

Fonds Documentaire	Doss IRD → FABRES
Cote : B* 23 111	Ex : technique / PUBLICATIONS
Exemplaire unique	

**ETUDE METHODOLOGIQUE DE L'EFFICACITE
PARASITAIRE D'UN HYMENOPTERE ENCYRTIDAE
NEOTROPICAL *EPIDINOCARSIS LOPEZI* INTRODUIT EN
AFRIQUE POUR LUTTER CONTRE LA COCHENILLE DU
MANIOC *PHENACOCCUS MANIHOTI*; BILAN DES TRAVAUX
FRANCO-CONGOLAIS: 1982-1988**

J. P. NENON¹ et G. FABRES²

Groupe franco-congolais de lutte contre la cochenille du manioc

¹Laboratoire d'Entomologie Fondamentale et Appliquée, Université de Rennes 1, Campus de
Beaulieu-F-35042 Rennes Cedex;

²ORSTOM, BP 5045-F-34032 Montpellier Cedex

(Received 21 March 1991; revised 14 August 1991)

Résumé—Suite à l'introduction au Congo en 1973 de *Phenacoccus manihoti*, s'est constitué le groupe franco-congolais de lutte contre la Cochenille du manioc. Les principaux résultats de ses travaux consacrés de 1982 à 1988 à l'efficacité parasitaire d'*Epidinocarsis lopezi* introduit par l'IITA de l'Amérique du sud sont rapportés ici.

Les travaux franco-congolais se sont développés simultanément au laboratoire et au champ dans les domaines de la biologie, de la physiologie, de l'éthologie et de l'écologie de l'Encyrtidae. Ils permettent de dresser un bilan de ses qualités et des limites observées de son efficacité sur le terrain et alimentent un échange d'idées sur l'utilisation en Afrique d'un auxiliaire sud-américain. Nous examinerons successivement les secteurs de recherches auxquels se sont attachés les travaux franco-congolais.

Mots Clés: *Epidinocarsis lopezi*, Cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*, lutte biologique, Congo

Abstract—Following the introduction in Congo of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* in 1973, a French Congolese team was set up to tackle the problem. The main results of the team's studies that aimed to the effectiveness of *Epidinocarsis lopezi* a parasitoid introduced in Africa from South America by IITA, are reported here.

The studies were simultaneously developed in the laboratory and in the field, in the areas of biology, physiology, behaviour and ecology of the Encyrtidae. These studies allowed the drawing up of a balance of its qualities and limits observed, its effectiveness in natural conditions and provide the opportunity to share some ideas on the use in Africa of the South American's auxiliary. The different areas of the studies are successively examined.

Key Words: *Epidinocarsis lopezi*, cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, biological control, Congo

RESULTATS

Biologie de la reproduction

L'appareil reproducteur femelle: les ovaires et les glandes annexes. Chaque ovaire comprend

trois ovarioles typiquement méroïstiques polytrophiques. A l'émergence, chaque femelle dispose d'une dizaine à une vingtaine d'ovocytes murs prêts à être pondus, mais elle possède aussi une potentialité de maturation d'ovocytes liée à la prise de nourriture par l'adulte. Il s'agit donc



d'une espèce prosynovogénique, disposant d'une fécondité pouvant atteindre et dépasser 200 ovocytes par femelle dans les conditions optimales.

Les ovaires sont accompagnés par deux glandes annexes majeures décrites par ailleurs (Iziquel et al., 1988): une glande alcaline ou glande de Dufour et une glande acide ou "à venin" considérablement développée. Le rôle des sécrétions reste inconnu mais fait l'objet d'hypothèses (marquage chimique, paralysie des hôtes,...) qui seront évoquées ultérieurement.

L'appareil reproducteur mâle: les testicules. Il a été récemment étudié (Hémon, 1987). Chaque testicule présente d'amont en aval une zone germinative, une zone de maturation des gonies mâles, deux vésicules séminales et enfin une glande "accessoire". Le testicule d'*Epidinocarsis lopezi* n'a pas de glandes annexes. La sécrétion des liquides élaborant le sperme est assurée par l'épithélium de la vésicule séminale la plus distale et celui de la glande "accessoire". Le rythme copulatoire des mâles est lié à celui des sécrétions lui-même dépendant des conditions d'éclairage subies ou recherchées par le mâle; une réduction de la luminosité aboutit à une réduction des sécrétions donc à un ralentissement du rythme copulatoire; ceci peut avoir une incidence non négligeable sur la dynamique de population du parasitoïde, en liaison avec le déterminisme du sexe.

Le déterminisme du sexe. *Epidinocarsis lopezi* est une espèce à la parthénogenèse arrhénotoque; l'ovule non fécondé produit un mâle haploïde.

Longévité, fécondité et rythme de ponte, taux sexuel (Biassangama et al., 1988). Dans les conditions de l'élevage, la longévité moyenne des femelles est de $42,26 \pm 7,85$ jours (maximum 59 jours); celle des mâles est de $36,62 \pm 6,81$ jours (maximum 49 jours). La phase de ponte a duré jusqu'à 47 jours pour une des femelles étudiées.

Une première mesure du pouvoir de multiplication par dénombrement de la descendance de femelles fécondées, nourries de miel, nous a donné la valeur de $44,6 \pm 8,4$ adultes des deux sexes par femelle. Odebiyi et Bokonon-Ganta (1986) donnent une moyenne de 67 descendants par femelle avec des extrêmes de 38 et 101.

Au cours de ces expérimentations, nous avons souvent observé une forte mortalité des cochenilles remises en élevage après contact avec les parasites. Cette mortalité pourrait être interprétée, à la suite des travaux de Neuenschwander et Madojemu (1986) et d'Iziquel et al., comme le résultat de mutilations et piqûres nutritionnelles par *E. lopezi*.

L'étude plus précise de la fécondité et du rythme de ponte a été faite par dénombrement quotidien des oeufs trouvés à l'intérieur des cochenilles. Les femelles nourries de miel ont pondu en moyenne $207,6 \pm 23$ oeufs. Pour les femelles non nourries, la période de ponte est très légèrement raccourcie et la ponte totale est de $141 \pm 6,1$ oeufs avec une ponte journalière moyenne de $3,8 \pm 0,1$ oeufs. Le rythme de ponte journalier est tout à fait comparable au cours des 14 premiers jours, mais pour les femelles non nourries, le nombre des oeufs déposés chute très nettement au 20^{ème} jour.

Malgré la sous évaluation du pouvoir de multiplication du parasitoïde par dénombrement de la descendance, ces deux types de résultats associés à ceux de Odebiyi et Bokonon-Ganta (1986), laissent supposer qu'une mortalité importante intervient au cours du développement embryonnaire du parasitoïde. Celle-ci pourrait être due à la compétition larvaire (superparasitisme chez une espèce solitaire) ou à l'encapsulation par l'hôte.

Ceci montre également la nécessité de fournir aux femelles en élevage un appoint en aliments énergétiques. Dans la nature, ou lorsque l'élevage est conduit avec des colonies en place sur feuilles de manioc, cet apport est probablement fourni par le miellat excrété par l'hôte.

Le taux sexuel de la descendance de femelles accouplées et nourries de miel a été établi. Sur 669 descendants, les femelles représentent 56%. L'expérience a cependant permis de remarquer que beaucoup plus de mâles que de femelles émergent des larves du 3^{ème} stade (L3) infestées (165 mâles sur 255) alors que le résultat est inverse pour les jeunes femelles (129 mâles sur 414). Ce phénomène est à prendre en considération pour la conduite des élevages.

L'infestation de l'hôte

L'ovipositeur. Il a été récemment décrit par (Iziquel et al., 1991), après avoir étudié en microscopie électronique à balayage et à transmission.

L'ovipositeur comprend:

- (1) deux paires de valvifères: pièces d'articulation du stylet aux sternites abdominaux,
- (2) une paire de valves 3,
- (3) une paire de valves 2 et une paire de valves 1 intimement coaptées en un stylet perforateur des téguments de la Cochenille et inoculateur de l'oeuf. Richement pourvu en organes sensoriels, cet ovipositeur montre un canal de ponte très réduit. Les ultrastructures des enveloppes de

l'oeuf ovarien confèrent à celui-ci une certaine souplesse et une déformabilité permettant son passage dans ce très étroit canal.

Le piqûres et leurs traces sur l'hôte. *Epidinocarsis lopezi* inflige à *Phenacoccus manihoti* 3 types de piqûres:

(1) piqûre efficace (62% de toutes les piqûres) aboutissant au dépôt de l'oeuf dont la partie pedicellaire émerge dans les productions de cire de la cochenille;

(2) piqûre nutritionnelle (18% de toutes les piqûres) provoquant systématiquement la mort des cochenilles spoliées;

(3) piqûre sans ponte (20% de toutes les piqûres) laissant une cicatrice n'apparaissant qu'après élimination de la cire. La piqûre sans ponte et non nutritionnelle ne semble pas léser la cochenille piquée.

Stades d'infestation de l'hôte. En situation de choix possible, *E. lopezi* manifeste une nette préférence pour les L3 et, en second lieu, pour les jeunes femelles. Les cochenilles avec ovisac sont très faiblement infestées.

Cette observation est confirmée par des comptages sur le terrain réalisés en début de pullulation du ravageur, au moment où les densités de cochenilles sur apex sont encore faibles (5 à 6 cochenilles de tous stades par apex) et où les différents stades hôte sont bien isolés les uns des autres. Ainsi, sur 120 apex examinés dans le même champ au cours du mois d'août (30 apex par semaine), nous avons comptabilisé 24 trous de sortie du parasite sur les L3, 11 sur des jeunes femelles et 3 sur des femelles avec ovisac (Biassangama, 1984).

La connaissance de cette préférence du parasitoïde pour un stade donné est d'une grande importance pour le maintien des souches au laboratoire et pour les élevages de masse. Elle est également utile à la préparation des lâchers dans les champs.

Nature du parasitisme

Parasitisme solitaire et superparasitisme (Biassangama, 1984). Les expériences destinées à mesurer la fécondité du parasitoïde et préciser les stades hôte choisis pour la ponte, ont révélé la présence de nombreux cas de superparasitisme dont l'impact en lutte biologique doit être quantifié.

Le superparasitisme apparaît dans toutes les situations expérimentales: en présence de 20

cochenilles, la femelle du parasitoïde néglige jusqu'à 80% des hôtes potentiels (54,77% lorsqu'il s'agit de L3) pour superparasiter 5,73% d'entre eux. On ne trouve dans ce cas que 2 oeufs dans chaque cochenille. En situation de raréfaction de l'hôte (4 cochenilles par jour), le taux de superparasitisme s'élève jusqu'à 64% alors que 16,70% des hôtes ne sont pas exploités. Dans ce cas, on trouve jusqu'à 3 oeufs du parasitoïde par hôte.

Nous retrouvons ici la préférence marquée pour les L3 (le superparasitisme est faible tant que les L3 sont disponibles), mais le superparasitisme s'accroît fortement lorsque ce stade est rare (30,93% de L3 superparasitées dans le cas de 4 cochenilles par femelle et par jour).

Ces résultats donnent d'utiles indications sur les densités d'hôtes à utiliser en élevage. Ils nous montrent de plus l'importance de l'étude de ce phénomène sur le terrain. On attend en effet d'un auxiliaire qu'il distribue la totalité de sa ponte à raison d'un seul oeuf par hôte.

Capacité discriminatoire du parasitoïde et comportement d'évitement de l'hôte infesté (Iziquel, 1985). Un ensemble de travaux consacrés à l'analyse du parasitisme installé par *E. lopezi* sur *P. manihoti* montre que, globalement et dans diverses situations expérimentales au cours desquelles varie la densité H/P, le parasitisme solitaire représente 84% des cas et le superparasitisme 16% (avec 2, 3 ou très exceptionnellement 4 oeufs pondus par la cochenille).

Cette situation semble pouvoir être attribuée à l'aptitude qu'aurait *E. lopezi* à reconnaître une cochenille déjà infestée par lui-même ou par une congénère donc à exprimer une capacité discriminatoire entre cochenilles "saines" et parasitées, pouvant résulter du marquage chimique des hôtes (par des sécrétions des glandes annexes injectées avec l'oeuf lors de sa ponte) ou de leur marquage physique (pédicelle ovulaire dépassant des téguments de l'hôte).

En fait, le parasitisme solitaire résulte d'un comportement d'évitement des Cochenilles. Après leur première infestation, celles-ci développent un comportement de défense contre le parasitoïde cherchant à pondre. L'immobilisation expérimentale de la cochenille favorise le superparasitisme.

Au champ, Iziquel et Le Ru (1989), estiment les situations de superparasitisme à 37,2%.

Biologie du développement endoparasite

Durée du développement préimaginal. La durée du développement des différents stades est très variable selon les conditions thermo-hygrométriques. A titre d'exemple, Herren (1982) donne pour *E. lopezi* une durée de développement, de l'oeuf à l'émergence de l'imago, de $14,2 \pm 1,3$ jours aux conditions constantes de 27°C et 75% h.r., tandis que Odebiyi et Bokonon-Ganta (1986) indiquent une fourchette de 11 à 25 jours à des températures allant de 24 à 31°C et une hygrométrie relative de 79 à 90%.

Nos observations mesurent la durée moyenne des différents stades de développement: 23 h pour le développement embryonnaire et l'éclosion de la L1, 108 h pour le développement larvaire ($22 + 16 + 18 + 52$ h), 87 h pour la prénymphe et 158 h pour la nymphe, soit un développement en 376 h avec des extrêmes de 350 et 388 h; 15,6 jours de la ponte de l'émergence de l'adulte, ce qui correspond à la phase de vie endoparasitaire d'*E. lopezi*.

Interactions hôte-parasitoïde; encapsulement de l'hyménoptère (Guyomard, 1987; Nenon et al., 1988). Signalé au champ et apparu dans les élevages, l'encapsulement d'*E. lopezi* consiste en la mise en place d'une structure, apparemment amorphe, constituée de mélanine; il débute aussi bien sur les oeufs en cours de segmentation que sur les L1 mais pas ultérieurement au cours du développement.

La mise en place d'une capsule est achevée à 28°C en 3 jours. Le parasitoïde parvient parfois, notamment à l'occasion d'une de ses mues larvaires, à rompre la capsule qui l'enferme. Le phénomène d'encapsulement s'est avéré maximal pour une température constante de développement de $+28^{\circ}\text{C}$ et il se déclenche surtout dans les situations de superparasitisme en n'affectant que rarement la totalité des individus coexistant dans une même cochenille.

Il est donc rare qu'une cochenille superparasitée élimine tous les individus parasitoïdes qui l'infestent mais il s'avère possible, par ailleurs, qu'une cochenille infestée encapsule ses propres ovocytes.

En conditions expérimentales ($+28^{\circ}\text{C}$ et superparasitisme avec 3 individus parasitoïdes), l'encapsulement atteint sa plus forte valeur en affectant 47% des parasitoïdes. Au champ, l'encapsulement est évalué à 30% (Iziquel et Le Ru, 1989).

Ecologie

Le "déplacement" d'*Anagyrus* sp. L'introduction d'*E. lopezi* dans l'agrosystème manioc provoque le "déplacement" d'un ou de plusieurs *Anagyrus* sp. installés dans la biocénose parasitaire de *P. manihoti* après son introduction en Afrique. Ce phénomène est observé avec la plus grande certitude au Congo, au Gabon, au Rwanda et se serait produit au Nigéria, en Centrafrique et au Sénégal (diverses communications orales).

L'hyperparasitisme. Il constitue un des aspects les plus évidents de la rapidité de la structuration et de l'évolution d'une biocénose parasitaire associée à un ravageur introduit. Au Congo, 4 ans et demi après son introduction, *E. lopezi* est hyperparasité par 7 Hyménoptères (Biassangama et Moussa, 1987): Encyrtidae, Eulophidae, Signiphoridae, Ptéromalidae, et Aphelinidae; le taux d'hyperparasitisme de l'auxiliaire s'élève à 60-70% (Iziquel et Le Ru, 1989).

Dispersion au champ. A partir d'un lâcher initial, le piégeage dans des parcelles non nécessairement contigües à celles du lâcher permet de déceler, au cours d'une même saison sèche la présence du parasitoïde à 400 m du point de lâcher. En fait, au Gabon, Boussienguet (pers. commun.) montre que cette dispersion aurait une tout autre ampleur puisque l'auxiliaire est retrouvé un an après à 100 km du point de lâcher.

DISCUSSION

Les travaux franco-congolais consacré à *E. lopezi* montrent que cet Encyrtidae possède des potentialités intrinsèques susceptibles de le désigner comme un bon auxiliaire, or, son acclimatation n'a pas eu d'effets suffisants pour juguler les gradations périodiques de *P. manihoti*; au maximum de ces gradations (pouvant atteindre 450 cochenilles par apex), la population n'est parasitée selon les localités qu'à 6, 8 et très exceptionnellement 15%; ces taux d'infestation sont tout à fait comparables à ceux créés par *Anagyrus* sp. en 1982.

Puisque *E. lopezi* ne parvient pas suite à son introduction d'Amérique du Sud au Congo à réguler efficacement les populations de cochenilles du manioc, la comparaison des situations écologique et agronomique entre

l'Afrique et l'Amérique s'avère intéressante mais difficile faute d'informations pour ce qui concerne la zone néotropicale. Les interrogations sur les mécanismes de régulation de la cochenille qui existent, suite à une longue évolution, en Amérique du Sud passent par un ensemble d'hypothèses que nous confronterons aux données collectées en Afrique et posent question quant au bien fondé de cette introduction.

Au Congo, la cochenille du manioc développe pendant une période relativement courte de l'année (grande saison sèche, de Juin à Novembre au Congo), une pullulation qui met en jeu un très haut potentiel de multiplication (Fabres et Boussianguet, 1981; Le Ru et Fabres, 1987).

Par contre, très peu d'informations sont disponibles sur la dynamique des populations de *P. manihoti* dans son aire d'origine: Paraguay, Bolivie, Ouest-Brésil; cette espèce y était inconnue avant que ne se pose le problème "cochenille du manioc" en Afrique. Cet état de fait incite à penser que la cochenille ne présente pas de pullulations dans les champs de manioc cultivés de ces pays et que ses niveaux d'abondance restent si faibles qu'ils n'ont jamais attiré l'attention des entomologistes. Il s'agit probablement, dans ce cas, de populations régulées par de nombreux facteurs "densité dépendant" comme cela est fréquent en climat tropical.

Dès lors, les Hyménoptères entomophages qui sont inféodés à *P. manihoti*, dans les habitats originels sud américains sont certainement adaptés à ce type de situation écologique et ont probablement développé des relations hôte-parasitoïdes appropriées (Force, 1972). On pourrait de ce fait avancer qu'ils appartiennent à une catégorie évolutive de type "K" ce qui leur permet de se maintenir sur un hôte dont les populations sont très peu abondantes, et dans la limite de la "carrying capacity". Ce point à largement été débattu depuis MacArthur et Wilson (1967) et discuté pour les parasitoïdes par Force (1972, 1975).

Le parasitoïde de type "K" est certainement un spécialiste mais ses caractéristiques biologiques lui confèrent un taux d'accroissement limite; telle semble bien être, suite à l'ensemble de nos travaux la situation pour *E. lopezi* au Congo. Or il se trouve là confronté à une cochenille qui, elle, présente toutes les caractéristiques d'une sélection de type "r" marquée par de fortes abondances et de fortes variations d'abondance créant une évidente instabilité de l'habitat du parasitoïde.

Dès lors, le parasitoïde de type "K" que semble être *E. lopezi* se révèle mal adapté pour faire face aux pullulations de grande amplitude développées par la cochenille du manioc. Cette approche théorique trouve un début de confirmation dans le fait que *E. lopezi* développé sur *P. manihoti* au Congo, des taux de parasitisme qui ne sont pas beaucoup plus élevés que ceux d'un *Anagyrus* local, inféodé à des populations de cochenilles sans grandes variations d'abondance, qui s'était déplacé vers les populations de *P. manihoti* en saison sèche et qui se trouve aujourd'hui "éliminé" par l'introduction de *E. lopezi*.

Cette opposition entre types évolutifs de la cochenille et du parasitoïde pose un certain nombre de questions relatives:

(1) à l'identité de la cochenille et de l'entomophage,

(2) aux habitats supposés d'origine, en Amérique et colonisés en Afrique.

Idéité de la cochenille et des entomophages. *P. manihoti* décrite d'Afrique où elle pullule est-elle identique à l'espèce qui a été trouvée en Amérique du Sud? Ne serait-on pas, à l'heure actuelle, avec *P. manihoti* récolté dans le nouveau monde, en présence d'une espèce jumelle du *P. manihoti* introduite en Afrique? Cette espèce, bien sûr très proche de la précédente, voire même identique pour un systématicien n'appliquant que des critères morphologiques, pourrait être réellement fort différente pour un parasitoïde spécialiste.

En conséquence, on peut donc se demander si *E. lopezi* a bien trouvé en Afrique l'espèce "biologique" Sud Américaine à laquelle il est inféodé et que l'on sait seulement être *Phenacoccus* sp. Les très forts taux d'encapsulation enregistrés dans les champs en Afrique (Sullivan et Neuenschwander, 1984) ou au laboratoire dans des conditions contrôlées (Nénon et al., 1988) laissent supposer que la nette inadéquation entre le parasitoïde et son hôte peut résulter de leur récente association. Il faut encore se demander quel est l'impact de la faiblesse numérique de l'inoculum et donc de la structure génétique de la population qui en résulte sur l'importance de la réponse immunitaire développée par la cochenille contre *E. lopezi*.

Habitats d'origine et fonctionnement des biocénoses. Nous avons jusque là raisonné sur des agrosystèmes (*P. manihoti* et entomophages récoltés en Amérique du Sud dans des champs cultivés). Mais *P. manihoti* ne se trouve-t-elle pas sur des manioc sauvages et ne développerait-elle pas, dans des habitats non encore explorés, des

pullulations analogues à celles qui sont observées en Afrique? Ce serait évidemment dans ces habitats qu'il faudrait rechercher les parasitoïdes auxiliaires et les récolter en période de gradation. Peut être n'y retrouverons-nous pas *E. lopezi*? Peut être n'est-il au sein d'un complexe entomophage qu'une simple composante?

En élargissant la question à l'ensemble du système écologique manioc-phytophage-entomophages, et en considérant notre ignorance totale des mécanismes tant biotiques qu'abiotiques de la régulation des populations, de *P. manihoti* dans ses habitats d'origine, on peut se demander s'il est permis de considérer que *E. lopezi* est à l'origine de la régulation des populations en Amérique du Sud comme le sous-tendent les campagnes de lâcher en Afrique de cet unique parasitoïde et les recherches qui se développent autour de lui seul.

On peut plus sûrement estimer que la régulation de l'abondance du phytophage dans sa région d'origine, est le fruit d'interactions complexes entre divers facteurs biocénétiques dont l'importance n'est pas figée dans le temps et l'espace mais au contraire obéit aux modulations complexes de loi du minimum (Odum, 1971).

On peut aussi imaginer que le parasitoïde intervient efficacement, dans un contexte de facteurs "densité dépendant", uniquement lorsque les mécanismes liés aux relations plante-phytophage (Fabres et Le Ru, 1985) ou aux autres agents biologiques de la biocénose (ensemble complexe d'interventions d'entomophages) ont déjà limité le potentiel de croissance de la population de la cochenille.

Il y a donc une grande nécessité à étudier sur place, en Amérique du sud, dans les habitats d'origine de la cochenille, les mécanismes de régulation de l'abondance du phytophage. Il serait bon pour cela de garder à l'esprit l'idée que le modèle sud américain, qui doit servir de référence aux opérations de lutte en Afrique, ne fonctionne pas obligatoirement dans les champs cultivés mais qu'il est probablement en place dans une biocénose naturelle dont l'étude nous donnera les plus riches enseignements (Southwood et Ways, 1970).

BIBLIOGRAPHIE

Biassangama A. (1984) Etude du parasitisme des cochenilles Pseudococcidae par les Hyménoptères Encyrtidae: application à la

lutte biologique contre la cochenille du manioc au Congo. *Thèse de 3e cycle*. Université de Rennes 1.

- Biassangama A., Fabres G. et Nénon J. P. (1988) Parasitisme au laboratoire et au champ d'*Epidinocarsis lopezi* (*Apoanagyrus*) *lopezi* (Hym. Encyrtidae) auxiliaire exotique introduit au Congo pour la régulation de l'abondance de *Phenacoccus manihoti* (Hom., Pseudococcidae). *Entomophaga* 33, 453-465.
- Biassangama A. et Moussa J. B. (1987) Les parasitoïdes d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae) au Congo. *Agron. Trop.* 42, 301-304.
- Fabres G. et Boussienguet J. (1981) Bioécologie de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo, 1. Cycle évolutif et paramètres biologiques. *Agron. Trop.* 36, 82-89.
- Fabres G. et Le Ru B. (1985) Etude des relations plante-insecte pour la mise au point de méthodes de régulation des populations de la cochenille du manioc. *VII Symp. I.S.T.R.C.*, Pointe à Pitre, Guadeloupe.
- Force D. C. (1972) r- et K-strategists in endemic host parasitoid communities. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 18, 135-137.
- Force D. C. (1975) Succession of r- and K-strategists in parasitoids. In *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites* (Edited by Price P. W.), pp. 112-129. Plenum Press, New York, London.
- Guyomard O. (1987) La relation hôte-parasitoïde chez les insectes: l'encapsulation des oeufs et des larves d'*Epidinocarsis lopezi* Hym. Encyrtidae) par *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae). *DEA Biologie et Agronomie* — Université de Rennes 1.
- Hemon G. (1987) Anatomie et fonctionnement de l'appareil génital mâle d'un parasitoïde de la cochenille du manioc. *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae). *DEA Biologie et Agronomie* — Université de Rennes 1.
- Herren H. R. (1982) Recent advances in the biological control of the cassava mealybug: Homopt. Pseudococcidae. *IITA Annual Report*. Ibadan, Nigeria.
- Iziquel Y. (1985) Le parasitisme de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* par l'Encyrtidae *Apoanagyrus lopezi* (*Epidinocarsis lopezi*): Induction, modalités

- et conséquences agronomiques. *DEA d'Ecologie-Ethologie*. Université de Rennes 1.
- Iziquel Y., Le Ralec A. et Nénon J. P. (1988) *Epidinocarsis lopezi* (Hyménoptère, Encyrtidae): Ovipositeur, types de piqûres et écologie du parasitisme sur *Phenacoccus manihoti* (Homoptère, Pseudococcidae). *Le Naturaliste Canadien* 115, 355-366.
- Iziquel Y. et Le Ru B. (1989) Evaluation au champ du pouvoir régulateur d'*Epidinocarsis lopezi* De Santis (Hym. Encyrtidae) sur les populations de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti*. *Mat. Ferr. au Congo. Entomol. Exp. Applic.* 52, 239-247.
- Le Ru B. et Fabres G. (1987) Influence de la température et de l'hygrométrie sur le taux d'accroissement des populations de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Hom. Pseudococcidae) au Congo. *Oecol. Appl.* 8, 165-174.
- MacArthur R. H. and Wilson E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Neuenschwander P. and Madojemu E. (1986) Mortality of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat. Ferr. (Hom. Pseudococcidae) associated with an attack by *Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae). *Bull. soc. Entomol. Suisse* 59, 57-62.
- Nénon J. P., Guyomard O. et Hemon G. (1988) Encapsulement des larves de l'Hyménoptère Encyrtidae *Epidinocarsis (Apoanagyrus) lopezi* par son hôte Pseudococcidae *Phenacoccus manihoti* effet de la température, du stade de l'hôte infesté et du superparasitisme. *C. R. Acad. Sci. Paris*.
- Odebiyi J. A. and Bokonon-Ganta A. H. (1986) Biology of *Epidinocarsis (Apoanagyrus) lopezi* (Hymenoptera, Encyrtidae) an exotic parasite of cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Homoptera, Pseudococcidae) in Nigeria. *Entomophaga* 31, 251-260.
- Odum E. P. (1971) *Fundamentals of Ecology* (Edited by Saunders), Philadelphia.
- Southwood T. R. E. (1978) The relevance of population dynamic theory to pest status. In *Origin of Pest, Parasite, Disease and Weed Problem* (Edited by Cherret J. M. and Sagar G. R.), pp. 35-54. London.
- Southwood T. R. E. and Ways M. J. (1970) Ecological background to pest management. In *Concepts of Pest Management* (Edited by Rabb R. L. and Guthrie F. E.), pp. 6-28. NC State Univ., Raleigh.
- Sullivan D. J. and Neuenschwander P. (1986) Melanization: The mealybug defends itself. *IITA, Annual Report*. International Institute for Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria. pp. 127-129.

