

CONVENTIONS
SCIENCES DE LA VIE
ZOOLOGIE APPLIQUEE

1989

112 58988

Z F

1 7

Lutte biologique contre le psylle
Heteropsylla cubana, ravageur du
faux-mimosa *Leucaena leucocephala*
en Nouvelle Calédonie

Jean CHAZEAU

Eric BOUYE

Lydia BONNET de LARBOGNE

F 26811

PROGRAMME AYANT BENEFICIE
D'UN SOUTIEN DE LA CORDET EN 1988
ACTION 88/131

RESUME	4
SUMMARY	5
MOTS-CLES	6
INTRODUCTION	7
I. ETAT DU PROBLEME EN 1988	8
A. Le faux-mimosa <i>Leucaena leucocephala</i>	8
1. Nomenclature, variétés, espèces voisines	8
2. Répartition géographique, écologie	9
3. Importance économique et écologique.	9
B. L'invasion par le psylle <i>Heteropsylla cubana</i>	10
1. Dans le Pacifique et en Asie du Sud-Est	10
2. En Nouvelle-Calédonie	10
C. Conséquences économiques de l'invasion	11
1. Dans le Pacifique et en Asie du Sud-Est	11
2. En Nouvelle-Calédonie	12
D. Moyens de lutte contre le psylle du <i>Leucaena</i>	12
1. Techniques classiques	12
2. Lutte biologique	13
3. Controverse sur les choix d'intervention	17
II. LE PSYLLE DU FAUX-MIMOSA <i>HETEROPSYLLA CUBANA</i>	19
A. Taxonomie	19
1. Nomenclature	19
2. Espèces voisines	19
B. Répartition géographique d' <i>Heteropsylla cubana</i>	19
1. Dans le monde	19
2. En Nouvelle-Calédonie	19
C. Biologie et écologie d' <i>Heteropsylla cubana</i>	20
1. Relations plante-insecte	20
2. Cycle de développement, longévité, fécondité	21
3. Facteurs climatiques de mortalité	21
4. Ennemis naturels du psylle en Nouvelle-Calédonie	22
III. L'AUXILIAIRE <i>OLLA V-NIGRUM</i>	24
A. Nomenclature	24
B. Répartition géographique	24
C. Biologie d' <i>Olla v-nigrum</i>	25
1. Développement pré-imaginal	25
2. Taux d'accroissement théorique : table de vie	28
D. Ecologie d' <i>Olla v-nigrum</i>	37
1. Biotopes	37
2. Alimentation	37
3. Accouplement et ponte	38
4. Facteurs de mortalité	39

IV.	ETABLISSEMENT D'OLLA <i>V-NIGRUM</i> EN NOUVELLE-CALEDONIE	44
A.	Introduction d'Olla <i>v-nigrum</i>	44
1.	Origine et élevage de la souche	44
2.	Lâchers initiaux	44
B.	Diffusion de l'auxiliaire	44
1.	Diffusion par l'homme	44
2.	Aire où l'espèce est établie en 1989	45
V.	ANALYSE DES RELATIONS PLANTE HOTE-RAVAGEUR-AUXILIAIRE	47
A.	Objectifs	47
B.	Echantillonnage et méthode d'observation	47
1.	Stations étudiées	47
2.	Problèmes posés par l'échantillonnage	48
3.	Méthode d'observation et échelles de notation	49
C.	Répartition des états et niveaux de population observés	51
1.	Etat général des stations	51
2.	Répartition des profils observés	52
3.	Corrélations <i>Leucaena</i> -psylle-Olla	52
4.	Discussion	53
D.	Evolution des stations	54
1.	Représentation graphique et groupement des stations	54
2.	Evolution du feuillage du <i>Leucaena</i>	55
3.	Evolution des populations du psylle	55
4.	Evolution des populations de l'auxiliaire	56
5.	Discussion	57
E.	Conclusions	58
	CONCLUSION : BILAN DE L'OPERATION	62
	REMERCIEMENTS	63
	BIBLIOGRAPHIE	64
	ANNEXE	67
	FIGURES	69

RESUME

LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LE PSYLLE *HETEROPSYLLA CUBANA*,
RAVAGEUR DU FAUX-MIMOSA *LEUCAENA LEUCOCEPHALA* EN NOUVELLE-CALEDONIE

Originaire de l'Amérique tropicale, le psylle *Heteropsylla cubana* (Hémiptères, *Psyllidae*) a envahi le Pacifique, l'Australasie et l'Asie du Sud-Est entre 1984 et 1988. En raison de la rareté et de la faible efficacité de ses ennemis naturels, il a détruit ou très sévèrement défolié sa plante-hôte principale, le "faux-mimosa" *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. (*Leguminosae*, *Mimosaceae*). L'impact écologique de cette invasion a été impressionnant, et les conséquences économiques ont été très sérieuses dans les territoires où le *Leucaena* était largement utilisé.

En Nouvelle-Calédonie, le "faux-mimosa" joue un rôle important dans l'alimentation du bétail en élevage extensif, et dans la conservation des sols sur crête et sur pente. Le territoire a été envahi dès Octobre 1985. La défoliation générale et la destruction partielle des peuplements de *Leucaena* ont conduit à chercher, parmi les rares ennemis naturels connus du psylle, un auxiliaire susceptible de rétablir l'équilibre écologique. Une souche d'*Olla v-nigrum* Mulsant (Coléoptères, *Coccinellidae*) a été introduite depuis Tahiti (Janvier à Mars 1987). Le lâcher d'un nombre réduit d'individus dans la région de Nouméa (282 adultes de la première et de la seconde génération) a suffi pour obtenir l'établissement définitif de l'espèce. La capacité de dispersion de l'auxiliaire a permis, en moins de 3 ans, son installation sur la presque totalité de la Nouvelle-Calédonie.

O. v-nigrum est une espèce euryphage et eurytope bien adaptée au psylle du *Leucaena*, proie qui s'est révélée toxique à des degrés divers pour les auxiliaires potentiels locaux. A 25,7°C, le développement pré-imaginal dure 16,8 jours femelle pond en moyenne 10 oeufs par jour de vie; la longévité moyenne est de 60,4 jours. Le taux moyen d'éclosion entre 23,5° et 27,5° est de 0,76 pour 876 oeufs pondus par des femelles sauvages d'âge inconnu; dans les conditions d'élevage de la cohorte étudiée (29 femelles), il diminue avec l'âge et tombe à 0,05 en fin de ponte. A 28,5°, le taux intrinsèque d'accroissement de la population r_m est de 0,165 (0,160 en corrigeant pour tenir compte de la baisse du taux d'éclosion). La durée moyenne d'une génération T est de 32,2 jours (corrigée 31,4 jours). La multiplication par génération R_0 est de 201,4 fois (corrigée : 153,9). En Nouvelle-Calédonie, les ennemis naturels d'*Olla* observés pendant l'étude sont : un Diptère *Phoridae* dont le taux de parasitisme peut être localement fort (0,33), un Hyménoptère *Encyrtidae* peu important, et des Moniliales entomopathogènes à large spectre, *Beauveria bassiana* et *Cordyceps sp.*, le premier occasionnel, le second peu important.

L'évolution de l'état de la plante-hôte, en relation avec celle des populations du psylle et d'*Olla*, a été suivie pendant 3 mois sur 36 stations de terrain situées dans le Sud et sur la Côte Ouest de la Nouvelle-Calédonie, pendant l'inter-saison été/hiver austral 1989 (Avril à Juillet). *Olla* joue maintenant un rôle prépondérant parmi les ennemis naturels du psylle, mais son action est irrégulière selon la localité. La grande sensibilité aux attaques des plants les plus jeunes, et une faculté moindre de reverdissement après attaque chez les vieux plants les plus hauts ont été remarquées. Le facteur-clé de la régulation des

populations de psylle demeure la pluviométrie, par l'action directe des pluies violentes sur le parasite et par l'influence des réserves en eau sur la végétation du *Leucaena*. L'orientation des versants fournit parfois une explication satisfaisante de l'hétérogénéité des faciès observés localement.

On ne peut donc pas considérer que le contrôle des pullulations d'*H. cubana* par des agents biologiques est acquis en Nouvelle-Calédonie. L'équilibre observé est trop récent pour être stable, mais on peut déjà juger qu'il sera nécessaire de renforcer le complexe des ennemis naturels du psylle en établissant un ou plusieurs autres auxiliaires.

SUMMARY

BIOLOGICAL CONTROL OF THE LEUCAENA PSYLLID *HETEROPSYLLA CUBANA* IN NEW CALEDONIA.

Heteropsylla cubana Crawford (Hemiptera, *Psyllidae*) is native in tropical America and the Caribbean. It invaded tropical Pacific islands, Australasia and South-East Asia between 1984 and 1988. The lack of effective natural enemies of the psyllid in infested areas resulted in severe defoliation or death of the main host plant *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (*Leguminosae*, *Mimosaceae*), and subsequent heavy economical losses.

The parasite was detected in October 1985 in New Caledonia, where *Leucaena* is used for fodder in extensive cattle breeding and is appreciated for its role in soil conservation. Heavy impact on the host plant was soon observed. The coccinellid *Olla v-nigrum* Mulsant (Coleoptera) was introduced from Tahiti to control the psyllid. Few adults were released before the species became established : 282 adults from the first and second generations, between January and March 1987 in Noumea and Païta areas. *Olla* has been found in these areas since May 1987. The predator was present in most parts of New Caledonia in July 1989.

O. v-nigrum is known to feed on many different preys and to colonize various biotopes. At 25,7°C. the duration of the life cycle was 16,8 days (Egg 2,7; L1 2,1; L2 1,6; L3 1,9; L4 4,8; Ny 3,8). The rate of egg hatching was 0,76 for wild females; during the establishment of the life table (29 females), it was observed to decrease to 0,05 at the end of the oviposition period. At 25,8°C. the intrinsic rate of increase $r_m = 0,165$ (0,160 with the observed hatching rate); the mean length of a generation $T = 32,2$ days (31,4); the net reproductive rate $R_0 = 201,4$ (153,9). The natural enemies of *O. v-nigrum* in New Caledonia are : a phorid fly (parasitism rate up to 0,33), an Encyrtid wasp, and two entomopathogens *Beauveria bassiana* and *Cordyceps sp.*

Damage on the host plant, population levels of *Heteropsylla* and population levels of *Olla* were surveyed weekly or twice a week from April to July 1989 on 36 spots in southern New Caledonia and along the West Coast. *Olla* is now playing a major role among the natural enemies of *Heteropsylla*, but its action varies greatly with the locality. Young plants are more heavily damaged by the psyllid; old high plants need more time than medium size plants to recover after defoliation. Rainfall remains the key factor which regulates psyllid populations. Slope orientation may sometimes explain local differences in *Leucaena* aspect.

Biological control of *H. cubana* is not yet achieved in New Caledonia. The balance between *Heteropsylla*, its natural enemies and *Leucaena* is not yet stabilized, but it may be assumed that a reinforcement of this complex by the introduction of other natural enemies will be necessary.

MOTS-CLES

Leucaena leucocephala, *Heteropsylla cubana*, *Olla v-nigrum*, Lutte biologique, Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

Le psylle *Heteropsylla cubana* Crawford, ravageur du "faux-mimosa" *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, plante fourragère spontanée en Nouvelle-Calédonie, a envahi le territoire dans le second semestre de 1985. La défoliation spectaculaire et prolongée qui a suivi cette invasion, et ses conséquences prévisibles sur l'alimentation du bétail en saison sèche, ont suscité l'inquiétude des éleveurs et de la Direction de l'Economie Rurale (DIDER). Cette inquiétude a été accrue par les informations reçues des Etats du Pacifique et de l'Asie du Sud-Est déjà infestés par le psylle. En Août 1987 encore, un mémorandum établi par la Section de la Protection des Végétaux a rappelé que le psylle du *Leucaena* restait le seul problème phytosanitaire important en matière de production fourragère en Nouvelle-Calédonie.

A la demande de la Direction du Développement de l'Economie Rurale et de la Chambre d'Agriculture*, le laboratoire de Zoologie Appliquée de l'ORSTOM en Nouvelle-Calédonie (Département Milieu et Activités Agricoles, Unité de Recherche 3-H) est intervenu pour préciser l'origine et l'identité du parasite, et pour définir les actions susceptibles d'enrayer sa progression et de remédier aux dégâts observés. Cette étude a été entreprise en Décembre 1986.

La concertation et la coopération avec la Section de la Protection des Végétaux de Nouvelle-Calédonie et le Laboratoire d'Entomologie de l'ORSTOM en Polynésie Française ont conduit à une proposition d'intervention par les méthodes de la lutte biologique. Après avis favorable du Comité des Epiphyties, les pouvoirs publics ont autorisé l'introduction d'une souche d'insectes auxiliaires depuis la Polynésie Française (Arrêté du Délégué du Gouvernement, n°69 du 7 janvier 1987).

Menée à l'origine sur le budget propre des laboratoires de l'ORSTOM, cette étude a reçu un soutien financier de la CORDET en 1988 (fiche 88/131).

lettre du 21.11.1985 du directeur de la DIDER; lettre du 27.2.1986 du Président de la Chambre d'Agriculture; lettre du 5.6.1986 du Chef du Service Vétérinaire

I. ETAT DU PROBLEME EN 1988

A. Le faux-mimosa *Leucaena leucocephala*

1. Nomenclature, variétés, espèces voisines

Le faux-mimosa appartient à la tribu des *Mimoseae*, sous-famille (parfois traitée en famille) des *Mimosaceae*, famille des *Leguminosae*. Brewbaker (1987) a donné une synthèse sur le genre *Leucaena* Benth (1842), qui précise la nomenclature de l'espèce:

Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit, 1961.

Basionyme: *Mimosa leucocephala* Lamarck, 1783.

Synonymes: *Mimosa glauca* sensu L., 1763; non *M. glauca* L., 1753.

Acacia glauca sensu Willd., 1806.

Leucaena glauca sensu Benth, 1842.

Leucaena latisiliqua sensu Gillis and Stearn, 1974.

Variétés: deux formes sont distinguées:

- la forme arborée (jusqu'à 20m) à grandes feuilles, folioles, cosses, graines et fleurs (var. *glabrata*);
- la forme arbustive (jusqu'à 12m) à petites feuilles, folioles, cosses, graines et fleurs (var. *leucocephala*).

Une dizaine d'autres espèces sont rassemblées dans le genre:

L. collinsii Britton and Rose, 1928.

L. diversifolia (Schlecht.) Benth., 1842.

L. esculenta (Moc. & Sesse) Benth., 1875.

L. greggii S. Watson, 1888.

L. lanceolata S. Watson, 1886.

L. macrophylla Benth., 1844.

L. pallida Britton and Rose, 1928.

L. pulverulenta (Schlecht.) Benth., 1842.

L. retusa Benth. ex Gray, 1852.

L. shannoni Donn. Smith, 1914.

L. trichodes (Jacq.) Benth., 1842.

Une caractéristique biochimique du genre est la présence d'un peptide, la mimosine (2 à 6 % du poids sec des graines ou des feuilles); sa toxicité relative (action dépilatoire, en particulier chez les chevaux) a inquiété les éleveurs calédoniens aux premiers temps de l'utilisation fourragère de *L. leucocephala*.

L'hybridation est fréquente entre ces espèces (Sorensen, 1987, cité par Brewbaker, 1987); joint au polymorphisme observé, ce facteur a compliqué l'étude botanique du genre, et une cinquantaine d'espèces étaient distinguées dans le passé (Nielsen, 1983). Seul présent en Nouvelle-Calédonie, *L. leucocephala* n'y est connu que par la variété *leucocephala* (nom vulgaire: mimosa, faux-mimosa).

2. Répartition géographique, écologie

L'aire de répartition naturelle du genre *Leucaena* s'étend de l'Equateur au Texas. *L. leucocephala* semble indigène au Yucatan (Mexique), mais il a envahi toute l'Amérique latine et il est aujourd'hui pan-tropical.

Les *Leucaena* caractérisent des régions à sécheresse saisonnière, à basse et moyenne altitude; ils supportent de fortes sécheresses (jusqu'à une pluviométrie de 350 mm), s'accommodent de sols peu épais et rocailloux, mais se développent mal sur sols acides ou saturés d'eau; plantes de forte lumière, ils sont absents des sous-bois quand le couvert est dense.

En Nouvelle-Calédonie, le faux-mimosa est une composante des faciès de dégradation des forêts de type sec ou intermédiaire, plus rarement de type humide (Morat et al., 1981) :

- dans les zones ouvertes (lisières, bords de routes) en sous-bois des forêts secondarisées, il est associé à d'autres plantes envahissantes (*Passiflora*, *Rubus*, *Lantana*, *Solanum*);

- dans les savanes, il fait partie des taxons ligneux qui accompagnent les espèces arborées dominantes (le niaouli *Melaleuca quinquenervia* (Cavanilles) S.T. Blake, le gaiac *Racosperma spirorbe* (Labill.) Pedley, et *Casuarina collina* Poisson) : il occupe les vertisols de pentes avec les goyaviers et les *Lantana*; on le trouve en peuplements mêlés dans les plaines, avec le "cassis" *Acacia farnesiana* (L.) Wildenow, et localement *Acacia nilotica* (L.) Delile (région Tiaré-Tontouta), *Cryptostegia grandiflora* R. Brown (région Voh-Ouaco), ou *Haematoxylon campechianum* L. (Koné); il est plus rare sur les substrats basaltiques, où domine la savane herbeuse;

- dans les fourrés, qui résultent d'une anthropisation accentuée, on le rencontre à basse altitude sous tous les climats; mais son développement optimal s'observe surtout sur les vertisols argileux de la Côte Ouest (Koumac, Bourail, Bouloupari).

Les surfaces importantes occupées par le faux-mimosa en Nouvelle-Calédonie n'ont fait l'objet d'aucune évaluation crédible; plantée sur les crêtes, l'espèce envahit rapidement les pentes grâce à une fructification précoce (en 3 à 4 mois) et une germination immédiate (Nielsen, 1983). Elle peut gêner la recolonisation des milieux par les espèces indigènes, principalement en lisière des forêts sclérophylles du versant occidental (T. Jaffré, communication personnelle, 1988).

3. Importance économique et écologique.

Cette espèce est largement utilisée à plusieurs niveaux : dans l'alimentation humaine (jeunes gousses, graines, parfois jeunes feuilles, consommées crues ou cuites), pâturée ou récoltée comme fourrage, plantée comme ombrage ou haie; elle est appréciée aussi comme bois d'oeuvre (clôtures, rondins) ou comme combustible.

Cultivé ou spontané en Nouvelle-Calédonie depuis 1855, le faux-mimosa est une plante pionnière très rustique. Sur le Territoire, on ne l'utilise que comme plante fourragère; mais le mode d'élevage tradi-

tionnel très extensif (1 bête pour plus de 3 ha sur la Côte Ouest), lui donne une grande importance pendant la saison sèche. Son rôle bénéfique dans la conservation des sols sur pentes et sur crêtes n'est pas discuté (action anti-érosion, fixation de l'azote).

B. L'invasion par le psylle *Heteropsylla cubana*

1. Dans le Pacifique et en Asie du Sud-Est

Le psylle du *Leucaena* est originaire de l'Amérique tropicale, comme sa plante-hôte. Il n'a guère attiré l'attention, ni suscité d'étude, avant son introduction spontanée aux Hawaii, peut-être depuis la Floride d'où il est connu depuis plus de 60 ans (McFadden, 1986), mais où une forte attaque des *Leucaena* a été observée fin 1983 (Anonyme, cité par Waterhouse et al., 1987).

L'invasion des Hawaii a été une étape-clé dans sa progression vers l'Ouest, qui est résumée dans le Tableau I. Les dates indiquées ne correspondent pas à l'arrivée du ravageur, mais à sa détection; cependant son action spectaculaire n'est pas passée inaperçue, et il est permis de penser que ces observations fournissent une approximation satisfaisante de la chronologie des introductions.

Les causes de l'invasion d'un espace si vaste en un temps si court sont sujettes à controverse. Les courants aériens liés à des conditions météorologiques anormales ont été invoqués pour expliquer cette progression contraire à l'expansion Ouest-Est normalement observée dans le Pacifique pour la plupart des espèces (Waterhouse, 1986; Waterhouse et al., 1987). Cette hypothèse est vérifiée pour l'Australie, qui attendait l'invasion et en a précisément analysé les modalités et la progression. Mais l'ordre et le synchronisme du phénomène, et l'observation d'une extension rétrograde à partir de certains foyers, incitent à attribuer un rôle disséminateur important aux mouvements commerciaux et à la rapidité des transports modernes.

2. En Nouvelle-Calédonie

Le psylle a été récolté en Nouvelle-Calédonie pour la première fois dans la seconde quinzaine d'Octobre 1985 (Nouméa, J. Fonce, Service du Contrôle Phytosanitaire aux frontières). Dès le mois de Décembre, il était largement répandu sur le territoire, et assez abondant pour que les défoliations généralisées observées sur la Côte Ouest alarment les services de l'Economie Rurale. Des informations imprécises et incontrôlables, reçues a posteriori, signalent que des foyers auraient apparu sur la Côte Est dès Octobre ou Novembre. Il est possible que le psylle ait été introduit simultanément en plusieurs points par des courants aériens, ou que Nouméa ait réellement été le premier foyer du fait de son trafic commercial avec les Etats voisins déjà atteints (Fiji et Vanuatu en particulier).

Tableau I : Chronologie de l'invasion du Pacifique, de l'Australasie et de l'Asie du Sud par *Heteropsylla cubana*

1984 - Avril : Oahu (iles Hawaii).
- Juillet : tout l'archipel des Hawaii.
1985 - Février : Philippines et Samoa-Occidental.
- Mars : Guam (Iles Marianne).
- Avril : Taiwan.
- Mai : Saipan (Iles Marianne).
- Juin : Niue et Iles Fidji.
- Juillet : Vanuatu, Iles Caroline (Yap) et Tonga.
- Octobre : Nouvelle-Calédonie.
- Novembre : Samoa Américaines.
- Décembre : Iles Salomon et Taiwan.
1986 - Janvier : Tahiti (Polynésie Française).
- Février : Indonésie (Java).
- Mars : Bougainville, Nouvelle-Bretagne, Nouvelle-Irlande et Nouvelle-Guinée.
- Avril : Australie (Queensland).
- Mai : Timor et Ile Christmas (Océan Indien).
- Juin : toutes les Iles de la Société; Bali, Flores, Sulawesi et Sumatra
- Juillet : Malaisie (Malaya, Sabah, Sarawak)
- Septembre : Thaïlande.
- Non précisé : Iles Cook
1987 - Nauru et Sri Lanka
1988 - Inde

C. Conséquences économiques de l'invasion

1. Dans le Pacifique et en Asie du Sud-Est

L'impact économique des défoliations qui ont suivi l'introduction d'*Heteropsylla cubana* est très variable. Aux Tonga, la plante ne suscite pas d'intérêt. La Malaisie s'en est peu émue, bien qu'elle ait récemment développé l'utilisation fourragère du *Leucaena*. L'Indonésie et les Philippines, qui utilisent la plante sous tous ses aspects, ont été au contraire très fortement touchées.

En Indonésie, les conséquences directes (alimentation animale, combustible) et indirectes (plante d'ombrage, engrais vert) ont sensiblement diminué les revenus du monde rural: la perte causée à l'élevage est estimée à 1 million de dollars U.S. à Timor (Malessy, 1987), près de 5 millions pour l'Indonésie (Oka et al., 1988); l'abandon du *Leucaena* dans les plans gouvernementaux de reverdissement et de reboisement a été envisagé (Hollenbeck, 1987). Cette situation se retrouve aux Philippines,

où l'on estime que 15 ans d'efforts de reboisement ont été anéantis, avec des conséquences socio-économiques localement très graves (Gapas, 1987; DeGuzman, 1987). Dans ces 2 Etats, les pertes totales sont donc chiffrables en millions de dollars U.S.

Au Samoa-Occidental, le *Leucaena* a été abandonné comme plante d'ombrage pour les cacaoyères (Aloalii, 1987). Hawaii a subi des pertes importantes dans les zones de pâturages extensifs, et s'est inquiété des conséquences prévisibles sur l'érosion des sols. Taiwan a accusé des pertes de production en pâte de bois, et la Thaïlande a signalé une baisse importante de production fourragère (McCauley, 1987). A Guam et à Saipan, on craint un accroissement de l'érosion des sols sur pente (I. Schreiner, communication personnelle, 1989).

2. En Nouvelle-Calédonie

L'impact écologique de l'invasion par le psylle a été considérable, et il est certain que sur toute la Côte Ouest le *Leucaena* a été absent de l'alimentation du bétail pendant la plus grande partie des années 1986 et 1987. Mais les conséquences économiques n'ont jamais été chiffrées, bien que les responsables des Services de l'Economie Rurale et de la Chambre d'Agriculture les aient jugées préoccupantes. La raison principale en est que le faux-mimosa constitue sur le Territoire une provende naturelle, pour des élevages extensifs (estimés à 120.000 têtes) dont le coût d'exploitation est souvent mal cerné.

D. Moyens de lutte contre le psylle du *Leucaena*

1. Techniques classiques

a. Essais

Des tentatives pour éradiquer le psylle ou enrayer significativement sa progression en usant d'insecticides ont été faites dans plusieurs Etats :

- en Indonésie : le Monocrotophos en injection est un systémique actif pendant 1 mois; à Timor, les pulvérisations de Diazinon et les injections d'Azodrin ont été peu efficaces, surtout en raison des ressources matérielles et humaines (technicité, information) mobilisables (Oka et al., 1987; Piggitt et al., 1987);

- aux Philippines : Applaud et Isoprocarb en applications foliaires, Carbosulfan et Monocrotophos en injections, sont efficaces pendant 1 mois; carbaryl et Carbofuran sont moins actifs (DeGuzman, 1987; Barrion et al., 1987);

- au Samoa-Occidental : des pulvérisations de Diméthoate sont jugées efficaces pendant 3 semaines (Aloalii, 1987).

La coupe et le brûlage des *Leucaena* sur les périmètres infestés ont été pratiqués localement à Timor (Indonésie), associés à l'épandage d'insecticides sur une grande échelle (Piggitt et al. 1987).

b. Conclusion

La coupe et le brûlage affaiblissent le végétal, et stimulent les repousses qui favorisent la multiplication du psylle. Bien que le parasite soit sensible à tous les insecticides testés (organo-halogénés, organo-phosphorés, carbamates, pyréthrinoïdes), il est très vite apparu que son éradication ne peut être obtenue par ces méthodes. En outre, les problèmes posés par l'usage intensif de pesticides sur une vaste surface (toxicité, coût, impact sur l'environnement) ne permettent pas leur emploi pour protéger une plante qui n'est pas une culture vivrière de première nécessité; ils doivent être réservés au traitement des pépinières, ou aux champs semenciers des variétés et hybrides améliorés.

2. Lutte biologique

a. Par amélioration génétique

Une résistance génétique au psylle a été observée chez certains *Leucaena*: *L. collinsi* Britton & Rose, *L. esculenta* (Moc. & Sesse) Benth., *L. pallida* Britton & Rose, *L. retusa* Benth. ex Gray; elle existe aussi chez quelques souches de *L. diversifolia* (Schlecht.) Benth. (Sorensson et al., 1987; Bray et al., 1988). L'utilisation de ces espèces comme substitut du faux-mimosa a été envisagée. Mais bien que *L. diversifolia* paraisse intéressant pour le bois et que toutes soient consommées par le bétail, aucune ne réunit les qualités d'appétance et de rendement fourrager de *L. leucocephala* (Bray, 1987). Leur implantation est d'ailleurs problématique puisque leurs exigences écologiques sont mal connues.

L. leucocephala ne présente pas de résistance naturelle au psylle, et les attaques peuvent provoquer une défoliation complète. Cependant, les facultés de régénération de la variété *leucocephala* se sont révélées importantes, et des souches tolérantes ont été observées chez la variété *glabrata*. Toutes ne sont pas utilisables : les souches K156 et K 743 ne sont pas adaptées à la production fourragère (Anonyme, 1989); la souche K636 de *leucocephala* paraît la plus prometteuse.

On tente actuellement d'introduire chez le faux-mimosa les caractères de résistance observés chez ces espèces. Les principaux travaux dans ce domaine sont réalisés à Hawaii (Sorensson et al., 1987) et à Taiwan (Pan, 1987). Des hybrides *L. pallida* x *L. leucocephala* et *L. leucocephala* x *L. diversifolia* donnent des résultats encourageants au stade expérimental.

b. Par pathogènes

A Taiwan et aux Philippines, plusieurs champignons sont présumés avoir sur le psylle une action pathogène en conditions naturelles. L'efficacité des Moniliales du genre *Paecilomyces* peut être mise en doute, mais les Entomophtorales qui ont été isolées (*Conidiobolus coronatus*, *Conidiobolus* sp., *Entomophtora* sp.) pourraient présenter un intérêt malgré des obstacles importants à l'obtention d'un inoculum actif: fragilité des souches aux manipulations, nécessité d'une forte humidité, arrêt du développement au-dessus de 37°C. (Hsieh et al., 1987; DeGuzman, 1987).

La Moniliale *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin a été utilisée aux Philippines en applications foliaires; les premiers essais indiquent une efficacité comparable à celle des pesticides (environ 1 mois), mais le coût du traitement des surfaces attaquées semble prohibitif (Barrion et al., 1987).

Rappelons que *B. bassiana*, ou une espèce proche, attaque les Coccinellini *Semiadalia undecimnotata* (Schneider) et *Coccinella septempunctata* L., auxiliaires aphidiphages polyvalents, dans le midi de la France (Hodek, 1973, citant Ipertí); *B. bassiana* a également infesté les populations d'*Olla v-nigrum* Mulsant introduites dans cette région, le taux d'infestation pouvant atteindre 20% en hiver (Ipertí & al., 1986). L'utilisation de ce pathogène pourrait donc avoir, sur l'ensemble de la faune entomologique auxiliaire, des conséquences néfastes semblables à celles qui résultent de l'usage de pesticides chimiques.

c. Par entomophages

i. Inventaire des ennemis naturels

Les Territoires envahis par le psylle ont, dans la mesure où ils disposaient des compétences nécessaires, entrepris l'inventaire des prédateurs et parasites qui lui étaient associés (Tableau II). Il est important de distinguer, dans cet ensemble, les ennemis naturels du ravageur qui sont potentiellement utilisables.

ii. Coléoptères Coccinellidae

L'aire d'origine du psylle a fourni 3 espèces de Coccinellidae qui sont des prédateurs bien adaptés à cette proie. Deux d'entre elles, *Curinus coeruleus* Mulsant (Chilocorini) et *Olla v-nigrum* (Mulsant) (Coccinellini) sont indigènes à Hawaii, où elles ont été introduites depuis le Mexique (en 1922 et 1908 respectivement) pour lutter contre des cochenilles; elles ont été vite remarquées sur le terrain après l'invasion par le psylle.

Aux Hawaii, la durée du développement du *Curinus*, de l'oeuf à l'adulte, est très supérieure à celle du psylle (30 j. contre 10 j.); ceci explique en partie pourquoi sa bonne réponse numérique ne se traduit pas par un contrôle satisfaisant du ravageur dans les zones où l'alternance pluie-sècheresse, et ses conséquences sur le végétal-hôte, induisent de fortes fluctuations des populations de la proie. Dans les mêmes conditions, le développement d'*O. v-nigrum* est plus rapide (16,4 j.), mais un taux élevé de parasitisme par un Encyrtidae (*Homalotylus* sp.) entrave son action (Nakahara et al., 1987); par contre, sa réponse numérique a été impressionnante à Tahiti où cet auxiliaire semble contrôler efficacement le psylle (C. Hammes, communication personnelle, 1986). *C. coeruleus* a été introduit en Indonésie, où son action est jugée très positive dans certaines conditions écologiques (Oka et al., 1988).

La troisième espèce montrant une efficacité prédatrice est *Cycloneda conjugata* Mulsant (Coccinellini); introduite à Hawaii pour évaluation, elle a été écartée (prématurément?) de crainte d'une compétition avec *Curinus* et d'une action secondaire indésirable sur la faune des psylles endémiques.

Les autres *Coccinellidae* recensés, pourtant prédateurs d'Homoptères relativement polyphages, et adaptés à des conditions écologiques variées, n'ont montré aucune réponse numérique aux pullulations du psylle. Pour les plus fréquemment capturés - *Coccinella repanda* Thbg., *Coelophora inaequalis* (F.), *Harmonia arcuata* (F.) - il semble que le développement sur cette proie seule soit impossible (mort au stade nymphe au plus tard). Les autres espèces citées sont encore moins actives contre le ravageur.

iii. Autres entomophages

- Endoparasites:

Deux micro-hyménoptères parasitent le psylle du faux-mimosa. L'*Eulophidae* *Tetrastichus triozae* (Burks), connu d'Amérique du Nord, est peu spécifique; les premiers essais ont été décevants. Un *Encyrtidae* non déterminé (*Psyllaephagus* sp., proche de *Psyllaephagus rotundiformis* (Howard)) est en cours d'évaluation; les résultats acquis montrent une bonne adaptation à l'hôte, et indiquent un spectre parasitaire plus étroit, limité aux espèces du genre *Heteropsylla*.

- Prédateurs non spécialisés:

Seuls sont cités dans le Tableau II ceux dont l'identification est disponible; des *Staphylinidae* sont également associés aux pullulations du psylle aux Philippines (Barrion et al., 1987). La plupart des prédateurs recensés sont des polyphages dont l'étendue du spectre alimentaire ne permet pas d'envisager l'utilisation pratique, même si une réponse numérique aux pullulations de la proie a localement été observée; ainsi les *Paratriphleps* (*Anthocoridae*) dont le rôle à Hawaii est jugé important en début de pullulation, mineur ensuite (Waterhouse, 1987).

Tableau II : Parasites et prédateurs d'*Heteropsylla cubana*.

	Espèce recensée	Localité	Référence
Aranéides	Araneidae		
	<i>Cyclosa insulana</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	<i>Gasteracantha kuhlii</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	<i>Gasteracantha mammosa</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	<i>Gea</i> sp.	Philippines	Barrion et al., 1987
	<i>Neoscona theisi</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	Metidae		
	<i>Leucoge decorata</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	Oxyopidae		
	<i>Oxyopes javanus</i>	Philippines	Barrion et al., 1987

Coléoptères	Coccinellidae		
	<i>Azya luteipes</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	<i>Azya orbigera</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	<i>Coccinella repanda</i>	Australie	Bray et al., 1987
		Philippines	Barrion et al., 1987
		Tonga	Waterhouse et al., 1987
	<i>Coccinella septempunctata</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	<i>Coelophora inaequalis</i>	Australie	Bray et al., 1987
		Hawaii	Waterhouse et al., 1987
		Tonga	Waterhouse et al., 1987
	<i>Coelophora pupillata</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Curinus coeruleus</i>	Hawaii	Nakahara et al., 1987
	<i>Cycloneda conjugata</i>	Trinidad	Nakahara et al., 1987
	<i>Harmonia arcuata</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Harmonia conformis</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Hippodamia convergens</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	<i>Menochilus sexmaculatus</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	<i>Micraspis lineata</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Micraspis lineola</i>	Tonga	Waterhouse et al., 1987
	<i>Oenopia guttata</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Olla v-nigrum</i>	Hawaii	Nakahara et al., 1987
		Tahiti	Hammes et al., 1987
	Hawaii	Waterhouse et al., 1987	
	<i>Scymnus loewii</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	Melyridae		
	<i>Carphurus sp.</i>	Australie	Bray et al., 1987
Diptères	Syrphidae		
	<i>Allograpta obliqua</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	<i>Allograpta javana</i>	Tonga	Waterhouse et al., 1987
	<i>Ischiodon scutellaris</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Baccha sp.</i>	Australie	Bray et al., 1987
Hyménoptères	Encyrtidae		
	<i>Psyllaephagus sp.</i>	Hawaii	Nakahara et al., 1987
	Eulophidae		
	<i>Tetrastichus triozae</i>	Hawaii	Nakahara et al., 1987
	Formicidae		
<i>Oecophylla smaragdina</i>	Australie	Bray et al., 1987	
Hémiptères	Anthocoridae		
	<i>Paratriphleps laeviusculus</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	Miridae		
	<i>Campylomma sp.</i>	Tonga	Waterhouse et al., 1987
	<i>Deraeocoris sp.</i>	Tonga	Waterhouse et al., 1987
	<i>Rhinacloa forticornis</i>	Hawaii	Waterhouse et al., 1987
	Reduviidae		
	<i>Scipinia arenacea</i>	Australie	Bray et al., 1987
	<i>Scipinia horrida</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	<i>Zelus renardii</i>	Hawaii	
Neuroptères	Chrysopidae		
	<i>Chrysopa sp.</i>	Philippines	Barrion et al., 1987
	Hemerobiidae		
<i>Archaeomicromus navigatorum</i>	Tonga	Waterhouse et al., 1987	

d. Conclusion

Le faible nombre d'ennemis naturels susceptibles d'avoir un impact sensible sur le psylle du *Leucaena* permet de mieux comprendre son expansion fulgurante hors de sa zone d'origine. L'inadéquation à cette proie est attribuée à la composition chimique de la plante-hôte, la mimosine ou ses produits de dégradation dans la chaîne alimentaire (dihydroxypyridines) étant réputés toxiques pour la plupart des prédateurs. Ce phénomène a été constaté déjà pour *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coléoptère Coccinellidae), qui ne peut achever sa croissance sur *Nipaeococcus vastator* (Maskell) (Hémiptère Pseudococcidae) lorsque la plante-hôte est le *Leucaena* (Muniappan et al., 1980; Waterhouse et al., 1987).

Les voies praticables pour améliorer la situation sont peu nombreuses. La fixation de caractères de résistance chez le faux-mimosa par sélection et hybridation est une perspective intéressante à long terme. Entre-temps, la lutte biologique par les rares entomophages adaptés à cette proie semble le seul moyen d'atténuer le déséquilibre écologique grave qui a suivi l'invasion du psylle.

3. Controverse sur les choix d'intervention

a. Eléments de décision

L'intervention contre le psylle au moyen des ennemis naturels identifiés a suscité des réserves de la part de l'Australie, qui s'est engagée dans une opération de lutte contre la "grande sensitive", *Mimosa invisa* Martius ex Colla au moyen d'une ou deux espèces d'*Heteropsylla* encore indéterminées. La sensitive est une nuisance répandue dans tout le Pacifique, et il est certain que la diffusion de prédateurs peu spécialisés empêchera toute extension ultérieure de ce projet (Waterhouse et al., 1987).

Une autre objection a été formulée à Hawaii: la faune des psylles endémiques y est très diversifiée, et le renforcement du complexe de ses prédateurs peut avoir des conséquences désastreuses sur cette richesse faunistique (Nakahara et al., 1987).

L'alternative proposée est l'emploi exclusif d'un parasite très étroitement inféodé au psylle du *Leucaena*, et le *Psyllaephagus* testé à Hawaii a été présenté comme un candidat sérieux. Son impact réel sur le terrain n'est cependant pas encore prouvé; sa spécificité paraît bonne, mais demande à être précisée. L'existence de l'auxiliaire idéal reste donc hypothétique.

b. Conclusion

La protection de la faune des psylles endémiques, ou le désir de ne pas compromettre une éventuelle lutte biologique contre les *Mimosa*, sont des objections légitimes à l'emploi de prédateurs peu spécialisés. Mais les priorités économiques et écologiques et économiques doivent être définies au niveau de chaque Territoire. Il n'est d'ailleurs pas certain que l'expérience australienne pour le contrôle de la sensitive géante par des psylles du genre *Heteropsylla* soit concluante.

Il est clair que la lutte biologique par parasites ou prédateurs hautement spécialisés, préconisée pour éviter les effets secondaires indésirables des modifications de l'entomocoenose, est un idéal difficile à atteindre. On constate à ce jour que les seuls auxiliaires testés au champ avec des résultats positifs sont *Curinus coeruleus* et *Olla v-nigrum*. En conséquence, ils sont actuellement les seuls disponibles et pratiquement utilisables pour une intervention en lutte biologique, lorsque la préservation du *Leucaena* est décidée. On doit espérer que les études en cours sur *Psyllaephagus* confirment son intérêt dans un proche avenir.

11. LE PSYLLE DU FAUX-MIMOSA *HETEROPSYLLA CUBANA*

A. Taxonomie

1. Nomenclature

Heteropsylla cubana Crawford, 1914; décrit de Cuba (La Havane) : Hémiptères, Psyllidae.

Synonyme: *Rhinocola incisa* Sulzer, 1914; décrit du Surinam (Paranamibo). Synonymie établie par Burckhardt, 1986.

2. Espèces voisines

L'espèce appartient à un genre néo-tropical homogène de 15 espèces, étroitement inféodées aux Légumineuses en Amérique Centrale et en Amérique du Sud. La distinction de ces espèces est difficile, et du ressort des seuls spécialistes. Deux autres *Heteropsylla* sont connus d'Hawaii: *H. huasachae* Caldwell (depuis 1975) et *H. fusca* Crawford (depuis 1986); il n'est pas exclu que ces espèces envahissent la Nouvelle-Calédonie dans le futur, puisque *H. huasachae* est déjà présent aux Marianne et que certaines de leurs plantes-hôtes existent sur le territoire (*Acacia farnesiana* (L.) Willd., *Desmanthus virgatus* (L.)).

B. Répartition géographique d'*Heteropsylla cubana*

1. Dans le monde

L'aire d'origine de l'espèce semble être l'Amérique tropicale (région des Caraïbes) : Antigua, Bahamas, Barbades, Cuba, République Dominicaine, Salvador, Jamaïque, Mexique, Nicaragua, Panama, Puerto-Rico, Iles Vierges, Surinam. Elle a été récoltée en Colombie, au Pérou, et plusieurs fois en Floride.

A la fin de 1988, la zone envahie s'étendait de l'Amérique à l'Inde, et englobait la Polynésie, la Mélanésie, la Micronésie, l'Australasie et une partie de l'Asie du Sud-Est (Anonyme, 1988) (Tableau I).

2. En Nouvelle-Calédonie

En Avril 1986, pendant une enquête sur les deux côtes, le Sud et les principales voies traversant la chaîne (col de Nassirah, col d'Amieu, col des Roussettes, cols de Crève-Coeur et d'Amos), il n'a pas été possible de trouver un seul plant de *Leucaena indemne*. Les Iles Loyauté étaient également infestées (Maré, Lifou), de même que l'Ile des Pins. Le psylle est aujourd'hui présent sur la totalité de la Grande-Terre et des îles voisines, y compris Walpole.

C. Biologie et écologie d'*Heteropsylla cubana*

1. Relations plante-insecte

a. Plantes-hôtes

Heteropsylla cubana accomplit son cycle de développement sur 8 espèces de *Leucaena* aux Hawaii : *L. diversifolia*, *L. greggii*, *L. lanceolata*, *L. leucocephala*, *L. macrophylla*, *L. pulverulenta*, *L. shannoni*, *L. trichodes*. Il semble ne pas pondre sur *L. collinsi*, *L. esculenta*, *L. pallida*. Il semble pondre mais ne pas se développer sur *L. retusa* (Waterhouse et al., 1987)

Il semble que *H. cubana* ne puisse accomplir son cycle de développement en Nouvelle-Calédonie que sur :

- *Leucaena leucocephala*, le "faux-mimosa";
- *Samanea saman* (Jacq.) Merr., le "bois noir d'Haïti"; cette espèce a été introduite comme arbre d'ombrage dans les caféries.

Mais le spectre alimentaire des adultes est plus large. En Nouvelle-Calédonie, ils peuvent se nourrir sur :

- *Desmanthus virgatus* (L.), la "sensitive de Montravel";
- *Acacia farnesiana* (L.) Wildenow, le "cassis" ou "cassie"; sur cette espèce, fréquente dans les zones à *Leucaena*, on observe généralement un blocage de la ponte.
- *Delonix regia* (Boj.) Raf., le Poinciana royal ou "flamboyant"; des oeufs et des nymphes au premier stade sont observés, mais le développement ne peut s'achever.

b. Répartition sur la plante

La ponte est concentrée sur l'extrémité des jeunes tiges. Stechman et al. (1987) évaluent à plus de 98% la proportion d'oeufs et de larves (nymphes) néonates présents entre les 2 premières feuilles encore repliées, la population présente entre le bourgeon terminal et la troisième feuille approchant le millier (oeufs + nymphes). Les nymphes et les adultes se nourrissent aussi sur des feuilles plus âgées, avec un *preferendum* marqué pour les jeunes feuilles peu chlorophylliennes. Lorsque les extrémités sont défoliées, les adultes se retrouvent en grand nombre sur le feuillage vert de la strate inférieure et contribuent à son flétrissement, mais ne pondent pratiquement pas à ce niveau.

c. Conséquences

Le choix des tissus très jeunes pour la ponte, et la concentration des attaques sur la zone de croissance, aggravent considérablement les dégâts causés à l'hôte. Ils entraînent une nécrose rapide des tissus, et l'arrêt du développement des feuilles; il est probable qu'une toxicité salivaire s'ajoute à l'action mécanique de la pénétration des stylets et à la ponction de fluides. Les extrémités des jeunes tiges sont engluées par l'abondant miellat émis par les psylles (déjections liquides), et ce miellat peut être accompagné de fumagine qui gêne la fonction chlorophyllienne. Dans le cas d'attaques fortes et continues, on observe un

faciès "en rosettes" des jeunes repousses successivement attaquées dès leur formation, sur des tiges presque totalement défoliées. A terme, on constate le dessèchement des rameaux et la mort du plant.

2. Cycle de développement, longévité, fécondité

a. Différents stades

Les oeufs sont presque toujours insérés dans les jeunes folioles encore repliées; ils sont longs, blancs immédiatement après la ponte mais jaunissent très vite; ils sont pourvus d'un court pétiole qui pénètre dans les tissus de l'hôte et permet une ponction de liquide (Waterhouse et al., 1987). Il y a 5 stades larvaires (nymphe), les ébauches alaires apparaissant au stade 3.

b. Durée du cycle de développement

Les paramètres suivants, exprimés en jours, ont été mesurés :

- à Tonga, en insectarium (entre 21°C. et 25 °C.) : oeuf, 2-3; nymphes, N1 : 3, N2 : 5, N3 : 7, N4 et N5 : 9-11; période de préoviposition : 2-3; durée du cycle de l'oeuf à l'oeuf: 28-31 (Stechman et al., 1987);

- aux Hawaii (dans des conditions non précisées) : oeuf: 2-3; nymphes : 8-9; période de préoviposition: 1-3 (Waterhouse et al., 1987);

- aux Philippines (dans des conditions non précisées) la durée du cycle de femelle à femelle est de 17 jours (Tran, 1986).

c. Longévité et fécondité au laboratoire

A une température de 21-25 °C, à Tonga, une durée de vie des adultes de 35-42 jours a été observée par Stechman et al. (1987). La fécondité est très élevée, mais n'a pas été mesurée. Le nombre de générations annuelles à Tonga est estimé à 12-13.

Dans des conditions non précisées, à Hawaii, la durée de vie moyenne des mâles est de 6,4 jours, celle des femelles de 10,6 jours; la ponte moyenne est de 394 oeufs (Waterhouse et al., 1987).

3. Facteurs climatiques de mortalité

Les fortes pluies sont le facteur antagoniste le plus apparent; elles diminuent les populations de jeunes nymphes, peu mobiles et concentrées sur les extrémités exposées des rameaux de l'hôte; simultanément, elles activent la croissance et les rejets du *Leucaena*, dont la capacité de régénération reste élevée après des défoliations sévères.

A l'opposé, un manque d'eau prolongé aggrave les dégâts sur l'hôte, et le dessèchement des rameaux entraîne rapidement une diminution sensible des populations du psylle : l'oeuf n'est pas un stade de résistance, car il prélève des fluides dans les tissus du végétal; les jeunes nymphes ne peuvent se développer sur les feuilles âgées, et leur aptitude à

survivre au dessèchement du substrat végétal est très faible (inférieure à 24 heures en élevage). Les adultes sont beaucoup plus résistants, et leur mobilité leur permet de quitter l'hôte pour rechercher de nouveaux lieux de ponte; l'extension récente de l'aire de l'espèce a démontré cette grande capacité de dispersion.

4. Ennemis naturels du psylle en Nouvelle-Calédonie

a. Pathogènes

Une attaque des populations du psylle (nymphe et adultes) par une Entomophthorale, *Empusa* sp. (F. Kohler dét.), a été observée localement en Juin 1989 : très sévère sur le versant Est de la Chaîne Centrale (col de Koh, vallée de la Crouen, col de Nassirah) où elle attaque adultes et nymphes, peu importante sur la Côte Ouest (Bouloupari : Camp Brun) où seuls des adultes parasités ont été remarqués.

Les *Empusa* sont des entomoparasites stricts qui attaquent principalement les Diptères, mais aussi les Hémiptères, les Lépidoptères et les Coléoptères. Cette mycose épidémique peut être expliquée par l'humidité élevée entretenue par les pluies fortes et fréquentes de l'année 1989 en Nouvelle-Calédonie, et par le grégarisme des populations du psylle qui favorise son extension. Il est possible en outre que les chocs thermiques hivernaux dans la Chaîne soient particulièrement favorables à la fructification du Phycomycète.

Une attaque localisée du psylle par la Moniliale *Hirsutella* sp. (forme conidienne imparfaite de *Cordyceps*) a été observée en Juillet 1989 sur la Côte Ouest (La Foa). Il est remarquable que cette même forme attaque aussi *Olla v-nigrum* en Nouvelle-Calédonie.

b. Prédateurs

Coléoptères Coccinellidae :

Cinq espèces de Coccinellidae ont été récoltées sur *Leucaena* :

- *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant
- *Harmonia arcuata* F. (= *H. octomaculata* F.)
- *Coelophora inaequalis* (F.)
- *Coccinella repanda* Thunberg (= *C. transversalis* F.)
- *Coelophora mulsanti* Montrouzier
- *Micraspis frenata* Erichson

Les 4 premières, pourtant communes en Nouvelle-Calédonie, ne sont pas fréquentes dans ce milieu. *C. montrouzieri* est un prédateur de coccinides qui n'attaque pas le psylle, où ne le consomme qu'occasionnellement. *H. arcuata*, *C. inaequalis*, et *C. repanda* ont été signalées ailleurs comme prédateurs potentiels d'*H. cubana*. On a constaté en Nouvelle-Calédonie qu'elles n'avaient aucun impact sur cet Homoptère, et ne montraient aucune réponse à ses pullulations. En fait, il semble que ces espèces soient présentes dans les milieux ouverts (peuplements peu serrés de plants bas, bordures de parcelles), qui sont mêlés d'adventices (graminées) sur lesquelles elles chassent les aphides.

C. mulsanti et surtout *M. frenata* sont plus fréquemment associées au psylle, et peuvent se trouver dans des milieux plus fermés. Cinq adultes de *Micraspis* ont été élevés pendant 4 semaines sur cette proie; 3 pontes réunissant 19 oeufs ont été observées : 4 larves ont éclos, 2 ont atteint le stade L4 . L'action des ces prédateurs paraît très limitée.

Hémiptères Lygaeidae :

Un Hémiptère Lygaeidae assez fréquemment capturé à Nouville et à Bourail est prédateur du Psylle. Bien que des adultes aient été maintenus en élevage plus d'un mois sur cette seule proie, et qu'on ait observé plusieurs attaques de nymphes, il semble que la prédation de cette espèce sur le psylle soit occasionnelle sur le terrain.

Neuroptères Chrysopidae :

La présence d'adultes et de larves est occasionnelle, et le rôle de ces dernières paraît peu important.

Diptères Syrphidae :

Aucune larve de syrphe n'a été trouvée associée au psylle. La présence assez fréquente des adultes est peut-être liée à celle du miellat.

Hyménoptères Formicoidea :

Les relations du psylle et des nombreuses espèces de fourmis (*Ochetomyrmex*, *Pheidole*, *Camponotus*, *Prenolepis*, etc..) qui fréquentent les *Leucaena* infestés sont complexes. Il est évident que les fourmis éliminent ou dissuadent les prédateurs de psylles. Il semble cependant que les espèces qu'attire le miellat de l'Homoptère soient occasionnellement prédatrices, si notre interprétation du transport de nymphes observé est correct.

Aranéides :

Aucun Aranéide n'est spécifiquement lié au psylle. Parmi les Araneidae, on retrouve en Nouvelle-Calédonie *Cyclosa insulana* Costa, signalée prédatrice du psylle aux Philippines (Barion et al., 1987). *Araneus theisi* Walckenaer est également récolté. On trouve des psylles dans les toiles des grandes *Nephila plumipes* Latreille, des *Cyrtophora moluccensis* Doleschall, et des *Gasteracantha* (en particulier *G. westringi* Keyserling) qui sont cependant peu abondantes dans ce milieu. Sont également présentes des *Metidae* (*Leucoge granulata* Walckenaer, *Leucoge sp.*) et des *Oxyopidae* (*Oxyopes sp.*) (Raven et al., 1989).

III. L'AUXILIAIRE OLLA V-NIGRUM

A. Nomenclature

Olla v-nigrum (Mulsant) (Coléoptères, Coccinellidae)

Harmonia v-nigrum Mulsant, 1866, décrit du Mexique (Oaxaca)

Synonymes: *Coccinella abdominalis* Say, 1824 (non *Coccinella abdominalis* Thunberg, 1794)

Cycloneda sayi Crotch, 1871 (*nomen novum* pour *C. abdominalis* Say)

Cycloneda oculata var. *abdominalis*: Crotch, 1873

Cycloneda abdominalis: Crotch, 1874

Olla abdominalis: Casey, 1899

Olla plagiata Casey, 1899

Olla sobrina Casey, 1899

Olla fenestralis Casey, 1899

Coccinella (*Olla*) *oculata* var. *plagiata*: Leng, 1903

Coccinella (*Olla*) *oculata* var. *sobrina*: Leng, 1903

Coccinella (*Olla*) *oculata* var. *fenestralis*: Leng, 1903

Coccinella (*Olla*) *abdominalis*: Leng, 1903

Olla minuta Casey, 1908

Olla semilunaris Johnson, 1910

Olla abdominalis arizonae Casey, 1924

Olla abdominalis ab. *minuta*: Korschefsky, 1932

Olla abdominalis ab. *plagiata*: Korschefsky, 1932

Olla abdominalis ab. *sobrina*: Korschefsky, 1932

Olla abdominalis ab. *v-nigrum*: Korschefsky, 1932

Olla v-nigrum: Timberlake, 1943

Olla v-nigrum var. *plagiata*: Timberlake, 1943

La nomenclature compliquée des formes nord-américaines de cette espèce polymorphe a été résumée par Gordon (1985).

B. Répartition géographique

L'espèce est répandue dans toute l'Amérique du Nord, du sud-est du Canada à la Floride, de la Colombie Britannique au sud de la Californie et au Mexique; elle est connue aussi d'Amérique du Sud (Argentine, Chili), et il est probable qu'elle est présente dans toute l'Amérique tropicale. Dans le Pacifique, elle a été introduite comme auxiliaire pour la lutte biologique aux Hawaii, où elle est établie, à Guam, et sur Midway; elle est spontanée à Tahiti. On a tenté son introduction en France méridionale (Côte d'Azur), en Israël et en Tchécoslovaquie (Gordon, 1985; Kreiter, 1985).

C. Biologie d'*Olla v-nigrum*

1. Développement pré-imaginal

a. Matériel et méthode

L'étude du développement a été menée en insectarium à Nouméa, en conditions ambiantes et éclairage naturel, entre le 2 et le 19 Décembre 1988. La température et l'humidité relevées au cours de l'étude sont données dans le Tableau III. La durée du jour était de 13 heures 30.

Tableau III : Température et humidité relative ambiantes mesurées en insectarium pendant l'étude du développement pré-imaginal.

	T.Max. (°C.)	T.min. (°C.)	H.Max. (%)	H.min. (%)	T.Moy. (°C.)	H.Moy. (%)
Moyenne	26,8	24,6	81	74	25,7	77
Maximum	28,0	25,5	88	86	26,8	87
minimum	25,0	24,0	70	60	24,5	69

L'élevage est fait indifféremment dans des boîtes en matière plastique grillagées parallélépipédiques (60 x 45 x 15 mm) ou cylindriques (Ø 50 mm x H 20 mm), dont le fond est recouvert de papier filtre.

Après l'éclosion, les larves néonates sont réparties par groupes de 3 à 5 individus par boîte. Lorsque les mues suivantes ne sont pas synchrones, les larves sont séparées pour lever l'ambiguïté sur la durée du stade, et pour réduire le risque de prédation envers les larves plus jeunes ou en mue. A partir du 3ème stade, on ne conserve jamais plus de deux larves dans la même boîte.

Les proies sont apportées quotidiennement en large excès, sur des extrémités jeunes de *Leucaena* infestées. Pour les larves aux 2 premiers stades, une attention particulière a été portée à la qualité de la proie offerte (oeufs ou jeunes nymphes de psylle). Les psylles adultes sont très mobiles et difficilement capturés, même dans les conditions confinées de l'élevage et même par les larves au 4ème stade très actives. Cette mobilité fait d'ailleurs qu'ils sont peu représentés dans les prélèvements faits pour le nourrissage. Les observations ont lieu toutes les 6 heures (1h, 7h, 13h, et 20h).

b. Différents stades

Le développement est classique pour la famille; il comprend 6 stades pré-imaginaux: l'oeuf, 4 stades larvaires notés L1 à L4, et la nymphe.

Oeuf. L'oeuf est oblong (0,8 x 0,4 mm), jaune vif, dressé sur une extrémité, et généralement contigu à un ou plusieurs autres oeufs. Quelques heures avant l'éclosion, il devient gris car la transparence du chorion laisse voir la jeune larve.

Larve. La jeune L1 est gris foncé ou noire; le synchronisme des éclosions d'une même ponte est étroit (moins de 0,5 jour d'écart). Les larves restent fixées au chorion pendant 3 à 12 heures; à la fin de cette période, il est courant qu'elles attaquent les oeufs non éclos, y compris ceux qui contiennent une larve déjà formée. Les larves sont très mobiles et très agressives dès le second stade; en conditions confinées, la prédation sur des larves plus jeunes ou des individus quiescents n'est pas rare.

La forme de la larve est la forme classique chez les *Coccinellini*; dès le stade L2, des taches jaune clair vif sont perceptibles sur la coloration de fond grise, et leur disposition permet de la distinguer des autres espèces de la tribu présentes sur le territoire; les plus remarquables de ces taches dessinent une étoile à 3 branches sur les segments thoraciques 2 et 3 et le segment abdominal 1, et une bande transverse médiane flanquée de 2 taches latérales sur le segment abdominal 4.

Avant chaque mue, l'activité de recherche des larves diminue progressivement; elles se fixent ensuite au substrat par la région anale pendant un laps de temps très variable; leur aspect "boudiné" et leur couleur terne (décollement de la cuticule ancienne) annoncent la mue, qui s'opère par une fissure antéro-dorsale de la cuticule. L'exuvie reste fixée au substrat. La larve au stade L4 fixée, épaissie et fortement arquée, passe par une période pré-nymphe bien individualisée; sa coloration est celle de la L4.

Nymphe. Le passage de la pré-nymphe à la nymphe est très rapide (2-3 minutes) : la fente antéro-dorsale de la cuticule libère complètement une nymphe blanche cylindrique, qui prend son aspect cordiforme par une série de contractions rapides de l'arrière vers l'avant; la coloration définitive de la nymphe (blanc taché de jaune et de noir) est acquise en quelques heures. La nymphe, comme la pré-nymphe, peut effectuer des mouvements de balancement brusques et saccadés quand elle est dérangée : il est probable que ce comportement peut dissuader les prédateurs (y compris les larves d'*Olla*) et certains parasites.

Après l'éclosion imaginale, l'adulte dont seuls la tête et le thorax sont pigmentés reste généralement fixé sur l'exuvie pendant quelques heures (6 au minimum); il est rare qu'il la quitte avant que ses élytres n'aient leur consistance et leur coloration définitive. La souche tahitienne, et ses descendants en Nouvelle-Calédonie, appartiennent à la forme claire de cette espèce polymorphe : les élytres sont gris-jaune, tachés de noir.

c. Durée du cycle de développement

La durée du développement pour chaque stade est donnée dans le Tableau IV. Le stade le plus court est le second, le plus long est le quatrième, même en excluant la période pré-nymphale; les durées de ces stades ont aussi les plus grandes dispersions (évaluées par les variances, non par les extrêmes observés).

Les distributions des durées totales de développement des femelles et des mâles ne sont pas normales, et leurs variances sont inégales; un test de Kolmogorov indique que ces distributions fortement asymétriques diffèrent significativement dans leur ensemble (DN = 0,49) au risque 0.01; ce résultat traduit la plus grande dispersion vers les valeurs supérieures constatée chez les mâles. La différence mesurée sur les moyennes est cependant faible, inférieure au pas de l'observation; un test de Mann-Whitney sur les rangs des 2 groupes conduirait au contraire à accepter l'hypothèse d'égalité (Z = 0,98). On retiendra donc plus simplement que, pour les deux sexes, les médianes sont égales à chaque stade du développement, avec un total de 16,5 jours (fig. 1).

Tableau IV : Durée du développement pré-imaginal d'*Olla v-nigrum* élevée en laboratoire (effectif N = 65).

	Oeuf	L1	L2	L3	L4	Pré- mobile	L4 nymphé total	Nymphe	Total
Minimum	2,50	1,75	1,00	1,50	3,25	0,50	4,00	3,25	15,25
Maximum	2,75	2,75	3,50	3,00	5,50	1,00	6,25	4,00	20,50
Médiane	2,75	2,00	1,50	1,75	4,00	0,75	4,75	3,75	16,50
Moyenne	2,69	2,07	1,62	1,87	4,07	0,73	4,80	3,76	16,80
Ecart-type	0,11	0,27	0,40	0,29	0,52	0,14	0,52	0,15	0,96
<hr/>									
<u>Femelles</u>	(effectif N = 34)								
Médiane	2,75	2,00	1,50	1,75	4,00	0,75	4,75	3,75	16,50
Moyenne	2,70	2,09	1,58	1,84	4,01	0,72	4,73	3,75	16,68
Ecart-type	0,10	0,26	0,42	0,29	0,45	0,13	0,43	0,11	0,92
<u>Mâles</u>	(effectif N = 31)								
Médiane	2,75	2,00	1,50	1,75	4,00	0,75	4,75	3,75	16,50
Moyenne	2,69	2,04	1,66	1,90	4,13	0,74	4,87	3,77	16,92
Ecart-type	0,11	0,27	0,38	0,28	0,59	0,15	0,61	0,18	1,01

2. Taux d'accroissement théorique: table de vie

a. Matériel et méthode

L'élevage a été menée à Nouméa en insectarium, en conditions ambiantes et éclairage naturel, de la mi-Décembre 1988 à la mi-Mars 1989. La température et l'humidité mesurées au cours de l'étude sont résumées dans le Tableau V. La durée du jour était de 13 heures 30 en début d'étude, de 12 heures en fin d'étude.

Tableau V : Température et humidité relative ambiantes mesurées en insectarium pendant l'établissement de la table de vie.

	T.Max. (°C.)	T.min. (°C.)	H.Max. (%)	H.min. (%)	T.Moy. (°C.)	H.Moy. (%)
Moyenne	26,6	25,0	83	78	25,8	81
Maximum	29,0	27,0	90	90	28,0	90
minimum	25,0	23,5	73	68	24,5	72

Les 29 femelles constituant la cohorte, et les mâles qui leur sont accouplés, proviennent de l'étude de développement précédente. Les couples sont formés 24 ou 48 heures après l'émergence des adultes. Ils sont élevés dans des boîtes de matière plastique parallélépipédiques grillagées (90 x 60 x 20 mm), dont le fond est tapissé de papier filtre. Les proies (essentiellement oeufs, larves et nymphes) sont apportées chaque jour en large excès sur de jeunes pousses de *Leucaena*, et quelques pinules âgées ont été ajoutées après que l'on ait observé que ce substrat végétal était recherché pour la ponte.

Un essai en début d'élevage a utilisé des cages cylindriques grillagées en matière plastique (h16 x Ø9.5 cm), qui permettent de conserver une branchette entière de *Leucaena* comme substrat et assurent un volume de confinement très supérieur. Aucune différence appréciable dans l'oviposition ne justifiant les contraintes que cette technique impose pour la recherche des oeufs, elle a été vite abandonnée.

Afin de diminuer le risque de prédation sur les oeufs dans les conditions de confinement de l'élevage, le mâle est retiré après une dizaine de jours. Des réaccouplements ont été faits quand une diminution du taux d'éclosion a été constatée, parallèlement à l'infléchissement de la courbe de ponte. Mais aucune différence dans l'oviposition ou le taux d'éclosion n'a été observée après ces réaccouplements tardifs.

Tableau VI : Eclosion des oeufs d'*Olla v-nigrum* au laboratoire

Essai 1 Avril 1988	Température moyenne (°C.):		24,5 (23,5 / 25,5)							Total
	Hygrométrie moyenne (%):		68 (60 / 75)							
Nbr. oeufs	5	9	18	21	21	24	32	36	39	205
L1 écloses	4	6	13	7	13	22	26	28	35	154
% éclosion	80	66,7	72,2	33,3	61,9	91,7	81,3	77,8	89,7	75,1

Essai 2 Décembre 1988	Température moyenne (°C.):		25,8 (24 / 27,5)							Total
	Hygrométrie moyenne (%):		80 (60 / 86)							
Nbr. oeufs	3	8	10	18	22	24	26	38	42	
L1 écloses	3	6	6	15	16	15	26	19	37	
% éclosion	100	75	60	83,3	72,7	62,5	100	50	88,1	
Nbr. oeufs	1	2	3	3	3	4	4	5	6	
L1 écloses	0	2	2	3	3	3	4	1	1	
% éclosion	0	100	66,7	100	100	75	100	20	16,7	
Nbr. oeufs	6	8	8	8	9	10	12	12	12	
L1 écloses	6	5	6	7	8	9	9	10	10	
% éclosion	100	62,5	75	87,5	88,9	90	75	83,3	83,3	
Nbr. oeufs	17	17	28							369
L1 écloses	14	17	21							284
% éclosion	82,4	100	75							77,0

Essai 3 Mars 1989	Température moyenne (°C.):		25,2 (24 / 26,5)							Total
	Hygrométrie moyenne (%):		80,3 (75 / 86)							
Nbr. oeufs	4	5	6	10	12	13	14	16	17	
L1 écloses	4	4	2	10	9	8	13	16	16	
% éclosion	100	80	33,3	100	75	61,5	92,9	100		
Nbr. oeufs	21	24	24	28	31	34	43			302
L1 écloses	18	20	21	26	0	30	32			229
% éclosion	85,7	83,3	87,5	92,9	0	88,2	74,4			75,8

b. Taux d'éclosion

- Ponte des femelles sauvages.

Le taux d'éclosion a été mesuré au laboratoire sur les pontes de femelles d'âge inconnu capturées au champ, au cours de 4 essais en conditions ambiantes, en Avril et Décembre 1988 et en Mars 1989 (Tableau VI).

Entre 23,5 °C. et 27,5 °C., le taux d'éclosion par ponte varie de 0 à 100, mais le taux moyen d'éclosion de chaque essai est stable (0,71 à 0,81). Un test de Kruskal-Wallis indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les taux moyens mesurés au cours de ces 3 essais ($H_c = 1,33$, niveau de signification $\alpha = 0,51$). Le taux moyen d'éclosion, établi sur un effectif total de 876 oeufs, est de 0,76.

Ces valeurs sont inférieures à celles obtenues par Kreiter (1985) : 0,83 à 0,98 à 25°, 70-80% d'humidité relative et 12 heures d'éclaircissement (effectif supérieur à 4500 oeufs).

- Ponte des femelles de la cohorte étudiée.

Une diminution sensible du taux d'éclosion a été observée au cours de l'étude : après 1 mois de vie adulte, il est de 0,67 (mesuré sur un effectif 159 oeufs); il tombe à 0,19 à la fin du second mois (effectif 176 oeufs), et il n'est plus que de 0,05 en fin de ponte (effectif 67 oeufs).

c. Survie larvaire et taux sexuel

Ces paramètres ont été mesurés pendant l'étude du développement. Dans les conditions de l'élevage, la mortalité observée est faible, et intéresse principalement le premier stade. De la L1 à l'adulte, le taux de survie est de 0,85. Le taux sexuel (rapport du nombre de femelles sur le nombre de femelles et de mâles) est de 0,52.

d. Longévité et fécondité des femelles

Les résultats sont résumés dans le Tableau VII.

Il existe une liaison positive d'intensité moyenne, significative au risque 0,01, entre la ponte totale et la durée de vie des femelles (coefficient de corrélation $r = + 0,66$; $t = 4,517$, avec 28 degrés de liberté). Mais la longévité explique seulement 43% de la variabilité de la ponte ($R^2 = 0,43$) (fig. 2).

La table de vie et de fécondité de la cohorte des 29 femelles réunit 2 paramètres: l'âge x depuis la ponte de l'oeuf, exprimé en jours, et la probabilité l_x d'être en vie à l'âge x ; on y joint 2 expressions de la fécondité: m_x , moyenne du nombre d'oeufs pondus entre l'âge $x-1$ et l'âge x et qui donneront des femelles; et le produit $l_x.m_x$. La table non corrigée (Tableau VIII - fig. 3) est établie pour un taux d'éclosion de 0,76 et pour un taux de survie après l'oeuf de 0,85. La table corrigée (Tableau IX - fig. 4) utilise un taux d'éclosion de 0,67 jusqu'au jour 62, de 0,19 du jour 63 au jour 90, et de 0,05 ensuite; le taux de survie après l'oeuf reste fixé à 0,85.

Tableau VII : Fécondité et longévité des femelles d'*Olla v-nigrum*
(effectif : n = 29).

Ponte totale (oeufs)	Longévité adulte (jours)	Ponte journalière (oeufs/femelle/jour)
Médiane : 598	Médiane : 65	Médiane : 10
Moyenne : 592	Moyenne : 60,4	Moyenne : 10
Maximum : 1498	Maximum : 92	Maximum : 17 (absolu 59)
Minimum : 0	Minimum : 6	Minimum : 0 (absolu 0)

Paramètres tirés de la table de vie			
Non corrigée (taux d'éclosion = 0,76)		Corrigée (taux d'éclosion = 0,67/0,19/0,05)	
$r_m = 0,165$	$r_c = 0,133$	$r_m = 0,160$	$r_c = 0,126$
$R_0 = 201,4$	$R_{(40)} = 101,6$	$R_0 = 153,9$	$R_{(40)} = 76,2$
$T = 32,2 \text{ j.}$	$T_c = 40 \text{ j.}$	$T = 31,4 \text{ j.}$	$T_c = 40 \text{ j.}$
$\text{Lambda} = 1,179$		$\text{Lambda} = 1,174$	

Plusieurs indices numériques ont été proposés pour quantifier le potentiel de multiplication d'une espèce dans des conditions d'environnement définies, lorsque sa population a atteint une distribution d'âge stable (Birch, 1948; Andrewartha & Birch, 1954) :

- la multiplication par génération ("net reproductive rate")

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x$$

- le taux intrinsèque d'accroissement r_m ("innate capacity for increase", équivalent à l'"intrinsic rate of increase" de Lotka), qui est solution de l'équation

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

- la durée moyenne d'une génération ("mean length of a generation")

$$T = \frac{\text{Log } R_0}{r_m}$$

- le taux de multiplication par femelle et par jour ("finite rate of increase per day")

$$\text{Lambda} = e^{r_m}$$

Dans le premier cas (table non corrigée), la population est multipliée 201,4 fois au cours d'une génération de 32,2 jours; dans le second (table corrigée), elle est multipliée 153,9 fois au cours d'une génération de 31,4 jours.

L'intérêt de ces indices, et tout particulièrement du taux intrinsèque d'accroissement, est d'intégrer l'ensemble des paramètres biologiques généralement mesurés : durée du cycle de développement, survie pré-imaginale, taux sexuel, longévité des femelles et fécondité. La contribution de chaque paramètre à l'accroissement d'une population en un temps donné est en effet peu évidente.

Laughlin (1965) a toutefois souligné la signification biologique complexe de ces indices, et proposé le calcul plus simple d'une capacité d'accroissement ("capacity for increase") :

$$r_c = \frac{\text{Log } R_0}{T_c}$$

où T_c est l'âge des femelles de la cohorte au moment où 50 % des oeufs qui donneront des femelles sont pondus. La valeur calculée de la capacité d'accroissement est toujours nettement inférieure à celle du taux intrinsèque d'accroissement (Tableau VII) et ne peut lui être substituée dans le cas d'une distribution d'âge stable. Laughlin estime qu'elle est un paramètre intéressant pour caractériser le développement des 3 premières générations colonisant un nouvel espace, ou comme une approximation précédant le calcul du r_m .

L'étude très complète menée par Kreiter (1985) sur *O. v-nigrum* évalue l'accroissement de la population par un calcul semblable à celui de Laughlin, mais définit la durée d'une génération comme la somme des durées moyennes du développement pré-imaginal et de la période de pré-oviposition : les taux calculés ("capacité intrinsèque de multiplication") sont donc fortement majorés relativement au r_m et au r_c , et ne peuvent leur être comparés.

Les moyens de calcul actuels diminuent un peu l'intérêt de ces indices par rapport aux paramètres démographiques classiques, dont l'obtention par interpolations successives était autrefois laborieuse.

Tableau VIII : Table de vie et de fécondité d'*Olla vnigrum*
dans les conditions de l'essai (non corrigée).

Jour x	N.Oeufs	N.Fem.	l_x	m_x	$l_x.m_x$	$l_x.m_x.e^{-r_m.x}$	$r_m =$,1647
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18	0	29	1	0	0	0	
19	0	29	1	0	0	0	
20	0	29	1	0	0	0	
21	25	29	1	,2931	,2931	,0092	
22	181	29	1	2,1221	2,1221	,0566	
23	387	29	1	4,5372	4,5372	,1027	
24	783	28	,97	9,5079	9,1800	,1763	
25	627	28	,97	7,6136	7,3510	,1197	
26	651	28	,97	7,9050	7,6324	,1054	
27	688	28	,97	8,3543	8,0662	,0945	
28	484	28	,97	5,8771	5,6745	,0564	
29	557	28	,97	6,7636	6,5303	,0550	
30	476	28	,97	5,7800	5,5807	,0399	
31	551	28	,97	6,6907	6,4600	,0392	
32	479	27	,93	6,0319	5,6159	,0289	
33	401	27	,93	5,0496	4,7014	,0205	
34	420	27	,93	5,2889	4,9241	,0182	
35	351	27	,93	4,4200	4,1152	,0129	
36	302	27	,93	3,8030	3,5407	,0094	
37	333	27	,93	4,1933	3,9041	,0088	
38	329	27	,93	4,1430	3,8572	,0074	
39	295	27	,93	3,7148	3,4586	,0056	
40	346	27	,93	4,3570	4,0566	,0056	
41	337	27	,93	4,2437	3,9510	,0046	
42	379	27	,93	4,7726	4,4434	,0044	
43	326	27	,93	4,1052	3,8221	,0032	
44	319	27	,93	4,0170	3,7400	,0027	
45	390	27	,93	4,9111	4,5724	,0028	
46	366	27	,93	4,6089	4,2910	,0022	
47	381	26	,90	4,9823	4,4669	,0019	
48	257	25	,86	3,4952	3,0131	,0011	
49	299	25	,86	4,0664	3,5055	,0011	
50	217	24	,83	3,0742	2,5441	,0007	
51	225	24	,83	3,1875	2,6379	,0006	
52	246	24	,83	3,4850	2,8841	,0006	
53	206	24	,83	2,9183	2,4152	,0004	
54	261	24	,83	3,6975	3,0600	,0004	

55	163	24	,83	2,3092	1,9110	,0002
56	151	22	,76	2,3336	1,7703	,0002
57	159	22	,76	2,4573	1,8641	,0002
58	153	22	,76	2,3645	1,7938	,0001
59	170	21	,72	2,7524	1,9931	,0001
60	168	20	,69	2,8560	1,9697	,0001
61	192	20	,69	3,2640	2,2510	,0001
62	117	20	,69	1,9890	1,3717	,0001
63	128	20	,69	2,1760	1,5007	,0000
64	171	20	,69	2,9070	2,0048	,0001
65	160	20	,69	2,7200	1,8759	,0000
66	121	20	,69	2,0570	1,4186	,0000
67	94	19	,66	1,6821	1,1021	,0000
68	101	19	,66	1,8074	1,1841	,0000
69	105	19	,66	1,8789	1,2310	,0000
70	117	19	,66	2,0937	1,3717	,0000
71	74	19	,66	1,3242	,8676	,0000
72	111	19	,66	1,9863	1,3014	,0000
73	111	19	,66	1,9863	1,3014	,0000
74	98	19	,66	1,7537	1,1490	,0000
75	169	19	,66	3,0242	1,9814	,0000
76	53	18	,62	1,0011	,6214	,0000
77	134	18	,62	2,5311	1,5710	,0000
78	75	18	,62	1,4167	,8793	,0000
79	119	17	,59	2,3800	1,3952	,0000
80	38	17	,59	,7600	,4455	,0000
81	107	17	,59	2,1400	1,2545	,0000
82	79	15	,52	1,7907	,9262	,0000
83	35	13	,45	,9154	,4103	,0000
84	83	13	,45	2,1708	,9731	,0000
85	53	12	,41	1,5017	,6214	,0000
86	49	12	,41	1,3883	,5745	,0000
87	63	11	,38	1,9473	,7386	,0000
88	77	11	,38	2,3800	,9028	,0000
89	44	11	,38	1,3600	,5159	,0000
90	79	11	,38	2,4418	,9262	,0000
91	33	10	,34	1,1220	,3869	,0000
92	37	10	,34	1,2580	,4338	,0000
93	16	9	,31	,6044	,1876	,0000
94	37	9	,31	1,3978	,4338	,0000
95	57	9	,31	2,1533	,6683	,0000
96	17	9	,31	,6422	,1993	,0000
97	18	9	,31	,6800	,2110	,0000
98	50	9	,31	1,8889	,5862	,0000
99	18	8	,28	,7650	,2110	,0000
100	30	7	,24	1,4571	,3517	,0000
101	14	7	,24	,6800	,1641	,0000
102	15	7	,24	,7286	,1759	,0000
103	41	4	,14	3,4850	,4807	,0000
104	0	3	,10	0	0	0
105	0	3	,10	0	0	0
106	0	2	,07	0	0	0
107	0	1	,03	0	0	0
108	0	1	,03	0	0	0
109	0	1	,03	0	0	0

T.oeufs= 17179

R₀ = 201,41

1,0002

Tableau IX : Table de vie et de fécondité d'*Olla v-nigrum*
dans les conditions de l'essai (corrigée).

Jour x	N.Oeufs	N.Fem.	l_x	m_x	$l_x \cdot m_x$	$l_x \cdot m_x \cdot e^{-r_m \cdot x}$	$r_m =$,1601
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18	0	29	1	0	0	0	
19	0	29	1	0	0	0	
20	0	29	1	0	0	0	
21	25	29	1	,2586	,2586	,0090	
22	181	29	1	1,8724	1,8724	,0553	
23	387	29	1	4,0034	4,0034	,1007	
24	783	28	,97	8,3893	8,1000	,1737	
25	627	28	,97	6,7179	6,4862	,1185	
26	651	28	,97	6,9750	6,7345	,1048	
27	688	28	,97	7,3714	7,1172	,0944	
28	484	28	,97	5,1857	5,0069	,0566	
29	557	28	,97	5,9679	5,7621	,0555	
30	476	28	,97	5,1000	4,9241	,0404	
31	551	28	,97	5,9036	5,7000	,0398	
32	479	27	,93	5,3222	4,9552	,0295	
33	401	27	,93	4,4556	4,1483	,0211	
34	420	27	,93	4,6667	4,3448	,0188	
35	351	27	,93	3,9000	3,6310	,0134	
36	302	27	,93	3,3556	3,1241	,0098	
37	333	27	,93	3,7000	3,4448	,0092	
38	329	27	,93	3,6556	3,4034	,0078	
39	295	27	,93	3,2778	3,0517	,0059	
40	346	27	,93	3,8444	3,5793	,0059	
41	337	27	,93	3,7444	3,4862	,0049	
42	379	27	,93	4,2111	3,9207	,0047	
43	326	27	,93	3,6222	3,3724	,0035	
44	319	27	,93	3,5444	3,3000	,0029	
45	390	27	,93	4,3333	4,0345	,0030	
46	366	27	,93	4,0667	3,7862	,0024	
47	381	26	,90	4,3962	3,9414	,0021	
48	257	25	,86	3,0840	2,6586	,0012	
49	299	25	,86	3,5880	3,0931	,0012	
50	217	24	,83	2,7125	2,2448	,0007	
51	225	24	,83	2,8125	2,3276	,0007	
52	246	24	,83	3,0750	2,5448	,0006	
53	206	24	,83	2,5750	2,1310	,0004	
54	261	24	,83	3,2625	2,7000	,0005	

55	163	24	,83	2,0375	1,6862	,0003
56	151	22	,76	2,0591	1,5621	,0002
57	159	22	,76	2,1682	1,6448	,0002
58	153	22	,76	2,0864	1,5828	,0001
59	170	21	,72	2,4286	1,7586	,0001
60	168	20	,69	2,5200	1,7379	,0001
61	192	20	,69	2,8800	1,9862	,0001
62	117	20	,69	1,7550	1,2103	,0001
63	128	20	,69	,5120	,3531	,0000
64	171	20	,69	,6840	,4717	,0000
65	160	20	,69	,6400	,4414	,0000
66	121	20	,69	,4840	,3338	,0000
67	94	19	,66	,3958	,2593	,0000
68	101	19	,66	,4253	,2786	,0000
69	105	19	,66	,4421	,2897	,0000
70	117	19	,66	,4926	,3228	,0000
71	74	19	,66	,3116	,2041	,0000
72	111	19	,66	,4674	,3062	,0000
73	111	19	,66	,4674	,3062	,0000
74	98	19	,66	,4126	,2703	,0000
75	169	19	,66	,7116	,4662	,0000
76	53	18	,62	,2356	,1462	,0000
77	134	18	,62	,5956	,3697	,0000
78	75	18	,62	,3333	,2069	,0000
79	119	17	,59	,5600	,3283	,0000
80	38	17	,59	,1788	,1048	,0000
81	107	17	,59	,5035	,2952	,0000
82	79	15	,52	,4213	,2179	,0000
83	35	13	,45	,2154	,0966	,0000
84	83	13	,45	,5108	,2290	,0000
85	53	12	,41	,3533	,1462	,0000
86	49	12	,41	,3267	,1352	,0000
87	63	11	,38	,4582	,1738	,0000
88	77	11	,38	,5600	,2124	,0000
89	44	11	,38	,3200	,1214	,0000
90	79	11	,38	,5745	,2179	,0000
91	33	10	,34	,0660	,0228	,0000
92	37	10	,34	,0740	,0255	,0000
93	16	9	,31	,0356	,0110	,0000
94	37	9	,31	,0822	,0255	,0000
95	57	9	,31	,1267	,0393	,0000
96	17	9	,31	,0378	,0117	,0000
97	18	9	,31	,0400	,0124	,0000
98	50	9	,31	,1111	,0345	,0000
99	18	8	,28	,0450	,0124	,0000
100	30	7	,24	,0857	,0207	,0000
101	14	7	,24	,0400	,0097	,0000
102	15	7	,24	,0429	,0103	,0000
103	41	4	,14	,2050	,0283	,0000
104	0	3	,10	0	0	0
105	0	3	,10	0	0	0
106	0	2	,07	0	0	0
107	0	1	,03	0	0	0
108	0	1	,03	0	0	0
109	0	1	,03	0	0	0

T.oeufs= 17179

R₀ = 153,93

1,0003

D. Ecologie d'*Olla v-nigrum*

1. Biotopes

Olla v-nigrum est connue comme une espèce eurytope, susceptible de coloniser diverses strates de la végétation : souvent arboricole (noisetier, pécanier, acacia, cocotier, chêne, hêtre, rosacées fruitières, citrus), elle se rencontre aussi en luzernière, champs de céréales et de coton, et sur ornamentales (Kreiter & al., 1984; Kreiter, 1985).

En Nouvelle-Calédonie, *O. v-nigrum* n'a jusqu'à présent été recapturée que sur *Leucaena*.

2. Alimentation

a. Proies recensées

Depuis son introduction en Nouvelle-Calédonie, *O. v-nigrum* n'a été recapturé qu'en association avec le psylle du *Leucaena*. Les espèces du genre *Olla** sont cependant des prédateurs polyphages d'aphides, de psyllides, de coccides, d'aleurodes et même d'acariens (Gordon, 1985). Tous ces groupes sont attaqués par notre auxiliaire (Hodek, 1973; Gordon, 1985; Kreiter, 1985; Iperti & al., 1986). Mais la valeur de cette alimentation, que l'on mesure par l'augmentation pondérale quotidienne des larves, est très inégale.

Les souches introduites dans le midi de la France ont été élevées avec succès sur le psylle *Psylla uncatoides* Ferris & Klyver, les aphides *Rhodobium porosum* (Sand.), *Aphis ruborum* (Börner), *Acyrtosiphon pisum* (Harris), *Myzus persicae* (Sulz.). En se fondant sur l'activité de ponte, Kreiter (1985) a remarqué que *P. uncatoides* constitue une meilleure alimentation que *A. pisum*. Le développement est plus lent et le taux de survie larvaire plus faible lorsque la proie offerte est l'aleurode *Trialeurodes vaporariorum* Westwood, ou l'aphide *Melanaphis donacis* (Pass); la toxicité d'*Aphis fabae* Scopoli, *Aphis nerii* (B. de Fonsc.), *Hyalopterus pruni* (Geof.) et *Megoura viciae* Bckt., se traduit par une mortalité larvaire de 100% (Kreiter, 1985). *O. v-nigrum* a pu être élevée sur un milieu artificiel de composition complexe (Bashir, 1973, cité par Kreiter, 1985).

A Tahiti, territoire d'origine de la souche introduite, *O. v-nigrum* attaque les aleurodes des agrumes *Aleuroplatus samoanus* Laing et *Aleurothrixus floccosus* Maskell, et le psylle du "Purau" (*Hibiscus tiliaceus* L., Malvacées) *Mesohomotoma hibisci* (Froggatt) (C. Hammes, communication personnelle 1986).

*le genre est peut-être monospécifique, mais la question n'est pas tranchée

b. Prise alimentaire

Les larves néonates prennent fréquemment leur premier repas aux dépens des oeufs d'*Olla* non encore éclos, embryonnés ou non : elles n'en absorbent que les fluides. Ces larves recherchent les oeufs de psylle, mais en fin de stade peuvent déjà agresser les jeunes nymphes. Le cannibalisme sur les oeufs stériles ou de développement tardif favorise la survie des individus, très vulnérables à ce stade.

La prise alimentaire sans mastication, ou avec une mastication partielle de la proie, est souvent observée chez des larves au premier et même au second stade, tandis que les larves plus âgées et les adultes peuvent mastiquer et ingérer la totalité des proies de petite taille; cependant, l'absorption des fluides seuls est la règle en cas de prédation sur une autre larve ou une nymphe d'*Olla*, et il semble en être ainsi avant le stade L4 pour les proies les plus volumineuses et les mieux sclérotinisées.

La voracité est forte, mais elle n'a pu être quantifiée dans le cadre de l'étude. Selon les observations antérieures résumées et complétées par Kreiter (1985), les femelles peuvent consommer journalièrement 30 à 50 aphides adultes de taille moyenne, et les consommations estimées au cours du développement sont de 6 à 13 aphides au stade L1, 14 à 21 au stade L2, 32 à 43 au stade L3 et 176 à 222 au stade L4.

3. Accouplement et ponte

Les accouplements semblent ne pas se faire dans les 2 jours suivant l'éclosion imaginale; la posture d'accouplement est classique dans la famille (face ventrale du mâle contre face dorsale de la femelle); sa durée va de quelques minutes à quelques dizaines de minutes.

Les oeufs sont déposés jointifs et dressés sur une extrémité, par un mouvement de balayage lent de l'abdomen de la femelle qui avance peu à peu en constituant, ligne par ligne, une plaque qui peut compter jusqu'à 38 oeufs. La ponte maximum journalière observée est de 59 oeufs; 62% des femelles étudiées ont pondu plus de 500 oeufs, 31% entre 200 et 500 oeufs, et 7% moins de 200 oeufs; ces résultats sont très différents de ceux de Kreiter (1985) : 4%, 8%, 64%; ces divergences peuvent s'interpréter comme traduisant la forte hétérogénéité génétique de l'espèce, ou la sensibilité de sa réponse à des environnements écologiques et trophiques différents.

La baisse de la fertilité observée avec l'âge s'accompagne le plus souvent d'un comportement de ponte désordonné, les oeufs stériles étant pondus isolés ou en groupes très lâches.

Il semble que les oeufs, fertiles ou non, ne soient que rarement pondus sur les très jeunes folioles où sont concentrées les proies, mais soient de préférence déposés sur un substrat non envahi par le psylle : sur les pinnules vertes voisines, dans la nature comme en élevage, où sur les parois, le couvercle, ou le papier-filtre qui tapisse le fond de la boîte d'élevage. On peut interpréter ce comportement comme dénotant une bonne adaptation au complexe psylle-*Leucaena*, les extrémités des jeunes rameaux étant très vite défoliées par le ravageur. Il n'a pas été possible de préciser le stimulus qui induit ce comportement (couleur ou texture du substrat, absence de miellat, combinaison de tropismes).

Cependant l'oviposition reste étroitement dépendante de la prise alimentaire, et la raréfaction des proies se traduit par une chute sensible du nombre d'oeufs dès le premier jour de jeûne relatif.

Les conditions dans lesquelles les couples ont été formés puis séparés, et les observations sur la baisse du taux d'éclosion, ont été exposées au § C.2a. Les limites de l'expérience ne permettent cependant pas de conclure à l'intérêt de fécondations multiples pour une oviposition fertile maximum, car les réaccouplements ont été tardifs, ce qui oblige à prendre en considération l'influence de l'âge déjà avancé des femelles.

4. Facteurs de mortalité

a. Facteurs climatiques de mortalité

L'étude de Kreiter (1985) a montré que l'optimum thermique de développement est voisin de 25 °C. L'espèce se développe bien entre 17 °C. et 30 °C., le zéro de développement se situant vers 14 °C. Les basses températures (inférieures à 12 °C.) semblent affecter surtout le taux d'éclosion et le taux de survie des larves aux 2 premiers stades. En Nouvelle-Calédonie, ces minima n'existent que temporairement, en saison fraîche pendant la nuit dans la Chaîne Centrale. Il n'est cependant pas exclu que la souche tahitienne soit plus sensible au froid que la souche introduite en France.

Les fortes précipitations (pluies cycloniques) ont un effet dépressif indirect sur les populations d'Olla, par la forte diminution de populations larvaires de la proie. À l'opposé, une hygrométrie relative inférieure à 50% augmente significativement la mortalité larvaire d'Olla quand la température égale ou dépasse 30 °C. (Kreiter, 1985), mais de telles conditions sont exceptionnelles en Nouvelle-Calédonie, compte tenu de l'influence océanique; on peut cependant les rencontrer en période de sécheresse prolongée dans les plaines occidentales intérieures de la région Gomen-Ouaco, ou le bassin de Ouayaguette (J. Danloux, communication personnelle, 1989).

Les vents violents de Sud-Est, fréquents dans le sud de la Nouvelle-Calédonie, semblent ne pas affecter l'espèce dont les larves sont particulièrement agiles et les adultes assez bons voiliers; il est même possible qu'ils aient favorisé sa très rapide extension naturelle depuis les aires des premiers lâchers, situées dans le sud du Territoire.

b. Cannibalisme

Le cannibalisme est modéré chez les adultes sauf dans des conditions confinées avec surpopulation où la prédation sur les oeufs est alors assez fréquente. Il n'est pas rare chez les larves, au premier stade, envers des oeufs embryonnés non éclos, mais il est peu fréquent entre les L1. Il s'exerce plus souvent aux stades L3 et L4, en conditions confinées, aux dépens des larves plus jeunes ou des stades non mobiles (pré-nymphé et nymphé). La grande dispersion des larves observée sur le terrain atténue certainement beaucoup les conséquences de ce comportement.

Il semble discutable de rattacher au cannibalisme la prédation aux dépens des oeufs stériles, qui est communément observée même chez les femelles isolées. La destruction des oeufs n'est pas exceptionnelle dans la famille. Mais ce phénomène ne paraît pas avoir été systématiquement étudié en fonction de la fertilité des pontes, et sa signification n'est pas connue.

Tableau X : Eclosion imaginale et parasitisme d'*Olla v-nigrum* observés dans 3 localités en Nouvelle-Calédonie.

LOCALITE ET DATE	NYPHES				EXUVIES SAINES	EXUVIES AVEC TRACES DE PARASITES		
	Eclosion Olla	Mortalité due à : Phoride	Hyméno.	Autre		Mortalité due à : Phoride Hyméno. Autre		
Nouméa NV1 20-03-89	9	14	0	0	5	15	0	3
Nouméa NV5 23-03-89	4	2	3	12	12	9	0	9
Nouméa NV6 23-03-89	6	0	1	2	6	16	0	1
Nouméa NV7 24-03-89	0	0	5	0	1	1	0	0
Païta TR2 21-03-89	6	3	0	1	3	0	0	0
Païta TR8 29-03-89	7	4	0	0	39	3	0	2
Ouaco OCB 03-05-89	6	23	0	0	0	0	0	0
Total nymphes :	108			Adultes d' <i>Olla</i> éclos :			38	
Total nymphes + exuvies :	233			Exuvies saines observées :			66	
Nymphes mortes cause Phoride :	46			Nymphes mortes cause Hyménop. :			9	
Exuvies avec traces Phorides :	44			Exuvies avec traces Hyménop. :			0	

TAUX DE PARASITISME	Mesuré sur nymphes				Mesuré sur nymphes + exuvies			
	Nouméa	Païta	Ouaco	Global	Nouméa	Païta	Ouaco	Global
par Phoride	0,26	0,33	0,79	0,43	0,42	0,15	0,79	0,39
par Hyménoptère	0,16	0	0	0,08	0,07	0	0	0,04
TAUX D'ECLOSION IMAGINALE D'OLLA	0,33	0,62	0,21	0,35	0,32	0,81	0,21	0,45

c. Ennemis naturels

i. Pathogènes

En Nouvelle-Calédonie, *O. v-nigrum* est attaqué par 3 entomopathogènes (F. Kohler dét.) :

- l'Hypocréale *Cordyceps* sp., observée sur plusieurs adultes sur la Côte Ouest (Païta en Mai, Pouembout et Ouaco en Juin) et sur la Côte Est (Canala, en Juin 1989); la forme conidienne imparfaite de ce *Cordyceps* (*Hirsutella* sp., Moniliale) a été identifiée sur la Côte Ouest (Bouloupari, Camp Brun) en Juin 1989; cette même forme attaque aussi *H. cubana*; un *Cordyceps* différent a été par ailleurs observé sur la guêpe *Polistes olivaceus* (DeGeer) (Chazeau, non publié).

- la Moniliale *Fusarium* sp., observée sur une nymphe (..);

- la Moniliale *Beauveria bassiana*, observée sur une larve au stade L3 (Pouembout, Juin 1989).

Il ne semble pas que des mycoses à *Cordyceps* ou à *Fusarium* aient auparavant été signalées sur *O. v-nigrum*. Par contre, *B. bassiana* est un agent de mortalité important dans les populations hivernantes de cette espèce en Amérique du Nord (Tedders, cité par Kreiter, 1985) et dans le midi de la France (Iperti et al., 1986). *B. bassiana* attaque aussi le scolyte du grain de café *Hypothenemus hampei* (Ferr.) en Nouvelle-Calédonie (L.O. Brun, communication personnelle, 1989).

ii. Parasites

Hyménoptères :

Aux Hawaii, l'espèce est parasitée par les Hyménoptères *Perilitus coccinellae* Schrank (*Braconidae*, *Euphorinae*) (Timberlake, 1918, cité par Hodek, 1973) et par *Homalotylus* sp. (*Encyrtidae*) (Nakahara et al., 1987). Le parasite le plus important semble être l'*Homalotylus*; son action, mais aussi la moindre protection des pontes d'*Olla*, est évoquée pour expliquer la prépondérance du *Curinus* sur le terrain.

Kreiter (1985) a tenté au laboratoire de faire parasiter des adultes d'*O. v-nigrum* par *P. coccinellae*, mais aucune larve de l'Hyménoptère n'est parvenue au stade nymphal. Dans les mêmes conditions, aucun parasitisme des larves et des pré-nymphes d'*Olla* par *Homalotylus flaminus* Dalm. n'a été observé, mais le taux de mortalité des nymphes parasitées par l'*Eulophidae* *Tetrastichus coccinellae* Kurd. a atteint 22% (4% seulement des nymphes permettant à l'Hyménoptère d'achever son développement).

En Nouvelle-Calédonie, *O. v-nigrum* est faiblement parasitée par un micro-hyménoptère *Encyrtidae* non identifié (Tableau X). On n'a pas pu observer l'attaque de l'hôte par le parasite; le développement de l'Hyménoptère dans la nymphe dure plus de 6 jours à 24,5 °C. (27 observations). Une nymphe héberge 2 à 6 parasites (8 observations); sa couleur est sombre du fait de celle de l'Hyménoptère en fin de développe-

ment (bleu métallique). La sortie des adultes se fait par 1 ou 2 orifices circulaires nettement découpés dans la cuticule de la nymphe d'Olla.

Ce parasite n'a été trouvé que dans une localité (presqu'île de Nouméa, Nouville), et le taux de parasitisme local est inférieur à 0,16 (Tableau X). L'absence d'une identification précise ne permet pas de conclure quant aux raisons de cette discrétion (parasite d'introduction récente et encore localisé, mauvaise adaptation d'un parasite indigène à un hôte nouvellement introduit, conditions écologiques défavorables en 1989 ?).

Diptères :

Le plus important parasite d'Olla observé en Nouvelle-Calédonie est un Diptère Phoridae dont le genre et l'espèce sont encore indéterminés en Juillet 1989 (Tableau X). Aucune Phoride n'a été signalée à ce jour sur cet hôte, mais une ou plusieurs espèces du genre *Phalacrotophora* (*P. fasciata* Fall, *P. berolinensis* Schmitz, ou une espèce proche) parasitent faiblement *Coccinella septempunctata* L., *Adonia variegata* (Goeze) et *Semiadalia undecimnotata* (Schneider) dans le midi de la France (Iperti, 1964).

La Phoride pond ses oeufs sur la pré-nymphe ou sur la très jeune nymphe d'Olla. L'attaque est rapide et les oeufs translucides, cylindriques, longs et étroits, sont collés sur les téguments de l'hôte, principalement sur les côtés ou la face ventrale. A une température moyenne de 23,6 °C., l'éclosion se fait dans les 24 heures et la pénétration dans l'hôte est immédiate. Le développement de la larve est très rapide (2 à 3 jours : 9 observations, sur 2 nymphes parasitées). La larve mature abandonne son hôte par un large orifice dans la face ventrale, pour se nymphoser au sol dans les 18 heures qui suivent sa sortie. Le développement de la puppe est beaucoup plus long (16 à 19 jours, moyenne 17,4 jours : 98 observations).

La durée totale du développement, de l'oeuf à l'adulte, est donc de 21 à 22 jours à 23,6 °C. (max. 25,5 ° - min. 21,5 °). Ces chiffres sont comparables à ceux obtenus par Iperti (1964) pour *P. fasciata* : 25 jours en Juin dans le Midi de la France avec *C. septempunctata* pour hôte, environ 20 jours avec *A. variegata*. Mais le développement de la puppe de l'espèce calédonienne est proportionnellement beaucoup plus long que celui de *P. fasciata*, chez qui la durée de ce stade ne représente que la moitié du temps nécessaire au développement de l'oeuf à l'adulte.

On a observé un nombre maximum de 8 oeufs pondus sur un hôte. Le nombre moyen de pupes de Phoride obtenues par nymphe parasitée est de 4,3 (max. 7 - min. 2). Le taux d'éclosion des pupes est très élevé (0,79) (Tableau XI).

Tableau XI : Parasitisme d'*Olla v-nigrum* par les Phorides en Nouvelle-Calédonie.

	Nymphes d' <i>Olla</i>	Pupes de Phoride	Phorides Adultes	Nombre de pupes par nymphe	Taux d'éclosion de la Phoride
Mai 1988	16	59	46	3,7	0,78
Mai 1989	23	108	87	4,7	0,81
Mars 1989	23	100	79	4,3	0,79
Total	62	267	212	4,3	0,79

La Phoride a été trouvée à Nouméa, Bouloupari, Bourail, Pouembout, Ouaco sur la Côte Ouest, et au col de Nassirah sur le versant Est de la Chaîne, en saison chaude (début Mars) comme en saison fraîche (fin Juin), sur des *Leucaena* de toutes tailles. Le taux moyen de parasitisme observé dans les localités de Nouméa, Païta et Ouaco en Mars 1989 est élevé (0,33) (Tableau X). Ipertti (1964) a souligné que la sédentarité des populations de *Coccinellidae* est favorable au succès de leurs parasites. La permanence sur certaines stations du complexe *Leucaena-psylle-Olla* serait donc propice au développement des populations de la Phoride. Ce parasite est, pour l'année d'observation, le plus important ennemi naturel spécialisé d'*O. v-nigrum* en Nouvelle-Calédonie.

IV. ETABLISSEMENT D'OLLA *V-NIGRUM* EN NOUVELLE-CALÉDONIE

A. Introduction d'*Olla v-nigrum*

1. Origine et élevage de la souche

La souche d'*Olla v-nigrum* introduite en Nouvelle-Calédonie a été prélevée en Polynésie Française (Tahiti) par les entomologistes de l'ORSTOM et du Service de l'Economie Rurale (C. Hammès et R. Putoa). La coopération du Service Phytosanitaire et du Service de la Protection des Végétaux de Nouvelle-Calédonie (J. Fonce et R. Amice) a permis de la recevoir dans de bonnes conditions en Janvier 1987.

La souche reçue comportait des larves et des adultes. Les adultes qui ont survécu au voyage sont morts sans avoir pondu. Bien qu'aucun parasite de Coccinellidae n'ait été signalé à Tahiti, l'élevage en quarantaine des larves reçues était indispensable. Cet élevage a été conduit en insectarium, au laboratoire de Zoologie du Centre ORSTOM de Nouméa, dans des boîtes de matière plastique parallélépipédiques grillagées (28 x 27 x 9 cm), dont le fond était tapissé de papier filtre. Les proies (oeufs et nymphes d'*Heteropsylla*) étaient fournies chaque jour en large excès sur des jeunes feuilles de *Leucaena*. Aucun parasite n'a été observé dans la souche importée. Mais l'élevage de l'espèce était encore mal maîtrisé, ce qui s'est traduit par une forte mortalité larvaire et une faible fécondité des femelles de la première génération : moins de 300 adultes ont été obtenus au total (première et seconde génération).

2. Lâchers initiaux

Les lâchers initiaux ont été faits entre Janvier et Mars 1987. Ils ont porté sur 282 adultes de la première et de la seconde génération, répartis sur 3 stations (fig. 5) :

- 74 individus au col de la Pirogue (commune de Païta);
- 106 individus sur la presqu'île de Ducos (commune de Nouméa);
- 102 individus sur la presqu'île de Nouville (commune de Nouméa).

Le nombre d'individus libérés est donc faible. L'espèce s'est cependant établie dès la première introduction : elle a été recapturée en Mai 1987 au col de la Pirogue, et elle était très abondante à Nouville dès Septembre 1987. Le succès de cet établissement est d'autant plus remarquable que, parmi les facteurs défavorables au moment des lâchers, on peut citer les feux de brousse (col de la Pirogue, Février 1987) et les épandages insecticides pratiqués contre les moustiques en milieu urbain (Nouméa, de Janvier à Mars 1987).

B. Diffusion de l'auxiliaire

1. Diffusion par l'homme

La presqu'île de Nouville a été un lieu de multiplication naturelle pour l'auxiliaire; les souches utilisées pour les lâchers ultérieurs y ont été prélevées. La diffusion artificielle de l'espèce n'a porté en définitive que sur un millier d'individus : elle a été interrompue dès que l'on a constaté les excellentes capacités d'extension naturelle d'*O. v-nigrum*.

Ont été relâchés (fig. 5) :

- 450 individus à Oua Tom (commune de Bouloupari) en Septembre et Octobre 1987 (DIDER et ORSTOM);
- 150 individus à Temala en Mars 1988 (DIDER);
- 275 individus au col de Nassirah en Avril 1988 (ORSTOM);
- 80 individus, introduits sur Maré (Iles Loyauté) en Avril 1988 (DIDER).

2. Aire où l'espèce est établie en 1989

Les facteurs susceptibles de limiter l'extension naturelle de l'auxiliaire et l'efficacité de son intervention en Nouvelle-Calédonie sont le micro-climat de la Chaîne Centrale, dont les minima nocturnes hivernaux peuvent être inférieurs à 5° C., dès les moyennes altitudes, et la répartition du *Leucaena* : des peuplements trop clairsemés, ou trop isolés, de la plante-hôte du psylle ne semblent pas favorables au maintien des populations de son prédateur, très actif et vorace.

Son établissement sur le Territoire a cependant été acquis dès la première introduction. Dès Avril 1988, l'espèce était fréquente dans le sud-ouest, jusqu'à Bourail sur la côte mais aussi dans l'intérieur (vallée de la Tontouta). Elle était récoltée sur l'île Walpole en Août 1988. En Septembre 1988, elle était présente sur toute la Côte Ouest, de Port-Boisé à Koumac, et sur la Côte Est, du col d'Amos à Poindimié. En Avril 1989, elle était présente à Houailou et retrouvée au col des Roussettes. La figure 5 indique les localités où l'espèce est établie en Juillet 1989. La seule absence notable sur la Grande-terre est le Sud-Est (région Yaté-Goro), où les peuplements de *Leucaena* sont limités aux bords de la route qui longe le littoral. Cette absence est attribuable à l'isolement de la zone par le vaste massif minier du Sud; dans cet ordre d'idée, la capture de l'espèce sur les très rares plants de *Leucaena* de Port-Boisé, dans l'extrême Sud, est un fait remarquable que l'on peut rapprocher de sa présence spontanée sur l'îlot très isolé de Walpole.

Tableau XII : Caractérisation des stations étudiées
(Avril - Juillet 1989).

Localité, code station, altitude			Hauteur du <i>Leucaena</i>	Description de la station
Nouméa	N01-1	10 m	0,5 m à 1,5 m	Fourré en bas de pente vers NO (320°)
Nouméa	N01-2	10 m	- idem -	- idem -
Nouméa	N02	20 m	0,4 m à 1,5 m	- idem, envahi par graminées -
Nouméa	N03	32 m	0,7 m à 1,6 m	Fourré sur forte pente vers NO (320°)
Nouméa	N04	40 m	0,5 m à 1,7 m	- idem -
Nouméa	N05	50 m	0,7 m à 2 m	- idem -
Nouméa	N06	53 m	0,6 m à 2,5 m	- idem -
Nouméa	N07	50 m	1,5 m à 2 m	Fourré sur forte pente vers SE (130°)
Nouméa	N08	40 m	1,5 à 1,8 m	- idem -
Nouméa	N09	20 m	1,8 m à 2,5 m	- idem -
Nouméa	N10	10 m	2,5 m à 4 m	Fourré en bas de pente vers SE (130°)
Nouméa	N11	35 m	1,5 m à 2 m	Fourré en bas de pente vers NE (40°)
Nouméa	N12	35 m	0,1 m à 0,6 m	Repousse <i>Leucaena</i> bas de pente vers NE
Nouméa	N13	35 m	1 m à 1,4 m	Fourré en bas de pente vers NE (40°)
Nouméa	N14B	50 m	1 m à 1,5 m	Fourré sur forte pente vers O (260°)
Nouméa	N14H	50 m	2,5 m à 3,2 m	- idem -
Nouméa	N15B	40 m	0,7 m à 1,9 m	- idem -
Nouméa	N15H	40 m	2,3 m à 2,8 m	- idem -
Nouméa	N16B	30 m	0,4 m à 2 m	- idem -
Nouméa	N16H	30 m	3 m à 3,5 m	- idem -
Nouméa	N17B	20 m	1 m à 2,2 m	- idem -
Nouméa	N17H	20 m	3,5 m à 4 m	- idem -
Nouméa	N18B	10 m	1 m à 2 m	Fourré en bas de pente vers O (260°)
Nouméa	N18H	10 m	4 m à 4,5 m	- idem -
Bouloupari	CBR	70 m	2,5 m à 4 m	Bosquet étendu de vieux plants, formant un couvert dense
Bourail	BB1	52 m	1,2 m à 1,8 m	Fourré ouvert de jeunes plants et repousse de vieux plants secs, sur faible pente
Bourail	BB2	50 m	2 m à 2,6 m	Fourré dense sur forte pente vers E - NE (80°), pâturé
Païta	PTR	8 m	1,7 m à 2,5 m	Fourré dense sur haut talus, en limite de pâturage
Pouembout	PB1	30 m	1,2 m à 1,7 m	Pâturage clos
Pouembout	PB2-1	38 m	1,2 m à 2,3 m	Fourré sur déblai
Pouembout	PB2-2	40 m	1,9 m à 2,2 m	Fourré sur talus
Pouembout	PG1	32 m	1,7 m à 2,7 m	Fourré étendu en limite de pâturage
Pouembout	PG2	32 m	3 m à 4 m	- idem -
Pouembout	PG3	35 m	3 m à 4 m	- idem -
Ouaco	OCH	55 m	1,8 m à 2,9 m	Fourré en longue bande étroite (6 m), en limite d'un parc à cerf
Ouaco	OCB	52 m	1,8 m à 2,1 m	- idem, envahi par <i>Mimosa</i> -

V. ANALYSE DES RELATIONS PLANTE-HOTE - RAVAGEUR - AUXILIAIRE

A. Objectifs

Olla v-nigrum est définitivement établie en Nouvelle-Calédonie, et présente sur la totalité de la Grande-Terre. L'introduction est trop récente pour observer un nouvel équilibre stable, qui ne sera effectif qu'après plusieurs années. Il est cependant possible, après 3 ans, de tenter une première analyse des rapports entre l'état de la plante-hôte et l'évolution des populations du psylle en présence de l'auxiliaire introduit.

Cette étude a été faite à l'inter-saison été austral - hiver austral, du début d'Avril à la mi-Juillet. Cette période généralement peu pluvieuse constitue une transition vers la saison sèche défavorable au *Leucaena*; elle est aussi celle où traditionnellement le bétail est engraisé sur ce fourrage d'appoint, afin de mieux supporter la pénurie alimentaire qui suivra. Mais la pluviométrie anormalement élevée observée jusqu'au début de Juillet 1989 a beaucoup perturbé ce schéma.

B. Echantillonnage et méthode d'observation

1. Stations étudiées

Les stations suivies pendant l'étude sont brièvement caractérisées dans le Tableau XII. Elles sont localisées sur la figure 6.

Sur la presqu'île de Nouville (commune de Nouméa), 24 stations d'observation (N01 à N18H, désignées dans ce qui suit sous le nom général "Nouville") ont été choisies dans une vaste zone de fourré où le *Leucaena* domine. Cette zone n'est pas pâturée, mais à des stades de croissance divers du fait d'un passage localisé de gyrobroyeur. Ces stations sont situées sur les pentes d'une colline de 60 m. Vingt et une d'entre elles sont échelonnées à une distance de 30 mètres, et selon 3 directions divergentes : N06 à N01 vers le Nord-Ouest (320°), N07 à N10 vers le Sud-Est (130°), N14 à N18 vers l'Ouest (260°); elles constituent un transect de la végétation de cette colline. Les 3 autres (N11 à N13) ont été suivies afin d'intégrer dans l'étude une station de très jeunes repousses (N12) entourée par une végétation plus ancienne à 2 niveaux de croissance. L'implantation des stations est schématisée sur la figure 7. Elles ont été suivies entre le 10 Avril et le 3 Juillet 1989.

Les stations N4, N5 et N10 sont partiellement envahies par *Passiflora sp.* Une partie des stations N01 et N02 est envahie par des graminées, où domine *Botriochloa pertusa* (L.) A. Camus, accompagné de *Sorghum halepense* (L.) Persoon, *Cenchrus caliculatus* Cavanilles, *Panicum maximum* Jacquin et la cypéracée *Scleria brownii* Kunth. La station N12 a été gyrobroyée au début du mois de Mars 1989. Ce milieu très ouvert a été envahi par *Passiflora sp.* dès le mois d'Avril, et dès la mi-Mai la taille des graminées adventices a dépassé celle des repousses du *Leucaena*; parmi ces graminées dominant *B. pertusa* et *S. halepense*, accompagnés de *P. maximum*, *Heteropogon contortus* (L.) Palissot de Beauvois ex. Roemer et Schultes, *Chloris virgata* Swartz, *Aristida novaecaledoniae* Henrard, *Brachiaria reptans* (L.) Gard et Hubbard, et de la cypéracée *S. brownii* (J.M. Veillon dét.).

- l'extrême mobilité des adultes entraîne des erreurs importantes dans les dénombrements, sauf si l'on utilise une technique du type sélecteur, avec prélèvement de la végétation pour dénombrer les oeufs et les nymphes sous un microscope binoculaire (Southwood, 1966); on a tenté d'utiliser cette méthode de prélèvement en Avril 1986, lors de la première évaluation de l'impact du psylle en Nouvelle-Calédonie; mais sur ce végétal ligneux et très ramifié, la technique n'est réellement praticable qu'aux extrémités des tiges; il faut donc, soit exclure arbitrairement les adultes de l'échantillonnage, ce qui est très contestable car ils constituent à certains moments, avec leurs oeufs, la plus grande partie des populations du ravageur; soit accepter un biais important dans le choix du niveau de la plante où les prélèvements sont effectués.

Le dénombrement proprement dit impose un effort considérable : Stechman et al. (1987) ont évalué que le comptage sous microscope binoculaire sur les 5 organes foliaires terminaux (bourgeon terminal et sub-terminal, feuilles 1 et 2 non déployées, feuille 3 déployée) nécessite 12 heures de travail pour une population de psylles supérieure à 2000 individus (oeufs et nymphes). Notre essai de 1986 a confirmé l'impossibilité pratique de ces dénombrements. L'approximation, préconisée par Stechman et al. (1987), par le comptage des individus présents sur une foliole proximale et une foliole médiane des 2 feuilles en cours d'ouverture est séduisante. Mais elle biaise l'échantillonnage en s'appliquant à un niveau où seuls les oeufs et les très jeunes nymphes sont bien représentés.

3. Méthode d'observation et échelles de notation

L'effort de terrain étant limité par l'effectif des observateurs disponibles, le suivi régional d'une gradation du psylle intégrant les conséquences de son action sur le végétal-hôte semble impossible par un dénombrement au niveau de la feuille (difficulté du choix d'un niveau d'échantillonnage sur la plante, disparition rapide de la partie du végétal atteinte), comme par un dénombrement au niveau de l'arbuste (durée du comptage sur chaque pied, aggravée par le nombre élevé d'échantillons nécessité par l'hétérogénéité forte des parcelles).

L'utilisation d'un système d'évaluation par des échelles s'impose alors. Cette méthode imprécise ne convient pas pour une étude écologique fine, mais elle paraît la seule praticable pour analyser globalement une gradation sur un terroir étendu. Les échelles adoptées pour chacun des descripteurs (*Leucaena*, psylle, *Olla*) sont données dans le Tableau XIII.

Sur la station, l'observation s'effectue dans un cercle virtuel de 4 à 10 m de diamètre suivant la densité du peuplement. A chaque contrôle, on attribue une valeur à chacun des 3 descripteurs : état du *Leucaena*, infestation par le psylle, niveau des populations d'*Olla*.

La méthode adoptée n'a pas la précision de celle utilisée par Bray et Woodroffe (1988) pour tester la résistance au psylle de jeunes plants de *Leucaena* en pots; mais cette dernière s'est révélée impraticable dans les conditions d'étendue et d'hétérogénéité du terrain.

Cette zone péri-urbaine a été retenue pour sa proximité, qui a permis 2 contrôles hebdomadaires entre le 10 Avril et le 7 Juillet 1989. Elle est généralement épargnée par les épandages d'insecticide par nébuliseurs autoportés, qui sont effectués le long des voies urbanisées pendant la saison chaude dans le cadre de la lutte anti-moustiques; mais lors de l'épidémie de dengue de 1989, il a été usé et abusé d'épandages aériens de pyréthriinoïdes contre l'*Aedes aegypti* (L.), en Mars et en Avril, et les vents ont donné une précision toute relative à ces épandages voulus localisés.

Le long de la Côte Ouest, 12 stations (désignées dans ce qui suit sous le nom général "Côte Ouest") ont été choisies dans des zones de pâturages aux environs de Païta, Bouloupari, Bourail, Pouembout/Koné, et Voh/Gomen. (fig. 6). Ces stations ont été visitées chaque semaine du 3 Avril au 5 Juillet 1989. Les stations OCB et PB1 sont partiellement envahies par la grande sensitive *Mimosa invisa*, qui s'est beaucoup développée dès la fin d'Avril. Eloignées des localités, ces stations ont été peu affectées par les épandages aériens d'insecticides. Les températures et pluviométries relevées dans les localités concernées sont données en annexe.

2. Problèmes posés par l'échantillonnage

Il est très vite apparu que :

- l'hétérogénéité des faciès du *Leucaena* dans une parcelle peut être très forte;

- l'évolution de l'état du feuillage du *Leucaena* infesté est souvent rapide, et cette évolution conditionne celle des populations du psylle;

- la correspondance entre les effectifs des populations de psylle mesurés par un paramètre tiré d'un dénombrement localisé à la partie infestée et l'état global de la végétation n'est pas évidente; il est donc nécessaire d'apprécier l'état du végétal-hôte parallèlement à l'évaluation des populations du ravageur, et indépendamment de cette évaluation.

L'évaluation des populations du psylle soulève plusieurs difficultés, car la localisation du parasite sur le végétal-hôte n'est pas uniforme; elle varie avec le stade de développement du parasite (oeuf, nymphe ou adulte) et l'état du *Leucaena* :

- la préférence très marquée du psylle pour les extrémités des tiges, et plus particulièrement pour les extrémités des jeunes pousses en développement, a déjà été notée; pour un effort d'échantillonnage "raisonnable", il est donc exclu de prélever au hasard sur l'ensemble de la plante;

- mais l'échantillonnage des têtes seules n'est plus praticable quand la défoliation touche l'ensemble de la végétation, car dans ces conditions des repousses sont observées à plusieurs niveaux du végétal; ces repousses sont alors attaquées comme les terminaisons;

Tableau XIII : Echelles adoptées pour la notation des observations de terrain.

LEUCAENA		PSYLLE	OLLA (en 5')
0 = pas de dégât perceptible	f e u i l l a g e v e r t	0 = Absent	0 = Absent/non vu
1 = Têtes seulement. Faible. Non gluant		1 = Faible	1 = Faible (1-2)
2 = Têtes seulement. Sensible. Un peu gluant si pas lessivé par la pluie		2 = Moyen	2 = Moyen (3 à 5)
3 = Tête seulement. Déformation. En général très gluant si pas de pluie		3 = Fort	3 = Fort (= ou > 6)
4 = Têtes défoliées. Tiges nues sur les 10 à 20 cm terminaux			
5 = Atteintes généralisées. défoliation sur plus de 25 cm, début de "rosettes"			
6 = Dévasté. Défoliation et repousse en "rosettes" généralisée			
7 = Sec			

L'échelle retenue pour le *Leucaena* sépare deux phases de l'attaque. La première (1 à 4) s'exerce sur les jeunes feuilles terminales en cours de croissance ("têtes") la masse du feuillage restant bien verte. La seconde (5 à 7) s'étend à l'ensemble du végétal: le terme "rosette" désigne les repousses continuellement attaquées dès l'ouverture des bourgeons, et dont les entre-noeuds sont fortement raccourcis; au stade le plus avancé de l'attaque, on observe de très courtes pousses divergentes à partir d'un même point.

L'échelle retenue pour le psylle est plus simple : une notation "faible" (1) correspond à des populations de psylles éparses sur les feuilles, ou à des populations plus denses mais localisées à une faible minorité de feuilles ou bourgeons. Une notation "forte" (3) correspond à des populations denses, couvrant une grande partie de la plupart des jeunes feuilles ou bourgeons, ou formant un manchon autour des tiges. La notation "moyenne" (2) traduit l'absence ou la rareté de "têtes" indemnes, mais des populations de psylle encore peu denses; elle est en pratique un positionnement partiellement subjectif entre les deux autres, mais la manière de noter des 3 observateurs impliqués a été uniformisée en début d'étude.

L'échelle retenue pour Olla est fondée sur le dénombrement des individus vus en 5 minutes par le notateur. Les oeufs sont exclus du comptage quand d'autres stades ont été observés, mais leur présence est toujours relevée, ce qui peut éviter une notation "0" de la station.

Tableau XIV : Répartition des profils *Leucaena*-psylle-Olla qui représentent plus de 3 % des observations

<u>Côte Ouest</u>											
Profil	110	111	210	211	223	410	413	213	221	411	222
%	18,4	9,2	6,8	6,1	6,1	4,9	4,3	3,7	3,7	3,7	3,1
<u>Nouvelle</u>											
Profil	210	110	220	320	310	520	510	530	420	430	410
%	13,7	10,0	9,7	6,7	5,7	5,5	5,3	5,0	5,0	4,3	3,5

C. Répartition des états et niveaux de population observés

1. Etat général des stations

Un traitement global des observations fournit les résultats généraux suivants pour la période Avril -Juin 1989 :

- le dégât sur *Leucaena* est inférieur à 4 (terminaisons non défoliées) dans 79 % des observations sur la Côte Ouest, et dans 53 % des observations à Nouvelle;

- les populations de psylle sont absentes ou faibles (inférieures à 2) dans 69 % des observations sur la Côte Ouest et dans 47 % des observations à Nouvelle;

- Olla est présente dans 64 % des observations sur la Côte Ouest et dans 14 % des observations à Nouvelle;

- sur la Côte Ouest, Olla est présente dans 62 % des observations quand le dégât sur *Leucaena* est inférieur à 4, et dans 71 % des observations quand le dégât est égal ou supérieur à 4; ces pourcentages sont respectivement 7 % et 22 % à Nouvelle;

- sur la Côte Ouest, *Olla* est présente dans 55 % des observations quand les populations de psylle sont faibles (inférieures à 2), dans 88 % des observations quand leur notation est égale ou supérieure à 2; ces pourcentages sont respectivement 6 % et 19 % à Nouville;

- sur la Côte Ouest, lorsque le dégât sur *Leucaena* est inférieur à 4, le niveau du psylle est faible (inférieur à 2) dans 67 % des observations; quand le dégât est égal ou supérieur à 4, ce niveau est faible dans 79 % des observations; ces pourcentages sont respectivement 60 % et 33 % à Nouville.

2. Répartition des profils observés

On appelle profil d'une observation le triplet des notes attribuées aux descripteurs *Leucaena-psylle-Olla*. La répartition des profils qui représentent plus de 3 % des observations est donnée dans le Tableau XIV. Ces profils réunissent 74 % des observations pour Nouville et 70 % pour la Côte Ouest.

3. Corrélations *Leucaena-psylle-Olla*

L'observation du terrain permet très vite de constater la multiplicité des faciès que le *Leucaena* peut présenter localement. On s'est donc attaché en premier lieu à étudier les relations générales entre le niveau des populations du psylle et l'état de l'hôte d'une part, entre le niveau des populations d'*Olla* et celui de sa proie d'autre part.

Le coefficient de corrélation de rang de Spearman a été calculé pour l'ensemble des stations. Il existe une corrélation positive significative assez faible ($r = 0,34$) entre le niveau des populations du psylle et la gravité des dégâts, et une corrélation positive faible significativement différente de zéro ($r = 0,14$) entre le niveau des populations d'*Olla* et celui des populations de psylle. Il n'y a pas de corrélation significative entre le niveau des populations d'*Olla* et l'état du *Leucaena*.

Si on analyse séparément les données de Nouville et celles de la Côte Ouest (Tableau XV), toutes les corrélations sont positives, faibles mais significativement différentes de zéro.

Si, à l'intérieur de ces 2 groupes, on traite séparément les données relatives aux dégâts sur *Leucaena* inférieurs à 4 (terminaisons non défoliées), et celles relatives aux dégâts supérieurs ou égaux à 4, on observe :

- lorsque l'attaque est inférieure à 4, des corrélations positives moyennes ou assez faibles sur les stations de la Côte Ouest, et des corrélations positives toujours inférieures aux précédentes sur les stations de Nouville;

- lorsque l'attaque est égale ou supérieure à 4, une corrélation *Olla-psylle* positive, faible ($r = 0,20$) mais significativement différente de zéro sur les stations de Nouville; les autres corrélations calculées ne diffèrent significativement de zéro, à Nouville comme sur la Côte Ouest.

Tableau XV : Corrélations de rang de Spearman entre les 3 descripteurs (état du *Leucaena*, degré d'infestation par le psylle, niveau des populations d'*Olla*)

Côte Ouest						
	Ensemble des données			Etat du <i>Leucaena</i> < 4		
	Leucaena	Psylle	Olla	Leucaena	Psylle	Olla
Leucaena	1	0,28	0,28	1	0,59	0,34
Psylle		1	0,35		1	0,43
Olla			1			1

Nouvelle						
	Ensemble des données			Etat du <i>Leucaena</i> < 4		
	Leucaena	Psylle	Olla	Leucaena	Psylle	Olla
Leucaena	1	0,32	0,23	1	0,44	0,21
Psylle		1	0,24		1	0,14
Olla			1			1

4. Discussion

L'examen de l'état général des stations et de la répartition des profils montre que sur les stations de Nouvelle les dégâts sur *Leucaena* sont en moyenne plus forts, les populations du psylle plus nombreuses et les populations d'*Olla* plus faibles que sur les stations de la Côte Ouest.

Toutes les corrélations calculées sont faibles ou moyennes, ce qui résume bien l'hétérogénéité des profils observés pendant l'étude. L'absence de corrélation psylle-*Leucaena* significative pour un état du végétal classé au-dessus de 3, traduit la chute des populations du psylle qui suit la défoliation de l'extrémité en croissance de la plante-hôte. La faiblesse de la corrélation *Olla*-psylle sur les stations de Nouvelle traduit la discrétion du prédateur dans cette localité en 1989.

Olla n'a jamais été récoltée sur *Leucaena* en l'absence de psylle (5 observations pour toute l'étude). Sur l'ensemble des stations, l'auxiliaire est remarqué plus fréquemment quand les populations de la proie sont moyennes ou fortes ($\chi^2 = 6,84$, d.d.l. = 1); mais ceci peut traduire un artefact et non une répartition significativement différente

(le temps d'observation étant fixé, la détection du prédateur est moins probable quand ses populations sont éparées sur un hôte à faible densité).

D. Evolution des stations

1. Représentation graphique et groupement des stations

L'évolution de chaque station prise isolément est facile à décrire, mais présente relativement peu d'intérêt. La recherche des points communs ou similarités de ces évolutions individuelles, afin d'en tirer des conclusions sur l'équilibre *Leucaena*-psylle en présence de l'auxiliaire, s'avère plus complexe.

Une première approche peut être faite par une représentation graphique de la succession des états hebdomadaires, pour chacun des descripteurs (variables d'état du *Leucaena*, du psylle et d' *Olla*), et pour chacune des stations. Cette représentation est obtenue par un graphe de type "étoile" : le noyau du graphe est la plus petite valeur observée sur la station et chaque rayon matérialise une observation hebdomadaire. La proportionnalité de sa longueur à la valeur notée est très approximativement assurée par le logiciel de tracé utilisé, et l'intérêt de ces graphes est simplement d'attirer l'attention sur les similitudes ou les divergences les plus importantes. La lecture se fait dans le sens rétrograde à partir du rayon horizontal de droite (fig. 8 à 13). Bien que 2 contrôles aient été faits chaque semaine sur les stations de Nouville, une périodicité hebdomadaire (données du 1er contrôle) a été retenue pour leur représentation, dans un souci d'homogénéité avec les données disponibles pour la Côte Ouest. Les valeurs traitées sont données dans les Tableaux XVI à XXI.

Ces représentations graphiques montrent la diversité des successions d'états sur les stations, mais aussi des similitudes d'aspect entre certaines d'entre elles. Pour chacun des descripteurs pris successivement, on a caractérisé chaque station par un vecteur dont les éléments sont les valeurs de la notation (simple ou double) hebdomadaire. Le groupement des stations selon l'association moyenne a ensuite été recherché par une méthode agglomérative sur les moyennes des distances euclidiennes. Avec nos données, le groupement centroïde fournit souvent des résultats identiques pour les stations de Nouville, proches pour celles de la Côte Ouest. On a cependant conscience de la fragilité de ces groupements, due en grande partie à la qualité des données traitées (faible étendue des valeurs prises par les variables).

Le groupement de l'ensemble des stations en utilisant simultanément les 3 descripteurs a été tenté; mais la divergence des résultats selon la période prise en compte ne permet pas d'en tirer des axes de réflexion.

Le regroupement, pour chaque descripteur, de l'ensemble des stations a été tenté parallèlement aux analyses sur les blocs "Nouville" et "Côte Ouest" exposées au paragraphe suivant. Le regroupement est très sensible aux différences dans la répartition temporelle des notations (dégâts ou niveaux de population); pour le *Leucaena*, il attire seulement l'attention sur un groupement de plant de très haute taille, sur un ensemble de stations à dégâts forts, et un ensemble à dégâts modérés,

qu'on a mieux analysés dans l'exposé fait plus loin (§ D2). Pour le psylle, il regroupe des stations dont les niveaux de population ne sont pas homogènes (faibles ou moyens), et tend là encore à en isoler plusieurs pour leur répartition temporelle. Pour Olla, il distingue les stations où les populations sont fortes sur l'ensemble de la période (CBR, PB1) de celles à populations irrégulières (N06, N17B, N18B), et d'un vaste ensemble où l'auxiliaire est plus discret, ou absent.

2. Evolution du feuillage du Leucaena

a. Nouville

L'analyse des données relatives au 1er contrôle hebdomadaire, comparée à celle des données du 2è contrôle, montre que la sensibilité de la méthode de groupement à des variations relativement faibles de la notation se manifeste modérément pour ce descripteur. Une représentation des résultats du 1er contrôle hebdomadaire par des graphes en étoile est donnée dans la figure 8. La synthèse des résultats obtenus pour les 2 séries conduit aux groupements suivants :

- stations N01-1 à N05 : N01-2 et N02 se démarquent dans cet ensemble du fait de dégâts souvent inférieurs, tandis que N05 montre des dégâts souvent supérieurs;

- stations N07 à N011, N13, N14B à N17B : les dégâts notés sont généralement très faibles ou faibles; les dégâts moyens ou forts n'ont intéressé qu'une partie de la période d'observation;

- stations N06, N18B, et N14H à N18H : toutes montrent des dégâts constamment assez forts;

- N12 est isolée dans toutes les analyses : dégâts constants et forts.

b. Côte Ouest

La moitié des stations est réunie dans un groupe caractérisé par des dégâts irréguliers dans le temps, et parfois forts : BB2, PB1, PB2 (1 et 2), PG3, PTR (fig. 11).

La station PG1 est isolée par des dégâts généralement faibles et irréguliers.

Chacune des 3 dernières stations (BB1, CBR, PG2) est isolée par l'analyse; mais, comme celles du premier groupe, elles ont en commun des dégâts irréguliers et parfois forts ; la répartition de ces dégâts dans le temps est cependant différente.

3. Evolution des populations du psylle

a. Nouville

On retrouve dans ses grands traits le groupement obtenu sur l'état du Leucaena (fig. 9) :

- les stations N01-1 à N06 sont caractérisées par de fortes poussées temporaires du psylle; N06 se démarque par un niveau plus régulièrement élevé des populations de psylle, et pourrait trouver sa place dans le dernier groupe;

- les stations N07 à N10 sont caractérisées par l'absence ou la faiblesse générale du niveau du psylle;

- les stations N11 et N14H à N16H ont de même type d'évolution que le groupe N01-1 à N06, mais la répartition dans le temps des gradations est inversée;

- les stations N14B à N17B présentent une répartition des gradations analogue, mais des populations souvent plus faibles; une analyse sur les seconds contrôles hebdomadaires conduit à réunir la plupart des stations de ces 2 groupes;

- la station N12 est isolée par la permanence de ses fortes populations de psylle; les stations N13 et N18B sont moins constamment et moins fortement attaquées, mais pourraient en être rapprochées.

b. Côte Ouest

L'analyse distingue 2 groupes et 4 isolées (fig. 12) :

- PB2 (1 et 2), PG1, PG2, PG3 et PTR sont caractérisées par des infestations faibles avec des poussées sporadiques; PTR se démarque par des niveaux de psylle plus élevés, observés plus fréquemment;

- OCB et OCH présentent des infestations plus fortes et plus constantes, toujours irrégulières;

- BB1, CBR et PB1 sont isolées du fait d'infestations assez fortes et irrégulières, rappelant celles du groupe précédent mais réparties différemment; BB2, isolée par l'analyse, a certaines similitudes avec CBR mais une répartition différente.

4. Evolution des populations de l'auxiliaire

a. Nouville

Chacune des stations N06, N17B et N18B est isolée par l'analyse; elles ont cependant en commun la présence fréquente et importante d'Olla, mais sa répartition dans le temps est différente (fig. 10).

La plupart des autres stations de Nouville sont caractérisées par l'absence ou la grande discrétion des populations de l'auxiliaire. L'apparition sporadique d'Olla dans certaines ne semble pas devoir les départager, ce que confirme l'analyse des groupements.

b. Côte Ouest

L'analyse distingue 3 groupes et 3 isolées (fig. 13) :

- PB2-2, PG1, PG2, PG3 et PTR sont caractérisées par des populations faibles ou moyennes, irrégulières; PB2-1, isolée, peut être rapproché de ce groupe par sa répartition temporelle, ou du groupe suivant par le niveau plus élevé des populations observées sur la station;

- BB2 et OCH montrent un niveau de population en général faible ou moyen, mais sur une moitié seulement de la période d'observation;

- PB1 et CBR sont caractérisées par des populations fortes et constantes; OCB montre un niveau semblable mais une nette atténuation sur la 2ème moitié de la période d'observation (comme OCH);

- BB1 est isolée par des populations fortes, mais inférieures aux précédentes et moins régulières.

5. Discussion

A Nouville, l'état du *Leucaena* sépare : la station récemment gyrobroyée, toujours fortement attaquée; les stations de vieux plants hauts de l'Ouest à dégâts constants et souvent forts; les stations du Sud-Est et la plupart des stations basses de l'Ouest, dont les dégâts faibles ou modérés ne sont pas constants (repousses alternées); et les stations du Nord-Ouest qui montrent des dégâts assez forts sur les 7/8 premières semaines, suivis d'un meilleur état après une repousse générale.

L'analyse sur le niveau du psylle souligne que les stations du Sud-Est sont très peu attaquées; ce versant de la colline est exposé aux vents dominants, et plus fortement battu par la pluie; les stations du Nord-Ouest et de l'Ouest sont moyennement à fortement attaquées sur une partie de la période d'observation : il semble que sur ce versant le "front" d'attaque du psylle se soit déplacé du Nord-Nord-Est vers l'Ouest-Sud-Ouest; les jeunes repousses de la station gyrobroyée ont été soumises à des attaques fortes et constantes : les différences avec les stations plus âgées situées de part et d'autre sont très nettes.

La déficience d'*Olla* sur la plupart des stations de Nouville n'a pas pu être expliquée dans les limites de l'étude. Les fourmis (*Pheidole* sp.) et les Phorides ne semblent pas localisées, et l'existence des 3 stations où l'auxiliaire est présent en permanence devrait permettre une colonisation rapide de toute la localité, puisqu'il n'y a pas de véritable discontinuité dans le peuplement de mimosa infesté, sur le versant Ouest de la colline. Les traitements insecticides mentionnés ne semblent pas devoir être mis en cause.

Les stations de la Côte Ouest sont dispersées dans des situations écologiques individuelles trop différentes pour qu'on puisse les comparer comme celles de Nouville : les similitudes les plus nettes rapprochent en général les stations de la même localité, et ne facilitent pas la recherche d'un facteur explicatif plus général. On constate cependant que les dégâts faibles et moyens alternent sur *Leucaena*, et que les attaques correspondantes du psylle sont généralement plus brèves qu'à Nouville; ces attaques sont sporadiques ou peu importantes sur la moitié des stations. Une certaine périodicité se manifeste, avec une gradation de psylle toutes les 4 semaines. Cependant *Olla* est présente partout; elle se maintient sur des stations où les populations de psylle sont

faibles, ou les recolonise sans difficulté. Sur les stations où la proie est plus importante, on observe une réponse nette du prédateur, dont les populations moyennes ou fortes colonisent la station en permanence.

E. Conclusions

C'est à Nouville que la différence de faciès la plus remarquable a été observée : elle oppose les stations situées sur le versant exposé aux vents dominants de secteur Est suivies à Nouville (NO7 à N11), et les stations du versant sous le vent, où l'attaque du psylle est plus forte et plus constante. Parmi les stations sous le vent, on distingue encore des comportements liés à la taille du végétal.

En présence comme en l'absence de prédateurs spécialisés, l'alternance des pluies et des périodes sèches paraît être le facteur essentiel des fluctuations des populations de psylles. On a déjà cité l'action antagoniste des pluies fortes sur les populations de nymphes, et à l'opposé la régression du parasite qui accompagne le dessèchement de l'hôte. La diminution locale de la pression parasitaire permet une reprise de végétation aux premières pluies, quand le sujet n'a pas été tué; cette repousse est suivie d'un accroissement rapide des populations de psylles sur les très jeunes feuilles, qui constituent son milieu préférentiel de ponte. c'est principalement à ce stade, avant la défoliation des terminaisons, que l'intervention de l'auxiliaire est possible.

Dans ce processus, la taille du *Leucaena* joue un rôle essentiel. Les vieux plants de haute taille restent défoliés plus longtemps après une attaque du psylle (faible aptitude à produire des repousse). Les peuplements bas en croissance active après fauchage ou gyrobroyage sont un substrat idéal pour le développement du psylle, et sont si fortement et constamment attaqués que leur développement devient impossible. Les peuplements de taille moyenne (hauteur d'homme) sont ceux qui présentent le meilleur équilibre entre une "résistance passive" qui voit chuter les populations de psylle après défoliation des terminaisons, et un potentiel encore élevé à reverdir dès la première pluie. L'orientation des versants par rapport aux vents dominants peut expliquer localement des différences importantes de faciès observées à peu de distance.

Il est certain qu' *Olla v-nigrum* joue le premier rôle parmi les ennemis naturels d'*Heteropsylla cubana* en Nouvelle-Calédonie, et qu'elle intervient pour une part dans la modération des dégâts observés sur la Côte Ouest. Mais elle ne suffit pas à maintenir les populations de psylle à un niveau suffisamment bas pour garantir en toute saison le *Leucaena* contre les attaques du parasite. Sa discrétion dans la localité qui a servi d'aire de multiplication n'est pas expliquée de façon satisfaisante, et sa localisation sur certaines stations de Nouville est en contradiction avec les facultés de dispersion constatées lors de son introduction. Ces observations engagent à conclure que, malgré l'amélioration générale de l'état du *Leucaena* constatée en 1988 et 1989, le contrôle d'*Heteropsylla cubana* par des agents biologiques ne peut actuellement être considéré comme effectif en Nouvelle-Calédonie.

Tableau XVI : Contrôles hebdomadaires de l'état du *Leucaena*
à Nouville entre le 10 Avril et le 4 Juillet 1989.

Station	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13
N01-1	5	5	5	3	3	3	5	5	5	2	3	3	5
N01-2	5	3	3	3	3	3	5	3	3	2	2	3	3
N02	5	5	5	3	2	4	5	2	2	2	2	2	2
N03	5	5	5	4	4	4	5	4	2	2	2	2	2
N04	4	4	5	4	5	5	5	5	3	2	3	2	2
N05	5	5	5	5	5	5	5	5	5	2	2	3	3
N06	5	5	2	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5
N07	4	4	0	1	2	2	2	1	1	1	2	3	2
N08	4	4	0	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1
N09	4	4	0	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2
N10	4	5	0	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2
N11	4	4	1	1	1	2	2	2	2	2	2	3	4
N12	2	3	4	4	5	5	5	6	6	6	6	6	6
N13	2	2	2	2	2	2	3	3	3	2	3	4	5
N14B	5	5	5	1	3	2	2	2	2	3	3	3	3
N14H	6	6	6	1	2	4	4	4	4	5	5	6	6
N15B	5	5	5	1	3	3	3	2	2	3	3	2	2
N15H	6	6	6	1	2	4	4	4	4	5	6	5	5
N16B	5	5	1	1	3	3	3	3	2	3	3	2	3
N16H	6	6	6	1	2	4	4	4	4	5	6	6	6
N17B	5	5	1	1	4	3	3	3	2	3	3	3	4
N17H	6	6	6	1	4	4	4	5	5	6	6	6	5
N18B	5	5	2	2	3	4	5	5	4	4	5	5	5
N18H	6	6	6	2	3	4	4	4	4	4	4	4	4

Tableau XVII : Contrôles hebdomadaires de l'état du *Leucaena*
sur la Côte Ouest entre le 3 Avril et le 5 Juillet 1989.

Station	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14
BB1	3	2	1	1	4	2	3	3	2	3	4	4	2	2
BB2	4	5	2	1	3	4	4	2	2	1	1	1	1	1
CBR	5	5	2	3	3	4	4	4	4	2	2	2	2	2
OCB	1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	3
OCH	1	1	1	1	2	2	2	1	1	3	2	2	2	2
PB1	4	4	2	2	3	4	4	2	1	2	2	1	2	2
PB2-1	4	4	0	1	1	4	2	1	1	2	2	2	2	2
PB2-2	4	4	0	1	1	4	1	1	1	1	2	1	2	3
PG1	4	4	3	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1
PG2	6	6	6	1	1	4	3	4	4	2	1	2	2	2
PG3	5	5	2	1	1	4	3	1	1	1	1	1	2	2
PTR	4	4	0	1	1	3	4	2	2	1	1	1	2	3

Tableau XX : Contrôles hebdomadaires des populations d'Olla
à Nouville entre le 10 Avril et le 4 Juillet 1989.

Station	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13
N01-1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N01-2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N03	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N06	1	0	0	0	2	3	1	2	1	3	3	1	1
N07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N12	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0
N13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
N14B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N14H	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	1
N15B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N15H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
N16B	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N16H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N17B	1	1	0	0	0	3	1	1	1	0	3	3	2
N17H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
N18B	0	0	3	1	3	3	3	3	0	3	3	3	2
N18H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tableau XXI : Contrôles hebdomadaires des populations d'Olla sur
la Côte Ouest entre le 3 Avril et le 5 Juillet 1989.

Station	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14
BB1	2	3	3	1	3	2	1	2	2	2	2	0	0	1
BB2	0	3	2	1	2	3	0	1	0	0	0	0	0	0
CBR	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1
OCB	3	3	3	3	3	3	3	1	1	0	3	1	3	2
OCH	1	1	1	1	1	3	1	1	0	0	0	0	1	1
PB1	3	2	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3
PB2-1	1	0	0	0	3	3	3	1	0	0	0	0	1	2
PB2-2	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
PG1	1	1	2	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0
PG2	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2
PG3	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	3
PTR	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

CONCLUSION : BILAN DE L'OPERATION

Quatre ans après l'invasion de la Nouvelle-Calédonie par *Heteropsylla cubana*, et moins de 3 ans après l'introduction de son prédateur *Olla v-nigrum*, on ne peut porter qu'une appréciation nuancée sur l'état du contrôle du psylle par ses ennemis naturels.

L'introduction de l'auxiliaire a été réussie, et l'espèce est établie dans toute la Nouvelle-calédonie. Son adaptation à la proie est bonne, son cycle de développement relativement court et son potentiel reproducteur élevé. La rapidité de son extension sur le territoire a montré son aptitude à coloniser un nouveau milieu.

Il existe cependant des facteurs qui limitent l'action d'*O. v-nigrum* en Nouvelle-Calédonie. Bien que réputée euryphage, cette espèce n'a pas jusqu'à ce jour été capturée sur une proie de remplacement. Dans les zones d'altitude les minima thermiques de saison sèche sont bas et les peuplements de *Leucaena* sont dispersés : ces conditions ne sont pas idéales pour le maintien de l'espèce. Enfin, l'auxiliaire a trouvé sur place des ennemis naturels; le parasitisme par *Phoridae* a été localement fort en 1989.

Les observations faites sur la Côte Ouest pendant l'étude de terrain entre Avril et Juillet de cette même année confirment la forte activité prédatrice d'*Olla v-nigrum*. Mais les observations faites dans le Sud (Nouvelle) sont divergentes : dans les limites de l'étude, il n'a pas été possible de définir les raisons de la disparition (temporaire?) d'*Olla* sur certaines stations, ou son incapacité à les recoloniser à partir de foyers proches. Il est certain qu'un travail à plus long terme permettra seul de juger de l'équilibre final et des mécanismes de son établissement.

En 1989, l'état général du *Leucaena* en Nouvelle-Calédonie a été assez satisfaisant pour permettre son exploitation fourragère traditionnelle jusqu'à la fin Juillet. Mais les pluies ont été abondantes et fréquentes jusqu'en Juin, et leur action dépressive sur les populations de psylle, jointe à la faculté du végétal-hôte de reverdir quand il dispose de réserves en eau, en fait un facteur-clé de l'équilibre hôte-parasite. Il n'est donc pas prouvé que, même dans les zones où l'auxiliaire introduit est abondant, le complexe des ennemis naturels du psylle en Nouvelle-Calédonie soit en mesure de maintenir ses populations à un niveau tolérable pour le végétal hôte en cas de sécheresse prolongée.

On en conclut qu'il serait opportun de renforcer ce complexe par l'établissement d'un autre auxiliaire efficace. Mais ceux-ci sont rares. L'activité des *Phorides* et l'intérêt d'une spécificité étroite incitent à donner la préférence à un micro-hyménoptère du genre *Psyllaephagus*, si les études actuellement en cours viennent confirmer son intérêt. L'alternative serait l'établissement de *Curinus coeruleus*, bien que l'on ait encore à ce jour, malgré l'expérience Indonésienne, peu d'éléments précis permettant d'évaluer son impact potentiel.

REMERCIEMENTS

L'introduction d'*O. v-nigrum* en Nouvelle-Calédonie s'est faite avec la collaboration active et amicale des entomologistes de la Polynésie Française, C. Hammès (ORSTOM) et R. Putoa (Services de l'Economie Rurale), qui nous ont procuré la souche.

La coopération avec R. Amice, responsable du Service de la Protection des Végétaux, et J. Fonce, responsable du Contrôle Phytosanitaire aux Frontières, a permis à l'opération de bénéficier du soutien constant de la Direction du Développement de l'Economie Rurale en Nouvelle-Calédonie.

Les botanistes du Centre ORSTOM de Nouméa, T. Jaffré et J.M. Veillon, et notre collègue phytopathologiste F. Kohler, nous ont une fois encore aidé en identifiant les végétaux et les pathogènes. Nos collègues hydrologues J. Danloux, B. Gernigon et A. Verlaguet nous ont procuré les données climatiques relevées à proximité de nos stations.

S. Kreiter (INRA/ENSA, Montpellier) nous a aimablement communiqué les très intéressants résultats obtenus au cours de ses études antérieures sur *O. v-nigrum*.

A tous, nous exprimons nos sincères remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOALII I., 1987. The *Leucaena* Psyllid in Western Samoa. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 87.
- ANONYME, 1988. *Heteropsylla cubana* Crawford. C.A.B. Int. Inst. Entomol. Distrib. maps of pests, Map n° 478 (June 1988).
- ANONYME, 1989. Recommendations. Int. Workshop on Management of the *Leucaena* Psyllid, Bogor, Indonesia, January 16-21, 1989 : 8 p.
- ANDREWARTHA H.G., BIRCH L.C., 1954. *The distribution and abundance of animals*. Univ. Chicago Press : 782 p.
- BARRION A.T., AGUDA R.M., LITSINGER J.A. , 1987. The natural enemies and chemical control of the *Leucaena* Psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawford (Homoptera Psyllidae), in the Philippines. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 45-49.
- BIRCH L.C., 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, 17 : 15-26.
- BRAY R.A., 1987a. Genetic control options for Psyllid resistance in *Leucaena*. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 32-34.
- BRAY R.A., 1987b. The *Leucaena* psyllid One year on. *Trop. Grassl. Soc. Aust. Newsl.*, 3 (4) : 4-5.
- BRAY R.A., SANDS D.P.A., 1987. Arrival of the *Leucaena* psyllid in Australia: impact, dispersal and natural enemies. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 61-65.
- BRAY R.A., WOODROFFE T.D., 1988. Resistance of some *Leucaena* species to the *Leucaena* psyllid. *Trop. Grassl.*, 22 (1) : 11-16.
- BREWBAKER J.L., 1987. Species in the genus *Leucaena*. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 6-20.
- BURCKHARDT D. 1986. Nomenclatorial note on *Heteropsylla cubana* Crawford (Homoptera, Psylloidea), a new pest in Pacific countries. *Rev. Suisse Zool.*, 93 (4) : 1023-1024.
- CHAZEAU J., 1987. Le Psylle du faux-mimosa en Asie du Sud-Est et dans le Pacifique: état du problème et perspectives de lutte (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit - *Heteropsylla cubana* Crawford). *Rev. Elev. Méd. vét. Nouvelle-Calédonie*, 9 : 23-27.
- DeGUZMAN E., 1987. Summary report: status of psyllid infestation in the Philippines. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 77-78.
- GAPAS J.R., 1987. Socio-economic effects of *Leucaena* psyllid infestation in Central Visayas, Philippines. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 80.
- GORDON R.D., 1985. The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico. *J. N. Y. entomol. Soc.*, 93 (1) : 1-912.

- HAMMES C., PUTOA R., 1986. Catalogue des insectes et acariens d'intérêt agricole en Polynésie Française. Tahiti : ORSTOM. Notes et Doc., 2 : 259 p., multigr.
- HODEK I., 1973. *Biology of Coccinellidae*. La Haye : W. Junk, 260 p.
- HOLLENBECK L., 1987. Some economic implications of the psyllid (Kutu loncat) infestation on Lamtoro (*Leucaena*) in Indonesia. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 66-67.
- HSIEH H.J., CHANG Y.C., PAN F.J., 1987. The potential of entomogenous fungi as a factor in control of Psyllids in Taiwan. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 81-82.
- IPERTI G., 1964. Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Alpes-Maritimes et les Basses-Alpes. *Entomophaga*, 9 (2) : 153-180.
- IPERTI G., KREITER S., 1986. Two aphidophagous coccinellids : how to use their complementary biological potentialities for better biological control. In : Hodek I. (ed.) *Ecology of Aphidophaga* : 475-478.
- KREITER S., 1985. Etude bioécologique d'*Olla v-nigrum* (Mulsant) et essai de quantification de l'efficacité prédatrice d'*Adalia bipunctata* (L.) contre les aphides en verger de pêcheurs (Coleoptera Coccinellidae). Thèse Dr. : Univ. Aix-Marseille, 326 p.
- KREITER S., IPERTI G., 1984. Etude des potentialités biologiques et écologiques d'un prédateur aphidiphage *Olla v.nigrum* Muls. (Coleoptera, Coccinellidae) en vue de son introduction en France. 109è Congr. natl. Soc. savantes, Dijon, 1984, Sciences, fasc. II : 275-282.
- LAUGHLIN R., 1965. Capacity for increase : a useful population statistic. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 77-91.
- McCAULEY D., 1987. Summary of economic damage and psyllid-control efforts. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 85-86.
- McFADDEN M.W., 1986. Evaluation of the *Leucaena/Heteropsylla* problem in Hawaii, the Philippines, and New Caledonia. *USDA/USAID Forestry Support Program, Washington*, 24 p. + append., multigr.
- MALESSY C.H., 1987. Losses caused by *Heteropsylla cubana* to the cattle industry in Nusa Tenggara, Timur, Indonesia. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 68.
- MORAT P., JAFFRE T., VEILLON J.M., Mc KEE H.S., 1981. Végétation (notice de la carte). In : *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*, Pl. 15.
- MUNIAPPAN R., BLAS T., DUENAS J.G., 1980. Predator deterrent effect of *Leucaena leucocephala* on the coccinellid *Cryptolaemus montrouzieri*. *Micronesica*, 16 : 360-367.
- NAKAHARA L., NAGAMINE W., MATAYOSHI S., KUMASHIRO B., 1987. Biological control program on the *Leucaena* Psyllid, *Heteropsylla cubana* Crawford (Homoptera: Psyllidae) in Hawaii. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 39-44.

- NIELSEN I., 1983. Légumineuses Mimosées. In : *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*, 12 : 3-103.
- OKA I.N., WARDOYO C., SOEHARDJAN M., 1987. *Leucaena* Psyllid (*Heteropsylla cubana* Crawford): a serious new insect pest of *Leucaena* trees in Indonesia and its control. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 69-74.
- OKA, I.N., BAHAGIAWATI, A.H., 1988. Comprehensive program towards integrated control of *Leucaena* psyllid, a new insect pest of *Leucaena* trees in Indonesia. *IARD J.*, 10 (1) : 23-30.
- PAN F-J., 1987. Psyllid resistance of *Leucaena* species in Taiwan. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 35-38.
- PIGGIN C., PARERA V., 1987. *Leucaena* and *Heteropsylla* in Nusa Tenggara Timur. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 70-74.
- RAVEN R.J., CHURCHILL T.B., 1989. New Caledonian and Fijian Spider Collection. *Rep. Qld. Mus.*, 18 p., multigr.
- SORENSSON C.T., BREWBAKER J.L., 1987. Psyllid resistance of *Leucaena* hybrids and species. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 29-31.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1966. *Ecological methods*. Londres : Methuen & Co, 391 p.
- STECHMAN D.H., LATAIMAUNI H., FOLIAKI S., 1987. Studies on *Heteropsylla cubana* Crawford in Tonga. *Leucaena Res. Rep.*, 7 (2) : 50-58.
- WATERHOUSE D.F., 1986. *Heteropsylla incisa* (Sulc.) Hemiptera: Homoptera: Psyllidae, leucaena psyllid. In: McFADDEN, M.W., *Evaluation of the Leucaena/Heteropsylla problem in Hawaii, the Philippines, and New Caledonia. USDA/USAID Forestry Support Program, Washington, Append. L* : 11 p., multigr.
- WATERHOUSE D.A., NORRIS K.R., 1987. *Biological Control. Pacific Prospects*. Melbourne : Inkata Press, 454 p.

ANNEXE

Pluviométries mensuelles relevées dans les localités proches des stations suivies au cours de l'étude (en mm).

Sources : Service de la Météorologie et laboratoire d'Hydrologie de l'ORSTOM.

Localité	Mars		Avril		Mai		Juin	
	1989	1956-85 Moyenne	1989	1956-85 Moyenne	1989	1956-85 Moyenne	1989	1956-85 Moyenne
Nouméa-Météo	314,1	116,5	146,9	115,4	116,4	84,9	161,1	119,7
Païta Port-Laguerre	132,0	139,1	172,5	108,2	98,1	88,2	139,9	119,0
Bourail	137,0	166,9	167,3	104,6	117,2	69,4	167,1	81,6
Pouembout	76,2	146,6	101,1	71,0	80,7	45,8	109,8	68,2
Ouaco-Village	12,8	98,8	87,8	54,8	82,2	69,1	99,8	69,4

Températures moyennes mensuelles relevées dans les localités proches des stations suivies au cours de l'étude (en degrés C.).

Sources : Service de la Météorologie et Laboratoire d'Hydrologie de l'ORSTOM).

Localité	Mars 1989		1956-85 Moyenne Mars	Avril 1989		1956-85 Moyenne Avril	Mai 1989		1956-85 Moyenne Mai	Juin 1989		1956-85 Moyenne Juin
	Min.	Max.		Min.	Max.		Min.	Max.		Min.	Max.	
Nouméa- Météo	22,5	28,0	25,7	21,5	26,9	23,8	19,5	25,0	22,3	19,4	24,6	21,1
Païta Port- Laguerre	20,3	29,6	24,9	18,1	28,8	22,6	16,3	26,0	20,9	16,1	25,8	19,7
Bourail	21,0	30,8	25,7	18,0	29,2	23,6	17,1	27,9	21,3	17,3	26,0	19,8
Pouembout	20,7	32,1	25,9	19,1	29,8	23,5	16,9	27,6	22,0	17,4	26,3	20,3
Ouaco- Village	21,9	30,7	26,0	20,2	29,3	24,1	18,7	27,2	22,4	18,7	26,6	21,2

FIGURES

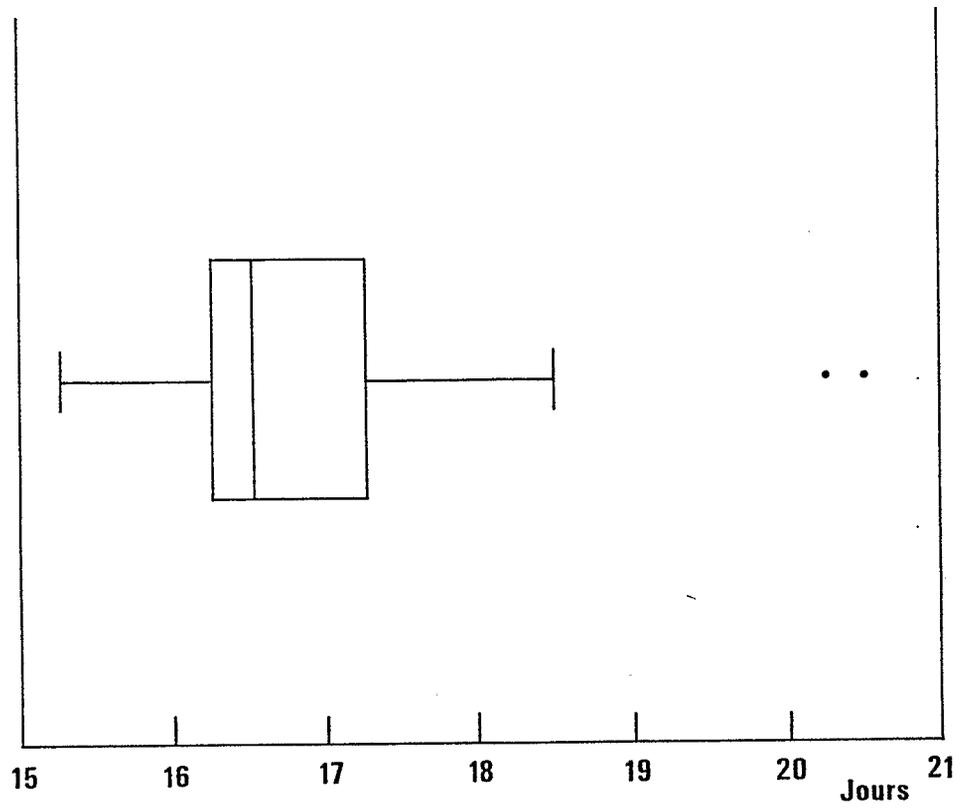


Fig. 1 : Durée du développement pré-imaginal d'*Olla v-nigrum* : médiane, limite des 50 %, étendue (exprimées en jours)

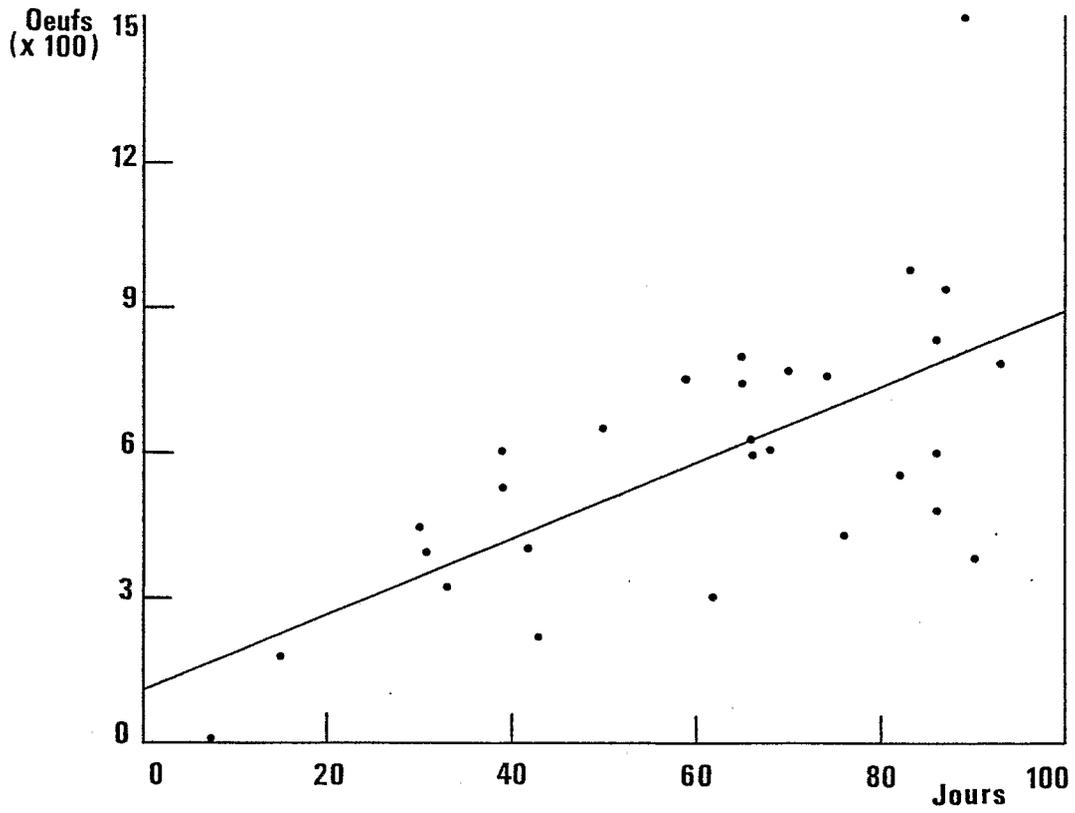


Fig. 2 : Régression de la fécondité individuelle d'*Olla v-nigrum* (nombre d'oeufs pondus par femelle) sur la longévité des femelles (exprimée en jours)

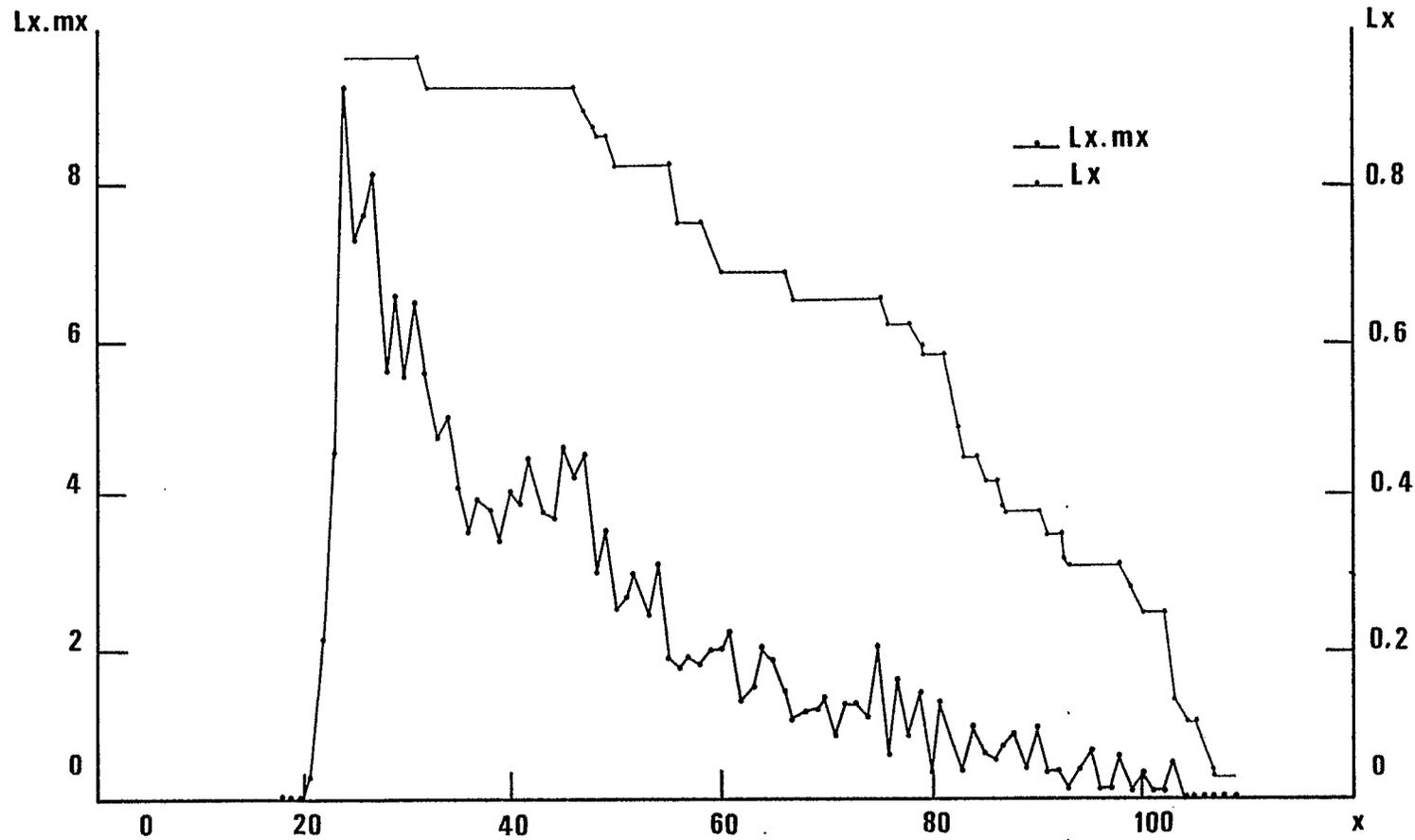


Fig. 3 : Variation de l'espérance de vie l_x des femelles d'*Olla v-nigrum* et du produit $l_x.m_x$ en fonction de l'âge x (exprimé en jours) compté à partir de l'oeuf (non corrigé)

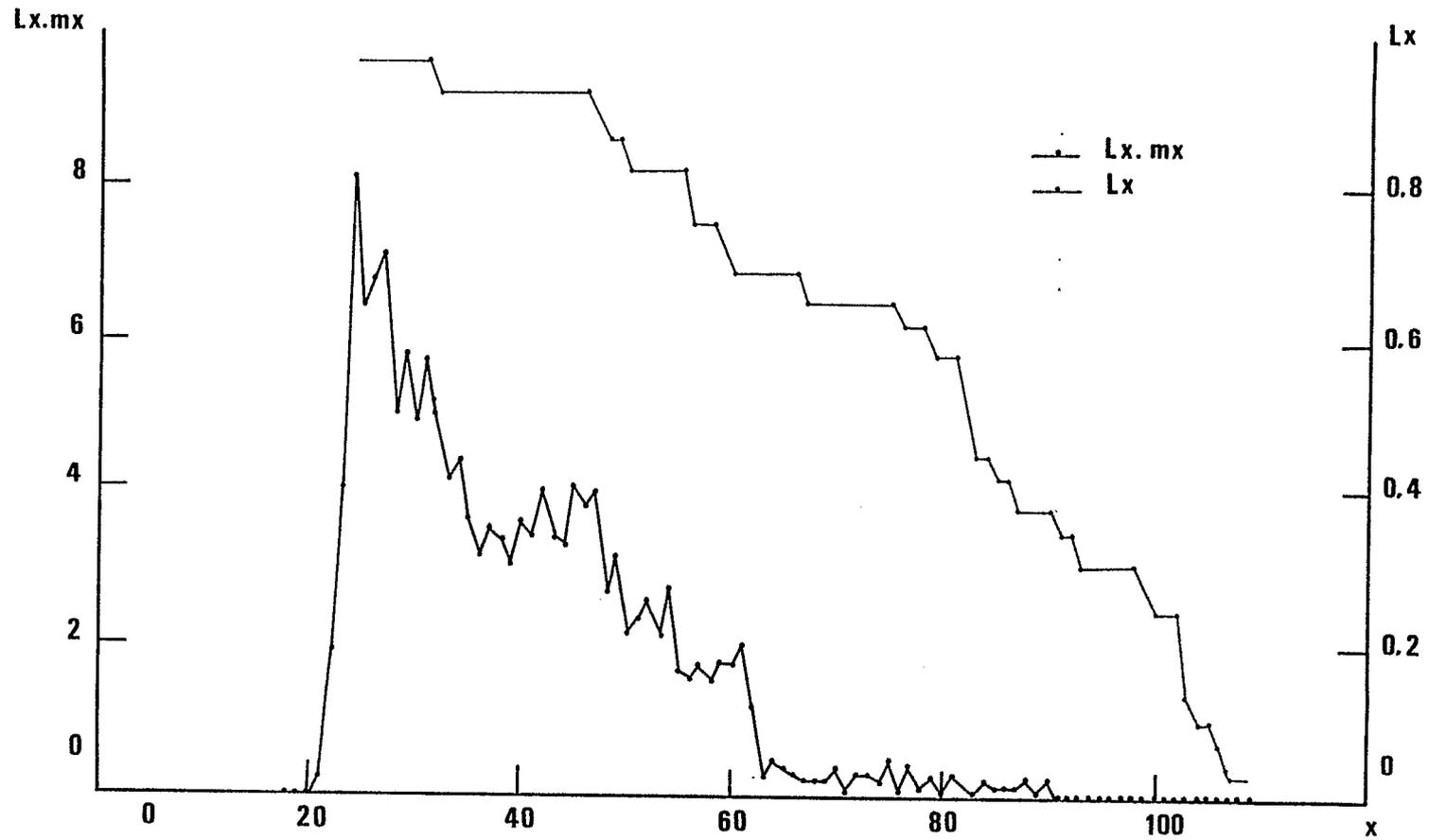


Fig. 4 : Variation de l'espérance de vie l_x des femelles d'*Olla v-nigrum* et du produit $l_x.m_x$ en fonction de l'âge x (exprimé en jours) compté à partir de l'oeuf (corrigé)



Fig. 6 : Localisation des stations suivies : 1 = N01 à N18H; 2 = PTR; 3 = CBR; 4 = BB1, BB2; 5 = PG1, PG2, PG3; 6 = PB1, PB2-1, PB2-2; 7 = OCB, OCH

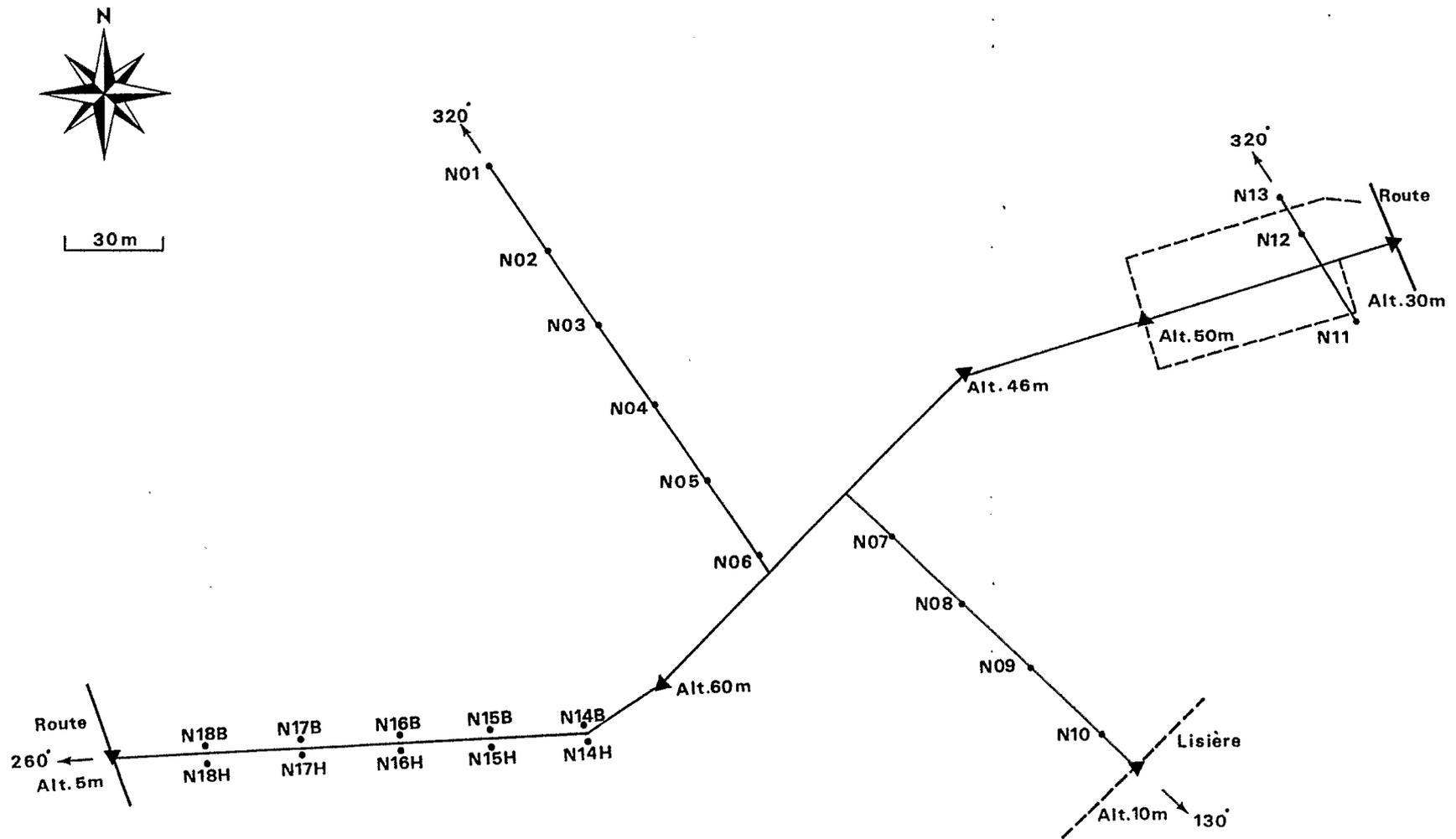


Fig. 7 : Schéma d'implantation des stations de Nouville (N01 à N18H)

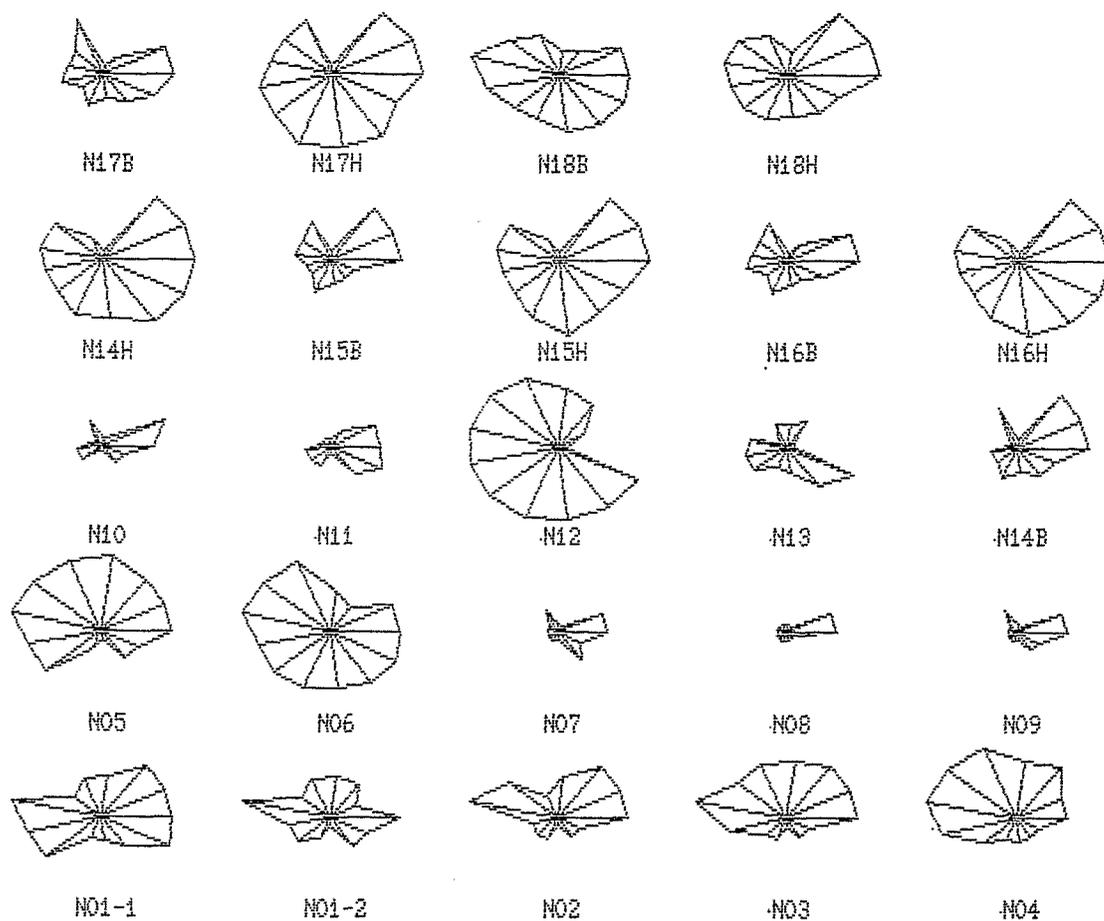


Fig. 8 : Représentation schématique de l'état du *Leucaena* entre le 3 Avril et le 5 Juillet 1989 sur les stations de Nouville (chaque rayon figure 1 observation hebdomadaire : départ sur l'horizontale de droite, lecture dans le sens rétrograde)

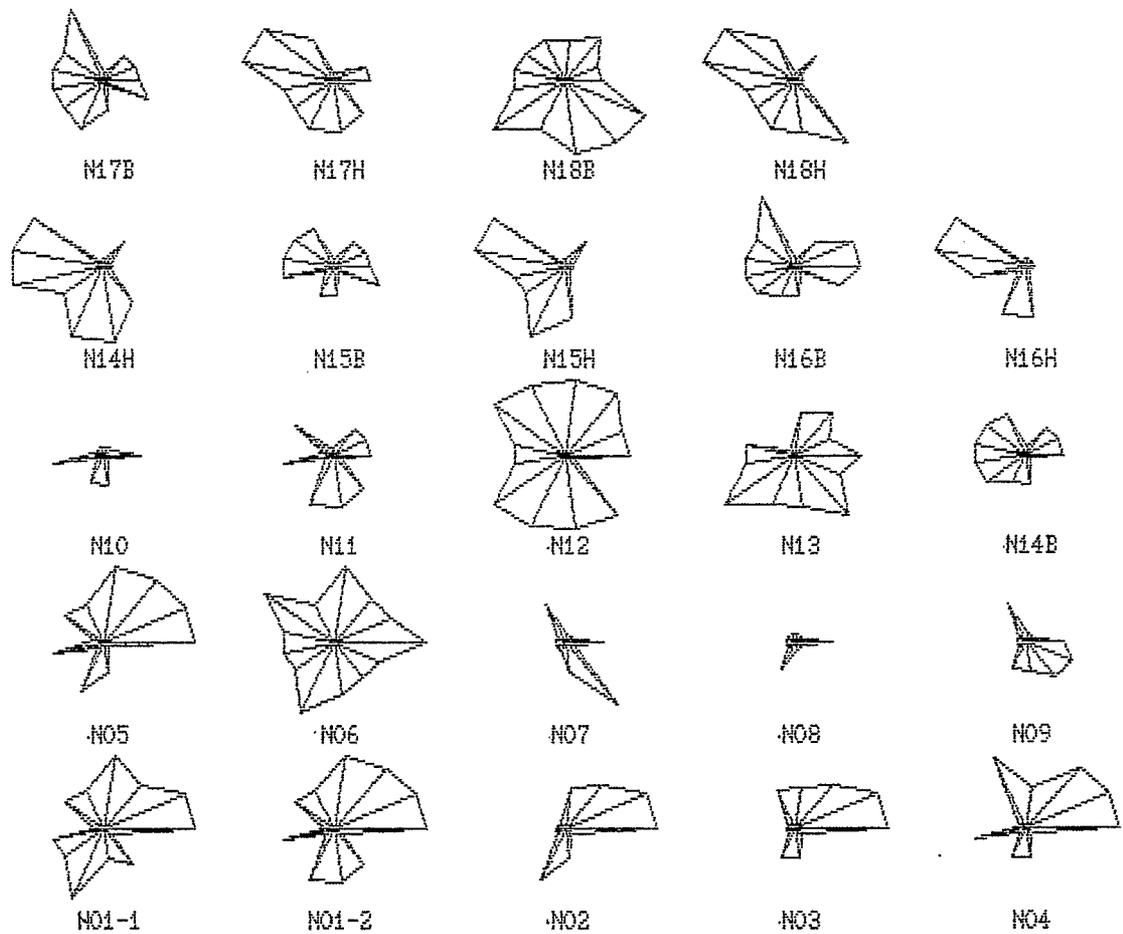


Fig. 9 : Représentation schématique du niveau des populations d'*Heteropsylla cubana* entre le 3 Avril et le 5 Juillet 1989 sur les stations de Nouvelle (chaque rayon figure 1 observation hebdomadaire : départ sur l'horizontale de droite, lecture dans le sens rétrograde)

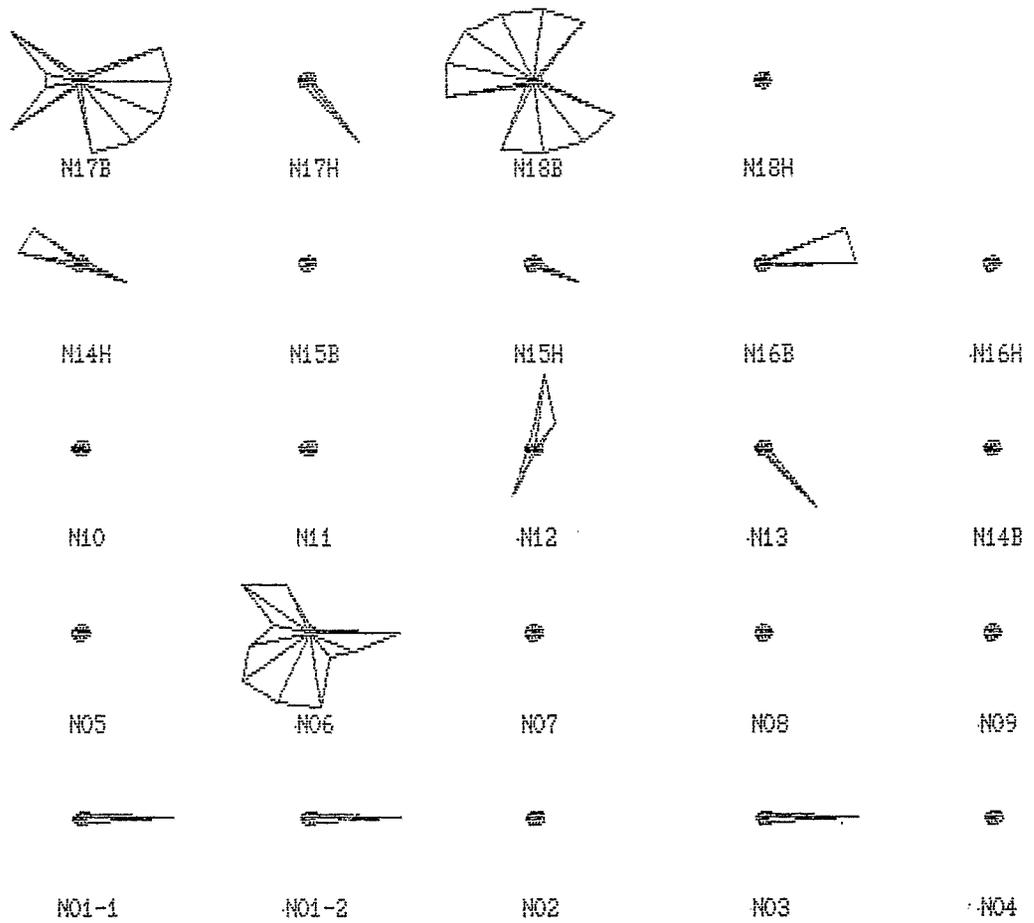


Fig. 10 : Représentation schématique du niveau des populations d'*Olla v-nigrum* entre le 3 Avril et le 5 Juillet 1989 sur les stations de Nouville (chaque rayon figure 1 observation hebdomadaire : départ sur l'horizontale de droite, lecture dans le sens rétrograde)

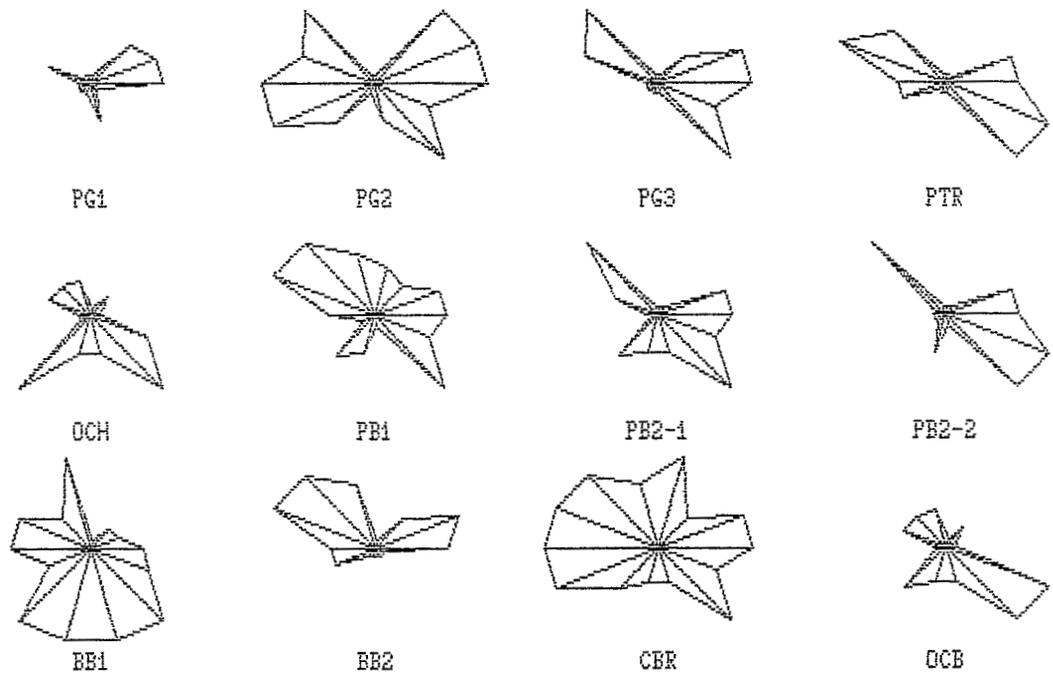


Fig. 11 : Représentation schématique de l'état du *Leucaena* entre le 10 Avril et le 5 Juillet 1989 sur les stations de la Côte Ouest (chaque rayon figure 1 observation hebdomadaire : départ sur l'horizontale de droite, lecture dans le sens rétrograde)

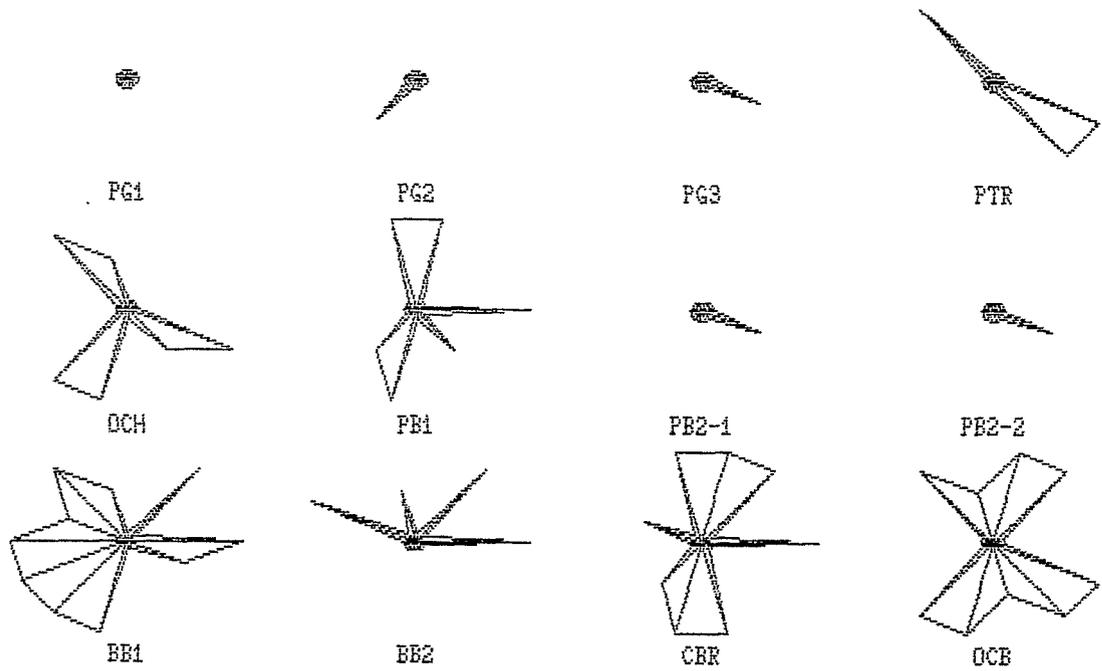


Fig. 12 : Représentation schématique du niveau des populations d'*Heteropsylla cubana* entre le 10 Avril et le 5 Juillet 1989 sur les stations de la Côte Ouest (chaque rayon figure 1 observation hebdomadaire : départ sur l'horizontale de droite, lecture dans le sens rétrograde)

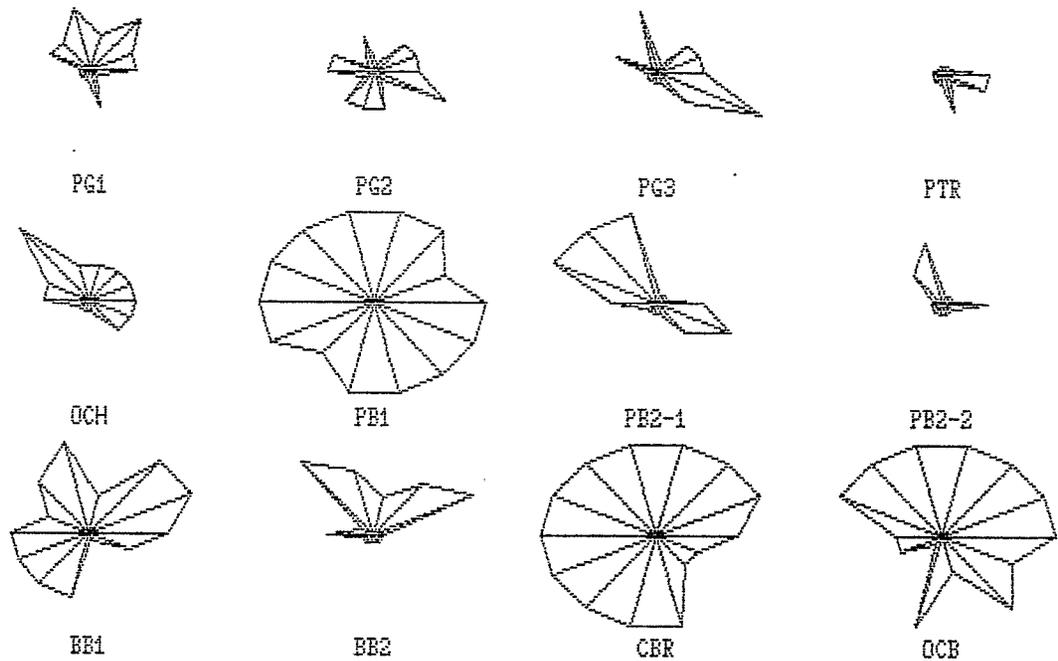


Fig. 13 : Représentation schématique du niveau des populations d'*Olla v-nigrum* entre le 10 Avril et le 5 Juillet 1989 sur les stations de la Côte Ouest (chaque rayon figure 1 observation hebdomadaire : départ sur l'horizontale de droite, lecture dans le sens rétrograde)