

Étude biologique de *Selenothrips rubrocinctus* ravageur du cacaoyer, du goyavier et du manguier au Cameroun

N WOIN
IRA, antenne de Kismatari
BP 415, Garoua,
Cameroun

J N'GUYEN-BAN
CIRAD-CP
BP 5035
34032 Montpellier Cedex 01
France

JM MPE
Laboratoire d'entomologie
IRA, BP 2067
Yaoundé
Cameroun

Reçu : janvier 1994
Accepté : novembre 1994

Étude biologique de *Selenothrips rubrocinctus* ravageur du cacaoyer, du goyavier et du manguier au Cameroun.

RÉSUMÉ
Selenothrips rubrocinctus (Giard), thysanoptère considéré comme ravageur secondaire au Cameroun, prend de plus en plus d'importance dans les agrosystèmes. L'étude épidémiologique de l'insecte sur le cacaoyer, le goyavier et le manguier montre des dégâts variables selon les espèces-hôtes. Les larves et les adultes piquent les feuilles provoquant l'apparition de tâches brunâtres. Les fortes attaques peuvent entraîner une défoliation totale. L'impact du facteur trophique sur le cycle de développement de l'insecte ne montre pas de différences significatives entre les cycles évolutifs de ce prédateur sur les trois plantes étudiées. La reproduction parthénogénétique est prépondérante dans les trois cas. Le comportement particulier de ce thrips sur le cacaoyer ouvre de nouvelles perspectives de lutte intégrée contre ce ravageur dans l'écosystème du cacaoyer cultivé.

MOTS CLÉS
Cameroun, *Theobroma cacao*, *Psidium guajava*, *Mangifera indica*, ravageur des plantes, *Selenothrips*, épidémiologie, dégât.

Biological study of *Selenothrips rubrocinctus*, a cocoa, guava and mango pest in Cameroon.

ABSTRACT
Selenothrips rubrocinctus (Giard) is having an increased impact on agrosystems in Cameroon, although it is still considered as a secondary pest. An epidemiological study of the insect on cocoa, guava and mango revealed that the extent of damage varied according to the host species involved. Larval and adult forms of this thrips puncture leaves of the infested tree and brownish stains appear. Heavily infested trees were sometimes completely defoliated. There were no significant differences concerning the effects of the trophic factor on the insect life cycle when the three different trees were compared. Parthenogenic reproduction was dominant in all three cases. This thrips showed a very specific behaviour on cocoa, which could pave the way to new integrated control strategies against this pest in cocoa plantations.

KEYWORDS
Cameroon, *Theobroma cacao*, *Psidium guajava*, *Mangifera indica*, pests of plants, *Selenothrips*, epidemiology, damage.

Estudio biológico de *Selenothrips rubrocinctus*, plaga del cacao, del guayabo y del mango en Camerún.

RESUMEN
El *Selenothrips rubrocinctus* (Giard), tisanóptero considerado como plaga secundaria en Camerún cobra cada vez mayor importancia en los agrosistemas. El estudio epidemiológico del insecto en el cacao, el guayabo y el mango muestra daños variables según las especies-huéspedes. Las larvas y los adultos pican las hojas provocando la aparición de manchas parduzcas. Los ataques fuertes pueden acarrear un deshoje total. El impacto del factor trófico en el ciclo de desarrollo del insecto no muestra diferencias significativas entre los ciclos evolutivos de este depredador en las tres plantas estudiadas. En los tres casos, la reproducción partenogenética es preponderante. El comportamiento particular de este thrips en el cacao abre nuevas perspectivas de lucha integrada contra esa plaga en el ecosistema del cacao cultivado.

PALABRAS CLAVES
Camerún, *Theobroma cacao*, *Psidium guajava*, *Mangifera indica*, plagas de plantas, *Selenothrips*, epidemiología, daños.

● introduction

Selenothrips rubrocinctus (Giard), communément appelé « cacao thrips » ou *red-banded thrips*, a longtemps été considéré comme un ravageur secondaire au Cameroun. Aujourd'hui, il tend à prendre de l'importance dans plusieurs agrosystèmes. En plantation, ses dégâts sont souvent confondus avec les effets de la sécheresse ou attribués à l'action d'autres insectes.

Depuis qu'il a été découvert dans les îles de São Tomé et Príncipe (golfe de Guinée) par DE SEABRA (1920), et jusqu'à récemment, *S rubrocinctus*, espèce cosmopolite, y est considéré comme le ravageur le plus nocif du cacaoyer.

En Côte-d'Ivoire, les thrips s'attaquent aux feuilles, aux fleurs et aux écailles des bourgeons terminaux de cacaoyer. Celles-ci se dessèchent, puis tombent (COULIBALY, 1979).

Dans les vergers du Cameroun, les larves et les adultes causent également de sérieux dommages aux jeunes pousses de goyavier (NONVEILLER, 1984). Sur manguier, de sévères déformations de feuilles, de bourgeons et de fleurs dues à cet

insecte, ont déjà été rapportées par URICH (1918), CALLAN (1943) et GOLDING (1945), de LAROUSILLHE (1980) et DENNIS HILLS (1975).

En comparant l'action de ce déprédateur sur le cacaoyer (*Theobroma cacao*), le goyavier (*Psidium guajava*) et le manguier (*Mangifera indica*), certains paramètres biologiques de son développement ont pu être précisés. Ces informations permettent d'envisager, à moyen terme, la mise au point d'une méthode de lutte cohérente contre cet insecte nuisible des vergers.

● matériel et méthodes

Les travaux présentés ont été effectués de juillet 1990 à juin 1991 dans le laboratoire d'entomologie de l'IRCC/IRA¹ à N'kolbisson (Cameroun). La température y est de $25 \pm 6^\circ\text{C}$ et l'humidité relative de $65 \pm 10\%$.

Afin d'étudier le cycle évolutif et l'impact des attaques de *S rubrocinctus* sur les trois plantes-hôtes (cacaoyer, goyavier et manguier) en pépinière, trois types d'élevages ont été conduits selon la méthode de BOURNIER (1968).

élevage de masse

L'élevage de masse a permis de suivre l'évolution des dégâts de l'insecte sur les jeunes plants, et d'obtenir des larves néonates destinées aux élevages individuels.

Ce type d'élevage a été réalisé dans des cages cylindriques en plexiglas de 32 x 65 cm (photo 1). Chacune des cages abritait soit un jeune cacaoyer de 12 mois, soit un goyavier de 4 mois, soit enfin un manguier de 6 mois au stade de deux à quatre feuilles. Chacune des feuilles a été infestée en permanence par 25 thrips.

élevage sur rondelles de feuilles

Cette technique a permis de suivre le développement post-embryonnaire de l'insecte. À l'éclosion, les larves néonates issues des élevages de masse, ont été transférées sur des rondelles de feuilles prélevées sur les différentes plantes et placées dans de petites boîtes numérotées (photo 2). Pour maintenir une certaine humidité dans l'enceinte, le fond de ces boîtes était tapissé au

¹ IRCC/IRA : Institut de recherches du café et du cacao (maintenant CIRAD-CP) / Institut de recherches agronomiques du Cameroun.

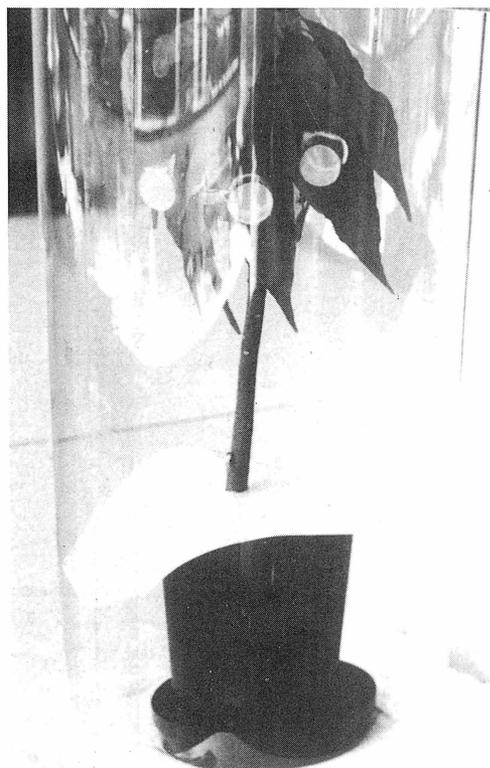


Photo 1
Cage cylindrique (32 x 65 cm) utilisée pour l'élevage en masse de *Selenothrips rubrocinctus* et l'élevage en cagettes à pinces.

préalable par une couche de coton hydrophile imbibée d'eau distillée. Le renouvellement des supports alimentaires a été effectué tous les deux jours.

Chaque fois qu'une exuvie était observée à l'intérieur d'une boîte, la date de la mue était notée. Les observations ont été effectuées deux à quatre fois par jour.

élevage en cagettes à pinces

L'élevage en cagettes à pinces a permis d'étudier le développement embryonnaire et la reproduction de *S rubrocinctus*.

Après la mue imaginale sur les rondelles, et la détermination du sexe des insectes par la technique dite du « sexage à froid »², les adultes ont été enfermés dans des cagettes constituées de cylindres en plexiglas de 3 x 3,5 cm (photo 1). Celles-ci ont été fixées aux feuilles à l'aide de pinces à cheveux en aluminium. La cagette était déplacée tous les 5 jours jusqu'à la mort de l'insecte. Les emplacements successifs occupés par la cagette sur le support ont été repérés au feutre noir. Pour éviter de blesser la feuille-hôte, une mince couche de coton avait été intercalée entre celle-ci et le bord de la cagette. Sur chaque site, les petites protubérances qui recouvraient les pontes ont pu être repérées à l'aide d'une loupe à main. Le dénombrement des œufs a été effectué en retirant la cuirasse protectrice au moyen d'une minutie montée sur un mandrin d'horloger.

Trente femelles par type d'hôte (goyavier, manguiers ou cacaoyer) ont été réparties, une par une, dans ces cagettes pour déterminer leur potentiel reproducteur.

paramètres estimés

dégâts et réduction des surfaces foliaires

L'évolution des dégâts a été observée chaque jour, jusqu'au dessèchement total des plants.

La réduction de la surface foliaire a été estimée à partir de la mesure des paramètres SFT (surface foliaire moyenne des témoins) et SFI (surface foliaire moyenne des feuilles infestées).

Pour cette étude, deux feuilles d'égale dimension ont été choisies pour chaque test élémentaire. La première de ces deux feuilles a été infestée par une population constante de huit thrips adultes, la seconde, constituant le témoin non infesté, a été protégée par une enveloppe en toile d'organdi à mailles très fines. L'ensemble de l'expérimentation a consisté en huit tests élémentaires de ce type pour chacune des trois espèces d'arbres étudiées. Le taux de réduction de la surface foliaire a été estimé par le rapport $[(SFT-SFI)/SFT] \times 100$.

étude du phototropisme en lumière naturelle

Au laboratoire, l'influence de la lumière sur le comportement des thrips adultes a été précisée.

Huit thrips adultes, nouvellement récoltés, ont été placés au centre d'une boîte de Pétri de 20 cm de diamètre, dont une moitié a été occultée par une feuille en plastique noir. Les insectes avaient ainsi la possibilité de se diriger soit vers la zone d'ombre, soit vers la plage éclairée. Cette expérimentation a été répétée 17 fois. Le comptage des individus dans chacune des deux zones était effectué 10 min après l'introduction des insectes dans la boîte.

² *Sexage à froid* : principe qui consiste à identifier le sexe d'un insecte engourdi par le froid. Un flacon de verre mince contenant les insectes vivants est placé sur de la glace pendant 10 à 30 s. Le flacon est déplacé lorsque les insectes deviennent immobiles. Ils demeurent dans cet état pendant 5 à 10 min, temps suffisant pour observer, à l'aide d'une loupe, si la face sternale de l'extrémité de l'abdomen porte l'ovipositeur.

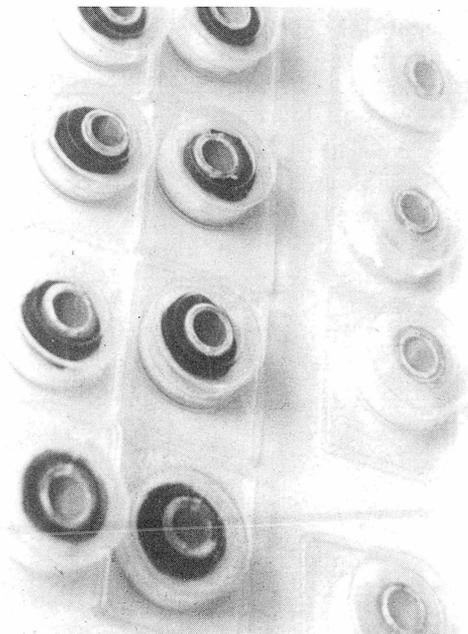


Photo 2
Élevage de *S rubrocinctus* sur rondelles de feuilles (support alimentaire) prélevées sur cacaoyers, manguiers ou goyaviers.

● résultats et discussions

quelques données sur le potentiel biotique de *S rubrocinctus*

maturité sexuelle et ponte

Trois à quatre jours après la mue imaginale, les femelles de *S rubrocinctus* commençaient à déposer leurs œufs sur la face inférieure des feuilles, notamment au niveau des nervures principales et secondaires. Ces œufs pouvaient être entièrement, ou en partie, insérés dans le tissu sous-épidermique du limbe ; ils formaient de petites protubérances apparentes à la surface de la feuille.

développement embryonnaire et post-embryonnaire

La durée d'incubation des œufs de thrips déposés sur cacaoyers, de 14,3 jours en moyenne, a été sensiblement plus longue que celle observée sur goyaviers et manguiers, 11,5 et 11,3 jours respectivement (tableau I). En revanche, les durées de développement post-embryonnaire, comprises entre 14,4 et 14,9 jours, ont été comparables sur les trois plantes-hôtes.

Ainsi, selon les espèces, le cycle biologique du ravageur a varié de 26,0 jours et 26,4 sur manguiers et goyaviers à 28,7 jours en moyenne sur cacaoyers. Néanmoins, les différences observées ne se sont pas avérées significativement différentes à l'issue de la réalisation d'un test t de Student à $P = 0,05$. Sur goyaviers en Floride, URICH (1918) avait signalé un cycle de développement compris entre 20 et 43 jours.

Dans les conditions de la zone forestière humide du Cameroun ($25^{\circ}\text{C} \pm 4^{\circ}\text{C}$, $65\% \pm 15\%$), de 10 à 12 générations de *S rubrocinctus* peuvent se succéder dans l'année en plantation.

taux de survie

L'aptitude du déprédateur à survivre sur différents supports alimentaires a été suivie chez les larves isolées sur les rondelles de feuille.

Le test de contingence (à $P = 0,05$), effectué à partir des données présentées dans le tableau II, n'a montré aucune différence significative entre les taux de survie de thrips selon les plantes-hôtes utilisées.

fécondité

Les moyennes des œufs pondus par les femelles isolées dans les cagettes à pince sont présentées dans le tableau III. La réalisation d'un test χ^2 à $P = 0,01$ sur ces données a permis de mettre en évidence une différence significative de la fécondité des thrips selon la plante-hôte utilisée.

En élevage, le goyavier et le manguiers paraissent avoir eu un effet stimulant plus marqué sur la ponte de *S rubrocinctus* que le cacaoyer.

parthénogenèse

Les jeunes femelles issues des élevages sur rondelles de feuilles ont été isolées individuellement dans des cagettes à pince. Les œufs pondus par ces femelles ont donné des larves, puis des adultes, tous de sexe féminin. Cette parthénogenèse thélytoque a été déjà observée par REYNE (1921), PESSON (1951) et COULIBALY (1979). Cela s'avère être un mode de reproduction prépondérant chez le thysanoptère.

Tableau I
Durée moyenne des stades biologiques de *S rubrocinctus* (en jours).

Stades biologiques	Moyennes			Écart type		
	Cacaoyer	Goyavier	Manguier	Cacaoyer	Goyavier	Manguier
Incubation	14,3	11,5	11,3	1,6	3,8	1,3
Larve 1	4,0	5,1	5,0	1,1	1,5	0,6
Larve 2	6,0	5,7	5,7	2,9	1,6	1,8
Pronymphe	1,4	1,4	1,7	0,5	0,5	0,5
Nymphe	3,0	2,7	2,3	0,8	0,5	0,6
Durée développement	28,7	26,4	26,0	2,6	3,5	2,1

comportement des thrips adultes vis-à-vis de la lumière

Les résultats présentés sur le tableau IV mettent en évidence un effet positif de la lumière sur le comportement des adultes.

En cacaoyère, les thrips sont préférentiellement implantés dans les zones de bordure, voire dans les « trous de lumière » où les dégâts les plus sévères sont observés.

étude épidémiologique sur trois essences cultivées

En champ, les adultes et les larves de *S rubrocinctus* s'attaquent de préférence aux faces inférieures des feuilles adultes de cacaoyer.

En revanche, l'insecte s'alimente indifféremment sur les deux côtés des feuilles de goyavier ou de manguier, sans manifester une quelconque préférence quant à leur état de maturité. D'autre part, presque toutes les parties aériennes (bourgeons, jeunes feuilles, fleurs, etc) de ces deux dernières espèces sont exposées aux piqûres de l'insecte, ce qui n'est pas le cas du cacaoyer où les prises alimentaires sont, en général, limitées aux feuilles adultes et aux cabosses.

Cette agressivité particulière des thrips vis-à-vis du manguier et du goyavier est à l'origine de la gravité des dégâts observés sur ces deux variétés.

Un à trois jours après la prise de nourriture de l'insecte, une décoloration autour du point d'insertion des stylets est observée sur les feuilles, qu'il s'agisse de celles du cacaoyer ou de celles du goyavier ou du manguier. Cinq jours après, les nécroses apparaissent sur la zone endommagée ; les parties attaquées finissent par se dessécher.

Néanmoins, au cours de l'évolution de la maladie, la réponse de la plante-hôte aux agressions de thrips diffère sensiblement selon son origine et le stade de développement de la feuille attaquée.

cas du cacaoyer

Au début de l'attaque des thrips sur cacaoyers, des taches de chlorose apparaissent sur la face inférieure de la feuille. En cas de piqûres abondantes, ces taches décolorées vont se fusionner en grandes plages pour ensuite se nécroser. Le dessèchement progressif des zones mortifiées entraîne une déformation mécanique de la feuille sans que sa

Tableau II

Taux de survie de *S rubrocinctus* selon les différentes plantes hôtes.

<i>Plante hôte</i>	<i>Nb larves néonates</i>	<i>Nb imagos obtenus</i>	<i>Taux de survie</i>
Cacaoyer	49	31	63,26
Goyavier	56	32	57,14
Manguier	43	31	72,09

Tableau III

Nombre d'œufs pondus sur chaque plante hôte.

<i>Plante hôte</i>	<i>Nb moyen d'œufs/femelle</i>	<i>Écart type</i>
Cacaoyer	32	1,71
Goyavier	67	1,21
Manguier	83	0,77

Tableau IV

Comportements des thrips vis-à-vis de la lumière : huit thrips adultes ont été placés au centre d'une boîte de pétri dont une moitié a été occultée par une feuille en plastique noir (17 répétitions).

	<i>Zone sombre</i>	<i>Zone éclairée</i>
Nb moyen de thrips	2,65	5,35
Écart type	1,18	1,18

surface totale soit diminuée de façon notable (photo 3).

cas du goyavier

La jeune feuille de goyavier infestée prend d'abord une couleur blanchâtre puis devient grise. Des plages de nécroses plus ou moins étendues envahissent le limbe. Dès le troisième jour, la feuille se recroqueville, puis ce phénomène s'accroît entraînant une diminution de la surface foliaire de l'ordre de 3 à 26% par rapport à celle d'une feuille saine. Le dessèchement total intervient au bout de 21 jours (photo 4 et fig 1).

cas du manguier

Les parties de la feuille de manguier entamées par *S rubrocinctus* se nécrosent et finissent par se dessécher en 10 jours environ. Les insectes s'attaquent ensuite aux méristèmes apicaux après avoir

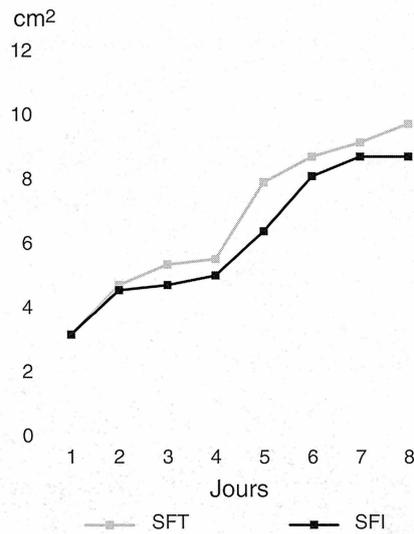


Figure 1
Évolution comparée de la surface foliaire moyenne des témoins (SFT) et de la surface moyenne des feuilles infestées (SFI) sur goyaviers.

détruit les ébauches foliaires qui les entourent (photo 5). Dans le cas du mangouier, la réduction de la surface foliaire peut être très importante puisqu'elle a atteint de 7% à 73% de la feuille saine, après huit jours d'alimentation (fig 2).

L'étude du potentiel reproducteur de *S rubrocinctus* révèle que ce ravageur peut se multiplier par voie parthénogénétique, sur plusieurs variétés de fruitiers. Sa faculté d'adaptation aux différents

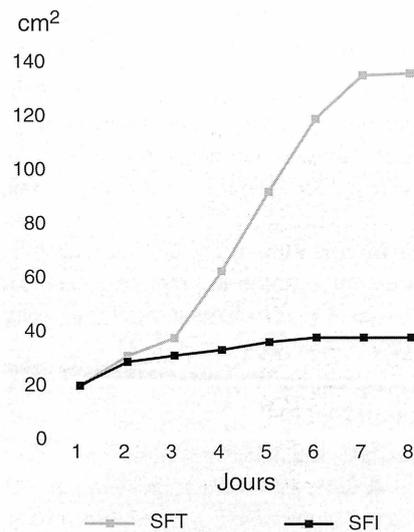


Figure 2
Évolution comparée de la surface foliaire moyenne des témoins (SFT) et de la surface moyenne des feuilles infestées (SFI) sur mangouiers.

supports alimentaires lui facilite le passage d'une plante cultivée à une autre, notamment dans les vergers où plusieurs espèces fruitières sont en présence.

Les élevages comparatifs effectués sur les différentes essences-hôtes ont mis en évidence une relation entre la texture des organes attaqués et leur réponse aux dégâts de thrips.

Ainsi, sur les feuilles glabres de goyavier ou de mangouier, la crispation du limbe due aux piqûres s'accompagne d'une réduction de la surface assimilatrice de la feuille qui peut atteindre 30% chez le goyavier et 70% dans le cas du mangouier.

Sur le cacaoyer, la chlorose des feuilles n'est pas accompagnée d'une modification notable de leur surface. Le jaunissement foliaire du cacaoyer est comparable, dans ce cas, à la réaction de la plante lorsqu'elle se trouve en situation de stress hydrique.

L'implantation préférentielle du ravageur sur les feuilles parcheminées de cacaoyer, signalée par NGUYEN-BAN (1977) et COULIBALY (1979), semble avoir pour origine sa faible pubescence en comparaison du réseau de trichomes épidermiques qui recouvre les feuilles anthocyanées. La forte pubescence des jeunes feuilles constitue une antibiose de la plante à l'égard de l'insecte puisqu'elle oppose une vraie résistance à l'alimentation larvaire. Ce type de réponse du cacaoyer au ravageur donne un intérêt particulier à l'emploi des « trinitarios » velus (UF 667, ICS 95) pour minimiser les dégâts de *S rubrocinctus* dans les secteurs où ce ravageur est responsable de graves défoliations sur cacaoyers.

● discussion et conclusions

Face aux dégâts de plus en plus importants dus à *S rubrocinctus* dans les vergers, le rôle de ce ravageur doit être mieux identifié dans le contexte agroécologique du Cameroun. Cela est particulièrement important pour les zones marginales du Mbam, où ce thysanoptère constitue un facteur limitant pour le développement de la cacao-culture.

L'étude du cycle évolutif a révélé que cette espèce peut se reproduire par voie parthénogénétique, aussi bien sur le cacaoyer que sur le goyavier ou

le manguier. Sur ces essences cultivées, les durées de développement embryonnaire et post-embryonnaire ont été de 26 à 28,7 jours. *S rubrocinctus* peut donc produire dix à douze générations par an.

Par ailleurs, les femelles en captivité ont moins pondu sur le cacaoyer que sur le goyavier et le manguier ; le cacaoyer serait donc moins stimulant que les deux autres plantes pour l'oviposition des femelles gravides.

Après éclosion des œufs, les taux de survie des larves du ravageur sont comparables quel que soit le support alimentaire.

L'étude épidémiologique de *S rubrocinctus* sur les trois essences forestières a permis de cerner les aspects relationnels entre le ravageur et ses plantes-hôtes. Alors que, chez le goyavier et le manguier, les piqûres sur les feuilles glabres sont accompagnées de nécroses des zones entamées suivies de la réduction plus ou moins importante de la surface foliaire, sur le cacaoyer, la rigidité des feuilles limite les déformations dues à l'alimentation du ravageur. Les chloroses foliaires observées sur cette espèce sont, de ce fait, souvent attribuées à l'action de la sécheresse.

Outre la tolérance des feuilles matures de cacaoyer aux agressions de thrips, la pubescence des feuilles anthocyanées dresse une barrière à l'alimentation des jeunes larves du thysanoptère. Le rôle d'antibiose attribué aux trichomes ouvre une perspective nouvelle de lutte intégrée contre ce ravageur, en l'occurrence par la plantation des « trinitarios » velus (UF 667, ICS 95) dans le département du Mbam (Cameroun) où *S rubrocinctus* fait de gros dégâts en saison sèche.

● références

- Alibert H (1951) *Les insectes vivant sur les cacaoyers en Afrique occidentale*. Mémoire Inst Afr Noire, Dakar, Sénégal, 158-160
- Bournier J (1968) Un nouveau thrips nuisible au cotonnier à Madagascar : *Caliothrips helinhood*. *Coton Fibres Tropicales* 23 (4), 403-412
- Callan CE, 1943. Natural enemies of the cacaothrips. *Bull Ent Res* 34, 313-321
- Coulibaly N (1979) Quelques aspects des dégâts causés par *Selenothrips rubrocinctus* (Giard), et de la biologie de ce thysanoptère, ravageur du cacaoyer. *Café, Cacao, Thé* 23 (4), 283-290

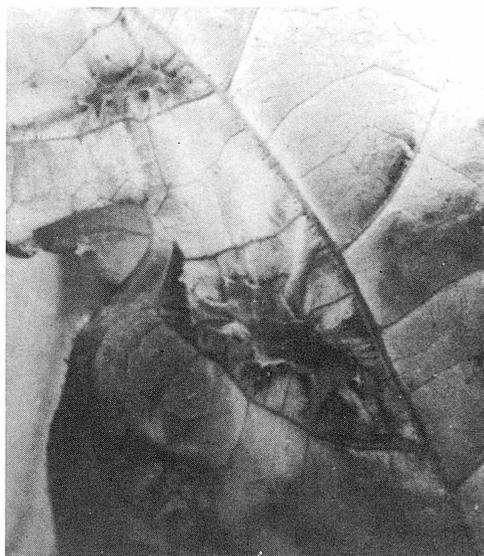


Photo 3
Dégâts de *S rubrocinctus*
sur feuille âgée de cacaoyer.

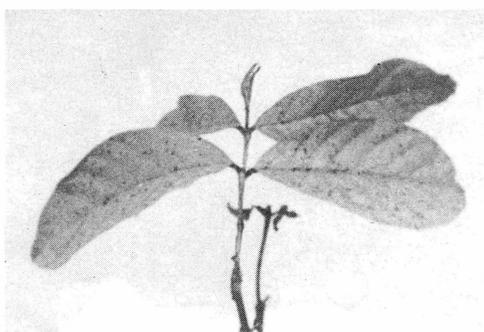


Photo 4
Dégâts de *S rubrocinctus*
sur feuille âgée de cacaoyer.



Photo 5
Dégâts de *S rubrocinctus*
sur feuille de manguier.

- Dennis Hill (1975) *Agricultural insect pests of the tropics and their control*. Cambridge University Press, London, UK, 234, 425, 433
- De Seabra AF (1920) Étude sur les maladies et les parasites du cacaoyer et d'autres plantes cultivées à Sao Tomé. *Rev Appl Entomol* (9), 58
- Golding FD (1945) Further notes on the food-plants of Nigeria insects. *Bull Ent Res* 38, 41-79
- Laroussilhe de F (1980) *Le manguier*. Maisonneuve et Larose, Paris, France, 312 p
- Nguyen-Ban J (1977) *Contribution à l'étude biologique et écologique d'Earias biplaga (WLK)*, Lepidoptera-Noctuidae, ravageur du cacaoyer. Thèse de doctorat, université Paul-Sabatier, Toulouse, France, 18-21
- Nonveiller G (1984) *Catalogue des insectes du Cameroun d'intérêt agricole*. Institut pour la protection des plantes, Belgrade, Yougoslavie, 210 p
- Pesson P (1951) Insectes supérieurs et hémiptéroïdes. In: *Traité de zoologie, Thysanopteroïdes* 10 (2), 1805-1869, Masson, Paris, France
- Reyne A (1921) De cacaothrips (*Heliethrips rubrocinctus*). Departement Van De Lanbouw, Surinam (24), Bull 44, 214 p
- Urich FW (1918) Thrips, black ants and other insect pests of cocoa in Grenada with notes on coconut disease. *Rev Appl Ent, Queen's Gate, London, Royaume-Uni* 6, 496-497