

**TRAVAUX
ET DOCUMENTS
DE L'O.R.S.T.O.M.**

**Biologie et écologie des populations
en Nouvelle-Calédonie
d'un papillon piqueur de fruits :
Othreis fullonia Clerck
(*Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae*)**



Paul COCHEREAU



ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par chèque bancaire barré au nom de RÉGIE ORSTOM BONDY, ou par chèque postal (compte n° 9.152-54, Paris, RÉGIE ORSTOM BONDY).
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

I - CAHIERS ORSTOM

BIOLOGIE
ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET PARASITOLOGIE
HYDROBIOLOGIE
HYDROLOGIE
Océanographie
PÉDOLOGIE
SCIENCES HUMAINES

<i>séries trimestrielles</i>	Abonnement :	<i>France</i> 120 F. <i>Etranger</i> 156 F.	36,30 US dollars
GÉOLOGIE - <i>série semestrielle</i>	Abonnement :	<i>France</i> 96 F. <i>Etranger</i> 120 F.	28,00 US dollars

II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

12 numéros par an (15 fascicules)	Abonnement :	<i>France</i> 116 F. <i>Etranger</i> 130 F.	30,25 US dollars
--------------------------------------	--------------	--	------------------

Dans la collection TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM :

N° 57 - J. GUTIERREZ - 1976 - Etude biologique et écolo-
gique de *Tetranychus neocaledonicus* André (Acariens,
Tetranychidae) 50 F

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M. N° 71

**BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES POPULATIONS
EN NOUVELLE-CALÉDONIE
D'UN PAPILLON PIQUEUR DE FRUITS :**
Othreis fullonia **Clerck**
(*Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae*)

Paul COCHEREAU

O.R.S.T.O.M.
PARIS
1977

*Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse de Doctorat
d'Etat présentée à l'Université de Paris VI pour obtenir
le grade de Docteur ès-Sciences naturelles le
10 juin 1974.
(N° d'enregistrement au C.N.R.S. : AO 9894)*

La Loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'Article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants-droit ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'Article 40).
Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les Articles 425 et suivants du Code Pénal.

© ORSTOM 1977
I.S.B.N. 2-7099-0450-0

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Avant propos	9
Abstract	11
Introduction	13
 CHAPITRE PREMIER — LE RAVAGEUR <i>OTHREIS FULLONIA</i> CLERCK	17
1. Position systématique et comportement alimentaire des imagos.	17
1.1. L'appareil piqueur de l'imago	18
1.2. Comportement de prise de nourriture de l'imago	19
1.3. Fruits piqués par l'imago.	20
1.4. Dégâts en Nouvelle-Calédonie et en d'autres archipels du Pacifique.	24
2. Les plantes-hôtes des chenilles d' <i>Othreis fullonia</i>	26
2.1. Brève revue des plantes-hôtes signalées dans le monde.	26
2.2. Les plantes-hôtes d' <i>Othreis fullonia</i> en Nouvelle-Calédonie. . .	26
2.3. Observations et hypothèses sur le mécanisme allotrophique . .	28
3. Développement du ravageur <i>Othreis fullonia</i>	33
3.1. L'œuf d' <i>Othreis</i> et la ponte du ravageur	33
3.2. Le développement de l'œuf d' <i>Othreis</i>	37
3.3. Les stades larvaires et la chrysalidation d' <i>Othreis</i>	38
3.3.1. Description des stades et durée de développement. . . .	38
— Développement des chenilles	41
— La chrysalidation et le stade nymphal	43
3.3.2. Prise de nourriture des chenilles	45
3.4. Déplacements et comportements des chenilles dans la nature .	47
3.5. L'imago, sa capacité de ponte	49
— Descriptions sommaires des appareils génitaux d' <i>Othreis</i> <i>fullonia</i>	49
4. Durée, nombre et chevauchement des générations	54

	Pages
CHAPITRE 2 – L'ENVIRONNEMENT D'UNE POPULATION DU RAVAGEUR.	57
1. Le milieu néo-calédonien	57
1.1. Rappel géographique.	57
1.2. Le milieu biotique.	61
1.3. Les caractéristiques climatiques du milieu néo-calédonien. ...	61
2. Les méthodes de travail adoptées	66
2.1. Rappel des buts de la présente étude.	67
2.2. Limitation d'une population élémentaire dans l'espace	67
2.3. Description du milieu physique où évolue cette population élémentaire	70
– Fluctuations microclimatiques	75
2.4. Description du milieu biotique	75
– Biotopes de montagne	75
<i>Le milieu artificiel constitué par la tribu indigène, en vallée de montagne.</i>	77
– Biotopes de défilé.	78
– Biotopes de plaine	79
<i>Phases phénologiques des érythrines</i>	83
2.5. Communautés constituées sur les érythrines (espèces accompagnantes facultatives)	84
CHAPITRE 3 – CHOIX DES BIOTOPES DANS LES HABITATS DEFINIS PLUS HAUT : CRITERES DU CHOIX.	89
1. Aménagement des biotopes	93
Tribu de Grand Couli (biotope 8)	95
Tribu de Petit Couli (biotope 11)	95
CHAPITRE 4 – LA METHODE DE DENOMBREMENT DES DIFFERENTS STADES D'UNE POPULATION D' <i>OTHREIS FULLONIA</i> . LES RESULTATS DES DENOMBREMENTS.	101
1. Les critères du choix de la méthode de dénombrement	102
2. Observations biologiques préliminaires.	105
2.1. Les caractères morphologiques de l'œuf parasité ou de l'œuf vidé par un prédateur	106
2.2. Observations sur les œufs atteints de mycose	107

	Pages
2.3. Observations sur les chenilles et les chrysalides	107
2.4. Analyse des facteurs de variabilité dans l'estimation des taux de mortalité embryonnaire	108
3. Analyse critique de la méthode d'estimation de la mortalité embryonnaire	109
4. Résultats des dénombrements	117
4.1. Evolution de la masse foliaire	117
4.2. Fluctuations de la population totale d'œufs	118
4.3. Fluctuations des diverses populations d'œufs dans les trois zones considérées	121
4.4. Fluctuations des populations de chenilles et de chrysalides. . .	123
4.5. Fluctuations de la densité des papillons femelles en état de ponte.	123
 CHAPITRE 5 — ETUDE NUMERIQUE DES DENOMBREMENTS ET DES FLUCTUATIONS.	 129
1. Analyse des fluctuations des diverses populations d'œufs observées dans les trois zones.	131
1.1. Pourcentage de parasitisme dû à <i>Ooencyrtus</i> sp.	133
1.2. Taux de prédatismo.	136
1.3. Cas particulier de la presqu'île de Nouméa	136
2. Influence de l'emplacement des œufs du ravageur sur le parasitisme ou le prédatismo qui les affectent	137
3. Influence du mode de ponte du ravageur sur le parasitisme et le prédatismo qui affectent ses œufs	137
4. Importance des facteurs de mortalité en quatre biotopes, selon la répartition sur le végétal, des pontes et des chenilles.	146
5. Mortalité des chenilles du premier stade.	155
6. Mortalité des chenilles du 5e stade et des chrysalides.	160
6.1. Le parasitisme des chenilles d' <i>Othreis fullonia</i> par <i>Winthemia caledoniae</i> Mesnil	160
6.2. <i>W. caledoniae</i> dans le milieu écologique particulier constitué par l'agglomération urbaine de Nouméa	161
6.3. Le prédatismo des chenilles d' <i>Othreis fullonia</i> par <i>Polistes olivaceus</i> et les oiseaux.	165
7. Etude comparative des années 1968, 1969 et 1970, rapportée à l'époque du déclenchement des pullulations	171
7.1. Comparaisons portant sur les populations globales de l'ensemble des trois zones étudiées (montagne, défilé, plaine).	171

	Pages
7.2. Comparaison portant sur les populations observées en montagne et en plaine :	178
CHAPITRE 6 – LES GRADATIONS ET LES FLUCTUATIONS DE POPULATION	183
1. Objet et intérêt économique de leur étude	184
2. Périodicité des gradations	185
3. Le “système de vie” et les facteurs de régulation des populations ...	185
Tableau récapitulatif : les facteurs favorables et les facteurs limitants ; les facteurs endogènes et les facteurs exogènes ; leur hiérarchisation	188
3.1. Fécondité, prises de nourriture et durée de la vie de la femelle d' <i>Othreis</i>	188
3.2. Les déplacements de l'imago	189
3.3. La résistance de la chrysalide à la dessiccation	190
3.4. Elevage et feux de brousse	192
4. Les ennemis naturels	192
4.1. Les parasites d'œufs et leurs hôtes secondaires	192
4.2. Les prédateurs d'œufs	195
– Prédatisation des œufs d' <i>Othreis</i> par les larves de chrysope .	196
– Prédatisation des œufs d' <i>Othreis</i> par les punaises lygaeides . .	197
– Prédatisation des œufs d' <i>Othreis</i> par les fourmis	197
– Prédatisation des œufs d' <i>Othreis</i> par divers autres prédateurs	198
4.3. Les prédateurs de chenilles	198
– La guêpe <i>Polistes olivaceus</i> De Geer (= <i>P. hebraeus</i> Fab.)	199
– Les oiseaux	201
– Les prédateurs occasionnels de chenilles	201
4.4. Les parasites de chenilles et de chrysalides, leurs hôtes secondaires	202
– La mouche tachinaire <i>Winthemia caledoniae</i> Mesnil	202
5. Schéma d'une gradation de pullulation dans la région choisie.	215
5.1. Chronologie des événements caractérisant le début de la gradation de pullulation	215
5.2. Pullulations différées, par “stations-refuges”, en montagne . .	219
5.3. Analyse des mécanismes intervenant lors d'une gradation de pullulation	222
5.4. Vérification en 1970 des observations faites en 1969 sur le déclenchement des pullulations d' <i>Othreis</i>	229

	Pages
5.5. Comparaison des conditions de pullulation dans la région de La Foa, sur la presqu'île de Nouméa et sur l'île Lifou.	230
6. Recherche d'une méthode de prédiction des pullulations d' <i>Othreis</i> en Nouvelle-Calédonie	231
CHAPITRE 7 – LA GESTION DES POPULATIONS DU RAVAGEUR <i>OTHREIS FULLONIA</i> . LES FAITS OBSERVES, LES THEORIES ET CONCLUSIONS GENERALES	247
Bibliographie	267
Note annexe 1 (description des biotopes) : 6 listes de plantes	275
Note annexe 2 : observations phénologiques	281
Planches photographiques	289
Table des tableaux	317
Table des figures	321
Table des matières	3

AVANT-PROPOS

Toute notre gratitude et tous nos remerciements vont d'abord aux professeurs Possompès, Raccaud-Schoeller, Grison et Jourdheuil. Je dois aux deux premiers d'avoir pu présenter cette thèse devant la Faculté des Sciences de Paris ; M. Possompès a d'autre part bien voulu accepter d'être le Président de mon jury ; qu'il trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance. M. Grison, qui est mon Directeur Scientifique à l'ORSTOM, fut mon professeur, alors que j'étais élève à l'ORSTOM ; puis il m'a guidé durant mes premières années de recherches en lutte biologique dans le Pacifique ; il est, d'autre part, à l'origine de ce travail, puisque c'est lui qui tout d'abord m'aida à choisir ce sujet d'écologie des populations et m'encouragea, par son appui moral au sein de mon Comité Technique à l'ORSTOM, à l'entreprendre et à le poursuivre jusqu'à son terme ; il m'a accueilli dans son Laboratoire pour la mise en forme du texte définitif et, rapporteur de thèse, à lui est revenu la tâche ingrate de la critique du texte définitif et des nombreuses modifications que nous lui avons apportées ; enfin, je dois à M. Jourdheuil, qui est mon parrain scientifique à l'ORSTOM, tous les précieux conseils, dispensés le plus souvent par lettres, durant les années qu'a duré ce travail. Une grande part des résultats obtenus revient ainsi à leurs encouragements qui m'ont incité à persévérer.

Tous mes remerciements vont aussi à la Direction Générale de l'ORSTOM, et en particulier à Monsieur le Professeur Camus, qui m'ont fourni les éléments matériels sur lesquels repose le programme poursuivi durant trois années.

Au niveau du centre de Nouméa, je tiens à remercier Messieurs Schmid et Veillon, botanistes, qui ont bien voulu déterminer la plus grande partie des échantillons botaniques récoltés, ainsi que la Section Hydrologie qui a mis à ma disposition la documentation météorologique qu'elle possède.

Au niveau du laboratoire, je remercie ici toutes les personnes dont la précieuse assistance, au laboratoire et sur le terrain, ont grandement contribué aux résultats acquis et à l'élaboration des documents présentés : M. Johannès Fainicka, Jacques Wangane, puis Sylvestre Wahaga, lors des dénombrements "en brousse" et dans les travaux de laboratoire à Nouméa ; puis M. Soekinjardjo, dit Soekiardjo, qui a reproduit sur calques les graphiques et les cartes et a assuré leur reproduction. A Mme L. Bonnet de Larbogne et à Mme M. Venuat est revenue la lourde tâche de taper les textes à la machine ; M. Maximilien Kong A Siou s'est occupé du développement des planches photographiques ; enfin je remercie tout le personnel du Service Central de Documentation de l'ORSTOM qui a assuré la présentation du texte définitif.

En Nouvelle-Calédonie, “en brousse”, M.M. Villaz nous a accueilli, chaque mois, sur sa propriété de Sarraméa durant les trois années qu’ont duré les dénombrements, de même que M. Carliez nous a hébergé a plusieurs reprises sur l’île Lifou, et nous leur adressons ici, à eux aussi, tous nos remerciements.

ABSTRACT

Fruit-sucking moths are found everywhere in the world : the genera *Calpe* and *Calyptra* in Japan, *Gonodonta* in America, *Achaea*, *Serodes* and *Anua* in Africa and *Othreis* in the indian-australian Pacific area, particularly in New Caledonia, but also in Africa.

They feed on the juice of fruits like citrus and tomatoes, piercing the skin with their very strong proboscis ; a lot of commensal moths feed through these punctures and fungi like *Oospora* and *Penicillium* infect the fruit afterwards.

In New Caledonia, *Othreis fullonia* Clerk, 1794, presents important outbreaks on an average every five years and results in very heavy losses of fruits in orchards. The study of population dynamics and limiting factors of *Othreis fullonia* through two average years and one outbreak year, say on twenty three theoretic generations, allowed to understand the mechanisms which induce outbreaks, then synthesized as the theoretic diagram of "life system" exposed by CLARK and al. (1967).

Larvae of *Othreis fullonia* live in Pacific islands mainly on Leguminous trees, the coral trees, abundant by planted by man ; so, an allotrophic race of the pest, living on these trees is observed ; moths present localised migrations afterwards. As New Caledonia island presents a very divided surface, it was possible to individualize an elementary population of the pest of which population fluctuations and movements were observed — through an adapted sampling method in situ — along an ecological gradient from the mountains to the coastal plains. The egg populations of the pest are reduced by parasites (*Fusarium* sp., *Ooencyrtus* sp., *Telenomus* sp.) and predators (lygaeid bugs and chrysopid larvae while caterpillars are destroyed mainly by the wasp *Polistes olivaceus* (Vespidae) a predator which presents an aggregative response — and by the tachinid fly *Winthemia caledoniae*, which is able to control its host at low density levels. The survival of just hatched larvae is also dependent on the foliage quality and on egg laying behaviour of the pest during outbreak : then it lays its eggs as egg-masses which can induce a group effect on swarming caterpillars which show a dark phase probably linked with genetical factors.

So, the multiplication of coral trees, the *Othreis fullonia* race which lives on them, the moths migrations, give result, after a long drought, to the spreading out of the observed outbreaks. To manage *Othreis fullonia* populations in New Caledonia, a master-plan is to be carried, to take into account these results but also other extra entomological needs.

INTRODUCTION

En Nouvelle-Calédonie, plusieurs grosses noctuelles peuvent piquer les fruits ; l'une d'elle, *Othreis fullonia* Clerck, 1764, attire particulièrement l'attention, car elle est très répandue et, lors de pullulations importantes, elle est à l'origine de pertes très sévères dans les récoltes fruitières.

Ce papillon pullule de façon catastrophique une année sur cinq en moyenne. Un des buts de cette étude est la compréhension des mécanismes du déclenchement des pullulations. L'étude de la dynamique des populations d'*Othreis* et des facteurs de réduction sur deux années normales et sur une année de pullulation, soit sur vingt trois générations théoriques, nous a permis d'appréhender ces mécanismes.

Les chenilles d'*Othreis* se développent en Nouvelle-Calédonie essentiellement sur des légumineuses arborescentes, les érythrines, abondamment plantées par l'homme dans toute l'île, aussi bien dans la campagne qu'en agglomérations. Dans les plantations, les érythrines servent d'ombrage aux caféiers, en agglomérations de brise-vent et de haies autour des jardins. Ainsi, à l'inverse de la plupart des espèces de noctuelles, nuisibles à cause de leurs chenilles qui se développent aux dépens du système végétatif ou reproducteur des plantes cultivées, ce sont, dans ce cas très particulier, les papillons eux-mêmes qui sont nuisibles. Ils possèdent une trompe rigide et dure dont les caractéristiques très spéciales leur permettent de transpercer la peau et la pulpe des fruits tropicaux les plus divers. Le papillon, ayant enfoncé sa trompe dans le fruit, en aspire le jus, tandis que le trou de piqûre constitue une porte d'entrée à de nombreux champignons saprophytes, dont *Oospora citri aurantii* Ferraris et divers *Penicillium*, qui provoquent rapidement la pourriture du fruit et sa chute.

Ainsi *Othreis fullonia* est un ravageur important des cultures fruitières, non seulement dans les archipels du Pacifique, mais aussi en Australie, en Inde, dans le sud-est asiatique et dans toute l'Afrique centrale. Cette répartition géographique très vaste fait l'intérêt de ce travail.

En outre, de nombreuses autres espèces de noctuelles sont aussi incriminées sur le continent américain, en Afrique du sud, à Madagascar et au Japon, comme nous l'avons exposé par ailleurs (Cochereau, 1974), en distinguant bien les espèces capables de transpercer l'épiderme des fruits, d'autres espèces simplement commensales se nourrissant aux trous déjà pratiqués dans

les fruits par les ravageurs primaires. Ces noctuelles sont elles aussi sujettes à des pullulations soudaines et présentent d'importantes migrations sur les continents, lorsqu'elles recherchent leur nourriture.

Tryon (1924), rappelle qu'un naturaliste français, A. Thozet, résidant à Rockhampton (Australie), observa le premier, vers 1869 que des noctuelles sont capables de percer la peau des oranges de leur trompe ; après quoi, elles en aspirent le jus et son ainsi, en ouvrant une porte d'entrée aux moisissures, la cause première de la pourriture des fruits. Il exposa ses observations dans le *Rockhampton Bulletin* de 1869. Devant les nombreuses polémiques soulevées par ses assertions, il fit étudier par J. Kunckel D'Herculais, assistant au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, le proboscis de ces noctuelles. Ce dernier présenta un mémoire à l'Académie des Sciences (1875), sous le titre : "*Les Lépidoptères à trompe perforante, destructeurs des oranges*", où il décrit soigneusement leurs maxilles barbulées et conclut que ces pièces buccales leur permettent parfaitement de percer la peau des fruits les plus divers. F. Darwin décrivit également cet organe perforant dans le "*Quartely Journal of Microscopical Science*" (1875) ; il écrivit à A. Thozet pour le féliciter de sa découverte, en lui faisant remarquer qu'elle allait dans le même sens que la sienne propre au sujet des phalènes qui perforent les nectaires de certaines fleurs. La communication de Kunckel D'Herculais, qui souleva un grand intérêt dans le monde scientifique d'alors, a été traduite et reproduite en périodiques de langue anglaise au cours des années suivantes, en particulier en Australie ; ce fut le sujet d'une causerie donnée en 1875 par A. Dufort devant la Société d'acclimatation de Paris.

Plusieurs années après, les polémiques se poursuivirent au Queensland entre partisans des papillons piqueurs et ceux qui réfutaient leurs dires, malgré les études de Kunckel D'Herculais et de Darwin.

Par la suite, Tryon revint à plusieurs reprises sur le sujet (1879-1890).

Il ressort que les espèces couramment observées sur les fruits sont bien connues, mais les inventaires mêlent à notre avis sans discrimination les espèces commensales secondaires avec les ravageurs primaires d'importance économique. Le nombre des espèces de noctuelles piqueuses de fruits est cependant relativement faible, et nous pensons qu'une vingtaine d'espèces dans le monde peuvent, en fait, être considérées comme des ravageurs primaires importants.

D'autre part, on connaît parfois leurs plantes-hôtes, en général sauvages, et leur biologie. Les dégâts de ces ravageurs sont consécutifs à de fortes pullulations de noctuelles qui apparaissent brutalement dans les vergers à la saison des fruits. Sujets à des variations de population très importantes, ils disparaissent ensuite pendant plusieurs années consécutives pour réapparaître, brusquement, en grand nombre, durant quelques mois, et certaines années, seulement, à l'occasion de pullulations de chenilles qui se développent, non pas dans les vergers, mais en des zones très éloignées des régions cultivées ; puis se produisent les migrations massives des papillons vers les zones fruitières.

La plupart des auteurs se sont bornés à signaler les années de pullulation et l'importance des dégâts correspondants dans les vergers ; certains, seulement,

font allusion à des facteurs climatiques particuliers et à des aires de multiplication privilégiées. De plus, ces noctuelles sont observables, seulement, pendant la nuit, sur les fruits des vergers, car elles ne restent pas sur les lieux de leurs déprédations, mais, regagent à l'aube les buissons, les taillis et les peuplements forestiers où, très mimétiques, elles s'immobilisent durant la journée.

On se trouve, alors, désarmé devant des pullulations si soudaines, puisque ce sont les papillons, apparaissant brutalement de nuit dans les vergers, qui commettent les dégâts, alors que les pullulations de chenilles, qui seraient plus vulnérables, se sont déjà développées, "incognito", loin des vergers, en régions reculées et parfois même encore inconnues. C'est pourquoi ces noctuelles restent des ravageurs sérieux et encore incontrôlables. De toutes les méthodes de lutte préconisées, trop tard, contre les papillons seulement, lorsque ceux-ci se nourrissent massivement sur les fruits des vergers, aucune ne s'est révélée satisfaisante. Les méthodes habituelles qui ont fait leurs preuves par ailleurs, et beaucoup d'autres qui ont pu être imaginées, ne sont pas recommandables. Reste même hors de question l'utilisation rationnelle des insecticides, en outre difficiles à utiliser sur des fruits mûrs ou proches de la maturité et qui plus est, contre des ravageurs non sédentaires sur la plante traitée, absents au moment du traitement et se nourrissant d'une partie interne des fruits, leur jus.

On a aussi préconisé des recherches sur les substances attractives ou répulsives.

L'illumination continue des vergers, expérimentée au Japon et en Afrique du Sud, en est une forme particulière, mais cette méthode ne peut être appliquée partout, pour des raisons techniques et économiques.

Des ennemis naturels ont été répertoriés et, parfois, un complexe parasitaire est signalé comme ayant réduit une pullulation, souvent en fin de gradation, mais les facteurs biologiques qui maintiennent les populations d'une espèce donnée à un niveau économiquement acceptable en période normale et les processus écologiques qui président certaines années aux explosions démographiques de ces noctuelles nous sont inconnus.

Toutes les caractéristiques qui précèdent, très particulières et qui sont autant d'obstacles, font que nos connaissances sur les mécanismes des variations de population très importantes, observées chez les papillons piqueurs de fruits, restent très réduites.

C'est pourquoi, l'étude de l'évolution des populations larvaires liée à la connaissance des plantes-hôtes et à celle des aires de multiplication larvaire, comme chez les acridiens, ainsi que la connaissance des migrations de papillons et de leur comportement, liés aux facteurs fluctuants du milieu biologique et du milieu physique, constituent une méthode d'approche des problèmes économiques et théoriques posés par des ravageurs qui ne se manifestent que lors de pullulations sporadiques.

Dans cette optique, l'ensemble de notre travail repose sur le concept du "système de vie", dont Geier avait posé les principes dès 1960, et qui a ensuite été défini et longuement exposé par Clark, Geier, Morris et Hughes (1967).

Selon le concept général de l'écosystème défini par Tansley (1935), la nature fonctionne comme un complexe indivisible dans lequel aucune espèce n'évolue isolément et où aucun facteur physique ou biotique n'agit en complète indépendance : ce réseau d'interrelations contrôle, entre autres, l'abondance des insectes. Un complexe tout entier contrôlera de la sorte les populations d'*Othreis fullonia* et non le facteur individuel ; ce qui n'exclut pas que certains facteurs puissent avoir une influence prédominante à un moment et en un lieu donnés.

Ainsi, le système de vie d'*Othreis fullonia* dans la région de Nouvelle-Calédonie où nous l'avons défini, est la partie de l'écosystème qui détermine là, l'existence, l'abondance et l'évolution d'une population élémentaire particulière ; c'est la population elle-même et son environnement effectif, constitué de tous les agents externes susceptibles d'agir sur celle-là : l'homme lui-même, les facteurs biotiques et abiotiques ou *les autres membres* de la population, puisqu'on considérera d'abord l'environnement de l'individu pris isolément avant de passer à l'ensemble des individus, c'est-à-dire à la population (Andrewartha, 1964). Les codéterminants de l'abondance de l'espèce *Othreis fullonia* seront donc, d'une part les propriétés innées caractéristiques de chaque individu, propriétés qui conditionneront sa survie et sa multiplication — ce sera le chapitre premier, consacré à la réunion des informations sur la biologie d'*Othreis fullonia* — d'autre part les propriétés de l'environnement : le climat et le relief, les ressources larvaires (les érythrines) et imaginaires (les fruits) et les ennemis naturels, considérés comme facteurs limitants. Toutes ces propriétés fournissent des événements observables — appréhendés dans des biotopes choisis au moyen d'une méthode de dénombrement — tandis que divers mécanismes écologiques, en particulier des mécanismes stabilisateurs, assurent le maintien de l'espèce dans le milieu.

Le système de vie d'*Othreis fullonia* sera établi de la synthèse raisonnée de toutes ces informations ; on y distinguera alors les facteurs favorables à l'espèce et les facteurs limitants, eux-mêmes subdivisés en facteurs endogènes, propres à l'espèce, et en facteurs exogènes, propres à son environnement. La situation du ravageur étant comprise au mieux, ces facteurs seront *hiérarchisés* et placés dans un enchaînement logique. On débouchera enfin sur la *prévision des pullulations* et la *gestion globale et raisonnée* ("pest management") des populations du ravageur, en utilisant tous les renseignements rassemblés : on essaiera de modifier le système de vie de façon à ce que les interventions sélectives soient bien adaptées à la biologie des populations spécifiques à combattre. Les diverses stratégies qui en découleront se subdivisent naturellement en deux groupes : soit en s'attaquant aux caractéristiques de l'espèce, soit en modifiant les conditions de son environnement. Ces manipulations sélectionnées, intégrées dans un plan directeur, devront réduire les dégâts du ravageur au-dessous du niveau énomiquement acceptable ; mais ces interventions devront aussi être acceptables autant sur le plan écologique qu'économique.

CHAPITRE PREMIER

LE RAVAGEUR *OTHREIS FULLONIA* CLERCK

On rencontre *Othreis fullonia* dans toutes les régions tropicales du monde, sauf en Amérique, où des problèmes analogues se posent avec le genre *Gonodonta*.

C'est un ravageur primaire d'un très grand nombre de fruits tropicaux, qu'il faut distinguer d'autres espèces commensales.

Il existe une opposition fondamentale entre les exigences alimentaires de l'adulte, migrateur, et de sa larve, ce qui fait qu'ils occupent dans le milieu des associations phytosociologiques très différentes. En Nouvelle-Calédonie et dans les archipels du Pacifique, on observe une race allotrophiqne inféodée aux érythrinales (Légumineuses) et un monophagisme très poussé, puisqu'en Nouvelle-Calédonie, *Stephania forsteri* (Ménispermacées) seulement, héberge, avec les érythrinales, les larves d'*Othreis fullonia*. L'homme a favorisé cet état de fait en installant d'importants peuplements de ces arbres d'ombrage pour caféières.

Des fluctuations de populations très importantes affectent ce ravageur au potentiel biotique très élevé (750 œufs par femelle, 9 générations par an).

Ses pullulations s'accompagnent de phénomènes particuliers : le comportement de ponte change, les œufs étant disposés en ooplaques et non plus isolément, et une phase sombre dominante apparaît parmi les chenilles.

1. POSITION SYSTEMATIQUE ET COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES IMAGOS

Nous ne reviendrons pas sur le travail de Viette (1948), c'est-à-dire sur la classification, la morphologie et les descriptions d'*Othreis fullonia* adulte, en particulier des armures génitales, si ce n'est pour rappeler que ce ravageur appartient à la famille des *Noctuidae* et à la sous-famille des *Catocalinae*. Le genre *Othreis* se distingue du genre *Eumaenas* par le troisième article des palpes labiaux plus développé, et l'espèce *fullonia* de l'espèce *materna* par une tache submédiane noire sur fond orange en forme de demi-lune et non ronde. Les antennes sont simples dans les deux sexes, les palpes labiaux sont redressés de

façon caractéristique et, surtout, la trompe est fortement sclérifiée et garnie de dents apicales, ce qui permet au papillon de percer les fruits. Nous reviendrons par la suite sur la description détaillée de cet organe.

L'envergure moyenne d'*Othreis fullonia* est de 80 mm environ ; mais, selon la nourriture dont a pu disposer la chenille, en particulier si elle entre en compétition pour cette nourriture avec ses congénères lors d'une pullulation, l'envergure et la longueur des ailes antérieures varient considérablement. Ainsi une chenille bien nourrie donnera une grosse chrysalide (36 mm), puis un papillon de 114 mm d'envergure au maximum, avec une aile antérieure de 48 mm de longueur, tandis qu'une chenille qui a dû, auparavant, surmonter une compétition sévère pour sa nourriture, donnera une petite chrysalide (24 mm), puis un papillon de 64 mm d'envergure, avec une aile antérieure de 29 mm de longueur (Pl. 12, ph. 2 et 3).

On distingue facilement le mâle de la femelle à l'examen de l'aile antérieure : chez le mâle la livrée du dessus de l'aile est de teinte fondamentale brun-rougeâtre uniforme, avec souvent un reflet violacé sur les exemplaires frais ; deux lignes transversales presque convergentes sur la bordure postérieure délimitent trois zones où la lumière se réfracte différemment ; chez la femelle (Pl. 1, ph. 1), cette aile a la même teinte fondamentale que chez le mâle, mais elle est plus bigarrée par des plages et des nuances plus tranchées entre elles par les mêmes lignes que chez le mâle, mais plus sinueuses et brun foncé ; parfois, on distingue des reflets olivâtres à la base de l'aile et sur une tache triangulaire centrale à longue pointe dirigée vers le thorax, située au-dessus d'une autre tache blanche, plus petite, de forme souvent triangulaire. Chez la femelle, la marge externe de l'aile antérieure est de plus festonnée. Chez les deux sexes, le dessous des ailes et du corps, comme le dessus du corps et des ailes postérieures, sont partiquement identiques. Les couleurs orange et noire se partagent les surfaces ; en dessous de l'aile antérieure, le brun-noirâtre prédomine, sauf sur la base de l'aile et sur une bande médiane, toutes deux de couleur orangée. Les ailes postérieures sont au-dessus oranges, plus rougeâtres que jaunes sur les exemplaires frais, avec une tache médiane noire en demi-lune et une large bande marginale noire festonnée de six points marginaux blancs entre les nervures. Le même dessin est reproduit sur l'autre face de l'aile.

1.1. L'appareil piqueur de l'imago

Pour suivre la description suivante de la trompe perforante d'*Othreis fullonia* nous devons nous reporter à la figure 4 et à la planche 3, photos 2 et 3 obtenues grâce au microscope électronique à balayage (*).

La trompe d'*Othreis* est constituée, comme chez beaucoup d'autres Lépidoptères, des deux maxilles accolées ménageant entre elles le canal alimentaire.

(*) Nous tenons à remercier ici bien chaleureusement le Dr. B. Filshie (CSIRO, Canberra), qui a bien voulu se charger de ce travail de prises de vue, et le Dr. Waterhouse, Chef de la Division d'Entomologie au CSIRO, qui l'a permis.

A l'extrémité de cet organe, sur environ le dixième de sa longueur, se trouve l'appareil perforant du papillon. Chaque maxille est terminée par une pointe très dure sclérifiée (p.). Sur ses faces dorsales et latérales externes se trouvent disposées, de l'extrémité vers la base de la trompe, d'abord trois expansions en forme de barbule (b), puis six dents (d). La taille des barbules croît de l'extrémité vers la base de la trompe ; la première (b1) et la troisième barbule (b3) sont placées latéralement, tandis que la barbule médiane est dorsale (b2) ; en outre, comme le montre le schéma, elles sont munies de profondes stries longitudinales, dont le rôle est très important, comme nous le verrons plus loin. Les six épines, courtes et massives, en forme de canine, occupent le centre de dépressions de forme ovale limitées par des parois abruptes (c1 à c6) ; ces dispositifs, disposés sur deux lignes, l'une dorsale, l'autre latérale, alternent les uns par rapport aux autres. A la base de la sixième pointe : une lancette solitaire (l). Sur la face ventrale interne, faisant suite à la pointe sclérifiée externe, on trouve d'abord l'ouverture du canal alimentaire, munie de deux soies sensorielles (o), puis trois arêtes pointues, les deux premières peu prononcées (a1 et a2), la dernière très forte (a3) ; ces trois arêtes se prolongent par trois crêtes abruptes (d1 à d3) jusqu'aux trois dépressions de la ligne latérale de dents ; à la suite des arêtes précédentes, sont disposées, transversalement, un groupe de quatre épines identiques à base élargie en forme de lancette (e), puis suivent 6 autres épines identiques (e), disposées le long de la trompe jusqu'à son premier tiers environ. Le reste de la trompe est garni de poils fins à rôle sensoriel et sa surface de stries. A noter que la taille, non seulement des barbules mais aussi celle des épines décrites plus haut, croît au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'extrémité de la trompe.

1.2. Comportement de prise de nourriture de l'imago (Pl. 2, ph. 1)

A la lumière de cette courte description, analysons ce qui se passe lorsqu'un papillon perce un fruit dans la nature. Le papillon, posé sur un fruit qui lui convient, commence par appliquer, non pas la pointe de sa trompe, maintenue complètement détendue, presque droite, mais la partie dorsale externe de cette extrémité pourvue des barbules (b). Par des pressions successives de la tête et du corps sur la trompe ainsi placée, et qui se recourbe à chaque poussée du fait de son élasticité, ces barbules, et surtout les secondes (b2), jouent le rôle d'une scie ; l'élasticité de la trompe est importante dans ce mécanisme. On comprend alors l'importance que jouent les stries longitudinales, dont sont munies les barbules, dans la scie naturelle ainsi mise en action. Lorsqu'une petite blessure est pratiquée dans l'épiderme du fruit, le papillon y engage progressivement la pointe sclérifiée de sa trompe (p), par des mouvements de va et vient. A partir de ce moment, les barbules d'abord (b), puis les arêtes (a), les crêtes (d) et les épines (c) qui les suivent, au fur et à mesure que le diamètre de la trompe augmente, élargissent le trou de piqûre. A noter que lorsque le papillon enfonce sa trompe, les dents dorsales exercent peu de résistance à la pénétration, puisqu'elles sont dirigées en sens inverse du mouvement

et s'effacent à ce moment dans leurs logements ; seules les trois arêtes (a) de la face ventrale dilacèrent alors les parois des cellules de la pulpe du fruit. Les épines coniques placées plus haut, latéralement et ventralement, et dont les extrémités sont dirigées vers l'extrémité de la trompe, comme la lancette (l), se redressent aussi à ce moment et transpercent les cellules du fruit. Lorsque le papillon se nourrit, il procède par mouvements de va et vient de sa trompe dans le trou de piqûre ; à la limite, la trompe peut être complètement enfoncée dans le fruit. Lors de ces mouvements, lorsque le papillon retire sa trompe, toute les dents (c) latérales et dorsales, se redressent, prennent appui sur les parois des cupules où elles se trouvent logées et s'opposent ainsi au mouvement en déchirant les cellules du fruit ; le jus qui s'en écoule est alors aspiré par le canal de la trompe (o). En recourbant plus ou moins sa trompe à l'intérieur du fruit, le papillon peut, en ne se servant que d'un seul trou, exploiter un volume conique du fruit beaucoup plus important que ne le laisse supposer le petit trou pratiqué dans la peau et la longueur et le volume de sa trompe. Ainsi, bien que ne présentant que quelques trous, il peut paraître surprenant qu'une orange puisse être presque complètement vidée de son jus.

Lorsque les papillons sont posés et enfoncent leur trompe, parfois toute entière, à l'intérieur du fruit, il peut sembler facile de les capturer. Cela est vrai pour les espèces comme *Serrodus partita* ou les divers *Anua*, mais *Othreis fullonia* et *Othreis materna*, comme *Eumaenas salamina*, restent très difficiles à capturer de la sorte et sont capables de retirer très rapidement leur trompe du trou de piqûre et de s'envoler aussitôt.

1.3. Fruits piqués par l'imago

Dans la majorité des cas, lorsque *Othreis fullonia* est incriminé dans les dégâts sur fruits, ce sont les agrumes qui sont cités. Mais un très grand nombre d'autres espèces de fruits, tropicaux ou de zones tempérées, peuvent aussi être attaqués, pourvu qu'ils soient succulents, la saveur sucrée ne constituant pas une condition nécessaire pour que le fruit soit piqué. Ainsi, les fruits cultivés peuvent être piqués avant leur maturité et tous les fruits sauvages qui répondent aux conditions précédentes.

La liste des fruits pouvant servir de nourriture à *Othreis fullonia* est de la sorte presque illimitée, car elle peut englober toutes les espèces botaniques dont les fruits sont des baies ou des drupes de l'aire de répartition du ravageur, c'est-à-dire les îles du Pacifique, l'Australie, le sud-est asiatique et l'Afrique. Ainsi, nous avons pu observer en Nouvelle-Calédonie le ravageur sur les fruits d'un *Ficus* sp. de forêt, et Hargreaves (1931) cite les fruits d'une Rhizophoracée : *Anisophylla laurina* R. Br., en Sierra Leone.

Othreis pique les fruits à toute heure de la nuit ; une heure après le coucher du soleil, on peut déjà l'observer sur fruits à l'aide d'une lampe ; ses yeux brillent comme deux perles brunes et sont d'abord les premiers aperçus. Il vole encore après minuit et Golding (1945) le signale toujours, sur pamplemousse,

à cinq heure du matin. Comme cette noctuelle n'a pas été attirée par nos divers pièges lumineux, il nous fut difficile de faire une étude statistique précise sur sa période de vol nocturne et de prise de nourriture.

En ce qui concerne les fruits cultivés, nous avons dressé une liste à la lumière de nos propres observations en Nouvelle-Calédonie et de la bibliographie. De nombreux fruits sont constamment cités par les auteurs en diverses régions du monde, aussi n'avons-nous conservé que la référence la plus ancienne.

Les fruits des espèces botaniques marquées d'un astérique sont piqués par *Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie et aux îles Loyauté, certains très exceptionnellement.

TABLEAU 1 - Fruits piqués par *Othreis*

Fruits piqués	Famille botanique	Noms vulgaires	Premières références
* <i>Citrus aurantium</i> L. var <i>sinensis</i> Engl.	Rutacées	Oranges	Thozet (1869)
* <i>Citrus nobilis</i> Lour.	Rutacées	Mandarines	Hargreaves (1936)
<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Rutacées	Tangerines	Tryon (1924)
* <i>Citrus grandis</i> Osbeck	Rutacées	Pamplemousses	Hargreaves (1936)
* <i>Citrus medica</i> L. var limon Lour.	Rutacées	Citrons	Cotterell (1940)
<i>Citrus limonum</i> Risso	Rutacées	Limon doux	Hargreaves (1936)
<i>Citrus aurantium</i> L.	Rutacées	Oranges amères	Cotterell (1940)
* <i>Anona muricata</i> L.	Anonacées	Corossols	Weddell (1944)
<i>Averrhoa</i> sp.	Oxalidacées	Caramboles	Cotterell (1940)
* <i>Anona squamosa</i> L.	Anonacées	Pommes cannelle	Veitch (1931)
* <i>Psidium guayava</i> L.	Myrtacées	Goyaves	Lever (1941)
* <i>Eugenia jambolana</i> Lamk	Myrtacées	Jamelongues (Pl. 2, ph. 5)	Cochereau (1969)
* <i>Mangifera indica</i> L.	Anacardiées	Mangues	Tryon (1924)
<i>Anacardium occidentale</i> L.	Anacardiées	Noix d'acajou	Hargreaves (1931)
* <i>Artocarpus incisa</i> L.	Moracées	Bread fruit	Hargreaves (1936)
<i>Artocarpus integrifolia</i> L.	Moracées	Jacquier	Hargreaves (1936)
<i>Ficus edulis</i> Bur.	Moracées	Figues	Hargreaves (1936)
* <i>Ficus</i> sp.	Moracées	Figues sauvages	Cochereau (1969)
* <i>Ananas comosus</i> L.	Bromeliacées	Ananas	Weddell (1944)
* <i>Carica papaya</i> L.	Caricacées	Papayes	Smith (1937)

Fruits piqués	Famille botanique	Noms vulgaires	Premières références
* <i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.	Solanées	Tomates	Anonyme (1935) (Madras)
<i>Capsicum annuum</i> L.	Solanées	Poivrons	Cochereau (1965)
* <i>Cucumis melo</i> L.	Cucurbitacées	Melons	Cochereau (1969)
<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	Cucurbitacées	Pastèques	Veitch (1929)
* <i>Nephelium litchi</i> Cambers	Sapindacées	Letchis	Hargreaves (1936)
* <i>Musa paradisiaca</i> L. var <i>sapientium</i> Kuntz	Musacées	Bananes	Tryon (1924)
<i>Passiflora quadrangularis</i> L.	Passifloracées	Bardadines	Cochereau (1965)
<i>Opuntia</i> sp.	Cactacées	Cactus	Cotterell (1940)
* <i>Coffea arabica</i> L.	Rubiacées	Cerises du Caféier	Cohic (1958)
* <i>Persica vulgaris</i> L.	Rosacées	Pêches	Weddell (1944)
<i>Prunus persica</i> Stokes (mutation)	Rosacées	Nectarines	Hargreaves (1936)

Il y a parfois opposition entre certains auteurs, les uns affirmant que *Othreis* ne pique pas les citrons et les oranges amères, d'autres soutenant le contraire. En Nouvelle-Calédonie, en général, les citrons comme le pamplemousse ne sont pas piqués par *Othreis*. Cependant, certaines années, il peut arriver que des dégâts soient constatés sur ces fruits ; ce sont alors des années où le papillon pullule et tous les fruits disponibles lui sont alors bons. De même, d'autres fruits ne sont piqués qu'en période de pullulation, comme les tomates, même vertes, les poivrons, les melons, les papayes, les bananes ou les fruits de l'arbre à pain, ces derniers très exceptionnellement.

De la même façon, les oranges ou les mandarines encore vertes et très acides seront piquées si les populations du ravageur deviennent importantes avant la maturité de ces fruits : toute nourriture disponible convient alors. D'autre part, si le ravageur se trouve en faible nombre et peut faire un choix, on constate une préférence pour certains fruits. En Nouvelle-Calédonie, si les oranges sont d'abord plus piquées parce qu'elles arrivent les premières à maturité (avril), il est indéniable que lorsque les mandarines parviennent elles aussi à maturité, le papillon passe de préférence sur ces fruits et délaisse les oranges tardives. Les goyaves sont elles aussi très appréciées. Tous les autres fruits cités sont en définitive peu visités, s'il n'y a pas pullulation, sauf, peut-être, les melons et les pommes-cannelle sur l'île Lifou, et les tomates en régions maraîchères où les agrumes manquent.

Si l'orange piquée est encore verte, il se produit au bout de trois jours un jaunissement prématuré à partir du point de piqûre, lequel s'étend progressivement, tandis que la pourriture s'installe dans le fruit autour de ce point à la

suite de l'inoculation de spores de champignons divers. Le fruit dégage alors une odeur pénétrante qui attire les papillons ; il tombe au sol dans la semaine qui suit et finit d'y pourrir. Cependant, un fruit encore sur l'arbre peut être piqué un grand nombre de fois ; nous avons ainsi pu dénombrer 48 trous de piqûre sur une goyave. La goyave piquée et infestée prend une teinte livide et se momifie souvent sur l'arbre (Pl. 2, ph. 4).

Si en Afrique (Hargreaves, 1936) un grand nombre de champignons ont été trouvés dans les fruits piqués, en particulier plusieurs *Fusarium*, un *Colletotrichum*, un *Saccharomyces* ou un *Candida*, associés à *Oospora citri aurantii* Ferraris, Dadant (1953) a montré sans équivoque, en isolant des cultures pures, que c'est bien ce dernier champignon qui provoque, seul, en Nouvelle-Calédonie tous les dégâts caractéristiques ; Muller (1939) avait, auparavant, signalé à *buitenzorg* l'association de ce champignon avec *Othreis fullonia*. Le champignon, très répandu sur les fruits dans la nature, est voisin de *Oospora lactis*, mais il s'en distingue par le fait qu'il ne peut acidifier le lait ; c'est l'agent du "sour rot" des agrumes ; Dadant a obtenu sa culture sur gélose glycosée et a déterminé ses caractères cultureux et microscopiques.

Dans la nature, la moisissure se présente sous la forme d'une tache verdâtre développée autour du point de piqûre (Pl. 2, ph. 2), de consistance très molle et qui atteint deux ou trois centimètres de diamètre le cinquième jour, lorsque la chute du fruit survient. Une tache livide apparaît au pôle apical du fruit, ce dernier se liquéfie en dégageant une odeur piquante ; au dixième jour il s'affaisse complètement et coule, tandis que les fructifications du champignon le recouvrent.

Othreis fullonia est un vecteur actif d'*Oospora* dans la nature, car des trompes prélevées sur des noctuelles capturées dans la nature, puis placées sur gélose glycosée, donnent naissance à des cultures caractéristiques d'*Oospora* ; le canal alimentaire des noctuelles contient donc des spores d'*Oospora*, que le ravageur peut ainsi injecter lors d'une prise de nourriture dans un fruit sain. Il est cependant très concevable qu'un autre mode de contamination du fruit piqué puisse survenir dans la nature. En effet, lorsque *Othreis* éclôt, sa trompe ne contient pas de spores d'*Oospora* ; le papillon n'infeste donc pas le premier fruit qu'il pique. Cependant, il peut s'y infester si le fruit est déjà contaminé par le champignon ; la noctuelle devient alors un vecteur actif contaminant le ou les fruits qu'elle piquera par la suite. D'autre part, même si la trompe du papillon ne contient pas de spores de champignon, le trou de piqûre ménagé dans les tissus du fruit constitue une porte d'entrée idéale aux germinations des spores d'*Oospora*, toujours très répandues et communes sur l'épiderme de nombreux fruits tropicaux. Ces spores peuvent aussi être transportées par les noctuelles, sur leurs tarsi ou leurs soies abdominales surtout, ou bien par le vent. Enfin, toutes les noctuelles commensales, souvent très communes la nuit sur les fruits piqués, jouent sans nul doute un rôle important dans la dissémination des spores d'*Oospora* sur les fruits piqués.

Plusieurs auteurs, dont Hargreaves, ont mené des expérimentations en piquant des fruits au moyen d'épingles stériles, de façon à différencier l'action

mécanique de la piqûre de l'action secondaire due aux moisissures. En certaines circonstances, le fruit peut former un liège cicatriciel à l'endroit de la piqûre. Mais il leur est difficile de conclure car les spores d'*Oospora* se trouvent naturellement dans l'atmosphère du verger et sur l'épiderme des fruits et l'on n'est jamais assuré que la piqûre d'épingle reste aseptique.

La chute relativement rapide du fruit piqué est explicable par le fait que le champignon une fois inoculé dans le fruit progresse très rapidement dans les tissus spongieux de l'écorce de l'orange jusqu'au point d'attache du pétiole qui se dessèche aussitôt ; le champignon peut aussi gagner le centre du fruit, en passant entre les quartiers de l'orange, et de là parvenir encore au pétiole.

1.4. Dégâts en Nouvelle-Calédonie et en d'autres archipels du Pacifique (Pl. 2, ph. 3).

En année normale, les dégâts d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie sont insignifiants et inférieurs en importance à ceux que l'on peut attribuer sur agrumes, aux oiseaux comme les pigeons "notous", (*Ducula goliath*, Columbidés) et les chauve souris frugivores ou "roussettes" (*Pteropus ornatus* Gray, Chéiroptères). Sur un petit verger de mandariniers et d'orangers établi dans une caféière et sous ombrage d'*Albizzia lebbek* L. (Benth.) (Légumineuses), donc en conditions habituelles de culture pour la Nouvelle-Calédonie, nous avons tenté d'évaluer la part des dégâts attribuables à *Othreis* sur toute la récolte d'une année moyenne (1968) : les pertes ne dépassent pas 4 %. Ce qui prouve le rôle efficace joué par le complexe parasitaire naturel dans le milieu néo-calédonien, puisque, lorsque ce dernier est pris de vitesse par les pullulations, les dégâts peuvent atteindre dans le même verger 95 % de la récolte (1969). Des estimations globales, fournies par le service local de l'Agriculture, concernent des localités de la côte Est de l'île pour l'année 1964, autre année de pullulation :

TABLEAU 2 — Dégâts d'*Othreis* en Nouvelle-Calédonie.

Localités	ORANGES		MANDARINES	
	Année moyenne	1964	Année moyenne	1964
HOUAILOU	420 t	130 t	450 t	100 t
PONERIHOUEN	40 t	10 t	60 t	8 t
POINDIMIE	20 t	5 t	25 t	3 t
HIENGHENE	150 t	0	100 t	0
TOUHO	665 t	145 t	655 t	111 t

Si l'on considère que la production aurait été, en 1964, sans *Othreis*, du même ordre de grandeur qu'en année moyenne, on peut donc évaluer les pertes

entre 70 % et 100 % selon les régions, avec une moyenne de 80 % . Des dégâts d'*Othreis* de cette importance sont signalés sur toutes sortes de fruits en Afrique Centrale, en Inde, à Ceylan, en Australie et dans les îles du Pacifique. La totalité de la récolte de tomates a été perdue en 1969 à l'île Lifou ; il en a été de même aux Samoa américaines en 1961 (Comstock, 1963) et en 1973 (Swan, comm. pers). Les années de pullulations observées dans les îles du Pacifique, et les références, sont rassemblées dans le tableau général suivant :

TABLEAU 3 — Années de pullulations d'*Othreis* dans les archipels du Pacifique.

Archipels	Années de pullulations	Références	
Nouvelle-Calédonie (et îles Loyauté)	1931	Risbec (1942)	
	1958	Cohic (1958)	
	1964	Cochereau (1965)	
	1969	Cochereau (1969)	
Nouvelles-Hébrides :			
	Anatom	1953	Cohic (1953)
	Santo	1964	Steven (1964, comm. pers.)
Ambrym, Mallicolo et Pentecôte	1965	Cochereau (1965)	
Fiji :			
	Taveuni	1931	Simmonds (1932)
Viti Levu	1941	Lever (1941)	
Tahiti :			
	Moorea	1969	Nardi (1969, comm. pers.)
Samoa américaines	1961	Comstock (1963)	
	1973	Swan (1973, comm. pers.)	
Samoa occidentales	1927	Hopkins (1927)	

Il est assez curieux de constater, qu'au moins pour des archipels relativement proches les uns des autres dans le sud-ouest Pacifique, comme les îles Fiji, la Nouvelle-Calédonie et les Nouvelles-Hébrides, on a observé des pullulations d'*Othreis* en 1931 dans les deux premiers archipels et en 1964 dans les deux derniers. En outre, en 1931, au Queensland, Veitch signalait aussi des pullulations de ce ravageur. Ces années 1931 et 1964 furent des années particulièrement sèches dans le sud-ouest Pacifique et nous analysons par la suite le rôle de ce facteur abiotique dans le déclenchement des pullulations. Un tel processus est à rapprocher des pullulations périodiques de pyrales et de noctuelles sur pâturages signalées aux Nouvelles-Hébrides (1965, 1972), aux îles Fiji (Lever, 1969) et en Nouvelle-Calédonie, où nous avons assisté en 1969 à des pullulations simultanées d'*Othreis* et de pyrales sur pâturages.

2. LES PLANTES-HOTES DES CHENILLES D'*OTHREIS FULLONIA*

2.1. Brève revue des plantes-hôtes signalées dans le monde

Il est intéressant de constater qu'aussi bien en Australie qu'en Asie et Afrique centrale, les chenilles ont été observées sur plusieurs espèces de lianes appartenant à la même famille des Ménispermacées, ce qui semble indiquer qu'*Othreis* est, à l'origine, inféodée à cette famille botanique. Par contre, dans les archipels du Pacifique, *Othreis* se développe sur des légumineuses arborescentes du genre *Erythrina* et, en Afrique du sud, peut-être sur *Excoecaria* (Euphorbiacées). Il est possible qu'*Othreis fullonia* se soit secondairement adapté sur *Excoecaria* en Afrique du sud et sur *Erythrina* dans le Pacifique et que l'aire d'origine du papillon exclut ces deux régions. Cependant, les possibilités de déplacement de cette grosse Noctuelle à vol puissant ont pu l'autoriser à s'étendre de proche en proche, à partir de son aire d'origine, sur une grande partie des régions tropicales du globe, sauf en Amérique.

Ainsi, le genre *Excoecaria* hébergerait *Othreis fullonia* en Afrique du Sud (Hargreaves, 1936). Nous en doutons beaucoup ; cependant, ce genre d'Euphorbiacées existe en Nouvelle-Calédonie et les arbres de l'espèce *Excoecaria agallocha* L. y sont certaines années complètement défoliés, non pas par les chenilles d'*Othreis fullonia*, qui néanmoins pullulent par ailleurs, mais par celles d'une autre Noctuelle *Catocalinae* : *Achaea janata* L.

Le genre *Erythrina*, sur lequel se développe *Othreis* dans le Pacifique, est répandu en Australie, en Asie, en Afrique et en Amérique (Neal, 1965). Et pourtant, ce genre n'est jamais signalé, dans les trois premières régions où le ravageur existe, comme plante-hôte des chenilles d'*Othreis fullonia*. Il comprend plus de 100 espèces d'arbres, d'arbustes et quelques herbes des régions tropicales du monde ; souvent ces plantes sont épineuses — on retrouve quelques épines courtes et noires sur les espèces néo-calédoniennes — elles possèdent des feuilles à trois folioles, des fleurs souvent rouges et des gousses allongées. Elles sont souvent utilisées pour ombrager le caféier, mais aussi comme plante d'ornement.

2.2. Les plantes-hôtes d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie

Trois arbres de taille parfois respectable sont les plantes-hôtes habituelles des chenilles d'*Othreis* en Nouvelle-Calédonie. Ce sont des Papilionacées du genre *Erythrina*, soit *E. fusca*, *E. variegata* var. *fastigiata* et *E. variegata* var. *orientalis*. Une autre érythrine ornementale, très proche de la dernière espèce, mais dont l'origine est peut-être Pacifique, aux feuilles panachées de jaune le long des nervures, rarement plantée dans les jardins, (*E. parcelli* Hort.) porte parfois des chenilles d'*Othreis*, ainsi qu'une plante sauvage de montagne, que nous pensons être la plante-hôte originelle de ce ravageur : *Stephania forsteri* A. Gray (Ménispermacées) (Pl. 5, ph. 1).

Le problème *Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie nous semble lié intimement à la multiplication par l'homme de ces plantes-hôtes secondaires, les Erythrines, dont les très importants peuplements permettent, lorsque les conditions sont favorables, le développement de très fortes populations de noctuelles. Dès le début du siècle, la culture du caféier a été entreprise sur l'île, et c'est pour ombrager cette plante que tant d'érythrines ont été plantées en Nouvelle-Calédonie.

La systématique des Erythrines est un sujet difficile et, en Nouvelle-Calédonie, elle reste encore obscure. C'est pourquoi il nous a semblé utile, en attendant une étude botanique approfondie de ces arbres pourtant très répandus, de bien définir les espèces auxquelles nous avons affaire. En cela, nous avons été aidé par M. N. Wills qui s'occupe du Centre de Recherches sur les Erythrines de Rochedale près de Brisbane (Queensland), que nous avons visité lors d'un stage en Australie.

Les trois espèces suivantes constituent les plantes-hôtes courantes d'*Othreis fullonia* sur l'île.

Erythrina fusca Lour (= *ovalifolia*) est un grand arbre à port de chêne (Pl. 4, ph. 1), appelé "piquant" en Nouvelle-Calédonie, à cause de ses épines courtes ; beaucoup ont été plantés par boutures en diverses situations, soit pour ombrager des caféières, qui parfois sont maintenant disparues alors que les "piquants" subsistent, soit en bordure de route, soit dans les terrains marécageux de la côte ouest pour assécher le sol, soit dans les pâturages pour donner de l'ombre au bétail. D'importants peuplements de "piquants" s'étendent autour de toutes les agglomérations des plaines côtières de l'Ouest calédonien (La Foa, Moindou, Bourail etc. . . .) mais aussi sur la côte est (Canala, Houailou, Ponérihouen). Son bois est très cassant, ce qui fait que cet arbre est très sensible aux cyclones ; ses branches tombent alors sur les caféiers et les endommagent. Le "piquant" présente une abondante frondaison toujours fournie.

Erythrina variegata L. var. *fastigiata* Guillaumin est un arbre à port de peuplier, d'où son nom local de "peuplier canaque" (Pl. 4, ph. 3 à 5). Il est commun à Nouméa et dans les villages, où il sert de haies, de brise-vent, d'ornement le long des allées et de poteaux de clôture, imputrescibles puisque vivants ; son écorce est aussi utilisée dans la pharmacopée indigène, ce qui explique qu'on le rencontre souvent dans les tribus ou dans les lieux anciennement habités. Il suffit d'enterrer des morceaux de branches en guise de boutures pour obtenir une haie ; cet arbre est ainsi préféré à d'autres essences, plus jolies mais plus exigeantes, et se trouve multiplié de plus en plus, en particulier dans les nouveaux lotissements autour de Nouméa. Le "peuplier" perd ses feuilles en saison fraîche (août-septembre).

Erythrina variegata L. var. *orientalis* (ou *indica*) est, comme le "piquant", un grand arbre au port majestueux et peut atteindre une taille respectable ; c'est "l'Erythrine à feuilles rondes" (Pl. 4, ph. 2). Il est répandu de l'Inde à la Polynésie. On le rencontre parfois en bordure de mer, mais surtout en endroits marécageux et le long des rivières, où des branches cassées par le vent et emportées par les eaux prennent rapidement racines. Sur la côte ouest cet arbre

est relativement rare, mais sur la côte est, particulièrement dans la région de Touho, il a été multiplié par milliers pour ombrager les caféiers. Cette variété perd aussi ses feuilles en saison fraîche (Pl. 8, ph. 6).

La feuille des Erythrines est composée de trois folioles ; les folioles des deux variétés d'*Erythrina variegata* sont grandes et leurs tissus tendres, tandis que la feuille du "piquant", plus petite, est composée de trois folioles étroites et allongées, aux tissus coriaces dès que la feuille est adulte. Néanmoins, lorsque la feuille est jeune, ces trois plantes conviennent toutes parfaitement au développement d'*Othreis*.

En temps normal, une grande quantité de nourriture et ainsi toujours disponible pour les chenilles d'*Othreis* dans le milieu néo-calédonien. Un facteur de réduction des pontes et des larves peut résider dans le fait que les deux variétés d'*E. variegata* perdent leurs feuilles à la saison fraîche (août-septembre) ; mais cela se produit au moment où les populations d'*Othreis* sont au plus bas, tandis qu'*E. fusca* conserve ses feuilles. Par contre, la fragilité du bois d'*E. fusca* fait qu'un coup de vent ou un cyclone, indépendamment d'autres effets mécaniques sur la frondaison et la faune qui l'habite, casse un grand nombre de branches et par suite supprime une partie de la population d'œufs et de chenilles d'*Othreis*.

2.3. Observations et hypothèses sur le mécanisme allotrophique.

Il est en général admis que les évocateurs qui interviennent dans les séquences du comportement du phytophage se déplaçant à la recherche d'une plate-hôte pour pondre, sont d'ordre très varié. L'odorat, la vue et les sensations tactiles sont les sens les plus sollicités par le milieu environnant.

Sans chercher ce qui incite la femelle d'*Othreis* à pondre sur les érythrines, nous pouvons nous placer dans le cas où la femelle a trouvé une plante-hôte adéquate qui déclenche le réflexe de ponte. A la lumière de nombreuses observations, parfois fortuites, que nous avons effectuées dans la nature, il apparaît qu'il existe naturellement de la part d'*Othreis* une très grande variété d'essais de nouvelles plantes-hôtes, le plus souvent suivis d'échecs. En effet, il nous est souvent arrivé d'observer des œufs d'*Othreis* déposés sur des feuilles d'autres plantes se trouvant à proximité immédiate de feuilles d'érythrines. Cela se rencontre parfois lorsque les branches d'une érythrine peuvent se trouver mêlées aux branches d'une autre essence, mais très souvent lorsque des boutures de "peuplier" sont plantées pour faire une haie, parmi toutes sortes d'autres espèces botaniques de familles les plus variées (Pl. 4, ph. 3).

Une dizaine de familles botaniques fournissent un ou plusieurs genres susceptibles de recevoir des œufs d'*Othreis*, lorsqu'ils se trouvent à proximité d'érythrines. Ce sont les familles suivantes : Graminées, Zingibéracées, Crasulacées, Passifloracées, Nyctaginacées, Euphorbiacées, Myrtacées, Composées, Araliacées et Légumineuses. Ce cas s'est ainsi présenté en cinq des vingt quatre biotopes que nous avons choisis pour notre étude. De plus, les parasites et pré-

TABLEAU 4 — Ponte d'*Othreis* sur des plantes autres que les érythrinae

Dates des observations	Numéros des biotopes	Plantes	Familles	Nombre d'œufs				Sommes de tous les œufs trouvés à proximité sur Erythrinae
				F*	P	B	M	
15.4.68	9	<i>Panicum maximum</i> Jacq.	(Graminées)	0	7	0	0	5
14.5.68	9	<i>Psidium guayava</i> L.	(myrtacées)	0	1	0	0	5
14.5.68	12	<i>Bryophyllum pinnatum</i> (Lam.) Kutz		0	1	0	7	78
18.6.68	8	<i>Passiflora edulis</i> L.	(Passifloracées)	1	2	0	0	6
18.6.68	10	<i>Datura arborea</i> L.	(Solanées)	1	0	0	0	0
21.6.68	12	<i>Curcuma longa</i> L.	(Zingibéracées)	0	1	0	0	62
24.7.68	8	<i>Mirabilis jalappa</i> L.	(Nyctaginacées)	1	0	0	0	1
24.7.68	8	<i>Croton tiglium</i> L.	(Euphorbiacées)	0	1	0	0	0
24.7.68	9	<i>Psidium guayava</i> L.	(Myrtacées)	1	6	0	0	11
24.7.68	9	<i>Ageratum conyzoides</i> L.	(Composées)	0	3	0	0	11
24.7.68	10	<i>Psidium guayava</i> L.	(Myrtacées)	1	0	0	0	9
10.3.69	8	divers	(Graminées)	0	17	0	0	5
3.4.69	8	<i>Polyscias pinnata</i> Forster	(Araliacées)	0	0	10	0	113
3.4.69	9	divers	(Graminées)	12	3	0	0	21
15.4.69	12	<i>Curcuma longa</i> L.	(Zingibéracées)	17	17	0	0	472
9.5.69	12	<i>Curcuma longa</i> L.	(Zingibéracées)	7	7	1	0	509
9.5.69	12	<i>Bryophyllum pinnatum</i> (Lam.) Kutz	(Crassulacées)	1	3	0	1	509
9.5.69	12	divers	(Graminées)	1	0	0	0	509
3.7.69	14	divers	(Graminées)	9	0	0	0	443
mai-juin 70		<i>Vigna sp.</i>	(Légumineuses)	29	8	14	8	146
TOTAUX.....				81	77	25	16	1768

* F signifie : œufs fraîchement pondus ; P : œufs parasités par *Ooencyrtus* sp. B : œufs mangés par un prédateur ; M : œufs atteints de mycose à *Fusarium*.

dateurs d'œufs visitaient également ces plantes et jouaient pleinement leur rôle, bien que 0,2 % environ de tous les œufs répertoriés y aient été déposés. Cependant, surtout en période de faibles populations, ce pourcentage peut atteindre des valeurs beaucoup plus fortes. Par deux fois, au moment des fortes pullulations d'*Othreis* de l'année 1969, nous avons observé (biotope 12) des chenilles du 1er stade ainsi que des œufs pondus, non isolément, mais en ooplaques de 12 à 7 œufs, sur *Curcuma longa* L. (Zingibéracées), alors que près de 500 œufs étaient pondus sur l'érythrine voisine se trouvant à 50 cm environ ; la jeune chenille éclosante ne survit pas sur *Curcuma longa*.

Othreis fullonia présente constamment dans tous les milieux naturels ce comportement de ponte sur des plantes autres que ses plantes-hôtes normales, simplement parce que les premières poussent à proximité des secondes. Ce phénomène est sans doute intervenu pour permettre à ce ravageur de se développer sur des plantes autres que les Ménispermacées, à la suite de nombreux essais de ponte, puis d'essais de prises de nourriture de la part des jeunes chenilles ; cela suggère aussi que l'odeur de la plante-hôte joue un rôle plus important que sa morphologie foliaire, au moment de la ponte du papillon. L'association d'une liane et de ses nombreux supports possibles peut ainsi fournir une infinité de possibilités d'essais. Ce processus a pu se produire avec des lianes et des érythrinae plantées dans les milieux les plus variés de Nouvelle-Calédonie, en particulier en montagne. Cette hypothèse est étayée par une observation faite dans des circonstances analogues, mais où les œufs et les chenilles d'*Othreis*, inversement, se trouvaient sur les feuilles d'une légumineuse volubile du genre *Vigna* entièrement mélangées à des feuilles d'érythrine-peuplier (Pl. 5, ph. 2).

Othreis déposait ses œufs sur les feuilles de *Vigna* et des chenilles des premier et second stades y prélevaient leur nourriture ; mais le ravageur ne semble pas s'y développer complètement dans la nature, car, ayant le choix entre les deux plantes, les chenilles âgées se trouvaient toutes sur érythrine. Ces deux plantes appartiennent à la même famille botanique et leurs folioles présentent à peu près le même aspect. Il est probable, qu'au moment de la ponte, *Othreis* femelle ne distingue pas la feuille de *Vigna* de celle de l'érythrine placée à côté. L'action des parasites et des prédateurs était identique sur ces deux différents supports. Enfin, *Othreis* ne pond pas sur *Vigna* lorsque cette plante est isolée ou associée à des plantes autres que les érythrinae.

Ces observations sont à rapprocher de celles de Straatman (1962) qui a observé en Australie deux lépidoptères qui se développent sur des aristoloches indigènes, mais pondent sur une aristolochie introduite sans que leurs chenilles puissent s'y développer.

Othreis fullonia semble bien être une espèce d'origine indo-malaise qui a pu rayonner, très anciennement, grâce à ses vols migratoires, à partir de l'ancien centre de dispersion néo-guinéen, sur l'Australie et les archipels du Pacifique, dont la Nouvelle-Calédonie. En Asie, comme en Australie, les plantes-hôtes d'*Othreis fullonia* se recrutent uniquement dans la famille des Ménispermacées. Cependant, il est étrange de constater que ce n'est qu'en Nouvelle-Calédonie, dans les archipels du Pacifique et en Nouvelle-Guinée que les érythrinae, pourtant d'origine asiatique comme *Othreis*, sont citées comme plantes-hôtes de ce ravageur. En outre, nous avons trouvé en Nouvelle-Calédonie une espèce de Ménispermacée sur laquelle *Othreis fullonia* vient pondre spontanément et où la chenille se développe complètement. Par contre, en Asie et en Australie, les érythrinae ne sont jamais des plantes-hôtes d'*Othreis*.

Cette Ménispermacée est *Stephania forsteri* A. Gray (Pl. 5, ph. 1) ; c'est une liane et est sans doute la plante-hôte originelle d'*Othreis*, celle sur laquelle se développait ce ravageur en Nouvelle-Calédonie avant l'installation massive des érythrinae par l'homme.

Mais comment le ravageur a-t-il pu "passer" de *Stephania* sur les érythrinae, d'une liane Ménispermacée sur un arbre Légumineuse ?

L'observation présente pourrait apporter une explication, puisqu'on peut observer, actuellement, un phénomène inverse, toujours par l'intermédiaire d'une liane : le papillon pond naturellement sur les folioles d'une liane (*Vigna*), légumineuse intimement mêlée aux folioles de sa plante-hôte maintenant habituelle (l'érythrine), et les jeunes chenilles se nourrissent de cette liane. Lorsque les érythrinae ont été introduites sur l'île, dans les temps historiques pour le "piquant" et l'érythrine à feuilles rondes, et dans les temps préhistoriques pour le "peuplier-canaque", *Othreis* ne devait se développer que sur la liane *Stephania*, qui devait alors être plus commune et plus répandue qu'actuellement. Cette liane a pu s'installer sur les érythrinae, en particulier sur les "peupliers", et le ravageur a ainsi pu pondre sur ces plantes-hôtes nouvelles, mêlées à sa plante-hôte originelle, et les chenilles du ravageur ont pu s'en accommoder.

Actuellement, la masse des érythrinae s'est développée considérablement dans le milieu néo-calédonien, favorisant lorsque les conditions climatiques deviennent propices, des pullulations d'*Othreis* extrêmement importantes. La pression biologique des populations du ravageur, développées principalement sur les forêts d'érythrinae, agissent également sur la liane *Stephania* dont la résistance biologique est bien plus faible que celle d'un arbre ; ce qui fait que cette liane s'est faite de plus en plus rare ; les comptes rendus de collectes botaniques du siècle dernier le prouvent, comme les difficultés que l'on rencontre actuellement à retrouver cette plante dans la nature.

Enfin, le fait que les Ménispermacées soient des lianes constitue un facteur supplémentaire allant dans le même sens que les grandes possibilités de recherches et d'adaptation qu'*Othreis fullonia* semble présenter vis-à-vis de nouvelles plantes-hôtes potentiellement adéquates. Cette plasticité génétique doit se trouver en relation avec les mœurs migratoires du ravageur et ses grandes facilités de dispersion, comme avec ses possibilités d'adaptation à des milieux nouveaux.

Pour d'autres archipels de l'est Pacifique, à faune beaucoup plus récente et au milieu plus pauvre, il est probable que les souches colonisatrices d'*Othreis* sont issues d'une "race phytophage" déjà multipliée sur érythrinae dans les archipels voisins. Ce changement de plante-hôte en milieu insulaire peut ainsi présenter une grande importance dans l'évolution de l'espèce et l'individualisation de races allotropes, selon une dérive génétique à partir d'un génotype normalement polymorphe, comme l'ont déjà signalé Dethier (1954) et Wilson (1965), à propos de l'utilisation par des insectes indigènes de sources de nourriture introduite. L'allotrophie n'est pas rare dans le cas de plantes cultivées, qui deviennent quelque temps seulement après leur introduction dans une contrée, les hôtes principaux d'insectes indigènes.

Toutes ces considérations nous ont amené à nous procurer auprès de Mr. N.L. Wills, Directeur du Centre de Recherches sur les Erythrinae de Rochedale, Brisbane (Queensland), plusieurs clones d'érythrinae de provenances diverses

et nous les avons testés vis-à-vis de la souche d'*Othreis* de Nouvelle-Calédonie. Ces diverses espèces d'érythrines provenaient d'Australie, des îles Hawaï, d'Amérique, d'Afrique et d'Asie.

E. parcellii et *E. variegata* var. *orientalis* se trouvent en Nouvelle-Calédonie. Nous n'avons pu maintenir en végétation *E. glauca* (Guyane, Amérique centrale, Colombie), *E. speciosa* (Brésil) et *E. poeppigiana* (Amérique centrale, Colombie). Ce sont des espèces épineuses et sans doute xérophylls qu'il est très difficile de multiplier par bouture.

Ces clones ont été exposés pendant plus d'un an dans la nature à la ponte d'*Othreis* ; ni ponte ni chenilles n'y ont été remarquées, sauf sur les deux espèces *E. parcelli* et *E. variegata* var. *orientalis*, plantes-hôtes habituelles d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie, et il est normal qu'*Othreis* vienne pondre sur ces boutures.

Au laboratoire, le développement entier d'*Othreis*, par lots de 10 chenilles isolées, de l'éclosion de l'œuf à la sortie de l'imago, a été obtenu sur chacun de ces clones, si l'on fournit à la chenille des jeunes feuilles et des feuilles adultes. On observe une mortalité totale si l'on ne fournit que des vieilles feuilles aux chenilles dès leur éclosion ; mais ceci est également observé avec des vieilles feuilles d'érythrines de Nouvelle-Calédonie. La difficulté que doit rencontrer la jeune chenille pour entamer de ses mandibules les tissus lignifiés des vieilles feuilles n'est sans doute pas étrangère à cette mortalité.

Néanmoins, on rencontre aussi un autre facteur, avec ces clones étrangers, car les chenilles nourries de vieilles feuilles meurent souvent au 2^e stade, parfois au troisième, 4 à 10 jours après l'éclosion. D'autre part, des chenilles du quatrième stade nourries jusqu'alors d'*E. variegata* de Nouvelle-Calédonie, puis transportées sur vieilles feuilles de clones étrangers, montrent un développement plus lent, principalement sur *E. herbacea*, tandis que les deuxième et troisième stades sont sujets à une forte mortalité, principalement au stade chrysalide, et d'autant plus sur *E. berteriana*, puis *E. pallida* et *E. velutina*. Quoiqu'il en soit, *Othreis* peut parfaitement se développer dès le premier stade larvaire sur les jeunes feuilles des clones d'érythrines précités.

Nous n'avons observé qu'une légère augmentation du temps de développement des chenilles et de la durée de la chrysalidation, mais non significative, sauf avec *E. herbacea* sur laquelle le développement d'*Othreis*, de l'éclosion de l'œuf à l'imago, demande une dizaine de jours de plus, sur un total de 31 à 35 jours normalement.

En conclusion, bien que la femelle d'*Othreis* ne vienne pas spontanément déposer ses pontes sur ces érythrines étrangères, le développement des chenilles s'y déroule parfaitement sur feuilles adultes. Il serait, de plus, intéressant d'observer le comportement inverse d'une souche australienne d'*Othreis* vis-à-vis des érythrines néo-calédoniennes et d'utiliser, à l'occasion, un tel comportement dans la lutte contre *Othreis*.

Un autre aspect troublant de ce problème, et qui pourrait, éventuellement, être aussi utilisé dans la lutte contre ce ravageur, est la découverte récemment

faite au Japon que l'isoboldine, un constituant des feuilles de *Cocculus trilobus* — une Ménispermacée très proche de *Stephania forsteri* — est, à dose très faible, un inhibiteur de prise de nourriture pour les chenilles de diverses noctuelles, alors qu'un autre constituant, la cocculobidine, est un insecticide que l'on retrouve dans les feuilles d'érythrine. Que les diverses espèces d'érythrine que nous avons testées contiennent ces deux constituants, selon des concentrations variables, est très plausible ; ce qui aurait pour certaines d'entre elles un effet répulsif sur la femelle d'*Othreis* prête à pondre, jointé à une toxicité des feuilles pour les chenilles.

Ainsi, la multiplication des érythrine par l'homme en Nouvelle-Calédonie constitue le point le plus important des problèmes posés par ce ravageur des fruits.

Tous les moyens de lutte proposés ne résoudre pas à la base cet état de fait, puisqu'il s'amplifie d'une année sur l'autre, tandis que les pullulations réapparaissent sur ces arbres tous les cinq ans en moyenne.

3. DEVELOPPEMENT DU RAVAGEUR *OTHREIS FULLONIA*

3.1. *L'œuf d'Othreis et la ponte du ravageur*

A la ponte, l'œuf est de couleur jaune clair. De forme hémisphérique, il mesure 1 mm de diamètre environ sur 0,7 mm d'épaisseur et est collé au support par sa face inférieure plane. Le chorion est épais et finement réticulé d'un réseau d'hexagones.

En règle générale, l'œuf est pondu isolément à la face inférieure d'une foliole d'érythrine ; exceptionnellement, sur d'autres plantes, mais aussi parfois à la face supérieure de la foliole, et même sur l'écorce du tronc ou des branches.

En périodes de fortes populations surtout, *Othreis* dépose aussi ses œufs sous la forme d'ooplaques, de plusieurs centaines d'œufs parfois se présentant sur une seule épaisseur (Pl. 1, ph. 2).

Lors d'observations dans la nature durant la nuit, nous avons observé la femelle *Othreis* pondre selon ces deux modalités. Selon la première, elle volète de feuille en feuille et, recourbant l'extrémité de son abdomen devant elle durant une brève période de vol stationnaire, elle dépose un œuf à la face inférieure d'une foliole.

Dans l'autre cas, la femelle s'accroche à une feuille et dépose en quelques minutes un nombre important d'œufs, rangés les uns à côté des autres, de plusieurs centaines parfois.

Ponte sur la face supérieure des feuilles

Nous avons observé au total 241 œufs déposés à la face supérieure de feuilles, durant l'étude menée en 24 biotopes ; ce qui représente 0,4 % de la

population totale d'œufs (54 515) recensée durant cette période de 30 mois. Ce chiffre porte sur 21 observations, faites le plus souvent en période chaude, surtout en montagne. Dix huit observations concernent des œufs isolés, les trois autres des ooplaques (de 36, 69 et 119 œufs respectivement), déposées durant les pullulations de 1969.

Ponte sur l'écorce du tronc et des branches

En 330 observations, nous avons décompté au total 956 œufs déposés sur l'écorce du tronc et des branches ; ces observations ont été faites à toutes les époques de l'année, presque uniquement en montagne.

Nous avons relevé une population totale de 4 710 œufs sur l'ensemble des érythrines où des pontes sur les écorces se sont produites, soit 1 043 œufs (22,1 %) en temps normal, sur 2 ans, et 3 667 (77,9 %) en période de pullulation, sur 5 mois. D'autre part, sur un total de 956 œufs relevés sur les écorces, correspondent 285 œufs (29,8 %) en temps normal sur 2 ans et 671 œufs (70,2 %) en période de pullulation sur 5 mois.

Ainsi, ce mode de ponte n'est pas plus fréquent lorsque le ravageur pulule, bien que les œufs soient alors en plus grand nombre.

Etude des ooplaques

Pour dresser les histogrammes des ooplaques observées durant chacune des années qu'a duré notre étude, nous avons considéré avoir affaire à une ooplaque lorsque *plus de 5 œufs* ont été déposés côte à côte sur la foliole.

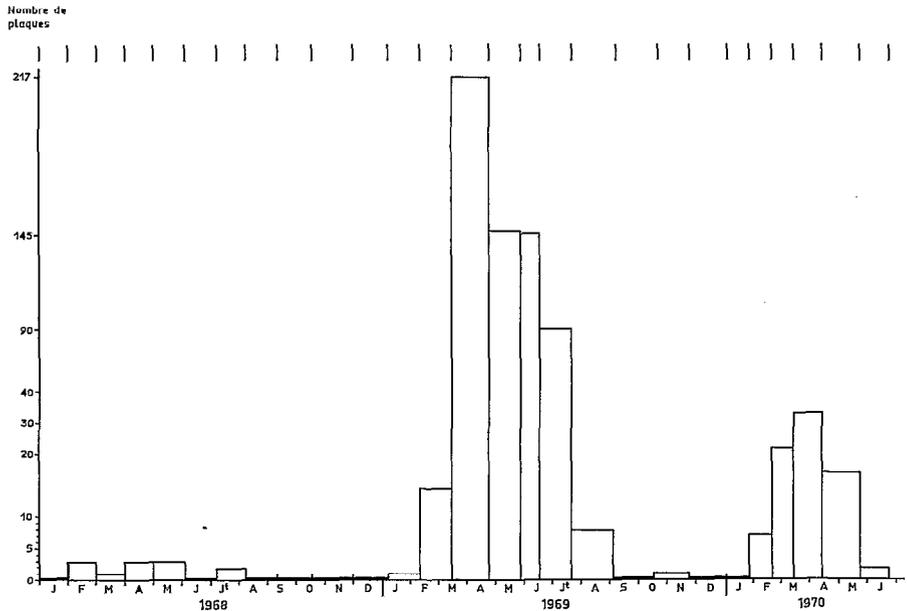


Fig. 1. — Ponte d'*Othreis*. Fluctuations du nombre des ooplaques.

La figure 1 montre que, de février à août 1969, un grand nombre d'oo-plaques a été relevé dans nos dénombrements. Celles-ci coïncident avec les pullulations du ravageur.

En 1970, on observe le même phénomène, mais plus atténué, de la même façon que les populations de 1970 furent plus faibles que celles de 1969.

Par contre, en 1968, nous n'avons observé qu'un très faible nombre d'oo-plaques, les populations du papillon restant dans le même temps très faibles.

Ainsi, en 1968, 13 ooplaques seulement ont été observées, avec une moyenne de 25 œufs par ooplaque.

Par contre, en 1969, sur l'ensemble de la gradation de pullulation (de février à août), pour 627 ooplaques observées, le nombre moyen d'œufs par ooplaque monte à 44 et l'ooplaque la plus fréquente est celle de 15 œufs. Comme le montre l'histogramme 2 presque toutes les pontes importantes furent déposées en début de gradation, à la fin du mois de mars et au début du mois d'avril ; l'ooplaque moyenne est alors de 58 œufs. Dans le même temps, l'ooplaque de 65 œufs est plus fréquente que celle de 25 œufs. Par la suite, en mai, le nombre des ooplaques est toujours aussi important, mais le nombre des œufs par ooplaque diminue, tandis que les pullulations se développent ; l'ooplaque moyenne se compose alors de 41 œufs et les ooplaques de 15 et 35 œufs sont les plus fréquentes.

Enfin, la gradation décline jusqu'en août, on rencontre de moins en moins d'oo-plaques, lors des dénombrements ; le nombre d'œufs par ooplaque descend à 31 et l'ooplaque la plus fréquente ne comporte plus que 8 œufs. On rencontre encore, néanmoins, quelques rares ooplaques importantes comportant entre 80 et 150 œufs. Toutes ces moyennes ont respectivement été obtenues, au cours de la gradation, sur 13 589 œufs (mars-avril), 6 148 œufs (mai) et 7 618 œufs (juin-août).

En 1970, le même phénomène est observable, et l'on trouve toujours une moyenne de 45 œufs par ooplaque sur l'ensemble de la gradation, l'ooplaque la plus fréquente étant encore composée de 15 œufs.

En outre, nous avons suivi, durant les 3 années, le pourcentage des œufs déposés sous forme d'oo-plaques, de février-mars à août-septembre, c'est-à-dire durant la période de gradation d'*Oithreis*.

TABLEAU 5 — Variations du pourcentage des œufs pondus en ooplaques

Comptages	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e
1968	25,1 % * 466	10 % 388	7,9 % 366	12,8 % 475	0 % 422	12,5 % 367	0 % 189
1969	40,4 % 1 847	86,5 % 14 910	60 % 9 707	56,5 % 8 768	49,6 % 5 360	37,3 % 799	0 % 252
1970	25,8 % 752	58 % 2 154	46,2 % 1 736	35,9 % 786	6 %		

* Ce second chiffre concerne le nombre d'œufs sur lequel le pourcentage correspondant a été calculé.

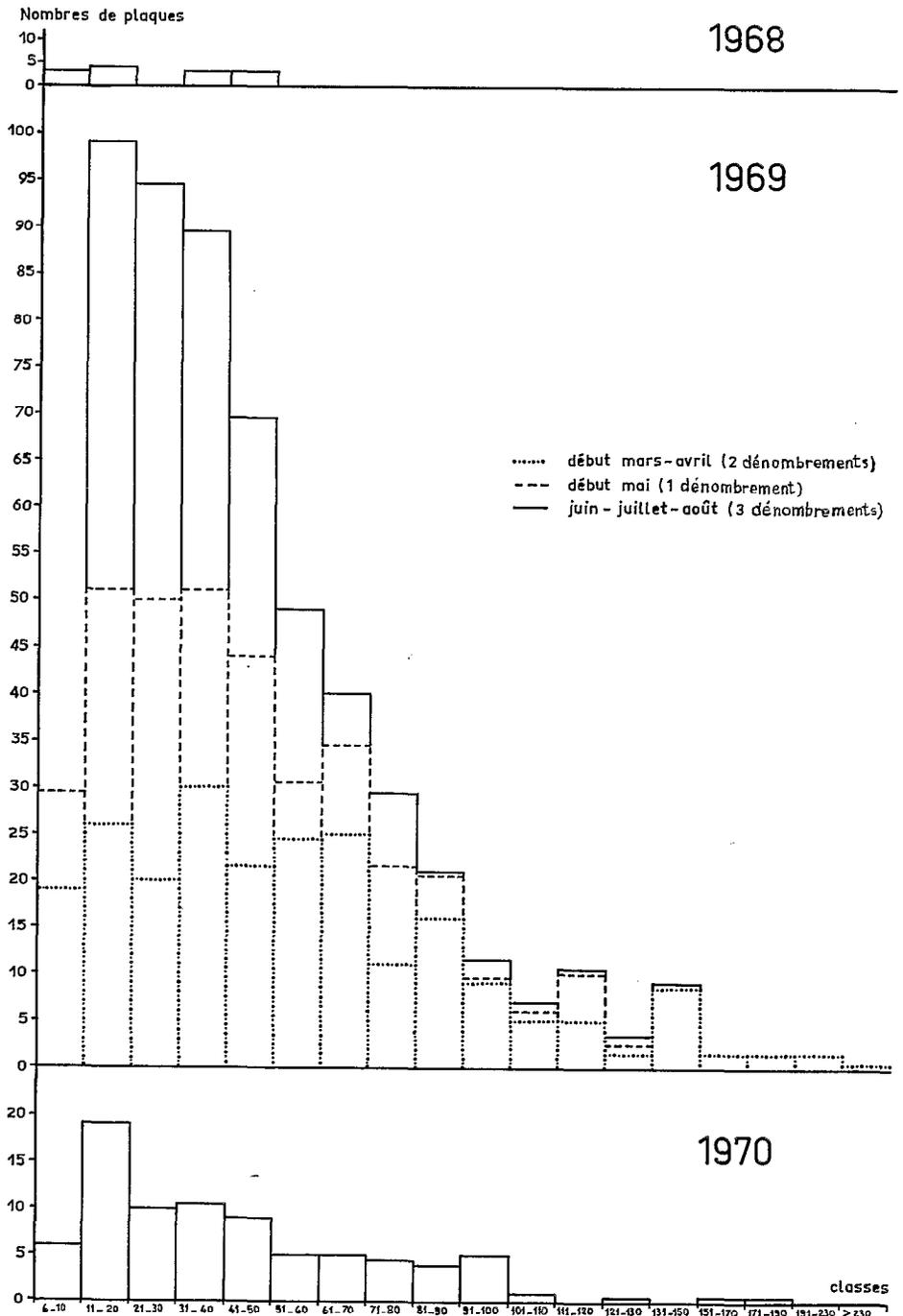


Fig. 2. — Fréquence des ooplaques déposées par *Othreis*.

Ainsi en 1968, année de faibles populations d'*Othreis*, les œufs isolés sont toujours beaucoup plus nombreux que les œufs en ooplaques. Par contre, en 1969, les pullulations débutent avec 40 % des œufs déposés selon ce comportement : ce pourcentage atteint aussitôt après 86 % au début avril pour s'annuler seulement à la fin de septembre. Le même phénomène se reproduit en 1970, mais de manière moins accusée.

En dehors de la période de gradation d'*Othreis*, c'est-à-dire de septembre à janvier, 1 % seulement des œufs sont observables sous forme d'ooplaques.

Le comportement de ponte d'*Othreis*, qui se traduit par ce dépôt d'ooplaques sur les plantes-hôtes, est donc lié à une forte densité de population. Que ces deux phénomènes soient influencés par le même facteur, la température de la saison chaude par exemple, qui favorise chez le ravageur une activité physiologique maximale, reste possible. Néanmoins, en 1968 on n'observe que très peu d'ooplaques durant la saison chaude et il est probable que la densité de population, outre d'autres facteurs initiateurs, a une influence sur le comportement de ponte ; ou du moins, le comportement de ponte des individus qui composent une forte population est différent de celui des individus en faible population, la physiologie de la reproduction chez ces deux catégories d'*Othreis* étant différente.

3.2. Le développement de l'œuf d'*Othreis*

Ces observations ont été faites au laboratoire à la température moyenne de 24° (20°-28°).

L'œuf qui vient d'être pondu a été décrit précédemment ; vingt quatre heures après la ponte, l'œuf prend une teinte orangé-jaune, les globules graisseux grossissent. Au troisième jour l'intérieur de l'œuf s'organise.

Apparaissent des plages claires, des taches plus sombres et, par transparence à travers le chorion, des poils de couleur rosâtre, visibles à la loupe.

Aux 4^e et 5^e jours, les mandibules et les pattes antérieures de la chenille, de couleur claire, apparaissent faiblement sous le chorion à la partie supérieure de l'œuf. Cependant, à l'œil nu, l'œuf présente toujours une teinte plus ou moins orangée. La chenille peut éclore dès le 4^e jour ; en règle générale l'éclosion survient entre le 4^e et le 5^e jour, mais le développement de l'œuf peut demander jusqu'à 6 jours dans la nature.

La tête de la chenille se trouve sous l'apex de l'œuf et ses mandibules entament le chorion par l'intérieur, tangentiellement. Puis, la chenille dévore, en général, toute la partie du chorion qui dépasse le plan de la feuille. Ne subsiste qu'une cupule ronde et brillante, à fond plat et à rebord irrégulièrement dentelé, qui correspond au plancher de l'œuf collé au support.

Ainsi, au cours des dénombrements, examiné à l'œil nu, l'œuf non parasité présentera toujours une teinte allant du jaune clair à l'orangé foncé ; un fond d'œuf collé à la foliole révélera un œuf ayant donné naissance à une jeune chenille.

Comme il nous fut impossible d'obtenir au laboratoire, ou en grande cage installée dans la nature, l'accouplement d'*Othreis* et la ponte d'œufs fertiles, les chiffres précédents ont été obtenus sur des pontes déposées par des femelles sauvages capturées dans la nature et mises en cage, ou bien par récolte d'œufs "frais" dans la nature ; les derniers œufs éclos étaient ceux pondus durant la nuit précédant la récolte.

3.3. Les stades larvaires et la chrysalidation d'*Othreis*

3.3.1. DESCRIPTION DES STADES ET DUREE DE DEVELOPPEMENT

Le développement d'*Othreis fullonia* présente cinq stades larvaires et une période d'immobilité avant la chrysalidation.

La jeune chenille éclosante (Pl. 1, ph. 3) de couleur vert clair brillant dans tous les cas, mesure 4,5 mm de long et la largeur de sa capsule céphalique atteint 0,5 mm. Elle possède huit paires de pattes, trois thoraciques, quatre abdominales ventrales, dont trois seulement sont fonctionnelles, et une pygidiale ; la première paire de pattes abdominales, située sur le 3^e segment abdominal, est en effet atrophiée. (Cette paire manque chez *Othreis materna*). Chaque segment abdominal porte de longues soies brunes implantées sur des taches marron ceinturant le segment. Ces soies disparaissent à la première mue, tandis qu'apparaissent, sur le second stade, deux ocelles de chaque côté des 2^e et 3^e segments abdominaux et une bosse caractéristique plus rouge sur le dernier segment abdominal. Cette bosse prend de l'importance au fur et à mesure du développement de la chenille, jusqu'au dernier stade, comme des taches en fines traînées blanches déployées de chaque côté du corps, vers la base de ce segment.

Au cours des stades suivants, la chenille reste glabre, tandis que les détails caractéristiques de sa livrée se développent et deviennent plus colorés. Ainsi, les ocelles latéraux grandissent jusqu'à occuper presque toute la largeur des segments. La chenille du second stade est toujours de teinte générale foncée, qui se conserve jusqu'à la nymphose, ou bien tourne au jaune-verdâtre au 4^e stade ; ce dernier phénomène n'est observable qu'en période de faibles populations. En pullulations, la phase sombre est la règle.

Décrivons ces deux types de chenilles parvenues au 5^e stade. C'est le stade le plus coloré ; il est indéniable que la chenille d'*Othreis* atteint, à ce stade de son développement, à une grande beauté, en particulier le type sombre (Pl. 1, ph. 4). La capsule céphalique est brun-jaune, les pièces buccales noires et les ocelles bruns. Sur fond noir velouté, deux bandes brunes parcourent le dos de la chenille longitudinalement, tandis que le corps tout entier est saupoudré de petites taches rouges, brunes, blanches et grises, ainsi que de minuscules points bleu-ciel et jaunes. Les taches blanches sont plus denses particulièrement au-dessus des fausses pattes abdominales et forment parfois des lignes sur le dos. Sur le 1^{er} segment abdominal, au-dessus du spiracle,

se trouve souvent une tache en forme de haricot. Les deux ocelles sont identiques chez la forme sombre ; leur moitié supérieure est blanc-jaune tandis que le demi-disque inférieur est noir, bordé d'une bande orange et présente une petite tache bleue en son milieu. Cette disposition donne à chaque ocelle l'apparence d'un œil à la paupière jaune retombant sur un iris orangé, associé à une pupille noire dont le centre serait bleu.

La chenille du type clair est beaucoup plus terne ; son corps est parsemé de nombreux, très petits points jaunes et bleus sur fonds gris-vert ; son dos est plus clair et, de chaque côté de la tête, se trouve, en général, une petite protubérance jaune. Les spiracles foncés apparaissent nettement sur cette chenille, au contraire de l'autre type. Les deux ocelles sont ici différents ; l'ocelle antérieur est identique à ceux décrits plus hauts ; l'ocelle postérieur se présente sous la forme d'un disque noir bordé d'une bande étroite blanc-jaune avec une tache bleue allongée horizontalement aux 2/3 inférieurs.

Toutes ces nuances sont sujettes à de légères variations, par exemple on pourra trouver dans le type sombre des chenilles à fond plutôt noir, d'autres à fond marron foncé, et dans le type clair des chenilles plus vertes que brun-jaune.

Lorsqu'*Othreis pullule*, ses chenilles se présentent invariablement sous une livrée sombre ; elles sont plus actives, en particulier lors de la prise de nourriture, elles se développent plus vite, leur métabolisme augmente donc. Ce phénomène constitue sans conteste un facteur favorable à l'espèce.

Si la théorie d'Uvarov concernant les phases des criquets est bien connue, les phases constatées par plusieurs auteurs chez les noctuelles le sont beaucoup moins. Il est probable que les mêmes phénomènes hormonaux, liés au grégarisme, se produisent dans cet ordre d'insectes. Matthee (1945) rappelle que Faure (1943) a constaté le premier en Afrique du sud des phénomènes de phases chez *Laphygma exigua* (Hübner.), *L. exempta* Wlk et *Spodoptera abyssinia* Guen. Ces chenilles élevées en groupe développent une livrée sombre, alors que les chenilles normales sont vertes ou brunes.

Comme l'activité de ces chenilles est plus grande, Matthee a recherché les différences biochimiques pouvant exister entre la phase solitaire et la phase grégaire chez *L. exempta* et *S. abyssinia*.

De fait, il constate chez cette dernière, d'une part une accumulation d'acide lactique et de produits de déchets due à une activité musculaire et à un métabolisme plus importants, d'autre part une accumulation de graisses plus forte à la suite d'une consommation plus grande de nourriture. Grison (1948) constate, également, une augmentation de poids plus rapide chez les chenilles d'*Euproctis phaeorrhæa* Don. (*E. chrysothæa* L.), (*Liparidae*) maintenues en groupe.

Des phases sont également observées, en Angleterre, dans la nature, par Williams et Long (Goodwin, 1953) chez *Plusia gamma* L. (*Noctuidae*) en pullulation. Goodwin note sur les chenilles grégaires et solitaires de cette espèce élevées à partir des mêmes pontes, des phénomènes analogues à ceux rapportés

par Matthée et Grison. La couleur vert clair de la chenille solitaire est due à la couleur de l'hémolymphe vue à travers la peau, tandis que la couleur sombre de la phase grégaire est due à un dépôt de mélanine dans la cuticule. La recherche des mécanismes qui interviennent dans l'inhibition du dépôt de mélanine dans la phase solitaire reste d'une grande importance dans l'étude de ce phénomène des phases chez *P. gamma*.

De son côté, Long (1953) observe, sur sept espèces de lépidoptères élevés en groupe, une coloration plus sombre ; il n'observe pas de différence, en général, dans la coloration des chenilles jusqu'au 4ème stade. La qualité de la nourriture peut légèrement intervenir dans la coloration plus ou moins sombre, mais que les chenilles se voient mutuellement n'est pas un facteur essentiel. La chenille solitaire est plus lourde, mais la chenille grégaire se développe plus rapidement et, chez *P. gamma*, elle est quatre fois plus active et consacre 25 % plus de temps à manger.

En Nouvelle-Zélande, Doull (1953) observe également dans la nature une phase sombre très marquée, lors de pullulations de la noctuelle *Persectania ewingi* ("army worm"). Il la provoque au laboratoire en élevage confiné et note que ces chenilles élevées sur une nourriture artificielle non colorée ne présentent pas de différence de couleur, si leur comportement est très différent. Il en conclut que la coloration sombre de la phase grégaire est due à l'accumulation de produits de déchets, la fonction d'excrétion étant comme prise de vitesse par la fonction d'ingestion. A l'appui de cette hypothèse, il ramène des chenilles grégaires sombres à une couleur claire en les isolant ; leur activité de prise de nourriture se réduit alors et, l'excrétion des produits de déchets redevenant plus régulière et complète, leur couleur s'éclaircit. Les observations de Cayrol (1956), concernant la qualité de la nourriture fournie aux chenilles, vont dans le même sens. Enfin, Comstock (1966) a observé aux îles Samoa, comme nous en avons eu l'occasion de le faire en Nouvelle-Calédonie (Cochereau, 1973), des phases très nettes chez les chenilles d'*Achaea janata* L.

Toutes les données rassemblées par les auteurs précédents pourraient s'appliquer à *Othreis*. En période de faibles populations, on trouve rarement des chenilles à livrée sombre et beaucoup plus souvent des chenilles vertes ou marron (dans la proportion de 1 sombre pour 4 claires). Par contre, en période de pullulation toutes les chenilles sont sombres. Lorsque les populations d'*Othreis* diminuent, les chenilles claires réapparaissent lentement dans les populations.

A Nouméa, en juillet 1969, soit 4 mois après le déclenchement des pullulations, nous avons dénombré en 9 biotopes les nombres de chenilles suivants :

	Vert jaune	Noires	
4e stade	68	54	44,2 %
5e stade	133	76	33,3 %

En avril on observait 100 % de noires et en fin de gradation, en octobre, seulement, 19 %.

En conclusion, comme la couleur des chenilles semble due à des produits de déchets accumulés par le métabolisme et qui proviennent de la nourriture ingérée, leur coloration est en fin de compte fonction, d'abord, d'un comportement très actif de prise de nourriture, qui se répercute sur le métabolisme d'excrétion des constituants colorés de la plante-hôte. Chez *Oithreis*, un tel effet de groupe peut être induit par la particularité que présentent les papillons qui sont à l'origine des pullulations, de déposer leurs œufs sous forme d'ooplaques, au lieu d'œufs isolés comme normalement. Les jeunes chenilles se trouvent ainsi rassemblées en groupe dès leur éclosion et cette forme de ponte peut jouer un rôle dans le déclenchement des pullulations. Les jeunes chenilles, rassemblées, se montrent plus actives, se développent plus vite, leur mortalité naturelle est plus faible et elles prennent, en quelque sorte, les prédateurs de vitesse.

Il est à remarquer, enfin, qu'aussi bien les criquets que les noctuelles qui présentent des phases sont des espèces migratrices ; il doit donc exister une relation entre de fortes densités larvaires et le comportement migrateur des adultes qui en résultent.

Ce phénomène de phases est sans doute à distinguer de celui décrit par Poitout (1973), dans un élevage de *Spodoptera exigua* Hb. réalisé en consanguinité frère-sœur : l'apparition d'adultes de couleur sombre à la 18^e génération ; ici, le caractère sombre est nécessaire et les divers comportements des individus mélanisés sont différents de ceux constatés sous l'action de l'effet de groupe ; en particulier leur développement est plus lent que chez les individus normaux. Différent aussi est le "mélanisme industriel" de caractère dominant que l'on peut observer chez de nombreux lépidoptères, aux alentours des zones industrialisées dont l'environnement est pollué.

Développement des chenilles

Ce développement a été étudié au laboratoire sur 10 individus, isolés depuis l'éclosion de l'œuf, placés en enceinte d'élevage individuelle et approvisionnés, chaque jour, en jeunes feuilles fraîches. L'hygrométrie variait entre 65 % à 13 H et 90 % à 6 H du matin et la température moyenne, dans le même temps, entre 29° et 20°. Dans ces conditions optimales de la saison chaude, le rythme de développement des trois premiers stades est presque double si on le compare au rythme constaté sur un élevage placé en conditions moins favorables, c'est-à-dire si l'on place deux à quatre individus par enceinte d'élevage et si on leur fournit, durant la saison fraîche, des feuilles âgées et changées tous les deux jours seulement. Les résultats obtenus sont résumés sur la figure 3 ; il ressort que les trois premiers stades durent 2 jours chacun en conditions optimales, le 4^e stade, deux jours et demi environ, le 5^e stade quatre jours et demi et la période d'immobilité qui précède la nymphose, deux jours.

La jeune chenille se nourrit de l'épiderme supérieur et du tissu palissadique des toutes jeunes feuilles ; dans la nature, ce stade dure, en règle générale, 3 à 4 jours ; sa longueur atteint 9 mm en fin de stade et son épaisseur 1,5 mm,

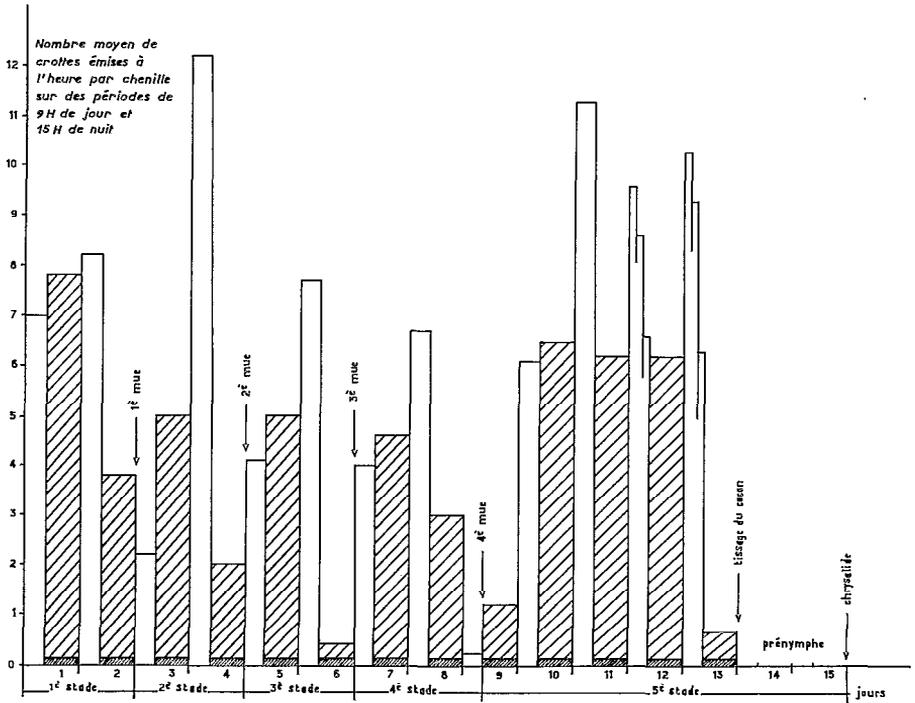


Fig. 3. — Etude du développement et du rythme d'activité de la chenille d'*Othreis*.

de telle sorte qu'elle double de longueur. Avant de muer, elle s'immobilise pendant environ 6 heures, tandis que sa couleur devient livide.

La mue s'effectue rapidement : la chenille se débarrasse de son ancienne capsule céphalique, l'épiderme de son corps se fend dorsalement, puis est rejeté vers le pygidium, à la suite de contractions ; la chenille s'extrait de cette enveloppe, en s'aidant de ses pattes thoraciques, tandis que son exuvie reste accrochée au support par les crochets des pattes abdominales, ventrales et pygidiales. Après la mue, la chenille du 2^e stade reste immobile 2 à 3 heures sur son support, jusqu'à ce qu'elle se mélanise. Sa capsule céphalique mesure 1 mm. A la fin du 2^e stade, sa longueur atteint 24 à 30 mm et son épaisseur 4 mm. Le 2^e stade dure 2 à 4 jours dans la nature.

Le 3^e stade dure 48 à 60 heures ; la capsule céphalique de la chenille mesure 1,5 mm de diamètre. La chenille n'augmente pas beaucoup de longueur, puisqu'elle n'atteint que 27 à 33 mm en fin de stade, mais elle grossit fortement. En conditions optimales, le 4^e stade dure de 56 à 60 heures, tandis que les périodes d'immobilité, au moment des mues, durent plus de 12 heures en tout, soit 1/5^e de la durée du stade. Restent donc une quarantaine d'heures durant lesquelles la chenille se nourrit, tandis que sa longueur passe de 45 à

52 mm en fin de stade, c'est-à-dire que la chenille grossit, mais surtout s'allonge en moyenne de 18 mm. Le 5^e stade dure 6,5 à 7 jours en conditions optimales, dont trois à quatre heures d'immobilité au début du stade, et deux à quatre jours à la fin, après la confection d'une loge de feuilles, le tissage du cocon et l'entrée en chrysalidation. Restent donc 4-5 jours pendant lesquels la chenille se nourrit. La chenille du 5^e stade, comme les précédentes, peut aussi dévorer son exuvie.

La chrysalidation et le stade nymphal.

La formation de la chrysalide s'étale sur 24 à 56 heures au maximum. La chenille s'arrête d'abord de manger, reste immobile pendant deux heures et émet une grosse crotte. Puis elle commence à tisser, rapproche des folioles d'érythrine avec des fils de soie et en fait une loge. Ce travail dure une à deux heures. Lorsque cette loge sommaire est faite, elle la tapisse d'une seule épaisseur de fils de soie très résistants : cette sécrétion dure 6 à 8 heures. La chenille rejette sa capsule céphalique, sa dépouille larvaire s'ouvre peu à peu selon une fente dorsale et se trouve progressivement rejetée vers le pygidium à la suite de contractions de la chrysalide. Celle-ci, d'abord molle et de teinte verdâtre striée de rougeâtre, devient rapidement brun sombre ; cette mélanisation dure 3 à 4 heures. La chrysalide est lisse et légèrement ponctuée (Pl. 1, ph. 3), sa forme est massive avec une partie antérieure bien arrondie et une partie postérieure conique terminée d'une courte pointe. Perturbée, elle s'anime de mouvements latéraux brusques en prenant appui, par l'intermédiaire des courts crochets de son crémaster, au cocon de nymphose. La chrysalide pèse 2 grammes en moyenne et mesure normalement 28 à 30 mm de long sur 10 mm d'épaisseur. Cependant lorsque les chenilles ont dû entrer en compétition pour la nourriture, la taille de la chrysalide peut n'atteindre que 24 mm de long ; inversement, une chenille très bien nourrie donnera une chrysalide de 36 mm (Pl. 12, ph. 2).

La nymphose s'étale sur 11, 5 à 15 jours dans les conditions optimales de température et d'hygrométrie précisées plus haut. C'est un stade résistant aux conditions du milieu extérieur. Cependant il peut arriver, parfois, que la chenille n'arrive pas à former sa chrysalide et meure recroquevillée dans sa loge de feuilles.

A l'éclosion, le papillon fait sauter la partie antérieure de la chrysalide, s'extrait de celle-ci par des contorsions abdominales, et, en s'aidant de ses pattes, déploie ses ailes et s'immobilise une heure environ avant de pouvoir prendre son envol.

Tous les chiffres donnés ci-dessus, et obtenus en conditions optimales d'élevage, sont sujets à de grandes variations, aussi bien au laboratoire que dans la nature. Le tableau suivant donne des chiffres moyens que nous avons obtenus sur un grand nombre d'élevages menés au laboratoire, en saison chaude et en saison fraîche, le facteur température étant alors la seule variable.

TABLEAU 6 — Elevage d'*Othreis* au laboratoire.

	Conditions normales en saison chaude (Novembre)	Conditions normales en saison fraîche (Juillet)	Moyenne
Développement de l'œuf	3,5 à 4 jours	4 à 6 jours*	5,5 jours
Stades larvaires	13 jours	18 à 25 jours	22 jours
Immobilité avant la chrysalidation	3 jours	3 à 4 jours	4 jours
Nymphose	11,5 à 14 jours	19 à 27 jours	23 jours
Total	30 à 33 jours	44 à 62 jours	54,5 jours

* 6 jours dans la nature, en saison fraîche.

Le temps de nymphose est très variable ; à titre indicatif, sur un lot de 48 chenilles, nous avons relevé, au laboratoire, durant la saison fraîche, les durées de nymphose suivantes :

Nombre de jours	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Fréquences	1	1	3	9	19	9	3	2	1

En résumé, les chiffres ci-dessus donnent un temps de développement de la ponte de l'œuf à l'éclosion de l'imago, de 30 jours en été et en conditions d'élevage optimales et de 54,5 jours, en saison fraîche et en conditions normales.

Si l'on compare ces chiffres à ceux qu'il est possible de relever dans la littérature, on constate que le développement de ce ravageur est sujet à de grandes variations :

TABLEAU 7 — Durée du développement d'*Othreis*.

Durée du développement				Plantes-hôtes (Ménispermacées)	Localités	Auteurs
Oeuf	Stades larvaires	Chrysalide	Total			
3-4 j	13-17 j	12-18 j	28-31 j	<i>Tiliacora</i> sp.	Java	Leefmans (1932)
3 j	13-20 j	10-14 j	26-37 j	<i>Triclisia</i> <i>patens</i>	Sierra-Leone	Hargreaves (1936)
3-4 j	13-15 j	8-10 j	24-29 j	<i>Tinospora</i> <i>cordifolia</i>	Inde	Sontakay (1944)
3-4 j	15 j	21 j	40 j	<i>Anamirta</i> sp.	Gwalior (Inde)	Rakspal (1945)
2-3 j	17-20 j	14-16 j	33-39 j	<i>Anamirta</i> sp.	Ceylan	Baptist (1945)

Mis à part le temps de nymphose donné par Sontakay (8-10 jours) qui nous semble trop court, en moyenne, le développement d'*Othreis* sur Mé-nispermacées dans ces pays tropicaux asiatiques ou africains, chauds et humides, est légèrement supérieur à un mois. Si on compare ces chiffres à ceux obtenus en Nouvelle-Calédonie sur érythrines, on constate que les conditions de la saison chaude de Nouvelle-Calédonie sont comparables à celles de ces pays en ce qui concerne le développement d'*Othreis*. Par contre, l'influence des températures basses de la saison fraîche néo-calédonienne est très nette et ralentit beaucoup le développement du ravageur, surtout celui des chenilles.

3.3.2. PRISE DE NOURRITURE DES CHENILLES

Avant de passer à des observations plus aléatoires, dans la nature, nous avons tenté de préciser au laboratoire le rythme d'activité de la chenille d'*Othreis*, c'est-à-dire essentiellement sa prise de nourriture, en relevant chez 10 individus isolés depuis l'éclosion de l'œuf, le nombre moyen de crottes émises à l'heure, par chenille, sur des périodes de 9 heures de jour et 15 heures de nuit. Il ressort de ces observations, reportées sur la figure 3 — le transit intestinal durant environ 5 heures — que le maximum d'activité de la chenille de chaque stade se situe dans la première moitié de celui-ci, et que la prise de nourriture semble plus importante durant la nuit que durant le jour, puisque les émissions d'excréments sont plus importantes le jour et, surtout, en début de journée. Avant chaque mue, on observe un arrêt de l'activité de prise de nourriture.

Dès son éclosion, la jeune chenille dévore le chorion de son œuf et n'en laisse que le fond plat, collé au support végétal. Puis elle recherche, dans la nature, les toutes jeunes feuilles d'érythrine. Pour cela, elle se déplace, à la manière d'une chenille arpeuteuse, vers l'extrémité des branches et des pousses nouvelles. En élevage, elle se porte de préférence sur les feuilles les plus jeunes. A ce stade, dans la nature, justement parce que la jeune chenille doit se déplacer à la recherche d'une nourriture adéquate, nous avons constaté, au moment de l'exploitation de nos comptages, une très forte mortalité. Lorsque l'œuf se trouve déposé sur une toute jeune feuille, les obstacles que doit surmonter la jeune chenille pour atteindre sa nourriture sont de ce fait supprimés, mais lorsque l'œuf est pondu sur une vieille feuille située dans la partie basse d'une branche — ce qui est le cas le plus fréquent — sur l'écorce d'une branche ou du tronc de l'érythrine, ou même sur une autre plante poussant à proximité, les chances de survie de la jeune chenille sont très diminuées, dès son éclosion.

En conditions optimales d'élevage au laboratoire, les 2/3 des 2 à 4 jours que dure le 2^e stade larvaire sont consacrés à la prise de nourriture ; durant cette période, la chenille émet 74 crottes en moyenne ; le reste du temps, elle s'immobilise durant la sclérisation de son épiderme et de sa capsule céphalique, à la suite de la première mue et avant la mue suivante. Ce sont des périodes durant lesquelles elle se trouve livrée dans la nature, sans qu'elle

puisse s'en défendre, aux attaques de nombreux prédateurs. A cours des 24 heures placées au milieu du stade, c'est-à-dire en période d'activité maximale, la chenille émet en moyenne 5 crottes à l'heure pendant la nuit (15 heures) et 12 crottes à l'heure pendant la journée ; cette différence indique qu'elle se nourrit davantage durant la nuit. A la fin du stade, pendant 12 heures environ, la chenille arrête de se nourrir ; elle tisse quelques fils de soie entrelacés sur un support plan, à la foliole le plus souvent, puis s'y accroche avec ses pattes abdominales. Elle émet alors une très grosse crotte et reste immobile 3 à 4 heures avant de muer.

Au 3ème stade, après s'être immobilisée pendant 2 heures et mélanisée, la chenille dévore son exuvie. Soixante deux crottes en moyenne sont émises par ce stade ; cette émission d'excréments n'est pas constante : durant les 24 heures du milieu du stade (les immobilités dues aux mues n'interviennent pas dans ces moyennes), la chenille émet 5 crottes à l'heure pendant la nuit (15 h) et 7,7 crottes pendant la journée (9 h). Avant de muer, la chenille tisse, à nouveau, quelques fils de soie, où elle s'accroche et s'immobilise pendant 6 heures environ.

Comme précédemment, la jeune chenille du 4è stade s'immobilise 2 à 3 heures et se mélanise avant de dévorer son exuvie. Au milieu du 4e stade, la moyenne horaire d'émission des excréments est toujours plus importante pendant le jour (6, 7) que pendant la nuit (4, 6), ce qui prouve encore une prise de nourriture plus importante pendant la nuit que pendant le jour. Cependant il existe une activité certaine de prise de nourriture pendant le jour, que l'on peut constater "de visu" et que nous avons essayé de chiffrer sur le 5e stade.

Le 5e et dernier stade est important, car c'est sur lui que pond, de préférence au 4e stade, la tachinaire *Winthemia caledoniae* Mesnil. Pendant les 4, 5 jours durant lesquels la chenille du 5e stade se nourrit, la mouche parasite ne dispose, en fait, que d'une quarantaine d'heures de jour pour pondre sur son hôte. L'activité de prise de nourriture du 5e stade, pendant la journée, est donc très importante pour ce parasite. Pendant les trois jours du milieu du stade, l'émission horaire moyenne des crottes pendant les 9 heures de jour est toujours plus importante que pendant les 15 heures de nuit, soit 9, 4 crottes contre 6,3. D'autre part, cette émission décroît du cours de la journée, comme le montre le graphique, ce qui indique la chute d'activité de prise de nourriture entre la nuit et le jour.

Enfin, les chenilles qui donneront des papillons femelles mangent et excrètent plus de matières que celles qui donneront des papillons mâles. Il est probable que leur métabolisme est plus important.

En conclusion, si les chenilles de cette noctuelle sont, comme il est normal, plus actives la nuit que le jour, pendant la journée, contrairement à de nombreux autres ravageurs de la même famille, elles restent, néanmoins, exposées sur les érythrinae à l'action des parasites et des prédateurs, puisqu'elles se nourrissent activement durant la journée.

3.4. Déplacements et comportements des chenilles dans la nature

Nous avons précédemment souligné l'importance que présente la localisation du dépôt de l'œuf sur la survie de la jeune chenille ; celle-ci doit parfois parcourir des distances considérables, proportionnellement à sa taille, pour atteindre des jeunes feuilles. Elle rencontre en chemin bon nombre de prédateurs et subit l'action de facteurs météorologiques défavorables (pluie, vent, dessiccation due à une exposition ensoleillée, etc...)

Pour avoir une idée globale des réactions des chenilles dans la nature et de leurs déplacements sur le végétal, nous avons choisi une haie d'érythrin-peupliers à l'Anse-Vata (Nouméa), puis sélectionnée 10 arbres parmi cette haie. Cinq arbres ont été coupés à une hauteur variable au-dessus du sol, mais de telle façon que deux mètres de feuillage, en moyenne, subsistaient au-dessus du haut du tronc. Ces 5 frondaisons furent examinées entièrement, tandis que les feuillages des cinq autres arbres n'étaient examinés que partiellement, c'est-à-dire sur deux mètres environ au-dessus du haut du tronc, soit jusqu'à 4 mètres de hauteur moyenne. Chaque masse de feuilles fut ensuite divisée en deux, dans l'espace, par un plan horizontal imaginaire, de façon à distinguer les stades décomptés dans la moitié supérieure de la frondaison de ceux de la moitié inférieure. Chaque stade d'*Othreis* rencontré était chaque jour noté (numéroté sur la feuille pour les œufs) et l'évolution de ces diverses populations a été suivie quotidiennement pendant deux mois (du 30 juillet au 5 octobre 1968). Ainsi nous avons recueilli un grand nombre d'observations sur l'évolution, en conditions naturelles, des œufs frais, parasités ou vidés par les prédateurs, sur le prédatisme par les chrysopes, sur la ponte d'*Othreis* en fonction du vent, de la pluie, de la lune, de la hauteur du feuillage (étudié également par ailleurs) et surtout sur le comportement de chenilles marquées en place sur la plante-hôte et restant confrontées aux divers facteurs du milieu. De telles observations ont été facilitées par le fait qu'à l'époque choisie les populations d'*Othreis* sont faibles ; en pullulation une telle expérimentation deviendrait beaucoup plus délicate.

Bien qu'on observe une légère prédominance des œufs déposés par l'imago dans la moitié inférieure de la frondaison, les chenilles des 1er et 2e stades qui en sont issues sont plus observées *en bas des arbres* qu'en haut ; elles descendent donc, après leur éclosion, dans les parties basses des arbres à la suite des attaques des prédateurs surtout, comme nous l'avons vérifié, mais aussi à la suite de conditions climatiques défavorables, comme un vent fort, les gouttes d'une pluie violente ou un cyclone ; l'action mécanique de la pluie tombant de façon continue pendant plusieurs heures est très importante, surtout sur les jeunes chenilles. Lors d'un cyclone, l'action du vent s'ajoute à celle de la pluie et l'on ne retrouve des chenilles que sur le côté des frondaisons situé sous le vent. Au vent, même les feuilles disparaissent parfois.

On observe une remontée caractéristique des chenilles des 3e et 4e stade vers le haut des frondaisons, puis à nouveau une descente jusqu'à la chrysalis-

dation. Il y a une exception à la remontée essentiellement *nocturne* de ces chenilles le long du végétal-hôte : lorsqu'en saison fraîche les températures nocturnes sont basses (entre 10° et 15°), on trouve souvent, au matin, ces chenilles abritées au milieu de touffes de feuilles nées directement du tronc et parmi les herbes et les feuilles sèches accumulées au pied du tronc.

Si l'on compare les observations faites en début de journée et celles faites en fin de journée, on constate que les mêmes chenilles se trouvent plus haut dans l'arbre en début de journée qu'à la fin. Au cours de la journée, les chenilles de tous les stades sont soumises à la pression de nombreux prédateurs, en particulier des guêpes *Polistes* et des oiseaux. Le premier réflexe de défense de la jeune chenille du 1^{er} au 3^e stade attaquée par un prédateur, ou lorsque le support est le siège de vibrations anormales, consiste à se laisser tomber au bout d'un fil. La chenille échappe ainsi au prédateur, mais parfois imparfaitement, car on peut retrouver des chenilles blessées suspendues au bout de leur fil ; lorsque le prédateur a réussi son attaque-surprise, on ne retrouve en général rien de la chenille, si ce n'est des traces d'hémolymphe sur une feuille.

Lorsqu'elle se trouve suspendue au bout d'un fil, souvent balancée par les courants d'air ou le vent, la jeune chenille du 2^e stade remonte le long du fil d'une hauteur de 1 m 50 en 12 minutes environ (ou de 90 cm en 8 minutes) soit à une vitesse voisine de 10 cm à la minute. Pour ce faire, elle prend le fil tendu verticalement dans ses mandibules, effectue une torsion vers le haut de la partie antérieure de son corps, de façon à amener ses pattes thoraciques au niveau de sa bouche ; elle accroche alors le fil aux pattes thoraciques et ainsi de suite, remonte. Lorsque le fil enroulé autour des pattes thoraciques forme une petite pelote blanche assez volumineuse, elle s'en débarrasse en l'accrochant à ses fausses pattes abdominales. Arrivée à l'extrémité du fil, donc à la feuille ou à la branche d'où elle s'est précédemment laissée tomber, la chenille se débarrasse définitivement des pelotes de fil de soie accrochées à ses pattes. Si l'on considère qu'une jeune chenille éclosante est soumise plusieurs fois dans la journée à ce régime de descente au bout d'un fil et de remontée le long du même fil, dans les courants d'air ou en plein soleil, il en résulte une certaine mortalité, due à son dépérissement car, pendant qu'elle se livre à ce manège, la chenille ne se nourrit pas.

Comme ces premiers stades sont courts et que la chenille doit pratiquement se nourrir sans cesse, tous les facteurs naturels incriminés qui provoquent ce comportement de chute, et en particulier les prédateurs, jouent par ce biais un rôle plus important que leurs populations et leur capacité alimentaire pourraient le laisser prévoir.

Les chenilles des deux derniers stades ne filent plus de fil de soie au moment de leur chute ; le comportement de défense caractéristique du 5^e stade face au comportement de ponte de la tachinaire *Winthemia* est analysé par ailleurs. Dans ce cas, la chenille se laisse très rarement tomber ; par contre, face à un prédateur (*Polistes*, oiseau), elle se débat vigoureusement et se laisse tomber. Une chenille du 5^e stade jeune, tombée au sol, si elle ne retrouve pas le tronc de sa plante-hôte, ne survit pas ; parfois des graines d'érythrine peuvent

avoir germé sous l'arbre'; dans ce cas, la chenille peut bénéficier d'un sursis sur les jeunes pousses, et même atteindre la chrysalidation.

Parfois, des chrysalides ont été observées sur des arbres, des arbustes ou des herbes situés sous ou à côté d'érythrines ; elles étaient certainement issues de chenilles qui avaient échappé aux prédateurs. Elles sont aussi souvent plus petites que la normale, comme si la chenille du 5^e stade s'était tout de même chrysalidée sans avoir atteint son complet développement, faute de nourriture adéquate.

3.5. L'imago, sa capacité de ponte

DESCRIPTIONS SOMMAIRES DES APPAREILS GENITAUX D'OTHREIS FULLONIA

Comme le montre la figure 4, chez la femelle, chacun des deux ovaires, allongé et de forme conique, est constitué de 4 ovarioles (ov) dont les extrémi-

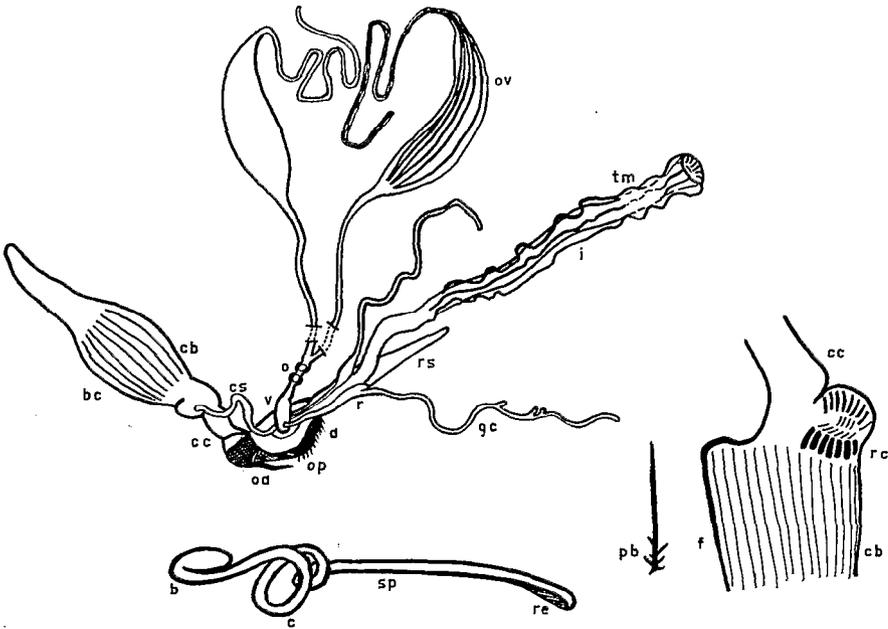


Fig. 4. — Appareil génital femelle d'*Othreis* ; spermatophore ; bourse copulatrice.

tés antérieures sont accolées et enroulées, sans ligament suspenseur. Les ovarioles se réunissent en deux trompes qui elles-mêmes forment un oviducte commun (o), présentant un vestibulum (v) à son extrémité, avant de déboucher sur le vagin. On distingue aussi une importante bourse copulatrice (bo), allongée, un réceptacle séminal (rs), très simple et deux glandes collatérales (go).

Cet appareil génital est du type ditrysien, c'est-à-dire qu'il présente deux orifices génitaux distincts placés sur des segments différents ; l'orifice génital postérieur (op) sert à la ponte et s'ouvre sous l'anus (a), tandis que l'orifice antérieur est l'orifice de copulation (oa). Bourse copulatrice et vésicule séminale communiquent par un fin canal séminal (cs). De nombreux œufs sont déjà murs à l'éclosion de l'imago, d'autres se trouvent à divers stades de développement et absorberont un tissu adipeux abondant dans la cavité générale au fur et à mesure de leur maturation.

Le ou les spermatophores (sp) du mâle, que l'on trouve à la dissection dans la bourse copulatrice des femelles accouplées, capturées dans la nature, présentent un petit bulbe logé au fond de la bourse copulatrice, puis un col, d'abord enroulé en spirale avant d'être droit, et enfin un renflement portant un grand nombre de poils barbulés caractéristiques (pb).

Cette extrémité renflée du spermatophore se trouve placée au débouché du canal séminal. Un à trois spermatophores ont été trouvés dans les femelles disséquées ; on ne peut dire si chaque spermatophore représente chez *Othreis* un accouplement distinct, ou si plusieurs spermatophores peuvent être disposés dans les voies génitales de la femelle au cours d'un même accouplement.

Chez le mâle, deux testicules séparés sont chacun formés de deux follicules réunis sous une enveloppe commune ; une glande annexe très longue et hyaline débouche sur chacun des canaux déférents. Un long canal éjaculateur se termine sur un bulbe éjaculateur rempli de poils chitineux acérés et barbulés que l'on retrouve sur les spermatophores.

Nous avons rencontré de grandes difficultés, et en définitive un échec, lorsqu'à partir d'imagos obtenus d'élevage au laboratoire nous avons voulu obtenir l'accouplement d'*Othreis* et la ponte d'œufs fertiles. Pour cela, nous disposions d'une grande cage grillagée placée en conditions naturelles, de forme carrée, de 3 mètres de côté et 2 mètres de hauteur, dans laquelle nous pouvions disposer un grand nombre de boutures d'érythrines en pots. Nous avons fait varier les densités des papillons mâles et femelles, comme la nourriture qui leur était fournie, mais nous n'avons jamais pu obtenir la ponte d'œufs fertiles. Il est probable que cette grosse noctuelle réputée migratrice, au vol puissant, a besoin d'une certaine période de vol avant de s'accoupler, conditions qu'il nous fût impossible de fournir.

En juillet-août 1968 ont été lâchés successivement dans la grande cage, durant 16 jours, 26 *Othreis* femelles vierges et 21 mâles vierges. La nourriture offerte était constituée d'oranges et de mandarines entières, suspendues dans la cage et renouvelées chaque jour. Ces fruits ont été piqués à raison d'une pique pour 1 papillon toutes les deux nuits et nous avons observé le dépôt de 415 œufs stériles sur les montants de la cage et le grillage de toile plastique, mais non sur les feuilles des boutures d'érythrines placées dans la cage. Une femelle d'*Othreis* non accouplée peut ainsi vivre 24 jours.

Des essais de nourriture ont aussi été faits avec une mixture constituée de 50 gr de saccharose et 15 gr de miel dissous dans 500 cc d'eau, et disposée

dans des tubes emplis de coton, renouvelés chaque jour. Les papillons se nourrissent parfaitement de cette manière, mais n'enfoncent pas leur trompe dans le coton.

Lors d'une autre expérience, en mai-juin 1969, une seule femelle vierge d'*Othreis* a été mise en présence de 4 mâles vierges, la nourriture étant constituée de mandarines et d'oranges, entières ou coupées par la moitié, et suspendues dans la cage. Nous n'avons obtenu que le dépôt de 3 œufs stériles, 9 jours après l'éclosion de la femelle. Dans ces conditions, la femelle a vécu 18 jours et le mâle en moyenne 29 jours et chaque papillon a pratiqué une piqûre sur les fruits toutes les trois nuits, avec une tendance marquée pour piquer des fruits entiers.

Nous avons alors tenté l'étude de la ponte sur des femelles récoltées dans la nature, soit difficilement sur des fruits, pendant la nuit, soit, par hasard, posées sur une branche d'érythrine durant la journée et repérées à la faveur d'un comptage. Le piègeage lumineux est inefficace sur cette espèce, que ce soit au moyen de lumière normale, de lampe à ultra violets ou à vapeurs de mercure. Il est très rare qu'*Othreis* soit capturé par un piège lumineux, entre dans une maison et vienne voler autour d'une lampe, le soir.

Beaucoup de femelles ainsi capturées dans la nature ont été mises à pondre et (ou) disséquées pour évaluer leur capacité de ponte. Bon nombre d'observations et de dissections ont été faites ; nous donnons ci-après quelques exemples typiques.

Une femelle d'*Othreis* a été capturée en juillet 1969 ; mise en cage, elle a pondu 55 œufs les deux nuits suivantes, puis n'a plus pondu ; elle est morte 5 jours après. Disséquée, elle contenait encore une bonne centaine d'œufs développés ; le corps adipeux avait presque entièrement disparu.

Les œufs pondus ont éclos en 5 à 6 jours.

Une femelle capturée également en juillet 1969, mise en cage, n'a pondu que 4 œufs stériles 24 jours après et 1 œuf le 25^e jour, jour de sa mort. La dissection a confirmé qu'elle ne s'était pas accouplée, mais pouvait pondre un grand nombre d'œufs. Le corps adipeux était abondant.

Par contre, une femelle capturée dans la nature, et mise en cage avec de la nourriture, est morte sans avoir pondu, bien que la dissection ait révélé qu'elle s'était accouplée. Elle avait encore 132 œufs prêts à être pondus et un corps adipeux important.

Une femelle fut capturée lors d'un comptage sur l'érythrine-peuplier du biotope N° 4, au début de juillet 1969. Mise en cage avec de la nourriture, elle ne s'est jamais nourri, mais a pondu 108 œufs durant les 3 premières nuits, soit une moyenne de 36 œufs par nuit. Les œufs étaient répartis en deux ooplaques de 48 œufs et 47 œufs respectivement, la première déposée sur les feuilles dérythrines, avec 3 œufs isolés, la seconde sur le bois de la cage, avec 13 œufs isolés. La quatrième nuit, elle a déposé à nouveau deux ooplaques de 26 œufs et 9 œufs, avec 4 œufs isolés, n'a pas pondu les 5^e et 6^e nuits, puis

a déposé à nouveau une ooplaque de 10 œufs la 7^e nuit : enfin, elle est morte le surlendemain. Tous les œufs pondus étaient fertiles.

Quatre femelles d'*Othreis* sont capturées sur oranges pendant la nuit à l'île Lifou. A signaler que 12 *Othreis* pour un seul *Serrodus campana* furent observés dans ce verger et tous étaient des femelles.

La première femelle présentait l'aspect frais d'un papillon récemment éclos ; disséquée, son abdomen était rempli de nombreux globules graisseux de couleur jaune et, fait exceptionnel, aucun œuf n'était développé : elle était vierge. Les trois autres femelles s'étaient accouplées ; les ailes frottées et ayant perdu toutes leurs écailles, elles devaient être âgées. Elles portaient de 1 à 3 spermatophores dans leur bourse copulatrice, le corps adipeux avait disparu de l'abdomen et ne subsistait plus qu'un contenu blanchâtre constitué de trachées ; seule une trentaine d'œufs dans chaque cas pouvait encore être pondus.

Cette observation révèle en outre que, les érythrines plantes-hôtes ayant été supprimées à plusieurs kilomètres à la ronde autour du verger où les *Othreis* ont été récoltés, les femelles se déplacent loin et facilement à la recherche de leur nourriture, qu'elles se nourrissent tout au long de leur vie et que l'absence de mâles signifie que ceux-ci doivent rester à proximité des érythrines où naissent les femelles vierges, tandis que les femelles fécondées partent au loin à la recherche des fruits à piquer.

Lors d'une expérimentation, poursuivie pendant deux mois sur une haie d'érythrines-peupliers du parc ORSTOM à Nouméa et consistant en observations journalières de tous les stades d'*Othreis* présents, sans faire aucun prélèvement, nous avons constaté, indépendamment du niveau de population du ravageur, que celui-ci pond dans la nature autant lorsque le temps est orageux, couvert et même frais que lorsqu'il fait beau, avec ou sans lune ; une pluie légère diminue la ponte et une pluie forte l'annule. Ces observations sont confirmées par Harling (1968) chez d'autres Lépidoptères.

D'autre part, des exemples précédents, on peut déduire que la ponte ne s'effectue vraiment que s'il y a accouplement ; sinon, la femelle peut tout de même pondre des œufs stériles, mais en petit nombre, avant de mourir. En outre, le corps adipeux disparaît progressivement de l'abdomen de la femelle au fur et à mesure que ses œufs sont portés à maturité et pondus.

Les dissections (Pl. 1, ph. 6) nous ont permis d'apprécier le potentiel de ponte du ravageur. De nombreux papillons capturés, puis disséqués, présentaient dans leurs voies génitales un ou plusieurs spermatophores et entre 132 et 206 œufs parfaitement formés, prêts à la ponte. D'autre part, nous avons observé dans la nature de nombreuses plaques d'œufs dont le nombre dépassait 200. Néanmoins, la capacité de ponte d'*Othreis* nous semble beaucoup plus importante encore.

Ainsi, sur 20 *Othreis* femelles vierges disséquées 8 à 13 jours après leur éclosion, nous avons décompté, en moyenne, 545 œufs non pondus mais bien développés dans les voies génitales, soit 5 dans l'oviducte, 92 dans chaque

trompe et 178 dans les 4 ovarioles de chaque ovaire. En outre, si l'on considère que la vie d'*Othreis* femelle dure au moins trois semaines, d'autres œufs peuvent se développer à partir des oocytes des ovarioles au fur et à mesure de la ponte.

Les extrémités des ovarioles sont formées d'éléments resserrés les uns sur les autres, à la façon d'un ressort ; si on allonge l'ovariole, chaque élément est formé de deux masses discoïdales juxtaposées ; à ce niveau, les ovarioles sont accolées les unes aux autres. Cette disposition rend compte du développement des oogonies chez les Lépidoptères, qui est du type méroïstique polytrophique, c'est-à-dire que les cellules nourricières sont issues de la cellule germinale et qu'elles sont encloses avec l'oocyte dans un follicule. Sur une femelle de 5 jours, les deux masses précédentes apparaissent vers la 20^e oogonie en voie de maturation ; sur les oogonies plus âgées, l'une des masses prend progressivement de l'importance sur l'autre, qui forme une petite calotte sur l'oocyte : ce sont les cellules nourricières. Si l'on compte donc, sur chacune des 4 ovarioles de chaque ovaire, les oocytes, puis les oogonies, jusqu'à ce que le contenu de l'ovariole ne présente plus qu'une masse continue, on obtient une potentialité de ponte de 1 000 œufs environ, soit 500 œufs par ovaire.

Il est probable que peu de femelles vivent assez longtemps pour pondre cette quantité d'œufs ; cependant, cette éventualité existe et l'on peut retenir une valeur moyenne entre les deux chiffres obtenus précédemment, soit 750 œufs par femelle.

Cette valeur n'est pas excessive pour une noctuelle, *Achaea janata* étant capable de pondre 600 œufs en quelques jours.

Cette fécondité explique les pullulations brutales constatées chez les deux noctuelles. Le fait que les trompes et l'oviducte peuvent jouer le rôle de réceptacle des œufs développés, explique la ponte d'ooplaques au moment des pullulations. Une ovogénèse plus active oblige sans doute à ce moment les *Othreis* femelles à déposer en une seule fois les œufs qui encombreront leurs voies génitales. Ainsi une ooplaque de plus de 500 œufs est potentiellement possible (une seule de 302 œufs a été observée). Hargreaves (1936) signale avoir observé chez *Othreis fullonia* une ponte potentielle de 305 œufs et une période précédant la ponte de 8 jours.

Enfin, il est sûr que 12 jours après l'éclosion est chez *Othreis* un maximum pour que le premier œuf parvienne à maturité et soit prêt à être pondu. Souvent, chez la femelle vierge, les premiers œufs développés parviennent dans l'oviducte dès le 8^e jour après l'éclosion de l'imago ; mais l'accouplement et le vol doivent accélérer ce processus, puisque la femelle éclot avec un stock d'œufs déjà développés. A titre indicatif, et si les observations faites sur *Othreis materna* — une espèce très voisine — peuvent apporter quelque lumière sur *O. fullonia*, Srivastava et Bogavat (1969) signalent qu'en Inde la femelle d'*O. materna* peut vivre un mois en captivité, qu'elle peut pondre 200 à 400 œufs, que cette ponte débute 8 à 10 jours après l'éclosion et que 90 % des œufs pondus sont fertiles.

La technique du marquage des adultes — que nous avons d'abord pensé utiliser pour essentiellement suivre leurs *migrations* — aurait pu aussi nous apporter quelques éléments d'informations supplémentaires, surtout sur la longévité du ravageur dans la nature, et peut être sur sa fécondité.

L'élevage de masse restant impossible, la méthode aurait consisté à prélever des œufs et des chenilles dans la nature, à les élever au laboratoire, à marquer les adultes éclos, à les libérer et à tenter d'en retrouver, au moyen d'autres méthodes que le piégeage lumineux.

Au moment des pullulations, récolter des stades larvaires dans la nature, puis les élever au laboratoire en nombre suffisant nécessaire à des lâchers, après marquage, est facile ; en période normale, le rendement reste trop insuffisant (comme le montrent les chiffres de dénombrements). De plus, en période de faibles populations, les chances d'observer un papillon sur un fruit, pendant la nuit, au moyen d'une lampe-torche, sont inexistantes ; la capture de la noctuelle reste toujours aléatoire dans ces conditions.

Au moment des pullulations, lorsque la technique du marquage était réalisable, sinon exploitable, la totalité des moyens et du temps disponibles ont été dévolus aux échantillonnages ; à ce moment, retrouver sur les fruits un faible pourcentage d'individus marqués, aux tendances migratrices, dans la masse des papillons produits par le milieu, serait, également, resté très aléatoire. Ces considérations nous ont fait remettre l'utilisation de la technique du marquage.

En conclusion, la femelle d'*Othreis* dès son éclosion, va à la recherche de sa nourriture, puisque nous avons capturé sur fruits des spécimens vierges ; il est probable qu'elle a besoin, sinon de se nourrir, du moins de voler librement sur de grands espaces avant ou pour l'accouplement, puisque nous n'avons pu obtenir d'œufs fertiles en cage en 18 m³.

Othreis vierge peut pondre quelques œufs stériles en captivité, mais ce cas ne se produit pas dans la nature, car nous n'avons pas observé de tels œufs parmi tous ceux récoltés.

La capacité de ponte de la femelle est de 750 œufs environ. Enfin, calculé sur 168 noctuelles élevées au laboratoire, le sex-ratio est de 0,53, soit une légère prédominance de femelles.

4. DUREE, NOMBRE ET CHEVAUCHEMENT DES GENERATIONS

Nous avons exposé que dans un élevage conduit en conditions normales au laboratoire, au cours de la saison chaude (novembre), le développement d'*Othreis* de l'œuf à l'adulte demande 30 à 33 jours, tandis qu'en saison fraîche (juillet), ces chiffres passent à 44-62 jours. Si l'on retient les chiffres moyens de 32 jours sur 6 mois et 53 jours sur les six autres mois de l'année, on constate en moyenne — en tenant compte d'une courte période de maturation de l'adulte accouplé avant la ponte — théoriquement 9 générations annuelles d'*Othreis*.

Ces générations se chevauchent continuellement, puisqu'on observe, sur les érythrines, durant toute l'année, tous les stades du ravageur en même temps, sans qu'il soit possible d'individualiser les générations dans les fluctuations de la densité. Il existe, cependant, une exception à cette situation, commune en fait à de nombreux insectes tropicaux, c'est l'individualisation en début de pullulation de trois générations, alors que la densité du ravageur varie, brutalement, en quelques semaines, d'une valeur très faible à une valeur très forte. On assiste ensuite au retour rapide du chevauchement des générations, du fait de la longévité du papillon et de sa grande fécondité.

CHAPITRE 2

L'ENVIRONNEMENT D'UNE POPULATION DU RAVAGEUR

Le milieu physique néo-calédonien se caractérise par une "chaîne centrale" au relief très compartimenté où des populations élémentaires du ravageur étudié se trouvent périodiquement isolées du fait de conditions climatiques extrêmes (sécheresse prolongée). En effet, le climat calédonien, à allure moyenne tropicale, montre une répartition des pluies annuelles très irrégulière du fait du passage aléatoire des dépressions cycloniques.

1. LE MILIEU NEO-CALEDONIEN

1.1. Rappel géographique

La Nouvelle-Calédonie est une île de 400 km de long sur 40 à 60 km de large, située dans l'Océan Pacifique, sur le tropique du Capricorne. Lui sont rattachés l'archipel des Belep au nord, l'île des Pins au sud et les îles Loyauté (Ouvéa, Lifou, Tiga et Maré) situées sur une ligne parallèle à l'axe sud-est nord-ouest de la "Grande Terre", vers l'est. La superficie de la Nouvelle-Calédonie atteint 16 700 km² et celle des îles Loyauté 1 690 km².

L'histoire géologique de l'île est très complexe ; les terrains carbonifères primaires existent ; on trouve des roches volcaniques anciennes, des schistes crétacés au sud-ouest et des zones métamorphiques au nord-est, sur lesquels ont joué des mouvements orogéniques variés. Cependant, l'île est caractérisée par un vaste ensemble de roches ultrabasiques d'origine oligocène, avec épanchements de péridotites, source du minerai de nickel.

A la suite d'un mouvement de bascule de toute l'île vers l'est, la partie orientale a été submergée tandis que la partie occidentale s'est trouvée exondée ; par suite, rares sont, sur la côte est, les petites surfaces planes ; par contre, en bordure de la côte ouest sédimentaire et au pied des massifs montagneux, des "plaines", séparées entre elles par des seuils, occupent une grande partie de la superficie.

Sur toute sa longueur, l'île présente une épine dorsale montagneuse centrale, formée de plateaux qui culminent entre 800 et 1 200 m et de quelques sommets isolés de 1 200 à 1 600 m. En règle générale, cette dorsale montagneuse, improprement appelée "chaîne centrale", est constituée de massifs

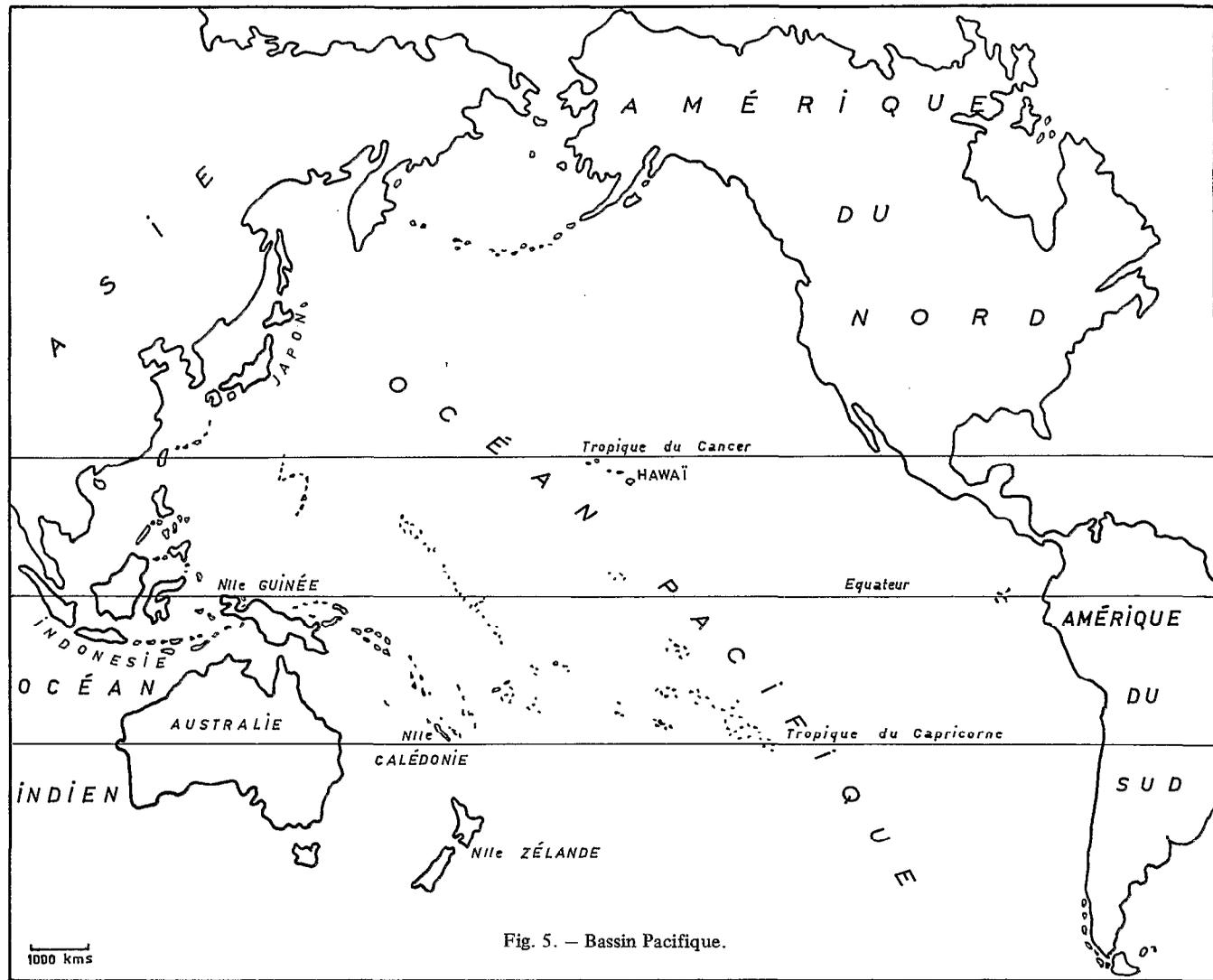


Fig. 5. — Bassin Pacifique.

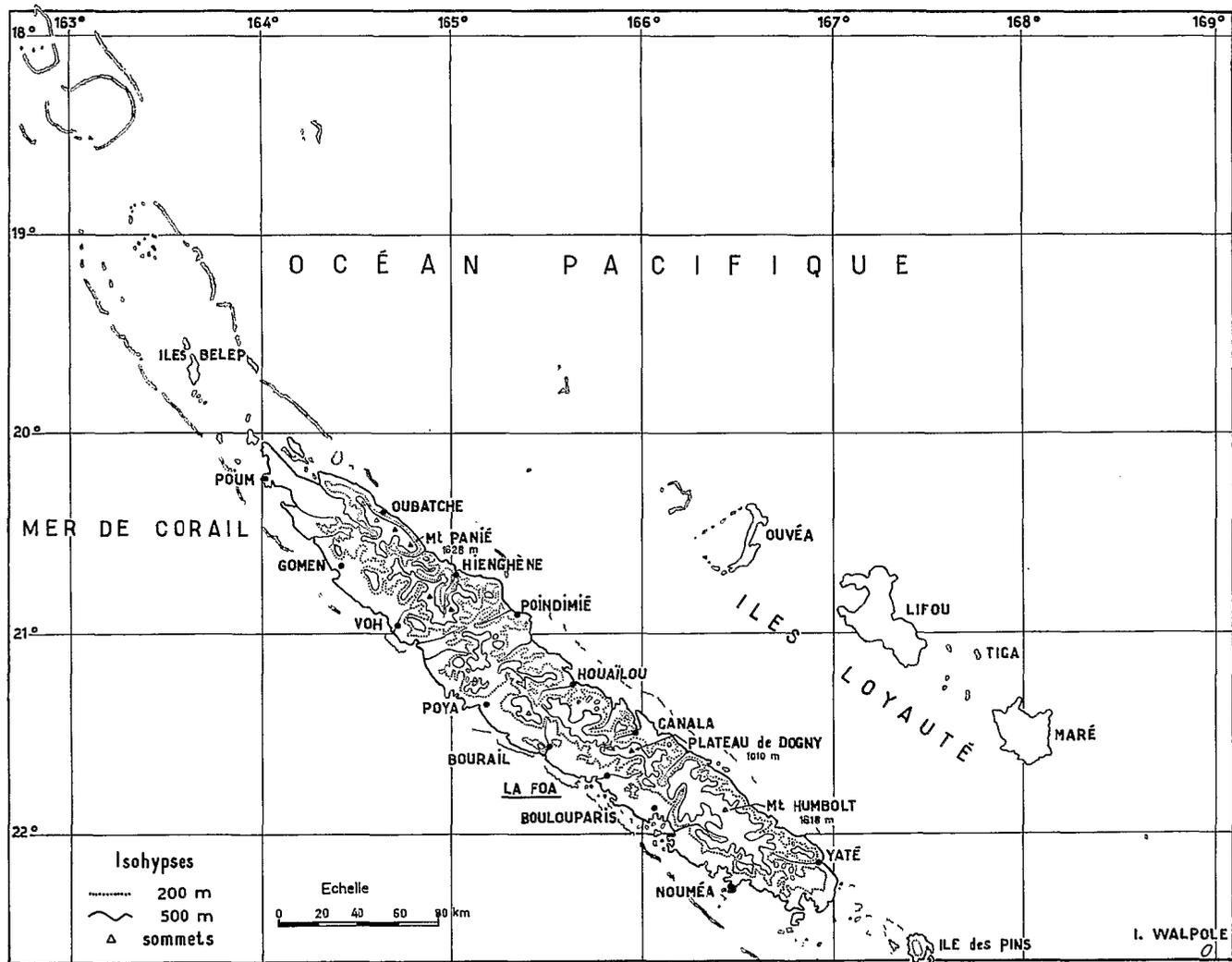


Fig. 7. — Nouvelle-Calédonie et Dépendances.

indépendants, séparés les uns des autres par des vallées encaissées ou des cols et développant de multiples ramifications secondaires dans toutes les directions ; ces arêtes et ces thalwegs aboutissent à un compartimentage très poussé du terrain, où s'enchevêtrent les crêtes, les ravins, les plateaux et les vallons. C'est un de ces compartiments isolés que nous avons choisi pour notre étude.

Quant aux îles Loyauté, ce sont des plateaux coralliens de 30 à 90 m d'altitude qui, selon la thèse la plus communément admise, se sont formés à la suite de la surextion d'atolls établis sur des socles volcaniques anciens.

1.2. Le milieu biotique

Les montagnes et les plateaux d'altitude portent les forêts humides, surtout sur les pentes exposées aux alizés du sud-est et aux pluies ou, parfois, abritées des vents, mais bénéficiant de pluies orographiques. Sur les sols rouges dérivés des péridotites, où les adventices introduites ne peuvent s'établir, on trouvera un maquis très particulier, riche en myrtacées et protéacées d'allure xérophytique, bien que souvent très arrosé ; dans les petites plaines alluviales des deux côtes on trouvera des plantations de caféiers et des cultures vivrières et maraîchères ou bien, surtout sur la côte ouest, les grands pâturages occupant les zones de savanes à graminées introduites, régulièrement parcourues par les feux de brousse. Ces pâturages consacrés à l'élevage bovin extensif occupent le tiers de la superficie de l'île. Enfin, les grandes baies et les côtes abritées sont encombrées de mangroves à palétuviers.

Sur la côte ouest surtout, les feux de brousse allumés par l'homme favorisent une plante indigène pyrophyte appelée "niaouli" (*Melaleuca leucadendron* L., Myrtacées), tandis qu'un grand nombre de plantes introduites, à grande capacité d'adaptation écologique, envahissent tous les biotopes, sauf sur les terrains serpenteux riches en oxydes métalliques de nickel, chrome, cobalt, manganèse et fer, où s'est adaptée une flore particulière à forte endémicité.

1.3. Les caractéristiques climatiques du milieu néo-calédonien

Contrairement aux régions tempérées, où la température est souvent un facteur écologique déterminant, les chutes de pluie, leur volume et surtout leur répartition jouent en régions tropicales un rôle beaucoup plus important que la température, qui fluctue relativement peu entre des valeurs bien supérieures à zéro ; c'est pourquoi, nous nous attachons dans ce qui suit à définir le mieux possible le climat néo-calédonien au moyen de ses précipitations et de leur répartition dans l'espace et le temps.

Ce climat est sous la dépendance étroite des déplacements complexes vers l'ouest, au-dessus de l'Océan Pacifique, des cellules anticycloniques formées sur le continent australien et des dépressions cycloniques saisonnières qui, de

décembre à avril, viennent de la région équatoriale selon une direction générale NE-SO au niveau de la Nouvelle-Calédonie.

Lorsqu'on examine la carte des précipitations annuelles, dressée par le Service Hydrologique de l'ORSTOM (Moniod, 1966), on distingue trois "sommets pluviométriques" supérieurs à 3 mètres, dans le nord-est de l'île, au niveau du massif du Mont Panié (1640 m), dans la région de Poindimié et au sud, entre Yaté et le Mont Humbolt (1634 m) et englobant la plaine des Lacs (180-250 m) ; entre ces zones, deux "vallées de pluviométrie" sont orientées selon les axes Voh-Hienghène et La Foa-Canala. Ainsi, à l'abri des massifs montagneux très arrosés du nord et du sud, s'étendent, sur la côte ouest, les plaines basses les plus sèches de l'île, celles de Voh-Ouaco et de Boulouparis : à Ouaco on enregistre, en moyenne, 795 mm de pluies, à Voh, 880 mm en 70 jours de pluie par an.

Sur toute l'étendue de la Nouvelle-Calédonie, on peut calculer qu'il tombe, en moyenne, 1528 mm d'eau par an (chiffre calculé à partir des données recueillies en 23 postes répartis sur l'île et pendant 14 ans (1952-1966). On a pu enregistrer, cependant, 7 mètres 50 de précipitations sur la face est du Mont Panié durant l'année hydrologique 1959-60.

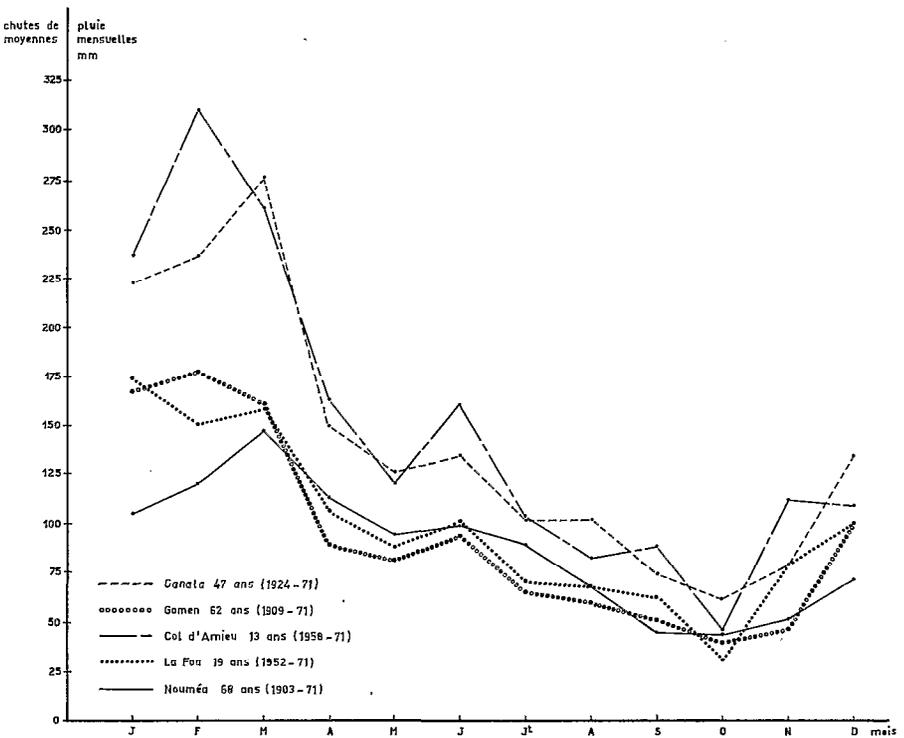


Fig. 8. — Précipitations moyennes mensuelles en cinq stations de Nouvelle-Calédonie.

On distinguera sur la figure 8 une grande saison des pluies pendant la saison chaude, mars étant le mois le plus pluvieux ; du fait des perturbations cycloniques venant du nord, il pleut alors plus au nord qu'au sud de l'île. On observera aussi une courte saison des pluies, en juin, pendant la saison fraîche, surtout au sud et, entre ces deux périodes, une petite saison sèche en mai. La grande saison sèche s'étend d'août-septembre à novembre, mais parfois elle peut se prolonger de façon catastrophique jusqu'à la fin de janvier ; une insolation intense et le vent ajoutent leurs effets pour provoquer une forte évapotranspiration des végétaux.

La végétation est alors desséchée, les rivières tarissent ainsi que les nappes souterraines et les feux de brousse ravagent les plaines et les versants des montagnes. De telles sécheresses ont récemment sévi en 1957, 1963 et 1969.

Souvent les chiffres annuels ne rendent qu'imparfaitement compte d'une sécheresse très sévère, car des périodes sèches peuvent affecter deux années consécutives, le reste de chacune de ces années compensant relativement le déficit pluviométrique enregistré pendant l'autre partie de l'année.

Ainsi, l'examen pur et simple de la hauteur de pluies annuelles peut prêter à une conclusion erronée. La *répartition dans l'année* reste donc importante et peut présenter des caractéristiques exceptionnelles, comme en 1965, qui fut une année sèche, où 13 % de la quantité totale des pluies de l'année ont été recueillis le 24 février et 46 % durant le seul mois de février.

Les dépressions cycloniques saisonnières, fréquentes de décembre à avril, perturbent violemment le climat local ; les vents soufflent alors à plus de 120 km/h, mais peuvent atteindre une vitesse de 250 km/h dans les rafales, et les précipitations une hauteur de 450 mm en une journée (exceptionnellement l'agglomération de Yaté, sur la côte est, a reçu 646 mm de pluies en une seule journée, le 29 novembre 1937, soit plus que la moyenne du bassin parisien en un an). Ces phénomènes atmosphériques violents perturbent profondément la végétation de l'île, surtout par les effets mécaniques du vent, ainsi que la faune qui lui est inféodée (Pl. 8, ph. 2). Comme ces pluies se déversent souvent sous la forme d'averses brutales, comme le relief est très accusé et les sols, en général, compacts et peu perméables, on assiste à un ruissellement et à une érosion très rapide sur les pentes, sans que la végétation puisse profiter de cette eau ; les plantes autochtones présentent, dans ces conditions, des allures de xérophytes sous un climat moyen propice à la forêt dense.

Le tableau comparatif 8 donne, pour quelques localités caractéristiques, les moyennes générales et les précipitations de certaines années particulières.

A Nouméa, par exemple, la moyenne générale des chutes de pluies, calculée sur 67 ans (1903-1970), est de 1056 mm, mais les précipitations annuelles peuvent y varier du simple au quadruple ; durant le mois le plus pluvieux, qui est mars, on a pu enregistrer un maximum de 364 mm de pluie et un minimum de 18 mm ; en septembre, (mois le plus sec), 164 mm d'une part et 5 mm de l'autre.

TABLEAU 8 — Précipitations moyennes annuelles en quatre stations de Nouvelle-Calédonie

	Nouvelle Calédonie	Nouméa (sur 67 ans)	La Foa (sur 19 ans)	Canala (sur 47 ans)	Gomen (sur 62 ans)
Moyennes (en mm)	1 528	1 056	1 191	1 705	1 141
1957	—	807	899	1 277	938
1967	2 727	1 670	2 292	3 325	1 782
1968	1 020	983	842	1 117	848
1969	1 200	847	873	1 289	695
1971	1 694	1 335	1 336	1 976	1 333

La même année, il peut se produire un excédent par rapport à la normale sur la côte est et un déficit sur la côte ouest. Sur le plan écologique, il ne faut donc pas sous-estimer l'importance des noyaux déficitaires isolés qui peuvent jouer le rôle de centres initiateurs de pullulations d'insectes.

Ces grandes variations interannuelles et l'instabilité de la position des isohyètes incitent donc à interpréter, avec beaucoup de réserve, la notion de pluviométrie moyenne et à accorder une grande importance aux valeurs extrêmes.

La température est un facteur physique de moindre importance que la pluie, le vent et les cyclones. On distingue une saison chaude et une saison fraîche, bien marquées sur la figure 9. La latitude du tropique laisserait prévoir des températures élevées, mais celles-ci sont atténuées par les masses océaniques, les vents alizés et, à l'intérieur de l'île, par l'altitude. Par exemple, à Nouméa, la température moyenne annuelle est 26°2 (maximum 34°4) ; la température moyenne du mois le plus frais (août) est 20°1 (minimum 13°9). L'écart entre les températures moyennes diurnes et nocturnes est 7° environ sur la côte ouest et peut atteindre 15° à 18° en certaines vallées de montagne. Certains climats de côte sous le vent, comme les îles Loyauté, présentent des caractères de climats sub méditerranéens, avec des précipitations faibles, souvent irrégulières, et des maxima et minima de températures importants : 36°9 (Poya) ou 4°2 (La Foa), et de grands écarts thermiques entre le jour et la nuit (15° à 20°). Il existe ainsi une grande diversité de climats locaux, surtout à cause du relief très compartimenté.

Le vent joue un grand rôle dans la pluviométrie, mais aussi dans l'évapotranspiration générale ; il est presque constant, surtout les vents alizés du sud-est. A Nouméa, ils représentent 72 % des vents, dont 60 % à plus de 8 nœuds ; 15 % des vents proviennent de l'ouest, surtout en saison fraîche, et 8 % du nord ; les calmes plats ne représentent que 5 % du temps.

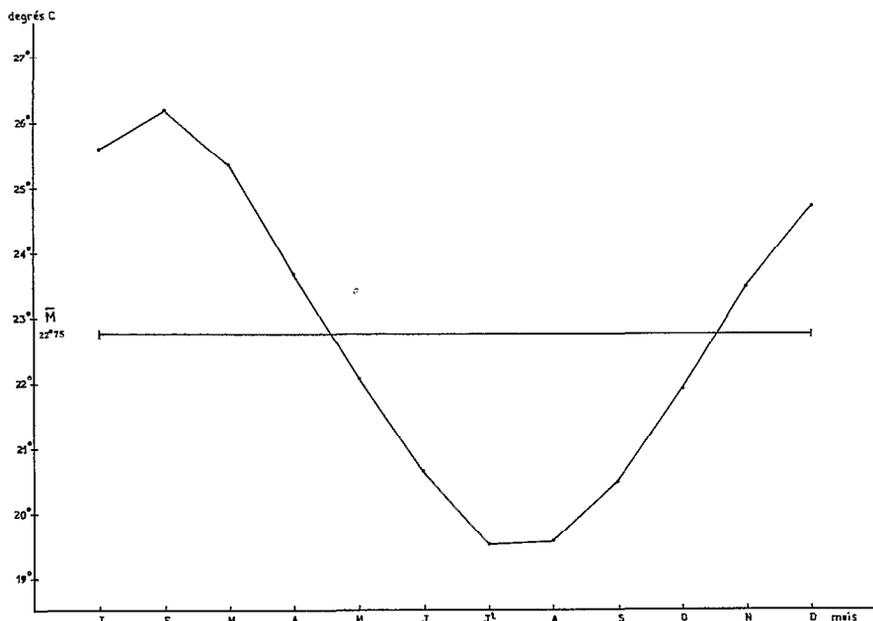


Fig. 9. — Moyenne des températures mensuelles calculées sur 17 stations de Nouvelle-Calédonie pendant la période 1952-66.

L'humidité relative moyenne à Nouméa, sur la période 1951-65, s'établit à 75,5 %, mais l'évaporation moyenne sur 15 ans (1951-65), est 4,0 mm par jour et l'insolation moyenne sur 5 ans (1960-65), 6,45 heures par jour.

En conclusion, malgré les pluviométries parfois très élevées, le climat calédonien présente un caractère xérique prédominant. En année pluviométrique normale, plus de 60 % des pluies de saison humide et 40 % des pluies annuelles sont dues à des apports cycloniques ; s'il n'y a pas de cyclone, la pluviométrie annuelle reste, anormalement, basse. Par suite, on observe des types de végétation naturelle plus xérophiles qu'ils ne devraient l'être sous des climats répondant aux caractéristiques données par les moyennes.

Ainsi, selon les données de Péguy (1970), le climat moyen néo-calédonien serait à ranger dans les climats tropicaux atténués ; mais, en certaines stations, le climat moyen devient franchement tropical. De la sorte, les chiffres moyens obtenus à Nouméa, Gomen ou La Foa rapprocheraient curieusement le climat de ces stations du climat moyen de Corumba, une ville située sur le rio Paraguay aux confins du Brésil. Et pourtant, il est très probable que le caractère tropical du climat de Corumba est beaucoup plus accusé que celui de Nouméa, quoiqu'en disent les moyennes considérées.

Ainsi l'irrégularité de la pluviométrie et de la température, et l'importance des contrastes saisonniers, sont les traits dominants du climat néo-calédonien. Toute anomalie dans les chutes de pluies se répercutera sur le milieu écologique et en particulier sur les populations d'insectes.

2. LES METHODES DE TRAVAIL ADOPTEES

2.1. Rappel des buts de la présente étude

Avant d'aller plus loin, il nous paraît important de rappeler clairement certains buts de cette étude. Dans un travail antérieur (Cochereau, 1974) et en introduction, nous avons donné un résumé des connaissances rassemblées d'après la littérature sur la biologie des papillons piqueurs de fruits en général. Puis, dans les deux chapitres précédents, nous nous sommes essentiellement attachés, d'abord à apporter des faits nouveaux concernant la biologie, les divers comportements du ravageur *Othreis fullonia* et l'évaluation des dégâts qu'il peut commettre, ensuite à définir l'environnement dans lequel il évolue.

Il s'agit maintenant d'étudier les populations du ravageur dans le milieu écologique complexe où elles évoluent en Nouvelle-Calédonie, et cette étude doit déboucher sur le plan économique sur des applications pratiques dans la lutte menée contre *Othreis fullonia*. Le but est donc de mettre au point une gestion du ravageur en préconisant des manipulations sélectionnées, de façon à réduire les dégâts sur les fruits en dessous du niveau économiquement acceptable, les années où des pullulations, qu'il faudra prédire, se présenteront ; les interventions adoptées devront, en outre, être acceptables autant sur le plan écologique qu'économique.

Comme le précise Southwood (1966), il s'agit d'utiliser des méthodes écologiques, pour mesurer, décrire et analyser la population étudiée et la communauté dont elle fait partie.

Une étude extensive (Morris, 1960) est menée sur un vaste territoire pendant plusieurs années au moyen d'un petit nombre d'échantillonnages portant sur un seul stade. Ces sondages permettent d'appréhender sans trop d'incertitude la distribution de l'insecte étudié, les dégâts que ses populations commettent et peut-être de prédire ses pullulations, pour les contrecarrer, si une corrélation entre certains facteurs édaphiques ou climatiques et un haut niveau de population peut être mise en évidence.

Par contre, une étude intensive oblige à une continuelle observation de la population dans le même lieu ; les échantillonnages portent sur plusieurs stades, et leur nombre, leur fréquence et leur distribution doivent permettre de dresser des tables de vie de façon à mettre en évidence le ou les facteurs-clefs qui provoquent les fluctuations les plus importantes dans la population — c'est-à-dire qui provoquent les pullulations — et ceux qui, d'autre part, régularisent la population (Richards, 1961). Ainsi, un facteur-clef, utile à la prévision, n'est pas forcément le facteur régulateur principal. On peut considérer aussi les facteurs perturbateurs ("disturbing factors") (Rabb et Guthrie, 1970) qui, s'ils sont abiotiques ou liés à la physiologie ou au comportement des organismes étudiés, sont difficilement décelables sur les tables de vie. D'autre part, la mise au point d'une table de vie est grandement facilitée si les générations de l'insecte à étudier sont distinctes — ce qui n'est pas le cas pour *Othreis* — et qu'il est possible

d'échantillonner de façon conséquente tous les stades, lors de chaque prélèvement : une circonstance très rare avec *Othreis*.

Comme il s'agit de gérer des populations, toutes les données rassemblées jusqu'ici indiquent que le problème se pose avant tout au niveau des plantes-hôtes, sur lesquelles se développent les populations de chenilles, et non pas au niveau des vergers, lorsque les populations de papillons s'y trouvent rassemblées. Et pourtant, toutes les études menées jusqu'à présent sur les papillons piqueurs de fruits concernent uniquement les papillons, au moment où ils piquent les fruits, ou bien les pourcentages des récoltes perdues du fait de leur attaque. Bien que les observations nocturnes ne soient pas des plus faciles — elles sont faites essentiellement lorsque les papillons attirent l'attention, au moment des pullulations — suivre l'évolution des populations de chenilles reste encore plus délicat. Celles-ci sont, dans la nature, disséminées sur des plantes sauvages, poussant, en faible densité souvent, sur de grandes superficies, loin des vergers, et une étude sur les plantes-hôtes pose ainsi de gros problèmes d'échantillonnages, d'autant plus que les populations du ravageur sont soumises à des fluctuations extrêmes, en particulier vers les valeurs les plus basses. Assez paradoxalement, ce sont ces valeurs qui sont les plus importantes dans la dynamique des populations et, dans ces circonstances, pour obtenir quelques chiffres exploitables, il nous a alors fallu échantillonner une masse très importante de feuilles d'érythrines.

Toutes ces raisons nous ont fait adopter une position médiane située entre une méthode extensive et une méthode intensive. Ainsi, notre étude qui a duré trente mois, soit sur 23 générations théoriques du ravageur, concerne une vaste superficie — et se rapproche ainsi d'une méthode extensive — mais où des dénombrements, sans aucun prélèvement de végétal, ont été effectués, mensuellement, sur des parties de plantes-hôtes ou des plantes entières, choisies une fois pour toutes ; en ces derniers points la méthode est donc intensive. Nous reviendrons plus longuement, par la suite, sur les caractéristiques de notre méthode de dénombrement. Celle-ci est restée la mieux adaptée aux problèmes posés par l'échantillonnage et elle nous permettra d'exploiter tels quels les chiffres bruts obtenus lors des dénombrements mensuels, sans avoir à les soumettre à des tests statistiques qui seraient restés sans grand fondement du fait de l'extrême hétérogénéité de l'habitat du ravageur, de la grande dispersion et de la densité très variable de ses plantes-hôtes.

2.2. *Limitation d'une population élémentaire dans l'espace*

Dans la population globale d'*Othreis* de Nouvelle-Calédonie, territoire déjà bien délimité par la mer, il nous fallait, néanmoins, isoler au mieux une population élémentaire dans un espace plus restreint que l'île tout entière, et suivre sa dynamique durant un temps donné.

Il reste maintenant à définir le sous-environnement de la population élémentaire choisie, étant entendu que cet environnement sera totalement défini

lorsque les fluctuations de la densité de la population élémentaire seront connues et que seront, également, connues les fonctions rétroactives de la population sur l'environnement, surtout en période de pullulations.

Cette population élémentaire, autant que faire se peut, doit être isolée des autres populations élémentaires. Il existe ainsi, entre la côte ouest et la

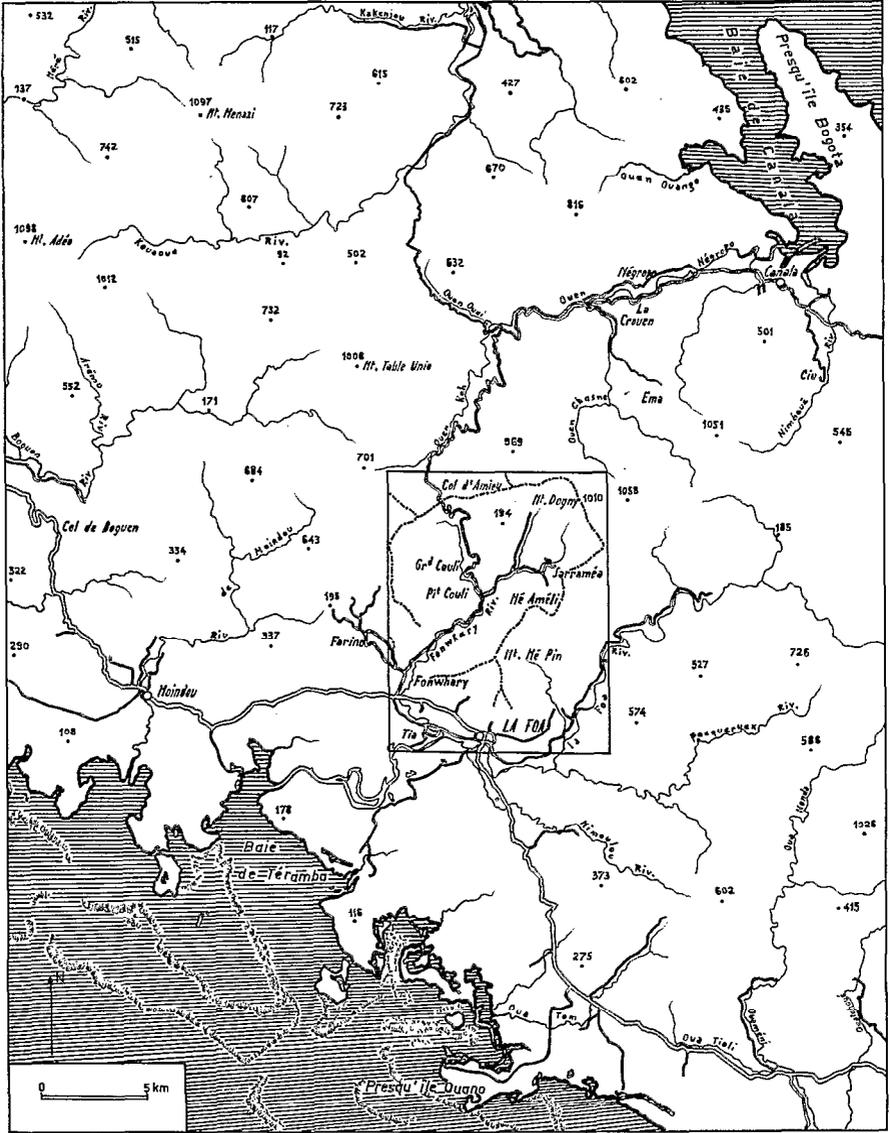


Fig. 10. — Région de La Foa-Canala.

côte est de la Nouvelle-Calédonie, une rupture d'une vingtaine de kilomètres dans les peuplements d'érythrines où se développent les populations d'*Othreis*. Cette bande de rupture suit, en gros, les sommets de la chaîne centrale. Comme le montre les figures 7 et 10, le territoire choisi est situé dans la moitié sud de l'île, sur la partie ouest de la chaîne centrale, et s'étend sur trois vallées de montagne principales dont le développement atteint, au total, une vingtaine de kilomètres de long. Deux vallées principales se rejoignent en un défilé que suivent la rivière Fonwhary et la route territoriale de La Foa à Canala par le col d'Amieu. La branche nord, celle des tribus autochtones de Grand Couli et de Petit Couli, part du col d'Amieu (430 m) et la branche est (celle de la rivière Sarraméa), du pied du plateau de Dogny, énorme masse horizontale qui culmine juste au-dessus, à 1 010 m d'altitude. Sur ces contreforts, des torrents ont creusé de nombreuses vallées secondaires et ravins. Le défilé débouche sur la plaine côtière de l'agglomération de La Foa où, sur l'emplacement des anciennes caféières, subsistent de petites forêts d'érythrines- "piquants" et des pâturages ; sur les riches terres d'alluvions sont installées des cultures maraichères, tandis que les pâturages extensifs s'étendent jusqu'à la mer.

Comme on l'a vu plus haut, le relief compartimenté de la Nouvelle-Calédonie découpe l'île en une série de vallées du même genre, perpendiculaires à la côte et plus ou moins ouvertes sur les plaines côtières.

A ce point de vue, la vallée choisie débouche sur la plaine par un défilé particulièrement étroit, ce qui isole d'autant plus la population élémentaire qui nous intéresse. On peut donc considérer que cette portion de territoire occupé par une partie de la population globale d'*Othreis*, dont les limites géographiques ont été données plus haut lors de la description du milieu calédonien, définit une population élémentaire du ravageur qui fluctue et se déplace dans ses propres limites, mais assez bien isolés des autres populations élémentaires, également définies par les vallées environnantes du même type, celles de Moindou ou de Farino par exemple (voir fig. 11).

Il n'existe ainsi que de faibles interactions avec les autres vallées adjacentes. Ce territoire individualise donc un groupe fluctuant de l'insecte à étudier, n'ayant pas ou peu de contacts avec d'autres groupes adjacents de la même espèce, c'est-à-dire une population élémentaire, unité discrète et dynamique considérée en conditions naturelles. La vallée choisie permet ainsi de définir un système de vie ("life system") d'*Othreis* et d'étudier son fonctionnement. Nous donnons à ce terme le sens que lui ont donné Clark et ses collaborateurs (1967), c'est-à-dire un sous-système, ou la partie d'écosystème, qui détermine l'abondance et l'évolution d'une population d'une espèce donnée. Clark définit ce sous-système à l'aide d'un schéma où la population est considérée dans son environnement effectif. Ces deux variables fournissent les codéterminants de l'abondance de l'espèce : les propriétés innées des individus et celles de l'environnement. Ceux-ci fournissent des événements observables et divers mécanismes écologiques, en particulier, des mécanismes stabilisateurs, assurent le maintien de l'espèce dans le milieu.

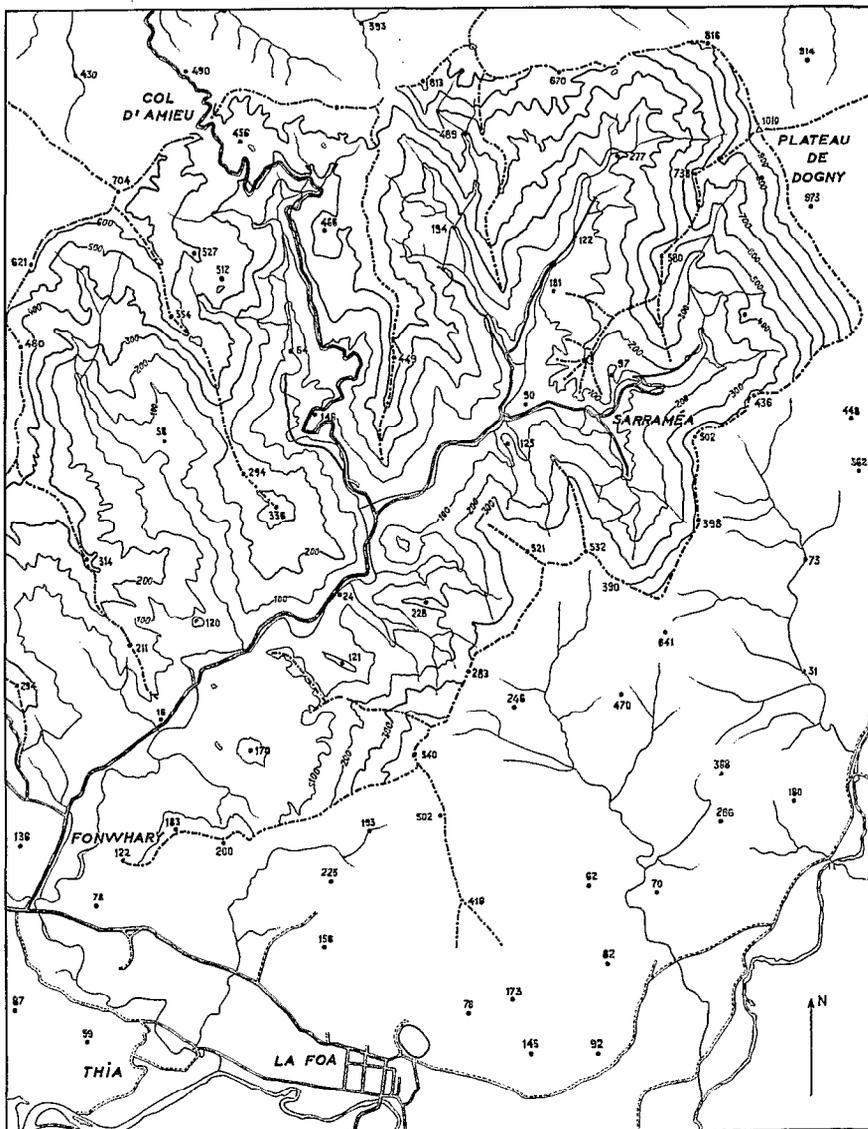


Fig. 11. — Région de Sarraméa-La Foa (courbes de niveau).

2.3. Description du milieu physique où évolue cette population élémentaire

Comme le montre la figure 11, la zone montagneuse est parfaitement délimitée par une ligne presque circulaire de hauteurs s'élevant progressivement de 200 m, au débouché du défilé sur la vallée côtière, jusqu'à 700-800 m

de chaque côté du col d'Amieu et 1 000 m sur le rebord du plateau de Dogny. La courbe de niveau des 300 m est ainsi complètement incluse à l'intérieur des lignes de crêtes considérées. A partir de celle-ci, des éperons élevés avancent profondément dans le territoire qui nous intéresse, provoquant un sous-compartimentage très poussé.

Les érythrines sont toujours installées dans les vallées, jamais sur les hauteurs, et remontent haut au-dessus de Sarraméa, dans les petites vallées creusées au pied du plateau de Dogny, généralement à l'emplacement d'anciennes caféières.

Le défilé suit la rivière sur 7 kilomètres ; souvent, de chaque côté, les courbes de niveau des 100 m d'altitude se rapprochent ; lorsqu'elles s'éloignent, la rivière coule dans de petites plaines intérieures consacrées essentiellement aux pâturages extensifs. La grande plaine côtière, coupée de lignes de collines, s'étend ensuite jusqu'à la mer (baie de Teremba).

Tout naturellement, nous considérerons par la suite, lors de l'exploitation des dénombrements, trois groupes principaux de biotopes, correspondants à ces trois zones écologiques : la montagne, le défilé et la plaine côtière.

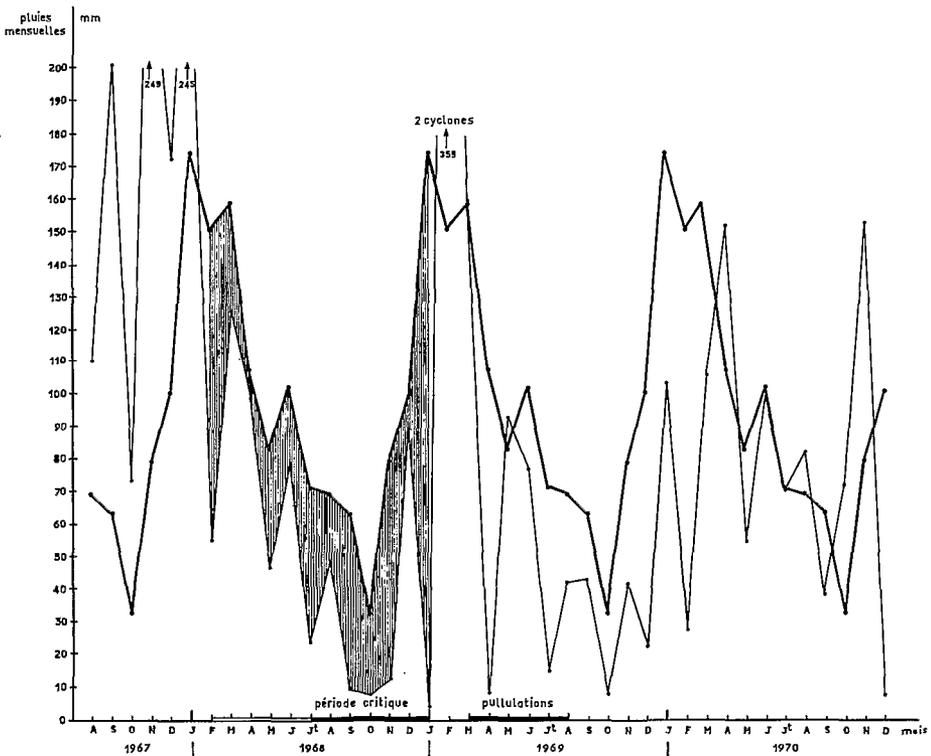


Fig. 12. — Comparaison à la moyenne générale (1952-71) des chutes de pluie mensuelles de 1967 à 1970 à La Foa.

Ainsi, depuis les hauts de vallées, jusqu'aux plaines du bord de mer, se trouve défini, sur une petite échelle favorable à l'observation, un gradient pluviométrique et écologique presque parfait, le long duquel se produisent des migrations saisonnières et des pullulations localisées du ravageur étudié. La région est essentiellement agricole (café, agrumes, cultures maraîchères et vivrières, élevage) ; deux exploitations forestières sont installées à proximité des grandes forêts de la chaîne centrale, l'une au-dessus de Farino, l'autre au col d'Amieu. Partout où l'on a planté des caféiers, on rencontre d'importantes érythrines-“piquants”, tandis que les “peupliers” sont distribués dans les tribus et villages.

Le climat, entre le col d'Amieu (430 m) et La Foa (18 m), présente une différence d'environ 3° dans les températures moyennes annuelles, mais la différence entre les moyennes des maxima est plus importante (4° environ) qu'entre les moyennes des minima (2° environ) (fig. 9). En saison fraîche, les masses d'air froid, qui descendent la nuit du plateau de Dogny, ont en effet une grande influence sur les températures minimales à La Foa. Il est intéressant, d'autre part, de comparer les maxima à La Foa et à Nouméa ; il fait beaucoup plus chaud à La Foa : le compartimentage des plaines de la côte ouest oppose un écran aux effets modérateurs des alizés du sud-est.

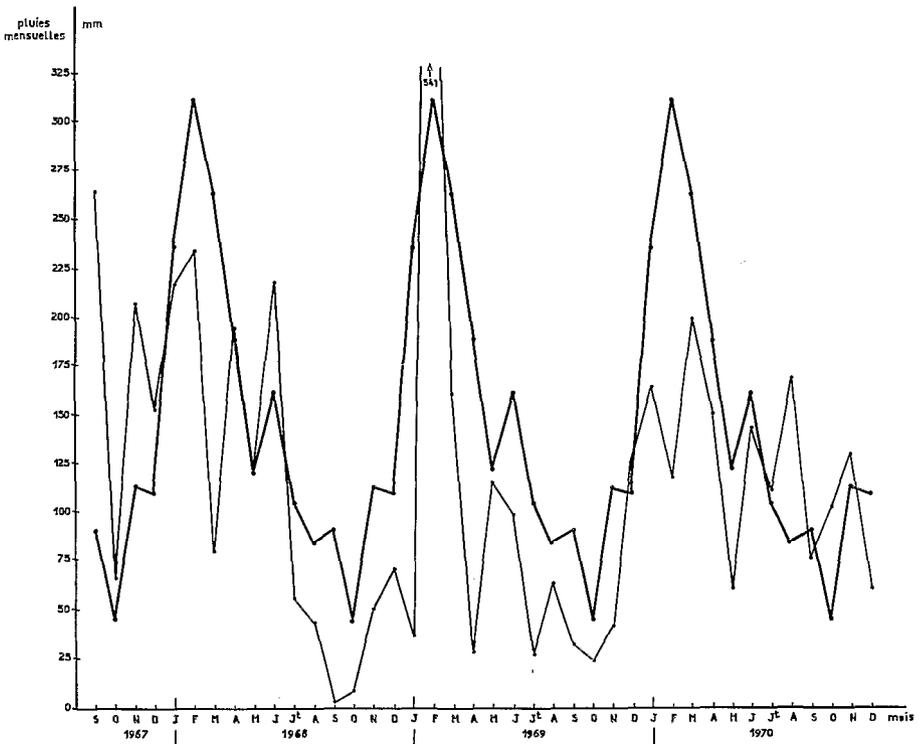


Fig. 13. — Comparaison à la moyenne générale (1958-71) des chutes de pluie mensuelles de 1967 à 1970 au col d'Amieu.

En ce qui concerne la pluviométrie, les figures 13 et 12 donnent les chutes de pluies mensuelles relevées au col d'Amieu et à La Foa de 1967 à 1970, c'est-à-dire durant le présent travail. Ces chutes de pluies sont comparées à des moyennes calculées sur 13 ans au col d'Amieu et sur 19 ans à La Foa. D'autres indications sont portées sur ces schémas, mais elles seront utilisées par la suite. A la comparaison des moyennes mensuelles, il apparaît qu'il pleut presque deux fois plus en saison chaude au col d'Amieu qu'à La Foa (310 mm contre 170 mm en février). Par contre, en saison sèche (septembre) les chutes de pluies sont pratiquement identiques. Durant les trois ans (1967-70) qui nous intéressent, la sécheresse de la fin 1968 s'est faite sentir aussi bien en altitude qu'en plaine ; par contre, les pluies cycloniques de novembre 1967 et janvier 1968 ont été plus importantes à La Foa qu'au col d'Amieu, et ce fut l'inverse en février 1969. Ces différences sont essentiellement dues à la direction prise par les dépressions cycloniques durant leur parcours sur la Nouvelle-Calédonie. En juin 1968, la grosse différence enregistrée est due à des pluies orageuses en montagne. Fin 1968, la sécheresse est aussi forte en montagne qu'en plaine et, durant l'année 1969 les chutes de pluies sont pratiquement identiques sur les deux stations, contrairement aux indications données par les moyennes.

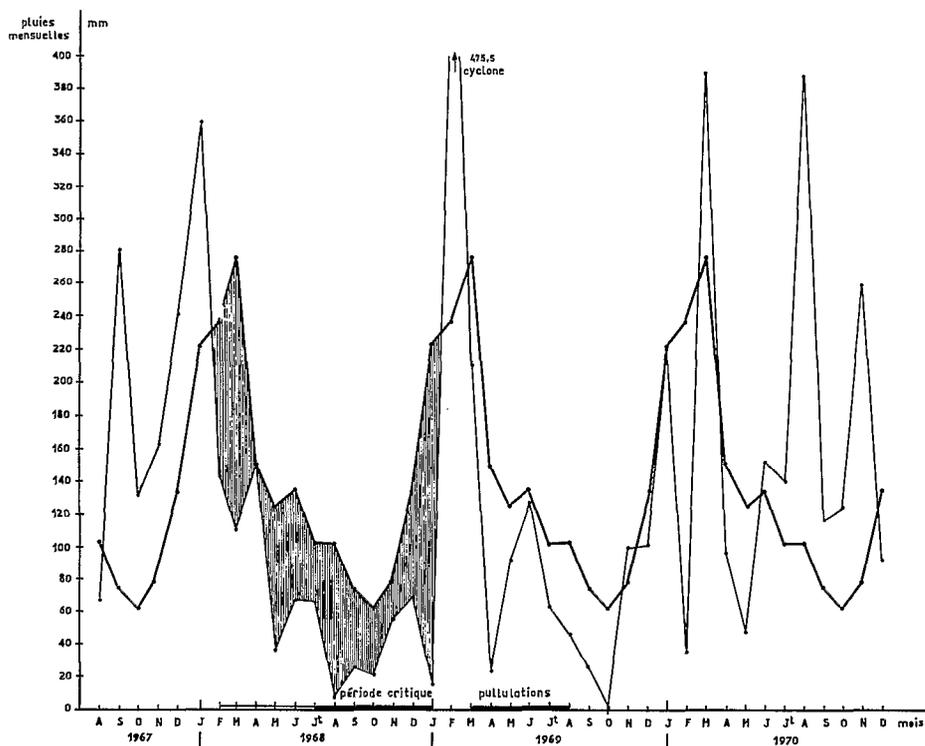


Fig. 14. — Comparaison à la moyenne générale (1924-71) des chutes de pluie mensuelles de 1967 à 1970 à Canala.

On doit donc considérer que cette séquence climatique est exceptionnelle. En 1970 les différences redeviennent plus normales. Néanmoins, cette zone située derrière le plateau de Dogny, sous les vents d'est, est soumise à des températures souvent fortes en saison chaude et à des pluies orographiques localisées.

Si l'on compare les courbes précédentes avec celles obtenues sur la station de Canala, localité située en bordure de mer sur la côte est (fig. 10), on constate

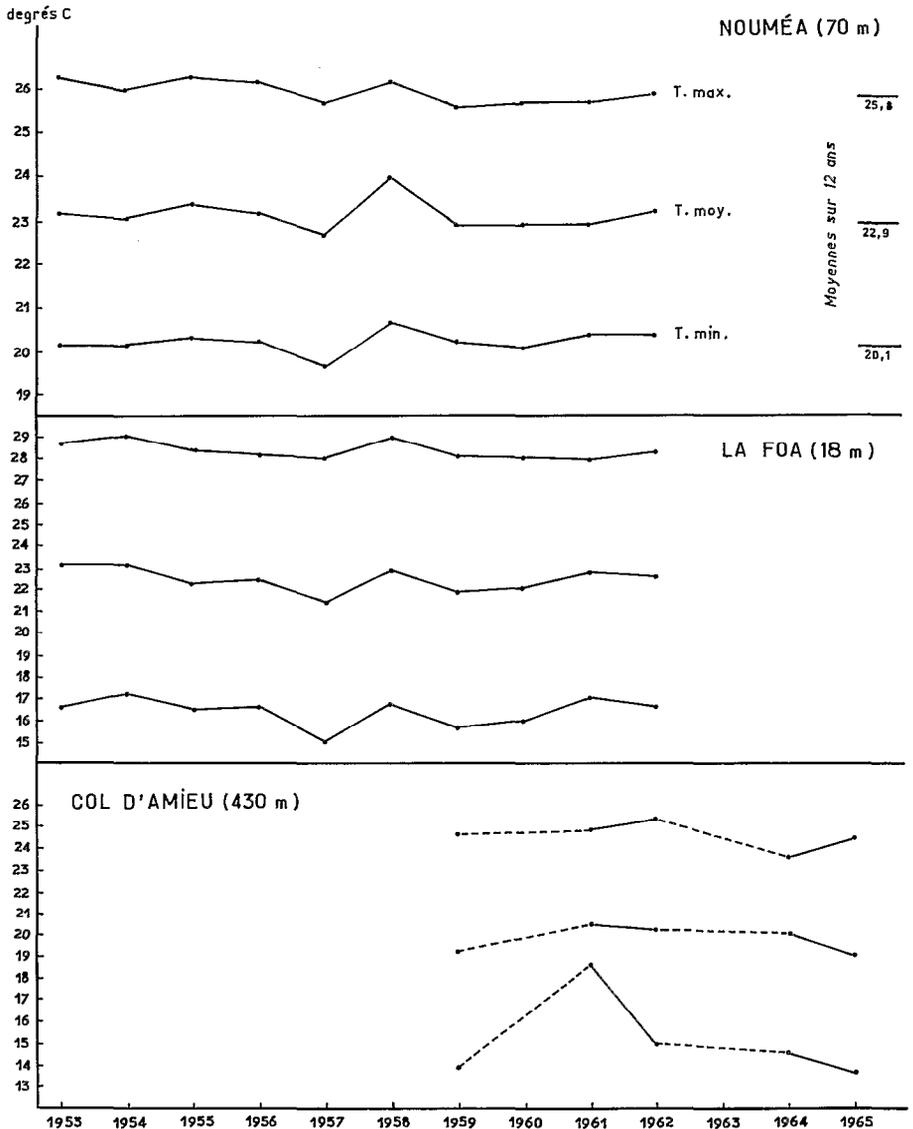


Fig. 15. — Températures moyennes annuelles (Nouméa, La Foa, col d'Amieu).

que le mois le plus pluvieux est mars au lieu de février et le maximum atteint n'est que 20 mm en dessous du maximum du col d'Amieu ; c'est l'influence des alizés sur la côte au vent. De même, le mois d'octobre est en moyenne plus pluvieux qu'en montagne. Par contre, durant les trois ans considérés, la sécheresse de 1968 a été aussi marquée à Canala que sur l'autre versant de la chaîne centrale, tandis que la saison fraîche 1969 a été ici anormalement sèche et l'année 1970 supérieure à la moyenne, alors que ce fut l'inverse à 50 kilomètres de là. Ces considérations rapides mettent en évidence la grande diversité des climats régionaux en Nouvelle-Calédonie.

Fluctuations microclimatiques (pl. 6 et 7)

Dans la vallée de Sarraméa, nous avons tenté de saisir, même grossièrement, les variations de température et d'hygrométrie pouvant survenir dans la caféière complantée d'agrumes et ombragée d'érythrinae, le milieu où se développent les chenilles d'*Othreis* et se nourrit l'imago. Pour ce, nous avons disposé en divers biotopes, à l'ombre des caféiers, des agrumes ou des arbres d'ombrages, des thermomètres et des hygromètres enregistreurs. Les appareils étaient abrités dans une cage grillagée, pourvue d'un toit de bois isolant, mais où l'air pouvait circuler librement. Les planches 6 et 7 commentées présentent des enregistrements relevés en période chaude, pendant l'époque des plus fortes populations de papillons. Ainsi, la vallée de Sarraméa, entourée de montagnes, est parfois fraîche durant la nuit et très chaude pendant la journée, s'il n'y a pas de vent. Le caractère général de ces enregistrements et que si la température varie dans des limites assez stables, l'hygrométrie est très instable d'un point à un autre, comme d'un jour sur l'autre, et surtout, au même endroit, d'une heure à l'autre durant la même journée.

2.4. Description du milieu biotique

Les divers biotopes retenus peuvent être classés en trois types bien particuliers : ceux de montagne, ceux situés le long du défilé, entre la montagne et les plaines côtières, et ceux de plaine. En montagne, on peut en outre individualiser les biotopes choisis dans les tribus indigènes, milieu transformé riche en érythrinae et en espèces fruitières, agrumes et mangues surtout. Par la suite, lors de l'exploitation des dénombrements des divers stades d'*Othreis*, nous différencierons ces trois régions où évolue le ravageur. Cela permettra aussi de suivre les déplacements des populations du papillon, des plaines vers la montagne, ou inversement.

Ces types de biotopes peuvent être schématisés de la façon suivante.

BIOTOPES DE MONTAGNE

Comme le montre le schéma A de la figure 16, les érythrinae-“piquants” choisies sont situées sur la pente d'une petite vallée. Dans la zone 1, le long d'une courbe de niveau, court un sentier de montagne et en contrebas coule

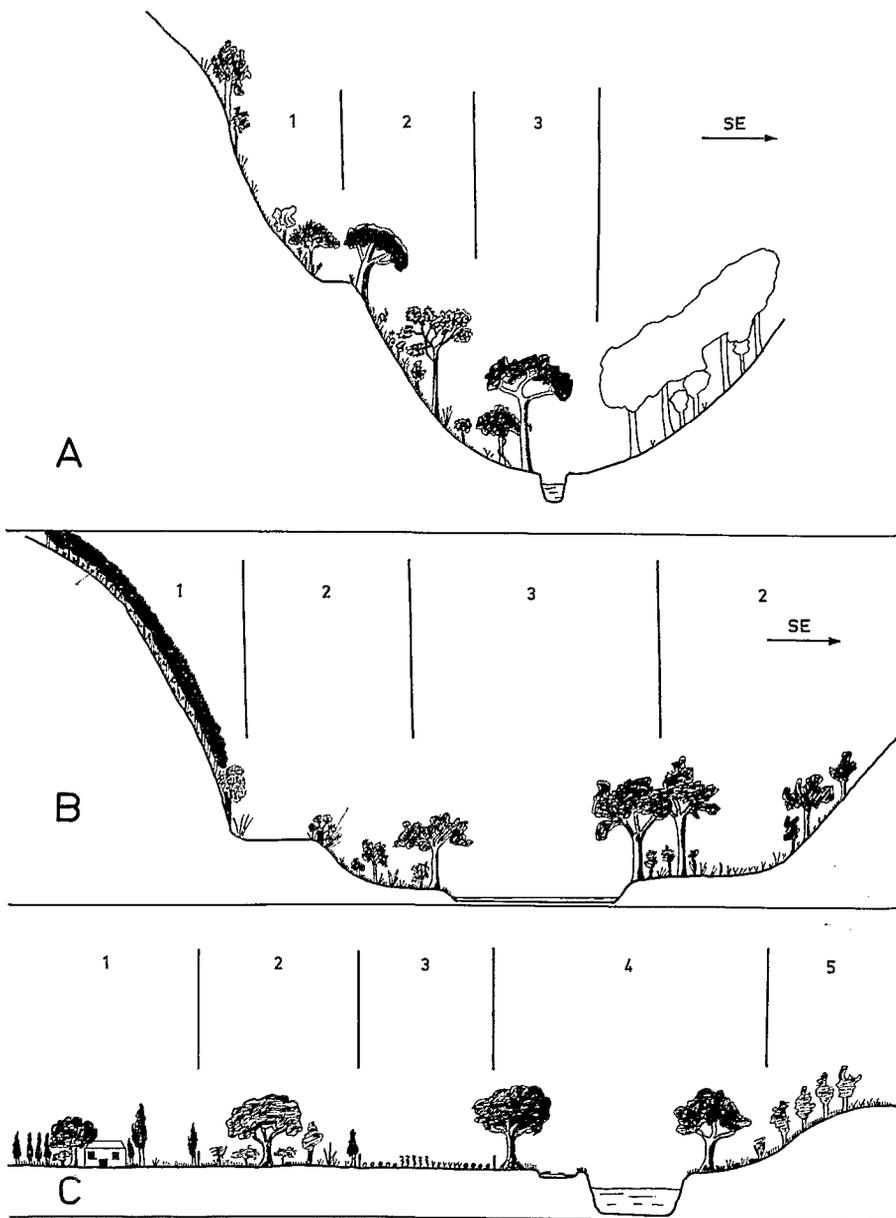


Fig. 16. — Description des biotopes.

un torrent ; sur les hauteurs, aux alentours, ce sont des peuplements de “niaoulis” (*Melaleuca leucadendron*, Myrtacées) ou bien un maquis où le goyavier (*Psidium guayava*, Myrtacées) prédomine. Sur ces pentes, surtout le long de ruisseaux temporaires qui descendent au torrent, poussent de grands arbres, au-dessus de peuplements souvent denses d’arbustes divers.

A mi-pente (zone 2), on rencontre souvent de grands arbres, et en particulier *Erythrina variegata* var. *orientalis* isolés en pâturages de *Stenotaphrum secundatum* (Graminées) ("buffalo grass"), ou en caféières plus ou moins abandonnées et ombragées d'*Albizzia*. Cette zone est souvent envahie par des adventices introduites disséminées par le bétail.

Tout en bas, le long du torrent principal ou "creek", on trouve une galerie de grands arbres, quelques arbustes et des herbes (zone 3). De l'autre côté du torrent, sur les contreforts du plateau de Dogny, commence la grande forêt. Les cochons sauvages y abondent, parfois les chauve-souris frugivores ou "roussettes" (*Pteropus ornatus*), activement chassées pour leur chair délicate, y établissent leurs dortoirs, avec plusieurs échenilleurs campaphagidés et "siffleurs" (Muscicapidés). On peut ajouter quelques perruches et rares pigeons endémiques, également très chassés, comme le pigeon vert (*Drepanoptila holosericea*), le "notou" (*Ducula goliath*) ou carpophage géant et le "collier blanc" (*Columba vitrimois hyponochroa*). Pigeons et chauve-souris sont des concurrents importants d'*Othreis fullonia*, car ce sont tous des frugivores en forêts et leur chasse irraisonnée favorise le papillon.

Dans l'énumération botanique des espèces (1), nous différencions (note annexe 1), dans chaque zone, trois étages : les grands arbres, les petits arbres et arbustes, les herbes. Un astérique indique les plantes portant des fruits sauvages, nourriture secondaire sur laquelle *Othreis* peut survivre lorsque les fruits cultivés manquent.

D'autre part, les Rutacées *Acronychia laevis* et *Zieridium pseudobtusifolium* sont les plantes-hôtes de *Papilio montrouzieri*, dont les œufs hébergent *Ooencyrtus* sp. (*Encyrtidae*), un parasite important des œufs d'*Othreis* ; cette espèce joue donc dans ce milieu montagnard le rôle important d'un hôte secondaire-refuge pour *Ooencyrtus* sp., lorsque les populations d'*Othreis* sont au plus bas. Les Citrus livrés à eux-mêmes sont d'autre part les plantes-hôtes de *Papilio ilioneus* var. *amythor*, plus rare dans ce milieu et dont les œufs peuvent aussi héberger *Ooencyrtus* sp.

Enfin, sur l'Urticacée *Cypholophus decipiens* se développe un commensal d'*Othreis* sur fruits, la noctuelle *Cocytodes caerulea*.

Le milieu artificiel constitué par la tribu indigène en vallée de montagne.

Plusieurs biotopes ont été choisis dans le milieu constitué par le village indigène ; de petites caféières sont ombragées d'*Albizzia lebeck* ou plus souvent d'*Erythrina fusca* ; parmi les caféiers poussent bon nombre de mandariniers et d'orangers ; aux alentours, on rencontre de grands manguiers, des jameloniers, parfois des pommiers-cannelle, autant de fruits piqués par

(1) Nous remercions ici M. Schmid et M. Veillon, botanistes au Centre ORSTOM de Nouméa, d'avoir bien voulu déterminer pour nous la plus grande partie des échantillons botaniques que nous avons récoltés dans les divers biotopes décrits.

Othreis. Pour délimiter les parcelles, de nombreuses haies ont été installées, à proximité des habitations, ou le long de prairies et petits jardins. En règle générale, ces haies comportent des pieds d'érythrine-peuplier (*E. variegata* var. *fastigiata*) mélangés à d'autres essences ornementales.

Disséminés parmi les habitations, quelques cocotiers ou des alignements de pins colonnaires (*Araucaria cookii*) ; parfois, une grande érythrine-peuplier reste isolée au milieu d'un espace dégagé, ou fait partie d'un alignement d'*Araucaria*. A l'extérieur du village, en bordure du "creek" ou en haut de vallée, sont installées les parcelles de cultures vivrières classiques : manioc, taros, ignames, patates douces, maïs, parfois ananas, complantées de touffes de bananiers et de canne à sucre.

Nous nous attachons ici à la description de la haie mixte d'érythrine-peupliers. Obtenues de boutures, cette plante-hôte d'*Othreis* se présente sous la forme d'arbustes, dont la taille varie entre 50 cm et trois mètres. Alternent avec eux d'autres arbustes comme *Mezita* sp. (Araliacées), *Polyscias* proche de *balfouriana* (Araliacées), *Hibiscus* sp. (Malvacées), *Codiaeum variegatum* (Euphorbiacées), *Gardenia* sp. (Rubiacées) et *Cestrum nocturnum* (Solanées). La légumineuse volubile *Vigna* sp. proche de *sinensis* grimpe sur les érythrine et les autres essences ; de grosses touffes de la Graminée *Vetiveria zizanioides* occupent aussi le bas de la haie, avec de nombreuses autres herbes, comme *Kyllingia melanostigma* (Cypéracées), *Sorghum halepense* et *Paspalum paniculatum* (Graminées), *Phaseolus semierectus*, *Indigofera suffruticosa* et *Dolichos lablab* (Légumineuses), *Tridax procumbens* (Composées), *Sida cordifolia* (Malvacées), *Triumphetta rhomboidea* (Tiliacées), *Ocimum gratissimum*, *Salvia coccinea*, *Stachytarpheta dichotoma* et *S. indica* (Labiées). Sur ces plantes, qui voisinent avec les érythrine-"peupliers", *Othreis fullonia* peut anormalement déposer ses œufs.

Par endroits, un arbre ornemental ombrage la haie : *Melia azedarach* (Meliacées), *Cerbera manghas* (Apocynacées), *Chrysophyllum cainito* (Sapotacées), ou *Lagetroemia indica* (Lythracées).

Les oiseaux de ces milieux sont représentés, entre autres, par deux martinets, une hirondelle et l'hirondelle-busière qui niche dans les cocotiers, tous insectivores, et, dans les buissons, haies et taillis, par toute une faune de petits passereaux, également insectivores, mais aussi parfois frugivores ; ce sont la fauvette calédonienne (*Megalurulus mariei*), très discrète et difficile à observer, le rhipidure tacheté (*Rhipidura spilodera verreauxi*) très peu craintif au contraire, et divers *Zosterops* ("lunettes"). Il est sûr que la pression biologique de ces oiseaux sur les jeunes chenilles d'*Othreis*, dans les haies de "peupliers", est constante, bien que discrète, et son importance, surtout en période de faibles populations du ravageur, est loin d'être négligeable.

BIOTOPES DE DEFILE (Schéma B de la figure 16)

Le défilé est situé entre deux lignes de crêtes de collines élevées dont l'altitude oscille entre 120 m et 500 m, comme le montre la figure 11. Il a

été creusé au cours des temps géologiques par la rivière Fonwhary. Une route la suit et, par le col d'Amieu (450 m), atteint la côte est de l'île à Canala. Du fait de la topographie de la région choisie pour cette étude, ce défilé est un passage presque obligé pour les papillons, qui remontent des plaines vers les vallées de montagne, où se trouvent le gros des fruits, ou font le trajet inverse. On peut diviser ce milieu en 3 zones.

D'abord, au-dessus de la route souvent creusée dans la roche-mère, les formations à "gaiac" (*Acacia spirorbis*, Légumineuses) recouvrent les collines (zone 1). De l'autre côté de la route, entre celle-ci et la rivière Fonwhary, dans une prairie inondable durant les crues cycloniques, on rencontre entre autres, *Erythrina fusca*, mais aussi *Erythrina variegata* var. *fastigiata*, plus commune. Il peut arriver que le tronc d'une grosse érythrine-"piquant" ait été coupé par les services d'entretien des lignes téléphoniques et donne des repousses vigoureuses parmi les hautes herbes. C'est la zone 2. Sur les berges de la rivière poussent de grands arbres et de nombreux arbustes (zone 3).

Enfin une petite prairie s'étend de ce peuplement aux premières pentes des collines. Celles-ci sont recouvertes d'un maquis complexe, et parfois des restes d'une forêt secondaire parcourue par le bétail. Nous avons assimilé cette zone de pâturage à la zone 2, située sur l'autre rive de la rivière, bien que certaines espèces botaniques se trouvent uniquement en lisière du maquis précédent.

Les espèces botaniques caractéristiques de ces trois zones sont répertoriées en note annexe.

Dans la zone à *Acacia spirorbis*, il n'existe pas de grands arbres et les lianes et herbes y sont rares ; c'est une zone qui n'offre à *Othreis* ni plantes-hôtes ni fruits succulents. Dans la zone 2, où domine le "buffalo" (*Stenotaphrum secundatum*, Graminées), on trouve les érythrides et quelques fruits sauvages piqués par *Othreis*, comme ceux de *Syzygium jambolanum* (Myrtacées), le jamelonier, ou de *Ficus versicolor*. En lieux anciennement habités on rencontre de grands manguiers et, autour de quelques habitations, des orangers. S'y trouvent les plantes-hôtes d'*Achaea janata*, de *Papilio montrouzieri* et de *Danaus plexippus*. Mais, dans l'ensemble, la densité des érythrides, comme celle des fruits, est faible et ce milieu joue seulement le rôle de lieu de passage pour le ravageur.

Le long de la rivière (zone 3), on retrouve les grands arbres classiques, comme les *Casuarina*, *Albizzia* et *Garcinia*, très peu d'herbes, et pratiquement pas de fruits disponibles pour *Othreis*.

La faune de ce milieu est beaucoup plus pauvre qu'en montagne ; on y rencontre, cantonné autour des habitations, le "merle des Molusques" (*Acridotheres tristis*), introduit.

BIOTOPES DE PLAINE (Schéma C de la figure 16)

C'est un milieu profondément transformé par l'homme. La Fonwhary s'y jette dans la rivière La Foa, puis celle-ci serpente jusqu'à la mer, à des altitudes inférieures à 10 m, mais parmi des collines qui peuvent dépasser

100 m d'altitude à proximité de la mer. Ces collines sont couvertes d'un peuplement clairsemé de "niaoulis" (*Melaleuca leucadendron*, Myrtacées), et de savane. C'est le domaine des grands pâturages extensifs, des grandes sécheresses et des feux de brousse. Les alluvions récentes fertiles, inondables par crues exceptionnelles, ont été couvertes, au début du siècle, de caféières, elles-mêmes ombragées d'érythrines-"piquants". Maintenant, toutes ces caféières ont disparues ou sont laissées à l'abandon, mais les arbres d'ombrage sont devenus des arbres immenses et constituent de petites forêts. Là se déclenchent les pullulations d'*Othreis*.

On peut ainsi diviser ce milieu en cinq zones ; d'abord, les endroits habités (zone I) : autour des maisons sont installés des jardins potagers et des vergers. Tous les légumes succulents et tous les fruits tropicaux peuvent être mis là à la disposition du ravageur ; autour de ces potagers et de ces vergers familiaux, on a planté des haies d'érythrines-peupliers, lieux de ponte du papillon et de développement de ses chenilles, si bien que le ravageur n'est pas obligé ici, comme en Australie ou en Afrique du sud, de parcourir des distances considérables entre les lieux où il se multiplie et les lieux où il se nourrit et commet ses ravages.

A proximité, derrière de nouvelles haies de "peupliers", on trouve les anciennes caféières, et parfois ce qu'il en reste, en particulier les grandes érythrines-"piquants", au-dessus de peuplement de goyaviers, de ricin, de *Lantana camara* (Verbénacées), ou de fausse aubergine (*Solanum torvum*, Solanées), étouffant les derniers caféiers : c'est la zone 2. La zone 3 représente les pâturages et les champs de cultures maraîchères intensives ; La Foa est le centre le plus important de Nouvelle-Calédonie en ce qui concerne ces dernières spéculations agricoles. Ce sont les pommes de terre, les choux, les concombres, les légumes verts, les pastèques et les melons, autant de fruits piqués par *Othreis*. La zone 4 est encore constituée de peuplements épars d'énormes *Erythrina fusca*, le long des rivières Fonwhary et La Foa, parmi des pâturages à "buffalo" (*Stenotaphrum secundatum*) envahis par le goyavier ; des mares temporaires en saison humide sont parfois couvertes de jacinthe d'eau (*Eichornia crassipes*), qu'apprécie le bétail en période de disette. Enfin la zone 5 est le domaine de la savane à "niaoulis", qui s'étend sur les collines jusqu'à la mer. Là, apparaît l'opposition entre la flore indigène, qui constitue les grandes forêts de montagne, pauvres en espèces herbacées, et la flore adventice introduite, qui constitue tous les pâturages de l'île. On rencontre, parmi les "niaoulis", bon nombre de plantes envahissantes comme *Lantana camara* (Verbénacées), *Psidium guayava*, le goyavier, dont les fruits sont piqués par *Othreis* ou mangés par le bétail, et les graines, ensuite, disséminées dans les excréments ; ce qui propage la plante. Les oiseaux sont rares ; le plus commun est le "merle des Mollusques" (*Acridotheres tristis*), par petits groupes de quelques individus en temps normal, autour des troupeaux de bovins ; il s'éloigne peu des habitations, comme le moineau d'Europe, également introduit, et cinq rapaces diurnes. Le "merle des Mollusques" devient occasionnellement un prédateur des chenilles d'*Othreis*, lorsque celles-ci pullulent en plaine.

A l'approche de la mer (1), on rencontre la frange d'arbres du bord de mer, comme *Acacia simplicifolia* (Légumineuses), *Thespesia populnea* (Malvacées), *Hibiscus tiliaceus* (Malvacées) : le "bourao", *Terminalia rubricarpa* (Combrétacées) : une plante-hôte d'*Anua coronata*, *Guettarda speciosa* (Rubiacées), à nouveau *Cerbera manghas* (Apocynacées), *Tournefortia argentea* (Solanées), *Exoecaria agallocha* (Euphorbiacées) : parfois complètement défolié sur plusieurs kilomètres par les pullulations d'*Achaea janata*.

A proximité des marécages du bord de mer, immenses gîtes à moustiques, on rencontre : râles, poules-sultanes (*Porphyrio porphyrio caledonicus*), canards et martin-pêcheurs, avec les oiseaux de mer classiques.

Il nous a semblé intéressant de décrire la flore qui cohabite avec la haie de "peupliers-canaques", très commune. Beaucoup sont des plantes adventices introduites, pouvant héberger des hôtes ou des proies secondaires pour les parasites ou prédateurs d'*Othreis*, et dont les fleurs peuvent fournir quelque nectar aux parasites.

Dans la haie d'érythrines-"peupliers" et dans les champs, jachères ou pâturages qui se trouvent à proximité, on rencontre le plus couramment les plantes suivantes :

<i>Asclepias curassavica</i> , Asplépiadacées	<i>Rhynchelytrum roseum</i> , Graminées
(2)	<i>Stenotaphrum dimidiatum</i> , Graminées
<i>Heliotropium indicum</i> , Borraginacées	<i>Crotalaria striata</i> , Légumineuses
(3)	<i>Indigofera suffruticosa</i> Légumineuses
<i>Capparis</i> sp. Capparidacées	<i>Leucaena glauca</i> , Légumineuses
<i>Eclipta alba</i> , Composées (4)	<i>Phaseolus semierectus</i> , Légumineuses
<i>Emileia sonchifolia</i> , Composées	<i>Apium ammi</i> , Ombellifères
<i>Parthenium hysterophorus</i> , Composées	<i>Rumex brownii</i> , Polygonacées
<i>Spilanthus acmella</i> , Composées	<i>Physalis minima</i> , Solanées (5)
<i>Impomea cairica</i> , Convolvulacées	<i>Solanum nigrum</i> , Solanées (5)
<i>Coronopus didymus</i> , Crucifères	<i>Solanum torvum</i> , Solanées
<i>Nasturtium samentosum</i> , Crucifères	<i>Triumphetta rhomboidea</i> , Tiliacées
<i>Mormodica charantia</i> , Cucurbitacées	
<i>Killingia melanosperma</i> , Cypéracées	

A proximité, ce sont des peuplements d'*Albizzia lebeck*, sur les emplacements d'anciennes caféières, ou d'énormes jameloniers (*Eugenia jambolana*) qui fournissent des fruits en abondance en février-mars.

(1) Ce milieu écologique du bord de mer est peu favorable au maintien de fortes populations d'*Othreis*, mais c'est là que ce déclenchent d'intenses pullulations d'*Achaea janata*, dont la cause n'a pu être élucidée.

(2) Plante-hôte de *Danaus plexippus* (*Danaïdae*)

(3) Plante-hôte des chenilles d'*Uthetheisa lotrix* Gram. ssp. *stigmata* Rotsch. (*Arctiidae*).

(4) Plante-hôte du Nymphalide *Hypolimnas bolina*

(5) Plante-hôtes secondaires de la teigne de la pomme de terre *Phthorimea operculella* (*Gelichiidae*).

Mais on ne trouve plus dans ce milieu, à proximité des érythrines, les plantes-hôtes habituelles de *Papilio montrouzieri* par exemple, dont les œufs hébergent l'*Ooencyrtus* sp. parasite d'*Othreis*, ou les grands arbres de forêt dont les fruits peuvent aider à la survie des papillons. C'est ainsi un milieu très simplifié, et beaucoup plus instable qu'en montagne ou dans le défilé, car si on prend le ravageur *Othreis* comme référence écologique, le système est essentiellement constitué des plantes-hôtes, largement prédominantes, des chenilles d'*Othreis*, et de la nourriture des imagos : les fruits cultivés par l'homme dans les vergers, dans les anciennes caféières et dans les champs de maraîchage.

Dans le milieu biologique ainsi défini, le peuplement d'érythrines, la haie d'érythrines et même l'énorme érythrine — "piquant" isolée, constituent une niche particulière où évolue avec *Othreis* et ses parasites et prédateurs — sur lesquels nous reviendrons en détails par la suite — toute une faune de commensaux, dont le rôle est très important, aussi bien sur la phénologie de l'arbre, du fait des déprédations qu'ils commettent, que vis-à-vis du complexe parasitaire d'*Othreis*, pour lequel ils constituent des hôtes et des proies secondaires. Les catastrophes climatiques, comme les cyclones et la sécheresse, interfèrent sur cette communauté faunistique toute entière.

Durant les trente mois d'observations effectuées dans la région de Sarraméa, nous avons noté les faits saillants concernant la phénologie de la flore en général, de façon à intégrer les modifications constatées sur les érythrines à l'ensemble des fluctuations du milieu. Notre rôle s'est borné à suivre la dynamique des populations d'un seul insecte, artificiellement isolé, sur une période bien déterminée ; celle-ci débute, en effet, en janvier 1968 et se termine en juin 1970 ; mais de ce fait, elle possède sa propre originalité.

C'est pourquoi la précision dans l'espace et le temps nous semble très importante pour la suite de l'analyse, si l'on veut rapporter les fluctuations constatées, à tel fait biologique ou à tel faisceau de faits convergents. Ces renseignements apportent quelques précisions et modifications à l'étude générale menée par Cohic (1950) sur l'activité saisonnière de la faune néocalédonienne.

Les observations biologiques concernant la flore et la faune sont rapportées en note annexe n° 2. Nous y montrons que de nombreux faits concordent pour souligner que l'année 1969 fut exceptionnelle. Elle le fut si l'on considère les pullulations d'*Othreis*, les importantes fructifications qui ont fourni aux papillons piqueurs de fruits une nourriture abondante, l'absence de compétition de la part des mouches des fruits, dont les populations restèrent faibles, et les retards divers dans les phases physiologiques de nombreuses espèces botaniques.

Seul le climat peut apporter un facteur commun à ces phénomènes et, en effet, la fin de l'année 1968 et le début de l'année 1969 furent exceptionnels sur le plan climatique ; une intense sécheresse a alors sévi sur l'ensemble de l'île, l'arrivée tant attendue des pluies étant, de plus, marquée par un violent cyclone (Colleen), le 2 février 1969 (Pl. 8, ph. 2).

Phases phénologiques des érythrines.

La femelle d'*Othreis* pond sur les feuilles des érythrines (parfois sur les branches et sur le tronc), puis les chenilles se nourrissent de celles-ci. La *qualité* de la feuille a son importance sur la survie des jeunes chenilles ; mais aussi, évidemment, sa présence sur l'arbre ; c'est pourquoi la *chute totale* des feuilles, qui survient au cours de la saison fraîche chez deux espèces d'érythrines sur les trois représentées dans l'île, revêt une certaine importance. Une telle défoliation est souvent observée, bien que le climat de la Nouvelle-Calédonie soit de type tropical. Ce phénomène est important dans la mesure où le ravageur ne présente pas de diapause hivernale, puisqu'on trouve des œufs sur les érythrines — du moins sur "l'érythrine-piquant" qui ne perd jamais complètement ses feuilles — *pendant toute l'année*,

Avec ce phénomène physiologique, normal chez ces plantes, interfèrent de nombreux autres facteurs que l'on peut qualifier d'externes. Ce sont les cyclones, les défoliations complètes par les chenilles d'*Othreis* et l'action de certains commensaux.

Cependant, si la chute des feuilles est un phénomène qu'il faut signaler, il est probable que son influence sur les populations d'*Othreis* est faible ; d'une part, il existe toujours dans le milieu, dont les dimensions restent largement à la mesure de la capacité de vol et de projection du papillon *Othreis*, des "érythrines-piquants" dont la frondaison reste toujours fournie, d'autre part, entre la montagne et la plaine, qui sont très rapprochées, il existe toujours, le long du gradient climatique et écologique défini plus haut, un certain décalage dans les végétations qui fait que, lorsqu'un arbre est complètement défeuillé en plaine, il ne l'est pas encore en montagne, et inversement ; de plus, sur un même arbre on peut observer une chute des feuilles en cours à l'étage inférieur de la frondaison, alors qu'elle est terminée dans le haut, et que de nouvelles feuilles y apparaissent déjà.

En général, les érythrines perdent leurs feuilles en juillet et août, *Erythrina variegata* var. *orientalis* en avance sur *E. variegata* var. *fastigiata* ; si bien que, lorsque la floraison survient en août-septembre, les arbres sont souvent complètement dénudés. Cette période de l'année, située au milieu de la saison fraîche, coïncide avec le début de la sécheresse. Si cette dernière est très accusée et se prolonge anormalement, les arbres vont alors mettre deux mois avant de reformer leur frondaison toute entière. Puis on observe de faibles repousses de toutes jeunes feuilles en septembre-octobre ; mais il peut arriver qu'un "peuplier" soit encore sans feuille en novembre. C'est le schéma normal observé en 1968. En 1969, deux cyclones sont passés sur la Nouvelle-Calédonie dans le courant de février, mettant fin à une sécheresse très forte. Début février, les frondaisons des érythrines étaient donc à nouveau bien fournies ; mais le vent du cyclone est venu arracher une masse importante de feuilles. Il a aussi cassé un grand nombre de branches, d'autant plus facilement que le bois des érythrines est très fragile et cassant, à cause sans doute de la croissance très rapide qui caractérise cette plante (Pl. 8, ph. 2).

Dès mars, de jeunes repousses repartaient partout sur les arbres maltraités par le cyclone, lorsqu'en avril les pullulations d'*Othreis* se sont déclenchées en plaine. Là, les arbres ont été, à nouveau, complètement défoliés par les chenilles, si bien qu'en juillet-août, époque normale de la chute des feuilles, les arbres étaient recouverts de toute jeunes feuilles ayant aussitôt repoussé après le ravage des chenilles. Ces feuilles n'ont commencé à tomber normalement qu'à la fin d'Octobre, et cette chute s'est prolongée jusqu'en décembre 1969. En janvier 1970, on pouvait observer les jeunes repousses sur les érythrines et une chute anticipée des feuilles sur les "peupliers" de montagne et de plaine dès la fin d'avril.

Nous analyserons plus loin, lors de l'exploitation des dénombrements, les fluctuations observées sur l'ensemble des frondaisons des érythrines que nous avons suivies particulièrement. Mais, dès maintenant, il apparaît que toute cause qui provoque l'apparition massive de jeunes feuilles sur les érythrines est un facteur favorable à la survie des jeunes chenilles qui s'en nourrissent et ne survivent que sur elles.

2.5. Communautés constituées sur les érythrines (espèces accompagnantes facultatives).

L'érythrine constitue une niche écologique bien particulière du fait de sa grande dispersion dans le milieu, de sa masse parfois, surtout si l'on considère un des gros arbres constituant les nombreux peuplements homogènes au-dessus des caféières en montagne ou au-dessus des pâturages en plaine, et même si l'on considère une simple haie de "peupliers".

Nous avons ainsi, à maintes reprises, rencontré de nombreux insectes sur les trois variétés d'érythrines examinées mensuellement. Nous nous sommes bornés à les récolter sans pour la plupart aller plus avant, parce qu'ils ne nous sont pas apparus interférer de façon importante sur la dynamique des populations d'*Othreis*.

Il est probable qu'ils effectuent tout ou partie de leur cycle sur les érythrines, lorsque ce sont des phytophages ; lorsque ce sont des parasites ou des prédateurs, ils sont attirés par la faune qui y vit et, pour certains, par *Othreis*. Parmi les phytophages nous avons néanmoins retenu plus particulièrement deux commensaux, compétiteurs des chenilles d'*Othreis*, dont le rôle est parfois important.

Parmi les espèces accompagnantes qui semblent indifférentes vis-à-vis d'*Othreis*, on peut citer :

Elytrocallus montrouzieri Chevr. (*Curculionidae*), récolté couramment à l'état adulte au cours du mois d'avril ; nous l'avons également récolté en février sur *Baeckea ericoides* (Myrtacées), une plante de terrains miniers (Rivière blanche), dans le sud de l'île.

Quatre autres espèces indéterminées de charançons sont communément rencontrées sur érythrinae, l'une en novembre, les trois autres en mars. Il est probable que les larves vivent dans le bois et les gousses.

En novembre, on rencontre aussi le Rhipiceride *Agathorhipis bifossata* Fvl., dont le mâle présente des antennes longuement pectinées. La cicindèle *Caledonica bavayi* Fvl. est commune en septembre, surtout lorsque des caféiers se trouvent sous les érythrinae examinées, et, en mars, un tenebrionide indéterminé aux couleurs vert métallique. Parmi les Lépidoptères, un grand nombre semblent vivre sur les érythrinae ; leurs pontes, et moins souvent leurs chenilles, peuvent fréquemment être observées sur les feuilles. Ce sont : *Plusia chalcites argentifera* (*Noctuidae*) en mai, *Tiracola plagiata* et *Tiracola* sp. (*Noctuidae*) en juin et octobre ; la première espèce vit aussi sur le cocotier. *Oenistis entella* (*Arctiidae*) en juin, *Spilosoma lifuense* (*Arctiidae*) en novembre à l'île Lifou, *Euproctis* sp. (*Lymantridae*) en décembre, et deux pyrales et une noctuelle. Ce sont *Terastia meticulosalis*, (*Pyralidae*) une mineuse des tiges et des gousses d'érythrinae ; une autre pyrale *Terastia* sp. roule les feuilles, en particulier celles des "peupliers" et des "érythrinae à feuilles rondes", en compagnie d'une noctuelle, *Prodenia* sp. Ces chenilles sont parasitées par un *Apanteles* sp.

On rencontre aussi, en mars-avril, *Chelonus* sp. proche de *striatigena*, que nous avons introduit en Nouvelle-Calédonie pour lutter contre la pyrale du bananier (*Nacoleia octasema* Meyrick), et qui s'est bien établi. Ce braconide parasite aussi une autre pyrale qui pullule sur pâturages.

Ajoutons enfin deux *Opius* sp., brillamment colorés d'orange, aux ailes enfumées, et deux punaises, une coreïde (*Riptortus atricornis* Staål) et une lygaeïde (*Lygaeus hospes*).

Il est évident qu'un grand nombre d'autres insectes vivent sur les érythrinae, mais à part *Othreis fullonia* et tout son complexe parasitaire — en particulier sur les fleurs au moment de la floraison, dans les gousses et graines, dans les branches etc...

Deux ordres en particulier sont importants par leur masse : les forficules et les diptères.

Les œufs, les jeunes larves des commensaux sur érythrinae, fournissent ainsi des proies secondaires aux prédateurs d'*Othreis*. Il nous est souvent arrivé de remarquer en effet des larves de chrysopes ou d'hémérobes sur des pontes indéterminées, ou les punaises prédatrices s'attaquant à diverses chenilles. Comme ces espèces se maintiennent à tour de rôle durant toute l'année sur les érythrinae, quelles que soient les conditions climatiques, il est évident qu'elles fournissent un complexe parasitaire d'*Othreis* des proies et des hôtes lui permettant de subsister, même lorsque les populations du ravageur qui nous intéresse sont au plus bas. Le parasite le plus commun des chenilles d'espèces accompagnantes est un *Apanteles* sp.

En particulier, on remarque une chenille de couleur verte, qui roule sur elle-même la feuille d'érythrinae où elle s'abrite, ou bien tisse une toile de fils de soie sous laquelle elle peut se déplacer très rapidement en avant ou en arrière

lorsqu'elle est inquiétée. Cette pyrale apparaît en nombre en avril et reste très commune de mai à août, c'est-à-dire à la fin de la saison chaude et pendant la saison fraîche, aussi bien en montagne qu'en plaine. Cependant, on rencontre ces chenilles en petit nombre, également en janvier, et c'est alors qu'elles sont parasitées par *Apanteles* sp. et parfois attaquées par les fourmis. En avril, les punaises *Platynapus*, larves et adultes, en font leurs proies habituelles, ainsi qu'un Eupelmide ectoparasite.

Une autre chenille accompagnante, *Terastia meticulosalis* Guénéé (*Pyralidae*) s'attaque aux jeunes pousses des érythrines, parfois celles de l'érythrines "à feuilles rondes" (*E. variegata* var. *orientalis*) et surtout de l'érythrines "peuplier" (*E. variegata* var. *fastigiata*). La chenille éclosante s'introduit dans la jeune tige à l'aisselle d'une feuille, gagne la moelle et se nourrit de ce tissu en descendant en mineuse, le long de la branche d'érythrines, dans la cavité médullaire (Pl. 8, ph. 4 et 5). Lorsque son développement est terminé, la chenille sort de sa branche et forme sa chrysalide au sol. On retrouve la même espèce dans les gousses. C'est en général un ravageur de légumineuses, signalé d'autre part sur haricot.

L'importance de cet insecte serait faible si ses déprédations se limitaient aux dégâts sur les branchettes des érythrines. Mais ce sont les conséquences de ce mode d'attaque qui favorisent le développement du ravageur *Othreis*. En effet, la branchette une fois attaquée se dessèche rapidement à son extrémité ("die back") et meurt sur une certaine longueur. Cela provoque ensuite la sortie de nombreux bourgeons axillaires, le long des parties de branches restées saines, et la poussée de touffes de nombreuses jeunes feuilles aux tissus tendres. Comme on l'a vu, ce sont ces feuilles qui permettent la survie de la jeune chenille d'*Othreis*, et plus il s'en trouve sur une érythrines, moins la mortalité du premier stade doit être importante. Il arrive ainsi que des attaques massives de *Terastia* sur une jeune érythrines-peuplier transforment cette plante en un arbuste touffu, au port buissonnant au lieu d'un port élancé, de couleur vert tendre à cause des nombreuses jeunes feuilles, du fait des attaques continuelles de la pyrale au fur et à mesure que de nouveaux rejets s'installent sur des branchettes attaquées.

Il est aussi aisé de constater que plus ces branchettes sont nombreuses, plus la plante attire le ravageur et plus les dégâts sont importants. En outre, la ponte d'*Othreis* sur les divers arbustes constituant une haie homogène de "peupliers" par exemple, est aussi fonction de ce phénomène, *Othreis* déposant ses œufs en plus grand nombre sur les érythrines fortement attaquées par *Terastia* et offrant par suite de toute jeunes feuilles en plus grande quantité. On assiste ainsi à une coopération entre les deux ravageurs par l'intermédiaire de leur plante-hôte commune.

Les premières attaques importantes de *Terastia* se produisent au début de la saison chaude (décembre), pour se prolonger jusqu'en juillet. En 1968, elles sont apparues à la mi-novembre et, en 1970 au début de janvier. Les plus gros dégâts sont observables de janvier à mars sur les "peupliers-canaques", aussi bien en montagne qu'en plaine. Cependant en 1968 nous avons pu observer,

exceptionnellement, d'importantes attaques en juin : mais à cette époque les populations d'*Othreis* sont faibles.

Par exemple, 52 % des tiges examinées au biotope 19, le 17 juin 1968, étaient attaquées par *Terastia*, tandis qu'au biotope 13, le 17 décembre 1968, 28 % seulement des branchettes constituant cinq grosses branches, sélectionnées pour les dénombrements dans les parties basses de la frondaison d'une érythrine "à feuilles rondes", étaient endommagées. Une grande hétérogénéité est observable dans les dégâts d'une branche à l'autre : ainsi, sur un même arbre, le pourcentage d'attaque peut varier de 0 % à 50 %, ou de 45 % à 91 %.

CHOIX DES BIOTOPES DANS LES HABITATS DÉFINIS PLUS HAUT : CRITÈRES DU CHOIX

Un des compartiments de la chaîne centrale nous a permis de bien délimiter, géographiquement, une population élémentaire d'Othreis fullonia, et de choisir, le long du gradient écologique montagne – défilé – plaine côtière, 24 biotopes aux caractéristiques physiques et biotiques précises et où les érythrines choisies, sur lesquelles des dénombrements mensuels des populations du ravageur ont été faits, font pratiquement partie de toutes les communautés.

Vingt quatre biotopes couvrant, au mieux, tout le territoire occupé par la population élémentaire ont été retenus, depuis les contreforts du plateau de Dogny et les tribus indigènes de montagne, jusqu'à la plaine alluviale de La Foa. Dans chacune des trois zones : montagne, défilé, plaine, nous avons choisi un certain nombre de biotopes, proportionnellement à l'importance territoriale de la zone, soit :

- 11 biotopes en montagne et en vallées de montagne (biotopes n° 1 à 11).
- 5 biotopes le long du défilé, entre montagne et plaine (biotopes n° 12 à 16)
- 8 biotopes en plaine (biotopes 16 à 24).

Par la suite, les résultats des dénombrements seront groupés, puis exploités, selon ce critère.

Dans chaque biotope, nous avons choisi une ou plusieurs érythrines. L'emplacement de chaque biotope et de chaque érythrine dans ce biotope a été soigneusement étudié, le critère de ce choix étant le position de la plante-hôte par rapport aux aires de vol présumés et aux parcours et passages obligés d'Othreis volant à la recherche d'un lieu de ponte ou d'un fruit à piquer. Par exemple, une érythrine placée sur une trouée constituée dans la végétation par un sentier de montagne a, à priori, été préféré à une autre érythrine enfouie au milieu d'une caféière ombragée de grands arbres (biotopes 1 et 2); cela est vrai aussi pour tous les passages obligés du défilé, entre la montagne et la plaine, où les arbres choisis se trouvent peu éloignés de la rivière, de préférence à d'autres situés dans les nombreuses vallécules en cul de sac de chaque côté de

celle-ci ; de même une érythrine constituant un poteau de clôture vivant, en lisière de prairie (biotopes 3 et 17) ; ou bien une érythrine poussant isolée, au sommet d'une petite éminence et à la jonction de deux vallées secondaires (biotopes 4 et 7). Dans les tribus autochtones, notre choix s'est plutôt porté sur des haies de jeunes érythrinés-“peupliers”, placées transversalement à la vallée, et en bordure de prairies bien dégagées offrant des aires de vol sans obstacle aux papillons (biotopes 8 et 11). Nous ferons plus loin l'étude critique de ce genre

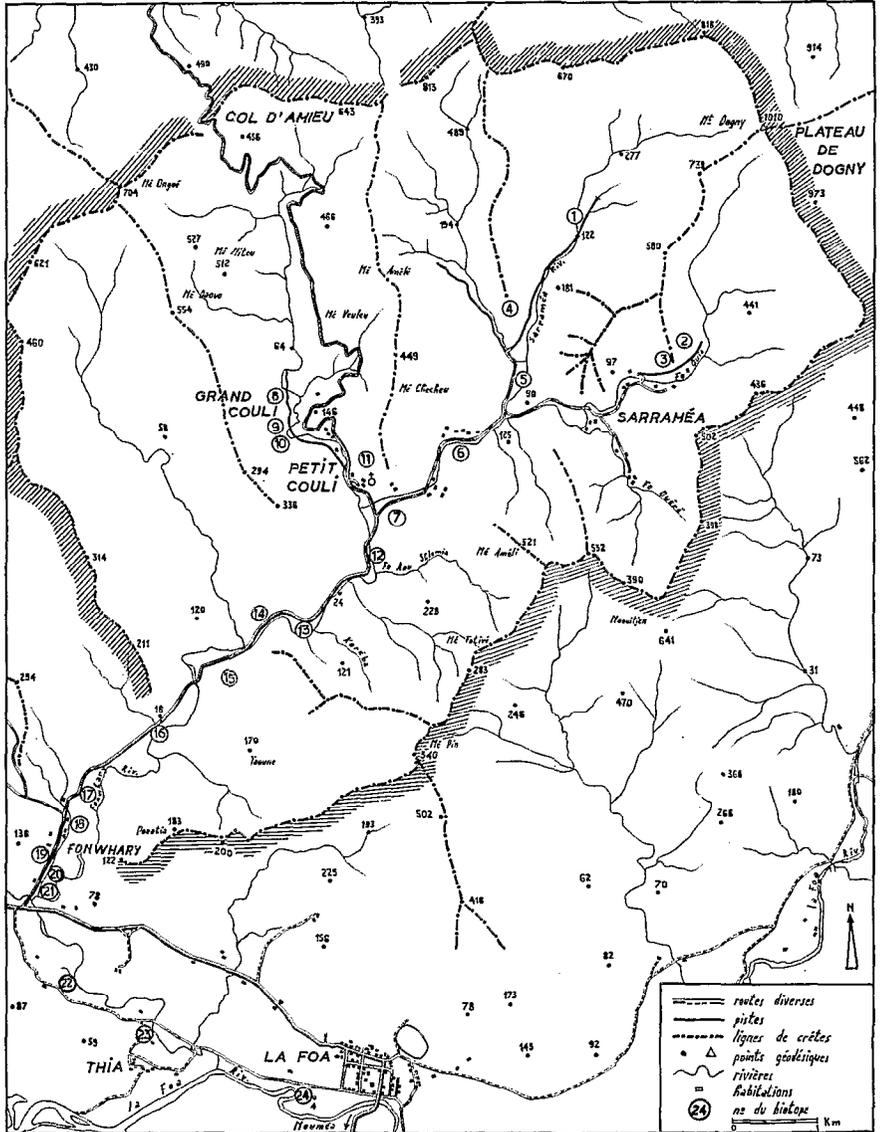


Fig. 17. — Région de Sarramée-La Foa (24 biotopes).

de biotope. Le long du défilé, nous n'avons pas fait à proprement parler de choix, car les érythrines s'y trouvent distribuées en faible nombre le long de la route et de la rivière. Enfin, en plaine, où les gros "piquants" prédominent, l'accessibilité de l'arbre et de ses branches inférieures a été le critère principal du choix.

Ces choix d'érythrines-"pièges" se sont par la suite révélés importants, car surtout en période de très faibles populations, il faut pouvoir décompter un nombre de stades d'*Othreis* suffisant, sans pour cela avoir à examiner une masse trop considérable de feuilles d'érythrines.

En outre, nous avons essayé de distribuer, parmi les 24 biotopes retenus, les trois espèces d'érythrines se trouvant dans le milieu en fonction de leurs importances relatives. Ainsi des "piquants" ont été échantillonnés en 14 biotopes, des "peupliers" en 10 biotopes et des "érythrines à feuilles rondes" en 9 biotopes ; ces dernières presque uniquement dans le défilé et en plaine, où on les rencontre surtout.

Les choix du biotope et la plante-hôte dans ce biotope étant faits, nous avons ensuite décidé d'échantillonner le feuillage de l'érythrine tout entier, ou seulement une partie. Dans ce dernier cas, ce sont en général plusieurs grosses branches inférieures. Les plantes-hôtes entières et les branches ont été repérées une fois pour toutes à l'aide d'une étiquette de métal numérotée et fixée par un fil de fer. Nous sommes ensuite revenu échantillonner sur place, sur les mêmes parties de végétal, de janvier 1968 à juin 1970, aucune feuille ni aucun stade n'étant prélevé.

Les plantes-hôtes retenues sont rapidement répertoriées dans le tableau suivant ; d'autres indications sont données par ailleurs dans les légendes des planches photographiques consacrées à la description des biotopes et leurs emplacements exacts sont indiqués sur la figure 17.

Numéro du biotope	Caractéristiques des plantes-hôtes retenues	Repérage
1	Deux petits "piquants", chemin de la cascade Bonnard, en montagne.	1 ₁ et 1 ₂
2	Deux branches sur deux grands "piquants", hauts de la "cuve" Bonnard, en montagne (Pl. 5, ph. 4).	2 ₁ et 2 ₂
3	Un petit "piquant coupé, servant de poteau de clôture vivant, en bordure d'une prairie de montagne ; les œufs d' <i>Othreis</i> relevés sur le tronc sont répertoriés en 3 ₂ .	3 ₁ et 3 ₂
4	Un grand "peuplier", coupé à 6 m au dessus du sol, situé sur un éperon à la jonction de deux vallées (Pl. 4, ph. 4) ; branches inférieures d'un second "peuplier" et dix branches basses d'une grosse "érythrine" à feuilles rondes", tous deux situés en contrebas de la colline.	4 ₁ 4 ₂ et 4 _{3.1} 4 _{3.10}
5	Tous les rejets d'un "piquant", situé en bordure de chemin de la vallée secondaire vers le Mé Amélé.	5 ₁ , 5 ₂ et 5 ₃
6	Deux branches basses d'un "piquant" et deux branches basses d'une énorme "érythrine à feuilles rondes", en bordure du chemin menant à Sarraméa.	6 _{1.1} et 6 _{1.2}

- 7 Cinq branches basses d'un gros "piquant", au milieu d'une prairie, sur sol marécageux, à la jonction des deux vallées de Sarraméa et du Col d'Amieu. 7₁ à 7₅
- 8 Quatorze jeunes "érythrines-peupliers", formant une haie en bordure d'une grande prairie, au centre de la tribu de Grand Couli (fig. 18, la Pl. 4, ph. 3 et la Pl. 5, ph. 3). 8₁ à 8₁₄
- 9 Une grande "érythrine-"peuplier" et deux petites en bordure du chemin, à côté du radier de l'entrée de la tribu de Grand Couli. 9₁, 9_{2.1} et 9_{2.2}
- 10 Une érythrine-"peuplier", sous *Casuarina collina*, dans le petit défilé donnant accès à la tribu de Grand Couli (2^e radier). 10
- 11 Dix-sept petits "peupliers", autour d'une grande prairie située au centre de la tribu de Petit Couli (trois arbres en bordure de route), et deux branches basses d'une grande érythrine-"peuplier" faisant partie d'une allée doublant une ligne d'*Araucaria* (fig. 18). 11₁ à 11₁₈
11_{18.1} et 11_{18.2}
- 12 *Erythrina* "à feuilles rondes" de taille moyenne, située près de la jonction des deux vallées de Sarraméa et du Col d'Amieu, au début du défilé (Pl. 5, ph. 5). 12
- 13 Trois branches basses d'une grosse "érythrine à feuilles rondes" dans la prairie, entre la rivière et la route, parmi un peuplement de goyaviers (Pl. 4, ph. 2). 13₁, 13₂ et 13₃
- 14 En bordure de la route, tronc d'un gros "piquant" et rejets en touffes parmi les hautes herbes, (arbre coupé par l'équipe d'entretien des lignes téléphoniques). 14
- 15 Deux branches d'un "piquant" de taille moyenne, faisant partie d'un peuplement d'*Erythrina fusca* ayant servi autrefois à ombrager une caféière, en bordure d'une prairie installée dans une petite plaine intérieure du défilé ; ruisseau marécageux et nombreux goyaviers à proximité. 15₁ et 15₂
- 16 Branches basses d'érythrines "à feuilles rondes" au bord de la rivière, à l'emplacement d'une ancienne tribu, sous un banyan (*Ficus prolixa*), et une petite érythrine "à feuilles rondes" en bordure de route. 16₁ et 16₂
- 17 Trois érythrines-"peupliers", en bordure d'un champ en jachère, une grande (4 m) (Pl. 4, ph. 5) et deux moyennes. 17₁, 17₂ et 17₃
- 18 Dix-huit petites érythrines-"peupliers", formant une haie à l'embranchement des pistes de Canala et de Farino. 18₁ à 18₁₈
- 19 Quatre branches basses d'une érythrine "à feuilles rondes", en bordure de route. 19₁ à 19₄
- 20 Deux branches basses d'un énorme "piquant", dans un peuplement important d'érythrines-"piquants", établi sur terrain marécageux, entre la route territoriale et la rivière Fonwhary ; biotope envahi de goyaviers. 20₁ et 20₂
- 21 Quatre branches basses d'une grosse "érythrine à feuilles rondes" poussant en prairie, en bordure de rivière (Pl. 8, ph. 6). 21₁ à 21₄

- | | | |
|----|--|--|
| 22 | Deux branches basses d'un "piquant", dans la plaine de La Foa, près du chemin de Tia, à proximité d'un marécage. | 22 ₁ et 22 ₂ |
| 23 | Deux branches basses d'un gros "piquant", près de l'embranchement de la piste de Tia ; rejets du tronc d'une érythrine- "à feuilles rondes" couchée au sol, à proximité de la rivière. | 23 ₁ , 23 ₂ et 23 ₃ |
| 24 | Deux grosses branches basses d'une énorme érythrine- "piquant", à 500 m de l'agglomération de La Foa, à proximité de cultures maraîchères (Pl. 4, ph. 1). | 24 ₁ et 24 ₂ |

1. AMENAGEMENT DES BIOTOPES (1)

Durant les premiers mois de 1968, nous nous sommes attachés à tester la validité du choix des biotopes exposé ci-dessus et, dans une période de très faibles populations d'*Othreis*, à tenter d'améliorer le rendement des dénombrements. En effet, il n'était alors pas rare de dénombrer des milliers de feuilles et de ne trouver aucun stade d'*Othreis*, pas même un œuf.

Nous avons donc d'abord aménagé certains biotopes ; par la suite, nous ne sommes plus intervenus dans ce sens, sauf lorsque les pousses terminales devenaient inaccessibles.

Dans l'utilisation d'une échelle, interviennent l'accessibilité et la topographie du biotope, conditionnant le temps des déplacements et les transports d'échelles, parfois à dos d'homme.

Ainsi, au biotope 4 (Pl. 4, ph. 4), les branches d'une grande érythrine- "peuplier" devant être totalement échantillonnée ont dû être coupées à 6 mètres d'un sol très en pente, de façon à permettre d'atteindre toutes les

(1) Le milieu choisi pour la présente étude se trouve à 130 kilomètres de Nouméa, soit à environ 2 heures de land-rover. Un campement de brousse permanent a été installé, au fond de la vallée de Sarraméa, au pied du plateau de Dogny, au milieu d'une caféière abritant de nombreux agrumes sous ombrage d'*Albizzia lebbbeck*. Ce campement fut utilisé durant les dénombrements mensuels, soit, en moyenne, durant une dizaine de jours par mois. Tout le matériel nécessaire, aussi bien le matériel de camping que le matériel entomologique (cages d'élevages, boîtes diverses, tubes etc.) est resté entreposé là de décembre 1967 à juin 1970.

Les aides disposaient d'une tente de 12 m², montée et démontée à chaque période de dénombrements, une land-rover permettait le transport, entre les 24 biotopes, répartis sur une trentaine de kilomètres de développement, d'une échelle double de 4 mètres déployable et de deux autres échelles de 2 mètres.

A Nouméa, au centre ORSTOM, une grande cage de 18 m³ (3 x 3 x 2 m), installée à l'ombre d'un banian (*Ficus prolixa*), nous a permis d'effectuer de nombreuses observations en conditions naturelles : élevages de chenilles, expérimentations sur l'accouplement et la ponte de la noctuelle, observations sur la biologie et le comportement de la guêpe *Polistes oliyaceus*, prédatrice des chenilles d'*Othreis*, et sur la biologie et le comportement de la tachinaire *Winthemia caledoniae*, parasite des chenilles.

TABLEAU 9 – Etude du biotope n° 8 (Grand Couli), de février à août 1968

Numéro de l'arbre	Nombre de folioles échantillonnées	Œufs			Sommes des œufs trouvés	Nombre de folioles pour un œuf	Classement selon ce critère	Chenilles					Somme des chenilles	Nombre de folioles pour une chenille	Classement selon ce critère	Nombre de folioles pour un stade	Classement selon ce critère
		F	P	B				I	II	III	IV	V					
81	2 120	5	2	0	7	302	10 ^e	0	2	1	0	0	3	706	9 ^e	212	10 ^e
82	2 154	4	4	3	11	196	5 ^e	2	1	0	0	0	3	718	10 ^e	153	7 ^e
83	11 853	12	18	1	31	382	12 ^e	14	10	0	0	0	24	493	6 ^e	382	12 ^e
84	1 535	3	3	0	6	256	8 ^e	1	2	1	0	0	4	383	4 ^e	153	7 ^e
85	8 197	24	8	10	42	195	4 ^e	4	4	1	0	0	9	910	11 ^e	160	9 ^e
86	2 457	1	10	3	14	175	3 ^e	0	4	0	0	0	4	614	8 ^e	136	5 ^e
87	8 533	18	8	4	30	284	9 ^e	4	2	1	1	0	8	1 066	12 ^e	224	11 ^e
89	2 810	9	4	1	14	200	6 ^e	7	8	1	1	0	17	165	1 ^e	90	2 ^e
810	3 915	15	13	5	33	118	2 ^e	1	4	3	1	0	9	435	5 ^e	93	3 ^e
811	2 954	4	3	2	9	328	11 ^e	4	3	4	0	0	11	268	3 ^e	147	6 ^e
813	5 592	40	13	2	55	223	7 ^e	9	11	2	3	1	26	215	2 ^e	109	4 ^e
814	2 878	22	3	2	27	106	1 ^e	3	0	0	1	1	5	575	7 ^e	89	1 ^e
Sommes et moyennes	54 998	157	89	33	279	197		49	51	14	7	2	123	447		136	

(*) Les pieds 88 et 812 ont été supprimés dès le mois de mars, *Othreis* n'ayant jamais pondu sur ces érythrines.

branches à partir des échelles et d'une plateforme centrale. Cette érythrine, placée au sommet d'une éminence, à la jonction de deux vallées secondaires, jouait le rôle de piège pour les noctuelles volant à la recherche d'un lieu de ponte ; ceci nous a incité à supprimer d'autres "peupliers", bien moins visités, situés en contrebas : la plupart des pontes du biotope ont ainsi été concentrées sur le premier arbre. Ce même processus a été suivi en d'autres biotopes, après une période d'observations de 2 mois.

Exceptionnellement, sur deux haies d'érythrines-"peupliers" installées transversalement à la vallée du col d'Amieu, au milieu des deux tribus autochtones de Grand et de Petit Couli, les expérimentations d'aménagement ont duré plus longtemps, soit huit mois (janvier-août 1968).

Tribu de Grand Couli (biotope 8) (Pl. 5, ph. 3)

Le biotope général constitué par la tribu autochtone de montagne a été défini plus haut ; dans le cas particulier qui nous intéresse ici, les érythrines-"peupliers" choisies ne constituent pas une haie homogène, mais font seulement partie d'une communauté botanique artificiellement rassemblée et constituée de plantes très diverses.

Les deux plans de situation, ci-dessus, donnent la position des arbres les uns par rapport aux autres et le tableau 9 les résultats des dénombrements de février à août 1968.

En conséquence, compte-tenu du dernier classement, les pieds 3 et 7 ont été éliminés, d'autant plus qu'ils représentaient une masse de feuilles importante ; de même, un grand "peuplier" situé à proximité de la haie du biotope 8 (tribu de Grand Couli) et qui pouvait par sa masse foliaire attirer les pontes de nombreux *Othreis* (Pl. 8, ph. 1).

Le classement se rapportant au nombre de folioles pour obtenir une chenille fait intervenir un autre facteur, qui est l'action des prédateurs de chenilles, et revêt de ce fait une autre valeur que le premier classement sur les œufs, qui concerne la ponte préférentielle du papillon et qui nous intéresse plus ici.

Si l'on se reporte au plan du biotope 8, il apparaît que la petite érythrine 814 située à l'extrémité de la haie, à proximité d'un écran de végétation dense se prolongeant jusqu'aux habitations voisines, reçoit plus de visites que les autres pieds. Par contre, les pieds 83 et 87 étaient de grandes érythrines de plus de trois mètres, très fournies en feuilles. Il semble donc exister des directions de vol privilégiées pour les papillons femelles ou des plantes-hôtes plus visitées que d'autres.

Tribu de Petit Couli (biotope 11)

Dix sept petits "peupliers" et deux branches basses d'un grand "peuplier" ont tout d'abord été choisis dans ce biotope représenté par le schéma 3.

TABLEAU 10 – Etude du biotope n°

11	1	2	3	4	5	6	7	8
Janvier	2 268 0	0 276 0	0 234 1	0 41 0	4 263 0	0 456 2	1 176 0	0 76 0
Février	0 178 0	2 199 0	0 171 0	0 21 0	6 209 2	5 227 0	0 234 0	1 193 2
Mars	0 241 0	1 437 0	2 598 4	4 87 1	1 215 1	4 386 2	3 737 0	2 298 2
Avril	0 169 0	1 454 0	5 574 0	4 179 3	0 130 1	0 346 0	1 635 0	0 287 0
Mai	2 376 0	2 653 0	0 526 0	7 210 1	0 171 0	7 518 0	2 712 0	8 323 1
Juin	1 272 6	1 619 2	0 327 1	2 141 0	2 125 0	2 420 0	3 423 3	1 228 2
Juillet	1 280 1	1 386 0	0 210 0	0 102 1	0 115 1	2 253 0	0 222 3	1 61 0
Août	2 806 0	0 516 0	1 546 1	6 159 0	0 146 0	1 298 0	5 409 0	0 27 0
Sommes	8 2590 7	8 3540 2	8 3186 7	23 940 6	13 1374 5	21 2904 4	15 3548 6	13 1493 7
Nombre de folioles pour un œuf	324	443	398	41	106	138	237	115
Classement selon ce critère	14 ^e	16 ^e	15 ^e	1 ^{er}	7 ^e	9 ^e	13 ^e	8 ^e
Nombre de folioles pour une chenille	370	1770	455	157	275	726	591	213
Classement selon ce critère	10 ^e	16 ^e	12 ^e	5 ^e	9 ^e	15 ^e	13 ^e	6 ^e

i (Petit Couli) de janvier à août 1968

9	10	11	13	15	16	17	18	Sommes des folioles par mois
39 0	0 273 0	0 31 0	3 255 0	0 64 0	0 112 2	3 55 1	1 175 0	2794
71 0	0 330 0	1 28 4	2 124 0	1 93 4	0 106 0	0 61 0	0 67 0	2412
62 0	7 558 4	6 332 0	3 104 0	2 28 0	0 93 4	1 176 4	0 61 1	4413
166 2	1 280 1	11 322 0	0 54 0	2 21 0	0 31 0	0 272 2	0 81 0	4001
158 0	1 612 0	2 129 0	26 431 2	0 61 0	2 9 2	2 278 0	5 185 0	5352
106 2	1 471 1	4 166 1	7 306 1	0 93 0	0 4 0	0 165 3	1 134 1	4000
0 0 0	3 247 0	0 0 0	0 313 0	0 29 0	0 9 0	0 43 0	0 25 0	2295
0 15 0	5 601 0	0 0 0	4 316 0	0 57 0	0 8 0	0 0 0	0 0 0	3904
10 617 4	18 3372 8	24 1108 5	45 1903 3	5 446 8	2 372 8	6 1050 10	7 728 3	
62	188	46	43	89	186	175	104	
4 ^e	12 ^e	3 ^e	2 ^e	5 ^e	11 ^e	10 ^e	6 ^e	
154	422	222	634	56	47	105	243	
4 ^e	11 ^e	7 ^e	14 ^e	2 ^e	1 ^e	3 ^e	8 ^e	

Deux petites érythrines ont été supprimées dès le mois de mars, aucun stade n'y ayant été relevé durant 3 mois.

Ce biotope est analogue à celui décrit précédemment en ce qui concerne la végétation. Les érythrines ne constituent pas ici à proprement parler une haie, mais sont distribuées à plusieurs mètres les unes des autres autour d'une grande prairie. Les mêmes grands arbres que précédemment sont remarqués aux alentours. On peut y ajouter ici le "niaouli" (*Melaleuca*), le "bourao" (*Hibiscus tiliaceus*, Malvacées) et quelques flamboyants (*Delonix regia*). Dans les jardins on remarque, en outre, quelques kapokiers et des "néfliers" (*Vanguelia edulis* Vahl., Rubiacées).

De janvier à août 1968, les dénombrements mensuels ont donné les chiffres suivants (tabl. 10). Le chiffre situé au centre de chaque case représente le nombre de folioles décomptées sur l'érythrine considérée, lors de chaque dénombrement mensuel ; le chiffre du coin supérieur gauche représente le nombre d'œufs trouvés sur ces folioles et celui du coin inférieur droit le nombre de chenilles.

Le classement fondé sur le nombre moyen de folioles décomptées de janvier à août pour trouver un œuf d'*Othreis* nous intéresse plus ici que le second classement faisant intervenir le nombre de chenilles.

En effet, si l'on veut classer les biotopes selon le critère de l'efficacité, relative d'une érythrine à l'autre, du complexe parasitaire sur les chenilles, moins il faut échantillonner de feuilles pour trouver un stade larvaire, moins ce complexe est efficace sur l'érythrine considérée.

En outre, ce classement comporte un certain facteur lié à la masse du feuillage et aux pontes qui y sont auparavant déposées. Par contre, si l'on trouve un grand nombre d'œufs sur un faible nombre de feuilles, cela prouve que l'érythrine considérée est plus visitée par *Othreis* et c'est cet arbre qui est intéressant pour l'échantillonnage. Ce dernier classement étant considéré, nous avons par la suite éliminé les trois érythrines n° 1, 2 et 3 classées respectivement 14^e, 16^e, et 15^e situées en bordure de route, mais au milieu d'autres plantes, et souvent recouvertes de la poussière soulevée par les véhicules passant sur la route ; cette poussière peut jouer le rôle d'un répulsif pour *Othreis*. De même l'allée de "peupliers" doublant deux lignes de pins colonnaires, à l'autre extrémité de la prairie, a été supprimée.

Dans le défilé, au biotope 15, nous avons également effectué un aménagement important : une vingtaine d'érythrines de taille moyenne, survivance d'une ancienne caféière, ont été détruites de façon à concentrer sur les branches de l'érythrine échantillonnée chaque mois, les pontes éventuelles des noctuelles passant à cet endroit au cours de leurs déplacements entre la plaine et la montagne.

Ainsi, dans notre méthode de dénombrement, aucun prélèvement dans la nature d'œufs, de chenilles ou de chrysalides n'a été fait. Chaque œuf, soit fraîchement pondu, parasité, vidé par un prédateur ou momifié par une mycose, était repéré sur la foliole par une marque faite dans les tissus foliaires au

moyen d'une pointe fine (Pl. 9, ph. 2) ; ce qui pouvait permettre, lors du dénombrement mensuel suivant, de se rendre compte de ce qu'il était advenu des œufs repérés, marqués au moment du dénombrement précédent et laissés sur place ; ainsi, nous pensons avoir évité des perturbations continuelles des habitats choisis (que notre méthode générale n'autorisait d'ailleurs pas à renouveler), et supprimé certains des inconvénients méthodologiques et théoriques qui se seraient présentés si l'on avait effectué des prélèvements systématiques (et qui auraient dû être beaucoup plus conséquents, en périodes de très faibles populations notamment).

CHAPITRE 4

LA MÉTHODE DE DÉNOMBREMENT DES DIFFÉRENTS STADES D'UNE POPULATION D'OTHREIS FULLONIA. LES RÉSULTATS DES DÉNOMBREMENTS

La méthode d'échantillonnage adoptée pour suivre les populations d'Othreis fullonia dans le milieu complexe défini au chapitre 2 consiste au dénombrement sur place de tous les stades du ravageur ; les caractéristiques morphologiques des diverses catégories d'œufs ont d'abord été bien définies, puis les œufs sont repérés par une marque faite, à la pointe sèche, dans les tissus foliaires de la plante-hôte (les érythrines).

*Les avantages et les inconvénients de cette méthode sont discutés ; l'analyse critique de deux dénombrements a montré qu'il est nécessaire d'apporter une correction aux pourcentages de parasitisme des œufs par *Ooencyrtus* sp., seulement lorsqu'une grande masse d'œufs d'Othreis fullonia se trouve brutalement introduite dans l'écosystème, au moment du déclenchement des pullulations.*

Les dénombrements permettent enfin de dresser les diagrammes et les courbes de fluctuations, d'abord de la masse foliaire échantillonnée en 2 ans et demi, puis les fluctuations des diverses populations d'œufs et de leurs pourcentages dans les trois zones caractéristiques (montagne, défilé, plaine), enfin de celles des chenilles et des chrysalides.

En l'absence d'une méthode de piégeage des adultes efficace, les fluctuations des œufs "frais" donnent, soit globalement, soit dans les trois régions définies, une estimation de la population des papillons femelles en état de ponte et de ses déplacements entre les trois zones.

D'autre part, comme l'intervalle de temps entre deux dénombrements successifs est inférieur ou égal au cycle du ravageur, lors du dénombrement suivant, le nombre d'œufs "frais" donne une approximation du sens et de la valeur numérique de la variation affectant la population de noctuelles.

1. LES CRITERES DU CHOIX DE LA METHODE DE DENOMBREMENT

La méthode adoptée doit nous donner à chaque échantillonnage une estimation de la population, cet indice variant d'un moment à un autre ; la distribution, la taille et le nombre des échantillons conditionneront la valeur de cet indice.

Nous connaissons les particularités biologiques et éthologiques du ravageur en Nouvelle-Calédonie et sa distribution sur les érythrines ; mais la diversité et la dispersion de ces plantes-hôtes dans le milieu sont très grandes.

Après deux années d'observations préliminaires, nous avons donc mis au point et adopté une méthode d'échantillonnage qui nous a semblé la mieux adaptée à l'étude de ce ravageur, en particulier à sa biologie, à sa dispersion, à sa distribution sur les plantes-hôtes et à des populations excessivement basses, puis à des pullulations exceptionnellement importantes.

Church et Strickland (1954), comme Southwood et Jepson (1961), font remarquer que si les populations de l'insecte étudié sont sujettes à des variations très importantes, une estimation de la densité de population peut supporter une erreur — standard égale à 25 % de la valeur de la moyenne. Or, les pontes d'*Othreis* sont au moins 30 fois plus importantes en pullulation qu'en période normale. *C'est pourquoi les dénombrements n'ont continuellement porté que sur des érythrines en place, sélectionnées à priori pour toute la durée de l'étude, soit trente mois, et sur lesquelles nous revenons pour chaque dénombrement mensuel*, qu'elles soient représentées par une haie toute entière, par un arbuste, par tout un arbre, ou seulement par des branches basses d'un grand arbre. En cela, nous nous rapprochons de la méthode préconisée par Hugues (1962), qui associe à un échantillon donné par le hasard un second échantillon choisi à proximité du premier.

Depuis les travaux classiques ayant trait à l'étude dans les conditions naturelles du contrôle biologique d'un ravageur par un complexe parasitaire, un des points importants sur lequel porte de nombreuses controverses est celui de l'échantillonnage (Simmonds, 1949). La méthode générale consiste à répertorier, puis à prélever dans le milieu naturel, selon des normes précisées et en des points particuliers, une partie du végétal et à dénombrer les ravageurs sains et ceux qui sont parasités. Par cette méthode, l'action des prédateurs dans les conditions de la nature ne peut être déterminée du fait même qu'il ne reste plus, ou rarement, trace du ravageur déjà supprimé et qu'on ne peut prévoir celui qui l'aurait été si l'échantillonnage ne l'avait soustrait à l'action des prédateurs. Et, dans une mesure plus discrète, il en est de même en ce qui concerne les parasites car, on n'obtient en fait, à l'issue d'un dénombrement au laboratoire, que la constitution instantanée du complexe biologique au moment précis des observations et des prélèvements. L'évolution dynamique des diverses tranches de populations échappe. En effet, un certain nombre de stades du ravageur qui ont été prélevés et que

l'on compte sains auraient pu être parasités si on ne les avait pas soustraits à l'action de leurs ennemis ; certains, même parasités, auraient pu aussi par la suite être dévorés par des prédateurs. . .

Ainsi, dans notre méthode de dénombrement, aucun prélèvement dans la nature, d'œufs, de chenilles ou de chrysalides n'a été fait. Chaque œuf, soit fraîchement pondu, parasité, vidé par un prédateur ou momifié par une mycose, était repéré sur la foliole par une marque faite dans les tissus foliaires au moyen d'une pointe fine (Pl. 9, ph. 2) ; ce qui pouvait permettre, lors du dénombrement mensuel suivant, de se rendre compte de ce qu'il était advenu des œufs repérés, marqués au moment du dénombrement précédent et laissés sur place ; ainsi, nous pensons avoir évité des perturbations continues des habitats choisis (que notre méthode générale n'autorisait d'ailleurs pas à renouveler), et supprimé certains des inconvénients méthodologiques et théoriques qui se seraient présentés si l'on avait effectué des prélèvements systématiques (et qui auraient dû être beaucoup plus conséquents, en périodes de très faibles populations notamment).

En définitive, pour permettre une comparaison aussi rigoureuse que possible entre deux dénombrements successifs et entre tous les dénombrements, nous pensons aussi avoir supprimé, ou du moins atténué, les fluctuations élémentaires des facteurs suivants :

— le comportement de ponte du ravageur, en ce qui concerne le choix d'un lieu de ponte en fonction d'une direction de vol (migratoire ou non) privilégiée.

— la position sur l'arbre de la branche échantillonnée,

— l'influence d'un vent violent sur l'érythrine, de la pluie, des écrans végétaux,

— l'influence de tout autre cause difficilement décelable.

L'unité-habitat est alors particulière pour chaque biotope et l'intensité de la population sera mesurée pour chaque zone par la somme des dénombrements de chacun des biotopes qui la constituent. Ainsi, *les chiffres bruts obtenus sont, dans un premier temps, exploitables tels quels*, même si leur valeur relative devient très faible selon les critères statistiques, puisque c'est toujours la même masse végétale qui se trouve exposée au ravageur et échantillonnée, aucun prélèvement n'y étant effectué.

Ce qui intéresse dans ces conditions est la résultante de deux groupes de faits :

1 — le nombre moyen de femelles d'*Othreis* qui choisissent, au moment de leur vol nocturne de recherche d'un endroit propice pour déposer leur ponte, et durant les trois semaines qui précèdent chaque dénombrement, les érythrines ou parties d'érythrines que nous avons sélectionnées.

2 — le nombre d'œufs déposés à la suite de ce choix, les chenilles et chrysalides qui s'ensuivent, et l'action du complexe parasitaire sur l'ensemble.

Néanmoins, pour tenir compte aussi de la phénologie de la plante-hôte (pousses nouvelles de jeunes feuilles, chute de feuilles) les dénombrements

des divers stades d'*Othreis* ont pu être parfois rapportés au nombre de folioles examinées et comptées. Cela permet également de comparer entre elles les trois zones étudiées, de leur attribuer une certaine pondération (car le nombre et l'importance des biotopes et des érythrines choisies dans chacune de ces zones ne sont pas les mêmes) ; de comparer aussi les trois espèces de plantes-hôtes entre elles et les biotopes entre eux en ce qui concerne leur attractivité pour *Othreis*.

Enfin, pour ce qui a trait à la dynamique des populations du ravageur, il est surtout possible de suivre, de cette façon, un même biotope, comme un groupe de biotopes similaires (biotopes de défilé par exemple), d'un moment à un autre au cours de l'année.

Cependant, si l'on considère l'entité constituée par la branche choisie, le nombre des visites qu'*Othreis* lui fait (donc le nombre des œufs déposés et celui des stades qui en sont issus), sont, dans ces conditions, plus fonction de la densité de population du ravageur que du nombre de feuilles offertes sur cette branche. Pour prendre un exemple, supposons qu'une femelle se présente sur une branche, sélectionnée à priori sur un arbre et choisie à cause de sa position peut-être privilégiée sur un trajet de vol d'*Othreis* ; cette noctuelle possède dans ses voies génitales un stock de 100 œufs développés prêts à être déposés sur une érythrine ; que la même branche considérée comporte 6 000 folioles ou seulement 3 000 folioles, par suite d'un coup de vent ou d'une chute partielle des feuilles, on y trouvera toujours un fort pourcentage des 100 œufs (surtout s'ils sont pondus sous forme d'ooïdes), soit parmi 6 000, soit parmi 3 000 folioles. Si le mois suivant, dix femelles au lieu d'une seule se présentent au même endroit, les dénombrements rendront compte de cette évolution des populations d'*Othreis*, même si entre-temps le nombre des feuilles de notre même branche a augmenté par suite du développement de jeunes pousses. Dans ce raisonnement, on postule qu'à partir d'une certaine importance, la masse foliaire offerte au papillon a peu d'influence sur la ponte ; l'association de plusieurs branches importantes, repérées et jamais artificiellement modifiées, et à fortiori un arbuste ou un arbre tout entier situés évidemment toujours au même endroit, constituent des masses végétales telles que les variations des populations peuvent donc être suivies de cette manière, l'hypothèse restant posée ; c'est-à-dire qu'*Othreis* ne présente pas de réaction de ponte différente dans la nature si, ayant à pondre un stock donné d'œufs, il se trouve en présence d'une même branche de 3 000 folioles ou de 6 000 folioles, ces folioles étant en tout état de cause décomptées par l'expérimentation, quel que soit leur nombre sur la branche.

Ainsi, le fait que l'on revienne toujours à intervalles de temps réguliers sur les mêmes parties d'érythrines, sans qu'elles soient perturbées, donne plus d'importance au comportement de ponte du papillon, tout en faisant perdre de son importance classique à la masse foliaire examinée.

En définitive, trois faisceaux de faits convergents nous ont amené presque automatiquement à cette méthode d'échantillonnage :

1 — nous n'avons pas affaire à un champ de blé ou à un verger homogène, ou même à un peuplement forestier homogène, où des méthodes classiques d'échantillonnage auraient pu être utilisées.

2 — le territoire à étudier devait être choisi relativement vaste pour que nous ayons quelques chance de parvenir aux buts fixés, du fait de la grande faculté de déplacement et des migrations probables du ravageur étudié.

3 — la dispersion des plantes-hôtes et l'infinité des biotopes qu'elles constituent, tant par la masse végétale qu'elles offrent à *Othreis*, soit isolées, soit associées à d'autres peuplements, soit en fonction de la topographie du milieu, (que le ravageur y soit ou non continuellement présent), exigeaient d'examiner *une masse foliaire très importante* qu'il aurait été difficile de transporter et d'examiner dans des conditions satisfaisantes ailleurs que sur place.

Morris (1955) donne six critères auxquels doit répondre l'échantillon-type :

1 — il doit être tel que tous les échantillons de l'univers écologique étudié ont une chance égale de sélection.

2 — il doit être stable (s'il change, ses modifications doivent être mesurable facilement et de façon continue).

3 — la *proportion* de la population d'insectes occupant l'échantillon-type comme habitat doit rester constante.

4 — l'échantillon-type doit permettre une extrapolation à l'unité de surface étudiée.

5 — l'échantillon-type doit être facilement délimité dans la nature.

6 — l'échantillon-type doit être d'une taille telle qu'il doit fournir un équilibre raisonnable entre la variance et le coût.

A partir du moment où, pour les raisons exposées, nous avons sélectionné nos biotopes *a priori*, ce qui exclut le premier point, et que le milieu est très hétérogène, ce qui rend pratiquement sans grande valeur le quatrième critère, nous pensons que nos biotopes répondent aux autres critères ; le troisième cependant est difficilement vérifiable, s'il est réel, dans la mesure où *Othreis* migre entre la plaine et la montagne et qu'au cours de ces migrations il doit se produire des agrégations aux passages privilégiés ; c'est en fait l'hypothèse formulée au moment du choix de nos biotopes et c'est la qualité que nous leur avons recherchée.

2. OBSERVATIONS BIOLOGIQUES PRELIMINAIRES

Quelques observations préliminaires furent nécessaires avant que les dénombrements ne débutent de façon systématique ; elles ont été menées aussi bien dans la nature qu'au laboratoire.

Les œufs d'*Othreis* répertoriés dans la nature peuvent être rangés en sept catégories. D'abord l'œuf "frais", qui vient juste d'être déposé sur la foliole par la femelle d'*Othreis*. Cet œuf change d'aspect au fur et à mesure du développement de la chenille, dont la capsule céphalique devient visible à travers le chorion. Cet œuf reste cinq à six jours sur le support avant d'éclore. Seuls le plancher de l'œuf éclos, collé à la feuille, et une mince collerette circulaire, subsistent après que la jeune chenille éclosante ait dévoré le chorion (Pl. 9, ph. 1).

Cependant les œufs sont aussi parasités, mangés par des prédateurs ou mycosés ; les œufs parasités peuvent ensuite être, eux aussi, vidés par les prédateurs ou momifiés par un champignon.

Nous avons observé trois hyménoptères parasites d'œufs, le plus commun tout au long de l'année est un *Ooencyrtus* sp. (det. Annecke) ; les deux autres sont rares, ce sont un *Trichogrammatidae* et un *Scelionidae*.

2.1. Les caractères morphologiques de l'œuf parasité ou de l'œuf vidé par un prédateur.

Par l'observation directe, au moment du dénombrement, de l'œuf parasité par *Ooencyrtus*, nous avons pu obtenir la datation exacte du parasitisme. Pour que le développement de sa larve soit possible, ce parasite doit pondre dans un œuf d'*Othreis* âgé de trois jours au plus. Cet œuf a été déposé sur la feuille d'érythrine pendant l'une des trois nuits précédentes. Dans la journée, la femelle parasite découvre cet œuf et y pond un ou deux œufs. Cinq œufs peuvent être déposés par des parasites différents dans un même œuf-hôte. Chacun d'eux est prolongé à l'extérieur du chorion de l'œuf-hôte par un mince filament blanchâtre caractéristique (Pl. 9, ph. 7). Du 2^e au 7^e jour l'œuf reste de couleur orangé, opaque. Si on l'examine à la loupe, sous le chorion, apparaissent des bulles qui confluent progressivement, des globules graisseux et, en surface, de minuscules pastilles noires au centre desquelles émergent les pédicelles blancs des œufs du parasite. Au 6^e jour, les larves parasites deviennent visibles, avec leur système respiratoire caractéristique (Pl. 9, ph. 6 et 7).

Du 7^e au 18^e jour, qui marque l'éclosion des parasites adultes, l'œuf blanchit, à mesure que les larves épuisent son contenu et que celui-ci se trouve remplacé par de l'air et des déjections brunes accumulées sur le plancher ; puis il noircit, avec la nymphose (10^e jour), et la mélanisation des nymphes (Ph. 9, ph. 2).

Collés sous le chorion, on aperçoit à la loupe les siphons et entonnoirs respiratoires abandonnés par les larves. Le 18^e jour, un parasite adulte pratique un trou de sortie latéral, par où sortent les autres imagos des deux sexes, au nombre de 2 à 4 en général (Pl. 9, ph. 4).

Outre *Ooencyrtus* sp., quinze *Trichogrammes* émergent en moyenne d'un œuf, mais un seul *Scelionide*.

L'œuf parasité par *T. australicum* Girault présente un aspect noirâtre uniforme. Tous les parasites sortent par un seul trou, bien plus petit que celui de l'encyrtide.

L'œuf parasité par le Scelionide *Telenomus* sp. présente une teinte verdâtre. La face interne du chorion est parsemée de taches noires en forme d'anneau et disposées selon deux groupes, de part et d'autre de l'œuf (Pl. 10, ph. 1) ; les déjections forment une masse jaune. Le trou de sortie de ce parasite solitaire est plus grand que celui de l'*Encyrtidae*. A l'éclosion, le parasite découpe le chorion de l'œuf-hôte selon des anneaux réguliers de plus en plus grands ; les contours du trou de sortie sont très nets, tandis que le trou de sortie de l'encyrtide présente des contours irréguliers.

En ce qui concerne les prédateurs, représentés par les larves âgées de chrysopes, deux punaises *Lygaeides* et, rarement, les fourmis, l'attaque se traduit, pour les premiers, par un aspect blanchâtre de l'œuf rempli d'air (Pl. 10, ph. 2 et 3). Parfois, subsiste sur un côté, un reste du contenu de l'œuf, appliqué intérieurement contre le chorion, sous la forme d'une membrane desséchée de couleur jaune ou brune. Les chrysopes et les punaises attaquent aussi bien les œufs parasités que les sains déjà développés, car on peut retrouver dans certains œufs vidés, une dépouille de chenille qui était sur point d'éclore ou des larves jeunes de parasite, mortes faute de nourriture. Les prédateurs entrent alors en compétition avec les parasites pour la même nourriture.

Quant aux fourmis, en général de petite taille, elles pratiquent un trou aux contours irréguliers, souvent à l'apex de l'œuf, et vident l'œuf par cet orifice (Pl. 10, ph. 4).

2.2. *Observations sur les œufs atteints de mycose* (Pl. 9, ph. 3 et 4).

Les œufs atteints par *Fusarium* sp. sont opaques, gris ou entièrement noircis. Souvent, ils présentent des taches irrégulières noirâtres sous le chorion. Le sclérote de *Fusarium* envahit l'intérieur de l'œuf. Des hyphes dressés, courts et blancs sortent à travers le chorion. Ces colonnes portent des arbuscules blancs puis le tout prend rapidement une couleur noire. Ce champignon peut envahir un œuf parasité et jouer alors le rôle d'un hyperparasite.

2.3. *Observations sur les chenilles et les chrysalides.*

Les chenilles des trois premiers stades sont très rarement parasitées. Exceptionnellement, un eulophide parasite externe peut s'attaquer à une jeune chenille. Dans ce cas, on trouve ses larves, au nombre d'une dizaine, fixées sur la jeune chenille. Tous les autres facteurs responsables de la mortalité des jeunes chenilles échappent au dénombrement, en particulier les prédateurs.

Il peut arriver qu'on trouve un cadavre déchiqueté de chenille, resté accroché à une feuille, ou des traces d'hémolymphe sur un limbe de foliole,

mais c'est tout. De même, nous n'avons décelé aucune maladie importante ; en 30 mois, seulement trois chenilles ont été trouvées présentant, peut être, des symptômes de maladie, jamais en période de pullulations.

Par contre, exceptionnellement sur les chenilles du 4^e stade et surtout sur les 5^e stade, on peut facilement observer les œufs déposés par une tachinaire parasite (*Winthemia caledoniae* Mesnil). De même, dans le cocon de nymphose d'une chrysalide, on peut retrouver, sur la dépouille larvaire, les chorions des œufs de cette tachinaire et les dénombrer.

2.4. Analyse des facteurs de variabilité dans l'estimation des taux de mortalité embryonnaire.

L'œuf qui échappe aux parasites donne une chenille six jours en moyenne après avoir été déposé par le papillon femelle sur la feuille d'érythrine. L'encyrtide se développe en moyenne en 18 jours dans son œuf-hôte. Enfin, les signes extérieurs du parasitisme, au moment du dénombrement, apparaissent sur l'œuf en moyenne sept jours après que l'œuf ait été pondu. Le dénombrement concerne donc une fraction précise de la population d'œufs prise "en instantané" le jour du dénombrement. Cette fraction concerne une période de 18 jours, égale au développement d'un œuf parasité et l'appréciation est faite comme suit au jour du dénombrement :

— sont répertoriés comme "frais", les œufs qui présentent l'aspect "frais" décrit plus haut. Parmi eux se trouvent des œufs qui donneront des chenilles et qui, pour la plupart, ont été pondus les six nuits précédant le dénombrement. Se trouvent aussi des œufs qui sont déjà parasités et qui ont été pondus au cours des sept nuits précédentes, puisque les symptômes externes du parasitisme n'apparaissent en moyenne que sept jours après la ponte ;

— sont répertoriés comme parasités les œufs qui présentent l'aspect "parasité" décrit plus haut. Comme l'œuf d'où émerge l'encyrtide est âgé en moyenne de 18 jours, et que les œufs âgés de sept jours et moins qui donneront des parasites ne peuvent être séparés des œufs "frais", le décompte concerne une accumulation d'œufs parasités provenant de pontes échelonnées sur onze nuits successives ;

— sont répertoriés comme "blancs" des œufs emplis d'air parce que leur contenu a été aspiré par un prédateur ; le nombre des œufs dévorés par les chrysopes varie beaucoup au cours de l'année. L'action de ces prédateurs est importante au cours des mois de saison chaude ; en saison fraîche elle est négligeable. Par contre, en certains biotopes, les chrysopes sont alors remplacées par les punaises. Lorsque les parasites se trouvent dans l'œuf à l'état de nymphe, la chrysope n'a plus aucune action sur eux, mais non la punaise.

Des œufs parasités âgés de 10 jours ont été exceptionnellement dévorés. Cependant, les œufs vidés de leur contenu sont, pour la plupart, âgés de deux à trois jours, l'âge moyen des œufs attaqués par les chrysopes s'établissant à 4 jours. Parmi ces œufs se trouvent des œufs parasités. Il est probable que ces

prédateurs détruisent les œufs parasités en proportion du taux de parasitisme par rapport aux œufs "frais" seuls, ce qui n'altère pas ce taux.

L'œuf vidé de son contenu étant rempli d'air, sa face plane adhésive se dessèche et l'œuf tombe de son support en moyenne 12 jours après avoir été vidé. Les œufs "blancs" décomptés concernent donc une accumulation d'œufs dévorés par les chrysope et issus de ponte portant en moyenne sur 16 jours.

Cependant, ce chiffre de 16 jours est sujet à quelques variations, il est fonction du degré hygrométrique de l'air, donc de la pluie, du vent, d'une période de sécheresse. En effet, un œuf vidé se dessèchera plus vite et tombera plus tôt de la foliole sur lequel il est collé, s'il se trouve en atmosphère sèche.

— Enfin, au jour du décompte, sont répertoriés comme œufs mycosés, les œufs envahis par le mycélium du champignon *Fusarium* sp. Cette action est souvent nulle, en général très faible. Cependant, en certains biotopes et à certaines périodes de l'année, elle est importante, bien que très localisée. C'est alors ce facteur qui se trouve être le facteur limitant essentiel, car la presque totalité des pontes est mycosée, que les œufs soient parasités ou non. Cependant, comme l'œuf parasité subsiste plus longtemps sur la foliole que l'œuf sain, il se trouve plus longtemps exposé aux attaques de *Fusarium*, ce qui fait que les taux d'attaque élevés de *Fusarium* sont alors dus à l'hyménoptère parasite.

Toutes ces considérations montrent la complexité d'un dénombrement rigoureux dans la nature, où toutes les catégories d'œufs sont en évolution dynamique. Le dénombrement effectué est donc une approximation.

3. ANALYSE CRITIQUE DE LA METHODE D'ESTIMATION DE LA MORTALITE EMBRYONNAIRE

De janvier 1968 à juin 1970, nous avons effectué 27 dénombrements, ce qui correspond à un dénombrement moyen tous les 34 jours et, compte tenu de la durée moyenne de la génération d'*Othreis*, à 23 générations théoriques du ravageur (1). Ces générations théoriques se chevauchent continuellement ; aussi,

(1) Au rythme d'un dénombrement par mois en moyenne, un intervalle de temps légèrement inférieur à la durée de la génération théorique du ravageur, le travail sur le terrain a duré, même en période de faibles populations, au moins une semaine par mois ; lors des pullulations, il a pu couvrir deux semaines par mois.

Deux opérateurs, montés sur les échelles et bien entraînés à l'examen des divers stades d'*Othreis*, donnaient les indications et les chiffres à un troisième qui les transcrivait immédiatement sur fiches préparées à l'avance, en même temps que les observations écologiques. Cette fiche était ensuite traitée au laboratoire.

Dans la mesure du possible, chaque mois, chacun des opérateurs retrouvait les mêmes parties de végétal à examiner (branches, moitié supérieure ou inférieure d'une érythrine, même érythrine) ce qui diminue l'erreur relative, les erreurs absolues étant systématiquement faites dans le même sens (en particulier sur les nombres de folioles). Au dénombrement des folioles, pour diminuer les erreurs, l'opérateur revenait à zéro chaque fois qu'un stade était rencontré, ou lorsque le chiffre 100 était atteint.

chaque dénombrement concerne une tranche verticale de la population du ravageur, où tous les stades sont rencontrés en même temps, mais appartiennent à des générations différentes.

Sur les graphiques qui suivent, en ordonnées sont suivies les variables à analyser ; en abscisses nous avons placé le temps, de janvier 1968 à juin 1970, les limites de chaque échantillonnage étant indiquées par rapport aux mois de l'année. Nous obtenons ainsi des séries de mesures séquentielles, qui révèlent les changements survenus dans le "système de vie" de la population élémentaire choisie, durant le cycle biologique de l'espèce observée dans son environnement naturel. Souvent les populations larvaires sont très faibles, parfois nulles, et les adultes ne peuvent être capturés au moyen d'un piègeage efficace. Les cohortes restent alors très incomplètes.

Ces caractéristiques biologiques d'*Othreis* limitent l'utilisation efficace de la méthode des tables de vie (Morris et Miller, 1954 ; Southwood, 1966 ; Harcourt, 1969) comme l'analyse des facteurs K de Varley et Gradwell (1960).

Ainsi, la valeur pratique de nos déductions méthodologiques peut se trouver contrecarrée par l'imprécision des phénomènes observables dans la nature.

Deux exemples permettront de démontrer que les chiffres bruts obtenus au moment du dénombrement direct sont parfois loin d'approcher les chiffres vrais et qu'il est alors indispensable de les corriger ; ces circonstances sont néanmoins exceptionnelles.

Exemple 1 – Dénombrements effectués en période de faibles populations (décembre 1967 – février 1968).

Nous donnons, dans le tableau ci-dessous, les dénombrements d'œufs d'*Othreis* effectués pendant trois mois sur une même érythrine-"piquant" située dans un biotope défini (n° 1). Les œufs ne sont pas prélevés mais uniquement dénombrés et répertoriés en trois catégories principales, selon leur aspect à l'instant du dénombrement. Sur la foliole portant l'œuf, une marque est pratiquée à la pointe sèche dans les tissus du végétal de façon à déterminer les changements survenus entre deux dénombrements mensuels successifs. Ainsi, en janvier, six œufs sur onze dénombrés en décembre avaient disparu ; cependant, 4 œufs comptés en décembre comme "frais" – c'est-à-dire récemment pondus – ont été retrouvés, mais ils ont été parasités par la suite et avaient donné des parasites ; un autre œuf "frais" était devenu "blanc" (vidé par une larve de chrysope ou par une punaise).

En février, 32 œufs de janvier ont été retrouvés : 9 œufs comptés "frais" en janvier avaient donné des parasites, tandis que 21 œufs "frais" de janvier et 2 parasités étaient, entre les deux dénombrements, dévorés par les chrysoptes.

En mars, seulement 3 œufs anciens "frais" de février ont été retrouvés : ils avaient été parasités.

Ces observations montrent que les pourcentages de parasitisme par *Ooencyrtus* sp. ou de prédation par les chrysoptes et punaises ne peuvent être

TABLEAU 11 — Dénombrements effectués en période de faibles populations.

Mois	Nombre de folioles examinées	Nombre d'œufs						Chenilles des 1er et 2ème stades	
		"Frais"		Parasités		"Blancs"			Totaux
Décembre 1967	1 160	11 74 %	6 40 %	2 13 %	6 40 %	2 13 %	3 20 %	15	0
Janvier 1968	2 790	88 57 %	58 40 %	21 24 %	28 18 %	45 29 %	68 42 %	154	3
Février 1968	4 046	50 35 %	47 31 %	35 24 %	38 26 %	59 42 %	59 42 %	144	11

obtenus au moyen de simples rapports. Dans le tableau ci-dessus, sont donnés dans la première colonne les pourcentages instantanés calculés au moyen des chiffres de dénombrements à un moment précis chaque mois, puis, dans la seconde colonne, les pourcentages vrais calculés en tenant compte des observations faites le mois suivant au moyen des folioles marquées. Ces corrections, bien que sans doute toujours imparfaites, sont importantes surtout pour les œufs parasités par *Ooencyrtus* sp. en début de gradation (pourcentages portant sur des petits nombres).

Il y a en effet plus d'œufs destinés à être parasités qu'il ne paraît lors d'un simple dénombrement, mais aussi plus d'œufs dévorés par les prédateurs. En supposant que ces prédateurs dévorent autant les œufs non parasités que les œufs parasités, c'est-à-dire selon les pourcentages respectifs de ces derniers, le prédatisme ne modifie pas le rapport des œufs parasités et des œufs frais, s'il modifie les populations de parasites et de chenilles.

Ces valeurs ne sont encore que très imparfaites, car on considère une population totale très hétérogène d'œufs d'âges différents, à des stades différents et dont les développements sont plus ou moins longs, suivant qu'ils sont parasités ou non.

Des dénombrements mensuels corrigés d'œufs "frais" et d'œufs parasités, on ne peut déduire directement le pourcentage de parasitisme. En effet, dans son œuf-hôte l'hyménoptère se développe plus lentement que la chenille dans l'œuf resté sain. Les chenilles éclosent, tandis que les œufs parasités du même âge subsistent un certain temps sur le végétal. Il apparaît donc dans les dénombrements une accumulation d'œufs parasités.

D'autre part, on range dans les œufs "frais" des œufs déjà parasités, mais dont les signes extérieurs du parasitisme n'apparaissent pas, ainsi que des œufs non encore parasités mais qui le deviendront, après qu'un parasite les aura découverts et y aura pondu (à condition que ces œufs soient encore à un stade favorable). Pour que le développement de la larve soit possible, la parasite doit en effet pondre dans un œuf âgé de trois jours au plus. Par suite, il se produira des décalages dans le développement du parasite dans les œufs de même âge,

mais découvert par l'hyménoptère à un stade plus ou moins avancé. Comme on ne peut déterminer les différentes proportions de ces œufs pondus le même jour, mais parasités avec des décalages de 1 à 3 jours, on raisonnera sur des pourcentages de parasitisme moyen et des durées de développement moyennes.

Exemple 2 — Etude critique des dénombrements mensuels, au moyen de deux dénombrements successifs sur une même plante-hôte, et séparés de 3 et 4 nuits ; dénombrements effectués lors du déclenchement d'une pullulation exceptionnelle et à la fin de la gradation.

Comme les diverses populations d'œufs décomptées un jour donné sur une érythrine évoluent, seuls des pourcentages virtuels, instantanés, sont obtenus et non les pourcentages réels. Ainsi, une population d'œufs frais, dont la valeur instantanée sert au calcul des autres pourcentages d'œufs ou à l'évaluation de la mortalité des chenilles du 1er stade, se partagera par la suite en sous-population d'œufs qui éclore pour donner des jeunes chenilles (vrais œufs "frais"), en œufs qui seront parasités par divers parasites, en œufs qui seront vidés par les prédateurs et en œufs mycosés. Des œufs comptés "parasités non éclos" pourront aussi éclore, ou être vidés par des prédateurs ou être mycosés. Ainsi, on n'obtient pas les vrais pourcentages d'œufs à cause de la dynamique qui affecte ces populations d'œufs.

Dans le but d'appréhender les phénomènes très fugaces qui interviennent ainsi, et de pouvoir faire une analyse critique des dénombrements, nous avons, au début d'avril et au début de juillet 1969, mené deux dénombrements successifs séparés par quatre ou trois nuits. Ce laps de temps a été choisi de façon à ce que les œufs déposés par les papillons durant la nuit suivant le premier dénombrement ne soient pas éclos lors du second dénombrement, le temps d'incubation de l'œuf étant en moyenne à cette époque de l'année dans la nature de 4 jours et demi. Il est en effet très difficile de retrouver tous les fonds d'œufs éclos.

Le biotope choisi se trouve en haut d'une vallée de montagne (biotope 1), au pied du plateau de Dogny.

La plante-hôte est constituée d'une érythrine-piquant, portant 2 600 folioles en moyenne, faisant office de poteau de clôture. Toutes les folioles de cette érythrine ont été examinées deux fois de suite à 4 ou 3 nuits d'intervalle et tous les œufs et chenilles répertoriés.

Nous avons séparé les œufs isolés des œufs en ooplaques (de 7 à 225 œufs) de façon à mettre éventuellement en lumière une différence dans les pourcentages de parasitisme qui affectent ces deux sous-populations d'œufs ; ceci rend compte aussi du comportement du papillon femelle au moment des dénombrements. Les comparaisons entre les pourcentages obtenus donnent une évaluation de la dynamique des diverses sous-populations d'œufs, de la mortalité des stades larvaires et des populations de papillons en état de ponte se trouvant dans le biotope.

Le premier dénombrement a coïncidé avec le début d'une période de pontes massives, prélude à des pullulations de chenilles en plaine deux semaines

plus tard. La comparaison entre les données d'avril et celles de juillet (les pullulations du ravageur étaient alors en déclin) montre que l'incertitude sur les dénombrements varie avec le moment choisi au cours de la gradation.

Dénombrements successifs des 31 mars et 4 avril 1969.

Les résultats des dénombrements d'avril sont les suivants : 142 œufs "frais" isolés, repérés le 31 mars, avaient donné, le 4 avril, 28 chenilles du 1^{er} stade ; 53 œufs n'étaient pas éclos, parce que soit toujours "frais" (dans une très faible proportion), soit parasités par *Ooencyrtus* sp. ; 13 œufs étaient devenus parasités, 5 étaient atteints de mycose et 43 avaient disparu, soit détachés normalement de la feuille par le vent, la pluie ou la dessiccation d'une feuille. Ces œufs disparus sont la source d'une grande incertitude dans les calculs (26 % sur les œufs isolés et 3,8 % sur l'ensemble).

Sur 24 œufs parasités isolés, 6 avaient éclos le 4 avril, 16 n'étaient pas éclos et 2 étaient devenus mycosés.

Le 31 mars, sur un total de 977 œufs en ooplaques, 974 étaient "frais", contre seulement 1 parasité et deux vidés par les prédateurs ; cette même population s'était transformée 4 jours plus tard en 578 œufs éclos, ayant donc donné naissance à de jeunes chenilles, en 411 œufs non éclos (parasitisme non encore visible), et 97 œufs parasités (parasitisme visible), avec toujours les deux œufs vidés.

Le grand nombre d'œufs semblant "frais" montre bien que le dénombrement du 31 mars a été effectué juste au début des pontes massives.

Les calculs qui portent sur les pourcentages de parasitisme par *Ooencyrtus* sp. donnent les chiffres suivants :

TABLEAU 12 — Nombre d'œufs et pourcentages de parasitisme par *Ooencyrtus* sp. (début avril 1969)

Dates des dénombrements	Nombre d'œufs concernés	Oeufs isolés	Oeufs en ooplaques	Totaux et parasitisme sur les totaux
		166	977	1 143
Pourcentages "virtuels" 31.3.69		14,5 %	0,1 %	2,2 %
Pourcentages "réels" 4.4.69		53 %	40,6 %	42,4 %

Enfin 14 chenilles du 1^{er} stade et 1 chenille du 4^e stade (non parasitée), observées le 31 mars, avaient fait place le 4 avril à 183 nouvelles chenilles du 1^{er} stade, 27 chenilles du 2^e stade, 2 chenilles du 3^e stade et 1 chenille du 5^e stade non parasitée. Le grand nombre de chenilles du 1^{er} stade montre que le second dénombrement a été effectué juste au moment des premières éclosions massives. Connaissant le temps de développement de ces divers stades et le nombre des œufs frais éclos, on déduit de la comparaison des deux séries de

chiffres un pourcentage de mortalité de 57 % des chenilles du 1^{er} stade lors de l'éclosion de l'œuf et dans le premier jour de la vie de la jeune chenille (stade durant 2 jours) et une mortalité de 85,7 % entre le 1^{er} stade et le 3^e stade.

Les populations d'œufs "frais" nouvellement pondus, durant les quatre nuits séparant les deux dénombrements successifs, sont de 167 œufs déposés isolément et 921 œufs déposés en ooplaques (de 7 à 225 œufs) ; ce qui donne une population de 272 œufs déposés chaque nuit sur les 2 600 folioles de l'érythrine du biotope 1 et un pourcentage de 15,3 % d'œufs isolés sur la population d'œufs totale. Nous avons vu que ce pourcentage est un bon indicateur de la population des papillons en pullulation.

A titre de comparaison, en plaine (biotope 20), 10 œufs seulement seront pondus chaque nuit un mois plus tard sur 1 300 folioles (une branche d'une grosse érythrine "piquant").

Dénombrements successifs des 1^{er} et 4 juillet 1969

Ces nouveaux dénombrements concernent des populations d'œufs déposées dans le biotope 1 au début de juillet, alors que les pullulations se trouvaient sur le déclin ; en effet, seulement 64 œufs par nuit étaient pondus sur 2 100 folioles et le pourcentage des œufs isolés était remonté à 37,5 % (contre 15,3 % en début de pullulation).

D'autre part, les divers facteurs de réduction du complexe biologique agissent de façon beaucoup plus diversifiée sur les populations d'œufs fraîchement pondus.

Les calculs portant sur les diverses sous-populations d'œufs donnent les résultats suivants :

TABLEAU 13 – Dénombrements successifs (1-4 avril 1969)

Dates des dénombrements	Nombre d'œufs concernés	Œufs isolés				Œufs en ooplaques			
		"frais"	parasités	vidés	mycosés	"frais"	parasités	vidés	mycosés
		121	97	216	35	171	38	31	12
1.7.69		25,8 %	20,7 %	46 %	7,5 %	67,9 %	15,1 %	12,3 %	4,8 %
4.7.69		24,3 %	25,4 %	41,1 %	9,2 %	61,7 %	17,1 %	14,6 %	6,7 %

Sur l'ensemble des œufs, les différences sont encore plus atténuées et, si l'on ajoute les nouveaux œufs pondus pendant les 3 nuits considérées (soit 70 frais et 2 œufs vidés), on obtient des chiffres qui auraient été utilisés si on n'avait fait qu'un seul dénombrement le 4 juillet au lieu du 1^{er} juillet. Le pourcentage des œufs frais fournit une valeur par excès, mais cette différence n'est pas significative.

TABLEAU 14 — Sommes des œufs et pourcentages de parasitisme

Dates	catégories d'œufs							
	"frais"	%	Parasités	%	Vidés	%	My-cosés	%
1.7.69 = % virtuels	292	40,5	135	18,7	247	34,3	47	6,5
4.7.69 = % réels	238	39,7	125	20,8	187	31,2	50	8,3
Œufs nouveaux, ajoutés	308	45,8	125	18,6	189	28,1	50	7,4

Les incertitudes portant sur les œufs disparus du fait des intempéries concernent toutes les catégories d'œufs, surtout les œufs isolés.

Exemple : Incertitudes portant sur les œufs isolés

TABLEAU 15 — Incertitude portant sur les œufs isolés

Catégories d'œufs	"frais"	parasités	vidés	mycosés
Nombre d'œufs disparus en 3 jours	15	5	64	3
Incertitudes en %	12,4 %	5,2 %	29,6 %	8,6 %

Les incertitudes portant sur les œufs fraîchement pondus et les œufs parasités constituent de "vraies" incertitudes car ces œufs peuvent, pour les premiers, se ranger par la suite dans les trois autres catégories d'œufs et pour les seconds dans les deux dernières. Par contre, les œufs vidés par les prédateurs et les œufs mycosés qui se détachent des feuilles sont à l'origine d'incertitudes dans les dénombrements seulement, mais non en ce qui concerne le devenir des œufs, puisqu'ils sont vidés ou mycosés une fois pour toutes.

Un œuf vidé se dessèche et n'adhère plus beaucoup au foliole ; ainsi 10 % des œufs vidés sont tombés chaque jour entre les deux dénombrements ; un œuf mycosé est retenu à la surface du foliole par les filaments mycéliens qui en sortent, le recouvrent et s'étalent autour de lui sur la feuille : 3 % seulement de ces œufs tombaient chaque jour au moment de ces dénombrements.

Par contre, pour les œufs en ooplaques, la chute des œufs est pratiquement nulle sur ces trois jours, et les éclosions d'œufs frais sont 4 fois plus importantes pendant ce même temps pour les œufs en ooplaques que pour les œufs isolés (7 % contre 1,7 %).

Une partie de cette différence doit sans doute être recherchée dans le pourcentage d'incertitude caractérisant ces derniers, les fonds d'œufs laissés par les jeunes chenilles écloses étant difficile à repérer lorsqu'ils sont isolés.

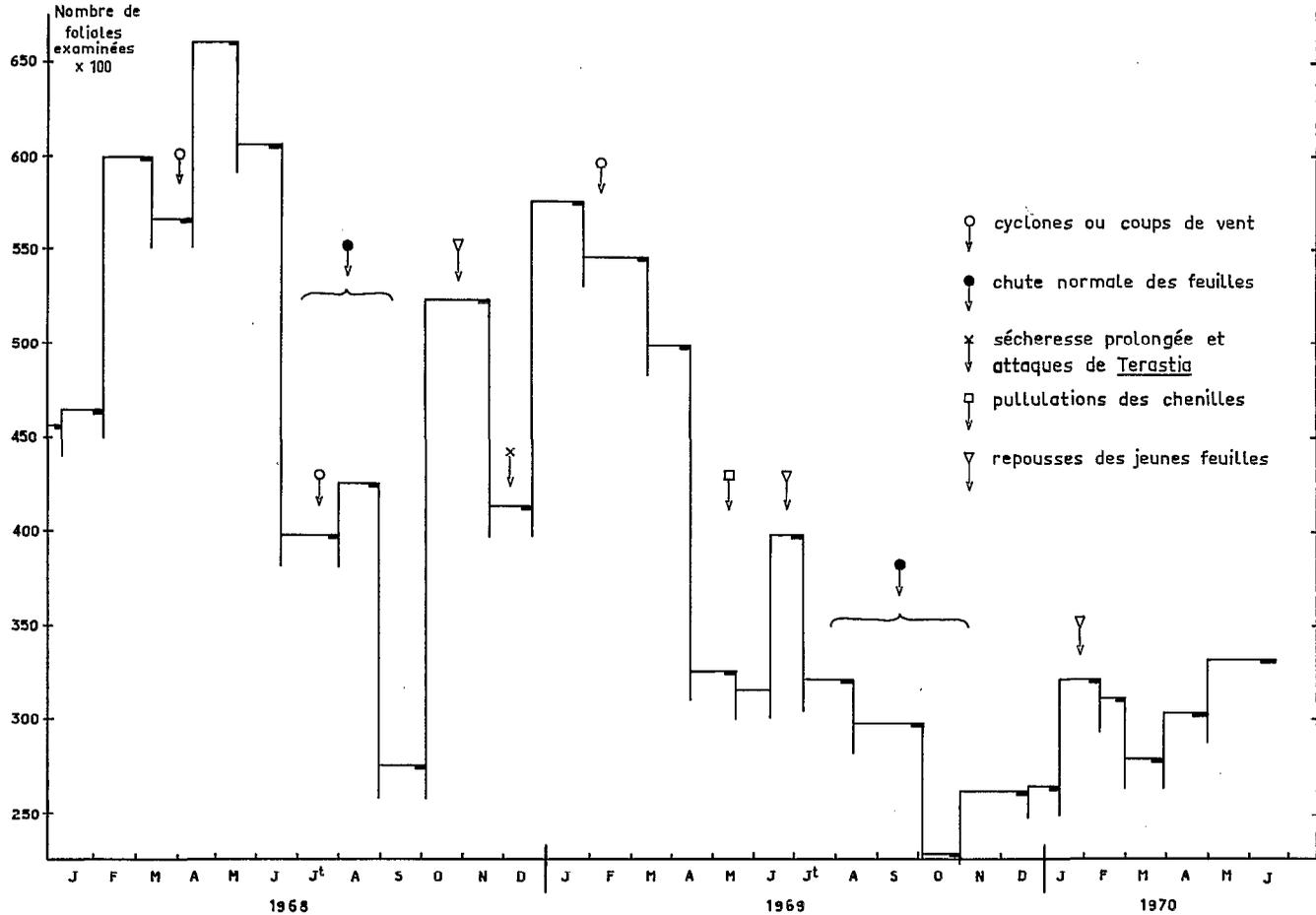


Fig. 19. — Echantillonnages mensuels de la masse foliaire des érythrinae retenues.

Conclusions

Le premier dénombrement a été effectué alors que des pontes massives du papillon apparaissaient dans le milieu, sous forme d'ooplaques surtout ; à cet instant, certains œufs étaient déjà parasités par *Ooencyrtus* sp., d'autres allaient l'être les jours suivants, mais beaucoup n'extériorisaient pas encore les signes particuliers du parasitisme, ce qui fait que l'on obtient tout d'abord des pourcentages de parasitisme "virtuel" par défaut, surtout en ce qui concerne les ooplaques, puisque le pourcentage de parasitisme entre les deux dénombrements passe de 0,1 % à 40,6 %. Sur l'ensemble des œufs le même pourcentage passe de 2,2 % à 42,4 %, valeur réelle.

La différence significative constatée entre le parasitisme des œufs isolés et celui des ooplaques (53 % contre 40,6 %) montre assez paradoxalement qu'*Ooencyrtus* sp. trouve plus facilement les œufs isolés que les ooplaques, ou bien, lorsqu'un œuf isolé est découvert, la probabilité pour que l'hyménoptère y ponde est plus grande que pour chacun des œufs d'une ooplaque. En effet, parmi les œufs d'une ooplaque, souvent on n'observe que quelques œufs parasités ; ce point est d'autre part discuté et une explication faisant intervenir le comportement de ponte du parasite est fournie.

Les différences dans les pourcentages constatées entre le 1er juillet et le 4 juillet sont beaucoup moins importantes que dans les circonstances très particulières du début avril ; elles ne sont pas significatives au seuil de 95 %. Cela est dû à des phénomènes compensatoires que l'on peut discerner dans la dynamique de ces sous-populations d'œufs.

Si le temps séparant deux dénombrements est court, de l'ordre d'une semaine, le pourcentage des œufs d'abord comptés "frais", mais quelques jours plus tard devenus autres, reste en gros du même ordre de grandeur du fait d'une évolution parallèle des autres populations d'œufs, qui sont soit continuellement approvisionnées par la première catégorie d'œufs, soit diminués par les éclosions de parasites ou par la chute naturelle des œufs.

En conséquence, sauf en circonstances exceptionnelles, comme par exemple l'apparition brutale dans le milieu d'une grande masse d'œufs, ces populations, déjà faibles à l'échelle de notre étude pluriannuelle, représentent en fait le niveau des populations embryonnaires à un instant donné.

4. RESULTATS DES DENOMBREMENTS

4.1. Evolution de la masse foliaire

La population élémentaire d'*Othreis* que nous avons isolée est restée le plus souvent faible ; de ce fait, sur la grande masse des érythrines dont elle dispose, la "dilution" de cette population est très grande et la distribution

normale du ravageur sur les érythrinae se rapproche plus d'une distribution par tâches localisées, au hasard du passage d'une femelle en état de ponte, que d'une distribution homogène. Dans ces conditions, nous avons *choisi* les biotopes selon les critères déjà exposés, et examiné le plus grand nombre possible de folioles.

La figure 19 représente les 27 échantillonnages de la masse foliaire, de janvier 1968 à juin 1970. Ils sont figurés en ordonnées par centaines. Les localités étant restées les mêmes, les fluctuations du nombre des folioles sont plus dûes aux diverses causes externes, qui sont indiquées sur le graphique, qu'aux aménagements auxquels nous avons procédé.

4.2. *Fluctuations de la population totale d'œufs*

Sur la figure 20 nous avons figuré les sommes de *tous* les œufs répertoriés sur le feuillage échantillonné. Comme les œufs fraîchement pondus, non parasités ou vidés, éclosent en 5 jours, les œufs parasités par *Ooencyrtus* sp. en 18 jours, et comme les œufs vidés ou mycosés subsistent sur les feuilles trois semaines environ, nous obtenons à chaque dénombrement — qui est toujours séparé du suivant par une période inférieure à la durée de la génération théorique d'*Othreis* — une tranche des populations d'œufs répartie sur une vingtaine de jours ; ces valeurs donnent ainsi des estimations fidèles des populations moyennes d'*Othreis* femelles en état de ponte qui ont visité tous nos biotopes durant les trois semaines précédentes.

En 1968, de janvier à juin, les populations d'*Othreis* restent faibles et stables autour de 400 œufs par échantillonnage ; à partir de juillet les populations décroissent, comme il est normal à l'approche de la saison fraîche, tandis que la sécheresse sévit. Le minimum est atteint en octobre-novembre avec seulement 12 œufs sur 52 000 folioles. Les populations ont alors diminué 40 fois. En saison chaude (décembre-janvier), les populations remontent lentement, *mais uniquement en montagne*. Ce n'est que lorsque la pluie survient, avec le cyclone Colleen au début de février 1969, qu'on assiste à une explosion démographique un mois plus tard. De 12 en octobre 1968 le nombre des œufs passe à 14 890 fin mars 1969, soit une augmentation des populations d'*Othreis* en état de ponte de 1 240 fois en 5 mois, associée à des pertes de fruits de 100 %. Après ce maximum, les populations diminuent ensuite lentement (164 fois) jusqu'en octobre 1969, mais le niveau des populations reste près de 8 fois supérieur à celui d'octobre 1968. On assiste alors, en 1970, à une nouvelle oscillation, bien marquée, qui culmine également en mars (les populations augmentent 40 fois) et reproduit celle de 1969, mais beaucoup plus atténuée.

En particulier, la vitesse initiale du phénomène démographique est beaucoup plus faible et le maximum atteint est environ 7 fois celui de l'année-référence 1968 (mai) et 25 % celui de 1969. Cependant, comme 1968, l'année 1970 est une année moyenne en ce qui concerne *Othreis*, si l'on considère les faibles dégâts relatifs sur les fruits.

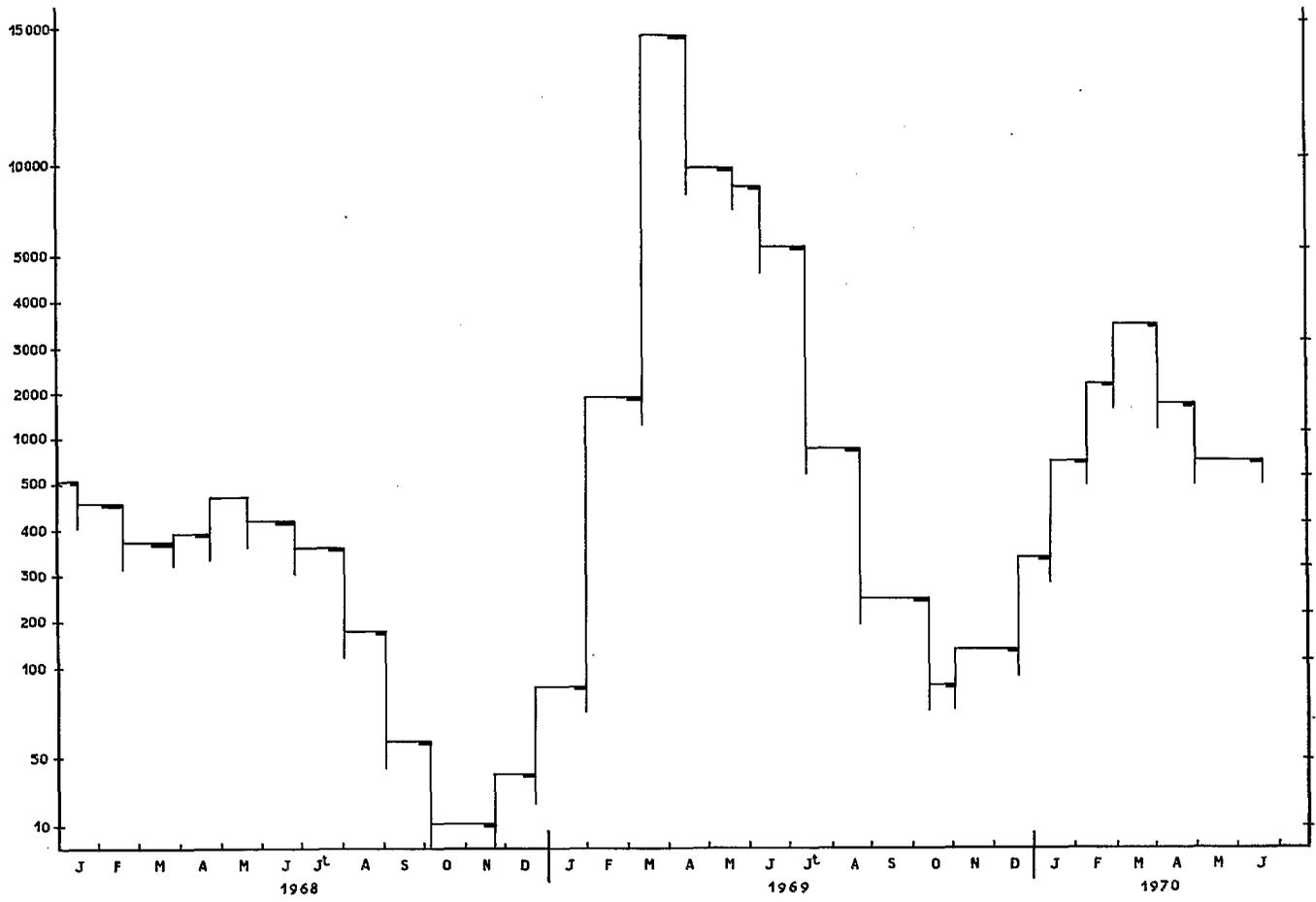


Fig. 20. — Fluctuations de la population totale d'œufs.

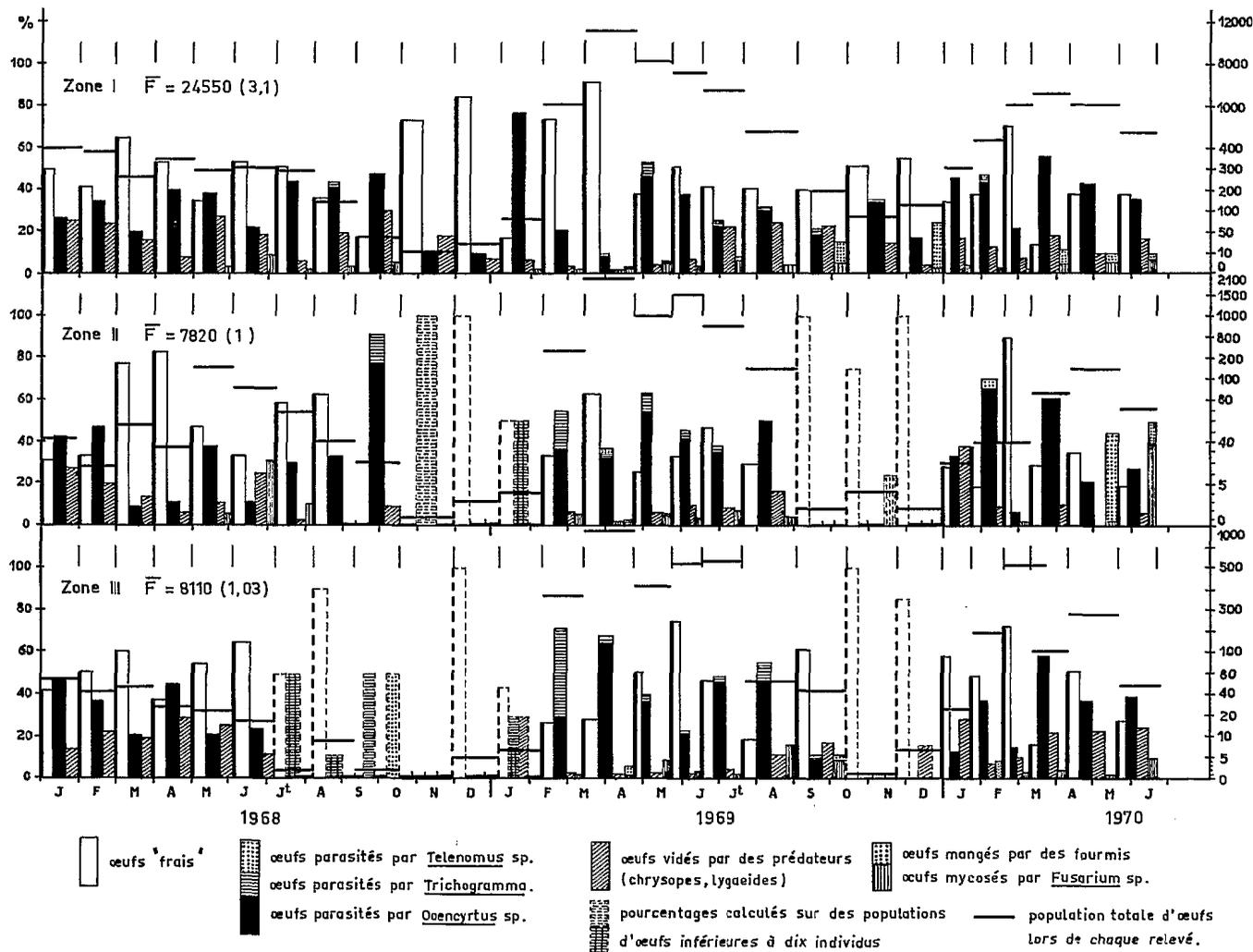


Fig. 21. — Fluctuations des pourcentages des populations d'œufs dans les trois zones considérées.

Ces trois oscillations caractéristiques sont le fait de 23 générations théoriques d'*Othreis* suivies pendant 30 mois ; entre deux oscillations moyennes, nous avons obtenu une oscillation anormale coïncidant avec une pullulation exceptionnelle du ravageur, associée à des défoliations totales des plantes-hôtes en des régions bien déterminées et à des pertes de fruits totales.

4.3. *Fluctuations des diverses populations d'œufs dans les trois zones considérées.*

Sur la figure 21 nous avons fait figurer en abscisses les années, les mois et les limites entre chaque échantillonnage, et en ordonnées le nombre total d'œufs observés lors de chacun des échantillonnages (ordonnées de droite) et les divers pourcentages calculés sur ces œufs (ordonnées de gauche).

Si l'on veut, lors de la comparaison de chacune des zones, faire intervenir un critère supplémentaire qui serait la densité des œufs d'*Othreis* se trouvant dans l'environnement, nous avons également fait figurer le nombre moyen de folioles d'érythrine échantillonnées à chacun des dénombrements (F). Ces valeurs sont très voisines dans les zones 2 et 3 et trois fois plus fortes dans la zone I.

Enfin, nous avons figuré en pointillés seulement, pour mémoire, les valeurs des pourcentages obtenus sur des populations d'œufs inférieures à 10. Ces chiffres n'ont pas de valeur statistique ; ils indiquent cependant que certains facteurs de réduction sont toujours présents, même lorsque les populations d'œufs sont très faibles, ce qui est très important. Ces faibles populations ne sont observables qu'en fin de saison sèche dans les zones 2 et 3.

Ainsi, pour chaque dénombrement, sont figurés les pourcentages d'œufs "frais", les pourcentages des œufs parasités par les divers hyménoptères répertoriés, ceux des œufs vidés par les prédateurs — essentiellement les larves de chrysopes et les punaises lygaeides — et, lorsque le cas se produit, les pourcentages des œufs mangés par les fourmis et attaqués par la mycose à *Fusarium* sp.

Nous reviendrons par la suite sur l'analyse détaillée de ces variations de populations. Cependant, tout de suite, il est clair que le facteur de réduction le plus important est le parasitisme d'*Ooencyrtus* sp., les variations du pourcentage de parasitisme par cet hyménoptère étant, lors de chaque échantillonnage, pratiquement en "opposition de phase" avec celles du pourcentage d'œufs "frais" ; en outre, ce pourcentage oscille toujours, quelles que soient les populations d'œufs totales, autour de la valeur 30 % (20-40 %) en montagne et 40 % en plaine (20-60 %) ; les valeurs qui dépassent 60 % sont exceptionnelles et seulement passagères. Quant aux variations des pourcentages d'œufs vidés par les prédateurs, elles semblent indépendantes des autres variables. Enfin, certains facteurs de réduction deviennent parfois, à un moment bien précis, très importants, comme *Trichogramma australicum* en février 1969 en plaine, mais aussi les fourmis et *Fusarium* sp. (dans le défilé en 1970).

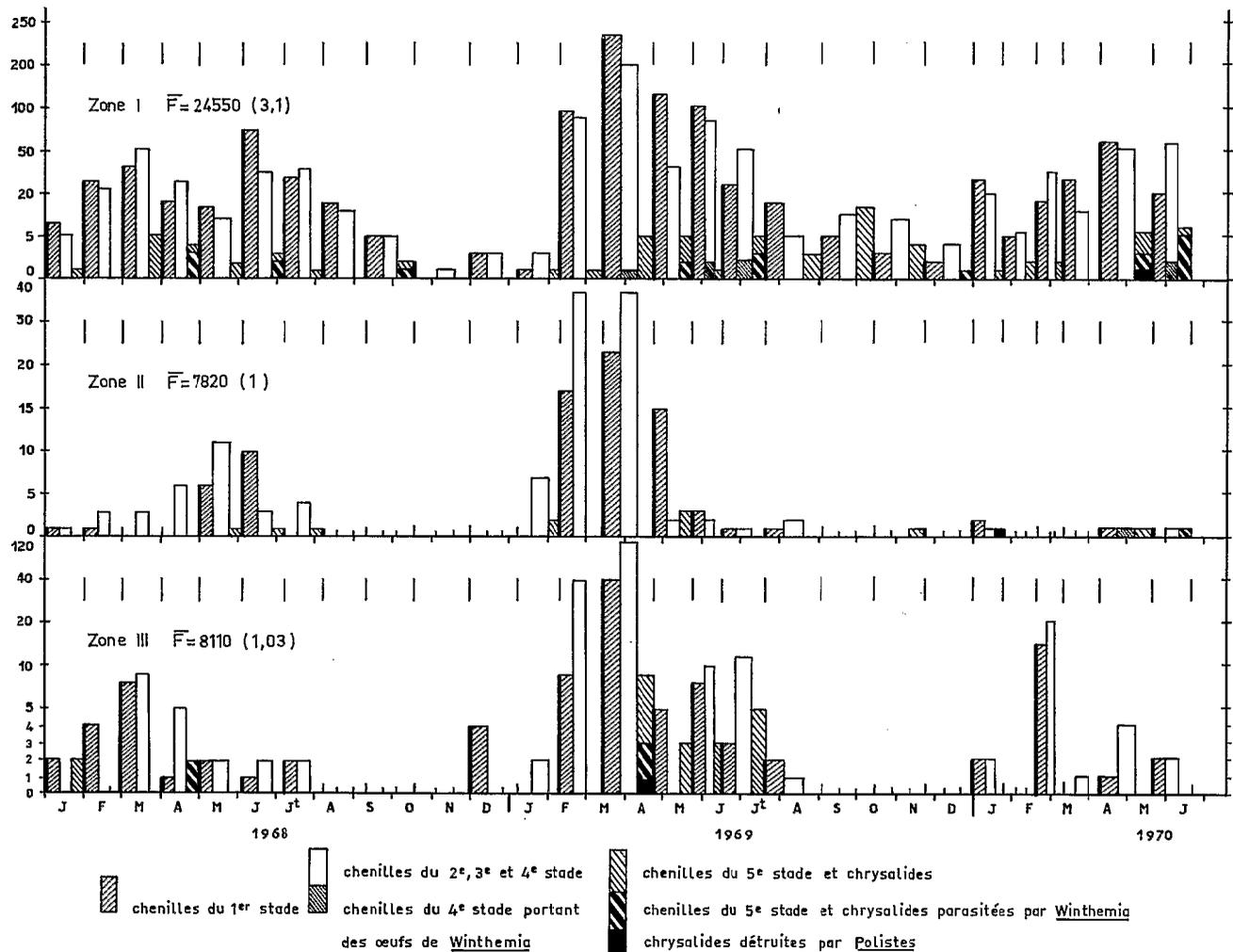


Fig. 22. — Fluctuations des populations de chenilles et de chrysalides.

Notre méthode d'échantillonnage dans le milieu naturel, associée au repérage des œufs (déjà examinés et comptés) au moyen d'une marque faite à la pointe sèche dans les tissus de la foliole, nous a permis de vérifier, entre deux dénombrements successifs, sur les œufs retrouvés au dénombrement suivant, si les pourcentages retenus étaient corrects. Lorsque les populations sont stables ou bien établies, c'est-à-dire en 1968, en 1970 et en 1969 à partir de mai, les pourcentages obtenus sont effectivement proches des pourcentages réels.

Nous avons fait l'étude critique de cette méthode de dénombrement, en particulier au moment des circonstances exceptionnelles de février-avril 1969, lorsque les populations d'*Othreis* se déclenchaient.

4.4. *Fluctuations des populations de chenilles et de chrysalides*

Sur la figure 22 sont cette fois reportés en abscisses les nombres de chenilles des divers stades et les chrysalides rencontrées au cours des dénombrements. Les densités de celles-ci sur les érythrines des trois zones peuvent être estimées au moyen du facteur F ; si l'on veut ainsi comparer la zone 1 aux deux autres, il faut diviser par 3 les populations de chenilles reportées en ordonnées sur le graphique ayant trait à cette zone.

Au premier examen, il est clair qu'*Othreis* ne se développe pas en plaine, et même dans le défilé, pendant la période fraîche et sèche, c'est-à-dire d'août-septembre à janvier. Par contre, on trouve constamment des chenilles à tous les stades en montagne.

D'autre part, sauf en 1969, il fut très rare de rencontrer en plaine et dans le défilé une chenille du 5^e stade ou une chrysalide, bien que les œufs et les quatre premiers stades larvaires y aient été couramment échantillonnés.

Par contre, en 1969, on observe en plaine une forte "production" de chenilles du 5^e stade (elles défeuilleront les érythrines des zones de pullulations), et de chrysalides, surtout en avril, mais aussi en mai, juin et juillet dans les zones non défeuillées ; elles seront ensuite limitées par le manque de nourriture, *Polistes*, les oiseaux et *Winthemia caledoniae*.

4.5. *Fluctuations de la densité des papillons femelles en état de ponte.*

Les trois zones délimitées au moment du choix des biotopes et pour l'exploitation des dénombrements ont été désignées sur la figure 23 par "zone 1" correspondant aux biotopes de montagne, "zone 2" correspondant aux biotopes de défilé et "zone 3" aux biotopes de plaine.

Ont été retenus, pour l'établissement de ce graphique, uniquement les nombres d'œufs "frais" échantillonnés pour 10 000 folioles. On peut ainsi comparer les trois zones entre elles, même si le nombre total de folioles examinées est différent. Les œufs "frais" sont les œufs venant d'être pondus durant les 5 jours précédant chaque dénombrement. Chaque valeur de

l'ordonnée correspond donc à la population d'*Othreis* évoluant à ce moment précis dans l'écosystème considéré.

Si l'on compare les trois graphiques au même moment, on peut y lire les phénomènes suivants :

Au début de l'année 1968, jusqu'en août, les populations d'*Othreis* déposent régulièrement, en montagne, en moyenne 50 à 60 œufs sur 10 000 folioles tous les 5 jours ; durant la même période, dans le défilé, les chiffres moyens sont inférieurs, bien que non négligeables (entre 77 et 5 œufs pour 10 000 folioles) ; par contre en plaine, jusqu'en juin, les populations sont beaucoup plus faibles (entre 38 et 11 œufs pour 10 000 folioles), pour s'annuler pratiquement de juillet 1968 à janvier 1969, selon le tableau suivant :

TABLEAU 16 — Dénombrements des folioles et des œufs en période de faibles populations

Mois	Nombre de folioles examinées	Nombre d'œufs "frais" trouvés
Juillet	4 176	1
Août	3 845*	8
Septembre-Octobre	1 458*	0
Novembre	2 311*	0
Décembre	7 043	5
Janvier	14 618	3

* sécheresse et chute des feuilles chez les érythrines.

Ainsi, sur 7 mois, les populations d'*Othreis* en plaine ont été telles qu'on trouvait en moyenne 1 œuf "frais" toutes les 1970 folioles examinées.

La stabilité des populations en montagne est pendant ce temps remarquable.

En septembre-octobre-novembre 1968, durant la sécheresse et la chute des feuilles des érythrines, *Othreis* est donc absent (ou du moins ne pond pas) en plaine et dans le défilé ; par contre, les pontes, bien que faibles, continuent en montagne. *Othreis* a déserté la plaine côtière, qui ne fournit alors aucun fruit succulent et où tout est asséché et dévasté par les feux de brousse. En décembre-janvier les fortes chaleurs s'installent, sans la pluie : moins de 10 œufs sont trouvés en plaine et dans le défilé et proviennent de quelques papillons de montagne, comme l'indique la figure 23.

En février-mars, brutalement, un grand nombre d'œufs est observé en plaine, alors qu'auparavant *Othreis* y est pratiquement absent. Les œufs observés en montagne prouvent que le papillon s'est maintenu dans cette zone et que les œufs observés brutalement dans les trois zones proviennent des faibles populations d'*Othreis* de montagne et de leur descendance. Ceux-ci, en

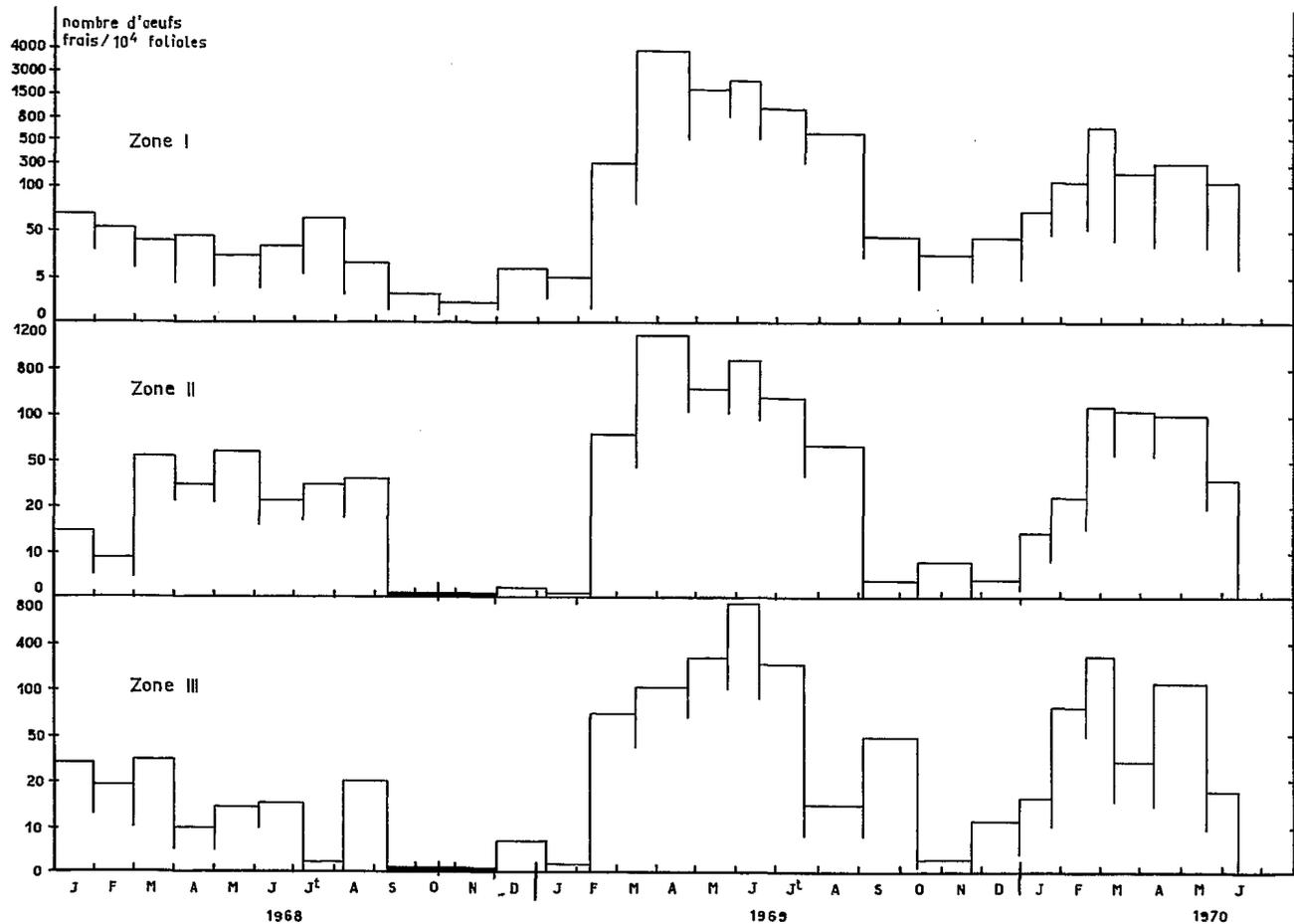


Fig. 23. — Fluctuations de la densité des papillons femelles.

faible nombre, ont d'abord migré de la montagne vers la plaine, et là ont déposé de fortes pontes sur les importants peuplements d'érythrines couvertes de jeunes feuilles, à la suite du traitement que leur a infligé le cyclone Colleen. Ces jeunes feuilles favorisent le développement des premiers stades larvaires d'*Othreis*.

En outre le complexe parasitaire d'*Othreis*, malgré les hôtes et proies secondaires, se trouve réduit à ce moment à son niveau le plus bas, s'il n'est pas complètement absent.

Les pontes augmentent régulièrement d'intensité en plaine de février à juin, tandis que dans le défilé et en montagne les maxima sont atteints dès mars-avril ; si on les compare aux populations d'œufs observées en plaine au même moment les valeurs de ces maxima sont dix fois plus importantes dans le défilé et trente fois plus en montagne. Pourtant, grâce à l'activité du complexe parasitaire en ces deux dernières zones (surtout sur le stade œuf), mais aussi à la mortalité importante constatée sur les stades larvaires, très peu de chenilles et de chrysalides y sont alors observées ; par contre, au même moment, en plaine, les chenilles défeuillent des milliers d'érythrines (Pl. 12, ph. 1). Les fortes populations d'œufs de montagne et, à des degrés moindres, de défilé, puis de plaine, indiquent que les noctuelles développées en plaine y déposent d'abord quelques pontes sur les lieux de leur éclosion, mais surtout migrent ensuite vers la montagne, vers les fruits qui s'y trouvent, et là, pondent massivement sur les érythrines ; la résistance du milieu maintenu dans les biotopes de montagne durant la forte sécheresse y empêche néanmoins le développement de pullulations de chenilles. Sans le complexe parasitaire les érythrines de montagne seraient également défeuillées.

En mai, on observe une légère baisse des pontes dans les zones 1 et 2 : elle correspond à la période située entre les seconde et troisième générations de pullulation, encore bien individualisées. Cette troisième génération dépose un important stock d'œufs en ses lieux de naissance en mai-juin (zone 3) — où des fruits deviennent alors disponibles — mais aussi dans les zones 1 et 2, comme l'indiquent les deux petits maxima observés à cette époque. En plaine, les œufs pondus en mai-juin représentent le maximum des pontes pour cette zone ; leur densité est alors équivalente en plaine et dans le défilé : les populations de papillons se sont équilibrées au même niveau dans ces deux milieux. Par la suite, on observe une diminution progressive des œufs pondus dans les trois zones, bien qu'en plaine des pontes plus importantes qu'en août soient observées en septembre. Nous n'avons pu trouver une explication à ce phénomène mineur.

Au cours de la saison sèche de la fin 1969, de la même façon qu'en 1968, de faibles populations sont observables en plaine et dans le défilé. Mais aucune pullulation ne se déclenche en février 1970 : la sécheresse a été moins importante que l'année précédente : les faibles populations d'*Othreis* n'ont eu à se maintenir que pendant deux à trois mois (octobre-décembre), au lieu de sept mois en 1968 (juillet à janvier), mais aussi aucun cyclone n'est survenu pour mettre fin à ces conditions exceptionnelles. Cependant, si l'on observe quelques

migrations de la montagne vers la plaine, puis le développement de populations peu importantes de jeunes chenilles — facilement supprimées par les guêpes *Polistes* — la plaine ne produit pas de fortes populations de papillons migrants : les quelques pontes et l'absence quasi totale des chenilles observées dans le défilé le prouvent (figure 26).

ÉTUDE NUMÉRIQUE DES DÉNOMBREMENTS ET DES FLUCTUATIONS

*L'étude numérique des fluctuations des diverses populations d'œufs observées dans les trois zones montre d'abord que le parasitisme par *Ooencyrtus* sp. fluctue le plus souvent, régulièrement, entre les valeurs 20 % et 55 %, quelle que soit la population d'hôtes qui se trouve en présence du parasite ; la position d'équilibre se situe aux environs de 30 %. Ce fait va à l'encontre de la théorie de Nicholson (1958). On observe exceptionnellement, au moment du déclenchement d'une pullulation (1969), une montée brutale (80 %), immédiatement suivie d'une chute aussi brutale (15 %) du taux de parasitisme, surtout en montagne. Ces deux extrêmes correspondent à un faible apport initial d'œufs dans le milieu, puis à une masse très importante d'œufs.*

*Quant au taux de prédatisation, il fluctue en année moyenne autour de la valeur 15 %. Lorsqu'on observe une pullulation d'*Othreis*, les populations d'œufs frais atteignent très rapidement leur maximum et le taux de prédatisation est d'abord très faible (de l'ordre de 2 %), sans doute à cause de la disproportion soudaine entre l'apport massif de proies dans l'écosystème et la population initiale des prédateurs. Le taux de prédatisation augmente ensuite très lentement, sans fluctuations, pour atteindre un maximum de 20 %, seulement à la fin de la gradation d'*Othreis*.*

*Les parasites (mais non les prédateurs) trouvent parfaitement les œufs d'*Othreis* déposés à la face supérieure des feuilles d'érythrine ; sur l'écorce du tronc et des branches l'action des prédateurs d'œufs est primordiale.*

*Le comportement de ponte du ravageur en pullulation, qui dépose ses œufs sous forme d'ooplaques, présente une grande importance sur le parasitisme et le prédatisation des œufs car, en toutes circonstances, les facteurs antagonistes des populations d'œufs sont toujours plus efficaces sur les œufs isolés que sur les ooplaques ; ce qui montre l'influence défavorable d'un grand nombre d'ooplaques sur les facteurs de réduction des œufs pendant la gradation de pullulation en 1969. Les fortes populations d'œufs isolés seulement favorisent légèrement *Ooencyrtus* sp. et *Fusarium* sp. qui seraient, dans ces conditions seulement, des "facteurs dépendants de la densité".*

Si l'on considère l'érythrine-support des pontes du ravageur, les facteurs de mortalité des œufs sont identiques dans les deux moitiés des arbres, bien que les densités des pontes soient toujours supérieures dans les parties basses.

La mortalité générale des chenilles est fonction de la morphologie de la plante-hôte, qui fournit des abris aux larves, soit dans la partie supérieure, soit dans la partie inférieure de la frondaison ; cependant, on assiste à une descente continue des chenilles vers le bas des arbres, suite aux attaques des parasites et prédateurs et aux intempéries.

La survie des chenilles du 1er stade est fonction à la fois de la nourriture constituée de jeunes feuilles et de la ponte du papillon en ooplaques qui induit, entre autres, un effet de groupe favorable à la survie ; une méthode de calcul de la mortalité des chenilles du 1er stade est proposée pour tenir compte de la dynamique qui affecte les diverses catégories d'œufs (parasités, vidés par les prédateurs, mycosés et mangés par les fourmis).

La mortalité des chenilles âgées d'Othreis fullonia est le fait de l'action des prédateurs : guêpes et oiseaux, et d'un parasite : la tachinaire Winthemia caledoniae.

Dans le milieu isolé de la presqu'île de Nouméa, le taux de parasitisme dû à cette mouche continue à augmenter, même lorsque les populations de l'hôte déclinent ; ici, le parasitisme aboutit bien à la presque extinction de son hôte.

Les réponses classiques des prédateurs sont observées, avec une réponse aggrégative très importante : les guêpes et les oiseaux se concentrent sur les pullulations de proies et les éliminent ad libitum (terme de Voute).

Enfin, la comparaison des années 1968, 1969 et 1970, rapportée à l'époque du déclenchement des pullulations, montre que la mortalité des chenilles du 1er stade croît quand leur nombre croît et décroît quand leur nombre décroît.

Par contre, la mortalité des chenilles des 2ème au 4ème stade décroît quand leur nombre croît et croît quand leur nombre décroît.

Si l'on compare, durant les trois années 1968, 1969 et 1970, les populations de chenilles observées en plaine à celles observées en montagne, on constate qu'Othreis se reproduit faiblement, mais continuellement, en montagne et très difficilement en plaine.

Dans ce dernier milieu, les pullulations de chenilles surviennent quand le pourcentage de mortalité de l'œuf non parasité à la chenille du premier stade tombe à 70 % environ, celui des stades larvaires suivants jusqu'à la chrysalide à 25 % des larves survivantes et celui de la mortalité totale à 93 % (soit 7 % en-dessous de la normale).

Comme le rappellent Elton et Miller (1954), le problème central de l'écologie animale est le contrôle des populations dans la nature. Chez l'insecte qui nous intéresse, chacun des facteurs mis en cause doit être étudié :

1 — en période normale, c'est-à-dire lorsque les dégâts du ravageur sont économiquement négligeables (1968 et 1970).

2 — lorsque la pullulation du ravageur débute et se développe.

3 — éventuellement, au cours de la réduction de la pullulation.

Ce qui nous intéresse en premier lieu ce sont les phénomènes qui interviennent lorsque les populations d'*Othreis* passent de l'état 1 à l'état 2, lorsqu'on constate brutalement dans la nature que des chenilles apparaissent en grand nombre sur les érythrines de plaine, alors qu'on n'y observait auparavant ni pontes ni chenilles.

Cette situation résulte d'une rupture de l'équilibre écologique entre le milieu et l'espèce considérée. Cette rupture est due à une succession de circonstances :

1 — pontes massives du papillon brutalement et simultanément dans les trois zones.

2 — survie importante des œufs et éclosions de jeunes chenilles partout.

3 — survie importante des jeunes chenilles, puis développement jusqu'à l'imago, en plaine surtout.

Comment un tel processus peut-il survenir ?

Nous nous proposons donc d'analyser les fluctuations générales des populations d'œufs observées dans les trois zones ; puis nous étudierons ces populations à la lumière du comportement de ponte du papillon : emplacement de l'œuf, mode de ponte, répartition des pontes et des chenilles sur le végétal en 4 biotopes choisis ; nous discuterons ensuite de l'importance primordiale de la mortalité des chenilles du premier stade, puis de celle des stades suivants sous l'action des prédateurs (guêpes et oiseaux) et de la tachinaire *Winthemia caledoniae*.

Enfin, nous comparerons entre elles les années 1968, 1969 et 1970, en considérant les pourcentages de mortalité observés à l'époque à laquelle peuvent se déclencher des pullulations.

1. ANALYSE DES FLUCTUATIONS DES DIVERSES POPULATIONS D'ŒUFS OBSERVEES DANS LES TROIS ZONES

Nous avons reporté sur la figure 24, sous la forme de 4 courbes plus lisibles, certains des résultats obtenus sur les œufs et déjà figurés sur la figure 21. Cependant, de façon à lire sur une même verticale les corrélations pouvant apparaître entre les divers pourcentages d'œufs et les populations totales, nous avons tenu compte que l'âge moyen des œufs parasités et vidés relevés à chaque dénombrement est antérieur de 15 jours à celui des œufs frais du même dénombrement.

Les points correspondants aux pourcentages d'œufs parasités et vidés ont donc été décalés dans le temps, c'est-à-dire vers la gauche sur l'axe des abscisses.

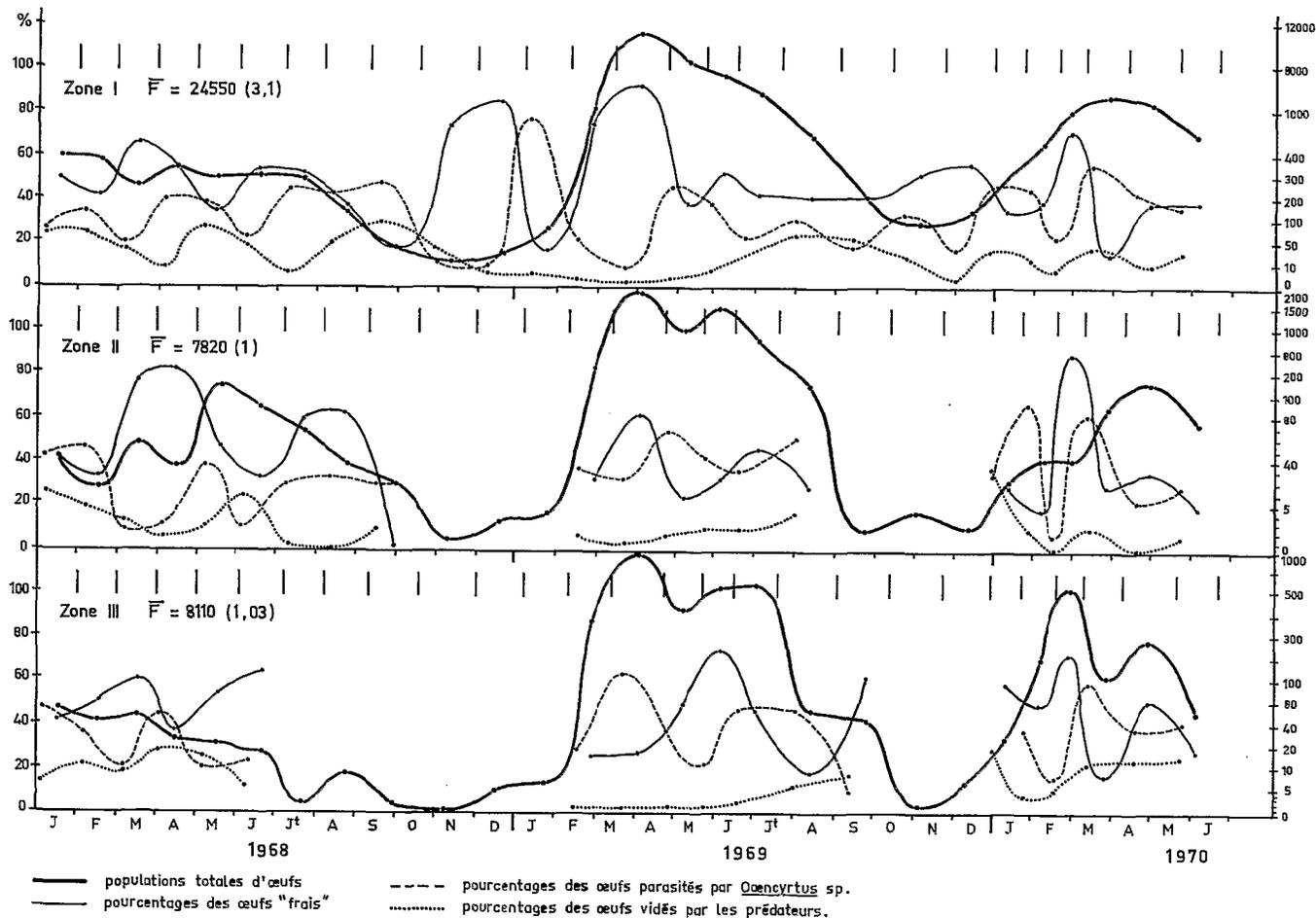


Fig. 24. — Fluctuations des populations totales d'œufs et des pourcentages de trois catégories d'œufs dans les trois zones considérées.

Les diverses courbes se correspondent ainsi plus fidèlement sur chaque verticale. Nous n'avons pas figuré les points qui correspondent à des populations d'œufs inférieures à 10.

L'intérêt de ces courbes réside dans leurs fluctuations et dans les corrélations susceptibles d'être dégagées entre celles-ci.

*1.1. Pourcentage de parasitisme dû à *Ooencyrtus* sp.*

Dans la zone 3 — qui est la zone écologiquement la plus instable — en 1968, tandis que la population d'œufs totale décroît régulièrement de janvier à juin, on observe deux fluctuations du pourcentage de parasitisme d'*Ooencyrtus* sp. autour de la valeur 30 %. En 1969, en pleines pullulations, on observe également deux fluctuations, peut-être plus amples, mais autour de la même moyenne que précédemment, et elles suivent les variations des populations d'œufs totales. Le même processus se reproduit en 1970.

Chaque année, les œufs vidés par les prédateurs viennent légèrement perturber ces fluctuations.

Comme les fluctuations concomitantes des pourcentages d'œufs frais (qui sont à l'origine des populations de jeunes chenilles), sont en opposition étroite avec celles dûes à *Ooencyrtus* sp., on peut considérer que ce parasite est la cause des fluctuations des populations d'œufs frais, donc de l'éclosion des jeunes chenilles. Cependant, comme la valeur moyenne de ce pourcentage ne dépasse pas 30 %, l'éclosion des jeunes chenilles reste toujours importante. Le problème posé est reporté sur ce stade et dans cette zone 3 (plaines).

Dans la zone 2, zone de passage, plus stable que la précédente, les fluctuations des populations totales et des populations d'œufs frais sont souvent affectées d'un "facteur dynamique" dû au passage des papillons. On peut ainsi y observer des dépôts d'œufs frais par les imagos migrants, qui s'ajoutent dans les pourcentages correspondants, mais restent indépendants des populations locales d'œufs parasités réglant les populations d'*Ooencyrtus* en ces biotopes.

En 1968 et 1970, on observe ainsi dans la zone 2 quelques fluctuations aberrantes dans les populations totales et les pourcentages d'œufs frais. Elles sont inexistantes dans les zones 1 et 3. Elles peuvent être la cause des fluctuations moins régulières des pourcentages d'œufs parasités par *Ooencyrtus* sp. Néanmoins, celles-ci, à moins d'être perturbées, début juin 1968, par celles des œufs vidés par les prédateurs, sont toujours en opposition avec les fluctuations concernant les œufs "frais" et se maintiennent autour de la même valeur moyenne que précédemment (30 %).

Les fluctuations sont des plus régulières dans cette zone 2 durant les pullulations de 1969 : de part et d'autre d'une valeur moyenne légèrement plus forte (40 %).

Cependant, il n'existe toujours pas d'augmentation du taux moyen de parasitisme avec l'augmentation de la densité des œufs déposés par *Othreis*, si les fluctuations observées semblent bien en relation avec les fluctuations élémentaires de la population totale d'œufs.

Enfin, dans la zone I, la plus stable écologiquement, on constate des fluctuations des populations d'œufs d'*Othreis* plus amples et régulières, et, dans ce milieu, les fluctuations de pourcentages d'œufs parasités par *Ooencyrtus* sp. varient encore autour de la valeur 30 %. On observe une valeur proche de 80 %, juste avant le déclenchement des pullulations, mais elle ne porte que sur une cinquantaine d'œufs. Lorsque les populations d'œufs atteignent brutalement la valeur 12 000, le pourcentage de parasitisme descend dans un premier temps à 10 % (valeur "virtuelle" qui est en fait plus importante) ; mais le potentiel de reproduction du parasite (ponte de 60 œufs, développement en 18 jours) lui permet rapidement de "remonter" rapidement à un taux de parasitisme de 50 % (ce qui équivaut à 4 000 œufs parasités), alors que les populations d'œufs commencent à décliner (8 000 œufs) ; ensuite, on n'observe plus que de légères oscillations autour de la valeur 30 %, tandis que la densité des œufs diminue toujours.

Il n'y a donc aucune relation entre cette diminution et le taux de parasitisme par *Ooencyrtus* qui reste stable. Cette diminution est à attribuer à une cause qui agit indirectement sur la ponte des noctuelles, lorsque les pullulations régressent, et en particulier diminue le nombre et la fécondité de celles-ci : les fruits disponibles, dont la quantité diminue vite dans le milieu, en est la première cause. *Ooencyrtus* sp. réagit donc normalement aux fluctuations de sa source de nourriture, comme dans un système stable ; il fluctue autour d'une position d'équilibre, même lorsque sa nourriture augmente démesurément (pullulations d'*Othreis*). Sa densité suit celle de sa nourriture, c'est-à-dire que, lorsque plus d'œufs-hôtes sont disponibles, ses populations augmentent puis déclinent avec la diminution des premiers, mais il n'épuise pas sa nourriture et n'aboutit pas à une situation où il entrerait en compétition intraspécifique (taux de parasitisme proche de 100 %).

Dans le milieu naturel considéré, les populations d'*Othreis* et de son parasite *Ooencyrtus* sp. fluctuent normalement autour d'une position d'équilibre ; la fluctuation anormale constatée chez *Othreis* en pullulation ne se représente pas chez *Ooencyrtus* sp. La cause en est donc étrangère à la quantité de nourriture qui est fournie à ce parasite. Il n'est pas dit que dans d'autres circonstances *Ooencyrtus* n'épuiserait pas sa nourriture, mais ici d'autres facteurs le limitent autour d'un pourcentage de parasitisme de 30 %. Ces facteurs peuvent être biotiques, abiotiques ou tenir aux caractéristiques du comportement de ponte ou à la capacité de recherche de l'hyménoptère : il est probable, par exemple, que l'œuf d'*Othreis* en ooplaque n'a pas la même valeur pour *Ooencyrtus* que l'œuf isolé.

Puisqu'on se préoccupe de populations, ce qui importe avant tout c'est le nombre des œufs qui survivent au parasitisme d'*Ooencyrtus* et au faible prédatisme ; ce nombre suit en moyenne la densité de la population totale puisque le taux de parasitisme oscille autour de la valeur 30-35 %.

On constate cependant une différence entre la zone 3 et les deux autres zones, au moment du déclenchement des pullulations. Dans la zone 3 le taux de parasitisme suit aussitôt la croissance de la population d'œufs, tandis que, dans la zone 2, ce taux reste constant pour ensuite augmenter et enfin osciller ; dans la zone 1 il diminue brutalement, comme si la population parasite de montagne avait été "submergée" et n'avait pu répondre aussi rapidement qu'en plaine aux très importants apports d'œufs dans ce milieu.

Ainsi, la réponse des populations initiales d'*Ooencyrtus* diffère selon l'importance de la population-hôte qui est mise en sa présence : 1 000 œufs dans la zone 3 (qui donneront naissance aux pullulations de chenilles et de papillons), 2 000 dans la zone 2 et 12 000 dans la zone 1, où le ravageur sera parfaitement contrôlé par la suite, ce qui peut sembler paradoxal.

Selon Nicholson (1933) lorsqu'un parasite spécifique agit sur un hôte spécifique, il se produit des oscillations autour de la densité moyenne et elles augmentent en amplitude avec le temps. De Bach (1941) a essayé de démontrer expérimentalement cette idée théorique en conditions simplifiées. Mais, comme l'écrit Smith (1939), ces oscillations ne peuvent se produire indéfiniment : elles aboutissent à une situation proche de l'extinction de l'hôte et du parasite. Cependant de nouvelles colonies d'hôtes se développent à partir d'individus qui se sont échappés, ce qui amène à admettre une distribution par poches isolées.

Nous n'observons pas ces phénomènes dans le cas présent, où *Ooencyrtus* sp. est le parasite primordial des œufs d'*Othreis* déposés sur les érythrinae. Cette plante-hôte se présente souvent sous la forme d'un grand arbre ou d'un peuplement homogène et, même si *Ooencyrtus* sp. possède des hôtes secondaires, on peut considérer que dans les circonstances de nos dénombrements, il joue le rôle d'un parasite spécifique. D'autre part, l'observation de Smith ne peut être appliquée ici, car notre méthode nous fait revenir à chaque dénombrement sur les mêmes branches. Cependant, nous observerons ce phénomène comme une conséquence du comportement de ponte d'*Othreis* (pullulations par poches isolées).

De leur côté, Bodenheimer et Schiffer (1952) ont montré, en théorie, que des phénomènes catastrophiques du milieu abiotique, comme un temps défavorable — une sécheresse exceptionnelle dans le cas qui nous intéresse avec *Othreis* — suffisent pour expliquer que les effets du parasitisme ne s'accumulent pas au fur et à mesure des générations du ravageur, alors que d'autres auteurs arrivent à la conclusion que le parasite extermine son hôte et par conséquent lui-même. Ceci ne tient pas compte des conditions écologiques très hétérogènes de l'environnement et suppose que les populations d'un parasite dépendent uniquement de celles de son hôte principal, alors que souvent il existe des hôtes secondaires et que, même si on fait abstraction de ceux-ci, des facteurs biotiques et les conditions climatiques, qui agissent dans le même temps sur le ravageur étudié, font aussi intégralement partie de l'environnement du parasite.

Enfin, sans aller jusqu'à soutenir avec Cole (1954) que les cycles de population sont essentiellement des fluctuations dues au hasard, associées

à une corrélation entre les populations des générations successives, il apparaît que, dans les trois zones considérées, l'action du parasite *Ooencyrtus* montre des résultantes différentes. Cole reconnaît cependant que de nombreuses fluctuations de populations sont gouvernées par des phénomènes météorologiques, dont l'influence agit souvent sur des régions suffisamment vastes pour que les cycles qui en résultent soient assez bien synchronisés. Cependant, la grande diversité des influences auxquelles sont soumises les populations amène cet auteur à penser que la résultante de ces phénomènes se manifeste au hasard.

1.2. Taux de prédatisation.

Le taux des œufs vidés par les prédateurs ne dépasse jamais 30 % en brousse, quelle que soit la station, et ses fluctuations suivent en temps normal assez fidèlement, avec un certain retard cependant, qui est normal, les fluctuations des œufs frais.

Les courbes obtenues en 1969 dans les trois zones, alors que les populations d'œufs-proies sont très importantes, sont comparables : les pourcentages de prédatisation augmentent lentement pendant huit mois, sans que l'on observe de fluctuations ; elles partent de valeurs très faibles (2 à 3 %) pour atteindre progressivement, en fin de gradation des œufs d'*Othreis*, des valeurs voisines de 20 %. Ainsi le pourcentage de prédatisation augmente constamment, alors que les populations-proies diminuent constamment. De même, les populations d'œufs vidés augmentent jusqu'en juillet, bien que les proies diminuent dans le même temps près de 10 fois. Dans ce cas également, le pourcentage des œufs vidés par les punaises et les chrysopes n'est pas une fonction directe de la nourriture qui leur est fournie, c'est-à-dire de la population-proie totale, mais plutôt fonction d'autres facteurs, liés par exemple au potentiel biotique de ces insectes, comme leur fécondité ou la durée de leur développement.

La différence que l'on constate entre les courbes des années 1968-1970 d'une part et l'année 1969 d'autre part, dans la forme de la courbe-réponse des prédateurs, n'est attribuable qu'à la densité de la population-proie. En faibles populations normales, la courbe présente des fluctuations, comme si le prédatisation "s'ajustait" continuellement autour d'une position d'équilibre optimale fonction de la densité des proies ; par contre, lorsque cette densité de proies est très importante, la position d'équilibre optimale n'est atteinte que lentement en une oscillation très ample. Ceci est parfaitement illustré par la forme de la courbe dans la zone 1 où elle est complète : trois oscillations en 1968, suivies d'une seule oscillation, très longue, en 1969, puis deux nouvelles, en 1970.

1.3. Cas particulier de la presqu'île de Nouméa

Dans le même temps que nous relevions l'évolution des populations élémentaires d'*Othreis* dans la région de Sarraméa, nous avons suivi, au moyen

de sondages périodiques, l'évolution des populations dans la presqu'île de Nouméa. Dans ce milieu particulier, isolé géographiquement, d'intenses pullulations d'*Othreis* se développent également à la faveur des migrations du papillon.

Les populations d'*Othreis* à Nouméa apparaissent en mars et disparaissent pratiquement en octobre. A titre d'exemple, en 1966, les chiffres suivants ont été obtenus sur 3 stations :

TABLEAU 17 — Evolution des populations d'œufs en 3 stations de la presqu'île de Nouméa et de leurs pourcentages

	Sommes des œufs	Sommes des œufs éclos et des œufs "frais"	Sommes des œufs parasités	Sommes des œufs vidés
Juin	1 232	641 52 %	516 42 %	75 6 %
Juillet	342	119 34,8 %	177 51,7 %	46 13,4 %
Août	303	114 37,6 %	149 49,2 %	40 13,2 %
Septembre	164	55 33,5 %	37 22,5 %	72 43,9 %
Octobre (sécheresse)	24	6 25 %	4 16,6 %	14 58,3 %

Il est net que, dans ce cas, l'action des prédateurs — uniquement suivie sur la partie ascendante d'une seule fluctuation élémentaire — devient de plus en plus importante et augmente toujours, même lorsque les populations d'œufs-proies diminuent. Cette diminution, comme nous le verrons par la suite, peut aussi être attribuée à la mouche tachinaire *Winthemia* agissant sur le dernier stade larvaire, mais aussi aux migrations des papillons vers la brousse et à la diminution de la quantité de nourriture (fruits) disponible dans les jardins de la ville.

2. INFLUENCE DE L'EMPLACEMENT DES OEUFS DU RAVAGEUR SUR LE PARASITISME OU LE PREDATISME QUI LES AFFECTENT

Ainsi, les parasites d'œufs, comme les fourmis, visitent tout de même ces pontes, malgré leur emplacement anormal ; comme les punaises et les chrysope

TABLEAU 18 — Ponte sur la face supérieure des feuilles

Nombre total d'œufs observés durant 30 mois	Œufs "frais"	Œufs parasités	Œufs vidés par les prédateurs	Œufs mangés par les fourmis
241	143	80	0	18
	59,3 %	33,2 %	0	7,5 %

prédatrices d'œufs sont seules absentes, il est probable que ces insectes ne recherchent pas leurs proies à la face supérieure des feuilles.

TABLEAU 19 — Ponte sur l'écorce du tronc et des branches

	Nombre d'œufs observés	Œufs "frais"	Œufs parasités	Œufs vidés	Œufs mangés	Œufs mycosés
Période moyenne	285	50	117	97	3	18
	29,8 %	17,5 %	41,1 %	34,0 %	1,1 %	6,3 %
Période de pullulation	671	278	90	296	0	7
	70,2 %	41,4 %	13,4 %	44,1 %	0	1,0 %
Totaux	956	328	207	393	3	25
		34,3 %	21,7 %	41,1 %	0,3 %	2,6 %

Sur un millier d'œufs observés sur l'écorce des érythrines (dont les 2/3 pendant les pullulations), les œufs vidés par les prédateurs sont en très forte proportion, que ce soit en période moyenne ou en période de pullulations.

Le rôle des prédateurs est ici important, alors qu'il est nul à la face supérieure des feuilles.

Les autres différences observées tiennent avant tout à l'époque de la pullulation observée, durant laquelle les mycoses ont une faible incidence.

Inversement, les parasites jouent un grand rôle en période moyenne sur les œufs déposés sur l'écorce, comme ils le font vis-à-vis des œufs déposés sur et sous la face supérieure des feuilles.

Enfin, il est intéressant de comparer les populations d'œufs déposés sur l'écorce seule aux populations totales d'œufs déposés sur l'ensemble du végétal, c'est-à-dire à la fois sur et sous les feuilles, sur le tronc et sur les branches.

La différence la plus importante entre les deux tableaux précédents est que l'action des prédateurs est beaucoup moins importante sur les populations d'œufs déposés sur et sous les feuilles, puisque leur action globale passe de 40 % à 10 % du total des œufs. Cette différence représente des œufs restés "frais" ; on n'observe donc pas de substitution par les parasites. Sur l'ensemble, l'action de ces derniers reste identique.

TABLEAU 20 — Oeufs déposés sur les feuilles, sur le tronc et sur les branches des mêmes érythrinae

	Nombre d'oeufs observés	Oeufs "frais"	Oeufs parasités	Oeufs vidés	Oeufs mangés	Oeufs mycosés
Période moyenne	1 043 22,1 %	347 33,3 %	483 46,3 %	151 14,5 %	25 2,4 %	37 3,5 %
Période de pullulation	3 667 77,9 %	2 491 67,9 %	720 19,6 %	308 8,4 %	90 2,5 %	58 1,6 %
Totaux	4 710 100 %	2 838 60,3 %	1 203 25,5 %	459 9,7 %	115 2,4 %	95 2,1 %

Enfin, si l'on compare les deux lignes de totaux, sur les 33 observations effectuées, on s'aperçoit qu'un œuf sur cinq est pondu sur l'écorce du végétal-hôte (20,3 %) ; puis ce sont 11,6 % de la population totale d'œufs frais que l'on retrouve sur ce support, 17,2 % des œufs parasités, 26,3 % des œufs mycosés et, surtout, 85,6 % des œufs vidés par les prédateurs, chrysopes et punaises.

Ainsi, l'action générale de ces deux derniers facteurs est beaucoup plus importante sur les populations d'œufs déposés sur les écorces, que les chiffres obtenus au moyen des populations relevées sur les feuilles le laisseraient prévoir et le montrent par ailleurs.

3. INFLUENCE DU MODE DE PONTE DU RAVAGEUR SUR LE PARASITISME ET LE PREDATISME QUI AFFECTENT SES OEUFS

L'hyménoptère parasite qui recherche un œuf-hôte où déposer ses propres œufs, qui le trouve ensuite, comme le prédateur d'œufs, que ce soit une punaise, une chrysope ou une fourmi, ou bien encore la spore de *Fusarium* sp. transportée au hasard par le vent, se trouvent confrontés à deux situations différentes et bien particulières : d'une part, l'œuf isolé, d'autre part l'œuf qui fait partie d'une ooplaque.

Les actions de ces divers facteurs de réduction des populations d'*Othreis* sont-elles différentes selon que l'œuf est isolé ou en ooplaque ?

Pour répondre à cette question, nous avons préféré suivre la gradation de pullulation d'*Othreis* de 1969, durant laquelle, au cours de 7 dénombrements du début mars à fin septembre, de nombreuses ooplaques et de nombreux œufs isolés ont pu être décomptés, puisque leur somme avoisine 40 000 œufs. Ces grands nombres permettent de calculer des pourcentages

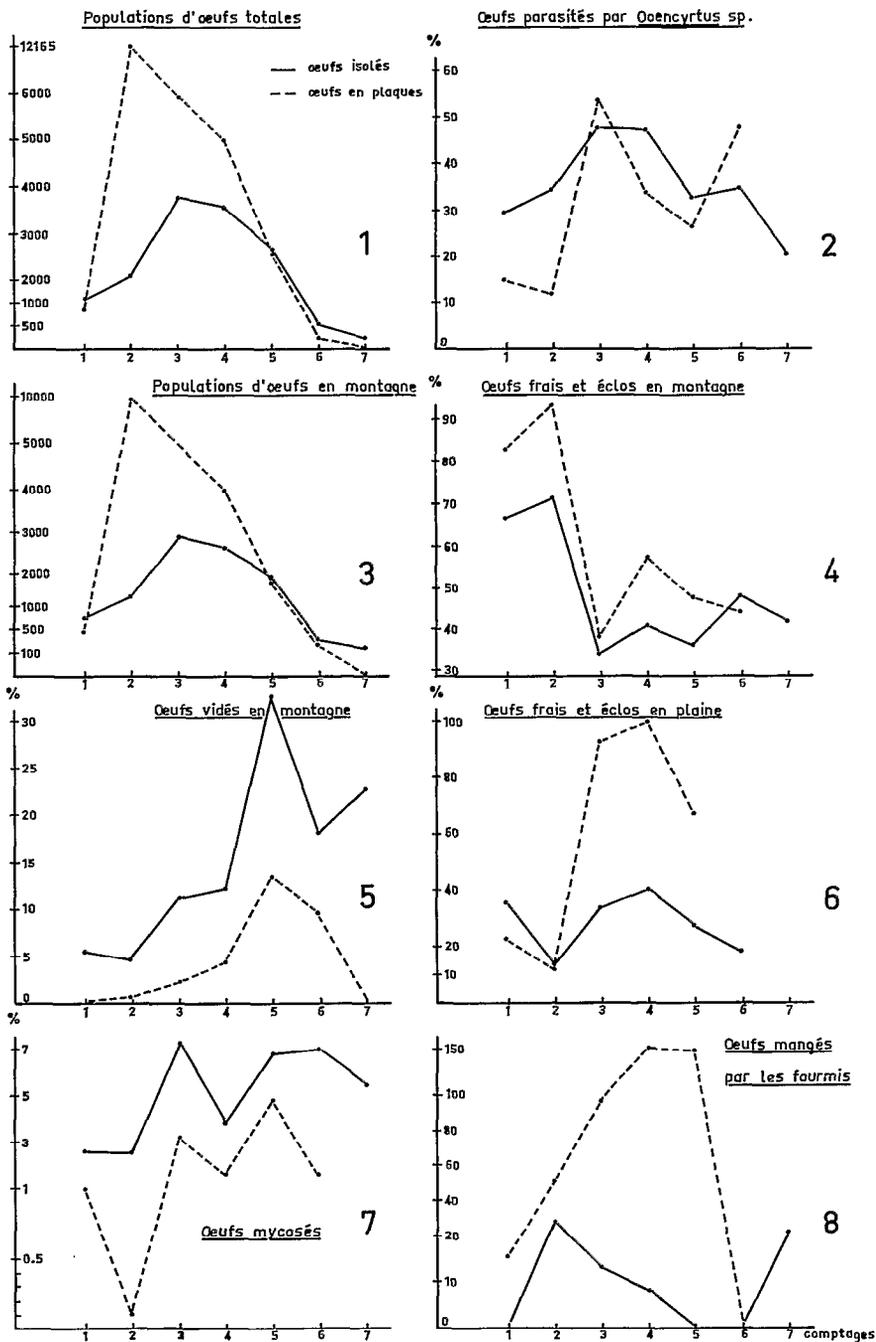


Fig. 25. – Comparaison entre les œufs pondus isolément et les œufs en ooplaques.

valables et de faire des comparaisons auxquelles toute confiance est accordée par les méthodes statistiques. En outre, nous avons répertorié séparément les œufs décomptés en montagne, ceux décomptés dans le défilé entre la montagne et la plaine, et enfin ceux de plaine. Cette séparation permet parfois de faire des constatations intéressantes sur le mode d'action de certains facteurs de réduction.

Les résultats les plus intéressants sont rassemblés sur les graphiques numérotés de 1 à 8 de la figure 25.

La figure 1 montre qu'au premier dénombrement considéré, en début de gradation (début mars 1969), les populations totales d'œufs isolés et les populations totales d'œufs en ooplaques sont à peu près équivalentes, avoisinant le millier d'œufs. Les pullulations se déclenchent et le rapport des deux catégories d'œufs passe de 1 à 6 au profit des ooplaques, lors du second dénombrement (fin mars-début avril).

Par la suite ce rapport diminue, les deux populations s'équilibrent à 2 660 œufs au 5^e dénombrement considéré (début juillet). Enfin, comme les pullulations se réduisent, les ooplaques disparaissent pratiquement début octobre.

D'autre part, 80 à 90 % de ces populations d'œufs se trouvent en montagne, comme le montre le graphique 3, car les papillons développés en plaine migrent vers la montagne et y pondent massivement.

La figure 2 rend compte du comportement des populations du parasite d'œufs *Ooencyrtus* sp., face aux variations de populations des deux catégories d'œufs. Alors que le pourcentage de parasitisme sur les œufs isolés suit à peu près les variations de la densité des œufs isolés, la réaction des populations d'*Ooencyrtus* sp. face aux ooplaques est plus complexe. Tout d'abord, alors que le nombre des œufs isolés double durant le mois de mars (entre les 1^{er} et 2^e dénombrements considérés) le pourcentage de parasitisme sur les ooplaques pondues pendant le même temps diminue. Si l'on considère que le nombre des œufs en ooplaques se trouve en un mois multiplié par 12, l'explication la plus plausible à ce phénomène est que le taux de multiplication du parasite ne peut suivre le taux d'accroissement des pontes du ravageur. Au dénombrement suivant, le parasite réagit avec retard à cet accroissement, comme il est normal, puisque son développement s'étale sur trois semaines, et le taux de parasitisme dépasse 50 % sur les ooplaques ; il diminue à nouveau, alors que les populations d'œufs en ooplaques diminuent aussi, mais augmente brutalement en fin de gradation, lorsqu'il ne subsiste qu'une centaine d'œufs en ooplaques. On peut attribuer cela à une nouvelle génération du parasite, éclore avec retard, importante cependant parce que développée trois semaines auparavant sur des populations d'œufs encore importantes.

Cependant, le fait que le pourcentage de parasitisme sur les œufs en ooplaques ne se maintienne pas, au cours des 4^e et 5^e dénombrements (juin-juillet), au-dessus du taux de parasitisme constaté sur les œufs isolés, semble paradoxal ; car on peut penser qu'il est plus facile à *Ooencyrtus* de trouver une

ooplaque de plusieurs dizaines et parfois plusieurs centaines d'œufs, qu'un œuf isolé ; et lorsqu'il l'a trouvée il ne lui reste plus qu'à parasiter tous les œufs qu'il lui est possible de parasiter. Pourtant cela ne se produit pas, et ceci n'est explicable que par un choix que ferait le parasite, préférant pondre dans un œuf isolé au lieu de pondre dans un œuf entouré d'autres œufs. Il faut remarquer à ce propos que le comportement de ponte d'*Ooencyrtus* sp. peut apporter une explication à ce phénomène. En effet, pour pondre, *Ooencyrtus* sp. se place sur l'œuf-hôte, mais latéralement, la tête vers l'extérieur ; il introduit ensuite sa tarière (qui est ventrale) dans la couronne médiane de l'œuf-hôte, lequel se trouve sous lui et postérieurement (Pl. 9, ph. 5) ; ainsi, on n'observe jamais de pédicelle d'œuf d'encyrtide émergeant à l'apex de l'œuf-hôte. Si d'autres œufs entourent de toutes parts l'œuf choisi, le parasite se trouve donc gêné dans son acte de ponte. Un œuf d'*Othreis* faisant partie d'une ooplaque n'a ainsi pas la même valeur vis-à-vis du parasite, et ensuite dans nos calculs, qu'un œuf déposé isolément sur la feuille.

Ainsi, sur l'ensemble des œufs examinés dans cette étude, 40 % des œufs isolés (5 575 œufs) furent parasités par *Ooencyrtus*, mais seulement 26,8 % (7 188 œufs) des œufs en ooplaques.

L'augmentation du pourcentage de parasitisme sur les œufs isolés entre le 6^e et le 7^e dénombrement, c'est-à-dire pendant le mois de septembre, est due au fait qu'*Othreis* ne déposait plus d'ooplaques et qu'une partie des populations de parasites, encore importantes, qui s'attaquait auparavant aux ooplaques, s'est reportée sur les œufs isolés.

Le graphique 5 montre très nettement que la courbe des pourcentages d'œufs vidés par les chrysopes et les punaises lygaeides présente un maximum décalé de trois mois sur les pontes massives — le temps pour ces prédateurs de développer leurs populations — mais il montre aussi que le pourcentage de prédatisme sur les œufs isolés est toujours plus important que sur les œufs en ooplaques. Le même phénomène que celui précédemment décrit pour *Ooencyrtus* sp. joue ici aussi : les œufs vidés se trouvent sur les bordures des ooplaques et ceux du milieu sont protégés par ceux qui les entourent contre les piqûres des punaises ou contre les morsures des chrysopes. Les premières piquent l'œuf latéralement, leur rostre étant placé dans le prolongement du corps (Pl. 10, ph. 3), tandis que les chrysopes soulèvent l'œuf et insèrent une mandibule à travers son plancher qui est plus mince (Pl. 10, ph. 2). Dans ces deux cas, un œuf faisant partie d'une ooplaque, à l'exclusion de la bordure de celle-ci, est plus difficilement atteint. Ainsi, 12,5 % des œufs isolés examinés dans cette étude furent vidés par les prédateurs, contre seulement 2,5 % des œufs en ooplaques.

Les fourmis (fig. 14) s'attaquent de préférence aux ooplaques, mais leur incidence dans la gradation est si faible (moins de 1 %) que nous avons préféré faire figurer sur la figure 14 les nombres d'œufs mangés au lieu des pourcentages. Pour les fourmis, qui se servent de leurs mandibules pour briser le chorion de l'œuf-proie, la position de cet œuf n'a pas grande importance et lorsqu'une ooplaque est attaquée, elle est souvent dévorée tout entière.

Il est surprenant de constater que le phénomène constaté à propos des prédateurs joue aussi pour la mycose à *Fusarium* sp. (fig. 13), c'est-à-dire qu'on constate toujours qu'une proportion plus grande d'œufs isolés est mycosée ; les variations de la mycose suivent plutôt les variations microclimatiques générales. Cependant, les œufs isolés sont toujours plus mycosés que les œufs en ooplaques. La spore de champignon est disséminée au hasard par le vent, mais aussi par les parasites et prédateurs, et il est possible que la différence constatée leur soit également imputable.

Néanmoins, ces derniers visitent aussi les ooplaques et, lorsqu'un œuf d'une ooplaque est mycosé, l'ooplaque entière est souvent envahie. Malgré cela, le pourcentage des œufs isolés mycosés reste toujours plus fort. Ainsi sur l'ensemble des œufs 5,2 % des œufs isolés étaient mycosés (724 œufs) contre 1,5 % des œufs en ooplaques (41 œufs).

Par contre, on observe un phénomène inverse pour *Telenomus* sp. (*Scelionidae*) et *Trichogramma australicum*. Le premier est très souvent observé sur ooplaques (103 œufs sur 110), et c'est la règle absolue pour le *Trichogramme* qui ne parasite que des ooplaques, souvent complètement (469 œufs). L'action de ces deux parasites est négligeable lors de la gradation de pullulation observée ; en période de faibles populations, on observe peu d'ooplaques et, par suite, ils disparaissent du complexe parasitaire.

Ces diverses actions antagonistes des facteurs de réduction des populations d'œufs d'*Othreis* sont résumées dans les graphiques 4 et 6 qui donnent les pourcentages d'œufs "frais" ajoutés aux œufs éclos, pour le premier graphique, dans les conditions de la montagne, pour le second dans les conditions de la plaine. En plaine, où se produisent les pullulations, on voit que l'importance des ooplaques qui donnent des chenilles, par rapport aux œufs isolés qui en donnent aussi, est beaucoup plus forte qu'en montagne, et principalement au milieu de la gradation. C'est dire que les facteurs de réduction sur les œufs jouent plus faiblement en plaine sur les ooplaques.

Oeufs déposés sous forme d'ooplaques et facteurs de réduction au cours des trois gradations considérées (1968, 1969, 1970).

En 1968 les populations d'*Othreis* s'établirent à un niveau très bas, en 1969 le ravageur pullule, tandis qu'en 1970 ses populations s'établirent à des valeurs moyennes.

Comparer dans chacune de ces circonstances, l'incidence des ooplaques sur le devenir des œufs peut apporter quelque lumière sur le rôle que peut jouer le comportement des parasites et prédateurs d'œufs vis-à-vis des populations d'*Othreis*.

Les chiffres de la première ligne ne concernent que 14 ooplaques, relevées durant l'année 1968, et sur lesquelles seul *Ooencyrtus* sp. a été remarqué.

Les différences de pourcentage entre les œufs isolés et les œufs en ooplaques en ce qui concerne les œufs frais et éclos, les œufs parasités et les œufs mycosés sont significatives au niveau 95 % ; par contre, les œufs isolés sont

TABLEAU 21 — Comparaison des facteurs de réduction sur les œufs isolés et les ooplaques — année 1968 (janvier 1968 à janvier 1969)

	Oeufs "frais" et éclos	Oeufs parasités	Oeufs vidés	Oeufs mycosés	Sommes
Oeufs en ooplaques	179 54,4 %	130 39,5 %	15 4,6 %	5 1,5 %	329
Oeufs isolés	1 451 49,2 %	961 32,6 %	456 15,5 %	79 2,7 %	2 948

systématiquement trois fois plus attaqués par les prédateurs que les œufs en ooplaques.

Si l'on compare ces chiffres avec ceux de la période de pullulation de 1969 (février-octobre), il existe une grande différence entre ces deux circonstances.

TABLEAU 22 — Comparaison des facteurs de réduction sur les œufs isolés et les ooplaques — année 1969 (février 1969 — octobre 1969).

	Oeufs "frais" et éclos	Oeufs parasités par <i>Ooencyrtus</i>	Oeufs vidés	Oeufs mycosés	Sommes
Oeufs en ooplaques	17 522 65,3 %	7 188 26,8 %	667 2,5 %	410 1,5 %	26 824
Oeufs isolés	5 696 41,3 %	5 575 40,4 %	1 731 12,5 %	724 5,2 %	13 804

Tout d'abord, au lieu d'avoir neuf fois plus d'œufs isolés que d'œufs en ooplaques comme en 1968, on constate en 1969 deux fois plus d'œufs en ooplaques (627 ooplaques).

Tous les pourcentages calculés sur ces chiffres sont significativement différents deux à deux au niveau 95 % et l'on note, dans ce cas, l'influence néfaste de l'ooplaque en fortes populations sur le taux de parasitisme par *Ooencyrtus* (les autres parasites d'œufs ont été négligés ici), alors qu'en 1968, en faibles populations, le taux de parasitisme était plus élevé sur les quelques ooplaques observées que sur les œufs isolés.

Par contre, les œufs vidés par les prédateurs, comme les œufs mycosés, se trouvent toujours en proportion plus grande parmi les œufs isolés (ce rapport passe de 3 à 5 en 1969).

En 1970 les chiffres portent sur 82 ooplaques seulement.

Cette année là, une tendance marquée des populations d'*Othreis* à pulluler s'est clairement manifestée, mais les facteurs de mortalité des populations d'œufs se sont révélées plus efficaces qu'en 1969 et même qu'en 1968 ; c'est le

TABLEAU 23 — Comparaison des facteurs de réduction sur les œufs isolés et les ooplaques — année 1970 (octobre 1969 — juin 1970).

	Œufs "frais" et éclos	Œufs parasités	Œufs vidés	Œufs mycosés	Œufs mangés par les fourmis	Sommes
Œufs en ooplaques	1 622 42,7 %	1 749 46,0 %	149 3,9 %	79 2,1 %	203 5,3 %	3 802
Œufs isolés	1 922 34,0 %	2 145 38,0 %	1 130 20,0 %	227 4,0 %	228 4,0 %	5 652

cas, en particulier, des prédateurs, toujours sur les œufs isolés, et des fourmis, dont le rôle est ici relativement important.

On retrouve donc, en 1970, les populations d'œufs dans les mêmes positions qu'en 1968, puisque les parasites d'œufs sont plus efficaces sur les ooplaques en faibles populations que sur les œufs isolés. Par contre, ces derniers sont toujours systématiquement plus prédatés et mycosés que les œufs en ooplaques.

Conclusions

Comme le montrent les pourcentages d'œufs frais et éclos, quelles que soient l'année et les circonstances, la résultante des facteurs antagonistes des populations d'œufs est toujours plus efficace sur les œufs isolés que sur les ooplaques. Ceci est constant pour les prédateurs et la mycose à *Fusarium* sp. Si l'on classe les trois années considérées selon le critère d'efficacité décroissante de ces facteurs, on obtient pour les œufs isolés : 1° : 1970 ; 2° : 1969 ; 3° : 1968. Si l'on fait le même classement pour les œufs en ooplaques, on obtient : 1° : 1970 ; 2° : 1968 ; 3° : 1969. Ceci montre l'importance défavorable d'un grand nombre d'ooplaques sur les facteurs de réduction pendant l'année de pullulation 1969 ; en effet, c'est bien cette année là que le facteur antagoniste principal, le parasite *Ooencyrtus* sp., a été le plus efficace sur les œufs isolés (1° : 1969 ; 2° : 1970 ; 3° : 1968) et qu'il l'a été le moins, et très fortement, sur les œufs en ooplaques (1° : 1970 ; 2° : 1968 ; 3° : 1969). Par contre, en populations normales, les ooplaques sont autant (1968) ou légèrement plus (1970) parasitées que les œufs isolés.

Le parasite d'œufs *Ooencyrtus* sp., comme les larves de chrysopes et les punaises lygaeides prédatrices, ou la mycose à *Fusarium* sp., seraient selon la terminologie théorique consacrée par de nombreux auteurs (Solomon, 1958), des facteurs dépendant de la densité de l'hôte ou de la proie ("density-dependent factors"), c'est-à-dire que leur action est plus importante lorsque cet hôte ou cette proie se trouve en fortes densités. Pour rendre compte de ces actions globales antagonistes, la comparaison des pourcentages des diverses catégories d'organismes concernés est la méthode la plus simple.

Dans ce cas, il est clair que les fortes densités d'œufs de pullulation de 1969 n'ont pas favorisé l'action des divers facteurs de réduction, sauf légèrement *Ooencyrtus sp.* et *Fusarium sp.*, et sur les œufs isolés seulement.

Par contre, les prédateurs d'œufs se sont révélés plus efficaces en densités plus faibles de la proie, car les œufs déposés en fortes densités sous forme d'ooplaques sont moins prédatés que lorsque leur densité est plus faible, comme en 1968 ou 1970.

Ces résultats vont à l'encontre de la théorie et mettent en lumière un fait nouveau : que la forme sous laquelle se présente l'hôte ou la proie, ici sous la forme d'œufs isolés ou d'œufs en ooplaques — conséquence d'un changement dans le comportement habituel de ponte du ravageur — a une grande importance sur le comportement et l'action des parasites ou des prédateurs.

4. IMPORTANCE DES FACTEURS DE MORTALITE EN QUATRE BIOTOPES SELON LA REPARTITION, SUR LE VEGETAL, DES PONTES ET DES CHENILLES

Le but de ces dénombrements était de mettre en lumière des différences éventuelles entre les populations d'œufs — puis entre les populations de chenilles — situées sur la moitié supérieure et la moitié inférieure de plantes-hôtes choisies en quatre biotopes.

Pour cela, la frondaison des arbres choisis a été divisée en deux par un plan horizontal fictif et, à chaque dénombrement mensuel, chaque moitié a fait l'objet d'un dénombrement séparé.

L'emplacement des œufs rend compte du comportement de ponte du papillon et l'emplacement des chenilles de leurs déplacements verticaux.

Du fait de la grande diversité des biotopes et de la variabilité des situations, dans chaque biotope, nous avons choisi pour cette expérimentation un biotope de montagne (n° 4), deux biotopes en vallées de montagne (n° 8 et n° 11), un dans le défilé reliant la plaine cotière à la zone de montagne (n° 14) et le dernier en plaine (n° 17).

Pour avoir des chiffres exploitables, nous avons préféré retenir des arbres dont il était possible d'examiner et de dénombrer systématiquement toutes les folioles présentes.

— Le biotope de montagne n° 4 est représenté par une grande érythrine-“peuplier” aménagée : les branches hautes avaient été coupées à 5 m 50 environ et une petite plate-forme permettait d'examiner les folioles des rejets montant jusqu'à 6 mètres. La frondaison de l'arbre commençant à 2 mètres du sol, la masse foliaire située entre 2 m et 6 m, et séparée par un plan fictif à 4 m, a été entièrement dénombrée durant toute l'expérimentation.

— Les biotopes n° 8 et n° 11, représentant des situations analogues, sont constituées d'une haie plus ou moins continue d'arbustes, issus de boutures "d'érythrine-peupliers", variant entre 50 cm et 4 m 50 de hauteur. Ces haies sont installées transversalement aux vallées de Petit et de Grand Couli et sont ainsi situées sur le passage obligé des noctuelles remontant ou descendant ces vallées.

— Le biotope n° 14 est assez particulier, car représenté par les rejets d'un tronc, coupé à 1 m du sol, d'une grosse érythrine-"piquant". Cet arbre pousse sur une pente, entre la rivière et la route empruntant le défilé. Des perturbations particulières étaient ajoutées ici aux facteurs naturels, comme le passage continu des véhicules sur la route toute proche, les nuages de poussière soulevés par ces derniers, ou le nettoyage épisodique des fossés par des cantonniers.

— Le biotope n° 17 est représenté par un "peuplier" de taille moyenne (5 m 50 de haut) et portant des feuilles sur toute sa hauteur. Son tronc sert de poteau de clôture. Ce biotope se trouve à la limite de la plaine côtière.

Les dénombrements ont été groupés dans les tableaux récapitulatifs suivants.

Lorsqu'une ooplaque intervient dans ces populations d'œufs isolés, nous l'avons indiquée, car, dans les calculs de pourcentages, une anomalie de ce genre doit être interprétée ; de même sont indiqués les 251 œufs mangés par les fourmis, en mars 1970, sur les 281 recensés en plus de 2 ans ; de même, pour les œufs parasités par *Trichogramma australicum*.

En ce qui concerne les chenilles vieilles et les chrysalides, nous avons indiqué le parasitisme par la tachinaire *Winthemia caledoniae* (P), ou le non parasitisme (NP), et la phase verte (v) ou brune des chenilles du 5^e stade.

Les tableaux récapitulatifs montrent bien les pullulations, survenues en mars 1969, prolongées jusqu'en août, et l'importance relative des populations du ravageur durant les mêmes périodes de 1968 et 1970.

Au biotope n° 4, 62 % des folioles examinées se trouvaient dans la moitié supérieure de l'arbre. Malgré ce déséquilibre, les œufs sont répartis uniformément en haut et en bas (49 % et 51 %).

Au biotope n° 14, 57 % des folioles se trouvent dans la moitié supérieure. Ceci est dû au fait que les branches basses, souvent enfouies dans les herbes avoisinantes, poussaient moins que les parties hautes, qui ont pris ainsi de l'importance.

Dans les deux autres biotopes choisis, les mêmes masses foliaires se sont trouvées réparties dans les deux moitiés des arbres.

Durant la période considérée, la densité des pontes (nombres d'œufs pour 1 000 folioles examinées) décroît régulièrement de la montagne vers la plaine, de 41,5 œufs pour 1 000 folioles au biotope n° 4 à 30,0 œufs au biotope n° 17. Ceci rend compte des populations relatives d'*Othreis* en état de ponte dans ces diverses régions.

TABLEAU RECAPITULATIF DES DENOMBREMENTS

TABLEAU 24 — Biotope 4

Périodes	Moitié supérieure (4-6 m) de l'arbre										Moitié inférieure (2-4 m) de l'arbre									
	III-VI/68	VII-X/68	XI-68- -I/69	III-V/69	VI-VII/69	IX-XI/69	XII/69 -I/70	II-IV/70	V-VI/70	Sommes III/68 VI/70	III-VI/68	VII-X/68	XI/68 -I/69	III-V/69	VI-VII/69	IX-XI/69	XII/69-1 70	II-IV/70	V-VI/70	Sommes -VI/70
Folioles	14 983	5 377	9 154	4 061	2 442	4 987	4 491	10 985	3 076	60 486	6 322	3 648	5 209	2 357	2 272	3 942	2 947	7 428	2 308	36 433
F*	108	7	0	568	186	0	10	158	55	1 092	42	3	0	1 131	41	0	59	67	5	1 348
P	22	4	0	289	131	1	6	173	19	645	26	0	0	377	151	2	7	130	8	650
B	18	1	0	29	20	1	1	38	1	109	4	0	0	1	10	0	0	8	0	23
M	5	0	0	3	6	1	0	4	2	21	0	1	0	1	0	2	0	1	0	5
m	0	0	0	46	35	0	1	14	4	100	0	0	0	0	15	0	18	2	0	35
I	8	—	0	82	4	0	4	9	0	107	17	4	0	17	1	2	5	19	2	67
II	6	—	0	68	0	0	5	6	1	86	15	0	0	10	0	1	1	9	0	36
III	—	—	0	0	1	1	1	1	0	4	1	0	0	4	0	0	1	0	1	13
IV	—	—	0	IP	0	0	0	0	0	IPV	0	0	0	IP,v	0	0	0	0	0	IP,v
V	—	—	0	2 { INP IP,v	0	0	0	0	0	2 { INP IP,v	IP	0	0	—	2 { IP INP,v	—	—	—	—	3 { 2P INP,v
CHRY.S.	—	INP	0	0	0	1 e,NP	0	0	0	3NP (16)			0	—	1 vidée	—	—	—	2P	3 { 1 vidée 2P
Sommes des Oeufs	153	12	0	935	378	3	18	387	81	1 967	72	4	0	1 510	207	247	84	208	13	2 061

* F = oeufs fraîchement pondus
P = oeufs parasités par *Ooencyrtus* sp.
B = oeufs prédétés

M = oeufs mycosés
m = oeufs mangés par les fourmis
I, II, III, IV, V = chenilles (1^{er}-5^e stade)
CHRY.S. = chrysalide

chenilles : NP = non parasitée
P = parasitée
v = verte
chrysalidées : NP = non parasitée
é = éclosa
v = vidée par un prédateur (guêpe, oiseau)

TABLEAU RECAPITULATIF DES DENOMBREMENTS

TABLEAU 25 – Biotopes 8 + 11

Périodes	Moitié supérieure de chaque bouture d'érythrine-"peuplier"								Moitié inférieure de chaque bouture d'érythrine-"peuplier"									
	IV/68	VII/ 68	III- V/69	VII- IX/ 69	X/69	XII/69 I/70	I-IV/ 70	VI/70	Sommes IV/68 VI/70	IV /68	VII/ 68	III- V /69	VII- VIII /69	X /69	XII/ 69-I/ 70	II-IV /70	VI/ 70	Sommes IV/68 VI/70
Folioses	1 844	1 407	1 551	670	1 294	1 936	8 357	2 315	19 374	1 836	1 166	1 270	448	1 342	2 358	9 824	2 485	20 729
F	6	5	16	10	1	6	115	44	203	5	31 (ooplague)	15	13	12	3	304 = 130 + 174 (ooplague)	36	419 2 ooplagues (216)
P	3	2	5	3	—	35	101	22	171	1	2	6	4	0	4	106	11	134
B	1	1	2	3	—	4	47	7	65	1	—	—	22	—	4	44	12	83
M		—	—	—	—	—	4	9	13	—	—	3	3	1	—	8	1	16
m		—	—	—	—	2	24	5	31	—	—	3	—	—	3	281	1	285
I		3	2	1			8	—	14	—	12	4	1	0	1	24	3	45
II		2	1				1	—	4	—	16	3	1	—	—	22	4	46
III							1	3	4	1 v	3	—	—		2	19 dt 2 +*	13	38
IV							1	2 NP	3		1 NP	NP 1	2 NP		—	6 { 2P 4NP	10 { 8NP 2P	
V							INP	—	INP		—	—	INP,v		—	2 { P v	—	3 { INP 2P 3v
CHRY.S.						Ié, P		Ip	2P		—	—	—	Ié, P	—	IP 5 I+	2P 3	3P 9 6NP (1é, I+)
Sommes des Oeufs	10	8	23	16	1	47	291	87	483	7	33(2) (1 ooplague)	24	42	13	14	(174) 743	61	937

*+ chenille ou chrysalide trouvée morte.

TABLEAU RECAPITULATIF DES DENOMBREMENTS

TABLEAU 26 – Biotope 14

Partie haute 1-2 m (côté creek) ; 0 m 50-1 m (côté route)

Partie basse 0-1 m (côté creek) ; 0-0 m 50 (côté route)

Périodes	VI/68	VIII- X/68	XI/68 -1/69	III- V/69	VI-VIII 68 I/69	IX- X/69	XII/69 -1/70	II/ 70	Sommes VI/68 II/70	VI/ 68	VIII- X/68	XI/68- I/69	III- V/69	VI- VIII/69	IX-X 69	XII/69- I/70	II/70	Sommes VI/68 II/70
Foliolés	1 518	3 694	9 169	9 573	9 016	2 133	2 647	1 002	38 742	2 118	1 943	11 027	4 764	4 682	2 456	1 460	310	28 766
F	8	16	1	638	146	2	2	4	817	5	9	0	175	187	0	0	—	376
P	1	12	1	419 + 41T*	299	—	3	6	741 + 41T*	2	19	0	142	77	0	1	—	241
B	3	2	0	9	30	—	3	1	48	2	—	0	7	3	—	—	—	12
M	4	—	0	20	33	—	—	—	57	0	—	0	2	18	—	—	—	20
m	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	3	—	—	—	3
I	5	—	0	21	2	—	—	—	28	3	—	0	20	1	—	—	—	24
II	2	—	1	21	1	—	—	—	25	0	—	3	31	1	—	—	—	35
III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	3	—	—	—	—	3
IV	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	2NP, v	—	—	—	—	—	2NP, v
V	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—
CHRY S	—	—	I _{NP}	I _{NP}	—	—	—	—	2 _{NP}	1 _{NP}	—	0	2 _{NP}	INP(é)	—	—	—	4 _{NP}
Sommes des œufs	16	30	2	1 086 + 41T*	508	2	8	11	1 663 + 41T	9	28	0	326	288	0	1	0	652

* T = œufs parasités par *Trichogramma australicum* Girault

TABLEAU RECAPITULATIF DES DENOMBREMENTS

TABLEAU 27 – Biotope 17

Périodes	Moitié supérieure (2m75-5m50)								Moitié inférieure (0-2m75)									
	III-VI/ 68	VII- X/68	XI/68 I/69	III- V/69	VI-VII- 68 I/69	IX/69- I/70	II- IV/70	VI/70	Sommes III-68/ VI/70	II-VI/ 68	VII- X/68	IX/68 I/69	III- V/69	VI-VII- 68 I/69	IX/69 I/70	II-IV 70	VI/70	Sommes III/68 VI-70
Foliolés	3 704	35	2 798	3 416	5 368	1 907	5 900	763	23 891	2 293	49	1 807	4 541	5 231	2 532	5 390	627	22 470
F	7	0	0	14	26	3	47	4	101	6	0	0	110	112	12	41	1	282
P	0	0	0	54	40	0	37	4	135	4	—	0	481 + 156T*	103	1	42	0	631 + 156T*
B	3	0	0	2	3	2	5	0	15	3	—	0	4	10	2	8	—	27
M	3	0	0	8	9	0	1	3	21	—	—	0	8	6	—	0	1	15
m	—	—	0	1	—	—	—	—	1	—	—	0	6	—	—	—	—	6
I	—	—	0	—	2	—	—	—	2	—	—	0	—	5	1	—	—	6
II	—	—	0	1	3	1	1	—	6	—	—	0	9	1	—	1	—	11
III	1	—	0	1	—	—	—	—	2	1	—	0	10	—	1	—	—	12
IV	—	—	0	—	—	—	INP	—	INP	—	—	0	I _v ^P	—	—	0	—	I _v ^{NP}
V	—	—	0	—	—	—	—	—	—	I _v ^P	—	0	—	—	—	—	—	i _v ^P
CHRY.S.	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	0	I _{3NP} ^é	I _{NP} ^é	—	—	—	(26) 4 NP
Sommes des œufs	13	0	0	79	78	5	90	11	283	13	0	0	609 + 156T*	231	15	91	2	961 + 156T*

* T : œufs parasités par *Trichogramma australicum* Girault

TABLEAU 28 — Sommes des pontes et pourcentages des diverses catégories d'œufs, en haut et en bas des arbres, par rapport aux populations d'œufs respectives, dans les quatre biotopes, et pendant la période considérée.

	Folioles		Oeufs		Oeufs pour 1 000 folioles			Diverses catégories d'œufs								Mangés (Fourmis)	
	Haut	Bas	Haut	Bas	En-semble	Haut	Bas	"Frais"		Parasités		Vidés		Mycosés			
								Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas
Biotope 4 (2-6 m)	96 919 60 486 36 433 62 % 38 %		4 028 1 967 2 061 19 % 51 %		41,5	32,5	56,7	1 092 55,4 %	1 348 65,5 %	645 33 %	650 31,5 %	109 5,5 %	23 1,1 %	21 1,1 %	5 0,2 %	100 5 %	35 1,7 %
Biotopes 8 + 11 (0-4 m50)	40 103 19 374 20 729 48 % 52 %		1 420 483 937 40 % 60 %		35,4	24,9	45,2	203 42,1 %	419 dont 2 oopl. (= 216) 29,5 %	171 35,4 %	134 18,2 %	65 13,4 %	83 11,3 %	13 2,7 %	16 2,2 %	31 6,4 %	285 38,8 %
Biotope 14 (0-2 m)	67 508 38 642 28 766 57 % 43 %		2 356 1 704 652 72 % 28 %		34,9	44,0	22,7	817 48 %	376 57,5 %	741 + 41T 43,5 % + 2,4 %	241 36,9 %	48 2,8 %	12 1,8 %	57 3,3 %	20 3,1 %	0 0	3 0,5 %
Biotope 17 (0-5m50)	46 361 28 891 22 470 62 % 48 %		1 390 273 1 117 20 % 80 %		30,0	11,4	49,7	101 36,9 %	282 25,2 %	135 49,5 %	631 + 56T 56,5 % + 14 %	15 5,5 %	27 2,4 %	21 7,7 %	16 1,3 %	1 0,4 %	6 0,5 %

La densité des pontes est toujours supérieure dans les parties basses des arbres, sauf pour le biotope n° 14, trop particulier. Ainsi au biotope n° 4, 38 % des feuilles reçoivent 51 % des œufs, ce qui donne une densité de 56,7 œufs pour 1 000 folioles, contre 32,5 œufs pour 1 000 folioles dans le haut.

Dans les biotopes où les masses foliaires supérieure et inférieure sont équilibrées, on observe 60 % des œufs dans le bas de la frondaison aux biotopes (8 + 11) et 80 % au biotope 17.

Les femelles d'*Othreis* pondent donc de préférence dans les parties basses des arbres ; sans doute aussi volent-elles plus souvent près du sol.

Les résultats inverses, observés sur le "piquant" coupé du biotope n° 14 (72 % des œufs dans le haut), s'expliquent par le fait qu'il ne présente au niveau de la route — seul accès des papillons même s'ils viennent de la rivière — que la partie supérieure de sa masse foliaire haute de 1 mètre, la partie inférieure restant enfouie dans les hautes herbes avoisinantes.

Facteurs de mortalité des œufs.

Mis à part le fait qu'en mars 1970, au biotope n° 8, 251 œufs parasités par *Trichogramma australicum* ont été observés dans le bas des arbustes seulement (soit 38,8 % du total des œufs), il est clair que pour les biotopes n° 4 et n° 14, et même dans le haut des arbustes des biotopes n° 8 et n° 11, les pourcentages de parasitisme dûs à *Ooencyrtus* sp. restent du même ordre de grandeur dans les deux moitiés des arbres, c'est-à-dire qu'ils varient autour de 37,5 % ± 6 %. Mais, ce pourcentage de parasitisme est plus important en plaine au biotope n° 17, puisqu'on peut l'évaluer à 53 % ± 3,5 % ; en ce même biotope, le parasitisme de *Trichogramma australicum* atteint 14 % dans le bas de l'arbre.

Par contre, l'action des prédateurs est systématiquement plus importante dans le haut des arbres ; mais, portant sur de faibles nombres, les différences enregistrées ne sont pas significatives. Dans les biotopes (8 + 11) ces prédateurs ont une action plus importante qu'ailleurs, en détruisant plus de 10 % des œufs. De même pour les œufs atteints de mycose à *Fusarium* sp. : les parties hautes du "peuplier" du biotope 17, avec 7,7 % des œufs mycosés, sont plus favorables à l'action du champignon, peut-être du fait de la masse compacte des jeunes feuilles accumulées au sommet qui maintient là une humidité plus importante.

Enfin, le prédatismo des fourmis reste toujours faible.

Si la mortalité des œufs frais et des chenilles du 1^{er} stade étaient les mêmes en haut et en bas, on devrait trouver les mêmes pourcentages d'œufs frais et de chenilles du 1^{er} stade en haut et en bas des arbres retenus. D'un stade à l'autre, les différences seront dues à des mortalités différentielles ou à des déplacements verticaux des chenilles, soit vers le haut, soit vers le bas. Cette dernière hypothèse semble d'ailleurs beaucoup plus plausible car, selon les

TABLEAU 29 — Pourcentages comparés des œufs frais, des chenilles du 1^{er} stade et des stades suivants, en haut et en bas des arbres, dans trois des biotopes considérés.

	Oeufs frais			Chenilles 1er Stade			Chenilles stades suivants + chrysalides		
	Totaux	Haut	Bas	Totaux	Haut	Bas	Totaux	Haut	Bas
Biotope 4 (2-4-6 m)	2 440	1 092 44,7 %	1 348 55,3 %	174	107 61,5 %	67 38,5 %	219	96 43,8 %	123 56,2 %
Biotopes 8 + 11 (0-1-2 m)	419	203 48,5 %	216 51,5 %	59	14 23,7 %	45 76,3 %	179	28 15,7 %	151 84,3 %
Biotope 17 (0-2m75- 2m75-5m50)	383	101 26,4 %	282 73,6 %	8	2 25 %	6 75 %	36	11 30,6 %	25 69,4 %

observations effectuées dans la nature, les chenilles se laissent tomber sur les feuilles situées en dessous — parfois au bout d'un fil pour les premiers stades — dès qu'un prédateur ou qu'un parasite les menace.

Répartition, déplacements et mortalité des chenilles

AU BIOTOPE N° 4, les branches supérieures coupées de cette grosse érythrine-“peuplier” ont continuellement fourni des jeunes rejets très touffus. Ainsi, l'importante frondaison du haut de l'arbre (62 % des feuilles se trouvent à ce niveau) fournit de la nourriture et un bon abri aux chenilles du 1^{er} stade éclosantes, tandis qu'elles subissent une forte mortalité dans le bas (38 % seulement y sont dénombrées) ; si cette mortalité importante se maintient ensuite sur les stades suivants, elle est, en bas de l'arbre, largement compensée par un approvisionnement continu en chenilles venant du haut, à la suite des attaques des parasites et des prédateurs, ou des intempéries, et les pourcentages de chenilles des stades âgés y atteignent des valeurs proches de la moyenne (56 %).

AUX BIOTOPES (8 + 11), les frondaisons sont homogènes mais clairsemées en haut et en bas de ces boutures d'érythriques-“peupliers”, qui n'offrent donc que peu d'abris aux œufs et aux chenilles du 1^{er} stade, exposées continuellement aux parasites et aux prédateurs. Dans ces conditions, les pontes sont d'abord réparties de façon homogène, d'autant plus que les arbres ne sont pas grands ; les chenilles du 1^{er} stade sont ensuite soumises à une importante pression de la part des prédateurs, surtout en haut des arbustes, et elles descendent le long de ceux-ci (76 % en bas). Le phénomène s'accroît chez les stades suivants (84 % en bas).

AU BIOTOPE 14, si 57 % du feuillage du "piquant", situé en haut, reçoivent 68 % des œufs frais, les chenilles du 1^{er} stade y subissent une réduction importante du fait des prédateurs ; on observe aussi une descente des chenilles attaquées et 46 % des chenilles du 1^{er} stade dans le bas ; le phénomène s'accroît pour les stades suivants (54 %).

AU BIOTOPE 17, les chiffres recueillis sont plus faibles que précédemment ; néanmoins, si la masse végétative se trouve répartie de façon homogène en haut et en bas de l'érythrine-"peuplier", on trouve les 3/4 des œufs frais dans le bas et cette proportion va se maintenir pour les chenilles du 1^{er} stade et des stades suivants.

En conclusion, l'emplacement et la morphologie de la plante-hôte jouent un rôle important, surtout en ce qui concerne le devenir des chenilles d'*Othreis*. Tout d'abord, la femelle d'*Othreis* présente une propension marquée pour pondre dans les parties basses de l'arbre (avec l'exception de l'arbre coupé du biotope N° 14). Lorsque les parties hautes de l'arbre n'offrent pas d'abris particuliers, comme pour le biotope N° 4, les pourcentages de chenilles du 1^{er} stade issues des populations d'œufs frais, puis ceux des stades suivants, deviennent progressivement plus forts dans le bas des arbres, sauf au biotope N° 17 où les pourcentages restent à peu près identiques. Cet accroissement des populations relatives de chenilles âgées et de chrysalides dans les parties inférieures des arbres et due essentiellement à une accumulation des chenilles à ce niveau, à la suite des intempéries et de leur comportement de chute face aux attaques des prédateurs et des parasites dans les parties hautes.

5. MORTALITE DES CHENILLES DU 1^{er} STADE

Nous avons mis précédemment en évidence que, même lorsque leur action est maximale, les facteurs de réduction des populations d'œufs tous réunies ne peuvent réduire les 50 % d'œufs survivants. Lorsque les pontes sont importantes, en particulier au début de la gradation de pullulation, ces 50 % survivants représentent des centaines de jeunes chenilles éclosantes sur les érythrines échantillonnées et des milliers dans tous les peuplements de "piquants" ou de "peupliers".

En période normale, les pontes du papillon sont faibles et les chenilles âgées, rencontrées en montagne uniquement, sont très rares. Après une forte sécheresse et le passage d'un cyclone marquant l'arrivée des pluies, les pontes du papillon deviennent très importantes partout, en particulier sous la forme d'ooplaques, et l'on observe un grand nombre de chenilles dont un faible pourcentage atteint le stade chrysalide, en plaine surtout.

On constate donc une différence dans la mortalité des chenilles entre la plaine et la montagne, différence qui se manifeste par des densités à peu près identiques en ces deux régions des deux premiers stades larvaires, malgré des pontes quatre fois plus importantes en montagne. Nous attribuons cela à

la qualité de la nourriture, au comportement de groupe constaté à la suite des pontes en ooplaques et à l'action, plus importante en montagne, des prédateurs.

Nous n'avons pu mettre en évidence, chez la jeune chenille d'*Othreis fullonia*, l'influence de facteurs physiques analogues à ceux observés par Wellington et Henson (1947, 1949) à propos des jeunes stades de *Choristoneura fumiferana*. Dès qu'elle a dévoré le chorion de son œuf, la jeune chenille d'*Othreis* part à la recherche d'une jeune feuille et se dirige vers l'extrémité des branches, où se trouvent les nouvelles pousses. Le plus souvent, elle s'en trouve très éloignée, et c'est à ce moment que survient la très forte mortalité que l'on constate sur ce stade.

Comme la jeune chenille ne se nourrit pas des feuilles âgées, au cours de ses déplacements à la recherche de jeunes feuilles, elle rencontre des prédateurs (fourmis, punaises lygaeides, larves de chrysopes) ou meurt de dépérissement n'ayant pu atteindre une jeune feuille. Nous avons tenté de mettre en évidence, en conditions naturelles, l'action des prédateurs, en isolant des populations de chenilles sur des boutures d'érythrina placées en enceintes de toile plastique. De nombreux facteurs interviennent dans de telles expérimentations, en particulier les conditions microclimatiques de l'enceinte, qui affectent les chenilles d'une façon difficile à préciser (surchauffe), lesquelles meurent en grand nombre.

Dans la nature, au moment des dénombrements, il peut arriver qu'une chenille du 1^{er} stade, tuée par un prédateur, soit observée ; souvent, elle est plus ou moins desséchée ; à la suite d'une piqûre, une partie du corps est noirci, mais non délisquescent ou suspendu au végétal. Une maladie affectant les jeunes chenilles est à exclure, aucun symptôme, ou des observations caractéristiques, n'ayant été rassemblées dans ce sens.

La nourriture de la chenille éclosante est donc d'une grande importance dans sa survie.

L'emplacement de l'œuf sur le végétal a, de ce fait, une grande influence sur cette survie, les déplacements de la jeune chenille à la recherche d'une nourriture adéquate ne pouvant aussitôt après son éclosion être très importants. Pour préciser un peu mieux ce point les stades phénologiques des feuilles d'érythrine-“peuplier” ont été étudiés : il faut une dizaine de jours pour que la jeune feuille s'individualise du bourgeon terminal, perde une grande partie du duvet qui la recouvre et atteigne un développement tel que la chenille du premier stade l'accepte. Cette jeune feuille se développe ensuite pendant 15 jours jusqu'au stade adulte ; la feuille adulte vieillit alors en 17 jours en moyenne. La feuille est “vieille” à partir de ce moment jusqu'à sa chute (à 4 mois).

La chenille éclosante se nourrit et se développe avec succès uniquement sur le stade jeune de la feuille, c'est-à-dire pendant deux semaines de la vie de celle-ci. Sur vieilles feuilles la chenille du 1^{er} stade tente bien une prise de nourriture, mais elle ne survit jamais.

D'autre part, plus la feuille est âgée, plus le développement larvaire d'*Othreis* est long (de 30 jours sur feuilles de 10 jours à 43 jours sur feuilles

de 25 jours). Ces faits sont difficiles à mettre en évidence ; néanmoins, la comparaison des dénombrements obtenus durant la période critique de chaque gradation (deux dénombrements effectués entre la fin de février et le début d'avril, selon l'année), en 1968, 1969 et 1970, peut apporter quelque lumière sur ces phénomènes.

Dans le tableau suivant, nous avons fait figurer le total des œufs observés, celui des œufs non parasités, non vidés ou non atteints de mycose, et les nombres de chenilles observées. Tous ces chiffres ne concernent que la plaine, où les pullulations se déclenchent ; l'action des perturbations cycloniques y est aussi beaucoup plus importante, la topographie s'y prêtant.

TABLEAU 30 – Mortalité des chenilles du 1^{er} stade à l'éclosion, durant la "période critique", en 1968, 1969 et 1970

	Total des œufs	Œufs non parasités ou non vidés, ou non mycosés	Chenilles du	
			1 ^{er} stade	2 ^e au 4 ^e stade
1968	90	48	9	19
1969	1 331	226	49	154
1970	656	412	15	22

En 1968, 5,3 œufs ont donné naissance à une chenille du 1^{er} stade viable. Cette année là, on observe bien des pontes faibles, mais aussi une faible mortalité des chenilles du premier stade, ce qui aboutit au maintien de l'espèce dans le milieu, à un niveau de population très bas.

En 1969, on observe qu'il n'a fallu que 4,6 œufs pour donner naissance à une chenille du premier stade viable. Et ce fait survient alors que les pontes sont, de plus, très importantes. Ainsi, malgré un fort pourcentage d'œufs détruit par les parasites et prédateurs (du moins en plaine), des pullulations de chenilles et de noctuelles se sont déclenchées, entre autres parce que la mortalité des chenilles du premier stade, mais aussi celle des chenilles des stades suivants, (effet de groupe), sont restées très faibles. La nourriture de cette race allotrophique d'*Oithreis* joue alors un rôle primordial.

En 1970, on observe des pontes relativement importantes (50 % de celles de 1969, mais 7 fois plus fortes qu'en 1968) : le parasitisme et le prédatisme sur les œufs sont, cette fois, peu importants, mais les mortalités des chenilles du 1^{er} stade et des stades suivants sont alors plus importantes qu'en 1968 ou 1969 : il faut 27 œufs pour donner une chenille du 1^{er} stade viable.

Evaluation des mortalités survenant parmi les populations de chenilles du premier stade issues des populations d'œufs "frais" recensés

Selon les biotopes, 5 à 32 % environ des œufs éclos donnent une chenille du 1^{er} stade recensée au moment du dénombrement (la mortalité variant

selon les biotopes entre 68 % et 95 %). Pourtant ces estimations restent encore trop faibles.

En effet, il existe entre les différentes catégories d'œufs : "frais" (F), parasités (P), vidés par les prédateurs (B), atteints de mycose (M) et mangés par les fourmis (m), comme avec les chenilles du 1^{er} stade issues des mêmes œufs "frais", des différences importantes quant au rôle qu'elles jouent les unes par rapport aux autres dans les dénombrements. Les œufs "frais" viennent juste d'être introduits dans le système de vie au moment du dénombrement, et il en est de même, à un degré plus important encore, pour les chenilles du premier stade. Une partie des œufs "frais" subsiste, en effet, telle quelle durant un temps très court, c'est-à-dire durant le temps de développement de l'œuf d'*Othreis*, soit 4,5 jours en moyenne ; et plus courte encore sera la durée de vie de la chenille du 1^{er} stade, qui peut se développer en 2 jours seulement ; en même temps, une autre partie des œufs "frais" fournit les autres catégories d'œufs. Ces autres catégories s'accumulent dans le système de vie d'*Othreis* sur une période de temps très longue relativement aux groupes précédents, de 18 jours pour les œufs parasités, jusqu'à 60 jours parfois pour les autres catégories. Si l'on considère la production journalière du système en chacune de ces catégories, la pondération attachée à chacune d'elle est fonction du rôle qu'elle joue lors des dénombrements : elle est fonction du temps durant lequel chacun des individus qui les composent est maintenu dans le système de vie. Comme cette catégorie est très fugace, on peut considérer la catégorie des œufs "frais" (F), par rapport aux autres œufs, comme une valeur limite instantanée, se transformant ensuite en P, B, M, et en la population des chenilles du 1^{er} stade (CH), qui nous intéresse ici.

Ceci étant posé, considérons le nombre des œufs parasités dénombrés, soit P ; puisque le développement d'un œuf parasité demande 18 jours, la valeur de pondération est de 18 et la production journalière d'œufs parasités est P/18 ; en outre, pendant les 4,5 jours que dure un œuf "frais", P/18 × 4,5 œufs sont parasités dans la population (F) décomptée. Ils iront grossir la population P tandis que le même nombre d'œufs parasités en sortiront, du fait de l'éclosion des parasites adultes. P restera identique à elle-même durant le temps très court considéré. La nouvelle valeur de F sera donc (F₁) = F - P/18 × 4,5.

D'autre part, on peut calculer sur l'ensemble des autres catégories d'œufs, dont les pondérations sont 8 à 13 fois celle de (F), les pourcentages respectifs définissant leur impact dans le système de vie ; la somme de ces pourcentages est Σ %, proportion de (F₁) à retrancher également de la population instantanée (F₁) précédente pour obtenir la valeur F₀, qui donnera effectivement naissance à des chenilles du premier stade :

$$F_0 = F - \frac{P}{18} \times 4,5 - \frac{F - \frac{P}{18} \times 4,5) \Sigma}{100}$$

$$F_0 = \frac{(100 - \Sigma) (F - 0,25 P)}{100}$$

Cette population F_0 représente donc la production d'œufs "frais", répartie sur 4,5 jours, qui donne des jeunes chenilles, tandis que C représente la population de chenilles du premier stade *observée*, répartie sur 2 jours en moyenne ; les pondérations respectives de ces deux valeurs étant 4,5 et 2, $F_0/4,5$ œufs frais seront à l'origine de $C/2$ chenilles du premier stade.

La mortalité vraie M des chenilles du premier stade sera donc, selon les chiffres des dénombrements :

$$M = \frac{F_0 - \frac{C}{2} \times 4,5}{F_0} \text{ ou } M = 1 - \frac{2,25 C}{(100 - \Sigma)(F - 0,25 P)} (*)$$

Si l'on applique cette formule aux chiffres obtenus lors des dénombrements d'œufs dans les quatre biotopes étudiés précédemment, on obtient les valeurs de la mortalité des chenilles du premier stade (tabl. 31).

TABLEAU 31 — Evaluation du pourcentage de mortalité réelle des chenilles du 1^{er} stade

	Mortalités calculées avec les chiffres bruts	Mortalité calculées avec la formule	Erreur relative entre ces valeurs
Biotope 4	83,9 %	80 %	4,8 %
Biotope (8 + 11)	68,3 %	40,6 %	68 %
Biotope 14	90,1 %	86,7 %	3,9 %
Biotope 17	95 %	87 %	9,2 %

L'erreur importante que l'on aurait commise sur le petit nombre d'œufs du biotope (8 + 11), et, dans une moindre mesure, sur celui du biotope 17, est due d'une part au rôle important que jouent les fourmis prédatrices d'œufs dans le premier biotope, puisque 22 % des œufs y sont mangés par les fourmis (alors que ce facteur est négligeable dans les autres biotopes), d'autre part au rôle exceptionnel joué par *Trichogramma* dans le biotope 17 puisque 11,2 % des œufs pondus y sont détruits par ce parasite.

(*) M = Mortalité vraie des chenilles du 1^{er} stade.

C = Nombre de chenilles du 1^{er} stade observées au dénombrement.

Σ = Somme des pourcentages des œufs vidés, mycosés et mangés.

F = Nombre d'œufs "frais" observés

P = Nombre d'œufs parasités par *Ooencyrtus* sp.

6. MORTALITE DES CHENILLES DU 5ème STADE ET DES CHRYSALIDES

A la fin du développement larvaire d'*Othreis fullonia*, trois facteurs de mortalité importants affectent les populations de ce ravageur : la tachinaire *W. caledoniae* et deux groupes de prédateurs, la guêpe *Polistes olivaceus* et les oiseaux.

W. caledoniae agit sur le 5^e stade ; ce parasite est surtout présent en montagne, mais son action fut loin d'être négligeable en plaine, en avril 1969, au plus fort des pullulations de chenilles, comme le montre la figure 26, et en montagne en mai-juin 1970. Ce parasite, agissant sur le dernier stade larvaire, a une grande importance, car il réduit encore à ce niveau, malgré sa faible densité, un taux de survie proche de 2 %.

S'il est facile de suivre les populations de la tachinaire, par examen direct, des chenilles portant des œufs et des dépouilles larvaires abandonnées dans les cocons de nymphose, il est impossible de chiffrer avec précision l'action des guêpes et des oiseaux. Lors des dénombrements, nous avons relevé seulement sur les érythrines échantillonnées — puisqu'il fallait se tenir aux parties de végétal choisies dès le début de l'expérimentation — quelques cas de prédation dû à la guêpe *Polistes*. Cependant, ces observations limitées ne rendent pas compte de l'importance de ce facteur de mortalité. Quant à l'action des oiseaux, nous n'avons pu la chiffrer.

Notre but fut de suivre la dynamique des populations d'*Othreis* et, par suite, celle des facteurs qui les limitent ; en ce qui concerne *Othreis* un échantillonnage mensuel convient. Néanmoins, la dynamique élémentaire des populations du ravageur affectées par *Polistes* et les oiseaux, se situe à un autre niveau : elle est douée d'une vitesse instantanée beaucoup plus forte que la vitesse moyenne résultante, caractérisant la dynamique générale ; elle est, par suite, beaucoup plus difficile à appréhender ; surtout aussi parce qu'elle survient lorsque les dénombrements du ravageur en pullulation absorbent tout le temps disponible. Si l'on veut rendre compte de ces phénomènes fugitifs, il faut donc abandonner momentanément la méthode suivie jusque là, adaptée à une étude pluriannuelle, pour rapidement adopter une autre méthode qui convienne au changement de vitesse prise par les phénomènes de régulation. Le grand risque évident est qu'on ne peut ensuite inclure les résultats, obtenus par cette autre méthode, aux courbes générales de la méthode pluriannuelle : rendre compte des phénomènes est cependant le plus important.

6.1. Le parasitisme des chenilles d'*Othreis fullonia* par *Winthemia caledoniae* Mesnil

La biologie de cette tachinaire a été étudiée en détail (Cochereau, 1974), comme les modalités du parasitisme. Pourtant, elle reste rare dans les biotopes de la région de La Foa que nous avons choisis pour notre étude. On observe,

assez souvent, des adultes volant autour des érythrinae, presque essentiellement d'avril à octobre, c'est-à-dire à la fin de la saison chaude et durant toute la saison fraîche, et principalement lorsque les populations d'*Othreis* déclinent. *Winthemia* fut cependant observée en montagne en décembre 1969, mais c'est exceptionnel à cette époque. Le trop faible nombre de cas observés ne permet pas de faire des conclusions générales.

La mouche agit en général sur de très faibles populations de chenilles du dernier stade, alors que le pourcentage de mortalité total, depuis le stade œuf, est proche de 99 % ; dans ces conditions son parasitisme sur de faibles densités de l'hôte est très important. Il n'existe pas, avec ce parasite, de problème de coïncidence (Klomp, 1958), car les générations d'*Othreis* se chevauchent toujours en cette période de l'année. Cependant, sa capacité de recherche doit être sa qualité essentielle.

6.2. *Winthemia caledoniae* dans le milieu écologique particulier constitué par l'agglomération urbaine de Nouméa

Quelques sondages nous avaient auparavant révélé que, dans l'agglomération de Nouméa, on ne retrouvait pas les mêmes phénomènes que ceux observés en "brousse".

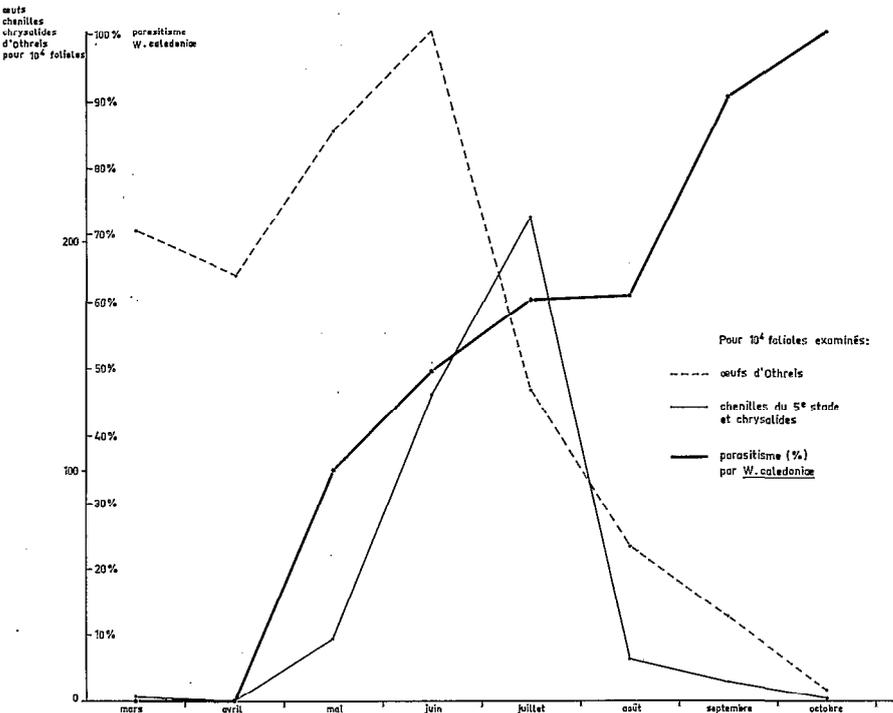


Fig. 26. — Populations d'*Othreis* et parasitisme de *W. caledoniae* (Nouméa, 1966).

Cela peut s'expliquer par le fait que la ville de Nouméa est établie sur une presqu'île vallonnée et que de nombreux jardins et arbres fruitiers sont disséminés sur toute la surface de cette presqu'île.

Le papillon *Othreis* dispose ainsi de nombreux fruits, dont la maturation est échelonnée, mais aussi d'un grand nombre de haies d'érythrinae—"peupliers", établies autour des habitations ou des jardins, sur lesquelles le ravageur peut pondre et se reproduire. D'autre part, en ce milieu écologique différent, les facteurs de réduction, qui interviennent en brousse pour limiter très rapidement les populations de chenilles, sont beaucoup moins efficaces, car on trouve "en ville" bon nombre de chenilles.

Les chiffres obtenus en 1966 et 1967, qui sont des années normales en ce qui concerne les populations d'*Othreis*, portent sur trois stations situées à l'extrémité de la presqu'île de Nouméa (Anse-Vata, Trianon, Orphelinat), où les habitations sont entourées de jardins et de vergers et ceux-ci de haies d'érythrinae—"peupliers".

Il ressort de ce graphique et du tableau précédent que le nombre d'œufs déposés sur les folioles d'érythrinae (donc le nombre des papillons éclosant) croît jusqu'en juin, puis décroît ; le maximum des chenilles et chrysalides se trouve décalé par rapport à celui des œufs, comme il est normal, le mois suivant ; enfin, le pourcentage de parasitisme dû à *Winthemia* croît de 0 à 100 % entre mars et octobre. Le ravageur commet ses dégâts sur les fruits entre mars et juin ; durant cette période, le pourcentage de parasitisme par *Winthemia* monte de 0 à 50 % ; par la suite, les populations d'*Othreis* diminuent, sans doute surtout du fait de la tachinaire, mais le pourcentage de parasitisme continue à croître jusqu'à la disparition presque totale du papillon (6 œufs pour 10⁴ folioles).

A Nouméa, *W. caledoniae* est ainsi un important facteur de réduction des populations d'*Othreis* en fin de gradation, alors qu'"en brousse" l'action de cette tachinaire est difficile à mettre en évidence du fait de la rareté même de son hôte, limité auparavant par des prédateurs. Sur le plan théorique, c'est un parasite qui, dans ce milieu fermé, continue à agir sur les populations-hôtes même lorsque celles-ci deviennent très faibles ; enfin, il élimine complètement son hôte. On peut expliquer cela par le développement, sur les pullulations de chenilles, d'une forte population de mouches qui ne trouve ensuite à parasiter qu'une faible population de chenilles survivantes, alors que les papillons désertent la presqu'île de Nouméa. Un tel phénomène implique cependant que la tachinaire est douée d'un pouvoir de recherche (d'un hôte qui se fait rare) assez développé.

Les dénombrements n'ont pu être poursuivis en octobre et novembre, mais un phénomène analogue se reproduisait de juillet à septembre.

Enfin, cinq sondages isolés ont été effectués en avril, juin, juillet, octobre et novembre 1969 ; en avril, les pullulations d'*Othreis* débutaient ; durant un certain temps, les prédateurs ont pu contenir la pression du ravageur, en particulier la guêpe *Polistes* et les oiseaux. Mais rapidement, sur toute la presqu'île de Nouméa, les érythrinae ont été défeuillées et le ravageur s'est trouvé limité

Année 1966(1)

TABLEAU 32 — Parasitisme par *W. Caledoniae* sur la presqu'île de Nouméa

	Nombre de folioles examinées	Nombre total d'œufs	Nombre d'œufs pour 10 ⁴ folioles	Nombre de chenilles du 1er au 4è stade	Nombre de chenilles pour 10 ⁴ folioles	Chenilles du 5è stade et Chrysalides		Nombre de chenilles du 5è stade et de chrysalides pour 10 ⁴ folioles	% de parasitisme par <i>Winthemia</i>
						non parasitées	parasitées		
Mars	15 150	310	205	119	79	1	0	1	0
Avril	33 730	627	186	63	19	0	0	0	0
Mai	14 940	372	249	18	12	26	14	27	35 %
Juin	25 935	750	289	269	104	173	171	133	49,7 %
Juillet	20 970	287	137	435	207	174	268	211	60,6 %
Août	39 850	270	68	133	33	29	45	19	60,8 %
Septembre	45 340	144	38	49	11	3	37	9	92,5 %
Octobre	40 055	25	6	8	2	0	6	1	100 %

(1) Ces chiffres ont été reportés sur la figure 26.

Année 1967

TABLEAU 33 — Dénombrements sur les trois mêmes stations de la presqu'île de Nouméa

	Nombre de folioles examinées	Nombre total d'œufs	Nombre chenilles du 1er au 4ème stade	Chenilles du 5è stade et chrysalides		% de parasitisme par <i>Winthemia</i>
				non parasitées	parasitées	
Mars	3 697	11	6	0	0	—
Avril	5 476	14	8	1	1	50 %
Mai	4 289	2	4	5	1	17 %
Juin	3 634	20	13	6	10	63 %
Juillet	3 596	5	5	8	20	71 %
Août	4 086	10	14	15	48	76 %
Septembre	2 802	54	5	7	19	73 %

par le manque de nourriture (compétition intraspécifique). En fin de gradation (novembre), les populations d'*Othreis* étaient redevenues excessivement faibles.

Les chiffres d'avril ont été obtenus sur 12 stations de la presqu'île de Nouméa, et ceux de juin-juillet et octobre respectivement sur 3, 9 et 3 stations.

TABLEAU 34 — Avril 1969

Œufs			Chenilles					Chrys.	Chryso- opes ren- contrées	Guêpes <i>Polistes</i> rencontrées
Frais	Para- sités	Vidés	CH ₁	CH ₂	CH ₃	CH ₄	CH ₅			
348	38	45	120	98	74	4	0	0	24	37

Juin 1969

146 chenilles du 4è stade, dont 12 portant des œufs de *Winthemia* (8,2 %).

149 chenilles du 5è stade, dont 37 parasitées (25 %).

Juillet 1969

471 chrysalides, dont 253 parasitées (53,7 %), 19 tachinaires ont été aperçues.

Octobre 1969

2 chenilles du 5è stade, dont 1 parasitée,

3 chrysalides, dont 1 parasitée,

11 tachinaires ont été aperçues.

— En avril, 8,8 % des populations d'œufs sont parasités par *Ooencyrtus* sp. et 10,4 % mangés par les larves de chrysopes ; on ne trouve pas de chenilles du 5è stade et de chrysalides parce que les guêpes *Polistes* maintiennent encore efficacement les populations de chenilles. *Polistes* disparaît en juillet (hibernation).

— En juin et juillet, le taux de parasitisme des chenilles par *Winthemia* augmente, comme en 1966 ou 1967, et, en octobre, les populations d'*Othreis* ont presque disparu.

— En novembre, sur 1 097 érythrinae-“peupliers” examinées jusqu’à une hauteur de 2 m 50, ont seulement été trouvés 8 œufs d'*Othreis*, une chenille d'*Othreis* parasitée par *Winthemia* et une chrysalide non parasitée.

Conclusions

En année normale, *W. caledoniae* joue, sur la presqu’île de Nouméa, un rôle important dans la réduction des populations d'*Othreis* ; les facteurs de réduction, qui limitent “en brousse” les chenilles des premiers stades, sont moins efficaces dans ce milieu urbain particulier de ville-jardin et le rôle de la tachinaire est ainsi facilement mis en évidence sur des populations de chenilles du 5ème stade et de chrysalides qui restent élevées. Cependant, il est sûr que ce rôle est aussi important “en brousse”, sur des populations de chrysalides à densité beaucoup plus faible (du fait de la grande “dilution” du ravageur sur des surfaces très étendues, écologiquement homogènes), et de l’immense masse végétale constituée par toutes les érythrinae. Enfin, la presqu’île de Nouméa étant relativement isolée des zones à érythrinae, il semble bien qu’en début de gradation les populations urbaines d'*Othreis* proviennent de papillons migrant de ces zones vers la ville et que par la suite les générations — filles ne reçoivent plus de nouveaux apports de l’extérieur et sont progressivement réduites par le complexe antagoniste présent, en particulier et surtout par *W. caledoniae*.

Sur le plan théorique, on peut ajouter que cette mouche est incapable d’enrayer les pullulations de son hôte, lorsque celles-ci se déclenchent brutalement en mars-avril. Cependant, au fur et à mesure que les pullulations se développent, le taux de parasitisme augmente, et il continue à augmenter même lorsque les populations de l’hôte déclinent, si bien que dans ce milieu “fermé” et isolé constitué par le milieu urbain de la presqu’île de Nouméa, le parasitisme aboutit bien à la presque extinction de son hôte, les rapports de populations devenant de plus en plus à l’avantage du parasite ; ce fait est corroboré par le grand nombre de mouches observées en octobre sur seulement 3 stations. Ensuite, si elles ne migrent pas ou ne trouvent pas d’hôtes secondaires, bien improbables, les populations de tachinaires doivent diminuer brutalement faute d’hôtes. Dans ce cas particulier le modèle théorique d’Howard et Fiske est donc vérifié (in. Smith, 1935).

6.3. Le prédatismo des chenilles d'*Othreis fullonia* par *Polistes olivaceus* et les oiseaux

Il est impossible de distinguer avec certitude la mortalité attribuable à chacun de ces deux prédatismes, aussi est-il préférable d’exposer les faits observés dans un même paragraphe.

Voute (1943) le premier faisait remarquer, à propos d'observations effectuées par Schneider (1939) à Sumatra en milieu tropical, que la valeur absolue de certains facteurs de réduction peut être fortement transformée par l'influence de la densité de la population du ravageur. C'est ce que nous avons également observé en Nouvelle-Calédonie avec *Polistes olivaceus* et les oiseaux prédateurs des chenilles d'*Othreis fullonia*. On peut supposer que ces prédateurs mangent plus, lorsqu'ils ne rencontrent aucune difficulté à trouver des proies qui abondent, que lorsque les chenilles sont rares et difficiles à découvrir ; mais d'autres phénomènes entrent aussi en jeu.

Définir l'efficacité d'un prédateur a toujours été une tâche délicate. Un prédateur efficace pourrait être celui dont le taux de multiplication est très élevé et dont chaque individu détruit un grand nombre de proies, mais sans qu'il soit trop spécifique dans un milieu écologique trop simple, sous peine de se supprimer lui-même. C'est ce que l'on observe avec des acariens prédateurs utilisés en serre.

Si l'on se réfère aux concepts classiques de la réponse d'un prédateur disposant d'une population donnée de proies (Holling, 1959, 1961), on retrouve ici une réponse numérique évidente : les populations de guêpes ont augmenté en 1969 dans une proportion importante, du fait de la grande quantité de nourriture dont elles ont disposé à la suite des pullulations de diverses espèces de chenilles, dont *Othreis*. Leur taux de reproduction effectif a pu augmenter avec l'augmentation de la densité des proies et leur effet sur ces dernières est ainsi fonction de cette même densité. L'augmentation du taux de reproduction effectif est soupçonnée, mais n'a pu être vérifiée. C'est la réponse reproductive. Cependant, une réponse fonctionnelle (Holling, 1959) entre ici en jeu, si des concentrations localisées de proies sont plus attaquées que des proies dispersées. A notre avis, c'est un cas intermédiaire, lorsque la population-proie augmente.

Varley et Gradwell (1947 ; 1963) remarquent à juste titre que la réponse numérique et la réponse fonctionnelle affectent la proie comme un facteur de mortalité différé fonction de sa propre densité. A ce niveau, il faut alors faire intervenir la réponse aggregative des prédateurs, comme Redshaw (1972) l'a également signalé en Australie au sujet de *Stethorus* sp. (*Coccinellidae*), un prédateur de l'acarien *Tetranychus urticae*, ou avec certains oiseaux prédateurs de phasmes dans les forêts d'eucalyptus.

En effet, devant un grand nombre de proies, nos prédateurs de chenilles d'*Othreis* présentent un comportement de groupe qui les fait s'assembler, en concentrations importantes pour les guêpes et par bandes pour les oiseaux, alors qu'habituellement on ne les trouve qu'isolés, par couples ou par groupes de 4 à 5 individus en ce qui concerne le merle des Moluques (*Acridotheres tristis*) ; ce sont alors de véritables vols d'oiseaux ou de guêpes que l'on peut observer sur des surfaces réduites en train de manger ou de simplement détruire les populations de chenilles. Se trouvant en infériorité numérique le prédateur réagit ainsi selon un comportement d'aggrégation, comme pour compenser localement, là où il se déplace, son infériorité numérique ; de plus, lorsqu'il est

rassasié, il devrait normalement s'arrêter de tuer les chenilles ; au contraire il continue à les tuer pour les abandonner ensuite au sol. On peut considérer ce comportement particulier du prédateur, mis en présence d'une pléthore de proies, comme également un comportement compensatoire de son infériorité numérique par rapport à la densité de la proie. Voute (1943) a noté ce fait, lorsqu'il cite des prédateurs tuant leurs proies *ad libitum*, en nombre beaucoup plus élevé que ce qu'ils peuvent manger.

En Nouvelle-Calédonie, le merle des Moluques forme ainsi, lors des pullulations de chenilles d'*Othreis fullonia*, des vols importants et inhabituels, qui se déplacent de biotopes en biotopes riches en érythrines et par suite en chenilles ; de même, les guêpes sont souvent concentrées sur quelques arbres d'un même peuplement d'érythrines, un jour donné, et passent sur des arbres voisins, le lendemain, lorsque les arbres précédents ont complètement été débarrassés de leurs chenilles. Saisir un facteur de mortalité si fugace, mais très efficace, devient ainsi délicat.

En début de pullulations, lorsque celles-ci débutent par taches localisées, les prédateurs arrivent ainsi à contenir la "pression" biologique de la pullulation ; mais, lorsque cette pression continue à augmenter, les populations de prédateurs sont débordées et les "poches" de pullulations de chenilles confluent ; la densité du phytophage devient alors uniforme, les chenilles défeuillent complètement les arbres et beaucoup se transforment ensuite en chrysalides ; l'équilibre est définitivement rompu.

Dans des conditions évoluant continuellement, la réponse fonctionnelle, représentée par le nombre de proies détruites par un prédateur donné, devient plus complexe, car elle dépend de la densité fluctuante de la proie et du comportement du prédateur devant cette densité. En début de pullulation, les prédateurs sont donc nourris à satiété et puisque, localement, le contrôle biologique est complet et atteint très rapidement, sans que l'on puisse invoquer la réponse numérique ou reproductive pour expliquer cette vitesse, le prédateur répond au grand nombre de proies disponibles par les comportements particuliers décrits plus haut et dont la résultante est un nombre de proies détruites plus grand que celui qui lui permettraient sa multiplication et sa capacité d'absorption. Le prédateur est ainsi capable, en certaines circonstances, de modifier instantanément son taux intrinsèque de prédation, en particulier lorsque se trouve mis à sa disposition, brutalement dans le milieu, une densité surabondante de proies. De tels comportements sont difficiles à mettre en équation.

Quant aux divers oiseaux prédateurs, signalés dans les chapitres précédents, il est très difficile de chiffrer leur action. La méthode employée par Buckner et Turnock (1965), c'est-à-dire l'analyse des contenus stomacaux d'individus tués, est assez délicate à mettre en pratique, pour diverses raisons. D'autre part, l'analyse d'un contenu stomacal donne un renseignement qualificatif ; pour rapporter quantitativement cette analyse au prédatisme qui s'exerce sur une région donnée, il faut connaître la densité et la distribution des espèces d'oiseaux, d'où un programme particulier. En outre, on n'est

pas sûr de pouvoir extrapoler valablement ces indications, car la réponse aggrégative des oiseaux et la réponse de destruction "ad libitum" des proies (terme de Voute) peuvent être difficilement chiffrées, à moins de rechercher sous les arbres le nombre de cadavres de chenilles abandonnés au sol par les oiseaux (mêlés aux guêpes) et de rapporter ces chiffres aux populations de prédateurs estimées dans les arbres au même moment.

Buckner a mis en évidence que le pourcentage de mortalité attribuable aux oiseaux, donc l'importance de ce prédatismo, est plus grand lorsque la proie se trouve en faibles densités que lorsqu'elle se trouve en fortes densités. Cela est sans doute vrai si l'on considère la "fauvette" calédonienne (*Megalurulus mariei*) et le rhipidure tacheté (*Rhipidura spilodera verreauxi*), que l'on voit souvent voler autour des haies de "peupliers" lorsque les populations d'*Othreis* sont au plus bas. Ces oiseaux sont manifestement à la recherche d'insectes divers ; quelques chenilles d'*Othreis* détruites dans ces conditions représentent sûrement un fort pourcentage de la mortalité du ravageur, car ce prédatismo agit sur des populations résiduelles et faibles (comme le parasitisme attribué dans ces mêmes circonstances au parasitisme de la tachinaire *Winthemia*). Cependant, le merle des Moluques, ou les divers *Zosterops* ("lunettes"), et même le moineau commun, ne sont jamais observés dans ces conditions, ou très rarement. Sans doute qu'à ce moment ces espèces trouvent ailleurs une nourriture (qui peut être constituée de fruits) plus abondante et plus facile à exploiter. Inversement, lorsque les chenilles pullulent, la fauvette ou le "lève-queue" ne sont pas plus communs dans les haies d'érythrina et ne présentent pas les réponses décrites plus haut.

Par contre, on observe alors des bandes de merles des Moluques en concentrations sur les pullulations de chenilles d'*Othreis*, comme les *Zosterops* ou les moineaux sur celles d'*Achaea janata*. Dans ces conditions, ces oiseaux sont à l'origine d'un pourcentage de mortalité beaucoup plus important que lorsque leur proie est rare, et même en certains cas, la mortalité de la proie est totale.

Exemples d'observations effectuées au moment de l'installation des pullulations d'Othreis, rendant compte de l'intensité du prédatismo des guêpes Polistes et des merles des Moluques.

Sur une grosse érythrine-"piquant" du biotope 20, deux branches basses ont été choisies pour notre étude pluriannuelle ; le nombre des folioles échantillonnées a varié, selon la saison, de 500 à 3 700. Le 6 mars 1969, 82 œufs d'*Othreis* ont été relevés sur les 1 090 folioles de ces deux branches, mais aucune chenille ; par contre sur 23 branches basses voisines du même "piquant", et sur celles de 5 autres "piquants" du même biotope, nous avons observé d'intenses pullulations de chenilles, soit :

Chenilles du 2e stade	: en très grand nombre
Chenilles du 3e stade	: 195
Chenilles du 4e stade	: 140
Chenilles du 5e stade	: 113
Chrysalide	: 1

En même temps, 50 ooplaques étaient relevées ; sur seulement deux branches basses, où les concentrations nous ont semblé les plus fortes, nous avons relevé :

- 61 et 58 chenilles du 3^e stade
- 32 et 41 chenilles du 4^e stade
- 25 et 39 chenilles du 5^e stade

Ces concentrations, exceptionnelles et localisées, sont dues au comportement des chenilles qui se laissent tomber soit au bout d'un fil pour les deux premiers stades, soit librement pour les derniers stades, lorsqu'un prédateur les attaque. Toutes ces chenilles présentaient une livrée sombre (phase grégaire) ; quelques guêpes volaient dans les arbres, mais aucun oiseau n'a été remarqué. Nous sommes revenus sur les lieux le 13 mars, soit 7 jours plus tard, pour constater qu'il ne restait plus sur les 23 branches échantillonnées que :

- 2 chenilles du 2^e stade
- 1 chenilles du 3^e stade
- 2 chenilles du 4^e stade
- aucune chenille du 5^e stade
- 2 chrysalides vivantes (non parasitées)
- 2 chrysalides vidées.

Cette action prédatrice très importante est à attribuer aux guêpes *Polistes*, que nous avons longuement observées trois jours plus tôt sur un peuplement de "piquants" du biotope 18, voisin du biotope 20 ; le temps était orageux. Elles faisaient un carnage de chenilles, comme il a été précédemment décrit : de nombreuses chenilles pendaient au bout de leur fil, soit blessées, soit indemnes ; beaucoup, plus âgées, erraient au sol à la recherche de nourriture et de nombreux cadavres jonchaient le sol. Les feuilles des érythrinées-"peupliers" échantillonnées, et constituant la haie du biotope 18, montraient de nombreux indices de prises de nourriture de chenilles âgées : seulement une chenille du 3^e stade a été trouvée, mais aucune chenille des 4^e et 5^e stades.

Le 12 mars 1969 nous avons observé les mêmes phénomènes aux biotopes 15 et 16, situés dans le défilé ; les populations de chenilles étaient constituées surtout de chenilles des 3^e et 4^e stades, la génération de pullulation étant bien individualisée. Le surlendemain, ces pullulations avaient disparu, réduites par *Polistes olivaceus*, seule au biotope 16 et associée au merle des molusques au biotope 15. Par contre, dans les biotopes de plaine proches de La Foa (N° 21 à 24) le prédatisme était surtout le fait de vols importants de merles des Moluques. Le soir, cet oiseau s'assemblait en dortoirs bruyants, surtout dans les touffes de bambous.

Deux semaines plus tard, à la fin du mois de mars, nous constatons des pontes importantes en ooplaques dans tous les biotopes, et le début de la défeuillaison des "piquants" dans la plaine de La Foa, malgré les vols de merles sillonnant la plaine.

Le 15 avril, les "piquants" de La Foa étaient entièrement défeuillés et les chenilles erraient par milliers parmi les herbes poussant sous les arbres. Le

front d'attaque des chenilles était très net : il passait au niveau du premier pont situé sur la route territoriale, après La Foa, avant la rivière Fonwhary (voir la carte (6)). D'un côté, les arbres étaient complètement privés de leurs feuilles, de l'autre ils avaient conservé leur frondaison, sinon intacte, du moins encore importante. On pouvait "lire" sur les branches des érythrines, dont les feuilles étaient mangées à partir du sommet des branches (où se trouvent surtout les jeunes feuilles), le moment où l'attaque des chenilles avait été stoppée brutalement par les prédateurs.

Nous avons pu observer, au biotope N° 21, une haie de grands "peupliers" située à proximité du front de défeuillaison totale, *complètement défeuillée dans sa moitié inférieure*, mais non dans sa partie supérieure. Ce fait indique que d'importantes populations de chenilles se sont nourries des feuilles de la moitié inférieure des arbres, en même temps qu'elles descendaient le long de la frondaison sous les attaques des prédateurs ; elles ont été anéanties, mais ont eu le temps de manger toutes les feuilles disponibles. L'arrêt des pullulations, à ce niveau de la plaine, est à attribuer aux guêpes *Polistes*, plus actives et nombreuses dans les biotopes de plaine proches de la montagne et ayant en général moins souffert en ces lieux de la sécheresse et des feux de brousse.

Le 16 avril, au biotope 20, soit un mois après l'observation de la première génération de pullulation, nous notions une seconde génération de pullulation très bien individualisée autour du 4^e stade. Ainsi, sur deux branches basses, dont la frondaison fut évaluée à 10 000 folioles, nous décomptions :

0	chenille	du 1 ^{er} stade
3	chenilles	du 2 ^e stade
92	"	du 3 ^e stade
137	"	du 4 ^e stade
26	"	du 5 ^e stade
0	chrysalide.	

Ces observations, et d'autres analogues, ont été utilisées dans la déduction à posteriori du schéma de pullulation, comme il est décrit par la suite.

Le prédatisme efficace des guêpes du genre *Polistes* a été signalé, pour de nombreuses espèces, par Clausen (1940), en particulier aux Antilles, et par Kennard (1965) en Guyane britannique cette fois, sur les chenilles de *Mocis latipes* Gn., un ravageur du riz et du maïs. De même Comstock (1966) observe *Polistes macaensis* Fabr. dévorant en grand nombre les chenilles de *Badamia exclamationis* Fabr. (*Hesperidae*), un ravageur du badamier (*Terminalia cattapa* L., Combrétacées) sur l'île de Tutuila (Samoa américaines). Nous avons également observé ce fait sur la même île. Cette guêpe ouvre sans difficulté la loge de protection construite par la chenille et en dévore le contenu.

Quant aux oiseaux, de nombreux auteurs se sont intéressés à cette forme de prédatisme ; Pitman (1930) particulièrement signale que, lors de fortes pullulations d'*Achaea catocaloides* en Ouganda, les oiseaux mangeaient les chenilles "jusqu'à en être gorgés".

7. ETUDE COMPARATIVE DES ANNEES 1968, 1969 ET 1970 RAPPORTEE A L'EPOQUE DU DECLenchement DES PULLULATIONS

La notion de pourcentage de mortalité a longuement été discutée par Thompson (1928, 1939) — qui le premier a mis l'accent sur les mortalités "apparente" et "réelle" — puis par Nicholson (1933), Bodenheimer (1938), Bess (1945), Varley (1947) et enfin Morris (1957). Nous ne reviendrons pas sur ces notions longuement développées et clarifiées par ce dernier auteur.

7.1. Comparaisons portant sur les populations globales de l'ensemble des trois zones étudiées (montagne, défilé, plaine)

L'année 1968 fut une année moyenne, l'année 1969 fut catastrophique, tandis qu'en 1970 des débuts de pullulations de chenilles d'*Othreis* ont été observées, mais sans commune mesure avec l'année précédente. Comme on l'a vu, la période critique initiatrice des pullulations d'*Othreis* se situe à un moment variable, durant la période février-avril, les conditions climatiques des mois précédents ayant induit une rupture d'équilibre dans le complexe biologique d'*Othreis*.

Ont été réunis, sous forme d'un premier tableau, les chiffres bruts des populations d'œufs, de chenilles et de chrysalides, relevées à chacun des échantillonnages effectués, durant cette période, dans toute la région étudiée.

D'autre part, si l'on affecte le nombre 1 à chacune des populations d'œufs, de larves et de chrysalides d'*Othreis* relevées au début de l'année moyenne 1968 (de mars à mai), on obtient des unités de base comparatives, et l'on peut dresser un second tableau donnant des valeurs relatives de mortalité, calculées sur les chenilles du 1^{er} stade par rapport aux œufs frais, et les pourcentages de mortalité des stades 2 à 4, et du stade 5 et chrysalides non parasités, par rapport aux chenilles du 1^{er} stade. Ces couples de valeurs ont été reportés sur deux graphiques et donnent une idée, d'abord de l'explosion démographique qui se produit en année de pullulation par rapport à une année moyenne, puis des interactions décelables entre les populations relatives et les pourcentages de parasitisme ou de prédation des œufs, comme entre les populations relatives de chenilles et leurs pourcentages de mortalité.

En ce qui concerne les œufs mycosés et mangés par les fourmis, l'année 1969 a été comparée à l'année 1970, car ces catégories d'œufs étaient inexistantes en 1968. De toute façon, ces pourcentages sont souvent très faibles et ils n'ont pas été reportés sur les graphiques.

En outre, les périodes de début d'année comparées ne sont pas exactement les mêmes d'une année sur l'autre : ainsi, mi-mars de 1968, début mars de 1969 et début février de 1970 sont phénologiquement comparables, si l'on considère les fluctuations des populations.

TABLEAU 35 — Déclenchement des pullulations
 Comparaison des années 1968-1969-1970 dans l'ensemble des trois zones

1968	F ⁺	P	vidés	my.	ma.	Sommes	CH ¹	CH ²	CH ³	CH ⁴	CH ⁵	CHRY5	CH ⁵ + CHRY5 NP
mi-mars	256	70	62	0	0	388	47	52	10	2	4 NP	1,NP	5
mi-avril	214	135	30	0	0	379	17	22	11	4	5, 4P (3)*	1	2
mi-mai	190	172	100	13	0	475	21	15	5	2	3,1P	0	2
Totaux	660	377	192	13	0	1 242	85	89	26	8	12	2	9
1969													
début mars	1 067	662	66	37	15	1 847	120	142	17	4	1	0	1
fin mars- début avril	12 363	2 234	144	65	80	14 886	296	267	51	31	9, 4P(2)	5	10
début mai	3 566	5 076	526	461	112	9 741	223	25	14	1	2	9,2P	9
Totaux	16 996	7 972	736	563	207	26 474	639	434	82	36	12	14	20
1970													
début février	300	343	85	4	20	752	5	3	2	1	1	1	2
fin février	1 541	419	164	20	10	2 154	31	28	24	3	1	2	3
fin mars	497	1 951	656	118	262	2 484	30	7	4	1	0	0	0
Totaux	2 338	2 713	905	142	292	6 390	66	38	30	5	2	3	5

+ F : œufs frais ; P = œufs parasités ; my = œufs mycosés ; ma = œufs mangés par les fourmis.

NP : chenilles du 5^e stade ou chrysalides *non* parasitées par *Winthemia*.

P : chenilles du 5^e stade ou chrysalides parasitées par *Winthemia*.

* 5,4P (3) signifie : 5 chenilles du 5^e stade, dont 4 parasitées par *W. caledoniae*, et parmi celles-ci 3 ont été trouvées en montagne.

TABLEAU 36 – Comparaison, par rapport à 1968, des populations totales d'œufs, des populations totales de chenilles et des pourcentages de mortalité correspondants des années 1969 et 1970

1968	Frais	Par.	Vidés	My.	Ma.	Sommes	CH ¹ et % mortalité /œufs frais	CH ² + CH ³ + CH ⁴ et % mortalité/CH ¹	CH ⁵	CHRY5	CH ⁵ + CHRY5. NP et % de mortalité/CH ¹
mi-mars	1 66 %	1 18 %	1 16 %	0	0	1	1 81,7 %	1 95,7 %	1	1	1 90,4 %
mi-avril	1 56,5 %	1 35,6 %	1 7,9 %	0	0	1	1 92,1 %	1 76,5 %	1	1	1 88,2 %
mi-mai	1 40 %	1 36,2 %	1 21,1 %	1 2,7 %	0	1	1 88,9 %	1 90,5 %	1	1	1 90,5 %
Totaux	1 53,1 %	1 30,4 %	1 15,5 %	1 1,0 %	0	1	1 87,1 %	1 90,6 %	1	1	1 89,4 %
1969											
début mars	4,2 57,8 %	9,5 35,8 %	1,06 3,6 %	9,2 2,0 %	0,7 0,8 %	4,8	2,6 88,8 %	2,6 + 96,6 %	0,25 +	0	0,2 99,2 %
fin mars début avril	57,8 83,0 %	16,5 15,0 %	4,8 1,0 %	3,3 0,4 %	8 0,5 %	39,3	17,4 97,7 %	9,4 + 89,5 %	1,08	5	5 96,6 %
début mai	18,8 36,6 %	29,5 52,1 %	5,2 5,4 %	3,9 4,7 %	0,4 1,1 %	20,5	10,6 93,8 %	1,8 99,6 %	0,7	9	4,5 96,0 %
Totaux	28,3 64,2 %	21,1 30,1 %	4 2,8 %	4 2,1 %	0,7 0,8 %	21,3	7,5 96,2 %	4,5 94,4 %	1	7	2,2 96,9 %
1970											
début février	1,2 39,9 %	4,9 45,6 %	1,4 11,3 %	1 0,5 %	1 2,7 %	1,9	0,1 98,3 %	0,01 80,0 %	0,25	1	0,4 60,0 %
fin février	7,2 71,5 %	3,1 19,5 %	5,5 7,6 %	1 0,9 %	1 0,5 %	5,7	1,8 98,0 %	1,5 90,3 %	0,2	2	1,5 90,3 %
fin mars	2,6 14,3 %	11,3 56,0 %	6,6 18,8 %	9,1 3,4 %	1 7,5 %	5,2	1,4 94,0 %	0,5 96,7 %	0	0	0 100 %
Totaux	3,5 36,6 %	7,2 42,5 %	4,7 14,2 %	1 2,2 %	1 4,6 %	5,1	0,8 97,2 %	0,6 92,4 %	0	1,5	0,6 92,4 %

Populations / 1968

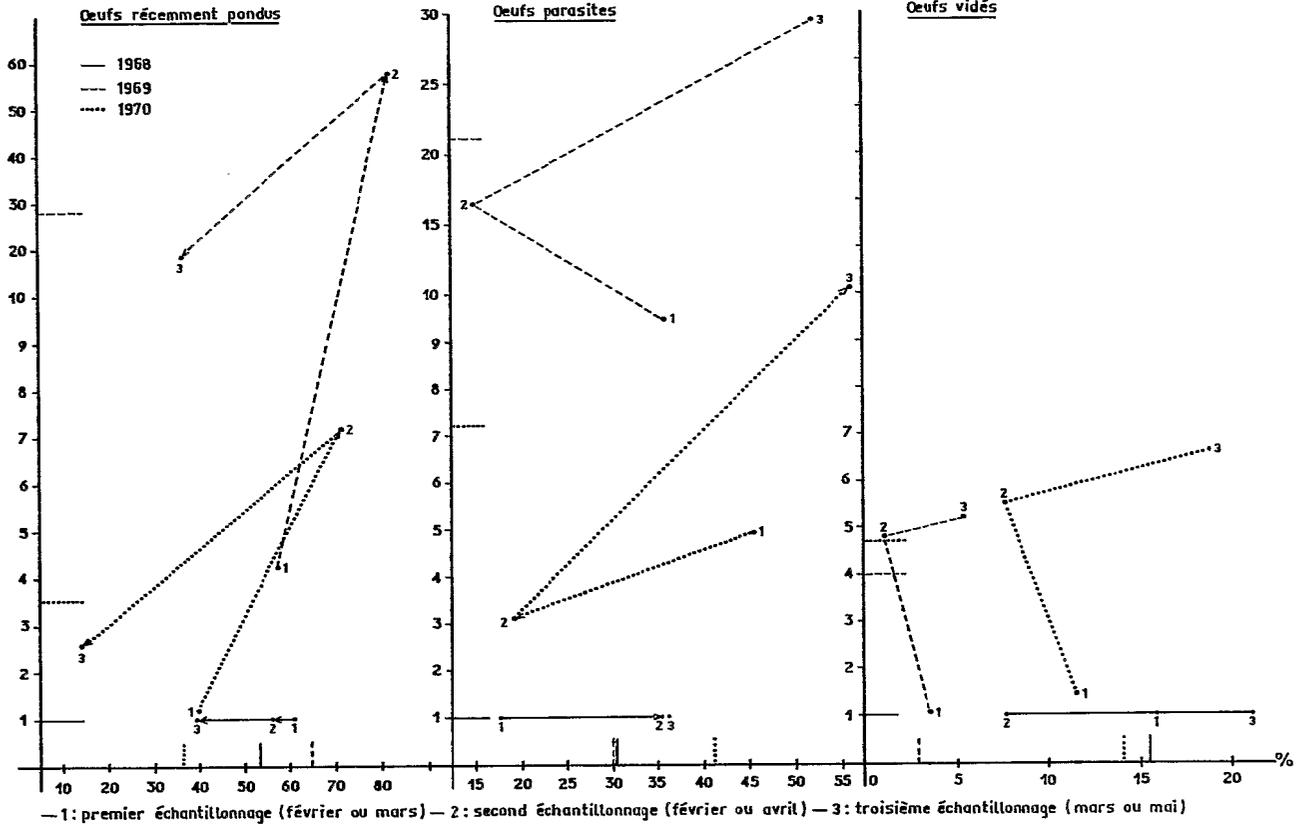


Fig. 27. — Comparaison des années 1969 et 1970 par rapport à 1968 sur trois dénombrements de début d'année : les œufs.

Oeufs récemment pondus, parasités et vidés

Les unités de base étant les populations absolues d'œufs constatées au moment des trois échantillonnages de 1968, il apparaît qu'en 1968 les pourcentages d'œufs frais diminuent au profit surtout des œufs parasités tout d'abord, puis des œufs vidés par les prédateurs (3ème dénombrement).

En 1969, dès le premier échantillonnage, les populations d'œufs fraîchement pondus sont quatre fois plus importantes qu'en 1968 ; au second dénombrement, leur densité est près de 60 fois plus forte, tandis qu'au troisième elle se maintient encore au niveau 20. On note la même fluctuation en 1970, avec des populations relatives plus faibles (1,2– 7,2 et 2,6). La forme commune de ces variations est à comparer à celle, commune encore, qui affecte les variations des œufs parasités. Alors qu'en année moyenne le pourcentage de parasitisme des œufs croît, on assiste en 1969 à un phénomène inverse : le pourcentage de parasitisme décroît tout d'abord de 35 à 15 %, alors que la population relative passe de 9,5 à 17, puis croît brutalement (aussi bien en 1970 qu'en 1969) jusqu'à des valeurs voisines de 50-55 % ; les populations croissent également. En 1970, la première phase (1-2) est particulière, le pourcentage de parasitisme décroissant en même temps que la population relative.

Quant aux œufs vidés par les prédateurs (punaises et chrysopes) on observe une similitude remarquable sur les trois années, l'action des prédateurs se faisant sentir toujours avec un certain retard sur la croissance des populations : leurs nombres relatifs par rapport à 1968 croissant continuellement, leurs pourcentages (dans la population d'œufs totale) diminuent d'abord, puis croissent fortement. En 1969, malgré de très importantes populations d'œufs, ce pourcentage n'a pas dépassé 5 % ; par contre, en 1970, l'action des prédateurs a été beaucoup plus importante (11 % , 7,5 % , 19 %), malgré des populations d'œufs plus faibles.

Conclusions

On constate que lorsque les populations d'œufs fraîchement pondus croissent brutalement, lors d'une pullulation (point 1 à 2 de 1969), les parts prises par les parasites, comme par les prédateurs sur ces populations diminuent, même si les nombres absolus d'œufs parasités et prédatés croissent fortement (points 1 à 2 de 1969). Par la suite, ces dernières populations continuent à croître lentement et les pourcentages de parasitisme et de prédatisme augmentent aussi jusqu'à des valeurs respectives de 50-55 % (1969 et 1970) pour les œufs parasités, et 5 % (1969) et 20 % (1970) pour les œufs vidés par les prédateurs. Pendant ce temps, les œufs frais diminuent normalement en nombre et en pourcentage (points 3).

Chenilles et chrysalides

En 1969, on observe, en ce qui concerne les chenilles du 1er stade, des fluctuations analogues à celles observées précédemment chez les œufs frais,

et dans le même sens qu'en année moyenne (1968) : plus la population des chenilles est importante plus leur mortalité est forte (du point 1 au point 2), mais si leur nombre diminue leur mortalité diminue aussi (du point 2 au point 3).

D'autre part, les populations de chenilles des 2ème au 4ème stade sont, lors des pullulations de 1969, multipliées par 9 et celles des chenilles du 5ème stade et des chrysalides multipliées par 5 (par rapport à 1968). Les pourcentages de mortalité pour ces deux groupes vont dans le même sens : *lorsque les populations relatives croissent, la mortalité décroît plus ou moins fortement* (passage du point 1 au point 2) ; mais par la suite, pour les chenilles des 2ème au 4ème stade, lorsque la population décroît, la mortalité croît, comme en année normale et comme cela se produira aussi en 1970 (passage du point 2 au point 3). Il n'est pas possible de conclure sur ce dernier point, pour les chenilles du 5ème stade et les chrysalides non parasitées, les valeurs concernées étant trop voisines (de 5 à 4,5 et de 96,6 à 96,0 % en 1969 et la mortalité variant entre 88,2 % et 90,5 % en 1968).

Si l'année 1970 peut d'abord sembler comparable, à un degré moindre, à 1969 (si l'on considère les fortes populations d'œufs), il s'est ensuite produit sur les stades larvaires une réduction importante qui a ramené les populations de chenilles, de chrysalides (et ensuite de papillons, liées aux dégâts peu importants dans les vergers) à des valeurs moyennes et même inférieures à celles de l'année de référence. Il faut d'abord attribuer cela à l'action d'*Ooencyrtus* sp. (dont le taux de parasitisme atteint 55 %), à l'action des prédateurs d'œufs (taux de prédation de 20 %), mais aussi et surtout à une mortalité particulière des chenilles du 1er stade. Cette mortalité est forte dès le premier dénombrement (point 1 supérieur à 98 %, sur une population très faible de chenilles). Par la suite, elle diminuera, alors que les populations relatives remonteront. Par contre, sur les stades suivants on constate une similitude remarquable des fluctuations : la mortalité croît toujours, même si les populations croissent d'abord, puis décroissent.

Il est à remarquer que 4 sur 5 des pourcentages de mortalité concernant les stades larvaires d'*Othreis* atteignent des valeurs comprises entre 90 et 99 %.

Conclusions :

Les variations simultanées des populations absolues et des pourcentages de mortalité qui leur sont liés sont identiques en année de pullulation et en année moyenne :

1 - *la mortalité des chenilles du 1er stade croît quand leur nombre croît et décroît quand leur nombre décroît.*

2 - *la mortalité des chenilles des 2èmes au 4ème stade décroît quand leur nombre croît et croît quand leur nombre décroît.*

3 - quant aux chenilles du 5ème stade et aux chrysalides on ne peut conclure (chiffres trop faibles et valeurs trop voisines).

En 1970, les dénombrements d'œufs montrent que les conditions écologiques induisant de nouvelles pullulations, sans doute moins catastrophiques qu'en 1969, avaient été réunies durant les mois précédant les pontes (comme on le verra par ailleurs) ; mais les facteurs de mortalité, qui ont ensuite réagi d'une façon tout à fait différente que précédemment sur les populations de chenilles, ont fait que l'année 1970 est tout à fait comparable à une année moyenne. Il faut imputer ce phénomène au prédatisme important des populations de la guêpe *Polistes* sur les stades larvaires d'*Othreis*. En 1970, les populations de guêpes se sont trouvées présentes dans le milieu très précocement (ce fut tardivement en 1969, peut-être à cause de la sécheresse, à laquelle s'est ajoutée l'action des feux de brousse). En 1970, les guêpes sont issues de nombreuses fondatrices ayant succédé aux fortes populations de guêpes, développées sur les pullulations de chenilles de l'année précédente. Grâce à *Polistes*, il semble donc que deux années successives de pullulations d'*Othreis* restent peu probables, même si, comme en 1970, des conditions climatiques favorables le permettaient.

7.2. Comparaison portant sur les populations observées en montagne et en plaine.

Ont été reportés, sur le tableau 37, certains chiffres de dénombrements obtenus dans les zones 1 (montagne) et 3 (plaine), en 1968, 1969 et 1970, au cours des trois premiers mois de l'année, c'est-à-dire à l'époque où les populations d'*Othreis* sont au plus haut. Sur ces chiffres, nous avons calculé les pourcentages de mortalité survenant d'abord entre l'œuf non parasité et la chenille du 1er stade, puis entre cette chenille et le 5ème stade larvaire joint à la chrysalide, enfin les pourcentages de mortalité totale entre l'œuf non parasité et la chrysalide.

Nous avons utilisé, pour ces calculs, les nombres d'œufs et de chenilles du 1er stade relevés lors d'un même dénombrement, car le développement de l'œuf non parasité est très court ; mais comme le développement du ravageur, de l'œuf à la chrysalide, demande trois semaines au moins, nous avons associé à ces valeurs les nombres de chenilles du 5ème stade et de chrysalides du dénombrement suivant (c'est-à-dire ceux qui se correspondent à peu près sur la durée de la génération théorique).

Il ressort, de l'ensemble du tableau 37, que les pourcentages de mortalité des chenilles du 1er stade sont toujours très élevés, souvent de l'ordre de 90 %. Le pourcentage le plus bas (68,8 %) correspond aux pullulations de chenilles en plaine, en mars-avril 1969, et qui ont provoqué les défeuillaisons des érythrines. Les jeunes feuilles, qui ont poussé sur les arbres à la suite du cyclone Colleen, sont avant tout la cause de cette relativement faible mortalité.

Le pourcentage de mortalité des jeunes chenilles éclosantes, qui doivent trouver des jeunes feuilles d'érythrines pour survivre, est ainsi, en temps normal, le même en montagne qu'en plaine, bien que la densité relative des

TABLEAU 37 — Pourcentages de mortalité

Divers stades et % de mortalité		Nombre d'œufs frais	Chenilles du 1er stade	A ⁺	Chenille du 5ème stade et chrysalides non parasitées	Chenille du 5ème stade et chrysalides parasitées par <i>W. caledoniae</i>	B ⁺	C ⁺	D ⁺	
1968	Zone 1	Janvier	195	8	95,9 %	0	0	100 %	0	100 %
		Février	159	26	83,7 %	5	0	80,77 %	0	96,85 %
		Mars	173	39	77,5 %	1	3	97,44 %	75 %	99,42 %
	Zone 3	Janvier	29	2	93,1 %	0	0	100 %	0	100 %
		Février	23	4	82,6 %	0	0	100 %	0	100 %
		Mars	38	8	78,9 %	0	2	100 %	100 %	100 %
1969	Zone 1	Mars	871	94	89,2 %	3	2	96,81 %	40 %	99,65 %
		Mars-avril	10 241	233	97,72 %	3	2	98,72 %	40 %	99,97 %
		Mai	2 083	130	93,8 %	1	0	92,24 %	0	99,95 %
	Zone 3	Mars	98	9	90,8 %	7	2	22,2 %	28 %	92,85 %
		Mars-avril	128	40	68,8 %	3	0	92,5 %	0	97,85 %
		Mai	209	5	97,6 %	3	0	40,0 %	0	98,56 %
1970	Zone 1	Janvier	100	29	71,0 %	2	0	93,11 %	0	98,00 %
		début février	195	5	97,4 %	3	0	40,0 %	0	98,46 %
		fin février	1 109	16	98,56 %	0	0	100 %	0	100 %
	Zone 3	Janvier	14	2	85,7 %	0	0	100 %	0	100 %
		début février	94	0	100 %	0	0	100 %	0	100 %
		fin février	394	15	96,2 %	0	0	100 %	0	100 %

+ A = pourcentages de mortalité des chenilles du 1er stade

B = pourcentages de mortalité entre les premiers et derniers stades larvaires

C = pourcentages de mortalité sur les chenilles du 5ème stade et les chrysalides, due à *Winthemia caledoniae*

D = pourcentages de mortalité totale entre l'œuf non parasité et la chrysalide.

chenilles soit en plaine beaucoup plus importante qu'en montagne. Ainsi, on observe la même mortalité sur les chenilles du 1er stade issues des 10 241 œufs déposés en mars-avril 1969 en montagne, en pleines pullulations, que sur celles issues des 209 œufs déposés en mai 1969 en plaine, lorsque les pullulations étaient passées. La mortalité des chenilles plus âgées est toujours importante, surtout si la densité de celles-ci est forte. Elle est due aux prédateurs avant tout (oiseaux et guêpes).

Les valeurs les plus faibles concernent les pullulations de chenilles développées en plaine en mars et mai 1969. On retrouve une valeur identique, en montagne, début février 1970, portant sur 5 chenilles du 1er stade seulement. Mises à part ces valeurs exceptionnelles, la mortalité globale des stades larvaires est souvent proche de 100 % en montagne ; elle est probablement normalement totale en plaine. Lorsque cette mortalité totale n'est pas observable en plaine, c'est que des pullulations s'y produisent, comme en 1969, et que cette zone produit des papillons qui migrent vers les vergers.

Le chiffre le plus fort (7 chrysalides) est, en effet, obtenu en plaine en mars 1969. Ce chiffre peut paraître faible en lui-même, mais par rapport aux années moyennes 1968 et 1970, où aucune chrysalide n'a été relevée sur toute la masse foliaire examinée, il est exceptionnel, surtout si l'on considère la masse des érythrinae qui se trouvent en plaine et la très faible quantité relative de la masse foliaire que nous avons pu échantillonner. Pour avoir une idée plus précise des populations de chenilles concernées, nous avons fait des relevés de celles-ci dans les premières "stations de pullulations" — chiffres que nous exposons par ailleurs — en prenant comme unité d'échantillonnage toutes les branches basses des érythrinae d'un biotope donné.

Sur le dernier stade larvaire et les chrysalides, le parasitisme de *W. caledoniae* s'avère très important. Il s'exerce dans cet immense écosystème sur un stade rare, et du fait de nos dénombrements obligatoirement limités, sur des petits nombres. Mais la valeur d'une chenille du 5ème stade et d'une seule chrysalide est beaucoup plus importante, biologiquement, que la valeur statistique d'un seul œuf ou d'une chenille du 1er stade ; on pourrait rapprocher l'importance relative de ces stades à la valeur de la mortalité qui permet de passer du premier au dernier stade. C'est pourquoi le parasite *W. caledoniae*, qui a détruit 3 chrysalides sur 4 en mars 1968 en montagne (ou 2 sur 2 en mars 1968 en plaine), a une très grande importance. Son action en brousse présente ainsi un grand intérêt, s'il est difficile de la mettre en lumière ; la capacité de recherche de l'hôte de la part de cette tachinaire, — qui agit souvent même en faibles populations — est donc très développée. Nous avons précisé cette action dans un milieu plus simple et moins vaste constituée par la zone urbaine de Nouméa.

Enfin, si l'on calcule la mortalité totale entre l'œuf non parasité et la chrysalide, on obtient toujours des valeurs supérieures en montagne à 95 %, le plus souvent proches de 98 % ou 99 %, et en plaine, en année moyenne, toujours de 100 % (1968 et 1970). Lors des pullulations de 1969, cette mortalité totale n'atteint que 92,85 % en mars 1969 en plaine, pour remonter

à 97,85 % en mars-avril et 98,56 % en mai ; ces valeurs sont là encore inférieures à celles que l'on observe au même moment en montagne (entre 99,65 % et 99,97 %). De telles valeurs sont celles avancées par Howard et Fiske, 1911 (in Thompson, 1939), en ce qui concerne *Lymantria dispar*, lorsque les populations de ce ravageur restent stables.

Othreis est donc un insecte ravageur qui est, normalement, parfaitement limité par le complexe biologique qui lui est inféodé ; dans ces conditions, il se reproduit faiblement, mais continuellement en montagne, et très difficilement en plaine. Lorsque dans ce dernier milieu, la pression biologique exercée par le complexe parasitaire se trouve momentanément atténuée, les pullulations de chenilles surviennent en certains biotopes.

Cela se produit quand le pourcentage de mortalité de l'œuf non parasité à la chenille du 1er stade tombe à 70 % environ (soit une chute de 15 % par rapport à la moyenne), celui des stades larvaires suivants jusqu'à la chrysalide à 25 % (soit une chute de 75 % par rapport à la moyenne, qui est 100 % en plaine), et celui de la mortalité totale à 93 % (soit 7 % en-dessous de la normale). Ce sont ces faibles différences de pourcentages qui sont à l'origine des pullulations d'*Othreis*.

Bess (1945), à la suite d'un exemple numérique hypothétique, conclut également à l'importance de petits changements effectuant de hauts niveaux de mortalité, lorsque ceux-ci sont proches de 100 %. En effet, de petites augmentations du pourcentage de mortalité sont relativement plus importantes lorsqu'elles concernent des pourcentages de mortalité élevés. Ce qui signifie qu'une population en survie, qui subit une augmentation du pourcentage de mortalité de 1 % au niveau de 95 % de mortalité sera beaucoup plus affectée que si ce même 1 % s'applique à une mortalité de 50 %. "En d'autres termes, les pourcentages de mortalité possèdent une valeur cumulative, et sont donc intrinsèquement, de valeur inégale, si l'on considère la population survivante, celle qui est potentiellement importante". C'est ce qu'exprime parfaitement Solomon (1955), lorsqu'il considère la série : 99,6 % — 93,75 % — 75 % — 50 % et 29 % de mortalité sur l'ensemble d'une population, où chacune de ces valeurs indique une action réductrice sur la population totale survivante deux fois plus importante que celle de la valeur qui la suit. Ceci s'applique, en théorie, à une croissance (ou décroissance) exponentielle constante ; un phénomène analogue doit survenir, durant un temps court, pendant la pullulation étudiée et au cours de la réduction de celle-ci, soit sur une séquence de générations théoriques affectées au moins des trois premiers pourcentages de mortalité. Les courbes hyperboliques de Morris (1957, p. 62) illustrent ce phénomène.

Quant aux populations du papillon *Othreis*, elles passent en plaine de 0 à 7, puis à 3 lorsque les populations diminuent. Ces variations ont une importance d'autant plus grande sur les populations d'œufs, que la fécondité du ravageur est élevée. Enfin, il est à noter qu'en plaine *W. caledoniae* intervient dès que les chrysalides sont présentes : en mars 1968 (100 % de parasitisme) et en mars 1969 (28 % de parasitisme), ce qui laisse supposer la présence constante dans ces biotopes d'hôtes secondaires pour la tachinaire.

LES GRADATIONS ET LES FLUCTUATIONS DE POPULATION

En année de faibles populations d'Othreis, les dégâts occasionnés par ce ravageur ne dépassent pas 10 % ; par contre, Othreis en pullulation pique les agrumes dans une proportion proche de 100 %.

Le "système de vie" du ravageur, comme défini par CLARK et coll. (1967), est décrit sous la forme d'un tableau synthétique où sont présentés les facteurs favorables au papillon et les facteurs limitants. Chacun de ces groupes est divisé en facteurs endogènes, propres à l'espèce, et en facteurs exogènes propres à son environnement ; ils sont hiérarchisés et confrontés les uns aux autres, lorsqu'ils interfèrent. La multiplication des érythrines par l'homme dans le milieu néo-calédonien, l'individualisation d'une race allotrophiqne d'Othreis fullonia sur ces plantes-hôtes et les déplacements des populations de l'imago sont les facteurs les plus importants, qui permettent, à la suite d'une sécheresse anormalement longue, le développement des pullulations de chenilles. Ensuite, divers facteurs, dont les ennemis naturels, interviennent de façon diverse pour réduire les pullulations.

En Nouvelle-Calédonie, le complexe parasitaire de ce ravageur est très structuré : trois espèces de microhyménoptères parasites, dont surtout Ooencyrtus sp. (Encyrtidae) se développent dans les œufs d'Othreis fullonia, alors qu'un champignon (Fusarium sp.) est parfois observable en certains biotopes. Deux punaises Lygaeidae, les larves d'une chrysope et des fourmis sont d'actifs prédateurs d'œufs. La tachinaire Winthemia caledoniae Mesnil parasite les chenilles du dernier stade.

Au moment des pullulations surtout, la guêpe Polistes olivaceus De Geer (Vespidae), une mante religieuse, une punaise Asopine et divers oiseaux détruisent bon nombre de chenilles et de chrysalides. Est étudiée succinctement la biologie des trois principaux ennemis naturels : Ooencyrtus sp., W. caledoniae et Polistes olivaceus. Les deux premiers sont des insectes endémiques qui se sont ainsi transportés et adaptés sur un hôte introduit.

La gradation de pullulation, observée en Nouvelle-Calédonie en 1969, est ensuite analysée à partir d'un schéma synthétique, puis discutée, le climat (longue sécheresse) déclenchant, selon une réaction en chaîne, tous les processus favorables, jusqu'aux pullulations de noctuelles sur les fruits. Ces conclusions sont vérifiées en 1970 en des "stations-refuges" de pullulation, observées en montagne, et comparées dans les conditions écologiques de la presqu'île de Nouméa et de l'île Lifou. On en déduit une méthode de prédiction des pullulations d'Othreis en Nouvelle-Calédonie, par l'analyse du déficit pluviométrique, au cours d'une "période critique" située en juillet et janvier.

1. OBJET ET INTERET ECONOMIQUE DE LEUR ETUDE

Comme l'indique la figure 20 qui donne les fluctuations des populations d'œufs sur toute la région étudiée et, par suite, celles des papillons piqueurs de fruits, on observe, au cours de l'année moyenne 1968, des populations stables qui se manifestent de janvier à juillet par le dépôt de 400 à 500 œufs sur les érythrinae retenues. Ces populations déclinent ensuite près de 50 fois entre juillet et octobre.

Pour avoir une idée approchée des dégâts commis dans les vergers par ces faibles populations de papillons, nous avons, en 1968, choisi 15 agrumes dans la tribu de Grand Couli et 15 autres dans un verger de la vallée de Sarraméa, sur lesquels nous avons décompté les fruits sains, piqués par *Othreis*, tombés à terre et pourris, parce que attaqués par les chauve-souris ou les pigeons. Il est à noter que la production fruitière de l'année 1968 fut faible, comme le furent les populations d'*Othreis*.

Dans ces dénombrements ont été inclus les fruits récoltés, comme ceux tombés à terre, mais sains. Sur 1699 fruits, nous avons obtenu les pourcentages suivants :

Fruits sains	76,6 %
Fruits piqués par <i>Othreis</i>	5,8 %
Fruits mangés par les "roussettes" et surtout les pigeons.	9,8 %
Fruits pourris à terre	7,8 %

Ce dernier pourcentage représente l'incertitude sur l'ensemble, car nous n'avons pu suivre la récolte au jour le jour ; ainsi, certains fruits tombent au sol parce que trop mûrs, d'autres à la suite de piqûres d'*Othreis*, de coups de bec de pigeons ou de morsures de "roussettes", et pourrissent rapidement. La plus grande part revient cependant aux déprédations par les pigeons. Si l'on considère que les parts respectives des divers facteurs, dans ce pourcentage, sont dans le même rapport que celles constatées sur les arbres, les dégâts de papillons ne peuvent dépasser en année moyenne 10 %, tandis que les pigeons et "roussettes" font alors beaucoup plus de dégâts.

La figure 20 montre qu'au cours d'une année de pullulation, comme 1969, en janvier les populations de noctuelles sont cinq fois plus faibles qu'à la même époque en année de référence ; en effet, seulement une centaine d'œufs ont été recensés dans les 24 biotopes retenus, au lieu de 500 œufs en 1968 ; mais, le mois suivant, ces populations sont multipliées par 20 et, deux mois plus tard, par 150. Le retour à la moyenne s'effectue ensuite progressivement, le niveau moyen n'étant atteint qu'en septembre (soit environ 250 œufs recensés dans les 24 biotopes). Quant aux dégâts sur les fruits, ils sont alors partout proches de 100 %, d'autant plus que les fruits sont piqués alors qu'ils sont encore verts. De plus, en 1969, les productions fruitières furent exceptionnellement importantes, aussi bien les agrumes que les fruits non cultivés, comme les jamelongues et goyaves. Ce fait peut-être lié à la phénologie particulière de la fin de l'année 1968, marquée par une très forte sécheresse, ainsi que nous l'avons

montré dans le document annexe N° 2. Comme les pullulations des papillons ont coïncidé avec une production fruitière importante, les tonnages de fruits piqués et perdus ont été d'autant plus élevés.

Il est à noter qu'en 1970, bien que les populations aient atteint, en mars, une valeur 7 fois égale à celle de l'année de référence, les dégâts d'*Othreis* n'ont pas dépassé 15 %. Peut-être doit-on attribuer cela au fait que la gradation fut régulière de décembre à mars, que les fruits disponibles, en particulier les fruits sauvages, et par suite les agrumes, ont été progressivement exploités, au lieu d'être brutalement surexploités, et que les populations d'*Othreis* se trouvaient dans un état physiologique autre, comme est amené à le supposer, dans des circonstances analogues, Van Der Vecht (1954) chez le ravageur du cocotier *Artona catoxantha* (Hamps).

2. PERIODICITE DES GRADATIONS

En Nouvelle-Calédonie, *Othreis fullonia* présente des gradations cycliques régulières avec dégâts généralisés. Risbec (1942) a signalé une pullulation en 1931 ; durant ces quinze dernières années, trois gradations ont été observées, l'une en 1958 (Cohic, 1958) et deux autres, que nous avons suivies, en 1964 et en 1969. Ainsi, 5 et 4 ans séparent ces trois dernières gradations, soit 54 et 45 générations d'*Othreis*.

Durant chacune des 4 ou 5 années qui séparent deux gradations, on observe une fluctuation régulière des populations du ravageur, durant laquelle la culmination du niveau de population ne dépasse pas le seuil économique des dégâts (évalué à 15 % de la récolte, comme en 1970).

Chaque gradation et chaque fluctuation annuelle de population est plus ou moins régulière, comme l'a montré la comparaison des années 1968, 1969 et 1970, et concerne 9 générations du ravageur : celles-ci se chevauchent, sauf en début de gradation. La progression est d'abord rapide, de janvier à mars, avec l'installation de la saison chaude et l'arrivée des pluies (qui peut être très tardive) ; la culmination est atteinte en mars-avril ; enfin, la régression, lente, se prolonge jusqu'à la fin de la saison sèche, en octobre-novembre.

3. LE "SYSTEME DE VIE" ET LES FACTEURS DE REGULATION DES POPULATIONS

Selon Solomon (1949), "les théories mathématiques sur les interactions de populations, développées par Lokta, Volterra ou Nicholson et Bailey, ont conduit à des conclusions variables, qui sont parfois acceptées comme des faits

biologiques prouvés, la plupart du temps dans des situations très simples. La théorie de Nicholson étant déductive, ses conclusions ne peuvent être acceptées comme des principes biologiques aussi longtemps qu'il n'est pas prouvé qu'ils correspondent bien avec les faits. De la même manière, les vues de Smith (1935) reposent sur des arguments inductifs, tandis que Thompson (1939) s'en tient au juste milieu, en exposant de nombreuses idées générales, mais originales".

Nous retiendrons dans ce qui suit la définition donnée par Solomon du terme "contrôle naturel" : la régulation numérique d'une population naturelle, maintenue entre des limites numériques plus ou moins clairement définissables et dont l'intervalle est souvent très important. Le concept le plus simple et le plus direct concernant les variations de densité des populations est que celles-ci s'accroissent lorsque les conditions sont favorables et qu'elles décroissent lorsque les conditions sont défavorables. Cependant, il est habituel de considérer que les animaux tendent à augmenter en nombre, mais qu'ils sont maintenus en dessous de certaines limites par la résistance de l'environnement (Chapman, 1928, 1931), par leurs propres limitations, la faillite de l'environnement pour satisfaire leurs besoins (Thompson, 1929, 1939), par des facteurs biotiques ou physiques de contrôle (divers auteurs), par la compétition intraspécifique et les ennemis naturels (Nicholson, 1933), ou par les facteurs dépendant de la densité (Smith, 1935).

Cependant, comme l'indique Glen (1953), la connaissance des facteurs qui affectent l'abondance des insectes est le premier souci de l'entomologiste de terrain, et la meilleure méthode pour utiliser un insecte utile ou pour contrôler un ravageur peut rarement être mise au point sans la connaissance des principes qui gouvernent les fluctuations des populations concernées. Il reconnaît qu'une substantielle masse de faits et de philosophie concernant ces principes a été amassée et il s'agit maintenant de clarifier le tout. Et Glen pose aussitôt comme un concept de travail que la nature fonctionne comme un complexe indivisible dans lequel aucune espèce de plante ou d'animal n'existe totalement isolée et où aucun facteur, physique ou biotique, n'agit en complète indépendance. Le concept de l'écosystème en découle (Tansley, 1935 ; Solomon, 1948 ; Elton et Miller, 1954 ; Geier, 1967) ; ce réseau d'interrelations contrôle l'abondance des insectes ; un complexe tout entier contrôle la population et non le facteur individuel : cependant, certains facteurs peuvent avoir une influence prédominante sur une population à un moment et en un lieu donnés.

En général, les facteurs biotiques sont considérés, avant tout, comme dépendant de la densité et les facteurs physiques indépendants de cette densité ; mais des combinaisons variées peuvent se produire, ce qui met en lumière la nature essentiellement dynamique et dépendante de l'écosystème.

Il s'agit maintenant de faire la synthèse des informations qui ont été réunies jusqu'ici. D'abord sur la biologie du ravageur *Othreis fullonia* (chapitre 1), dont les chenilles se développent sur les érythrinae plantées par l'homme et dont les adultes piquent les fruits, ensuite sur l'environnement physique

et biotique (chapitre 2) d'une population élémentaire de ce ravageur. Cette synthèse nous permettra d'établir un système de vie d'*Othreis* selon la définition donnée par Clark et coll. (1967).

Le système de vie d'une espèce donnée, en un lieu donné, est la partie de l'écosystème (Tansley, 1935) qui détermine l'existence, l'abondance et l'évolution d'une population particulière ; c'est donc la population elle-même, plus son environnement effectif. Cet environnement comporte tous les agents externes susceptibles d'agir sur la population, que ce soit l'homme lui-même, les facteurs biotiques et abiotiques classiques ou les autres membres de la population, si l'on considère, avec Andrewartha et Birch (1954), d'abord l'environnement de l'individu, pris isolément, avant de passer à la population elle-même.

Dans le chapitre consacré à la biologie de la noctuelle, nous avons défini les propriétés innées caractéristiques des individus de l'espèce *Othreis fullonia*, propriétés qui conditionnent sa survie et sa multiplication ; ainsi, le taux de fécondité, le développement, la longueur du cycle, le nombre de générations dans l'année, ou divers comportements, de ponte, de prise de nourriture et les déplacements, sont autant de codéterminants, en continuelle interaction, de la population étudiée.

D'un autre côté, les conditions intrinsèques d'existence de l'espèce, fournies par l'environnement effectif, comme le climat en général, étudié au chapitre 2, mais aussi les ressources (érythrine et fruits), ou les actions tamponnées des facteurs favorables ou des facteurs limitants (dont les ennemis naturels), sont aussi des codéterminants de l'abondance de l'espèce *Othreis fullonia*, considérée en tant que population, c'est-à-dire comme l'existence collective d'individus aux propriétés connues. Le résultat des interactions entre les propriétés innées de chaque noctuelle et les propriétés intrinsèques de son environnement engendre une population phénotypique qui persiste et évolue selon les caractéristiques d'un groupe.

Au schéma classique il faut ajouter que, chez *Othreis*, des interactions plus complexes surviennent aussi entre la population elle-même et ses codéterminants. Elles sont observées, d'une part, entre la population et les individus qui la composent, lorsqu'apparaît une phase sombre chez les chenilles en pullulation, liée à une plus grande activité de prise de nourriture et peut-être à des modifications physiologiques ; d'autre part, des interactions sont aussi observées entre l'environnement et la population, lorsque s'instaure une compétition pour la nourriture au niveau des individus en pullulation, qu'ils soient chenilles lorsque les érythrine sont défeuillées, ou papillons lorsque les ressources en fruits sont épuisées. La mortalité générale augmente alors, ou bien les individus produits sont de petite taille, leur fécondité est diminuée et la population se trouve ainsi fortement perturbée ; on peut également ranger sur le même plan l'instauration, dans les îles du Pacifique uniquement, d'une race allotrophiée d'*Othreis fullonia* inféodée aux érythrine.

La synthèse des informations recueillies sur le ravageur *Othreis* peut-être présentée sous la forme d'un tableau, où l'on distinguera, d'une part les facteurs favorables au papillon, d'autre part les facteurs limitants. Chacun

Le "système de vie" d'*Othreis fullonia*

Facteurs favorables		Facteurs limitants	
Exogènes	Endogènes	Exogènes	Endogènes
<ul style="list-style-type: none"> . Multiplication des érythrinés par l'homme ; peuplements <i>homogènes</i>, en plaine surtout. . Fruits sauvages en forêts de montagne (nourriture d'appoint). . Cyclone et pluies après une longue sécheresse (branches cassées, vieilles feuilles emportées, action sur le complexe parasitaire, surtout en plaine). . Forts hygrométrie et température élevée : action sur l'ovogénèse. . Pousse de jeunes feuilles — nourriture chenilles 1er stade — fécondité plus grande des adultes ? . Bonne fructification des fruits cultivés et sauvages . Elevage bovin : dissémination du goyavier . <i>Terastia</i> sp., boré des tiges d'érythrine. . Sensibilité de la pupa de <i>W. caledoniae</i> à la dessiccation . Pousse de jeunes plantules sous les érythrinés . Herbes au pied des érythrinés (abris en saison fraîche). 	<ul style="list-style-type: none"> . Race allotroptique d'<i>Othreis fullonia</i> sur érythrinés. . Déplacements de l'imago entre la montagne et la plaine. . Très forte fécondité et ponte rapide . Développement rapide. . Ponte en <i>ooptiques</i> (diminution de la mortalité des œufs) . Phase sombre des chenilles, plus actives. . Longueur de la vie de l'imago . Résistance de la chrysalide à la dessiccation . Comportement de chute des chenilles face aux prédateurs. . Destruction par les chenilles des œufs de <i>W. caledoniae</i> 	<ul style="list-style-type: none"> . Longue sécheresse : <ul style="list-style-type: none"> — pénurie en eau et fruits cultivés — isolement du ravagour par poches isolées, en montagne (nourriture, abris, hygrométrie) — manque de jeunes pousses (1er stade) — forte évapotranspiration des chenilles du 1er stade, des planidium de <i>Winthemia</i>. . Manque de nourriture (pour les chenilles et les adultes). <ul style="list-style-type: none"> — compétition intraspécifique et défoliation complète des plantes-hôtes. . Concentration des prédateurs (guêpes et oiseaux) sur les pullulations de chenilles = réponse "agrégative" . Le parasite d'œufs <i>Ooencyrtus</i> sp. . La tachinaire <i>W. caledoniae</i> . Peuplements <i>hétérogènes</i> d'érythrinés en montagnes (+ abris) . Biotopes de plaine, secs, exposés. . Les autres parasites d'œufs, les prédateurs d'œufs et d'imagos. . Chute naturelle des feuilles d'érythrinés (Pl. 8, ph. 6) 	<ul style="list-style-type: none"> . Oeufs pondus isolément (mortalités plus fortes) . Ponte sur l'écorce du tronc et des branches (important prédatisme). . Ponte sur des plantes inadéquates . Compétition : <ul style="list-style-type: none"> — faible vitalité des chenilles. — noctuelles naines = fécondité diminuée. . Fragilité de la chenille du 1er stade, à l'éclosion, recherchant sa nourriture de jeunes feuilles.

de ces groupes sera ensuite divisé en facteurs endogènes, propres à l'espèce étudiée, et en facteurs exogènes propres à son environnement. Ces facteurs sont hiérarchisés dans le tableau, les facteurs les plus importants sont indiqués en tête de chaque colonne ; les facteurs sont aussi confrontés les uns aux autres, un grand nombre interférant d'un groupe à l'autre (ces interférences sont figurées par des flèches). Certains points particuliers sont enfin développés succinctement.

Dans la hiérarchie adoptée, nous avons pris comme critère le niveau de la population conditionné par le facteur en cause, ou bien le niveau sur lequel chaque facteur influe ; ainsi, un facteur limitant qui intervient pour réduire une pullulation est différent d'un autre facteur limitant qui maintient habituellement la population à un niveau économiquement acceptable ; tous les deux sont importants, mais à des moments différents de la gradation.

3.1. Fécondité, prises de nourriture et durée de la vie de la femelle d'*Othreis*

Deux jours s'écoulent entre la sortie de la chrysalide et le premier accouplement, ce qui fait qu'une faible partie de la population des noctuelles fe-

melles (7 % environ) est immature. Plusieurs accouplements peuvent se produire durant la vie de la femelle : jusqu'à 3 spermatophores ont été trouvés chez les femelles disséquées ; ainsi, on rencontre peu, dans la nature, de femelles vierges et jamais d'œufs stériles. Durant toute sa vie, évaluée à un mois en moyenne, *Othreis* femelle est capable de produire des œufs ; en fait les dissections ont montré que son stock d'ovogonies est illimité et que son ovogénèse est continue. Toutes les femelles capturées, aux ailes frottées, donc vieilles, portaient encore des œufs prêts à être pondus. Un autre point important, sur un autre plan, est que les prises de nourriture, sans doute nécessaires à l'ovogénèse, restent constantes sur les fruits durant la vie entière de l'adulte.

Lorsque s'amorce la phase descendante d'une gradation de pullulation, outre l'intervention de nombreux autres facteurs qui se manifestent depuis l'environnement, les chenilles entrent en compétition sur des érythres défeuillées, puis ce sont les adultes, sur des fruits devenus rares. Les chenilles affamées donnent naissance à des noctuelles de petite taille dont la fécondité apparaît diminuée d'environ 50 % (dans le rapport des volumes respectifs).

On constate, chaque année, une augmentation des pontes en saison chaude, à l'arrivée des pluies : la température joue un rôle dans l'ovogénèse, comme elle raccourcit le cycle du ravageur ; mais comme ces facteurs coïncident avec la disponibilité d'une nourriture abondante dans l'environnement (nombreuses fructifications), leurs rôles respectifs sur la ponte sont difficiles à différencier.

Enfin, nous n'avons pu mettre en évidence un sex-ratio anormal, même lorsque la population est décroissante, le sex-ratio de 1/2 étant resté constant dans nos captures d'adultes, ou obtenu d'élevages au laboratoire, à partir de lots de chenilles récoltées dans la nature et menées jusqu'au stade adulte.

3.2. Les déplacements de l'imago

Les dénombrements, en trois zones distinctes, ont montré qu'il existe, surtout en année de pullulation, d'importants déplacements des populations d'*Othreis* entre la montagne et la plaine. En Nouvelle-Calédonie, où les distances sont pourtant faibles, ces micromigrations sont essentielles à la survie de l'espèce.

Il est évident qu'un certain brassage de la population élémentaire existe dans la région définie pour cette étude ; ces déplacements simples ont pour objet la recherche des partenaires pour l'accouplement, la recherche des érythres où pondre et des fruits à piquer. Lors de ce brassage, on peut considérer que les accouplements se font au hasard. En conditions normales, le domaine occupé par *Othreis* est assimilable à toute la surface de l'île.

Lorsque des conditions climatiques extrêmes (sécheresse) surviennent, le ravageur est obligé de se cantonner en montagne et son domaine se réduit à des *biotopes* isolés les uns des autres dans les hauts de vallées ; dans chacun de ces milieux privilégiés le brassage devient beaucoup plus faible, car sa sur-

face est réduite comme la densité de la population qui y vit. Ce phénomène de repli de la population en zone restée relativement favorable tend à la conservation de l'espèce.

A l'arrivée des pluies, les faibles populations de noctuelles, restées quelques mois isolées en montagne, migrent vers la plaine, où se trouvent les premiers fruits cultivés, ainsi que les goyaves et les jamelongues. Ces noctuelles s'accouplent et pondent sur les érythrines de plaine. Survient alors un brassage génétique beaucoup plus important qu'auparavant, du fait du croisement entre elles des populations restées longtemps isolées, ce qui est susceptible d'en exalter la vigueur et de favoriser les potentialités génotypiques dynamiques (ooplaques, phases des chenilles, grégarisme).

Se produit alors une dispersion à partir des zones de pullulation (plaines), liée à la recherche des plantes-hôtes et des fruits, puis à la compétition pour ceux-ci. Les fortes populations de noctuelles développées en plaine migrent enfin vers les hauts de vallées pour exploiter toutes les ressources fruitières de l'île. Ces déplacements sont très restreints dans le temps et l'espace : on les observe durant trois générations du ravageur le long d'une île de 50 km de large.

L'écosystème montagnard joue donc le rôle d'un "volant écologique", qui permet au ravageur de traverser des périodes défavorables au maintien de l'équilibre biologique.

3.3. La résistance de la chrysalide à la dessiccation

Comme on l'a vu, la chenille d'*Othreis* forme sa chrysalide dans une loge de feuilles vertes, sur l'arbre. De la sorte, elle bénéficie d'un degré hygrométrique sans doute satisfaisant du fait de l'évapotranspiration continue du végétal vivant.

Puisque le papillon disparaît des plaines en période de sécheresse, nous avons fait l'hypothèse, qu'en plus d'un comportement particulier de l'adulte qui se réfugie alors en montagne, il pouvait se produire en plaine une forte mortalité des chrysalides du fait d'un déficit hygrométrique important. En même temps, les pupes de la Tachinaire *Winthemia caledoniae*, sujettes aux mêmes hygrométries, mais plus sensibles, peuvent être détruites en plus grand nombre. Un processus analogue a été démontré par Hefley (1928) avec *Protoparce quinque maculata* Haworth et son parasite *Winthemia quadripustulata* Fabr., mais pour des hygrométries fortes qui sont contraires à la survie de l'hôte.

Dans ce but, nous avons disposé dans des boîtes en plastique de 1250cc une solution saturée d'un sel en quantité telle que le rapport des volumes solution-atmosphère ambiante soit 1 à 3.

Au-dessus est disposée une grille métallique à mailles fines doublée d'une toile moustiquaire en plastique sur laquelle est déposée une boîte de Petri

contenant des chrysalides jeunes d'*Othreis* ou des pupes de *W. caledoniae* par lots de 10. Chaque boîte est fermée hermétiquement à l'aide de papier gommé. Après quelques heures, un équilibre s'établit entre la vapeur d'eau de l'air de la boîte et la solution saturée. Cette hygrométrie constante est mesurée au moyen de la sonde d'un humiditest Chauvin-Arnould.

Au cours de ces expériences la température extérieure a varié entre 19 et 22°, l'hygrométrie extérieure moyenne étant de 83 %.

Il résulte, comme le montre le tableau suivant, que la pupa de *Winthemia caledoniae* est tuée par une hygrométrie variant entre 54 et 65 % ; à 60-68 % d'hygrométrie relative la durée du développement des pupes survivantes est légèrement augmentée. Headlee (1917) a constaté la même chose chez d'autres insectes, le métabolisme de l'insecte étant diminué.

TABLEAU 38 — Résistance des chrysalides d'*Othreis fullonia* et des pupes de *Winthemia caledoniae* à la dessiccation

Solutions saturées de sel	Hygrométries	Pourcentages d'éclosion <i>Othreis</i>	<i>Winthemia</i>
Sulfate de Potassium	89-95 %	95 %	100 %
Nitrate de sodium	76-80 %	100 %	80 %
Chlorure de sodium	74-78 %	80 %	50 %
Bromure de sodium	60-68 %	100 %	20 %
Nitrate de calcium	54-65 %	90 %	0 %
Chlorure d'aluminium	42-54 %	100 %	0 %
Soude	44-52 %	80 %	0 %
Chlorure de calcium	35-44 %	100 %	0 %

Quant à *Othreis* il éclot encore lorsque l'hygrométrie varie entre 35 et 44 %. Lorsque la chrysalide se trouve, dans la nature, dans une loge de feuilles, les faibles hygrométries des plaines côtières pendant la sécheresse n'influent donc pas sur la survie d'*Othreis*, s'il en est tout différemment pour les pupes de *Winthemia*, qui se forment, de plus, à la surface du sol. De fait on n'observe alors la tachinaire qu'en montagne, et très rarement.

Comme l'a montré Wigglesworth (1945, 1948) la transpiration des pupes et des chrysalides est diminuée par une mince couche cireuse se trouvant en surface de l'épicuticule. Lorsque la température augmente, il se produit, pour une température donnée, une brutale augmentation de la perméabilité à l'eau de la couche de cire. Cette température critique peut donc intervenir dans la nature.

Mais en conditions naturelles, essentiellement très variables d'un biotope à l'autre et d'une situation à l'autre, son action, si elle existe pour des valeurs

inférieures à 32°, serait difficilement déterminée, d'autant plus que la chrysalide d'*Othreis* se trouve protégée contre des températures extrêmes par sa loge de feuilles vertes et la pupe de la tachinaire par la surface du sol.

3.4. Elevage et feux de brousse

Les plaines côtières et de nombreuses vallées de montagne sont vouées à l'élevage extensif. Ces pâturages non améliorés sont envahis par le goyavier, car les fruits de cet arbuste sont très prisés des bovins qui disséminent les graines dans leurs bouses. Cet arbre fruitier, cultivé en d'autres régions du monde, a atteint ainsi en Nouvelle-Calédonie le statut de plante envahissante contre laquelle il est très difficile de lutter. La pleine saison des goyaves (février-mars) coïncide avec les fortes populations d'*Othreis fullonia* (comme celles des jamelongues), mais on peut rencontrer des goyaves sur les arbres tout au long de l'année. Comme cet arbuste est distribué dans tous les milieux écologiques, il peut fournir à *Othreis* une source de nourriture abondante et continue (Pl. 2, ph. 4).

En outre, après une sécheresse, l'éleveur a souvent l'habitude de mettre le feu au pâturage desséché. Il suppose ainsi à l'arrivée des pluies une poussée d'herbe nouvelle, nourrie des éléments nutritifs libérés dans les cendres. Ainsi des milliers d'hectares de pâturages sont la proie des flammes en fin de saison sèche (novembre à janvier) (Pl. 8, ph. 3). Dans ces milieux, les guêpes *Polistes* établissent leurs nids : les feux en détruisent sûrement un grand nombre. Comme les pullulations d'*Othreis* suivent des périodes de sécheresse exceptionnelle et se déclenchent à l'arrivée des pluies, c'est au moment où les guêpes seraient le plus utiles, pour réduire les premiers foyers de pullulations, qu'elles sont détruites par les feux allumés par l'homme.

4. LES ENNEMIS NATURELS (1)

4.1. Les parasites d'œufs et leurs hôtes secondaires.

Trois hyménoptères parasites s'attaquent aux œufs d'*Othreis*, ce sont *Ooencyrtus* 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) La biologie et les comportements des trois principaux agents de réduction des populations d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie : *Ooencyrtus* sp., *Polistes olivaceus* et *Winthemia caledoniae* sont exposés en détails dans un article intitulé : "Complexe parasitaire, en Nouvelle-Calédonie, d'un papillon piqueur de fruits : *Othreis fullonia* Clerck (*Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae*). Cah. ORSTOM, Sér. Biol., n° 25, 1974 : 35-65.

DONNEES SUCCINCTES SUR *OOENCYRTUS* SP.

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

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 tergales 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 *Ooencyrtus*, 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.

La femelle vierge ne donne naissance qu'à des mâles. Dans les conditions de nos expérimentations, une telle femelle a vécu au maximum 10 jours et a pondu 29 œufs, tandis que la femelle accouplée vit 12 jours et pond, dans les conditions de nos expériences, jusqu'à 61 œufs. La durée de vie des mâles ne semble pas dépasser 5 jours.

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 (7-à 8 jours après le dépôt de l'œuf d'*Othreis* ou 12 à 13 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 lentement 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.

La nymphe se mélanise rapidement cinq jours avant l'éclosion du parasite. De la ponte à l'éclosion, le développement d'*Ooencyrtus* sp. dure 18 jours à 25° : en saison fraîche, dans la nature, cette période peut atteindre 21 à 22 jours.

Contrairement à ce qu'écrit 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 *Ooencyrtus* sp. parasite d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie.

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 éclosiers, ont donné 546 mâles et 947 femelles. Ces chiffres donnent 17 femelles pour 10 mâles en moyenne, 1,7 parasite par œuf et légèrement plus d'une femelle produite 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-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'*Ooencyrtus*.

Ce lot de 181 œufs se répartit selon le tableau suivant :

TABLEAU 39 — Répartition des sexes chez *Ooencyrtus* sp., sur un lot d'œufs d'*Othreis* parasités.

Nombre de parasites/ 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 deux 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, quatre parasites par œufs d'*Othreis* est une grande exception, et le cas de cinq parasites par œuf ne se trouve pas, alors qu'au laboratoire nous avons obtenu ce cas à plusieurs reprises.

Les œufs de *Papilio ilioneuss* var. *amyntor* Bois., comme ceux de *Papilio montrouzieri* sont aussi parasités par *Ooencyrtus* 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. 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'*Ooencyrtus* sp., surtout en plaine et dans les jardins et vergers familiaux des agglomérations et de la presqu'île de Nouméa.

DONNEES SUCCINCTES SUR *TELENOMUS* SP. (SCELIONIDAE)

Un second parasite, beaucoup plus rare qu'*Ooencyrtus* sp., s'attaque aux œufs d'*Othreis*. Il a été rapporté par le Dr. Masner au genre *Telenomus* (*Scelio-*

nidae) et est très probablement un espèce nouvelle. Nous avons toujours rencontré cet hyménoptère parasitant uniquement des ooplaques (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, il peut ainsi arriver que le parasite se trouve confronté à une impossibilité mécanique de sortir de l'œuf-hôte par un trou dont l'ouverture est condamnée par l'œuf voisin. 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.

DONNEES SUCCINCTES SUR *TRICHOGRAMMA AUSTRALICUM* GIRAULT

Ce parasite est plus courant que le précédent ; le développement des parasites dans l'œuf d'*Othreis* dure 25 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).

Il apparaît en faible nombre lorsque les populations d'*Othreis* et d'*Ooencyrtus* sont au plus bas et joue plus le rôle d'un compétiteur que d'un parasite de remplacement.

LA MYCOSE DES ŒUFS DUE A *FUSARIUM* SP.

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

Ce champignon a été soumis à l'examen de Mr. Ferron, spécialiste des champignons entomophages aux laboratoires de La Minière (INRA, 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 ; il joue alors le rôle d'un hyperparasite.

4.2. Les prédateurs d'œufs

Les larves d'une chrysope et deux punaises lygaeides sont les principaux prédateurs des œufs d'*Othreis* sur les érythrines. Diverses fourmis représentent des agents de réduction occasionnels, comme un hémérobe et une punaise réduvide.

PREDATISME DES ŒUFS D'*OTHREIS* PAR LES LARVES DE
CHRYSOPE

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.

Les larves de chrysope peuvent s'attaquer indistinctement aussi bien à un œuf "frais" de 2 jours (Pl. 10, ph. 2) qu'à un œuf de 4 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 *Ooencyrtus* 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 leur "entonnoir respiratoire". Au laboratoire, une larve vieille de chrysope consomme 7 œufs d'*Othreis* frais par 24 h.

Les chrysope en Nouvelle-Calédonie sont malheureusement fortement parasitées ; leurs pontes, par un encyrtide indéterminé, déjà signalé par Risbec (1942), et leurs larves par *Dendrocerus noumeana* (*Megaspilidae*), que nous avons adressé au Centre d'Identification de l'Oilib et qui vient d'être décrit par P. Dessart (1967) (Bruxelles) ; les œufs parasités prennent une coloration noirâtre, tandis qu'apparaissent des taches brunes, éparées, sous le chorion ; les pontes sont souvent entièrement parasitées.

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 ; cependant, celles des œufs d'*Othreis* vidés par les prédateurs rendent indirectement compte de leurs actions. Quant aux populations de chrysope, elles furent très faibles durant toute l'année 1968 et ne devinrent importantes qu'après les fortes pullulations d'*Othreis* de 1969, aussi bien en montagne qu'en plaine ; de mai 1969 à juin 1970, elles se sont constamment maintenues, avec un minimum en août (saison fraîche) et un maximum en avril 1970.

Nous avons observé, assez curieusement, une concentration brutale et localisée d'adultes de chrysope en avril 1970, principalement sur l'érythrine échantillonnée toute entière au biotope 17. Les populations étant surtout constituées d'adultes, nous n'avons pu faire de relation entre les proies éventuelles des larves et l'explosion démographique des adultes ; les proies, qui étaient alors fournies par la niche écologique délimitée par l'érythrine échantillonnée, ne justifient pas cette pullulation. Il est probable que des pullulations de pucerons, ou autres insectes, sur des plantes du biotope 17 ont favorisé ces pullulations soudaines, mais nous n'avons pu les découvrir.

PREDATISME DES ŒUFS D'*OTHREIS* PAR LES PUNAISES LYGAEIDES

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.

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, terne dans l'ensemble. *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 et leurs tarsi les 3 articles caractéristiques de la famille.

Pour gober un œuf d'*Othreis* la punaise se place sur le côté de celui-ci et transperce le chorion de l'œuf-proie avec son rostre, maintenu dressé dans le prolongement du corps (Pl. 10, ph. 3). Un œuf frais est pratiquement vidé en deux minutes, puis la punaise peut passer à un second œuf, mais jamais à un troisième à la suite.

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 dépasse pas trois œufs par 24 h. 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.

PREDATISME DES ŒUFS D'*OTHREIS* PAR LES FOURMIS

Les fourmis concernées sont de 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 (Pl. 10, ph. 4).

Les œufs en "ooplaques" sont surtout attaqués ; il reste rare, en effet, d'observer des œufs pondus isolément vidés par les fourmis ; ils 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, au biotope 1, une ooplaque de 58 œufs a été détruite à 90 %, puisque 56 œufs ont été trouvés mangés par les fourmis, alors qu'à proximité de nombreuses autres ooplaques n'étaient pas touchées, ou de façon insignifiante. Le même phénomène s'est reproduit au biotope 4, en juin de la même année. Par contre, des ooplaques entières et de nombreux œufs isolés furent mangés par ces fourmis au biotope 8 (haie de Grand Couli), en mars 1970, soit 173 œufs sur un total de 417, décomptés sur la haie tout entière ; c'est donc un prédatisme beaucoup plus important que précédemment. Cependant, les principales observations furent surtout faites en mars et avril 1969, alors que les populations d'œufs d'*Othreis* sur les feuilles d'érythrines étaient très importantes.

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*. 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 la foliole centrale de la feuille, par suite de l'importance des prélèvements liquides qui doivent être effectués de la sorte, l'arbre restant mal approvisionné en eau. A 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 (biotope 1, janvier 1970) ou aux chenilles des pyrales vivant sur les feuilles d'érythrinae.

PREDATISME DES ŒUFS D'*OTHREIS* PAR DIVERS AUTRES PREDATEURS

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'érythrine et là, se nourrit à l'occasion des œufs d'*Othreis* qui y sont pondus et sans doute aussi des diverses jeunes chenilles évoluant dans la niche écologique considérée. 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*). (Pl. 10, ph. 5).

Il est difficile d'attribuer à ce réduvide la part exacte des œufs d'*Othreis* vidés qui peuvent se trouver sur les branches d'érythrinae, mais son action, confondue avec celles des lygaeïdes et des chrysopes, lors des dénombrements d'œufs "blancs", n'est sans aucun doute pas à négliger.

4.3. Les prédateurs de chenilles

Les prédateurs de chenilles sont représentés surtout par la guêpe *Polistes olivaceus* De Geer (*Vespidae*), la punaise Asopine *Platynopus melacanthus* Boisd. (*Pentatomidae*), la mante religieuse *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, en particulier lorsqu'eux seuls réduisent très

rapidement ces pullulations. A ce moment précis les prédateurs sont les facteurs antagonistes primordiaux ; ils se rassemblent sur l'excès de nourriture fournie par les fortes populations du ravageur et celui-ci devient leur source principale de nourriture.

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

Les guêpes *Polistes* et les merles des moluques (*Acridotheres 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 à déterminer, que selon la quantité de chenilles dont ils peuvent disposer, dans les érythrinales, durant 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 selon 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 organismes qui les visitent peut cependant étayer fortement ces présomptions et attribuer à tel ou tel prédateur la part qui lui revient.

LA GUEPE *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 bandes 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 sur le jaune.

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 sur le rebord d'un toit ; les ouvertures de ces alvéoles sont dirigées vers le bas et le nid est toujours à l'ombre. Celui-ci peut atteindre jusqu'à 25 cm

de diamètre, en mars, au milieu de la saison chaude ; il héberge alors 100 à 150 individus et compte 500 à 600 alvéoles. Son apogée coïncide avec l'époque de l'apparition des fortes populations d'*Othreis* (mars-avril). (Pl. 11, ph. 1).

Les "guêpes jaunes" nourrissent leurs larves avec des boulettes de chair de chenilles d'*Othreis* mastiquée. 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 alors 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 de chair qu'elle emporte au nid (Pl. 11, ph. 2). Elle en nourrit ses larves et en mange elle aussi; *Polistes* peut également être observée sur des fruits, mais ceux-ci ont préalablement déjà été attaqués par les oiseaux ou les chauve-souris.

Au cours de la saison fraîche (juillet-septembre), les femelles fondatrices accouplées hibernent dans les maisons ou dans des abris naturels. Elles ne construisent les premières cellules et commencent à pondre que vers la mi-octobre.

Cette guêpe, dérangée, est très agressive et sa piqûre est très douloureuse pour l'homme. C'est pourquoi la population locale est 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. Pourtant cette guêpe doit être protégée, car elle détruit un grand nombre de chenilles. Plusieurs espèces de *Polistes* ont été signalées comme tenant en échec des lépidoptères ravageurs, en particulier aux Antilles (Clausen, 1962).

Nous avons tenté de préciser l'intensité prédatrice des guêpes, par leur observation directe. Pour ce, des nids ont été capturés avec leurs occupants et placés dans une grande cage de 18 m³, grillagée, disposée dans la nature (Pl. 10, ph. 6). Les guêpes étaient approvisionnées en chenilles d'*Othreis fullonia*, puis d'*Achaea janata* principalement, faute d'une source suffisante de chenilles d'*Othreis*.

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

- 7 chenilles du 2ème stade
- 15 chenilles du 3ème stade
- 10 chenilles du 4ème stade

Les guêpes peuvent détruire aussi les chenilles du 5ème stade, car des cadavres étaient retrouvés sur le sol de la cage. En cage, la chenille se met en position de défense et la guêpe l'évite, sans doute plus à cause de sa masse que par le danger qu'elle peut représenter.

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, intégrée dans son nid avec les larves correspondantes, consomme 1/3 de chenille

du 3ème 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 aussi d'inanition.

LES OISEAUX

On peut remarquer de nombreuses espèces d'oiseaux autour des érythrines, 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 faibles populations (de juin à septembre), 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'érythrines il recherche divers insectes ; les jeunes chenilles d'*Othreis* font sûrement partie de son menu. Le "lève-queue", ou rhipidure tacheté, (*Rhipidura spilodera verreauxi*), 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 pas 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.

LES PREDATEURS OCCASIONNELS DE CHENILLES

Une punaise Asopine (*Platynopus melacanthus* Boisd., *Pentatomidae*) et une mante religieuse *Tenodera costalis* Blanch., (Pl. 11, ph. 3) 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 érythrines, par contre *Tenodera* est très rare.

Signalons enfin une unique observation, effectuée en mai dans un biotope de montagne (N° 5) : un microhyménoptère Eupelmide piquant une chenille d'*Othreis* du 1er 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 noirci.

4.4. Les parasites de chenilles et de chrysalides, leurs hôtes 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, l'autre émergeant de la chrysalide.

La jeune chenille porte parfois une dizaine de larves, parasites externes, de l'hyménoptère polyphage *Euplectrus platyhypenae* 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 érythrinae. Son incidence sur les populations d'*Othreis* est très faible.

De même, deux Ichneumons se développent dans les chrysalides d'*Othreis* : *Lasiopimpla pacifica* Mal. émerge de la chrysalide par le pôle antérieur de celle-ci ; il est rare, son hôte normal n'étant probablement pas *Othreis*. L'autre, plus petit, est *Echtmorpha striata* Krieglér ; on le rencontre aussi sur *Achaea janata*.

LA MOUCHE TACHINAIRE *WINTHEMIA CALEDONIAE* MESNIL, 1968 (*)

Cette mouche, d'un centimètre de long, dépose des œufs courts, macrotypes, sur le 5ème stade larvaire d'*Othreis*, rarement sur le 4ème 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 et 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.

Le rythme de ponte de Winthemia durant la journée

Le rythme de ponte de la mouche durant la journée a été déterminé, en novembre, dans une cage de 18 m³ installée dans la nature (Pl. 10, ph. 6), par l'observation continue des mouches et des chenilles en présence, et en relevant chaque heure (sauf entre 11 h et 14 h), 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 h et 8 h, on obtient le rythme de ponte horaire suivant :

(*) Cette partie, relative à la tachinaire *Winthemia caledoniae* Mesnil a été reprise et développée dans un article des *Cahiers ORSTOM, série Biologie*, n° 25, 35-65 (1974).

TABLEAU 40 — Rythme de ponte de *Winthemia* durant la journée

7h-8h	8h-9h	9h-10h	10h-11h	11h-14h	14h-15h	15h-16h	16h-17h	17h-18h
1	0	5	9	$\frac{13}{3}$ = 4,3	10	0	2	9

La mouche pond donc le matin entre 10 h et 11 h, et l'après-midi entre 14 h et 15 h (c'est-à-dire lorsque la chaleur n'est pas trop forte), 10 fois plus d'œufs qu'entre 7 h et 8 h, 5 fois plus qu'entre 16 h et 17 h et 2 fois plus qu'entre 9 h et 10 h. Durant les heures chaudes de la journée, entre 11 h et 14 h, la ponte se ralentit notablement ; assez curieusement, elle reprend fortement en fin de journée (17 h-18 h), 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.

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.

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 5ème stade, mais il peut arriver qu'elle pond sur une chenille du 4ème 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, 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 en forme de coquille, selon une fente de déhiscence, incomplète au pôle postérieur, et, qui suit la jonction des parties dorsale et ventrale de l'œuf. 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 intersegmentaires 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. Ce n'est qu'à ce moment que le parasite se manifeste à nouveau et sort de la chrysalide. Il a subi les deux mues classiques des tachinaires ; dans un premier temps, l'hôte n'étant pas incommodé, il s'est d'abord nourri des liquides interstitiels (phase plasmophage). Ce n'est que lorsque la chrysalide est formée que le parasite s'attaque aux tissus vivants (phase hémo-stéatophage) et tue son hôte après deux à trois jours ; il se nourrit ensuite pendant 2 jours de tissus morts en putréfaction (phase stéato-sarcophage). 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).

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 (Pl. 11, ph. 5). 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 prénympgal dure entre 4 et 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 pupe a besoin d'un degré hygrométrique élevé pour se développer. C'est pourquoi, la larve parasite, condamnée à former sa pupe à la surface du sol, se trouve, comme la pupe, 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.

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, selon des pontes souvent échelonnés, par la mouche sur chaque hôte, et fonction 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 diagramme 29 donne les fréquences du nombre de pupes obtenues par chrysalide.

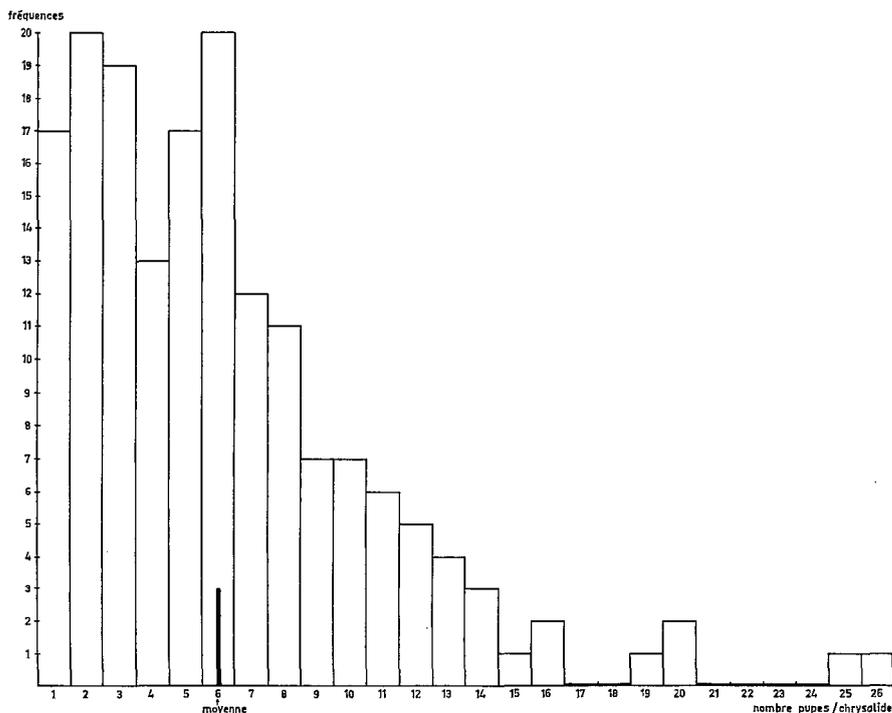


Fig. 29. — Diagramme des fréquences du nombre de pupes de *W. caledoniae* par chrysalide d'*Othreis*.

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 que ces deux valeurs correspondent, 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 (forte 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 augmente 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 en fin de gradation d'*Othreis* (juin-juillet), dans le but d'obtenir des tachinaires pour nos élevages (515 mouches), mais qui n'ont pas été isolées individuellement. La moyenne arithmétique générale s'établit alors à 6,0 pupes par chrysalide.

Durée de la pupaison de Winthemia caledoniae

Les pupes sont placées au laboratoire en boîtes rondes de 500cc 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 de la boîte est à saturation.

Dans ces conditions, la durée de la pupaison de *Winthemia* reste 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. La figure 30 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

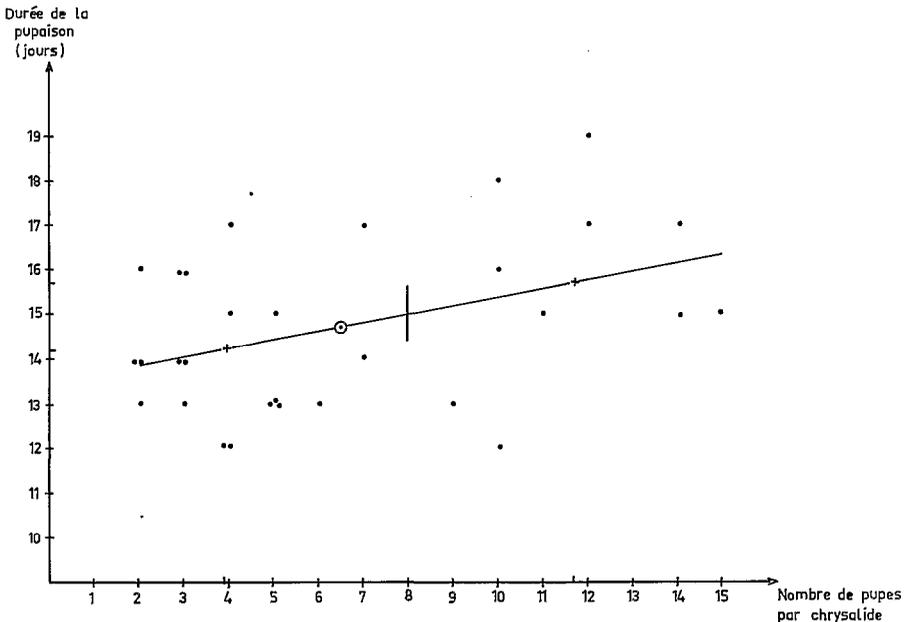


Fig. 30. — Longueur de la pupaison de *Winthemia* en fonction du nombre de parasites par hôte.

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 envisagée, 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 puce demande 48 h de moins.

Eclosion de Winthemia caledoniae

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

La mouche fait sauter le capuchon de la puce à l'aide de son ptilinum ; son abdomen est alors jaune, 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 l'espace de 10 minutes au maximum. Puis la mouche reste immobile, d'une 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 le gros des femelles et quelques autres mâles.

Sex ratio

Il a été calculé sur une population de 423 *W. caledoniae* se répartissant en 208 femelles et 215 mâles, ce qui donne un sex ratio de 0,49.

Emplacement des œufs de Winthemia sur la chenille d'Othreis

Nous avons mené une expérimentation dans notre 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 5ème 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'érythrine, 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 41 – Emplacement du dépôt de l'œuf par la tachinaire et pourcentages de perte des œufs (au laboratoire)

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 : 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 soient les mieux à l'abri des tentatives de nettoyage de l'hôte, puisque 90 % des œufs qui y sont pondus subsistent ; d'autre part, 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 neuf 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.

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

TABLEAU 42

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

Exemples caractéristiques :

TABLEAU 43 – Exemple N° 1

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

TABLEAU 44 – Exemple N° 2

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

Sur ces 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 des deux comportements 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 4ème stade, le plus souvent au 5ème stade, récoltées sur les haies d'érythrines-peupliers (9 biotopes) de la presqu'île de Nouméa uniquement en 1964, 1968 et 1969. La plupart des prélèvements de chenilles ont été effectués en juin-juillet-août,

TABLEAU 45 – Exemple N° 3

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

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.

Commentaires

Sauf en juillet 1969, on observe 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, tandis que 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 aux mandibules de 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 nombre plus importants sur les 4ème, 8ème et 11ème 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 9ème et 10ème segments abdominaux. Pourtant, ces segments sont beaucoup plus accessibles à la mouche (Pl. 11, ph. 4).

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 leur maximum, celles du ravageur se trouvant 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 ; le parasitisme atteint alors 100 % en biotopes urbains (Nouméa).

TABLEAU 46 — 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 d'œufs maximum de <i>Winthemia</i> relevés 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				1527	11,4	82
Octobre 1969 1	6	10	17	6	5											44	44	44
Totaux 337	1215	988	957	261	71	15	6	25	4	5	4	16		8		3575		
Chenille parasitée moyenne (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	

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 47 — 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%					0,9%				

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 le second segment thoracique que sur le 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.

Succès du parasitisme et superparasitisme

Il n'est pas suffisant que la mouche ponde sur la chenille pour que le parasitisme soit effectif, il faut d'abord que les œufs de la tachinaire soient éclos au moment de la chrysalidation, lorsque la nymphe se débarrasse de sa dépouille larvaire qui supporte les 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 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 (ensoleillé, 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. Les chiffres moyens suivants ont été obtenus avec 22 chenilles récoltées au hasard dans la nature, puis isolées ; le nombre d'œufs de tachinaires 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 (tabl. 33). Pour mettre en évidence les deux facteurs qui sont combinés dans le tableau 33 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 (tabl. 34).

TABLEAU 48 — Succès du parasitisme : nombre d'œufs déposés et nombre de pupes obtenues (10 chenilles).

	Nombre d'œufs déposés (1 à 36)	Nombre de pupes obtenues (1 à 6)	Succès du parasitisme
Totaux	96	24	
Moyennes	9,6	2,4	25 %

TABLEAU 49 — Succès du parasitisme : nombre d'œufs déposés, nombre d'œufs éclos à la chrysalidation et nombre de pupes obtenues (12 chenilles)

	Nombre d'œufs déposés (6 à 22)	Nombre d'œufs éclos (5 à 21)	Pertes en œufs	Nombre pupes obtenues (0 à 17)	Mortalité des planidium et larves parasites	Succès du parasitisme
Totaux	166	117		77		
Moyennes	13,8	9,7	30 %	6,4	34 %	46 %

A la comparaison des deux tableaux, il semble bien que plus on trouve d'œufs pondus 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.

Si la densité des œufs déposés sur la chenille est importante, les chances pour que de nombreux planidia pénètrent dans celle-ci sont 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.

Deux exemples caractéristiques rendent compte de ces phénomènes.

— Une chenille porte 48 œufs de *Winthemia caledoniae* ; 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 3ème stade et 4 larves au 2ème 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 parasites.

— En une journée, dans notre cage de la nature, nous avons pu obtenir d'une dizaine de tachinaires en état de ponte, le dépôt de 52 œufs sur une seule chenille et 24 h 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 ponte et du temps durant lequel l'hôte reste exposé à cette ponte.

La première chenille a formé sa chrysalide dans les 48 h 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 h 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 5ème 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.

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 5ème 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 5ème stade larvaire d'*Othreis* dure 5 jours en moyenne (phase active) et la phase immobile deux à quatre 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 de pénétrer dans la chenille immobile avant sa chrysalidation, à condition que ce stade ne soit pas trop court pour l'*Othreis*-hôte considéré.

Le facteur important semble être le nombre des œufs subsistant sur l'hôte à son entrée en nymphose. En effet, s'il reste 1 à 3 œufs sur l'hôte, le parasite a peu de chance de s'installer. Il y a parasitisme presque certain lorsque le nombre des œufs de *Winthemia* restant est supérieur à 8.

Ces chiffres indiquent donc une forte mortalité du parasite au stade planidium. Ce dernier a tout le temps de pénétrer dans la chenille-hôte, même si la tachinaire dépose son œuf sur la chenille seulement deux 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 grandes que les œufs restant, donc les planidia, seront plus nombreux, la mortalité de ces derniers étant forte. L'action de l'hôte qui, par un comportement très particulier, élimine une partie des œufs que le parasite a pondus sur lui, reste ainsi très importante.

Les hôtes secondaires de Winthemia.

Nous avons obtenu *W. caledoniae* de chenille d'*Achaea janata* exposées dans notre cage de la nature 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.

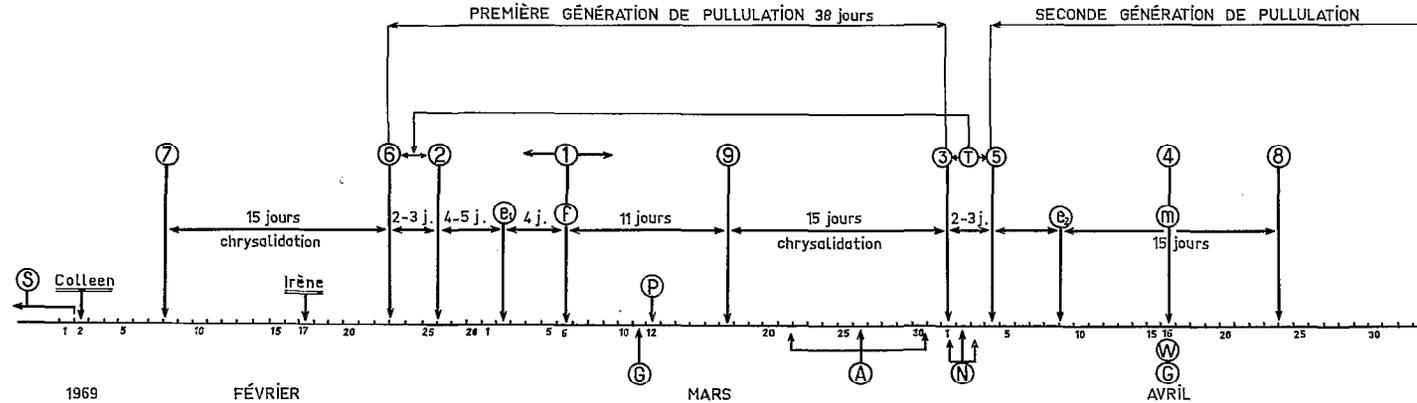
Enfin, il reste possible que les chenilles de *Herse convolvuli* (*Sphyngidae*) et de *Papilio ilioneus* var. *amyntor* (*Papilionidae*) soient parasitées par *W. caledoniae*.

5. SCHEMA D'UNE GRADATION DE PULLULATION DANS LA REGION CHOISIE

5.1. Chronologie des événements caractérisant le début de la gradation de pullulation.

Nous avons reporté sur la figure 31 les observations faites au même biotope de plaine (n° 20) dans les deux mois qui ont suivi le passage du cyclone Colleen sur la Nouvelle-Calédonie. Durant ces deux mois, les pullulations d'*Othreis* se sont développées sur toutes les plaines côtières de l'île et parfois en des stations isolées, le long des routes conduisant aux cols de la chaîne centrale, mais toujours en biotopes ayant souffert de la sécheresse.

Le 6 Mars 1969, nous observons au biotope 20 de fortes pullulations de chenilles ; elles représentaient manifestement une même génération, les 2ème et 3ème stades prédominant. Sur la figure 31 nous avons représenté cette première observation par le chiffre 1 et l'observation des chenilles en pullulation par la lettre f. Connaissant les caractéristiques biologiques du ravageur, nous en avons déduit, sur le schéma chronologique, la date du maximum des pontes à l'origine de ces pullulations de chenilles : soit le point 2 qui se situe durant la nuit du 25 au 26 février ; puis le point e1 (2 mars) qui représente le maximum des éclosions des œufs ayant donné la première génération de pullulation ; cette date correspond au début des attaques sur oranges encore vertes, en montagne ; ces premières piqûres sont effectuées par une faible population de noctuelles, dont sont issues les pullulations de chenilles observées le 6 mars (point 1). Ces dernières chenilles vont se transformer en chrysalides, puis en papillons, vers le 1er avril (soit une génération moyenne de 38 jours). De fait, nous observons des concentrations exceptionnelles de noctuelles sur les fruits pendant trois nuits consécutives (points N). En outre, les nouvelles pullulations de chenilles, surtout au 4ème stade (point m), observées le 16 avril au biotope 20 — tandis que les érythrines de La Foa sont en cours de complète défoliation — confirment cette durée de développement rapide (phase grégaire), et permettent de déterminer un point e2 (maximum des éclosions d'œufs de la seconde génération de pullulation) et le point 5 (4 avril) correspondant au maximum des pontes à l'origine des pullulations de chenilles observées le 16 avril ; cette période de début avril correspond aussi au début des fortes attaques sur fruits à La Foa (les noctuelles sont observées sur fruits durant trois nuits, les 1er, 2 et 3 avril). Entre les points 3 et 5 se situe ainsi une période T de 2 à 3 jours, qui correspond à l'accouplement des noctuelles, à leurs premières prises de nourriture et à la descente dans les oviductes des premières pontes chez les papillons éclosant. Ceux-ci piquent les fruits partout aux alentours des lieux d'éclosion, se dispersent et déposent leurs œufs massivement sous forme d'ooplaques. Cette période T peut ainsi être reportée à partir du point 2 obtenu précédemment et nous donne le point 6 (nuit du 22 au 23 février) : ce dernier correspond au



① Biotope 20: pullulations de chenilles, surtout 2^e et 3^e stades.

② Maximum des pontes qui sont à l'origine de ①

③ Maximum des éclosions de papillons qui en sont issues.

④ Biotope 20: nouvelles pullulations de chenilles, surtout 4^e stade.

A La Foa, défoliation complète des érythrines.

⑤ Maximum des pontes qui sont à l'origine de ④.

Début des fortes attaques sur fruits à La Foa.

T 2 à 3 jours = accouplements, prises de nourriture, maturation des papillons.

⑥ Maximum des éclosions de papillons à l'origine de ① et ②.

⑦ Maximum des débuts de chrysalidation à l'origine de ⑥.

⑧ Maximum des débuts de chrysalidation issues de ④.

⑨ Maximum des débuts de chrysalidation issues de ①.

1^{ère} génération

de

pullulation

2^e génération

de

pullulation

génération

originelle

des pullulations

Ⓢ : Sécheresse prolongée.

Colleen: cyclone, pluies importantes.

Irène: coups de vent, pluies.

P : Biotope 15: pullulations de chenilles, surtout 3^e et 4^e stades.

e = maximum des éclosions d'œufs (1^{ère} génération),

début des fortes attaques sur oranges en montagne.

f = fin du 2^e stade, première génération de pullulation.

M = milieu du 4^e stade, seconde génération de pullulation.

N = observation des noctuelles durant trois nuits.

G = observation des guêpes prédatrices (biotopes 18 et 20).

W = observation de la tachinaire *Winthemia* en montagne.

A = pullulations d'*Anua coronata* sur *Terminalia* et de pyrale sur pâturages.

Fig. 31. — Chronologie des événements caractérisant le début de la gradation de pullulation.

maximum des éclosions de papillons qui sont à l'origine des pontes du 26 février et des pullulations de chenilles au biotope 20 du 6 mars. Enfin, une durée de chrysalidation de 15 jours est celle qui correspond le mieux aux divers stades observés dans la nature (au laboratoire, en saison chaude, comme exposé au chapitre 1.3.3.1, nous avons obtenu une durée de 11,5 à 14 jours en conditions optimales) ; sont alors placés les points 7, 8 et 9 qui correspondent aux maxima des débuts de chrysalidation à l'origine de chacune des générations d'*Othreis* observées (7 février, 16 mars et 23 avril).

Nous avons également indiqué sur ce schéma chronologique les diverses catastrophes climatiques (sécheresse prolongée, cyclone Colleen, dépression Irène accompagnée de coups de vent et de pluies diluviennes).

Les observations de pullulations de chenilles, faites en d'autres biotopes de plaine, recourent exactement les résultats précédents, en particulier celles du biotope 18 et du biotope 15 (point P), où les 3ème et 4ème stades prédominaient le 12 mars.

Enfin, les observations de carnages de chenilles, dûs aux guêpes *Polistes*, sont reportés aux points G (11 mars, 16 avril), l'observation de la tachinaire *Winthemia* en montagne (16 avril), et les pullulations d'*Anua coronata* sur *Terminalia catappa* (défoliation complète de ces arbres) et de pyrales sur pâturages, le long des rivières (point A), durant la dernière semaine de mars ; en cela, ces derniers ravageurs jouent le rôle d'indicateurs phénologiques.

DISCUSSIONS

Les deux premières générations de pullulation d'*Othreis* sont ainsi bien individualisées dans le temps et dans l'espace. Sur ce dernier point, trois observations concernant trois dates, sont importantes : le 7 février (point 7), le 2 mars (point e1) et les nuits du 1er au 3 avril (points N ou période T).

Le point 7 n'a été obtenu que par déduction à partir d'observations postérieures ; il reste ainsi hypothétique, car il soulève une question d'importance. On peut se demander en effet si les faibles populations de papillons à l'origine des premières pontes, et de toutes façons produites par les biotopes de montagne, ne seraient pas en fait, soit des papillons entrés avec la sécheresse en diapause estivale, laquelle aurait été rompue par l'arrivée des pluies (cycloniques), soit provenir des faibles populations larvaires et des chrysalides encore présentes à la fin de la sécheresse (fin janvier) en montagne et dans le défilé.

Du fait de la grande fécondité du ravageur, il suffit d'une faible population initiale de noctuelles, à laquelle est associée une faible mortalité sur sa descendance, pour qu'une pullulation d'*Othreis* se déclenche en une seule génération. De plus, la diapause envisagée ne pourrait concerner que l'imago en montagne, car la production de chrysalides est nulle en plaine pendant la sécheresse et nous n'avons pas observé en montagne et dans le défilé de chrysalides en diapause au cours des mois de sécheresse ; à l'appui de cette affirmation il a été établi au laboratoire qu'*Othreis* éclot encore sous des hygrométries de 35-44 % d'hygrométrie relative, des conditions extrêmes que l'on n'observe jamais dans la nature en Nouvelle-Calédonie. Dans le cas d'une diapause imaginale, une

grosse noctuelle comme *Othreis* ne pourrait à notre avis rester très longtemps dans un tel état sans avoir à compenser ses pertes en eau par quelques prises de nourriture (jus de fruits ou gouttes de rosée). En outre, dans la première hypothèse, seule une partie des imagos devrait entrer en diapause, puisque c'est continuellement que l'on observe des pontes en montagne (de plus en plus rares avec le prolongement de la sécheresse), associées à une faible production de chenilles. Les quelques noctuelles qui éclosent ne trouvent en cette période dans l'environnement que très peu de nourriture (comme l'a montré l'étude phénologique des peuplements botaniques) et leur fécondité en est réduite d'autant.

Enfin et surtout, s'il y avait estivation du stade adulte, accumulation de papillons pendant la sécheresse en montagne ou inhibition de ponte du fait de la sécheresse et du manque de nourriture, les papillons survivant au cyclone Colleen auraient pu pondre massivement peu de temps après l'arrivée des pluies. Or des pontes importantes se produisent plus de trois semaines après, vers le 25 février (point 2).

Tous ces faits amènent à penser qu'une diapause imaginale en montagne reste bien improbable et que ce sont bien les faibles populations, présentes normalement en fin de sécheresse dans les biotopes plus favorables de montagne, qui sont à l'origine de la gradation observée.

Le 7 février (point 7) se chrysalident donc les chenilles-parentes de quelques noctuelles qui déposeront des pontes massives sur notre biotope n° 20 le 25 février, lesquelles pontes donneront des pullulations de chenilles que nous observerons le 6 mars.

Des raisonnements analogues au précédent et à celui qui suit s'appliqueraient, bien entendu, pour chacun des biotopes exploités par *Othreis*, à l'ensemble des chrysalides présentes dans le milieu à l'arrivée du cyclone et à l'ensemble des chenilles entrées en chrysalidation durant les 10 jours environ qui ont suivi le passage du cyclone Colleen.

Les chenilles parentes qui nous préoccupent, parvenues au 5ème stade, ont donc subi le cyclone dans des biotopes abrités de montagne. Elles se chrysalident vers le 7 février (point 7). A leur éclosion, les noctuelles correspondantes vont se trouver en présence d'un environnement physique plus favorable, les pluies étant arrivées. Ces noctuelles ne sont plus forcées par les conditions climatiques de se cantonner en montagne, elles peuvent alors se disperser et gagner la plaine où elles trouvent des fruits à piquer (les goyaves et les agrumes) ; elles y pondent en biotopes privilégiés (comme les biotopes 15 et 20) et l'on observe là des pullulations de chenilles.

En ces lieux, le parasite oophage *Ooencyrtus* sp. s'est trouvé momentanément en position de faiblesse pour trois causes principales :

— la disproportion entre les densités d'œufs-hôtes, avant et après les pluies, et les très faibles populations initiales du parasite ; celles maintenues en plaine pendant la sécheresse, sont "submergées" tout d'abord par les apports massifs et soudains d'œufs-hôtes.

— les effets mécaniques des vents et des pluies cycloniques sur les parasites adultes et les œufs se trouvant sur les feuilles arrachées ; cette diminution de la densité des frondaisons des érythrines est nette sur la figure 10.

— le développement de l'œuf non parasité d'*Othreis* est trois fois plus rapide que celui de l'œuf parasité.

En outre, la mortalité des jeunes chenilles éclosantes devient très faible sur les toutes jeunes feuilles ayant eu le temps de pousser sur les érythrines entre le passage du cyclone le 2 février et les éclosions massives de chenilles d'*Othreis* le 2 mars.

La seconde observation importante concerne celle des premières attaques de noctuelles en montagne, sur oranges vertes, goyaves et jamelongues, dès le début de mars. Elles coïncident aussi avec une forte production fruitière, générale en 1969, en particulier de fruits sauvages comme les jamelongues. Que de telles attaques aient eu d'abord lieu en montagne prouve que les noctuelles écloses vers le 22 février (point 6), qui sont à l'origine des pontes et des pullulations en plaine, proviennent de la montagne et qu'il s'en trouvait toujours en montagne au début de mars (point e1). Les fortes attaques sur fruits en plaine (La Foa) n'apparaîtront qu'un mois plus tard, au début d'avril (point 5), lorsque la première génération de pullulation se sera développée à partir des noctuelles précédentes dispersées jusqu'aux plaines.

La troisième observation concerne les noctuelles de cette première génération de pullulation, effectivement observées de nuit à la lampe (point N), en fortes densités sur les goyaves et les agrumes, en montagne et en plaine (La Foa). Elles étaient accompagnées de nombreuses autres noctuelles commensales. Cette génération s'est uniquement développée en plaine, à partir d'imagos éclos essentiellement en plaine ; mais elle envahira aussitôt tous les biotopes, puisqu'on observe les noctuelles en grand nombre en montagne dès les premiers jours d'avril. Cette migration a été indiquée, lors de l'analyse des variations de la densité des œufs fraîchement pondus dans le défilé, qui constituait dans notre étude un lieu de passage obligé (fig. 27).

La seconde génération de pullulation débute alors, en plaine uniquement ; elle y aboutira à la défoliation complète des érythrines ; puis débutera le lent déclin des populations de noctuelles (comme le montre la courbe des fluctuations des œufs fraîchement pondus) ; dès le mois de mai, les pertes de fruits seront totales ; on ne pourra ensuite individualiser d'autres générations, car les suivantes se chevaucheront.

5.2. Pullulations différées, par "stations-refuges", en montagne.

Alors que les pullulations se développent en plaine (première génération de pullulation), des "essais" isolés du ravageur en expansion pour exploiter le milieu montagnard sont observables en montagne : des pontes y ont, aussi, été déposées en mars, par quelques papillons développés en montagne et qui sont à l'origine des premières pullulations de chenilles observées en plaine ; par la

suite, en avril, d'autres noctuelles, développées cette fois en plaine et en plus grand nombre, migrent vers la montagne à la recherche de nourriture et y pondent. Systématiquement, le complexe biologique, présent dans l'ensemble de l'environnement montagnard, réduit les populations d'œufs et celles des jeunes chenilles et interdit des pullulations généralisées, analogues à celles de la plaine. Mais en certains microhabitats, des pullulations de chenilles arrivent à se produire. C'est le cas sur quelques branches seulement d'une érythrine "à feuilles rondes" couchée au sol au radier du "creek" Villaz à Sarraméa. Ces branches émergent des herbes hautes, des *Canna* et de pieds de *Lantana* poussant sur les berges du cours d'eau (Pl. 12, ph. 4).

Dès le 12 mars 1969, nous observons, sur 13 repousses de 1 mètre de haut environ, représentant 819 folioles, 53 chenilles du 1er au 5ème stade (mais aucune chrysalide) ; toutes ces chenilles présentaient la livrée sombre de la phase grégaire ; le dernier stade prédominait, selon la répartition donnée par le tableau ci-dessous. Nous avons ici affaire à la première génération de pullulation, légèrement en avance sur les "stations" homologues de plaine : les chenilles se trouvaient au biotope 15, le même jour (point P de la figure 31) aux 3ème et 4ème stade, tandis qu'ici elles sont parvenues en majorité au 5ème stade.

Le mois suivant, nous sommes revenus par deux fois, à 12 jours d'intervalle, sur les mêmes lieux, au début de la seconde génération de pullulation, et avons trouvé, à nouveau, une légère avance en montagne, les chenilles étant en majorité au 2ème stade, alors qu'on observait les pontes en plaine (point 5 de la figure 31).

Connaissant les caractéristiques du développement d'*Othreis*, nous avons considéré la cohorte représentée par les deux derniers dénombrements et, pour le dernier, les stades auxquels seraient théoriquement parvenu au dernier dénombrement les chenilles et les chrysalides observées. Nous en avons déduit les pourcentages de mortalité respectifs de cette tranche de population.

TABLEAU 50 — Populations d'*Othreis* sur jets d'une érythrine à "feuilles rondes", couchée à terre, au radier du "creek" Villaz à Sarraméa

	CH1	CH2	CH3	CH4	CH5	Chrysalides
12.3.69	3	5	12	12	21	0
4.4.69	21	52	13	16	1NP	8NP, 2 écloses
16.4.69	0	0	0	13	8(6P)*	2NP, 4 écloses
Stade théorique 12 jours après le 2ème dénombrement		Pré- nymphe	Chry- salide	Chry- salide	Chry- salide écloso	Chrysalide écloso

NP = non parasitée par *Winthemia caledoniae* Mesnil (*Tachinidae*)

P = parasitée par *Winthemia*

* = *Winthemia* fait ici son apparition en montagne

13 = Chenilles issues de pontes déposées après le 4.4.69.

TABLEAU 51 – Pourcentages de mortalité des divers stades

Stades initiaux	<u>Chrysalides ou 5ème stade survivants</u> Nombre initial de chenilles	Mortalité en %
16 CH4 1 CH5 NP	$\frac{4}{17}$	76,5
52 CH2 13 CH3	$\frac{2}{65}$	96,9 ⁺
21 CH1	$\frac{2}{21}$	90,5*

+ *Polistes* agit seul

* *Polistes* et *Winthemia* interviennent de concert.

CONCLUSIONS

La première génération de pullulation (phase grégaire) semble assez étalée en montagne, beaucoup plus qu'en plaine, sans doute parce que les noctuelles parentes y ont éclos sans groupement particulier dans le temps, selon le stade larvaire atteint par chacune d'elle à l'époque de l'arrivée des pluies. Par contre, la seconde génération de pullulation est bien individualisée (52 chenilles du 2ème stade), à cause des pontes massives et soudaines déposées dans le biotope par les premiers papillons produits en plaine début avril (point 3 de la figure 31). La mortalité la plus élevée (96,9 %), observée sur les fortes populations de chenilles de cette génération (65 chenilles), correspond au pic de la génération et elle est due avant tout à la guêpe prédatrice *Polistes olivaceus*. En début de génération, la mortalité est plus faible (76,5 %), peut-être parce que le prédateur a mis un certain temps pour découvrir cette source de nourriture. Lorsque les populations diminuent en fin de génération (21 chenilles) le pourcentage de mortalité diminue aussi (90,5 %) ; cette mortalité est due aux actions conjuguées de la guêpe et de la tachinaire *Winthemia caledoniae*. Signalons que Van Der Vecht (1954) observe un phénomène analogue à Java : des pullulations *secondaires* du ravageur du cocotier *Artona catoxantha* Hamps, *en stations localisées, secondaires, à proximité des premiers foyers de pullulation*.

Nous expliquons, en ce qui concerne *Othreis fullonia*, la formation de ces "biotopes-stationnels" de pullulations très restreintes, localisées, et de toutes façons *exceptionnelles* en montagne, de la façon suivante : lorsque les pullulations de noctuelles deviennent suffisamment importantes pour que *tous* les biotopes de ponte puissent recevoir au moins un essai d'exploitation par une femelle pondreuse, ces biotopes habituellement vierges d'*Othreis* se trouvent ainsi tout naturellement mis en évidence ; et d'autant plus que le biotope est restreint et qu'il fournit une nourriture optimale (érythrine à "feuilles rondes", jeunes pousses). Quelques chrysalides y sont produites (8 dans le cas étudié), mais de véritables pullulations ne peuvent s'y développer, soit parce que la nourriture y est rapidement épuisée, soit parce que le complexe parasitaire s'y installe rapidement.

5.3. Analyse des mécanismes intervenant lors d'une gradation de pullulation

Au début de l'année 1969, nous avons assisté à des pullulations très importantes d'*Othreis*. Elles ont été précédées par une sécheresse très forte durant les 10 mois qui ont précédé l'explosion démographique.

En décembre 1968, on observe dans la zone où se produiront les pullulations, c'est-à-dire dans les plaines du bord de mer, un très faible nombre d'œufs frais ; on observe aussi des chenilles du 1er stade, mais en biotopes très localisés (biotopes humides, haies, repousses sur arbres coupés etc.) : partout ailleurs, il n'y a rien, et le parasite d'œufs *Ooencyrtus* sp. n'apparaît pas dans nos dénombrements, s'il est présent sur d'autres hôtes. En outre, le ravageur dispose de très peu de fruits dans ce milieu ; sa fécondité est faible, ses pontes sont très rares. La sécheresse a transformé ce milieu en un désert en ce qui concerne *Othreis*.

En janvier, on trouve toujours très peu d'œufs, mais *Ooencyrtus* est tout de même présent en certains points ; on observe aussi quelques jeunes chenilles, mais aucune chrysalide, alors qu'on en trouve plus haut dans la vallée : elles sont à l'origine des pullulations qui se préparent.

Après l'arrivée des pluies, on assiste en plaine à des pontes massives de papillons descendus de la vallée. Selon Voute (1943), des conditions climatiques défavorables pourraient sélectionner dans une population survivante des individus plus forts, c'est-à-dire ceux qui se défendent mieux, activement ou passivement, contre les divers facteurs de réduction ; il en résulte que, lorsque les conditions redeviennent favorables, ce sont des individus sélectionnés et physiologiquement vigoureux qui pondent. Il s'ensuivrait, dans les générations suivantes, une mortalité intrinsèque plus faible. Dans le même temps les goyaves, les jamelongues *Eugenia jambosa*, Myrtacées), divers fruits de *Ficus* et les premières oranges se trouvent disponibles dans le milieu : autant de nourriture abondante pour ces premières noctuelles. De plus, les pontes sont déposées, sur les érythrinae, surtout sous la forme d'ooplaques de 100 à 200 œufs, au lieu d'œufs isolés. Une faible population de noctuelles est à l'origine de ces premières pontes, ce qui s'explique si l'on considère que la fécondité d'un papillon bien nourri est évaluée à 750 œufs environ. En certains points, *Ooencyrtus* a subsisté, face à la sécheresse et en l'absence d'œufs d'*Othreis*, il parasite alors les ooplaques avec succès et le contrôle biologique s'établit très vite avec l'aide des prédateurs d'œufs et de chenilles ; par contre, en certains biotopes plus secs, restés écologiquement vierges d'*Othreis* pendant plusieurs mois consécutifs et où *Ooencyrtus* n'agit d'abord pas, une trop grande disproportion entre la population-hôte et les populations parasite et prédatrice permet à des pullulations de chenilles de se développer ; elles sont d'abord temporaires, car les prédateurs de chenilles, les guêpes et les oiseaux surtout, les détruisent en grande partie très rapidement. Quelques chrysalides en réchappent cependant ; elles sont à l'origine de la seconde génération de

pullulation. Il peut aussi se produire, en haut de vallée, des petits foyers de pullulations de chenilles, très localisés, où le complexe parasitaire peut s'être trouvé absent. En plaine — et très occasionnellement dans le défilé (biotope 15) — ces pullulations temporaires se produisent surtout en peuplements homogènes d'*Erythrina indica*, de grands arbres pouvant atteindre 20 mètres de haut. Les chenilles en pullulation en plaine présentent en outre une livrée sombre alors qu'en période de faibles populations elles sont vertes ou jaunes ; elles sont plus actives le jour, leur développement est plus rapide et, comme les chrysalides, sont de taille plus petite ; un effet de groupe est certain.

Tous ces phénomènes sont très fugaces : au biotope 20, par exemple, on a pu assister à un parasitisme des ooplaques rapidement établi à 80 %, alors qu'en même temps on dénombrait 348 chenilles des 3ème, 4ème et 5ème stades sur des branches voisines.

Un facteur supplémentaire important intervient également dans le succès du développement des chenilles des 1er et 2ème stade : les nombreuses jeunes feuilles produites à l'arrivée des pluies (Pl. 8, ph. 2). La mortalité naturelle des chenilles du 1er stade (en pourcentage), est comparable en 1969 à celle des autres années, mais le grand nombre d'individus qui correspond au même pourcentage de survie se trouve bien à l'origine des pullulations ; ce pourcentage correspond, en année normale, à de faibles populations de chenilles, facilement jugulées par les prédateurs. En outre, il se produit une légère baisse de la mortalité des chenilles au 2ème stade (à cause de la nourriture de jeunes feuilles), pourcentage faible mais qui correspond à une population importante de chenilles supplémentaires, si l'on considère que leur densité passe au moins de 1 à 12 de 1968 à 1969.

Par suite, même dans les biotopes où le contrôle biologique est effectif, un faible nombre de chrysalides non parasitées sont produites, malgré l'action d'*Ooencyrtus* sur les pontes et des prédateurs sur les chenilles. La nouvelle génération se manifeste d'abord par des explosions toujours localisées, mais plus nombreuses et intenses, uniquement en peuplements de grandes érythrines, et en plaine. S'ils sont présents, les prédateurs ne peuvent alors tout anéantir. On assiste chez ces derniers, devant l'abondance des proies, à une déviation de leur comportement de prédateur : les oiseaux *Acridotheres tristis* s'assemblent en vols massifs inhabituels, forment le soir des dortoirs bruyants et, comme les guêpes *Polistes*, pratiquent une tuerie systématique des chenilles, sans que la faim intervienne.

La pullulation se déclenche donc lorsque le principal facteur de mortalité des chenilles des 1er et 2ème stades d'*Othreis* se trouve diminué momentanément par un concours de circonstances climatiques qui affectent la phénologie de l'érythrinc (poussée de jeunes feuilles) et la physiologie du papillon (augmentation brutale des pontes déposées par des individus plus forts) ; la résultante de cette situation est "maximisée" par le fait que les facteurs de mortalité affectant les stades larvaires suivants, et restant toujours actifs dans le milieu, parce que bien "individualisés" du premier, ne peuvent remplacer aussitôt les effets de celui qui a brutalement diminué. Ainsi, lorsque les papil-

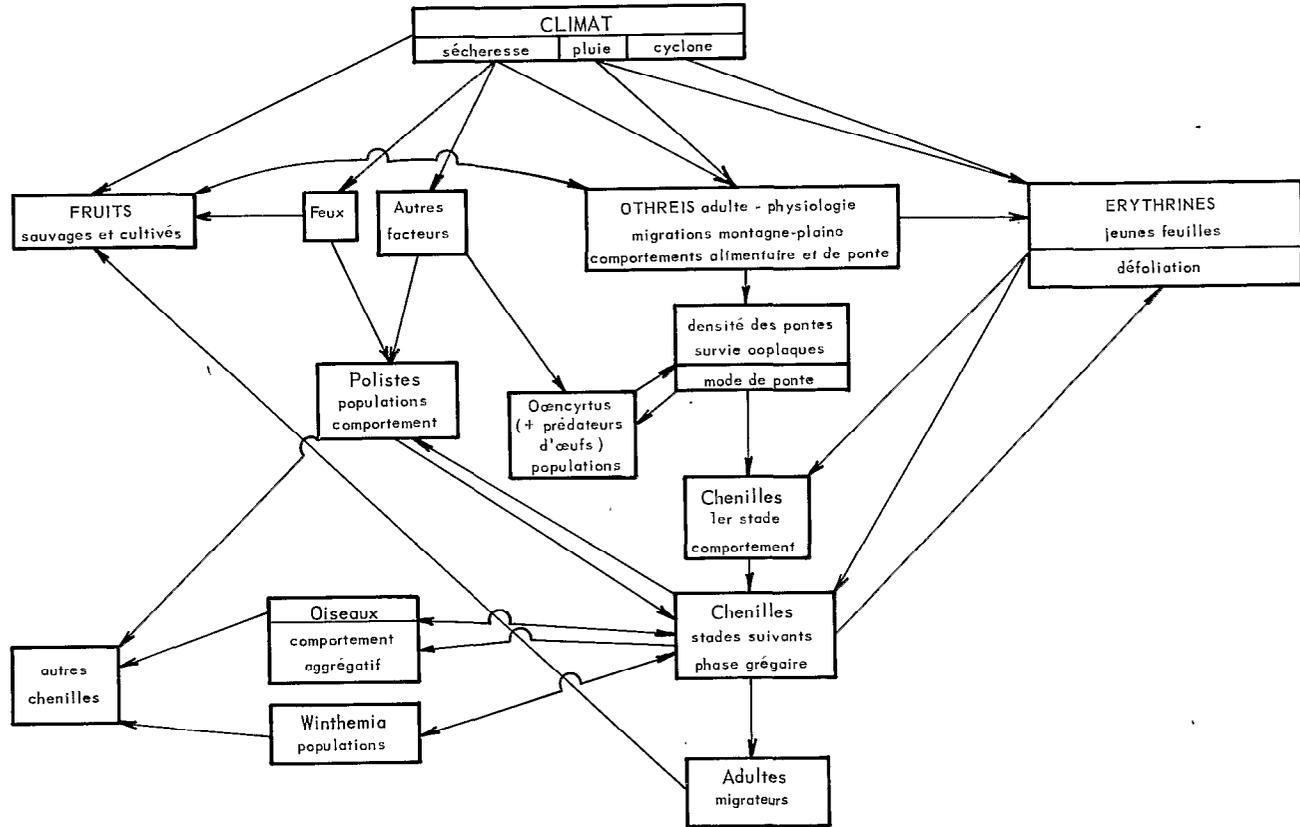


Fig. 32. — Schéma des interactions principales intervenant dans la gradation observée.

lons viennent déposer de fortes pontes en plaine, le complexe parasitaire naturel se trouve, à un moment donné, littéralement "submergé" par la masse des œufs, puis des chenilles, et leurs pullulations peuvent alors s'étaler sans résistance sur toute la plaine côtière, pendant environ deux semaines, jusqu'à la défoliation complète des importants peuplements et petites forêts d'érythrines (Pl. 12, ph. 1). A ce stade, on assiste chez les chenilles à une intense compétition pour la nourriture et, en fin de gradation, la mortalité est totale pour des milliers de chenilles, faute de nourriture. Seules deux générations du ravageur ont suffi pour que l'on aboutisse à cette situation.

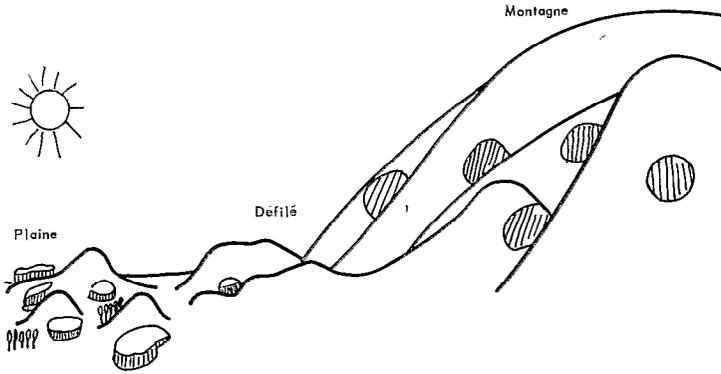
Nous avons pu observer, de façon tangible, dans la zone intermédiaire défilé-plaine, la résistance de l'environnement resté en équilibre, confronté à l'environnement entré en déséquilibre et où se développaient les pullulations : le long d'une ligne-frontière nettement délimitée, on pouvait remarquer le passage brutal d'érythrines entièrement défeuillées à des érythrines ayant conservé leur frondaison.

Les populations de papillons vont alors se nourrir, en plaine tout d'abord (vergers de La Foa), puis s'étaler de façon homogène, en remontant la vallée, et piquer tous les fruits disponibles (agrumes, tomates, melons etc.), dans une proportion proche de 100 %. Les noctuelles pondent en même temps massivement sur les érythrines, où les facteurs antagonistes jouent maintenant entièrement leur rôle, mais trop tard. Les populations de papillons déclinent ensuite, lentement, pendant quatre mois ; d'abord, l'alimentation de la chenille en pullulation peut jouer en cela un certain rôle, lorsque les érythrines sont entièrement défeuillées par des populations considérables de chenilles. Non seulement, il se produit une très forte mortalité des chenilles par manque de nourriture, mais aussi, pour les chenilles qui parviennent à complet développement, il peut en résulter une fécondité moindre chez les papillons issus de chrysalides naines (Pl. 12, ph. 2 et 3).

Par la suite, le milieu ne produit plus de papillons en grand nombre et ceux qui ont éclos massivement au moment des pullulations disparaissent progressivement par mort naturelle.

Van Der Vecht (1954) fait remarquer que certains travaux (Wellenstein, 1942) ont montré que la phase finale d'une pullulation d'insectes est accompagnée d'une réduction du taux de reproduction ; ceci est due à un développement plus lent des larves, à une augmentation de la mortalité larvaire naturelle, à des pontes plus faibles des papillons, à un raccourcissement de la vie de l'adulte et à un sex-ratio devenant défavorable aux femelles. Ce dernier processus aurait également été mis en évidence chez *Helopeltis theivora* Waterh. lorsque les populations de ce ravageur sont au plus bas (Mann, 1907). Chez *Artona catoxantha* sur le cocotier, Van Der Vecht constate aussi une réduction de la vigueur des populations de ce ravageur dans la phase finale de la pullulation et l'attribue aux causes précédentes. Ainsi, la réduction des pullulations ne doit pas être exclusivement attribuée à l'action des parasites et des prédateurs, mais aussi à la physiologie du ravageur. Chez *Othreis*, en Nouvelle-Calédonie, si le développement des larves est plus lent, on doit également

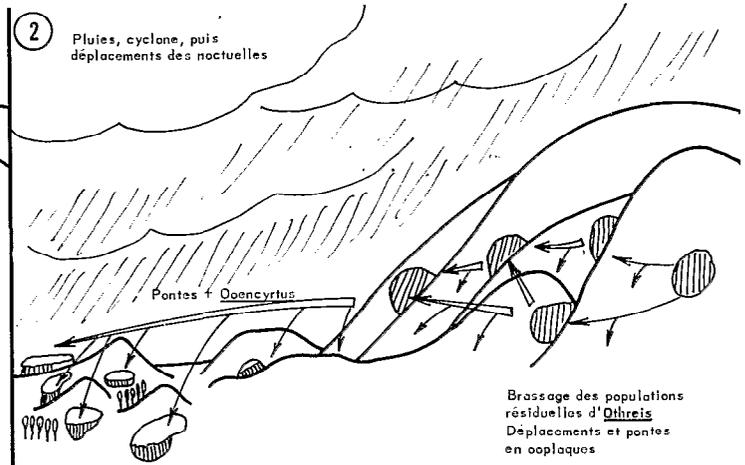
① Sécheresse prolongée
Importante fructification



Feux de brousse
(destruction des nids de *Polistes*)

Stations-refuges
Fruits sauvages

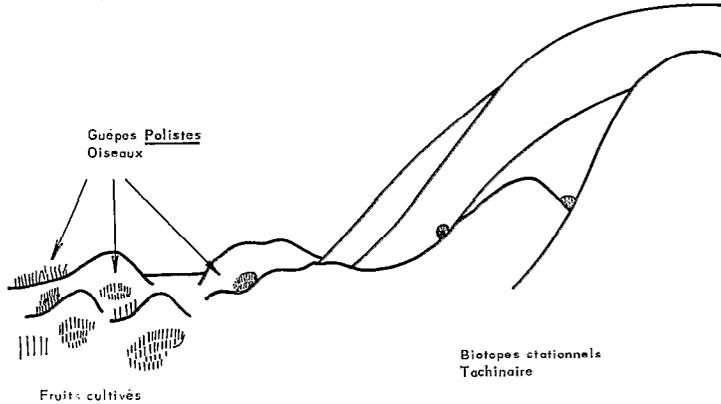
② Pluies, cyclone, puis
déplacements des noctuelles



Jeune^s feuilles sur érythrine
Premiers fruits cultivés
Gayaves, jamelongues

Brassage des populations
résiduelles d'*Othreis*
Déplacements et pontes
en ooplaques

③ Foyers de pullulations (phase grégaire)
Défeuillaison des érythrine
Compétition intraspécifique

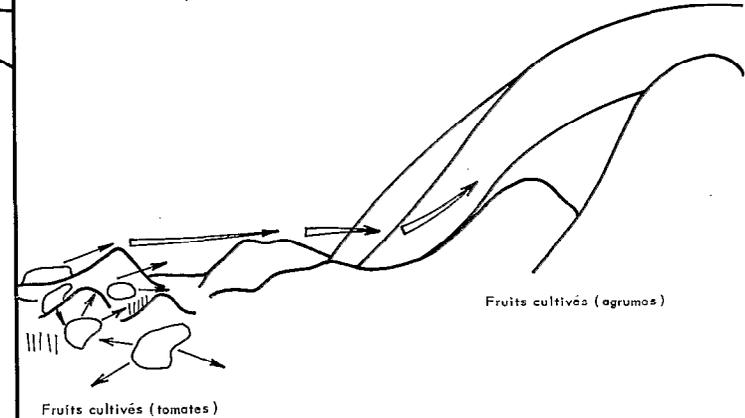


Guêpes *Polistes*
Oiseaux

Fruits cultivés

Biotope stationnels
Tachinaire

④ Déplacements et étalement
des populations de noctuelles
Destruction complète des fruits



Fruits cultivés (agrumes)

Fruits cultivés (tomates)

Fig. 33. — Schéma des déplacements d'*Othreis fullonia* entre la montagne et la plaine. Mécanisme du déclenchement des pullulations.

l'attribuer à des températures plus faibles, car les pullulations s'éteignent alors que la saison fraîche est déjà bien avancée ; nous avons mis en évidence aussi que le mode de ponte évolue alors de l'ooplaque à l'œuf isolé ; en outre, les jeunes feuilles ne sont plus aussi abondantes et la mortalité des premiers stades larvaires augmente. Nous n'avons pas observé de différence dans le sex-ratio.

Il faut remarquer qu'en février 1970; (la fin de l'année 1969 a aussi été une période sèche), ces processus ont débuté de la même façon, bien que les populations initiales en cause aient été au moins inférieures de moitié aux précédentes. Mais les importantes populations de *Polistes*, développées sur les pullulations de chenilles de 1969, ont donné en 1970 une descendance suffisante pour juguler aussitôt les premières poches de pullulations. Ces mécanismes et leurs interactions sont illustrés sur la figure 32.

On peut résumer cette gradation en quatre phases, illustrées par la figure 33 :

1 — des conditions climatiques extrêmes (une sécheresse prolongée) durant lesquelles *Othreis*, réfugié en montagne et dans le défilé, s'y maintient en s'y développant faiblement.

2 — à l'arrivée des pluies, coïncidant avec une abondance de nourriture (fruits), une population faible et hétérogène d'*Othreis* se déplace de la montagne vers la plaine, tout en pondant sur les érythrinae et piquant les premiers fruits disponibles en plaine.

3 — en plaine seulement, milieu écologique longtemps déserté par le ravageur, les facteurs antagonistes du milieu n'arrivent en définitive pas à juguler les "foyers" confluents de pullulation des chenilles d'*Othreis* : il s'ensuit une défoliation complète des plantes-hôtes (Pl. 12, ph. 1), puis la mort massive des chenilles, faute de nourriture.

4 — les papillons produits s'étalent partout, en particulier ils remontent les vallées et piquent tous les fruits.

Ces phénomènes élémentaires observés au niveau de la vallée choisie, assimilables à des valeurs relatives, sont en valeur absolue généralisables à l'île Nouvelle-Calédonie tout entière, elle-même assimilable à un système clos, entouré par la mer, où des centaines d'hectares d'érythrinae ont été défoliés en avril 1969.

En conclusion, les réactions physiologiques et le comportement migratoire du ravageur se révèlent d'une importance primordiale dans le déclenchement des pullulations. Ainsi, la conjonction d'un concours de circonstances particulières, agissant en même temps sur le ravageur, les érythrinae et la production fruitière, se trouve à l'origine de l'instauration d'un environnement fournissant des conditions écologiques optimales à une faible population initiale du ravageur.

Ce dernier, sortant d'un période de stress physiologique supportée avec succès en montagne, lequel a dû affecter particulièrement les stades larvaires

présents, mais aussi les générations précédentes (sécheresse et manque de nourriture), réagit brutalement, à l'arrivée des pluies (cyclone) et à l'abondante disponibilité des fruits, sous la forme de pontes en ooplaques déposées jusqu'en plaine sur les érythrines offrant de nombreuses jeunes pousses aux deux premiers stades larvaires du ravageur.

Une phase grégaire apparaît, en "foyers" de pullulations de chenilles, développées uniquement en plaine. Ce milieu homogène a été très appauvri par la sécheresse, et le parasite d'œufs *Ooencyrtus* sp. y est, dans un premier temps, en densité trop faible pour réduire les pontes massives qui apparaissent, son développement étant d'autre part beaucoup plus lent que celui de son œuf-hôte. Son action régulatrice s'établit rapidement, dès la première génération de pullulation, mais le parasitisme n'augmente pas avec la densité des pontes et ne dépasse pas 55 %. Les prédateurs d'œufs et de chenilles se trouvent dans le même cas, tandis que les chenilles en phase grégaire sont beaucoup plus actives et se développent plus rapidement.

Au-delà d'une certaine densité exceptionnnele de proies, et malgré l'apparition de phénomènes adaptatifs dans leur comportement, les prédateurs de chenilles âgées (oiseaux et guêpes) deviennent en plaine momentanément inaptes à réduire la multiplication du ravageur.

Enfin, on assiste à une compétition intraspécifique seulement lorsque la population a atteint un niveau critique, qu'elle a consommé presque toute sa nourriture, et qu'elle est de ce fait proche de s'effondrer. C'est donc un cas extrême de régulation périodique.

La pullulation d'*Othreis* équivaut à une crise du système écologique concerné ; la capacité de ce système à maîtriser cette crise — capacité représentée par le complexe parasitaire — s'effondre lorsque les phénomènes s'amplifient et atteignent un seuil critique. Il faut cependant rattacher ici la notion de niveau de crise à celle d'échelle de temps, pour que ce niveau soit atteint et que la crise se produise. Cela conduit à la prévention et à la gestion de telles crises, ou mieux, à la gestion des populations concernées. Cependant le futur, dans ce domaine, n'est pas forcément donné à l'avance pour être découvert — comme l'a montré l'année 1970 avec l'action efficace de *Polistes* — et tenter de prédire cet avenir avec certitude reste sûrement présomptueux. Par contre, il est sans doute plus facile de le *diriger* en s'attaquant aux causes. Ceci fait l'objet du chapitre suivant.

Les populations résiduelles réfugiées dans les biotopes de montagne, ou bien les stations de pullulations dans le défilé ou en plaine, permettent aussi de considérer la population globale d'*Othreis* comme des groupes d'individus dont l'environnement est distinct, puisqu'il se produit, uniquement en ces stations, une rupture phénologique importante, du fait de l'absence temporaire ou de la présence des divers facteurs recensés. Et ces groupes d'individus seuls sont à l'origine d'une crise générale.

5.4. Vérification en 1970 des observations faites en 1969 sur le déclenchement des pullulations d'*Othreis*

Au début de 1970, l'apparition brutale de chenilles en pullulation précoce sur le même microhabitat de montagne que celui où des pullulations différées avaient été observées en 1969, a permis de vérifier l'histoire de la gradation observée et de confirmer le rôle important que joue l'époque de l'arrivée des pluies dans la gradation observée.

Rappelons que ce microhabitat est constitué de quelques branches seulement d'une érythrine à "feuilles rondes", couchée à terre, au radier du creek Villaz à Sarraméa. Ces branches émergent des herbes hautes, de *Canna* et de pieds de *Lantana* poussant sur les berges du cours d'eau, auxquels elles sont mêlées ; elles portaient en 1970, 600 folioles environ (Pl. 12, ph. 4). Les observations et le raisonnement qui en découle sont les suivants :

TABLEAU 52 — Etude d'une cohorte de chenilles et de chrysalides d'*Othreis* en février 1970

	CH1	CH2	CH3	CH4	CH5	Pré-nymphes	Chrysalides
2.2.70 (14h30)	0	1	0	9	9	5	3NP
4.2.70 (15h)	0	0	1	2	2	5	3
27.2.70	9	28	49	28	0	0	0

Diagramme de flux illustrant les transitions entre les stades (CH1 à CH5) et les formes suivantes (Pré-nymphes et Chrysalides) :

- De CH1 à CH2 : 1 chenille
- De CH2 à CH3 : 1 chenille
- De CH3 à CH4 : 1 chenille
- De CH4 à CH5 : 2 chenilles
- De CH5 à Pré-nymphes : 5 pré-nymphes
- De Pré-nymphes à Chrysalides : 3 chrysalides

La comparaison des deux premiers dénombrements effectués à 48 h d'intervalle, montre que 5 chenilles du 4ème stade ont disparu ; cela est dû à l'action très probable des guêpes *Polistes*, très communes en vol autour des érythrines.

D'autre part, connaissant les caractéristiques biologiques d'*Othreis*, le maximum des chenilles (4ème et 5ème stades) correspond à des pontes écloses 10 jours environ avant l'observation des chenilles, soit vers le 22-24/1/70. Ces mêmes œufs ont été pondus vers le 17-20/1/70 par le premier vol de papillons, qui se sont trouvés dans la nature, sous forme de chenilles du 5ème stade et de chrysalides, deux ou trois semaines avant. Cette époque correspond bien à celle de l'arrivée des pluies, survenues entre le 25/12/69 et le 2/1/70.

D'autre part, si l'on considère le troisième dénombrement, celui du 27 février, on individualise un autre maximum de la population d'*Othreis* au 3ème stade larvaire. Il doit correspondre à de fortes pontes déposées 9 à 10 jours avant le dénombrement, soit vers les 16-18/2/70. Ces pontes ont été déposées par les papillons de la génération précédente, dont le maximum a bien été repéré, au début de février, au stade chenille du 5ème stade-prénymphé (si l'on considère un temps moyen de chrysalidation, en conditions naturelles, de 14 jours). C'est bien ici le début de la seconde génération 1970 d'*Othreis* et les observations sont cohérentes. D'autre part, il ressort également ici que

les femelles d'*Othreis* s'accouplent et pondent dans les 2 à 3 jours qui suivent leur éclosion.

CONCLUSIONS

En 1970, les pluies sont arrivées à une date normale et le complexe biologique régulateur d'*Othreis* ne s'est pas trouvé perturbé et mis en "état d'infériorité" par une sécheresse trop prolongée. Les guêpes, dont les populations étaient plus importantes qu'en année moyenne, du fait du grand nombre de femelles fondatrices, issues de fortes populations de *Polistes* développées en 1969 sur les pullulations d'*Othreis*, ont joué aussitôt leur rôle régulateur sur les chenilles des premiers stades. A ce moment, la Tachinaire *Winthemia* n'apparaît pas encore ; il lui faut un certain délai. Par contre, *Ooencyrtus* est déjà installé (nous sommes en montagne) sur 52 % des œufs au début du mois.

5.5. Comparaison des conditions de pullulation dans la région de La Foa, sur la presqu'île de Nouméa et sur l'île Lifou.

A plusieurs reprises, nous avons fait un parallèle entre les observations faites dans la région de La Foa et celles faites sur la presqu'île de Nouméa, en particulier pour mettre en évidence l'influence de la tachinaire *W. caldoniae*.

En 1969, des pullulations d'*Othreis* et de gros dégâts ont aussi été observés sur la presqu'île de Nouméa et aux îles Loyauté, en particulier à Lifou. Il est concevable que les quelques papillons initiateurs des pullulations, peuvent se développer "en brousse", puis migrer vers la presqu'île de Nouméa, y piquer les fruits dans les vergers, enfin regagner la brousse ; cette éventualité est plus difficilement concevable pour Lifou, une île séparée de la Grande Terre par un bras de mer de 100 km de large.

Pour Nouméa, ceci est un schéma simple et fidèle des événements : les premiers papillons, migrant des plus proches zones montagneuses vers la presqu'île, sont à l'origine de pullulations de chenilles sur les nombreuses érythrinae-"peupliers" constituant de nombreuses haies de la ville ; celles-ci sont entièrement défeuillées dans le courant du mois d'avril, comme le sont les "piquants" de La Foa (Pl. 12, ph. 1) ; les pullulations de chenilles sont ensuite stoppées par la famine, mais les papillons produits dévastent rapidement la production fruitière des vergers, puis, cette nourriture épuisée, quittent la presqu'île pour les environs immédiats (La Dumbéa, Païta, Mt. Dore, Plum), où relativement peu d'érythrinae ont été plantées.

La zone urbaine de Nouméa et ses haies de "peupliers" jouent ainsi le rôle des plaines de La Foa, plantées de "piquants" pour ombrager les caféières d'autrefois.

Quelques papillons se développent tout de même sur la presqu'île pendant la sécheresse, mais en très faible nombre. Ainsi, le 24 janvier 1969, en 4 heures

de recherches, un observateur n'a pu découvrir, sur tous les "peupliers" d'un quartier de Nouméa, qu'une seule chenille du 3ème stade et 4 chrysalides non parasitées. Deux mois plus tard, les pullulations étaient déclenchées et, en "dénombrement à vue" sur 20 arbres, le même observateur décomptait 27 chenilles du 4ème stade, 226 du 5ème stade et 210 chrysalides ; 85 % des œufs (787) se trouvaient sous forme d'ooplaques et le parasite d'œufs *Ooencyrtus* était inexistant. On pouvait uniquement observer une pression exercée par les "guêpes jaunes" (*Polistes olivaceus*) sur les chenilles des 2ème et 4ème stades. La guêpe installe alors ses nids dans les haies et sous le rebord des toits.

A l'île Lifou, nous constatons, en avril 1969, d'importants dégâts d'*Othreis* (Pl. 2, ph. 3), alors que des pullulations de chenilles se développent dans les peuplements "d'érythrina à feuilles rondes", plantées dans les tribus et autour. En même temps, on pouvait observer, la nuit, de nombreuses noctuelles (*Othreis fullonia* et *Serrodus campana*) sur tous les agrumes de l'île, en particulier sur les oranges d'un petit verger industriel (Grand chef Zeoula), installé près du village d'Hapetra (fig. 34). Dans le même temps, la plante-hôte originelle d'*Othreis fullonia*, qui est *Stephania forsteri* (Ménispermacées), semblait être devenue très rare à Lifou.

Les érythrines ne manquent pas sur l'île, en particulier sur le "plateau" central (centre du district de Loessi), où justement mandariniers et orangers abondent également (tribus de Kedeigne, Thuahaick, Hméleck et Wiwatul). Outre les agrumes, les pommes-cannelle (*Anona squamosa*, Anonacées) étaient particulièrement appréciées par *Othreis*, ainsi que les melons et les tomates de la Coopérative de Hméleck. Ainsi, tandis que dans le village de Hméleck, les érythrines étaient couvertes de chenilles d'*Othreis*, à Wiwatul plusieurs centaines de kilos d'oranges pourrissaient à terre à la suite des piqûres de la noctuelle (Pl. 2, ph. 3).

Nous nous sommes assurés que les parasites d'œufs *Ooencyrtus* sp. et *Telenomus* sp. existent à Lifou ; par contre, la guêpe jaune *Polistes olivaceus* et la tachinaire *Winthemia caledoniae* sont absentes. Nous avons alors fait un essai d'installation de cette dernière, en plaçant dans un éclosoir fixé à un tronc d'arbre du village de Hméleck, 200 pupes, puis 240 pupes de la mouche (24 et 28 avril 1969). Des chenilles d'*Othreis*, portant des œufs de la tachinaire ont les semaines suivantes été observées, mais, malgré cela, il ne semble pas que le parasite se soit établi à Lifou. L'introduction de la guêpe *Polistes* devrait être envisagée, malgré l'inconvénient majeur représenté par les piqûres douloureuses qu'elle peut infliger à l'homme.

L'île Lifou est constituée d'un plateau corallien, soulevé de quelques dizaines de mètres au-dessus de la mer ; mis à part le biotope particulier constitué par les villages, ce plateau est entièrement recouvert d'une forêt, dense mais peu élevée.

Des pullulations d'*Othreis* se développent cependant dans un tel écosystème, et le ravageur doit subsister, pendant la sécheresse, en des zones privilégiées, analogues aux zones montagneuses de la Grande Terre. La brousse de Lifou est souvent très sèche et, comme il n'existe pas de rivière, les zones éco-

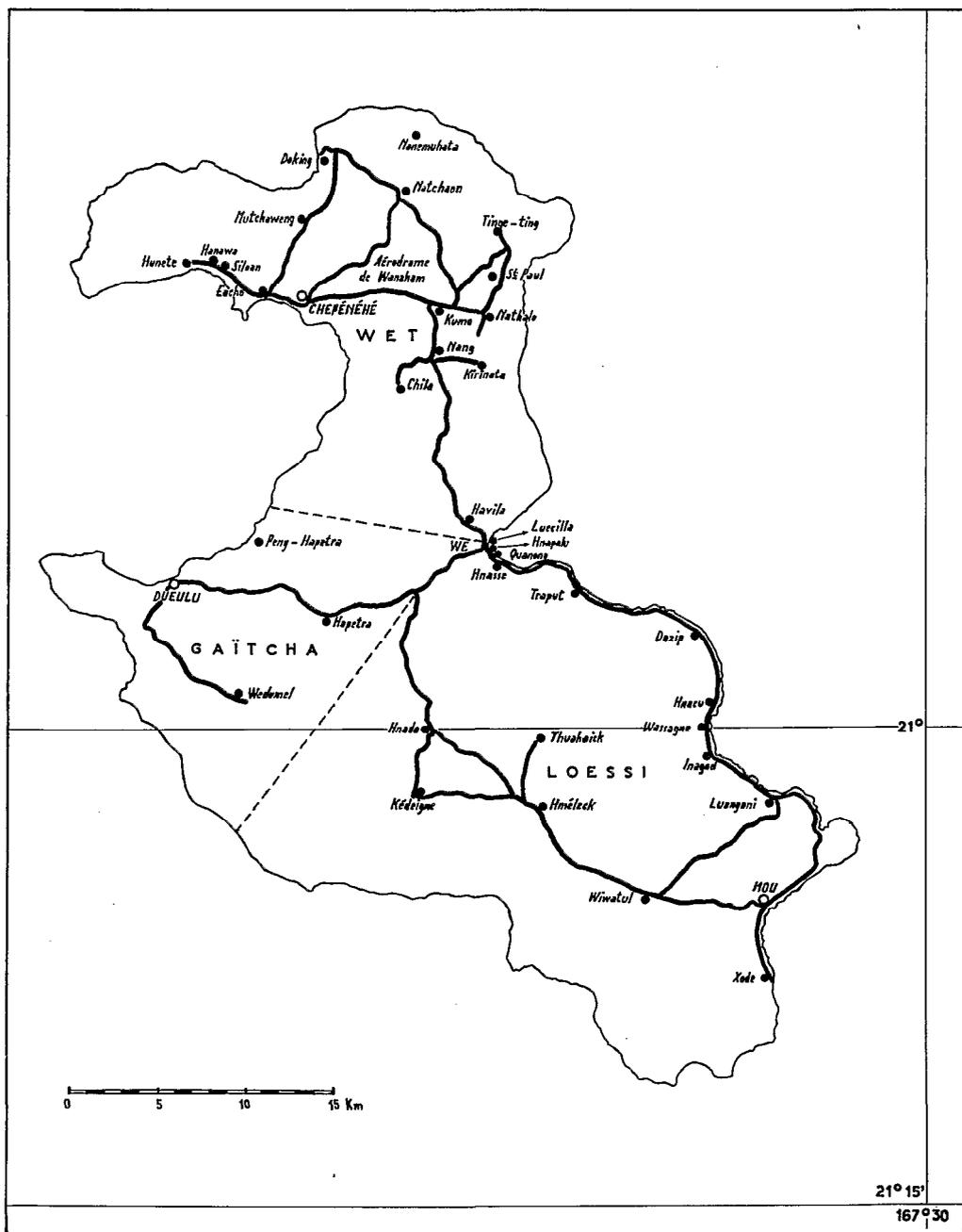


Fig. 34. — Ile Lifou.

logiques qui nous semblent les plus favorables sont encore les zones habitées, c'est-à-dire les tribus où l'homme a planté les érythres. Il ne semble donc pas que le ravageur ait dans ce cas à effectuer des migrations pour pulluler (s'il se déplace pour rechercher des fruits à piquer) ; ainsi ses populations augmentent et diminuent sur place, selon les conditions écologiques qui leur sont fournies par le milieu.

6. RECHERCHE D'UNE METHODE DE PREVISION DES PULLULATIONS D'*OTHREIS* EN NOUVELLE-CALEDONIE

Beaucoup de travaux sur la dynamique des populations d'insectes tendent vers ce but : la prévision du moment où des pullulations et les dégâts associés sur la plante cultivée se produiront.

Des pullulations d'*Othreis fullonia* ont été observées, les mêmes années, dans des archipels relativement proches les uns des autres dans le sud-ouest Pacifique, comme les îles Fiji, la Nouvelle-Calédonie et les Nouvelles-Hébrides. Ainsi, en 1931, des pullulations sont rapportées aux Fiji et en Nouvelle-Calédonie, mais aussi au Queensland et, en 1964, en Nouvelle-Calédonie et aux Nouvelles-Hébrides. Un facteur abiotique catastrophique pourrait être à l'origine commune de ces phénomènes biotiques et, de fait, ces années furent particulièrement sèches. La remarque a aussi été faite que l'année 1969 a été marquée, en Nouvelle-Calédonie, par le développement d'autres pullulations d'insectes que nous avons appelés "indicateurs phénologiques" ; le facteur commun le plus simple à ces phénomènes analogues nous semble donc être le temps qu'il a fait ; nous avons alors tenté d'analyser les conditions abiotiques caractérisant la situation générale qui se trouve à l'origine de ces crises simultanées de l'écosystème considéré.

L'influence que peut avoir le climat sur le niveau des populations d'insectes est beaucoup controversée, s'il est admis que le climat règle la répartition des espèces. Cependant, il n'y a aucune raison de rejeter le fait que le climat peut avoir, sinon une action directe sur la population étudiée, comme le soutient Uvarov (1931), du moins une action indirecte par l'intermédiaire des innombrables facteurs que nous avons tenté de mettre en lumière dans l'écosystème où évolue *Othreis*.

Comme le rappelle Glen (1954), le terme "facteur catastrophique de mortalité" est appliqué par Ullyett (1947) à des forces qui réduisent la population d'un insecte-hôte à des valeurs insignifiantes en un temps très court. Les parasites et les prédateurs peuvent ainsi se trouver réduits aussi fortement que des phytophages ; et dans les situations où les ennemis naturels contribuent en temps normal de façon importante à la mortalité totale de l'hôte, de sérieuses répercussions peuvent s'ensuivre.

Lorsque le facteur catastrophique disparaît, les survivants de la population-hôte se multiplient et, en l'absence des facteurs de contrôle dépendant de

la densité, ils peuvent rapidement atteindre à des densités destructrices. De la sorte, les facteurs catastrophiques peuvent être considérés comme des causes contribuant de façon importante aux pullulations.

Depuis longtemps, l'analyse soignée des facteurs climatiques ont attiré l'attention des écologistes de terrain pour prédire des pullulations.

Dès 1924, Cook dresse un climogramme caractéristique pour chacune des noctuelles d'intérêt économique du Minnesota et s'en sert pour étudier la distribution de *Porosagrotis orthogonia* Morr. Il met en évidence, sur le plan écologique, la différence entre le climat et les conditions climatiques de l'année étudiée. Ainsi, le climat des plaines du Montana est favorable à *P. orthogonia* et on y rencontre normalement ce ravageur ; par contre, en 1923, les conditions climatiques furent défavorables à l'espèce et elle fut pratiquement absente du Montana. Il est donc possible de trouver une corrélation entre le climat et la distribution géographique d'un ravageur, comme entre les fluctuations des conditions climatiques et les changements dans l'abondance du ravageur étudié. Cook (1926) démontre que les chutes de pluies de mai à juillet ont une grande signification sur le développement des populations de *P. orthogonia*, les mycoses et les maladies bactériennes étant directement en cause. Dans une dernière étude, Cook (1929, 1930) parvient aux conclusions suivantes.

Si l'on considère les relations entre le climat et la distribution et l'abondance des insectes d'intérêt économique, il faut restreindre l'étude aux régions où des pullulations se produisent. Dans la zone de distribution économique de l'espèce, on peut distinguer trois niveaux dans l'abondance et les dégâts commis, et l'on peut les rapporter aux conditions climatiques ; cela permet de définir trois zones bioclimatiques pour l'espèce.

En certaines régions l'insecte est bien adapté au climat normal et pullulerait chaque année s'il n'était contrôlé par les facteurs biotiques. C'est la zone des conditions favorables de pullulations. Dans une zone adjacente, l'insecte n'est pas adapté au climat moyen, mais à ses variations et les pullulations suivent ces variations. Des extrêmes importants, qui éliminent presque totalement les populations y surviennent assez souvent, mais un petit noyau se maintient et constitue le point de départ d'une pullulation nouvelle, lorsque les conditions redeviennent favorables. Les facteurs biotiques sont, ici, moins importants : c'est la zone de pullulation occasionnelle. Enfin, dans la zone la plus éloignée des conditions moyennes à la survie de l'insecte, une population permanente ne peut se maintenir, mais des pullulations consécutives à des migrations provenant des zones favorables peuvent s'y produire. C'est la zone de pullulation possible. Les facteurs biotiques peuvent y être importants, mais, ici, les parasites ne peuvent être spécifiques mais polyphages.

Ces idées seront reprises en partie par Andrewartha et Birch, lorsqu'ils affirment que les lois qui gouvernent la distribution des animaux sont les mêmes que celles qui gouvernent leur abondance (Birch, 1957).

Ainsi, Wellington et ses collaborateurs (1950) mettent en évidence que, durant la période de 3 à 4 ans qui précède les pullulations de *Choristoneura*

fumiferana (Clem.) en Amérique du nord, des situations météorologiques significatives peuvent être observées. En même temps, des pullulations de ce que nous appelons un "indicateur phénologique", *Malacosoma distria* Hbn., surviennent en des régions bien précises. Ces auteurs considèrent que ces faits ont une valeur de prédiction.

De même, Greenbank (1956-1957) démontre que les pullulations de *Choristoneura fumiferana* (Clem.), au Nouveau Brunswick, sont parfois dues à des conditions climatiques (associées à la dispersion), durant les années qui précèdent les pullulations ; ces conditions agissent sur la physiologie de la plante-hôte, puis, indirectement, sur celle du ravageur qui s'en nourrit : il devient plus fécond et sa longévité est prolongée.

Les travaux sur les pullulations d'insectes en milieu tropical sont rares ; l'un d'eux a été mené par Van Der Vecht (1950) sur une zygène du cocotier à Java *Artona catoxantha* Hamps. (*Lep.*, *Zyg.*) et plusieurs observations de cet auteur peuvent être comparées avec celles que nous avons faites sur *Othreis fullonia* :

— la quantité de nourriture et la température sont constantes tout au long de l'année et on peut tenir ces variables comme négligeables. La famine peut survenir, seulement lorsque *Artona* pullule.

— il existe une périodicité annuelle dans les 9 générations annuelles d'*Artona*, comme nous le constatons chez *Othreis*.

— les chutes de pluies ont une grande influence sur les fluctuations : après chaque saison sèche, la densité d'*Artona* augmente lorsque les pluies surviennent, la fin de la saison sèche coïncide avec une forte réduction des populations du ravageur. On observe les mêmes phénomènes chez *Othreis*. Selon Van Der Vecht la sécheresse agit sur la composition chimique de la feuille de cocotier et réduit ainsi la vitalité du ravageur ; il s'ensuit des pontes plus faibles et une mortalité des premiers stades larvaires plus forte que normalement.

— Cet auteur observe également des générations distinctes du ravageur, au début des pullulations, phénomène qu'il attribue à l'action du parasite principal *Apanteles artonae*, alors qu'en général *Artona* présente des générations qui se chevauchent continuellement. C'est cette discontinuité qui provoquerait, pour lui, les pullulations.

Chez *Othreis*, la pullulation est soudaine et due, d'abord, à des pontes massives en un temps très court. Les générations distinctes que l'on observe en sont la conséquence directe.

Enfin, dans les prédictions des pullulations, Van Der Vecht tient également grand compte de l'influence des changements climatiques anormaux.

Récemment enfin, Lever (1969) analyse les pullulations périodiques de *Mythimma separata* (Wlk.) et *Spodoptera mauritia* (Boisd.), deux noctuelles qui ravagent les pâturages et les cultures de riz aux îles Fiji. Celles-ci surviennent les années pluvieuses, en février ou mars, à la suite de cyclones et d'inon-

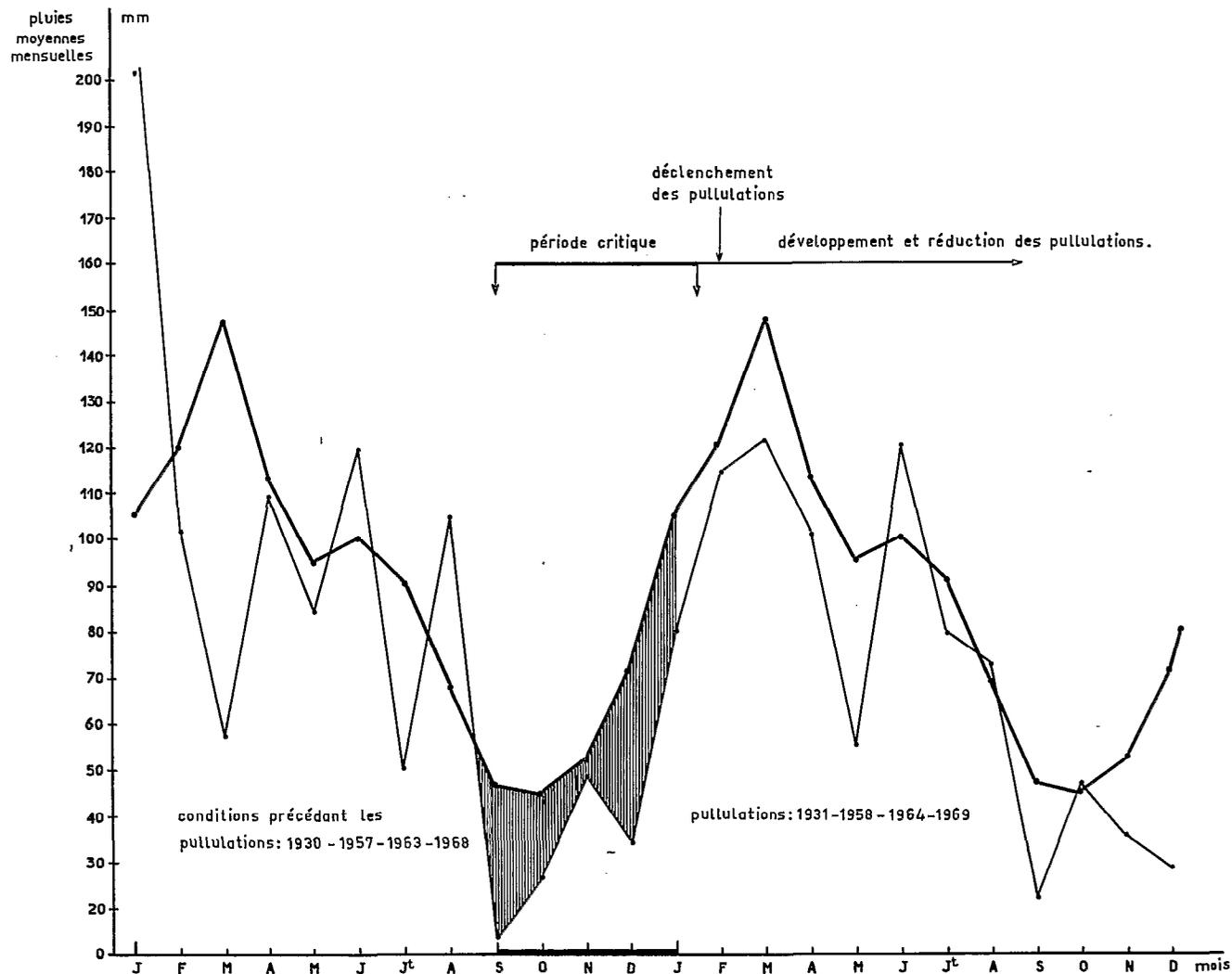


Fig. 35. — Nouméa — Comparaison à la moyenne générale (1903-1970) des pluviométries mensuelles de quatre couples d'années durant

dations. Cet auteur cite Alam (1960), qui considère qu'au Pakistan de telles pullulations surviennent quand la résistance de l'environnement, face au ravageur, est diminuée par certaines conditions du milieu physique, comme une sécheresse sévère précédant de fortes pluies. Ce sont les facteurs mis en évidence chez *Othreis* en Nouvelle-Calédonie ; cependant les mécanismes qui interviennent ensuite ne sont pas forcément les mêmes que ceux avancés dans les exemples précédents.

Dans le chapitre relatif au climat néo-calédonien, nous avons fait ressortir le caractère très irrégulier de la pluviométrie ; en Nouvelle-Calédonie, le caractère aléatoire des chutes de pluie et leur grande variabilité doivent donc être considérés sous leur aspect écologique. Ces fluctuations extrêmes des conditions abiotiques se répercutent inévitablement sur les populations d'insectes "régulées", surtout si celles-ci se trouvent, en Nouvelle-Calédonie, dans une "zone à pullulation occasionnelle" (Cook, 1924) ; les variations extrêmes des conditions climatiques sont alors à l'origine des variations extrêmes des populations.

Nous avons donc reporté, sur la figure 35, les pluviométries moyennes mensuelles, à Nouméa, de quatre années durant lesquelles des pullulations ont été observées avec certitude en Nouvelle-Calédonie. Ce sont les années 1931, 1958, 1964 et 1969. A chacune de ces années nous avons associé la pluviométrie de l'année précédente ; en effet, comme nous l'avons constaté en 1968-69, c'est la période de sécheresse qui a précédé, à la fin de l'année 1968, les pullulations de mars-avril 1969, qui peut se trouver à leur origine.

La courbe moyenne obtenue, comparée avec la courbe moyenne générale sur 67 ans (1903-1970), montre qu'un déficit pluviométrique important apparaît de septembre à décembre (et même janvier). Nous avons appelé cette période : "période critique" ; les pullulations se déclenchent en février-mars, puis se développent, et sont réduites jusqu'en juillet-août. Remarquons que, du moins à Nouméa, il pleut moins en général pendant ces pullulations que normalement. En outre, un cyclone en janvier ou février ne semble pas nécessaire à la pullulation, car on n'observe pas de maximum anormal durant cette période. La poussée de nombreuses jeunes feuilles, qui permet la survie d'un grand nombre de chenilles des 1^{er} et 2^{ème} stades d'*Othreis* n'est donc pas forcément sous la dépendance unique d'un cyclone ; les pluies normales de février-mars peuvent seules suffire.

Sur plusieurs graphiques, nous avons ensuite analysé les pluviométries moyennes mensuelles se rapportant à l'époque triennale durant laquelle nous avons mené le présent travail dans la région de La Foa.

Sur la figure 36, la comparaison des pluviométries moyennes mensuelles de 1967 à 1970 aux moyennes générales sur toute l'étendue de la Nouvelle-Calédonie (ces moyennes sont calculées sur 20 stations de 1952 à 1966), montre un très important déficit pluviométrique pendant exactement 12 mois : de février 1968 à janvier 1969. Nous avons indiqué sur ce graphique la période que nous considérons comme critique (juillet-janvier) et la période des pullulations (mars-août). En 1968, les populations d'*Othreis* ont été fai-

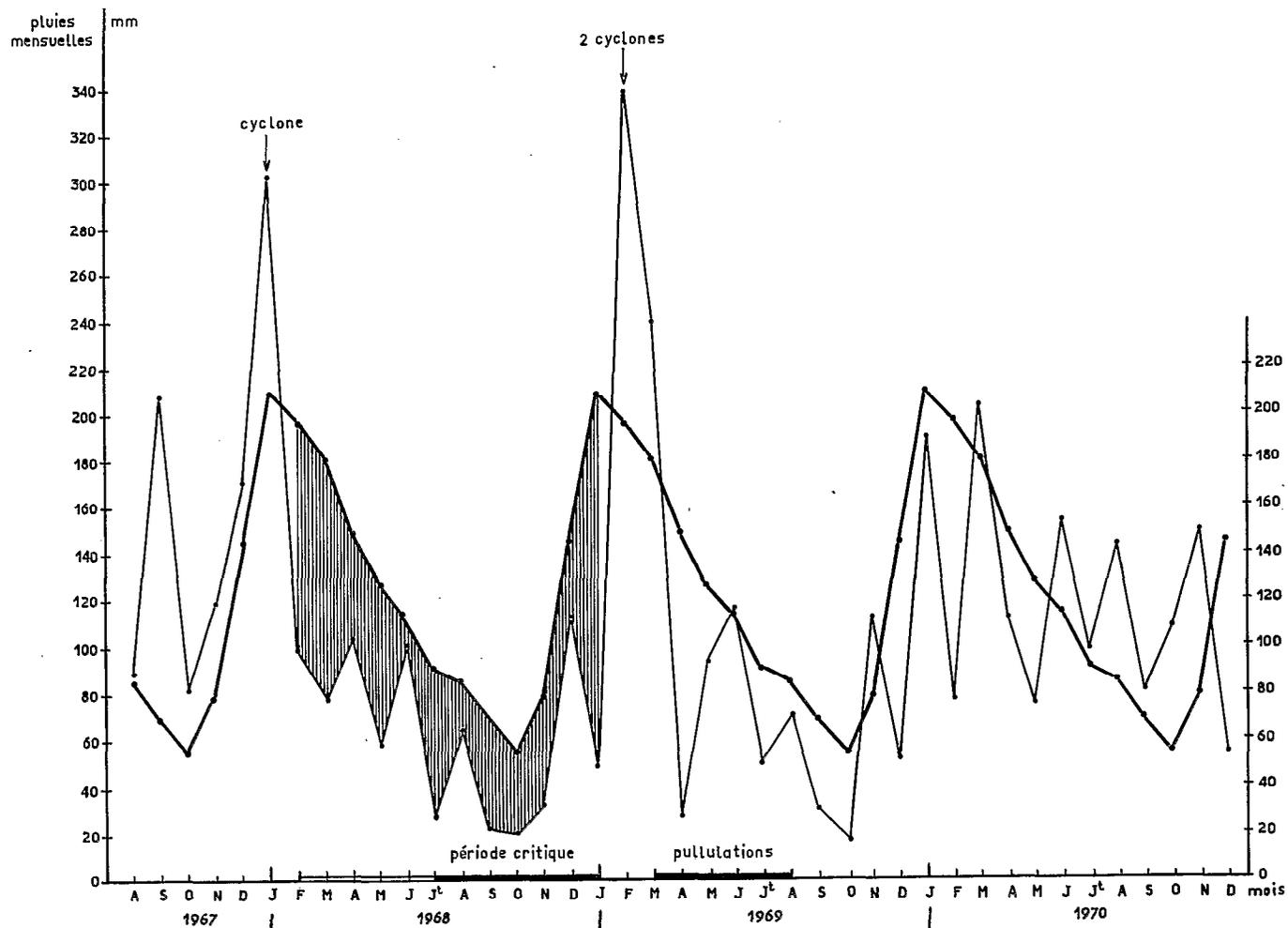


Fig. 36. — Comparaison des pluviométries moyennes mensuelles de 1967 à 1970 aux moyennes générales, sur toute l'étendue de la Nouvelle-Calédonie (moyennes calculées sur 20 stations pendant 14 ans : 1952-1966).

bles : on observe en effet, fin 1967, une pluviométrie supérieure à la normale. De même, le cyclone Brenda de février 1968 n'induit pas, à lui seul, des pullulations en mars-avril 1968.

D'avril à octobre 1969, puis en décembre, on observe à nouveau un léger déficit pluviométrique. Au début de l'année 1970, on observe, de fait, des populations d'*Othreis* bien supérieures à celles de 1968, mais les populations de guêpes *Polistes* — conséquence des pullulations précédentes — sont intervenues pour les réduire. *Un déficit pluviométrique n'induit donc pas forcément une pullulation, le milieu biotique pouvant intervenir pour corriger le déséquilibre introduit dans le système.*

Des remarques analogues peuvent être faites sur la figure 37, donnant les chutes de pluies à Gomen, localité du nord-ouest de la Nouvelle-Calédonie : on y retrouve la même période critique, comme elle a été indiquée sur les figures 11 et 14 concernant les chutes de pluies à La Foa et à Canala.

En milieu tropical, il est souvent reconnu que la pluviométrie joue le rôle de la température en climat tempéré ; les variations de température autour des moyennes étant très faibles, on conçoit difficilement, en effet, qu'une différence d'un ou deux degrés aux alentours de 25° puisse avoir une influence importante sur les populations d'un insecte donné. Nous avons cependant reporté sur la figure 38 les températures moyennes calculées sur 17 stations pendant 14 ans (1952-1966) et les avons comparé aux températures moyennes mensuelles de 1967 à 1970. Il apparaît que la période mi 1968-mi 1969, durant laquelle les pullulations d'*Othreis* se sont préparées, déclenchées et développées, est également, sous cet aspect, une période exceptionnelle. Pendant la saison fraîche les températures moyennes sont inférieures à la moyenne générale d'un demi degré ; comme il ne pleut pas, le ciel est dégagé, le rayonnement est plus intense et les nuits sont plus fraîches.

Enfin, nous avons reporté sur la figure 39 les déficits pluviométriques mensuels, calculés en pourcentages par rapport à la moyenne des mois correspondants. Ces déficits sont calculés sur des périodes de 2, 3, 4, etc., 12 mois précédant l'arrivée des pluies et le déclenchement des pullulations (qui se situent, selon le cas, entre janvier et mars). Les courbes générales, se rapportant à toute l'étendue de la Nouvelle-Calédonie, ont été tracées pour l'année de pullulation 1969 et l'année "normale" 1970 (les moyennes utilisées concernent 20 stations sur 14 ans). Les années où des pullulations ont été observées (1957-58, 1963-64 et 1968-69) sont également analysées dans le cas particulier de la région de La Foa.

Ainsi, sur la Nouvelle-Calédonie toute entière, le déficit pluviométrique de février 1968 à janvier 1969, soit pendant un an, comparé à la pluviométrie moyenne calculée sur 20 stations pendant 14 ans, atteint 48 %. Sur la période septembre 1968-janvier 1969 (5 mois) cette valeur atteint 57,1 %. Par contre, en 1969-70 on n'observe un déficit voisin de 35 % qu'à partir de juillet 1969 : il se prolongera jusqu'en février 1970 ; il est cependant très peu prononcé en août et janvier et, surtout, on observe un excédent de 42 % en novembre, en pleine "période critique". Sur cette période novembre-février le déficit pluvio-

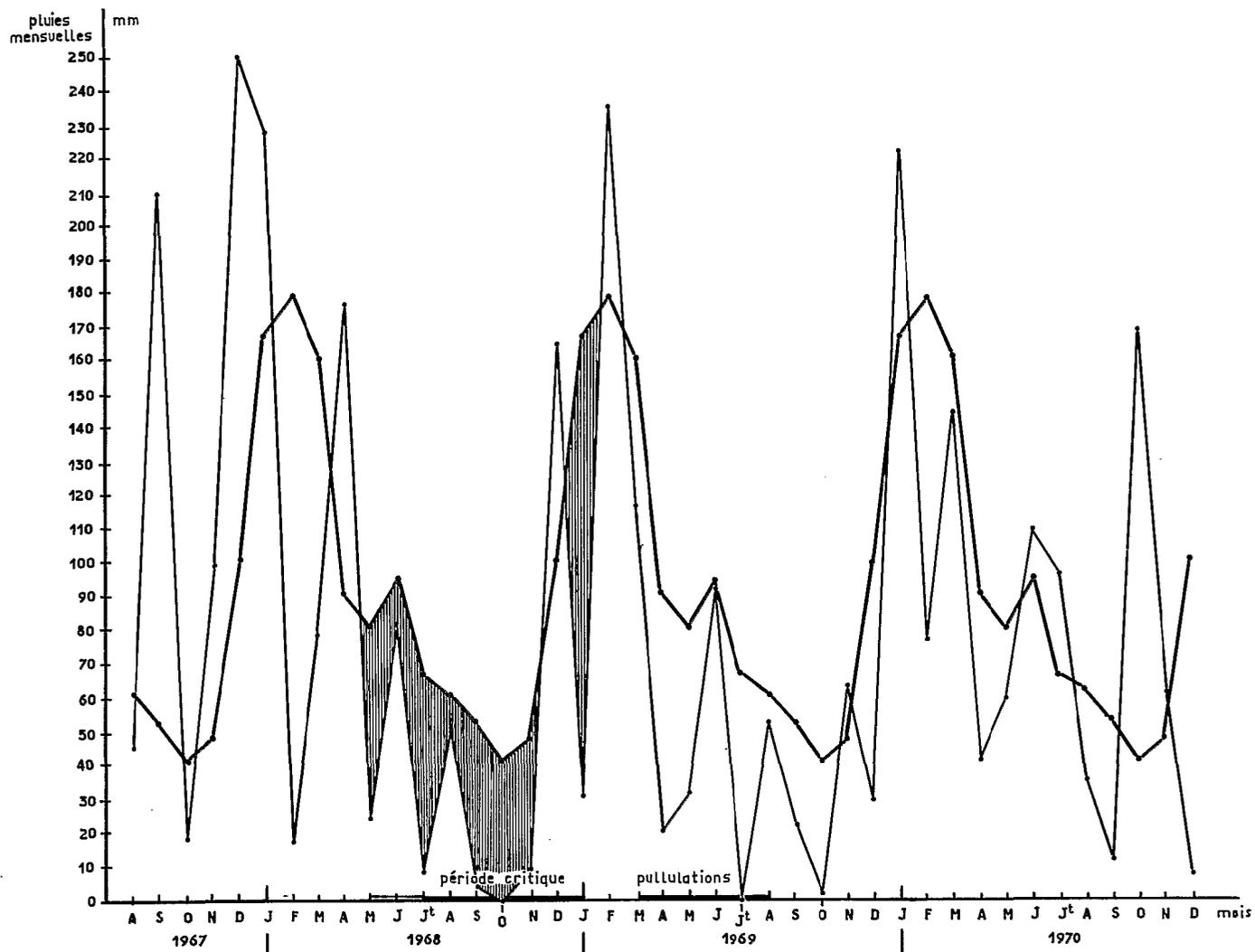


Fig. 37. — Comparaison à la moyenne générale (calculée sur 62 ans : 1909-1971) des chutes de pluies mensuelles à Gomen.

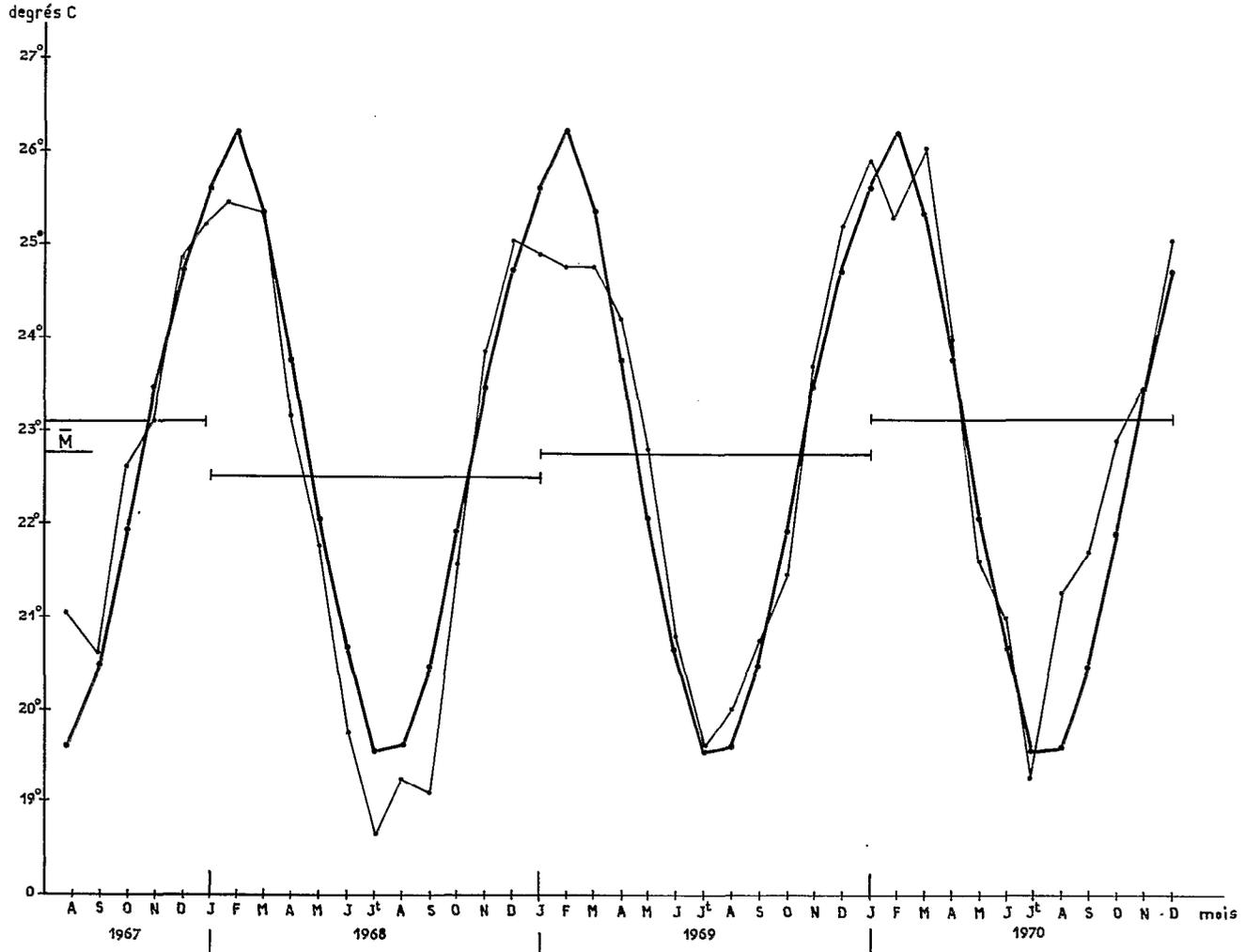


Fig. 38. — Comparaison des températures moyennes mensuelles de 1967 à 1970 aux moyennes générales (moyennes calculées sur 17 stations pendant 14 ans : 1952-1966).

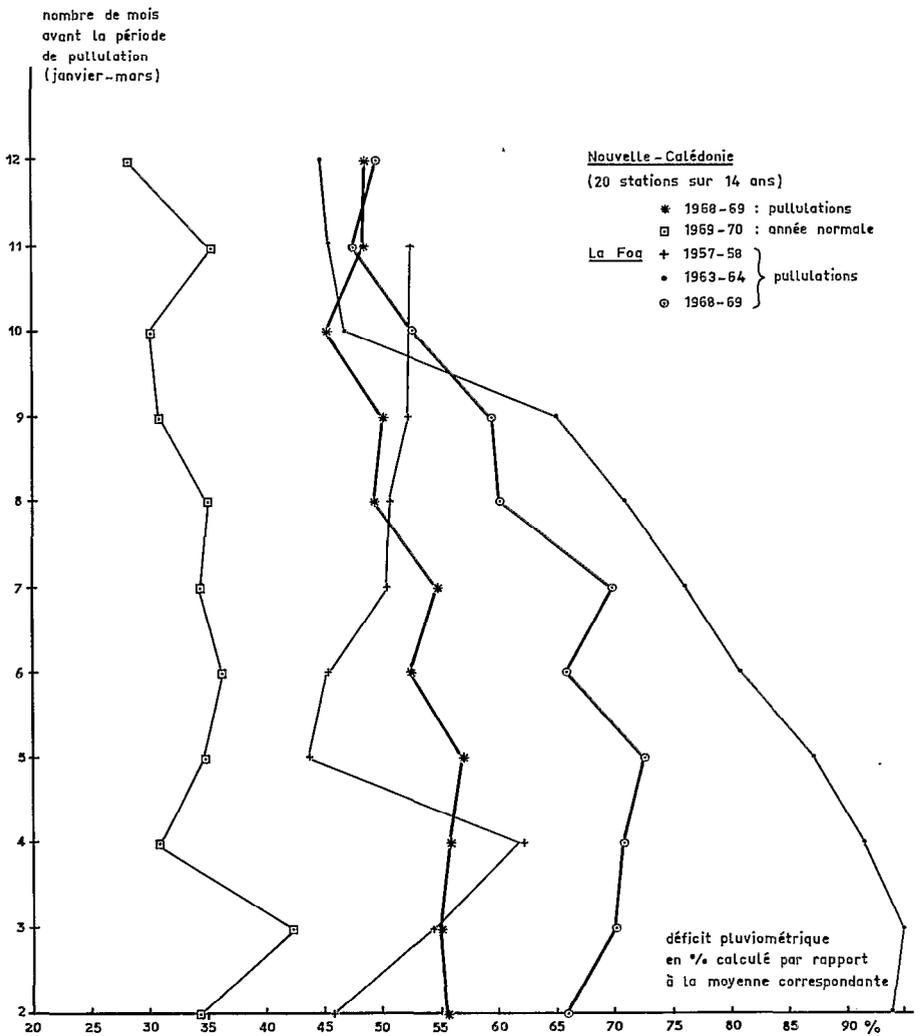


Fig. 39. — Conditions favorables aux pullulations : déficits pluviométriques.

métrique atteint 31,1 %. Pour la période juillet-janvier le déficit atteint 55 % en 1968-69 (pullulations) et 28,5 % en 1969-70 (pas de pullulations). Sur la "période critique" septembre-janvier ces valeurs varient peu : 57 % et 27,5 %.

En conclusion, le milieu écologique constitué par l'île Nouvelle-Calédonie, considérée dans sa totalité comme l'écosystème où évolue *Othreis*, peut supporter un déficit pluviométrique général de 28,5 % sur 7 mois (incluant la saison sèche normale) sans que des pullulations catastrophiques d'*Othreis* se déclenchent. Cependant, quand cette valeur atteint 55 % il y a pullulation.

Pour ce qui est de la région de La Foa, nous constatons sur une année entière, de février 1968 à janvier 1969, un déficit pluviométrique de 49,5 % ce qui est considérable. Sur une période de 7 mois, de juillet 1968 à janvier 1969 ce déficit atteint 69,6 % par rapport à la moyenne générale calculée sur 19 ans (1952-1971) ; il sera de 53,4 % en 1969-70 ; enfin, sur les 5 derniers mois (septembre-janvier), ce déficit se maintient : 69,4 % en 1968-69 et 51,4 % en 1969-70. Le milieu écologique constitué par les plaines de La Foa, et le complexe parasitaire qui y est installé sur *Othreis*, ont pu, dans ce dernier cas, supporter un déficit pluviométrique de 53 % sur 7 mois sans que les pullulations catastrophiques d'*Othreis* se déclenchent ; cependant, lorsque cette valeur atteint 70 % il y a pullulation.

On peut faire remarquer que la valeur 53 % suit une année de pullulation, et que l'action prédatrice des fortes populations de "guêpes jaunes" développées pendant les pullulations de 1969, a joué un rôle régulateur et a contrebalancé en quelque sorte la tendance à la pullulation qui se manifestait. Si cette valeur 53 % se trouvait *isolée* dans une séquence de plusieurs années normales, il n'est pas exclu que ce déficit, non affecté d'une pullulation antérieure, puisse alors indiquer le développement d'une population d'*Othreis* après l'arrivée des pluies. De plus, le déficit calculé ne s'applique que localement à la région de La Foa ; il a ainsi une valeur bien moindre que s'il concernait l'île toute entière.

Nous avons mis l'accent sur la grande diversité des climats locaux de Nouvelle-Calédonie et les différences anormales qui peuvent être constatées entre des localités de la côte ouest et de côte est. Ainsi, si à La Foa on observe des conditions favorables à une pullulation en 1969-70, les conditions générales sur la Nouvelle-Calédonie sont, en même temps, bien moins sévères qu'en 1968-69 ; les autres régions, moins affectées par la sécheresse que celle de La Foa, peuvent alors jouer le rôle d'un volant d'inertie sur le plan écologique.

On peut faire remarquer aussi que, lorsqu'un déficit pluviométrique atteint un pourcentage donné *en saison sèche*, il aura beaucoup plus d'influence sur le milieu que si le même pourcentage est observé en saison des pluies.

Pour la région de La Foa, nous avons également calculé les déficits survenus durant deux autres années de pullulation d'*Othreis* : en 1957-58 et en 1963-64. La courbe caractérisant 1957-58 se situe de part et d'autre d'un déficit moyen de 50 % pendant les 11 à 2 mois précédant l'arrivée des pluies ; les 4 derniers mois sont très secs, puisque le déficit atteint alors plus de 60 %. Cette année 1957-58 est comparable, au point de vue déficit pluviométrique à La Foa, à l'année 1969-70 ; la remarque faite précédemment s'applique justement ici, puisque des pullulations ont été observées en 1958 et non en 1970.

L'année 1963-64 est exceptionnelle à La Foa, puisqu'il n'a pratiquement pas plu durant les neuf derniers mois qui ont précédé les pullulations.

Il est possible de rapporter également les pullulations observées en 1969 sur l'île Lifou à une sécheresse exceptionnelle en 1968, puisque de juillet à décembre 1968 il n'est tombé à Lifou (Chépénéhé) que 34 % de la quantité

moyenne de pluies, calculée sur 15 ans (1953-1967) (déficit de 66 %). Si l'on considère les 4 mois (septembre-décembre) qui ont précédé les pullulations, ce déficit est encore plus fort puisqu'il atteint 85,5 %.

En conclusion, si les chutes de pluies observées durant les cinq à six mois qui précèdent l'arrivée habituelle des pluies, (soit de juillet à décembre), sont inférieures de 50 % aux chutes moyennes correspondantes, on peut s'attendre à une pullulation d'*Othreis*. Une saison des pluies est cependant nécessaire ; si elle n'arrive jamais (comme en 1972-73), *Othreis* reste toujours rare et ne pullule pas.

De même, ces conditions climatiques exceptionnelles induisent toute une série de faits que nous avons cités au cours de ce travail, par exemple des populations anormalement élevées de moustiques en montagne (leurs larves se développent dans les flaques d'eau des creeks qui ne coulent plus), ou bien les retards constatés dans le développement phénologique de la flore, comme exposé en note annexe N° 2. Ces observations peuvent ainsi apporter un poids supplémentaire à la probabilité de la pullulation qui se prépare. L'écosystème considéré possède cependant une plasticité suffisante pour qu'un facteur régulateur non prévu intervienne et que la pullulation probable ne se produise pas.

En 1969, les circonstances étudiées dans le présent travail sont bien à l'origine de la pullulation observée, mais il n'est pas sûr que toutes les pullulations d'*Othreis* surviennent selon ce même schéma. Néanmoins, une sécheresse prononcée semble bien être le facteur abiotique prépondérant. Une fois les pullulations d'*Othreis* déclenchées, selon des processus qui peuvent être très divers, elles sont accompagnées de toute une série d'"indicateurs phénologiques" qui surviennent en même temps, comme les pullulations de la noctuelle *Anua coronata* sur *Terminalia*, les pyrales sur les pâturages, ou *Achaea janata* sur les Euphorbiacées crotonées. Inversement, les mouches des fruits sont anormalement absentes.

Il apparait ainsi que le climat est le facteur-clé au sens de Morris (1965), c'est-à-dire le facteur qui est à l'origine de la plus grande variation dans la survie du ravageur d'une année sur l'autre ; cependant, les conditions climatiques annuelles, très variables en Nouvelle-Calédonie, agissent surtout indirectement sur la survie de la noctuelle, en particulier par l'intermédiaire de la plante-hôte des larves et par l'intermédiaire du complexe parasitaire. Ces conditions climatiques peuvent, d'autre part, être compensées par l'intervention et l'interdépendance de facteurs biotiques.

Ceux-ci ont été hiérarchisés dans un tableau, lors de l'étude du système de vie d'*Othreis fullonia*, en particulier dans les colonnes se rapportant aux facteurs exogènes.

Une séquence phénologique peut ainsi être dressée, selon un schéma prédictif, mais encore hypothétique, des pullulations de la noctuelle en plaine ; les divers facteurs sont hiérarchisés comme suit :

1—Pluies importantes, après une longue sécheresse, durant laquelle le déficit pluviométrique atteint ou dépasse 55 % sur au moins 6 mois avant le déclenchement des pullulations.

2—Poussée de nombreuses jeunes feuilles sur les érythrines (survie des chenilles du 1er stade).

3—En même temps, forte fructification des fruits cultivés et sauvages (nourriture abondante pour les adultes).

Néanmoins, cette séquence, favorable à des pullulations en plaine, peut-être compensée par l'intervention :

1—Des prédateurs de chenilles, en particulier par de fortes populations, différées d'une année sur l'autre, de la guêpe *Polistes olivaceus* qui, comme le merle des Moluques, réagit, de plus, selon une réponse aggrégative face aux pullulations de proies.

2—La compétition intraspécifique, qui conduit à la famine et à une mortalité presque totale des larves, et d'autant plus que le "biotop-stationnel" fournit une masse de nourriture réduite.

LA GESTION DES POPULATIONS
 DU RAVAGEUR *OTHREIS FULLONIA*
 LES FAITS OBSERVÉS,
 LES THÉORIES ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La gestion des populations de la noctuelle que nous avons étudiée en Nouvelle-Calédonie est bien le but ultime des travaux écologiques effectués jusqu'ici. Il s'agit maintenant d'utiliser les renseignements amassés sur l'écosystème étudié. Geier et ses collaborateurs (1967) ont bien mis l'accent sur le fait que, jusqu'ici, les écologistes étudiant les populations ont consacré peu d'attention aux aspects théoriques du contrôle des ravageurs.

La gestion d'un ravageur ("pest management"), selon Geier (1966), est une stratégie, nouvelle en 1960 (Geier et Clarck, 1960), dont la plus grande qualité est la sélectivité de son action sur des populations spécifiques. Cette action doit rester continuellement en rapport avec les dommages potentiels de la population concernée. Dans ce but, la nouvelle approche doit veiller à ce que les interventions soient bien adaptées à la biologie des espèces nuisibles. Comme l'écrit Geier, ce terme peut ainsi créer un climat intellectuel favorable et rend compte des changements dans les manières d'aborder les réalités écologiques et leur manipulation intelligente. Cette position implique donc l'acceptation de l'existence continue des espèces nuisibles, mais à des niveaux d'abondance tolérables.

Pour Rabb (1970), la gestion d'un ravageur consiste à minimiser les problèmes qu'il pose au moyen d'une méthode de lutte sélectionnée, mais adoptée seulement après que le système de vie du ravageur ait été compris, et prédites, aussi précisément que possible, les conséquences écologiques et économiques de l'action entreprise, de façon à ce que celle-ci le soit dans le meilleur intérêt de l'homme.

Pour Southwood (1970, in Rabb et Guthrie ed.) les fondements de la gestion d'un ravageur consistent en la manipulation planifiée des divers mécanismes qui gouvernent le niveau de ses dommages économiques, de façon à minimiser son impact économique.

Enfin, Clark (1970, in Rabb et Guthrie ed.) définit la gestion d'un ravageur comme consistant en la réduction satisfaisante des dommages commis par ce dernier ; dans ce but, on utilisera n'importe quel moyen, tout en gardant le souci du milieu écologique.

Geier (1966), Clark et coll. (1967), analysent le fonctionnement d'un "système de vie", défini comme une unité élémentaire de l'écosystème consi-

déré et déterminant l'existence d'une population élémentaire de l'espèce étudiée. Ce système de vie comprend la population et son environnement effectif, lesquels fournissent les facteurs communs réglant l'abondance de l'espèce : les qualités intrinsèques du ravageur et les composantes de l'environnement en interactions. Les événements observables en sont la conséquence. Ces derniers font intervenir des mécanismes écologiques, dont le terme ultime est le niveau atteint par la population du ravageur ; des mécanismes stabilisateurs, fonction de la densité, ajustent entre temps l'influence des divers facteurs et assurent la survie de la population considérée.

Dans l'étude d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie, nous avons tenté de mettre en lumière ces divers points de façon à comprendre au mieux la situation du ravageur. Il s'agit alors de modifier utilement le système de vie selon diverses stratégies (Clark et coll., 1967), qui se subdivisent en deux groupes : soit en s'attaquant aux caractéristiques de l'espèce, soit en modifiant les conditions de l'environnement.

Il s'agit aussi de peser le pour et le contre et de faire un choix.

Roberts (1969) constate la grande plasticité de l'insecte, confronté à son environnement habituel, ou à un nouvel environnement. Ainsi, devant les modifications du comportement de l'insecte, aboutissant à une meilleure survie de l'espèce, ou devant la résistance aux insecticides, il se demande quelles sont les chances de l'homme de contrôler les insectes de façon plus effective et quelle sera la nature des problèmes posés à l'avenir. Les trois échelons à analyser, lorsqu'on se trouve confronté avec une situation créée par un ravageur, sont donc, pour lui, les suivants :

1—Déterminer d'abord les dégâts actuels et potentiels, et décider si une action est souhaitable. Pour *Othreis*, les dégâts ne dépassent pas 10 % en année normale et peuvent être supportés économiquement ; par contre, les dégâts potentiels en année de pullulation sont proches de 100 %.

Il s'agit, ensuite, de savoir à quel moment l'insecte devient un ravageur sur le plan économique, ou de prédire quand il le deviendra. A la suite d'une forte sécheresse, il y a, en Nouvelle-Calédonie, de fortes chances pour qu'*Othreis* pullule à l'arrivée des pluies.

2—Il s'agit d'analyser les événements qui président à l'existence d'un problème soulevé par un ravageur, de comprendre les conditions écologiques et les facteurs qui mènent à la situation où les populations de l'insecte deviennent nuisibles, et qui entrent en jeu dans ses fluctuations, dans ses pullulations. Quel est le rôle joué par le ravageur dans son habitat ? Quelles sont ses relations avec les autres espèces ? Nous avons répondu à chacune de ces questions en ce qui concerne *Othreis*. Sans ce genre de connaissance, il est en effet impossible d'évaluer ou de prévoir avec justesse les effets de n'importe quelle manipulation que l'on fait subir à l'environnement. Et Roberts cite plusieurs exemples où la transformation du milieu par l'homme a récemment posé de nouveaux problèmes entomologiques (pâturages extensifs, effets des insecticides, des engrais etc. . .). Des problèmes nouveaux de ce genre se poseront toujours dans l'avenir.

3- Il s'agit, enfin, de décider quelles sont les mesures de lutte à utiliser. Quels dangers et quels autres problèmes ils impliquent ; quels principes guideront leur utilisation. Le problème central, auquel il faudra toujours faire face dans la lutte contre les insectes, est de trouver le moyen d'obtenir un contrôle satisfaisant associé à une perturbation de l'environnement la plus faible possible.

“Il nous faudra donc toujours regarder avant de décider ; penser avant d'agir ; ceci implique les décisions les plus difficiles car “nous possédons un pouvoir grandissant alors que nos connaissances, comme la prudence et la mesure, ne suivent pas”.

De nombreux aspects de l'environnement, et beaucoup de formes de vie, sont valables soit pour des raisons économiques, scientifiques, sociales ou esthétiques. Mais il est important de réaliser que ces jugements de valeur changent. Plus les connaissances sont approfondies sur le rôle que jouent les plantes et les animaux, pris individuellement, dans les mécanismes de l'environnement naturel, mieux cet environnement pourra être exploité pour satisfaire des besoins croissants de nourriture et d'espace ; les valeurs changeront d'autant plus, en fonction des composantes diverses de l'environnement, et ces changements transformeront les attitudes vis-à-vis des mesures de lutte spécifique contre les insectes, et vis-à-vis d'autres pratiques agricoles.

A ce niveau de l'analyse, il nous semble opportun d'exposer l'étude de Springett (1970), concernant les aspects écologiques du contrôle des insectes ravageurs. Cet auteur reconnaît une hiérarchie des problèmes posés, durant l'approche écologique, pour obtenir un contrôle satisfaisant des ravageurs ; en même temps, des implications socio-économiques sont soulevées. L'auteur hiérarchise arbitrairement les problèmes selon 3 niveaux.

Le niveau 1 s'applique aux problèmes pour lesquels l'approche relève avant tout de l'histoire naturelle appliquée et du bon sens commun. De tels problèmes sont résolus sans faire appel à une expérimentation très élaborée ; on aboutit communément à des solutions relativement satisfaisantes dans l'ensemble, mais la réponse donnée est à court terme, aussi bien sur le plan social qu'économique ; plusieurs questions sont laissées en suspens et les inconvénients de ces solutions ne deviennent apparents que lorsque le système se trouve en état de stress, ou lorsqu'un point de vue à long terme est adopté.

Les problèmes du niveau 2 sont caractérisés par la voie expérimentale selon laquelle on les aborde. En général, ils n'ont pas reçu de réponse au niveau 1, ou bien sont la conséquence d'une rétroaction des techniques appliquées au niveau 1. Les problèmes du niveau 2 sont caractérisés par les relations quantitatives et les processus écologiques sous-jacents aux dégâts causés aux cultures. Souvent les moyens sont élaborés et, parfois, les résultats peuvent être analysés selon un modèle soumis à l'ordinateur. La solution apportée peut, au premier abord, paraître simple. Cependant elle peut impliquer des conséquences sociologiques, comme l'éducation du consommateur, la recherche de marchés de remplacement, une crise dans une branche particulière de l'industrie, avec ses répercussions sociales et économiques, ou la recherche de

nouvelles techniques industrielles. A ce niveau, le problème appartient plus au niveau 3 qu'au niveau 2. Ainsi, plus la sévérité de la pression démographique sur l'environnement augmentera, plus la lutte contre les ravageurs et ses répercussions inévitables passeront du secteur privé des responsabilités au secteur public.

Ainsi, comme l'écrit Springett, les modèles quantitatifs de systèmes de vie, issus des recherches au niveau 2, sont des affaires bien simples, si on les compare aux mécanismes intervenant dans les modèles d'écosystèmes, ou même aux écosystèmes tout entier. Et ces modèles commenceront à apparaître dans les dix prochaines années, avec l'étude de problèmes plus nombreux au niveau 3.

Les études expérimentales au niveau 2 ont déjà produit la nouvelle génération d'armes contre les ravageurs : chimiostérilisants, phéromones, organismes pathogènes, hormone juvénile, gènes "pernicieux", produits chimiques hautement spécifiques et les principes théoriques utilisables pour diminuer l'activité des ravageurs par l'aménagement de l'environnement. Ces armes ont besoin d'un développement considérable qui nous permettrait de les utiliser avec efficacité. Certains pensent que nous nous trouvons en grave danger de posséder un stock d'armes hautement élaborées, mais dénuées, soit des systèmes appropriés d'utilisation, soit des stratégies appropriées qui rendraient nos armes utiles. Geier (1966), de son côté, avait bien souligné la nécessité d'évaluations approfondies, du fait de la diversité grandissante et de la complexité des moyens qui peuvent être employés contre les insectes nuisibles.

Ces armes du niveau 2 devraient maintenant être utilisées dans un contexte de niveau 3, de façon à utiliser leur pleine puissance.

Les problèmes au niveau 3, enfin, concernent les interrelations très complexes entre les systèmes de vie au niveau fondamental et, finalement, la gestion sur une grande échelle des ressources de l'environnement. De tels programmes demandent beaucoup de fonds et une continuité soutenue dans l'effort entrepris, qui s'avère prohibitive actuellement. C'est pourquoi, ces problèmes sont du ressort des gouvernements ou d'institutions spéciales. De telles études sont souvent entreprises à la suite d'un événement écologique aux proportions catastrophiques, provoquant une telle pression politique de la part de l'industrie et du public que les institutions possédant les fonds sont forcées d'agir. Ainsi, Springett cite, comme exemple, le problème du *Sirex* mettant en danger l'industrie du bois sur le continent australien, ou la reconversion de régions entières à la culture de la pomme de terre (le problème de la teigne étant résolu au moyen d'une maladie à virus), avec toutes les répercussions socio-économiques qu'une telle décision entraîne sur le plan national.

Dans cette progression vers une véritable gestion des ravageurs au moyen de modèles de prédiction et d'action, on rencontre de nombreux obstacles et "goulots d'étranglement".

Cette hiérarchie de problèmes, très intriqués en pratique, rend peu compte d'une croissance dans leur complexité. Ainsi plusieurs problèmes de niveau 1 qui sont liés peuvent être symptomatiques d'une situation de niveau 3, et, souvent, des approches au niveau 1 et les solutions adoptées, peuvent parfai-

tement aggraver une situation de niveau 3. "Il est alors important d'instituer des programmes de digression au niveau 1, de façon à éviter une détérioration de la situation, ou même d'attendre jusqu'à ce que le problème soit abordé au niveau fondamental".

Dans un chapitre introductif, nous avons passé en revue l'essentiel des données, fournies par la bibliographie, concernant les papillons piqueurs de fruits dans le monde. Comme les mesures de lutte préconisées concernent souvent, essentiellement, les papillons adultes qui pullulent sur les fruits durant la nuit, les méthodes de lutte relèvent du niveau 1 de Springett.

Rappelons maintenant l'essentiel des données connues, de façon à leur adjoindre celles acquises en Nouvelle-Calédonie, puis à faire le choix de mesures de lutte appropriées, qui devraient être justiciables du niveau 2 de Springett et suivre les principes analysés par Geier et Clark.

Les migrations de noctuelles sont associées à des dégâts brutaux dans les vergers, et les producteurs lésés demandent alors bruyamment aux services publics qu'une solution immédiate soit apportée au problème ainsi posé. Le problème se place alors, momentanément, au niveau 3 de Springett. Mais malheureusement, lorsqu'il se pose de la sorte, il est trop tard ; les pullulations de chenilles se sont développées depuis longtemps sur des plantes sauvages, souvent loin des vergers, et sont en général passées inaperçues.

Après une étude approfondie du problème, en Afrique du sud, Myburgh (1965) conseille d'estimer, dans le calcul des coûts de production, les pertes de fruits qui surviennent en moyenne tous les cinq ans dans les régions sinistrées, avant que des recherches plus poussées puissent apporter une solution à ces problèmes difficiles. C'est une solution avancée par Springett, surtout si des solutions de niveau 1 pouvaient détériorer encore plus la situation.

Néanmoins, en Afrique du sud, Withehead et Rust (1967, 1972) ont obtenu une bonne protection des vergers d'abricots et de pêchers en utilisant une méthode mise au point au Japon par Nomura (1961) : l'illumination totale des vergers à l'aide de lampe à vapeur de mercure dans les longueurs d'onde verte et jaune. La lumière a un effet répulsif sur les noctuelles, ou bien elles s'immobilisent sans se nourrir sur les fruits. Cette méthode, que l'on pourrait classer dans le niveau 2 de Springett, présente l'avantage indéniable de ne pas affecter l'écosystème considéré. Mais il est évident qu'elle requiert une source d'énergie électrique importante, des vergers industriels homogènes et qu'elle augmente le prix de revient des récoltes. Dans de nombreuses conditions de pays en voie de développement et dans une économie de cueillette, cette solution, si elle peut être valable en pays développé et industrialisé, ne peut être préconisée sur une grande échelle, vu le coût des installations. A ce niveau, des implications socio-économiques apparaissent donc.

De nombreuses autres méthodes ont été exposées : le piègeage avec des fruits mûrs, les appâts empoisonnés, l'enfumage des vergers, la protection des fruits avec des sacs de papier, la récolte précoce des fruits, le ramassage des fruits piqués, la suppression artificielle d'une fructification sur deux, le choix de variétés d'agrumes. En définitive aucune de ces méthodes ne satisfait l'éco-

nomiste, si l'écosystème est préservé. L'emploi des insecticides, sur les plantes-hôtes ou les fruits, pose enfin de délicats problèmes économiques et écologiques.

L'agrumiculture néo-calédonienne ne se présente pas sous forme de grands vergers industriels ; mis à part les petits vergers familiaux, la plupart des orangers et des mandariniers sont plantés en association avec le caféier, qui occupe des surfaces importantes dans les vallées de montagne, parfois en plaine sur la côte ouest de l'île, et surtout sur toute la côte est. Le caféier est ombragé par diverses essences des genres *Albizzia*, *Leucaena* et surtout *Erythrina*, qui constituent les plantes-hôtes d'*Othreis fullonia* ; si bien qu'on peut considérer trois étages de végétation : le caféier, au-dessus : l'agrumes et, coiffant le tout : l'arbre d'ombrage. Les autres fruits piqués par le papillon (tomates, melons, corrosol, ananas etc. . .), font l'objet de petites cultures maraîchères, ou sont disséminés dans les potagers et vergers.

Des méthodes exposées précédemment, nous n'avons retenu qu'une seule idée applicable aux conditions propres à la Nouvelle-Calédonie, c'est-à-dire à une économie basée avant tout sur le *nickel*, dans laquelle la main d'œuvre est rare et les salaires élevés.

C'est la protection mécanique des cultures, à rentabilité importante, concentrées sur de petites surfaces (tomates et melons) ; les sacs de papier et les petits paniers sont cependant remplacés par des filets anti-grêle en nylon à maille de 1 cm ou moins. Ces filets, convenablement disposés, empêchent les noctuelles d'atteindre les fruits. Mais il s'agit de gérer des populations, et le système de vie étudié montre que le problème se pose, pour le moment, avant tout au niveau de la plant-hôte, sur laquelle se développent les populations de chenilles, et non pas au niveau du verger, lorsque les populations de papillons s'y trouvent rassemblées.

Les érythrines, d'origine asiatique, ont été introduites en Nouvelle-Calédonie par l'homme : l'une d'elles, à l'allure de peuplier, sans doute par les populations canaques avant l'arrivée des européens, puisqu'elle entre dans la pharmacopée indigène, qu'elle est citée dans les légendes et qu'on en trouve d'énormes spécimens dans les tribus. Néanmoins, cette érythrine-"peuplier" n'était pas très répandue, mais a été par la suite plantée pour établir des haies dans les campagnes et en agglomérations. Les deux autres espèces d'érythrines, par contre, ont été introduites au siècle dernier, avant tout pour ombrager les plantations de caféiers ; elles ont ensuite été considérablement multipliées par boutures, à tel point qu'elles forment maintenant en certaines localités de véritables forêts, notamment dans les plaines des bords de mer : ce sont sur ces peuplements que se développent les pullulations. Le problème *Othreis*, s'il existait déjà, a cependant été aggravé du fait de ces plantations sans, bien entendu, que les planteurs de café s'en doutent, les érythrines présentant l'avantage important sur d'autres espèces, comme *Albizzia* par exemple, de pousser très vite.

Pour empêcher le développement des pullulations dans les zones privilégiées de plaine, sorte de zones grégariques analogues à celles des criquets, que

le système de vie mettait en évidence, nous avons pensé éradiquer les érythrines des zones d'où les plantations de caféiers ont en général disparu. Un choix écologique était à faire.

Si le bois de ces arbres ne présente aucun intérêt, si leur ombrage ne profite plus aux caféiers et si leur éradication se trouve justifiée, à long terme, par la valeur des agrumes soustraits aux papillons, on pouvait néanmoins considérer qu'en certains points ils ont aussi permis d'assécher des marécages, qu'ils fournissent parfois un appoint de nourriture et de l'ombre au bétail (en élevage extensif), ainsi qu'une nourriture importante aux chauve-souris frugivores ("roussettes"), qui se nourrissent des sucs des fleurs, et que la suppression de milliers d'arbres, même plantés, à tort, par l'homme, mais formant maintenant l'essentiel du peuplement arboré de ces biotopes, pouvait apporter des perturbations importantes et difficilement prévisibles au milieu. Un autre aspect, non négligeable, est l'aspect esthétique que présentent ces arbres (lorsqu'ils ne sont pas entièrement défoliés par les chenilles). Leurs grappes de fleurs, rouges ou oranges, embellissent, en août-septembre, certaines régions et certains jardins, et c'est se priver d'un grand plaisir des yeux que de détruire ces plantes. A ce niveau, on se heurte à une opposition du public non concerné par l'agrumiculture, qui préfère jouir du beau spectacle d'un arbre en fleurs que de déguster des fruits.

De tels problèmes ont été soulevés par Geier (1970) et nous y reviendrons ; ils font partie de l'ensemble du contexte de la gestion d'une population d'insectes. Il est sûr qu'un *choix* doit alors être fait et ce choix se pose, non plus au niveau de l'entomologiste, mais au niveau du public concerné. Dans ce cas qui nous préoccupe, il serait possible de remplacer les érythrines par les flamboyants, dont la floraison est aussi belle, sinon plus ; le seul inconvénient est que le flamboyant met plus de temps à pousser. En outre, le fait même d'empoisonner des milliers d'arbres représente un travail et des fonds très importants. C'est pourquoi ce projet fut abandonné, en partie parce que son prix à court terme s'est avéré trop élevé.

Les aires de multiplication des chenilles sont ainsi abandonnées au ravageur, sans grand espoir d'y pouvoir intervenir, à moins d'utiliser des défoliants en période de pullulation (ce qui pourrait être un moindre mal) ; mais leur application par avion ou hélicoptère restera toujours trop onéreuse au niveau où elle serait entreprise ; en outre, il ne faut pas sous-estimer les dangers d'une toxicité diffuse dans l'écosystème.

Il est alors possible de considérer les populations de papillons migrant vers les vallées où se trouvent les fruits, et encore les érythrines ; mais la densité de ces arbres est, là, beaucoup plus faible qu'en plaine, et le contrôle biologique y est toujours effectif puisqu'aucune pullulation importante de chenilles ne s'y produit.

L'idée nouvelle est que si les papillons femelles ne trouvent plus de plantes-hôtes pour pondre aux endroits où ils se nourrissent, ils ne vont pas y rester mais vont à nouveau se déplacer vers les zones où ils trouveront ces plantes-hôtes.

Pour tester cette hypothèse, nous avons choisi une région bien isolée, de 3 kilomètres de long sur un kilomètre de large, en haut d'une vallée de montagne, et avons éradiqué le genre *Erythrina* de cette zone montagneuse et boisée, productrice de café et surtout de mandarines ; cette expérimentation a mené à la suppression de 1 143 arbres par empoisonnement à l'acide cacodylique (Pl. 13, ph. 3 et 4). Le résultat est qu'en 1969, alors que les pertes d'agrumes approchaient 100 % partout ailleurs, une quinzaine de tonnes de mandarines a pu être récoltée dans cette zone isolée et ainsi traitée ; les pertes de fruits ont néanmoins approché 42 % (alors qu'en année moyenne ils atteignent au plus 10 %).

On peut expliquer le résultat de cette expérimentation en considérant que les papillons femelles remontées jusque là, se sont en fait nourries sur les fruits, mais ne trouvant pas de lieux de ponte, sont retournées vers le bas de la vallée ou vers d'autres vallées adjacentes, suivies par une partie des mâles ; là, elles ont piqué tous les fruits disponibles. On a fait ainsi "la part du feu", et sauvé 58 % de la récolte dans la zone traitée. Cependant, on reste insatisfait, car une population du ravageur a seulement été déplacée au détriment d'une autre région. On peut rétorquer que les dégâts étant de toutes façons voisins de 100 %, l'apport de nouveaux papillons ne présente plus, dans cette région, beaucoup d'importance. Cette zone montagneuse de hauts de vallée, bien qu'isolée, ne peut, de plus, qu'être imparfaitement soustraite aux importantes interactions des populations d'*Othreis* remontant le long de la vallée ; néanmoins, l'expérimentation s'est révélée partiellement concluante.

Sur l'île Nouvelle-Calédonie, cette méthode de lutte écologique peut être mise en application en régions agrumicoles sélectionnées en haut de vallée du fait de leur isolement ; elle pourrait se révéler complètement satisfaisante dans un milieu écologiquement fermé.

C'est pourquoi la même expérimentation a reçu un début de réalisation sur l'île Lifou, la plus centrale des îles Loyauté, avec l'aide du Service de l'Agriculture. Très peu de plantations de caféiers ombragés d'érythrina ont été établies sur cette île, et ces arbres y sont relativement rares ; il faut néanmoins convaincre une partie de la population de l'utilité de cette unique méthode de lutte, car de nombreux facteurs psychologiques entrent en jeu : l'utilisation de ces arbres dans la pharmacopée indigène, sa place dans les mythes, la perturbation du paysage naturel auquel on reste sentimentalement lié, la suppression de l'ombrage pour les palabres. Il faut donc, également, faire accepter la campagne entreprise par la communauté humaine directement concernée ; la dernière pullulation importante en Nouvelle-Calédonie datant de 1969, son souvenir s'estompe lentement maintenant, et la lutte contre *Othreis* perd de son actualité. Mais lorsque la prochaine pullulation catastrophique se présentera, on assistera à une nouvelle fluctuation des motivations parmi la population humaine concernée, et il est possible que les dernières centaines d'érythrina pourront alors être éradiquées de l'île Lifou. Seulement alors, il sera possible de conclure sur cette expérimentation.

A ce stade de l'expérimentation, des questions étrangères au problème initial sont donc soulevées. Un véritable choix doit mener à une décision

correcte, mais quels en sont les critères convenables et quels sont les faits pertinents à retenir ? Selon Geier, les spécialistes, les experts, les entomologistes peuvent difficilement choisir délibérément leur ligne d'action. Celle-ci est choisie pour eux. Et il leur faut prêter beaucoup plus d'attention à cet état de fait qu'il est habituellement de mise dans les cercles initiés de spécialistes. En outre, il faut tenir compte du degré de conscience subjective que l'on a d'un ravageur donné à un moment donné. A ce niveau, la tendance de l'opinion publique s'instaure à la manière d'une réaction en chaîne, mais seulement si le ravageur engage une situation douée d'un pouvoir suffisant pour séduire l'esprit de ceux qui se trouvent en position de l'exploiter, c'est-à-dire "de ceux qui règlent la tendance de l'opinion publique, de ceux qui prennent les décisions, en fin de compte des actionnaires, de ceux qui paient les impôts et, en règle générale, de ceux qui votent". Ce processus est, selon Geier, le plus important : si un programme possède ce pouvoir de séduction, il devient une chose dont on peut tirer avantage sur le plan politique et il a de grandes chances d'être matérialisé un jour ou l'autre sous la forme d'un plan-directeur, élaboré pour le bien-être d'une communauté toute entière. Ainsi, la politique de la lutte contre les insectes ravageurs n'est pas et ne peut être gouverné par des considérations essentiellement scientifiques, mais elle est grandement déterminée par des circonstances précises dont les entomologistes devraient avoir conscience.

Il n'est pas besoin de démontrer que nous rencontrons en Nouvelle-Calédonie les situations exposées ci-dessus. On en est cependant réduit, malgré les possibilités d'intervention au niveau 3 de Springett, puisque le système de vie de ce ravageur en Nouvelle-Calédonie est compris, à s'en tenir pour le moment à des interventions empiriques. Il est probable que la motivation publique n'étant pas assez forte, ou trop épisodique, l'action d'éradication des érythrines en plaine, en zones privilégiées de montagne et même, sur une échelle plus restreinte, sur l'île Lifou, mènerait, si l'on s'y tenait, à un passif politique, pour les raisons exposées plus haut. Néanmoins, il semble que dans certaines circonstances, au lieu d'accepter la situation socio-économique telle qu'elle est, ou d'attendre que les populations du ravageur la transforment peu à peu, on puisse ajouter au schéma de Geier une action externe au modèle et destinée à faire évoluer cette situation dans un sens favorable au plan-directeur déjà mis sur pied ; on songe alors à faire intervenir les méthodes d'information et d'éducation classiques, afin de mettre en condition la communauté concernée pour qu'elle accepte l'essentiel du plan-directeur. Il n'est ainsi pas exclu que les principes qui gouvernent la psychologie des populations humaines ne puissent s'appliquer aussi dans l'avenir à la lutte contre les insectes ravageurs.

Les perspectives de lutte contre *Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie se rangent ainsi dans les deux grands groupes d'action à entreprendre contre un ravageur et consistent à modifier son environnement et à s'attaquer aux caractéristiques de l'espèce.

Les érythrines que l'on trouve maintenant en peuplements homogènes dans les plaines, et où les pullulations débutent, constituent un problème éco-

logique déjà soulevé par Voute (1946), Solomon (1948) et Morris (1956). Ces auteurs font remarquer que dans les peuplements hétérogènes, tels qu'on les rencontre en forêt primaire, on n'observe jamais de pullulations d'insectes. Ils en concluent que la forêt hétérogène se protège elle-même contre les pullulations ; et Voute cite l'exemple des plantations de gambir de Sumatra attaquées par le Drepanide *Oreta carnea* Saalm., seulement lorsque ces peuplements sont homogènes et situés assez loin des forêts primaires. En lisière de celles-ci les plantations ne sont pas détruites. Solomon formule des remarques analogues, citant Engel (1942), au sujet des pullulations de *Bupalus piniarius*. Quant à Morris (1956), il constate que les pullulations de *Choristoneura fumiferana* ne se développent pas au Canada lorsque la forêt est suffisamment discontinue ou variable. Ainsi, si l'on diminuait en Nouvelle-Calédonie l'homogénéité des peuplements d'érythrines en plaine, par la plantation, à proximité ou en mélange, d'autres essences arborescentes comme divers *Albizzia*, il est possible que la modification apportée soit favorable au maintien d'une faune prédatrice et parasitaire plus importante et plus stable, face aux extrêmes climatiques ou biotiques. A l'appui de cette hypothèse, on peut faire remarquer qu'en Nouvelle-Calédonie les érythrines sont complètement défeuillées uniquement en plaine, où les peuplements sont homogènes, et jamais en montagne où ils sont très souvent hétérogènes et juxtaposés à de nombreuses autres essences. Bien que les caractéristiques microclimatiques soient en montagne plus favorables aux insectes, il est aussi probable que l'écosystème constitué par le milieu hétérogène permet le maintien continu des facteurs de réduction, en particulier des parasites et des prédateurs, sur des hôtes et des proies secondaires, en l'absence momentanée ou prolongée du ravageur principal.

Un programme de plantation d'*Albizzia* et autres essences devient ainsi stratégique, non seulement du fait du travail à réaliser et des fonds dont il faut disposer, et qui ne peuvent provenir que d'institutions publiques, mais aussi du fait de la campagne à entreprendre parmi les propriétaires fonciers, afin de planter des arbres dans leurs pâturages, en compagnie des érythrines qui y prospèrent déjà en peuplements homogènes. On se trouve donc en présence d'une situation analogue à celles exposées précédemment.

Favoriser les ennemis naturels existant est une autre facette du programme d'ensemble ; d'abord par une campagne d'éducation du public, lorsqu'on sait que les feux de brousse, surtout lorsque l'année est particulièrement sèche, détruisent les nids de *Polistes*, alors que ceux-ci seraient très utiles au moment du déclenchement des pullulations d'*Othreis* un peu plus tard. Non seulement des moyens de lutte contre les feux de brousse doivent être disponibles, mais aussi doit être faite l'éducation du public, afin que des feux ne soient pas allumés intentionnellement. Dans un même ordre d'idées, il faut informer le public de la protection à apporter à la guêpe *Polistes olivaceus*, du fait de son importante action prédatrice, non seulement sur les chenilles d'*Othreis*, mais aussi sur de nombreuses autres noctuelles nuisibles aux plantes cultivées. Les populations insulaires ont en effet la mauvaise habitude de détruire les nids de cette guêpe quand elles les rencontrent. Le désagrément des piqûres qu'elle peut infliger accidentellement est en effet largement compensé par l'action

prédatrice largement bénéfique qu'elle exerce dans les écosystèmes. Les méthodes d'information et d'éducation doivent ici être sollicitées, d'abord à l'école, mais aussi dans la vie de tous les jours (presse, radio, télévision), et entrent ainsi dans une situation "stratégique".

Le second volet de l'action pouvant être entreprise contre *Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie est de s'attaquer aux caractéristiques de cette espèce, très plastique génétiquement. Ce ravageur se développe sur Ménispermacées et sur érythrinae (Légumineuses) dans les îles du Pacifique, mais seulement sur Ménispermacées ailleurs (Australie, Asie, Afrique). Ainsi la sélection d'une race allotrophiqne d'*Othreis fullonia* sur les érythrinae néo-calédoniennes, à partir d'une souche inféodée à *Stephania forsteri* (Menispermacées), et les expérimentations que nous avons conduites sur des clones d'érythrinae de provenances variées, peuvent enfin autoriser ultérieurement des essais de lutte biologique, par manipulations génétiques des souches pouvant ou non se développer sur érythrinae. D'autant plus qu'on vient de mettre en évidence, au Japon, dans les feuilles de *Cocculus* (Ménispermacées) et d'*Erythrina*, un puissant inhibiteur de prise de nourriture pour les chenilles de noctuelles, et même un insecticide.

A ce propos, on pourrait faire un parallèle avec une situation citée par Simmonds (1963) et observée en deux îles des Antilles. Elle concerne les plantes-hôtes de la cochenille *Pseudaulacaspis pentagona* (Tgrg.) et deux de ses parasites. Aux Bermudes, ce ravageur se développe surtout sur laurier-rose et géranium, mais rarement sur papayer et *Stachytapheta jamaicensis* (Verbenacées), tandis qu'*Aphytis* sp. est son principal parasite ; c'est le contraire à Trinidad, où l'on trouve très rarement *P. pentagona* sur laurier-rose et géranium, mais surtout sur papayer et *S. jamaicensis* ; *Aspidiotiphagus citrinus* est alors son principal parasite. L'insularité isole ainsi des races géographiques adaptées à un groupe de plantes-hôtes et les parasites suivent le même processus. Dobzhansky a observé des phénomènes analogues sur les drosophiles des sierras isolées de Californie et ces races locales de drosophiles montrent même des stocks génétiques variables au cours de l'année, selon les saisons.

Que cette situation soit observable en milieux insulaires est symptomatique, ces milieux favorisant et sélectionnant par leur isolement même, l'individualisation de populations marginales aux patrimoines génétiques particuliers ; lesquels pourraient être manipulés dans un but de lutte biologique. Notre population d'*Othreis fullonia*, géographiquement et écologiquement marginale, et, de plus, isolée dans une île, subit un stress saisonnier qui correspond à un environnement marginal, selon la théorie de Remington (1968). D'autre part, si on fait un parallèle avec les travaux de génétique sur les populations de drosophiles, une pullulation indiquerait une forte *heterosis* (Force, 1966). Ce phénomène peut se concevoir si l'on considère que des sous-populations d'*Othreis* se trouvent isolées en "biotopes stationnels" pendant la sécheresse, dans le relief compartimenté de la chaîne centrale néo-calédonienne ; ces sous-populations se croisent lorsque les pluies surviennent et l'on observe à la F1 des pontes abondantes sous forme d'ooplaques ; puis la vigueur générale de la population diminue beaucoup au cours des générations qui suivent, comme il

est normal, puisque leur hétérogénéité augmente. Les pontes en ooplaques jouent un grand rôle dans le déclenchement des pullulations, et sans doute sont-elles à l'origine de l'apparition de la phase grégaire. Une étude génétique des populations qui se succèdent au cours d'une gradation serait ainsi à faire.

Il peut être tentant de vouloir rapporter les résultats obtenus de l'étude du "système de vie" (comme défini par Clark et coll., 1967) d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie, aux concepts développés par les nombreux théoriciens de l'écologie des populations. Deux tendances majeures se sont dégagées tour à tour, avant d'être en quelque sorte réconciliées et "ajustées" par d'autres concepts plus récents. Ces écoles et les mécanismes qu'elles invoquent pour expliquer le contrôle naturel des insectes sont exposés par Solomon (1964), Jourdheuil (1967) et Huffaker (1971).

Comme l'écrit ce dernier auteur, des populations, évoluant dans des environnements qui varient beaucoup, sont sujettes à varier beaucoup, sauf si elles sont contrôlées par des facteurs autres que la compétition pour la nourriture, ou des habitats convenables, ou des abris, facteurs qui varient beaucoup avec les variations des conditions climatiques. Ce sont des facteurs externes au ravageur.

La régulation est donc en relation avec les conditions de l'environnement et amène à discuter des relations entre le degré de stabilité des conditions physiques et des deux aspects tout à fait différents de la dynamique des populations d'une espèce, c'est-à-dire les variations de la densité, et la valeur de cette densité moyenne.

Par suite, on a pu considérer deux formes de contrôle naturel :

1 — les forces de résistance de l'environnement sont telles que, par chance, les favorables et les défavorables s'équilibrent et les populations animales s'accroissent et déclinent en conséquence ; la magnitude de la population suit alors celle des conditions de l'environnement (Uvarov, 1931 ; Thompson, 1939 ; Andrewartha et Birch, 1954). L'environnement est alors en état d'équilibre.

2 — les populations sont contrôlées par des mécanismes dépendant de la densité ; comme l'écrit Nicholson, les populations sont des systèmes qui se gouvernent eux-mêmes ("self governing-systems") ; les populations s'accroissent dans un environnement favorable, mais en même temps elles induisent des forces répressives, à partir de l'environnement ou de la population elle-même, qui empêchent un accroissement accéléré et causent une diminution du nombre ; ces forces décroissent alors, ce qui permet à la population de s'accroître à nouveau ; l'équilibre se trouve dans la population elle-même ; le concept de régulation s'applique seulement dans ce cas. D'autre part, la relation entre la mortalité, la natalité et la densité est obligatoire.

D'autre part, Thompson (1939) émet deux idées complémentaires avec lesquelles nous sommes en complet accord au sujet d'*Othreis* :

"la discontinuité et la variabilité de l'habitat, dues aux facteurs physiques, à la fois dans l'espace et le temps, sont sans doute les facteurs primaires extrinsèques du contrôle naturel".

“l'organisme, avec ses propres comportements et ses exigences, est le centre du problème, et, les comprendre, est comprendre ses fluctuations numériques”.

Thompson considère ainsi comme exceptionnel le cas extrême où, lorsque des circonstances favorables ont permis une croissance continue d'une population, le manque de nourriture et la multiplication des ennemis naturels sur la masse de la population-hôte peuvent réduire cette population. Ainsi, les populations ne sont pas vraiment “régulées”, mais plutôt elles varient, un accroissement indéfini étant impossible.

Pour Andrewartha et Birch (1954), les facteurs dépendant de la densité et les facteurs indépendants de la densité ne constituent pas un cadre “précis et utile” pour la discussion des problèmes qui concernent l'écologie des populations ; ils rejettent la traditionnelle subdivision de l'environnement en facteurs physiques et biotiques. En outre, pour eux, les mécanismes liés à la densité et les mécanismes stabilisateurs sont d'importance secondaire.

Ils subdivisent, par contre, les facteurs responsables des variations de la densité des populations en quatre groupes : le temps qu'il fait, la nourriture, les autres organismes (dont les ennemis naturels) et l'endroit où vit la population étudiée ; des facteurs génétiques sont également supposés, l'idée étant reprise plus tard par Chitty (1967) et Pimentel (1961). Andrewartha et Birch ont aussi mis l'accent sur le fait que les études actuelles sur les populations d'insectes concernent des espèces particulières, puisqu'elles sont constituées de ravageurs, ne sont pas rares, contrairement à la grande majorité des autres espèces animales, et qu'il leur arrive même de pulluler.

Un processus, cité par Andrewartha et Birch (1954), a été observé au cours de l'étude menée sur *Othreis* : lorsque l'insecte n'a pas accès aux ressources essentielles permettant sa survie, en particulier à sa nourriture, parce qu'il est incapable de se disperser beaucoup et de rechercher sa nourriture (ou peu apte à ces deux fonctions). C'est l'explication que nous avons donnée à la très forte mortalité observée en année moyenne sur le premier stade larvaire d'*Othreis* ; nous y avons ajouté la qualité de la nourriture (vieilles et jeunes feuilles).

Un extrême climatique est d'autre part à l'origine des pullulations selon le schéma décrit ; mais, dans ce schéma, interviennent aussi certaines particularités biologiques du ravageur, et, peut-être, un manque de coïncidence phénologique très fugace avec les parasites et prédateurs d'œufs, selon un processus analogue à celui déjà décrit par Jourdeuil (1960) ; cela forme un tout parfaitement structuré et indissociable.

La théorie prônée par Nicholson (1933, 1958) est inspirée directement des analyses mathématiques théoriques d'Howard et Fiske (1911, in Smith 1935). Des écologistes comme Milne (1957) ont pu prendre une position médiane, ou apporter des idées nouvelles aux concepts longuement discutés.

Nicholson place au centre de sa théorie des facteurs gouvernant la densité ou en dépendant (terme de Smith) ; il surestime les ennemis naturels.

qu'il considère, dans tous les cas, dépendant de la densité du ravageur et qu'il place ainsi à la base des mécanismes de l'équilibre naturel. Ce rôle régulateur a pu être démontré dans un contexte simplifié au laboratoire par Flanders et Huffaker en particulier, mais il faut lui adjoindre la notion d'abris, où une certaine proportion de la population-hôte peut échapper à l'ennemi naturel, comme il a été observé lors de pullulations localisées d'*Othreis* en "biotopes stationnels" de montagne. Pour Nicholson, le mécanisme réglant la densité est presque toujours une compétition intraspécifique, soit parmi les hôtes ou proies, pour un besoin essentiel, soit parmi les ennemis naturels pour lesquels les animaux étudiés sont essentiels.

Nous avons discuté du rôle joué par le parasite d'œufs *Ooencyrtus* sp. dans l'écosystème étudié. Ainsi, la densité du parasite croît bien lorsque celle de ses œufs-hôtes augmente, mais la part que l'hyménoptère prend dans la mortalité de ceux-ci (le taux de parasitisme) reste pratiquement indépendante des importantes variations de la population-hôte, en particulier devant la pullulation observée. Les faits observés ici ne concordent pas avec la théorie de Nicholson. Bien que la part prise par *Ooencyrtus* sp. dans la mortalité des œufs d'*Othreis* soit importante, son rôle dans le contrôle du ravageur reste accessoire.

En pullulation, la noctuelle, pondant sous forme d'ooplaques introduit un facteur supplémentaire au niveau du parasitisme et influence ainsi le comportement de ponte et l'efficacité d'*Ooencyrtus* sp. Les variations du taux de prédation des œufs sont justiciables des mêmes remarques.

Dans une telle situation, d'être spécifique, pour un parasite, n'est pas forcément une qualité, comme Doult et De Bach (1964), puis Force (1968), l'ont avancé. Pour ces auteurs les caractéristiques d'un bon parasite (ou d'un bon prédateur) sont qu'il soit doué d'une grande capacité de recherche, grâce à une grande mobilité, d'être spécifique, de présenter un taux d'accroissement important, de pouvoir occuper toutes les niches écologiques de l'hôte, puis d'y survivre.

Dans le cas qui nous occupe, l'hôte désertant une niche écologique qui lui est devenue momentanément défavorable (les biotopes de plaine en période de sécheresse), si le parasite était spécifique, il disparaîtrait aussi, même s'il possède génétiquement le pouvoir d'affronter ces conditions climatiques extrêmes. Ainsi, la discontinuité dans l'habitat et dans la présence de l'hôte étant la règle, *Ooencyrtus* sp. n'est heureusement pas trop spécifique, ce qui lui permet de survivre en faible densité lorsque son hôte principal est absent et de se trouver là lorsque celui-ci revient recoloniser le milieu. Néanmoins, son rôle reste insuffisant en cas de pullulation.

Par contre, sur la presqu'île de Nouméa, le taux de parasitisme et les populations de la tachinaire *Winthemia caledoniae* suivent parfaitement, dans une première phase, l'augmentation des populations de chenille d'*Othreis* ; mais, lorsque ces dernières diminuent, le parasitisme continue à croître jusqu'à une valeur proche de 100 % : le ravageur est alors pratiquement éliminé du

milieu. Dans ce cas particulier, observable en conditions naturelles, le facteur dépendant de la densité fonctionne selon la théorie, seulement dans la première phase du phénomène, et il fonctionne au mieux si l'on considère les résultats économiques. Un autre facteur oscillatoire est venu interférer avec le système considéré, qui ne peut rester isolé de son environnement : ce facteur, le plus important dans ce cas, est le comportement migratoire de la noctuelle. La presque île joue le rôle d'un milieu fermé, analogue au bocal du laboratoire, parce qu'il est abandonné par les noctuelles et par suite insuffisamment "approvisionné" en stades larvaires face à une très forte population différée de tachinaires. Le système est devenu instable et disparaît momentanément, comme d'autres systèmes disparaissent face à un facteur abiotique, comme la sécheresse.

Même pour Klomp (1964), la compétition intraspécifique est d'importance mineure dans la régulation de la densité d'une population, car elle n'intervient le plus souvent qu'au moment des pullulations. Milne, quant à lui, considère la compétition intraspécifique comme étant le seul mécanisme parfaitement dépendant de la densité, qu'il oppose à des facteurs imparfaitement dépendants de la densité, comme les ennemis naturels, les pathogènes ou la compétition interspécifique. C'est pourquoi, avec d'autres théoriciens, il considère que Nicholson surestime beaucoup trop l'importance de la compétition intraspécifique, comme il a surestimé celle des ennemis naturels. Chez *Othreis*, nous avons bien observé une compétition intraspécifique au niveau des chenilles en pullulation : celles-ci défeuillent complètement les érythrinae en plaine et dépérissent faute de nourriture. C'est bien un cas extrême, le terme ultime de la régulation, lorsque tous les autres mécanismes ont perdu toute efficacité. Ce phénomène est bien directement lié à l'augmentation de la densité du ravageur en plaine, il n'apparaît jamais en montagne, parce que l'environnement y est différent.

Le comportement des guêpes et des oiseaux, qui s'assemblent et se concentrent sur les foyers de pullulations de chenilles, est aussi un facteur lié à la densité de la proie. Cette densité agit non seulement, directement, sur la population elle-même, qui dépérit par manque de nourriture, mais aussi, rétroactivement, sur le comportement du prédateur qui se concentre sur cette proie abondante et pratique un carnage systématique.

Au cours de la gradation des pullulations de chenilles, la compétition intraspécifique apparaît aussi au niveau des guêpes ; lorsqu'elles ont épuisé toutes les proies d'un foyer de pullulation, elles se déplacent vers un autre foyer. Cette compétition n'est pas observable en montagne, où le ravageur ne pullule jamais, et elle disparaît même en plaine, lorsque la densité de la proie devient si élevée qu'il n'existe plus de possibilité, pour le prédateur, d'entrer en compétition pour sa nourriture. C'est à ce moment que le phénomène se déplace au niveau du ravageur. Il est ainsi intéressant de constater que le même mécanisme est observable, successivement, dans un même environnement en évolution très rapide, d'abord au niveau du prédateur, puis au niveau du ravageur. Ces circonstances sont tout à fait exceptionnelles.

Nous avons fait la remarque que les changements survenant dans les populations étudiées sont d'autant plus importants que la taille de ces populations est plus faible initialement ; et nous avons émis l'hypothèse que ce phénomène pourrait être en partie expliqué par des modifications dans le pool génétique des populations saisonnières. Cela nous amène à la théorie de Chitty (1960). Ainsi, la densité de la population d'*Othreis fullonia* est une variable si importante dans l'environnement de cette même population qu'il serait difficile de rejeter à priori l'hypothèse qu'elle ne peut avoir d'influence sur la physiologie des individus qui la composent. Ainsi, Wellington (1965) observe au Canada que les jeunes chenilles éclosantes de *Malacosoma pluviale* (Dyar) sont plus ou moins agiles et viables, selon que les œufs dont elles proviennent dans la ponte ont été pondus les premiers ou les derniers. Ces caractères physiologiques peuvent même être suivis sur les diverses populations de la gradation et déterminés par des méthodes de dosages d'activité enzymatique qui rendent compte de l'intensité du métabolisme. Smirnof (1973) vient de mettre ce fait en évidence au Québec sur une population de *Lambdina fiscellaria* (Guén) (*Lepidoptera, Geometridae*), en pullulation. En ce qui concerne *Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie, nous avons supposé de tels phénomènes en constatant des pontes en ooplaques, une phase sombre et une intense activité dans la première phase de la gradation. Pour Pimentel, il se produirait des changements qualificatifs de la population, aussi bien lorsque la densité de celle-ci décroît que lorsqu'elle croît; Pimentel agence de tels changements selon un mécanisme général de réactions génétiques rétroactives, affectant les diverses populations en interaction, et selon lequel la pression exercée par la densité de la population, la pression de sélection et les changements génétiques jouent le rôle dominant. Mais il est sûr qu'un tel équilibre ne peut persister longtemps, en particulier face aux extrêmes climatiques.

Wynne-Edwards (1965) ajoute à la théorie de Pimentel le comportement social des individus formant une population et dont les mécanismes, peut être génétiques, sont du moins fixés par la compétition.

La théorie de l'équilibre stable de la nature a été critiquée dès 1931 par Uvarov en ces termes : "Ce schéma est, naturellement, presque entièrement théorique, et son point le plus faible est qu'ensemble l'hôte et ses ennemis naturels sont considérés augmenter ou décroître en nombre selon la seule résultante de leur interaction, sans relation aucune avec les facteurs qui favorisent l'accroissement ou la décroissance de chacune des espèces concernées. Il ne peut être nié que les ennemis naturels de diverses sortes peuvent exercer un contrôle sur les insectes, causant ainsi des fluctuations dans leurs nombres, modérées ou accentuées par les influences climatiques, qui agissent à la fois sur l'insecte et sur ses ennemis. Naturellement, la nourriture, les ennemis naturels, la compétition entre les individus et entre les espèces, tous jouent leur rôle dans ces mécanismes évolutifs, mais aucun de ces facteurs n'est indépendant et de caractère primaire, puisque tous sont profondément affectés par le climat".

Thompson (1939) explique une pullulation par le fait que les conditions écologiques correspondent momentanément ou sont très proches de l'opti-

mun écologique de l'espèce. On est alors amené à se demander quel est cet "optimum" écologique. Est-ce lorsque les populations du ravageur se trouvent en position d'équilibre et que leur développement est alors parfaitement assuré, comme leur régulation, ou bien est-ce la réunion de circonstances exceptionnelles qui amènent l'insecte à pulluler, parce que justement les facteurs régulateurs disparaissent momentanément ?

Ainsi, pour *Othreis*, les biotopes où les pullulations se déclenchent et se développent sont précisément ceux où, ordinairement, le ravageur ne se développe pas ou se développe mal. En ces biotopes, le ravageur se trouve donc dans un état très instable où les variations des conditions abiotiques l'annulent ou le font pulluler. Dans ce dernier cas, *Othreis* entre en compétition intraspécifique pour la nourriture qui se raréfie : les chenilles défeuillent les arbres, les papillons épuisent les fruits et se dispersent vers des lieux où ils trouvent à nouveau de la nourriture ; ils pondent abondamment dans le milieu montagnard, où les conditions de développement des œufs et des larves sont sans doute optimales, mais non celles du développement de leurs populations qui sont contrôlées par de nombreux facteurs biotiques. Nous sommes, dans ces conditions, en complet accord avec Vuilleumier (1973), lorsqu'il écrit que la biologie des populations intègre les approches écologiques et génétiques ; ainsi le "milieu intérieur" de la population étudiée, constitué par le pool génétique (tous les gènes de tous les individus de la population), influence cette dernière lorsqu'elle se trouve confrontée à une constellation de problèmes écologiques à résoudre, du fait de l'extrême variabilité des paramètres du milieu externe.

L'hétérogénéité écologique constituerait ainsi la base des mécanismes sélectifs qui permettent l'évolution des populations. Chaque génotype d'une espèce donnée serait alors mieux adapté que les autres à la niche écologique du territoire occupé.

Dans ces conditions, le système écologique où l'on rencontre *Othreis fullonia* peut être représenté par un gradient mésologique le long duquel cet organisme peut vivre et se reproduire. A l'une des extrémités se trouvent les conditions de sécheresse exceptionnelle, à l'autre extrémité les conditions climatiques moyennes ; la première correspond à la valeur sélective et à une probabilité de survie faible : le milieu est sans effets dépendants de la densité, sans compétition ("vide écologique") ; dans ces conditions, l'organisme canalise son énergie vers la reproduction et produit le plus grand nombre possible de descendants ; ainsi, dans le contexte climatique néo-calédonien, très variable et imprévisible (déplacements aléatoires des cellules anticycloniques venant du continent australien et trajectoires aléatoires des dépressions cycloniques), une forte sécheresse est suivie, pour *Othreis fullonia*, de pontes massives en ooplaques.

A l'autre extrémité du gradient se trouve la "capacité-limite du milieu" : la densité de population sature alors le milieu et l'on observe des effets dépendants de la densité : l'organisme concentre son énergie à la production d'un petit nombre de descendants extrêmement aptes à utiliser les ressources du milieu ; ces papillons, bons voiliers, sont de grande taille.

Le passage rapide de la population d'une extrémité à l'autre de ce gradient, par suite d'une catastrophe climatique, peut rendre compte des processus génétiques qui interviennent, alors que la gradation de pullulation d'*Othreis fullonia* se développe seulement sur deux à trois générations.

Ces deux modes de sélection présentent des conditions où le climat, la mortalité, la survie, la longévité, la densité, la compétition et le développement (vitesse de reproduction, taille des individus) présentent des caractéristiques opposées. Il n'est alors pas étonnant que ces dernières aient pu donner naissance à des théories opposées sur l'écologie des populations, selon que la densité de l'insecte étudié se présentait ou non en équilibre, par suite des caractéristiques climatiques ambiantes et de l'emplacement géographique choisi dans l'aire de distribution.

En Nouvelle-Calédonie, *Othreis* se trouve à la limite sud de son aire de répartition et ses populations y sont très instables, d'autant plus que les conditions climatiques sont elles aussi très variables, d'une année sur l'autre, soit sur toute l'étendue de l'île soit parfois seulement en certaines régions. Ces conditions écologiques, qui individualisent, à l'intérieur d'une population globale importante, des populations élémentaires partiellement isolées, c'est-à-dire des populations locales ou *dèmes* (Wright, 1955), favorisent une évolution plus rapide et plus effective. Les gènes, ainsi localement extériorisés, se répandent à la faveur des migrations.

Ces hypothèses, qui cadrent avec les faits et avec certains résultats obtenus à ce jour en génétique des populations (Pianka, 1970), sont également directement inspirées des idées de Chitty (1960), Pimentel (1961) et Wynne-Edwards (1965), pour lesquels la densité, l'état physiologique et le comportement d'une population, sont intimement liés avec les phénomènes génétiques qui l'affectent. Le comportement variable d'une population prédatrice en fonction de la densité de la population-proie, comme observé chez la guêpe *Polistes olivaceus* ou l'oiseau *Acridotheres tristis*, n'appartient pas à un domaine différent ; à supposer que le prédateur fasse un choix, à la suite d'un apprentissage, ou selon une "image spécifiquement recherchée" (terme de Tinbergen), fonction de la fréquence de celle-ci, il agit lui aussi rétroactivement sur l'état génétique de la population-proie du fait de la diminution du phénotype le plus répandu (phase sombre).

L'étude de la dynamique des populations de la noctuelle *Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie dans un environnement qui, plus que jamais selon la définition du "système de vie" utilisé, comprend les populations elles-mêmes, débouche ainsi sur le domaine encore peu exploré de la génétique des populations et, comme nous l'avons discuté, celui-ci pourrait ainsi apporter la solution d'une gestion écologique des populations du ravageur selon une stratégie génétique.

Ainsi, tous les renseignements rassemblés sur la biologie et l'environnement du ravageur permettent de passer à la gestion des populations en confrontant les faits observés et les théories. L'action doit rester sélective de façon à perturber le moins possible l'équilibre écologique. Sur un plan général, les pro-

blèmes entomologiques posés peuvent être hiérarchisés selon trois niveaux de complexité croissante, aussi bien en ce qui concerne le problème entomologique étudié que les critères qui guident l'opinion publique et engagent ceux qui prennent les décisions. Le plan-directeur adopté doit tenir compte de ces impératifs extra-entomologiques. Les méthodes de lutte à appliquer contre *Othreis-fullonia* en Nouvelle-Calédonie ont été analysées selon ce schéma. Des hypothèses sont formulées ; elles peuvent permettre des recherches ultérieures sur la génétique des populations de la race allotrophiqne d'*Othreis fullonia* observée en Nouvelle-Calédonie sur érythrines et qui pullule de façon catastrophique tous les cinq ans en moyenne, c'est-à-dire toutes les 45 à 50 générations.

En conclusion, les érythrines, multipliées par l'homme et plantes-hôtes des chenilles d'*Othreis fullonia* en Nouvelle-Calédonie, constituent, à notre avis, le centre du problème posé par ce papillon piqueur de fruits. Tous les moyens de lutte proposés ne le résolvent pas à la base, puisqu'il subsiste d'une année sur l'autre, tandis que les pullulations réapparaissent tous les cinq ans en moyenne. Avant que des méthodes plus élaborées puissent être éventuellement mises au point, la lutte contre la plante-hôte nous semble constituer la méthode d'urgence. Dans les zones caféières, où les érythrines servent d'ombrage aux caféiers et où le planteur hésite à empoisonner ou "couronner" ses arbres pour les remplacer par des légumineuses comme le "bois noir" (*Albizia lebeck L.*), le "sandragon" (*Pterocarpus draco L.*), le "bois noir de Haïti" (*Samanea saman Merrid*) ou *Gliricidia sepium* Stend., il est difficile à ce même planteur d'espérer récolter du café et beaucoup d'agrumes en année de pullulation du papillon. Ces deux récoltes sont ainsi incompatibles avec la présence des érythrines en plaine.

Cependant, en zones où les érythrines comme le "peuplier" ou "l'érythrine à feuilles rondes" n'ont aucune utilité précise, où ces arbres ne servent qu'à constituer des haies pour lesquelles d'autres essences pourraient très bien convenir, on devrait les supprimer, ou tout au moins ne point les planter. Il est toujours courant de voir de jeunes vergers voisiner avec des haies récentes de "peupliers", comme si l'on élevait les chenilles du ravageur d'un côté et qu'on fournissait de l'autre aux papillons des fruits à piquer.

Enfin, la gestion des populations d'*Othreis fullonia* par le biais d'une manipulation de son environnement ne sera résolue que si toutes les facettes de l'écologie de ses populations, que nous avons exposées, sont abordées selon plusieurs directions en même temps par une équipe pluridisciplinaire. Il n'y a pas d'autres moyens d'obtenir des résultats, car les problèmes sont bien trop vastes pour qu'une seule discipline puisse espérer le succès en intervenant sur une seule partie du tout.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWARTHA (H.G.) et BIRCH (L.C.), 1954. — The distribution and abundance of animals. Chicago : University of Chicago Press, 782 p.
- ANDREWARTHA (H.G.) et BIRCH (L.C.), 1960. — Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insects. *An. Rev. Ent.*, 5, 219-242.
- BAKKER (K.), 1964. — Backgrounds of controversies about population theories and their terminologies. *Z. ang. Entom.*, 53, 2, 187-208.
- BARLOW (C.A.) et MUTCHMOR (J.A.), 1963. — Rainfall and population dynamics of european corn borer. *Ent. exp. appl.*, 6, 1, 21-36.
- BENASSY (C.), 1961. — Contribution à l'étude de l'influence de quelques facteurs écologiques sur la limitation des pullulations de cochenilles diaspines. *Ann. Epiph.*, 12, numéro hors série, 157 p.
- BESS (H.A.), 1945. — A mesure of the influence of natural mortality factors on insect survival. *An. Ent. Soc. Am.*, 38, 472-481.
- BIRCH (L.C.), 1957. — The role of weather in determining the distribution and abundance of animals. *Cold Spring Harbor Symposia on a quantitative biology*, 22, 202-218.
- BODENHEIMER (F.S.) et SCHIFFER (M.), 1952. — Mathematical studies in animal populations. I.A mathematical study of insect parasitism. *Acta Biotheoretica*, 10, 23-56.
- BUCKNER (C.H.), 1966. — The role of vertebrate predators in the biological control of forest insects. *Ann. Rev. Ent.*, 11, 449-470.
- CAYROL (R.) 1956. — Influence de l'alimentation et de l'effet de groupe sur la pigmentation des chenilles de *Plusia gamma* L. *C.R. Acad. Sc.*, 243, 601-602.
- CHITTY (D.), 1960. — Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.*, 38, 99-113.
- CHITTY (D.), 1967. — The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. ecol. Soc. Aust.*, 2, 51-78.
- CHURCH (B.M.) et STRICKLAND (A.H.), 1954. — Sampling cabbage aphid populations on brussels sprouts. *Plant. Path.*, 3, 76-80.
- CLARK (L.R.), GEIER (P.W.) HUGUES (R.D.) et MORRIS (R.F.), 1967. — The ecology of insect population in theory and practice. Methuen and Co. Ltd., London, 232 p.
- CLARCK (L.R.), 1970. — Analysis of pest situations through the life systems approach in *Concepts of pest management*. Rabb et Guthrie (ed.), N.C. state university, Raleigh, 45-57.

- COCHEREAU (P.), 1973. — Contrôle biologique des papillons piqueurs de fruits. *Fruits*, 28, 5, 367-375.
- COCHEREAU (P.), 1974. — Les papillons piqueurs de fruits et leurs commensaux. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 22, 3-42.
- COCHEREAU (P.), 1974. — Complexe parasitaire, en Nouvelle-Calédonie, d'un papillon piqueur de fruits : *Othreis fullonia* Clerck (*Lepidoptera, Noctuidae, Catocalinae*). *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 25, 35-65.
- COHIC (F.), 1950. — Activité saisonnière de la faune économique néo-calédonienne. *Rev. Fr. Ent.*, 17, 1, 81-87.
- COHIC (F.), 1958. — Les papillons piqueurs de fruits. *Multigr. Centre ORSTOM, Nouméa*, 2 p.
- COLE (L.C.), 1954. — Some features of random population cycles. *Journal of Wild life MGT*, 18, 2-24.
- COOK (W.C.), 1924. — The distribution of the Pale Western Cutworm. A study of physical ecology. *Ecology*, 5, 60-69.
- COOK (W.C.), 1926. — Some weather relations of the pale western cutworm (*Porosagrotis orthogonia* Mon.). A preliminary study. *Ecology*, 7, 37-47.
- COOK (W.C.), 1929. — A bioclimatic zonation for studying the economic distribution of injurious insects. *Ecology*, 10, 282-293.
- DE BACH (P.) et SMITH (H.S.), 1941. — Are population oscillations inherent in the host parasite relation ? *Ecology*, 22, 363-369.
- DE BACH (P.) (ed.), 1964. — Biological control of insect pests and weeds. Reinhold Publishing Corp., New York, 844 p.
- DELACOUR (J.), 1966. — Guide des oiseaux de la Nouvelle-Calédonie et de ses dépendances. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchatel, 172 p., 4 pl.
- DETHIER (V.G.), 1954. — Evolution of feeding preference in phytophagous insects. *Evolution*, 8, 33-54.
- DISTANT (W.L.), 1914. — Rhynchota from New Caledonia and the surrounding islands. *Nova Caledonia*, 1, 4, 367-389, 2 pl. (F. Sarrazin et J. Roux, Wiesbaden, C.W. Kreidels Verlag).
- DOULL (K.), 1943. — Phase coloration in lepidopterous larvae. *Nature*, 172, N° 4383, 813-814.
- ELTON (C.S.) et MILLER (R.S.), 1954. — The ecology survey of animal communities : with a practical system of classifying habitats by structural characters. *Journal of Ecology*, 42, 460-496.
- EMERY (C.), 1914. — Les fourmis de la Nouvelle-Calédonie et des îles Loyalty. *Nova Caledonia*, 1, 4, 391-435, 1 pl. (F. Sarrazin et J. Roux, Wiesbaden, C.W. Kreidels Verlag).
- FORCE (D.C.), 1966. — Genetics in the colonization of natural enemies for biological control. *An. Ent. Soc. Am.* 60, 4, 722-729.
- FRIEDERICHS (K.), 1958. — A definition of ecology and some thoughts about basic concepts. *Ecology*, 39, 1, 154-159.
- GEIER (P.W.), 1966. — Management of insect pests. *An. Rev. Ent.*, 11, 471-490.
- GEIER (P.W.), 1970. — Temporary suppression, population management, or eradication : how and when to choose. in : *Concepts of pest management*, Rabb et Guthrie (ed.), N.C. State University, Raleigh, 170-189.

- GLEN (R.), 1954. — Factors that affect insect abundance. *J. Ec. Ent.*, 49, 3, 398-405.
- GOODWIN (T.W.), 1953. — The pigments in colour phases of the larvae of *Plusia gamma* (the silvery moth). *Biochem. Journal*, 55, 834-838.
- GREENBANK (D.O.), 1956. — The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. I. The role of climate. *Can. J. Zool.*, 34, 453-476.
- GREENBANK (D.O.), 1957. — The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. II. The role of dispersal. *Can. J. Zool.*, 35, 385-403.
- GRISON (P.), 1948. — Effet du groupement sur la croissance des chenilles du "Bombyx" Cul-brun (*Euproctis phaeorrhaea* Don., Lep., Liparidae), *C.R. Soc. Biol.*, 142, 610.
- GROSS (G.), 1965. — List of published Hemiptera-Heteroptera of New Caledonia and Loyalty islands. South Australian Museum, Adelaide, 13 p. (non publié).
- GUILLAUMIN (A.), 1948. — Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie. Phanérogames. Flore de la France d'Outre-Mer. ORSC, Paris, 368 p.
- HARCOURT (D.G.), 1969. — The development and use of life-tables in the study of natural insect populations. *An. Rev. Ent.*, 14, 175-196.
- HARLING (J.), 1968. — Meteorological factors affecting the activity of night flying Macrolepidoptera. *Entomologist*, 101, 83-93.
- HEFLEY (H.M.), 1928. — Differential effects of constant humidities on *Protoparce quinque-maculata* Haw. and its parasite, *Winthemia quadripustulata* (F.). *J. Ec. Ent.*, 21, 213.
- HOLLING (C.S.), 1961. — Principles of insect predation. *An. Rev. Ent.*, 6, 163-182.
- HOLLING (C.S.), 1965. — The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Ent. Soc. Can.*, n° 45, 60 p.
- HUFFAKER (C.B.), 1971. — Biological control. Proceedings of an AAAS Symposium on biological control, held at Boston, Massachusetts, december 30-31, 1969. Plenum Press, New York, London, 511 p.
- HUFFAKER (C.B.), MESSENGER (P.S.) et DE BACH (P.), 1971. — The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. in *Biological Control* C.B. Huffaker (ed.), Plenum Publishing Corporation, New York.
- HUGHES (R.D.), 1962. — The study of aggregated populations. In Murphy (P.W.) (ed.), *Progress in soil zoology*, 51-55.
- HUGHES (R.D.), 1962. — A method for estimating the effects of mortality on aphid populations. *J. An. Ecol.*, 31, 389-396.
- HUGHES (R.D.), 1963. — Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.). *J. An. Ecol.*, 32, 393-424.
- IVES (W.G.H.), 1973. — Heat units and outbreaks of the forest tent caterpillar *Malacosoma distria* (Lepidoptera, Lasiocampidae). *Can. Ent.*, 104, 4, 529-543.
- JOURDHEUIL (P.), 1960. — Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de populations d'une biocoenose parasitaire. *Ann. Epiphyties*, 11, 4, 445-658.
- JOURDHEUIL (P.), 1967. — Le rôle des entomophages dans la productivité d'une agrobiocénose, in : Problèmes de productivité biologique, Masson et Cie, 246 p., 9, 221-243.
- KLOMP (H.), 1958. — On the synchronisation of the generations of the Tachinid *Carcelia obesa* Zett. (= *rutilla* B.B.) and its host *Bupalus piniarius* L. *Zeit. Ang. Ent.*, 42, 210-217.
- KLOMP (H.), 1964. — Intraspecific competition and the regulation of insect numbers. *An. Rev. Ent.*, 9, 17-40.

- LEVER (R.J.A.W.), 1969. — Do army worms follow the rain? *World crops*, 21, 5, 351-352.
- LONG (D.B.), 1953. — Effects of population density on larvae of *Lepidoptera*. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 104, 15, 541-591.
- MACKERRAS (I.M.) et RAGEAU (J.), 1958. — *Tabanidae (Diptera)* du Pacifique sud. *Ann. Par. Hum. Comp.*, 33, 5-6, 671-742.
- MATTHEE (J.), 1945. — The phase of locusts and noctuids. *Bull. Ent. Res.*, 36, 343-371.
- MILLER (C.A.), 1957. — A technique for estimating the fecundity of natural populations of the spruce budworm. *Can. J. Zool.*, 35, 1-13.
- MILNE (A.), 1957. — The natural control of insect populations. *Can. Ent.*, 89, 5, 193-213.
- MORRIS (R.F.) and MILLER (C.A.), 1954. — The development of life tables for the spruce budworm. *Can. J. Zool.*, 32, 283-301.
- MORRIS (R.F.), 1955. — The development of sampling technique for forest insect defoliators, with particular reference to the spruce budworm. *Can. J. Zool.*, 33, 4, 225-294.
- MORRIS (R.F.), 1957. — The interpretation of mortality data in studies on population dynamics. *Can. Ent.*, 89, 2, 49-69.
- MORRIS (R.F.) et coll., 1958. — The population dynamics of the spruce budworm in Eastern Canada (1956). *Proc. 10th Int. Cong. Ent.*, 4, 137-149.
- MORRIS (R.F.), 1959. — Single factors analysis in population dynamics. *Ecology*, 40, 580-588.
- MORRIS (R.F.), 1960. — Sampling insect populations. *An. Rev. Ent.*, 5, 243-264.
- MORRIS (R.F.), 1964. — The value of historical data in population research, with particular reference to *Hyphantrea cunea* Drury. *Can. Ent.*, 96, 356-368.
- MORRIS (R.F.), 1965. — Predictive population equations based on key factors. *Mem. Ent. Soc. Canad.*, 32, 116-121.
- NICHOLSON (A.J.), 1958. — Dynamics of insect populations. *An. Rev. Ent.* 3, 107-136.
- NIKOL'SKAYA (M.N.), 1963. — The chalcid fauna of USSR. Leningrad, 1952 (traduit du russe), 593 p.
- PEGUY (C.P.), 1970. — Précis de climatologie. Masson et Cie, Paris, 468 p.
- PIMENTEL (D.), 1961. — On a genetic feed-back mechanism regulating populations of herbivores, parasites and predators. *Am. Nat.*, 95, 65-79.
- POITOUT (S.), 1973. — Etude du mélanisme apparu chez les adultes d'un élevage de *Spodoptera exigua (Lep. Noctuidae)* conduit en consanguinité "frère-sœur". *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 9, 2, 331-344.
- RABB (R.L.) et GUTHRIE (F.E.), 1970. — Concepts of pest management. Proceedings of a conference held at North Carolina state University at Raleigh. Raleigh, North Carolina, march 25-27, 1970. Rabb and Guthrie Ed., 242 p.
- RAGEAU (J.), 1957. — Plantes médicinales de la Nouvelle-Calédonie. *Multigr. Centre ORSTOM, Nouméa*, 113 p.
- READSHAW (J.L.), 1972. — The numerical response of predators to prey density. *14th Int. Congr. Ent. Canberra*, Symp. 9, abstracts p. 48.
- REMINGTON (C.L.), 1968. — The population genetics in insect introduction. *An. Rev. Ent.*, 13, 415-426.
- RICHARDS (O.W.), 1961. — The theoretical and practical study of natural insect populations. *An. Rev. Ent.*, 6, 147-162.
- RISBEC (J.), 1942. — Observations sur les insectes des plantations en Nouvelle-Calédonie — *Secrétariat d'Etat aux Colonies, Paris*, p. 106.

- ROBERTS (R.J.), 1969. — Possible future problems in insect control. *Farm Management*, June, 112-118, biblio.
- SALT (R.W.), 1955. — The concept of survival in preference of that of mortality. *Can. Ent.*, 87, 380-382.
- SCHULTHESS (A.), 1915. — Hymenopteren von New-Caledonien und den Loyalty-Inseln. *Nova Caledonia*, 2, 1, 43-53. F. Sarrazin et J. Roux, Wiesbaden, C.W. Kreidels Verlag.
- SHELFORD (V.E.), 1913. — The reaction of certain animals to gradients of the evaporating power of the air ; a study in experimental ecology. *Biol. Bull. (US)*, 25, 79-120.
- SHELFORD (V.E.), 1914. — The importance of the measure of evaporation in economic studies of insects. *J. Ec. Ent.*, 7, 229-233.
- Service de la Météorologie. Résumés climatologiques des années 1958 à 1970 en Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Ministère de l'Équipement. Secrétariat Général à l'Aviation Civile, Nouméa.*
- SIMMONDS (F.J.), 1948. — Some difficulties in determining by means of field samples the true value of parasitic control. *Bull. Ent. Res.*, 39, 3, 420-28.
- SIMMONDS (F.J.), 1963. — Genetics and biological control. *Can. Ent.*, 95, 561-567.
- SMITH (H.S.), 1935. — The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. Econ. Entom.*, 28, 873-898.
- SOLOMON (M.E.), 1949. — The natural control of animal populations. *J. An. Ec.*, 18, 1, 1-35.
- SOLOMON (M.E.), 1955. — The relative control values of different percentage mortalities. *Bull. Ent. Res.*, 46, 189-191.
- SOLOMON (M.E.), 1957. — Dynamics of insect populations. *An. Rev. Ent.*, 2, 121-142.
- SOLOMON (M.E.) et VARLEY (G.C.), 1958. — Meaning of density-dependance and related terms in population dynamics. *Nature, Lond.*, 181, 1778-1781.
- SOLOMON (M.E.), 1964. — Analysis of processus involved in the natural control of insects, 1-58. In Gragg (J.B.) ed. *Advances in ecological research. Vol. 2.* London and New York : Academic Press.
- SOUTHWOOD (T.R.) et JEPSON (W.F.), 1962. — Studies on the populations of *Oscinella frit* L. (Dipt., Chloropidae) in the oats crop. *J. An. Ecol.*, 31, 481-495.
- SOUTHWOOD (T.R.E.), 1966. — Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Methuen and Co. Ltd., London, 391 p.
- SPITHWOOD (T.R.) et JEPSON (W.F.), 1961. — The frit-fly, a denizen of grass land and a pest of oats. *Ann. appl. Biol.*, 49, 556.
- SPRINGETT (B.P.), 1970. — Ecological aspects of insect pest control. *Proc. ecol. Soc. Aust.*, 5, 52-58.
- STRAATMAN (R.), 1962. — Notes on certain *Lepidoptera* ovipositing on plants which are toxic to their larvae. *J. Lepidopt. Soc.*, 16, 99-103.
- THOMPSON (W.R.), 1939. — Biological control and theories of interactions of population. *Parasitology*, 30, 31, 299-388.
- UVAROV (B.P.), 1931. — Insects and climate. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 79, 1-247, 52 figs.
- VAN DER VECHT (J.), 1950. — Populations studies on the coconut leaf moth *Artona catoxantha* Hamps. *Proc. 8th Int. Congr. Ent.*, 702-715.
- VAN DER VECHT (J.), 1954. — Parasitism in an outbreak of the coconut moth (*Artona catoxantha* Hamps) in Java. *Entomologische Berichten*, 15, 4, 122-132.

- VARLEY (G.C.), 1947. — The natural control of population balance in the knapweed gall fly (*Urophora jaceana*). *J. An. Ecol.*, 16, 139-187.
- VARLEY (G.C.), 1949. — Special review. Population changes in german forests pests. *J. An. Ecol.*, 18, 117-122.
- VARLEY (G.C.), 1953. — Ecological aspects of population regulation. *Trans. 10th Int. Congr. Ent.*, 2, 210-214.
- VARLEY (G.C.) et GRADWELL (G.R.), 1960. — Key factors in population studies. *J. An. Ecol.*, 29, 399-401.
- VARLEY (G.C.), 1963. — The interpretation of change and stability in insect population. *Proc. R. Ent. Soc. London*, 27, 52-57.
- VARLEY (G.C.) et GRADWELL (G.R.), 1965. — Interpreting winter moth population changes. *Proc. 12th Int. Congr. Ent.*, 377-378.
- VIETTE (P.), 1948. — Les *Ophideres* du Pacifique. *Rev. Fr. Ent.*, 15, 4, 209-220.
- VIROT (R.), 1956. — La végétation canaque. *Mem. Muséum H.N. Paris*, sér. B. Botanique, 7, 400 p., Paris.
- VOUTE (A.D.), 1943. — Classification of factors influencing the natural growth of a population of insects. *Acta biotheoretica*, 7, 99-116.
- VOUTE (A.D.), 1946. — Regulation of the density of the insect populations in virgin forests and cultivated woods. *Arch. Neerl. Zool.*, 7, 435-470.
- VUILLEUMIER (F.), 1973. — Rapports entre l'écologie et la génétique des populations. *La Terre et la Vie*, 27, 2, 179-231.
- WELLINGTON (W.G.) et HENSON (W.R.), 1947. — Notes on the effects of physical factors on the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.). *Can. Ent.* 79, 168-170.
- WELLINGTON (W.G.), 1949. — Temperature measurements in ecological Entomology. *Nature*, 163, 614-615.
- WELLINGTON (W.G.), 1949. — The effects of temperature and moisture upon the behaviour of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clemens) (*Lepidoptera, Tortricidae*).
11. The response of larvae to gradient of evaporation. *Scient. Agr.*, 29, 216-229.
- WELLINGTON (W.G.), FETTES (J.J.), TURNER (K.B.) et BELYEA (R.M.), 1950. — Physical and biological indicators of the development of outbreaks of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (*Lepidoptera, Tortricidae*). *Can. J. Res.* 28, 308-331.
- WELLINGTON (W.G.), 1965. — Some maternal influences on progeny duality in the western tent caterpillar *Malacosoma pluviale* (Dyar.). *Can. Ent.*, 97, 1, 1-14.
- WIENS (J.A.), 1966. — On group selection and Wynne-Edwards' hypothesis. *American Scientist*, 54, 3, 273-287.
- WIGGLESWORTH (V.B.), 1945. — Transpiration through the cuticle of insects. *J. Exp. Biol.*, 21, 97-114.
- WIGGLESWORTH (V.B.), 1948. — The insect cuticle. *Biol. Rev.*, 23, 408-451.
- WILSON (F.), 1965. — Biological control and the genetics of colonizing species. *The genetics of colonizing species*. Academic Press Inc., New York, 307-328.
- WILSON (F.), 1967. — Insect abundance : prospect, 143-158. In Southwood (T.R.E.) ed., *Insect abundance*. Symposia of the Royal Entomological Society of London : number four. Blackwell scientific publications, Oxford and Edinburgh, 160 p.

- WILSON (F.), 1971. — Biotic agents of pest control as an important natural resource.
The fourth Gooding memorial lecture to the Central Association of bee-keepers,
8 Gloucester Gardens, Ilford, Essex, January, 12 p.
- WYNNE-EDWARDS (V.C.), 1965. — Self-regulating systems in populations of animals.
Science, N.Y., 147, 1543-1548.

ÉNUMÉRATION DES ESPÈCES VÉGÉTALES

Biotopes de montagne — Zone I

Grands arbres

- + *Mangifera indica* Anacardiacées
- Araucaria cookii* Araucariacées
- Elaeocarpus persicifolius* Elaeocarpaceés
- + *Aleurites moluccana* Euphorbiacées
- + *Garcinia puat* Guttifères
- Albizzia granulosa* Légumineuses
- + *Samanea saman* Légumineuses
- + *Fragraea schlechteri* Loganiacées
- + *Eugenia bullata* Myrtacées

Petits arbres et arbustes

- Polyalthia nitidissima* Fenth Anonacées
- Maba fusciosa* Ebénacées
- Bishofia javanica* Bl. Euphorbiacées
- Bauhinia variegata* Légumineuses
- Leucaena glauca* Légumineuses
- Melaleuca leucadendron* Myrtacées
- + *Psidium cattleyanum* Myrtacées
- + *Psidium guayava* Myrtacées
- Rhamnella vitiensis* Rhamnacées (3)
- Acronychia laevis* Rutacées (2)
- Guioa* sp. (cf. *villosa*) Sapindacées
- Wickstroemia viridiflora* Meissn.
Thyméléacées
- Cypholophus decipiens* Urticacées (1)
- Lantana camara* Verbénacées

Lianes et herbes

- Fourcroya gigantea* Amaryllidacées
- Alyxia* sp. Apocynacées
- Ocimum gratissimum* Labiées
- Smilax purpurata* Liliacées
- Malvastrum tricuspdatum* Malvacées
- Adiantum* sp. Ptéridophytes
- Nephrolepis hirsutula* Pr. Ptéridophytes
- Agatea* (cf. *pancheri*) Violacées

(1) Plante-hôte de *Cocytodes caerulea* (*Noctuidae*)

(2) Plante-hôte de *Papilio montrouzieri* (*Papilionidae*)

(3) Peut être la plante-hôte de *Polyura clitarchus* (*Nymphalidae*)

+ Plantes dominantes

NOTE ANNEXE I (Suite)

Biotopes de montagne — Zone II

276

Grands arbres

- + *Mangifera indica* Anacardiacées
- + *Semecarpus* sp. (cf *atra*) Anacardiacées
- Cerbera manghas* Apocynacées
- Schefflera golip* Araliacées
- Barringtonia neocaledonica* Barringtoniacées
- Geissois racemosa* Cunoniacées
- Maba fasculosa* Ebénacées
- Elaeocarpus persicifolius* Elaeocarpaceés
- Aleurites moluccana* Euphorbiacées
- Hernandia cordigera* Hernandiaceés
- Cryptocarya* sp. (cf *lifuiensis*) Lauracées
- Cryptocarya* sp. (cf *obdicarpa*) Lauracées
- Albizzia granulosa* Légumineuses
- Albizzia lebbeck* Légumineuses
- Erythrina variegata* var. *orientalis* Légumineuses
- Erythrina fusca* Légumineuses
- + *Syzygium jambolanum* Myrtacées
- Dysoxylum lessertianum* Méliacées
- + *Jambosa pseudo-malaccensis* Myrtacées
- + *Fagraea schlechteri* Loganaciaceés

Petits arbres et arbustes

- Baloghia lucida* Euphorbiacées
- Bischoffia javanica* Euphorbiacées
- Macaranga fulvescens* Euphorbiacées
- Garcinia puat* Guttifères
- Dysoxylum* sp. Méliacées
- Ficus versicolor* Moracées
- Musa sapientium* Musacées
- Tapinosperma* sp. (cf *koghiense*) Myrsinacées
- Eugenia bullata* Myrtacées
- + *Psidium cattleyanum* Myrtacées
- + *Psidium guayava* Myrtacées
- Olea thozeti* Oléacées
- Prunus persica* Rosacées
- + *Coffea canephora* var. *robusta* Rubiacées
- Psychotria microglossa* Rubiacées
- Achronychia laevis* Rutacées (1)
- + *Citrus aurantium* Rutacées
- + *Citrus medica* Rutacées
- + *Citrus nobilis* Rutacées
- Comptonella drupacea* Rutacées
- Micromelum minutum* Rutacées
- Zieridium pseudobtusifolium* Rutacées (1)
- Alectryon carinatum* Sapindacées
- Cupaniopsis* sp. Sapindacées
- Elattostachys apetala* Sapindacées
- Guioa villosa* Sapindacées
- Planchonella* sp. Sapotacées
- Lantana camara* Verbénacées

Lianes et herbes

- Pseuderanthemum reticulatum* Acanthacées
- Colocasia* sp. Aroïdées
- Asclepias curassavica* Asclepiadacées (2)
- Zebrina pendula* Commelinacées
- Ageratum conyzoides* Composées
- Paspalum conjugatum* Graminées
- Stenotaphrum secundatum* Graminées
- Ocimum gratissimum* Labiées
- Cassia sophera* Légumineuses
- Malvastrum tricuspidatum* Malvacées
- Musa paradisiaca* var. *sapientium* Musacées
- Lantana camara* Verbénacées

(1) plante-hôte de *Papilio montrouzieri* (*Papilionidae*)

(2) plante-hôte de *Danaus plexippus* (*Danaiidae*)

+ plantes dominantes

NOTE ANNEXE I (Suite)

Biotopes de montagne Zone III

Grands arbres

- + *Semecarpus* sp. (cf *atra*) Anacardiacées
- Barringtonia neocaledonica* Barringtoniacées
- Casuarina collina* Casuarinacées
- Storckiella pancheri* Cesalpiniées
- Aleurites moluccana* Euphorbiacées
- Hernandia cordigera* Hernandiacées
- Cryptocarya macrocarpa* Lauracées
- Cryptocarya* sp. Lauracées
- Albizzia granulosa* Légumineuses
- Dysoxylum* sp. (cf *francii*) Méliacées
- Dysoxylum* sp. (cf *vieillardii*) Méliacées
- + *Eugenia bullata* Myrtacées
- Sparattosyce dioica* Moracées
- Podonephelium homei* Sapindacées

Petits arbres et arbustes

- Cyathea* sp. Cyathéacées
- Diospyros oten* Ebénacées
- Cleidion* sp. Euphorbiacées
- Codiaeum inophyllum* Euphorbiacées
- Garcinia puat* Guttifères
- Hernandia cordigera* (forme de jeunesse)
Hernandiacées
- Bauhinia variegata* Légumineuses
- + *Ficus versicolor* Moracées
- + *Ficus virgata* Moracées
- Eugenia* sp. Myrtacées
- + *Jambosa vulgaris* Myrtacées
- + *Syzygium* sp. Myrtacées
- Crossostylis biflora* Rubiacées
- Psychotria* sp. Rubiacées
- Micromelum minutum* Rutacées
- Zieridium pseudobtusifolium* Rutacées (1)
- Pseudopipturus repandus* Urticacées

Lianes et herbes

- Dioscorea bulbifera* Dioscoréacées
- Oxera* sp. Verbénacées
- Agatea pancheri* Violacées

(1) plante-hôte de *Papilio montrouzieri* (*Papilionidae*)

+ plantes dominantes

NOTE ANNEXE I (Suite)

Biotopes de défilé Zone I (Collines)

*Grands arbres**Petits arbres et arbustes**Lianes et herbes*

Tieghemopanax sessiliflora Araliacées
Tieghemopanax sp. Araliacées
Casuarina collina Casuarinales
Scaevola montana Goodeniacées
 † *Acacia spirorbis* Légumineuses
Leucaena sp. Légumineuses
Geniostoma densiflora Loganiacées
Rapanea (cf *assymetrica*) Myrsinacées
Baekea virgata Myrtacées
Alphitonia neocaledonica Rhamnacées
Plectronia odorata Rubiacées
Dodonea viscosa Sapindacées
Guioa villosa Sapindacées
Wickstroemia viridiflora Thyméléacées

Cudrania javanensis Moracées
Tetracera scandens Dilleniacées
Caesalpina septaria Légumineuses

† plantes dominantes

NOTE ANNEXE 1 (Suite)

Biotopes de défilé Zone II

(prairies de bord de rivière et collines au contact de la prairie, parcourues par le bétail).

Grands arbres

- + *Mangifera indica* Anacardiaceés
- Casuarina collina* Casuarinales
- Bischoffia javanica* Euphorbiacées
- Araucaria cookii* Gymnospermes
- * *Erythrina fusca* Légumineuses
- * *Erythrina variegata* var. *orientalis*
Légumineuses
- Dysoxylum lessertianum* Méliacées
- Dysoxylum* sp. (cf. *vieillardii*) Méliacées
- *+ *Syzigium jambolanum* Myrtacées
- Cocos nucifera* Palmacées
- Grevillea robusta* Protéacées

Petits arbres et arbustes

- * *Ricinus communis* Euphorbiacées (1)
- Garcinia puat* Guttifères
- * *Erythrina fusca* Légumineuses
- * *Erythrina variegata* var. *orientalis*
Légumineuses
- * *Leucaena glauca* Légumineuses
- Pithecolobium schlechteri* Légumineuses
- * *Hibiscus tiliaceus* Malvacées
- + *Ficus versicolor* Moracées
- + *Ficus proteus* Moracées
- + *Jambosa vulgaris* Myrtacées
- *+ *Psidium guayava* Myrtacées
- Lindenia vitiensis* Rubiacées
- Psychotria* (cf. *semperflorens*) Rubiacées
- Achronychia laevis* Rutacées (2)
- Citrus medica* Rutacées
- Cupaniopsis* sp. Sapindacées
- * *Datura arborea* Solanacées
- Datura innoxia* Solanacées

Lianes et herbes

- Crinum asiaticum* Amaryllidacées
- Fourcroya gigantea* Amaryllidacées
- Asclepias curassavica* Asclepiadacées (3)
- Bryophyllum pinnatum* Crassulacées
- Tetracera scandens* Dilleniaceés
- Pennisetum purpureum* Graminées
- * *Stenotaphrum secundatum* Graminées
- Cassia sophera* Légumineuses
- Desmodium frutescens* Légumineuses
- Mimosa pudica* Légumineuses
- Passiflora foetida* Passifloracées
- * *Solanum torvum* Solanacées
- Oxera* sp. Verbénacées
- Curcuma longa* Zingibéracées

- + fruits piqués par *Othreis*
- * espèces botaniques dominantes

- (1) plante-hôte d'*Achaea janata* (*Noctuidae*)
- (2) plante-hôte de *Papilio montrouzieri* (*Papilionidae*)
- (3) plante-hôte de *Danaus plexippus* (*Danaidae*)

NOTE ANNEXE 1 (Suite)

Biotopes de défilé Zone III (bords de "creek")

Grands arbres	Petits arbres et arbustes	Herbes
<i>Semecarpus atra</i> Anacardiaceés	<i>Maba fasculosa</i> Ebénacées	* <i>Stenotaphrum secundatum</i> Graminées
<i>Cerbera manghas</i> Apocynacées	<i>Macaranga</i> sp. (cf. <i>fulvescens</i>) Euphorbiacées	<i>Cassia sophera</i> Légumineuses
<i>Barringtonia neocaledonica</i> Barringtoniacées	<i>Ochrocarpus neurophyllus</i> Guttifères	
* <i>Casuarina collina</i> Casuarinales	<i>Arthroclianthus</i> (cf. <i>microbothris</i>) Légumineuses	
<i>Maba fasculosa</i> Ebénacées	<i>Pithecolobium schlechteri</i> Légumineuses	
<i>Bischoffia javanica</i> Euphorbiacées	<i>Tapetnosperma</i> sp. Myrsinacées	
<i>Garcinia puat</i> Guttifères	+ <i>Eugenia</i> sp. Myrtacées	
<i>Cryptocarya odorata</i> Lauracées	<i>Olea</i> (<i>thozetii</i> ?) Oléacées	
<i>Arthroclianthus</i> (cf. <i>ischnopodus</i>) Légumineuses	<i>Gardenia urvillei</i> Rubiacées	
* <i>Erythrina variegata</i> var. <i>orientalis</i> Légumineuses	<i>Lindenia vitiensis</i> Rubiacées	
<i>Dysoxylum</i> sp. (cf. <i>vieillardii</i>) Méliacées	<i>Melicope</i> sp. Rubiacées	
<i>Albizia granulosa</i> Mimosoïdées	<i>Micromelum minutum</i> Rutacées	
<i>Ficus prolixa</i> Moracées	<i>Murraya paniculata</i> Rutacées	
<i>Ochrothallus</i> sp. Sapotacées	<i>Cupaniopsis glomeriflora</i> Sapindacées	
<i>Pychnandra</i> sp. Sapotacées	<i>Cupaniopsis</i> sp. Sapindacées	
<i>Hybanthus caledonicus</i> Violacées	<i>Grewia crenata</i> Tiliacées	
	<i>Wickstroemia viridifolia</i> Thyméléacées	

* espèces dominantes

+ fruits piqués par *Othreis*.

NOTE ANNEXE 2

Dans le milieu défini au chapitre 2 évoluent les populations d'*Othreis* et de nombreuses espèces accompagnantes dont le rôle est important, soit qu'elles influent sur la phénologie des plantes-hôtes, soit qu'elles constituent des hôtes et proies secondaires pour les parasites et les prédateurs d'*Othreis* ; en outre, elles peuvent être utilisées comme *indicateurs phénologiques* de tel ou tel phénomène climatique exceptionnel.

L'observation facile de la présence de quelques insectes, l'époque de la floraison de plantes poussant dans les biotopes à *Othreis*, comme celle de leur fructification, surtout si les fruits sont succulents et sont piqués par *Othreis*, nous ont semblé constituer des critères adéquats et utilisables.

Papilio montrouzieri Boisd. a été observé, chaque année, en biotopes de montagne uniquement, de décembre à août. C'est-à-dire durant la saison chaude et la première moitié de la saison fraîche. Il disparaît ainsi en fin de saison fraîche, période correspondant aussi à la saison sèche (septembre-décembre) ; on constate un phénomène analogue chez *Othreis*. Ses chenilles vivent sur des arbustes déjà cités, poussant souvent à proximité des érythrines ; elles sont parasitées par une tachinaire indéterminée, mais les œufs de ce *Papilio* hébergent le même parasite *Ooencyrtus* sp. que les œufs d'*Othreis*. Ils constituent donc des hôtes secondaires.

Graphium gelon (Papilionidae) n'a été observé en biotopes de montagne que d'avril à juin ; cependant il n'est pas rare en décembre dans la région de Nouméa. Sa ou ses plantes-hôtes indigènes sont selon toute vraisemblance des lianes de forêt, encore inconnues ; sa chenille peut se développer sur avocatier. Elle est également parasitée par une tachinaire.

Achraea andromacha (Nymphalidae) est également observé en montagne d'octobre à mars ; quant à *Danaus plexippus* (Danaiidae) on le rencontre toute l'année dans tous les biotopes. Sa chenille vit sur *Asclepias curassavica* (Asclépiadacées), une mauvaise herbe de prairie, toxique pour le bétail.

En même temps que les pullulations d'*Othreis* (mars-avril 1969), se sont déclenchées celles de plusieurs papillons :

— *Anua coronata* (Noctuidae), sur *Terminalia catappa* (Combrétacées), planté en jardins d'habitations de montagne.

— Un *Sphingidae* sur *Dioscorea bulbifera* (Dioscoréacées), en montagne.

— Une espèce indéterminée sur *Elattostachys apetala* (Sapindacées), au col d'Amieu, (Observations rapportées par la suite par le Dr. Mackee, botaniste du Muséum National d'Histoire Naturelle).

— Une noctuelle indéterminée sur *Ficus proteus* (Moracées), complètement défeuillé sur une propriété située dans le défilé (près du biotope 14) ; mais, malheureusement, cette observation nous a été rapportée trop tard.

— En bordure de rivière, pullulations de pyrale sur pâturages de *Stenotaphrum secundatum* et disparition complète de la Graminée. Sur un prélèvement de 600 chrysalides effectué le 31.3.69 en bordure de la rivière Fonwhary (biotope 16), 436 ont éclos, 102 sont mortes de maladie, 30 ont donné naissance à une tachinaire inconnue, 26 à *Chelonus* sp. proche de *striatigena* (Braconidae) (que nous avons introduit en 1965 pour lutter contre la pyrale du bananier *Nacoleia octasema* Meyrick), et 6 hébergeaient d'autres hyménoptères parasites.

— En plaine, on assiste à des pullulations d'*Achaea janata* sur Euphorbiacées : *Exoecaria agallocha*, *Ricinus communis* et *Croton* sp. ; de *Catopsilia pomona* (Pieridae) sur *Cassia alata* (Légumineuses), de *Calogramma festiva* (Noctuidae) sur *Hippeastrum* sp. (Amaryllidacées), d'*Anapheis java* (Pieridae), sur *Capparis* sp. (Capparidacées) et d'*Aphis nerii* (Aphididae) sur le laurier rose (*Nerium oleander* L. (Apocynacées), parfaitement limitées par *Coelophora mulsanti* (Coccinellidae), un Aphidiidae indéterminé et une Sirphe.

— Dans le même temps, on observe des pullulations de la "sauterelle géante du cocotier", (*Pseudophyllanax imperialis* Montr., Orthoptera, Mecopodidae) sur cocotier à l'île Tiga (Loyauté) (Pl. 13, ph. 1).

Au cours des dénombrements dans les hauts de vallées de montagne, la similie néocalédonienne *Simulium neornatipes* Dumbleton se manifeste parfois ; bien qu'elle soit réputée non anthropophile, nous avons parfois eu à subir ses attaques. Elle apparaît en général en juin et se maintient jusqu'en mars, en compagnie d'un gros taon, qui apparaît durant deux mois environ (février-mars) : *Philoliche neocaledonica* (Megnin), et se pose parfois sur l'homme.

Quant aux moustiques, ce n'est pas tellement la température qui limite leur développement le long du gradient écologique observé, mais plutôt les gîtes disponibles. En plaine, on les observe en nombre plus ou moins important durant toute l'année. En règle générale, le long de la rivière Fonwhary, on les rencontre, assez paradoxalement, moins en saison humide et chaude qu'en saison sèche et fraîche. En effet, lorsqu'il pleut, les eaux s'écoulent rapidement et des gîtes à moustiques ne peuvent s'instaurer. En montagne, les moustiques sont ainsi exceptionnels ; leur présence en saison chaude et pluvieuse indique qu'une forte sécheresse se prolonge en montagne en décembre et janvier, comme au début de 1969 et de 1970. Les torrents de montagne ne sont alors pas approvisionnés en eau, des mares et trous d'eau envahis de spirogyres (comme en saison sèche et fraîche), subsistent pendant un certain temps dans le lit des "creeks", et les larves de moustiques s'y développent. Le long du défilé par contre, la rivière se trouve alors asséchée et les moustiques disparaissent vite. Par contre dans les plaines du bord de mer, au voisinage des mangroves et le long des méandres de la rivière à l'étiage, on se trouve assailli par des nuées de moustiques très agressifs. En saison fraîche et sèche (juillet-août), les mêmes phénomènes apparaissent normalement.

Enfin, un insecte très souvent observable est une guêpe solitaire, *Eumenes germainei* De Geer, qui confectionne des loges en terre gâchée, de forme sphérique, à paroi mince et présentant un goulot évasé (Pl. 13, ph. 2). Plusieurs amas de cinq à six loges peuvent être juxtaposés les uns aux autres par la même guêpe ; dans chaque loge, elle amasse des petites chenilles paralysées, avant d'accrocher un œuf au plafond de la loge et d'en obturer le goulot. On rencontre souvent des loges de cette guêpe sur les branches des "érythrine-peupliers", ou bien plaqués aux murs et sous le rebord du toit des maisons. Les loges sont bourrées de jeunes chenilles de géométrides, le plus souvent de couleur verte, et parfois appartenant toutes à la même espèce. Dans de vieilles loges, on peut trouver une tachinaire, développée dans sa chenille-hôte paralysée, ou une nymphe d'*Eumenes* parasitée par l'eulophide *Mellitobia oceanica* Ferr., un parasite externe. Les Eumènes apparaissent vers la fin de septembre, au bord de creeks où elles s'approvisionnent en boue nécessaire à la confection de leurs loges. Elles nous semblent plus communes en montagne qu'en plaine. Un individu peut confectionner quatre loges en un mois et les remplir de chenilles. Pendant toute la saison chaude, on peut les observer en chasse, volant parmi les frondaisons des érythrine, à la recherche d'une proie. Dès que les températures nocturnes s'abaissent, vers la fin d'avril, elles disparaissent ; on les reverra cinq mois plus tard. Il nous semble que cette guêpe hiverne plutôt à l'état d'imago que dans sa loge de terre à l'état de nymphe.

Quant aux observations phénologiques concernant la flore, nous avons préféré les rassembler sous la forme d'un tableau qui permet de suivre chronologiquement l'évolution du milieu et peut-être d'isoler les différences d'une année à l'autre. La floraison d'un arbre constitue un repère commode pouvant indiquer une modification climatique exceptionnelle

d'une année donnée par rapport à l'année-type. Cette dernière peut être définie par le tableau suivant ; chaque mois est ainsi caractérisé par un événement botanique très facilement observable par n'importe qui dans le milieu étudié ; c'est pourquoi nous avons insisté sur les noms usuels donnés aux plantes.

Année-type

Indicateurs phénologiques de la flore

Janvier	Floraison des "bois noirs" (<i>Albizia lebeck</i>) et des "jacinthes d'eau" (<i>Eichornia crassipes</i>) en plaine. Maturation des "pommes-rose" (<i>Jambosa vulgaris</i>) en montagne.
Février	En montagne, floraison des "goyaviers de chine" (<i>Psidium cattleianum</i>) et des "niaoulis" (<i>Melaleuca leucadendron</i>). Maturation des jamelongues (<i>Syzygium jambolana</i>), des mangues et des premiers citrons.
Mars	Floraison des "gaïacs" (<i>Acacia spirorbis</i>). Maturation des goyaves communes (<i>Psidium guayava</i>) (jusqu'en juin).
Avril	Floraison d' <i>Eclipta alba</i> (Composées) et du maïs (<i>Zea mays</i>) en plaine.
Mai	Floraison des "faux tamanou" (<i>Geissois racemosa</i>) et des "rama" (<i>Storckiiella pancheri</i>). Maturation des premières oranges.
Juin	Importante floraison des <i>Datura arborea</i> , le long des "creeks", (ce <i>Datura</i> peut fleurir de février à septembre). Maturation des agrumes (jusqu'en août) et des pomme-cannelle.
Juillet	Début de la floraison des manguiers (<i>Mangifera indica</i>) et des "tulipiers du Gabon" (<i>Spathodea campanulata</i>). Chute totale des feuilles des "bois noirs" (<i>Albizia lebeck</i>).
Août	Premières fleurs sur les érythrines ; floraison des caféiers (<i>Coffea arabica</i>) et du "baume" (<i>Ageratum conyzoides</i>). Chute des feuilles des "érythrines ; feuilles rondes" et des "peupliers canaques".
Septembre	Pleine floraison des érythrines ; floraison des <i>Citrus</i> et du "pommier-rose" (<i>Jambosa vulgaris</i>) en montagne. Chute totale des feuilles des érythrines précitées, surtout en plaine.
Octobre	Fin de la floraison des érythrines ; floraison des "lis", en tribus de montagne (<i>Hippeastrum psittacinum</i>). Les frangipaniers (<i>Plumiera</i> sp.) perdent leurs feuilles.
Novembre	Premières fleurs sur "flamboyant" (<i>Delonix regia</i>), floraison des <i>Bauhinia variegata</i> , des frangipaniers et des "chênes d'Australie" (<i>Grevillea robusta</i>).
Décembre	Floraison des "bancouliers" (<i>Aleurites moluccana</i>), des "bois noirs de Haïti" (<i>Samanea saman</i>) et des jameloniers (<i>Syzygium jambolana</i>) en montagne ; des "flamboyants" en plaine.

Avec l'année-type comme base de référence, analysons les événements phénologiques observés de mai 1968 à juin 1970 ; ils englobent une période de pullulations d'*Othreis* qui a débuté en mars-avril 1969. Chaque mois a été divisé en trois périodes ; le début (D), le milieu (M), la fin (F) du mois. Pour chaque mois, cette période est indiquée ; de même la région où les observations ont été faites : en montagne, dans le défilé ou en plaine. Lorsque seul le nom scientifique d'une plante est cité, sans autre indication, on considère uniquement l'observation de la pleine floraison.

Observations phénologiques concernant la flore de mai 1968 à juin 1970

1968

Mai	M	Défilé	= <i>Datura arborea</i> , <i>Geissois racemosa</i> ("faux tamanou"), visités par de nombreuses abeilles <i>Storckiella pancheri</i> ("rama" ou "indigo").
Juin	M	Plaine	= <i>Datura arborea</i> . Quelques goyaves, non piquées ; peu d'oranges et de mandarines.
Juillet	F	Montagne Défilé	= Chute totale des feuilles d' <i>Albizzia lebbeck</i> . = <i>Mangifera indica</i> . <i>Datura arborea</i> , spirogyres dans les creeks.
Août	F	Montagne Plaine	= Ouverture des bourgeons d' <i>Albizzia lebbeck</i> . <i>Ageratum conyzoides</i> . <i>Mangifera indica</i> (manguiers). <i>Coffea arabica</i> (caféiers). <i>Spathodea campanulata</i> (tulipier du Gabon, introduit). = <i>Erythrina variegata</i> var. <i>orientalis</i> (premières fleurs).
Septembre	M	Montagne	= <i>Jambosa vulgaris</i> ("pomme-rose").
Octobre	F	Montagne	= Jeunes pousses sur <i>Aleurites moluccana</i> ("bancouliers"). <i>Datura arborea</i> . <i>Hippeastrum psittacinum</i> ("lis", en tribus).
Novembre	M	Montagne	= <i>Coffea arabica</i> . <i>Grevillea robusta</i> (Protéacées, "le chêne d'Australie"). En tribus de montagne : <i>Bauhinia variegata</i> . <i>Delonix regia</i> (flamboyant). <i>Plumiera acutifolia</i> (frangipanier). Beaucoup de petites jamelongues en montagne.
Décembre			
1969			
Janvier	M	Montagne	= <i>Lantana camara</i> ; sortie de la hampe florale des agaves : <i>Fourcroya gigantea</i> (Amaryllidacées).
Février	D M	Cyclone Colleen Cyclone Irène	
Mars	D M	 Montagne	<i>Datura arborea</i> , <i>Melaleuca leucadendron</i> ("niaoulis"). Nombreuses piqûres d' <i>Othreis</i> sur jamelongues et goyaves communes (Pl. 2, ph. 4 et 5). Fortes fructifications des jamelongues et importantes populations de <i>Drosophiles</i> sur fruits pourrissant sur le sol, en montagne. = <i>Fourcroya gigantea</i> . <i>Acacia spirorbis</i> ("gaïac"). Beaucoup de goyaves mûres en montagne.
Avril			
Mai	M	Montagne	= <i>Gossypium herbaceum</i> (cotonnier).

Juin	D	Montagne	= <i>Storckiella pancheri</i> (Légumineuses) ("rama"). Maturation des goyaves de Chine en montagne ; pas de mouches des fruits (<i>Strumeta psidii</i>) ; mais attaques d' <i>Othreis</i> et de "roussettes" (<i>Pteropus ornatus</i>) en montagne.
		Plaine	= Goyaves communes fortement piquées (10 piqûres par fruit en moyenne sur un prélèvement de 100 fruits).
Juillet	D	Montagne	(Plateau de Dogny) = <i>Storckiella pancheri</i> , Légumineuses ("rama"). Nombreuses gousses vertes sur <i>Albizzia lebbeck</i> ("bois noirs") ; <i>Geissois racemosa</i> ("faux tamanou").
Août	M	Montagne	= <i>Prunus persica</i> (pêcher sauvage) ; perte des feuilles d' <i>Albizzia lebbeck</i> ("bois noir") et gousses sèches ; <i>Spathodea campanula</i> (tulipier du Gabon), en tribus de montagne.
Septembre	F	Montagne	= <i>Ageratum conyzoides</i> ("baume"). <i>Stachytarpheta jamaicensis</i> ("herbe bleue") ; <i>Erythrina fusca</i> et <i>E. variegata</i> (érythrina) ; <i>Lantana camara</i> ; <i>Solanum torvum</i> ("fausse aubergine") ; <i>Mangifera indica</i> ; <i>Coffea arabica</i> ; <i>Jambosa vulgaris</i> ("pommier-rose") ; <i>Citrus aurantium</i> (orangers) et <i>Citrus nobilis</i> (mandariniers). <i>Melia azedarach</i> en tribus de montagne ; <i>Albizzia lebbeck</i> défeuillés. Jeunes semis d' <i>Araucaria cookii</i> . Nombreuses pêches sauvages.
Octobre	D F	Plaine	= Boutons floraux sur <i>E. fusca</i> ("piquant").
		Montagne	= <i>Albizzia lebbeck</i> complètement défeuillés ; <i>Hippeastrum psittacinum</i> et <i>Gossypium herbaceum</i> (cotonnier), en tribus de montagne ; <i>Plumeria acutifolia</i> .
		Défilé	= <i>Jambosa vulgaris</i> , jeunes feuilles aux <i>Albizzia lebbeck</i> ("bois-noir").
		Plaine	= <i>Melia azedarach</i> , <i>Erythrina fusca</i> ("piquant") et <i>Erythrina variegata</i> var. <i>fastigiata</i> ("peuplier canaque") (fin de la floraison).
Novembre	M	Nouméa	= Premières fleurs de <i>Delonix regia</i> ("flamboyant") ; floraison jusqu'au début de janvier.
Décembre	M	Montagne	= <i>Samanea saman</i> ("bois noir de Haïti") : floraison terminée dans la plaine. <i>Fragraea schlechteri</i> (Loganiacées) ("bois à tabou") ; <i>Syzygium jambolanum</i> ("jameloniers") ; <i>Bauhinia variegata</i> ; fruits d' <i>Albizzia lebbeck</i> mûrs. <i>Hippeastrum psittacinum</i> ("lis"), en tribus. Nombreux fruits verts sur les "bancouliers" et nombreux axes de cônes d' <i>Araucaria</i> tombés à terre.
		Défilé	= <i>Samanea saman</i> ; <i>Psidium guayava</i> .
		Plaine	= <i>Aleurites moluccana</i> ("bancouliers") visités par des myriades d'abeilles ; <i>Eichornia crassipes</i> (Pontederiacées) ("jacinthes d'eau"), dans les mares, mangées par le bétail.

1970

Janvier	D	Montagne	= <i>Albizzia lebeck</i> ("bois noirs"). Fortes populations de mouches des fruits (<i>Dacus</i>) dans les pommes-rose. Fruits mûrs sur le "bois à tabou" (<i>Fragraea schlechteri</i>), pouvant fournir une nourriture à <i>Othreis</i> . Maturation des premières mangues.
		Défilé	= Sortie de terre de <i>Curcuma longa</i> (Zingibéracées) ("faux safran"), en prairies.
		Plaine	= <i>Eichornia crassipes</i> ("jacinthes d'eau").
Février	D	Montagne	= <i>Psidium cattleianum</i> ("goyavier de Chine") ; dernières fleurs de flamboyant. <i>Lagerstroemia indica</i> (Lythracées), en tribus de montagne. Maturation des mangues et des jamelongues.
	F	Montagne	= <i>Melaleuca leucadendron</i> (Myrtacées) ; <i>Datura arborea</i> ; <i>Fragraea schlechteri</i> , au sommet des branches seulement. Sortie des hampes florales de <i>Fourcroya gigantea</i> ("agaves"). Plaine maturation des jamelongues, comme en plaine.
Mars	F	Montagne	= <i>Lantana camara</i> ; <i>Prunus persica</i> (pêcher sauvage) ; <i>Psidium guayava</i> (goyavier). Premières goyaves, infestées de larves de mouches des fruits (<i>Strumeta psidii</i> et <i>Rioxa pornia</i>).
Avril	F	Montagne	= <i>Storckiella pancheri</i> (Légumineuses) ("rama" ou "indigo") Raréfaction des goyaves.
		Plaine	= <i>Zea mays</i> ; <i>Eichornia crassipes</i> (dernières fleurs) ; <i>Eclipta alba</i> .
Mai	M	Défilé	= <i>Geissois racemosa</i> ("faux tamanou").
	M	Montagne	= <i>Spathodea campanulata</i> ("tulipier du Gabon"). Maturation des mandarines et oranges, moins de fruits qu'en 1969.
		Défilé	= <i>Datura arborea</i> ; algues vertes filamenteuses dans les creeks (spirogyres).
		Plaine	= Floraison de nombreuses graminées.

De l'analyse de ce tableau, la première conclusion est que l'année 1969 a été exceptionnelle sur de nombreux points.

D'abord on a assisté à une forte fructification de la plupart des arbres fruitiers : les mangues, tous les agrumes et les pommes-cannelle furent abondants ; de même, les fruits sauvages, jamelongues, goyaves de chine et goyaves communes.

Ces fruits n'ont pas été infestés de mouches des fruits (*Strumeta psidii* et *Rioxa pornia*), comme en 1968 et 1970. En outre, chez la plupart des arbres observés, la floraison et la fructification ont été retardées d'un mois et demi par rapport à l'année normale typique.

Ainsi *Geissois racemosa* ("faux tamanou") et le "rama" (*Storckiella pancheri*) étaient en fleurs à la mi-mai en 1968, et au début de juin en 1969 ; sur les pentes du plateau de Dogny, en altitude, ce dernier n'a fleuri qu'au début de juillet ; en 1970, on l'observait en fleurs normalement à la fin avril.

De même, les manguiers fleurissent en août normalement : en 1969, ils étaient encore en fleurs à la fin septembre ; on observe le même phénomène chez le "baume" (*Ageratum*), les caféiers et les érythrinaes, qui ont fleuri en octobre 1969 au lieu de septembre, comme normalement.

Par contre, seul le "tulipier du Gabon" (*Spathodea*), qui est un arbre introduit, n'a pas été atteint par ce retard, car il a fleuri en août, comme l'année précédente.

Enfin, si l'on considère la chute des feuilles des *Albizzia lebbek* ("bois-noirs"), utilisés comme arbres d'ombrage en caféières, on conclut au même phénomène. La chute complète des feuilles survient vers la fin de juillet normalement, les nouveaux bourgeons foliaires apparaissent un mois après, et la pleine floraison est installée au début de janvier, alors que les gousses mûres de l'année précédente sont parfois encore sur l'arbre ; en juin, les gousses nouvelles, encore vertes, ont fini leur développement, puis mûrissent jusqu'en décembre. Mais en 1969, en montagne, la chute totale des feuilles d'*Albizzia* a aussi présenté un retard d'un mois et ces arbres étaient encore sans feuille à la mi-octobre.

Ainsi, toutes ces observations concordent pour mettre en lumière une année 1969 exceptionnelle. Elle le fut par les pullulations d'*Othreis*, par les abondantes fructifications, par l'absence de compétition de la part des mouches des fruits et par les retards constatés dans l'évolution phénologique de nombreuses espèces botaniques. Seul le climat peut fournir un facteur commun à ces phénomènes. De fait, la fin de l'année 1968 et le début de l'année 1969 furent exceptionnels sur le plan climatique : une sécheresse intense a sévi sur l'ensemble de l'île, l'arrivée des pluies étant marquée par le cyclone *Colleen* au début de février 1969 (Pl. 8, ph. 2).

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

PLANCHE 1

Développement d'*Othreis fullonia*. Appareil génital femelle*

1 — *Othreis fullonia* femelle.

L'envergure moyenne de cette noctuelle est de 80 mm, mais on peut observer une grande variation vers des tailles plus petites, selon la quantité de nourriture dont a disposé la chenille, en particulier lorsqu'il se produit une compétition pour la nourriture, en période de pullulation.

2 — Ponte d'*Othreis* en ooplaque.

Au lieu d'œufs déposés isolément sur le végétal, on rencontre ce mode de ponte, parfois en année de référence, couramment lorsque les populations d'*Othreis* sont fortes (février-avril) ; jusqu'à 300 œufs peuvent ainsi être déposés côte à côte dans un ordre plus ou moins parfait. Ici, l'ooplaque comporte 261 œufs fraîchement pondus : on n'aperçoit pas encore la capsule céphalique de la jeune chenille, ni les signes caractéristiques des œufs parasités ou l'aspect blanc d'un œuf vidé par un prédateur. On peut remarquer que la femelle d'*Othreis* a évité de déposer cinq œufs sur la nervure centrale de la feuille et les a déposés un peu à part du gros de la ponte ; ces œufs appartiennent bien à l'ooplaque.

3 — La chenille du 1er stade à l'éclosion vient de dévorer le chorion de son œuf ; elle mesure 4,5 mm de long et porte des taches brunes sur fond vert clair brillant et de longue soie sur le dos. Seules les deux dernières paires de fausses pattes abdominales, avec les pattes pygidiales et les pattes thoraciques, sont alors fonctionnelles. C'est à ce moment que survient, dans la nature, une très forte mortalité.

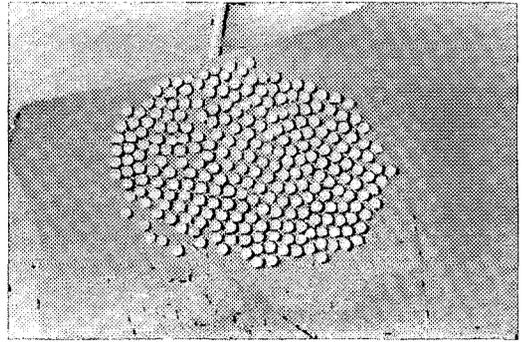
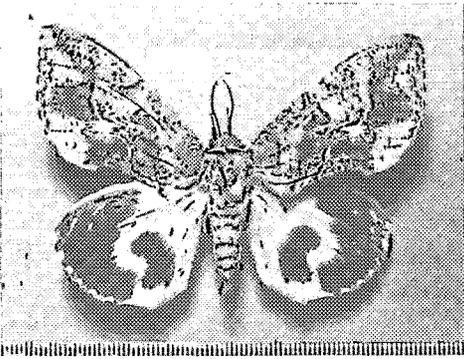
4 — Chenille du 5ème stade (phase sombre) en position de crainte : la tête rentrée sous le thorax et le pygidium relevé, elle ne tient au support que par ses trois dernières paires de fausses pattes abdominales (on aperçoit la première paire vestigiale). La magnifique livrée de cette chenille atteint alors à son complet développement, comme la bosse pygidiale caractéristique.

5 — Chrysalide d'*Othreis* dans sa loge de feuilles tapissée de soie ; la loge a été ouverte pour découvrir la chrysalide, brun-noir brillant, de formes massives, et attachée au fond de la loge, sur des fils de soie, à l'aide de son cremaster situé à l'extrémité de la partie conique. Si on la perturbe, la chrysalide s'agite en tous sens en prenant appui sur ce point d'attache. Sur la chrysalide d'*Othreis*, l'emplacement des yeux, de l'imago, des antennes et les fourreaux alaires sont parfaitement discernables.

6 — Appareil génital femelle d'*Othreis fullonia* montrant des ovaires, trompes et oviducte remplis d'œufs bien développés (environ 500). Chaque ovaire est constitué de 4 ovarioles accolés en un long filament d'abord très fin (germarium) et qui augmente de volume alors que les 4 ovarioles s'individualisent. Ces ovarioles sont ici remplis d'œufs ; le tissu adipeux est abondant.

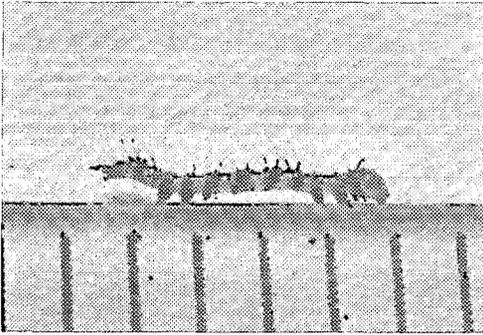
* Toutes les photos présentées dans les planches suivantes sont de P. Cochereau, sauf celles de la planche 3 qui sont dues à l'obligeance du Dr. B. Filshie (Csiro, Canberra) que nous remercions ici bien chaleureusement.

1



2

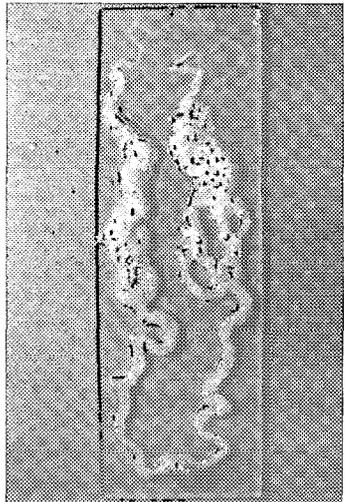
3



4



5



6

PLANCHE 2

Dégâts sur les fruits. Fruits-hôtes secondaires.

- 1 — *Othreis* femelle en train de se nourrir sur une orange encore verte. L'orange verte ainsi piquée va jaunir prématurément et tomber au sol dans les cinq jours qui suivent, envahie par la pourriture à *Oospora* et *Penicillium*.
- 2 — Trou de piqûre du papillon sur orange (Lifou) ; une tache livide verdâtre se développe, autour du point d'inoculation du champignon, vers le 4ème jour ; le fruit va bientôt tomber au sol et finir d'y pourrir.
- 3 — Oranges piquées pourrissant au sol, au village de Wiwatul (Ile Lifou). En année de pullulation d'*Othreis*, la totalité de la récolte d'oranges est perdue, comme ce fut le cas aux îles Loyauté et en Nouvelle-Calédonie en 1969.
- 4 — Goyave transpercée de toutes parts par les papillons. Ce fruit, au lieu de pourrir et de se liquéfier comme les agrumes, se transforme plutôt en une masse spongieuse de mycélium.
- 5 — Les jamelongues (*Eugenia jambosa* L., Myrtacées) constituent en février-mars une nourriture importante pour les papillons piqueurs de fruits. Les jameloniers sont de grands arbres, disséminés aussi bien dans les vallées de montagne, dans les pâturages et le long des chemins, que dans les zones humides des plaines (marécages et bords de rivière).



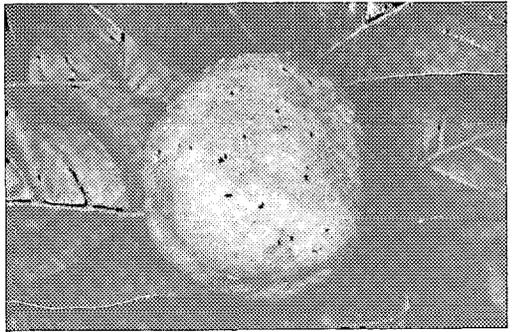
1



2



3



4



5

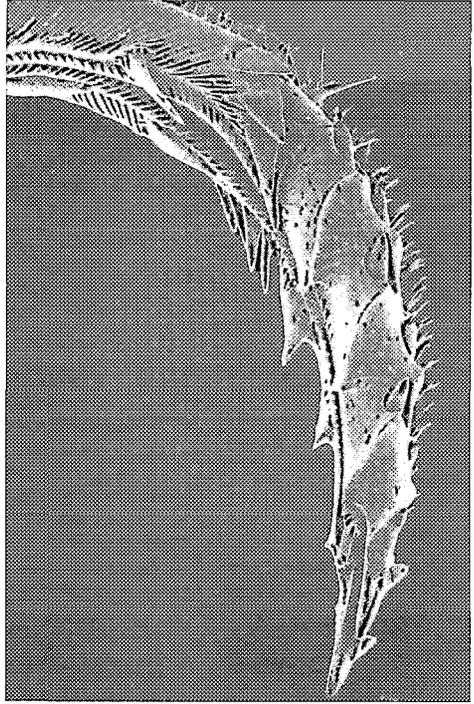
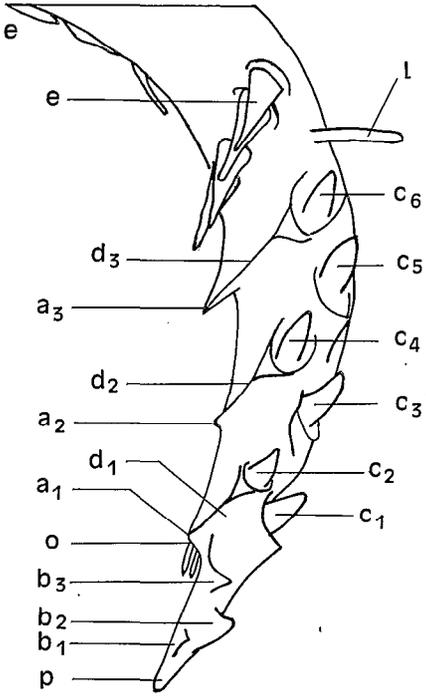
PLANCHE 3
La trompe d'*Othreis fullonia*.

- 1 — 2 — Détails de la trompe d'*Othreis fullonia* (x 60 et x 50). *O. materna* et *Eumaenas salaminia* présentent des caractéristiques identiques.

Pour la description de la trompe et son utilisation par le papillon, lors de la prise de nourriture, nous renvoyons au texte de ce travail.

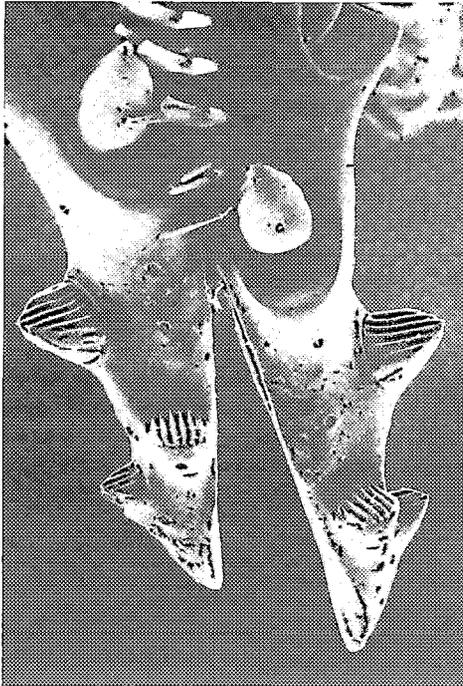
- 3 — Détails des trois paires de barbules striées, qui jouent le rôle de rape et de scie, lors de la première blessure pratiquée sur l'épiderme du fruit (x 185). La première et la troisième paires de barbules sont latérales et striées transversalement ; la paire intermédiaire est plus dorsale, et striée longitudinalement. On aperçoit aussi, sur la paroi des maxilles, de minuscules cupules présentant une soie en leur centre ; ce sont sans doute des organes tactiles et gustatifs.

Ces deux dernières photos ont été prises par le Dr. B. Filshie, au microscope à balayage du Csiro à Canberra (Australie), sur des échantillons que nous lui avons confiés.



1

2



3

PLANCHE 4

Les érythrine plantes-hôtes d'*Othreis fullonia*.
Méthode de dénombrement. Biotopes de plaines

- 1 — *Erythrina fusca* Lour. (= *ovalifolia*) (Légumineuses) est un grand arbre, à port de chêne, appelé "piquant" en Nouvelle-Calédonie. C'est une des trois érythrine plantes-hôtes des chenilles d'*Othreis fullonia*. Beaucoup de ces arbres ont été plantés par boutures en diverses situations, soit pour ombrager des caféières, parfois maintenant disparues, soit en bordure de route, soit en terrains marécageux pour assécher le sol, soit en pâturages pour donner de l'ombre au bétail. D'importants peuplements de "piquants" s'étendent autour de toutes les agglomérations des plaines côtières de l'ouest calédonien (La Foa, Moindou, Bourail, etc). Son bois est très cassant, ce qui fait que cet arbre est très sensible au vent des cyclones.

Les branches basses de cet arbre sont échantillonnées à l'aide d'une échelle double de 4 mètres. La frondaison est ici clairsemée à la suite de la défeuillaison complète des arbres par les chenilles d'*Othreis* en pullulation ; ce qui explique l'aspect buissonnant de la frondaison, le long des branches principales, dû à la repousse de jeunes feuilles ; normalement, la masse foliaire de ces arbres est beaucoup plus importante.

A l'arrière-plan à gauche, on distingue une mare envahie par la jacinthe d'eau (*Eichornia crassipes*), puis diverses cultures maraichères (biotope 24, plaine).

- 2 — *Erythrina variegata* L. var. *orientalis* (ou "indica") est également un grand arbre au port majestueux ; c'est "l'érythrine à feuilles rondes". On le rencontre parfois en bordure de mer, mais surtout en endroits marécageux et le long des rivières, où des branches cassées par le vent et emportées par les eaux prennent racines. Sur la côte ouest cet arbre est relativement rare ; mais sur la côte est, particulièrement dans la région de Touho, il a été multiplié par milliers pour ombrager les caféiers. Cette variété perd ses feuilles en saison fraîche (biotope 13, défilé).

- 3 — *Erythrina variegata* L. var. *fastigiata* Guillaumin (Légumineuses) est un arbre à port de peuplier, d'où son nom local de "peuplier-canaque". Il est commun à Nouméa et dans les villages, où il sert de haies, comme ici (biotope 8), de brise-vent et de poteaux de clôture, imputrescibles puisque vivants ; son écorce est aussi utilisée dans la pharmacopée indigène, ce qui explique qu'on le rencontre souvent dans les tribus ou dans les lieux anciennement habités. Il suffit d'enterrer des morceaux de branches en guise de boutures pour obtenir une haie ; cet arbre est ainsi préféré à d'autres essences plus jolies et plus exigeantes et se trouve multiplié de plus en plus. Cette espèce perd aussi ses feuilles en saison fraîche (août-septembre).

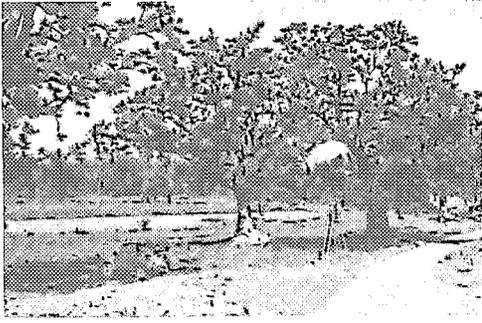
- 4 — Ce biotope de montagne (n° 4), comme indiqué sur la figure 11, se trouve situé à la jonction de deux petites vallées. L'érythrine-peuplier sélectionnée pousse au sommet d'un petit éperon dominant les environs et joue ainsi le rôle d'un piège pour les *Othreis* volant en ces lieux à la recherche d'une plante-hôte où déposer leurs œufs. Cet emplacement a dû être occupé autrefois par un ancien village, car est installé là un important peuplement de pins colonnaires (*Araucaria cookii*).

En contrebas poussent des cocotiers, des manguiers, jameloniers, goyaviers de chine, pêcheurs sauvages etc. . . Les pentes, aux alentours, sont couvertes d'un pauvre pâturage parcouru par quelques bovins et souvent encombré de mauvaises herbes introduites et de goyaviers.

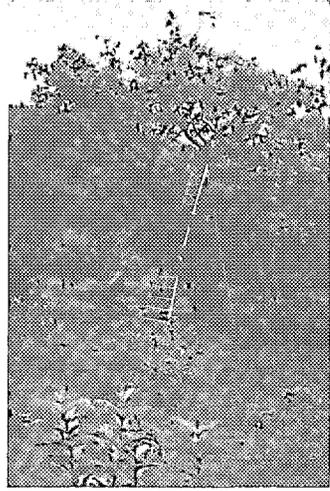
L'érythrine "peuplier" choisie, dont la hauteur atteint encore 9 mètres, est en cours d'aménagement ; les grosses branches centrales n'ont pas encore été coupées. Une petite plateforme a été installée au milieu de la couronne, ce qui a permis durant 30 mois d'échantillonner toute la moitié supérieure de l'arbre. Un opérateur s'y tient ici debout.

La moitié inférieure était examinée au moyen d'une échelle double de 4 mètres qui était déplacée autour de l'arbre.

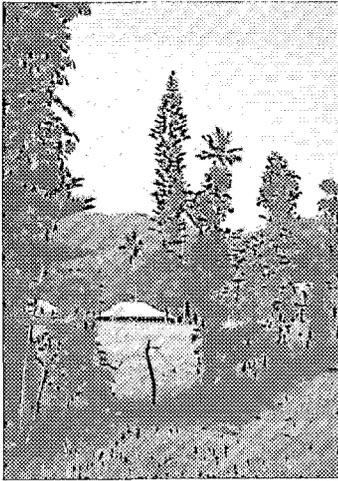
- 5 — Cette érythrine-"peuplier", de 5 mètres de haut environ, située en plaine (biotope n° 17), fut mensuellement échantillonnée en entier pendant 30 mois.



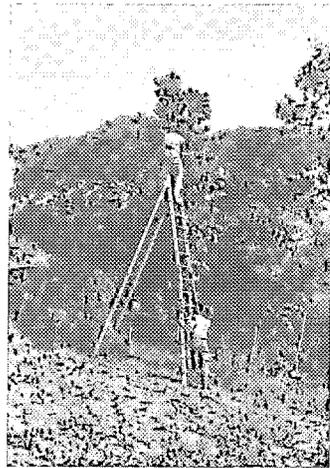
1



2



3



5



4

- 1 — *Stephania forsteri* A. Gray (Ménispermacées), plante-hôte originelle des chenilles d'*Othreis* en Nouvelle-Calédonie, pousse en régions montagneuses, mais est signalée sur le plateau corallien peu élevé de l'île Lifou (Loyauté), en bordure de mer.

Des pieds de *Stephania* ont été transportés à Nouméa, mis en pots, et exposés dans la nature à la ponte d'*Othreis*. Le ravageur est venu pondre spontanément sur *Stephania* et ses chenilles s'y sont parfaitement développées.

Stephania forsteri est une liane volubile aux feuilles peltées, d'une dizaine de centimètres de diamètre lorsqu'elles ont atteint leur complet développement.

- 2 — La légumineuse volubile *Vigna* sp. a envahi ce jeune "peuplier-canaque", si bien qu'*Othreis* va pondre aussi bien sur les feuilles de *Vigna* que sur celles de l'érythrine ; les chenilles des deux premiers stades au moins vont se nourrir sur ces deux plantes (biotope 8, tribu de Grand Couli).

A proximité : un ricin, au-dessus : un *Jacaranda* (Légumineuses). Il est possible que dans les îles du Pacifique, *Othreis* soit "passé" de la liane *Stephania forsteri* (Ménispermacées) sur les érythrines selon le même processus.

- 3 — Vallée de la tribu de Grand Couli, vue prise de la route du Col d'Amieu. Les biotopes 8, 9 et 10 ont été choisis dans cette vallée et le long du défilé y conduisant.

Lors des pullulations dans les plaines de la côte ouest, suivies de migrations vers les vallées, les papillons atteignent ce biotope et s'y accumulent, piquant tous les fruits. Ils ne doivent pas dépasser les crêtes, situées à l'arrière plan, qui barrent le haut de la vallée, là où débute la "chaîne centrale". Dans le village de la tribu, parmi les pins colonnaires (*Araucaria cookii*), les cocotiers et les *Jacaranda*, sont installées quelques caféières et beaucoup d'agrumes ombragés par bon nombre d'érythrines-"piquants", d'*Albizzia*, de grands manguiers et de *Meliah azedarach*. Dans les jardins, parmi les bananiers, les taros, les ignames, les patates douces et le manioc, on trouve des goyaviers sauvages, des pomme-cannelle et quelques pêchers à tout petits fruits, souvent attaqués par les mouches des fruits ; tous ces fruits sont piqués par *Othreis*.

Dans ce biotope a été choisie une haie de petites érythrines-peupliers (biotope 8), selon une direction transversale "stratégique", avec toujours le même souci d'essayer de "piéger" le maximum de pontes. Cette haie se trouve à la lisière de l'espace découvert situé dans le coin gauche de la photo, et perpendiculaire à la direction de la vallée. Les *Othreis* femelles, remontant la vallée et utilisant l'aire de vol dégagée constituée par cette petite prairie, étaient arrêtées, si elles avaient des œufs à déposer, par la haie d'érythrines placée en lisière.

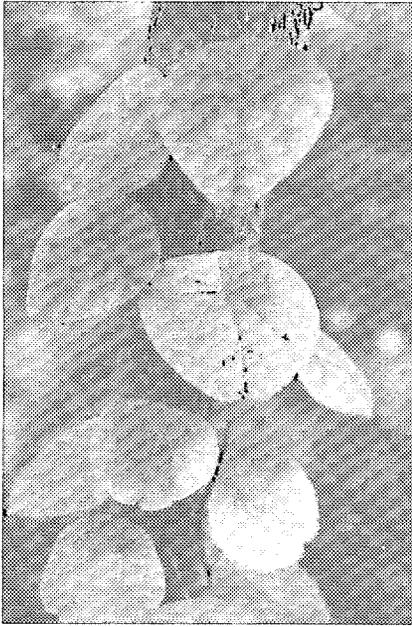
- 4 — Hauts de vallée, à proximité du plateau de Dogny (biotope 2) : les pentes sont couvertes d'une forêt de grands arbres et le sentier, de "buffalo" (*Stenotaphrum secundatum*).

Deux branches basses, sur deux grands "piquants", ont été choisies sur cet emplacement, en bordure du sentier ; ils ombragent quelques caféiers maintenant abandonnés ; ceux-ci, non taillés, poussent en hauteur et leurs graines germent en-dessous en une multitude de jeunes caféiers ; à gauche : un oranger, dans le fond, en bordure du sentier, un manguier, au centre droit : un jeune "bancoulier" (*Aleurites*), arbre caractéristique par son tronc droit et son écorce claire. De chaque côté du sentier les pentes sont très fortes.

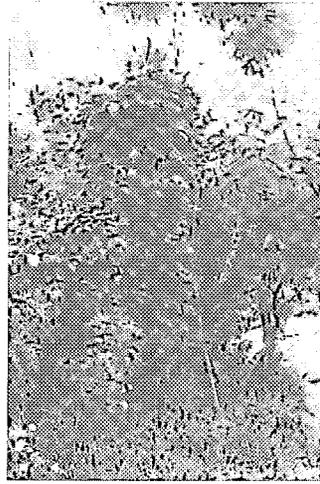
Le sentier ménage, dans la végétation exubérante de ce biotope, une trouée qu'*Othreis* peut suivre durant ses déplacements nocturnes ; les branches choisies sont placées sur ce passage.

A l'arrière plan, les grands arbres sont des "bois noirs" (*Albizzia lebeck*), plantés autrefois pour ombrager la caféière du dessous.

- 5 — Entrée du défilé, côté montagne, faisant communiquer la zone de montagne avec la plaine côtière (biotope 12). La route suit la rivière, qui sinue entre des collines élevées couvertes d'un maquis de "gaïacs" (*Acacia spirorbis*). Une petite "érythrine à feuilles rondes" (*E. variegata* var. *orientalis*) a été choisie au milieu de l'étroite prairie située entre la route et la rivière. La composition floristique de ce milieu est décrite par ailleurs ; les arbres fruitiers y sont rares, comme les érythrines.



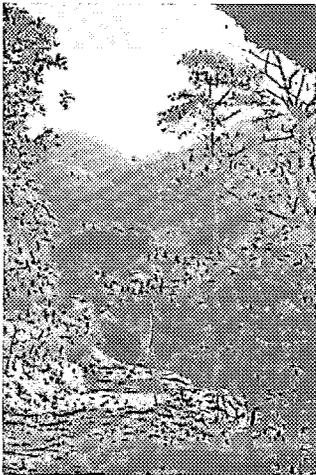
1



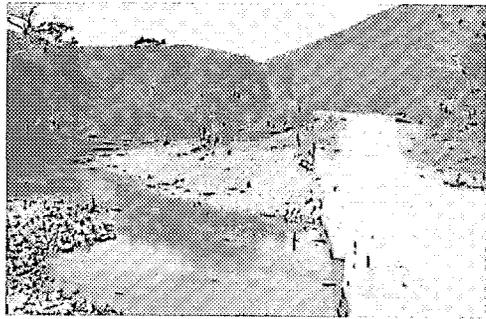
2



3



4



5

PLANCHE 6

Fluctuations microclimatiques

De façon à appréhender, même grossièrement, les variations de température et d'hygrométrie susceptibles de se produire dans le milieu caféière plantée d'agrumes et ombragée d'érythrina, où se développent les chenilles d'*Oithreis* et se nourrit l'imago, nous avons disposé en divers biotopes, à l'ombre des caféiers, des agrumes ou des arbres d'ombrage, des thermomètres et hygromètres enregistreurs. Les appareils étaient abrités dans une cage grillagée, pourvue d'un toit de bois isolant, mais où l'air pouvait circuler librement. Le caractère général de ces enregistrements est que si la température varie dans des limites assez stables, l'hygrométrie est très instable d'un point à un autre, comme d'un jour sur l'autre et surtout, au même endroit, d'une heure à l'autre durant la même journée.

Les enregistrements présentés ont été relevés en *périodes chaudes* à Sarraméa, c'est-à-dire pendant l'époque des plus fortes populations de papillons. Cette vallée de montagne, entourée de hauteurs, est parfois fraîche durant la nuit et très chaude pendant la journée, s'il n'y a pas de vent. A titre d'exemples, nous commentons ici quelques courbes caractéristiques ; leur exploitation est difficile autrement.

- 1 — Deux journées et deux nuits pluvieuses. Pendant la nuit, l'hygrométrie reste constamment voisine de 98 % ; durant la matinée (de 9 h à midi), elle descend à 75-85 %, pour remonter ensuite et atteindre à 17 h la même valeur que la nuit précédente. Dans le même temps, la température baisse constamment pendant la nuit jusqu'à 14°-16° à 7 h du matin, puis remonte dans la matinée jusqu'à 22° à 13 h. Les variations de température et d'hygrométrie sont ainsi fortement atténuées par la nébulosité et la pluie.
- 2 — Temps chaud et orageux : d'abord, deux journées ensoleillées, avec passages nuageux, séparées par une nuit relativement claire, malgré quelques grains, puis arrivée de la pluie vers 18 h le mardi, maintenant une très forte hygrométrie *jusqu'à midi* le jour suivant ; suivent quelques éclaircies et des grains pendant l'après-midi, mais l'hygrométrie ne descend pas au-dessous de 80 %. Pendant ce temps les températures fluctuent entre 22° et 30° (moyenne 24°).
- 3 — Semaine de beau temps, sauf quelques grains du vendredi matin au samedi midi ; la courbe de l'hygrométrie présente chaque matinée une chute brutale, entre 7 h et 11 h, de 98 % jusqu'à 45-50 %. Au milieu de la journée, les brusques variations d'hygrométrie sont dues à des passages de nuages en altitude, chassés par le vent du sud-est par dessus le plateau de Dogny. Les températures minimales nocturnes varient très régulièrement entre 17° et 20°, les maximales journalières entre 27° et 32°.
- 4 — Trois journées successives de beau temps, mais l'approche d'un front chaud et pluvieux est discernable au "tassement" des deux courbes. La profonde indentation de la courbe des hygrométries vers des valeurs voisines de 45-50 % se comble chaque jour autour de la verticale de midi, alors que la température minimale nocturne passe de 16°5 à 20°. A noter que, le vendredi, la température maximale atteint 33° à midi et que la température reste supérieure à 30° de 10 h à 15 h.

Fluctuations microclimatiques.

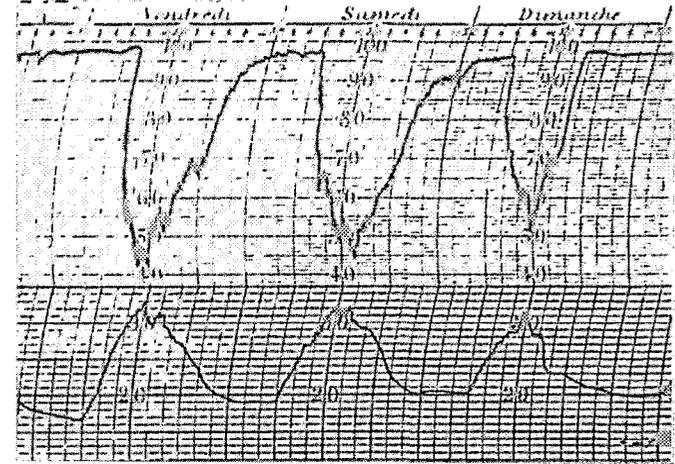
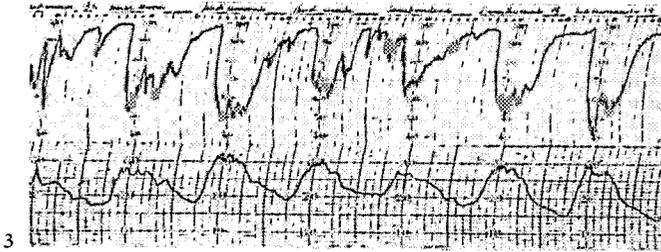
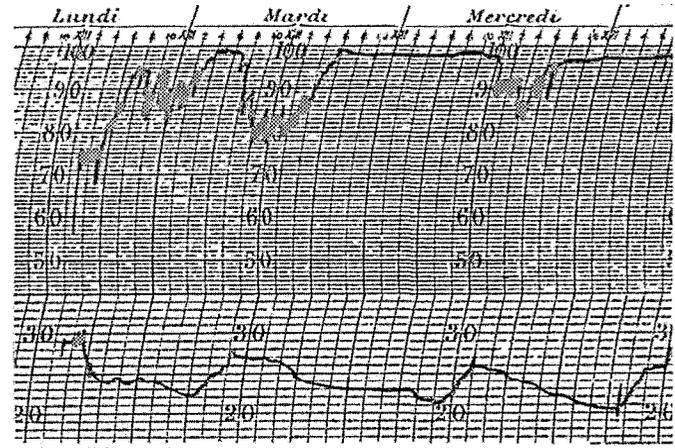
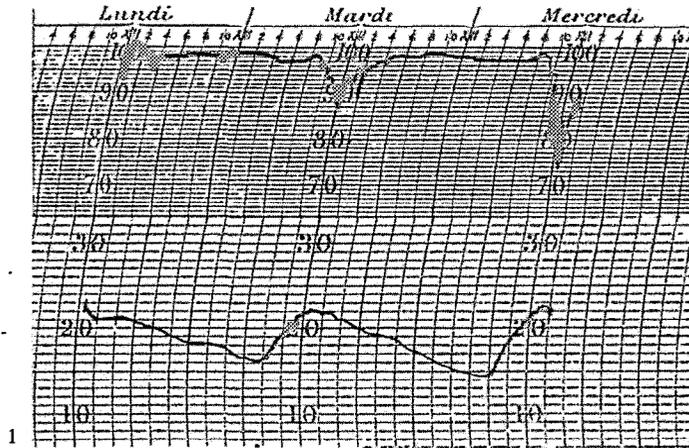


PLANCHE 7
Fluctuations microclimatiques

- 1 — Semaine particulièrement uniforme et régulière, sauf le dernier jour (Dimanche). Chaque nuit, l'hygrométrie monte régulièrement jusqu'à 98 % à 6h30 du matin, pour descendre brutalement vers 50 % à midi. Les températures extrêmes varient régulièrement entre 15-18° et 29°-31°. L'indentation, entre midi et 16 h le jeudi, est due à une petite averse vers 13 h ; lorsque l'hygrométrie oscille autour de 50 %, elle est très instable et une forte nébulosité, même passagère, se fait aussitôt sentir sur les microclimats au sol. La même averse s'est produit à la même heure le samedi. Le dimanche, une pluie régulière s'est mise à tomber vers 11 h du matin, ce qui, en deux heures, a fait remonter l'hygrométrie ambiante de 54 % à 96 % et descendre la température de 29° à 24°.
- 2 — Du début à la fin de la semaine considérée, on observe très nettement sur les courbes une dégradation progressive du temps vers une ambiance chaude et humide, alors que le ciel se couvre progressivement ; le mardi, l'hygrométrie à midi descend à 35-40 %, le samedi elle est de 65 à 70 % ; par contre, le palier des hygrométries nocturnes est relativement constant. Les températures maximales diminuent tandis que les hygrométries minimales augmentent.
- 3 — La courbe des hygrométries rend compte des ondées souvent observables, dans la région de Sarraméa en été, entre 10 h et 14 h, alors que le matin et le milieu de l'après-midi sont ensoleillés, ou du moins sans pluie.

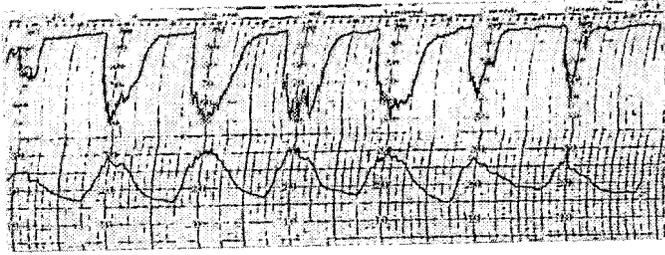
Ces pluies, courtes mais parfois violentes, se manifestent aussi, sur la courbe des températures, par des petits paliers vers 26-27°, selon l'heure.

Le dimanche considéré, les averses se sont succédées sans arrêt, ce qui a maintenu l'hygrométrie entre 85 % et 95 %, tandis que la température ne dépassait pas 25°.

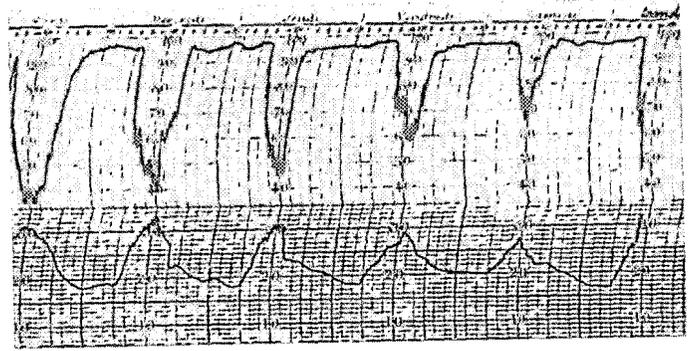
- 4 — Le vendredi et le samedi, les nuages s'installent et la pluie commence à tomber après 11 h, ce qui escamote les faibles hygrométries de l'après-midi ; le dimanche, au lever du soleil, le ciel est bien dégagé, après une nuit très fraîche pour la saison (janvier), l'hygrométrie ayant atteint 100 % et la température 13°5 avec la rosée du matin (6 h). Entre 7 h et 9 h l'hygrométrie chute de 100 % à 55 %, et, après un palier à 60 %, dû à quelques passages nuageux entre 10 h et midi (dans le même temps la température se maintient entre 23° et 24°), elle descend à nouveau jusqu'à 42 % à 13 h, pour se maintenir entre 45 et 50 % jusqu'à 17 h, par un soleil très chaud (la température dépasse 32° vers 14h). Ensuite, l'hygrométrie remonte progressivement avec l'approche de la nuit.

En conclusion, on assiste, même dans ce milieu tropical dont les microclimats devraient être très tamponnés par l'humidité du sol et l'ombrage, à des variations très brutales de température et d'hygrométrie : ainsi, plus de 16° d'écart, entre 6 h du matin et midi, et 62 % d'écart, dans les valeurs de l'hygrométrie, entre 13 h et 2 h du matin.

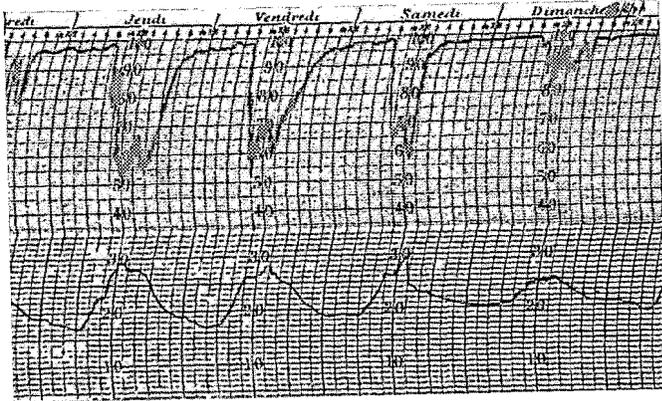
Fluctuations microclimatiques .



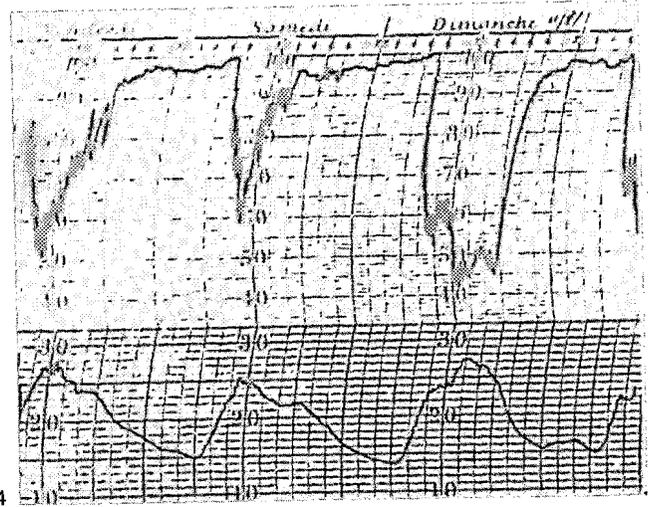
1



2



3

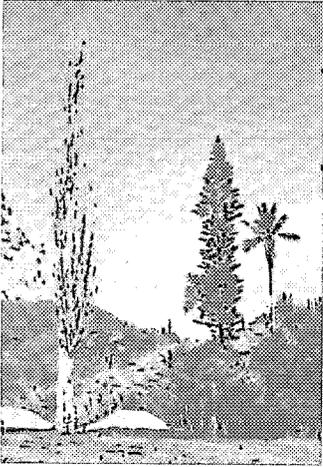


4

PLANCHE 8

Aménagement des biotopes. Cyclones. Feux de brousse. *Terastia*. Chute des feuilles chez les érythrinae

- 1 – L'aménagement du biotope 8 (tribu de Grand Couli) a consisté à supprimer cette grande "érythrina-peuplier" qui se trouvait à proximité de la haie retenue pour les dénombrements. Elle était susceptible d'exercer une forte attraction, par sa masse foliaire, sur les noctuelles pouvant venir pondre sur la haie échantillonnée.
- 2 – Au biotope 20, en plaine, le cyclone Colleen (2 février 1969) a cassé bon nombre de branches et arraché un fort pourcentage des feuilles de ce peuplement d'érythrinae. Les arbres martyrisés par le vent vont bientôt donner une très forte poussée de toutes jeunes feuilles, sur lesquelles les chenilles du 1er stade d'*Othreis* se développeront au mieux. D'autre part, la pluie apportée par ce cyclone a marqué la fin d'une longue période d'intense sécheresse. La conjonction de ces deux phénomènes a marqué le début des pullulations d'*Othreis* de l'année 1969. L'influence de ces catastrophes climatiques est difficile à préciser simplement à l'aide des dénombrements ; il est probable qu'une grande partie de la faune de l'érythrinae est emportée par le vent et la pluie et que beaucoup d'œufs d'*Othreis* et de commensaux sont détruits avec les feuilles arrachées.
- 3 – La sécheresse exceptionnelle de la seconde moitié de l'année 1968, et prolongée, en saison normalement humide, durant tout le mois de janvier 1969, a été marquée par d'immenses feux de brousse, qui ont ravagé une grande partie des plaines et des zones de collines de la côte ouest de la Nouvelle-Calédonie. Parfois, le feu a pu atteindre le sommet de quelques montagnes (900 m), remontant des plaines avoisinantes le long de pentes couvertes d'un maquis de plantes endémiques adaptées aux sols miniers riches en fer et nickel. Tous les taillis et broussailles poussant sous les "niaoulis" (*Melaleuca leucadendron*, Myrtacées) sont dévorés par les flammes ; cet arbre subsiste seul, sauvé par son écorce très épaisse. Beaucoup de nids de la guêpe *Polistes olivaceus* sont alors détruits.
- 4 – Une chenille de *Terastia meticulosalis* Guénée (*Pyralidae*) se trouve à l'intérieur de ce bourgeon d'érythrinae ; elle s'y est introduite en ménageant son entrée à l'aisselle des toutes jeunes feuilles de l'extrémité. La chenille se nourrit ensuite de la moelle de la jeune pousse. Celle-ci va se dessécher à son extrémité ("die back").
La chenille descend dans la tige le long de la cavité médullaire et peut pratiquer un trou dans la branche, par où elle évacue quelques déjections. Cette attaque provoque rapidement, sur les branches, la poussée de nombreux bourgeons axillaires à l'aisselle des feuilles. Ces bourgeons vont donner de nombreuses jeunes feuilles aux tissus tendres qui permettront la survie des chenilles éclosantes d'*Othreis*.
- 5 – La chenille de *Terastia* arrivée à complet développement dans son abri : elle a dévoré toute la moelle de la tige. Elle sort ensuite de la branche pour se chrysalider au sol ou dans une loge de feuilles d'érythrinae roulées.
- 6 – Cette grande érythrinae à "feuilles rondes", juxtaposée à un manguier, dans une prairie au bord de la rivière Fonwhary (biotope 21), a perdu toutes ses feuilles.
A l'extrémité des branches, les inflorescences, en grappe étalée dans un seul plan, sont bien développées, mais les fleurs (rouges) ne sont pas encore épanouies.
Les œufs d'*Othreis*, déposés sur les feuilles qui tombent ensuite au sol, ont une destinée variable. Si l'œuf n'est pas parasité, la jeune chenille éclosante est condamnée ; si l'œuf est parasité, les parasites qui éclosent peuvent à nouveau gagner la frondaison de l'arbre et rechercher de nouveaux œufs-hôtes.



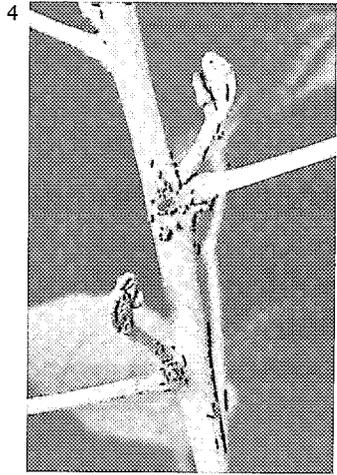
1



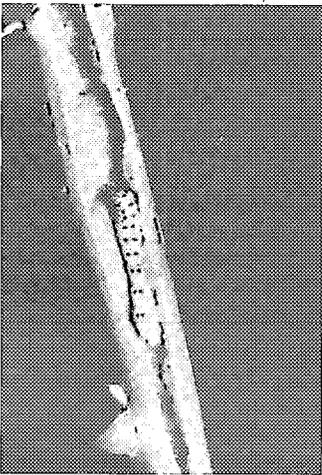
2



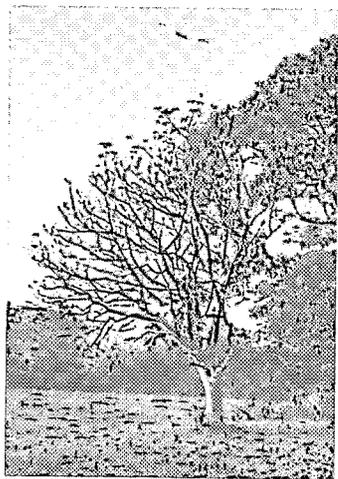
3



4



5



6

PLANCHE 9

Méthode de dénombrement. *Ooencyrtus* sp.

- 1 — La même ooplaque a été photographiée sous deux angles de prise de vue différents, pour montrer la relative facilité du dénombrement des œufs éclos.

La chenille dévore le chorion et laisse le plancher de l'œuf sur le support, où il peut rester collé pendant deux à trois semaines.

Il est ensuite facile de repérer ces restes, en inclinant plus ou moins le foliole-support, de telle sorte que la lumière réfléchie fasse apparaître leur surface.

- 2 — Ooplaque de 34 œufs entièrement parasitée ; ces œufs d'aspect noirâtre contiennent des nymphes mélanisées d'*Ooencyrtus* sp.

- 3 — Dans un premier stade, l'œuf attaqué par la mycose à *Fusarium* sp. 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.

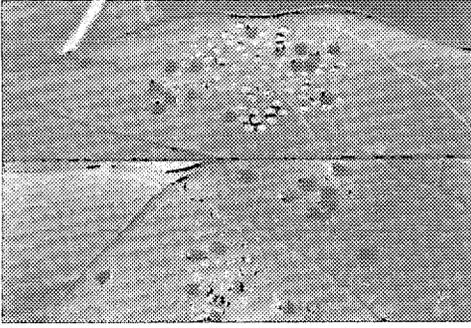
- 4 — Vieille ooplaque parasitée en grande partie par *Ooencyrtus* sp. ; certains des œufs ont donné naissance à des parasites, ce que prouvent les trous de sortie ; mais d'autres, sans doute parasités également, ont été envahis par le champignon *Fusarium* sp. En bas à gauche, un œuf a donné naissance à une chenille qui n'a pas dévoré entièrement le chorion. Comme *Othreis* dépose ses œufs côte à côte dans un ordre relatif, au centre de l'ooplaque, les places vides sont presque sûrement celles d'œufs ayant donné naissance à des chenilles et dont le plancher s'est décollé.

- 5 — Position caractéristique de ponte d'*Ooencyrtus* sp. Dans la majorité des cas le parasite se place sur l'œuf d'*Othreis* 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.

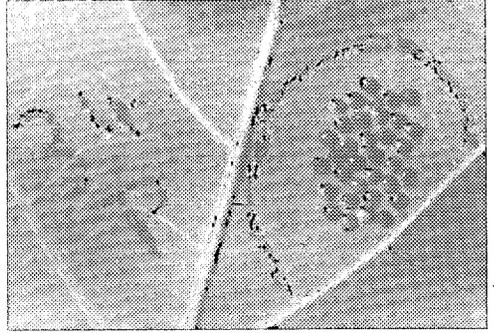
- 6 — Détails de la "plaque aéroscopique" de la larve d'*Ooencyrtus* sp. (x 400 environ) ; à son extrémité, le pédicelle de l'œuf s'amincit, sa couleur blanchâtre indique qu'il n'est plus sclérifié à ce niveau ; le pédicelle semble renforcé d'une spirale interne de chitine maintenant le tube toujours ouvert.

- 7 — Cas rare de deux œufs d'*Ooencyrtus* introduits au même point dans l'œuf-hôte.

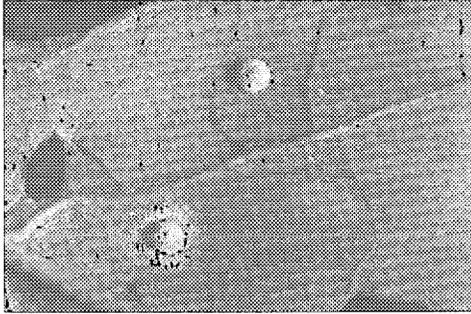
Contrairement à ce qui se produit couramment chez d'autres encyrtides (Clausen, 1962), il en est résulté le développement de deux systèmes respiratoires débouchant au même pédicelle à travers la même pastille sclérifiée (x 95 environ).



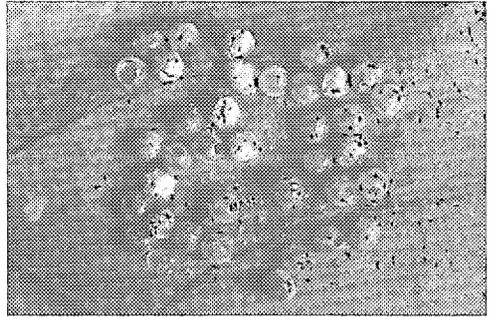
1



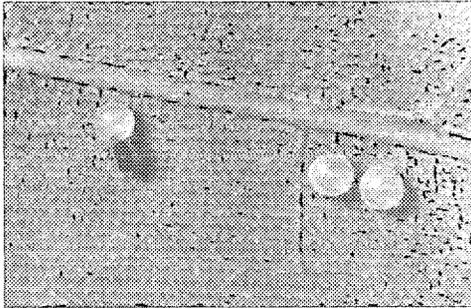
2



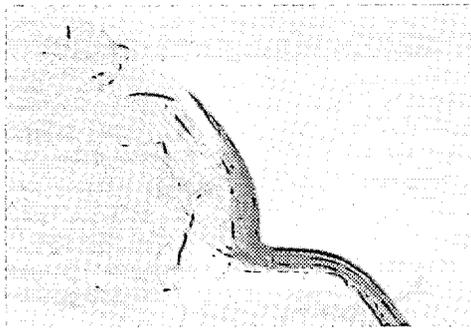
3



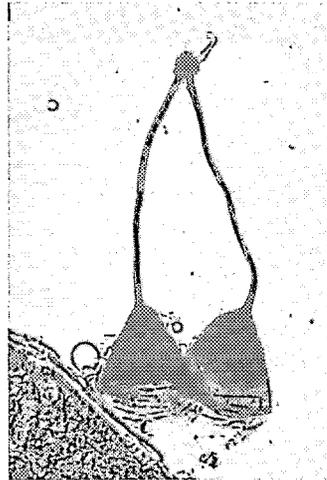
4



5



6

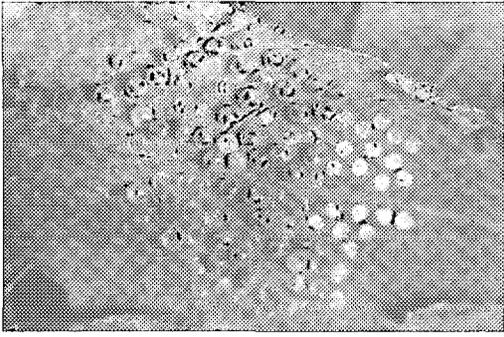


7

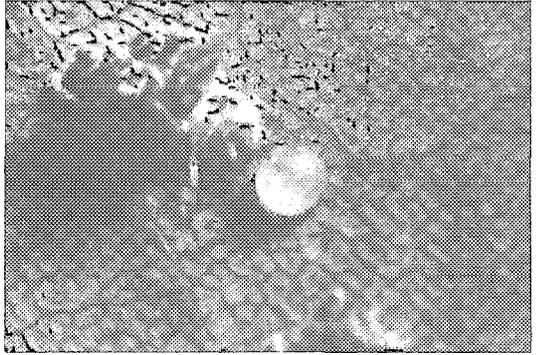
PLANCHE 10

Complexe parasitaire d'*Othreis fullonia*

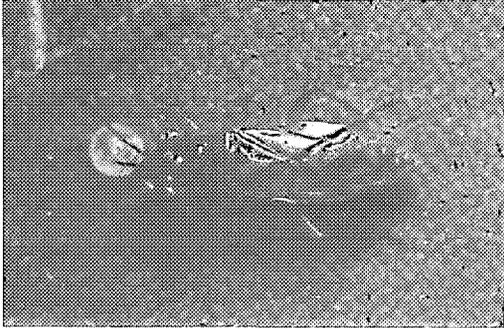
- 1 – Ponte d'*Othreis* en ooplaque partiellement parasitée par *Telenomus* sp. Beaucoup d'œufs ont donné des chenilles, ceux qui subsistent montrent les taches noires caractéristiques, latérales et symétriques, dues au parasite.
- 2 – La forme sphérique et la grosseur de l'œuf d'*Othreis* ne permettent pas à la larve de chrysope d'enfoncer ses mandibules à travers le chorion de la partie supérieure de l'œuf : elle glisse une mandibule entre l'œuf et la feuille et peut alors percer le plancher de l'œuf dont l'épaisseur est faible.
- 3 – *Nesogermalus dissidens* (Montandon) en train de gober un œuf d'*Othreis*. La punaise maintient ses pièces buccales piqueuses dans le prolongement du corps. Son thorax est finement ponctué, comme l'écusson ; ses yeux sont gros et saillants.
- 4 – 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.
- 5 – Aspect caractéristique de la punaise Reduvide *Ploiaria glabella* Wygodzinki : elle allie à un rostre puissant et à des pattes antérieures ravisseuses, une allure générale d'*Opilion* ; l'écorce des arbres constitue son habitat préféré et *Othreis* déposant ses œufs sur ce support lui fournit une nourriture importante.
- 6 – Cage de 18 m³ (3 x 3 x 2 m), installée au Centre ORSTOM, en partie à l'ombre d'un "banian" (*Ficus prolixa*). On aperçoit quelques boutures d'érythrines en pot et un petit abri pour hygromètre enregistreur et thermomètre à maxima et minima. Cette cage fut en particulier utilisée pour des élevages de chenilles, les essais d'accouplement et de ponte de la Tachinaire *Winthemia* et de prédation de la guêpe *Polistes olivaceus*.



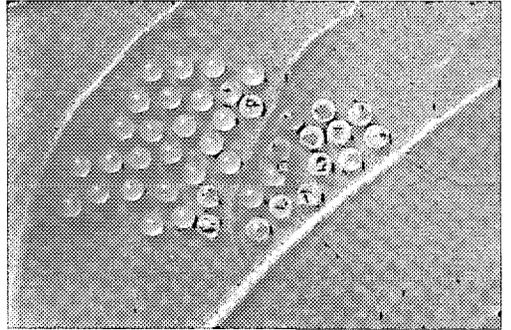
1



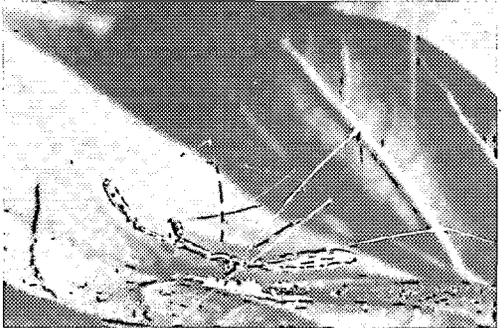
2



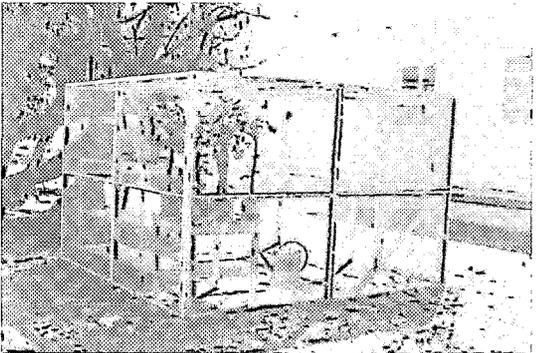
3



4



5



6

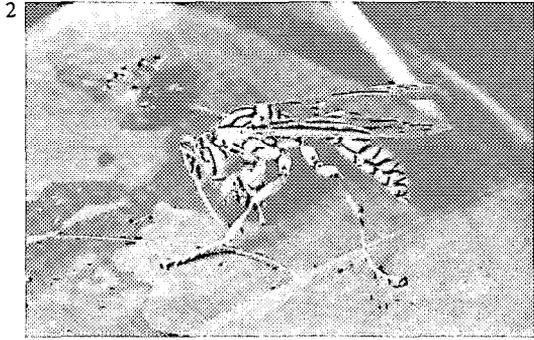
PLANCHE 11

Complexe parasitaire d'*Othreis fullonia*

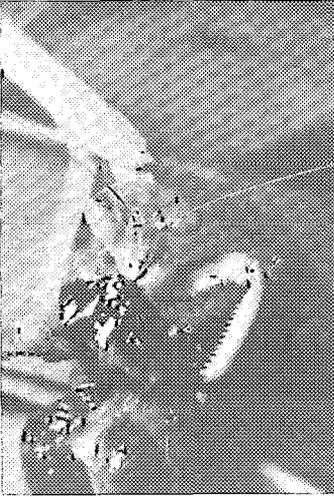
- 1 — Nid de *Polistes olivaceus* accroché à une branche d'un pied de *Malvaviscus*, formant une haie, à 2 m 50 de hauteur. On aperçoit les ouvrières sur les alvéoles et les guetteuses sur le dessus du nid (plage d'atterrissage), prêtes à attaquer le premier intrus.
- 2 — *Polistes olivaceus* termine la confection d'une boulette de chair d'*Achaea janata*, en cage de la nature. La tête de la chenille a été séparée du corps et l'hémolymphe est répandue tout autour. La guêpe maintient la boulette à l'aide de ses pattes antérieures, tandis qu'elle mastique la chair de sa proie et la fait tourner par des mouvements verticaux de sa tête. Elle va ensuite emporter cette nourriture au nid ; il est probable que, durant ce manège, elle se nourrit de chair et de liquides.
- 3 — La mante religieuse *Tenodera costalis* Blanch. *Mantidae* s'est attaqué à une grosse chenille d'*Othreis* du 5ème stade. La chenille a été complètement dilacérée et réduite en une masse de chairs où la livrée de la chenille (phase sombre) est encore reconnaissable. Le prédateur malaxe de ses mandibules la chair de sa proie et en absorbe les liquides ; son repas dure une heure environ. Les tarsi des pattes antérieures ravisseuses ne sont pas utilisés pour saisir la proie, mais sont repliés le long des tibias.
- 4 — Quelques œufs ont été déposés par la tachinaire *Winthemia caledoniae* Mesnil sur la tête de la chenille qui a pris sa posture de défense caractéristique, le pygidium relevé et la tête repliée sous la partie antérieure de l'abdomen. Dans ces circonstances, la mouche pourrait déposer un œuf sur la partie postérieure du corps de son hôte, mais elle le fait rarement.
- 5 — Les asticots de *Winthemia* sont parvenus à complet développement dans la chrysalide de leur hôte et sortent de celle-ci en se ménageant un passage, généralement à la limite du thorax et de l'abdomen.



1



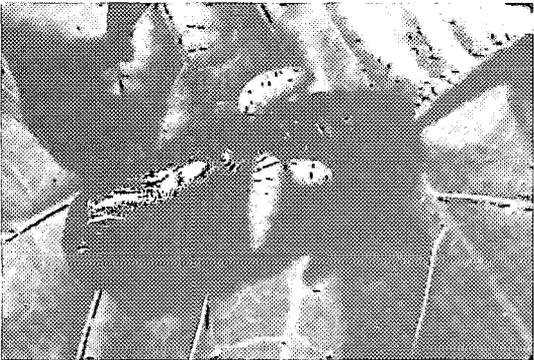
2



3



4



5

PLANCHE 12

Défeuillaison des érythrines. Compétition. Biotopes stationnels de montagne

- 1 — Enormes érythrines-“piquants” totalement défeuillées, à la fin d’avril 1969, dans la plaine de La Foa ; au-dessous : une caféière abandonnée. Ayant épuisé toute leur nourriture, les chenilles se laissent tomber au sol et errent à l’aventure ; là, elles sont attaquées par les fourmis et autres prédateurs ; certaines arrivent à entrer en nymphose et donnent de petites chrysalides.
- 2 — La capacité de ponte d’*Othreis* doit être fonction de la taille de l’imago. En période de pullulations, lorsque les chenilles entrent en forte compétition pour la nourriture, on rencontre des petites chrysalides qui donneront des petits papillons. Sont comparées une petite chrysalide de fin de pullulation et une chrysalide normale ; elles mesurent respectivement 24 mm et 36 mm de long.
- 3 — Les papillons varient de taille de la même façon ; le grand spécimen, issu d’une chenille bien nourrie et à développement lent, présente une envergure de 105 mm ; le cas intermédiaire est plus courant (envergure 77 mm), tandis que le petit spécimen, issu d’une chenille ayant lutté pour sa subsistance avec d’autres chenilles, et à développement rapide, mesure 63 mm d’envergure.
- 4 — A la suite des pullulations observées en plaine, on assiste en certains biotopes privilégiés de montagne, à des pullulations de chenille d’*Othreis* très localisées dans le temps et l’espace.

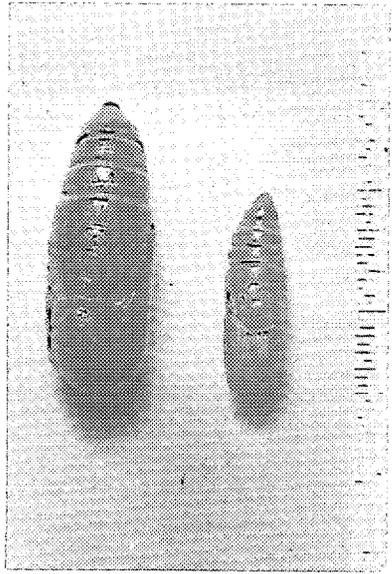
En ces lieux, le complexe parasitaire, qui limite *continuellement* les populations d’*Othreis* en montagne, peut avoir été momentanément absent du fait même de l’absence d’*Othreis*. Et ces biotopes sont d’autant plus sujets à un tel phénomène que leur surface est plus réduite.

Dans ce biotope nous avons pu observer une pullulation localisée de chenilles d’*Othreis* : en bordure d’un torrent de montagne, à proximité d’un petit pont, poussent des touffes de *Canna* parmi des rejets d’une “érythrine à feuilles rondes” coupée. Dans l’herbe haute (*Stenotaphrum secundatum*), sont aussi installés quelques agrumes sauvages (citronniers). Une liane (*Dioscorea bulbifera*, Dioscoréacées) grimpe le long d’un jeune manguier ; s’y développe un sphynge indétérminé. A l’arrière-plan, quelques grands arbres et des pâturages.

Les branches des rejets sont défeuillées à leur extrémité, car les feuilles les plus tendres sont mangées les premières. Cependant, même âgées, les feuilles de cette érythrine, poussant dans un biotope constamment humide et ombragé, sont peu coriaces ; leur surface est en outre particulièrement développée.



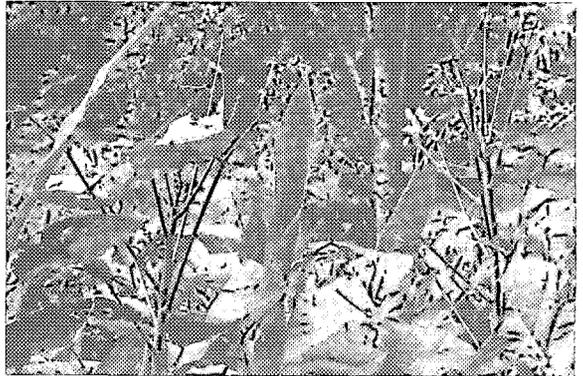
1



2



3



4

PLANCHE 13

Indicateurs phénologiques. Eradication des érythrinae.

- 1 – Dégâts caractéristiques de “la sauterelle géante du cocotier” *Pseudophyllanax imperialis* Montr. (*Orthoptera, Mecopodidae*) à l’île Tiga (Archipel des Loyauté). Les larves et les adultes de cet insecte endémique dévorent les folioles des palmiers des cocotiers, à la manière du phasme *Graffaea crouani* Le Guillou. D’intenses pullulations de *Pseudophyllanax*, qui joue ainsi le rôle d’indicateur phénologique, se sont développées à l’île Tiga, à la suite de la sécheresse de l’année 1968, et ont coïncidé avec celle d’*Othreis fullonia* ; elles se sont cependant prolongées jusqu’à la fin de l’année 1969. En Nouvelle-Calédonie, la sauterelle, bien que commune n’a pas pullulé. On la rencontre aussi sur *Latunia commersonii* Gmel. (Palmiers) et *Musa sapientium* L. (Musacées).

- 2 – La guêpe maçonne solitaire (*Eumenes germainei*) confectionne des loges de terre gâchée, sphériques, à parois minces et présentant un goulot évasé, parfois juxtaposées les unes aux autres, à l’abri d’un toit. Elle y amasse des petites chenilles paralysées de géométrides surtout.

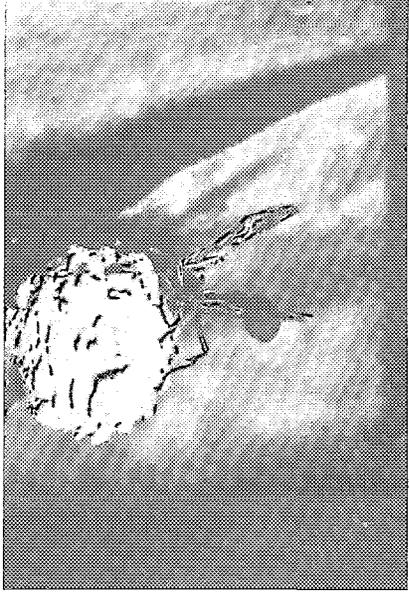
La confection des nids commence vers la fin de mois de septembre et se prolonge pendant toute la saison chaude, jusqu’en avril. A ce moment, la guêpe disparaît et hiverne. Elle constitue ainsi un bon indicateur phénologique.

- 3 – Dans l’expérimentation d’éradication des érythrinae en hauts de vallée, les arbres ont été détruits au moyen d’une solution à 5 % d’un arboricide (à base d’acide cacodylique), placée dans des trous pratiqués à la tarière à la base du tronc. En trois semaines l’écorce de l’arbre se soulève et le bois mort est envahi par des insectes mineurs.

- 4 – Ces jeunes “érythrinae-“piquants” pourrissent lentement sur place, les branches tombent au sol par morceaux.



1



2



3



4

TABLE DES TABLEAUX

	Pages
1 – Fruits piqués par <i>Othreis</i>	21
2 – Dégâts d' <i>Othreis</i> en Nouvelle-Calédonie	24
3 – Années de pullulations d' <i>Othreis</i> dans les archipels du Pacifique . . .	25
4 – Ponte d' <i>Othreis</i> sur des plantes autres que les érythrines	29
5 – Variations du pourcentage des œufs pondus en ooplaques	35
6 – Elevage d' <i>Othreis</i> au laboratoire	44
7 – Durée du développement d' <i>Othreis</i>	44
8 – Précipitations moyennes annuelles en quatre stations de Nouvelle-Calédonie	64
9 – Etude du biotope n° 8 (Grand Couli) de février à août 1968	94
10 – Etude du biotope n° 11 (Petit Couli) de janvier à août 1968	96-97
11 – Dénombrements effectués en période de faibles populations	111
12 – Nombre d'œufs et pourcentages de parasitisme par <i>Ooencyrtus</i> sp. (début avril 1969).	113
13 – Dénombrements successifs (1-4 avril 1969)	114
14 – Sommes des œufs et pourcentages de parasitisme.	115
15 – Incertitude portant sur les œufs isolés	115
16 – Dénombrements des folioles et des œufs en période de faibles populations.	124
17 – Evolution des populations d'œufs en 3 stations de la presqu'île de Nouméa et de leur pourcentage	137
18 – Ponte sur la face supérieure des feuilles	138
19 – Ponte sur l'écorce du tronc et des branches	138
20 – Œufs déposés sur les feuilles, le tronc et les branches des mêmes érythrines.	139
21 – Comparaison des facteurs de réduction sur les œufs isolés et les ooplaques – année 1968 (janvier 1968 à janvier 1969).	144

	Pages
22 – Comparaison des facteurs de réduction sur les œufs isolés et les ooplaques – année 1969 (février 1969 – octobre 1969)	144
23 – Comparaison des facteurs de réduction sur les œufs isolés et les ooplaques – année 1970 (octobre 1969 – juin 1970)	145
24 – Tableau récapitulatif des dénombrements : biotope 4	148
25 – Tableau récapitulatif des dénombrements : biotopes (8 + 11)	149
26 – Tableau récapitulatif des dénombrements : biotope 14	150
27 – Tableau récapitulatif des dénombrements : biotope 17	151
28 – Sommes des pontes et pourcentages des diverses catégories d'œufs, en haut et en bas des arbres, par rapport aux populations d'œufs respectives, dans les quatre biotopes et pendant la période considérée.	152
29 – Pourcentages comparés des œufs frais, des chenilles du 1 ^{er} stade et des stades suivants, en haut et en bas des arbres dans trois des biotopes considérés	154
30 – Mortalité des chenilles du 1 ^{er} stade à l'éclosion, durant la "période critique", en 1968, 1969 et 1970	157
31 – Evaluation du pourcentage de mortalité réelle des chenilles du 1 ^{er} stade	159
32 – Parasitisme par <i>W. caledoniae</i> sur la presqu'île de Nouméa (1966)	163
33 – Dénombrement sur les trois mêmes stations de la presqu'île de Nouméa (1967)	164
34 – Populations d' <i>Othreis</i> à Nouméa en avril 1969	164
35 – Déclenchement des pullulations. Comparaison des années 1968, 1969 et 1970 dans l'ensemble des trois zones.	172
36 – Comparaison par rapport à 1968 des populations totales d'œufs, des populations totales de chenilles et des pourcentages de mortalité correspondants des années 1969 et 1970	173
37 – Comparaison des pourcentages de mortalité des stades larvaires et nymphal en 1968, 1969 et 1970, en montagne et en plaine	179
38 – Résistance des chrysalides d' <i>Othreis fullonia</i> et des pupes de <i>Winthemia caledoniae</i> à la dessiccation	191
39 – Répartition des sexes chez <i>Ooencyrtus</i> sp., sur un lot d'œufs d' <i>Othreis</i> parasités	194
40 – Rythme de ponte de <i>Winthemia</i> durant la journée	203
41 – Emplacement du dépôt de l'œuf par la tachinaire et pourcentages de perte des œufs (au laboratoire)	208
42-45 – Enlèvement des œufs de <i>Winthemia</i> par la chenille d' <i>Othreis</i> en conditions naturelles (exemples caractéristiques 1 à 3).	208-210

46 – Résultante de la sélection par <i>W. caledoniae</i> de l'emplacement de dépôt de l'œuf et du nettoyage par la chenille-hôte de ses segments postérieurs	211
47 – Fréquence d'infestation de chacun des segments de la chenille.	211
48 – Succès du parasitisme : nombre d'œufs déposés et nombre de pupes obtenues.	212
49 – Succès du parasitisme : nombre d'œufs déposés, nombre d'œufs éclos à la chrysalidation et nombre de pupes obtenues.	212
50 – Populations d' <i>Othreis</i> sur rejets d'érythrine en montagne.	220
51 – Pourcentages de mortalité des divers stades	221
52 – Etude d'une cohorte de chenilles et de chrysalides d' <i>Othreis</i> en février 1970	229

TABLE DES FIGURES

	Pages
1 – Ponte d' <i>Othreis</i> . Fluctuations du nombre des ooplaques	34
2 – Fréquence des ooplaques déposées par <i>Othreis</i>	36
3 – Etude du développement et du rythme d'activité de la chenille d' <i>Othreis</i>	42
4 – Appareil génital femelle d' <i>Othreis</i> ; spermatophore ; bourse copulatrice	49
5 – Bassin Pacifique	58
6 – Archipels du Sud Pacifique.	59
7 – Nouvelle-Calédonie et Dépendances	60
8 – Précipitations moyennes mensuelles en cinq stations de Nouvelle-Calédonie	62
9 – Moyenne des températures mensuelles calculées sur 17 stations de Nouvelle-Calédonie pendant la période 1952-66.	65
10 – Région de La Foa-Canala	68
11 – Région de Sarraméa-La Foa (courbes de niveau).	70
12 – Comparaison à la moyenne générale (1952-71) des chutes de pluie mensuelles de 1967 à 1970 à La Foa	71
13 – Comparaison à la moyenne générale (1958-71) des chutes de pluie mensuelles de 1967 à 1970 au col d'Amieu	72
14 – Comparaison à la moyenne générale (1924-71) des chutes de pluie mensuelles de 1967 à 1970 à Canala.	73
15 – Températures moyennes annuelles (Nouméa, La Foa, col d'Amieu).	74
16 – Description des biotopes.	76
17 – Région de Sarramée-La Foa (24 biotopes)	90
18 – Plan des biotopes 8 et 11 (Grand et Petit Couli).	98
19 – Echantillonnages mensuels de la masse foliaire des érythrines retenues	116
20 – Fluctuations de la population totale d'œufs.	119

	Pages
21 – Fluctuations des pourcentages des populations d'œufs dans les trois zones considérées	120
22 – Fluctuations des populations de chenilles et de chrysalides	122
23 – Fluctuations de la densité des papillons femelles	125
24 – Fluctuations des populations totales d'œufs et des pourcentages de trois catégories d'œufs dans les trois zones considérées.	132
25 – Comparaison entre les œufs pondus isolément et les œufs en ooplaques	140
26 – Population d' <i>Othreis</i> et parasitisme de <i>W. caledoniae</i> (Nouméa, 1966)	161
27 – Comparaison des années 1969 et 1970 par rapport à 1968 sur trois dénombrements de début d'année : les œufs	174
28 – Comparaison des années 1969 et 1970 par rapport à 1968 sur trois dénombrements de début d'année : les chenilles et les chrysalides . .	175
29 – Diagramme des fréquences du nombre de pupes de <i>W. caledoniae</i> par chrysalide d' <i>Othreis</i>	205
30 – Longueur de la pupaison de <i>Winthemia</i> en fonction du nombre de parasites par hôte	206
31 – Chronologie des événements caractérisant le début de la gradation de pullulation	216
32 – Schéma des interactions principales intervenant dans la gradation observée	224
33 – Schéma des déplacements d' <i>Othreis fullonia</i> entre la montagne et la plaine. Mécanisme du déclenchement des pullulations	226
34 – Ile Lifou	232
35 – Nouméa – Comparaison à la moyenne générale (1903-1970) des pluviométries mensuelles de quatre couples d'années durant lesquels des pullulations ont été observées en Nouvelle-Calédonie (1930-31 ; 1957-58 ; 1963-64 ; 1968-69).	236
36 – Comparaison des pluviométries moyennes mensuelles de 1967 à 1970 aux moyennes générales, sur toute l'étendue de la Nouvelle-Calédonie (moyennes calculées sur 20 stations pendant 14 ans : 1952-1966).	238
37 – Comparaison à la moyenne générale (calculée sur 62 ans : 1909-1971) des chutes de pluies mensuelles à Gomen	240
38 – Comparaison des températures moyennes mensuelles de 1967 à 1970 aux moyennes générales (moyennes calculées sur 17 stations pendant 14 ans : 1952-1966)	241
39 – Conditions favorables aux pullulations : déficits pluviométriques. . .	242

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN

Publications scientifiques et littéraires
TYPO - OFFSET

05002 GAP - Téléphone 51-35-23 *

Dépôt légal 399-1977

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

CAHIERS ORSTOM (séries périodiques)

- **biologie** : études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale : agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie** : systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie** : pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogénèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie** : études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie** : hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie** : physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie** : problèmes soulevés par l'étude des sols : morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines** : études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

MÉMOIRES ORSTOM : consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (85 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES : depuis 1959, deux séries sont consacrées : l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE : collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (19 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES : mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (33 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM : cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (66 titres parus).

Les études en matière de géophysique (gravimétrie, sismologie, magnétisme...) sont publiées, ainsi que certaines données (magnétisme) dans des séries spéciales : **GÉOPHYSIQUE** et **OBSERVATIONS MAGNÉTIQUES**.

L'HOMME D'OUTRE-MER : cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault) (10 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE (périodicité mensuelle ; ancienne dénomination jusqu'en 1970 : Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXIV^e année).

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE-MER

Direction générale :

24, rue Bayard - 75008 PARIS

Service des Publications :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

O.R.S.T.O.M. Éditeur

Dépôt légal : 4e trim. 1977

I.S.B.N. 2-7099-0450-0