

**Complexe parasitaire,
en Nouvelle-Calédonie,
d'un papillon
piqueur de fruits:
Othreis fullonia Clerck
(Lepidoptera, Noctuidae,
Catocalinae)¹**

P. COCHEREAU

Entomologiste, maître de Recherches
Centre ORSTOM, B.P. A.5, Nouméa-Cédex
Nouvelle-Calédonie

RÉSUMÉ

En Nouvelle-Calédonie, trois espèces de microhyménoptères parasites, dont surtout un *Oæncyrtus* sp. (Hymenoptera, Encyrtidae), se développent dans les œufs d'*Othreis fullonia*; un champignon (*Fusarium* sp.) peut aussi être observé s'attaquant aux œufs en certains biotopes. Deux punaises Lygaeidae, les larves d'une chrysope et des fourmis sont également d'actifs prédateurs d'œufs. La tachinaire *Winthemia caledoniae*, Mesnil, 1968, dépose ses œufs en général sur les chenilles du dernier stade. Au moment des pullulations de chenilles, la guêpe *Polistes olivaceus* De Geer (Vespidae), une mante religieuse, une punaise *Asopine* et divers oiseaux détruisent bon nombre de chenilles et de chrysalides. Sont étudiés ici la biologie et les comportements des trois principaux agents de réduction des populations du ravageur : *Oæncyrtus* sp., *Winthemia caledoniae* et *Polistes olivaceus*.

ABSTRACT

In New-Caledonia three species of parasitic wasps, of which mainly *Oæncyrtus* sp., attack *Othreis fullonia* eggs, while the fungus *Fusarium* sp. can be seen in some biotopes. Two lygaeid bugs, chrysopid larvae and some ants are also active egg predators. The tachinid *Winthemia caledoniae* Mesnil, 1968, lay eggs normally on last instar larvae. When outbreaks of the pest larvae happen, the wasp *Polistes olivaceus* De Geer (Vespidae) mainly, a mantid, an asopid bug and various birds destroy also a great number of larvae and nymphs. The biology and the behaviours of these three main natural control agents of the pest populations : *Oæncyrtus* sp., *Winthemia caledoniae* and *Polistes olivaceus* are studied here.

¹ Cet article se rattache à une thèse de Doctorat d'Etat présentée par l'auteur devant l'Université de Paris VI et dont le titre est : « Biologie et dynamique des populations, en Nouvelle-Calédonie, d'un papillon piqueur de fruits *Othreis fullonia* Clerck (Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae).

LE COMPLEXE PARASITAIRE D'OTHREIS
FULLONIA EN NOUVELLE-CALÉDONIE

1. LES PARASITES D'ŒUFS ; LEURS HOTES
SECONDAIRES

Trois hyménoptères parasites s'attaquent aux œufs d'*Othreis*, ce sont *Oæncyrtus* sp. (Encyrtidae), *Telenomus* sp. (Scelionidae) et *Trichogramma australicum* Girault (Trichogrammatidae). Il faut leur ajouter un champignon *Fusarium* sp. dont les effets sont parfois très importants, localement.

1.1. DONNÉES BIOLOGIQUES ET ÉTHOLOGIQUES SUR
Oæncyrtus sp.

1.1.1. Systématique

Dès 1970, nous avons adressé au Dr D. P. ANNECKE, directeur du Plant Protection Research Institute de Pretoria (Afrique du Sud), plusieurs dizaines de spécimens des deux sexes de cet hyménoptère parasite, préservés dans l'alcool et à sec. Selon ce spécialiste le genre est *Oæncyrtus*.

Ce parasite appartient donc à la vaste famille des Encyrtidae Walker (1837), à la sous-famille des Encyrtinae Howard (1886) et à la tribu des Mirini Ashmead (1900) (= Bothriothoracini Howard, 1895). Ce genre se caractérise par des insectes à reflets métalliques ; le mesoscutum et le scutellum sont convexes ; ce dernier est grand et présente des reflets métalliques prononcés tandis que les tegulae sont noires. L'abdomen est court par rapport au thorax et la tarière n'est jamais proéminente. Les ailes, hyalines, sont normalement développées ; leur nervation est caractéristique du groupe : la nervure marginale est punctiforme tandis que la nervure post-marginale est considérablement plus courte que la nervure stigmale, c'est-à-dire qu'elle peut être ponctuelle elle aussi. Les caractères de la tête sont importants : le vertex rejoint graduellement le front, tandis que l'espace molaire est plus court que le plus grand diamètre de l'œil ; les mandibules sont pourvues d'une dent supérieure tronquée et d'une dent

inférieure pointue. Quant aux antennes, de couleur uniforme et non branchues, elles sont constituées d'un pédicelle plus long que le premier article du funicule (qui est constitué de six segments), ce dernier étant lui-même plus long que la massue¹.

Le problème soulevé par la caractérisation de l'espèce s'est avéré ardu, car de toute évidence celle-ci est nouvelle. TIMBERLAKE (1941) a bien décrit un *Oaencyrtus sphingidarum* des îles Marquises, obtenu d'œufs de *Chromis erotus* Boisd. (*Sphingidae*) et cet auteur pense que puisque le sphinx a été introduit, le parasite d'œuf pourrait l'avoir été aussi. Le problème ayant été posé au Dr. ANNECKE, celui-ci pense que notre espèce d'*Oaencyrtus*, si elle est voisine de *O. sphingidarum*, est différente. Elle est également différente d'une espèce obtenue d'œuf de *Mictis profana* L. (*Coreidae*) aux Nouvelles-Hébrides et incorrectement déterminée dans les collections du British Museum (NH) comme *Oaencyrtus erionotae* Ferrière. ANNECKE s'étant adressé au Dr. BURKS, à Washington, pour que notre espèce soit comparée à *O. sphingidarum*, celui-ci a donné sous toute réserve la détermination : *O. malayensis* Ferrière. Mais ANNECKE, après comparaison avec un cotype de *malayensis*, estime que nous n'avons pas affaire à cette espèce. Nous pensons que cela est très probable car *O. malayensis* parasite à Java des œufs de Pentatomides.

Pour assurer que l'espèce est nouvelle, d'autres recherches sont encore nécessaires et le Dr. ANNECKE s'y emploie.

Trois autres espèces doivent, semble-t-il, être également écartées, ce sont : *O. javanicus* Mercet, obtenu à Java d'œufs de lépidoptères (MERCET, 1922); *O. podontiae* (Gahan) obtenu à Java des œufs de *Podontia affinis* Grond. (*Coleoptera, Chrysomelidae*) (GAHAN, 1922) et *O. segestes* Trjap. des îles Komodo (TRJAPITZIN, 1965).

1.1.2. Biologie et comportements d'*Oaencyrtus* sp.

Dès sa sortie de l'œuf d'*Othreis*, la femelle d'*Oaencyrtus* possède des œufs complètement développés dans ses voies génitales. Elle peut s'accoupler et pondre aussitôt.

1.1.2.1. Accouplement

À l'accouplement, le mâle et la femelle vierge se placent d'abord de front et l'on peut observer des atouchements fébriles des antennes des deux partenaires, pendant une vingtaine de secondes; puis le mâle fait le tour de la femelle, se place sur le côté de celle-ci, parallèlement à elle, s'y accroche en faisant vibrer ses ailes et s'accouple pendant cinq secondes environ. Par la suite, en général la femelle fuit le mâle lorsqu'elle le rencontre, ou bien elle change de direc-

tion lorsqu'il se trouve à 2-3 mm de ses antennes. Nous avons cependant parfois observé un second accouplement dix minutes après le premier.

1.1.2.2. Ponte

Diverses expérimentations ont été menées au laboratoire avec des femelles d'*Oaencyrtus* isolées, fécondées ou non, auxquelles nous avons offert chaque jour, dans des tubes à essais, dans lesquels étaient déposées une goutte d'eau et une goutte de miel, et maintenues à la température moyenne de 25° (hygrométrie proche de 100%), des œufs d'*Othreis* d'âges divers. Ces œufs étaient ensuite observés chaque jour jusqu'à l'éclosion des parasites ou de la chenille. La femelle d'*Oaencyrtus*, mise en présence d'un œuf-hôte à un stade adéquat, peut y pondre aussitôt, après un manège exploratoire rapide au moyen de ses antennes maintenues perpendiculairement à la surface de l'œuf d'*Othreis*. Sans pouvoir l'affirmer catégoriquement, il semble qu'en certains cas la femelle aspire, par un trou de piqûre pratiqué préalablement avec sa tarière, un peu du contenu de l'œuf-hôte; le parasite a en effet été observé plusieurs fois en train d'appliquer étroitement ses pièces buccales contre la surface du chorion.

Oaencyrtus sp. pond très rarement à l'apex de l'œuf d'*Othreis*; la plupart de ses œufs sont introduits à travers la couronne médiane du chorion de l'œuf-hôte. Pour cela le parasite s'immobilise le plus souvent sur l'œuf et latéralement (photo 1). Il peut rester trois à quatre minutes immobile dans cette position. Plusieurs œufs peuvent être pondus dans le même œuf; dans les conditions de nos expérimentations, nous avons pu obtenir le dépôt de 15 œufs en vingt-quatre heures dans un même œuf d'*Othreis* et par une même femelle; mais ce chiffre reste très exceptionnel, 10 à 12 œufs est un chiffre encore rare; le plus souvent, on n'obtient que 1 à 2 œufs et assez couramment 4 à 6.

Lorsqu'il pond, et même s'il se trouve simplement sur un œuf, le parasite est peu farouche et ne s'envole pas s'il est dérangé; ce fait a été de nombreuses fois constaté dans la nature.

Si l'on offre au parasite un œuf d'*Othreis* âgé de 3 jours, c'est-à-dire si le développement de l'œuf-hôte a atteint un stade tel que les ébauches de mandibules, les plaques tergaes et les poils de la jeune chenille deviennent visibles à travers le chorion de l'œuf (soit deux à trois jours avant l'éclosion de la chenille), le parasite n'y dépose pas d'œuf. Pour être parasité, l'œuf d'*Othreis* doit donc être découvert dans la nature par *Oaencyrtus* au plus tard 48 heures après avoir été déposé sur la feuille d'érythrine. Cependant, en l'absence de tout autre œuf disponible, le parasite peut enfoncer sa tarière dans un œuf-hôte déjà développé (et peut-être se nourrir au trou de piqûre), ce qui provoque une forte mortalité des embryons en cours de développement, comme le montrera un des tableaux suivants.

1.1.2.3. Longévité des adultes et fécondité

La femelle vierge ne donne naissance qu'à des mâles. Dans les conditions de nos expérimentations, une telle

¹ Je remercie ici bien chaleureusement mon collègue G. FABRES, spécialiste des *Encyrtidae*, qui a bien voulu me donner les caractéristiques taxonomiques générales de ce groupe particulier d'Encyrtides.

femelle a vécu au maximum dix jours et a pondu 29 œufs, tandis que la femelle accouplée vit douze jours et pond dans les conditions de nos expériences jusqu'à 61 œufs. La durée de vie des mâles ne semble pas dépasser cinq jours.

Ces chiffres semblent faibles, si on les compare à ceux que l'on peut trouver dans la littérature (CLAUSEN, 1962), compris entre 100 et 250 œufs ; par contre ils sont en accord avec les observations de CROSSMAN (1925, in CLAUSEN, 1962) au sujet d'*Oæncyrtus kuwanae* How, dont la femelle pond davantage d'œufs si elle s'est accouplée.

1.1.3. L'œuf et la larve d'*Oæncyrtus* sp.

L'œuf de notre encyrtide est caractéristique de la famille ; il est allongé et prolongé par un long pédoncule, qui débouche à l'extérieur de l'œuf-hôte sous la forme d'un petit pédicelle blanc faisant saillie sur le chorion de l'œuf d'*Othreis*. Apparaît autour de ce mucron respiratoire une petite pastille, d'abord peu visible, mais qui se sclérifie peu à peu à la surface du chorion de l'œuf-hôte. Cette pastille peut se former à la suite d'une réaction de l'œuf piqué, ou bien être sécrétée par le parasite. Ces caractéristiques permettent de déterminer à la loupe binoculaire si l'œuf d'*Othreis* est parasité ou non, sans avoir à le disséquer ou attendre l'apparition des symptômes extérieurs de parasitisme. En règle générale un pédicelle correspond à un œuf ; il est en effet très rare que deux œufs soient pondus au même endroit. En outre, lorsque la femelle d'*Oæncyrtus* sp. est mise en présence d'un œuf nouveau, elle commence par explorer sa surface à l'aide de ses antennes selon un manège bien caractéristique, et la présence de pédicelles respiratoires à la surface du chorion doit lui permettre de déterminer facilement si l'œuf est déjà parasité ou non ; dans le premier cas, et si l'œuf contient le parasite depuis plus de 24 heures, elle n'y pond généralement pas.

La larve est du type encyrtiforme classique ; elle reste logée pendant un certain temps dans les trois exuvies larvaires qui, emboîtées les unes dans les autres, forment un entonnoir brun à son extrémité caudale. Elle est pourvue d'une paire de stigmates (type métapneustique), qui s'appliquent sur la « plaque aérosopique » de l'œuf (terme de Silvestri), très bien visible chez la toute jeune larve du premier stade, et qui sont approvisionnés en air par diffusion à travers cette plaque. La larve baigne dans les liquides de l'œuf, elle est dépourvue de membrane trophique. L'air est drainé le long du pédoncule de l'œuf (devenu sclérifié comme les « entonnoirs exuviaux ») (photo 2), du mucron blanchâtre extérieur jusqu'à la plaque aérosopique.

Au fur et à mesure du développement des larves parasites à l'intérieur de l'œuf d'*Othreis* l'aspect de celui-ci change ; cinq à six jours après la ponte du parasite (sept à huit jours après le dépôt de l'œuf d'*Othreis* ou douze à treize jours avant l'éclosion des parasites-fils), on peut déceler le parasitisme à l'œil nu : des taches orangées, parfois brunes, diffuses, sous-jacentes au chorion, apparaissent à proximité des pastilles ; puis de petites bulles confluent lente-

ment en de grosses bulles ; cet air prend de toute évidence progressivement la place du contenu liquide de l'œuf, ingéré par les larves en cours de développement. Cet air peut entrer dans l'œuf d'*Othreis* par les mucrons et les plaques aérosopiques des larves ou bien à travers le chorion lui-même, un vide se produisant au fur et à mesure que les larves ingèrent le contenu de l'œuf-hôte. Lorsque l'œuf est plein d'air, il prend un aspect blanchâtre et les larves parasites abandonnent leurs entonnoirs respiratoires que l'on peut alors facilement observer plaqués sur la face interne du chorion de l'œuf-hôte (photo 2). On peut aussi facilement observer les larves en mouvements et leur segmentation à travers le chorion ; les larves quittent leur « entonnoir » en moyenne neuf à dix jours avant l'éclosion des imagos ; cependant elles le quittent plus précocement si elles sont nombreuses, c'est-à-dire plus de trois ; ceci s'explique par le fait que le contenu de l'œuf est épuisé plus rapidement. A la fin du développement des larves, on peut observer les excréments en boulettes jaunâtres sur le plancher de l'œuf. En moyenne, un parasite isolé donnera 55 crottes et sera de grande taille ; si l'œuf-hôte en héberge deux ce chiffre est de 45. Comme les mâles en moyenne sont plus petits que les femelles, on peut obtenir au laboratoire le développement complet dans un même œuf de cinq petits mâles, issus d'une femelle non fécondée, mais ce fait ne s'observe jamais dans la nature, quatre parasites par œuf (mâles et femelles) étant un maximum.

1.1.3.1. Durée du développement

La nymphe se mélanise rapidement cinq jours avant l'éclosion du parasite. De la ponte à l'éclosion le développement d'*Oæncyrtus* sp. dure dix-huit jours à 25° ; en saison fraîche, dans la nature, cette période peut atteindre vingt et un à vingt-deux jours.

1.1.3.2. Nombre de parasites par œuf-hôte, sexe et éclosion

Parfois, il peut subsister une nymphe non encore complètement développée dans un œuf éclos. En général, cette nymphe meurt desséchée. Ce fait laisse à penser que des pontes échelonnées peuvent tout de même se produire dans un œuf déjà parasité. De même, on peut obtenir au laboratoire un superparasitisme, 6 à 15 œufs d'*Oæncyrtus* pouvant être déposés en vingt-quatre heures dans un seul œuf d'*Othreis* ; dans ce cas, il se produit une régulation des larves, sans doute par cannibalisme, et l'on n'obtient que deux à cinq parasites. Il peut aussi survenir une certaine mortalité lors de la nymphose, car davantage d'« entonnoirs » bien développés et abandonnés que de nymphes et de parasites éclos peuvent être observés, ce qui prouve que des larves sont parvenues à un stade avancé de développement mais ont disparu à la nymphose. Cependant nous avons observé le développement, jusqu'à la nymphose, de cinq larves, dans un même œuf, d'un *Oæncyrtus* femelle fécondée (donc pouvant représenter les deux sexes), mais ces nymphes meurent une fois sur deux. Ce fait laisse à penser que

la quantité de nourriture fournie par un œuf d'*Othreis* ne permet que difficilement le développement de cinq *Oæncyrtus* adultes, parmi lesquels se trouvent des femelles dont les exigences nutritives sont plus grandes que celles des mâles (à cause de leur plus grande taille moyenne). Rappelons à ce propos qu'un œuf-hôte peut permettre facilement le développement de cinq mâles adultes si l'*Oæncyrtus* parent est vierge. Mais la réduction des larves est aussi observable si seulement deux œufs de parasite sont pondus le même jour dans un œuf-hôte ; alors, parfois un seul parasite femelle émerge ; sa taille est en rapport avec la nourriture ingérée, le nombre moyen des boulettes d'excrément étant alors de 65. Dans le cas de la larve isolée, le contenu d'un œuf d'*Othreis* est trop conséquent pour nourrir un seul parasite ; il subsiste toujours un peu de substance, qui se dessèche sous la forme d'une lamelle jaune sur la face interne du chorion, sur un côté de l'œuf.

Le premier parasite éclos découpe dans le chorion de l'œuf-hôte un trou circulaire aux contours irréguliers ; par la suite, les autres parasites empruntent le même trou de sortie. Il est exceptionnel que deux trous soient pratiqués dans le même œuf. Nous l'avons observé lorsqu'un petit parasite mâle parvient à complet développement avant une grosse femelle, cette dernière ne peut alors sortir par le premier trou et au lieu de l'agrandir, elle en pratique un autre à sa taille.

TABLEAU I

ŒUFS D'*OTHREIS* EXPOSÉS 24 HEURES A LA PONTE D'UNE FEMELLE FÉCONDÉE

Nombre d'œufs pondus (pédicelles)	Nombre de parasites		Nombre de crottes
	Mâles	Femelles	
1		1	43
1		1	67
2		1	61
2		1	65
2		1	61
2	1	1	77
2	1	1	49
3	1	2	81
3	1	2	
5	0	0	109
	(nymphe morte)		
6	1	2	
7	0	0	1 entonnoir formé
7	2	2	87
8	2	3	90
			(cas exceptionnel de 5 parasites dont 3 femelles)
8	0	0	5 nymphes mortes
9	3		
10		2	
10	3	1	
12	1	1	

Contrairement, à ce qu'écrivit BERNARD (1951) à propos des Encyrtides en général, et en accord avec CLAUSEN (1962, qui a observé ce fait chez *Microterys clauseni* Comp., un parasite de *Ceroplastes floridensis* Comst.), un même hôte peut donc donner naissance à des parasites de sexes différents. Dans la nature, c'est même couramment la règle chez *Oæncyrtus* sp. parasite d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie.

Les tableaux I et II résument quelques chiffres caractéristiques obtenus au laboratoire, puis nous rendrons compte des observations effectuées dans la nature.

TABLEAU II

ŒUFS D'*OTHREIS* EXPOSÉS A TOUR DE ROLE PENDANT 24 HEURES A LA PONTE DE DEUX FEMELLES VIERGES

Nombre d'œufs pondus (pédicelles et pastilles)	Nombre de parasites mâles	Nombre de crottes	Observations
0	0	0	4 observations : embryon d' <i>Othreis</i> mort.
0	0	0	11 observations : chenille d' <i>Othreis</i> éclore.
1	1	60	Gros mâle.
1	2		2 œufs pondus au même endroit.
2	2		1 gros mâle, 1 moyen.
2	2	96	
2	2		
2	0		Nymphes non écloses.
3	3	115	1 petit mâle, 2 moyens.
3	3	152	
3	3	138	2 mâles moyens, 1 petit mâle.
3	3		
4	4	145	
4	3		4 entonnoirs abandonnés.
5	5		Tous petits mâles.
6	5		Petits mâles.
6	3		
6	3	139	Petits mâles.
6	4		
7	0		Mort des larves parasites.
9	3		5 « entonnoirs » abandonnés, 2 gros mâles, 1 petit.
10	3		6 « entonnoirs » abandonnés.
10	3*		6 entonnoirs abandonnés.
15	5		10 entonnoirs abandonnés.

* Parasites morts dans l'œuf, aucun trou de sortie n'ayant été pratiqué.

1.1.3.3. Répartition relative des sexes dans la nature

Si l'on s'en tient aux chiffres obtenus au laboratoire, le rapport des sexes s'établit à 14 femelles pour 10 mâles. Nous avons voulu vérifier ce chiffre dans la

nature sur un grand nombre d'œufs. Ainsi 883 œufs parasités, récoltés dans la nature entre mai et octobre et placés, par lots, en éclosoirs, ont donné 546 mâles et 947 femelles. Ces chiffres donnent 17 femelles pour 10 mâles en moyenne et 1,7 parasites par œuf et légèrement plus d'une femelle, en moyenne, par œuf parasité (1,07).

D'autre part, d'un lot moins conséquent de 181 œufs parasités, récoltés dans la nature en mai et juin, et dont chaque œuf fut isolé dans un petit tube pour

obtenir la répartition des sexes par œuf, nous avons obtenu 189 femelles et 107 mâles.

Ces chiffres plus faibles donnent encore un rapport de 17 femelles pour 10 mâles, bien supérieur à ce que l'on obtient au laboratoire, 1,6 parasite produit par œuf d'*Othreis*, et encore 1,07 femelle par œuf-hôte.

Ainsi, en moyenne, dans la nature, chaque œuf parasité donne naissance à une femelle d'*Oæncyrtus*.

Ce lot de 181 œufs se répartit comme suit :

TABLEAU III

Nombre de parasites par œuf	Mâles	Femelles	Une femelle un mâle	Deux femelles un mâle	Une femelle deux mâles	Deux femelles deux mâles
1 parasite	20	71				
2 parasites	2	16	48			
3 parasites	3	1		14	5	
4 parasites						1

La plus grande fréquence, soit près de 40% des cas, est celle où l'œuf ne donne naissance qu'à un seul parasite femelle ; vient ensuite le cas de deux parasites de sexes différents, mais si l'œuf héberge deux parasites du même sexe ceux-ci sont presque toujours 2 femelles. On peut également trouver dans la nature des œufs n'hébergeant que des mâles (13% des cas), mais rarement plus d'un ; il est probable qu'ils résultent de pontes de femelles vierges, car ce cas n'a que très rarement été observé au laboratoire sur des pontes de femelles fécondées. Enfin, dans la nature, 4 parasites par œuf d'*Othreis* constitue une grande rareté et le cas de 5 parasites par œuf ne s'observe pas (alors qu'au laboratoire nous avons obtenu ce cas à plusieurs reprises).

Tous ces faits indiquent que la femelle pond 9 fois sur 10 au moins un œuf fécondé dans l'œuf d'*Othreis* qu'elle découvre. L'œuf contenant 4 parasites peut avoir reçu les pontes de 2 femelles différentes, de même que les œufs contenant 3 parasites. Cependant, 2 pontes successives dans un même œuf semble un cas très rare, car les parasites éclosent presque en même temps. Il est donc probable qu'une femelle qui découvre dans la nature un œuf âgé déjà parasité n'y pond pas. Nous rejoignons en cela les conclusions de ULLYET (1936) au sujet de *Microplectron fuscipennis* Zett (*Hymenoptera Chalcididae*).

1.1.3.4. Hôtes secondaires de *Oæncyrtus* sp.

Les œufs de *Papilio ilioneus* var. *amynthor* Boisdu, comme ceux de *Papilio montrouzieri* sont aussi para-

sités par *Oæncyrtus* sp. ; ils jouent ainsi le rôle d'hôtes secondaires.

Ces œufs sont plus gros que ceux d'*Othreis* et peuvent héberger jusqu'à 7 parasites.

L'œuf de *Papilio ilioneus* parasité présente une plage apicale arrondie et régulière due à un amincissement intérieur du chorion ; parfois l'œuf présente aussi une plage noire.

Plusieurs lots d'œufs, totalisant 83 œufs, récoltés entre septembre et décembre 1969, ont donné les résultats suivants : (Tableau IV)

Dans ce cas, la plus grande fréquence concerne les œufs donnant 4 femelles et 1 mâle. Il est aussi curieux de constater d'autre part qu'à nombre égal de parasites, les compositions comportant un seul mâle sont toujours beaucoup plus fréquentes que celles en comportant 2 et 3. Enfin on obtient une moyenne de 4,3 parasites par œuf, dont 3,4 femelles, et le rapport des sexes est ici beaucoup plus à l'avantage des femelles, dans la proportion de 37 femelles pour 10 mâles.

Comme *Papilio ilioneus* est relativement commun sur les agrumes, bien qu'il soit aussi fortement parasité au stade chrysalide par des Tachinaires, ses œufs constituent un réservoir d'*Oæncyrtus* sp. (surtout en plaine et dans les jardins et vergers familiaux des agglomérations et de la presque île de Nouméa).

PLANCHE I

Photo 1

Parasitisme des œufs d'*Othreis* par *Ooencyrtus* sp. (*Encyrtidae*). Dans la majorité des cas, le parasite se place sur l'œuf d'*Othreis* dans la position illustrée par la photo : la tête tournée vers l'extérieur de l'œuf, il insère sa tarière dans la couronne médiane de celui-ci et reste dans cette position pendant trois à quatre minutes. Durant l'exploration de la surface de l'œuf qui précède la ponte, comme pendant la ponte elle-même, l'hyménoptère maintient ses antennes perpendiculaires à la surface de l'œuf, comme on peut l'observer sur la photo. Il est possible qu'*Ooencyrtus* sp. aspire, par un trou de piqûre faite avec sa tarière, un peu du contenu de l'œuf d'*Othreis* qu'il parasite, car nous l'avons observé à plusieurs reprises, appliquant étroitement ses pièces buccales contre le chorion de celui-ci



Photo 2

A l'éclosion, le parasite découpe un trou circulaire latéral dont les contours sont irréguliers ; on aperçoit, à travers le chorion de l'œuf éclos, deux « entonnoirs respiratoires », constituées des excuvies larvaires

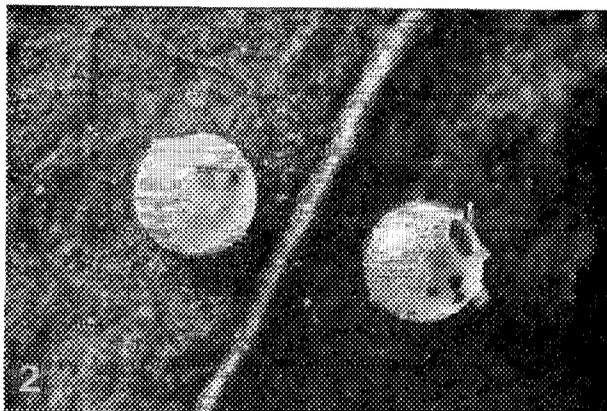


Photo 3

Mycose des œufs d'*Othreis* par *Fusarium* sp. Dans un premier stade, l'œuf se couvre d'une fine pulvérulence blanche qui prend rapidement de l'importance. Puis le mycélium s'étend, autour de l'œuf, sur la feuille, et fixe l'œuf-hôte solidement au support. Un tel œuf peut subsister plus d'un mois sur la feuille d'érythrine

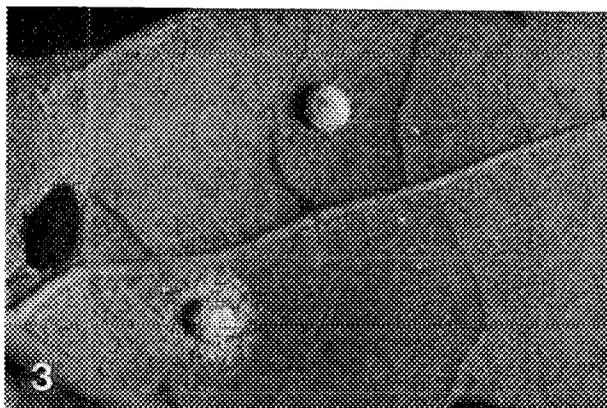


TABLEAU IV

Nombre de parasites par œuf	Répartition des parasites par nombre de femelles et mâles										
	Femelles	1 femelle 1 mâle	2 femelles 1 mâle	3 femelles 1 mâle	3 femelles 2 mâles	4 femelles 1 mâle	4 femelles 2 mâles	5 femelles 1 mâle	4 femelles 3 mâles	6 femelles 1 mâle	
1 parasite	8										
2 parasites	6	2									
3 parasites	4		6								
4 parasites	3			10							
5 parasites					5	18					
6 parasites							5	10			
7 parasites									1	5	

1.2. DONNÉES SUCCINCTES SUR *Telenomus* sp. (*Scelionidae*)

Un second parasite, beaucoup plus rare qu'*Oaencyrtus* sp., s'attaque aux œufs d'*Othreis*. Il a été déterminé par le Dr MASNER comme étant *Telenomus* sp. (*Scelionidae*) et est très probablement une espèce nouvelle.

Nous avons toujours rencontré cet hyménoptère parasitant uniquement des œufs d'*Othreis* en plaques (jusqu'à 71 œufs). Chaque œuf d'*Othreis* donne naissance à un seul parasite. On peut parfois observer une mortalité de certains parasites pour une cause uniquement mécanique : lorsque le trou de sortie du parasite est pratiqué trop latéralement, en face d'un autre œuf qui lui est étroitement juxtaposé. Le parasite meurt alors dans l'œuf ou à demi sorti, coincé entre les deux œufs. Il est intéressant de constater que le parasite ne fait pas un second trou ou n'essaie pas d'élargir le premier trou.

L'œuf parasité par *Telenomus* sp. présente des taches caractéristiques noires et arrondies, disposées latéralement.

L'incidence de ce parasite sur les populations d'*Othreis* est faible.

1.3. DONNÉES SUCCINCTES SUR *Trichogramma australicum* GIRAULT

Ce parasite est plus courant que le précédent ; le développement des parasites dans l'œuf d'*Othreis* dure vingt-cinq jours environ, tandis que la couleur de l'œuf-hôte vire progressivement au noir. Nous avons obtenu une moyenne de 14 parasites par œuf.

Ce *Trichogramme* présente une aile antérieure fortement nervurée et des yeux rouges. Sa morphologie a été soigneusement étudiée par SUDHA NAGARKATTI et H. NAGARAJA (1971).

Ce parasite apparaît en faible nombre lorsque les

populations d'*Othreis* et d'*Oaencyrtus* sont au plus bas et joue plus le rôle d'un compétiteur que d'un parasite de remplacement.

1.4. LA MYCOSE DES ŒUFS DUE A *Fusarium* SP.

On rencontre souvent dans la nature des œufs d'*Othreis* recouverts d'une pulvéulence blanchâtre (photo 3), mais surtout en certains biotopes et à certaines périodes de l'année.

Ce champignon a été soumis à l'examen du Dr FERON, spécialiste des champignons entomophages aux laboratoires de lutte biologique de La Minière (France); il a été déterminé comme étant un *Fusarium* sp. et peut être cultivé sur milieu gélosé.

Fusarium sp. parasite dans la nature aussi bien des œufs « frais » que des œufs parasités.

2. LES PRÉDATEURS D'ŒUFS

Les larves d'une chrysope et deux punaises Lygaei- des sont les principaux prédateurs des œufs d'*Othreis* sur les érythrinae. Diverses fourmis représentent des agents de réduction occasionnels, ainsi qu'un hémérobe et une punaise réduvide.

2.1. PRÉDATISME DES ŒUFS D'*Othreis* PAR LES LARVES DE CHRYSOPES

Quatre espèces de chrysope sont répertoriées par ESBEN-PETERSEN (1937) de Nouvelle-Calédonie. Ce sont *Chrysopa noumeana* Navas, *C. otalatis* Banks, *Nothochrysa chloromelas* Girard et *Synthochrysa montrouzieri* Girard ; il semble qu'on doive ajouter à

cette liste *Chrysopa basalis* Walker, une espèce répandue dans tout le Pacifique.

Au cours de nos dénombrements, les œufs comptés « blancs », c'est-à-dire vidés par les prédateurs, ont pu être attaqués aussi bien par les larves de ces chrysopes que par les punaises Lygaeides, mais un examen attentif de l'œuf vidé peut permettre de facilement déceler une attaque de chrysope. En effet, lorsqu'une larve de chrysope se trouve en présence d'un œuf d'*Othreis*, elle cherche dans un premier temps à transpercer le chorion au moyen de ses mandibules, mais les extrémités de celles-ci glissent sur la surface. La morphologie et la disposition relative des deux mandibules, comme la taille de l'œuf, ne permettent pas au prédateur d'en transpercer le chorion. Pour cela, il faudrait que l'extrémité acérée de la mandibule se trouve dans une direction perpendiculaire à la surface de l'œuf, ou proche de cette direction. Cependant, au bout de deux minutes de tâtonnements, le prédateur réussit à introduire une mandibule sous le plancher de l'œuf, entre celui-ci et la surface de la feuille.

A partir de ce moment, son autre mandibule prenant appui contre la surface convexe de l'œuf, la larve de chrysope, peut en transpercer facilement le plancher, l'angle d'attaque de sa seconde mandibule devenant favorable et d'autant mieux que le chorion est beaucoup plus mince dans la partie plane collée au support (plancher). La larve aspire alors le contenu de l'œuf au moyen d'une seule mandibule ; durant cette ponction, des bulles apparaissent dans l'œuf. En deux à trois minutes l'œuf est vidé. Il est par suite facile de déterminer à l'examen attentif du plancher de l'œuf « blanc » si l'œuf a été vidé par une chrysope ; le trou pratiqué par la mandibule reste parfaitement visible.

D'autre part, lorsque la larve prédatrice introduit une mandibule entre l'œuf et le foliole, elle décolle légèrement l'œuf de son support, sans pour cela le détacher complètement. Il est donc probable que les œufs attaqués par les chrysopes tombent plus vite du support que ceux attaqués par les punaises, et, lors de l'observation ultérieure des œufs marqués au moment d'un précédent dénombrement, la plus grande part des disparitions d'œufs sont dues aux attaques de chrysopes.

Les larves de chrysope peuvent s'attaquer indistinctement aussi bien à un œuf « frais » de deux jours qu'à un œuf de quatre jours dans lequel l'embryon de la jeune chenille est bien développé et visible à travers le chorion de l'œuf ; dans ce cas c'est l'embryon qui est vidé de sa substance liquide et ne subsistent, plaqués contre le chorion, que l'épiderme et les poils desséchés de la jeune chenille. De plus, un œuf parasité par *Oaencyrtus* peut aussi être vidé par la larve de chrysope, tant qu'une nourriture liquide subsiste dans l'œuf, c'est-à-dire tant que les larves du parasite n'ont pas quitté leurs « entonnoirs » respiratoires. Au laboratoire, une larve âgée de chrysope consomme 7 œufs d'*Othreis* frais par 24 heures.

Les chrysopes en Nouvelle-Calédonie sont malheureusement fortement parasitées, leurs pontes, par un Encyrtide indéterminé et leurs larves par *Dendrocerus noumeae* (*Megaspilidae*), que nous avons adressé au Centre d'Identification de l'OILB et qui vient d'être

décrit par P. DESSART (1967) (Bruxelles). Les pontes de chrysopes sont souvent entièrement parasitées par un Encyrtide déjà signalé par RISBEC (1942) ; les œufs parasités prennent une coloration noirâtre, tandis qu'apparaissent des tâches brunes, éparées, sous le chorion. Cet Encyrtide, de très petite taille, aux formes trapues, à tête et thorax épais, mesure moins de 1 mm de long ; tout son corps est noir, ses pattes plus claires aux extrémités et ses yeux sont très développés. Lorsqu'il se trouve sur un œuf de chrysope, dont le pédicelle ploie d'ailleurs sous son poids, il peut y rester plus d'une heure, immobile, les massues des antennes ramenées vers l'avant, presque sous le thorax, au contact de l'œuf-hôte. *Dendrocerus* est un parasite plus rare ; il doit pondre dans les larves mais émerge du cocon de la chrysope.

Nous n'avons pas suivi les fluctuations des populations de ces deux hyperparasites. Quant aux populations de chrysopes, elles ne deviennent importantes qu'après de fortes pullulations d'*Othreis* ; elles présentent un minimum en août (saison fraîche) et un maximum en avril (fin de saison chaude).

Parfois, on peut observer sur un arbre, assez curieusement, une concentration brutale et localisée d'adultes de chrysopes. Les populations étant surtout constituées d'adultes, on ne peut faire de relation entre les proies éventuelles des larves et l'explosion démographique des adultes, car les proies fournies par la niche écologique (érythrine) ne justifient pas cette pullulation. Il est probable que des pullulations de pucerons, ou autres insectes, sur des plantes voisines du biotope favorisent ces explosions démographiques.

2.2. PRÉDATISME DES ŒUFS D'*Othreis* PAR LES PUNAISES *Lygaeids*

Les déterminations de nos deux espèces de *Lygaeides* ont été obtenues du Dr T. E. WOODWARD, spécialiste de cette famille à l'Université de Sainte-Lucie à Brisbane (Queensland), que nous remercions ici bien chaleureusement. Nous lui avons confié deux séries de ces prédateurs lors d'une visite que nous lui avons faite en août 1970 en Australie.

Les deux espèces se ressemblent beaucoup ; de formes trapues, la tête large, les yeux globuleux, elles mesurent 4 mm de long environ et diffèrent seulement par la teinte de leur livrée (photo 4).

Germalus montandoni Bergroth, 1916, est de couleur roux clair, tandis que *Nesogermalus dissidens* (Montandon, 1907) est de teinte générale sombre. Les pattes des deux espèces sont jaunes ; leurs hémélytres, convexes et ponctuées, présentent 4 à 5 nervures.

Dans la liste des Hémiptères-Hétéroptères de Nouvelle-Calédonie et des îles Loyauté qu'a dressée le Dr G. GROSS (South Australian Museum, Adelaïde), *Germalus montandoni* est répertoriée dans la sous-famille des *Geocorinae*, en compagnie de deux autres espèces de *Germalus*, et toutes sont endémiques en Nouvelle-Calédonie. *Nesogermalus dissidens* ne figure pas dans cette liste.

Pour gôber un œuf d'*Othreis* la punaise se place sur le côté de celui-ci et transperce le chorion avec son rostre maintenu dressé dans le prolongement du corps (photo 4). Un œuf frais est pratiquement vidé en deux minutes, puis la punaise peut passer à un second œuf, mais jamais à un troisième. Les œufs vidés par ces punaises prédatrices prennent une teinte blanche et sont souvent cabossés, comme si la baisse de pression, provoquée à l'intérieur de l'œuf par l'aspiration rapide de la substance de ce dernier, n'était pas compensée assez rapidement par un apport d'air extérieur et que la pression atmosphérique enfonçait cette membrane.

Contrairement aux chrysopes, les punaises semblent plutôt attaquer des œufs fraîchement pondus. Au cours d'une expérimentation au laboratoire, dans laquelle des œufs frais d'*Othreis* leur furent offerts en abondance, la prise de nourriture moyenne ne dépassa pas 3 œufs par 24 heures. Dans la nature, les populations de punaises et le nombre des œufs vidés augmentent au cours de la saison fraîche ; les punaises apparaissent en avril-mai et les accouplements se situent en juin. En règle générale, les Lygaeides sont plus abondantes en montagne qu'en plaine.

L'action des agents prédateurs d'œufs est plus importante au niveau du tronc et des branches d'érythrina, où *Othreis* dépose aussi ses œufs, qu'au niveau des feuilles. Sur les frondaisons complètement échantillonnées, les œufs vidés (« blancs ») ont souvent été localisés sur les vieilles feuilles du bas de l'arbre.

2.3. PRÉDATISME DES ŒUFS D'*Othreis* PAR LES FOURMIS

Les fourmis concernées sont des petites espèces des genres *Monomorium* et *Tetramorium* (EMERY, 1914). Les œufs mangés par les fourmis présentent des trous aux contours très irréguliers, le chorion étant souvent déchiqueté (photo 5).

Les œufs en ooplaque surtout sont attaqués ; il reste rare, en effet, d'observer des œufs pondus isolément vidés par les fourmis. Ces derniers sont plus nombreux sur les écorces que sur les feuilles. Les actions prédatrices des fourmis sont aussi très occasionnelles et localisées. Par exemple, en avril 1969, en un biotope de montagne, une ooplaque de 58 œufs a été détruite à 90%, alors qu'à proximité de nombreuses autres ooplaques n'étaient pas touchées, ou de façon insignifiante. Le même phénomène s'est reproduit en un autre biotope, en juin de la même année. Par contre, des ooplaques entières et de nombreux œufs isolés furent mangés par les fourmis, en mars 1970, sur de jeunes érythrinae constituant une haie dans un village indigène, soit 173 œufs sur un total de 417 décomptés sur la haie entière. Ces observations furent faites surtout alors que les populations d'œufs d'*Othreis* sur les feuilles d'érythrinae étaient importantes.

Le caractère principal de cette forme de prédatisme est qu'il n'est pas prévisible et reste sans lendemain ; il est difficile de lui donner une explication. Les fourmis sont toujours présentes, mais du fait de leur

grande polyphagie, elles peuvent exploiter un grand nombre de proies ; la prédation des œufs de papillons reste occasionnel. Souvent aussi, on peut observer le long du tronc des érythrinae des colonnes de fourmis de diverses espèces, mais faute de pouvoir les observer en train de manger, on ne peut attribuer à ces espèces la qualité de prédatrices d'œufs d'*Othreis*.

Souvent aussi on trouve des nids de fourmis dans les tiges mortes et creuses des érythrinae, préalablement exploitées et tuées par les chenilles de *Terastia* sp. Sur les érythrinae, les fourmis recherchent aussi les exsudations des jeunes bourgeons. En période de forte sécheresse (décembre 1968, janvier 1970) elles s'agglutinent aux nectaires situés à la base des folioles des feuilles. Ceci a pour effet de dessécher le foliole central de la feuille, par suite de l'importance des prélèvements liquides effectués, l'arbre restant mal approvisionné en eau. Concentrées sur ces nectaires elles disputent alors l'eau et la nourriture aux abeilles et aux guêpes *Eumenes*. Parfois aussi elles peuvent s'attaquer aux cocons de chrysopes ou aux chenilles des pyrales vivant sur les feuilles d'érythrinae.

2.4. PRÉDATISME DES ŒUFS D'*Othreis* PAR DIVERS AUTRES PRÉDATEURS

Les larves d'un hémérobe qui peut être *Nesomicromus tasmaniae* Walker, que l'on trouve aussi aux Nouvelles-Hébrides, à l'île Norfolk, en Nouvelle-Zélande, en Tasmanie et en Australie (ESBEN-PETERSEN, 1937 ; NAKAHARA, 1960), sont parfois rencontrées sur les feuilles d'érythrinae. Elles s'attaquent également aux pontes des diverses noctuelles dont les larves vivent sur les érythrinae en commensales des chenilles d'*Othreis*. Leur action est dans l'ensemble négligeable.

Enfin, une autre punaise de la famille des Réduvidae fréquente les écorces de l'érythrinae et là, se nourrit à l'occasion des œufs d'*Othreis* qui y sont pondus et sans doute aussi de diverses jeunes chenilles. Cette espèce a été déterminée par le Dr G. GROSS (South Australian Museum, Adelaïde) — que nous remercions ici — comme étant *Ploiaria glabella* Wygodzinski (*Reduvidae*, *Ploiarinae*).

L'insecte, de couleur générale gris foncé est mimétique de brin d'herbe et est peu facilement discernable sur le fond d'un support constitué par l'écorce d'une branche ou d'un tronc d'arbre. Le corps, très allongé, de 1 mm d'épaisseur seulement, mesure 12 mm, de la tête, pourvue d'un rostre puissant, à l'extrémité de l'abdomen. D'autre part, les pattes antérieures sont caractéristiques chez cette espèce : elles sont en effet modifiées en pattes ravisseuses analogues à celles des mantes religieuses ; en outre, cette punaise possède des antennes et des pattes médianes et postérieures démesurément longues, puisqu'elles dépassent largement le double de la longueur du corps.

Il est difficile d'évaluer la part exacte des œufs d'*Othreis* vidés par ce Réduvide, mais son action, confondue avec celles des Lygaeides et des chrysopes lors des dénombrements d'œufs vidés, n'est sans doute pas à négliger.

3. LES PRÉDATEURS DE CHENILLES

Lors de l'analyse des déplacements des chenilles d'*Othreis fullonia* sur l'érythrine nous avons montré (COCHEREAU, 1974) que la position des chenilles, lorsqu'on les échantillonne sur l'arbre durant la journée, est la résultante de leur comportement de chute face aux attaques des prédateurs et des parasites ; par contre, pendant la nuit les chenilles peuvent se déplacer d'elles-mêmes vers le pied de l'arbre, s'il fait froid, ou vers la cime en temps normal.

Les prédateurs de chenilles sont représentés surtout par la guêpe *Polistes olivaceus* De Geer (*Vespidae*), la punaise Asopine *Platynopus melacanthus* Boisd. (*Pentatomidae*), la mante prédatrice et des parasites *Tenodera costalis* Blanch. (*Mantidae*) et divers oiseaux.

Du fait de leur polyphagie, tous les prédateurs ne s'attaquent pas uniquement à *Othreis*, d'autant plus que les populations de ce ravageur deviennent parfois excessivement faibles ; *Othreis* ne constitue alors qu'une part très occasionnelle dans leur menu. Mais certains peuvent devenir très importants lorsque les chenilles d'*Othreis* pullulent ; ils parviennent alors à eux seuls à réduire très rapidement ces pullulations. A ce moment précis les prédateurs sont les facteurs antagonistes primordiaux.

Certains prédateurs sont constamment présents dans le milieu écologique et, même en l'absence d'*Othreis*, leurs populations se maintiennent à un niveau élevé sur des proies autres que le ravageur qui nous intéresse. Ainsi ils peuvent devenir immédiatement mobilisables au moment des pullulations d'*Othreis* dont le caractère principal est la soudaineté.

Les guêpes *Polistes* et les merles des Moluques (*Acridoheres tristis*) sont à ranger dans ce groupe.

Par contre les autres prédateurs sont rares et leur importance, toujours faible, varie plus selon la saison (et peut-être certains facteurs biotiques encore à déterminer) que selon la quantité de chenilles dont ils peuvent disposer (durant d'ailleurs un laps de temps relativement court par rapport à leur durée de développement). L'action de ce groupe de prédateurs n'est donc jamais importante.

Enfin il est impossible de déterminer exactement les pourcentages de chenilles détruites par ces prédateurs, comme on peut le faire avec les parasites et même avec les prédateurs d'œufs. On constate à un moment donné la présence du ravageur avec une densité déterminée et un peu plus tard, on constate une diminution brutale de cette densité ou même la disparition du ravageur ; des taches d'hémolymphe sur les feuilles ou quelques cadavres desséchés sur le sol (lorsqu'ils ne sont pas emportés par les fourmis) peuvent attester que des prédateurs doivent être mis en cause, mais cela reste une présomption non chiffrable. Durant des heures, l'observation soutenue des proies et des animaux qui les visitent peut cependant étayer fortement ces présomptions et attribuer à tel ou tel prédateur la part qui lui revient.

3.1. LA GUÊPE *Polistes olivaceus* DE GEER (= *P. hebraeus* FAB.)

Cette guêpe est répandue en Asie du sud-est et en divers archipels du Pacifique, aux Nouvelles-Hébrides notamment, mais assez curieusement elle ne se trouve pas aux îles Loyauté. Son envergure atteint 40 mm ; sa teinte générale est jaune avec quelques lignes noires, d'où le nom commun de « guêpe jaune » qui lui est donné en Nouvelle-Calédonie. Le mâle est plus sombre, avec parfois des reflets verdâtres dans les parties jaunes.

3.1.1. Le développement de la société

Cette guêpe vit en société constituée d'une femelle, de mâles et de femelles stériles ou neutres qui tiennent le rôle d'ouvrières. Le nid est construit en papier mâché obtenu du bois, ce qui donne un carton peu épais mais résistant ; un seul pilier central (parfois deux), axial ou excentrique, maintient accrochée une seule couche d'alvéoles à une branche d'un arbre, d'un arbuste ou à l'abri sous le rebord d'un toit ; les ouvertures de ces alvéoles sont dirigées vers le bas et le nid est toujours à l'ombre.

Les « guêpes jaunes » nourrissent leurs larves avec des boulettes de chair de chenilles d'*Othreis* mastiquées. La guêpe attaquant une proie fond sur elle, s'y agrippe et la blesse mortellement avec ses mandibules, mais ne la pique pas. La chenille peut avoir le temps de se laisser tomber au sol ou au bout d'un fil ; mais si elle est blessée, elle mourra. La proie est découpée, la tête et le contenu intestinal étant laissés de côté ; la chair est broyée et lorsqu'elle est réduite en bouillie la guêpe confectionne une boulette qu'elle emporte au nid. Elle en nourrit ses larves et en mange elle-même. *Polistes* peut également être observée sur des fruits, mais ceux-ci ont préalablement déjà été attaqués par les oiseaux ou les chauves-souris.

Au cours de la saison fraîche (juillet-septembre), il n'est pas rare de rencontrer une guêpe dans une maison ou sous un abri dans la nature : c'est une femelle fondatrice qui passe ainsi la mauvaise saison en hibernation. A l'approche de la saison chaude, vers la mi-octobre, cette femelle sort de son abri hivernal, construit un petit nid de quelques cellules et y pond. Elle élève d'abord seule les premières ouvrières de sa descendance, jusqu'à ce que celles-ci puissent la remplacer dans les tâches de nourrissage et d'agrandissement du nid ; à cette époque on rencontre des guêpes isolées. La femelle ne fait plus alors que pondre. Le nid grandit rapidement et peut atteindre jusqu'à 25 cm de diamètre, en mars, au milieu de la saison chaude. Il héberge alors en permanence 100 à 150 individus et comporte 500 à 600 alvéoles. La grosseur des nids varie selon l'année et la région. Certaines années ou en certaines régions les populations de guêpes sont faibles et les nids petits, ce qui doit être en relation avec les conditions climatiques et la nourriture dont peuvent disposer ces prédateurs cette année-là.

Lorsque approche la saison fraîche, en juin-juillet, apparaissent les sexués, mâles et femelles ; le nid

périclite, les ouvrières meurent ainsi que le dernier couvain, à cause sans doute des nuits fraîches (10°). Se produisent alors les accouplements, les mâles disparaissent rapidement et les femelles fécondées vont hiverner et fonder de nouvelles sociétés la saison suivante. Le cycle de cet insecte, comme celui de toutes les guêpes, est annuel, et il est intéressant de constater que l'apogée du nid coïncide avec l'époque de l'apparition des fortes populations d'*Othreis* (mars-avril).

Le dessus du nid fournit une plage d'atterrissage idéale pour les pourvoyeuses des larves. Constamment s'y tiennent aussi une dizaine de guêpes qui jouent le rôle de gardiennes et sont prêtes à fondre sur tout ce qui peut constituer un danger pour la société. Il n'est pas rare en Nouvelle-Calédonie qu'un promeneur ou un chasseur parcourant une prairie encombrée de goyaviers soit tout à coup attaqué et cruellement piqué par ces guêpes. Les piqués sont en effet très douloureuses et il est reconnu qu'intervient dans les réactions aux piqûres, de plus en plus vives, un phénomène anaphyllactique. En général le nid est accroché entre 50 cm et 2 m de hauteur, parmi les herbes, dans un buisson ou sur une branche de caféier et ce sont souvent seulement les premières piqûres qui avertissent le malchanceux qu'il vient de déranger un nid par mégarde. La population locale est ainsi mal disposée vis-à-vis de ces Hyménoptères et les nids sont malheureusement souvent détruits, dès qu'ils sont aperçus, au moyen d'une torche d'herbes sèches. A notre connaissance un seul cas grave à la suite de piqûres de « guêpes jaunes » a été signalé en Nouvelle-Calédonie et il est sûr que *Polistes olivaceus* est bien plus utile à l'homme qu'elle ne lui est nuisible ; c'est pourquoi cette guêpe doit être protégée. Elle détruit un grand nombre de chenilles, en particulier celles d'*Othreis*. Ce cas n'est pas isolé, car plusieurs espèces de *Polistes* ont déjà été signalées comme tenant en échec certains lépidoptères ravageurs, en particulier dans les Antilles (CLAUSEN, 1962).

3.1.2. Phénologie et intensité prédatrice de *Polistes* en Nouvelle-Calédonie

Nous avons tenté de préciser certains points, en particulier l'intensité prédatrice des guêpes, par observation directe. Pour ce faire, des nids ont été prélevés avec leurs occupants et placés dans une grande cage de 18 m³, grillagée, disposée dans la nature. Les guêpes étaient approvisionnées en chenilles d'*Othreis fullonia*, puis d'*Achaea janata*, faute d'une source suffisante de chenilles d'*Othreis*. Dans le même temps, nous notions dans la nature les aspects phénologiques du cycle. Ainsi, dès le début de juillet 1969 tous les nids de guêpes rencontrés dans la nature étaient désertés, tout étant mort dans les alvéoles et le carton du nid attaqué par diverses mineuses. Le 15 octobre de la même année, soit trois mois et demi plus tard, apparaissaient les premiers nids de fondatrices, en même temps que la floraison des *Hippeastrum* (« lis ») et des tulipiers du Gabon. Les premières logettes d'*Eumenes germainei* sont alors aussi en construction.

Les nids capturés ont été déposés dans un angle de la cage avec les branches sur lesquelles ils étaient accrochés. Chaque matin un nombre connu de chenilles des divers stades était introduit dans la cage ; les chenilles d'*Othreis* étaient placées sur des boutures d'érythrina et les chenilles d'*Achaea* sur des crotons. Les guêpes pouvaient ainsi aller attaquer librement les proies placées sur leurs supports naturels. Chaque soir était noté le nombre de chenilles restantes ainsi que celui des guêpes mortes. Ces observations ont duré 45 jours (mars-mai), les nuits fraîches devenant alors de plus en plus fréquentes.

Au début de l'expérimentation la population des guêpes était de 127 individus ; à la fin de 25. Les principales conclusions auxquelles nous sommes parvenus sont les suivantes :

— Nous avons observé des guêpes en train de malaxer des cadavres de chenilles sur le nid, la proie ayant été amenée entière jusque-là ; habituellement, celle-ci est déchiquetée et réduite en une boulette de chair à l'endroit où elle a été attaquée et blessée. De plus l'activité du nid est essentiellement diurne ; dès le lever du jour, les guêpes quittent le nid à la recherche de proies ; cette activité diminue dans l'après-midi. La mort survient surtout durant la nuit.

— Les prédateurs s'attaquent aux chenilles d'*Othreis* du 2^e stade au 5^e stade, mais de préférence aux chenilles du 3^e stade. Ainsi, un nid de 100 guêpes très actif consomme en moyenne par jour :

- 7 chenilles du 2^e stade,
- 13 chenilles du 3^e stade,
- 10 chenilles du 4^e stade.

— Les guêpes peuvent détruire aussi les chenilles du 5^e stade, car des cadavres étaient retrouvés sur le sol de la cage. Dans la nature nous n'avons pas observé ce fait. La chenille se met en position de défense et la guêpe l'évite, sans doute plus à cause de sa masse qu'en raison du danger qu'elle peut représenter. La guêpe peut aussi détruire la nymphe dans sa loge de feuilles ; pour cela, elle découpe une feuille de la loge nymphale pour atteindre sa proie.

— Souvent on trouve à terre des chenilles seulement blessées, et qui meurent et se dessèchent au sol sans avoir été consommées (à moins que des fourmis ne les découvrent). Ce fait est couramment observé dans la nature lorsque *Othreis* pullule.

— Si on laisse à *Polistes* le choix entre des chenilles d'*Othreis* et des chenilles d'*Achaea janata* du 5^e stade, bien plus petites que les chenilles correspondantes d'*Othreis* (et équivalent à peu près aux chenilles du 4^e stade jeune d'*Othreis*), la guêpe choisit de préférence *Achaea*.

Un nid de guêpes en pleine activité, d'une centaine d'adultes consomme chaque jour les quantités de chenilles suivantes :

PLANCHE II



Photo 4

Prédateurs d'œufs d'*Othreis*
Nesogermalus dissidens (Moutandon) en train de gober un œuf d'*Othreis*. La punaise maintient ses pièces buccales piqueuses dans le prolongement du corps ; le thorax de la punaise est finement ponctué, comme l'écusson, et ses yeux sont gros et saillants

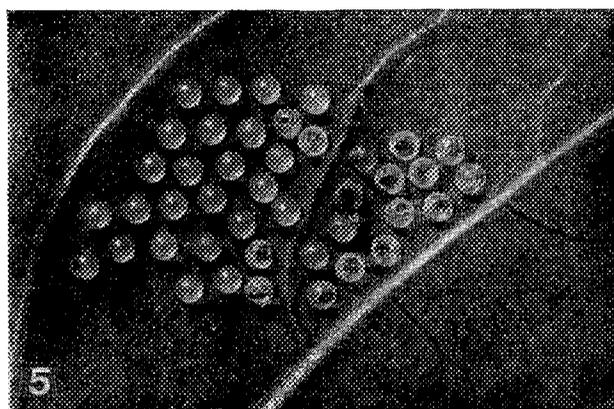


Photo 5

Une petite fourmi (*Tetramorium* sp.) est en train de dévorer un œuf d'*Othreis*. D'autres œufs voisins sont déjà vidés. Les œufs attaqués par les fourmis présentent des trous aux bords déchiquetés et très irréguliers



Photo 6

Prédateur de chenille :
Platynopus melacanthus Boisd. (*Asopinae*)
Cette punaise Asopine se nourrit des chenilles d'*Othreis fullonia*, sur les érythrines; mais ce prédateur est très polyphage et on peut l'observer sur de nombreuses autres plantes.
Une larve de *Platynopus* porte le cadavre presque desséché d'une chenille de pyrale ; le rostre de la punaise est resté enfoncé dans la proie complètement vidée de sa substance liquide

TABLEAU V

Exemples	1 ^{er} cas	2 ^e cas	3 ^e cas	4 ^e cas	5 ^e cas	6 ^e cas	7 ^e cas	8 ^e cas	Totaux	Moyennes	
Chenilles d' <i>Othreis</i>	2 ^e stade	5	6	12	3	3	5	1	0	35	4,4
	3 ^e stade	15	12	11	0	2	5	2	1	48	6,0
	4 ^e stade	8	10	12	0	2	5	1	0	38	4,8
	5 ^e stade	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0,25
Chenilles d' <i>Achaea janata</i>	nymphes	0	1	1	0	0	1	1	0	4	0,50
	5 ^e stade	—	—	—	14	15	10	21	23	83	16,6
Sommes	28	29	36	17	23	26	26	25	210	26	

A l'examen de ce tableau, on peut considérer que 26 chenilles sont supprimées chaque jour, dans les conditions de notre expérimentation, par une population de 100 guêpes se nourrissant et approvisionnant leurs larves.

Lorsque la population s'est trouvée réduite à 50 guêpes, *Othreis* seul étant fourni, nous avons obtenu des chiffres journaliers plus faibles :

TABLEAU VI

Numéro du jour	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e	8 ^e	9 ^e	Sommes	Moyennes
2 ^e stade	0	7	5	0	2	0	0	0	0	14	1,6
3 ^e stade	5	12	5	1	3	6	8	7	8	55	6,1
4 ^e stade	11	11	6	7	4	7	7	8	5	66	7,3
5 ^e stade	0	0	0	5	1	1	4	1	0	12	7,3
nymphes	0	0	0	1	1	0	1	0	0	3	1,3
Totaux	16	30	16	14	11	14	20	16	13	148	16,4

Le nombre moyen de proies dévorées chaque jour par le nid descend alors à 16 (*Othreis* seul) tandis que le 4^e stade devient légèrement plus attaqué que le 3^e ; on peut expliquer cette modification de comportement en considérant que les guêpes, maintenues en cage, se trouvent plus conditionnées pour attaquer des proies plus importantes qu'au moment de leur capture dans la nature. Une transformation physiologique influant sur leur comportement de prédation peut aussi intervenir.

Dans un troisième et dernier test, la colonie périssant de 50 guêpes à 25 guêpes, nous n'avons placé dans la cage que des chenilles des 3^e et 4^e stades d'*Othreis*, pendant dix-huit jours. Durant cette période 92 larves du 3^e stade et 33 larves du 4^e stade ont été consommées ; la préférence revient donc à nouveau au 3^e stade et la consommation moyenne journalière est de 7 chenilles (de taille déjà respectable, puisque des 3^e et 4^e stades).

En définitive, bien qu'il soit difficile d'évaluer les volumes relatifs de nourriture fournie par les divers

stades larvaires d'*Othreis*, on peut considérer que chaque guêpe consomme pour elle-même et ses larves 1/3 de chenille du 3^e stade d'*Othreis* par jour. C'est un chiffre considérable si l'on considère d'autre part que, dans la nature, d'autres chenilles sont simplement blessées, puis meurent à terre de leurs blessures, et que d'autres échappent au prédateur en se laissant tomber au sol, mais y meurent alors de dépérissement.

3.1.3. Observations fortuites en conditions naturelles

Ainsi, durant la saison chaude, des traces d'attaques de guêpes sur les feuilles d'érythrine sont relativement courantes : on observe des macules desséchées d'hémolymphe qui a coulé sur la feuille et parfois un reste de chenille collé à celle-ci. De même, des chrysalides sont ouvertes et vidées ; cette prédation est plus attribuable aux guêpes qu'aux oiseaux.

Au moment des pullulations de chenilles d'*Othreis* de nombreux cadavres jonchent le sol, tandis que les

guêpes volent autour des branches et attaquent les chenilles qu'elles aperçoivent.

Les pyrales vivant sur les feuilles d'érythrine constituent également des proies pour *Polistes* ; en général, ces chenilles se protègent sous une toile ou bien rapprochent deux feuilles l'une contre l'autre. La guêpe déchire cette toile pour atteindre sa proie. En plaine, nous avons également observé *Polistes* en train de dévorer une cigale sur *Solanum torvum*.

3.2. LES OISEAUX

On peut remarquer de nombreuses espèces d'oiseaux autour des érythrine, mais l'action de ces prédateurs polyphages est très discrète lorsque les populations d'*Othreis* sont faibles. D'autre part les espèces concernées varient selon l'importance de ces populations. En effet, en période de faibles populations (de juin à décembre), on peut parfois apercevoir, voletant autour d'une haie ou d'un « piquant », surtout deux espèces : la fauvette calédonienne, *Megalurulus mariei* (c'est un oiseau craintif et difficile à observer ; dans les haies d'érythrine il recherche divers insectes ; les jeunes chenilles d'*Othreis* font sûrement partie de son menu) et le « lève-queue », ou rhipidure tacheté (*Rhipidura spilodera vereauxi*) qui, au contraire, est peu farouche et peut facilement être observé gobant une mouche ou une jeune chenille d'*Othreis*. Avec divers *Zosterops*, le prédatisme de ces deux oiseaux est certainement important et il contribue en périodes de faibles populations d'*Othreis*, à maintenir le ravageur à un niveau de populations satisfaisant.

Lorsque les chenilles d'*Othreis* sont très abondantes, dans la nature, on ne remarque plus la fauvette, le rhipidure ou les *Zosterops*. C'est un autre oiseau qui s'assemble dans les plaines côtières, par bandes de plusieurs dizaines d'individus. Ces vols sont constitués du merle des Moluques (*Acridotheres tristis*). Ils se déplacent bruyamment d'érythrine en érythrine, parmi les pullulations de chenilles d'*Othreis*. Les oiseaux s'attaquent aux chenilles, ils en mangent beaucoup mais semblent en blesser encore plus, car des milliers de cadavres de chenilles jonchent alors le sol.

Le merle des Moluques se tient en temps normal surtout dans la plaine, par groupe de deux à six individus, à proximité des habitations et autour des troupeaux de bovins, où la densité des insectes, des mouches en particulier, est sans doute plus importante ; d'ailleurs, cet oiseau est réputé s'attaquer à la tique du bétail (*Boophilus microplus*), mais aussi parfois aux cultures de tomates ! Mais lorsqu'il se trouve en présence des pullulations exceptionnelles de chenilles, *Acridotheres* change de comportement et s'assemble par bandes importantes ; il devient bruyant ; le soir il s'assemble en dortoirs, à la manière des corbeaux, en particulier dans d'énormes touffes de bambous ; c'est là une immense cacophonie jusqu'à la fin du crépuscule.

Nous avons observé un comportement grégaire analogue, sur la presqu'île de Nouméa, de la part de *Zosterops lateralis griseonata* (« le *Zosterops* à dos gris »), associé au moineau commun (*Passer domesti-*

cus), en présence de pullulations de chenilles d'*Achaea janata* (*Noctuidae*) sur *Exoecaria agallocha* L. (Euphorbiacées). Moineaux et « lunettes », confrontés à un grand nombre de proies, en dévorent d'abord une partie mais, lorsqu'ils sont rassasiés, ils tuent les chenilles d'un coup de bec et laissent tomber les cadavres au sol. Le même comportement est observable chez la « guêpe jaune » (*Polistes olivaceus*) vis-à-vis des chenilles d'*Othreis*. Il semble bien que ce soit un comportement normal de ces prédateurs, lorsqu'ils se trouvent en présence d'un grand nombre de proies. Nous revenons par ailleurs (COCHEREAU, 1974b) sur ces points importants dans l'analyse d'une gradation de pullulation d'*Othreis fullonia*.

3.3. PRÉDATEURS OCCASIONNELS DE CHENILLES

Une punaise Asopine (*Platynopus melacanthus* Boisd. *Pentatomidae*) (photo 6) et une mante religieuse *Tenodera costalis* Blanch., peuvent parfois être observées en train de se nourrir d'une chenille d'*Othreis* ; mais, comme pour les autres prédateurs, leur incidence est difficilement chiffrable, car il est rare de trouver sur une érythrine un cadavre de chenille, ou ce qu'il en reste, ou même les indices de l'attaque d'un prédateur.

Platynopus est encore relativement commune sur les érythrine, par contre *Tenodera* est très rare.

La punaise est répandue dans de nombreuses îles du Pacifique ; elle semble bien être un prédateur très polyphage. Nous l'avons en effet souvent observée sur *Cypholophus decipiens* (Urticacées), piquant une chenille de *Cocytodes caerulea*. Souvent, la punaise pique de son rostre les chenilles de *Cocytodes* au niveau du pygidium. Sur taro (*Colocasia esculentum* (L.) Schott.) elle se nourrit des chenilles, parfois bien plus grosses qu'elles, du sphynx du taro (*Hippotion celerio* L.). Autour du point de piqure, les tissus de la chenille se nécrosent et noircissent ; le prédateur n'utilise qu'une petite part de la nourriture que peut fournir une telle chenille. Une fois piquée celle-ci meurt faute d'hémolymphe et peut être aussi de septicémie. Sur les érythrine, les adultes et les larves de la punaise s'attaquent également à toute la faune associée sur les feuilles, en particulier aux chenilles de pyrales et de noctuelles. Les principales proies secondaires de cette punaise sont *Nacoleia diemenalis* Guénée, *Plusia chalcites* Esp. et *Heliothis armigera* Hubn.

Comme les punaises Lygaeides, prédatrices des œufs d'*Othreis*, on rencontre *Platynopus* surtout en montagne et rarement sur de grands arbres ; les jeunes érythrine-« peupliers » constituent leur habitat préféré. La punaise disparaît de septembre à janvier durant la saison sèche ; les pontes apparaissent en février ; on rencontre larves et adultes pendant toute la saison chaude, puis en saison fraîche. Les pontes sont souvent très parasitées (*Telenomus* sp. ?). LEPESME (1947) signale deux Scelionides sur les œufs de cette punaise rencontrée sur palmiers aux Fiji : *Microphanurus giraulti* Dodd et *Telenomus* sp.

Signalons enfin une unique observation effectuée en

mai dans un biotope de montagne : un microhyménoptère Eupelmide piquant une chenille d'*Othreis* du 1^{er} stade suspendue à son fil ; l'hyménoptère portait ensuite la bouche à l'emplacement de la piqûre comme pour aspirer l'hémolymphe de la chenille. La chenille est morte ensuite rapidement après avoir noirçi.

4. LES PARASITES DE CHENILLES ET DE CHRYSALIDES ; LEURS HOTES SECONDAIRES

Un seul parasite vraiment important est observable sur les chenilles d'*Othreis* ; c'est une mouche tachinaire décrite récemment par MESNIL (1968) comme *Winthemia caledoniae*.

Trois autres parasites sont très rarement observables, l'un sur les jeunes chenilles, les autres émergeant de la chrysalide.

La jeune chenille porte parfois une dizaine de larves parasites externes de l'hyménoptère polyphage *Euplectrus platyhyphenae* Howard (*Eupelmidae*). C'est un ectoparasite grégaire relativement commun des larves de noctuelles. On peut aussi trouver ce parasite sur diverses chenilles de pyrales commensales d'*Othreis* sur érythrines. Son incidence sur les populations d'*Othreis* est très faible.

De même, deux *Ichneumonidae* se développent dans les chrysalides d'*Othreis* : *Lasiopimpla pacifica* Mal. émerge de la chrysalide par le pôle antérieur de celle-ci. Son envergure est de 3,5 cm et la tarière de la femelle est relativement courte pour un Ichneumon. C'est un parasite rare ; il est probable que son hôte naturel n'est pas *Othreis*. L'autre, plus petit, est *Echtromorpha striata* Krieger ; on le rencontre également sur *Achaea janata* et diverses noctuelles. Ces Ichneumons restent des curiosités sur *Othreis*.

Enfin, une autre tachinaire, différente de *Winthemia*, pond très rarement (trois cas observés) sur la tête et le thorax des chenilles du 5^e stade d'*Othreis*. Le parasitisme n'est pas effectif ; élevées au laboratoire, ces chenilles ont donné des papillons. L'œuf est plus petit que celui d'*Othreis*, allongé et blanc crème. Le planidium fait un trou dans le plancher de l'œuf et pénètre directement dans la chenille où il est probablement enkysté.

4.1. LA MOUCHE TACHINAIRE *Winthemia caledoniae* MESNIL, 1968

Cette mouche de 1 cm de long (photos 7 et 8) dépose des œufs courts, macrotypes, sur le 5^e stade larvaire d'*Othreis*, rarement sur le 4^e stade. Elle appartient à un groupe de Tachinaires bien défini et homogène (groupe 1 de la classification de Pantel) (1909). Cette espèce est strictement ovipare, l'œuf peut ne séjourner que très peu de temps dans l'utérus. Le rôle de cet organe est seulement celui d'un organe d'évacuation et non d'accumulation ou d'incubation

comme chez d'autres tachinaires. Nous avons étudié le comportement de ponte de ce parasite dans notre cage de 18 m³ installée en conditions paranaturelles, et effectué plusieurs observations biologiques sur les mouches utilisées et les chenilles parasitées. D'autres renseignements ont été obtenus sur des populations de chenilles parasitées récoltées dans la nature.

Avant de chiffrer les résultats du parasitisme, il nous semble important de décrire les comportements particuliers des deux protagonistes, le parasite et son hôte. Ces observations ont été faites sur des boutures de « peupliers » installées en cage, mais aussi dans la nature lorsque le hasard nous donnait l'occasion d'observer ces comportements. Ces diverses notes ont été rassemblées dans les descriptions qui suivent.

4.1.1. Le comportement de ponte de *Winthemia* et le comportement de défense de la chenille

4.1.1.1. Rappel du comportement de prise de nourriture de la chenille

La chenille du 5^e stade d'*Othreis* en train de dévorer le limbe d'une feuille d'érythrine s'accroche au support à l'aide de ses trois paires de pattes thoraciques et des soles de ses cinq paires de fausses pattes abdominales. Le support est constitué du pétiole de la feuille ou d'une foliole. La chenille, le corps en extension, dévore le limbe par bandes de 1 mm de large sur 5 mm de long environ. Elle procède par mouvements rapides de la tête qu'elle tend vers l'avant et ramène jusqu'à ses pattes antérieures, tandis que ses mandibules entament le limbe de la foliole. Si elle rencontre une nervure, elle suit cette nervure et ne l'entame que lorsque toute la partie du limbe situé entre deux nervures est dévorée. Pour manger la partie de la foliole où elle s'accroche, elle recule sur son support de telle sorte que son corps se trouve toujours allongé. Souvent, le dos est tourné vers le sol.

4.1.1.2. Recherche de la chenille par la Tachinaire

La Tachinaire femelle en état de ponte recherche son hôte par un vol exploratoire, lent et sinueux, autour des pieds d'érythrine. La mouche inspecte les feuilles extérieures de la frondaison, sans vraiment pénétrer à l'intérieur de celle-ci. Si elle passe devant une chenille du dernier stade, elle la repère aussitôt quelle que soit la couleur de la chenille, verte ou marron foncé. Elle peut se poser sur une foliole, proche de l'hôte, ou bien vole quelques minutes, à 1 ou 2 cm de la chenille, tournant autour. Elle émet, lors de ce vol d'approche mi-stationnaire, un bourdonnement plus aigu que lors du vol de recherche.

4.1.1.3. Le comportement d'approche de *Winthemia* et la réaction de la chenille

La mouche s'est posée à proximité de la chenille. Elle progresse lentement sur la foliole que mange la chenille ou sur une foliole voisine et essaie de se placer de telle sorte qu'elle puisse s'approcher le plus près possible de la partie antérieure du corps de la chenille. Si cette chenille ne porte pas encore d'œufs de tachi-

naire, elle ne réagit pas à l'approche du parasite et continue à manger. Si la chenille porte déjà plusieurs œufs, elle réagit rapidement comme il est décrit plus loin.

Dans le premier cas, la chenille ne porte pas d'œuf et continue à manger. La mouche se déplace autour de la chenille en utilisant tous les supports proches que lui offre le végétal ; elle explore ainsi rapidement les possibilités d'approche que lui permet la disposition des folioles et des pétioles situés dans l'environnement immédiat de la chenille. Il peut arriver qu'une chenille soit accrochée au pétiole d'une feuille et termine d'en dévorer la dernière foliole ; seul son pygidium est alors facilement accessible à la mouche ; cependant celle-ci ne s'arrête pas à cette possibilité de ponte et recherche systématiquement la partie antérieure du corps de la chenille.

D'autre fois une foliole permet à la mouche de se trouver près de l'hôte, mais pas suffisamment pour qu'elle puisse pondre ; la tachinaire s'accroche alors en porte à faux sur le bord de la foliole, pour se rapprocher, et il arrive qu'elle bascule autour de l'arête de ce support ; elle s'envole alors, revient en vol stationnaire tout près de la chenille, se pose, et peut recommencer ce manège plusieurs fois.

4.1.1.4. Le comportement de ponte de *Winthemia* et la réaction de la chenille

Après une approche plus ou moins difficile, la mouche se trouve tout prêt de la tête de la chenille ; celle-ci continue de manger. Les antennes dirigées vers la chenille, le parasite se balance légèrement de droite et de gauche sur ses deux paires de pattes postérieures, il étend précautionneusement une patte antérieure et touche légèrement de ses ongles la capsule céphalique ou un segment thoracique de la chenille. Celle-ci réagit peu tout d'abord ; elle s'arrête de manger, mais recommence presque aussitôt. La mouche n'a pas quitté sa position, elle étend à nouveau une patte vers la chenille et la touche à nouveau de ses ongles ; ce manège peut se renouveler plusieurs fois de suite. Au bout d'une à deux minutes, la chenille restant toujours à portée de patte, le pygidium télescopique du parasite se gonfle et fait saillie par poussées internes successives ; la chenille restant en place et bougeant à peine, le moment est favorable : le pygidium se dévagine complètement, et, recourbé vers le bas entre les pattes dressées de la mouche, il est dirigé vers l'avant (photo 8). L'extrémité de cet ovipositeur en complète extension vient alors déposer un œuf, de façon très précise et sans qu'un temps d'arrêt notable puisse être observé, sur la tête, le thorax ou un des deux premiers segments abdominaux de la chenille. La longueur démesurée de cet ovipositeur permet à la mouche, dont la tête est toujours dirigée vers l'hôte, d'atteindre un emplacement choisi de dépôt de l'œuf, situé à environ 2 mm de ses antennes mais à plus de 1 cm de l'extrémité de son abdomen. La mouche peut successivement déposer 3 à 4 œufs de cette manière, mais à chaque fois l'organe de ponte télescopique reprend sa place dans l'abdomen.

Dans le second cas, après avoir reçu plusieurs

visites du parasite, la chenille présente un comportement différent. Non seulement elle s'arrête aussitôt de manger, mais se place rapidement en position de défense : tout l'avant du corps se soulève de 2 à 3 cm du support, jusqu'à la seconde paire de fausses pattes ; il est dressé, la tête en extension et les pattes thoraciques dirigées vers l'avant ; l'arrière du corps, se soulève également dans une position caractéristique, si bien que seules les trois paires de fausses pattes du milieu de l'abdomen sont en contact avec le support et y maintiennent la chenille. Cette position demande un effort musculaire important que la chenille ne peut maintenir longtemps ; ses muscles se relâchent insensiblement, ce qui a pour effet de ramener lentement son corps plus près du support végétal. La chenille peut ainsi rester immobile un certain temps, légèrement en extension, tandis que la mouche attend que la chenille se rapproche de nouveau. Lorsqu'elle se trouve à portée, la mouche étend une patte et la touche de ses ongles. La chenille se redresse de nouveau. Le comportement de défense de la chenille, de passif devient alors actif et la partie antérieure de son corps balaie brutalement l'espace de droite et de gauche et menace la mouche en se détendant vers elle ou vers le support où celle-ci se trouve. Le diptère est rarement touché, effleuré parfois, le plus souvent c'est la foliole ou le pétiole-support qui sont frappés de façon aveugle. Devant cette attaque la mouche s'envole. Cependant, la réaction de la chenille peut se poursuivre « à vide » ; elle se détend, balaie l'espace et frappe le support par saccades convulsives plusieurs fois encore. La mouche peut aussitôt revenir se poser à proximité de son hôte, ou après un temps plus ou moins long, puis le même manège recommence. Pendant ce temps, la chenille ne mange pas et se fatigue tandis que la Tachinaire revient continuellement à la charge. La défense de la chenille se relâche, la mouche peut alors s'approcher et mettre à profit une absence de réaction passagère pour déposer un nouvel œuf.

4.1.1.5. Comportement de *Winthemia* mâle

Le mâle présente parfois vis-à-vis de la chenille un comportement analogue à celui de la femelle. Il vole dans les érythrines à la recherche d'une femelle, passe devant une chenille, s'arrête à proximité, s'approche et la touche de l'extrémité d'une patte antérieure. La chenille réagit comme elle l'a fait précédemment avec la femelle cherchant à pondre. Le mâle peut aussi s'approcher de la chenille, en vol stationnaire, jusqu'à la toucher, ce qui déclenche également une posture de défense, parfois suivie d'attaque.

4.1.1.6. Déclenchement artificiel des comportements de défense de la chenille

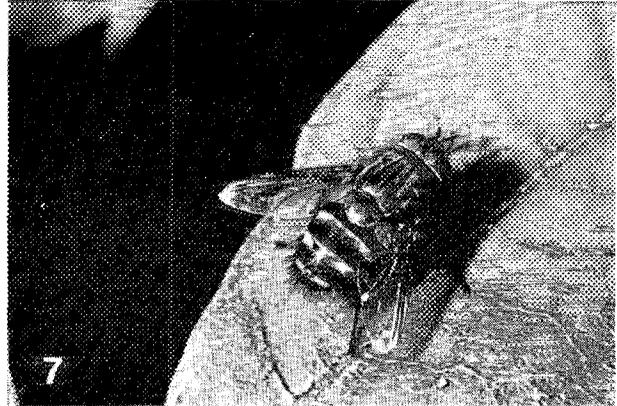
Le comportement de défense de la chenille peut être facilement déclenché en la grattant, à l'aide d'une fine brindille ou même simplement en passant la main devant elle. Un contact très léger ou une forme mobile quelconque influençant ses stemmates déclenche ce comportement particulier. La chenille se dresse et

PLANCHE III

Photos 7 et 8

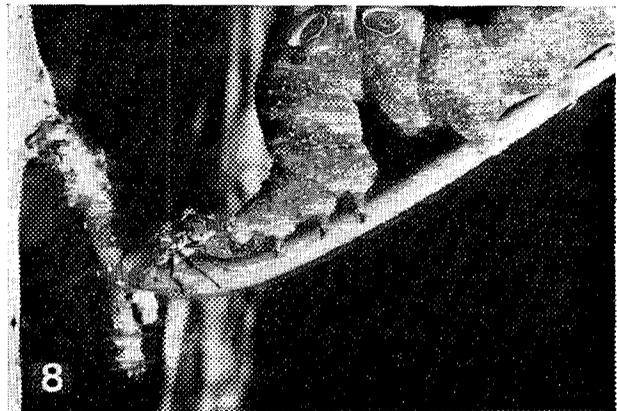
Parasite de chenille :
Winthemia caledoniae Mesnil (Diptera, Tachinidae)

7. *Winthemia caledoniae* Mesnil, mâle
posé sur une feuille d'érythrine



8. *Winthemia caledoniae*, femelle
en position de ponte

L'abdomen complètement dévaginé de la tachinaire est en extension, dirigé vers l'avant, entre les pattes du parasite, et un nouvel œuf est sur le point d'être déposé sur la tête de la chenille d'*Othreis* ; auparavant la mouche a « pris la distance » qui la sépare de son hôte en touchant ce dernier avec une patte antérieure. Lorsque le moment est favorable, la distance étant prise et la chenille en bonne position, la mouche dévagine son abdomen, dépose son œuf et ramène son organe de ponte en position de repos en 3 à 4 secondes



cherche à chasser une mouche imaginaire, en frappant sur les folioles avoisinantes et le support où elle se trouve. Nous avons d'ailleurs observé ce comportement chez des chenilles du 3^e stade en élevage, qui n'avaient jamais été mises en contact avec une mouche et que nous cherchions à faire passer d'une feuille d'érythrine fanée sur une feuille fraîche.

4.1.1.7. Comportement particulier de la chenille fortement parasitée proche de la chrysalidation

Une telle chenille, portant jusqu'à une cinquantaine d'œufs déposés par la tachinaire en conditions naturelles, présente parfois, vingt-quatre heures avant de se chrysalider, un comportement très particulier : elle frotte énergiquement sa tête couverte d'œufs et ses segments thoraciques sur une branche d'érythrine, comme si elle cherchait à se débarrasser des œufs pondus sur elle. Bien agrippée avec ses fausses pattes au support, le plus souvent une branche rigide, elle s'arc-boute sur ce support, l'avant du corps prenant appui latéralement sur ce dernier ; par un mouvement

de torsion latéral, il arrive un moment où la tête et le thorax appliqués étroitement contre la branche glissent sur celle-ci brutalement, ce qui peut avoir pour effet de décoller des œufs de tachinaire mal fixés. La chenille refait de nombreuses fois ce même mouvement stéréotypé. Quelquefois des œufs peuvent être touchés, mais comme le mouvement ne varie pas beaucoup dans sa forme, comme ce pourrait être le cas si l'animal cherchait à se débarrasser de tous les œufs qui l'encombrent, beaucoup d'œufs n'en souffrent pas.

D'autre part, la chenille se frotte la tête de la même manière sur sa première paire de fausses pattes ; parfois même elle passe ses mandibules dans les crochets des soles de ces fausses pattes, comme si elle recherchait quelque planidium ou œuf que les crochets auraient retenus.

4.1.1.8. Analyse du comportement de ponte de *Winthemia*

Pour ce qui est de la mouche, le manège par lequel la Tachinaire touche la chenille de l'extrémité de

l'une de ses pattes antérieures, semble avoir pour résultat une évaluation de la distance à laquelle se trouve la chenille. ALLEN (1925) a également noté ce curieux comportement chez *Winthemia quadripustulata* Fabr. aux USA. Pour lui, la mouche s'assure ainsi que son hôte est bien vivant ou bien repère de cette façon la partie antérieure de la chenille. Cependant, l'évaluation de la distance exacte à laquelle se trouve la chenille dans la seconde qui précède la dévagination complète de son utérus, est bien pour la mouche une donnée importante. Il arrive en effet qu'entre le moment où la mouche a touché l'hôte de la patte et celui où elle devagine et dirige vers l'avant son ovipositeur télescopique, la chenille s'éloigne insensiblement de 2 ou 3 mm tout en mangeant ; cela suffit pour que la mouche dépose son œuf sur la feuille sous-jacente, ne pouvant allonger plus son ovipositeur.

4.1.2. Conclusions

Le comportement de la chenille est assez différent selon qu'elle n'a jamais été en contact avec son parasite ou qu'elle l'a déjà rencontré. Dans le premier cas, elle réagit peu, dans le second elle présente rapidement, après quelques contacts, un comportement complexe de défense puis d'attaque.

La mouche repère facilement une chenille dans un feuillage ; elle recherche systématiquement la partie antérieure du corps de la chenille pour déposer son œuf. Ce dépôt fait suite à un mouvement de patte vers l'hôte et à une extension dans une position caractéristique du pygidium télescopique.

À la lumière de ces observations, il est possible de dresser l'éthogramme de *Winthemia caledoniae* en état de ponte et celui de la chenille d'*Othreis fullonia* confrontée au parasite.

1) Après l'accouplement de la mouche, la réplétion des spermathèques provoque, sans doute par voie hormonale, l'évolution des ovogonies.

2) Lorsque le premier œuf fécondé descend dans l'utérus, il déclenche un *premier stimulus interne*, du fait de l'état de réplétion de cet organe.

3) *Winthemia* se dirige alors vers les érythrines ; il est possible qu'une odeur intervienne à ce moment, celle des feuilles mangées par les chenilles attirant plus fortement la mouche, de la même façon que les Tachinaires *Drino bohémica* Mesn. et *Bessa harveyi* Tns. sont plus attirées par des plantes-hôtes déjà attaquées (MONTEITH, 1964). Ceci serait alors le *premier stimulus externe*.

4) La mouche cherche alors un hôte parmi les frondaisons, un *stimulus-signé*. Elle découvre une chenille d'*Othreis* à un stade adéquat de grosseur et de couleurs : c'est le premier stimulus de ponte ; la forme et la couleur de l'objet sont importantes, car la mouche est attirée par la partie antérieure du corps de l'hôte ; en même temps, elle manifeste un comportement d'excitation de l'hôte en touchant ce dernier avec les ongles de ses pattes antérieures. L'odeur de la chenille, comme la consistance de la chenille, interviennent sans doute à ce stade.

5) Mais le comportement de l'hôte, qui réagit par des mouvements de défense et d'agressivité, constitue un second stimulus de ponte pour la mouche. Les mouvements de l'hôte sont importants pour les tachinaires, comme MONTEITH (1956) l'a montré sur *Drino bohémica* Mesn. : les mouvements d'un leurre ressemblant à l'hôte constituent un puissant stimulus pour cette mouche, à condition qu'elle soit au préalable conditionnée par l'odeur de l'hôte. Si l'on propose à *Winthemia* une fausse chenille en pâte à modeler, elle ne vient pas y pondre. Il semble bien que la motivation suscitée par les *mouvements soit obligatoire*.

La chenille réagit de la même façon à tout mouvement proche de sa tête, ou au grattage avec un brin d'herbe de n'importe quelle partie du corps. La guêpe *Polistes* qui s'approche d'elle en vol provoque la même réaction.

6) Ces stimulus visuels, tactiles, d'odeurs et de mouvements déclenchent chez la mouche l'acte consommatoire de ponte à un moment favorable, de préférence sur la partie antérieure du corps de la chenille. La présence des œufs du parasite sur son épiderme incite alors la chenille à s'en débarrasser.

7) Le dépôt d'un œuf sur l'hôte provoque la descente d'un nouvel œuf dans l'utérus de la mouche, ce qui, par rétroaction, provoque un nouvel acte de ponte, c'est-à-dire une réponse externe à une stimulation nouvelle interne. La mouche peut ainsi déposer trois œufs à la suite en moins de deux minutes si la chenille ne réagit pas.

On peut observer une « activité dans le vide » de *Winthemia* vierge cherchant à pondre, et un phénomène de « déplacement », lorsque la mouche pond sur une jeune chrysalide non mélanisée ayant peut-être gardé l'odeur de la chenille et animée de mouvements latéraux lorsqu'elle est dérangée.

Enfin, puisque l'hôte se débarrasse le plus souvent des œufs de mouche qui lui sont accessibles, en particulier de ceux qui sont pondus sur la partie postérieure de son corps, il se produit une sorte de sélection indirecte, par l'hôte, de la descendance des *Winthemia* femelles qui présentent une tendance marquée, dans leur comportement de ponte, de déposer leurs œufs sur la partie antérieure du corps des chenilles-hôtes.

4.1.3. Le rythme de ponte de *Winthemia* durant la journée

Le rythme de ponte de la mouche durant la journée a été déterminé en novembre, en cage, par l'observation continue des mouches et des chenilles en présence, ou en relevant chaque heure le nombre d'œufs déposés sur les chenilles proposées aux parasites. Nous avons vu que la chenille d'*Othreis* se nourrit durant le jour et qu'elle reste de la sorte continuellement exposée aux attaques de la mouche.

Sur un total de 340 œufs, si on prend comme unité le plus petit nombre d'œufs pondus, c'est-à-dire entre 7 heures et 8 heures, on obtient le rythme de ponte horaire suivant :

7-8 heures	8-9 heures	9-10 heures	10-11 heures	11-14 heures	14-15 heures	15-16 heures	16-17 heures	17-18 heures
1	0	5	9	13/3 = 4,3	10	0	2	9

Donc la mouche pond le matin entre 10 heures et 11 heures, et l'après-midi entre 14 heures et 15 heures (c'est-à-dire lorsque la chaleur n'est pas trop forte) 10 fois plus d'œufs qu'entre 7 heures et 8 heures, 5 fois plus qu'entre 16 heures et 17 heures et 2 fois plus qu'entre 9 heures et 10 heures. Durant les heures chaudes de la journée, entre 11 heures et 14 heures la ponte se ralentit notablement ; assez curieusement, elle reprend fortement en fin de journée (17 heures - 18 heures), avant le coucher du soleil. Ce rythme peut aussi être lié au rythme de prise de nourriture des chenilles ; souvent, vers midi, celles-ci se cantonnent à l'ombre d'une branche et restent immobiles ; de même elles se nourrissent activement en fin d'après-midi et pendant la nuit. Nous avons vu qu'un hôte en mouvement est nécessaire à l'acte de ponte de la tachinaire, mais sans doute aussi à son repérage par le parasite au milieu des frondaisons.

4.1.4. Biologie de *Winthemia*

Une fois déposé sur l'hôte, le plus souvent dans la partie antérieure du corps de celui-ci, l'œuf de *Winthemia* incube et met trois jours à trois jours et demi pour éclore. La mouche pond en règle générale sur la chenille d'*Othreis* parvenue au 5^e stade, mais il peut arriver qu'elle pond sur une chenille du 4^e stade âgée. Si cette dernière chenille mue avant que l'œuf de la tachinaire éclore, cet œuf est éliminé avec la dépouille larvaire.

L'œuf de *Winthemia* est de forme elliptique (photo 8), de 0,8 mm de long sur 0,5 mm de large. Son pôle antérieur, où se trouve le micropyle aux ornements caractéristiques, est plus pointu que le pôle postérieur ; le dessus de l'œuf est convexe, tandis que le côté ventral présente une face plane adhésive au moment de la ponte, étroitement appliquée contre le tégument de l'hôte. L'œuf est muni de cryptes respiratoires, ce qui rend compte d'une incubation externe et d'échanges gazeux indispensables. Le planidium à l'éclosion soulève la partie supérieure de l'œuf qui s'ouvre vers l'avant, à la manière d'un clapet, selon une fente de déhiscence, incomplète au pôle postérieur et qui suit la jonction des parties dorsale et

ventrale de l'œuf. La description de ce planidium sera faite plus loin. Cette larve sort de l'œuf et gagne la partie ventrale du thorax de l'hôte, entre les pattes, et pénètre dans la chenille vraisemblablement en traversant les membranes inter-segmentaires thoraciques de celle-ci : on retrouve en effet souvent plusieurs planidia rassemblés en ces points. Nous n'avons pas suivi le développement du parasite dans l'hôte, mais il est probable qu'il pratique, comme chez d'autres espèces du même genre, un soupirail primaire cutané dans l'épiderme de l'hôte, au niveau du point d'entrée, qui lui permet les échanges respiratoires directement avec l'extérieur. Ce soupirail peut être complété par une gaine de fixation. Durant ce temps, l'hôte continue à se nourrir ; il tisse son cocon, puis forme sa chrysalide. Le parasite subit les deux mues classiques des tachinaires. Dans un premier temps, l'hôte n'étant pas incommodé, il se nourrit des liquides interstitiels (phase plasmophage). Ce n'est que lorsque la chrysalide est formée que le parasite s'attaque aux tissus vivants (phase hémométophage) et tue son hôte en deux à trois jours ; il se nourrit ensuite pendant deux jours de tissus morts en putréfaction (phase stéato-sarco-phage). Les asticots restent un certain temps dans un liquide noirâtre et nauséabond avant de sortir de la chrysalide.

La durée du stade immobile de la chenille parasitée est en moyenne de 2,8 jours (chiffre calculé sur 45 chenilles), les valeurs extrêmes étant de 1 jour et 4 jours ; d'autre part, le temps qui s'écoule entre le début de la nymphose et la sortie des asticots est en moyenne de 3,2 jours (valeurs extrêmes : 1 et 7 jours) ; enfin le nombre moyen de pupes obtenues des 45 chrysalides examinées est de 6,7 pupes par chrysalide (valeurs extrêmes : 1-20).

Pour tester l'hypothèse que le nombre des larves parasites peut influer sur la durée du stade immobile et la durée de survie de la chrysalide parasitée, nous avons séparé la population des chrysalides examinées en deux classes : le premier groupe des chrysalides ayant donné de 1 à 7 tachinaires, la seconde les chrysalides en ayant donné 8 à 20.

TABLEAU VII

	Nombre moyen de pupes par hôte	Nombre de chrysalides	Durée du stade immobile	Valeurs extrêmes	Temps écoulé entre le début de la nymphose et la sortie des asticots	Valeurs extrêmes
Classe 1-7	3,4	28	2,7 jours	1-4 jours	3,3 jours	1,7 jours
Classe 8-20	12,1	17	2,9 jours	2-4 jours	3,0 jours	1-5 jours

Les légères différences entre les moyennes ne sont pas significatives ; la densité des larves de *Winthemia* dans la chenille, puis dans la chrysalide d'*Othreis*, n'a donc pas d'influence sur la durée du stade immobile et le temps de survie de la nymphe.

4.1.4.1. Superparasitisme

Si la densité des œufs déposés sur la chenille est importante, les chances pour que de nombreux planidia pénètrent dans celle-ci sont évidemment plus grandes ; inversement, un grand nombre de parasites infestant la chenille peut provoquer la mort de celle-ci au moment critique de la nymphose. La chrysalide n'arrive pas à se former et la prénymphe met une semaine à mourir, sans donner naissance à des larves viables de tachinaire.

Exemple 1 : une chenille porte 48 œufs de *Winthemia* ; elle commence à tisser son cocon de nymphose deux jours après avoir été récoltée dans la nature, mais elle meurt six jours plus tard sans avoir réussi à former sa chrysalide. La partie antérieure de la chenille est noire, boursoufflée et parcheminée, tandis que la partie postérieure se liquéfie. On retrouve dans les tissus en décomposition 5 larves de tachinaires à différents stades : une grosse larve en fin de 3^e stade et 4 larves au 2^e stade. Il semble que la ponte des mouches puis la pénétration des planidia dans l'hôte ont été échelonnées et que le stade stéato-sarcophage de la larve parasite la plus avancée a débuté trop tôt et a empêché le développement des autres larves parasites.

Exemple 2 : en une journée, dans notre cage, nous avons pu obtenir d'une dizaine de tachinaires en état de ponte, le dépôt de 52 œufs sur une seule chenille et 24 heures plus tard, de 95 œufs sur une autre. Un tel superparasitisme est exceptionnel dans la nature.

Dans ce cas, comme WEBBER (1932) l'a constaté avec la tachinaire *Sturmia inconspicua* Meigen, le nombre d'œufs déposés par *W. caledoniae* maintenue en captivité, est surtout fonction de son besoin physiologique de pondre et du temps durant lequel l'hôte reste exposé à cette ponte.

La première chenille a formé sa chrysalide dans les 48 heures qui ont suivi ces pontes, et celle-ci a finalement donné naissance à un papillon. La seconde chenille a commencé à tisser son cocon de nymphose 48 heures plus tard et sa chrysalide a produit 17 pupes de tachinaire. Dans le premier cas, la ponte de la mouche a été trop tardive pour que les planidia aient eu le temps de pénétrer même dans la nymphe. Dans le second cas, comme les œufs de mouche étaient du même âge, il a dû se produire une forte mortalité des planidia à l'éclosion, mais aussi une forte compétition entre les planidia dans la chenille-hôte et l'élimination d'un certain pourcentage de ceux qui avaient pu y pénétrer.

Enfin, il peut aussi arriver qu'une jeune chenille du 5^e stade, portant même un faible nombre d'œufs de *Winthemia*, devienne amorphe, s'arrête de manger très tôt et entre en nymphose avant son complet développement pour se transformer, en définitive, en

une petite chrysalide. Il est possible que l'activité des larves parasites dans la cavité générale de la chenille provoque une diminution du métabolisme de celle-ci. En général ces petites chrysalides donnent une seule ou deux grosses pupes.

4.1.4.2. La pupaison de *Winthemia*

Arrivées à complet développement dans la chrysalide, les larves parasites forcent un passage de sortie entre deux segments abdominaux, sur la face ventrale de la chrysalide le plus souvent. La larve parasite peut se déplacer quelque temps à l'intérieur de la loge de feuilles d'érythrine formée par la chenille d'*Othreis*, puis elle se laisse tomber au sol, sous la plante-hôte. Elle s'enfonce alors dans la terre et se pupéfie. Au laboratoire, ce stade prénympheal dure de 4 à 6 heures. La profondeur d'enfouissement de la larve dépend de l'état d'ameublissement du sol situé sous la plante-hôte.

Sous les érythrines-peupliers, plantées généralement en haie et brise-vent, le sol est souvent tassé, encombré d'herbes et de feuilles mortes, souvent sec. Ces conditions sont peu favorables à la pupaison de *Winthemia*, parce que l'asticot a du mal à s'enfoncer dans un sol desséché et dur et parce que la pupa a besoin d'un degré hygrométrique élevé pour se développer. C'est pourquoi, la larve parasite, condamnée à former sa pupa à la surface du sol, se trouve plus exposée aux prédateurs, en particulier aux fourmis. Cependant, nous n'avons pas remarqué de parasites de *Winthemia*. Sous les érythrines installées en montagne, le sol est souvent humide — ou il le reste plus longtemps lorsque la sécheresse survient — et ces biotopes sont généralement favorables à une bonne pupaison.

4.1.4.3. Expérience sur l'enfouissement des asticots

Les asticots issus d'un même hôte sont libérés au centre d'une boîte en plastique de 28 × 27 × 9 cm (6,8 l environ), percée de plusieurs trous grillagés, et emplit d'un sol sablonneux léger et meuble, faiblement humifère, sans motte, à capacité de rétention normale, c'est-à-dire un sol aux éléments légèrement humidifiés. Les boîtes sont complètement enterrées dans le sol, la surface de celui-ci venant au niveau supérieur de la boîte ; elles sont en outre placées sous des pieds d'érythrine et des feuilles très sèches sont disposées en surface ; ces dispositifs restent durant la plus grande partie de la journée à l'ombre de l'érythrine, comme en conditions naturelles normales.

Les asticots s'enfouissent presque immédiatement en général, parfois l'un deux erre en surface pendant une dizaine de minutes et peut effectuer un parcours d'une vingtaine de centimètres. Dix jours après, les pupes sont recherchées dans chaque boîte et la profondeur de l'enfouissement notée pour chacune d'elle.

On observe au cours de cette expérimentation une mortalité de 5,8%, 8 pupes n'ayant pas été retrouvées sur les 139 asticots libérés ; cette mortalité est sans doute due aux fourmis. D'autre part, près de 90% des larves parasites s'enfoncent et forment leur pupa entre 0,5 et 2,5 cm de profondeur (dans le sol choisi) ;

TABLEAU XVIII

 PROFONDEUR D'ENFOUISSEMENT DES LARVES
 DE *W. CALEDONIAE*

Nombre d'asticots (issus d'un même hôte)	Profondeurs d'enfouissement en centimètres					
	0-0,5	0,5-1,5	1,5-2,5	2,5-3,5	3,5-4,5	4,5-5,5
2	1 (0,5 cm)				1	
4					2	2
4		1	3			
7			3	4		
7			7			
12	2 (0,5 cm)	8				
13	1 (0,5 cm)	11			1	
14		14				
23		11	12			
24		23	1			
29	1 (surface)	21			1	
Totaux 139	5	89	26	4	5	2
Pourcentages	3,8%	68%	20%	3%	3,8%	1,5%

enfin, il semble que si le nombre des asticots issus d'une même chrysalide est faible (jusqu'à 7), ceux-ci ont tendance à s'enfoncer plus profondément dans le sol (jusqu'à 4 et 5 cm). Plus les asticots sont nombreux, plus ils sont petits, moins ils s'enfoncent dans le sol et les pupes qu'ils forment sont petites. Ces petites larves, qui ont dû surmonter dans l'hôte une sévère compétition pour la nourriture, disposent sans doute de moins d'énergie pour s'enfoncer dans le sol.

 4.1.4.4. Nombre moyen de pupes de *Winthemia* par chrysalide d'*Othreis*

Ces chiffres moyens ont été obtenus de lots de chenilles et de chrysalides parasitées, récoltées dans la nature entre avril et août, en 1964, 1967, 1968 et 1969. Le nombre moyen de pupes par chrysalides est la résultante de facteurs internes propres à l'hôte (qui ne peut héberger jusqu'à complet développement qu'un nombre limité de parasites), de facteurs externes matérialisés par le nombre d'œufs déposés et fonction de l'importance des deux populations en présence, celle du parasite et celle du papillon. Ces populations sont fluctuantes, et par suite est aléatoire le nombre moyen de pupes par chrysalide.

Le graphique 1 donne les fréquences du nombre de pupes obtenues par chrysalide. Il concerne un lot de 169 chrysalides parasitées, récoltées dans la nature,

puis isolées individuellement, et qui ont donné 1 053 pupes. Deux maxima caractérisent ce diagramme : l'un à la fréquence 2 pupes, l'autre à la fréquence 6 pupes. Peut-être ces deux valeurs ont-elles correspondu, la première à un faible nombre d'œufs déposés par la mouche sur son hôte (faibles populations de *Winthemia*) et qui ne donne en moyenne que 2 pupes, la seconde à un grand nombre d'œufs (fortes populations de *Winthemia*) et qui donne en moyenne le chiffre optimum de 6 pupes (compte tenu de la masse de substance disponible dans la chrysalide d'*Othreis* et de la compétition entre les larves parasites).

Le nombre de pupes par chrysalide diminue ensuite progressivement jusqu'à 15-16 pupes ; on obtient des cas isolés à 19-20 pupes et exceptionnellement 25-26 pupes très petites.

Pour obtenir la moyenne arithmétique du nombre de pupes par chrysalide, nous avons tenu compte d'une population supplémentaire de 90 chrysalides, récoltées dans la nature à la fin de la gradation d'*Othreis* (juin-juillet) dans le but d'obtenir des tachinaires pour nos élevages (515 mouches) ; mais ces chrysalides n'ont pas été isolées individuellement. La moyenne arithmétique générale s'établit alors à 6 pupes par chrysalide.

 4.1.4.5. Durée de la pupaison de *Winthemia caledoniae*

Les pupes sont placées au laboratoire en boîtes rondes de 500 cc emplies à moitié de sciure de bois ou de sable humidifiés ; chaque boîte reçoit le produit d'une seule chrysalide-hôte. La température ambiante oscille entre 22° et 25° et l'hygrométrie dans la boîte est à saturation.

Dans ces conditions, la durée de la pupaison de *Winthemia* est très variable, presque du simple au double, puisque les valeurs extrêmes sont 12 et 23 jours. Nous avons reporté sur un graphique en abscisses le nombre de mouches parasites par hôte et en ordonnées la longueur moyenne de la pupaison correspondante. Le graphique (2) montre que la durée de la pupaison est plus courte si le nombre des pupes par chrysalide est faible ; la construction de la droite de régression au moyen de deux points moyens (correspondant aux nuages de points d'abscisses inférieures à 8 pupes par chrysalide et supérieures à 8 pupes par chrysalide), montre bien cette légère corrélation.

Le point moyen pour la population de chrysalides envisagés s'établit ainsi à 6,5 pupes par hôte (valeur très voisine de celle obtenue par ailleurs).

Ces pupes se développent jusqu'au stade imago en 14,7 jours à la température moyenne de 23,5°. Si la température moyenne est de 27°, le développement de la mouche dans la pupa dure 48 heures de moins.

 4.1.4.6. Ecllosion de *Winthemia caledoniae*

La mouche éclot invariablement en début de matinée, c'est-à-dire entre 7 heures et 10 heures ; 80% des éclussions se produisent entre 7 h 30 et 8 h 30.

La mouche fait sauter le capuchon de la pupa à l'aide de son ptilinum ; son abdomen est alors jaune,

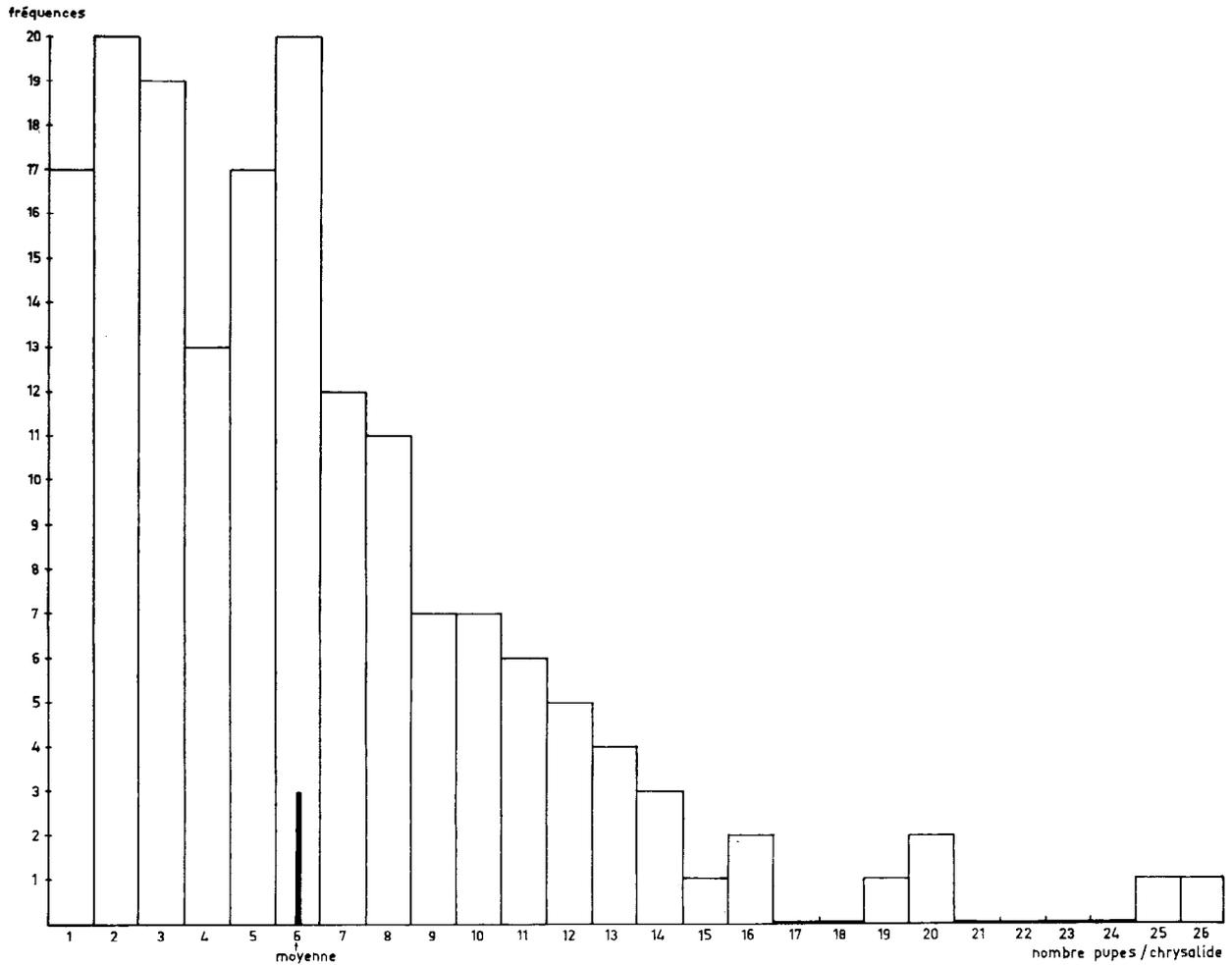


Fig. 1. — Diagramme des fréquences du nombre de pupes de *W. caledoniae* par chrysalide d'*Othreis*

non mélanisé. Elle rétracte rapidement son ptilinum, puis cherche un support *vertical* où elle s'accroche, le plus souvent la tête en bas. Le ptilinum est alors à nouveau gonflé, les ailes s'étalent lentement en même temps que le ptilinum se rétracte, en l'espace de 10 minutes au maximum. Puis la mouche reste immobile, de 1 demi-heure à 1 heure, tandis que son abdomen se mélanise : les tergites deviennent noirs tandis que les taches jaunes latérales prennent leurs contours définitifs ; les ailes, de blanchâtres, deviennent translucides.

Dans un lot de pupes issues du même hôte, les premières tachinaires écloses sont invariablement des mâles ; ils apparaissent un jour avant les femelles et quelques autres mâles.

4.1.4.7. Sex ratio

Il a été calculé sur une population de 423 *W. cale-*

doniae se répartissant en 208 femelles et 215 mâles, ce qui donne un sex ratio de 0,49.

4.1.4. Description de l'appareil femelle de *W. caledoniae*

Chaque ovaire est constitué d'un ensemble d'ovarioles ou gaines qui se réunissent pour former la trompe. Ces ovarioles sont en nombre variable, une dizaine par ovaire en moyenne (ovaire paucifolliculaire). Avant la descente de l'œuf, chaque chambre ovocytaire comprend un ovocyte et ses cellules vitellogènes. Plusieurs ovocytes se développent à la fois dans chaque ovaire. Les trompes confluent en un utérus antérieur à parois minces, comme celles des trompes, suivi de l'utérus postérieur à parois plus épaisses, court, droit et plus large. Il reçoit dorsalement les débouchés des spermathèques et des glandes

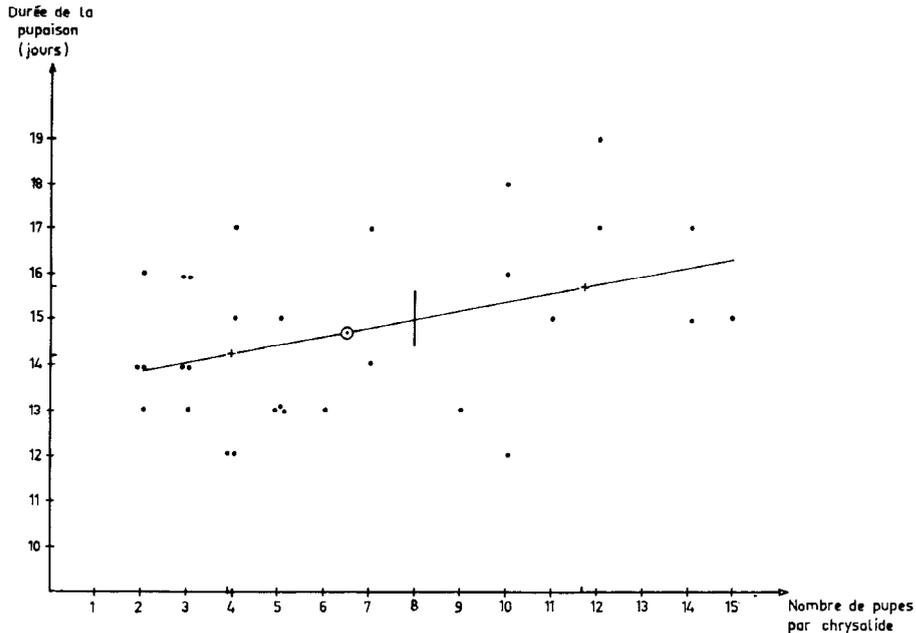


Fig. 2. — Longueur de la pupaison de *Winthemia* en fonction du nombre de parasites par hôte

accessoires. La musculature de cet utérus est très puissante.

4.1.5. Physiologie de la ponte de *Winthemia calédoniae*

Ces observations ont été conduites en cage durant les mois de juillet et août. La nourriture était constituée d'eau miellée déposée en gouttelettes sur les feuilles de boutures d'érythrine matin et soir ; la cage était également arrosée pour maintenir une hygrométrie satisfaisante, variant entre 100% à 5 heures du matin et 75% à midi, par journée ensoleillée ; la moitié de la cage était exposée au soleil, l'autre moitié à l'ombre d'un banian (*Ficus* sp.).

La température nocturne pouvait alors descendre à 14° et la température diurne monter à 28°.

Dès leur éclosion, les mouches mâles et femelles mises en présence peuvent aussitôt s'accoupler ; il semble bien que ce soit la règle. L'accouplement dure 1 à 2 heures, le mâle étant placé sur la femelle.

Nous avons observé qu'un mâle vierge de 13 jours ne s'est pas accouplé avec une femelle éclosante ; à la dissection, les glandes spermatiques de ce mâle contenaient des spermatozoïdes vivants ($50 \mu \times 0,5 \mu$). Le mâle vierge vit 17 jours en moyenne.

La femelle vierge peut vivre au maximum 42 jours, mais en général elle ne vit qu'une dizaine de jours. A la dissection, au 10^e jour, elle présente un utérus et des ovaires enveloppés d'un important réseau de trachées ; son tissu adipeux est bien développé (nour-

riture d'eau sucrée) ; quelques œufs peuvent avoir atteint leur taille normale : jusqu'à 12 œufs développés dans les oviductes, 2 dans le tronc commun et 7 dans les ovaires, mais ils ne sont jamais descendus dans l'utérus, qui reste lui-même atrophié. Les œufs sont bloqués au niveau du débouché des spermathèques et dans les oviductes. La tachinaire vierge ne dépose jamais d'œufs sur les chenilles qui lui sont présentées, bien que son instinct de ponte subsiste : elle vole souvent autour des chenilles, s'en approche, se pose à proximité et manifeste parfois un comportement de ponte devant les réactions de la chenille, sans toutefois que la dévagination de son abdomen soit complète.

La femelle fécondée dépose ses premiers œufs sur les chenilles d'*Othreis*, proposées sur des boutures d'érythrine, 7 à 9 jours après son éclosion et son accouplement.

On observe une durée de vie de la femelle fécondée de 34 jours en moyenne, ou bien de 47 jours en moyenne. La mouche peut vivre 56 jours au maximum. Ces deux valeurs de la durée de vie correspondent à un rythme physiologique bien défini.

Chez la mouche morte au bout de 34 jours on observe à la dissection des restes de tissus adipeux et 26 œufs formés dans les voies génitales (1 œuf dans l'utérus, 4 dans chaque oviducte et 17 dans les ovaires). La durée de la ponte est de 26 jours et le nombre moyen d'œufs pondus pendant la vie de la mouche est de 58 ; avec les 26 œufs restants, théoriquement, la capacité maximale de ponte est de 84 œufs.

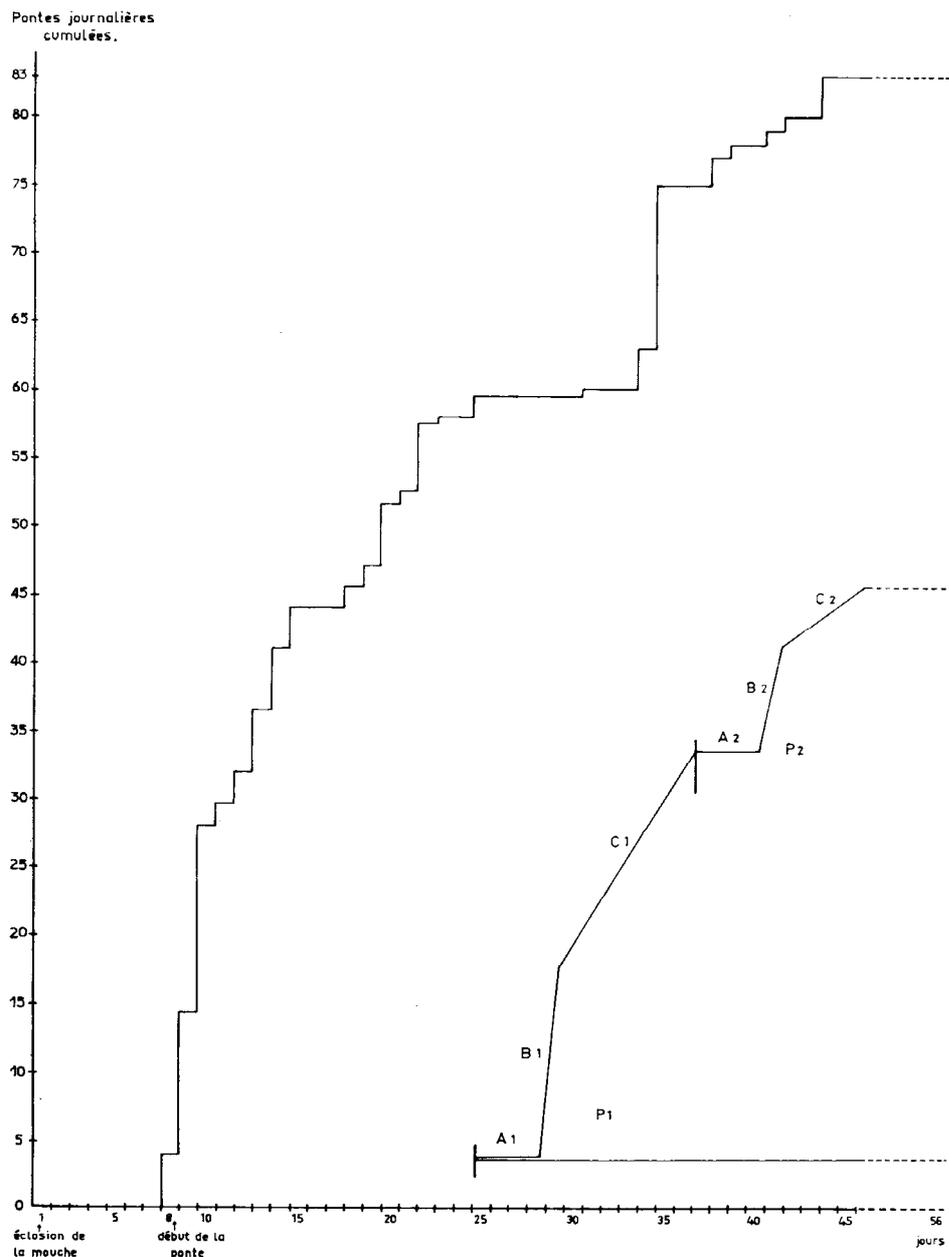


Fig. 3. — Rythme de ponte journalier de *Winthemia*

Chez la mouche morte au bout de 47 jours en moyenne, il ne reste que 5 œufs dans les voies génitales. La ponte a duré 37 à 41 jours avec deux arrêts, le premier vers le 10^e jour, le second entre le 19^e et le 23^e jour ; le stock d'œufs pondus est alors de 82 et la capacité de ponte théorique atteint 87, chiffre comparable au précédent.

Nous avons reporté sur un graphique l'ensemble

des observations ayant trait à ce cycle ovarien. Sur ce graphique, on voit que la ponte de *W. caledoniae* est constituée de 4 ou 6 phases (schématisées sur la courbe incluse dans le graphique) :

1) Durant les huit premiers jours, l'appareil génital de la mouche fécondée et les premiers œufs se développent (A1).

2) Les trois premiers jours de la ponte, soit du 8^e au 10^e jour de la vie de la mouche (B1), on assiste à un dépôt d'œufs important (28 œufs).

3) Survient ensuite une période de ponte ralentie pendant quinze jours avec le dépôt de 31 œufs (C1).

4) Puis un arrêt total de la ponte pendant huit jours (A2). A l'issue de cette pause, certaines mouches meurent, d'autres recommencent à pondre un stock d'œufs moins important, selon le même processus que précédemment.

5) Une période de deux jours de ponte active (B2).

6) Suivie de huit jours de ponte moins forte (C2).

La physiologie de la ponte de *Winthemia* se déduit de ces observations. L'accouplement survenant dès l'éclosion, la maturation des premiers œufs, la fécondation de ceux-ci et la descente dans les oviductes et l'utérus demandent 7 jours en moyenne (on peut observer parfois le dépôt des premiers œufs le 4^e jour). L'utérus de *Winthemia*, tachinaire à œufs macrotypes, est court et ne contient habituellement qu'un seul œuf. La fécondation et la descente d'un seul œuf dans l'utérus est donc ici un phénomène rapide, puisque dès que l'œuf est développé, il est pondue (au rythme de 9 par jour en moyenne dans les premiers jours).

L'œuf n'est fécondé qu'au moment de son passage devant le débouché des spermathèques et des glandes accessoires. A ce moment, la fécondation déclenche dans les ovaires le développement des autres ovogonies, sans doute selon un mécanisme hormonal.

Le besoin de ponte survient lorsque le premier œuf parvient dans l'utérus, après fécondation, soit le 8^e jour de la vie de la mouche. Dans les ovaires et les oviductes se sont accumulées dans le même temps d'autres ovogonies prêtes à être fécondées. Ainsi, le premier stock de 28 œufs accumulés pendant 7 jours (soit 4 œufs par jour) est déposé au cours des trois premiers jours de la ponte. Puis la mouche pond à un rythme plus faible pendant 15 jours (2 œufs par jour), les ovaires produisant des œufs à un rythme ralenti. Il se produit un épuisement progressif des ovogonies développées, jusqu'à arrêt complet de la ponte durant 8 jours, période qui semble correspondre à la période initiale. C'est un stade critique pour la tachinaire qui peut mourir à l'issue de cette période.

Si non, la ponte reprend selon les mêmes modalités : forte ponte pendant 2 jours (7 œufs par jour), à la suite d'une accumulation d'ovogonie dans les oviductes puis à nouveau ponte ralentie pendant 9 jours (1 œuf par jour), suivi d'un arrêt définitif de la ponte et la mort de la tachinaire. Celle-ci peut encore vivre une dizaine de jours après l'arrêt de la ponte. Le plus souvent, à la mort de la mouche, il subsiste 1 œuf dans l'utérus ; cet œuf présente un chorion épais et contient un planidium développé et mort ; 5 à 6 ovogonies subsistent aussi dans les oviductes.

Il existe donc un rythme d'activité ovarien ; le graphique 3 met en évidence deux périodes ; la seconde est atténuée par rapport à la première, mais elle présente la même composition. Chacune comprend une semaine d'activité maximale des ovaires avec

accumulation des œufs dans les voies génitales (A1 et A2), puis 2 à 3 jours de fortes pontes (B1 et B2) durant lesquels on assiste à une émission accélérée des premiers œufs accumulés, enfin un stade de ponte ralentie correspond à l'arrêt de l'activité des ovaires (C1 et C2).

4.1.6. Emplacement des œufs de *Winthemia* sur la chenille d'*Othreis*

Nous avons mené une expérimentation dans une cage de 18 m³ installée en conditions paranaturelles, dans le but de déterminer les emplacements que choisit de préférence la mouche parasite pour déposer son œuf sur la chenille-hôte.

Chaque jour, une chenille du 5^e stade fut présentée dans la cage à des tachinaires en période de ponte. Chaque hôte restait exposé durant une journée, puis était élevé au laboratoire jusqu'à la chrysalidation.

Nous avons alors noté le moment de la ponte, les emplacements de dépôt de l'œuf sur chaque hôte, puis les pertes d'œufs du fait du comportement de la chenille cherchant à se débarrasser des œufs, soit en se frottant la tête et le thorax contre les pétioles et les branches des boutures d'érythrines, soit en broyant avec ses mandibules les œufs du parasite accessibles à ses pièces buccales.

L'expérience a porté sur 104 œufs de tachinaire ; ils se répartissent selon le tableau suivant :

TABLEAU IX

Emplacement des œufs	Tête	Th1*	Th2	Th3	A1 et A4
Répartition des œufs pondus	52	20	15	5	12
Pourcentages	50%	19%	14%	5%	12%
Œufs restant au moment de la chrysalidation	40	18	13	2	2
Pertes (%)	23%	10%	13%	40%	83%

Th1* signifie : premier segment thoracique.

A1 signifie : premier segment abdominal etc.

Il ressort clairement de ces chiffres que la mouche cherche à pondre sur la partie antérieure du corps de la chenille ; la moitié des œufs est déposée sur la tête et près de 40% sur tout le thorax, mais 23% des œufs pondus sur la tête sont enlevés par l'hôte ; il en subsiste cependant un bon nombre.

Il semble que les deux premiers segments thoraciques sont mieux à l'abri des tentatives de nettoyage de l'hôte, puisque 90% des œufs qui y sont pondus

subsistent ; par contre, la chenille débarrasse son troisième segment thoracique (40%) et plus facilement encore ses segments abdominaux (83%), des œufs qu'y dépose la tachinaire.

Nous avons voulu suivre *dans la nature* la dynamique du dépôt des œufs par *Winthemia*, puis leur enlèvement éventuel par la chenille. Pour cela nous avons « suivi » 9 chenilles sur une haie d'érythrines-peupliers. Il s'agissait chaque jour de retrouver, sur chacun des arbres marqués, chacune des chenilles observées la veille et de compter les œufs de tachinaire qui s'y trouvaient encore.

Exemples caractéristiques :

Exemple n° 1

Segments	T	Th1	Th2	Th3	A1	Observations
1 ^{er} jour	2	2	3	3	2	Ponte sur le 4 ^e stade ; à la mue les œufs sont perdus.
2 ^e jour	6	2	3	2		Nouvelle ponte sur le 5 ^e stade jeune.
3 ^e jour	1	3	4	8	1	La chenille a enlevé 5 œufs de la tête ; œufs supplémentaires sur les autres segments.
4 ^e jour	1	4	4	8	1	Un œuf supplémentaire sur Th1.
5 ^e jour	2	4	5	9	1	Trois œufs supplémentaires.
6 ^e jour	3	4	5	9	1	Un œuf supplémentaire sur la tête ; entrée en nymphose.

Exemple n° 2

Segments	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3	A11	Observations
1 ^{er} jour	3								Ponte sur la chenille au 4 ^e stade, à la mue les 3 œufs déposés sur la tête sont perdus.
2 ^e jour	9	11	9	6	4	2	1	5	Ponte importante sur les segments abdominaux, exceptionnelle sur le pygidium.
3 ^e jour	11	12	11	6	4				Dépôt de nouveaux œufs, mais 8 œufs sont enlevés des segments abdominaux.
4 ^e jour	—	—	—	—	—	—	—	—	Chenille non retrouvée, victime d'un prédateur.

Sur cette population de chenilles, nous avons observé les chiffres suivants :

TABLEAU X

Segments	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3	A6	A11
Nombre total d'œufs pondus	71	70	79	57	26	12	2	2	13
Nombre total d'œufs enlevés	8	2	5	6	9	2	1	0	7

Exemple n° 3

Segments	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	Observations
1 ^{er} jour	7	6	25	4	10	2	Forte ponte sur le second segment thoracique.
2 ^e jour	7	6	25	4	10	3	Un œuf supplémentaire sur le second segment abdominal.
3 ^e jour	7	6	27	7	1	1	5 œufs supplémentaires mais enlèvement de 11 autres œufs.
4 ^e jour	7	6	27	7	1	1	Pas de changement.
5 ^e jour	7	6	26	6	1	1	Un œuf est retiré du second segment thoracique.
6 ^e jour	7	5	25	5	1	1	3 œufs en moins ; entrée en nymphose.

Sur les chenilles récoltées à un moment donné dans la nature, les œufs dénombrés ne sont donc pas tous ceux qui ont réellement été déposés par les tachinaires, puisque l'hôte peut enlever une certaine proportion d'entre eux. La résultante de ces deux facteurs est très variable en fonction des populations de chenilles et de mouches en présence, donc selon la localité considérée et la période de l'année. Le tableau suivant rend compte de ces phénomènes. Il concerne des

chenilles d'*Othreis* (très rarement au 4^e stade, le plus souvent au 5^e stade) récoltées en 1964, 1968 et 1969, sur des haies d'érythrina-peupliers (9 biotopes), situées dans la *presqu'île de Nouméa uniquement*. La plupart des prélèvements de chenilles ont été effectués en juin-juillet-août, c'est-à-dire en fin de gradation d'*Othreis*, lorsque les populations de *Winthemia* sont au plus haut dans la presqu'île de Nouméa.

TABLEAU XI

RÉSULTANTE DE LA SÉLECTION PAR *W. CALEDONIAE* DE L'EMPLACEMENT DE DÉPÔT DE L'ŒUF ET DU NETTOYAGE PAR LA CHENILLE-HÔTE DE SES SEGMENTS POSTÉRIEURS

Epoque et nombre de chenilles concernées	Emplacement des œufs de <i>W. caledoniae</i> décomptés															Sommes	Nombre d'œufs par chenille	Nombre maximum d'œufs de <i>Winthemia</i> relevé sur une seule chenille
	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11			
Juin 1964, 31	127	60	20	5	4				2	1						219	7,0	20
Juillet 1964, 28	97	79	120	60	7	3	1	17								384	13,7	48
Août 1964, 29	134	83	97	26	1			3		2	1					347	12,0	54
Août 1968, 34	150	145	145	55	24	7	1			2				8		537	15,8	52
Avril 1969, 32	182	93	68	18				3			3	1				368	11,5	43
Juin 1969, 48	55	33	43	12									6			149	3,1	22
Juillet 1969, 134	464	485	447	79	30	5	4	2	2				9			1 527	11,4	82
Octobre 1969, 1	6	10	17	6	5											44	44	44
Totaux, 337	1 215	988	957	261	71	15	6	25	4	5	4	16	0	0	8	3 575		
Chenille parasitée (moyenne du nombre d'œufs par segment)	3,6	2,9	2,8	0,8	0,2	0,04	0,02	0,07	0,01	0,01	0,01	0,04	0	0	0,02		10,6	

Sauf en juillet 1969, on peut compter systématiquement toujours plus d'œufs sur la tête de la chenille que sur les autres segments. Les deux premiers segments thoraciques ont une valeur sensiblement équivalente pour la mouche, si l'on considère seulement les totaux ; la chenille ne peut que difficilement les débarrasser des œufs du parasite. Par contre, le dernier segment thoracique est beaucoup moins attractif pour la mouche et plus facilement accessible à la chenille. Ensuite, sur l'abdomen de la chenille on observe une diminution progressive de la somme des œufs pondus sur l'ensemble des observations, malgré des nombres plus importants sur les 4^e, 8^e et 11^e segments abdominaux, dûs à des cas isolés et concernant 8, 4 et 2 chenilles respectivement sur un total de 337 ; en particulier, nous n'avons jamais observé d'œufs sur les 9^e et 10^e segments abdominaux. Pourtant, ces segments sont beaucoup plus accessibles à la mouche.

Les nombres moyens d'œufs par chenille parasitée, récoltée dans la nature, fluctuent entre 3,1 et 15,8,

la moyenne générale étant de 10,6 œufs. Les moyennes les plus fortes sont observables en juillet-août, c'est-à-dire lorsque les populations du parasite atteignent à leur maximum, alors que celles du ravageur se trouvent en fin de gradation. De même, à cette époque, on observe des chenilles complètement recouvertes d'œufs, le maximum ayant été observé en juillet 1969 après les importantes pullulations de chenilles déclenchées quatre mois auparavant. Ce phénomène correspond à une surpopulation de mouches par rapport au nombre de chenilles disponibles ; nous verrons par ailleurs que le parasitisme atteint alors 100% en biotopes urbains (Nouméa).

4.1.7. Fréquence d'infestation de chacun des segments de la chenille

En même temps que nous notions le nombre d'œufs sur les 337 chenilles récoltées, nous avons relevé la fréquence d'infestation de chacun des segments de la chenille.

TABLEAU XII

FRÉQUENCE D'INFESTATION DE CHACUN DES SEGMENTS DE LA CHENILLE (337 CHENILLES)

Segments	T	Th1	Th2	Th3	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11
Fréquences	307	263	212	72	23	9	4	8	5	5	2	4	0	0	2
Pourcentages	91%	78%	63%	21%	7%	2,7%					9%				

Ce tableau rend compte mieux que le tableau précédent du comportement de ponte de la mouche, qui recherche la tête et les segments thoraciques de l'hôte, par ordre décroissant à partir de la tête. En fait, beaucoup moins de chenilles ont reçu des œufs sur leur second segment thoracique que sur leur premier segment thoracique (alors que les totaux d'œufs sont identiques) et plus de 9 chenilles sur 10 portent au moins un œuf sur la tête.

4.1.8. Succès du parasitisme

Il n'est pas suffisant que la mouche pondre sur la chenille pour que le parasitisme soit effectif ; pour cela, il faut d'abord que les œufs de la tachinaire soient déjà éclos au moment de la chrysalidation, lorsque la nymphe se débarrasse de sa dépouille larvaire, support des œufs du parasite. En outre, le stade planidium semble constituer un stade très fragile dans le cycle du parasite, et il est nécessaire que la dessiccation

TABLEAU XIII

SUCCÈS DU PARASITISME : NOMBRE D'ŒUFS DÉPOSÉS ET NOMBRE DE PUPES OBTENUES

Nombre d'œufs déposés	Nombre de pupes obtenues	Succès du parasitisme
1	1	100%
3	2	67%
4	2	50%
4	2	50%
5	2	40%
7	2	28%
10	2	20%
13	2	15%
13	3	23%
36	6	16%
Totaux 96	24	
Moyennes 9,6	2,4	25%

de cette jeune larve ne soit pas trop rapide, de façon à ce qu'elle ait le temps de pénétrer dans son hôte.

Le moment du dépôt de l'œuf et le microclimat où se trouve la chenille (enseulé, ventilé, etc.) sont donc deux facteurs importants pour le parasitisme, mais ils restent liés au hasard de la découverte par la mouche d'une chenille pas trop âgée et à la survie de l'hôte dans un biotope favorable ou non au planidium. La résultante de ces divers facteurs reste très variable, comme le montrent les chiffres suivants,

obtenus avec des chenilles récoltées au hasard dans la nature, puis isolées ; le nombre d'œufs de tachinaire déposés sur chacune d'elles était noté, puis le nombre de pupes obtenues. On en déduit le succès du parasitisme entre la ponte et la pupa (tableau XIII). Pour mettre en évidence les deux facteurs qui sont combinés dans le tableau XIV, nous avons décompté le nombre d'œufs de tachinaire déjà éclos à la chrysalidation, en examinant les dépouilles nymphales. Nous en avons déduit la perte en œufs non encore éclos et la mortalité des planidium (tableau XIV).

TABLEAU XIV

SUCCÈS DU PARASITISME : NOMBRE D'ŒUFS DÉPOSÉS, NOMBRE D'ŒUFS ÉCLOS A LA CHRYSALIDATION ET NOMBRE DE PUPES OBTENUES

Nombre d'œufs déposés	Nombre d'œufs éclos	Pertes en œufs	Nombre de pupes obtenues	Mortalité des planidium (et larves parasites)	Succès du parasitisme
6	5	16%	0	100%	0
9	8	11%	6	25%	67%
9	9	0	6	33%	67%
12	3	75%	2	33%	17%
13	1	92%	0	100%	0
14	13	7%	9	31%	64%
15	10	33%	10	0	67%
15	10	33%	5	50%	33%
15	6	60%	5	17%	33%
18	18	0	17	5,6%	94%
18	13	28%	10	23%	56%
22	21	4,5%	7	67%	32%
Totaux 166	117		77		
Moyennes 13,8	9,7	30%	6,4	34%	46%

En règle générale plus on trouve d'œufs sur la chenille plus le nombre de pupes auxquelles elle donnera naissance sera important. D'autre part, ce que nous avons appelé « mortalité des planidium » doit englober aussi une certaine mortalité de larves parasites issues de planidium ayant bien pénétré dans l'hôte, surtout s'il y a *superparasitisme*.

Pour que le parasitisme ait lieu, il est donc indispensable que les œufs de la tachinaire aient le temps d'éclore et ses planidium de pénétrer dans la chenille-hôte du 5^e stade avant que celle-ci se chrysalide. Plus l'hôte est jeune dans ce stade adéquat, plus les chances du parasite semblent donc grandes. Le développement du 5^e stade larvaire d'*Othreis* dure 5 jours en moyenne (phase active) et la phase immobile 2 à 4 jours dans le cocon de soie et la loge de feuilles confectionnées par la chenille. De son côté l'œuf de *Winthemia* demande 2,5 à 3 jours pour éclore. Les œufs pondus sur la chenille avant la confection de la loge nymphale

ont donc le temps d'éclore et théoriquement la planidia de pénétrer dans la chenille immobile avant sa chrysalidation, à condition que ce stade ne soit pas trop court. En effet la phase immobile peut être de durée très variable, parfois très courte (2 jours), parfois très longue (5 jours). Nous avons donc recherché s'il existe un moment limite au cours du 5^e stade du ravageur après lequel le parasite n'a plus la possibilité de se développer.

Les chenilles étaient exposées, en cage, à la ponte des tachinaires, puis isolées. Les résultats obtenus ont été disposés en deux tableaux, selon que le parasitisme a été effectif ou non. Nous appellerons T1 le nombre de jours qui séparent le dépôt des œufs de *Winthemia* du début de la phase d'immobilité de la chenille et T2 le nombre de jours séparant cette même ponte de la fin du stade pré-nymphal, de façon à tenir compte de la durée de ce stade.

TABLEAU XV
CHRYALIDES AYANT DONNÉ DES TACHINAIRES

T1	T2	Nombre d'œufs de <i>Winthemia</i> pondus	Nombre d'œuf restant (nettoyage de la chenille)	Nombre de larves de <i>Winthemia</i> obtenues	Nombre de mouches
6	10	41	19	17	15
6	—(1)	9	8	2(2)	0
5	9	12	12	1	1
4	—(1)	9	9	1	1
4	—(1)	2	2	2	2
2	5	9	3	1	1

- (1) Mort de la chenille au stade prénymphal.
(2) Mort des larves parasites (bactériose ?).

TABLEAU XVI
CHRYALIDES AYANT DONNÉ DES PAPILLONS

T1	T2	Nombre d'œufs de <i>Winthemia</i> pondus	Nombre d'œufs restant
6	9	1	1
6	8	7	1
5	8	5	2
5	7	3	3
4	8	2	2
4	7	1	1
2	6	1	1
2	6	8	0
1	4	3	3

De la comparaison des deux tableaux précédents, il ressort que le temps séparant le dépôt de l'œuf par la tachinaire et le début et la fin de la phase immobile n'a pas d'influence sur le succès du parasitisme. En effet, une ponte effectuée deux jours avant le début de cette phase a donné un parasite (tableau XV), alors que six pontes précédant cette phase de 4 à 6 jours, donc, théoriquement, plus favorisées, n'ont eu aucun succès (tableau XVI).

Le facteur important semble plutôt être le nombre d'œufs subsistant sur l'hôte à son entrée en prénymphose. En effet, s'il reste de 1 à 3 œufs sur l'hôte, le parasite a peu de chance de s'installer (tableau XVI), bien que cela ne soit pas impossible, puisque (tableau XV) 2 œufs ont pu donner 2 mouches et 3 œufs 1 mouche. Il y a un parasitisme presque certain

lorsque le nombre des œufs de *Winthemia* restant est supérieur à 8. Néanmoins, la mortalité des planidium qui en sont issus est très variable, puisque 19 œufs peuvent donner 17 larves parasites et 12 œufs 1 larve seulement.

Ces chiffres indiquent donc une forte mortalité du parasite au stade planidium. Ce dernier a donc tout le temps de pénétrer dans la chenille-hôte, même si la tachinaire dépose son œuf sur la chenille seulement 2 jours avant le tissage du cocon. Ce qui importe, ce sont les chances que le parasite a de pénétrer dans l'hôte. Ces chances seront statistiquement d'autant plus grands que les œufs restants, donc les planidia, seront plus nombreux, la mortalité de ces derniers étant forte. Le comportement de l'hôte qui élimine une partie des œufs que le parasite a pondus sur lui reste donc aussi très important.

4.1.9. Observation du planidium de *Winthemia*

Le planidium de *W. caledoniae* présente l'aspect général d'un asticot de dimensions très réduites. Il mesure environ 1 mm de long sur 0,40 à 0,45 mm d'épaisseur. Constitué de 12 segments, il présente une face dorsale bombée et une face ventrale plane.

Les deux segments antérieurs semblent n'en former qu'un, qui serait dédoublé, avec une protubérance antérieure rétractile, de forme conique, d'où émergent les pièces buccales en forme de stylets longs et acérés. Tout autour de chaque segment, dans la partie antérieure de celui-ci, trois à quatre rangées d'épines courtes et fines, dirigées vers l'arrière, doivent permettre au planidium de se déplacer et de pénétrer dans l'hôte. Deux stigmates pygidiaux se trouvent au fond d'une légère cuvette; en partent deux trachées qui se perdent en arbuscules de trachéoles dans la partie antérieure du corps; cette larve est donc métapneustique.

Dans le liquide de Ringer, la cuvette stigmatique hydrophobe vient en surface tandis que le corps du planidium plonge dans le liquide; cette larve peut vivre 12 heures de la sorte, ce qui suggère qu'elle mène une vie aérienne dans son hôte au début de son développement. Dans le liquide de Ringer, elle présente des contractions qui partent du pygidium et gagnent par vagues la partie antérieure du corps. Lorsqu'une contraction périphérique arrive à ce niveau elle recourbe la partie antérieure de son corps et amène à elle ses pièces buccales en un mouvement d'avant en arrière et de haut en bas, mouvement qu'elle doit effectuer pour faire un trou dans son hôte et y pénétrer. Ces mouvements réflexes, de haut en bas, des trois segments antérieurs du corps et des pièces buccales sont incessants, dès l'éclosion du planidium.

4.1.10. Les hôtes secondaires de *Winthemia*

Nous avons obtenu *W. caledoniae* de chenilles d'*Achaea janata* exposées dans notre cage à la ponte de la mouche. Les œufs sont toujours déposés sur la tête et le thorax de la chenille. Chaque chrysalide ne donne naissance qu'à une seule mouche. Il arrive

souvent que la chenille meure avant la chrysalidation, mais cela n'empêche pas la mouche de terminer son développement.

Une autre chenille de noctuelle indéterminée (*Prodenia* sp. ?) a donné naissance à *W. caledoniae* ; elle a été récoltée sur érythrine.

Enfin, il reste possible que les chenilles de *Herse convolvuli* (*Sphingidae*) et de *Papilio ilioneus* var. *amynthor* (*Papilionidae*) soient parasitées par *W. caledoniae*.

5. CONCLUSIONS

Le complexe parasitaire d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie est très structuré, bien que le ravageur soit de toute évidence un insecte introduit. Le principal parasite d'œufs, *Oaencyrtus* sp., (*Encyrtidae*) qui est une espèce nouvelle) de même que *Telenomus* sp. (*Scelionidae*) et les prédateurs d'œufs (punaises lygaeïdes et chrysopes) appartiennent à la faune endémique, comme les parasites de chenilles, la tachinaire *Winthemia caledoniae*, récemment décrite par MESNIL.

Il est intéressant de noter que s'est même instauré, dans le cas de ce dernier parasite, tout un comportement de défense de la chenille-hôte face à la mouche.

Ainsi, tout un complexe parasitaire d'insectes indigènes s'est adapté en Nouvelle-Calédonie sur *Othreis fullonia*, et ce complexe pourrait être facilement utilisé en d'autres régions du monde (Australie, Asie, Afrique), où ce même ravageur des fruits commet d'importants dégâts.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (H. W.) - 1925 - Biology of the red-tailed Tachinid-fly, *Winthemia quadripustulata* Fabr. *A. et M. College, Mississipi*, 32 p.
- BERNARD (F.) - 1951 - Ordre des Hyménoptères ; super famille des *Chalcidoidea*. in *Traité de Zoologie* (Grassé et coll.), tome 10, p. 955.
- CLAUSEN (C. P.) - 1962 - Entomophagous insects. *Hofner publishing Company, New York* : 169-188.
- COCHEREAU (P.) - 1973 - Contrôle biologique naturel des papillons piqueurs de fruits. *Fruits*, 28, 5, 367-75, bibliogr.
- COCHEREAU (P.) - 1974 - Les papillons piqueurs de fruits et leurs commensaux. *Cah. ORSTOM, sér. Biologie*, 22, 3-42, bibliogr.
- COCHEREAU (P.) - 1974b - Biologie et dynamique des populations, en Nouvelle-Calédonie, d'un papillon piqueur de fruits : *Othreis fullonia* Clerck (*Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae*). Thèse université Paris VI, 258 p., annexes, 13 pl., multigr.
- DESSART (P.) - 1967 - Description de *Dendrocerus (Macrostigma) noumeae* sp. nov. de Nouvelle-Calédonie (*Ceraphronoidea, Megaspilidae*). *Entomophaga*, 12, 4 : 343-349.
- ESBEN-PETERSEN (P.) - 1937 - Check list of Neuroptera Planipennia of Oceania, *Occasional papers of Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawai*, 13, 5 : 49-60.
- GAHAN (A. B.) - 1922 - *Oaencyrtus pondontiae* (Gahan), Java, from the eggs of *Podontia affinis* Grond. (*Col. Chrysom.*), *Treubia*, 3, p. 51.
- LEPESME (P.) - 1947 - Les insectes des palmiers. Paul Lechevalier ed. Paris, 903 p.
- MERCET (R. G.) - 1922 - *Oaencyrtus javanicus* Mercet, Java, from the eggs of *Lepidoptera*. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 22 : 150-152.
- MESNIL (L. P.) - 1968 - Quelques Tachinaires nouveaux de Mélanésie (*Dipt., Tachinidae*), *Entomophaga*, 13, 3, 203-208.
- MONTEITH (L. G.) - 1956 - Influence of host movement on selection of hosts by *Drino bohémica* Mesn, (*Dipt., Tachinidae*) as determined in an olfactometer. *Can. Ent.*, 88 : 583-86.
- MONTEITH (L. G.) - 1964 - Influence of the health of the food plant of the host on host-finding by tachinid parasite. *Can. Ent.*, 96, 8 : 1477-82.
- NAKAHARA (W.) - 1960 - The *Hemerobiidae* from New Caledonia. *Bulletin Osaka Museum of Natural History*, n° 12 : 39-41.
- RISBEC (J.) - 1942 - Observations sur les insectes des plantations en Nouvelle-Calédonie. *Secrétariat d'Etat aux Colonies*, Paris, 106 p.
- SUDHA NAGARKATTI et NAGARAJA (H.) - 1971 - Redescriptions of some known species of *Trichogramma* (Hym, *Trichogrammatidae*) showing the importance of the male genitalia as diagnostic character. *Bull. Ent. Res.*, 61, 1, 13-31.
- TIMBERLAKE (P. H.) - 1941 - *Encyrtidae* of the Marquesas an Society islands (*Hymenoptera, Chalcidoidea*). *Occasional papers of Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawai*, vol. 16, n° 9 : 223-225.
- TRJAPITZIN (V. A.) - 1965 - *Oaencyrtus segestes* Trjap. from Komodo islands, *Treubia*, 26, 4, p. 320.
- ULLYETT (G. C.) - 1936 - Host selection by *Microplecton fuscipennis* (Zett.) (*Hym., Chalc.*). *Proc. Royal Soc. London B.*, 120 : 233-192.
- WEBBER (R. T.) - 1932 - *Sturmia inconspicua* Meigen, a tachinid parasite of the gipsy moth. *J. Agr. Res.*, 45, 4 : 193-208.