

# Sélection des grains-hôtes par *Prostephanus truncatus* (Coleoptera, Bostrychidae) en présence de grains préalablement infestés par *Sitophilus zeamais* (Coleoptera, Curculionidae)

Mathias Danho<sup>1</sup>, Eric Haubruge<sup>1</sup>, Charles Gaspar<sup>1</sup> et Georges Lognay<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Unité de Zoologie générale et appliquée,

<sup>2</sup> Unité de Chimie organique et générale; Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux,  
Passage des Déportés, 2 B- 5030 Gembloux (Belgium)

RÉSUMÉ. Le choix des grains-hôtes par le grand capucin du grain, *Prostephanus truncatus*, dans un milieu contenant à la fois des grains de maïs sains et des grains préalablement infestés par le charançon du maïs, *Sitophilus zeamais* a été observé. L'étude de la sélection des grains-hôtes par *P. truncatus* estimée par le nombre d'insectes présents dans chaque situation et par la proportion de grains endommagés, montre que le grand capucin choisit de façon préférentielle les grains sains par rapport aux grains infestés. En présence de différentes densités d'œufs pondus par *S. zeamais* dans les grains-hôtes proposés à *P. truncatus*, en comparaison à des grains sains, on observe que les grains préalablement infestés par le charançon du maïs ont un effet dissuasif sur *P. truncatus*, mais la différence n'est pas significative. Deux hypothèses liées d'une part, à l'activité larvaire de *S. zeamais* et, d'autre part, à l'existence de substances dissuasives déposées sur les grains infestés par les charançons adultes ont été émises pour expliquer le comportement de *P. truncatus*. *P. truncatus*, mis en présence de grains sains et de grains infestés par des formes immatures de *S. zeamais* à différents stades de leur développement, attaque de préférence les grains infestés depuis moins de deux semaines, tandis qu'à partir de trois et quatre semaines après l'infestation par *S. zeamais* ce sont les grains sains qui sont préférés. Ces résultats indiquent une relation étroite entre le développement larvaire de *S. zeamais* à l'intérieur des grains de maïs et le choix du grain-hôte par *P. truncatus*. Pour tester la seconde hypothèse, les substances déposées sur les grains par *S. zeamais* ont été éliminées, au moyen de différents solvants organiques (n-hexane, éther-diéthylique et méthanol). Des adultes de *P. truncatus* mis en présence de grains sains et de grains infestés préalablement traités aux solvants organiques ne font pas de différence entre les grains infestés et les grains sains. Le phénomène de dissuasion constaté avec les grains infestés est éliminé lorsque les grains sont débarrassés des substances déposées à leur surface par les charançons adultes au cours de l'infestation initiale.

MOTS CLÉS: *Prostephanus truncatus*, *Sitophilus zeamais*, grain infesté, sélection du grain hôte, effet dissuasif.

## Selection of grain-hosts by *Prostephanus truncatus* (Coleoptera, Bostrychidae) in the presence of *Sitophilus zeamais* (Coleoptera, Curculionidae) previously infested grains

ABSTRACT. The selection of grain-hosts by the larger grain borer *Prostephanus truncatus* was investigated in environments containing both uninfested maize grains and grains previously infested by the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. The grain-host selection preference of *P. truncatus* was reflected in the number of adults in each type of grain and the number of damaged grains. Results showed that *P. truncatus* individuals were significantly more attracted to uninfested grains than to infested grains. Several densities (according to egg density) of *S. zeamais* infested maize grains mixed together with uninfested grains were exposed to *P. truncatus*. The larger

grain borer damaged significantly more uninfested grains relative to infested ones. Infested grains seemed to have a deterrent effect on the larger grain borer. We hypothesised that this behaviour was due to larval activity and to deterrent substances deposited on maize by adults of the maize weevil. To verify the first hypothesis, adults of *P. truncatus* were placed with uninfested grains and infested grains bearing immature stages of *S. zeamais*. Results showed that the infested grains were preferentially damaged during the first two weeks, while three and four weeks after infestation with *S. zeamais* the uninfested grains were more damaged by *P. truncatus*. These observations indicated a close relationship between the development of *S. zeamais* larvae inside maize grains and the selection of grain-host by *P. truncatus*. To test the second hypothesis, adults of *P. truncatus* were placed together with uninfested maize grains, and with infested grains that had been cleaned of substances deposited by *S. zeamais* using different organic solvents (n-hexane, ether-diethylene and methanol). Results showed that the larger grain borer damaged indiscriminately both infested and uninfested grains. Therefore, the deterrent effect of *S. zeamais* against *P. truncatus* was also associated with the existence of substances deposited on the grain surface by adult weevils.

KEY WORDS: *Prostephanus truncatus*, *Sitophilus zeamais*, infested grain, grain-host selection, deterrent effect.

## INTRODUCTION

En Afrique, la présence des populations d'insectes infestant les denrées entreposées dans les structures de stockage est fréquente et les espèces sont multiples. Les principales espèces nuisibles rencontrées sur le maïs stocké sous forme d'épis avec spathes ou de grains en vrac sont *Prostephanus truncatus* Horn, 1878 (Coleoptera, Bostrychidae) et *Sitophilus zeamais* Motschulsky, 1855 (Coleoptera, Curculionidae). Les pertes pondérales sont estimées entre 15 à 35% des récoltes après six à huit mois de stockage (TAYLOR, 1971; HODGES et al., 1983; GOLOB et al., 1985; HODGES, 1986). *P. truncatus*, encore appelé le grand capucin du grain, est un ravageur typique du maïs (HAUBRUGE & GASPARD, 1990). Il attaque les grains entiers en perçant les spathes ou en creusant une galerie principale à travers le grain pour y pénétrer. Les œufs sont déposés par les femelles dans des loges perpendiculaires aux galeries principales, creusées dans le grain, dans lesquelles se développeront les larves (BELL & WATTERS, 1982; HODGES, 1982). *S. zeamais*, communément appelé charançon du maïs, est également un ravageur primaire largement répandu sur le maïs en Afrique (TAYLOR, 1971). Les femelles creusent un trou dans le grain et y déposent un œuf. Elles rebouchent ensuite ces cavités à l'aide d'une substance mucilagineuse (MC LAGAN & DUNN, 1935). Le développement des stades larvaires et nymphal se fait à l'intérieur du grain, et l'infestation ne se manifestera que plus tard, lors de l'émergence des adultes.

Ces deux ravageurs primaires du maïs apparaissent fréquemment avec d'autres espèces de coléoptères comme *Rhizopertha dominica* Fabricius, 1792 (Coleoptera, Bostrychidae) et *Tribolium castaneum* Herbst, 1775 (Coleoptera, Tenebrionidae) (HODGES, 1986). Les expériences effectuées par HODGES (1984), afin de mieux comprendre les relations entre ces espèces, ont montré une corrélation positive entre la présence de *P. truncatus* et le nombre de *T. castaneum*; les observations concernant les associations avec d'autres espèces n'ont pas permis de tirer de conclusions. Plus tard, les études de HAUBRUGE & VERSTRAETEN (1987) ont montré que le développement de *P. truncatus* est perturbé par la présence de *S. zeamais*. En effet, le nombre de grains endommagés par *P. truncatus* est moins élevé

lorsque les grains ont été infestés par le charançon du maïs. *P. truncatus* est capable de reconnaître des grains infestés par *S. zeamais* si bien que les femelles du grand capucin du grain pondent très peu d'œufs sur ces grains (HAUBRUGE & VERSTRAETEN, 1987). Ces observations suggèrent donc que les grains infestés influenceraient le choix des grains-hôtes par le grand capucin du grain.

Ces résultats nous ont poussés à aborder la problématique de reconnaissance des sites de nutrition et d'oviposition chez *P. truncatus* et l'interaction de cette espèce avec la présence d'autres ravageurs, comme *S. zeamais*. Tout d'abord, nous avons étudié l'influence de l'infestation préalable de *S. zeamais* et la présence des œufs de cette espèce sur la recherche et le choix des grains hôtes par les adultes de *P. truncatus*. Ensuite, nous avons abordé les effets de l'activité larvaire de *S. zeamais* et de la présence de substances dissuasives sur les grains infestés par cette espèce sur le choix de *P. truncatus*.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Conditions expérimentales

Toutes les expérimentations (périodes d'incubation) et les élevages (de production des lots d'expérience) ont été réalisées dans des incubateurs maintenus à  $28 \pm 2^\circ\text{C}$  et  $65 \pm 5\%$  d'humidité relative (HR). Dix répétitions ont été réalisées pour toutes les expériences.

Les souches de *P. truncatus* et de *S. zeamais* utilisées sont originaires du Togo et ont été mises en élevage, depuis 1994, à l'Unité de Zoologie générale et appliquée.

Le matériel végétal utilisé, comme substrat au cours des expérimentations, est constitué de grains de maïs de la variété "Plata" provenant du commerce. Des mesures ont été ensuite réalisées sur les grains (stockés dans des tonneaux en plastique de 60 litres) au moyen d'un thermohygromètre: humidité moyenne (H) = 13% et température moyenne (T) =  $22^\circ\text{C}$ . Avant d'être utilisés pour les bioessais, les grains sont laissés pendant au moins 48 heures dans un incubateur à  $28^\circ\text{C}$  et 65% HR.

Le terme “infesté” a été utilisé ici pour qualifier des grains contenant des oeufs, des larves, des fèces et diverses substances chimiques produites par les insectes (GHENT, 1963; HUGHES, 1982). Les grains de maïs infestés ont été obtenus en plaçant 150 adultes de *S. zeamais* (âgés de 3-10 semaines) dans des bocaux en verre d'une capacité de 1 litre remplis aux 2/3 de grains de maïs (environ 1200-1500 grains). Après une période de 14 jours d'infestation pour les deux premiers et dernier essais et de trois jours pour le troisième essai, les insectes ont été enlevés et les grains de maïs ont été utilisés pour les expériences. Les grains sains, sont des grains qui n'ont été en contact avec aucun insecte avant les expériences.

Les oeufs déposés par les femelles de *S. zeamais* ont été mis en évidence par une immersion des grains dans une solution fuchsine acide à 0,5 g/l (FRANKENFELD, 1948; SHARIFI, 1972). La méthode utilisée a été adaptée de celle décrite par HOLLOWAY (1985). Les grains ont été d'abord humidifiés par trempage dans un bain d'eau tiède agité (25-30°C). Ensuite, ceux-ci ont été immergés pendant 1-2 minutes dans la solution de fuchsine qui colore les bouchons mucilagineux en rouge cerise. Après un rinçage des grains à l'eau pour éliminer l'excès de colorant, le dénombrement des oeufs déposés sur chaque grain a été effectué par observation directe au microscope stéréoscopique.

Chez *P. truncatus*, la nutrition, l'accouplement et l'oviposition ont lieu à l'intérieur des grains (GUNTUP et al., 1996). Cette espèce, s'introduit à l'intérieur du grain en perçant superficiellement le péricarpe (HODGES, 1986). En conséquence, nous avons estimé que le choix des grains-hôtes par *P. truncatus* était assimilable au nombre d'individus présents dans chaque type de grains ou au nombre de grains présentant des trous de nutrition ou des galeries.

### Les dispositifs expérimentaux

Dans des bacs en plastiques de 830 ml (20 cm de long, 15 cm de large et 4 cm de haut), nous avons mis deux lots de 70 grammes (environ 250 grains) de maïs grains disposés côte à côte; d'un côté des grains infestés au préalable par *S. zeamais* et de l'autre côté des grains sains. Les grains infestés et les grains sains ont été obtenus suivant la méthode décrite dans les conditions expérimentales. Quarante adultes de *P. truncatus* ont été déposés à distance égale (au milieu des bacs) de chacun des lots de grains. Après respectivement 1, 3 et 6 heures, les adultes de *P. truncatus* présents dans chaque lot de grains ont été dénombrés. La préférence est associée au nombre d'insectes retrouvés dans chaque lot, critère qui est utilisé pour la quantification.

Pour vérifier si la présence des oeufs de *S. zeamais* influençait le choix des grains-hôtes de *P. truncatus*, six catégories de grains infestés ont été sélectionnées, après coloration à la fuchsine, en fonction du nombre d'oeufs présents sur chaque grain (0, 1, 2, 3, 4 et 5 oeufs/grain). Les grains sains ont été également colorés avec la solution de fuchsine pour ne pas influencer le résultat. Pour chaque catégorie, 15 grains infestés et 15 grains

sains ont été placés dans des tubes en verre (90 x 25 mm) et mis en contact avec cinq adultes de *P. truncatus*. Les observations des grains attaqués par *P. truncatus* ont été effectuées trois et cinq jours après le dépôt des adultes.

Pour étudier l'effet de l'activité larvaire de *S. zeamais*, des grains infestés pendant trois jours, portant au moins deux oeufs, ont été mis en incubation en même temps que des grains sains. Après 1, 2, 3 et 4 semaines d'incubation, 15 grains infestés et 15 grains non infestés ont été mélangés, placés dans un tube en verre et mis en contact avec cinq adultes de *P. truncatus*. Les observations des grains attaqués par *P. truncatus* ont été effectuées trois et cinq jours après le dépôt des adultes.

Afin de vérifier si des substances dissuasives sont déposées sur les grains de maïs infestés par *S. zeamais*, 150 grains (infestés ou sains) ont été trempés à deux reprises pendant 1 minute dans 40 ml pour chaque solvant (n-hexane, éther diéthylique ou méthanol). L'objectif de ce trempage est d'éliminer les substances aromatiques éventuellement déposées sur les grains infestés par *S. zeamais*. Entre chaque extraction, les grains ont été séparés du solvant par filtration sur de la laine de verre extra-fine (11 µm, densité = 2,52 g/cm<sup>3</sup>). Les grains témoins (infestés par *S. zeamais* ou sains) ont été trempés dans l'eau. Après évaporation du solvant, les grains ont été séparés en dix lots de 15 grains et séchés à température ambiante, pendant 12 heures, dans des bacs en verre. Pour chaque extraction, le pourcentage d'infestation par les adultes de *P. truncatus* et l'observation des grains attaqués ont été réalisés suivant le protocole de l'expérience précédente.

Les résultats issus des observations ont été traités statistiquement par une analyse de la variance, au moyen du logiciel SYSTAT (WILKINSON et al., 1992). Auparavant, il a été procédé à une transformation angulaire des données (de chaque valeur obtenue), afin de stabiliser les variances, selon la formule relative aux proportions (DAGNELIE, 1994),

$$Y = 2 \arcsin \sqrt{\frac{y}{nN}}$$
 avec :

$n$  = nombre de grains de chaque type attaqué dans chaque tube,

$N$  = nombre total de grains de chaque type dans un tube.

Ensuite, nous avons procédé à une comparaison des moyennes à l'aide du test de Newman et Keuls. Les résultats des tests statistiques sont considérés comme significativement différents, lorsque la probabilité de l'hypothèse nulle est inférieure ou égale à 5%.

Outre les tests statistiques, les histogrammes ont été obtenus, à l'aide du logiciel Excel, en faisant le pourcentage moyen des dix répétitions.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Influence de l'infestation préalable de *S. zeamais*

Les résultats (Fig. 1) montrent qu'un plus grand nombre de *P. truncatus* est présent dans les grains sains, quelle que

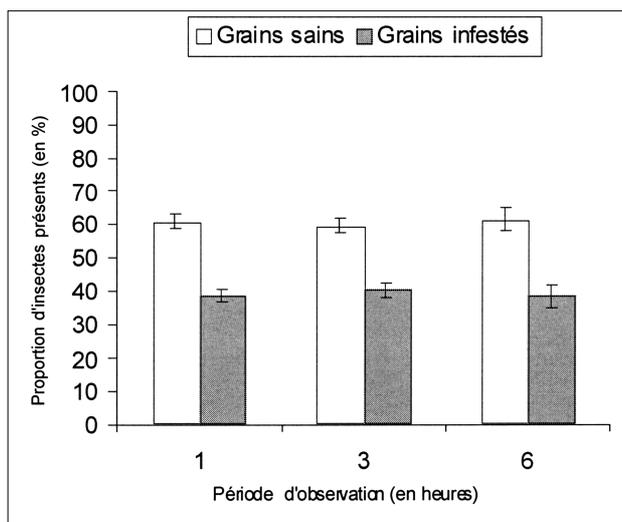


Fig. 1. Répartition des adultes de *Prostephanus truncatus*, en fonction des différents types de grains lors de la recherche des grains-hôtes, au cours du temps (Proportion  $\pm$  Ecart-type).

soit la période d'observation. Ces observations sont confirmées par l'analyse de la variance à deux critères de classification qui ne relève aucune différence significative ( $P = 1 > 0,05$ ) dans la répartition des insectes à toutes les durées de séjour: 1 heure, 3 heures et 6 heures. Par contre, au niveau du type de grains, il existe une différence très hautement significative ( $P = 0,0001 < 0,001$ ), ce qui indique que *P. truncatus* choisit de façon préférentielle les grains sains. On peut en déduire que les grains infestés préalablement par *S. zeamais* ont un effet dissuasif vis-à-vis du grand capucin du grain. Nous avons donc émis l'hypothèse que le choix de *P. truncatus* était influencé soit par l'activité larvaire de *S. zeamais* à l'intérieur des grains, soit par la présence d'un médiateur chimique lié à la présence des œufs de *S. zeamais* sur les grains infestés ou au séjour des adultes de cette espèce pendant la période de ponte.

#### Effet de l'activité larvaire de *S. zeamais*

Au niveau des grains infestés portant des œufs de *S. zeamais*, la dissuasion peut s'expliquer par les bruits émis par les larves lors de leurs déplacements ou de leurs prises de nourriture à l'intérieur du grain (ADAMS et al., 1953). Détectant ces vibrations, *P. truncatus* se dirigerait de préférence vers les grains sains. En effet, les grains infestés ont été en contact avec *S. zeamais* pendant une période de trois jours. Après une période d'incubation de cinq à six jours, les larves éclosent et se développent à l'intérieur des grains (SHARIFI & MILLS, 1971; LONGSTAFF, 1981).

Les résultats repris à la Fig. 2 montrent que les grains infestés et incubés pendant une et deux semaines sont attaqués de préférence par *P. truncatus*, alors qu'à partir de trois et quatre semaines d'incubation, ce sont les grains sains qui sont les plus endommagés. L'analyse de la variance indique qu'il existe une différence hautement significative ( $P = 0,001$ ) au niveau de l'interaction entre les types de grains et les semaines; cette interaction tra-

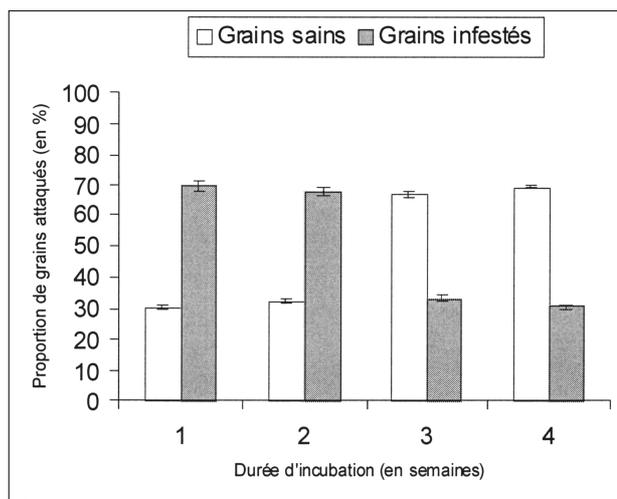


Fig. 2. Répartition des attaques de *Prostephanus truncatus*, en fonction du temps d'incubation des formes immatures de *Sitophilus zeamais* et des différents types de grains, après 5 jours d'infestation (Proportion  $\pm$  Ecart-type).

duit le changement de comportement du grand capucin du grain. Il n'existe pas de différence significative entre les semaines ( $P = 0,597$ ) et les types de grains ( $P = 0,813$ ). La comparaison des moyennes deux à deux à l'aide du test de Newman et Keuls nous indique que quelle que soit la période de deux semaines, le type de grain le plus attaqué est significativement différent de l'autre. Ces résultats nous permettent d'affirmer que le développement des larves de *S. zeamais* à l'intérieur du grain a un effet sur la sélection de l'hôte par *P. truncatus*. Pendant les deux premières semaines d'incubation, le cycle de développement de *S. zeamais* correspond au développement des œufs et à celui des larves du premier au troisième stade larvaire (SHARIFI & MILLS, 1971). Par contre, les deux dernières semaines correspondent aux périodes de développement de la larve du stade IV et de la nymphe. Les grains contenant ces derniers stades ne sont plus infestés, ce qui peut être en relation avec la présence de bruit. VICK et al. (1988) ont montré que chez *Sitophilus*, le grincement des mandibules à l'intérieur du grain produit des sons distincts. Ces bruits pourraient être détectés par *P. truncatus*, le dissuadant de percer des galeries dans ces grains infestés depuis plusieurs semaines. Le comportement de *P. truncatus* face aux grains incubés pendant les deux premières semaines va dans le sens contraire des observations obtenues lors de l'essai précédent. En réalité, la période d'infestation des grains par les charançons (adultes de trois semaines) était plus courte (trois jours) alors que pour le premier essai, la période d'infestation a duré 14 jours avec des adultes de *Sitophilus* âgés de 10 semaines. Nous avons donc entrepris des expériences sur l'influence de l'âge des adultes de *S. zeamais* et de la période d'infestation des grains, sur la sélection des grains-hôtes par *P. truncatus*. Les résultats (non publiés) montrent que l'effet dissuasif des grains infestés est encore plus marqué d'une part avec des adultes d'âge supérieur ou égal à trois semaines et d'autre part avec des grains, ne portant pas

d'œufs, infestés par *S. zeamais* pendant une période supérieure à trois semaines. L'existence de substances dissuasives sur les grains infestés par *S. zeamais* semble donc également probable.

### Effet de la présence des œufs de *S. zeamais*

En présence de différentes densités d'œufs pondus par *S. zeamais* dans les grains infestés, proposés à *P. truncatus*, en comparaison à des grains sains, le grand capucin du grain attaque de préférence les grains infestés (Fig. 3). Une analyse de la variance à deux critères de classification nous indique qu'il y a une différence très hautement significative ( $P < 0,001$ ) entre les types de grains.

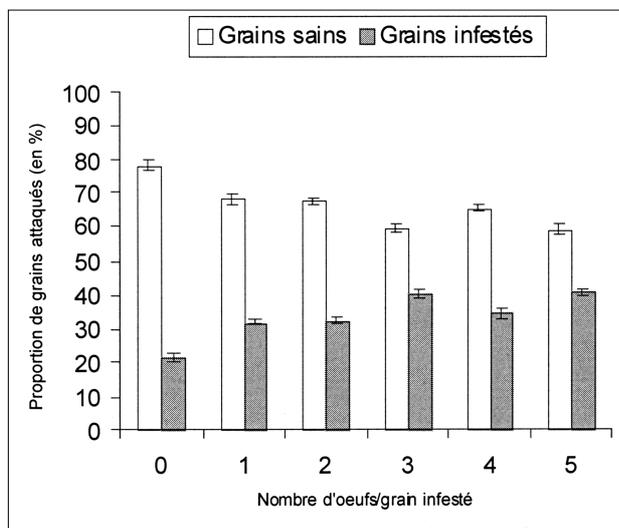


Fig. 3. Répartition du nombre de grains attaqués par *Prostephanus truncatus*, en fonction du nombre d'œufs/grain de *Sitophilus zeamais* et des différents types de grains, après 5 jours d'infestation (Proportion  $\pm$  Ecart-type).

Ces observations montrent que *P. truncatus* est capable de faire la discrimination entre des grains sains et des grains déjà colonisés par *S. zeamais*. Cette préférence pour les grains sains ne semble toutefois pas être liée à l'abondance des œufs de *S. zeamais* sur les grains infestés ( $P = 0,952$ ). En effet, au niveau des grains infestés, mais ne portant pas d'œufs, nous observons un taux relativement faible d'infestation de 22% par le grand capucin du grain. L'œuf déposé par *S. zeamais* n'est certainement pas l'élément (le facteur) essentiel de la dissuasion constatée.

### Détection de la présence de substances dissuasives sur les grains infestés par *S. zeamais*

Le nombre de grains attaqués par *P. truncatus* est presque identique au niveau des grains infestés et des grains sains traités avec le même type de solvant (Fig. 4). Par contre, pour les grains trempés seulement dans l'eau, le nombre de grains attaqués par *P. truncatus* est différent par rapport aux types de grains. Lorsque l'eau est utilisée comme solvant pour les extractions, *P. truncatus* attaque

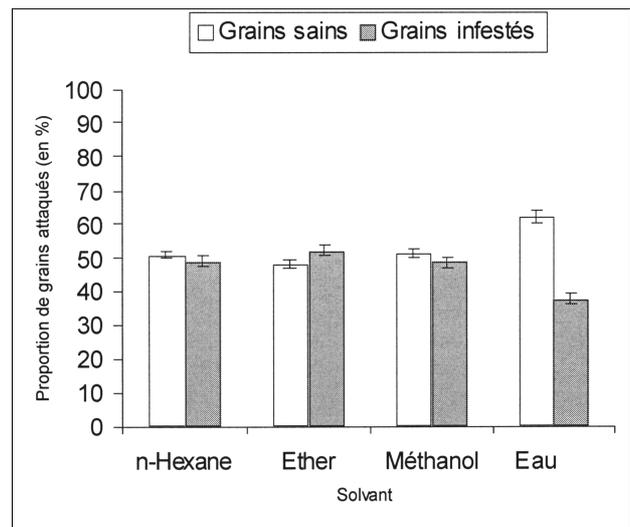


Fig. 4. Répartition du nombre de grains attaqués par *Prostephanus truncatus*, en fonction des différents types de solvants et des grains après extraction, et après 5 jours d'infestation (Proportion  $\pm$  Ecart-type).

davantage et de façon significative les grains sains par rapport aux grains infestés. Tout se déroule comme si les grains infestés avaient perdu leurs effets dissuasifs lorsque l'un des trois solvants autre que l'eau est utilisé. Ces observations confirment l'existence de substances dissuasives peu ou pas solubles dans l'eau sur les grains infestés par *S. zeamais*. Après extraction au moyen des trois solvants organiques, le grand capucin du grain ne distingue plus les grains préalablement infestés des grains sains. STUBBS & ABOOD (1983) ont remarqué que des extraits de grains contaminés par des adultes de *S. granarius*, appliqués sur le milieu de ponte, provoquent une diminution de l'oviposition de cette même espèce. Ils concluent donc que des substances répulsives émises par les femelles lors de la ponte, auraient pour effet d'empêcher la contamination du grain par d'autres insectes. *S. zeamais* perturberait de cette manière les attaques de *P. truncatus* et partant, la sélection des grains-hôtes de cette dernière espèce. Plusieurs substances secrétées par le charançon du maïs ont déjà été identifiées (PLARRE, 1998); notamment, la phéromone d'agrégation (WALGENBACH et al., 1983; PHILLIPS et al., 1985), (R, S)-5-hydroxy-4-methyl-3-heptanone qui est soluble dans ces trois solvants. Dans notre étude, il est possible que la dissuasion, du grand capucin du grain, soit liée à la perception de cette phéromone sur les grains infestés ou à d'autres substances chimiques déposées sur les grains infestés par les charançons adultes. La poursuite de cette étude passe par la caractérisation précise de ces substances dissuasives, ce qui pourrait déboucher sur une application pratique en protection des stocks de maïs contre le grand capucin.

### CONCLUSION

Les résultats nous permettent de confirmer qu'il existe bien une véritable compétition interspécifique entre le

charançon du maïs et le grand capucin du grain. Les grains de maïs infestés par le charançon ont des effets dissuasifs sur *P. truncatus*, lorsque ce dernier est à la recherche des grains-hôtes pour la nutrition ou l'oviposition. Ces effets dissuasifs sont liés à une combinaison d'un ensemble de phénomènes physiques et chimiques. Ces phénomènes sont d'une part dus à la présence de substances dissuasives et d'autre part, à l'activité des larves à l'intérieur du grain. Des études concernant la compétition entre *P. truncatus* et *S. zeamais* ont montré que le charançon du maïs était le meilleur compétiteur et avait un effet suppressif sur le grand capucin du grain (COWLEY et al., 1980; GIGA & CANHAO, 1993). Toutefois, les mécanismes de cette compétition interspécifique sont peu connus et les résultats de nos études permettront certainement d'apporter des éléments de réponses à cette approche.

### REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Monsieur le Professeur J.J. Claustrioux, titulaire de l'Unité de Statistique et Informatique et Monsieur L. V. Belle, assistant, pour leurs conseils sur le choix des tests statistiques et leur aide dans l'analyse des résultats; ainsi que les correcteurs anonymes pour les commentaires qu'ils ont apportés sur le présent manuscrit. M. Danho est boursier de l'A.G.C.D. (Administration Générale de la Coopération au Développement).

### BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS, R.E., J.E. WOLFE, M. MILNER & J.A. SHELLENBERGER, 1953. Aural detection of grain infested internally with insects. *Science*, 118: 163-164.
- BELL, R.J. & F.L. WATTERS, 1982. Environmental factors influencing the development and rate of increase of *Prostephanus truncatus* on stored maize. *J. Stored Prod. Res.*, 18: 131-142.
- COWLEY, R.J., D.C. HOWARD & R.H. SMITH, 1980. The effect of grain stability on damage caused by *Prostephanus truncatus* (Horn) and three other beetle pests of stored maize. *J. Stored Prod. Res.*, 16: 75-78.
- DAGNELIE, P., 1994. *Théorie et méthodes statistiques. Volume II: Les méthodes de l'inférence statistique*. Presses Agronomiques de Gembloux (463 pp).
- FRANKENFELD, J.C., 1948. *Staining methods for detecting weevils infestation in grain*. In: U.S. Department of Agriculture. Bureau of Entomology and Plant Quarantine, ET ser. 256: 1-4.
- GHEENT, A. W., 1963. Studies of behavior of the *Tribolium* flour beetles. I. Contrasting response of *T. castaneum* and *T. confusum* to fresh and conditioned flours. *Ecology*, 44: 269-283.
- GIGA, D.P. & S.J. CANHAO, 1993. Competition between *Prostephanus truncatus* (Horn) and *Sitophilus zeamais* (Motsch.) in maize at two temperatures. *J. Stored Prod. Res.*, 29: 63-70.
- GOLOB, P., P. CHANGIAROEN, A. AHMED & J. COX, 1985. Susceptibility of *Prostephanus truncatus* to insecticides. *J. stored Prod. Res.*, 21: 141-150.
- GUNTRIP, J., R.M. SIBLY & R.H. SMITH, 1996. A phenotypic and genetic of egg to adult life-history traits between and within two strains of the larger grain borer, *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae). *J. Stored Prod. Res.*, 32: 213-223.
- HAUBRUGE, E. & C. VERSTRAETEN, 1987. Interaction entre *Prostephanus truncatus* (Horn) et quatre espèces de coléoptères des denrées, ravageuses du maïs. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent*, 52: 241-245.
- HAUBRUGE, E. & C. GASPAR, 1990. Détermination en laboratoire des zones favorables au développement des populations du grand capucin du grain, *Prostephanus truncatus* (Horn), en Afrique. *L'Agronomie Tropicale*, 45: 251-258.
- HODGES, R.J., 1982. A review of the biology and control of the larger grain borer *Prostephanus truncatus*. *Trop. Stored Prod. Inf.*, 43: 3-9.
- HODGES, R.J., W.R. DUNSTAN, I. MAGAZINI & P. GOLOB, 1983. An outbreak of *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae) in East Africa. *Prot. Ecol.*, 5: 183-194.
- HODGES, R.J., 1984. Field ecology and monitoring of *Prostephanus truncatus* Horn. In: GASGA-Workshop on the Larger Grain Borer, *Prostephanus truncatus* (Horn). Tropical Development Research Institute, Storage Department, Slough. GTZ, Eschborn, FRG: 32-48.
- HODGES, R.J., 1986. The biology and control of *Prostephanus truncatus*: A destructive storage pest with an increasing range. *J. Stored Prod. Res.*, 22: 1-14.
- HOLLOWAY, G.J., 1985. The effect increased grain moisture content on some life history characters of *Sitophilus oryzae* (L.) after staining egg plugs with acid fuchsin. *J. Stored Prod. Res.*, 21: 165-169.
- HUGHES, A. L., 1982. Attraction of adult *Tribolium confusum* to flour conditioned by male conspecifics. *Behavioral Processes*, 7: 247-253.
- LONGSTAFF, B.C., 1981. Biology of the genus *Sitophilus* (Coleoptera: Curculionidae): a critical review. *Prot. Ecol.*, 2: 83-130.
- MC LAGAN, D.S. & E. DUNN, 1935. The experimental analysis of the growth of an insect population. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 55: 126-139.
- PHILLIPS, J.K., C.A. WALGENBACH, J.A. KLEIN, W.E. BURKHOLDER, N.R. SCHMUFF & H.M. FALES, 1985. (R\*,S\*)-5-hydroxy-4-methyl-3-heptanone: a male produced aggregation pheromone of *Sitophilus oryzae* (L.) and *S. zeamais* Motsch. *J. Chem. Ecol.*, 11: 1263-1274.
- PLARRE, R., 1998. Pheromones and other semiochemicals of stored product insects. A historical review, current application, and perspectives needs. *Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstwirtschaft.*, 1-84.
- SHARIFI, S. & R.B. MILLS, 1971. Radiographic studies of *Sitophilus zeamais* Motsch. in wheat kernels. *J. Stored Prod. Res.*, 7: 195-206.
- SHARIFI, S., 1972. Oviposition site and egg plug staining as related to development of two species of *Sitophilus* in Wheat Kernels. *Z. Ang. Ent.*, 71: 428-431.
- STUBB, M. & F. ABOOD, 1983. Oviposition by *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) in insect contaminated wheat. *J. Stored Prod. Res.*, 19: 51-56.
- TAYLOR, T.A., 1971. Flight activity of *Sitophilus zeamais* Motsch. (Coleoptera: Curculionidae) and some other grain-infesting beetles in the field and a store. *J. Stored Prod. Res.*, 6: 296.

- 
- VICK, K.W., J.C. WEBB, B.A. WEAVER & C. LITZKOW, 1988. Sound detection of stored-product insects that feed inside kernels of grain. *J. Econ. Entomol.*, 81: 1489-1493.
- WALGENBACH, C.A., J.K. PHILLIPS, D.L. FAUSTINI & W.E. BURKHOLDER, 1983. Male-produced aggregation pheromone of the maize weevil, *Sitophilus zeamais*, and interspecific attraction between three *Sitophilus* species. *J. Chem. Ecol.*, 9: 831-841.
- WILKINSON, L., M. HILL & E. VANG, 1992. SYSTAT: Statistics, version 5.2 Edition. SYSTAT, Evanston, IL. (724 pp).

*Received: February 11, 1999*

*Accepted after revision: October 18, 1999*