

THESE

de Doctorat de l'Université de RENNES I

présentée par

Yvon IZIQUEL

LE PARASITISME DE LA COCHENILLE DU MANIOC PAR L'ENCYRTIDAE
EPIDINOCARSIS LOPEZI : UN EXEMPLE D'INTERACTIONS
HOTE-PARASITOIDE CHEZ LES INSECTES

soutenu le 3 Juillet 1990 devant la Commission d'Examen

J. P. NENON	Président
J.Y. GAUTIER	Examineur
J.P. AESCHLIMANN	"
G. FABRES	"
Y. GILLON	"
B. LE RU	"

THESE

présentée devant

L'UNIVERSITE DE RENNES I

U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES I

Mention : Sciences Biologiques

par

Yvon IZIQUEL

Sujet de la Thèse :

**Le parasitisme de la Cochenille du Manioc par l'Encyrtidae *Epidinocarsis lopezi* :
un exemple d'interactions hôte-parasitoïde chez les Insectes.**

soutenue le 3 Juillet 1990 devant la Commission d'Examen

J.P. NENON
J.Y. GAUTIER
J.P. AESCHLIMANN
G. FABRES
Y. GILLON
B. LE RU

Président
Examineur
"
"
"
"

CHIMIE

Professeurs

M. BARIOU B. (IUT R.)
M. BOTREL A. (ENSCR)
M. BRAULT A. (IUT R.)
M. CARRIE R.
M. DABARD R.
M. DIXNEUF P.
M. FOUCAUD A.
M. GRANDJEAN D.
M. GUERILLOT Cl.
M. HAMELIN J.
M. LAURENT Y.
M. LE CORRE M.
M. LE GUYADER M.
M. LISSILOUR R.
M. LUCAS J.
M. MARTIN G. (ENSCR)
M. MAUNAYE M. (ENSCR)
M. PATIN H. (ENSCR)
M. ROBERT A.
M. SARRAZIN J.C.
M. SOYER N. (IUT R.)
M. TALLEC A.
M. VERDIER P. (IUT R.)

M. CAREL Cl.
M. DANION D.
M. DARCHEN A. (ENSCR)
M. GUERIN P. (ENSCR)
M. MOINET Cl.
M. POULAIN M.
M. LE GUYADER J.
M. SAILLARD J.Y.
M. DORANGE G. (ENSCR)

M. CARO B. (IUT L.)
M. PRIGENT Y. (IUT R.)

Habilités

M. CAILLET P.

M. JOUCLA M.
M. LAPLANCHE A. (ENSCR)

M. PRIGENT Y. (IUT R.)

M. TONNARD F. (IUT R.)

Docteurs d'Etat

M. AUFFREDIC J.P.
Mme BARS née BEAULIEU
Mme DANION née BOUGOT
Mme LE ROUZIC née
BELLEVRE (ENSCR)
Mme TEXIER née BOULLET
M. BROCHU R.

Mme POMMERET née
CHASLE (IUT R.)
M. CORRE F.

M. FAYAT Ch.
M. GADREAU Cl.
M. GAUDE J.
Mme LOUER née GAUDIN
M. GUILLEVIC J.
M. HAZARD R.
M. HERCOUET A.
Mme PAPILON née JEGOU
(IUT R.)
M. LEBORGNE G.
M. LE COQ A.
M. LE FLOCH Y (ENSCR)
Mme UTJES née LE GALL
Mme RIVET née
LE GUELLEC
Mlle LE PLOUZENNEC M
M. MARTELLI J.
M. MEYER A.

M. MORVAN J (ENSCR)
M. PERSON H.
Mme de COURVILLE
née PICHEVIN A.
M. PICOUAYS B.
M. PLUSQUELLEC D.
(ENSCR)
M. POCHAT F.
M. RAOULT E.
M. RAPHALEN D (ENSCR)
M. RAULET Cl.
Mme CARLIER née
ROLLAND (IUT R.)

Mme TEXIER Fr.
M. VENIEN F. (ENSCR)
M. BOUTRY J.L. (ENSCR)
Mlle LARPENT C. (ENSCR)
M. LE CLOIREC P. (ENSCR)

GEOLOGIE

Professeurs

M. BRUN J.P.
M. CHAUVEL J.J.
M. CHOUKROUNE P.
M. HAMEURT J.
M. JAHN B.M.
M. LARDEUX H.
M. WILLAIME Ch.

M. AUVRAY B.
M. FOURCADE S.
M. GILET Ph.

Habilités

M. MARTIN H.

Docteurs d'Etat

M. BLAIS S.
Mme ESTEOULE née CHOUX
M. COGNE J. P.

M. HENRY J.L.
Mme MORZADEC
née KERFOURN
M. LAGARDE J. L.
M. LE CORRE Cl.
M. LEFORT J.P.
M. MORZADEC P.
Mme OLLIVIER née PIERRE

PHILOSOPHIE

Professeurs

M. CLAIR A.
M. FOLSCHÉID D.
M. NEF F.
M. VETO M.

Habilités

Docteurs d'Etat

BIOCHIMIE - BIOLOGIE CELLULAIRE et MOLECULAIRE

Professeurs

M. BLANCO C.
M. BOISSEAU C.
M. DUVAL J.
M. GOURANTON J.
M. JEGO P.
M. JOLY J.M.
M. KERCRET H.
M. LE PENNEC J.P.
M. PHILIPPE M.
M. VALOTAIRE Y.
M. WROBLEWSKI H.

Habilités

M. JEGOU B.

Docteurs d'Etat

M. COILLOT J.P.
M. GOURRET J.P.

M. HAMON Cl.

M. LE GUELLEC R.
Me LE GUELLEC C.

PHYSIOLOGIE - BIOLOGIE des ORGANISMES et des POPULATIONS

Professeurs

M. BARBIER R.
M. CALLEC J.J.
M. CITHAREL J.
M. DAGUZAN J.
M. GAUTIER J.Y.
M. HUON A.
M. LARHER F.
Mme LEMOINE C.
M. NENON J.P.
M. TOUFFET J.L.
M. TREHEN
M. WEBB D.

Habilités

Docteurs d'Etat

M. BERNARD J.
M. BERNARD Th.
M. BERTRU G.
M. BRIENS M.
M. CANARD A.
M. CHAUVIN G.
M. CLEMENT B.
M. COILLOT J.P.
M. DENIS Ch.
Mlle FORGEARD F.
M. GLOAGUEN J.Cl.
M. GOURRET J.P.
M. GUILLET J. Cl.
M. GUYOMARC'H J. Ch.
Mme HUBERT née GUERGADY
M. LE GARFF B.
M. MICHEL R.
MMe RICHARD M.A.
Mlle ROZE F.
M. SAVOURE B.

PERSONNEL C.N.R.S.

Directeurs de Recherche

Habilités

Docteurs d'Etat

MATHEMATIQUES

INFORMATIQUE

M. QUINTON P.

M. DARONDEAU P.

M. BASSEVILLE M.

CHIMIE

M. CHEVREL R.
M. DENIS J.M.
M. COEURET (ENSCR)
M. GREE R. (ENSCR)
M. LOUER D.
M. SERGENT M.
M. SIMONET J.

M. LAPINTE CL.
M. SIMONNEAUX G.

M. DEMERSEMAN B.
Mme BAUDY née FLOC'H
M. FONTENEAU G.
M. GUYADER J.
M. HAMON J.R.
M. HERCOUET A.
M. LE BOZEC H.
M. MARCHAND R.
M. MARTIGNY P.
M. MATECKI M.
M. MOREL G.
M. NOEL H.
M. PADIOU J.
M. PENNA O.
M. PERRIN A.
Mme PERRIN C.
M. POTE M.
Mme RAULT-BERTHELOT
M. VAULTIER M.

PHYSIQUE

M. DANG TRAN Q.
M. SANQUER M.
M. TOUDIC B.

GEOLOGIE

M. CAPDEVILA R.
M. COBBOLD P.

M. BERNARD-GRIFFITHS J
M. PARIS F1.
M. PEUCAT J.J.
M. ROBARDET M.

ANTHROPOLOGIE

M. BRIARD J.

M. MONNIER J.C.

BIOLOGIE CELLULAIRE et GENETIQUE

Mlle GARNIER D.

M. OSBORNE B.

M. CHARBONNEAU M.
M. THIEULAND M. L.
M. THOMAS Daniel

BIOLOGIE des ORGANISMES

Mme GAUTIER A.
M. GAUTIER J. P.
M. VANCASSEL R.

Mme BAILIOT-DELEPORTE S.
Mme CLOAREC A.
Mme DELORTE S.
M. DELETTRE Y.
Mlle RIVAULT C.
Mlle EYBERT M.

M. VIDAL J.M.

Docteurs d'Université

CHIMIE

M. BONDON A. (ENSCR)
Mme GUERCHAS V. (ENSCR)

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé au laboratoire d'Entomologie Fondamentale et Appliquée de l'Université de Rennes I et au laboratoire d'Entomologie Agricole du centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville. Je tiens à remercier leur responsables respectifs, Monsieur le Professeur Jean-Pierre Nénon et Monsieur Bruno Le Rü, de la confiance qu'ils m'ont témoigné en m'y accueillant.

Je remercie l'O.R.S.T.O.M. de m'avoir accordé une allocation de recherche, particulièrement Madame C. Doré, et Monsieur A. Ravisé de leurs interventions dans ce domaine.

J'adresse mes remerciements à Messieurs Jean-Paul Aeschlimann (C.S.I.R.O.) et Gérard Fabres (O.R.S.T.O.M.) pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse, ainsi qu'aux professeurs Jean-Yves Gautier (Université de Rennes I) et Yves Gillon (Université d'Orsay) pour leur participation en tant que membres du jury.

Je souhaite remercier Messieurs Jean-Paul Dipietro et Jean-Sébastien Pierre (E.N.S.A. de Rennes) pour leur aide dans l'exploitation et le traitement statistique des données, J.S. Noyes (British Museum) pour la détermination des Encyrtidae et André Biassangama (Université de Brazzaville) pour les échanges d'information concernant la systématique des différentes espèces constituant la biocénose de *Phenacoccus manihoti*.

Mes remerciements vont également à Monsieur Jacques Arrivets (I.R.A.T.) pour les moyens mis à ma disposition lors des missions sur le terrain, à Messieurs Bernard Boher et Urbain Cammas pour m'avoir fait bénéficier si souvent de leurs compétences pratiques.

J'exprime mes remerciements à Madame Marie-Rose Allo pour la préparation des échantillons destinés à la microscopie électronique, à Monsieur Jo Le Lannic pour la réalisation des clichés et Monsieur Michel Dedelot pour leur tirage.

Je remercie enfin Monsieur Pierre Cottais qui assure depuis près de 6 ans l'entretien des cultures de manioc sous serre à Rennes, Messieurs Antoine Kiyindou et Jacques Miekountima de leur collaboration technique, de même que Madame Maryvonne Rault de sa contribution à la dactylographie du manuscrit.

SOMMAIRE

	page
INTRODUCTION GENERALE	1
<hr/>	
CHAPITRE 1. SELECTION DE L'HOTE	
1.1 Introduction	3
1.2 Les stades préférentiels de ponte	4
1.2.1 Matériel et méthode	4
1.2.2 Détermination des stades hôtes	5
1.2.3 Influence du stade hôte sur la durée du développement du parasitoïde, la taille des descendants et le sex-ratio	6
1.2.3.1 La durée du développement pré-imaginal	6
1.2.3.2 La taille des descendants	7
1.2.3.3 Le sex-ratio	8
1.3 Les différents types de piqûres	10
1.3.1 Matériel et méthode	10
1.3.2 Description du comportement de ponte de la femelle d' <i>E. lopezi</i>	10
1.3.3 Piqûre avec ponte et piqûre sans ponte	11
1.3.3.1 Influence du stade hôte	12
1.3.3.2 Rôle de l'expérience de la femelle	13
1.3.4 La piqûre nutritionnelle	13
1.3.4.1 Piqûre nutritionnelle et stade hôte	14
1.3.4.2 Piqûre nutritionnelle et âge de la femelle	16
1.3.4.3 Piqûre nutritionnelle et intensité de la ponte	17
1.4 Discussion-conclusion	18

UNIVERSITE de RENNES I

U.E.R. SCIENCES et PHILOSOPHIE

DOYENS HONORAIRES

M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.
M. BOCLE J.

PROFESSEURS HONORAIRES

M. FREYMAN R.	M. LE MOAL H.
M. ROHMER Y.	Mlle DURAND S.
M. SALMON-LEGAGNEUR F.	M. LE BOT J.
M. VALET P.	M. MARTIN Y.
M. PHILIPPOT A.	M. RAZET P.
Mlle CHARPENTIER M.	M. MAILLET P.
M. VACHER M.	M. ALLEGRET P.
M. VILLERET S.	Mlle GOAS M.
M. ORTIGUES E.	Mlle GOAS G.
	M. CLAUSTRÉS G.
	M. FOLLIOU R.
	M. MEVEL J.

MAITRES de CONFERENCES HONORAIRES

Mlle HAMON M.R.

MATHEMATIQUES

Professeurs

M. BERTHELOT P.
M. CALOZ G.
M. CAMUS J.
M. CERVEAU O.
M. CONZE J.P.
Mme COSTE-ROY M.F.
M. CROUZEIX M.
M. DESHAYES J.
M. FERRAND D.
M. GIORGIUTTI I.
M. GUERINDON J.
M. HENNION H.
M. HOUDEBINE J.
M. MAHE L.
M. MEMIN J.
M. METIVIER G.
M. MIGNOT A.
M. MORET-BAILLY L.
M. PETRITIS D.
M. RAUGI A.
M. TOUGERON J. Cl.
M. TOURNEMINE G.
M. WOLF J. (ENSAT L.)
M. LERNER N.

Habilités

M. MERRIEN J.
M. PERRIN G.
Mme TOUGERON M.

Docteurs d'Etat

M. BOSSARD Y.
M. GRAVEREAUX J.B.

INFORMATIQUE

Professeurs

Mme ANDRE F.
M. KOTT L.
M. LENFANT J.
M. LERMAN I.
M. MARIE R.
M. RAOULT J. C.
M. RAYNAL M.
M. SEGUIN J. (ENSSAT L.)
M. BOSCH P. (ENSSAT L.)
Mme CORDIER M.O.
M. JALBY W.
M. HELARY J.M.
M. LORETTE G.
M. DIVAY M. (IUT L.)

Habilités

M. BOUATOUCH K.

Docteurs d'Etat

M. TALLUR B.
Mme MORIN A.M.

PHYSIQUE

Professeurs

M. ARQUES P.Y.
M. BARON A. (IUT R.)
M. BENIERE F.
M. BERTEL L.
M. BRUN P.
M. CAILLEAU H.
M. COLIN Y. (IUT R.)
M. CORAZZA M. (ENSSAT L.)
M. DANIEL J.P.
M. DECAMPS E.A.
M. DUBOST G.
M. DURAND A.
M. FOUCHE G. (IUT R.)
M. FUCHS J.J.
M. GROSVAUD (IUT R)

M. GUIDINI J.
M. HAEUSLER Cl.
M. JOUBERT P. (IUT L.)
M. LE FLOCH A.
M. LE MEN J.F. (IUT L.)
M. LEROUX EX
M. LE TRAON A.
M. LEVASSEUR M. (IUT R.)
M. MALHERBE J.C. (ENSSAT L.)
M. MEINNEL J.
M. NUSIMOVICI M.
M. RIAUX E. (IUT R.)
M. STEPHAN G. (ENSSAT L.)
M. TERRET Cl.
M. THOMAS G.
M. VEZZOSI G.
M. BONNAUD O.
M. BERTHAULT M.
M. BIDEAU D.
M. JEZEQUEL G.
M. LE DOUCEN R.

Habilités

M. COATRIEUX J.L.
M. CHARBONNEAU G.
M. COLLOREC R. (IUT R.)
M. ECOLIVET C.
M. GIRARD A.
M. LANGOUET L.
M. MESSENGER J.C.
M. PILET J.C.

Docteurs d'Etat

M. ANDRIAMIRADO (IUT L.)
M. BALCOU Y.
M. BERNARD D.
M. BESNIER G.
M. BOULIOU A.
M. CHAGNEAU (IUT R.)
Mme COUSIN C.
M. BOULIOU A.
M. CLEC'H G. (IUT L.)
M. DAUDE A.
M. DEFRANCE A.
M. FORTIN B. (IUT R.)
M. DEFRANCE A.
M. GOMET J.C.
M. GOULPEAU L.
M. HAGENE B.
Mlle HAGENE M.
M. HOUDEAU J.P.
M. JEZEQUEL G.

M. LARVOR M.
M. LE BLOA A. (IUT R.)
M. LE CLEAC'H (IUT L.)

M. LE COMTE A.
M. LE DOUCEN R.
M. LENORMAND J. M.

M. POEY P.
M. PRIOL M.
M. QUEFFELEC J. L.
M. RABACHE P. (IUT L.)
M. RAOULT F. (IUT R.)
M. REBOURS B. (IUT L.)
M. RIYET Y. (IUT L.)
M. SEIGNAC A.
M. TANGUY P.
M. TACHE D.
M. THOUROUDE D.
M.T'KINT de ROODENBEKE
A. (IUT R.)
Mme T'KINT de RRODENBEKE
M. (IUT R.)
M. TROADEC JP (IUT R.)

Docteurs d'Université

CHAPITRE 2. CAPACITE DISCRIMINATOIRE, SUPERPARASITISME ET ENCAPSULATION

2.1 Introduction	24
2.2 La capacité discriminatoire	25
2.2.1 Matériel et méthode	25
2.2.2 Résultats	26
- Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par elle-même	26
- Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par une femelle conspécifique	27
- Marquage chimique de l'hôte	29
- Marquage physique	30
2.3 La réaction de défense de l'hôte	30
2.3.1 Matériel et méthode	30
2.3.2 Résultats	32
2.4 Superparasitisme et densité de l'hôte	32
2.4.1 Matériel et méthode	32
2.4.2 Résultats	33
2.5 Superparasitisme et encapsulation	36
2.5.1 Matériel et méthode	36
2.5.2 Résultats	37
2.6 Discussion-conclusion	40

CHAPITRE 3. DYNAMIQUE DES POPULATIONS

3.1 Introduction	46
3.2 Les caractéristiques démographiques d'<i>E. lopezi</i>	47
3.2.1 Matériel et méthode	47
3.2.2 Résultats	48

3.3 Dynamique des populations au champ	49
3.3.1 Matériel et méthode	49
3.3.2 Résultats	51
- Dynamique des populations de la cochenille et impact des agents biologiques	51
- Evaluation de l'hyperparasitisme	54
3.4 Discussion-conclusion	56
CONCLUSION GENERALE	61
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	65
RESUME	74
SUMMARY	75

INTRODUCTION GENERALE

Le manioc *Manihot esculenta* Crantz est une Euphorbiacée originaire d'Amérique du Sud, introduite en Afrique par les Portugais vers le milieu du XVI^{ème} siècle. Culture d'appoint dans les pays de savane, le manioc représente l'aliment de base dans les zones de forêt comme le Congo (Silvestre & Arraudeau, 1983). La multiplication des plants s'effectue par bouturage. Les techniques culturales varient d'une région à l'autre. La surface cultivée est généralement entièrement brûlée. Elle est directement plantée ou bien des buttes sont constituées de manière à enfouir les cendres. L'écobuage est quelquefois pratiqué. Selon leur dimension les buttes regroupent de 1 à 5 boutures. Le cycle de culture débute souvent en début de saison des pluies (septembre-octobre) et s'achève 18 à 24 mois plus tard. Parfois le champ fait office de grenier, les tubercules arrachés au fur et à mesure des besoins peuvent ainsi rester en terre plus de 3 ans. Au Congo, les tubercules sont consommés sous deux formes : le pain de manioc ou "chikwangué" et la farine de manioc ou "foufou". Les jeunes feuilles apicales, riches en protéines, permettent une préparation voisine de celle des épinards, le "saka-saka". La "chikwangué" est uniquement de fabrication artisanale et la production des petites exploitations familiales couvre à peine les besoins de la population. Le "foufou" est en partie produit par l'usine de Mantsoumba qui traite la production de la seule exploitation semi-industrielle du Congo.

Parmi les nombreuses maladies et les ravageurs susceptibles d'attaquer le manioc les plus importants sont la bactériose *Xanthomonas campestris* pv. *manihoti* Maraite et Weyns, les acariens et la cochenille farineuse *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hom., Pseudococcidae). Cette dernière également d'origine néotropicale (Cox & Williams, 1981) fut introduite accidentellement en Afrique et signalée pour la première fois au début des années 70, au Congo (Silvestre, 1975) et au Zaïre (Hahn & Williams, 1973). Elle est aujourd'hui présente dans 27 des 35 pays concernés par la culture du manioc (Herren et al., 1987). Son action sur la plante affecte

la production de matière sèche et la mise en réserve dans les racines (Schulthess, comm. pers.), provoquant des baisses dans le rendement en tubercules évaluées par Nwanze (1982) entre 50 et 80% et par Schulthess (comm. pers.) entre 9 et 46%. Les cochenilles secrètent du miellat sur lequel se développe la fumagine. Elles se localisent de préférence sur les jeunes feuilles terminales, ces dernières devenant alors impropres à la consommation.

Plusieurs raisons ont conduit à envisager la lutte biologique contre *P. manihoti*, parmi elles, la consommation régulière du feuillage qui interdit la lutte chimique, et les caractéristiques de la culture du manioc :

- agriculture de subsistance sans aucun intrant,
- parcelles disséminées, de petite taille, souvent difficiles d'accès,
- culture relativement étalée dans le temps.

Après plusieurs prospections dans la zone d'origine de la cochenille, au Paraguay et au Brésil (Herren et al., 1987), un parasitoïde spécifique *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hym., Encyrtidae) a donc été introduit en Afrique par l'Institut International d'Agriculture Tropicale (I.I.T.A.). Les premiers lâchers ont été effectués fin 81 au Nigéria; un an plus tard il était considéré comme établi dans ce pays (Herren & Lema, 1982). Dans le cadre du "Projet Pan-Africain de Lutte Biologique" (A.W.B.C.P.), des lâchers du parasitoïde ont alors été entrepris dans différents pays d'Afrique Occidentale et Centrale. Avec une vitesse de dispersion de l'ordre de 50 à plus de 100 km en une saison sèche de 5 à 8 mois (Herren et al., 1987), *E. lopezi* était retrouvé en 1989 dans 22 pays, sur une superficie évaluée à 1,5 millions de km² (Neuenschwander et al., sous presse). Introduit au Congo en septembre 1982, le parasitoïde est aujourd'hui présent sur l'ensemble du territoire où il fait partie intégrante du complexe entomophage de la cochenille.

Les différents aspects de l'interaction hôte-parasitoïde que nous abordons dans ce manuscrit concernent:

- la sélection opérée par le parasitoïde dans ses activités de ponte et de piqûre nutritionnelle à l'égard des stades de l'hôte (chapitre 1),
- la capacité discriminatoire et ses implications sur le superparasitisme, de même que la relation particulière existant chez ce chalcidien entre superparasitisme et encapsulation (chapitre 2),
- la dynamique des populations du système hôte-parasitoïde-hyperparasites et une évaluation de l'incidence, à la fois d'*E. lopezi* sur la cochenille, et des hyperparasites sur le parasitoïde primaire (chapitre 3).

En rapprochant nos résultats de ceux disponibles dans la littérature, nous discutons en conclusion du rôle d'*E. lopezi* dans la régulation des populations de *P. manihoti* en Afrique.

CHAPITRE 1

SELECTION DE L'HOTE

1.1 INTRODUCTION

La faculté d'un parasitoïde à exploiter différemment l'hôte selon son stade, c'est-à-dire sa taille, a été plusieurs fois observée. Le parasitisme peut prévaloir sur certains stades et la piqûre nutritionnelle sur d'autres (De Bach, 1943). Les oeufs fécondés sont généralement déposés dans les hôtes les plus âgés, ceux qui produisent les descendants les plus gros, car le facteur taille a plus de répercussions sur la valeur sélective ("fitness") des femelles que des mâles (Charnov et al., 1981; van den Assem et al., 1989). Les préférences du parasitoïde vont également parfois aux stades propres à lui assurer une durée de développement minimale (Nechols & Tauber, 1977).

Nous nous sommes intéressés, dans le cadre de ce chapitre aux choix opérés à l'égard des stades de l'hôte par le parasitoïde, dans les activités de ponte et de piqûre nutritionnelle. Nous verrons quelle est l'influence éventuelle du stade hôte sur la durée du développement pré-imaginal du parasitoïde, la taille des descendants et les décisions opérées par la femelle en matière de sex-ratio. Nous montrerons également qu'il existe chez *E. lopezi* 3 types de piqûres aux incidences différentes sur l'hôte.

1.2 LES STADES PREFERENTIELS DE PONTE

1.2.1 MATERIEL ET METHODE

Au jour J - 2, deux plants de *Talinum triangulare* Jacq. (Portulacacée) exempts de toute cochenille sont isolés. Sur la face supérieure d'une des feuilles de chacun, on dépose 50 cochenilles, 10 de chacun des 5 stades considérés : L1, L2, L3, jeune femelle (L4) et femelle à ovisac (L4w). Les stades sont identifiés par la taille et les exuvies. Pour tenir compte de la variation de taille entre les individus au sein d'un même stade, seuls sont utilisés ceux qui viennent de muer pour entrer dans le stade considéré (Nechols & Kikuchi, 1985). La L4w ne peut pas être transportée avec son ovisac sans dommages. Pour obtenir ce stade, des cochenilles sont choisies au tout début du stade L4, lorsqu'elles commencent à sécréter leur ovisac. Après 48 heures, l'ovisac est entièrement formé et contient les premiers oeufs. La L4w à ce moment ne présente pas encore l'aspect ratatiné des cochenilles en fin de période de ponte. Au jour J - 1 les feuilles sont détachées des plants et disposées face supérieure (les cochenilles ont migré à la face inférieure) contre la gélose à 10 g/l d'agar-agar préalablement coulée dans deux boîtes de Pétri (diamètre = 89 mm). Les feuilles conservent ainsi leur turgescence jusqu'à 15 jours dans les conditions de l'expérience : $24 \pm 1^\circ\text{C}$ (s.d.), $70 \pm 3\%$ H.R., 12L: 12D. A la fin de la période diurne, une femelle d'*E. lopezi* est prélevée dans l'élevage ($24 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 3\%$ H.R., 12L:12D). D'âge inconnu, on la suppose accouplée et expérimentée, c'est-à-dire ayant déjà parasité des cochenilles. Au jour J, la femelle est introduite dans une des boîtes de Pétri. Elle dispose de miel pour son alimentation. L'autre lot de cochenilles sert de témoin. La femelle est laissée en présence des cochenilles pendant 24 heures. A l'issue de cette période, les cochenilles du lot parasité et du lot témoin sont réparties par stade dans 10 boîtes de Pétri à raison de 10 cochenilles par boîte. Les boîtes sont équipées comme indiqué plus haut (feuille de *T. triangulare* sur gélose). Les cochenilles victimes de piqûre nutritionnelle sont immédiatement répertoriées. Au total, l'expérience est répétée avec 14 femelles d'*E. lopezi*. Les lots témoins et parasités sont observés tous les jours pendant 40 jours. Le comptage et le classement par taille des exuvies permet une vérification du stade des cochenilles. Au fur et à mesure de leur momification les cochenilles parasitées sont mises une par une en gélules. Pour chacune sont retenues les informations suivantes : le stade et la date auxquels la cochenille a été parasitée, le stade et la date auxquels elle s'est momifiée, la date d'émergence de l'adulte du parasitoïde, son sexe et sa taille. La mesure de la taille s'effectue sur la plus grande longueur du corps, du front à l'extrémité de l'abdomen, à l'aide d'une chambre claire.

1.2.2 DETERMINATION DES STADES HOTES

Les 5 stades de la cochenille présentés au parasitoïde ont été parasités (fig. 1.1). Les pourcentages de parasitisme par stade diffèrent significativement ($\chi^2_4 = 56,92$; $p = 0,0001$). Les comparaisons multiples permettent de différencier 3 groupes. Un premier groupe constitué des stades L3 et L4 parasités respectivement à 46,2 et 41,3%, un deuxième groupe avec le stade L2 parasité à 30,1% et un troisième groupe comprenant les stades L4w et L1 parasités à 18,0 et 10,9%. Tous stades confondus le pourcentage de parasitisme a été de 28,5% (202 cochenilles parasitées pour 708 disponibles).

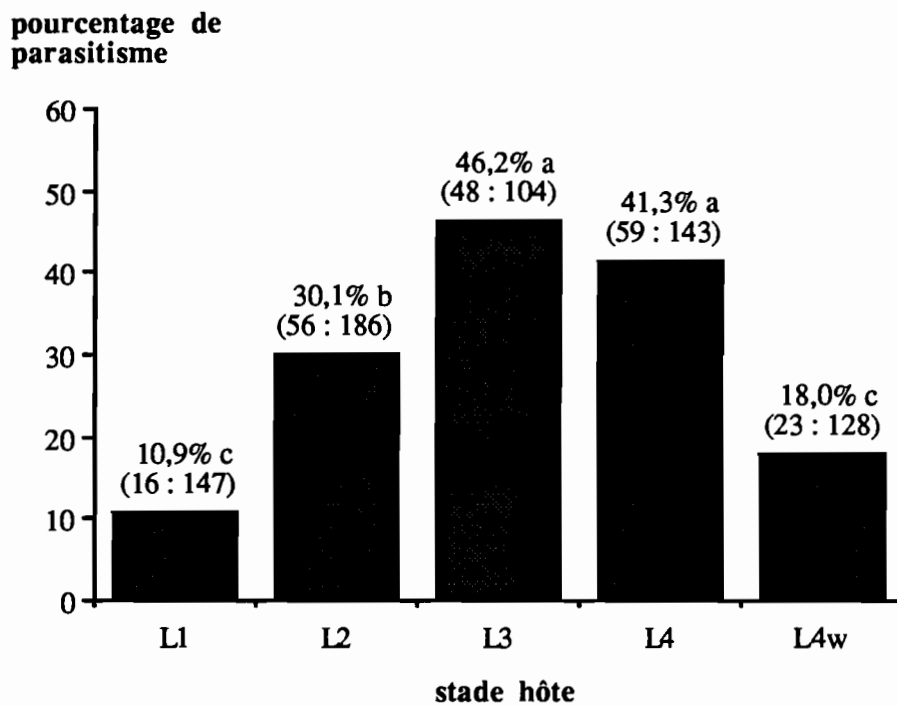


fig. 1.1. Les stades préférentiels de ponte.

Pendant 24 heures chacune des 14 femelles testées a le choix entre les 5 stades hôtes représentés chacun par 10 cochenilles. Test du khi² appliqué aux pourcentages de parasitisme par stade : $\chi^2_4 = 56,92$; $p = 0,0001$. Les pourcentages suivis d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

1.2.3 INFLUENCE DU STADE HOTE SUR LA DUREE DU DEVELOPPEMENT DU PARASITOÏDE, LA TAILLE DES DESCENDANTS ET LE SEX-RATIO

1.2.3.1 LA DUREE DU DEVELOPPEMENT PRE-IMAGINAL

La durée totale du développement n'est pas identique dans tous les stades ($F_{4,175} = 22,93$; $p = 0,0001$) mais ne diffère significativement qu'entre le stade L1 et les autres stades (tab. 1.1). Le développement du parasitoïde dure 30,9 j (24-39 j) dans le stade L1, 23,6 à 25,5 j (19-34 j) dans les autres stades soit 5,4 à 7,3 j de moins que dans le premier stade. Les données permettent de diviser le développement du parasitoïde en 2 phases : une première phase de la ponte à la formation de la momie et une deuxième de la momification à l'émergence de l'imago. La durée de chacune des deux phases du développement est similaire au sein de tous les stades excepté le stade L1 ($t_{22} = 3,80$; $p = 0,001$). Dans ce dernier la première phase dure 17,9 j et la deuxième 13 j. Dans les autres stades chacune des phases dure de 11,6 à 13,1 j soit autant que la deuxième phase lorsque le stade L1 est parasité. Par conséquent, l'allongement de la durée totale du développement dans le stade L1 est dû à un allongement de la première phase.

tab.1.1 Durée du développement préimaginal d'*E. lopezi* à $24 \pm 1^\circ\text{C}$ (s.d.), $70 \pm 3\%$ H.R. en fonction du stade de la cochenille parasité.

stade de la cochenille	durée du développement (moyenne \pm s.e.)			test t
	de la ponte à la momification	de la momification à l'émergence	total	
L1 (n = 12)	17,9 \pm 1,2	13,0 \pm 0,2	30,9 \pm 1,2 ^a	$t_{22} = 3,80$ $p = 0,001$
L2 (n = 52)	12,8 \pm 0,4	13,1 \pm 0,2	25,5 \pm 0,4 ^b	$t_{102} = - 0,51$ $p = 0,61$
L3 (n = 40)	12,4 \pm 0,4	12,8 \pm 0,2	25,2 \pm 0,4 ^b	$t_{78} = - 0,89$ $p = 0,38$
L4 (n = 55)	11,7 \pm 0,2	11,9 \pm 0,2	23,6 \pm 0,2 ^b	$t_{108} = - 0,86$ $p = 0,39$
L4w (n = 21)	11,6 \pm 0,3	12,0 \pm 0,4	23,6 \pm 0,4 ^b	$t_{40} = - 0,74$ $p = 0,46$
test F	-	-	$F_{4,175} = 22,93$ $p = 0,0001$	

Pour la durée du développement total, les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test F de Scheffe, $p > 0,05$).

Il n'y a pas de différence significative ($t_{178} = 1,298$; $p = 0,196$) entre la durée de développement des mâles ($25,4 \pm 0,3$ j ; $n = 71$) et celle des femelles ($24,7 \pm 0,3$ j ; $n = 109$).

La mortalité affectant la deuxième phase du développement s'élève à 10,9% (22 momies non écloses pour 202 formées).

1.2.3.2 LA TAILLE DES DESCENDANTS

Le stade hôte n'a pas d'effet sur la taille des descendants mâles ($F_{4,66} = 0,21$; $p = 0,93$) ni sur celle des descendants femelles ($F_{4,104} = 0,37$; $p = 0,83$). Par contre pour chaque stade hôte, il existe une différence significative entre la taille des descendants mâles et femelles (tab. 1.2). La taille moyenne des mâles est de $1,11 \pm 0,02$ mm ($n = 71$; 0,78-1,46 mm), celle des femelles de $1,42 \pm 0,02$ mm ($n = 109$; 0,81-1,78 mm).

tab. 1.2 : Taille des descendants d'*E. lopezi* en fonction du stade hôte parasité.

stade hôte parasité	taille des descendants (moyenne \pm s.e.)		test t ou U
	mâles	femelles	
L1	1,09 \pm 0,04 (n = 8)	1,43 \pm 0,02 (n = 4)	U = 0 p < 0,001
L2	1,12 \pm 0,02 (n = 37)	1,38 \pm 0,06 (n = 15)	$t_{50} = - 5,24$ p = 0,0001
L3	1,10 \pm 0,05 (n = 12)	1,39 \pm 0,04 (n = 28)	$t_{38} = - 4,16$ p = 0,0002
L4	1,08 \pm 0,05 (n = 8)	1,43 \pm 0,03 (n = 47)	$t_{53} = - 5,03$ p = 0,0001
L4w	1,14 \pm 0,10 (n = 6)	1,45 \pm 0,06 (n = 15)	U = 16 p < 0,05
test F	$F_{4,66} = 0,21$ p = 0,93	$F_{4,104} = 0,37$ p = 0,83	

Résultats du parasitisme de 14 femelles disposant chacune pendant 24 heures de 10 cochenilles de chaque stade.

1.2.3.3 LE SEX-RATIO

En fonction du stade parasité les proportions de mâles et de femelles dans la descendance ne sont pas toutes semblables ($\chi^2_4 = 42,42$; $p = 0,0001$) (fig. 1.2). Il existe une différence significative entre les stades L1 ou L2 d'une part et les stades L3, L4 ou L4w d'autre part : 28,9 à 33,3% de femelles émergent des premiers, 70 à 85,5% émergent des seconds. Tous stades confondus le pourcentage de femelles a été de 60,6% (109 femelles pour 180 descendants).

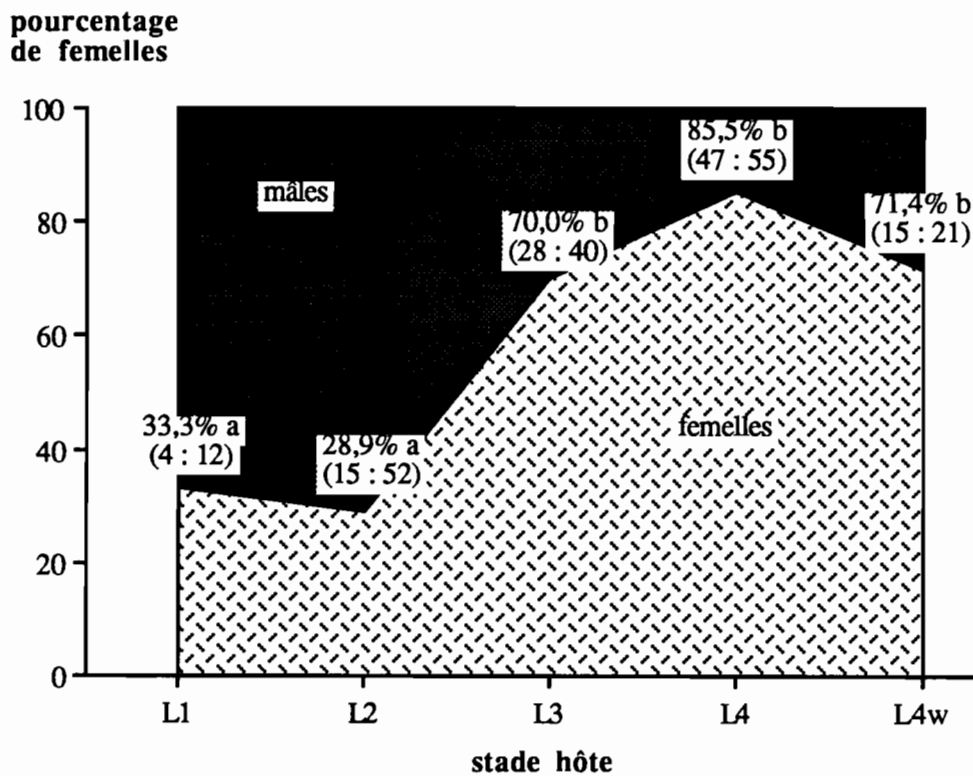


fig. 1.2. Sex-ratio d'*E. lopezi* en fonction du stade hôte.

Résultats du parasitisme de 14 femelles disposant chacune pendant 24 heures de 50 cochenilles, 10 par stade hôte. Test du χ^2 sur les pourcentages de femelles par stade : $\chi^2_4 = 42,42$; $p = 0,001$. Les pourcentages suivis d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

Le sex-ratio varie d'une femelle à l'autre ($\chi^2_{13} = 42,68$; $p = 0,0001$) (tab. 1.3). Sur les 14 femelles testées, 7 ont présenté un sex-ratio supérieur à 50% (66,7 à 95%), 4 un sex-ratio qui ne diffère pas significativement de 50% (42,9 à 57,9%) et 3 un sex-ratio inférieur à 50% (0 à 33,3%).

tab. 1.3. Sex-ratio de la descendance de 14 femelles d'*E. lopezi* en présence chacune de 50 cochenilles.

femelle n°	descendance			test de randomisation
	mâle	femelle	totale	
1	6 (46,2%)	7 (53,9%)	13	n.s.
2	1 (5,3%)	18 (94,7%)	19	m < f
3	9 (90,0%)	1 (10,0%)	10	m > f
4	4 (57,1%)	3 (42,9%)	7	n. s.
5	4 (30,8%)	9 (69,2%)	13	m < f
6	5 (100%)	0	5	m > f
7	8 (66,7%)	4 (33,3%)	12	m > f
8	3 (23,1%)	10 (76,9%)	13	m < f
9	4 (33,3%)	8 (66,7%)	12	m < f
10	3 (33,3%)	6 (66,7%)	9	m < f
11	1 (7,7%)	12 (92,3%)	13	m < f
12	8 (42,1%)	11 (57,9%)	19	n. s.
13	9 (56,3%)	7 (43,8%)	16	n. s.
14	6 (31,6%)	13 (68,4%)	19	m < f
total	71	109	180	

Le sex-ratio, qui varie d'une femelle à l'autre ($\chi^2_{13} = 42,68$; $p = 0,0001$), a été comparé, pour chaque femelle, à un sex-ratio théorique de 50% de femelles à l'aide du test de randomisation. n. s. = différence non significative ($p > 0,05$), m > f = sex-ratio en faveur des mâles, m < f = sex-ratio en faveur des femelles.

1.3 LES DIFFERENTS TYPES DE PIQURES

1.3.1 MATERIEL ET METHODE

Un fragment de feuille de manioc découpé sur le parcours de la nervure centrale au diamètre d'une boîte de Pétri (diamètre = 41 mm) est disposé face supérieure contre la gélose coulée au préalable sur le tiers de la hauteur de la boîte. Le végétal conserve ainsi une relative turgescence jusqu'à 6 jours dans les conditions ambiantes : 23°C, 65% H.R., 12L:12D. Un lot de 8 cochenilles est disposé sur le fragment de feuille. Le lendemain, une femelle d'*E. lopezi* est introduite dans la boîte de Pétri. L'expérimentateur note le nombre de rencontres effectuées par la femelle sur chaque cochenille et chronomètre la durée de chaque piqûre effectuée c'est-à-dire le temps écoulé entre le moment où la femelle introduit son ovipositeur dans la cochenille et le moment où elle l'en retire. L'expérience dure de 10 à 30 mn. Elle est interrompue lorsque la femelle semble se désintéresser des cochenilles. Les cochenilles victimes de piqûre nutritionnelle sont dénombrées, les autres sont disséquées 6 jours après avoir été exposées au parasitisme, afin de déterminer si les piqûres observées correspondent toutes à une oviposition et quel est le nombre d'oeufs déposés par piqûre. L'expérience est répétée avec 31 femelles d'*E. lopezi* dont 14 âgées de 24 à 48 heures, non accouplées et sans expérience et 17 d'âge inconnu, supposées accouplées et expérimentées. Les 8 cochenilles présentées aux femelles inexpérimentées appartiennent au stade L4, celles présentées aux femelles expérimentées à deux stades, L3 et L4, en proportions égales. Dans ce dernier cas les cochenilles sont mesurées à l'aide d'un micromètre oculaire avant d'être soumises au parasitisme. La taille moyenne des L3, $1,40 \pm 0,02$ mm ($n = 70$; 1,2-1,7 mm), s'est révélée significativement inférieure ($Z_{140} = -31,59$; $p = 0,0001$) à celle des L4, $2,22 \pm 0,02$ mm ($n = 72$; 1,8-2,6 mm).

Les données concernant l'influence sur la piqûre nutritionnelle de l'âge des femelles d'*E. lopezi* et de l'intensité de leur ponte, ont été obtenues de la manière suivante. A partir du jour où elle émerge jusqu'à sa mort une femelle fécondée est mise en présence de 30 cochenilles saines appartenant aux stades L2, L3 et L4 en proportions égales. Les cochenilles sont renouvelées toutes les 24 heures. Celles victimes de piqûre nutritionnelle sont comptées, les autres sont disséquées afin d'obtenir une évaluation de la ponte journalière. L'expérience porte sur 11 femelles d'*E. lopezi*. Le pourcentage de piqûre nutritionnelle correspond au rapport entre le nombre de cochenilles victimes de piqûre nutritionnelle et le nombre total de cochenilles.

1.3.2 Description du comportement de ponte de la femelle d'*E. lopezi*

Lorsque la femelle d'*E. lopezi* rencontre une cochenille, elle la palpe au moyen de ses antennes. La palpation peut être très brève (quelques fractions de secondes) se réduisant à un simple contact antennaire. Certaines femelles visitent plusieurs cochenilles n'établissant avec

chacune d'elles qu'un contact antennaire avant d'en palper une plus longuement. D'autres, sur la première cochenille rencontrée, prolongent le contact par une prospection antennaire. La palpation débute au point de contact initial, elle peut s'étendre à tout le pourtour de la cochenille. La femelle se déplace en général autour de l'hôte sans le chevaucher. Pour effectuer une piqûre elle se retourne de manière à présenter l'extrémité de son abdomen vers la cochenille. Au cours de la piqûre la femelle est immobile, ses antennes sont rapprochées l'une de l'autre et dirigées vers le bas, ses ailes également réunies, forment un angle d'environ 60° avec le corps. Une fois la piqûre terminée, la femelle s'éloigne de la cochenille et procède à une toilette des antennes, des ailes et de l'ovipositeur.

1.3.3 PIQURE AVEC PONTE ET PIQURE SANS PONTE

Pour l'ensemble des 31 femelles, 84,4% des piqûres (103 sur 122) ont été suivies d'une oviposition (fig. 1.3). Un seul oeuf est pondu par piqûre. Par contre 11,5% des piqûres (14 sur 122) n'ont pas conduit au dépôt de l'oeuf. Six jours après avoir été piquées les cochenilles étaient toujours vivantes.

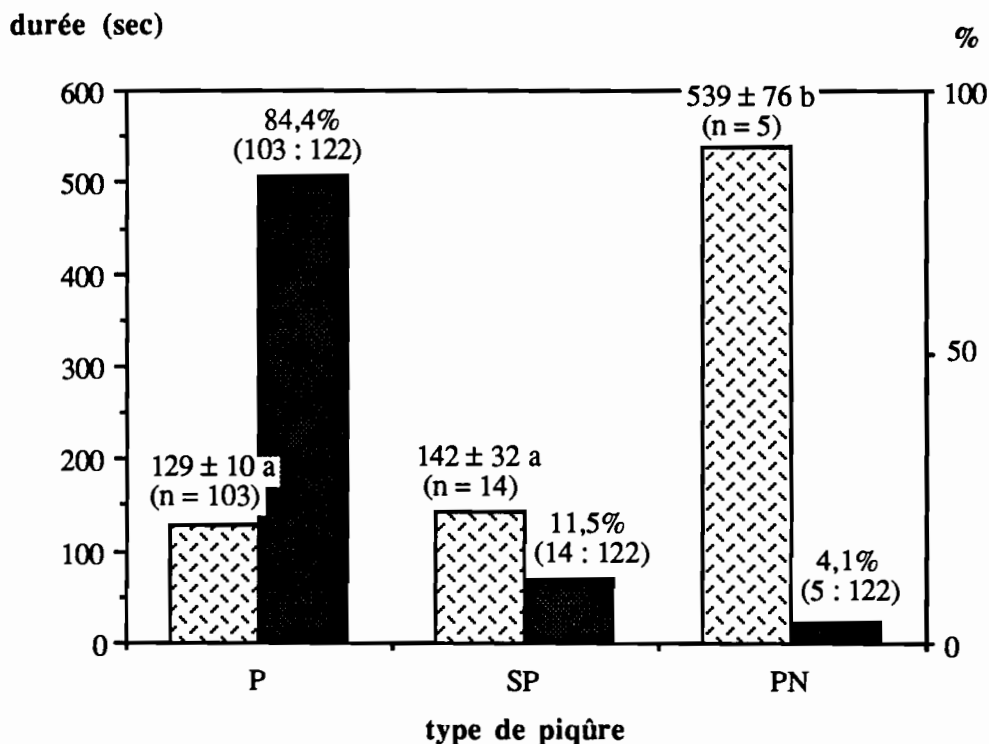


fig. 1.3. Fréquence relative (■) et durée (▨) des 3 types de piqûres chez *E. lopezi*.

Résultats obtenus à partir de 31 femelles disposant chacune de 8 cochenilles pendant 10 à 30 minutes. P = piqûre avec ponte, SP = piqûre sans ponte, PN = piqûre nutritionnelle. Test de Kruskal-Wallis sur la durée des 122 piqûres observées : $H_c = 13,43$; $p < 0,005$. Les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test Z sur la somme des rangs, $p > 0,05$).

La durée d'une piqûre avec ponte, 129 ± 10 sec ($n = 103$; 15-510 sec) n'est pas significativement différente de celle d'une piqûre sans ponte, 142 ± 32 sec ($n = 14$; 20-360 sec) (fig. 1.3).

1.3.3.1 INFLUENCE DU STADE HÔTE

Le stade hôte (L3, L4) n'a pas d'effet sur les fréquences relatives des deux types de piqûres ($\chi^2_c = 0,037$; $p = 0,85$). Bien que les comparaisons aient été réalisées sur de très faibles effectifs, il semble que la piqûre sans ponte ait la même durée dans les stades L3 et L4 ($U = 6,5$; $0,78 < p < 1$) (fig. 1.4). Par contre la durée de la piqûre avec ponte diffère selon le stade hôte parasité (test U, $Z_c = -2,94$; $p = 0,0016$). Elle est plus longue dans le stade L3, 165 ± 25 sec ($n = 21$), que dans le stade L4, 92 ± 9 sec ($n = 41$).

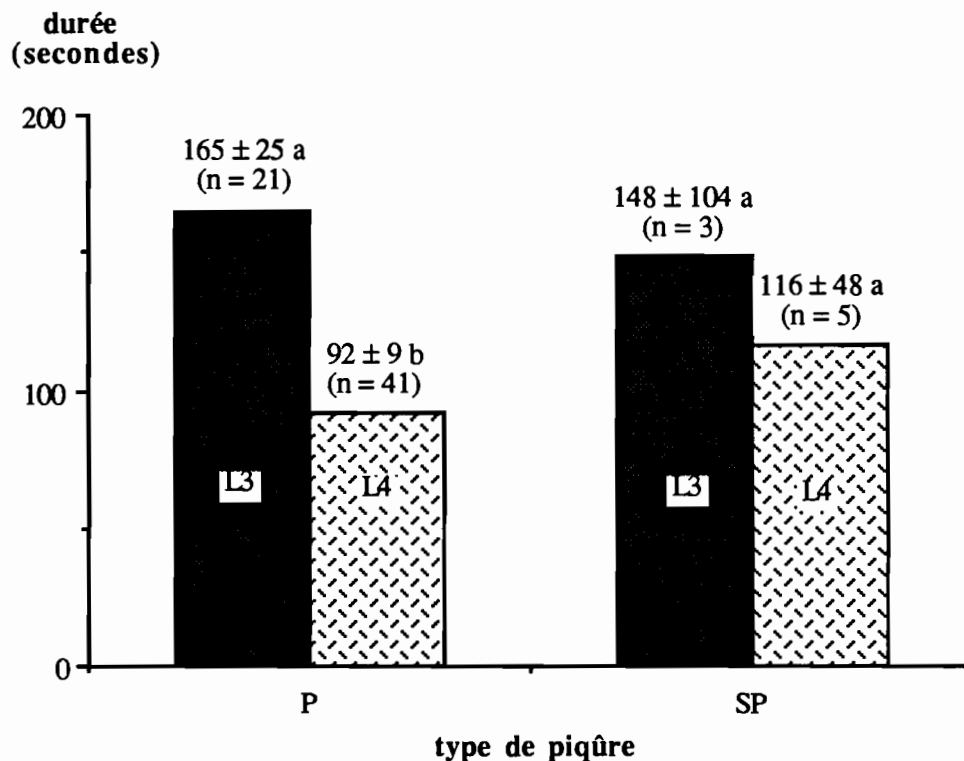


fig. 1.4. Effet du stade hôte sur la durée des piqûres avec ponte et sans ponte.

Résultats obtenus à partir de 17 femelles disposant chacune pendant 10 à 30 minutes de 4 L3 et 4 L4. Piqûre avec ponte (P) : test U, $Z_c = -2,94$; $p = 0,0016$. Piqûre sans ponte (SP) : $U = 6,3$; $p > 0,78$.

Si l'on regroupe les données concernant les deux types de piqûres, le test F révèle l'existence d'une corrélation significative entre le nombre de piqûres (y) et le nombre de rencontres (x) ($F_{1,140} = 13,09$; $p = 0,0005$) de même qu'entre le nombre de rencontres (y) et la taille de l'hôte (x) ($F_{1,140} = 11,19$; $p = 0,001$). Cependant, dans les deux cas la proportion de la variation de y expliquée par celle de x est très faible, respectivement $R^2 = 0,074$ et $0,086$.

1.3.3.2 ROLE DE L'EXPERIENCE DE LA FEMELLE

L'expérience de la femelle n'influe pas sur les fréquences relatives des deux types de piqûres ($\chi^2_1 = 0,005$; $p = 0,94$). Elle n'influe pas non plus sur la durée de la piqûre sans ponte ($U = 18$; $p = 0,12$) ni sur celle de la piqûre avec ponte (test U, $Z = -0,72$; $p = 0,24$).

1.3.4 LA PIQURE NUTRITIONNELLE

Dans 5 cas sur 122 (4,1%) (fig. 1.3), après avoir piqué la cochenille, la femelle du parasitoïde s'est nourrie de l'hémolymphe de l'hôte. La durée de la piqûre proprement dite est significativement différente de celle des piqûres avec ponte et sans ponte. Sa valeur, 539 ± 76 sec ($n = 5$; 365-790 sec) est 4 fois supérieure à celle des deux autres types de piqûres. Le temps de prise de nourriture est en moyenne de 972 ± 161 sec ($n = 5$; 615-1380 sec). Le rôle de l'expérience de la femelle n'a pu être testé car aucune des femelles expérimentées n'a effectué de piqûre nutritionnelle, les 5 cas observés sont le fait de 5 femelles inexpérimentées.

1.3.4.1 PIQÛRE NUTRITIONNELLE ET STADE HÔTE

Sur les 708 cochenilles présentées aux 14 femelles de l'expérience rapportée au début de ce chapitre (1.2.1), 43 (6,1%) ont été victimes de piqûre nutritionnelle. Les valeurs extrêmes de ce pourcentage ont été 0 et 15,2%. La piqûre nutritionnelle n'affecte pas tous les stades de la cochenille avec la même fréquence ($\chi^2_4 = 35,81$; $p = 0,0001$) (fig. 1.5). Aucune piqûre nutritionnelle n'a été observée sur 128 L4w, une seule sur 143 L4 (0,7%), 7 sur 147 L1 (4,8%), 20 sur 166 L2 (10,8%) et 15 sur 104 L3 (14,4%). Les fréquences ne diffèrent significativement qu'entre les stades L1, L2, L3 d'une part et les stades L4 et L4w d'autre part. Néanmoins, le pourcentage de piqûre nutritionnelle est 2 à 3 fois plus élevé dans les stades L2 et L3 que dans le stade L1.

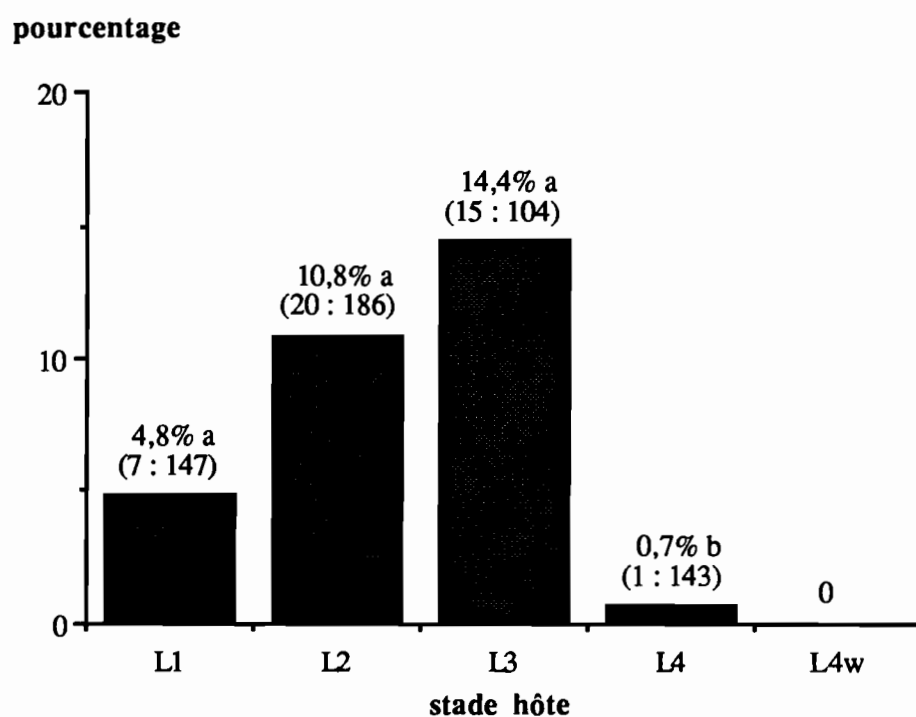


fig. 1.5. Piqûre nutritionnelle et stade hôte.

Résultats obtenus à partir de 14 femelles d'*E. lopezi* disposant chacune de 50 cochenilles, 10 par stade, pendant 24 heures. Pourcentages de piqûre nutritionnelle par stade : $\chi^2_4 = 35,81$; $p = 0,0001$. Les pourcentages suivis d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

En additionnant les mortalités dûes au parasitisme et à la piqûre nutritionnelle il est possible d'obtenir la mortalité totale occasionnée par le parasitoïde à chacun des stades de la cochenille (tab. 1.4). Cette mortalité diffère d'un stade à l'autre ($\chi^2_4 = 76,64$; $p = 0,0001$). C'est dans le stade L3 qu'elle est la plus élevée (60,6%) devant les stades L2 et L4 (40,9% et 42,0%) puis L1 et L4w (15,6% et 18,0%). Sur les 5 stades réunis la mortalité totale est de 34,6%. Sur les stades L1 à L3 la piqûre nutritionnelle a représenté une proportion relativement constante de la mortalité totale : 30,4% (7 : 23) dans le stade L1, 26,3% (20 : 76) dans le stade L2 et 31,3% (15 : 63) dans le stade L3.

tab. 1.4. Mortalité (parasitisme + piqûre nutritionnelle) occasionnée par *E. lopezi* sur chacun des stades de la cochenille.

	stades de la cochenille					total
	L1	L2	L3	L4	L4w	
parasitisme	16	56	48	59	23	202
piqûre nutritionnelle	7	20	15	1	0	43
mortalité totale	23 (15,6%) ^a	76 (40,9%) ^b	63 (60,6%) ^c	60 (42,0%) ^b	23 (18,0%) ^a	245 (34,6%)
cochenilles disponibles	147	186	104	143	128	708

Résultats du parasitisme de 14 femelles disposant chacune, pendant 24 heures, de 50 cochenilles appartenant aux 5 stades. Test du khi² sur les pourcentages figurés entre parenthèses : $\chi^2_4 = 76,64$; $p = 0,0001$. Les pourcentages affectés de la même lettre ne diffèrent pas significativement (test G au seuil 5%).

1.3.4.2 PIQÛRE NUTRITIONNELLE ET AGE DE LA FEMELLE

Pendant toute la durée de la vie imaginaire des femelles, soit 46 jours en moyenne, le pourcentage de piqûre nutritionnelle a été relativement constant (fig. 1.6), il a fluctué autour d'une valeur moyenne par femelle et par jour de 8,6% (3,6-12,9%).

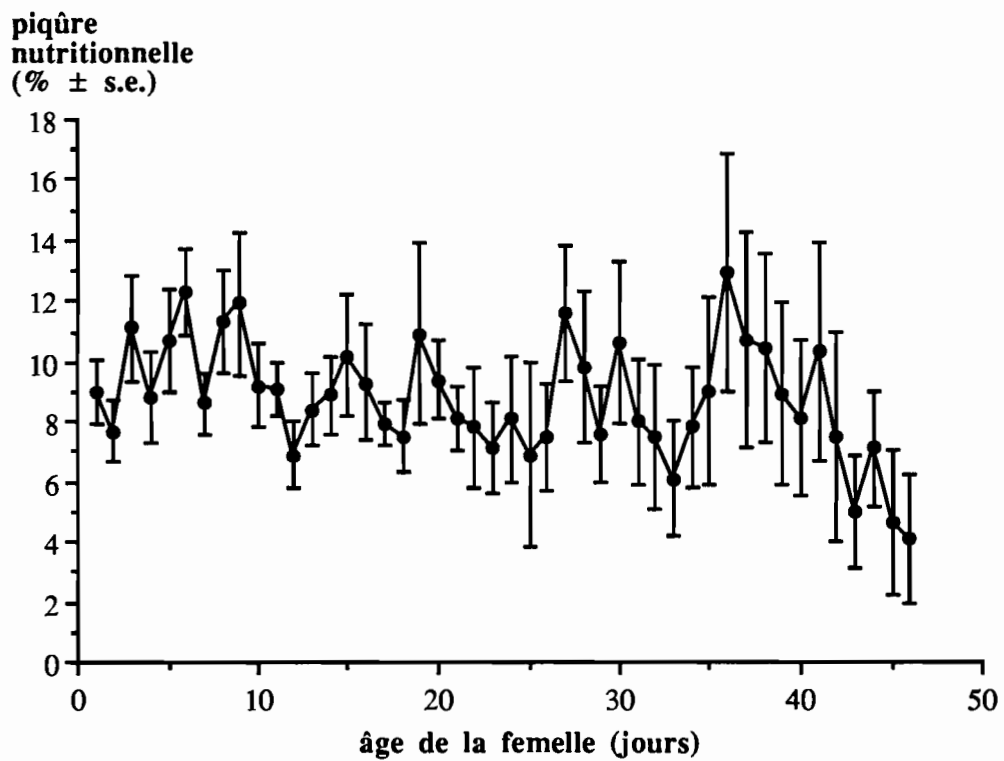


fig. 1.6. Piqûre nutritionnelle et âge de la femelle d'*E. lopezi*.

Résultats obtenus à partir de 11 femelles disposant chacune de 30 cochenilles depuis leur émergence jusqu'à leur mort. Le pourcentage moyen est de 8,6%.

1.3.4.3 PIQURE NUTRITIONNELLE ET INTENSITE DE LA PONTE

Le tableau 1.5 donne l'intensité de la liaison (R^2) entre le nombre d'oeufs pondus par une femelle en 24 heures (y) et le nombre de cochenilles victimes de piqûre nutritionnelle (x) dans le même temps. L'étude porte sur toute la vie imaginaire de chacune des 11 femelles. Pour 6 femelles sur 11 la liaison est significative mais à chaque fois la proportion de la variation de (y) expliquée par celle de (x) est faible ($R^2 = 0,13$ à $0,39$).

tab. 1.5 Liaison entre valeurs journalières de la piqûre nutritionnelle (x) et de la ponte (y) chez 11 femelles d'*E. lopezi*.

femelle rf	longévité (jours)	ponte (y)	piqûre nutritionnelle (x)	R^2	test F	p
1	15	244	33	0,04	$F_{1,13} = 0,59$	0,45
2	48	628	123	0,13	$F_{1,46} = 6,86$	0,01
3	17	230	44	0,001	$F_{1,15} = 0,02$	0,90
4	47	771	120	0,21	$F_{1,45} = 12,16$	0,001
5	47	853	139	0,04	$F_{1,45} = 1,72$	0,19
6	32	411	61	0,36	$F_{1,30} = 16,48$	0,0003
7	46	678	95	0,24	$F_{1,44} = 14,03$	0,0005
8	46	750	111	0,01	$F_{1,44} = 0,43$	0,51
9	34	325	86	0,39	$F_{1,32} = 20,15$	0,0001
10	64	577	123	0,29	$F_{1,62} = 25,03$	0,0001
11	59	677	198	0,001	$F_{1,57} = 0,07$	0,80

Le tableau n'indique, pour chaque femelle, que la somme des valeurs journalières de la ponte et de la piqûre nutritionnelle.

1.4 DISCUSSION-CONCLUSION

Les stades préférentiels de ponte

Kraaijveld & van Alphen (1986) et L  hr et al. (1988) ont montr   que tous les stades de la cochenille de la L1    la L4w sont susceptibles d'  tre parasit  s. Nous confirmons ces r  sultats en soulignant leur int  r  t dans le calcul du taux de parasitisme. Parmi les   tudes r  alis  es au champ sur *E. lopezi* nous en avons trouv   trois (Neuenschwander et al., 1986; Hammond et al., 1987; Biassangama et al., 1988) qui pr  cisent comment il a   t   calcul  . Les auteurs ont rapport   le nombre de momies aux stades L2, L3 et L4 de la cochenille ou seulement L3 et L4 sans tenir compte des stades L1 et L4w. Dans la mesure o   tous les stades de la cochenille sont des stades h  tes potentiels pour le parasito  de, lors des   tudes rapport  es au chapitre 3 nous avons inclus dans le taux de parasitisme tous les stades de la L1    la L4w.

L'  tude des pr  f  rences d'une femelle d'*E. lopezi* mise en situation de choix sur les 5 stades de l'h  te n'a   t   effectu  e que par Kraaijveld & van Alphen (1986) et nous, avec toutefois une diff  rence : Kraaijveld et van Alphen ont utilis   des effectifs variables de chaque stade alors que nous avons pr  sent   au parasito  de des effectifs   gaux. Kraaijveld et van Alphen montrent que le stade L3 est pr  f  r   aux autres stades. Pour notre part nous trouvons une pr  f  rence    la fois pour les stades L3 et L4. Comme le font remarquer Sequeira et Mackauer (1987) plusieurs facteurs peuvent affecter les pr  f  rences d'une femelle:

- 1) l'  tendue des choix possibles selon le nombre de stades h  tes qui lui sont offerts,
- 2) l'abondance relative des diff  rents stades h  tes,
- 3) lorsque leur abondance est   gale, la fr  quence de rencontre de chaque stade,
- 4) les variations dans le comportement de d  fense des stades.

Les deux premiers facteurs peuvent   tre contr  l  s en choisissant comme nous l'avons fait, de pr  senter au parasito  de tous les stades de l'h  te simultan  ment et en proportions   gales. La probabilit   de rencontrer un h  te d'un stade d  termin   pourrait   galement d  pendre de sa taille. L  hr et al. (1988) consid  rent que les stades jeunes c'est-  -dire les plus petits ont moins de chance d'  tre rencontr  s que les stades plus   g  s c'est-  -dire plus gros. Les pourcentages de parasitisme par stade refl  teraient donc directement la fr  quence de rencontre par le parasito  de de chaque stade en fonction de sa taille. D'apr  s nos r  sultats le facteur taille de l'h  te n'explique que tr  s peu le nombre de rencontres effectu  es par le parasito  de sur les cochenilles. Par ailleurs, les donn  es de Matile-Ferrero (1977) permettent de calculer l'accroissement de taille des cochenilles entre un stade de d  veloppement et le stade suivant soit 40% entre les stades L1 et L2, 54% entre L2 et L3 et 71% entre L3 et L4. La L4w par rapport    la L4 pr  sente une r  duction de taille li  e    la ponte des oeufs dans l'ovisac. Il peut sembler possible    priori, d'  tablir un parall  le entre l'augmentation de taille des cochenilles depuis le stade L1 jusqu'au stade L3, et l'accroissement des pourcentages de parasitisme par stade. Pourtant l'augmentation maximale de

taille des cochenilles s'opère entre les stades L3 et L4 et les pourcentages de parasitisme dans ces deux stades sont similaires. Les différences observées dans le pourcentage de parasitisme par stade ne s'expliquent donc pas ou très peu par une fréquence plus grande des rencontres sur les stades les plus gros. Fransen & Montfort (1987) sur l'Aphelinidae *Encarsia formosa* Gahan et Nechols & Kikuchi (1985) sur l'Encyrtidae *Anagyrus indicus* Shafee et al. aboutissent à la même conclusion. En ce qui concerne l'effet négatif que pourrait constituer la réaction de défense de certains stades de la cochenille sur les taux de parasitisme exprimés par *E. lopezi*, l'argument ne peut être invoqué ici puisque les stades les plus parasités sont également ceux qui présentent les plus fortes réactions de défense.

Influence du stade hôte sur la durée du développement du parasitoïde, la taille des descendants et le sex-ratio

Le développement d'*E. lopezi* est plus long dans le stade L1 de la cochenille que dans les autres stades. La même constatation a été faite par Kraaijveld & van Alphen (1986). Lühr, Varela & Santos (1989) observent également un développement plus long dans le stade L2. Un allongement de la durée de développement du parasitoïde lorsque décroît l'âge de l'hôte au moment du parasitisme a été observé chez d'autres couples hôte-parasitoïde (Vinson & Iwantsch, 1980 b). Le phénomène est la preuve que le parasitoïde synchronise son développement sur celui de l'hôte. Lühr, Santos & Varela (1989) ont montré que l'allongement du développement se produit sur le stade L2 du parasitoïde. Le même mécanisme que celui décrit par Nechols & Tauber (1977) chez *Encarsia formosa* se retrouve chez *E. lopezi* : le développement de la larve du parasitoïde, ici la L2, est différé jusqu'à ce que l'hôte atteigne un stade donné de son propre développement. D'après nos résultats le stade en question serait la L2 de la cochenille (tab. 1.6). En effet lorsque les stades L1 ou L2 sont parasités la momification ne se produit jamais avant le stade L3 de la cochenille. Par ailleurs la majorité des cochenilles d'un stade donné, à l'exception des stades L1 et L4w, ne se momifient qu'au stade suivant celui auquel elles ont été parasitées. Par conséquent lorsque la L1 de la cochenille est parasitée, le parasitoïde se développe jusqu'au stade L2 et reste à ce stade en attendant que la cochenille atteigne elle-même le deuxième stade larvaire. Le stade L1 de l'hôte exercerait une inhibition de nature nutritionnelle ou hormonale sur la L2 du parasitoïde (Nechols & Tauber, 1977).

tab. 1.6. Synchronisme du développement d'*E. lopezi* avec celui de son hôte.

		cochenille parasitée au stade				
		L1	L2	L3	L4	L4w
cochenille momifiée au stade	L1	0	-	-	-	-
	L2	0	0	-	-	-
	L3	4 (33,3%)	23 (44,2%)	3 (7,5%)	-	-
	L4	8 (66,7%)	23 (44,2%)	23 (57,5%)	13 (23,6%)	-
	L4w	0	6 (11,6%)	14 (35,0%)	42 (76,4%)	21 (100%)
total des cochenilles parasitées		12	52	40	55	21

Le tableau donne le stade auquel apparait la momie selon le stade auquel se trouvait la cochenille au moment du parasitisme.

En accord avec Kraaijveld & van Alphen (1986) nous avons trouvé un temps de développement identique chez les mâles et les femelles d'*E. lopezi*. Par contre Löhner, Varela & Santos (1989) mettent en évidence des différences dans la durée de développement des mâles et des femelles en fonction de la taille de l'hôte. D'après King (1988), chez les hyménoptères parasitoïdes le développement des mâles est en règle générale plus court que celui des femelles. Sur les 50 espèces répertoriées par l'auteur dans la littérature, seulement 4 présentent une durée de développement similaire pour les deux sexes.

Chez la plupart des espèces la taille des femelles est supérieure à celle des mâles (Hurlbutt, 1987). *E. lopezi* n'échappe pas à cette règle. Toutefois, contrairement à la majorité des espèces (King, 1989) il n'existe pas de relation entre la taille des mâles ni celle des femelles, et la taille initiale de l'hôte au moment du parasitisme. Kraaijveld & van Alphen (1986) expliquent ce dernier point par le fait que la cochenille continue de croître après avoir été parasitée. Selon la distinction opérée par Haeselbarth (1979), *E. lopezi* est en effet un parasitoïde koïnophitique à l'opposé des parasitoïdes idiophitiques qui pondent dans les stades hôtes ne possédant pas de

croissance (oeufs, pupes, larves parasitées). Waage (1982) a émis l'hypothèse selon laquelle pour les parasitoïdes koïnophitiques la taille de l'hôte au moment de l'oviposition ne serait pas un bon indicateur des ressources dont dispose la larve du parasitoïde pour son développement. D'après Kraaijveld & van Alphen (1986) *E. lopezi* viendrait confirmer cette hypothèse.

La relation taille de l'hôte sex-ratio a été très étudiée, tant sur le plan empirique (King, 1987) que théorique (Charnov et al., 1981). En général, les diverses observations montrent que les mâles émergent essentiellement des hôtes les plus petits, et les femelles des hôtes les plus gros. C'est le cas pour *E. lopezi* : alors que des stades L1 et L2 émergent environ 30% de femelles pour 70% de mâles, ce rapport est inversé dans les stades L3, L4 et L4w. Le sex-ratio d'une espèce peut résulter de divers déterminismes (Flanders, 1965; King, 1987). Parmi les plus couramment impliqués figurent le contrôle maternel au moment de la ponte, la mortalité différentielle des deux sexes au cours du développement ou la compétition sexuelle locale ("local mate competition", Hamilton, 1967). Van Dijken et al. (1989) ont montré que ce dernier facteur n'intervient pas chez *E. lopezi*. Le fait que plus de mâles que de femelles émergent des hôtes jeunes pourrait résulter d'une plus grande mortalité du sexe femelle par rapport au sexe mâle dans ces hôtes, le premier ayant des exigences nutritionnelles plus grandes que le second. Mais il est peu probable que le sexe mâle accuse, à l'inverse, une mortalité plus forte dans les hôtes âgés que dans les hôtes jeunes. Le sex-ratio observé dans les stades les plus âgés est donc bien l'expression d'un contrôle exercé par le parasitoïde sur le sexe de sa descendance.

Piqûre avec ponte et piqûre sans ponte

Plus de 10% des piqûres effectuées par le parasitoïde sont des piqûres sans ponte. Elles n'entraînent pas la mort de l'hôte. Pour L hr et al. (1988) la piqûre sans ponte dure moins longtemps que la piqûre avec ponte. Nous n'avons pas trouvé de différence entre la durée des deux piqûres. La signification de la piqûre sans ponte résiderait probablement dans une reconnaissance de l'hôte, reconnaissance de l'état parasité ou non de l'hôte ou reconnaissance de l'espèce à laquelle il appartient. Seulement deux études, celle de Kraaijveld & van Alphen (1986) et la notre (cf chapitre 2), se sont intéressées à l'existence d'une éventuelle capacité discriminatoire chez *E. lopezi*. Les deux semblent indiquer que dans les premières heures du parasitisme, l'état parasité de l'hôte n'est pas perçu au moyen de l'ovipositeur. Il para trait alors plus vraisemblable d'attribuer à la piqûre sans ponte un r le dans la reconnaissance spécifique de l'hôte. Debolt (1989) montre que le Braconide *Leiophron uniformis* Gahan attaque les différentes espèces hôtes qui lui sont proposées avec la même fréquence. Mais il est capable de détecter l'inadéquation de l'une d'entre-elles en évitant le plus souvent d'y pondre. De ce point de vue, la piqûre sans ponte pourrait constituer une mesure de l'adéquation hôte-parasitoïde.

Par ailleurs, nous avons trouvé que la durée de la piqûre avec ponte est plus longue dans le stade L3 de la cochenille que dans le stade L4. Cette différence ne semble pas exister pour la piqûre sans ponte (les effectifs comparés étaient très faibles). Löhner et al. (1988) obtiennent une durée de la piqûre avec ponte et de la piqûre sans ponte plus longue dans le stade L3 que dans les trois autres stades considérés (L1, L2 et L4). Ils attribuent la plus longue durée de la piqûre dans le stade L3 par rapport aux stades L1 et L2 à la réaction de défense des cochenilles. Le parasitoïde, gêné par cette dernière, effectuerait des piqûres plus longues sur les L3 qui se défendent plus violemment que les L1 ou L2. Mais cet argument ne permet pas de comprendre pourquoi la piqûre est plus longue dans les L3 que dans les L4, ces dernières se défendant plus violemment encore que les L3. Pour le moment nous n'avons pas d'explication satisfaisante du phénomène à proposer.

La piqûre nutritionnelle

La durée d'une piqûre suivie d'une prise de nourriture est 4 fois supérieure à celle d'une piqûre avec ou sans ponte. Un tel allongement de la durée d'une piqûre nutritionnelle par rapport à celle d'une piqûre avec ponte a été observé chez d'autres parasitoïdes (Bartlett, 1964; Murakami & Tokuhisa, 1985). Il pourrait correspondre au temps nécessaire à la destruction des organes de l'hôte par injection d'une substance et/ou par action mécanique de l'ovipositeur (Flanders, 1942 b, 1951). En effet la femelle d'*E. lopezi* au cours d'une piqûre nutritionnelle imprime à son ovipositeur des mouvements qui n'apparaissent pas au cours d'une piqûre avec ponte. Ils sont effectués avec l'ovipositeur enfoncé plus profondément et dans différentes directions à l'intérieur de la cochenille comme pour dilacérer les organes. La piqûre nutritionnelle chez *E. lopezi* est de type destructive (Jervis & Kidd, 1986) car elle provoque la mort de l'hôte en le vidant de son contenu. Le phénomène de mutilation mentionné par Neuenschwander & Madojemu (1986) se traduit par la mort de l'hôte juste après la piqûre ou quelques jours plus tard sans que le parasitoïde ait tenté de se nourrir de l'hémolymphe de la cochenille. Ce processus, différent de la piqûre sans ponte qui elle ne conduit pas à la mort de l'hôte, n'a jamais été observé au cours de nos expériences.

E. lopezi semble maintenir un taux de piqûre nutritionnelle à peu près constant de l'ordre de 9% tout au long de sa vie, y compris vers la fin de celle-ci alors que l'activité de ponte s'est fortement réduite voire même a cessé. Nous avons en effet observé le cas de certaines femelles qui s'arrêtaient de pondre 13 à 20 jours avant leur mort et continuaient à effectuer des piqûres nutritionnelles. Des taux proches, de piqûre nutritionnelle, sont rapportés dans la littérature : 11% (Löhner et al., 1988), 13% (Neuenschwander & Madojemu, 1986). En Amérique du Sud, la piqûre nutritionnelle exercée par l'Encyrtidae *Epidinocarsis diversicornis* (Howard) représente également

9% de la mortalité dont est victime son hôte, la Pseudococcidae *Phenacoccus herreni* Cox & Williams espèce très proche de *P. manihoti* (Van Driesche et al., 1987). Il n'est pas apparu dans les résultats de corrélation nette entre piqûre nutritionnelle et fécondité (corrélation faible chez certaines femelles, nulle chez d'autres) ce qui ne signifie pas l'absence de relation causale entre les deux facteurs (Sugimoto & Ishii, 1979). *E. lopezi* étant un parasitoïde synovogénique (Iziquel et al., 1988; Le Ralec, résultats non publiés) la piqûre nutritionnelle est vraisemblablement indispensable à la maturation des oeufs comme cela a été démontré chez d'autres espèces possédant le même type de fonctionnement ovarien (Flanders, 1942 b, 1950 ; Antolin & Williams, 1989). Du point de vue nutritionnel la femelle d'*E. lopezi* répondrait au même schéma que les autres espèces synovogéniques (Flanders, 1942 a ; Jervis & Kidd, 1986) : une partie de son alimentation nécessaire à la maturation des oeufs est assurée par la piqûre nutritionnelle dont le rôle dans l'apport en acides aminés est connu (Vinson & Barbosa, 1987), tandis qu'une autre partie composée principalement de carbohydrates est fournie par le miellat, le nectar ou le miel et joue surtout un rôle d'entretien. De fait, nous n'avons jamais pu maintenir un élevage d'*E. lopezi* sans procurer aux parasitoïdes une alimentation sucrée, du miel en l'occurrence.

Lorsque la femelle d'*E. lopezi* a le choix entre les 5 stades de la cochenille, situation qui se rapproche le plus des conditions naturelles, la piqûre nutritionnelle s'opère essentiellement sur les jeunes stades avec une préférence pour les stades L2 et L3. Contrairement aux résultats de Neuenschwander & Madojemu (1986) la mortalité créée par la piqûre nutritionnelle n'a jamais été supérieure sur aucun des stades hôtes à celle créée par le parasitisme.

En conclusion, les résultats obtenus dans le cadre de ce chapitre montrent que la femelle d'*E. lopezi* est potentiellement capable de se nourrir ou de se reproduire aux dépens de tous les stades de la cochenille. Toutefois, le parasitoïde opère une sélection vis à vis des stades de l'hôte, tant dans l'acte du parasitisme que de la piqûre nutritionnelle. Les préférences des deux activités diffèrent quelque peu : stades L2 et L3 pour la piqûre nutritionnelle, L3 et L4 pour le parasitisme, si bien que dans la plupart des cas la femelle du parasitoïde évite de pondre et de se nourrir sur les mêmes stades hôtes. Nous verrons au chapitre 2 qu'elle est également capable de reconnaître une cochenille parasitée. Par ailleurs, le parasitisme s'accomplit de préférence sur les stades susceptibles d'assurer au parasitoïde un développement rapide. De plus, les choix réalisés visent semble-t-il à optimiser le nombre de femelles dans la descendance du parasitoïde puisque les stades les plus parasités sont également ceux qui produisent le plus de femelles.

CHAPITRE 2

CAPACITE DISCRIMINATOIRE, SUPERPARASITISME ET ENCAPSULATION

2.1 INTRODUCTION

Nous avons vu au chapitre 1 que le parasitoïde sélectionne l'hôte selon son stade, c'est-à-dire sa taille. Une sélection peut également s'exercer en fonction de l'état parasité ou sain de l'hôte, mettant en jeu la capacité discriminatoire du parasitoïde. Nous étudierons dans ce chapitre la réponse d'une femelle face à des cochenilles parasitées par elle-même ou par une autre femelle. Le superparasitisme créé dans ces deux situations a été qualifié par Nénon (1978) de monogyne lorsqu'il est le résultat de la ponte d'une seule femelle, et de polygyne lorsqu'il est provoqué par plusieurs femelles de la même espèce. Nous envisagerons ensuite la possibilité d'un marquage chimique ou physique des cochenilles à l'origine de la capacité discriminatoire. Nous verrons que d'autres mécanismes tels que la résorption des oeufs et la réaction de défense de l'hôte viennent compléter la capacité discriminatoire pour limiter l'intensité du superparasitisme. En dernier lieu, nous montrerons l'importance de l'encapsulation dans l'élimination des parasitoïdes surnuméraires chez *E. lopezi*.

2.2 LA CAPACITE DISCRIMINATOIRE

2.2.1 MATERIEL ET METHODE

Les 3 expériences sur la capacité discriminatoire ont été réalisées à 23°C, 65% H.R., 12L:12D dans des boîtes de Pétri (diamètre 41mm) équipées comme indiqué au chapitre 1.2.1 (fragment de feuille de manioc sur gélose). Les cochenilles utilisées appartiennent au stade L4. Le repérage des cochenilles parasitées s'effectue par la méthode de Gardner et al. (1984) à l'aide d'un léger marquage à l'encre de chine sur la face dorsale de l'hôte. Une cochenille ayant subi une piqûre du parasitoïde se défend fréquemment lors des rencontres ultérieures avec celui-ci. Il arrive également que juste après le retrait de l'ovipositeur, elle quitte l'emplacement qu'elle occupait initialement sur le végétal. Pour que le parasitoïde ait les mêmes chances de rencontrer et d'attaquer les hôtes sains et parasités, nous avons donc sectionné sous la loupe binoculaire les 2^{ème} et 3^{ème} paires de pattes de chaque cochenille au niveau des fémurs. Les femelles d'*E. lopezi* sont prélevés dans l'élevage (23°C, 65% H.R., 12L:12D) la veille du jour d'expérimentation (femelles supposées fécondées et expérimentées). Le principe des expériences consiste à mettre la femelle en situation de choix entre 4 cochenilles saines et 4 cochenilles parasitées. La durée des expériences correspond au temps nécessaire à la femelle pour procéder à 4 piqûres soit en moyenne 16 minutes (s.e. = 1 mn 26, 7-29 mn, n = 22). Pendant ce temps l'observateur note le nombre de rencontres et de piqûres effectuées par le parasitoïde sur chaque cochenille. Une cochenille piquée à l'issue d'une rencontre est considérée comme acceptée par la femelle. A l'inverse une cochenille non piquée après rencontre est considérée comme rejetée. Le pourcentage de rejet antennaire est défini par le rapport du nombre de rencontres suivies de rejet sur le nombre total de rencontres. Le test du khi² est utilisé pour comparer les pourcentages de rejet entre cochenilles saines et parasitées. Les cochenilles sont disséquées 6 jours après avoir été soumises au parasitisme afin de vérifier si les piqûres observées ont été ou non accompagnées d'une oviposition. Il n'a pas été possible de quantifier un éventuel rejet des cochenilles au moment de la piqûre. En effet nous pouvons affirmer qu'il y a eu piqûre sans ponte lorsqu'au cours de la dissection nous retrouvons un nombre de parasitoïdes inférieur au nombre de piqûres subies par la cochenille. Si cette dernière ne contient aucun parasitoïde elle était forcément saine avant la piqûre sans ponte. Par contre si la cochenille contient au moins un parasitoïde il est impossible de savoir laquelle des piqûres subies était une piqûre sans ponte et par conséquent quel était l'état de l'hôte, parasité ou sain, sur lequel elle s'est produite.

Pour tester la capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par elle-même, une femelle du parasitoïde est mise en présence d'un lot de cochenilles saines. Quand une cochenille est piquée elle est retirée de la boîte de Pétri. Lorsque 4 cochenilles ont été piquées (une seule piqûre par cochenille) la femelle est transférée dans une autre boîte de Pétri contenant les 4 cochenilles qu'elle vient de parasiter et 4 cochenilles saines. Au total 6 femelles sont testées. En

ce qui concerne la capacité discriminatoire d'une femelle 1 à l'égard des hôtes parasités par une femelle 2, le protocole suivi est semblable à ceci près : les deux femelles ont chacune piqué 4 cochenilles (une piqûre par cochenille), et les 4 cochenilles piquées par la femelle 2 sont présentées à la femelle 1 avec 4 cochenilles saines. Dix femelles ont été testées. Le test du khi² compare 3 pourcentages de rejet antennaire : sur cochenilles saines (S), parasitées par la femelle conspécifique (P_p) et par la femelle testée elle-même (P_m) au cours de l'expérience. Dans cette dernière catégorie ne figurent que les rencontres effectuées sur des cochenilles piquées par la femelle testée et elle seule. Les rencontres effectuées sur des cochenilles piquées par les deux femelles, testée et conspécifique, n'ont pas été prises en compte dans les calculs statistiques car le comportement de la femelle testée face à de tels hôtes ne peut pas être interprété avec certitude.

Un marquage chimique étant susceptible de disparaître avec le temps nous avons observé la réponse du parasitoïde en présence de cochenilles piquées 4 heures plus tôt. Au temps t une femelle pique 4 cochenilles (une piqûre par cochenille). Au temps t+4 heures ces dernières lui sont présentées avec 4 cochenilles saines. L'expérience est répétée avec 6 femelles. Les résultats permettent de comparer les pourcentages de rejet antennaire des cochenilles saines (S), parasitées au temps t (P_t) et parasitées au temps t+4 heures (P_{t+4h}). Comme dans l'expérience précédente et pour les mêmes raisons, les rencontres effectuées sur des cochenilles parasitées à la fois aux temps t et t+4 heures n'ont pas été retenues dans l'analyse statistique.

Afin de mettre en évidence un éventuel marquage physique de l'hôte, des cochenilles fraîchement piquées ont été observées en microscopie électronique à balayage. Des cochenilles saines sont présentées à une femelle du parasitoïde. Lorsque celle-ci pique une cochenille la localisation de la piqûre sur la cochenille est notée en vue de son observation au microscope. Les cochenilles piquées sont débarassées de leurs productions de cire par une brève immersion dans un bain d'acétone 90°. Elles sont ensuite fixées au glutaraldéhyde puis progressivement déshydratées à l'acétone avant passage au point critique. Les échantillons métallisés à l'or sont observés sur un appareil JEOL, J.S.M. 35 à 12 KV.

2.2.2 RESULTATS

Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par elle-même

Les pourcentages de rejet antennaire sur les cochenilles saines et parasitées sont différents ($\chi^2_c = 5,97$; $p = 0,015$) : 65,9% sur les premières et 86,8% sur les secondes (tab. 2.1). La femelle rejette plus souvent les cochenilles parasitées que les saines. Le pourcentage de rejet de ces dernières est néanmoins élevé. Sur les 24 piqûres effectuées par l'ensemble des 6 femelles, 2 piqûres sans ponte ont été observées dont une sur une cochenille saine.

tab. 2.1. Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par elle-même.

femelle n°	état des cochenilles	nombre de rencontres		
		avec rejet	sans rejet (= nombre de piqûres)	total
1	S	0	1	1
	P	1	3	4
2	S	4	3	7
	P	6	1	7
3	S	6	2	8
	P	18	2	20
4	S	9	3	12
	P	8	1	9
5	S	2	3	5
	P	5	1	6
6	S	6	2	8
	P	28	2	30
total	S	27 (65,9%)	14	41
	P	66 (86,8%)	10	76

Chaque femelle effectue 4 piqûres parmi 8 cochenilles dont 4 sont saines et 4 viennent d'être parasitées par elle-même. Les pourcentages de rejet antennaire indiqués entre parenthèses sont significativement différents ($\chi^2_c = 5,97$; $p = 0,015$). S = cochenilles saines, P = cochenilles parasitées par la femelle testée.

Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par une femelle conspécifique

Il n'y a pas de différence significative ($\chi^2_2 = 4,75$; $p = 0,09$) entre les pourcentages de rejet antennaire des 3 types de cochenilles : saines (S : 84,0%), parasitées par une autre femelle (P_p : 86,8%), et parasitées par la femelle testée (P_m : 97,4%) (tab. 2.2). Ces dernières ont tendance toutefois à être plus souvent rejetées que les deux premières. Sur les 40 piqûres pratiquées par les 10 femelles, 8 ont été des piqûres sans ponte parmi lesquelles 5 ont été effectuées sur des cochenilles saines.

tab. 2.2. Capacité discriminatoire d'une femelle à l'égard des hôtes parasités par une femelle conspécifique.

femelle rf	état des cochenilles	nombre de rencontres		
		avec rejet	sans rejet (= nombre de piqûres)	total
1	S	18	3	21
	P _p	19	1	20
	P _m	8	0	8
2	S	33	2	35
	P _p	29	1	30
	P _m	1	0	1
3	S	8	3	11
	P _p	6	1	7
	P _m	5	0	5
4	S	3	2	5
	P _p	1	2	3
	P _m	5	0	5
5	S	8	3	11
	P _p	7	1	8
	P _m	6	0	6
6	S	11	1	12
	P _p	6	2	8
	P _m	3	1	4
7	S	18	3	21
	P _p	25	1	26
	P _m	9	0	9
8	S	1	3	4
	P _p	0	1	1
	P _m	1	0	1
9	S	1	1	2
	P _p	0	2	2
	P _m	0	0	0
10	S	10	0	10
	P _p	6	3	9
	P _m	0	0	0
total	S	111 (84,0%)	21	132
	P _p	99 (86,8%)	15	114
	P _m	38 (97,4%)	1	39

La femelle testée effectue 4 piqûres parmi 8 cochenilles dont 4 sont saines et 4 viennent d'être parasitées par une autre femelle. Il n'y a pas de différence significative entre les pourcentages de rejet antennaire indiqués entre parenthèses ($\chi^2_2 = 4,75$; $p = 0,09$). S = cochenilles saines, P_m = cochenilles parasitées par la femelle testée, P_p = cochenilles parasitées par une femelle conspécifique.

Marquage chimique de l'hôte

Les pourcentages de rejet antennaire des cochenilles saines (S : 77,3%), parasitées au temps t (P_t : 78,6%) et parasitées au temps t+4 heures (P_{t+4h} : 90,9%) ne sont pas significativement différents ($\chi^2_2 = 1,03$; $p = 0,59$) (tab. 2.3). Le rejet est cependant plus marqué sur les cochenilles parasitées au temps t+4 heures. Sur un total de 24 piqûres, 4 ont été sans ponte dont une réalisée sur une cochenille saine.

tab. 2.3. Marquage chimique de l'hôte.

femelle n°	état des cochenilles	nombre de rencontres		
		avec rejet	sans rejet (= nombre de piqûres)	total
1	S	6	1	7
	P_t	3	1	4
	P_{t+4h}	0	0	0
2	S	8	2	10
	P_t	9	1	10
	P_{t+4h}	5	0	5
3	S	7	1	8
	P_t	1	3	4
	P_{t+4h}	0	0	0
4	S	5	3	8
	P_t	8	1	9
	P_{t+4h}	1	0	1
5	S	3	1	4
	P_t	3	2	5
	P_{t+4h}	0	0	0
6	S	5	2	7
	P_t	9	1	10
	P_{t+4h}	4	1	5
total	S	34 (77,3%)	10	44
	P_t	33 (78,6%)	9	42
	P_{t+4h}	10 (90,9%)	1	11

La femelle testée effectue 4 piqûres parmi 8 cochenilles dont 4 sont saines et 4 ont été parasitées par elle-même au temps t. L'expérience a lieu au temps t + 4 heures. Il n'y a pas de différence significative entre les pourcentages de rejet antennaire indiqués entre parenthèses ($\chi^2_2 = 1,03$; $p = 0,59$). S = cochenilles saines, P_t = cochenilles parasitées au temps t, P_{t+4h} = cochenilles parasitées au temps t + 4 heures.

Marquage physique (planche 1)

Avant la ponte, l'oeuf d'*E. lopezi* comprend 3 parties (photo 1) : l'oeuf proprement dit (120 à 200 μm x 60 à 80 μm), le pédicelle (50 à 100 μm x 8 à 14 μm) et le bulbe (70 à 100 μm x 20 μm). Au tiers de sa longueur, du côté de l'oeuf proprement dit, le pédicelle comporte une structure en forme d'anneau d'une section de 5 μm (photos 1 et 2). L'anneau ne s'étend pas sur toute la circonférence du pédicelle. En microscopie électronique à balayage il apparaît comme une zone du chorion présentant une certaine rigidité (photo 2). En microscopie photonique il est colorable au rouge neutre. L'examen de la surface du tégument d'une cochenille parasitée permet parfois d'observer à l'emplacement de la piqûre une structure dont le diamètre correspond à celui du pédicelle. Cette structure est constituée du pédicelle et du bulbe avachi. Elle est apparue bien conservée lorsque la piqûre a été effectuée au niveau d'une zone intersegmentaire (photo 3), plus ou moins couchée sur le tégument de l'hôte autrement. Lorsque cette structure est absente on observe une cicatrice du diamètre de l'ovipositeur (20 μm) (photo 4). La présence d'une cicatrice peut résulter d'une piqûre sans ponte ou de la perte de la partie aérienne du pédicelle.

2.3 LA REACTION DE DEFENSE DE L'HOTE

2.3.1 MATERIEL ET METHODE

Six cochenilles saines au stade L4 sont présentées à une femelle d'*E. lopezi* âgée de 24 à 48 heures, sans expérience, non accouplée. L'expérience est réalisée à 23°C, 65% H.R., 12L:12D dans une boîte de Pétri (diamètre = 41 mm) équipée comme dans l'étude de la capacité discriminatoire (fragment de feuille de manioc sur gélose). Pendant 1h 30, on note le nombre de rencontres et de piqûres effectuées par le parasitoïde sur chaque cochenille et la manifestation ou non d'une réaction de défense au cours des rencontres successives avec la femelle. Quatorze femelles sont testées.

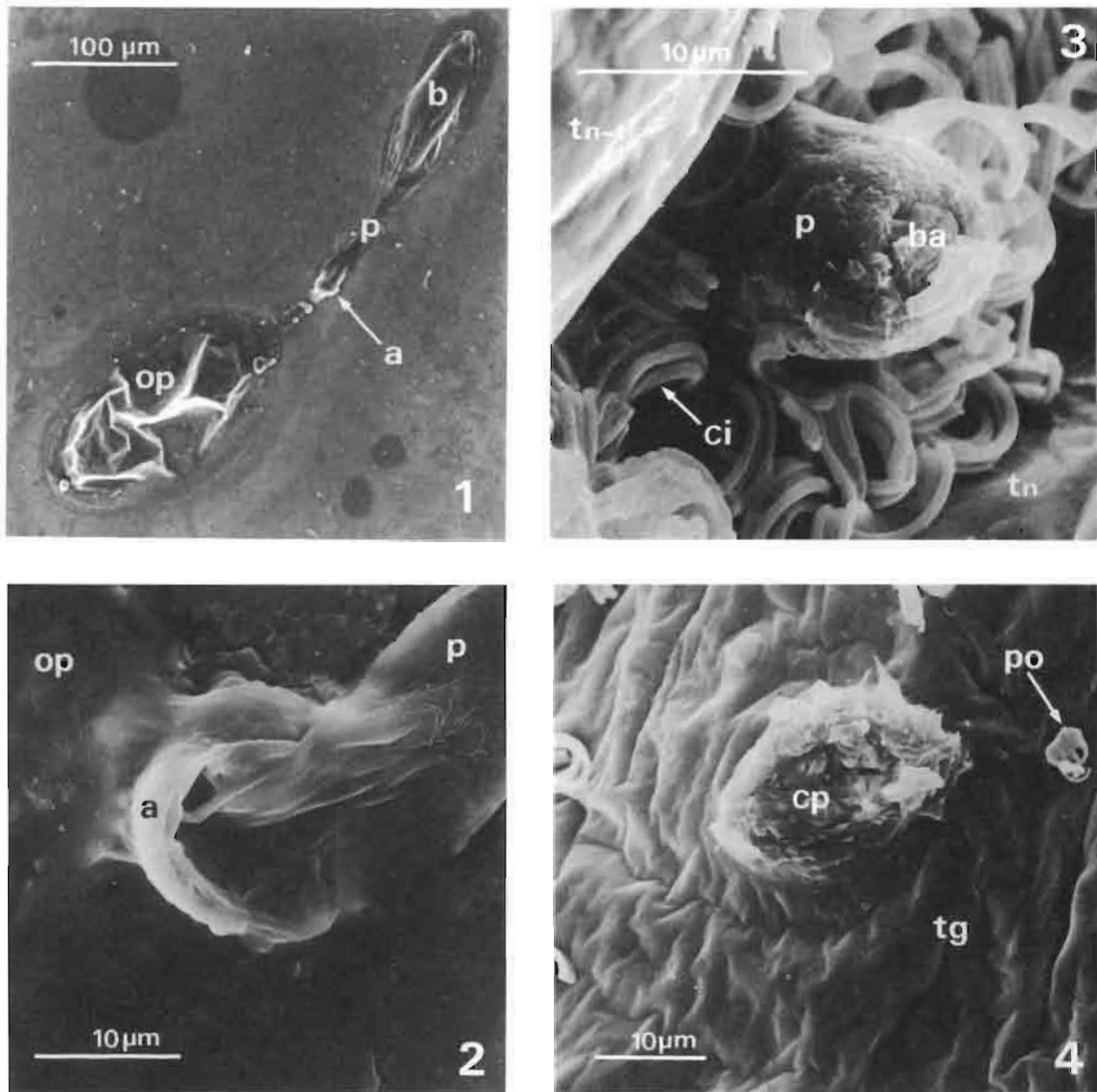


planche 1. Le marquage physique de la cochenille par *E. lopezi*.

Clichés obtenus en microscopie électronique à balayage. Echelles en micromètres (μm). Photos 1 et 2: l'oeuf du parasitoïde avant la ponte. Photo 3: après la ponte, le bulbe et le pédicelle, anneau compris, demeurent à l'extérieur de l'hôte. La photo, prise dans une zone intersegmentaire, montre l'extrémité apicale du pédicelle sur laquelle s'est avachie le bulbe. Photo 4: cicatrice laissée par une piqûre du parasitoïde sur le tégument de l'hôte. La cicatrice correspond soit à une piqûre sans ponte soit à une piqûre avec ponte, la partie aérienne de l'oeuf ayant pu être arrachée au cours des manipulations. a: anneau du pédicelle, b: bulbe de l'oeuf, ba: bulbe avachi, ci: filaments de cire à la surface du tégument de la cochenille, cp: cicatrice de piqûre, op: oeuf proprement dit, p: pédicelle de l'oeuf, po: pore triloculaire à l'origine des filaments de cire, tn: tergite de rang n, tn-1: tergite de rang n-1.

2.3.2 RESULTATS

Le pourcentage d'hôtes qui présentent une réaction de défense varie avec le nombre de piqûres subies par la cochenille ($\chi^2_4 = 78,70$; $p = 0,0001$) (tab. 2.4). La différence est significative (test G, $p < 0,05$) entre les hôtes n'ayant subi aucune piqûre parmi lesquels seulement 3,8% se défendent et ceux en ayant subi au moins une, dans ce cas 60 à 100% d'entre-eux expriment une réaction de défense. Au-delà d'une piqûre la différence n'est plus significative.

tab. 2.4. La réaction de défense de l'hôte.

		nombre de rencontres		total
		suivies d'une réaction de défense	non suivies d'une réaction de défense	
nombre de piqûres subies par l'hôte	0	3 (3,8%) ^a	76	79
	1	39 (60,0%) ^b	26	65
	2	27 (73,0%) ^b	10	37
	3	10 (71,4%) ^b	4	14
	4	2 (100%) ^b	0	2
	total	81	116	197

Nombre de rencontres ayant donné lieu ou non à une réaction de défense en fonction du nombre de piqûres déjà subies par l'hôte. Résultats obtenus à partir de 14 femelles d'*E. lopezi* mises en présence chacune de 6 cochenilles pendant 1h30. Test du χ^2 sur les pourcentages de rencontres suivies d'une réaction de défense figurés entre parenthèses : $\chi^2_4 = 78,70$; $p = 0,0001$. Les valeurs affectées d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

2.4 SUPERPARASITISME ET DENSITE DE L'HOTE

2.4.1 MATERIEL ET METHODE

Le jour de son émergence, une femelle d'*E. lopezi* issue de momies prélevées dans l'élevage (23°C, 65% H.R., 12L:12D) est mise, dans une enceinte aérée (130 x 70 x 55 mm), en présence de mâles pour l'accouplement. Elle dispose de miel pour son alimentation. Un lot de 8 cochenilles choisies au début de stade L4 et de tailles semblables est déposé sur un fragment de

feuille de manioc découpé au diamètre (41 mm) d'une boîte de Pétri contenant de la gélose. Le lendemain les mâles sont retirés de l'enceinte et les cochenilles y sont introduites. L'expérience dure 10 jours pendant lesquels les cochenilles sont renouvelées toutes les 24 heures par des cochenilles saines. Dix femelles d'*E. lopezi* sont ainsi testées. L'expérience est réitérée avec 20 autres femelles à deux autres densités de cochenilles, 20 et 30, pendant respectivement 9 et 10 jours. Les lots de cochenilles sont disséqués 6 jours après avoir été soumis au parasitisme. Dans les conditions de l'expérience, 23°C, 65% H.R., 12L:12D, le parasitoïde est au stade L2.

Les pourcentages de parasitisme, de superparasitisme et d'oeufs surnuméraires correspondent respectivement au rapport du nombre de cochenilles parasitées sur le nombre total de cochenilles (saines + parasitées), du nombre de cochenilles superparasitées sur le nombre de cochenilles parasitées et du nombre d'oeufs surnuméraires (différence entre oeufs pondus et cochenilles parasitées) sur le nombre d'oeufs pondus.

Chacune des distributions du parasitisme observées aux 3 densités d'hôtes 8, 20 et 30 ont été comparées aux distributions calculées en supposant que les femelles répartissent au hasard leur ponte sur les cochenilles. Le calcul des distributions a été réalisé à l'aide de la formule utilisée par Salt (1934) dans l'étude du superparasitisme de *Trichogramma evanescens* Westwood (Hym., Trichogrammatidae) :

$$Z = N \cdot C_x^p \cdot (1/N)^p \cdot (1 - 1/N)^{x-p}$$

où (N) représente le nombre d'hôtes disponibles, (x) le nombre d'oeufs pondus par la femelle dans ces (N) hôtes, (Z) le nombre d'hôtes contenant (p) oeufs du parasitoïde et (C_x^p) le nombre de combinaisons des x oeufs pris p à p. Pour chaque densité d'hôtes la distribution observée a été comparée à la distribution calculée à l'aide du test du χ^2 .

2.4.2 RESULTATS

A l'exception du nombre de cochenilles superparasitées et du nombre d'oeufs surnuméraires, les variables testées au tableau 2.5 présentent des différences significatives en fonction de la densité (d) de l'hôte. Les pourcentages de parasitisme à d = 8 et d = 20, respectivement 48,6 et 49,4%, sont semblables. Ils sont inférieurs à celui obtenu à d = 30 soit 58,0%. Le pourcentage de superparasitisme augmente lorsque le densité d'hôtes diminue : 12,2% à d = 30, 17,3% à d = 20 et 43,0% à d = 8. Cette augmentation est due à une diminution du nombre de cochenilles parasitées par rapport au nombre de cochenilles superparasitées qui, lui, demeure constant et proche de 2 (moyenne 1,8) aux 3 densités. Dans 72,7 (d = 8) à 87,5% des cas (d = 30) ces 2 cochenilles ne contiennent que 2 oeufs, ce qui explique pourquoi le nombre d'oeufs surnuméraires est également constant et voisin de 2 (moyenne 2,2) aux 3 densités. Pour la même raison les pourcentages d'oeufs surnuméraires sont semblables à ceux du superparasitisme ($\chi^2_2 = 2,47$; p = 0,29) et comme ces derniers augmentent lorsque la densité

d'hôtes diminue. Le pourcentage d'oeufs surnuméraires mesure la fraction des oeufs pondus au-delà de 1 oeuf par cochenille, c'est-à-dire le pourcentage de la ponte du parasitoïde "gaspillée" du fait du superparasitisme. Le nombre d'oeufs pondus par cochenille parasitée est maximal à $d = 8$ (1,57) et se stabilise à une valeur légèrement au-dessus de 1 à partir de $d = 20$ (1,18 à $d = 20$ et 1,14 à $d = 30$).

tab. 2.5. Superparasitisme et densité de l'hôte.

		densité de l'hôte		
		8 (7,90 ± 0,04; n = 100)	20 (19,57 ± 0,10; n = 76)	30 (29,47 ± 0,13; n = 110)
cochenilles contenant (n) oeufs	n = 1	2,19 ± 0,16	8,00 ± 0,39	15,00 ± 0,34
	n = 2	1,20 ± 0,11 (72,7%)	1,42 ± 0,17 (85,0%)	1,82 ± 0,16 (87,5%)
	n = 3	0,34 ± 0,06	0,22 ± 0,06	0,23 ± 0,05
	n = 4	0,07 ± 0,03	0,03 ± 0,02	0,03 ± 0,02
	n = 5	0,04 ± 0,02	0	0
cochenilles superparasitées (n > 1)		1,65 ± 0,14 ^a (43,0%) ^a	1,67 ± 0,20 ^a (17,3%) ^b	2,08 ± 0,18 ^a (12,2%) ^c
cochenilles parasitées (n ≥ 1)		3,84 ± 0,19 (48,6%) ^a	9,67 ± 0,45 (49,4%) ^a	17,08 ± 0,31 (58,0%) ^b
oeufs pondus	par cochenille parasitée	1,57 ± 0,05 ^a	1,18 ± 0,02 ^b	1,14 ± 0,01 ^b
	total	6,09 ± 0,35	11,62 ± 0,61	19,37 ± 0,38
	surnuméraires	2,34 ± 0,22 ^a (38,4%) ^a	2,07 ± 0,27 ^a (17,8%) ^b	2,29 ± 0,21 ^a (11,8%) ^c

Pour chaque densité, moyennes ± s.e. / femelle / jour du parasitisme de 10 femelles d'*E. lopezi* pendant les 10 ($d = 8$ et $d = 30$) et 9 premiers jours ($d = 20$) de leur vie. Le test F est appliqué aux moyennes, le test du χ^2 aux pourcentages entre parenthèses. Cochenilles superparasitées : $\chi^2_2 = 210,41$; $p = 0,001$; $F_{2,283} = 2,13$; $p = 0,12$. Cochenilles parasitées : $\chi^2_2 = 42,84$; $p = 0,0001$. Oeufs pondus par cochenille parasitée : $F_{2,279} = 57,70$; $p = 0,0001$. Oeufs surnuméraires : $\chi^2_2 = 207,09$; $p = 0,0001$; $F_{2,279} = 0,368$; $p = 0,69$. Au sein d'une même ligne les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement ($p > 0,05$).

Le nombre total d'oeufs pondus (y) est corrélé à la densité de l'hôte (x) entre $d = 8$ et $d = 30$: $y = 0,608 x + 0,932$, $R^2 = 0,631$ ($F_{1,284} = 486,06$; $p = 0,0001$) (fig. 2.1).

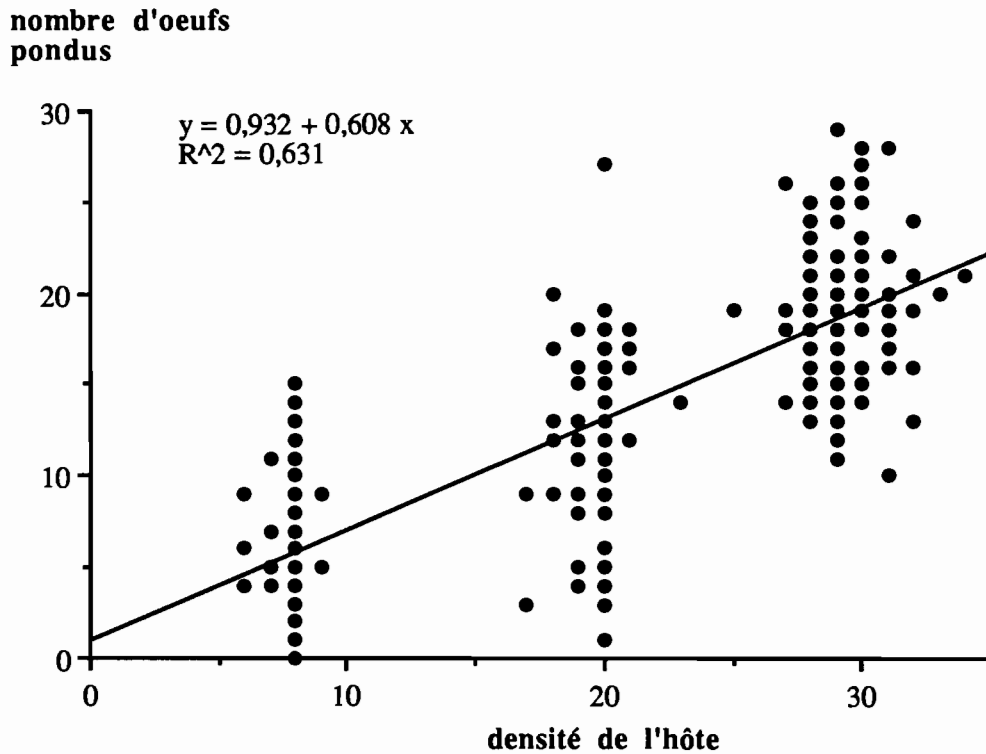


fig. 2.1. Régression du nombre d'oeufs pondus (y) par 30 femelles d'*E. lopezi* pendant les 10 premiers jours de leur vie, sur la densité de l'hôte (x).

$F_{1,284} = 486,06$; $p = 0,0001$. Les 3 densités moyennes sont 8, 20 et 30 cochenilles / femelle / jour.

A chaque densité d'hôtes, la distribution du parasitisme observée diffère significativement de celle calculée (tab. 2.6).

tab. 2.6. Distribution de la ponte (x) de 10 femelles d'*E.lopezi* sur (N) cochenilles à 3 densités hôte / parasitoïde (d).

Nombre de parasitoïdes (p) par cochenille	Distributions : observée [calculée]					
	d = 8 (x = 609 oeufs)		d = 20 (x = 881 oeufs)		d = 30 (x = 2131 oeufs)	
0	406	[365]	1007	[1050]	1363	[1680]
1	219	[282]	608	[532]	1650	[1105]
2	120	[109]	108	[134]	201	[363]
3	34	[28]	17	[23]	25	[80]
4	7	[5]	2	[3]	3	[14]
5	4	[1]	-	-	-	-
total (N)	790	[790]	1742	[1742]	3242	[3242]
test	$\chi^2_5 = 30,88$ p = 0,0001		$\chi^2_4 = 19,56$ p = 0,0006		$\chi^2_4 = 447,37$ p = 0,0001	

Les distributions calculées (Z) figurant entre crochets ont été obtenues à l'aide de la formule :

$$Z = N \cdot C_x^p \cdot (1/N)^p \cdot (1 - 1/N)^{N-p}$$

2.5 SUPERPARASITISME ET ENCAPSULATION

2.5.1 MATERIEL ET METHODE

Le relation entre encapsulation et superparasitisme a été étudiée à partir de 11 femelles d'*E.lopezi* fécondées. Elles disposent chacune de miel et de 30 cochenilles (10 L2 + 10 L3 + 10 L4) renouvelées toutes les 24 heures. L'expérience conduite à $26 \pm 1^\circ\text{C}$ (s.d.), $64 \pm 2\%$ H.R., 12L:12D se poursuit jusqu'à leur mort. Les lots de cochenilles sont disséqués 4 jours après avoir été exposés au parasitisme. Les variables mesurées sont le nombre de parasitoïdes retrouvés dans chaque cochenille et leur état : oeuf ou larve, encapsulé ou non. Le pourcentage d'encapsulation est calculé comme le rapport du nombre de parasitoïdes entièrement ou en partie encapsulés sur le nombre total de parasitoïdes. Le pourcentage de cochenilles ayant encapsulé tous les parasitoïdes correspond au rapport du nombre de cochenilles ayant encapsulé la totalité des parasitoïdes qu'elles contenaient sur le nombre de cochenilles parasitées.

2.5.2 RESULTATS

Le pourcentage d'encapsulation varie avec l'intensité du superparasitisme, c'est-à-dire le nombre de parasitoïdes présents dans une cochenille ($\chi^2_3 = 1889,5$; $p = 0,0001$) (fig. 2.2). Il est aussi élevé en présence de 3 et 4 parasitoïdes par cochenille, respectivement 56,9 et 58,9%, diminue avec 2 parasitoïdes par cochenille (42,3%) et devient très faible (2,5%) en situation de parasitisme solitaire. La proportion de cochenilles ayant encapsulé la totalité des parasitoïdes qu'elles contenaient est significativement différente ($\chi^2_2 = 106,6$; $p = 0,0001$) selon que le parasitisme est solitaire (2,5%) ou grégaire (10,1% pour 2 parasitoïdes et 10,7% pour 3 et 4 réunis). Toutes situations de parasitisme confondues (solitaire ou grégaire) seules 189 cochenilles sur 5292 parasitées soit 3,6% ont encapsulé tous les parasitoïdes qu'elles contenaient.

pourcentage

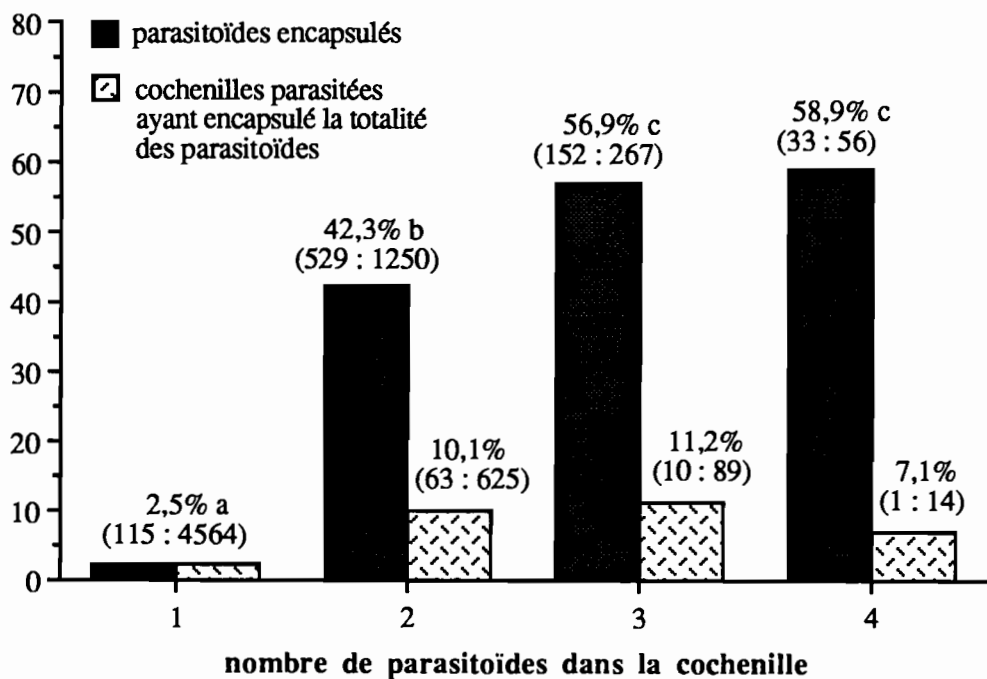


fig. 2.2. Superparasitisme et encapsulation.

Résultats obtenus après dissection de 5292 cochenilles parasitées par 11 femelles d'*E. lopezi* et contenant un total de 6137 parasitoïdes. Les dissections ont été réalisées 4 jours après le parasitisme. Parasitoïdes encapsulés : $\chi^2_3 = 1889,6$; $p = 0,0001$; cochenilles parasitées ayant encapsulé la totalité des parasitoïdes qu'elles contenaient : $\chi^2_2 = 106,6$; $p = 0,0001$. Les pourcentages suivis d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

Le stade hôte influe sur le pourcentage d'encapsulation ($\chi^2 = 69,84$; $p = 0,0001$) et le pourcentage de cochenilles ayant encapsulé tous les parasitoïdes qu'elles contenaient ($\chi^2 = 18,75$; $p = 0,0001$) (fig. 2.3). Mais alors que le premier augmente lorsque croît la taille de l'hôte : 9,2%, 12,4% et 18,0% respectivement pour les stades L2, L3 et L4, le deuxième ne diffère qu'entre les stades L2 et L3 d'une part (1,8 et 2,3%) et le stade L4 d'autre part (6,4%).

pourcentage

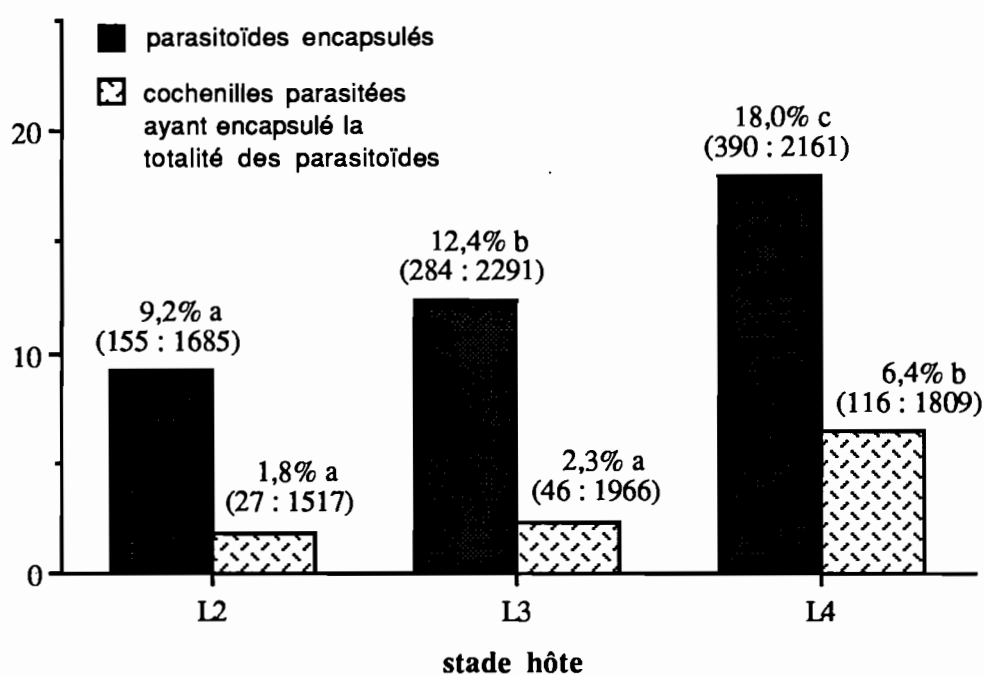


fig. 2.3. Encapsulation et stade hôte.

Résultats de la dissection de 5292 cochenilles parasitées par 11 femelles d'*E. lopezi* et contenant 6137 parasitoïdes. Les dissections ont été pratiquées 4 jours après le parasitisme. Parasitoïdes encapsulés : $\chi^2 = 67,31$; $p = 0,0001$. Cochenilles parasitées ayant encapsulé la totalité des parasitoïdes qu'elles contenaient : $\chi^2 = 65,19$; $p = 0,0001$. Pour chacune des deux séries de pourcentages les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

Au 4^{ème} jour du développement, selon l'intensité du superparasitisme, un pourcentage variable d'oeufs du parasitoïde ont avorté ($\chi^2_3 = 1140,6$; $p = 0,0001$) (fig. 2.4). Comme pour le taux d'encapsulation, ce pourcentage est maximal pour 3 et 4 parasitoïdes par cochenille, respectivement 37,1 et 35,7%, il diminue (24,6%) quand 2 parasitoïdes sont présents dans l'hôte, et ne représente plus que 1,2% lorsque le parasitisme est solitaire. Les oeufs avortés ont un aspect différent de celui d'un oeuf qui vient d'être pondu; ils ont réduit de volume, jauni, et présentent la plupart du temps une ou plusieurs tâches de mélanisation.

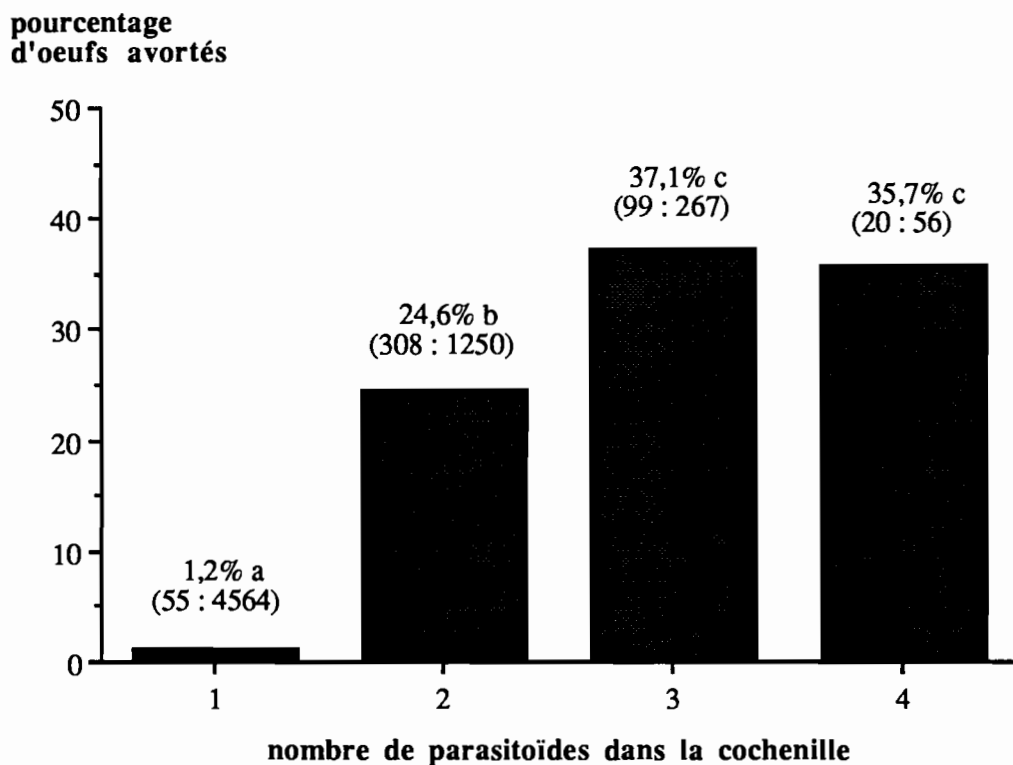


fig. 2.4. Superparasitisme et avortement des oeufs d'*E. lopezi*.

Les dissections ont été réalisées 4 jours après le parasitisme sur un total de 5292 cochenilles parasitées par 11 femelles et contenant 6137 parasitoïdes. Le pourcentage d'oeufs avortés varie avec le nombre de parasitoïdes dans la cochenille ($\chi^2_3 = 1141,1$; $p = 0,0001$). Les valeurs suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement (test G, $p > 0,05$).

2.6 DISCUSSION-CONCLUSION

La capacité discriminatoire d'*E. lopezi*

Les résultats montrent que la femelle d'*E. lopezi* est capable de reconnaître des cochenilles qu'elle a elle-même parasitées puisqu'elle rejette ces dernières plus souvent que les cochenilles saines. La reconnaissance s'opère au moment de la palpation antennaire. Elle est donc liée à un marquage externe des hôtes. Ces conclusions sont identiques à celles de Kraajveld & van Alphen (1986). Par contre, la possibilité d'un marquage interne des cochenilles détecté par l'ovipositeur et pouvant résulter dans le retrait prématuré de celui-ci sans qu'il y ait eu ponte (piqûre sans ponte) ne semble pas exister, du moins dans les 4 premières heures du parasitisme. En effet, sur les 88 piqûres observées au cours des expériences, 10 soit 11,4% ont été des piqûres sans ponte. Ce pourcentage est identique à celui rapporté au chapitre 1. Sur ces 10 piqûres sans ponte, 5 ont été effectuées sur des cochenilles saines, 5 sur des cochenilles dont l'état est inconnu (cf Matériel et méthode). Toutefois, en supposant que ces 5 piqûres sans ponte ont été toutes réalisées sur des cochenilles déjà parasitées, la fréquence de la piqûre sans ponte sur ces dernières apparaîtrait au plus égale à celle de la piqûre sans ponte sur les cochenilles saines. Par ailleurs, nous avons également vu au chapitre 1 que la durée d'une piqûre sans ponte n'est pas différente de celle d'une piqûre avec ponte. Or, il est vraisemblable comme l'a montré Salt (1937) chez *Trichogramma evanescens*, que la reconnaissance de l'état parasité de l'hôte conduise à un temps de piqûre plus court lorsqu'il n'y a pas ponte que lorsqu'il y a ponte. Par conséquent la piqûre sans ponte dans nos expériences ne correspond pas au rejet d'une cochenille parasitée. Cependant, un certain nombre d'études ont mis en évidence le rôle du facteur temps dans l'apparition de la capacité discriminatoire (van Lenteren, 1976; Hubbard et al., 1987). Il n'est donc pas exclu qu'une capacité discriminatoire apparaisse au-delà de 4 heures. Elle pourrait être due, par exemple, à des modifications dans la composition de l'hémolymphe de l'hôte consécutives au parasitisme et perçues par l'ovipositeur de la femelle (Fisher & Ganesalingam, 1970).

Nos résultats montrent également que le marquage externe des cochenilles parasitées semble disparaître au bout de 4 heures ce qui laisse à penser qu'il est de nature chimique. Un marquage physique de l'hôte comme celui démontré par Takasu & Hirose (1988) chez l'Encyrtidae *Ooencyrtus nezarae* Ishii semble peu probable chez *E. lopezi* pour trois raisons. D'une part, l'oeuf de ce dernier ne possède pas de plaque aéroscopique, structure qui confère au pédicelle une certaine rigidité (Maple, 1947). En l'absence de cette structure, le pédicelle de l'oeuf d'*E. lopezi* apparaît plus souvent avachi à la surface du tégument de l'hôte que dressé. D'autre part l'hôte d'*O. nezarae* étant un oeuf, la partie pédicellaire de l'oeuf du parasitoïde restée à l'extérieur de l'hôte y est facilement repérable. Par contre les productions de cire qui recouvrent le tégument de la cochenille rendent certainement le repérage plus difficile sinon impossible. Enfin,

la capacité discriminatoire induite chez *O. nezarae* par le marquage physique des hôtes entraîne un rejet de ceux-ci jusqu'à 8 jours après qu'ils aient été parasités. Chez *E. lopezi* la capacité discriminatoire disparaît au bout de quelques heures, observation peu compatible avec la présence d'un marqueur physique par nature plus durable qu'un marqueur chimique.

Lorsqu'une femelle d'*E. lopezi* a le choix entre des cochenilles saines et des cochenilles parasitées par une autre femelle, les pourcentages de rejet sur les 2 catégories d'hôtes sont identiques. Le comportement de la femelle n'est donc pas le même vis à vis des cochenilles parasitées par elle ou par une femelle conspécifique, ce qui prouve qu'elle est capable de percevoir des différences dans le marquage des cochenilles. En conséquence, le marqueur responsable chez *E. lopezi* de l'expression d'une capacité discriminatoire ne serait pas unique pour l'espèce, il en existerait plusieurs. Hubbard et al. (1987) aboutissent à des conclusions similaires chez l'Ichneumonidae *Nemeritis canescens* Gravenhorst. Il est possible d'émettre l'hypothèse que chaque femelle possède son propre marqueur ou qu'il en existe un nombre limité pour l'espèce, plusieurs individus partageant alors le même.

Le fait d'obtenir un pourcentage de rejet semblable sur les cochenilles saines et parasitées peut s'interpréter de deux manières. Soit la femelle ne reconnaît pas le marquage laissé par l'autre femelle, dans ce cas le superparasitisme conspécifique risque d'être fréquent au sein d'une population donnée; soit la femelle reconnaît le marquage de l'autre femelle mais "décide" de pondre dans les hôtes déjà parasités. Certains auteurs (van Alphen & Nell, 1982; van Alphen et al., 1987; Bakker et al., 1985; Hubbard et al., 1987) ont souligné l'aspect adaptatif de cette dernière stratégie lorsqu'une femelle à la recherche d'hôtes sains ne rencontre que des hôtes parasités. En pondant dans ces derniers, elle met ses oeufs en compétition avec ceux qu'ils contiennent déjà. Or les chances que possède sa progéniture de gagner la compétition sont fonction du temps séparant sa ponte de celle des autres femelles. Plus il est réduit plus ses chances sont grandes. Notons que le dispositif expérimental utilisé correspond exactement à cette situation. Le superparasitisme dans ce cas n'est donc pas forcément un gaspillage d'oeufs mais une réponse qui permet à la femelle d'obtenir une descendance qu'elle n'obtiendrait pas en évitant systématiquement les hôtes parasités.

Remarquons ici qu'au cours des 3 expériences sur la capacité discriminatoire nous avons observé un fort taux de rejet des cochenilles saines. Nous tenterons d'expliquer ce phénomène plus loin dans le texte.

La réaction de défense de l'hôte

Lorsqu'une femelle d'*E. lopezi* rencontre une cochenille n'ayant pas été déjà piquée, la palpation antennaire ne déclenche que rarement (4% des cas) de la part de l'hôte une réaction de défense. Par contre lors des rencontres ultérieures avec le parasitoïde, une réaction de défense

apparaît dans 60 à 73% des cas et cette fréquence n'est plus modifiée que la cochenille ait subi une seule piqûre ou plusieurs. La réaction de défense de l'hôte est donc induite par la première piqûre du parasitoïde. Gardner et al. (1984) obtiennent le même comportement sur le puceron des céréales *Metopolophium dirhodum* Walker exposé au parasitisme de l'Aphidiidae *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez. Ils montrent en outre que la réaction de défense de l'hôte s'estompe avec le temps. Il en est vraisemblablement de même pour la cochenille. Les mouvements plus ou moins violents qu'effectue cette dernière avec son abdomen représentent une gêne pour le parasitoïde dans ses tentatives de piqûres. Il peut alors être amené à rechercher des hôtes qui ne se défendent pas, c'est-à-dire sains, ou quitter le lieu de ponte ("patch") pour en chercher un autre. La réaction de défense, en évitant la surexploitation d'un site de ponte, permet de limiter le superparasitisme. Elle n'a de rôle qu'au moment de la palpation de l'hôte par le parasitoïde car une fois l'ovipositeur introduit dans la cochenille, même si celle-ci continue à se défendre, elle n'empêche pas la ponte.

La résorption des oeufs

Aux 3 densités hôte/parasitoïde étudiées, le superparasitisme s'est produit. Mais la distribution du parasitisme obtenue ne correspond pas à une distribution au hasard. Par ailleurs les résultats montrent, en accord avec ceux de Biassangama et al. (1988), que le pourcentage de superparasitisme augmente lorsque la densité d'hôtes diminue. L'augmentation est due seulement à celle du nombre de cochenilles parasitées car le nombre de cochenilles superparasitées demeure constant aux 3 densités. Ces deux observations, sur le caractère non aléatoire de la distribution du parasitisme et la constance du nombre de cochenilles superparasitées, s'expliquent par la capacité discriminatoire et la réaction de défense de l'hôte. En outre le nombre d'oeufs pondus par le parasitoïde est en relation linéaire avec la densité de l'hôte entre 8 et 30 : plus le nombre d'hôtes dont dispose la femelle est important, plus elle pond. Le même type de relation a été mis en évidence chez certains Eulophidae (Aeschlimann, 1969), Aphidiidae (Mackauer, 1983) et Pteromalidae (Legner, 1967; Propp & Morgan, 1984). Face à de faibles densités d'hôtes, *E. lopezi* est donc en mesure de pondre en-deçà de ses potentialités ovariennes, et de limiter ainsi l'intensité du superparasitisme sur son hôte. D'après les résultats de Löhr et al. (1988), la fécondité du parasitoïde décroît au-delà de 30 cochenilles. Cette valeur permettant semble-t-il à la femelle d'*E. lopezi* d'exprimer au laboratoire une fécondité maximale, nous l'avons utilisée au chapitre 3 lors de la détermination du taux intrinsèque d'accroissement naturel du parasitoïde.

Remarquons qu'aux densités hôte/parasitoïde de 20 et 30 le nombre de cochenilles superparasitées par la femelle d'*E. lopezi* est inférieur à celui prédit par le calcul. A la densité de 8, il est légèrement supérieur mais le nombre de cochenilles parasitées est inférieur à celui

attendu. Pour expliquer les résultats obtenus aux densités de 20 et 30, il est donc possible d'avancer l'hypothèse de l'existence d'une capacité discriminatoire. Par contre à la densité de 8, on pourrait apparemment être amené à conclure le contraire en expliquant la non conformité des distributions observée et calculée par le seul mécanisme de résorption des oeufs. Van Lenteren et al. (1978) ont déjà souligné les difficultés que suscite la seule analyse de la distribution du parasitisme pour conclure à la présence ou non d'une capacité discriminatoire chez un parasitoïde.

Le pourcentage de parasitisme a été relativement constant d'une densité à l'autre, proche de 50%. Cette valeur pourrait expliquer pourquoi les taux de rejet des cochenilles, qu'elles soient parasitées ou saines, ont été si importants au cours des expériences sur la capacité discriminatoire. En effet dès le début de celles-ci la femelle s'est trouvée face à un lot de cochenilles dans lequel exactement 50% des individus étaient parasités, c'est-à-dire présentaient une réaction de défense. Or, certains parasitoïdes sont connus pour avoir tendance à quitter le site de ponte au-delà d'un certain seuil de parasitisme (van Lenteren, 1976; van Lenteren et al., 1976; Singh & Sinha, 1982). Il semble qu'*E. lopezi* possède le même comportement pour un seuil de parasitisme voisin de 50%. Le facteur lui permettant "d'apprécier" le niveau de parasitisme d'un lot de cochenilles serait la proportion des hôtes manifestant une réaction de défense. Chez *Aphidius rhopalosiphii* un certain nombre de rencontres successives avec des hôtes qui se défendent peut amener le parasitoïde à quitter le site de ponte (Gardner et al., 1984).

Superparasitisme et encapsulation : l'élimination des individus surnuméraires

Les résultats montrent qu'un parasitoïde seul dans la cochenille n'est encapsulé que dans 2% des cas. Celui-ci est donc apparemment protégé de l'encapsulation. Cette protection pourrait être due à une substance injectée par la femelle avec l'oeuf au moment de la piqûre. La substance en question provient de la glande à venin chez le Braconidae *Apanteles glomeratus* L. (Kitano, 1986), du calice chez un autre Braconidae, *Cardiochiles nigriceps* (Vinson, 1972). Le taux d'encapsulation augmente avec le nombre de parasitoïdes en développement dans la cochenille, un résultat également obtenu par Nénon et al. (1988) et semble-t-il peu commun car la plupart des études réalisées chez d'autres couples hôte/parasitoïde mettent en évidence une relation inverse ou concluent à l'absence de relation entre les deux variables (Blumberg & De Bach, 1981). Nous avons obtenu les mêmes taux d'encapsulation pour 3 et 4 parasitoïdes dans la cochenille car au 4^{ème} jour du parasitisme l'encapsulation n'avait pas encore affecté tous les individus. Giordanengo & Nénon a (sous presse) ont procédé à des dissections au-delà de 4 jours et trouvent un taux d'encapsulation supérieur lorsque 4 parasitoïdes sont présents dans la cochenille au lieu de 3. Par ailleurs en situation de superparasitisme, les taux d'encapsulation tendent vers une limite qui correspond à l'encapsulation de toutes les larves à l'exception d'une seule. Le

phénomène pourrait s'expliquer en admettant l'existence d'une substance, secrétée par le seul parasitoïde à ne pas être encapsulé, ayant pour rôle d'affaiblir ou de supprimer la faculté des compétiteurs à se protéger de l'encapsulation par la cochenille. Cette substance serait vraisemblablement produite par le premier parasitoïde se trouvant dans l'hôte, soit dès le stade oeuf, soit par la jeune larve. Sans en avoir apporté la preuve certains auteurs, chez des Braconidae et Aphidiidae, ont déjà suggéré l'émission, par l'oeuf du parasitoïde, de substances susceptibles d'intervenir dans les processus d'encapsulation (Kitano & Nakatsuji, 1978) ou d'élimination des oeufs surnuméraires (Hägvar, 1988; Hofsvang, 1988). Néanmoins, si dans la grande majorité des cas une larve échappe à l'encapsulation, elle n'est pas systématiquement épargnée. Certaines cochenilles parviennent à encapsuler la totalité des parasitoïdes qu'elles contiennent : environ 2% dans les cas de parasitisme solitaire, 10% dans les cas de superparasitisme. Ces chiffres montrent, contrairement à ce qu'avancent Giordanengo & Nénon (sous presse), que le superparasitisme, dans la mesure où il permettrait de compenser les pertes dues à l'encapsulation, n'est pas plus favorable que le parasitisme solitaire à l'obtention d'une descendance chez *E. lopezi*.

De même que Sullivan & Neuenschwander (1988), nous trouvons une augmentation du taux d'encapsulation lorsque l'âge de la cochenille s'accroît. Le pourcentage de cochenilles ayant encapsulé la totalité des parasitoïdes qu'elles hébergaient est maximal dans le stade L4. Van Driesche (1988) et Blumberg (1988) mettent en évidence une relation semblable, le premier entre la Piéride du chou et le Braconidae *Cotesia glomerata* (L.), le deuxième entre la Coccidae *Saissetia coffeae* (Walker) et l'Encyrtidae *Metaphycus swirskii* Annecke & Mynhardt. Les hôtes âgés encapsuleraient plus que les hôtes jeunes parce qu'ils contiennent plus d'hémocytes. Par contre, Van Driesche et al. (1986) obtiennent une relation inverse chez *Phenacoccus herreni* parasitée par *Epidinocarsis diversicornis*.

Lorsqu'un seul oeuf est pondu dans une cochenille, il ne risque l'avortement que dans de rares cas (1%). Si plusieurs oeufs sont déposés dans le même hôte la fréquence d'avortement augmente considérablement tout en semblant se stabiliser à partir de 3 oeufs dans la cochenille (37%). L'oeuf d'*E. lopezi* est anhydropique (Le Ralec, résultats non publiés); il tire du vitellus les éléments nécessaires à son développement sans avoir à les prélever de l'hémolymphe de son hôte. L'avortement des oeufs en situation de superparasitisme ne peut donc guère s'expliquer comme étant le résultat d'une éventuelle compétition nutritionnelle. Il semble plus probable ici encore d'invoquer l'effet d'une substance secrétée, par le premier parasitoïde, ayant pour rôle d'inhiber le développement des autres compétiteurs. Cette substance et la précédente pourraient n'en former qu'une seule.

L'élimination des parasitoïdes en surnombre dans un hôte s'opère par cannibalisme des larves au moyen de leurs mandibules ou relève de processus physiologiques tels que la sécrétion de toxines, l'anoxie ou la carence nutritionnelle (Vinson & Iwantsch, 1980 a). Chez *E. lopezi* des combats entre les larves ou des cicatrices de combats n'ont jamais été observés. L'encapsulation

des larves se produisant lorsqu'elles ont atteint le stade L2 (Löhr, Santos et Varela, 1989; Giordanengo & Nénon a, sous presse), bien que mandibulées, elles n'ont probablement pas le temps de s'attaquer. L'élimination des compétiteurs mettrait en jeu une ou deux substances, produites par le premier parasitoïde se trouvant dans l'hôte, et dont les effets sur les suivants consisteraient à la fois à inhiber leur développement et à supprimer leurs défenses envers la réaction hémocytaire de l'hôte. Les quelques 2% de larves victimes d'encapsulation lorsqu'elles se développent seules dans la cochenille attestent d'une relativement bonne adéquation entre l'hôte et son parasitoïde. L'encapsulation apparaît ici comme le principal facteur d'élimination des larves surnuméraires dans les situations de superparasitisme, elle est donc bénéfique au parasitoïde. Autrement dit, la cochenille au travers de l'encapsulation participe au développement du parasitoïde, c'est-à-dire à sa propre destruction.

CHAPITRE 3

DYNAMIQUE DES POPULATIONS

3.1 INTRODUCTION

La détermination du taux intrinsèque d'accroissement naturel d'un parasitoïde permet la comparaison avec celui de son hôte (Messenger, 1964), avec d'autres parasitoïdes primaires possédant le même hôte (Force & Messenger, 1964) ou avec celui d'un hyperparasite se développant au détriment du parasitoïde primaire (Singh & Srivastava, 1989). Le taux intrinsèque d'accroissement naturel de *P. manihoti* a été évalué par plusieurs auteurs (Iheagwam, 1981; Lema & Herren, 1985; Le Rü & Fabres, 1987; Le Rü & Papierok, 1987; Schulthess et al., 1987), celui d'*E. lopezi* a été l'objet d'une seule étude (Löhr, Varela & Santos, 1989). Nous exposons dans ce chapitre les résultats d'une étude réalisée à 26°C, température moyenne des 3 à 4 mois pendant lesquels se produit la pullulation des cochenilles au Congo. Dans ce pays, la dynamique des populations de la cochenille est connue depuis Fabres (1981). Par contre celle d'*E. lopezi*, depuis son introduction en 1982, et celle de ses hyperparasites n'ont pas encore été rapportées. Nous tenterons également d'évaluer l'impact du parasitoïde sur les populations de la cochenille et discuterons du rôle de l'hyperparasitisme sur l'efficacité de l'auxiliaire dans la lutte contre *P. manihoti*.

3.2 LES CARACTERISTIQUES DEMOGRAPHIQUES D'*E. LOPEZI*

3.2.1 MATERIEL ET METHODE

Le support végétal utilisé pour les cochenilles soumises au parasitisme est constitué de "boutures" de *Talinum triangularae* obtenues de la manière suivante. Un segment de tige de 10 cm de long (2 ou 3 noeuds) et d'au moins 0,5 cm de diamètre est prélevé sur un plant sain. Seule la feuille du noeud supérieur est conservée. Un récipient cylindrique (hauteur 5 cm x diamètre 3 cm) est rempli d'eau du robinet jusqu'à 1 cm du bord et fermé par du parafilm. Le segment de tige est introduit par l'extrémité inférieure au travers du parafilm de façon à être immergé sur un tiers de sa longueur. Des racines apparaissent au bout de 8-10 jours. La bouture peut alors se conserver plusieurs mois. Le niveau d'eau est réajusté régulièrement à l'aide d'une seringue par injection au travers du parafilm.

Une bouture est disposée dans une enceinte aérée (hauteur 13 cm x diamètre 9 cm). Sur la feuille de cette bouture sont déposées 30 cochenilles (10 L2 + 10 L3 + 10 L4) provenant d'un élevage maintenu sur *T. triangularae* à $25 \pm 1^\circ\text{C}$ (s.d.), $70 \pm 3\%$ H.R., 12L:12D. L'ensemble est placé dans une chambre thermostatée à $26 \pm 0,5^\circ\text{C}$ (s.d.), $64 \pm 2\%$ H.R., 12L:12D. Le lendemain, au tout début de la phase nocturne, une femelle et un mâle d'*E. lopezi* émergés quelques heures auparavant sont introduits dans l'enceinte et replacés aussitôt à l'obscurité. La femelle ne commence donc à pondre que le lendemain de son émergence. Toutes les 24 heures, au même moment de la journée (début de la phase nocturne), la femelle est transférée dans une enceinte contenant un nouveau lot de 30 cochenilles saines. L'expérience se prolonge jusqu'à la mort de la femelle qui pendant tout ce temps dispose de miel pour son alimentation. Elle a été réalisée sur un total de 11 femelles issues de momies prélevées au champ à une période de l'année où la température moyenne est de 26°C .

Les cochenilles sont disséquées 4 jours après avoir été exposées au parasitisme. La fécondité des femelles a par conséquent été évaluée à partir du nombre d'oeufs pondus et non à partir du nombre de cochenilles parasitées. Le taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) a été obtenu par résolution de l'équation :

$$\sum e^{-r_m \cdot l_x} \cdot m_x = 1$$

où (l_x) et (m_x) désignent respectivement, pour une femelle à l'âge (x), la probabilité de survie et le nombre d'oeufs femelle pondus par intervalle de temps (Birch, 1948). L'équation a été résolue à l'aide d'un programme FORTRAN 77 adapté d'un programme ALGOL 68 établi au Département de Biométrie de l'Université de Southampton. La mortalité pré-imaginale a été supposée nulle et le sex-ratio de 50% de femelles. La durée du développement à 26°C est de 17 jours (Giordanengo & Nénon b, sous-presse).

3.2.2 RESULTATS

Sur un total de 13328 cochenilles présentées aux 11 femelles d'*E. lopezi*, 5292 (39,7%) ont été parasitées. Parmi ces dernières 718 (13,6%) ont été superparasitées. Les femelles d'*E. lopezi* ont vécu une moyenne de $41,4 \pm 4,7$ jours (s.e., $n = 11$) avec des extrêmes de 15 et 64 jours. La période de ponte s'est étalée sur les 45 jours suivant l'émergence (fig. 3.1) donnant lieu au dépôt de $558,5 \pm 66,4$ oeufs (extrêmes 230-853). Le dernier jour de la période de ponte 64% des femelles étaient encore en vie, 3 jours plus tard seulement 18%. Le nombre moyen d'oeufs femelles pondus par femelle et par jour (m_x) a atteint un maximum proche de 11 le 7^{ième} jour après l'émergence pour décroître ensuite graduellement (fig. 3.1). *E. lopezi* a multiplié sa population par $R_0 = 269,9$ en une génération T de 33,9 jours. La valeur du taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) est de 0,213.

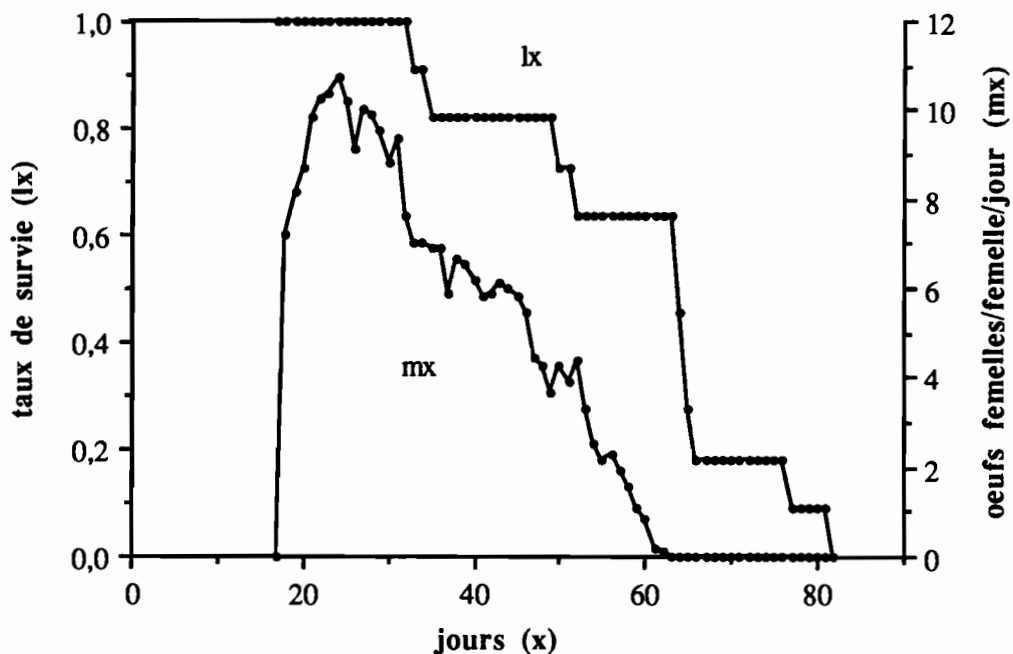


fig. 3.1. Taux de survie (l_x) et nombre moyen d'oeufs femelles pondus par femelle et par jour (m_x) en fonction de l'âge de la femelle à $26 \pm 0,5^\circ\text{C}$, $64 \pm 2\%$ H.R., 12L:12D.

Chacune des 11 femelles de la cohorte dispose tous les jours de 30 cochenilles depuis le lendemain de son émergence jusqu'à sa mort. La durée du développement pré-imaginal est de 17 jours (Giordanengo & Nénon b, sous presse). La mortalité pré-imaginale a été supposée nulle et le sex-ratio de 50% de femelles.

3.3 DYNAMIQUE DES POPULATIONS AU CHAMP

3.3.1 MATERIEL ET METHODE

L'étude s'est effectuée dans 4 parcelles localisées en 2 sites différents du Congo : Kombé, à 17 km au Sud-Ouest de Brazzaville (région du Pool) et Mantsoumba, à 240 km à l'Ouest de Brazzaville (région de la Bouenza). Les 4 parcelles sont plantées en manioc *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiacée) à la densité de 1 pied / m². Deux parcelles sont situées à Kombé. L'une (A) est une parcelle d'une superficie de 2000 m² plantée avec la variété "Koussakanandi" et âgée d'un an, l'autre (B) est une parcelle de 1500 m² plantée avec la variété "M'Pembe" et âgée de 2 ans. Cette dernière parcelle a fait l'objet d'un lâcher d'*E. lopezi*. Le 22 septembre, 300 mâles et 300 femelles ont été lâchés en une seule fois au centre de la parcelle. Le rapport hôte/parasitoïde était alors de 390 cochenilles (tous stades confondus) par femelle d'*E. lopezi*. Les deux autres parcelles sont situées à Mantsoumba. Elles ont une superficie de 2500 m² chacune et sont plantées toutes les deux avec la variété "Oumbete". L'une (C) est âgée de 2 ans, l'autre (D) d'1 an.

L'étude s'est déroulée en 1986 durant les 2 mois et demi-3 mois (de septembre à décembre) qui correspondent à l'apparition puis au déclin des populations de la cochenille sur *Manihot esculenta*. Nous avons opéré des échantillonnages à intervalles à peu près constants d'1 semaine : à Kombé, 12 échantillonnages entre le 15 septembre et le 1^{er} décembre, à Mantsoumba, 15 échantillonnages dans la parcelle C entre le 10 septembre et le 15 décembre, et 14 dans la parcelle D entre le 7 octobre et le 8 janvier.

Les relevés climatiques (température, hygrométrie relative et pluviométrie) sont fournis par 2 stations météorologiques situées chacune à 3 km du lieu d'expérimentation (tab. 3.1).

tab. 3.1. Données mensuelles de la température, de l'hygrométrie relative, et des précipitations pendant la période d'étude, en 1986, à Kombé (3 mois) et à Mantsoumba (4 mois).

Kombé			
	Septembre	Octobre	Novembre
Température moyenne (°C)	25	26	26
Hygrométrie relative moyenne (%)	68	78	79
Pluviométrie (mm)	24	69	139

Mantsoumba

	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
Température moyenne (°C)	25	26	27	26
Hygrométrie relative moyenne (%)	76	75	77	84
Pluviométrie (mm)	0	60	104	194

L'unité d'échantillonnage est constituée de la partie foliée de la tige de manioc, c'est-à-dire des 10 à 30 cm de l'extrémité supérieure de la tige (apex). Une seule tige par plant est retenue et sur cette même tige une seule ramification lorsque la tige en comporte plusieurs (cas de la variété "Oumbete"). La méthode d'échantillonnage utilisée dérive de celle de Fabres (1981). L'opérateur choisit un premier apex à au moins 3 m de la bordure, puis il effectue un cheminement au hasard. Au bout de 5 pas il s'arrête, et prélève un autre apex. L'opérateur récolte ainsi de 10 à 30 apex, 30 lorsque les densités sont inférieures à 100 cochenilles / apex (en début et fin de pullulation notamment), moins et jusqu'à un minimum de 10 au-delà. Schulthess et al. (1989) ont en effet montré que la taille de l'échantillon à prélever dépend de la densité des cochenilles et de la saison à laquelle il est effectué (3 cas : saison sèche, fin de saison sèche ou saison des pluies). A la fin de la saison sèche qui correspond au début de la pullulation de la cochenille dans notre étude, les auteurs, pour un seuil de confiance $D = 0,3$ montrent qu'à partir de 10 cochenilles / apex un prélèvement de 20 apex est suffisant. Au fur et à mesure de leur récolte, les apex sont placés individuellement dans des sacs en polyéthylène. Ils sont ensuite conservés en chambre froide à 5°C.

Toutes les cochenilles provenant d'un même apex sont dénombrées sous la loupe binoculaire en mentionnant leur stade de développement - L1, L2, L3, femelle immature, femelle avec ovisac - et leur état : vivantes, mortes de mycose ou mortes parasitées (momies). Les larves et nymphes de coccinelles sont également dénombrées. Les momies pleines sont mises une à une en gélules. Après comptage, les apex sont placés en éclosoir afin d'obtenir les imagos des prédateurs ainsi qu'une évaluation du parasitisme en cours (cochenilles parasitées non encore momifiées au moment du comptage). Les parasitoïdes issus des momies et des éclosoirs sont répertoriés en nombre et en espèces. A part une espèce d'hyperparasite, *Chartocerus* sp, tous les parasitoïdes rencontrés au cours de l'étude sont solitaires; chaque individu issu d'un éclosoir correspond donc à une momie. Nous n'avons pas tenu compte des *Chartocerus* sp issus des éclosoirs. Les momies pleines n'ayant donné lieu à aucune émergence ont été prises en compte

dans le calcul du taux global de parasitisme (parasitoïdes + hyperparasites). Ce-dernier est calculé comme le rapport du nombre total de momies au nombre total de cochenilles (saines + parasitées) tous stades confondus. Les taux de parasitisme primaire et d'hyperparasitisme ont été calculés en faisant le rapport du nombre moyen d'*E. lopezi* ou d'hyperparasites sortis des momies et des éclosiers au nombre moyen d'imagos obtenus en totalité (*E. lopezi* + hyperparasites). Les moyennes du nombre de cochenilles par apex et du nombre total de momies (*E. lopezi* + hyperparasites) par apex sont données dans le texte avec leur erreur standard (s.e.). Les momies comptées sur chaque apex en provenance d'un même échantillon ont été ensuite regroupées pour en obtenir les imagos. De ce fait il n'a pas été possible de donner les erreurs standards des moyennes du nombre d'*E. lopezi* et d'hyperparasites pris séparément.

3.3.2 RESULTATS

Dynamique des populations de la cochenille et impact des agents biologiques (fig. 3.2)

La dynamique des populations de la cochenille (fig. 3.2) s'étend sur 2 mois et demi à Kombé, 3 mois à Mantsoumba, de septembre à décembre; elle se déroule en 2 phases :

- une phase de croissance des effectifs dont nous ne pouvons déterminer la durée exacte car le premier prélèvement s'est effectué dans toutes les parcelles alors que cette phase avait déjà commencé

- une phase de décroissance plus rapide que la phase de croissance ramène les effectifs à moins de 10 cochenilles / apex en 30 jours environ (parcelle A : 28 jours, B : 34 jours, D : 24 jours). La chute prématurée des effectifs dans la parcelle C, entraînant un allongement apparent de la phase de décroissance (69 jours), est due à un dessèchement des apex observé début octobre sous l'action conjuguée, très probablement, du stress hydrique et des cochenilles. En effet, lorsque la chute des effectifs s'est amorcée le 13 octobre, le manioc se trouvait en condition de sécheresse totale depuis 4 mois et demi; la première pluie marquant le retour de la saison des pluies à Mantsoumba est tombée le 23 octobre.

En dehors de la phase de pullulation (croissance + décroissance), des prélèvements mensuels de 50 apex dans la parcelle D, jusqu'à la pullulation suivante de 1987, ont montré que les densités de cochenille par apex sont quasiment nulles; on peut trouver une dizaine d'individus sur l'ensemble des 50 apex mais aucun des agents biologiques associés (parasitoïde, coccinelle, entomopathogène).

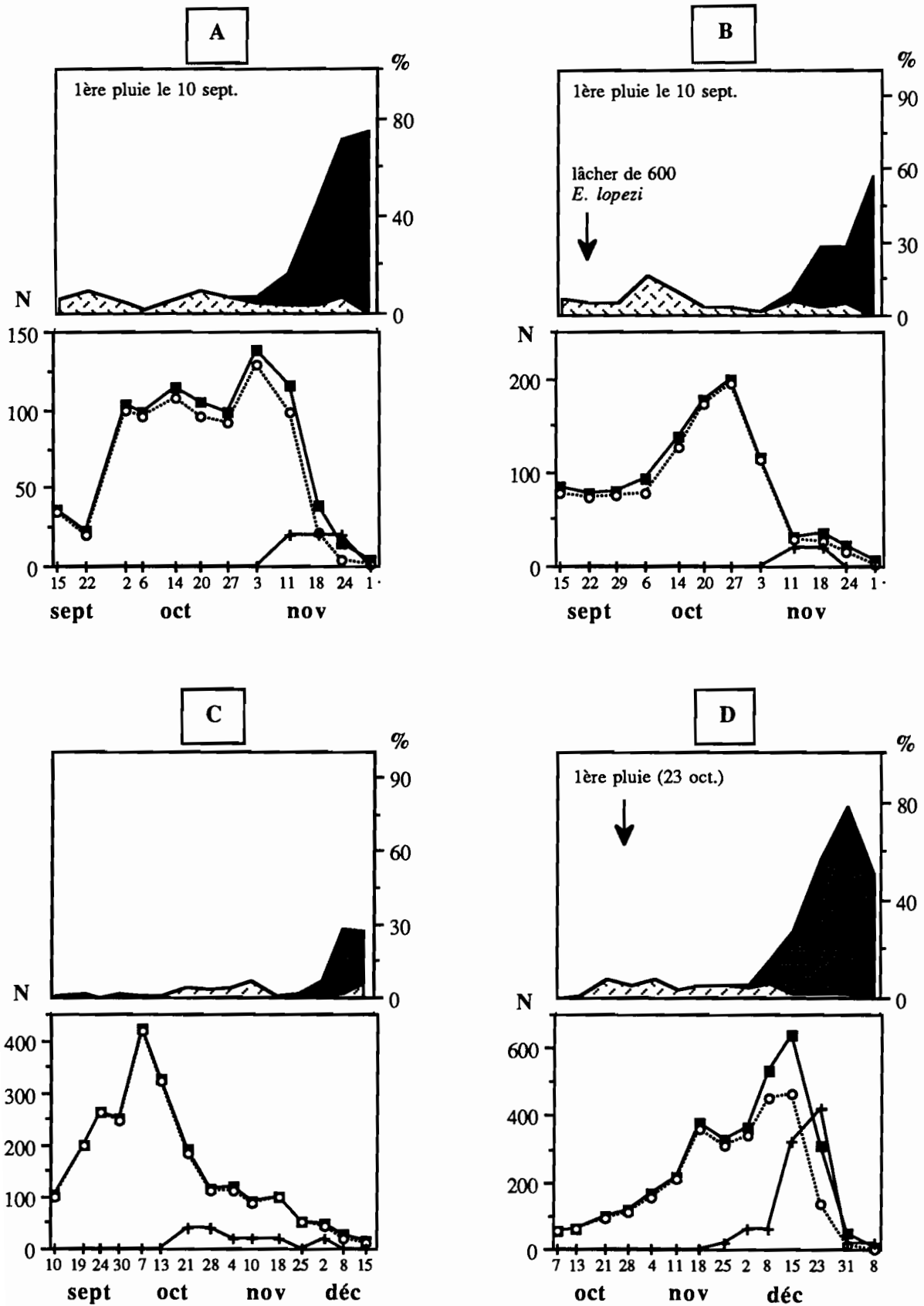


fig. 3.2. Dynamique des populations de la cochenille *P. manihoti*, du parasitoïde *E. lopezi* et de la coccinelle *E. flaviventris* dans 4 parcelles de manioc au Congo, en 1986. Pourcentages moyens, par apex, de cochenilles parasitées (▨) et mycosées (■) ; densités moyennes (N), par apex, des cochenilles saines (---○---), de la population totale des cochenilles = saines + parasitées + mycosées (—■—), et des coccinelles x 20 (—▲—). A et B : parcelles de Kombé échantillonnées entre le 15 septembre et le 1^{er} décembre. Dans la parcelle B, le 22 septembre, 600 imagos d'*E. lopezi* (50% de femelles) ont été lâchés. C et D : parcelles de Mantsoumba, échantillonnées du 10 septembre au 15 décembre (parcelle C) et du 7 octobre 1986 au 8 janvier 1987 (parcelle D).

Les densités maximales de cochenilles ont été 2 à 4 fois plus importantes à Mantsoumba qu'à Kombé : 138 ± 36 et 200 ± 64 cochenilles / apex à Kombé (parcelles A et B), 421 ± 82 et 640 ± 52 à Mantsoumba (parcelles C et D). Ces densités ont été atteintes environ 50 jours après la première précipitation de la saison des pluies dans les 2 localités. La première pluie est survenue le 10 septembre à Kombé et le pic de cochenilles le 3 novembre dans la parcelle A, et le 27 octobre dans la parcelle B. A Mantsoumba, la première pluie est survenue le 23 octobre et le pic de cochenilles le 15 décembre dans la parcelle D (nous ne tenons pas compte de la parcelle C pour les raisons invoquées plus haut dans le texte). Par ailleurs, le pic de cochenilles a été atteint à Mantsoumba (parcelle D) environ 45 jours plus tard qu'à Kombé (49 jours plus tard par rapport à la parcelle A et 42 jours par rapport à la parcelle B). Il est à noter que ce décalage dans le temps correspond aux 43 jours qui ont séparé la première pluie de Kombé de celle de Mantsoumba.

Les agents biologiques qui sont intervenus dans la dynamique des populations de la cochenille sont, le parasitoïde primaire *E. lopezi* (et ses hyperparasites), l'entomopathogène *Neozygites fumosa* Remaudière et Keller (Zygomycètes, Entomophthorales) et la coccinelle prédatrice *Exochomus flaviventris* Mader (Col., Coccinellidae). *E. lopezi* a été présent dans les 4 parcelles pendant toute la durée de la pullulation de la cochenille. Dans les parcelles qui n'ont pas fait l'objet de lâcher, les nombres maximaux de momies par apex ont été compris entre 8 ± 2 (le 21 octobre, parcelle C) et 31 ± 9 (le 8 décembre, parcelle D), les taux de parasitisme maximaux entre 7% (6 ± 3 momies pour 93 ± 20 cochenilles, le 10 novembre, parcelle C) et 9% (9 ± 2 momies pour 105 ± 28 cochenilles le 20 octobre, parcelle A). Dans la parcelle B, 2 semaines après le lâcher d'*E. lopezi*, le 6 octobre, nous avons obtenu un maximum de 15 ± 5 momies / apex et un taux de parasitisme maximal de 16% (15 ± 5 momies pour 92 ± 18 cochenilles). Le nombre de momies / apex est resté maximal pendant 8 jours (12 ± 5 momies / apex au prélèvement suivant, le 14 octobre) puis retombé le 20 octobre à la valeur de 6 ± 2 momies / apex qui était celle d'avant le lâcher, le 15 septembre. Les différences entre chacune des 2 valeurs du pic (15 et 12 momies / apex) et celle d'avant le lâcher (6 momies / apex) ne sont pas significativement différentes ($t_{48[15-6]} = 1,17$ et $t_{45[12-6]} = 0,98$; $p > 0,05$). Cependant, la coïncidence du pic de parasitisme survenu 14-22 jours après le lâcher avec les durées de développement du parasitoïde obtenues en laboratoire, 15 jours (Biassangama & al., 1988), 17 jours (Giordanengo & Nénon b, sous presse; Löhr, Varela & Santos, 1989) et 18 jours (Odebiyi & Bokonon-Ganta, 1986), permet de penser que le pic de parasitisme observé est probablement la conséquence du lâcher.

A la différence du parasitoïde, l'entomopathogène et la coccinelle n'ont été présents que durant une période limitée de la pullulation de la cochenille (7 à 44 jours) qui correspond à peu près à sa phase de décroissance. Dans les parcelles A, B et C les coccinelles n'ont pas dépassé le maximum de 1 à 2 larves et nymphes par apex. Dans la parcelle D, le 23 décembre, elles ont atteint l'effectif maximal enregistré avec 21 ± 3 larves et nymphes par apex. Les pourcentages

maximums de cochenilles mortes de mycose ont été compris entre 26% (7 ± 2 sur 27 ± 5) le 8 décembre dans la parcelle C et 76% (38 ± 10 pour 50 ± 11) le 31 décembre dans la parcelle D.

L'impact du parasitisme et de la mycose sur la dynamique des populations de la cochenille peut être estimé en comparant, pour chaque date d'échantillonnage, le nombre total de cochenilles (saines + parasitées + mycosées) au nombre de cochenilles saines. Ces deux nombres ne diffèrent significativement que les 15 et 23 décembre dans la parcelle D : par apex, 640 ± 52 cochenilles au total et 464 ± 37 saines le 15 décembre ($t_{18} = 3,05$; $p < 0,005$), 308 ± 32 au total et 135 ± 20 saines le 23 décembre ($t_{18} = 2,18$; $p < 0,05$). La différence entre effectifs totaux et sains à ces 2 dates est due, comme l'a déjà montré Le Rü (1986), à la mortalité exercée par la mycose sur les populations du ravageur (163 ± 13 et 166 ± 17 cochenilles mortes de mycose / apex les 15 et 23 décembre respectivement). Dans aucune des parcelles le parasitisme n'a influé significativement sur les effectifs de la cochenille. La coccinelle dans la parcelle D a probablement été un facteur de mortalité non négligeable de *P. manihoti* bien qu'impossible à quantifier ici.

Evaluation de l'hyperparasitisme (fig. 3.3)

Nous avons récolté 8 espèces d'hyperparasites indigènes à partir des cochenilles parasitées par *E. lopezi*. Les 8 espèces ont été présentes ensemble dans chacune des parcelles. *Prochiloneurus agyptiacus* Mercet (Encyrtidae) et *Chartocerus* sp (Signiphoridae) ont compté pour 80 à 100% du nombre total d'hyperparasites, *Tetrastichus* sp (Eulophidae) et *Pachyneuron* sp (Pteromalidae) pour 4 à 20% , le reste étant représenté par un Aphelinidae, *Marietta javensis* Howard et 3 Encyrtidae, *Cheiloneurus cyanonotus* Waterston, *Prochiloneurus pulchellus* Silvestri (= *insolitus* Alam) et *Prochiloneurus bolivari* Mercet. Cette dernière espèce n'est pas mentionnée par Biassangama & Moussa (1987) dans leur inventaire des parasites d'*E. lopezi* au Congo.

La figure 3.3 représente les pourcentages d'*E. lopezi* et d'hyperparasites obtenus à partir des momies ayant donné lieu à une émergence. Les dates pour lesquelles ces données manquent sur les graphiques correspondent à l'absence de momies ou au fait que les momies récoltées n'ont donné lieu à aucune émergence (du 11 au 24 novembre pour les parcelles A et B, les 2 et 8 décembre pour la parcelle C, le 31 décembre pour la parcelle D). Les pourcentages maximaux d'hyperparasitisme ont été compris, sur l'ensemble des 4 parcelles, entre 67 et 100% : 2 momies hyperparasitées pour 3 momies / apex le 28 octobre (parcelle C) et 2 momies hyperparasitées pour 2 momies / apex le 23 décembre (parcelle D). Dans la parcelle B, 2-3 semaines après le lâcher, le pic de parasitisme dont nous avons parlé précédemment a été constitué pour 90 et 89% d'hyperparasites : respectivement 9 et 8 momies hyperparasitées pour 10 et 9 momies / apex les 6 et 14 octobre.

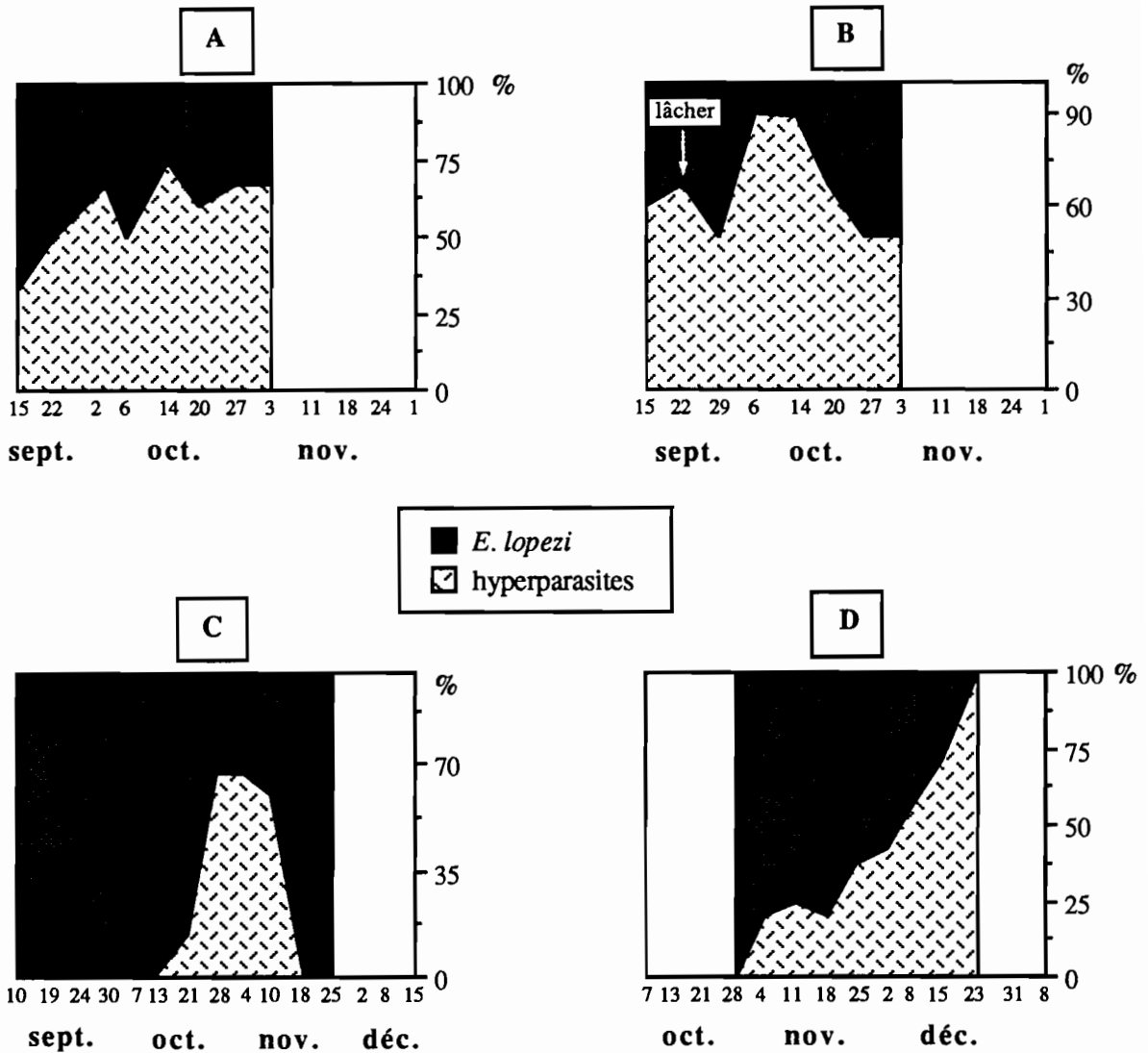


fig. 3.3. Dynamique des populations du parasitoïde primaire *E. lopezi* et de ses hyperparasites dans 4 parcelles de manioc au Congo, en 1986.

Pourcentages moyens, par apex, de cochenilles parasitées par *E. lopezi* (■) et hyperparasitées (▨). A et B : parcelles de Kombé. Dans la parcelle B, le 22 septembre, 600 imagos d'*E. lopezi* (50% de femelles) ont été lâchés. C et D : parcelles de Mantsoumba. Les dates pour lesquelles les données manquent correspondent à un nombre de momies égal à 0 ou à l'avortement de toutes les momies récoltées (du 11 au 24 novembre dans les parcelles A et B, les 2 et 8 décembre pour la parcelle C, le 31 décembre pour la parcelle D).

3.4 DISCUSSION-CONCLUSION

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel d'*E. lopezi*

Löhr, Varela & Santos (1989) ont déterminé le taux intrinsèque d'accroissement naturel d'*E. lopezi* à 5 températures entre 20 et 30°C, le maximum étant obtenu à 27°C. A cette température ils trouvent une longévité des femelles de 9 jours et une fécondité totale de 42 momies, d'où un taux net de reproduction (R_0) pratiquement 10 fois inférieur au notre, un temps de génération réduit de 14 jours et un taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) de 0,166 au lieu de 0,213 dans notre étude (tab. 3.2). Plusieurs facteurs permettent d'expliquer en partie ces différences. La densité d'hôtes utilisée par Löhr, Varela & Santos a été de 10 cochenilles par femelle et par jour. Or, nous avons montré au chapitre 2 que la densité de l'hôte (x) entre 8 et 30 est reliée de façon linéaire au nombre d'oeufs pondus (y) par le parasitoïde ($y = 0,608 x + 0,932$). Pour une densité de 10 cochenilles, le nombre moyen d'oeufs pondus est voisin de 7 soit pratiquement 3 fois inférieur à celui pondus à la densité de 30 cochenilles. Par ailleurs, ces auteurs ont estimé la fécondité d'*E. lopezi* à partir du nombre de momies formées et non comme nous l'avons fait à partir du nombre d'oeufs pondus. Le calcul a montré, sur la base de nos résultats, que la valeur du r_m ne varie que de 2,4% selon que l'un ou l'autre des deux critères d'évaluation de la fécondité est pris en compte. Cette variation a été plus importante dans l'étude de Löhr, Varela & Santos puisqu'environ 38% des oeufs sont perdus du fait du superparasitisme à une densité de 8 cochenilles et seulement 12% à une densité de 30 (cf chapitre 2). Comme l'ont montré Bhatt et Singh (1989) sur l'Aphelinidae *Trioxys indicus* Subba Rao et Sharma, la fécondité et la longévité du parasitoïde ont pu être influencées par la plante hôte, à savoir *M. esculenta* dans l'étude de Löhr, Varela et Santos, et *T. triangularae* dans notre étude. Enfin, il est possible de suggérer une origine différente des parasitoïdes, les études ayant pu porter sur deux écotypes d'une même espèce (Aeschlimann & Carl, 1987). Ainsi, Ruberson et al. (1989) obtiennent des taux intrinsèques d'accroissement naturel différents sur deux écotypes de l'Eulophidae *Edovum putleri* Grissell. Löhr, Varela & Santos ont travaillé sur des spécimens d'*E. lopezi* originaires du Brésil. Notre étude a porté sur des individus récoltés au Congo, issus de parents introduits 6 ans plus tôt et dont l'origine n'est pas connue avec précision (Paraguay, Bolivie, Brésil? cf Herren & Lema, 1982; Herren et al., 1987). Que les deux écotypes aient été différents ou pas à l'origine, le phénotype du parasitoïde a également pu être modifié en réponse à des caractéristiques (biotiques et abiotiques) de son nouvel environnement différentes de celui d'origine.

Le taux net de reproduction (R_0) que nous avons obtenu chez *E. lopezi* est 1,5 à 1,8 fois inférieur à celui de *P. manihoti* mentionné dans la littérature, le temps de génération légèrement inférieur. Les taux intrinsèques d'accroissement naturel du parasitoïde et de la cochenille sont sensiblement du même ordre de grandeur (tab. 3.2).

tab. 3.2. Comparaison du taux net de reproduction (R_0), du temps de génération (T) et du taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) d'*E. lopezi* et de *P. manihoti* pour des températures voisines de 26°C.

		R_0 (♀/♀/génération)	T (jours)	r_m (♀/♀/j)
<i>E. lopezi</i>	26°C, 64% H.R. (Iziqel)	269,9	33,9	0,213
	27°C, 60% H.R. (Löhr et al., 1989)	24,6	19,6	0,166
<i>P. manihoti</i>	27°C, 72% H.R. (Lema & Herren, 1985)	443,2	32,9	0,2
	28°C, 65-95% H.R. (Schulthess et al., 1987)	485,7	36,5	0,183
	25°C, 75% H.R. (Le Ru & Fabres, 1987)	412	40,9	0,147

Le fait que le taux intrinsèque d'accroissement naturel du parasitoïde semble voisin de celui de la cochenille est particulièrement intéressant car parmi les critères qui peuvent faire d'un parasitoïde un auxiliaire efficace en lutte biologique, un taux intrinsèque d'accroissement naturel supérieur ou égal à celui de son hôte est l'un des plus importants (Huffaker et al., 1976; van Lenteren & Woets, 1988; Bigler, 1989). Cependant si l'on compare, pour chaque température utilisée, les résultats obtenus par Löhr, Varela & Santos chez *E. lopezi*, à ceux disponibles dans la littérature pour *P. manihoti* aux mêmes températures, on s'aperçoit que le taux intrinsèque d'accroissement naturel du parasitoïde est à chaque fois inférieur à celui de la cochenille (tab. 3.3).

tab. 3.3. Comparaison des taux intrinsèques d'accroissement naturel (r_m) d'*E. lopezi* et de *P. manihoti* à différentes températures.

		température °C			
		20	25	27	30
<i>E. lopezi</i>	Löhr et al. (1989)	0,056	0,106	0,166	0,145
	Iheagwam (1981)	-	0,149	-	-
<i>P. manihoti</i>	Lema & Herren (1985)	0,1	-	0,2	0,2
	Le Rü & Fabres (1987)	0,09	0,147	-	0,214
	Schulthess et al. (1987)	0,062	-	-	-

Dynamique des populations de la cochenille et impact du parasitoïde

L'étude a montré que la pullulation des cochenilles s'est produite durant les 3 premiers mois de la saison des pluies. Le Rü et al. (sous presse) montrent que cette situation est la plus fréquente au Congo. De plus le retour des pluies semble jouer le rôle de déclencheur dans l'initiation de la pullulation, très probablement en provoquant des modifications de la physiologie du manioc perceptibles par le ravageur et favorables à son développement (Le Rü et al., sous presse).

Par ailleurs, les 7 à 16% de parasitisme développés par *E. lopezi* 4 ans après son introduction au Congo, n'ont pas affecté significativement la dynamique des populations de *P. manihoti*. Mais le taux de parasitisme ne mesure que la mortalité occasionnée par le parasitoïde du seul fait de sa reproduction (momies). D'autres facteurs de mortalité tels que la piqûre nutritionnelle et la mutilation (insertion de l'ovipositeur) doivent être pris en compte (Neuenschwander & Madojemu, 1986; Löhr & al., 1988; Iziquel & al., 1988). Les cochenilles tuées par l'un ou l'autre de ces 2 facteurs ne sont plus ancrées au végétal par leurs stylets et peuvent vraisemblablement en tomber facilement. Ceci expliquerait pourquoi on ne les retrouve pas sur les apex lors du comptage au laboratoire. Van Driesche & al. (1987) proposent de corriger le taux de parasitisme (X), calculé à partir du nombre de momies, à l'aide de l'expression suivante :

$$Y = X \cdot (1-b)^{-1} \cdot (1-a)^{-1}$$

où (Y) est le taux de parasitisme corrigé, et (a) et (b) les taux de mortalité dûs, respectivement, à la piqûre nutritionnelle et à la mutilation. En prenant : (X) = 7 à 16% (données de l'étude), (a) = 9% (cf chapitre 2), (b) = 11 à 34% (Neuenschwander & Madojemu, 1986), on obtient un taux de parasitisme corrigé (Y) de 9 à 27%. Ces valeurs demeurent faibles par comparaison avec les taux de parasitisme (non corrigés) annoncés pour des études au champ d'autres couples hôte/parasitoïde introduit : 69 à 94% de parasitisme par l'Aphelinidae *Encarsia opulenta* Silvestri au détriment de l'aleurode des citrus *Aleurocanthus woglumi* Ashby au Texas (Summy & al., 1985), jusqu'à 90% de parasitisme développé par le Braconidae *Aphidius ervi* Haliday sur le puceron de la luzerne *Acyrtosiphon kondoi* Shinji en Australie (Milne & Bishop, 1987), 86 à 98% des larves du Noctuidae *Mythimna separata* Walker parasitées par le Braconidae *Cotesia ruficrus* Haliday sur Maïs en Nouvelle-Zélande (Burgess, 1987). L'Encyrtidae *Gyranusoidea tebygi* Noyes introduit en Afrique pour lutter contre la cochenille du manguier occasionnait, 4 mois après son apparition au Congo, 50 à 90% de parasitisme à son hôte qui se maintient depuis à des niveaux de densité très faibles (Matokot, comm. pers.).

Influence de l'hyperparasitisme sur l'efficacité d'*E. lopezi*

Dans les 4 parcelles les taux maxima d'hyperparasitisme ont été compris entre 70 et 100%. *E. Lopezi* est hyperparasité dans des proportions similaires, jusqu'à 80%, dans le Bas-Zaïre, zone écologique proche de celle de notre étude (Hennessey & Muaka, 1987), et seulement à 20% au Nigéria (Neuenschwander & Hammond, 1988). Certaines études, revues par Sullivan (1988), tendent à montrer que les hyperparasites peuvent être bénéfiques aux populations du parasitoïde primaire car ils constituent dans la chaîne alimentaire un niveau trophique supplémentaire qui augmente la stabilité du système hôte-parasitoïde. Les populations du parasitoïde primaire se trouvent ainsi empêchées d'atteindre un maximum qui risquerait d'être suivi d'un effondrement brutal et prématuré par raréfaction relative de l'hôte. Dans le cas de notre étude, bien qu'il soit difficile de se prononcer au regard du faible nombre de parcelles étudiées, on a pu constater qu'à Kombé les fluctuations d'abondance d'*E. lopezi* ont montré très peu d'amplitude tout au long de la saison avec des densités oscillants autour de 1 à 2 momies par apex. On pourrait voir là l'expression du rôle "régulateur" des hyperparasites sur les populations du parasitoïde primaire. A Mantsoumba par contre, les variations d'abondance d'*E. lopezi* ont présenté une grande amplitude. Elles se sont produites sous forme d'un pic allant de 0 à 6 momies par apex dans la parcelle C et de 0 à 12 dans la parcelle D. Indépendamment de leur éventuel rôle stabilisateur sur les variations d'abondance du parasitoïde primaire, la plupart des

auteurs tiennent les hyperparasites pour néfastes à un parasitoïde utilisé en lutte biologique, et leur action d'autant plus nuisible que les taux d'hyperparasitisme sont élevés (Luck et al., 1981). Cependant Barclay et al. (1985), dans le cas particulier de lâchers inondatifs, montre que les hyperparasites n'ont pas d'influence sur les facultés de contrôle d'un ravageur par un auxiliaire. Horn (1989) observe que les hyperparasites se concentrent dans les colonies du ravageur de type "épidémiques" c'est-à-dire n'étant plus contrôlées par le parasitoïde primaire. Par conséquent dans ces colonies l'impact des hyperparasites sur la dynamique des populations du parasitoïde primaire est faible. L'auteur fait néanmoins remarquer que l'hyperparasitisme a pour effet de réduire l'émigration des parasitoïdes depuis les colonies de fortes densités du ravageur vers celles de plus faibles densités, et par là-même limite l'efficacité de l'auxiliaire. Un mécanisme similaire est probable chez *E. lopezi* car Neuenschwander & Hammond (1988) ont trouvé une relation de densité dépendance entre les hyperparasites et le parasitoïde primaire.

En conclusion, les résultats exposés dans ce chapitre ont montré que dans les conditions contrôlées du laboratoire *E. lopezi* semblait posséder un taux intrinsèque d'accroissement naturel semblable à celui de son hôte. Cependant en conditions naturelles, au Congo, il n'a pas affecté significativement la dynamique des populations de la cochenille lors de la pululation de 1986. Les forts taux d'hyperparasitisme dont il a été victime ont pu constituer un facteur limitant l'accroissement de ses populations.

CONCLUSION GENERALE

L'utilisation d'*E. lopezi* dans la lutte contre la cochenille du manioc correspond à la méthode de lutte biologique "classique" ou méthode du lâcher inoculatif (van Lenteren, 1986). Dans ce cas précis, plusieurs auteurs ont tenté de dégager les caractéristiques qu'un auxiliaire devrait posséder pour se révéler efficace à l'encontre d'un ravageur. Malgré des divergences (Hokkanen, 1985), un certain nombre de critères reviennent couramment (Huffaker et al., 1976; Messenger et al., 1976; Hokkanen, 1985; van Lenteren, 1986; Bigler, 1989). Parmi ceux-ci figurent :

- 1) la spécificité,
- 2) une bonne capacité de recherche de l'hôte et de son habitat; cette dernière conditionnant l'aptitude du parasitoïde à la dispersion,
- 3) la capacité discriminatoire,
- 4) l'adéquation hôte-parasitoïde,
- 5) le synchronisme saisonnier et avec le développement de l'hôte, l'aptitude à survivre en dehors des pullulations,
- 6) un taux intrinsèque d'accroissement naturel supérieur ou égal à celui de l'hôte,
- 7) la densité dépendance.

La spécificité d'*E. lopezi* à l'égard de *P. manihoti* n'est pas absolue. Boussienguet & Neuenschwander (1989) l'ont retrouvé au Gabon sur une autre Pseudococcidae forestière, *Phenacoccus parvus* (= *surinamensis*) Morrison. Cependant, les études publiées ailleurs, notamment au Nigeria (Neuenschwander et al., 1987) et au Congo (Biassangama et al., 1989), ne font pas état de cette espèce et mentionnent *E. lopezi* uniquement sur *P. manihoti*.

Nadel & van Alphen (1987) ont montré que le parasitoïde est guidé dans la recherche de l'habitat de l'hôte par une synomone qu'émet le plant de manioc en réponse à la présence de

cochenilles. L'émission d'une substance par toute la plante et pas seulement par la cochenille permet une meilleure détection des faibles densités d'hôtes et une localisation à plus longue distance. Une fois le parasitoïde sur le plant, la recherche se concentre dans les zones où il rencontre la cire laissée par les cochenilles (Langenbach & van Alphen, 1986), cette cire étant la source d'une kairomone spécifiquement perçue par *E. lopezi* (Langenbach & van Alphen, non publié in van Alphen et al., 1989). L'efficacité du parasitoïde à repérer l'habitat de l'hôte peut expliquer sa grande faculté de dispersion. Nous avons déjà mentionné en introduction générale que Neuenschwander et al. (sous presse), 7 ans après les premiers lâchers, retrouvaient *E. lopezi* dans 22 pays d'Afrique Centrale et Occidentale sur une superficie évaluée à 1,5 millions de km².

De même que Kraaijeveld et van Alphen (1986) nous avons démontré qu'*E. lopezi* possède une capacité discriminatoire. Avec le mécanisme de résorption des oeufs et la réaction de défense de l'hôte, elle concourt à limiter l'incidence du superparasitisme (chapitre 2).

L'encapsulation d'un parasitoïde par son hôte représente une mesure du degré d'adéquation entre les deux organismes (Carton, 1984; Carver & Sullivan, 1988). D'après nos résultats, selon que le parasitisme est solitaire ou grégaire, 2 à 10 % des cochenilles à 26°C parviennent à encapsuler la totalité des parasitoïdes qu'elles contiennent. Sullivan et Neuenschwander (1988) rapportent des taux semblables à 28°C et concluent que l'encapsulation n'entrave pas l'efficacité du parasitoïde, au contraire de Giordanengo & Nénon a (sous presse) qui trouvent des taux proches de 30% à 26°C. De telles différences dans les résultats ne pouvant s'expliquer par le facteur température suggèrent plutôt l'existence d'écotypes au sein de l'espèce *P. manihoti* et/ou *E. lopezi* (Giordanengo & Nénon a, sous presse).

Nous avons montré avec Löhr, Santos & Varela (1989) que le parasitoïde synchronise son développement sur celui de l'hôte. Nous avons vu également qu'au champ *E. lopezi* apparaît dès le début de la gradation de la cochenille, assurant ainsi le synchronisme saisonnier de l'hôte et du parasitoïde. Cela suppose la présence de réservoirs de cochenilles permettant la survie du parasitoïde en dehors des phases de pullulation du ravageur. Au Congo, ces réservoirs existent sur *Manihot dichotoma*, un hybride de *M. esculenta* et *M. glaziovii* au port arbustif, dont les racines ne tubérisent pas. Planté en bordure des habitations et utilisé pour son feuillage, il habrite toute l'année des colonies de *P. manihoti* et de ses ennemis naturels.

Pour des conditions de température semblables à celles qui règnent pendant les 3 à 4 mois que dure la gradation des cochenilles au champ, nous avons trouvé un taux intrinsèque d'accroissement naturel d'*E. lopezi* semblable à celui de la cochenille.

A partir de données de terrain, une relation de densité dépendance a été mise en évidence par Hammond & Neuenschwander (sous presse) pour des densités inférieures à 10 cochenilles par apex. Au-delà, la densité dépendance disparaît bien que Hammond (1988) constate une aggrégation des parasitoïdes sur les fortes densités d'hôtes. Van Lenteren & Woets (1988) font

remarquer que le critère "densité dépendance" est l'objet d'une controverse, celui-ci n'étant probablement pas une condition nécessaire pour qu'un auxiliaire se révèle efficace.

Les résultats rapportés ci-dessus, pour la plupart issus d'études menées en laboratoire, confèrent à *E. lopezi* plusieurs des caractéristiques d'un bon auxiliaire. Mais les critères d'évaluation d'un parasitoïde définis à partir de l'étude de certains cas n'ont pas forcément une portée générale pour toutes les espèces dans toutes les situations (Mackauer & van den Bosch, 1973; Messenger et al., 1976). Par ailleurs, la question demeure de savoir dans quelle mesure les qualités déterminées en laboratoire permettent de présager de l'efficacité de l'auxiliaire en conditions naturelles (Bigler, 1989). Pour Greathead (1986), l'étape du champ demeure décisive et ses résultats ne peuvent être anticipés avec certitude. Au Nigéria, une tentative de modélisation (Gutierrez et al., 1988) et des études de terrain ont démontré l'efficacité d'*E. lopezi*. Ces dernières ont consisté en un suivi de la dynamique des populations de la cochenille depuis l'introduction du parasitoïde (Neuenschwander et al., 1989 a; Hammond & Neuenschwander, sous presse) ou en des expériences d'exclusion (Neuenschwander et al., 1986). Les résultats obtenus au Congo en 1986 ont montré que le parasitoïde n'avait pas influé significativement la dynamique des populations de *P. manihoti* et que de forts taux d'hyperparasitisme (70 à 100%) pouvaient en être une des raisons (chapitre 3, Iziquel & Le Ru, 1989). De plus, le Congo étant le seul pays pour lequel nous disposons de données quantifiées avant l'introduction d'*E. lopezi*., Le Rü et al. (sous presse) montrent que l'abondance du ravageur au cours des pullulations est relativement constante depuis 1979, année des premières études réalisées par Fabres (1981 a et b), 3 ans avant l'introduction du parasitoïde.

Nénon & Ndoye (comm. pers.) ont observé, au Sénégal, d'importants dégâts liés à la cochenille. Neuenschwander et al. (sous presse) signalent que de fortes pullulations du ravageur persistent également dans le sud-ouest du Nigéria, la Sierra-Leone, le Togo et le Malawi. Les auteurs expliquent cette situation par un certain nombre de facteurs agronomiques comme le stress hydrique en relation avec la nature du sol, l'absence de paillage et le manque de rotation dans les cultures. En ce qui concerne l'équation cochenille égal ravageur de saison sèche, Le Rü et al. (sous presse) montrent qu'au Congo la gradation de la cochenille se produit le plus souvent, non pas au cours de la saison sèche mais en début de saison des pluies, et elle débute avec le retour des précipitations, c'est-à-dire au moment même où le manioc reprend de la vigueur. Par ailleurs, les plus fortes densités de cochenilles ont été obtenues dans les parcelles présentant le meilleur état phytosanitaire (absence de maladies telles que la bactériose ou la mosaïque) indépendamment semble-t-il de la nature du sol (sableuse à Kombé, argileuse à Mantsoumba). De plus, le sarclage des parcelles est régulièrement pratiqué à Kombé et à Mantsoumba; les mauvaises herbes laissées à même le sol constituent une forme de paillage.

Certains facteurs sont connus pour influencer la dynamique des populations de *P. manihoti* : la température (Le Rü & Fabres, 1987), la fréquence et l'abondance des pluies

(Le Rü & Iziquel, sous presse), l'Entomophthorale *Neozygites fumosa* (Le Rü, 1986), le mécanisme de la capacité limite (Fabres, 1989). Mais aucun d'eux ne semble pouvoir expliquer, du moins directement, en ce qui concerne la température et la pluie, les disparités observées dans la répartition et l'abondance du ravageur d'un biotope à un autre. Sur ce point l'étude des interrelations manioc-cochenille, devrait apporter des éléments de réponse. Elle permettrait d'accroître notre connaissance des facteurs clés de la régulation de *P. manihoti* en Afrique, de mieux cerner les limites, aujourd'hui reconnues, à l'efficacité d'*E. lopezi*, tout en débouchant sur des méthodes de lutte complémentaires pouvant inclure, entre autres, la modification de certaines pratiques culturales (Neuenschwander et al., sous presse).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aeschlimann, J.P. 1969. Contribution à l'étude de trois espèces d'Eulophides (Hymenoptera : Chalcidoidea) parasites de la Tordeuse grise du Mélèze, *Zeiraphera diniana* Guénée (Lepidoptera : Tortricidae) en Haute - Engadine. *Entomophaga* 14 : 261-319.
- Aeschlimann, J.P. & K.P. Carl, 1987. Les tactiques curatives à l'aide d'ennemis naturels. In : Protection intégrée : quo vadis?, V. Delucchi (ed.), "Parasitis 86", pp 167-192.
- van Alphen, J.J.M., M.J. van Dijken & J.K. Waage, 1987. A functional approach to superparasitism : host discrimination needs not be learnt. *Netherlands J. Zool.* 37 : 167-179.
- van Alphen, J.J.M. & H.W. Nell, 1982. Superparasitism and host discrimination by *Asobara tabida* Nees (Braconidae : Alysiinae), a larval parasitoid of Drosophilidae. *Neth. J. Zool.* 32 : 232-260.
- van Alphen, J.J.M., P. Neuenschwander, M.J. van Dijken, W.N.O., Hammond & H.R. Herren, 1989. Insect invasions : the case of the cassava mealybug and its natural enemies evaluated. *The Entomologist* 108 : 38-55.
- Antolin, M.F. & R.L. Williams, 1989. Host feeding and egg production in *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera : Pteromalidae). *Fla. Entomol.* 72 : 129-134.
- van den Assem, J., J.J.A. van Iersel & R.L. Los-den Hartogh, 1989. Is being large more important for female than for male parasitic wasps ? *Behaviour* 108 : 160-195.
- Bakker, K., J.J.M. van Alphen, F.H.D. van Batenburg, N. van der Hoeven, H.W. Nell, W.T.F.H. van Strien-van Liempt & T.C.J. Turlings, 1985. The function of host discrimination and superparasitization in parasitoids. *Oecologia* 67 : 572-576.
- Barclay, H.J., I.V. Otvos & A.J. Thomson, 1985. Models of periodic inundation of parasitoids for pest control. *Can. Ent.* 117 : 705-716.
- Bartlett, B.R., 1964. Patterns in the host-feeding habit of adult parasitic Hymenoptera. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 57 : 344-350.

- Bhatt, N. & R. Singh, 1989. Bionomics of an aphidiid parasitoid *Trioxys indicus*. 30. Effect of host plants on reproductive and development factors. Biol. Agric. Horticulture 6 : 149-157.
- Biassangama, A., G. Fabres & J.P. Nénon, 1988. Parasitisme au laboratoire et au champ d' *Epidinocarsis (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., B. Le Rü, Y. Izique, A. Kiyindou & A.S. Bimangou, 1989. L'entomocénose inféodée à la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae), au Congo, cinq ans après l'introduction d'*Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae). Anns. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 25 : 315-320.
- Biassangama, A & J.B. Moussa, 1987. Les parasites d' *Epidinocarsis (Apoanagyrus) lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae) au Congo. Agron. Trop. 42 : 301-304.
- Bigler, F., 1989. Quality assessment and control in entomophagous insects used for biological control. J. Appl. Entomol. 108 : 390-400.
- Birch, L.C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. J. Anim. Ecol. 17 : 15-26.
- Blumberg, D., 1988. Encapsulation of eggs of the encyrtid wasp, *Metaphycus swirskii*, by the hemispherical scale, *Saissetia coffeae* : effects of host age rearing temperature. Entomol. exp. appl. 47 : 95-99.
- Blumberg, D. & P. De Bach, 1981. Effects of temperature and host age upon the encapsulation of *Metaphycus stanleyi* and *Metaphycus helvolus* eggs by brown soft scale *Coccus hesperidum*. J. Invertebr. Pathol. 37 : 73-79.
- Boussienguet, J. & P. Neuenschwander, 1989. Le complexe entomophage de la cochenille du manioc en Afrique. 3. Clé annotée pour la détermination des hyménoptères parasitoïdes associés à ce ravageur. Revue Zool. afr. 103 : 395-403.
- Burgess, E.P.J., 1987. Population dynamics of *Mythimna separata* and its parasitoid, *Cotesia ruficrus*, on maize in New Zealand. New Zealand. J. of Agric. Res. 30 : 203-208.
- Carton, Y., 1984. Analyse expérimentale de trois niveaux d'interactions entre *Drosophila melanogaster* et le parasite *Leptopilina bouvardi* (sympatrie, allopatrie, xénopatrie). Génét. Sél. Evol. 16 : 417-430.
- Carver, M. & D.J., Sullivan, 1988. Encapsulative defense reactions of aphids (Hemiptera : Aphididae) to insect parasitoids (Hymenoptera : Aphidiidae and Aphelinidae) (Minireview). In : Ecology and Effectiveness of Aphidophaga, E. Niemczyk & A.F.G. Dixon (eds.), pp 299-303.
- Charnov, E.L., R.L., Los-den Hartogh, W.T., Jones et J. van den Assem, 1981. Sex-ratio evolution in a variable environment. Nature 289 : 27-33.
- Cox, J.M. & D.J. Williams, 1981. An account of cassava mealybugs (Hemiptera : Pseudococcidae) with a description of a new species. Bull. ent. Res. 71 : 247-258.
- De Bach, P., 1943. The importance of host-feeding by adult parasites in the reduction of host populations. J. econ. Ent. 36 : 647-658.
- Debolt, J.W., 1989. Encapsulation of *Leiophron uniformis* by *Lygus lineolaris* and its relationship to host acceptance behavior. Entomol. exp. appl. 50 : 87-95.

- van Dijken, M.J., J.J.M. van Alphen & P. van Stratum, 1989. Sex allocation in *Epidinocarsis lopezi* : local mate competition. Entomol. exp. appl. 52 : 249-255.
- van Driesche, R.G., 1988. Field levels of encapsulation and superparasitism for *Cotesia glomerata* (L.) (Hymenoptera : Braconidae) in *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera : Pieridae). J. Kansas Entomol. Soc. 61 : 328-331.
- van Driesche, R.G., A. Bellotti, C.J. Herrera & J.A. Castillo, 1986. Encapsulation rates of two encyrtid parasitoids by two *Phenacoccus* spp of cassava mealybugs in Colombia. Entomol. exp. appl. 42 : 79-82.
- van Driesche, R.G., A. Bellotti, C.J. Herrera & J.A. Castillo, 1987. Host-feeding and ovipositor insertion as sources of mortality in the mealybug *Phenacoccus herreni* caused by two encyrtids, *Epidinocarsis diversicornis* and *Acerophagus coccois*. Entomol. exp. appl. 44 : 97-100.
- Fabres, G., 1981 a. Première quantification du phénomène de gradation des populations de *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hom., Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. Agronomie 1 : 483-486.
- Fabres, G., 1981 b. Bio-écologie de la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti* Hom. Pseudococcidae) en République Populaire du Congo. II. Variations d'abondance et facteurs de régulation. Agron. Trop. 36 : 369-377.
- Fabres, G., 1989. Influence de la "capacité limite" dans la régulation de l'abondance d'un phytophage : le cas de la cochenille du manioc au Congo. Bull. Soc. Zool. Fr. 114 : 35-42.
- Fisher, R.C. & V.K. Ganesalingam, 1970. Changes in the composition of host haemolymph after attack by an insect parasitoid. Nature 227 : 191-192.
- Flanders, S.E., 1942 a. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic hymenoptera. Ann ent. Soc. Am. 35 : 251-266.
- Flanders, S.E., 1942 b. *Metaphycus helvolus*, an encyrtid parasite of the black scale. J. Econ. Entomol. 35 : 690-698.
- Flanders, S.E., 1950. Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic hymenoptera. Can. Entomol. 82 : 134-140.
- Flanders, S.E., 1951. Mass culture of California red scale and its golden chalcid parasite. Hilgardia 21 : 1-42.
- Flanders, S.E., 1965. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. The Am. Nat. 99 : 489-494.
- Force, D.C. & P.S. Messenger, 1964. Fecundity, reproductive rates, and innate capacity for increase of three parasites of *Therioaphis maculata* (Buckton). Ecology 45 : 706-715.
- Fransen, J.J. & M.A.J. van Montfort, 1987. Functional response and host preference of *Encarsia formosa* Gahan (Hym., Aphelinidae) a parasitoid of greenhouse whitefly *T. vaporariorum* (Westwood) (Hom., Aleyrodidae). Z. Ang. Ent. 103 : 55-69.
- Gardner, S.M., S.A. Ward & A.F.G. Dixon, 1984. Limitation of superparasitism by *Aphidius rhopalosiphi* : a consequence of aphid defensive behaviour. Ecol. Entomol. 9 : 149-155.
- Giordanengo, P & J.P. Nénon, a. Melanization and encapsulation of eggs and larvae of *Epidinocarsis lopezi* by host *Phenacoccus manihoti* : effects of superparasitism and laying pattern. Entomol. exp. appl., sous presse.

- Giordanengo, P. & J.P. Nénon, b. A study of the life cycle of *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae) introduced parasitoid on the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae) in Africa. Revue Zool. afr., sous presse.
- Greathead, D.J., 1986. Parasitoids in classical biological control. In : Insect Parasitoids, J.K. Waage & D.J. Greathead (eds), pp. 289-318.
- Gutierrez, A.P., P. Neuenschwander, F. Schulthess, H.R. Herren, J.U. Baumgärtner, B. Wermelinger, B. Löhr & C.K. Ellis, 1988. Analysis of biological control of cassava pests in Africa. II. Cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. J. Appl. Ecol. 25 : 921-940.
- Haeselbarth, E., 1979. On the pupal parasites of the Pine Beauty (*Panolis flammea* [Schiff.]), the Pine Looper (*Bupalus piniarius* [L.]) and of *Boarmia bistorta* (Goeze) in Bavarian pine forest. Part 2. J. Appl. Ent. 87 : 311-322 (in German).
- Hagvar, E.B., 1988. Multiparasitism of the green peach aphid, *Myzus persicae* : competition in the egg stage between *Aphidius matricariae* and *Ephedrus cerasicola*. Entomol. exp. appl. 47 : 275-282.
- Hahn, S.K. & R.J. Williams, 1973. Investigations on cassava in the Republic of Zaïre. Rapport au Commissaire d'Etat à l'Agriculture, République du Zaïre, I.I.T.A., Ibadan, Nigeria, 12 p.
- Hamilton, W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. Science 156 : 477-488.
- Hammond, W.N.O., 1988. Aggregation by field populations of *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hym. : Encyrtidae) a parasitoid of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom. : Pseudococcidae), pp 64-85. In : Ecological assessment of natural enemies of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom. : Pseudococcidae) in Africa. Thèse, Univ. Leiden, 109 p.
- Hammond, W.N.O., P. Neuenschwander & H.R. Herren, 1987. Impact of the exotic parasitoid *Epidinocarsis lopezi* on cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti*) populations. Insect Sci. Applic. 8 : 887-891.
- Hammond, W.N.O. & P. Neuenschwander. Long term population dynamics of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae) following the introduction of *Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae). Entomophaga, sous presse.
- Hennessey, R.D. & T. Muaka, 1987. Field biology of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, and its natural enemies in Zaïre. Insect Sci. Applic. 8 : 899-903.
- Herren, H.R. & K.M. Lema, 1982. CMB-first successful releases. Bioc. News and Information, News Items, C.A.B., 3 : 185.
- Herren, H.R., P. Neuenschwander, R.D. Hennessey & W.N.O. Hammond, 1987. Introduction and dispersal of *Epidinocarsis lopezi* (Hym., Encyrtidae) an exotic parasitoid of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae), in Africa. Agric., Ecosys. and Environ. 19 : 131-144.
- Hofsvang, T., 1988. Mechanisms of host discrimination and intraspecific competition in the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. Entomol. exp. appl., 48 : 233-239.
- Hokkanen, H., 1985. Success in classical biological control. CRC Crit. Rev. Plant Sci. 3 : 35-72.
- Horn, D.J., 1989. Secondary parasitism and population dynamics of aphid parasitoids (Hymenoptera : Aphidiidae). J. Kansas Entomol. Soc. 62 : 203-210.

- Hubbard, S.F., G. Marris, A. Reynolds & G.W. Rowe, 1987. Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *J. Animal Ecology* 56 : 387-401.
- Huffaker, C.B., F.J. Simmonds & J.E. Laing, 1976. The theoretical and empirical basis of biological control. In : *Theory and Practice of Biological Control*, Huffaker, C.B. & P.S. Messenger (eds), pp 41-78.
- Hurlbutt, B., 1987. Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. *Biol. J. Linnean Soc.* 30 : 63-89.
- Iheagwam, E.U., 1981. The influence of temperature on increase rates of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.-Fer. (Homoptera, Pseudococcidae). *Rev. Zool. afr.* 95 : 959-964.
- Iziquel, Y., A. Le Ralec & J.P. Nénon, 1988. *Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae) : ovipositeur, types de piqûres et nature du parasitisme sur *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae). *Le Nat. can.*, 115 : 107-121.
- Iziquel, Y. & B. Le Rü, 1989. Influence de l'hyperparasitisme sur les populations d'un Hyménoptère Encyrtidae, *Epidinocarsis lopezi*, parasitoïde de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* introduit au Congo. *Entomol. exp. appl.* 52 : 239-247.
- Jervis, M.A. & N.A.C. Kidd, 1986. Host-feeding strategies in Hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61 : 395-434.
- King, B.H., 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *The Quarterly Review Biol.* 62 : 367-396.
- King, B.H., 1988. Sex-ratio manipulation in response to host size by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni* : A laboratory study. *Evolution* 42 : 1190-1198.
- King, B.H., 1989. Host-size dependent sex ratios among parasitoid wasps. Does host growth matter ? *Oecologia* 78 : 420-426.
- Kitano, H., 1986. The role of *Apanteles glomeratus* venom in the defensive response of its host *Pieris rapae crucivora*. *J. Insect Physiol.* 32 : 369-375.
- Kitano, H. & N. Nakatsuji, 1978. Resistance of *Apanteles* eggs to the haemocytic encapsulation by their habitual host, *Pieris*. *J. Insect Physiol.* 24 : 261-271.
- Kraaijeveld, A.R. & J.J.M. van Alphen, 1986. Host-stage selection and sex allocation by *Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera, Encyrtidae) a parasitoid of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera, Pseudococcidae). *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent.* 51 : 1067-1078.
- Langenbach, G.E.J. & J.J.M. van Alphen, 1986. Searching behaviour of *Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae) on cassava : effect of leaf topography and a kairomone produced by its host, the cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti*). *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent* 51 : 1057-1065.
- Legner, E.F., 1967. Behavior changes the reproduction of *Spalangia cameroni*, *S. endius*, *Muscidifurax raptor*, and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera : Pteromalidae) at increasing fly host densities. *Ann. ent. Soc. Amer.* 60 : 819-826.
- Lema, K.M. & H.R. Herren, 1985. The influence of constant temperature on population growth rates of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. *Entomol. exp. appl.* 38 : 165-169.

- van Lenteren, J.C., 1976. The development of host discrimination and prevention of superparasitism in the parasite *Pseudeucoila bochei* (Hym. : Cynipidae). Neth. J. Zool. 26 : 1-83.
- van Lenteren, J.C., 1986. Parasitoids in the greenhouse : successes with seasonal inoculative release systems. In : Insect Parasitoids, J.K. Waage, D.J. Greathead (eds), pp. 341-374.
- van Lenteren, J.C., K. Bakker & J.J.M. van Alphen, 1978. How to analyse host discrimination. Ecol. Entomol. 3 : 71-75.
- van Lenteren, J.C., H.W., Nell, L.A. Sevenster-van der Lelie & J. Woets, 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera : Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera : Aleyrodidae). III. Discrimination between parasitized and unparasitized hosts by the parasite. Z. ang. Ent. 81 : 377-380.
- van Lenteren, J.C. & J. Woets, 1988. Biological and integrated control in greenhouses. Ann. Rev. Entomol. 33 : 239-269.
- Le Rü, B., 1986. Etude de l'évolution d'une mycose à *Neozygites fumosa* (Zygomycètes, Entomophthorales) dans une population de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti* (Hom. : Pseudococcidae). Entomophaga 31 : 79-89.
- Le Rü, B. & G. Fabres, 1987. Influence de la température et de l'hygrométrie relative sur la capacité d'accroissement de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) au Congo. Acta Oecologica, Oecol. Applic. 8 : 165-174.
- Le Rü, B. & Y. Iziquel. Etude expérimentale à l'aide d'un simulateur de pluies, de l'effet mécanique des pluies sur les populations de la cochenille du manioc, *Phenacoccus manihoti*. Acta Oecologica, sous presse.
- Le Rü, B., Y. Iziquel, A. Biassangama & A. Kiyindou. Comparaison des effectifs de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* avant et après introduction au Congo d'*Epidinocarsis lopezi* Encyrtidae américain. Entomophaga, sous presse.
- Le Rü, B. & B. Papierok, 1987. Taux intrinsèque d'accroissement naturel de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptère, Pseudococcidae). Intérêt d'une méthode simplifiée d'estimation de r_m . Acta Oecologica, Oecol. Applic. 8 : 3-14.
- Löhr, B., P. Neuenschwander, A.M. Varela & B. Santos, 1988. Interactions between the female parasitoid *Epidinocarsis lopezi* De Santis (Hym., Encyrtidae) and its host, the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hom., Pseudococcidae). J. Appl. Ent. 105 : 403-412.
- Löhr, B., B. Santos & A.M. Varela, 1989. Larval development and morphometry of *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hym., Encyrtidae), parasitoid of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom., Pseudococcidae). J. Appl. Ent. 107 : 334-343.
- Löhr, B., A.M. Varela & B. Santos, 1989. Life-table studies on *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hym., Encyrtidae), a parasitoid of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom., Pseudococcidae). J. Appl. Entomol. 107 : 425-434.
- Luck, R.F., P.S. Messenger & J.F. Barbieri, 1981. The influence of hyperparasitism on the performance of biological control agents. In : The Role of Hyperparasitism in Biological Control : a Symposium, ed. D. Rosen, pp 34-42.
- Mackauer, M., 1983. Quantitative assessment of *Aphidius smithi* (Hymenoptera : Aphidiidae) : fecundity, intrinsic rate of increase, and functional response. Can. Ent. 115 : 399-415.

- Mackauer, M. & R. van den Bosch, 1973. General applicability of evaluation results. *J. appl. Ecol.* 10 : 330-335.
- Maple, J.D., 1947. The eggs and first instar larvae of encyrtidae and their morphological adaptations for respiration. *University California Publications in Entomol.* 8 : 25-122.
- Matile-Ferrero, D., 1977. Une Cochenille nouvelle nuisible au Manioc en Afrique Equatoriale, *Phenacoccus manihoti* n. sp. (Homoptera, Coccoïdea, Pseudococcidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.* 13 : 145-152.
- Messenger, P.S., 1964. Use of life tables in a bioclimatic study of an experimental aphid-braconid wasp host-parasite system. *Ecology* 45 : 119-131.
- Messenger, P.S., F. Wilson & M.J. Whitten, 1976. Variation, fitness, and adaptability of natural enemies. In : *Theory and Practice of Biological Control*. C.B. Huffaker & P.S. Messenger (eds), pp. 209-231.
- Milne, W.M. & A.L. Bishop, 1987. The role of predators and parasites in the natural regulation of lucerne aphids in Eastern Australia. *J. Appl. Ecol.* 24 : 893-905.
- Murakami, Y. & E. Tokuhisa, 1985. Behavioural sequences of oviposition and host-feeding of *Torymus (Syntomaspis) beneficus* Yasumatsu and Kamijo (Hymenoptera : Torymidae), a native parasitoid of *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera : Cynipidae). *Appl. Ent. Zool.* 20 : 43-49.
- Nadel, H. & J.J.M. van Alphen, 1987. The role of host and host-plant odours in the attraction of a parasitoid, *Epidinocarsis lopezi*, to the habitat of its host, the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *Entomol. exp. appl.* 45 : 181-186.
- Nechols, J.R. & R.S. Kikuchi, 1985. Host selection on the spherical mealybug (Hom. Pseudococcidae) by *Anagyrus indicus* (Hym. Encyrtidae) : influence of host stage on parasitoid oviposition, development, sex-ratio, and survival. *Environ. Entomol.* 14 : 32-37.
- Nechols, J.R. & M.J. Tauber, 1977. Age-specific interaction between the greenhouse whitefly and *Encarsia formosa* : influence of host on the parasite's oviposition and development. *Environ. Entomol.* 6 : 143-149.
- Nénon, J.P., 1978. Synécologie d'*Ageniaspis fuscicollis* Thoms. (Hyménoptère Chalcidien polyembryonnaire) parasitoïde des Hyponomeutes (Lépidoptères). *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 10 : 525-544.
- Nénon, J.P., O. Guyomard & G. Hémon, 1988. Encapsulement des oeufs et des larves de l'Hyménoptère Encyrtidae *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* par son hôte Pseudococcidae *Phenacoccus manihoti* ; effet de la température et du superparasitisme. *C. R. Acad. Sci. Paris* 306 : 325-331.
- Neuenschwander, P. & W.N.O. Hammond, 1988. Natural enemy activity following the introduction of *Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae) against the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae), in Southwestern Nigeria. *Environ. Entomol.* 17 : 894-902.
- Neuenschwander, P., W.N.O. Hammond, O. Ajuonu, A. Gado, N. Echendu, A.H. Bokonon-Ganta, D. Akibo-Betts, R. Allomasso & I. Okon. Biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Hom., Pseudococcidae) by *Epidinocarsis lopezi* (Hym., Encyrtidae) in West Africa, as influenced by climate and soil., sous presse.

- Neuenschwander, P., W.N.O. Hammond, A.P. Gutierrez, A.R. Cudjoe, J.U. Baumgärtner, U. Reger & R. Adjakloe, 1989 a. Impact assessment of the biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hemiptera : Pseudococcidae), by the introduced parasitoid *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera : Encyrtidae). Bull. ent. Res. 79 : 579-594.
- Neuenschwander, P., T. Haug, O. Ajounu, H. Davis, B. Akinwumi & E. Madojemu, 1989 b. Quality requirements in natural enemies used for inoculative release : Practical experience from a successful biological control programme. J. Appl. Entomol. 108 : 409-420.
- Neuenschwander, P., R.D. Hennessey & H.R. Herren, 1987. Food web of insects associated with the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hemiptera : Pseudococcidae), and its introduced parasitoid, *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera : Encyrtidae), in Africa. Bull. ent. Res. 77 : 177-189.
- Neuenschwander, P. & E. Madojemu, 1986. Mortality of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom. Pseudococcidae), associated with an attack by *Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae). Bull. Soc. Ent. Suisse 59 : 57-62.
- Neuenschwander, P., F. Schulthess & E. Madojemu, 1986. Experimental evaluation of the efficiency of *Epidinocarsis lopezi*, a parasitoid introduced into Africa against the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. Entomol. exp. appl. 42 : 133-138.
- Nwanze, K.F., 1982. Relationships between cassava root yield and crop infestations by the mealybug *Phenacoccus manihoti*. Trop. Pest Manag. 28 : 27-32.
- Odebisi, J.A. & A.H. Bokonon-ganta, 1986. Biology of *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae) an exotic parasite of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera : Pseudococcidae) in Nigeria. Entomophaga 31 : 251-260.
- Propp, G.D. & P.B. Morgan, 1984. Effect of parasitoid/host ratio on superparasitism of house fly pupae (Diptera : Muscidae) by *Spalangia endius* Walker (Hymenoptera : Pteromalidae). J. Kansas Entomol. Soc. 57 : 617-621.
- Ruberson, J.R., M.J. Tauber & C.A. Tauber, 1989 b. Intraspecific variability in hymenopteran parasitoids : comparative studies of two biotypes of the egg parasitoid *Edovum puttleri* (Hymenoptera : Eulophidae). J. Kansas Entomol. Soc. 62 : 189-202.
- Salt, G., 1934. Experimental studies in insect parasitism. II : Superparasitism. Proc. R. Soc. Lond., B, 114 : 455-476.
- Salt, G., 1937. Experimental studies in insect parasitism. V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. R. Soc. Lond. Ser. V, 122 : 57-75.
- Schulthess, F., J.U. Baumgärtner & H.R. Herren, 1987. Factors influencing the life table statistics of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. Insect. Sci. Applic. 8 : 851-856.
- Schulthess, F., J.U. Baumgärtner & H.R. Herren, 1989. Sampling *Phenacoccus manihoti* in cassava fields in Nigeria. Trop. Pest Manag. 35 : 193-200.
- Sequeira, R. & M. Mackauer, 1987. Host instar preference of the aphid parasite *Praon pequodorum* (Hymenoptera : Aphidiidae). Entomol. Gener. 12 : 259-265.
- Silvestre, P., 1975. Aspects agronomiques de la production du manioc à la Ferme d'Etat de Mantsoumba (Rép. Pop. du Congo). Rapport de mission, I.R.A.T., 35 p.
- Silvestre, P. & M. Arraudeau, 1983. Le manioc. G.-P. Maisonneuve & Larose (eds), 262 pp.

- Singh, R. & T.B. Sinha, 1982. Bionomics of *Trioxys indicus*, an aphidiid parasitoid of *Aphis craccivora*. X. Superparasitism caused by confinement with the host. *Entomol. exp. & appl.* 32 : 227-231.
- Singh, R. & P.N. Srivastava, 1989. Life table studies of an aphid hyperparasitoid *Alloxysta pleuralis* (Cameron) (Hym., Alloxystidae). *J. Appl. Entomol.* 107 : 351-356.
- Sugimoto, T. & M. Ishii, 1979. Mortality of larvae of a Ranunculus leaf mining fly, *Phytomyza ranunculi* (Diptera : Agromyzidae), due to parasitization and host-feeding by its Eulophid parasite, *Chrysocharis pentheus* (Hymenoptera : Eulophidae). *Appl. Ent. Zool.* 14 : 410-418.
- Sullivan, D.J., 1988. Hyperparasites. In : *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*, vol. B, A.K. Minks & P. Harrewijn (Eds.), pp 189-203.
- Sullivan, D.J. & P. Neuenschwander, 1988. Melanization of eggs and larvae of the parasitoid, *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera : Encyrtidae), by the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptera : Pseudococcidae). *Can. Ent.* 120 : 63-71.
- Summy, K.R., F.E. Gilstrap & W.G. Hart, 1985. *Aleurocanthus woglumi* (Hom. Aleyrodidae) and *Encarsia opulenta* (Hym. Aphelinidae) : density-dependent relationship between adult parasite aggregation and mortality of the host. *Entomophaga* 30 : 107-112.
- Takasu, K. & Y. Hirose, 1988. Host discrimination in the parasitoid *Ooencyrtus nezarae* : the role of the egg stalk as an external marker. *Entomol. exp. appl.* 47 : 43-48.
- Vinson, S.B., 1972. Factors involved in successful attack on *Heliothis virescens* by the parasitoid *Cardiochiles nigriceps*. *J. Invertebr. Pathol.* 20 : 118-123.
- Vinson, S.B., & P. Barbosa, 1987. Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids, pp. 673-695. In : F. Slansky, Jr. & J.G. Rodriguez (eds.), *Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates*. Wiley, New-York.
- Vinson, S.B. & G.F. Iwantsch, 1980 a. Host suitability for insect parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.* 25 : 397-419.
- Vinson, S.B. & G.F. Iwantsch, 1980 b. Host regulation by insect parasitoids. *Q. Rev. Biol.* 55 : 143-165.
- Waage, J.K., 1982. Sex ratio and population dynamics of natural enemies-some possible interactions. *Ann. Appl. Biol.* 101 : 159-164.

RESUME

Les études ont concerné divers aspects de l'interaction hôte-parasitoïde chez le couple *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom., Pseudococcidae) - *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hym., Encyrtidae).

Le parasitoïde opère une sélection vis à vis des stades de l'hôte, tant dans l'acte du parasitisme que de la piqûre nutritionnelle. Les deux activités admettent des préférences quelque peu différents : L3 et L4 pour le parasitisme, L2 et L3 pour la piqûre nutritionnelle. Le stade hôte influe sur la durée du développement pré-imaginal et le sex-ratio de l'Hyménoptère : le développement du parasitoïde est différé dans le stade L1 de la cochenille, le sex-ratio est en faveur des femelles dans les stades hôtes les plus parasités.

Le parasitoïde possède une capacité discriminatoire liée à un marquage externe, chimique des cochenilles. D'autres mécanismes viennent en complément de la capacité discriminatoire pour limiter l'intensité du superparasitisme : la faculté pour la femelle d'adapter sa ponte à la densité de l'hôte et la réaction de défense exprimée par la cochenille après la première piqûre du parasitoïde. Lorsque plusieurs parasitoïdes se développent dans un même hôte, toutes les larves sont encapsulées à l'exception d'une seule, et l'avortement des oeufs est fréquent. L'encapsulation constitue le principal facteur d'élimination des individus surnuméraires chez *E. lopezi*.

Le taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) d'*E. lopezi*, déterminé à 26°C, apparaît voisin de celui de la cochenille.

Une étude au champ menée dans deux localités différentes du Congo a montré que la gradation de la cochenille se produit le plus souvent en début de saison des pluies et qu'elle semble être déclenchée par le retour des précipitations. *E. lopezi* a développé des taux de parasitisme maximums de 7 à 16% et n'a pas affecté de manière significative la dynamique des populations de la cochenille. Huit espèces d'hyperparasites indigènes occasionnent au parasitoïde primaire jusqu'à 70 à 100% de mortalité.

En conclusion, nous dressons le bilan des travaux publiés sur *E. lopezi* et tentons de discuter de son rôle dans la régulation des populations de la cochenille du manioc en Afrique.

SUMMARY

Studies were undertaken on some aspects of the host-parasitoid relationships between the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat.-Ferr. (Hom. Pseudococcidae) and the introduced parasitoid *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hym. Encyrtidae).

Host selection by the parasitoid occurs both when parasitizing or host feeding. The wasp prefers L3 and L4 of the mealybug for parasitism, L2 and L3 for host feeding. The length of the larval development and the sex-ratio of the wasp are influenced by the host stage : the development is delayed in the first instar of the mealybug and the sex-ratio is female biased in the stages which are preferred for parasitism.

An external chemical marker allows the parasitoid to discriminate between parasitized and healthy hosts. Other mechanisms concur, with the discriminative ability of the parasitoid, in limiting the intensity of superparasitism : the faculty of the parasitoid to fit its egg load to the host density and the defense reaction expressed by the mealybug after the first sting of the wasp. When several parasitoids develop in the same host, all the larvae but one are encapsulated and eggs often abort. Encapsulation appears to be the main factor by which supernumerary larvae of the parasitoid are eliminated.

The intrinsic rate of natural increase of *E. lopezi*, assessed at 26°C, was similar to that of the mealybug.

A field study showed that in Congo the pest outbreaks occur in most cases at the beginning of the rainy season and seem to be initiated by the first rainfalls. Maximum rates of parasitism by *E. lopezi* were between 7 and 16%; they did not significantly affect the population dynamics of the mealybug. Eight native species of hyperparasites were responsible for 70 to 100% mortality of the primary parasitoid.

In the light of our results and those available in the literature, we discuss in conclusion the role of *E. lopezi* in the regulation of the cassava mealybug in Africa.