

II - Ouverture en Entomologie appliquée

Biosystématique des insectes et développement des systèmes de protection intégrée (PI) des plantes cultivées en Afrique sub-sahélienne.

Pendant le stage post-doctoral effectué à l'Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA), j'ai eu l'opportunité de diversifier mon champ de recherche et me préparer à une carrière portant essentiellement sur l'Entomologie appliquée. La mission de l'IITA est d'accroître la sécurité alimentaire et d'améliorer les revenus ainsi que le bien-être des populations démunies de l'Afrique sub-sahélienne. Ce but doit être atteint à travers la recherche et les activités connexes visant à augmenter la production agricole, améliorer les systèmes alimentaires et gérer de façon durable les ressources naturelles.

Les résultats déjà obtenus sur ce thème ont été en partie publiés (P9, P11, P13, P14, P15, P'04) ou en préparation. La majorité de ces résultats a été communiquée dans des colloques et réunions internationaux (C7, C9, C10, C11, C12, C13, C14, C15, C16, C17, C18, C19, C20, C21, C22, C23, C24, C25, C26, C27, C28, C29, C30, C31, C32, C33, C34, C35, C36, C37, C38).

II.1- Justification du thème

Les pertes totales de la production agricole mondiale dues aux organismes nuisibles (vertébrés, insectes, nématodes, phytopathogènes et mauvaises herbes) sont estimées à 30%, ce qui équivaut à environ 300 millions de dollars américains (FAO 2001). En Afrique, elles sont encore plus élevées. Par exemple, en Afrique centrale et occidentale, la mauvaise herbe *Striga* ou herbe sorcière attaque 20 à 40 millions d'hectares de terre arable causant des pertes annuelles d'une valeur en céréales de l'ordre de 7 millions de dollars américains (IITA 2005).

Selon Pimentel (1981) le seul contrôle des organismes nuisibles permettrait d'augmenter la production agricole et assurerait une alimentation adéquate de la population mondiale. L'utilisation des pesticides chimiques est apparue comme le moyen le plus approprié et le plus rapide pour limiter l'action dévastatrice des organismes nuisibles. Au Cameroun par exemple dans le secteur cacao, et avant la crise économique de 1987, l'achat et l'application des pesticides étaient subventionnés par le gouvernement et représentaient 96% du marché total (Materson *et al.* 1995). Malgré ces applications, les dommages causés par les

organismes nuisibles n'ont pas diminué depuis les années 40. Par contre, l'utilisation des pesticides chimiques a eu des effets négatifs sur l'environnement (pollution de l'eau, présence des résidus dans les aliments et impact sur la santé humaine). Elle a contribué à une réduction du potentiel biologique qui se traduit par un nivellement de la diversité génétique des espèces visées, mais aussi des organismes utiles (Coderre et Vincent 1992). La lutte chimique a également comme désavantage le fait que les organismes visés élaborent des mécanismes de résistance par rapport à ces produits. Puisqu'une utilisation intensive des pesticides est à l'origine de nombreux problèmes, la maîtrise des organismes nuisibles a été abordée sous un angle différent. On a préconisé le recours à la protection intégrée (PI) qui est une approche utilisant des méthodes de lutte écologiquement et économiquement saines et un emploi restreint des pesticides (Coderre et Vincent 1992, Waage et Greathead 1992). On admet en général que la notion de "PI" a fait son apparition vers la fin des années 50 avec les travaux des Hollandais (Briejer 1957, Voûte et De Fluiter 1960) et des Californiens (Smith et Hagen 1959, Stern *et al.* 1959). Depuis 1965, les publications sur la PI ont explosé et en 20 ans plusieurs travaux ont été effectués (Delucchi 1987) et le concept de la PI a fait son chemin à travers des nombreuses interprétations qui n'ont pas facilité son introduction dans la pratique. La définition la plus simple est probablement celle de Brader (1975) qui considère simultanément trois niveaux de l'écosystème, à savoir la plante cultivée, les organismes nuisibles et leurs antagonistes. L'intégration se fait par rapport aux facteurs de limitation naturelle des populations d'organismes nuisibles à savoir les agents biologiques de mortalité (ennemis naturels, entomopathogènes, parasites de micro-organisme etc...) auxquels s'ajoutent les pratiques agronomiques, la résistance variétale aux maladies et aux phytophages étant prise en compte (Delucchi 1987). Entre autre définition, on peut retenir que la PI est une stratégie de lutte qui consiste à intégrer les techniques disponibles afin de réduire les populations des organismes nuisibles et les maintenir au-dessous des seuils de dégâts économiques, en utilisant des moyens n'entraînant pas d'effets secondaires indésirables. La PI dispose des méthodes ou techniques variées qui sont: les mesures de quarantaine, la lutte biologique, la lutte culturale, l'utilisation des substances affectant le comportement des organismes nuisibles, les méthodes autocides, l'utilisation des variétés résistantes et des pesticides (Waage et Greathead 1992).

L'habilité à identifier les organismes est vitale pour l'homme, surtout en ce qui concerne les organismes pouvant porter atteinte à sa santé et à la production agricole. Le nom d'un organisme est le point d'entrée de toute information le concernant, donnant accès à des connaissances permettant de le conserver s'il est utile ou de le combattre s'il est nuisible à la

santé de l'homme, aux animaux d'élevage ou aux plantes cultivées. Le dysfonctionnement des services de quarantaine a entraîné l'introduction des organismes envahisseurs non identifiés qui ont causé des dégâts énormes sur les ressources renouvelables. En Afrique par exemple, une protection phytosanitaire défectueuse a favorisé l'introduction accidentelle de trois nuisibles importants du manioc: l'acarien vert, *Mononychellus tanajoa* (Bondar), la cochenille farineuse, *Phenacoccus manihoti* (Matile-Ferrero) et la bactériose, *Xanthomonas campestris* p.v. *cassavae* (Waage et Greathead 1992).

La lutte biologique, composante de la PI est considérée comme l'utilisation des organismes vivants en tant qu'agents de lutte contre les organismes nuisibles (Coderre et Vincent 1992, Waage 1992). Mais la définition peut être plus large et englober les méthodes de lutte prenant en compte la biologie du nuisible et de la plante hôte comme l'utilisation des attractants, la production et le lâcher de mâles stériles (méthode autocide) ou la sélection des plantes résistantes aux nuisibles, l'utilisation des extraits des végétaux ou pesticides naturels (Waage 1992). La lutte biologique se sert de toute une gamme d'organismes vivants comme auxiliaires, allant des virus aux vertébrés. En général, quatre grandes catégories d'auxiliaires sont utilisés contre les organismes nuisibles: les parasites, les parasitoïdes, les pathogènes et les prédateurs. Suivant le contexte, deux stratégies de lutte biologiques peuvent être distinguées: (1) la lutte biologique dite classique lorsque l'organisme nuisible cible est d'origine exotique et a été importé accidentellement de sa région d'origine sans ses ennemis naturels; cette stratégie consiste à rechercher, dans la région d'origine du ravageur visé, une ou plusieurs espèces antagonistes aux fins de l'introduire et de favoriser le développement dans le nouveau milieu; (2) la lutte biologique augmentative consiste à produire en masse en conditions semi contrôlées de laboratoire et à libérer dans la nature, des antagonistes reconnus efficaces d'origine exotique ou native de l'écosystème infesté. En somme, selon que la lutte biologique est préventive ou curative, on pourra distinguer respectivement la lutte biologique inoculative ou inondative (Coderre et Vincent 1992, Waage 1992). Des exemples de succès de lutte biologique sont rares mais on peut citer l'exemple de la lutte biologique classique contre les cochenilles dans les plantations des agrumes en Californie (Debach 1964, 1974, Caltaguirone 1981). Dans la région tropicale d'Afrique, quelques programmes de lutte biologique ont été développés avec succès contre: la cochenille farineuse du manioc (Herren *et al.* 1987; Herren et Neuenschwander 1991; Neuenschwander 2001); l'acarien vert du manioc (Yaninek *et al.* 1992, Coulibaly *et al.* 2004) et la cochenille du manguier *Rastrococcus invadens* Willians (Neuenschwander *et al.* 1994).

La "PI" est considérée comme une stratégie permettant de choisir une combinaison appropriée de technique et de les adapter à un site, à une culture ou à un complexe de nuisibles particuliers (Waage et Greathead 1992). Cette sélection est basée sur une étude approfondie de la biologie des organismes nuisibles ainsi que la nature dynamique de leurs interactions avec les plantes cultivées et avec les conditions environnementales.

II.2- Bref aperçu de mes travaux en entomologie appliquée

Mes travaux ont porté principalement sur (1) la biosystématique des insectes ravageurs et bénéfiques dans la zone de forêt humide; (2) la bio-écologie de la cochenille africaine des racines et tubercules (CART), *Stictococcus vayssierei* Richard (Homoptera: Stictococcidae); (3) la bio-écologie des mouches des fruits associées à l'horticulture et à l'arboriculture fruitière.

II.2.1- Biosystématique des insectes ravageurs et bénéfiques

Le nombre d'espèces d'être vivants sur terre est inconnu. Un peu plus de 1,4 millions d'espèces ont été répertoriées jusqu'à présent soit environ 750000 insectes, 250000 plantes supérieures, 30000 protozoaires, 41000 vertébrés, 70000 champignons, 30000 algues, quelques milliers de virus et de bactéries (Wilson 1992). Les systématiciens pensent que cet inventaire est très incomplet sauf pour quelques familles. Les estimations du nombre total d'espèces vivant sur terre sont comprises entre 3 et 100 millions. On estime le nombre total d'espèce d'insectes vivant sur terre entre 5 et 15 millions. On ne connaît donc actuellement qu'environ moins de 10% d'espèces (Wilson 1992). Plus de 90% de la diversité résident dans les pays tropicaux mais l'expertise taxonomique se trouve dans les pays du "Nord" (BioNET International 1999). Jusqu'à la moitié des années 90, les besoins en identification des pays en voie de développement étaient honorés gratuitement par des institutions spécialisées en taxonomie, situées dans les pays du "Nord". Par la suite, les coûts demandés par ces institutions (prohibitifs pour les pays en voie de développement) ont entraîné une baisse de la demande en identification (BioNET International 1999). En Afrique les services phytosanitaires abritant le service de la quarantaine existent mais manquent d'expertise dans l'identification des organismes nuisibles.

Ma contribution dans cette problématique consiste à mettre sur pied une collection de référence des spécimens d'insectes ravageurs et bénéfiques de la zone forestière de l'Afrique

Centrale. Cette dernière contient aujourd'hui plus de 9500 spécimens d'insectes dont plus de 300 sont identifiés au niveau de l'espèce. La collection a permis d'offrir des identifications gratuites à plusieurs étudiants et chercheurs. Des notes d'information "grand public" ont été développées pour clarifier l'opinion sur les pullulations périodiques d'*Achaea catocaloides* Guenée (Lepidoptera, Noctuidae) et le danger que représente la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* Roger (Hymenoptera, Formicidae) au Cameroun. Deux ateliers de mise à niveau du personnel de service des interventions phytosanitaire du Ministère de l'Agriculture ont été organisés.

II.2.3- Bio-écologie de la Cochenille Africaine des Racines et Tubercules (CART)

Le manioc, *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae) est une plante introduite en Afrique dans la moitié du 16^{ème} siècle à partir de l'Amérique du sud. Elle est importante en Afrique car ses racines se développent en tubercules assez riches en amidon qui constituent une source de calories pour les populations qui les consomment sous diverses formes. Dans plusieurs zones de l'Afrique les feuilles et les jeunes pousses sont habituellement consommées sous formes de légumes (IITA 1990). Malgré son importance, la production du manioc est limitée par un certain nombre de facteurs comme les maladies virales, les ravageurs, les mauvaises herbes, l'appauvrissement des sols dû aux mauvaises pratiques culturales et même la commercialisation. Parmi les plus importants ravageurs de cette plante on peut citer la cochenille farineuse (CFM) *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero, l'acarier vert (AVM) *Mononychellus tanajoa* (Bondar), la mouche blanche *Bemisia tabaci* (Gennadius) vecteur du virus de la mosaïque du manioc et la cochenille africaine des racines et tubercules (CART). Si la CFM et l'AVM sont actuellement sous contrôle biologique par des ennemis naturels identifiés dans leur zone d'origine et introduits en zones infestées d'Afrique (Herren *et al.* 1987, Herren et Neuenschwander 1991, Yaninnek *et al.* 1992, Neuenschwander 2001, Coulibaly *et al.* 2004), la CART, native de la zone de forêt humide de l'Afrique centrale, est identifiée comme étant un ravageur émergent du manioc. Elle a été décrite par Richard (1971) et c'est à partir de 1981 qu'elle est signalée comme ravageur du manioc (Mutsaers *et al.* 1981, Nonveiller 1984, Ambe *et al.* 1999). Les raisons de ce changement de statut sont peu connues. Il a été reporté en 1996 par Dejean et Matile-Ferrero que la fourmi, *Anoplolepis tenella*, elle aussi native de la région serait responsable de la prolifération de la CART. Les relations entre fourmis et les homoptères ont été bien étudiées et revue par Way (1963), Buckley (1987), Sudd (1987), Hölldobler et Wilson (1990) et Gullan (1997). Ce sont des relations à bénéfices

mutuels connues sous le nom de trophobioses. Les fourmis exploitent le miellat produit par les Homoptères et en retour les protègent contre les prédateurs et les parasites. Elles assureraient également la dispersion des Homoptères. La plante hôte pourrait aussi bénéficier de la protection par les fourmis contre les herbivores (Löhr 1992, Ho et Khoo 1997) mais pourrait être affectée si l'espèce d'Homoptères est vecteur de maladies ou si l'association conduit à une prolifération de l'homoptère augmentant ainsi les dégâts sur la plante hôte (Samways 1982, Dejean et Matile-Ferrero 1996).

Pour mieux comprendre les conditions qui ont favorisé le changement de statut de la CART, j'ai travaillé principalement sur sa distribution au Cameroun, ses plantes hôtes, la dynamique de sa population dans le champs de manioc, les pertes de production du manioc dues à la CART, les bases morphologiques d'une révision systématique des *Stictococcus* souterraines et les relations entre la CART et les fourmis.

Tableau 2: Taux d'infestation et densité par plantes hôtes de la cochenille africaine des racines observées pendant les enquêtes écologiques réalisées dans la lisière de forêt humide du Sud Cameroun

Plantes hôtes	Familles†	% de plantes attaquées ‡	Densité de la CART par plante
<i>Aframumun daniellii</i>	Zingiberaceae (736)	8,02 (60)	0,33
<i>Costus afer</i>	Costaceae (319)	10,03 (32)	1,27
<i>Dioscorea</i> spp	Dioscoreaceae ()	22,33% (23)	1,42
<i>Maniototh esculenta</i>	Euphorbiceae (177)	79,10% (140)	15,59
<i>Xanthosema sagittifolium</i>	Araceae (14)	35,71% (5)	11,56
<i>Haumania danckelmanniana</i>	Marantaceae (645)	0,16 (1)	1
<i>Cycosperma senegalense</i>	Araceae (9)	11,11 (1)	1
<i>Palisota hirsuta</i>	Commelinaceae (202)	0,50 (1)	1
<i>Talinum triangulare</i>	Portulacaceae (157)	0,64 (1)	1

† Nombre de plantes examinées entre parenthèses;

‡ Nombre de plantes attaquées entre parenthèses.

Au Cameroun la CART se retrouve dans toute la zone forestière du plateau sud Cameroun, dans quelques sites de la zone littorale et des hauts plateaux de l'Ouest (fig. 10). Elle montre une préférence pour certaines plantes hôte en fonction de la localité. Dans la zone forestière du sud Cameroun, elle préfère le manioc alors que dans les hauts plateaux et certaines zones de transition forêt-savane elle se retrouve sur des tubercules de macabo (*Xanthosoma sagittifolium*; Araceae). Dans la zone littorale (Nkongsamba – Santchou) elle préfère les ignames cultivées (*Dioscorea* spp.; Dioscoreaceae). Sa distribution est aussi fonction de l'altitude (fig. 10). Elle est complètement absente dans les zones d'altitude

inférieure à 300 m au dessus de la mer, atteint la densité la plus élevée entre 600 et 800 m (plateau sud camerounais) et très faible au dessus de 1000 m d'altitude (haut plateaux de l'Ouest Cameroun).

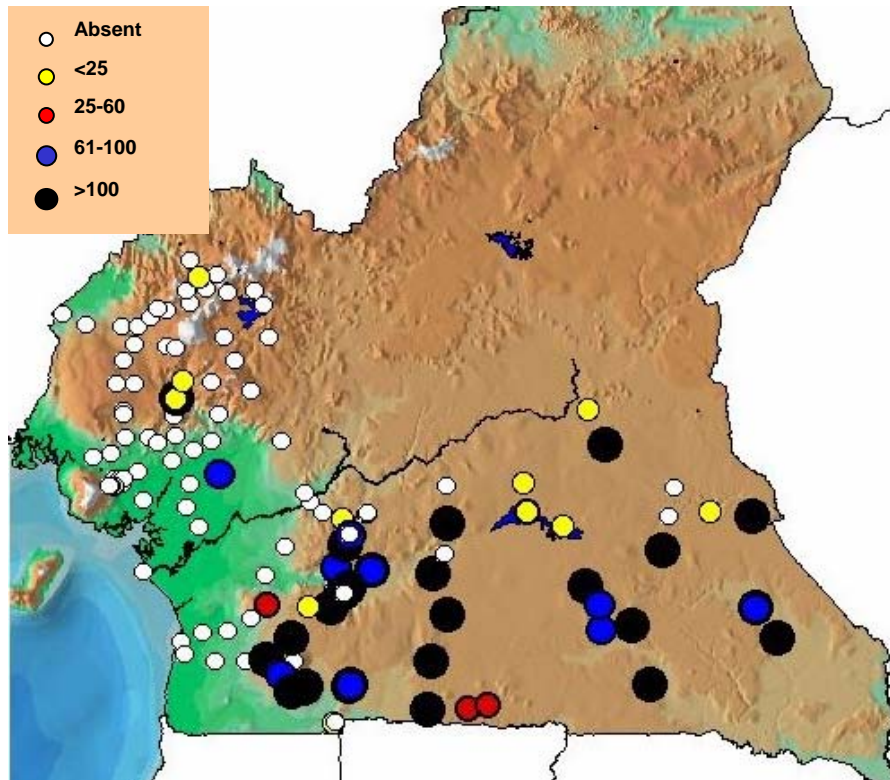


Figure 10: Distribution et densité de la cochenille africaine des racines et tubercules sur les plantes cultivées (arachide, ignames, macabo, manioc et taro) au sud Cameroun. Données obtenues pendant la période allant de Janvier 2001 à Janvier 2004.

En plus des plantes cultivées, *Arachis hypogea* L. (Fabaceae), *Colocasia esculenta* Schott (Araceae), *Diocorea* spp. (Dioscoreaceae), *M. esculenta* Crantz (Euphorbiaceae), et *X. sagittifolium* Schott (Araceae), la CART vit aussi sur des plantes non cultivées (Tableau 2) telles que *Aframomun daniellii* Schum (Zingiberaceae), *Costus afer* Ker Gawl (Scitamineae), *Cyrtosperma senegalense* Eng. (Araceae), *Dioscorea* spp. (Dioscoreaceae.), *Haumania danckelmanniana* Braun & Shum (Marantaceae), *Palisota hirsuta* K. Schum (Commelinaceae), *Talinum triangulare* Wild (Portulacaceae).

Dans les champs de manioc nouvellement créés, la CART s'installe d'abord sur les boutures mères et migrent progressivement vers les racines nourricières et tubéreuses au fur et à mesure de leur développement. La population de la cochenille augmente progressivement pour atteindre son pic entre 6 et 7 mois après le semis (fig. 11). Ensuite la population chute brusquement. Les raisons de cette chute brusque sont encore peu connues mais la dispersion

des larves (avec l'aide des fourmis) pour infester des nouvelles plantes est une cause potentielle.

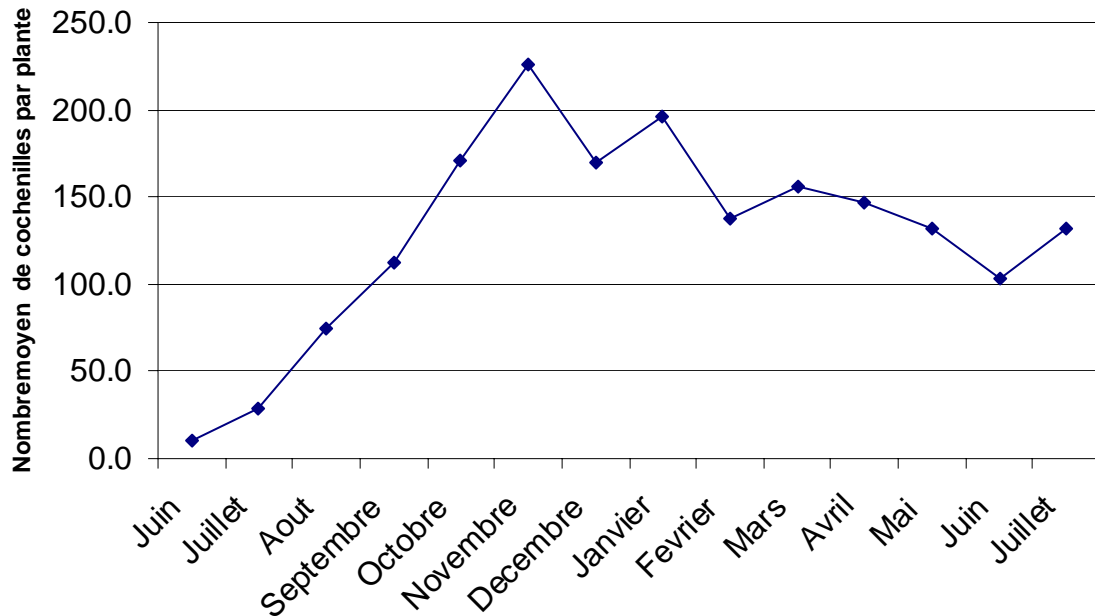


Figure 11: Dynamique de population de la CART dans un champ de manioc de première saison à Awae II. La population croît et atteint le maximum à six mois plus décroît considérablement.

Des essais d'évaluation des pertes de production dues à la CART au Cameroun ont montré qu'elles peuvent aller jusqu'à 70% dans des zones sévèrement affectées. Certains paysans abandonnent simplement leur champ (obs. pers.).

Dans la zone forestière du sud Cameroun, la densité de la CART est plus élevée dans les champs de manioc implantés après une courte jachère comparée aux champs de manioc implantés après une longue jachère ou une forêt secondaire. On a constaté que les plantes hôtes non cultivées et surtout les tiges de manioc abandonnées dans les jachères après récolte serviraient de réservoirs à la CART. Cette dernière infeste rapidement les champs de manioc implantés après les courtes jachères, ce qui n'est pas le cas pour les longues jachères et les forêts secondaires (Tableau 3). Une possibilité de limitation de la population de la CART infestant le prochain champ de manioc a été testée. Elle consistait à enlever les réservoirs dans les courtes jachères avant l'implantation des champs. Cette méthode combinée à la résistance variétale est actuellement testée dans plusieurs sites au Sud du Cameroun.

Tableau 3: Fréquence relative des plantes hôtes prédominantes de *Stictococcus vayssierei* identifiées pendant l'enquête dans les différents types de végétation existants dans la lisière de forêt humide au sud du Cameroun.

Type de végétation	Espèces de plantes				
	<i>A. daniellii</i>	<i>C. afer</i>	<i>Dioscorea</i> spp.	<i>M. esculenta</i>	<i>X. sagittifolium</i>
Jeune jachère	69	53	30	46	13
Jachère moyenne	316	239	52	131	0
Vieille jachère	173	11	12	0	1
Forêt secondaire	174	16	8	0	0
Forêt primaire	4	0	5	0	0

A. daniellii = *Aframomum danielli* ; *C. afer* = *Costus afer*; *M. esculenta* = *Manihot esculenta*; *X. sagittifolium* =

Xanthosoma sagittifolium

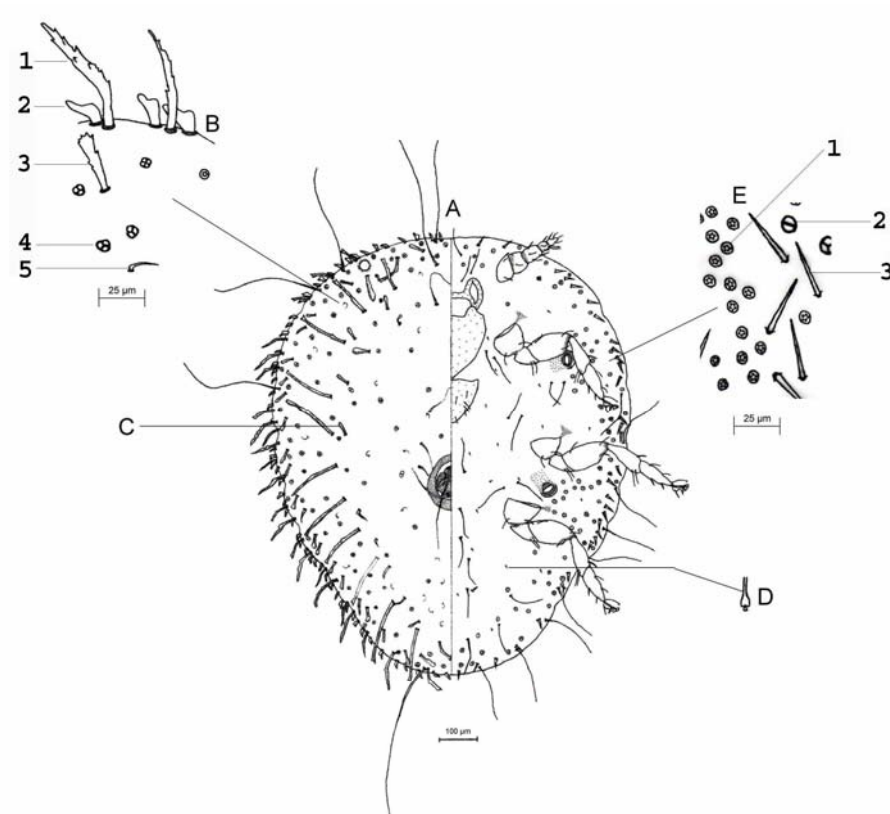


Figure 12: Dessin du deuxième stade femelle de la cochenille africaine des racines et tubercules. **A:** Vue générale; dorsale (à gauche) et ventrale (à droite). **Vue dorsale. B:** détails de la région marginale antérieure de la face dorsale (**1:** épine marginale; **2:** processus marginal; **3:** épine submarginale; **4:** pore ovoïde triloculaire; **5:** soie en virgule); **C:** épine submarginale; **Vue Ventrale. D:** orifice de la glande tubulaire; **E:** détails de la région marginale antérieure de la face ventrale (**1:** pore discoïde pentaloculaire; **2:** pore ovoïde biloculaire; **3:** épine lisse).

La variation de l'incidence en fonction des localités et la diversité des plantes hôtes laissent présager une implication de plusieurs espèces ou biotypes de la CART. C'est ainsi

qu'une description morphologique détaillée des différents stades de développement a été entreprise. Elle constitue une base solide pour une future analyse morphométrique des populations des diverses localités et plantes hôtes. Une illustration du deuxième stade de développement a été effectuée (fig. 12).

Dix-huit espèces de fourmis ont été collectées aux pieds des plantes infestées par la CART mais *Anoplolepis tenella* a été de loin la plus fréquente représentant 81% des associations (n = 685). Des essais d'exclusion des fourmis en laboratoire comme en champs ont montré que la CART ne peut survivre sans la fourmi *A. tenella* (fig. 13). En conditions naturelles, dans les parcelles de manioc où les ouvrières de *A. tenella* n'ont pas été empêchées de visiter les racines des plantes infestées initialement (T1), la population de la CART augmente considérablement au niveau des tubercules. Par contre dans les parcelles où les ouvrières de *A. tenella* ont été empêchées d'atteindre les plantes de manioc infestées (T2) la population de CART disparaît au bout de trois mois. Dans les parcelles non infestées (T3) la CART reste absente (dans le contexte de l'expérience). Quand la fourmi n'est pas exclue des plantes non infestées initialement (T4), la CART est installée sur ces plantes mais la population n'est pas très élevée.

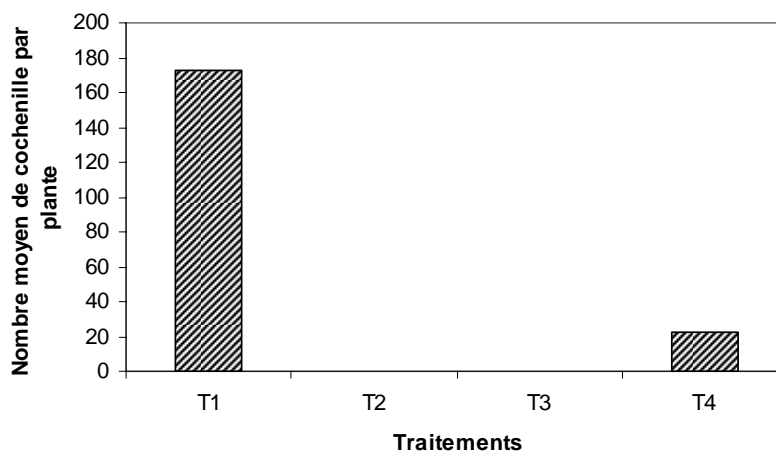


Figure 13: Effet sur la population de la cochenille africaine des racines et tubercules de l'exclusion ou non de la fourmi *A. tenella* dans les parcelles de manioc. T1 = plantes infestées plus fourmi, T2 = plantes infestées sans fourmi, T3 = plantes non infestées sans fourmis, T4 = plantes non infestées plus fourmi.

Une étude entreprise sur la biologie de *A. tenella* montre que les nids sont généralement construits à la base des plantes infestées par la CART (96,2% ; N = 469) principalement sous les pieds de manioc (93,8% ; N = 469). La densité des nids de *A. tenella* est plus élevée dans

les champs de manioc (1600 nids par ha) comparativement à la densité observée dans les jachères (400 nids par ha), dans la forêt secondaire (90 nids par ha), et dans la forêt primaire (50 nids par ha). Tout comme les nids d'autres fourmis terricoles, la structure interne du nid de *A. tenella* présente un ensemble de cavités relié par un réseau de galeries (fig. 14). Les nids sans reines sont peu nombreux (13,7%, N = 51). Pour ceux pourvus de reine, le nombre de reines par nid a varié de 1 à 7 avec une moyenne de $2,2 \pm 1,5$. Huit nids (15,7%) étaient monogynes tandis que 36 nids étaient polygynes. La dissection de 79 reines collectées dans 11 nids monogynes et 18 nids polygynes (nombre de reine de 2 à 7) a indiqué qu'elles ont été toutes fécondées, leurs ovaires étant en outre bien développés. Le nombre d'ouvrières varie de 198 à 1406 individus (476 ± 255 ; n = 51).

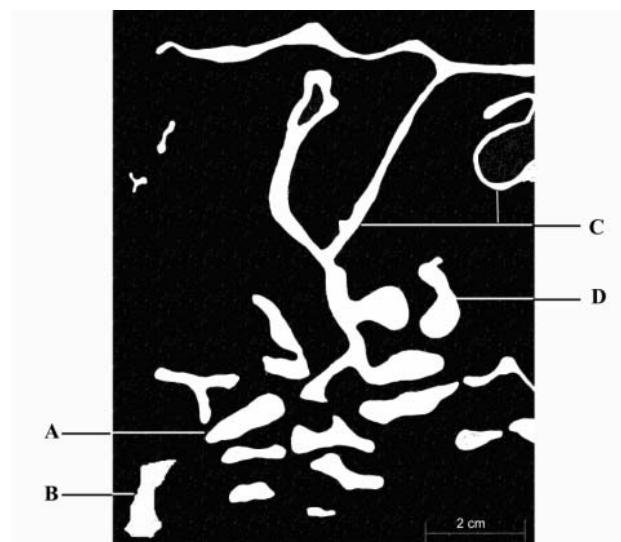


Figure 14: Structure interne du nid de *Anoplolepis tenella* observée dans un nid de verre (20 x 30 x 5 cm) recouvert d'un papier plastique noir pendant six mois; **A)** chambres intermédiaires, **B)** chambres profondes, **C)** galeries, et **D)** chambres superficielles. **A** et **B** referment principalement la reine et les oeufs, et **D** principalement les nymphes.

A. tenella forme des colonies géantes car il existe une faible agressivité entre les individus appartenant à des nids différents au sein de la même localité contrairement à des nids provenant des localités différentes. Dans la même localité une seule colonie peut occuper environ 1,250 ha. La limite des supercolonies étant matérialisée par des barrières naturelles comme des parcelles de forêt non perturbées ou des cours d'eau. Le contenu des chambres s'est avéré variable avec la profondeur de nid. Les reines dans la plupart de cas ont été trouvées dans les chambres les plus profondes (61,9%, N = 21) tandis que les nymphes ont été trouvées dans les chambres superficielles ou de profondeur intermédiaire (54,6% et 30,3%, N = 33)

dans la plupart des cas. Les oeufs et les jeunes larves ont été trouvés avec les reines, et les larves matures avec les nymphes.

Le couvain (larves et nymphes) des individus sexués apparaît dans les nids entre juin et août, alors que des individus sexués peuvent être trouvés dans les nids à partir de juin jusqu'en septembre. Les vols nuptiaux se produisent entre août et septembre.

La densité des nids très élevée dans des milieux perturbés, la faible agressivité intraspécifique et la polygynie suggèrent que *A. tenella* se comporterait comme une espèce de fourmis vagabonde dans sa zone d'origine.

II.2.4- Bio-écologie des mouches des fruits

L'horticulture et l'arboriculture fruitière s'accroissent rapidement en importance comme une composante génératrice des revenus des systèmes de production agricole en Afrique occidentale et centrale. Ceci est en relation avec la rapide urbanisation à travers la région où la population de beaucoup de centres urbains a doublé en 10 à 15 années (Gockowski et Ndoumbe 1999). La production rentable des fruits et légumes est limitée par plusieurs contraintes biotiques parmi lesquelles les maladies et les mouches de fruits qui peuvent baisser la qualité commerciale des fruits. Par conséquent une grande proportion des fruits est consommée par les producteurs ou vendue localement mais ne peut pas être exportée à cause des barrières phytosanitaires internationales.

Au moins 900 espèces de mouches de fruits sont originaires de l'Afrique subsaharienne parmi lesquelles environ 300 connues se développent dans des fruits de plantes sauvages ou cultivées. En plus de la faune indigène, deux espèces asiatiques appartenant au genre *Bactrocera* ont été accidentellement introduites en Afrique occidentale et centrale (White et Elson-Harris 1992, CAB International 1995, IITA 2004). La majorité des travaux sur les mouches de fruits affectant l'arboriculture fruitière en Afrique ont été effectués en Afrique occidentale et orientale (Lux *et al.* 1999, Vayssieres et Kalabane 2000, Vayssieres *et al.* 2004). Au Cameroun ce genre de recherche est rare. Suite à la demande des paysans, j'ai initié en 1999 un travail sur les ravageurs dans les champs de tomate au Cameroun au cours duquel la mouche de fruit *Dacus punctatiformis* Karsch a été identifiée comme responsable de dégâts considérables. Par la suite des travaux sur la diversité des mouches de fruits et les plantes hôtes ont été effectués dans 16 sites couvrant un gradient d'altitude et de végétation. 24 espèces appartenant aux genres *Bactrocera*, *Ceratitis*, *Dacus*, *Perilampus* et *Trirhithrium* ont été capturées au pièges à cueilure ou à methyl eugenol ou encore ont émergés des fruits

collectés et incubés (Tableau 4). Parmi ces espèces quatre ont été considérées comme ayant une importance économique vue la large gamme des plantes hôtes et leur valeur économique. Ce sont: *Bactrocera (Bactrocera) invadens* Drew *et al.*, *Ceratitidis (Pterandrus) annonae* Graham, *Dacus (Dacus) bivittatus* (Bigot) et *Dacus (Dacus) punctatifrons* Karsch. *B. invadens* est une espèce nouvelle pour la science récemment introduite en Afrique à partir du Sri Lanka (Drew *et al.* 2005). Des spécimens collectés au Cameroun font partie des holotypes ayant servi à sa description par des Collègues Australiens.

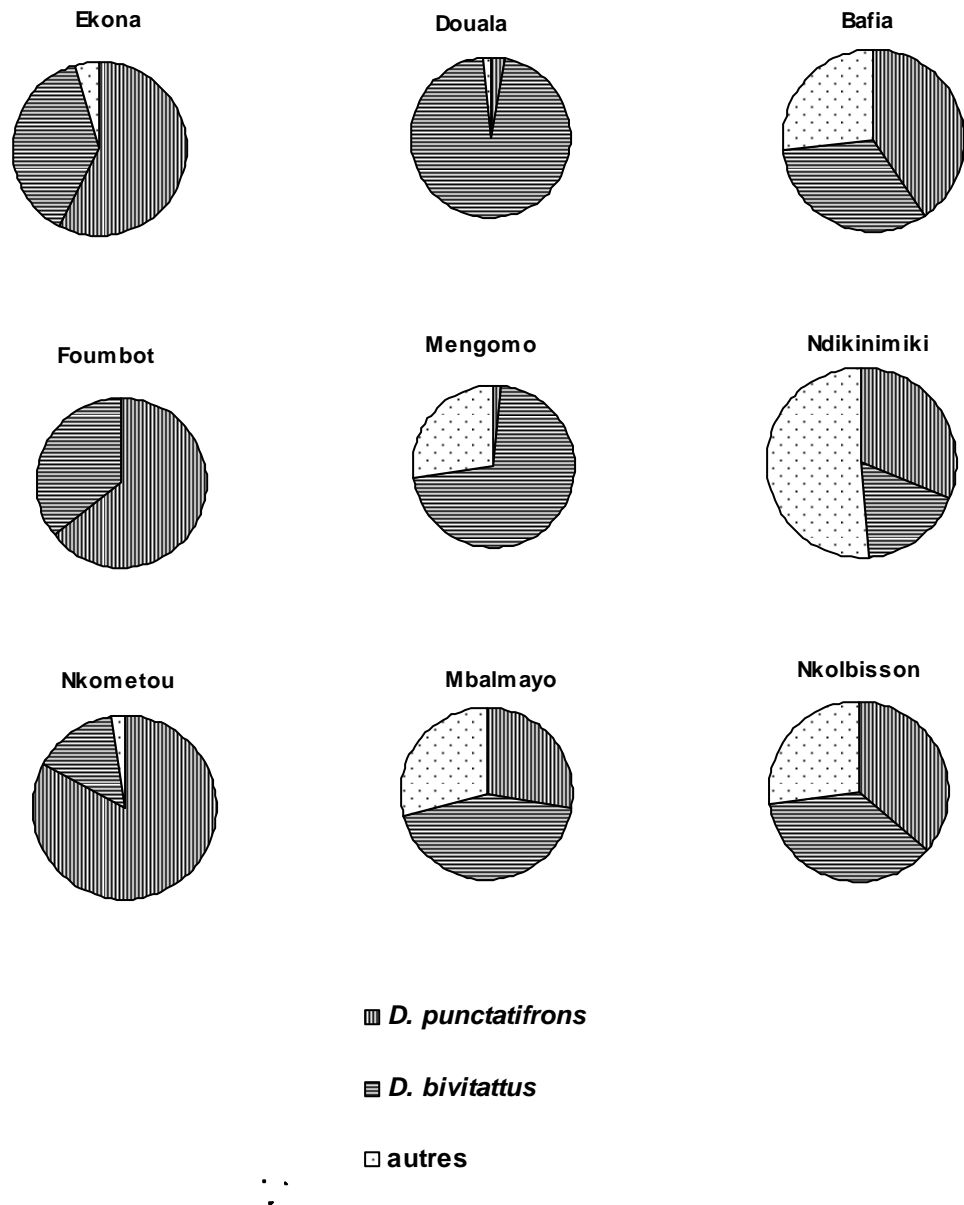
Tableau 4: Espèces de mouche de fruits collectées dans les pièges à paraphéromone (cuelure et Methyl eugenol) ou élevées sur fruit collectés au Sud du Cameroun de Décembre 2004 à Juillet 2006.

No	Espèces	Méthode de collecte
1	<i>Bactrocera (Bactrocera) invadens</i> (Drew <i>et al.</i>)	Methyl eugenol, fruit
2	<i>Bactrocera (Gymnodacus) mesomelas</i> (Bezzi)	Fruit
3	<i>Ceratitidis (Pterandrus) annonae</i> Graham	Fruit
4	<i>Ceratitidis (Pardalapsis) breinii</i> (guérin-Méneville)	Methyl eugenol
5	<i>Ceratitidis (Ceratitidis) capitata</i> Weidemann	Fruit
6	<i>Ceratitidis (Pterandrus) colae</i> Silvestri	Fruit
7	<i>Ceratitidis (Ceratalapsis) cosyra</i> (Walker)	Fruit
8	<i>Ceratitidis (Pardalapsis) punctata</i> Weidemann	Methyl eugenol, fruit
9	<i>Dacus armatus</i> Fabricius	Fruit, cuelure
10	<i>Dacus (Dacus) bivittatus</i> (Bigot)	Cuelure, fruit
11	<i>Dacus (Dacus) chrysomphalus</i> (Bezzi)	Cuelure
12	<i>Dacus (Dacus) diastatus</i> Munro	Cuelure
13	<i>Dacus (Dacus) humeralis</i> (Bezzi)	Cuelure, fruit
14	<i>Dacus (Ectopodacus) langi</i> Curran	Cuelure
15	<i>Dacus (Ectopodacus) "med"</i> sp. Nov	Cuelure
16	<i>Dacus (Ectopodacus) pleuralis</i> Collart	Cuelure
17	<i>Dacus (Dacus) punctatifrons</i> Karsch	Cuelure, fruit
18	<i>Dacus (Dacus) telfaireae</i> (Bezzi)	Cuelure
19	<i>Dacus (Dacus) theophrastus</i> Hering	Cuelure
20	<i>Dacus (Didacus) vertebratus</i> Bezzi	Fruit
21	<i>Dacus</i> sp	cuelure
22	<i>Dacus (Didacus)?umbeluzinus</i> (Munro, 1984)	Cuelure
23	<i>Perilampus decellei</i>	Methyl eugenol
24	<i>Thririthrium</i> sp	Methyl eugenol

Au Cameroun, *B. invadens* est présente dans tous les sites prospectés et est prédominante dans les pièges à methyl eugenol. Son abondance dans les pièges varie selon un gradient d'altitude et de végétation. Elle s'attaque à plusieurs plantes hôtes cultivées ou sauvages, indigènes comme introduites. Parmi ces plantes le manguier (*Mangifera indica*; Anacardiaceae), le goyavier (*Psidium guyava*; Myrtaceae) et les agrumes (*Citrus* spp;

Rutaceae) sont par ordre décroissant les plus préférés. L'abondance dans les pièges correspond d'ailleurs aux grandes saisons de production de ces plantes hôtes. Le taux d'infestation sur les mangues est d'environ 30% et varie en fonction des variétés, du stade de maturité du fruit et selon que le fruit est sur l'arbre ou tombé. Ce taux d'infestation varie aussi en fonction de l'altitude. Il est faible dans les hauts plateaux et les savanes de moyennes altitudes, très fort dans les plateaux (zone d'altitudes moyennes entre 500 et 900 m) et très faible dans les zones côtières d'altitude inférieure à 15 m. Une comparaison avec les données existant sur l'infestation des mangues dans d'autres régions d'Afrique montre qu'elle est entrain de remplacer les espèces indigènes sur ces fruits. L'espèce *C. annonae*, s'attaque à beaucoup de fruits sauvages et aux goyaves. Les données actuelles indiquent qu'elle est en compétition avec l'espèce nouvellement introduite sur la goyave.

Les espèces *D. bivittatus* et *D. punctatifrons* Karsch. sont prédominantes dans les pièges à cueilure (fig. 15). *D. bivittatus*, s'attaque beaucoup plus aux cucurbitaceae tel que le melon "egusi" (*Cucumeropsis* sp.) et *Cucurbita maxima* cultivées pour leurs graines très prisées par les populations locales. Le statut de *D. punctatifrons* comme principal ravageur des fruits de tomate a été confirmé par sa prédominance dans les pièges à cueilure placés dans des grands bassins connus de production de tomate au Cameroun à savoir Ekona, Foumbot, Nkometou (fig 15). La situation est encore plus préoccupante à l'île de Bioko en Guinée Equatoriale où en plus des tomates elle s'attaque à d'autres Solanacées cultivées comme l'aubergine (obs. pers.). Tout comme au Cameroun et selon les paysans, cette situation est récente et a commencé il y a seulement quelques années (comm. Pers.). Par contre en Afrique occidentale (Cotonou, Bénin), où *D. punctatifrons* est capturée dans les pièges, aucune infestation sur tomate n'a été observée depuis plusieurs années consécutives de recherche (IITA 2004). Elle y préfère des cucurbitacées comme *Cucurbita pepo* (courgette). Ces informations indiquent que la tomate n'est qu'une plante hôte secondaire. D'autres plantes hôtes cultivées telles que le piment *Capsicum annum* L (Solanaceae), le concombre *Cucumis sativus* L. (Cucurbitaceae), la courgette *C. pepo* (Cucurbitaceae) et le melon *Cucumeropsis* sp. (Cucurbitaceae) ainsi que les plantes non cultivées telles que *Luffa cylindrica* (L.) (Cucurbitaceae) Roemer et *Zehneria scabra* (L. f.) Sond (Cucurbitaceae) ont été enregistrées au Cameroun.



Figures 15: Abondance et distribution des espèces des mouches de fruits prédominantes dans les pièges à cueilure dans neuf sites prospectés au sud du Cameroun en 2005.

II.3- Perspectives et projets de recherche en Entomologie appliquée

Le nombre actuel de spécimens contenu dans la collection d'insectes de l'IITA Cameroun ne représente pas grand-chose quand à la diversité qui existerait dans cette zone agro-écologique. Les travaux futurs permettront, d'accroître la collection, pour couvrir toute la zone forestière de l'Afrique Centrale, d'augmenter le nombre d'espèces identifiées et pouvoir répondre aux besoins taxonomiques des partenaires en recherche agricole dans la sous-région.

Le statut croissant du ravageur des racines et tubercules *S. vayssierei* présente un exemple exceptionnel d'un insecte indigène qui n'était pas signalé comme ravageur lors de sa description initiale (Richard 1971), mais qui a pu au fil des années, évoluer pour devenir un ravageur important sur une plante introduite comme le manioc. Les efforts actuels et à venir consisteront à identifier les facteurs biotiques, agronomiques et environnementaux qui affectent l'abondance de la CART en vue de développer des méthodes de lutte appropriées. L'un des facteurs à examiner est l'interaction entre la CART et la fourmi *A. tenella*. Ceci constitue le projet de thèse de M. Kuaté Apollin que je co-dirige avec Dr. Hanna Rachid, Dr. Goergen Georg de l'IITA Cotonou et Dr. Nagel de l'Université de Basel en Suisse. Ce projet a obtenu l'accord favorable de financement par la coopération Suisse. L'autre facteur est la clarification du statut taxinomique des espèces souterraines de la CART ainsi que sa table de vie. Ceci est le projet de DEA de M. Ndoumtsop Armand, étudiant à l'Université de Yaoundé I. En travaillant sur la diversité des fourmis associées à la CART, une fourmi introduite *W. auropunctata* a été trouvée dans la localité d'Ebolowa alors que dans la littérature, elle n'était reportée que dans la région située entre Kribi et Akom II (De Miré, 1969). Ceci nous a amené à initier un travail sur le potentiel envahisseur de cette fourmi au Cameroun. Puisque nos partenaires du Laboratoire d'Evolution et de Diversité Biologique de l'Université de Toulouse III s'intéressaient déjà à cette fourmi dans d'autres régions du monde y compris sa zone d'origine, elle a été considérée comme une composante du projet de recherche intitulé "Influence des fourmis sur l'environnement naturel et anthropisé d'Afrique équatoriale" soumis avec succès au Programme CORUS (COopération pour la Recherche Universitaire et Scientifique) du Ministère Français des relations étrangères. C'est dans ce cadre que des travaux sur la structure de la colonie et l'impact de *Wasmannia* sur la diversité au Cameroun sont en cours et constituent le sujet de DEA et de thèse de M. Mbenoun Massé Paul Serge que je co-dirige avec Dr. Kenne Martin de l'Université de Douala et Dr. Orivel Jérôme de l'Université Toulouse III.

L'inventaire des espèces des mouches de fruits nous a permis d'identifier celles qui ont une importance économique indéniable en Afrique centrale. Tout en continuant les recherches sur la distribution des espèces et les plantes hôtes, des méthodes de lutte devraient être développées et testées contre les espèces les plus importantes comme *B. invadens*, *D. bivittatus* et *D. punctatifrons*. Particulièrement la lutte biologique classique contre *B. invadens* qui est une espèce introduite et dont des informations actuelles indiquent qu'elle n'est pas un ravageur important dans sa zone d'origine. Le test et la mise en œuvre des méthodes de lutte intégrée contre les mouches de fruits des légumes, l'évaluation en Afrique des méthodes qui

ont été beaucoup testées ailleurs dans le monde, leur modification et adaptation dans le contexte africain sont à entreprendre dans les prochaines années. En plus le statut taxinomique de *D. punctatiformis* doit être clarifié avec l'aide des techniques moléculaires.

Mon imprégnation à l'entomologie appliquée en Afrique m'a permis d'utiliser des exemples locaux des conséquences des ruptures d'équilibres écologiques ainsi que les différentes possibilités de rétablissement pour illustrer le contenu du cours sur l'Ecologie Animale (UVBA407) que je dispense à l'Université de Douala. Ces exemples palpables rendent l'enseignement beaucoup plus pratique pour des étudiants et augmentent leur engouement pour la discipline.

III- Références Bibliographiques

- Ambe J.T., Ntonifor N.N., Awah E.T. and Yaninek J.S. 1999. The effect of planting dates on the incidence and population dynamics of the cassava root scale, *Stictococcus vayssierei*, in Cameroon. International Journal of Pest Management, 45: 125-130.
- Aoki S. 1982. Soldiers and altruistic dispersal in Aphids. In : The Biology of Social Insects. Proc. 9th Internat. Congr. I.U.S.S.I. Colorado. M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans (eds.). Westview Press. Boulder; Colorado, 154-158
- Alexander R.D. 1974. The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 325-383.
- Bennet N.C., Jarvis J.U.M. and Davies K.C. 1988. Daily and seasonal temperatures in the burrows of African rodent moles. South African Journal of Zoology., 23: 189-195.
- Benton N.C., and Foster W.A. 1992. Altruistic housekeeping in a social aphid. Proceedings of the Royal Society of London, B, 247: 199-202.
- Bequaert J. 1918. A revision of the vespidae of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, with a list of Ethiopian diplopterous wasps. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 39: 1-384.
- BioNET International. 1999. The business plan. BioNET – International Technical Secretariat (TECSEC). Bakeham Lane, Egham, Surrey. UK. 104p.
- Brader L. 1975. Integrated control : a new approach in crop protection. C.R. 5e Symp. Lutte intégrée en vergers, OILB/SROP, Bolzano, 3-7 Sept. 1974, 9-16.

- Brothers D. J. and Michener C.D. 1974. Interactions in colonies of primitively social bees. III Ethometry of division of labour in *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera : Halictidae), J. comp. Physiol., 90: 129-168.
- Briejer C.J. 1957. Need for re-orientation in the field of insect control. Med.Div.Tuinbow., 20: 804-813.
- Buckley R.C. 1987. Ant-plant-homoptera interaction. Adv. Ecol. Res., 16: 53-85.
- Buysson R.DU 1909. Monographie des Vespides du genre *Belonogaster*. Ann. Soc. France, 78: 199-270.
- CABI International. 1995. *Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae* (Coquillett) (Melon fruit fly). *Distribution maps of pests*. Ser. A. Map. No 64. CAB Int.
- Caltagorigone L.E. 1981. Landmark examples in classical biological control. Annu. Rev. Entomo., 26: 213-232.
- Cant M. 2006. A tale of two theories: parent-offspring conflict and reproductive skew. Animal Behav., 71: 255-263.
- Carpenter J. M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). Syst. Entomol., 7: 11-38.
- Carpenter J. M. 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In The social biology of wasps. K.G. Ross and R. W. Matthews (eds.), Comstock, Ithaca, N.Y., 7-32.
- Chapman T.W, Kranz B.D., Bejah K.L., Morris D.C., Schwarz M.P. and Crespi B.J. 2002. The evolution of soldier reproduction in social Thrips. Behav. Ecol., 13: 519-525.
- Coderre D. et Vincent C. 1992. La lutte biologique: toile de fond. In : *La Lutte Biologique C*. Vincent et D. Coderre (eds.), Gaetan morin. Boucherville, Quebec, Canada., 3-16.
- Coulibaly O., Manyong V.M., Yaninek S., Hanna R., Sanginga P., Endamana D., Adesina A., Toko M. and Neuenschwander P. 2004. Economic impact assessment of classical biological control of cassava green mite in West Africa. Mimeo. IITA, Cotonou, Bénin Republic., 210p.
- Crespi B.J, 1992. Eusociality in Australian gall thrips. Nature, 359: 724-726.
- Crespi B.J, and Yanega 1995. Eusociality in Australian gall thrips. Nature, 359: 724-726.

- Darwin C. 1859. Origin of species by means of natural selection. In: The origin of the species and the descent of man. He modern Library. New York., 203-207.
- Debach P. 1964. Biological control of insects pests and weeds. Van Nostrand-Reinhold, Princeton, New York., 844p.
- Debach P. 1974. Biological control by natural enemies. Cambridge University Press. New York., 323p.
- Dejean A. and Matile-Fererro D. 1996. How a ground-dwelling forest ant species favors the proliferation of an endemic scale insect (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Stictococcidae). Sociobiology, 28: 183-195.
- Delucchi V. 1987. La protection intégrée des cultures In : Protection intégrée :quo vadis ? Delucchi (ed.). "Parasitis86" Geneva, Switzerland., 7-22.
- Duffy J.E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. Nature., 381: 512-514.
- Drew R.A.I, Tsuruta K. and White I.M. 2005. A new species of pest fruit fly (Diptera: Tephritidae: Dacinae) from Sri Lanka and Africa. African Entomology, 13: 149-154.
- Emlen S.T. 1982. The evolution of helping. II. The role of behavioral conflict. Amer. Nat., 119: 40-53.
- FAO 2001. The global cassava development strategy and implementation plan. Proceeding of the validation forum on the global cassava development strategy. Rome, 26-28 April 2000., 64p.
- Gadagkar R. 1987. Social structure and the determinants of queen status in the primitively eusocial wasp *Ropalidia cyathiformis*. In : Chemistry and biology of social insects. Proc. Xth Internat. Congr. I.U.S.S.I Munich Eder J. and H. Rembold (eds.), Verlag J. Peperny., 377-378.
- Gadagkar R. 1991a. Demographic predisposition to the evolution of eusociality - A hierarchy models. Proceedings of the Natural Academy of science, USA., 88: 10993-10997.
- Gadagkar R. 1991b. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia*, and independent-founding *Ropalidia*. In : The social Biology of wasps. K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.), Comstock Publishing Associates : A division of Cornell University Press, Ithaca, London., 149-187.

- Gadagkar R. 1996. The evolution of eusociality, including a review of the social status of *Ropalidia marginata*. In: Natural History and Evolution of Paper-Wasps. Turillazzi S. and M.J. West Eberhard (eds.) Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo., 248-271.
- Gadagkar R. and Joshi N.V. 1982. Behaviour of the Indian social wasp *Ropalidia cyathiformis* on a nest of separate combs (Hymenoptera : Vespidae). J. Zool. London, 198: 27-37.
- Gadagkar R. and Joshi N.V. 1984. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera : Vespidae). Z. Tierpsychol, 64: 15-32.
- Gadagkar R., Vinutha C., Shanubhogue A. and Gore A.P. 1988. Pre-imaginal biasing of caste in primitively eusocial insect. Proceedings of the Royal Society of London, 233: 175-189.
- Gadagkar R., Bhagavan S. Malpe R. and Vinutha C. 1990. On reconfirming the evidence for pre-imaginal caste bias in primitively eusocial wasp. Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.), 99: 141-150.
- Gamboa G.J. 1978. Intraspecific defense : advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. Sciences, 199: 1463-1465.
- Gamboa G.J. 1980. Comparative timing of brood development between multiple- and single-foundress colonies of the paper wasp, *Polistes metricus*. Ecol. Entomol., 5: 221-225.
- Gibo D.L. 1978. The selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae): A Field study of the effects of predation on productivity. Can. Ent., 110: 519-540.
- Gockowski J. and Ndoumbé M. 1999. An analysis of horticultural production and marketing systems in the Forest Margins Ecoregional Benchmark of Souther Cameroon. International Institute of Tropical Agriculture (IITA), Resource and Crop Management Research Monograph. , No 27. 59p.
- Gullan P.J. 1997. Relationships with ants In : Soft scale insects – their biology, natural enemies and control. Ben-Dov. Y. and C.J.Hodgson (eds.), Elsevier Science, Amsterdam., 351-377.

- Haggard C.M. and Gamboa G.J. 1980. Seasonal variation in body size and reproductive condition of paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera : Vespidae). Can. Entomol., 112 : 239-248.
- Hamilton W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. J. Theor. Biol., 7: 1-16.
- Herren H. and Neuenschwander P. 1991. Biological control of cassava pests in Africa. Annual Review of Entomology, 36: 257–283.
- Herren H.R., Neuenschwander P., Hennessey R.D. and Hammond W.N.O. 1987. Introduction and dispersal of *Epidinocarsis lopezi* (Hym., Encyrtidae), an exotic parasitoid of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hom., Pseudococcidae) in Africa. Agriculture, Ecosystems and Environment, 19:131–144.
- Ho C.T. and Khoo K.C. 1997. Partners in biological control of cocoa pests: Mutualism between *Dolichoderus thoracicus* (Hymenoptera: Formicidae) and *Cataenococcus hispidus* (Hemiptera: Pseudococcidae). Bulletin of Entomological Research, 87: 461-470.
- Hölldobler B. and Wilson E.O. 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., 732p.
- Hughes C.R., Queller D.C., Strassmann J.E., and David S.K. 1993. Relatedness and altruism in *Polistes* wasps. Behav. Ecol., 4: 128-137.
- Hunt J.H. 1991. Nourishment and the evolution of the social vespidae. *In* : The social Biology of wasps. K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.), Comstock Publishing Associates : A division of Cornell University Press, Ithaca, London., 427-450.
- IITA 1990. Cassava in Tropical Africa- A reference manual. International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria., 176p.
- IITA 2004. Annual report, project B: Developing plant health management options., 114p.
- IITA 2005. Research to nourish Africa. Overview of the 2006-2008 Medium Term plan. International Institute of Tropical Agriculture. Nigeria. 161p.
- Itô Y. 1986. Social behaviour of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae) females on satellite nests and on a nest with multiple combs. J. Ethol., 4: 73-80.
- Jaisson P. 1993. La fourmi et le sociobiologiste. Editions Odile Jacob. Paris., 315p.

- Jarvis J.U.M. 1981. Eusociality in mammals: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. Science, 212: 571-573.
- Jarvis J.U.M., O’Riain M.J., Bennet N.C. and Sherman P.W. 1994. Mammalian eusociality : a family affair. Nature, 9: 47-51.
- Jeanne R.L. 1970. Chemical defence of brood by a social wasp. Science, 168: 1465-1466.
- Jeanne R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 144: 63-150.
- Jeanne R.L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. Annu. Rev. Entomol., 25: 371-396.
- Keller L. and Varga E.L. 1993. Reproductive structure and reproductive role in colonies of eusocial insects. In : Queen number and sociality in insects. L. Keller (ed.). Oxford University Press. Oxford., 16-44.
- Kent D.S. and Simpson J.A. 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera : Curculionidae). Naturwissenschaten., 79: 86-87.
- Keeping M.G. 1990a. Colony foundation and nestmates recognition in the social wasp, *Belonogaster petiolata* . Ethology, 85: 1-12.
- Keeping M.G. 1990b. Rubbing behaviour and Morphology of van der vecht’s gland in *Belonogaster petiolata* (Hymenoptera: Vespidae). J. Insect Behav., 3: 1-12.
- Keeping M.G. 1991. Nest construction by social wasp, *Belonogaster petiolata* (Degeer) (Hymenoptera: Vespidae). J. Entomol. Soc. South Africa., 54: 17-28.
- Keeping M.G. 1992. Social organisation and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata*. Behav. Sociobiol., 31: 211-224.
- Keeping M.G. 1997. Social behavior and brood decline in reproductive phase colony of *Belonogaster petiolata* (Degeer) (Hymenoptera : Vespidae). J. Insect Behav., 10: 265-278.
- Keeping, M.G., 2000. Morpho-physiological variability and differentiation of reproductive roles among foundresses of the primitively eusocial wasp *Belonogaster petiolata* (Degeer) (Hymenoptera, Vespidae). Insectes Soc., 47: 147-154.

- Keeping M.G. and Crewe R. 1987. The ontogeny and evolution of foundress associations in *Belonogaster petiolata* (Hymenoptera: Vespidae). In: Chemistry and biology of social insects. Eder J. and H. Rembold (eds.). Verlag J. Pepony, München., 383-384.
- Lester L.J. and Selander R.K. 1981. Genetic relatedness and the social organisation of *Polistes* colonies. Am. Nat., 117: 147-176.
- Litte M. 1977. Behavioural ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. Behav. Ecol. Sociobiol., 2: 229-246.
- Litte M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and nesting biology of a polistine wasp. Z. Tierpsychol., 50: 282-312.
- Löhr B. 1992. The pugnacious ant *Anoplolepis custodiens* (Hymenoptera, Formicidae) and its benefit in coconut production in Tanzania. Bull. Entomol. Res., 82: 213-218.
- Lux S.A., Zenz N. and Kimani S. 1999. Economic role and distribution of fruit flies. *ICIPE Annual Report 1998/99* ICIPE Science Press, Nairobi, 29-30.
- Marino Piccioli M.T. and Pardi L. 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'ethogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) [sic.]. Monit. Zool. Ital. (N.S.), 3: 197-225.
- Matteson P.C., Meltzer M.I and Knausenberger W.I. 1995. La privatisation de l'acquisition de la distribution et du marché des pesticides en Afrique sub-sahélienne. Agri. Dévelop. Rural., 95: 42-44.
- Mead F. Gabouriaut D and Habersetzer C. 1995. Nest-founding behavior induced in the first descendants of *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera: Vespidae) colonies. Insectes Soc., 42: 385-396.
- Metcalf R.A. and Whitt G.S. 1977. Relative inclusive fitness in the social wasp, *Polistes metricus*. Behav. Ecol. Sociobiol., 2: 353-360.
- Michener C.D. 1964. Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. Insectes Soc., 11: 317-341.
- Michener C.D. 1969. Comparative social biology of bees. Annual Review of Entomology, 14: 299-342.
- Michener C.D. and Brothers D.J. 1974. Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed? Proc. Nat. Acad. Sc. USA., 71: 671-674.

- Muralidharan K., Shaila M.S. and Gadagkar R. 1986. Evidence for multiple mating in the primitively eusocial wasp *Ropalidia mariginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). J. Genet., 65: 153-158.
- Mustsaers H.J., Mbouemboue W. and Mouzong Boyomo P. 1981. Traditional food crop growing in the Yaoundé area (Cameroon). Part 1. Synopsis of the system. Agro-Ecosystems, 6: 273-287.
- Neuenschwander, P. 2001. Biological control of the cassava mealybug in Africa: a review. Biological Control, 21: 214–229.
- Neuenschwander P., Boavida C., Bokonon-Ganta A., Gado A. and Herren H.R. 1994 Establishment and spread of *Gyranusoidea tebygi* Noyes and *Anagyrus mangicola* Noyes (Hymenoptera: Encyrtidae), two biological control agents released against the mango mealybug *Rastrococcus invadens* Williams (Homoptera: Pseudococcidae) in Africa. Biocontrol Science and Technology, 4: 61–69.
- Noonan K.M. 1981. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. In : Natural selection and social Behavior : Recent Research and Theory. Alexander R. D. and D. W. Tinkle (eds.), Chiron, New York, 18-44.
- Nonveiller G. 1984. Catalogue des insectes du Cameroun d'intérêt agricole. Institut pour la protection des plantes, Mémoires XV, Beograd. 210p.
- Pfenning D.W. and Klahn. 1985. Dominance as a predictor of cofoundress disappearance order in social wasps (*Polistes fuscatus*) Z. Tierpsychol., 67: 198-203.
- Pimentel D. 1981. CRC Handbook of pest management in agriculture (3 vol). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Pardi L. and Marino Piccioli M.T. 1970. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 2. Differenziamento castale incipiente in *B. griseus* (Fab.). Monit. Zool. Ital. (N.S.), 3: 235-265.
- Pardi L., and Marino Piccioli M.T. 1981. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (Fab.) and the position of the genus among social wasps. Monit. Zool. Ital. (N.S.), 14: 131-146.
- Passera L. et Aron S. 2005. Les fourmis: comportement, organisation sociale, évolution. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa., 576p.

- Queller D.C. and Goodnight K.F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. Evolution, 43: 7-13.
- Queller D.C., Strassmann J.E. and Hughes C.R. 1988. Genetic relatedness in colonies of tropical wasps with multiple queens. Science, 242 : 1155-1157.
- Queller D.C., Hughes C.R. and Stassmann. 1990. Wasps fail to make distinctions. Nature, 344: 388.
- Queller D.C., Strassmann J.E. and Hughes C.R. 1992. Genetic relatedness and population structure in primitively eusocial wasps in the genus *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae). J. Hym.Res., 1: 81-89.
- Reeve H.K. 1991. *Polistes* In : The social Biology of wasps. Ross K.G. and R.W. Matthews (eds.) Comstock Publishing Associates: A division of Cornell University Press, Ithaca, London., 99-148.
- Reeve H.K. and Ratnieks F.L.W. 1993. Queen-queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. In: Queen number and sociality in insects. L. Keller (ed.). Oxford University Press. Oxford., 45-85.
- Reeve H.K. and Keller F.L.W. 2001. Test of Reproductive skew models in socials insects. Annual review of Entomology, 46: 347-385.
- Reeve H.K., Peteers J.M., Nonacs P. and Starks T. 1998. Dispersal of first “workers” in social wasps: Causes and implications of an alternative reproductive strategy. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 95: 13737-13742.
- Richard C. 1971. Contribution à l'étude morphologique et biologique des Stictococinae (Hom. Coccoidea). Annales de la Société Entomologique de France (n.s.), 7: 571-609.
- Richards O.W. 1969. The biology of some W. African social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). Mem. Soc. Entomol. Ital., 48: 79-93.
- Richards O.W. 1982. A revision of the genus *Belonogaster* de Saussure (Hymonoptera: Vespidae). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol. Ser., 44: 31-114.
- Roubaud E. 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et sociales d'Afrique. La genèse de la vie sociale et l'évolution de l'instinct maternel chez les vespides. Ann. Sci. Nat. Zool., 1: 1-160.

- Roseler P.F. 1985. Endocrine basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps. In: Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology. Holldobler B. and M. Lindauer (eds). Sinauer, Sunderland, MA., 259-272.
- Saito Y. 1986. Biparental defense in a spider mite (Acari : Tetranychidae) infesting Sasa bamboo. Behav. Ecol. Sociobiol., 18: 377-386.
- Samways M.J., Nel M. and Prins A.J. 1982. Ants (Hymenoptera: Formicidae) foraging in citrus trees and attending honeydew-producing Homoptera. Phytophylactica, 14: 155-157.
- Shakarad M. and Gadagkar R. 1993. Colony founding in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Hymenoptera: Vespidae). Ecological Entomology, 20: 273-282.
- Sherman P.W., Jarvis J.U.M. and Alexander R.D. 1991. The biology of the naked mole-rat. Princeton University Press.
- Sherman P.W., Lacey E.A., Reeve H.K., Keller L. 1995. The Eusociality continuum. Behav. Ecol., 6: 102-108.
- Smith R.F. and Hagen K.S. 1959. Integrated control programs in the future of biological control. J. Econ. Ent., 52: 1106-1608.
- Stern V.M., Smith R.F., Vand Den Bosch R. and Hagen K.S. 1959. The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. The integrated control concept. Hilgardia, 29: 81-101.
- Strassmann J.E. 1985. Relatedness of workers to brood in the social wasp *Polistes exclamans* (Hymenoptera : Vespidae). Z. Tierpsychol., 69: 141-148.
- Strassmann J.E., Queller D.C. and Hughes C.R. 1987. Constraints on independent nesting by *Polistes* foundresse in Texas. In: Chemistry and biology of social insects. Eder J. and H. Rembold (eds.). Verlag J. peperny. Munich., 379-380.
- Strassmann J.E., Queller D.C. and Hughes C.R. 1988. Predation and the evolution of sociality in the paper wasp, *Polistes bellicosus*. Ecology, 69: 1497-1505.
- Strassmann J.E. and Orgen C.F. 1983. Nest architecture and brood development times in the paper wasp *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae). Psyche, 90: 237-248.

- Strassmann J.E., Queller D.C. 1989. Ecological determinants of social evolution. In: The genetics of social evolution. Breed M.D and R.E. Page (eds.) Westview Press. Boulder Colorado., 81-101.
- Strassmann J.E., Queller D.C. and Solís C.R. 1995. Genetic relatedness and population structure in the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). Insectes Soc., 42: 379-383.
- Sud J.H. 1987. Ant-aphid mutualism In: Aphid, their biology, natural enemies and control Minks A.K. and Harrewijn A.K. (eds) Vol 2A World crop science. Elsevier, Amsterdam., 355-356.
- Tibbet E.A. and Reeve H.K. 2003. Benefits of foundresses association in the paper wasp *Polistes dominilus* : increased productivity and survival but not assurance of fitness returns. Behav. Ecol., 14: 510-514.
- Trivers R.L. 1971 The evolution of reciprocal altruism Q. Rev. Biol., 46: 35-57.
- Trivers R.L. and Hare H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science, 191: 249-263.
- Turillazzi S. 1980. Seasonal variation in the size and anatomy of *polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera : Vespidae). Monit. Zool. Ital. (N.S.), 13: 67-70.
- Turillazzi S. 1991. The Stenogastrinae. In : The social Biology of wasps. K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.), Comstock Publishing Associates: A division of Cornell University Press, Ithaca, London., 74-98.
- Turillazzi S. 1996. *Polistes* in perspective: comparative social biology and evolution in *Belonogaster* and Stenogastrinae. In: Natural history and evolution of paper-wasps S. Turillazzi and M. J. West-Eberhard (eds.). Oxford University Press., 235-247.
- Tsuji K. 1992. Sterility for life: apply the concept of eusociality. Animal Behav., 44: 572-573.
- Vayssieres J.F. and Kalabane S. 2000. Inventory and fluctuations of the catches of Diptera Tephritidae associated with mangoes in coastal Guinea. Fruits, 55: 259-270.
- Vayssieres J.F., Sanogo F. et Noussourou M. 2004. Inventaire des espèces de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) inféodées au manguier au Mali et essais de lutte raisonnée. Fruits, 59: 1-14.

- Vehrencamp S.L. 1983. Optimal degree of skew in cooperative societies. Am. Zool., 23: 327-335.
- Venkataraman A.B., Swarnalatha V.B., Nair P. and Gadagkar R. 1988. The mechanism of nestmate discrimination in the tropical social wasp *Ropalidia marginata* and its implications for the evolution of sociality. Behav. Ecol. Sociobiol., 23: 271-279.
- Venkataraman A.B. and Gadagkar R. 1992. Kin recognition in a semi-natural context: Behaviour towards foreign conspecifics in the social wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera : Vespidae). Insectes Soc., 39: 285-299.
- Voûte A.D. and De loiter H.J. 1960. Lutte harmonieuse contre les insectes ravageurs en 1960. T.N.O. News, 16: 307-315.
- Waage J.K. and Greathead D.J. 1992. Protection intégrée contre les ravageurs In: Manuel de lutte biologique (PNUD/FAO). Premier Tome: Principes et application de la lutte biologique. Institut International d'Agriculture Tropicale. Centre de lutte biologique pour l'Afrique. Cotonou Benin., 5-15.
- Waage J.K. 1992. Introduction à la lutte biologique contre les insectes nuisibles. In: Manuel de lutte biologique (PNUD/FAO). Premier Tome: Principes et application de la lutte biologique. Institut International d'Agriculture Tropicale. Centre de lutte biologique pour l'Afrique. Cotonou Benin., 16-21.
- Way M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. Annual Review of Entomology, 8: 307-344.
- West Eberhard M.J. 1969. The social biology of Polistine wasps. Musc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 140: 1-101.
- West Eberhard M.J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. Quart. Rev. Biol., 50: 1-33.
- West Eberhard M.J. 1978. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. J. Kansas Entomol. Soc., 51: 832-856.
- White, I.M. & M.M. Elson-Harris. 1992. Fruit flies of economic significance: Their Identification and Bionomics. CAB International, Wallingford, U.K., 602 p.
- Wilson E.O. 1971. The Insects Societies. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson E.D. 1992. La diversité de la vie. Traduction Française, Editions Odile Jacob. Paris.

- Yamane S. 1986. The colony cycle of the Sumatran paper wasp *Ropalidia* (*Icariola*) *variegata jacobsoni* (Buysson), with reference to the possible occurrence of serial polygyny (Hymenoptera Vespidae). Monitore Zool.Ital. (N.S.), 20: 135-161.
- Yamane S. 1996. Ecological factors influencing the colony cycle of *Polistes* wasps. In: Natural History and Evolution of Paper-Wasps. Turillazzi S. and M.J. West Eberhard (eds.) Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo, 75-97.
- Yaninek J.S., Gutierrez A.P. and Herren H.R. 1992. Effects of cassava green mite on dry matter production and allocation in cassava. IITA Research, 4: 1-5.

IV – Publication essentielles

- Tindo M.**, D'Agostino P., Francescato E., Dejean A. & Turillazzi S. 1997. Associative colony foundation in the tropical wasp *Belonogaster juncea juncea* (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux*, 44: 365-377.
- Tindo M.** & Dejean A. 1997. Behavioural roles and task partitioning in the primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioural Processes*, 41: 201-210.
- Tindo M.** & Dejean A. 2000. Dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae). *Insectes Sociaux* , 47: 158-163.
- Tindo M.**, Mony R. & Dejean A. 2002. Colony development and serial polygyny in the primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae). *Journal of Insect Behavior*, 15: 243-252.
- Tindo M.**, Doumtsop Fotio A.R.P., Goergen G. & Hanna R. 2006: Morphological description and illustration of developmental stages of female individuals in *Stictococcus vayssierei* (Homoptera: Stictococcidae). *International Journal of Tropical Insect Science*, 26: 126-133.