

page 42
p. 5

Modalités de la compétition larvaire intraspécifique chez *Bruchus affinis* (Coleoptera, Bruchidae) dans les graines de *Lathyrus sylvestris* (Leguminosae, Fabaceae)

par Saliou NDIAYE (*), Gérard FABRES (**), & Vincent LABEYRIE (***)

(*) Institut National de Développement Rural (I.N.D.R.), P.V. — Zoologie B.P. A 296 Thies, Sénégal

(**) ORSTOM, Zoologie, 2051 Av. du Val de Montferrand, B.P. 5045, 34032 Montpellier, France

(***) IBEAS, UA CNRS 1339, Campus universitaire, 64000 Pau, France

Résumé. — Au printemps, la forte concentration des pontes de *Bruchus affinis* sur les premières gousses formées de *Lathyrus sylvestris* est à l'origine d'une importante compétition larvaire intra-spécifique au moment de la colonisation des ovules en croissance. Un seul adulte émerge de la graine même si celle-ci a été colonisée par plusieurs larves.

L'analyse des modalités de cette compétition est abordée. La croissance et le développement des larves de *B. affinis* sont concomitants de ceux des ovules colonisés et deux caractéristiques se dégagent : première mue larvaire après occupation d'un ovule en croissance et tendance larvaire à occuper le centre des cotylédons. La compétition larvaire est en relation étroite avec un comportement territorial très marqué de la larve.

Les rencontres fortuites par recouplement des galeries larvaires lors de la progression vers le centre mettent les larves en situation de compétition. Lorsque une larve en rejoint fortuitement une autre sur le côté ou par derrière, elle peut la blesser avec ses pièces buccales et l'éliminer. Mais une larve, déjà au centre dans une galerie plus large, a une mobilité plus grande et élimine plus facilement toute autre larve tentant de la rejoindre.

La larve la plus grosse (ou la plus âgée) n'est pas nécessairement le « vainqueur » de la compétition, bien qu'elle soit en général plus favorisée par sa position au centre et sa meilleure mobilité.

Summary. — In spring, a high concentration of *Bruchus affinis* eggs laid on the first appearing pods of *Lathyrus sylvestris* is responsible for an important intraspecific larval competition during the colonization of growing ovules. A single adult emerges from the seed, even if the seed has been infested by several larvae.

We studied the patterns of this competition. Growth and development of *B. affinis* larvae are concomitant with the ones of infested ovules, and two main characteristics can be pointed out : a first larval ecdysis after the colonization of a growing ovule and a larval tendency to settle down in the center of cotyledons. Larval competition is closely related to a noticeable territorial behaviour of the larvae.

Meetings of larvae moving towards the centre turn them in a situation of aggression. When a larva casually meets another one from the side or the rear, it can hurt it with its mouth parts and kill it. Nevertheless, a larva which is already in the center of a wider gallery shows a greater mobility and kills more easily an approaching larva.

The bigger (or older) larva is not necessarily the « winner » of the competition even if it is generally favoured by its central position and greater mobility.

B 37668 ex 1

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 37668 ex 1

Date : B

21 AVR. 1993

Dans un article récent, NDIAYE & LABEYRIE (1990) ont analysé les causes de mortalité entre la ponte et la pénétration des larves de *Bruchus affinis* Frölich dans les graines de *Lathyrus* spp. Cette étude est une contribution à l'évaluation de l'adéquation entre stratégie reproductrice (CHARNOV, 1982) et disponibilités alimentaires offertes par l'hôte.

C'est dans ce même cadre que la présente note examine les modalités du développement des larves de *B. affinis* à l'intérieur des graines et de la compétition intraspécifique qui s'ensuit.

Les femelles de *B. affinis* apparaissent, au printemps, dans les populations de *Lathyrus* en phase de floraison. Elles sont alors sexuellement mûres et concentrent leur ponte sur les premières gousses qui se forment. L'émission d'un grand nombre d'œufs sur de faibles effectifs de jeunes gousses est à l'origine d'une importante compétition larvaire intraspécifique qui a lieu au moment de la colonisation des ovules en croissance. Ce phénomène a été déjà noté dans plusieurs travaux antérieurs du laboratoire (LABEYRIE & HOSSAERT, 1985 ; LABEYRIE, 1986 ; BASHAR *et al.*, 1986 ; FABRES *et al.*, 1987a, 1987b ; BASHAR, 1988).

Les œufs sont généralement déposés tout le long de la gousse, sauf sur les sutures dorsales et ventrales. Selon les localités, les effectifs d'œufs montrent une grande variabilité tout en se maintenant à des valeurs élevées (jusqu'à 61 œufs par gousse à Bihères en 1986) ; de 40 à 90 œufs par gousse selon FABRES *et al.* (1987a) à Urdos. A Bihères, sur des lots échantillonnés du 06/08/84, trois gousses portaient chacune plus de 80 œufs et, sur le lot du 15/08/84, une gousse portait 107 œufs et quatre autres plus de 80.

Les gousses de *Lathyrus sylvestris* L. ne contiennent en moyenne que 3 à 7 graines développées (HOSSAERT, 1988 ; HOSSAERT & VALERO, 1988), et seulement une larve de *B. affinis* peut effectuer la totalité de son développement post-embryonnaire dans une graine en croissance.

De ce fait, et indépendamment de la mortalité larvaire qui intervient avant la pénétration des larves dans les graines (NDIAYE & LABEYRIE, 1990), une importante réduction de l'effectif des larves est due à la compétition larvaire intraspécifique à l'intérieur des graines, puisque de chaque graine en croissance ne sort qu'un seul adulte, alors que le surpeuplement larvaire y est parfois très important (jusqu'à 7 larves par graine et parfois plus). Les réductions d'effectifs sont alors de 15 à 33%.

L'objectif du présent travail porte sur l'analyse des modalités de cette compétition larvaire intraspécifique à l'intérieur des graines chez *B. affinis*, en relation avec les facteurs pouvant l'influencer.

On trouve dans la littérature très peu de travaux ayant abordé l'étude précise de ces mécanismes, sauf celui de CANCELA DA FONSECA (1964), sur *Caryedon serratus* OL. et plus récemment, celui de THANTHIANGA & MITCHELL (1987), sur *Callosobruchus maculatus* F. La plupart des auteurs avancent l'hypothèse d'une compétition larvaire, où la larve la plus âgée (la plus grosse), élimine physiquement les autres avant de donner un imago. THANTHIANGA & MITCHELL (loc. cit.) évoquent un mécanisme analogue, mais avec l'une des larves (en général la plus grosse), capable d'influencer le comportement des autres par émission de vibrations. Notre travail met en évidence

des modalités de compétition intraspécifique larvaire différentes de celles évoquées par les précédents auteurs.

METHODES ET MATERIEL BIOLOGIQUE

Les récoltes hebdomadaires ont été faites durant l'été 1986 dans deux stations du Béarn à 700 m d'altitude : à Urdos, dans le lit du gave d'Aspe et à Bihères sur les flancs Ouest de la vallée du gave d'Ossau. Nous y avons ramassé les premières gousses de *L. sylvestris* sur lesquelles les femelles de *B. affinis* avaient concentré leur ponte. Une seconde étude a été faite au cours de l'été 1987, sur le campus universitaire, avec des lots de gousses sur lesquelles on a fait pondre les femelles de *B. affinis*. En tout, 324 graines ont été examinées dont 99 présentaient des situations de compétition.

A intervalles réguliers, et à partir du stade «développement cotylédonnaire», une fraction des gousses est récoltée et examinée au laboratoire. Les paramètres pris en compte sont les suivants : stade de développement des graines, stade de développement des larves rencontrées au cours des dissections, positions respectives des larves dans la graine.

Les observations sont présentées sous forme de dessins faits à la chambre claire de la loupe binoculaire (grossissement 16×10 à 40×10), afin de caractériser les trajets larvaires dans les graines disséquées et les interactions entre larves.

Le développement larvaire de *B. affinis* présente quatre stades. En l'absence de caractérisations morphométriques, l'identification des stades larvaires s'appuie sur le dénombrement des restes d'exuvies à l'intérieur des galeries larvaires (HERFORD, 1935). La larve néonate L1, juste avant la mue, est très reconnaissable (type chrysomélien) avec sa capsule céphalique caractéristique. Les stades larvaires suivants sont de type rynchophorien, avec les pièces buccales plus réduites par rapport à l'ensemble du corps et des mandibules très nettement visibles. (fig. 1). Ceci coïncide avec la morphologie caractéristique du genre *Bruchus* que décrit PFAFFENBERGER (1977) chez *Bruchus brachialis* Fahraeus, *Bruchus rufimanus* Boh et *Bruchus pisorum* (L.).

RESULTATS

I) Caractéristiques de la colonisation des graines de *Lathyrus* par *B. affinis*

Au cours de nos observations de gousses disséquées, nous avons remarqué les faits suivants :

— a) La première mue n'intervient qu'après pénétration dans une graine et après un début de croissance de la larve (de 0,2 à 0,4 mm).

— b) A partir de la surface du cotylédon dans lequel elles ont pénétré, les larves vont progresser en direction du centre de la graine (fig. 1 et 2). C'est un comportement observé dans tous les ovules disséqués et qui explique que lors de pénétrations multiples dans une graine, la rencontre des larves soit inévitable. Ce comportement a été décrit par plusieurs auteurs ayant travaillé sur des Bruches qui se développent dans des graines

de petite taille, où le surpeuplement larvaire est vite atteint. MITCHELL (1975), FRANCO (1980), THANTHIANGA & MITCHELL (1987) : sur *C. maculatus* dans les graines de *Vigna radiata* (L.) Wilczek ; et chez *Callosobruchus analis* (F.) dans les graines de *Vigna angularis* (Willd.) par UMEYA *et al.* (1975).

— c) Les larves consomment les réserves cotylédonnaires, mais en évitant l'ensemble du germe. Exceptionnellement, lors de surpeuplements très importants de la graine (6 larves ou plus), nous avons observé la consommation de certaines parties du germe et l'avortement de l'ovule.

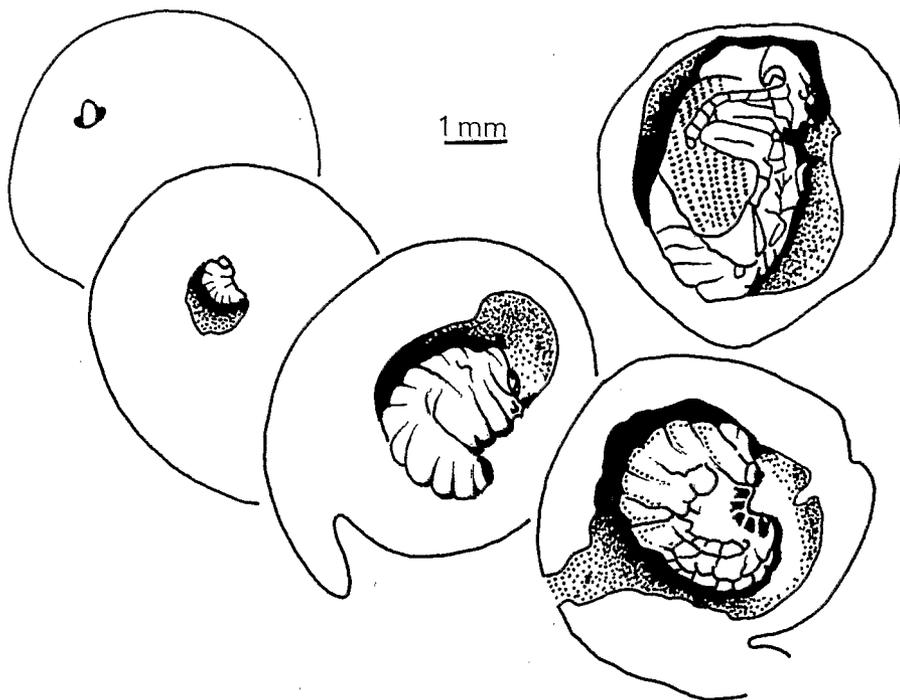


Fig. 1. — Colonisation et consommation solitaire d'ovule en croissance de *Lathyrus sylvestris* par des larves de *B. affinis* : de la larve néonate (0.4 mm) à la nymphe (4.0 mm).

II) Modalités de la compétition larvaire

Le développement des larves de *B. affinis* dans les graines de *Lathyrus* est solitaire ; un seul adulte émergera d'une graine attaquée même par plusieurs larves. Sur 107 graines attaquées (avec 2 larves ou plus), nous n'avons jamais trouvé de graines dans lesquelles toutes les larves colonisantes étaient mortes en même temps. Dans tous les cas, une des larves assure la totalité de son développement jusqu'à l'imago. Les autres ne survivent pas.

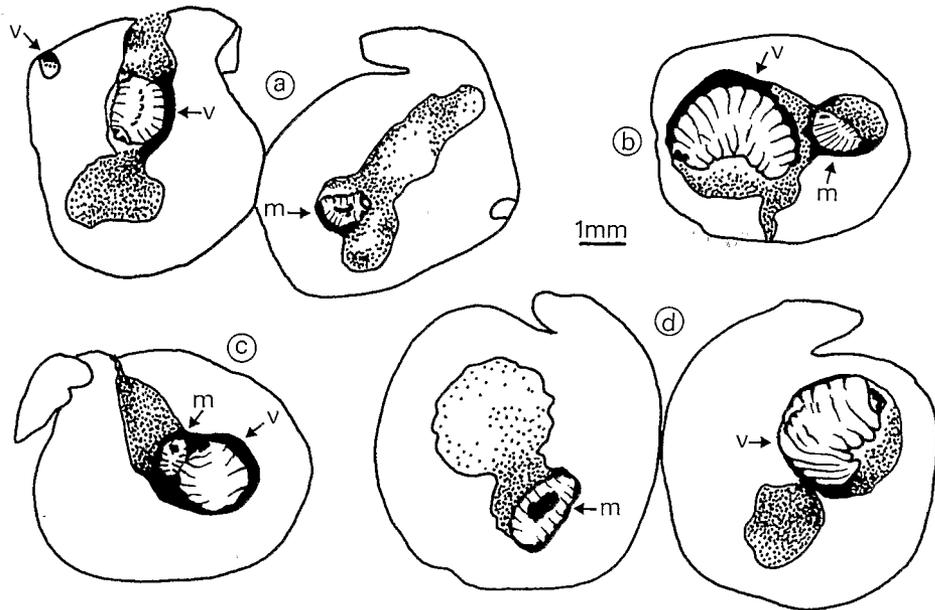


Fig. 2. — Colonisation de graines de *L. sylvestris* par deux larves de *B. affinis* : installation des larves au centre des cotylédons (4 exemples). V = vivante ; m = morte. — a) gousse 4, graine n° 6 — Bilhères 8/09/86 : 1 L1 (0,8 mm) venant de pénétrer, 1 L2 (1,5 mm) morte, recouverte d'excréments, 1 L2 (1,9 mm) vivante, occupant le centre ; — b) gousse 2, graine 5 — Bilhères 8/09/86 : 1 L2 (1,0 mm) morte, 1 L3 (2,1 mm) vivante au centre ; — c) gousse 1 et graine 5 — Bilhères 8/09/86 : 1 L2 (1,0 mm) morte, 1 L2 (2,5 mm) vivante ; — d) gousse 7 et graine 7 — Bilhères 8/09/86 : 1 L2 (1,3 mm) morte, 1 L3 (2,8 mm) vivante.

L'issue de la compétition entre les larves qui ont colonisé une même graine dépend des modalités de rencontre des galeries larvaires au cours de la progression vers le centre (fig. 2) :

— 1°) Deux larves — de même âge ou d'âge différent — se rencontrent au cours de leur progression vers le centre. Les galeries larvaires sont de la taille des larves qui n'y ont qu'une faible mobilité. Dans ce cas, l'une des larves rejoint l'autre par le côté ou par derrière et la blesse avec ses pièces buccales orientées vers l'avant. Ce n'est pas la larve la plus grosse qui élimine nécessairement l'autre.

— 2°) Lorsqu'une larve a déjà atteint et occupé le centre des cotylédons (elle est de fait plus grosse), la galerie larvaire qu'elle creuse devient concentrique et la consommation des réserves se fait en un mouvement tournant. Cette larve peut se mouvoir plus facilement dans une loge qui s'agrandit au fur et à mesure, et peut éliminer facilement toute autre larve qui pénétrerait dans cette cavité.

— 3°) Cependant, des larves qui colonisent secondairement la même graine et qui s'y déplacent dans des galeries orientées vers le centre peuvent rejoindre une loge centrale. Dans ce cas, elles peuvent rencontrer la larve déjà au centre et la blesser

latéralement ou par derrière. C'est dans ce cas particulier, que l'élimination de larvès plus grosses par de plus petites a été observée.

— 4°) Lorsque plusieurs larves de *B. affinis* (plus de deux) colonisent une graine (fig. 3), ce n'est pas obligatoirement la même larve qui élimine toutes les autres. Les rencontres fortuites lors de la progression en direction du centre opposeront les larves deux par deux, puis les deux dernières se retrouveront au centre, selon les schémas d'élimination décrits précédemment. Cette observation confirme l'hypothèse de rencontre des larves au hasard de la progression vers le centre.

Il est difficile de se prononcer affirmativement sur le caractère «agressif» du comportement des larves comme le font UMEYA *et al.* (1985) à propos de *C. analis* dans *V. angularis* et THANTHIANGA & MITCHELL (1987) pour *C. maculatus* sur *Vigna radiata* (L.) Wilczek. Cependant, nous avons observé des larves mortes et non encore décomposées qui présentaient des «blessures» avec cicatrices noires très caractéristiques. De même, UMEYA *et al.* (loc. cit.) ainsi que CANCELA DA FONSECA (1964) indiquent avoir observé des blessures sur l'une des larves, apparemment causées par les mandibules de l'autre partenaire. Par contre, THANTHIANGA & MITCHELL (1988), précisent n'avoir observé aucune blessure («physical damage»), bien que dans leur étude, l'élimination de l'une des larves soit observée lors de la rencontre dans les galeries.

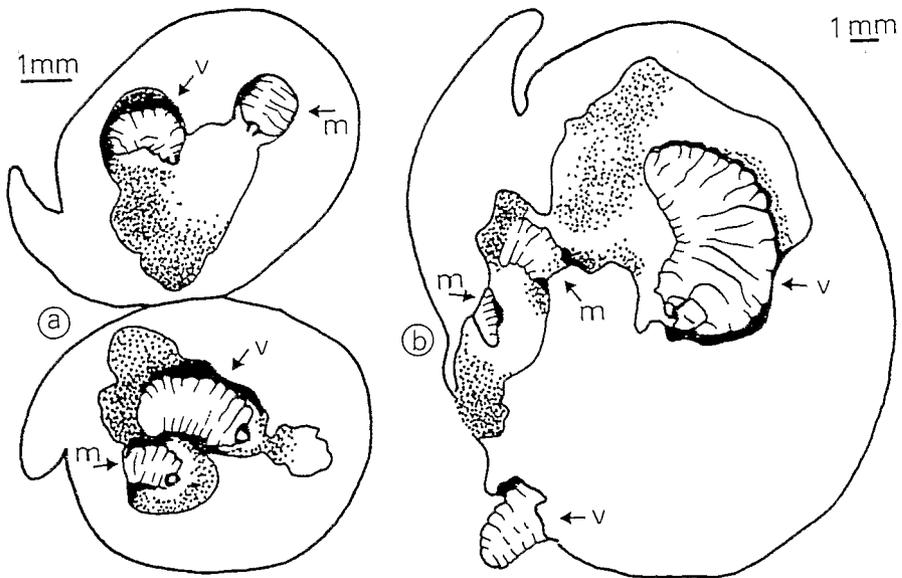


Fig. 3. — Colonisation de graines de *L. sylvestris* par quatre larves de *B. affinis*. avec occupation du centre. V = vivante ; m = morte. — a) gousse 2, graine 12 — Bihères 8/09/86 : 1 L1 (1,1 mm) morte, au corps rétréci, 1 L3 (1,8 mm) moribonde, blessée par les pièces buccales de la suivante (au centre), 1 L3 (au centre, 2,1 mm), 1 L3 (1,5 mm) qui rejoint le centre ; — b) gousse Campus 8/07/87 : 1 L1 morte (0,3 mm) rétrécie, brunâtre, 1 L2 (0,7 mm) morte, corps rétréci, 1 L2 (1,0 mm) en bas à gauche, en train de pénétrer dans l'ovule, 1 L3 (1,8 mm) quasiment au centre des cotylédons.

DISCUSSIONS ET CONCLUSION

Chez les insectes dont le développement larvaire s'effectue dans un milieu clos (entomophages parasitoïdes ou phytophages séminivores), il arrive que plusieurs larves se développent simultanément et entrent en compétition pour la nourriture. Des mécanismes adaptatifs peuvent se mettre en place qui assurent soit la survie de tous les individus avec conservation de la diversité génétique (miniaturisation) soit favorisent la compétition comme facteur de sélection (superparasitisme et hypothèse de l'arène, LABEYRIE & ROJAS-ROUSSE, 1985).

B. affinis présente, au cours de son cycle biologique et en particulier pour la levée de sa diapause reproductrice, une remarquable adaptation à la phénologie de ses plantes-hôtes (*Lathyrus spp.*) (BASHAR *et al.* 1986). A contrario, les modalités de la ponte des femelles sur les gousses et celles du développement larvaire dans les graines apparaissent totalement indépendantes des disponibilités alimentaires offertes par la plante (FABRES *et al.* 1987b). Les femelles déposent sur les jeunes gousses des pontes abondantes sans relation avec le nombre des graines disponibles ; les larves néonates qui se déplacent à l'intérieur de la cavité carpellaire ne se distribuent pas également entre les graines en formation (NDIAYE & LABEYRIE, 1990), et plusieurs larves pénètrent habituellement dans une seule graine d'où ne sortira qu'un seul adulte.

Les travaux sur la compétition larvaire d'endoparasites mentionnés dans la littérature, ont le plus souvent porté sur des modèles qui faisaient intervenir des petites graines dans lesquelles la compétition intraspécifique n'intervient qu'à partir d'un certain niveau de surpeuplement. Dans ce cas, la compétition peut être directe ou indirecte, mais ne conduit pas toujours à l'élimination des individus surnuméraires ; il y a parfois une miniaturisation des individus.

Par exemple, chez *Acanthoscelides obtectus* Say (HERFORD, 1936 ; LARSON & FISCHER, 1938 ; LERIN, 1975 ; DESROCHES, 1980), il n'y a pas de mortalité intraspécifique intracotyédonnaire importante, dans certaines limites de surpeuplement larvaire, mais la miniaturisation d'un certain nombre d'individus. La faible réduction des effectifs permettrait un maintien de la variabilité génétique de la population. D'après CANCELA DA FONSECA (1964), chez *Caryedon serratus* (OL.) la compétition larvaire entraîne une réduction en poids des adultes qui émergent, directement en relation avec la densité des larves colonisantes. Chez *C. maculatus* (LARSON & FISCHER, 1936 ; FRANCO, 1980) le mécanisme est double : les possibilités de miniaturisation sont plus réduites et la compétition entre les larves se traduit par une mortalité importante, avec émergence d'un nombre limité d'adultes.

Dans tous ces exemples, la compétition intraspécifique entre larves n'est pas obligatoire et dépend généralement des niveaux de surpeuplement larvaire.

Le modèle que nous avons étudié est tout à fait différent du précédent : *B. affinis* est caractérisé par un développement solitaire, quel que soit le degré de surpopulation. Il y a compétition larvaire obligatoire dès que deux larves se développent dans une seule graine. Cette compétition est en relation étroite avec un comportement territorial très marqué de la larve. Comme CANCELA DA FONSECA (1964) chez *C. serratus* et THANTHIANGA & MITCHELL (1987) chez *C. maculatus* sont les seuls à avoir décrit

et analysé les modalités d'une compétition larvaire intraspécifique, c'est à leurs travaux que nous comparerons le nôtre.

Chez *C. maculatus* sur *P. aureus* d'après THANTHANGA & MITCHELL (1987), des vibrations (dues probablement à la mastication des pièces buccales) sont perçues tout au long de leur vie active par les larves occupant une même graine. L'une d'entre elles est inhibée mais l'autre se comporte comme si elle était seule et assure son développement. La larve dominante n'est pas obligatoirement la plus âgée, ce qui signifie que le signal indique plus que l'âge. Dans ce modèle, une possibilité de compétition directe et de cohabitation dans une même graine existe. En cas de confrontation, c'est la larve inhibée qui est éliminée ; lorsque l'inhibition cesse (mort ou nymphose de la larve dominante), la larve dominée peut reprendre son développement et se nymphoser à son tour. Dans ce cas le développement n'est pas strictement solitaire comme chez *B. affinis*.

Pour *C. serratus*, étudié par CANCELA DA FONSECA (1964), l'augmentation de la mortalité, dans le cas de fortes densités larvaires, est due à une compétition active entre des larves de même âge qui s'affrontent lorsqu'elles sont en présence — les larves se distingueraient alors par un plus ou moins grand pouvoir de compétition —. A ce mécanisme s'ajouterait la présence de substances toxiques ou de déchets qui induiraient une forte mortalité chez les jeunes larves qui tentent de pénétrer des graines déjà colonisées.

Dans notre schéma d'exclusion compétitive, la larve la plus grosse (ou la plus âgée) n'est pas nécessairement le « vainqueur » de la compétition, comme cela est l'hypothèse de base des auteurs qui n'ont pas décrit les modalités de la compétition qu'ils évoquent (UMEYA *et al.*, 1975 ; FOURNIER *et al.*, 1980). La larve qui élimine le ou les autres partenaires dans la graine ne présente pas, selon nos observations, d'avantages morphologiques (grosesse, taille des pièces buccales, robustesse) qui la différencient des autres.

Chez *B. affinis*, il semble très probable que ce soient les modalités de rencontre fortuite des galeries larvaires qui déterminent l'issue de la compétition :

— a) Les larves néonates, dès leur entrée dans un ovule en croissance, progressent en direction du centre par une galerie très étroite qui épouse leur taille et limite leur mobilité. La rencontre des larves est inévitable dès que deux L1 (ou plus) pénètrent dans une même graine. La larve qui terminera son cycle sera celle qui rencontrera aléatoirement l'une (ou les autres) larve(s), qui la blessera avec ses mandibules, et qui ensuite occupera le centre des cotylédons en croissance.

— b) Lorsqu'une des larves est déjà au centre des cotylédons (une L3 généralement), la consommation des réserves en un mouvement tournant à partir du centre dans une galerie plus grande, lui confère une mobilité plus grande, expliquant l'élimination par compétition active des autres larves qui tenteraient de la joindre au centre. (Nous n'avons observé que 3 situations — sur 107 graines surpeuplées — où une jeune larve progressant vers le centre de la graine, les pièces buccales à l'avant, blesse par l'arrière ou sur les côtés la grosse larve, déjà au centre).

La compétition larvaire chez *B. affinis*, même lors d'un surpeuplement larvaire important, n'entraîne pas de miniaturisation chez l'adulte et donc pas de conservation

de la variabilité génétique. Il n'y a pas de partage des ressources de la graine mais appropriation par une seule larve qui donnera un imago. La compétition intraspécifique n'est pas le fait de confrontations ou d'influences à distance qui entraîneraient la sélection des larves les plus compétitives selon ces critères. Elle procède d'un comportement de colonisation des graines qui rend obligatoire la confluence des galeries et la mort des larves qui sont blessées par un congénère au cours de l'activité de forage. Contrairement aux modèles étudiés par les autres auteurs, il est difficile dans le cas de *B. affinis* de parler d'avantages sélectifs liés à la compétition larvaire intraspécifique.

AUTEURS CITÉS

- BASHAR (A.), FABRES (G.) & LABEYRIE (V.), 1986. — Stimulation of ovogenesis by flowers of *Lathyrus sylvestris*, in *Bruchus affinis* Frölich (Col. Bruchidae) 202-212. In A. D. Kaul & D. Combes eds, *Lathyrus and Lathyrism*. TWMRF Publ. Central, W. New York, USA.
- BASHAR (A.), 1988. — *Étude des activités imaginaires de Bruchus affinis Frölich (Col. Bruchidae) : répercussion sur la biologie des populations*. — Thèse Doct. d'État, Univ. Pau, France, 118 pp.
- CANCELA DA FONSECA (J. P.), 1964. — Studies on the larval competition of the bruchid beetle, *Caryedon gonagra* (Fab.). *Garcia de Orta* (Lisboa), 12 : 633-644.
- CHARNOV (E. L.), 1982. — *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, 335 pp.
- DESROCHES (P.), 1980. — *Influence du surpeuplement larvaire sur le développement post-embryonnaire et sur les capacités reproductrices des adultes d'Acanthoscelides obtectus Say*. — Thèse 3^{ème} cycle, Univers. Tours, 37 pp.
- , 1984. — Développement larvaire d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Col. Bruchidae) en surpeuplement dans les graines de *Phaseolus vulgaris* et importance des facteurs spatio-temporaires. *Annls. Soc. ent. Fr.*, (N.S.), 19 : 405-412.
- FABRES (G.), BASHAR (A.), NDIAYE (E.), SIGNAL (S.) & LABEYRIE (V.), 1987a. — Temporal coincidence between the sexual maturity of *Bruchus affinis* (Col. Bruchidae) and the appearance of the egg-laying, support ; pods of *Lathyrus spp.* (Leguminisae), 385. In *Insect-Plant* 86, Labeyrie V., Fabres G., Lachaise D., Eds. Dr W. Junk Publ., Dordrecht, Pays-Bas.
- FABRES (G.), BASHAR (A.), HOSSAERT (E.) & LABEYRIE (V.), 1987b. — Adaptation à sa plante-hôte d'un phytophage spécialiste de la consommation de graines et influence sur la biologie de ses populations : cas de *Bruchus affinis* (Col. Bruchidae) et de *Lathyrus spp.* 506-511. In Coll. Nat. CNRS «Biologie des Populations». Univ. Claude Bernard, Lyon, France.
- FOURNIER (D.), PRALAVORIO (R.), ARAMBOURG (Y.), 1980. — La compétition larvaire chez *Prays oleae* Bern (Lépid. Hyponomeutidae) et ses relations avec quelques paramètres démographiques. *Acta Oecologica, Oecol. Appl.*, 1 : 233-246.
- FRANCQ (W.), 1980. — *Étude de l'activité reproductrice femelle, du comportement de la ponte et de l'influence de la densité larvaire sur le développement post-embryonnaire chez Callosobruchus maculatus (Col. Bruchidae) sur graines et gousses de Vigna radiata*. — DEA Univ. Tours, France, 82 pp.
- HERFORD (J. M.), 1935. — Observations on the biology of *Bruchus obtectus* Say, with special reference to the nutritional factors. *Z. Angew. entomol.*, 22 : 26-50.
- HOSSAERT (M.), 1988. — *Des fleurs pourquoi faire ! Données et réflexions sur la reproduction sexuée de deux espèces pérennes affines à propagation végétale : Lathyrus sylvestris et*

- L. latifolius* (Leguminosae, Papilionaceae). — Thèse Doct. d'État Univ. Pau, France, 339 pp.
- HOSSAERT (M.) & VALERO (M.), 1988. — Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae, Papillioideae). *Amer. J. Bot.* **75** : 1714-1731.
- LABEYRIE (V.) & ROJAS-ROUSSE (D.), 1985. — Superparasitism reconsidered : is it an adaptative competition ? The example of *Diadromus pulchellus*. *Experientia*, **41** : 15-18.
- LABEYRIE (V.) & HOSSAERT (M.), 1985. — Le conditionnement écologique de la reproduction, données fondamentales sur la dynamique des populations : le cas des insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **110** : 369-375.
- LABEYRIE (V.), 1986. — *The plasticity of ovarian activity : how it is ecologically adjusted in insects*. Elsevier Sc. Publ. : 433-443.
- LARSON (A. D.) & FISCHER (K. C.), 1938. — The bean weevil and the Southern cowpea in California. *Tech. Bull. US Dept of Agric.*, **593** : 1-70.
- LERIN (J.), 1975. — *Aspect et conséquences de la compétition larvaire lors de surpeuplement chez Acanthoscelides obtectus*. — Thèse 3^{ème} cycle Univ. Tours, France, 61 pp.
- MITCHELL (R.), 1975. — The evolution of oviposition tactics in bean weevils, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecology*, **56** : 696-702.
- NDIAYE (S.) & LABEYRIE (V.), 1990. — Étude de l'adaptation de *Bruchus affinis* (Col. Bruchidae) à *Lathyrus sylvestris* (Leguminosae, Fabaceae) : Analyse de la mortalité avant l'installation des larves dans les graines. *Entomol. Exp. Appl.*, **55** : 195-204.
- PFÄFFENBERGER (G. S.), 1977. — Comparative description of instar larval of *Bruchus brachialis*, *B. rufimanus* et *B. pisorum* (Col. Bruchidae). *The Coleopt. Bull.*, **31** : 133-142.
- THANTHIANGA (G.) & MITCHELL (R.), 1987. — Vibration mediate prudent resource exploitation by competing larvae of the bruchid bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.*, **44** : 15-21.
- UMEYA (K.), KATO (T.), KOCHA (T.), 1975. Studies on the comparative ecology of bean weevil *Callosobruchus maculatus* (F.). *Jap. J. Appl. Ent. Zool.*, **19** : 47-53.



ÉTABLISSEMENTS VAAST

MAISON SPÉCIALISÉE DEPUIS 1907

Matériel pour sciences naturelles

Microscopes - Loupes - Binoculaires
neuf et occasion

VENTE DE MINÉRAUX
GÉOLOGIE
ENTOMOLOGIE
LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE

17, RUE DE JUSSIEU 75005 PARIS - TEL. 43.31.35.38.
Annexe 5, rue Guy-de-la-Brosse 75005 Paris - Tél. 45.35.87.87