

**Intervention de *Synnematium jonesii* (Fungi-Imperfecti)
et d'*Aphytis cochereau* (Hym. Aphelinidae)
lors d'une pullulation de *Lepidosaphes beckii* (Hom. Diaspididae)
dans les habitats ombragés de la Nouvelle-Calédonie**

G. FABRES

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer
Nouméa, B.P. A5, Nouvelle-Calédonie

Résumé

Au cours d'une phase de pullulation de la diaspine *Lepidosaphes beckii* Newman, induite par des facteurs d'ordre climatique, l'étude des mécanismes de régulation a pu être entreprise dans les habitats ombragés de la Nouvelle-Calédonie.

Deux organismes sont concernés : *Synnematium jonesii* Speare, champignon entomopathogène dont le développement est favorisé par le microclimat des habitats et *Aphytis cochereau* de Bach et Rosen, espèce indigène récemment décrite.

S. jonesii se développe en même temps que la population de la cochenille. En présence de fortes densités du ravageur il tend vers son point de saturation et exerce un effet dépressif décisif qui aboutit à la rétrogradation des colonies du ravageur.

Au cours des périodes de latence *A. cochereau* se maintient en nombres relativement importants sur une colonie de la cochenille réduite à de très faibles densités. Les taux de parasitisme sont élevés et l'*Aphytis* devient un facteur essentiel de la régulation du ravageur entre deux gradations successives.

Introduction

Dans le cadre d'une étude générale portant sur le pouvoir régulateur de facteurs biologiques tels que les parasites et les entomopathogènes, nous avons exposé dans une note antérieure les résultats obtenus dans cette voie en Nouvelle-Calédonie, au niveau des populations de *Lepidosaphes beckii* Newman observées en milieu découvert (Fabres, 1975).

L'agent responsable de la régulation étudiée était dans ce cas, le seul parasite : *Aphytis cochereau* de Bach et Rosen, espèce récemment décrite (de Bach et Rosen, 1976 ; Fabres, 1977a).

Une étude du même type, poursuivie parallèlement en habitat ombragé, milieu caractéristique de l'agrumiculture calédonienne (Fabres, 1971) devait attirer notre attention sur l'existence d'un facteur supplémentaire, un entomopathogène : *Synnematium jonesii* Speare.

Les données recueillies au niveau des populations de *L. beckii* sur les interactions des deux principaux organismes en présence, *S. jonesii* et *A. cochereau* font l'objet du présent article.

30 JUIN 1978

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

8277 P. Z. A.

I. — Conditions de l'étude

A. L'habitat.

C'est un lambeau d'une forêt « hygrophile ripicole » (Virot, 1956) situé au lieu dit Yahoué à 15 km au nord de Nouméa. Une strate de grands arbres (*Elaeocarpus persicaefolius* Brongn, *Aleurites moluccana* (L.), *Albizzia granulosa* Benth.) assure un ombrage permanent à un peuplement d'agrumes très clairsemé. Le sol est recouvert d'une végétation herbacée fortement secondarisée à base de *Stachytarpheta indica* Vahl., *Lantana camara* L. et *Commelina nudiflora* L.

Il se différencie des habitats de type « découvert » précédemment étudiés (Fabres, 1975) par ses caractéristiques écologiques :

— Températures relativement plus basses dans la journée et moins fraîches la nuit.

— Hygrométries relatives généralement plus élevées ; effet tampon de l'ombrage en saison sèche.

— Meilleure rétention de l'eau dans le sol et meilleure physiologie de la plante-hôte.

— Stagnation des masses d'air.

Les événements climatiques de type « catastrophique » comme la sécheresse, qui sont ressentis dans toute leur ampleur dans les habitats découverts, sont ici nettement tempérés.

Nous nous sommes intéressés à un peuplement de limettiers (*Citrus aurantifolia* Christm.) largement dispersés sur une superficie de 15 à 20 ares. Ces arbres ne font l'objet d'aucune pratique culturale et sont exempts de traitements insecticides.

B. Méthodes d'étude.

Du fait de sa superficie restreinte et de l'unicité du peuplement végétal (arbres d'ombrage et agrumes), l'habitat est homogène. Certains éléments sont cependant source d'hétérogénéité et nous devons en tenir compte. Un ruisseau et un chemin de terre traversent le terrain et peuvent faire naître en certains points des conditions écologiques particulières.

Nous avons donc divisé l'ensemble du peuplement d'agrumes choisi pour l'échantillonnage (vingt arbres) en quatre lots distincts représentatifs des conditions locales : proximité ou éloignement du chemin et du ruisseau. Pour chaque lot, cinq arbres sont sélectionnés.

Les quatre biotopes de l'habitat sont exploités à tour de rôle à raison d'un biotope par semaine. L'ensemble de l'habitat est visité en l'espace d'un mois. A chaque visite hebdomadaire nous avons prélevé, comme précédemment, vingt-cinq feuilles à raison de cinq feuilles par arbre du lot. Le prélèvement se fait tout autour de la couronne à une hauteur correspondant au maximum du diamètre de la frondaison.

Les feuilles sont prises au hasard dans la masse des organes foliaires issus de la plus ancienne poussée de sève (un an au maximum dans les habitats ombragés). Le prélèvement des feuilles trop jeunes est systématiquement proscrit, ces dernières n'étant pas encore suffisamment colonisées par les cochenilles. La surface foliaire des vingt-cinq feuilles de l'échantillon est de $77 \text{ dm}^2 \pm 4,2$ au risque de 5 p. 100. Les

quatre prélèvements hebdomadaires sont groupés en un échantillon mensuel de cent feuilles correspondant à une surface foliaire de $308 \text{ dm}^2 \pm 16,8$.

Sur l'échantillon hebdomadaire de vingt-cinq feuilles, nous avons compté la totalité des cochenilles rencontrées. Les tables de vie dressées à partir des données ainsi obtenues font état du nombre des cochenilles vivantes, mortes, parasitées et mycosées.

Dans chacune de ces catégories nous avons opéré une distinction entre les différents stades de développement de la diaspine : 1^{er} et 2^e stades ; femelles jeunes, gravides et en phase de ponte ; pronymphes mâles, nymphes, adultes et boucliers vides.

Pour l'appréciation du rôle d'*A. cochereaui* au sein de la biocoenose, nous avons opéré un dénombrement détaillé des différents stades de développement du parasite trouvés sous le bouclier des femelles de *L. beckii* en période de ponte (stade hôte exclusif du parasite). Là encore nous utiliserons pour décrire l'évolution du parasitisme les termes précédemment définis de « parasitisme en cours » et de « parasitisme total »* (Fabres, 1975).

Les pourcentages de mycose et les densités de stades mycosés ne traduisent pas exactement l'impact du champignon entomopathogène au sein de la population hôte. Il faut tenir compte de l'accumulation sur le support végétal des stades mycosés et de l'impossibilité de différencier, comme pour les parasites, les actions entomopathogènes actuelles et achevées.

Du fait de la relative hétérogénéité de l'habitat et de la diversification de l'échantillonnage opérée, les résultats des comptages hebdomadaires ne seront pas utilisés tels quels ; les valeurs obtenues seront regroupées en données mensuelles.

II. — Dynamique de la population hôte

Les mécanismes responsables de la pullulation de *L. beckii* ont été analysés précédemment (Fabres, 1975). Ils font intervenir essentiellement des facteurs climatiques parmi lesquels la pluviométrie s'est révélée déterminante.

La période comprise entre février 1968 et mars 1970 s'est caractérisée par un déficit hydrique continu à peine entrecoupé de précipitations cycloniques passagères (février 1969).

Le retour à une pluviométrie abondante dès avril 1970 s'est accompagné de la pullulation brutale de nombreux organismes phytophages. Les populations de *L. beckii* ont atteint à cette époque le maximum de leur gradation (fig. 1 A).

Le passage de la longue période de sécheresse à une phase pluviométrique normale ne s'est pas fait de façon brutale : de mai à août 1969 (petite saison des pluies) et de janvier à avril 1970 (saison des pluies) la pluviométrie, tout en étant déficitaire, a marqué une nette augmentation en valeurs absolues. Ces deux phases climatiques transitoires, plus perceptibles en habitat ombragé, se traduiront au niveau des populations de la cochenille par des modulations secondaires dans le phénomène général de la gradation.

* Le premier correspond au développement des stades vivants du parasite (œufs, larves et nymphes). Le second fait intervenir outre les stades vivants, les manifestations d'un parasitisme achevé (trous de sortie, parasites morts, en cours de développement).

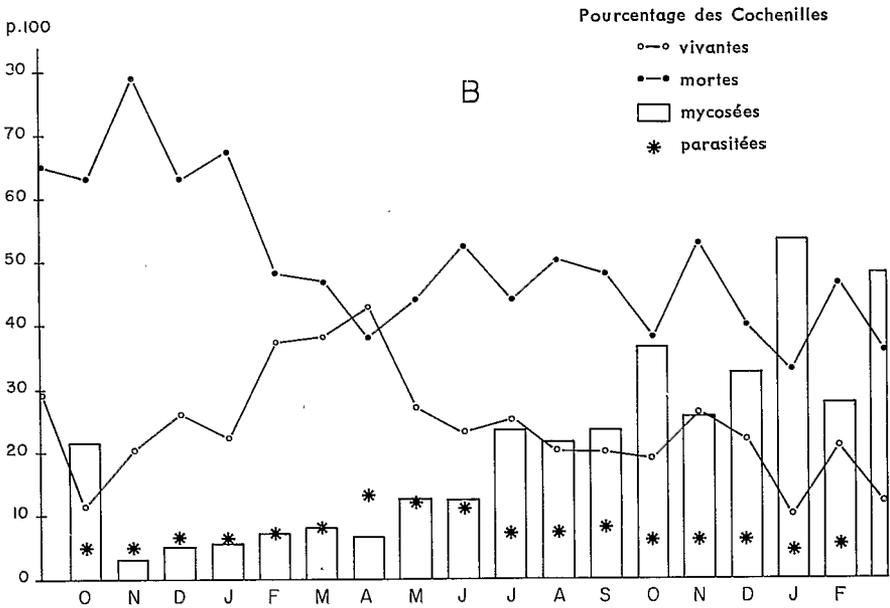
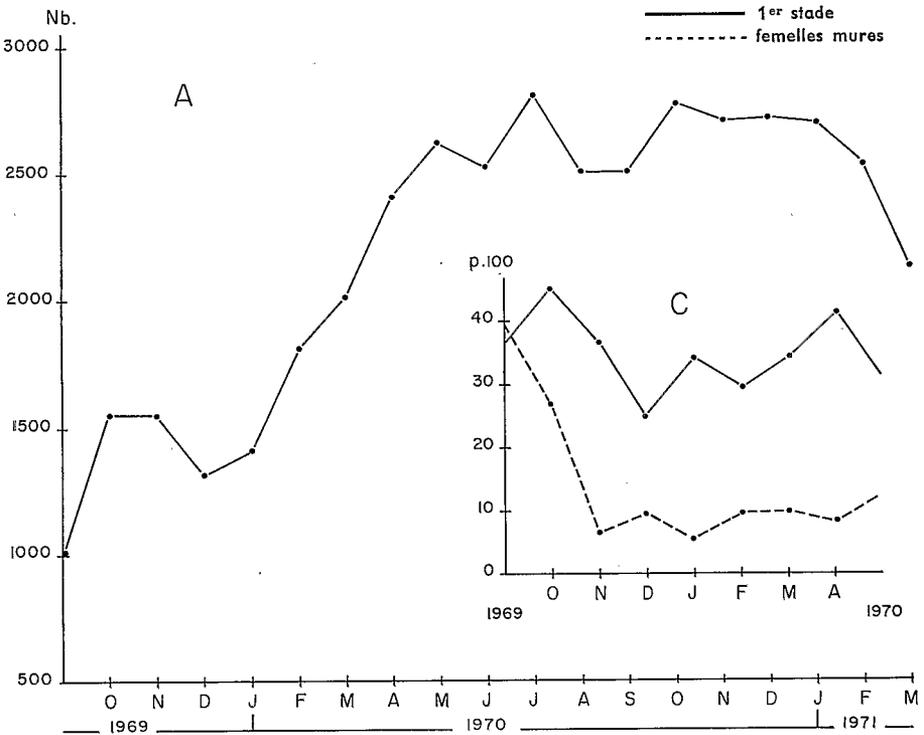


FIG. 1 A. — Evolution du nombre total des cochenilles comptées sur l'échantillon mensuel pendant la durée de l'étude.

FIG. 1 B. — Evolution du pourcentage des cochenilles mortes, vivantes parasitées et mycosées répertoriées sur l'échantillon mensuel pendant la durée de l'étude.

FIG. 1 C. — Evolution du pourcentage des femelles mûres et des premiers stades dans la population vivante pendant les huit premiers mois de l'étude.

Jusqu'en août 1969, les populations de *L. beckii* se maintiennent à un niveau numérique très faible. On comptabilise alors une moyenne globale de neuf cents cochenilles sur l'échantillon mensuel de cent feuilles. Ces chiffres modestes sont de plus assortis d'une très forte mortalité naturelle qui avoisine 95 p. 100. Les données de cette période ne sont pas portées sur la figure 1 A.

Dès le mois de septembre 1969, la densité des cochenilles amorce une augmentation progressive (fig. 1 A) tandis que la proportion des formes vivantes s'élève graduellement (fig. 1 B). En l'espace de 7 mois, le nombre des diaspines recensées chaque mois s'accroît considérablement pour atteindre des valeurs moyennes comprises entre deux mille cinq cents et deux mille huit cents individus en avril 1970. La croissance numérique de la population s'opère en deux phases : un début de gradation se manifeste en octobre 1969 ; il se ralentit et s'inverse en décembre 1969, janvier 1970 pour être relayé dès février 1970 par la phase principale du phénomène de pullulation.

En mai 1970 la population atteint son niveau maximum et se stabilise jusqu'en janvier 1971 à des valeurs de l'ordre de deux mille cinq cents individus par unité de prélèvement mensuel. A cette date, le mécanisme de régression de la pullulation s'amorce, avec réduction progressive du nombre total de diaspines récoltées périodiquement. Cette dernière phase amènera la population à un niveau numérique relativement bas, comparable à celui de la période de latence qui précède la gradation.

Pour une meilleure compréhension de l'exposé nous étudierons les différentes composantes de la population au cours des deux phases classiques des phénomènes de pullulation : l'augmentation du niveau de population de septembre 1969 à avril 1970 ou progradation ; le maintien d'un haut niveau stationnaire, puis la régression de celui-ci, d'avril 1970 à mars 1971 ou rétrogradation.

En phase de progradation, nous nous trouvons en présence de deux principales catégories d'individus : les cochenilles vivantes et les cochenilles mortes. Les diaspines parasitées ainsi que les formes mycosées sont très faiblement représentées (de 0 à 10 p. 100 de mycosées exception faite de la valeur aberrante d'octobre). Durant cette période, les fluctuations des pourcentages des cochenilles vivantes et mortes sont donc en rapports inverses l'une de l'autre et les courbes qui les représentent sont sensiblement symétriques (fig. 1 B).

Au début de l'étude (septembre 1969), en période de faible niveau numérique, la colonie se compose de 60 à 80 p. 100 de cochenilles mortes et de 10 à 30 p. 100 d'individus vivants, ce qui traduit une très faible vitalité de la population.

La phase de pullulation du ravageur, avec augmentation rapide de la densité de ses populations, se caractérise par une croissance régulière du pourcentage des cochenilles vivantes (de 10 p. 100 en octobre 1969, nous passons à 43 p. 100 en avril 1970). Ce phénomène traduit la mise en jeu des pleines potentialités biotiques de la cochenille.

Durant les phases de stabilisation et de rétrogradation, les variations des pourcentages de cochenilles mortes et vivantes ne sont plus symétriques, ce qui traduit l'intervention des facteurs de régulation.

Le taux de mortalité se stabilise autour de valeurs comprises entre 35 et 55 p. 100. De même, le taux de parasitisme est constant, et aucune variation d'ensemble ne l'affecte.

Dans le même temps, le pourcentage des cochenilles vivantes décroît régulière-

ment passant de 43 p. 100 en avril 1970 à 12 p. 100 en mars 1971. Un élément nouveau apparaît au cours de cette période : il s'agit de l'intervention de *S. jonesii* dont l'impact sur la colonie de *L. beckii* se traduit par la présence de cochenilles mycosées en proportion croissante : le taux varie de 7 p. 100 en avril 1970 à 53 p. 100 en janvier 1971 (fig. 1 B).

Au cours de la progradation, le jeu de la fécondité et de la mortalité naturelle est le seul responsable des fluctuations numériques enregistrées. Il est par conséquent intéressant de savoir comment se présente la colonie vivante pendant cette période d'initiation de la pullulation. Avant septembre 1969, lorsque les cochenilles manifestent une très faible vitalité, la population se compose essentiellement de femelles mûres (40 p. 100) qui représentent le stade de résistance aux facteurs physiques adverses du milieu. Dès septembre-octobre, la proportion des femelles mûres diminue (6 p. 100 en novembre) alors que, corrélativement, la proportion des jeunes stades augmente (45 p. 100 en octobre) (fig. 1 C). Ces fluctuations traduisent l'éclosion massive de jeunes larves et la mise en place de la première génération responsable de la pullulation. Celle-ci sera suivie en janvier et avril 1970 de deux autres sorties massives de jeunes larves respectivement issues des femelles de la génération I et II.

III. — Facteurs responsables de ces fluctuations

Jusqu'à avril 1970, les seuls facteurs en cause sont de nature climatique. La phase de latence qui précède la gradation est synchrone d'un déficit pluviométrique intense et d'une sécheresse exceptionnellement longue. La population vivante de *L. beckii* est réduite aux seuls stades résistants que sont les femelles mûres.

Dès le retour à des conditions pluviométriques plus clémentes (de mai à septembre 1969 la pluviométrie tout en restant déficitaire, croît en valeur absolue) ces femelles pondent ce qui provoque une augmentation de la densité totale (octobre-novembre 1969, fig. 1 A) avec rajeunissement de la colonie (fig. 1 C).

Deux mois plus tard (janvier 1970), et après un ralentissement passager du mécanisme de la gradation, les femelles issues de ces premiers stades pondent à leur tour provoquant une augmentation numérique de la population beaucoup plus importante que la première. C'est la phase principale de la gradation qui s'observe de janvier à avril 1970. La pullulation de *L. beckii* est donc la conséquence de l'intervention de conditions climatiques exceptionnelles qui agissent successivement comme un frein au développement de la diaspine, puis comme un révélateur de ses potentialités biotiques.

En phase de rétrogradation, plusieurs facteurs ne peuvent pas être tenus pour responsables de la régression des pourcentages des cochenilles vivantes au sein de la colonie (fig. 1 B) : le taux de mortalité naturelle se maintient à un niveau quasi constant avec une légère tendance à la baisse ; les pourcentages globaux de parasitisme restent sensiblement stationnaires. De même, on ne peut avancer un éventuel affaiblissement du potentiel de multiplication de la diaspine : les rapports entre jeunes stades et femelles mûres calculés tout au long de l'étude n'accusent aucune variation caractéristique. Par contre, étant donné le synchronisme entre diminution du pourcentage des cochenilles vivantes et augmentation de celui des cochenilles mycosées, on peut affirmer que le champignon entomopathogène est le principal initiateur du phénomène de rétrogradation. Des taux de parasitisme élevés en septembre-décem-

bre 1970, mis en évidence par une analyse détaillée (fig. 4), suggèrent une intervention complémentaire d'*A. cochereaui*.

Au cours de la phase qui précède la progradation l'action de l'agent entomopathogène est fort limitée. Au contraire la population du parasite *A. cochereaui* est importante relativement à celle du ravageur et les taux de parasitisme sont élevés (fig. 4). L'*Aphytis* se révèle être le facteur de régulation des phases de latence.

A. — L'entomopathogène *S. Jonesii*.

Le genre *Synnematium* Speare se range dans le vaste groupe des *Fungi-Imperfecti* au côté du genre *Hirsutella* Mains plus connu, dont il est morphologiquement très proche (Speare, 1920 ; Kobayasi, 1941). Il compte actuellement deux espèces : *S. jonesii* Speare et *S. graptosaltriae* Kobayasi décrites respectivement des U.S.A. (Louisiane) et du Japon.

Les hôtes jusqu'ici répertoriés se recrutent dans des groupes systématiques très divers : Evlakhova (1974) signale *Mezira emarginata* Say, *M. lobata* Say (Hem. *Dysodiidae*) et *Philonthus* sp. (Col. *Staphylinidae*) ; Koval (1974) mentionne *Harpalus* sp. (Col. *Carabidae*), *Dolychoris* sp. (Hem. *Pentatomidae*) et *Graptosaltria nigrofuscata* Motschulsky (Hom. *Cicadidae*). Thomas et Poinar (1973) notent *Cossonus piniphilus* Boheman (Col. *Curculionidae*). En Nouvelle-Calédonie *S. jonesii* se développe sur *L. beckii* et *Unaspis citri* Comstock (Hom. *Diaspididae*). C'est donc la première fois qu'une diaspine est signalée comme hôte.

Ces deux espèces d'entomopathogènes ne sont connues que par leur morphologie et aucune étude de biologie ou d'écologie n'a jusqu'ici fourni d'informations sur leur rôle d'agents régulateurs de populations d'insectes.

S. jonesii se manifeste sous la forme d'un fin feutrage mycelien qui recouvre la totalité des petites colonies de la cochenille (fig. 2 A). Les femelles adultes, les œufs déposés sous les boucliers de la diaspine ainsi que les différents stades de développement des mâles sont rarement infestés. L'entomopathogène s'attaque préférentiellement aux jeunes stades, les recouvre dès leur fixation d'un épais manchon mycelien et les pénètre de ses hyphes (Müller-Kögler Com. pers.). Sa présence se matérialise

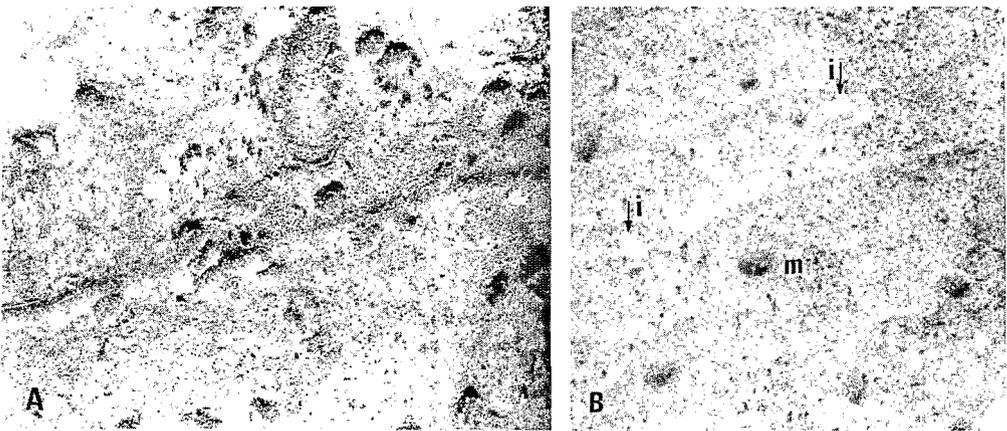


FIG. 2. — Colonie de *L. beckii* infestée par l'entomopathogène *S. jonesii* (A).
Jeunes stades de la cochenille indemnes : « i » et mycosés : « m » (B).

alors par de petites pustules brunes qui voisinent avec les premiers stades de la cochenille non encore contaminés (fig. 2 B).

Le mode de dispersion correspond à l'extension du mycelium d'une feuille à l'autre en suivant les rameaux et les pétioles. Cette progression se fait donc par contamination de proche en proche des colonies qui se développent sur tous les organes de l'arbre. Cependant, des taches myceliennes isolées au milieu de certaines feuilles laissent supposer une dispersion par spores à plus longue distance.

La répartition du champignon dans la frondaison n'est pas homogène. Certaines feuilles d'un même rameau sont entièrement recouvertes par le mycelium et, sur celles-ci, le taux de mycose des jeunes stades peut atteindre 100 p. 100, alors que de nombreux rameaux et feuilles couverts de cochenilles ne sont pas atteints par le champignon. La pleine efficacité de *S. jonesii* est donc fonction de ses potentialités de dispersion.

L'humidité relative réglée par les variations de la pluviométrie est généralement considérée comme un facteur déterminant pour le développement post-mortem du champignon. Seule une atmosphère saturée permet la sporulation et procure aux entomopathogènes les conditions de leur pleine efficacité (Ferron, 1975).

Dans le cadre de notre étude, la relation entre pluviométrie et potentiel épizootique de *S. jonesii* est particulièrement évidente : au sortir de la longue période sèche de 1968-1970, le taux général de mycose est de 5 p. 100 (février 1970, fig. 1 A) ; il atteindra 55 p. 100 en janvier 1971 après le retour à une pluviométrie normale.

Mais la présence d'une hygrométrie élevée n'est pas à elle seule suffisante pour favoriser les processus épidémiologiques. Ils sont également fonction de la densité de la population d'insectes (Ferron, 1975). Dans le cas présent, les facteurs de perturbation agissent harmonieusement sur la cochenille puis sur l'entomopathogène procurant à ce dernier des conditions hygrométriques optimales et des hôtes nombreux.

Les stades infectés par le champignon sont les jeunes cochenilles (1^{er} et 2^e stades). C'est au niveau de la population des jeunes que nous avons la meilleure image des relations entre l'hôte et l'entomopathogène (fig. 3). Nous avons fait figurer pour cela deux grandeurs indépendantes l'une de l'autre : la densité des jeunes stades vivants (nombre de cochenilles de cette catégorie sur l'échantillon mensuel) et le pourcentage des jeunes mycosés (nombre de jeunes stades mycosés sur le nombre de jeunes stades sains et mycosés) (fig. 3 A). L'intervention de *S. jonesii* se fait en deux phases :

— l'expansion de la cochenille précède celle du champignon. Entre janvier et avril 1970, la densité des jeunes stades passe de deux cents à six cents, alors que les pourcentages de mycose plafonnent à 30 p. 100,

— l'expansion du champignon s'amorce en avril 1970 au moment où la population des jeunes stades de la cochenille est à son maximum de densité. Le développement de *S. jonesii* aux dépens de son hôte provoque chez celui-ci un effet dépressif marqué qui aboutira après une longue phase de progradation à une réduction considérable de la densité du ravageur. Les pourcentages de mycoses passent de 24 p. 100 en avril 1970 à 89 p. 100 en janvier 1971 alors que dans le même temps la densité des stades hôtes décroît de six cents à cent soixante-dix cochenilles par unité de prélèvement mensuel. La relation inverse entre le développement de l'entomopathogène et la régression de la population des jeunes stades met à nouveau en évidence le rôle essentiel de *S. jonesii* pour la régulation des populations de la diaspine.

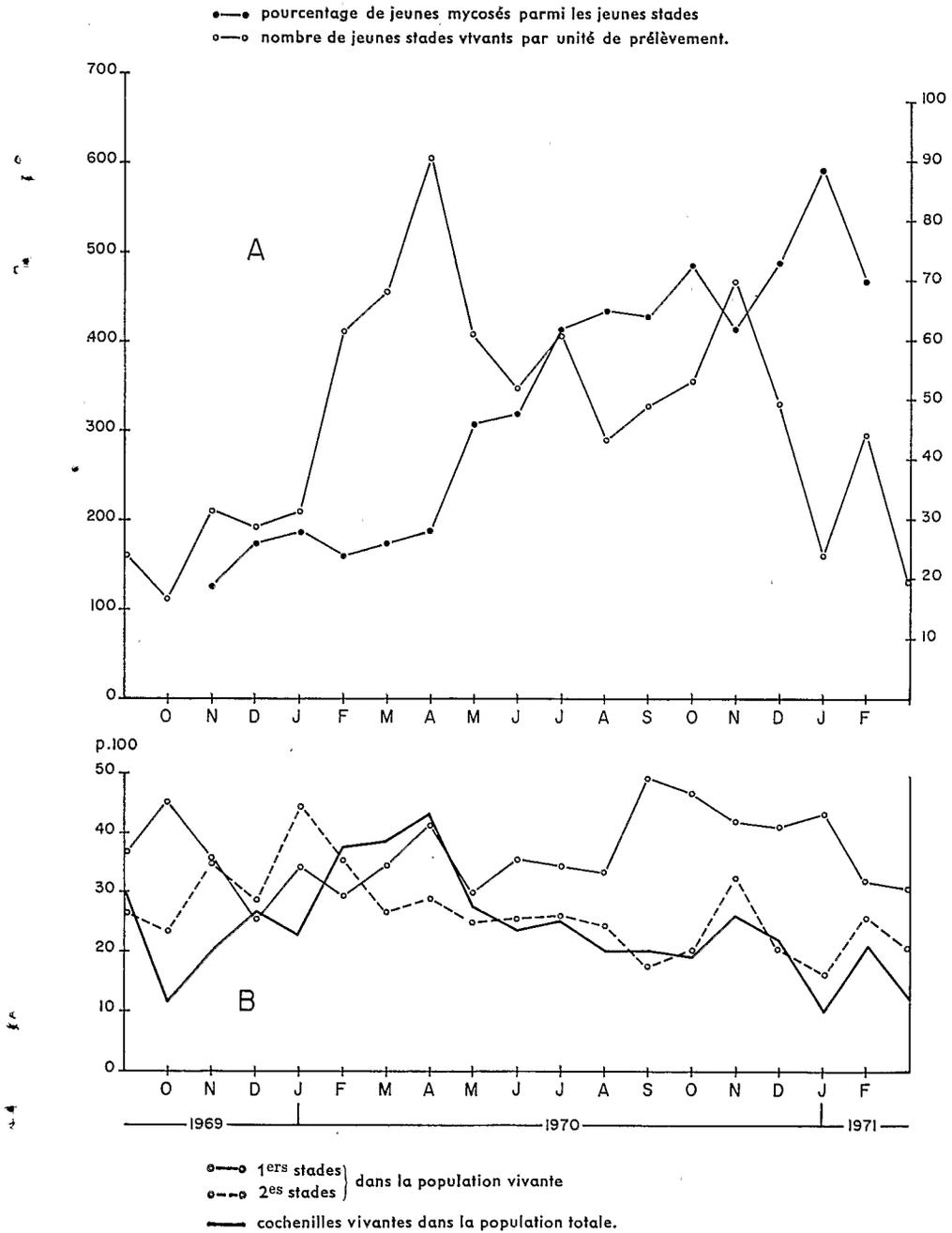


FIG. 3. — Comparaison entre l'évolution chronologique de la densité des jeunes stades vivants et de celle du pourcentage des jeunes stades mycosés (A) ; des pourcentages de jeunes dans la population vivante et de celle des pourcentages de cochenilles vivantes dans la population totale (B).

La phase de rétrogradation n'est pas régulière. Elle présente des oscillations qui peuvent s'interpréter selon les modèles présentés plus haut : en octobre-novembre 1970, on enregistre une augmentation de la densité des jeunes stades vivants (fig. 3 A). Ce phénomène est en corrélation avec une diminution du pourcentage des jeunes mycosés et s'explique par l'existence de conditions climatiques moins favorables au champignon, les mois de septembre à décembre correspondant à la saison sèche.

Le champignon s'attaque exclusivement aux jeunes stades de la diaspine et son action doit se traduire par une réduction des pourcentages de ces derniers au sein de la colonie vivante. De plus, ces fluctuations doivent rendre compte de la réduction du pourcentage des cochenilles vivantes dans l'ensemble de la population du ravageur. Les courbes représentatives des variations de ces deux paramètres indépendants doivent donc théoriquement présenter des fluctuations chronologiques identiques. Pour préciser le phénomène nous avons divisé la catégorie « jeunes stades » en 1^{er} et 2^e stades (fig. 3 B).

L'intervention du champignon ne se traduit pas par une réduction du pourcentage des premiers stades vivants dans la population vivante. Par contre, les variations des pourcentages de 2^{es} stades présentent une remarquable similitude avec celles des pourcentages de cochenilles vivantes dans la population totale.

On peut en conclure que c'est l'effet dépressif provoqué par l'entomopathogène sur les 2^{es} stades des générations successives qui provoque l'effondrement numérique de la population de *L. beckii*.

B. Le parasite *A. cochereaui*.

Dans l'étude que nous avons précédemment conduite en habitat découvert (Fabres, 1975), *A. cochereaui* s'est révélé un excellent agent de régulation des populations de la cochenille. C'est donc dans une optique comparative que nous étudierons ici les modalités de l'intervention de ce parasite en habitat ombragé.

Pour cette analyse, nous utiliserons les variations du nombre total des femelles mûres vivantes et parasitées (population hôte potentielle) (fig. 4 A) ainsi que les fluctuations du nombre des parasites recensés (fig. 4 B) et du pourcentage de parasitisme (fig. 4 C).

Les variations de la densité du stade hôte (fig. 4 A) reproduisent le phénomène général de la gradation tel que nous l'avons présenté plus haut avec toutefois un léger décalage dans le temps puisque l'on s'adresse ici au dernier stade de développement de la cochenille : fin de la phase de latence jusqu'en décembre 1969, progradation de décembre à mai 1970, rétrogradation ensuite jusqu'en mars 1971, avec un net palier en août-décembre 1970.

Les fluctuations du nombre des hôtes parasités par unité de prélèvement (fig. 4 B) se présentent suivant un schéma assez analogue : maxima en période de forte densité de l'hôte (avril-mai 1970) ; minima pendant les phases de faible densité ou de diminution relative de celui-ci (novembre-décembre 1969, août 1970 et janvier-mars 1971). Un net maximum de la densité des hôtes parasités s'observe en septembre-décembre 1970 alors que le processus de rétrogradation marque un net ralentissement.

Ces faits traduisent une harmonie entre le développement du parasite et l'importance numérique de la population hôte. Cependant l'augmentation de la densité du parasite au maximum de la pullulation ne se traduit pas par l'élévation rapide du taux de parasitisme qui n'atteint que 10 p. 100 (parasitisme en cours) en avril-mai 1970

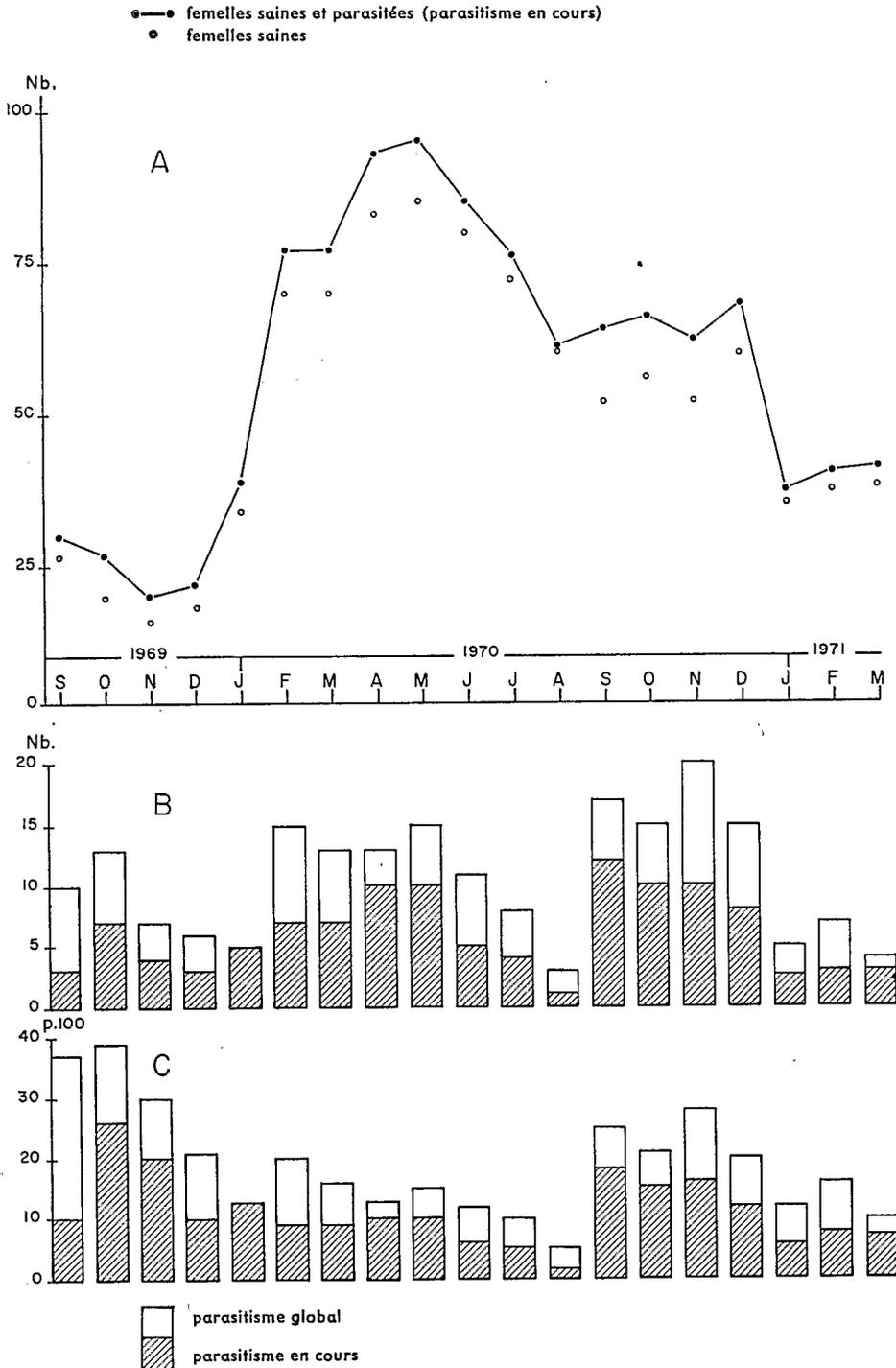


FIG. 4. — Evolution par unité de prélèvement et pendant la durée de l'étude, du nombre de cochenilles femelles mûres (A), du nombre de cochenilles parasitées (B), et du pourcentage de parasitisme (C).

(fig. 4 C). Un tel synchronisme qui caractérise l'optimum de l'activité entomophage ne s'observe que pendant les mois de septembre à décembre 1970 (15 à 20 p. 100 de parasitisme en cours).

C'est pendant la phase de latence qui précède la gradation, alors que la densité des cochenilles est très faible (vingt-cinq individus par unité de prélèvement), qu'on enregistre les taux de parasitisme les plus élevés : 25 p. 100 de parasitisme en cours en octobre 1969.

A. cochereaui est capable d'harmoniser la croissance numérique de ses populations à celle des colonies de *L. beckii*. Cependant, certaines particularités biologiques, faible pouvoir reproducteur et lenteur de son développement (Fabres, 1977b), lui interdisent une intervention rapide en cas de pullulation de l'hôte. Sa réponse en est donc différée et s'exerce dans le cas présent au moment où les populations de l'hôte ont été ramenées à un niveau plus modeste par l'action de *S. jonesii*. Le pouvoir régulateur de l'*Aphytis* s'en trouve amplifié (taux de parasitisme élevé) et son action devient prépondérante. Celle-ci s'exerce en effet à une période de l'année où le pouvoir entomopathogène de *S. jonesii* est sensiblement amoindri par les effets de la saison sèche (septembre-novembre 1970, voir plus haut). *A. cochereaui*, au maximum de ses potentialités régulatrices, se substitue ainsi à l'entomopathogène défaillant et imprime à la population de l'hôte en régression un nouvel effet dépressif déterminant.

Au cours de la phase de latence qui a précédé la gradation on enregistre de forts pourcentages de parasitisme. Ceci permet d'avancer que le parasite se maintient en dehors des pullulations à un bon niveau de population. Il assure ainsi la stabilité de la biocoenose de *L. beckii* en conditions climatiques normales.

Discussion

L'apparition soudaine de fortes populations de la cochenille *L. beckii* dans des habitats de type « découvert » et « ombragé » nous a donné l'occasion d'étudier successivement les modalités de l'intervention de *A. cochereaui* puis de *S. jonesii* en association avec l'*Aphytis*.

Dans les deux cas, les facteurs de perturbation responsables de la gradation étudiée sont les mêmes. Il s'agit de la succession bien tranchée de périodes excessivement sèches puis normalement pluvieuses.

Dans les habitats « découverts », *A. cochereaui* est le principal agent biologique régulateur. Il est très sensible à l'action de la sécheresse et le niveau de ses populations est très bas lorsque s'amorce le phénomène de gradation. Son intervention en est d'autant différée et ne se fera sentir pleinement que très tard dans la phase de rétrogradation. Entre temps, des facteurs de type catastrophique tels que la chute des feuilles provoquée par la surpopulation des cochenilles et l'installation d'une nouvelle génération de la diaspine sur les feuilles de la nouvelle poussée de sève auront ramené la colonie de *L. beckii* à un niveau numérique relativement faible (Fabres, 1975). Ce type de régulation en habitat découvert se fait au prix de bouleversements physiologiques de la plante-hôte peu compatibles avec sa productivité.

Dans les habitats « ombragés », les mécanismes de régulation sont tout autres. Seuls les agents biologiques se manifestent à l'exclusion de tout événement de type « catastrophique ». L'entomopathogène *S. jonesii* se développe rapidement dès le

retour à une pluviométrie favorable et en présence de fortes densités de la cochenille. Il intervient très tôt pour juguler la pullulation et amorcer la phase de rétrogradation. *A. cochereaui* complète cette action et limite le niveau de population du ravageur pendant la phase de latence.

Ce type de régulation des populations de *L. beckii* présente une originalité en rapport étroit avec les caractéristiques de l'habitat : par les modifications que l'ombrage exerce au niveau des équilibres hygrométriques du biotope, il se montre propice à la permanence du champignon entomopathogène et favorise son intervention en cas de pullulation de la diaspine. De même, grâce à l'effet tampon qu'il exerce sur les variations des facteurs du climat, il favorise le maintien d'une population d'*A. cochereaui* à un bon niveau numérique et permet son intervention en fin de gradation et pendant les périodes de latence.

Par l'action indirecte qu'il peut avoir sur le niveau de population du ravageur, l'habitat ombragé réunit des conditions particulièrement avantageuses pour une régulation naturelle de la densité de la diaspine. L'étude des mécanismes qui interviennent pour la perpétuation d'un équilibre dynamique naturel au sein de cet habitat, nous fait entrevoir des possibilités culturelles nouvelles, basées sur l'application à une agriculture rationnelle locale, des principes qui gouvernent l'écosystème étudié.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Remerciements

G. M. Thomas (Université de Californie Berkeley) a identifié l'entomopathogène ; P. Ferron (I.N.R.A. La Minière) nous a procuré l'information relative au genre *Synnematium* ; P. Jourdeuil (I.N.R.A. Antibes) et C. Benassy (I.N.R.A. Valbonne) ont assuré la lecture critique du manuscrit. Ils voudront bien trouver ici l'expression de notre gratitude.

Summary

Complementary intervention of an entomogenous fungus and an hymenopterous parasite for the control of Lepidosaphes beckii (Hom. Diaspididae) in New-Caledonian shadow habitats

During a purple scale outbreak, induced by favorable climatic conditions, the natural biological control mechanisms have been studied. Two organisms are involved : *Synnematium jonesii*, an entomogenous fungus the development of which is greatly enlarged by the humidity of the biotopes, and *Aphytis cochereaui*, a newly described parasite. The maximum effectiveness of natural enemies against the purple scale is the result of the combined action of the fungus and the parasite.

The outbreak of the scale population is followed by a large development of the fungus that reaches its « saturation point » and reduces the scale population to a very low level.

When the density level has been kept low by that mean, the parasite acts and remains efficient.

Références bibliographiques

- DE BACH P., ROSEN D., 1976. Twenty new species of *Aphytis* (Hym. Aphelinidae), with notes and new combinations. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **69** (3), 541-545.
- EVLAKHOVA A. A., 1974. Les champignons entomopathogènes : systématique, biologie et importance pratique. *Izdatel'stvo « Nauka »*. Leningradskoe Otdelenie, Leningrad, 260 p.
- FABRES G., 1971. Natural biological control of *Lepidosaphes beckii* (Hom. Diaspididae) in New Caledonian shadow habitats. *Proc. 12th Pacific Sc. Congr. Rec.*, 195 (abstract).

- FABRES G., 1975. Intervention du parasite *Aphytis cochereaui* (Hym. Aphelinidae) lors d'une pullulation de son hôte *Lepidosaphes beckii* (Hom. Diaspididae) en Nouvelle-Calédonie. *Entomophaga*, **20**, 81-92.
- FABRES G., 1977a. Elevage au laboratoire d'*Aphytis cochereaui* (Hym. Aphelinidae) et précision de ses paramètres biologiques. *Ann. Soc. ent. Fr.* (sous presse).
- FABRES G., 1977b. Etude morphologique d'*Aphytis cochereaui* (Hym. Aphelinidae) parasite de *Lepidosaphes beckii* (Hom. Diaspididae) en Nouvelle-Calédonie. *Bull. Soc. ent. Fr.* (sous presse).
- FERRON P., 1975. Les champignons entomopathogènes : évolution des recherches au cours des dix dernières années. *Bull. S.R.O.P.* 1975/3.
- KOBAYASI Y., 1941. The genus *Cordyceps* and its allies. *Sci. Repts. Tokyo Bunrika Daigaku, Sect. B*, **5**, 53-260.
- KOVAL E. Z., 1974. Guide book to entomophilic fungi of USSR. *Naukova Dumka Publish House, Kiev*, 260 p.
- SPEARE A.T., 1920. On certain entomogenous fungi. *Mycologia*, **12**, 62-76.
- THOMAS G. M., POINAR G. O., 1973. Report of diagnoses of diseased insects, 1962-1972. *Hilgardia*, **42** (8), 261-360.
- VIROT R., 1956. La végétation canaque. *Mem. Mus. nat. Hist. nat., Ser. B*, **7**, 1-400.
-