantes. Les phases de dissémination « horizontale » de l'inoculum au sein de la parcelle (bien exprimée par le % de colonies mycosées), et de dissémination « verticale » de celui-ci au sein des colonies (mal exprimée par le % global de mycosés) sont 2 phénomènes concomittants et indissociables. En effet, les 1^{ers} foyers de mycose se créent dans une parcelle par contamination progressive d'une partie de chaque colonie atteinte par un inoculum exogène. Ces foyers « primaires » sont d'autant plus importants, qu'ils affectent de grosses colonies formant d'une part beaucoup d'aptères susceptibles de propager la mycose aux colonies avoisinantes et, d'autre part, des ailés qui la

transmettent à plus grande distance. Rappelons qu'à Harpenden, en été, WILDING & BROBYN (1972) ont trouvé près de 20 % de mycosés parmi les *A. fabae* atterrissant sur *Vicia faba* L. De plus, il semble que les grosses colonies soient généralement un peu plus mycosées que les petites. Nous ne possédons pas les éléments nécessaires pour décrire le déroulement des épizooties au niveau du cycle biologique des champignons. Nous savons cependant que la projection des conidies a lieu surtout au lever du soleil (WILDING, 1970) et qu'à une température constante de 20° C, le cycle de *N. fresenii* s'effectue en 5 j. sur *A. fabae* (BROBYN & WILDING, 1977). Enfin, si la sporulation demande certainement une hygrométrie presque saturante, il n'en va pas de même pour le développement du champignon dans son hôte. Plus les périodes climatiques sont tranchées au cours de la période étudiée, avec succession de phases de plusieurs jours (à peu près une semaine) « favorables » ou « défavorables » aux mycoses, plus le déroulement de l'épizootie donne l'impression de s'effectuer par paliers : les divers cas étudiés indiquent qu'une 1^{re} période « favorable » permet la création de foyers de mycose « primaires » (colonies pionnières). Par la suite, il semble que la dissémination de l'inoculum s'effectue dans le champ de façon relativement indépendante du climat, en même temps que celle des *A. fabae* et à la même vitesse. Une 2^e période climatique « favorable » est ensuite nécessaire à l'extension verticale des mycoses au sein des colonies. Si cette dernière phase s'effectue de manière optimale, sa rapidité « comprime » l'hétérogénéité des taux de mycose individuels des colonies et écrase les différences dues aux temps inégaux d'exposition à l'inoculum. Au contraire, en cas de situation climatique assez stable sur une longue période, le complexe « dissémination horizontale — dissémination verticale » de l'inoculum se fait de façon assez régulière en apparence, plus ou moins rapidement selon que le climat d'ensemble de la période est moyennement ou très favorable aux Entomophthorales.

La densité-dépendance des épizooties au sein des populations aphidiennes fait l'objet d'une controverse de longue date, certains faisant remarquer que l'on peut observer de forts taux de parasitisme dans des populations faibles (EVLAKHOVA & VORONINA, 1967 ; SHANDS *et al.*, 1963), d'autres disent que les mycoses se comportent comme des agents de mortalité « imparfaitement dépendants de la densité », puisqu'ils ne manifestent cette caractéristique que dans des conditions favorables de température et d'humidité (MAC LEOD & SOPER, 1965). L'épizootie que nous avons décrite en 1972 et qui a eu lieu dans des conditions climatiques toujours favorables suscite 2 remarques :

— Au niveau de la parcelle, l'épizootie s'est déroulée avec une remarquable régularité dans des populations moyennes de 1 à 1 000 aphides par plante.

— Au niveau de la colonie, la taille de celle-ci semble beaucoup moins importante que la date d'arrivée de l'inoculum (faible corrélation sains-mycosés, grande variabilité du taux de mycoses dans les colonies d'une taille donnée).

— Il n'en est pas moins vrai que l'on constate l'évolution d'une population d'individus sains et l'évolution d'une population d'individus mycosés toutes 2 exponentielles pendant les 2 1^{res} phases de l'épizootie. Le rapport entre ces 2 variables, qui traduit l'effet de la mycose aura donc aussi une évolution exponentielle. C'est également ce que DEAN & WILDING (1971) constatent chez les pucerons des céréales. Dans le cas décrit au moins, il n'est donc pas nécessaire de faire appel à un phénomène qualitatif (changement climatique par exemple) ou à un processus à seuil « densité critique » d'hôtes ou d'inoculum (MAC LEOD *et al.*, 1966), pour expliquer la soudaineté de l'effet constaté. De plus, pendant toute la période des observations, on a bien affaire à une épizootie, c'est-à-dire que la maladie prend de l'importance dans la population, car les pucerons sont contaminés et détruits plus rapidement qu'ils ne se reproduisent.

Rappelons enfin que le principal agent de mycose sur *A. fabae* dans l'Ouest étant *N. fresenii*, les remarques formulées dans ce paragraphe doivent être comprises comme essentiellement valables pour cette espèce, ainsi qu'à un moindre degré pour *E. neoaphidis*.

SUMMARY

Factors affecting the natural control of *Aphis fabae* populations in Brittany.
4. New data about the epizootiology of entomophthoroses on *Vicia faba*

This 4th study on epizootics that occur in the populations of the black bean aphid in Brittany, deals with data obtained between 1972 and 1974 using large samples (100 to 300 plants). The results concern mainly *Neozygites fresenii* (NOWAK) REMAUDIÈRE & KELLER.

In 1972, the weather was not very changeable and always favourable for the fungi (table 1). The number of healthy aphids as well as the number of diseased ones, followed a remarkably regular exponential curve. As a result, the variation of the percentage of dead aphids was very sudden (fig. 1, fig. 2). The disease appeared in the fields at the same time as the aphids themselves; so it is possible to think that several species of winged aphids play a part in the introduction of the 1st inoculum into the field (table 2). At its beginning, the development of the disease was not homogeneous in space (table 4). The foremost diseased aphids could be found in any colony whatever its size, but before long it was found that the biggest colonies contained the greatest number of diseased aphids (table 3). Though this relation remained during the continuation of the epizooty, it was a loose one (table 5). At a given time, within colonies of a given size, the percentage of dead aphids was very variable (fig. 3). The adults (winged and apterac) were systematically more diseased than the nymphs, but the difference became smaller as time went on, and it finally disappeared at the end of the epizooty (table 6). Some years in July, the diseased aphids could form resting spores; in 1972, 2.6 % of them formed resting spores, and the spatial dispersion of these individuals was very regular (table 7).

BIBLIOGRAPHIE

- BANKS, C. J. — 1954. A method for estimating and counting large numbers of *Aphis fabae* Scop. — *Bull. Entomol. Res.*, 45, 751-756.
- BRBYN, P. J. & WILDING, N. — 1977. Invasive and developmental processes of *Entomophthora* species infecting aphids. — *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 69, 349-366.
- DAGNELIE, P. — 1970. Théorie et Méthodes Statistiques. — *Duculot*, Gembloux, 2, 377-398.
- DEAN, G. J. W. & WILDING, N. — 1971. *Entomophthora* infecting the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* and *Sitobion avenae*. — *J. Invertebr. Pathol.*, 18, 169-176.
- DEDRYVER, C. A. — 1978. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* dans l'Ouest de la France. — III. Répartition et incidence des différentes espèces d'*Entomophthora* dans les populations. — *Entomophaga*, 23, 137-151.
- DEDRYVER, C. A. & RABASSE, J. M. — 1977. Répartition spatiale et développement des populations du puceron noir de la fève (*Aphis fabae* Scop.) en zone bocagère et en zone arasée. Incidence des *Entomophthora*. — *C.R. Table Ronde C.N.R.S. « Ecosystèmes bocagers »*, Rennes 1976, 367-375.
- EVLAKHOVA, A. A. & VORONINA, E. G. — 1967. Entomophthorose fungi as natural factor in decreasing pea aphid populations. — In: *Insect Pathology and Microbial Control*. (P. A. VAN DER LAAN ed.), — *North-Holland Publ. Co*, Amsterdam, 280-281.
- KELLER, S. & SUTER, H. — 1980. Epizootiologische Untersuchungen über das *Entomophthora*. — Auftreten bei feildbanlich wichtigen Blattlausarten. — *Acta Oecol., Oecol. Applic.*, 1, 63-81.
- LATTEUR, G. — 1977. Sur la possibilité d'infection directe d'aphides par *Entomophthora* à partir de sols hébergeant un inoculum naturel. — *C. R. Acad. Sc. Paris, D*, 284, 2253-2256.
- MACLEOD, D. M., CAMERON, J. W. Mac B. & SOPER, R. S. — 1966. The influence of environmental conditions on epizootics caused by entomogenous fungi. — *Rev. Roum. Biol. (Bot)*, 11, 125-134.
- MACLEOD, D. M. & SOPER, R. S. — 1965. The influence of environmental conditions on epizootics caused by entomogenous fungi. — *Proc. 12th Int. Congr. Entomol., Lond.*, 1964, 724-725.
- MISSONNIER, J., ROBERT, Y. & THOIZON, G. — 1970. Circonstances épidémiologiques semblant favoriser le développement des mycoses à Entomophthorales chez trois aphides, *Aphis fabae* Scop., *Capitophorus horni* BORNER et *Myzus persicae* (SULZ.). — *Entomophaga*, 15, 169-190.
- RABASSE, J. M. & BOUCHERY, Y. — 1977. Nouvelles données sur les méthodes d'évaluation des populations de pucerons [Homoptères, Aphididae]: séparation des insectes de leur plante-hôte et dénombrement. — *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 9, 407-423.
- RABASSE, J. M. & ROBERT, Y. — 1975. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* dans l'Ouest de la France. — II. Incidence des mycoses à *Entomophthora* sur les populations des hôtes primaires et de la fève-rolé de printemps. — *Entomophaga*, 20, 49-63.

- REMAUDIÈRE, G. & KELLER, S. — 1980. Révision systématique des genres d'*Entomophthoraceae* à potentialité entomopathogène. — *Mycotaxon*, 11, 323-338.
- REMAUDIÈRE, G., LATGÉ, J. P., MICHEL, M. F. — 1981. Ecologie comparée des Entomophthoracées pathogènes de pucerons en France littorale et continentale. — *Entomophaga*, 26, 157-178.
- ROBERT, Y., RABASSE, J. M. & SCHELTE, P. — 1973. Facteurs de limitation des populations d'*Aphis fabae* SCOP. dans l'Ouest de la France. I. Epizootiologie des maladies à Entomophthorales sur féverole de printemps. — *Entomophaga*, 18, 61-75.
- SHANDS, W. A., SIMPSON, G. W. & HALL, I. M. — 1963. Importance of entomogenous fungi in controlling aphids on potatoes in Northeastern Maine. — *Maine Agric. Exp. Stn., Tech. Bull*, 6, 42 pp.
- TANADA, Y. — 1963. Epizootiology of infectious diseases. In : Insect Pathology. An advanced treatise (E. A. STEINHAUS ed.) 2. — *Academic Press, New York London*, 423-475.
- WILDING, N. — 1970. *Entomophthora* conidia in the air-spora. — *J. Gen. Microbiol.*, 62, 149-157.
- 1972. Resting spore formation by *Entomophthora fresenii*. — *Rep. Rothamsted Exp. Stn. for 1972*, 1, 205.
- WILDING, N. & BROBYN, P. J. — 1972. Field incidence of *Entomophthoraceae*. — *Rep. Rothamsted Exp. Stn. for 1972*, 1, 204-205.
- WILDING N. & PERRY J. N., — 1980. Studies on *Entomophthora* in populations of *Aphis fabae* on field beans.— *Ann. Appl. Biol.*, 94, 367-378.

