



Les facteurs de mortalité des oeufs de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). I. Le complexe des prédateurs (Hym., Formicidae; Derm., Forficulidae; Orth., Phaneropteridae; Neur., Chrysopidae)

P. Du Merle

► **To cite this version:**

P. Du Merle. Les facteurs de mortalité des oeufs de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). I. Le complexe des prédateurs (Hym., Formicidae; Derm., Forficulidae; Orth., Phaneropteridae; Neur., Chrysopidae). *Agronomie*, 1983, 3 (3), pp.239-246. hal-02727101

HAL Id: hal-02727101

<https://hal.inrae.fr/hal-02727101>

Submitted on 2 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les facteurs de mortalité des œufs de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). I. Le complexe des prédateurs (Hym., Formicidae ; Derm., Forficulidae ; Orth., Phaneropteridae ; Neur., Chrysopidae)

Paul DU MERLE

avec la collaboration technique de René MAZET

I.N.R.A., Station de Zoologie forestière, avenue Vivaldi, F-84000 Avignon

RÉSUMÉ

Les œufs de la tordeuse verte, *Tortrix viridana* L., sont déposés sur l'écorce des rameaux des chênes. A de rares exceptions près, ils sont pondus par groupes de 2, l'un des œufs, qualifié de « supérieur », surmontant l'autre, qualifié d'« inférieur ». Des observations, réalisées pour la plupart au Mont-Ventoux (Vaucluse), ont montré qu'ils sont détruits par de nombreuses espèces de prédateurs. Celles-ci se répartissent en 2 groupes : les prédateurs broyeur et les prédateurs piqueurs-suceurs. Le premier groupe comprend 1 Hyménoptère *Formicidae*, 1 Dermaptère *Forficulidae* et très vraisemblablement 2 Orthoptères *Phaneropteridae*, le second plusieurs espèces de Névroptères *Chrysopidae*. L'évolution dans le temps de la prédation par chacun des 2 groupes d'espèces a été suivie dans 3 stations du Mont-Ventoux, sur *Quercus pubescens* et sur *Quercus ilex*. Dans tous les cas, l'action des prédateurs a débuté au cours de la période de ponte de la tordeuse et a cessé précocement, dès la fin de juillet ou le début d'août, 1 mois au plus environ après le dépôt des derniers œufs. La durée totale de la période d'action des prédateurs n'a jamais excédé 6 à 7 semaines, alors que la durée du développement embryonnaire de la tordeuse est de 9 à 10 mois. Le taux de prédation des œufs supérieurs était nettement plus élevé que celui des œufs inférieurs, sauf là où la fourmi *Crematogaster scutellaris* Oliv. jouait un rôle important.

Mots clés additionnels : Tordeuse verte du chêne, Quercus, prédateurs broyeur, prédateurs piqueurs-suceurs.

SUMMARY

Mortality factors of the eggs of Tortrix viridana L. (Lep., Tortricidae). I. The predator complex (Hym., Formicidae ; Derm., Forficulidae ; Orth., Phaneropteridae ; Neur., Chrysopidae).

The eggs of the green oak tortrix, *Tortrix viridana* L., are deposited on the bark of oak twigs. With a very few exceptions, they are laid in groups of 2, one of the eggs (the « upper » one) over the other (the « lower » one). Observations mostly made at Mont-Ventoux (Vaucluse, France) have shown that they are attacked by numerous predatory species, which divide into 2 groups, viz. the chewing predators and the piercing-sucking predators. The first group includes 1 Hymenopteron *Formicidae*, 1 Dermapteron *Forficulidae* and most likely 2 Orthoptera *Phaneropteridae*, while the second includes several species of Neuroptera *Chrysopidae*. Changes in predation rate through the year have been followed for each of the groups at 3 sites at Mont-Ventoux, on *Quercus pubescens* and on *Quercus ilex*. In all cases, predator action started during the oviposition period of the tortrix and stopped early, late July or early August, at most about 1 month after the last eggs were laid. The whole action period of the predators never exceeded 6 to 7 weeks, whereas the embryonic development of the tortrix lasts 9 to 10 months. Except where the ant *Crematogaster scutellaris* Oliv. played an important part, the predation rate was markedly higher for the upper eggs than for the lower ones.

Additional key words : Green oak tortrix, Quercus, chewing predators, piercing-sucking predators.

I. INTRODUCTION

Depuis 1976, nous étudions au Mont-Ventoux (Vaucluse), en région méditerranéenne française, la biologie, les ennemis naturels et la dynamique des populations de l'un des ennemis majeurs des chênes, la tordeuse verte, *Tortrix viridana* L. Très rapidement, il nous est apparu

qu'un pourcentage élevé des œufs déposés par l'insecte étaient attaqués par des prédateurs et des parasites ou tués par diverses « maladies ». Un tel phénomène n'ayant pour ainsi dire jamais été signalé dans la littérature, il était intéressant de faire une étude détaillée et de rechercher si des faits analogues s'observaient en d'autres points de l'aire de répartition de la tordeuse. Le présent article expose les

résultats relatifs aux prédateurs des œufs. D'autres suivront, dans lesquels seront passés en revue le parasitisme et les « maladies », puis examiné le rôle régulateur des divers facteurs de mortalité.

II. L'ŒUF DE LA TORDEUSE VERTE

Les adultes de la tordeuse verte volent à la fin du printemps ou au début de l'été. Les œufs subissent une diapause estivo-hivernale obligatoire et n'éclosent qu'au cours du printemps suivant. Ils sont déposés par groupes de 2, un œuf surmontant l'autre, sur l'écorce des rameaux des chênes. L'œuf déposé au-dessus, qualifié d'œuf « supérieur », est légèrement décalé par rapport à l'œuf sous-jacent, qualifié d'œuf « inférieur » ; il repose en majeure partie sur ce dernier et pour le reste sur le rameau. On rencontre parfois, mais ceci est rare (1 à 2 p. 100 des cas), des œufs pondus isolément. L'œuf a approximativement la forme d'une lentille plan-convexe, mesurant 0,80 mm de diamètre et 0,30 mm d'épaisseur. La femelle recouvre entièrement chaque groupe d'œufs de minuscules débris (principalement des fragments d'écorce) préalablement récoltés à la surface des rameaux et qui adhèrent fortement aux chorions. Le contenu de l'œuf est de couleur jaune avec quelques plages de pigmentation rougeâtre. Au cours des jours suivant la ponte, le chorion se délamine très vraisemblablement, car on assiste à l'individualisation, d'une part d'un exochorion épais et résistant, d'autre part d'un endochorion mince et transparent. Le même phénomène s'observe chez les œufs d'autres tordeuses (GUENNELON, 1966). Parallèlement, le contenu de l'œuf, très liquide au départ, devient plus visqueux. Une fois le processus parvenu à son terme, ce qui demande environ 8-15 jours, il devient possible d'extraire de l'exochorion l'œuf enveloppé de son endochorion. Dès lors, on n'observe plus, jusqu'au printemps, de modification appréciable de l'œuf.

III. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont porté sur plusieurs centaines de milliers d'œufs récoltés à des époques variées, tant sur chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) que sur chêne vert (*Quercus ilex* L.), dans toute la tranche altitudinale

occupée par la chênaie au Mont-Ventoux ; sur ce massif, qui culmine à 1 909 m d'altitude, l'étage des chênes s'étend de 300 à 1 350 m d'altitude environ. Des échantillons provenant des départements des Alpes-Maritimes, du Var, du Jura, de la Haute-Saône, de la Côte-d'Or et des Yvelines ont été également étudiés.

On a suivi à 4 reprises au Mont-Ventoux l'évolution au cours de l'année de l'action des différents facteurs de mortalité : en 1978-79 (de juillet à avril) dans un taillis de chêne pubescent à 900 m d'altitude, en 1979 (de juillet à novembre) dans un autre taillis de ce même chêne à 930 m d'altitude, en 1980-81 (de juillet à avril) puis à nouveau en 1981 (de juillet à décembre) sur les chênes verts d'un taillis mixte de chênes verts et de chênes pubescents à 800 m d'altitude. A chaque fois, on a tout d'abord choisi un petit nombre d'arbres témoins bien infestés. Puis, à intervalles de temps plus ou moins réguliers, on a prélevé sur chacun 1 rameau d'une longueur donnée, allant de 30 à 50 cm selon les années. La hauteur et l'exposition du rameau étaient dans la mesure du possible toujours les mêmes. Les œufs portés par ces rameaux ont été disséqués immédiatement ou après conservation au congélateur. Le tableau 1 précise le protocole suivi et donne des indications sur la biologie de la tordeuse. On remarquera que les observations ont toujours débuté au cours de la période de ponte de l'insecte et que celles réalisées en 1978-79 et en 1980-81 ont porté sur la totalité, ou presque, de la période de développement embryonnaire de celui-ci. Pour le cycle 1981-82, le nombre des œufs examinés lors de chaque contrôle a été relativement faible, si bien que les fluctuations d'échantillonnage ont été importantes. Les résultats de cette campagne de prélèvements ne seront donc cités que lorsqu'ils apporteront des informations complémentaires intéressantes.

Pour identifier les espèces responsables de la prédation des œufs, on a recherché sur les chênes, à vue ou par battage, les arthropodes susceptibles d'exercer une telle action ; on a ensuite observé leur comportement en captivité lorsqu'ils étaient mis en présence d'œufs sains de la tordeuse verte. Par ailleurs, une quarantaine de rameaux de chêne, privés de leur feuillage pour faciliter les observations et portant des œufs de la tordeuse verte produits au laboratoire, ont été attachés par leur base, le 2 juillet 1981, à des chênes verts situés à 300 m d'altitude. Ces rameaux pendus ont ensuite été examinés à diverses heures du jour et de la nuit, afin de surprendre des prédateurs en action, puis

TABLEAU 1

Protocole d'échantillonnage des œufs de *Tortrix viridana* dans 3 stations du Mont-Ventoux ; CP : chêne pubescent, CV : chêne vert.
Sampling conditions of the eggs of *Tortrix viridana* at 3 sites on Mont-Ventoux ; CP : *Quercus pubescens*, CV : *Q. ilex*.

Cycle	Altitude	Chêne	Période de ponte de la tordeuse	Début des éclosions des œufs	Nombre des arbres échantillonnés	Fréquence, époque et nombre n des prélèvements	Nbre des œufs examinés	
							à chaque fois	au total
1978-1979	900 m	CP	1-19.VII.78	env. 8.V.79	7	1 fois/semaine du 17.VII au 20.XI ; irrégulier du 20.XI au 26.IV n = 26	300-750	12 626
1979-1980	930 m	CP	19.VI-10.VII.79	?	8	1 fois/semaine du 5.VII au 22.XI n = 21	300-550	8 587
1980-1981	800 m	CV	9-31.VII.80	16.IV.81	6	1 fois/semaine du 20.VII au 5.XII ; 1-2 fois/quinzaine du 5.XII au 14.IV n = 33	450-780	19 074
1981-1982	800 m	CV	21.VI-15.VII.81	?	4	1-2 fois/semaine du 3.VII au 24.VIII ; 1-2 fois/quinzaine du 24.VIII au 3.XII n = 21	200-280	4 982

prélevés le 24 septembre, date à laquelle on a examiné ce qu'il était advenu des œufs.

Dans un certain nombre de cas, en particulier pour tous les échantillons prélevés sur les chênes verts témoins de la station 800 m, on a noté la position (œuf inférieur ou œuf supérieur d'une ponte complète de 2 œufs, œuf isolé) de chacun des œufs examinés. Les taux de mortalité ont alors été calculés en ne tenant pas compte des rares œufs pondus isolément.

IV. LE COMPLEXE DES PRÉDATEURS DES ŒUFS

A. Les prédateurs de type broyeur

1. Description des œufs attaqués

Le contenu des œufs qui ont été consommés par les prédateurs broyeurs a disparu, de même qu'une fraction plus ou moins importante de leur chorion. Seule la portion de ce dernier adhérent à l'écorce échappe toujours à l'action des prédateurs. L'œuf inférieur d'une ponte attaquée est tantôt épargné, tantôt lui aussi détruit. Dans ce dernier cas, on n'observe plus en général à la surface de l'écorce que 2 plages contiguës lisses et brillantes, de dimensions inégales, qui correspondent à la face interne de la partie des 2 chorions toujours respectée par les prédateurs et demeurent longtemps bien visibles.

2. Espèces prédatrices

Quatre espèces ont été mises en évidence :

a) *Crematogaster scutellaris* Oliv. (Hym., *Formicidae*)

Cette fourmi, qui nidifie le plus souvent sur les arbres, est connue comme prédateur des chenilles de la tordeuse verte (CASEWITZ-WEULERSSE, 1981). Nous l'avons observée à de nombreuses reprises au cours du mois de juillet 1981 dévorant les œufs portés par les rameaux pendus aux chênes verts de la station 300 m. Son action peut être importante : des 3 438 œufs portés au départ, le 2 juillet, par ces rameaux, 37 p. 100 avaient été détruits le 24 septembre par des prédateurs de type broyeur, la très grande majorité l'ayant été sans aucun doute par *C. scutellaris* à en juger par l'activité manifestée précédemment par cet insecte. La littérature ne cite que de rares exemples de prédation d'œufs d'insecte par les fourmis. Celles-ci peuvent consommer les œufs de divers Lépidoptères : *Noctuidae* (WHITCOMB & BELL, 1964 ; KIRKTON, 1970 ; WHITCOMB *et al.*, 1972 ; BUSCHMANN *et al.*, 1977), *Pyrallidae* (BENOIS & MARRO, 1973 ; BENOIS *et al.*, 1978 ; DU MERLE *et al.*, 1978) ou autres (WHITCOMB *et al.*, 1972), de Diptères *Bombyliidae* (DU MERLE, 1972 ; DU MERLE & MAZET, 1978), de Coléoptères *Chrysomelidae* (BALLARD & MAYO, 1979 ; RISCH, 1981). Tous ces cas d'oophagie se rapportent à des œufs reposant sur le sol ou sur la végétation basse et c'est la première fois, semble-t-il, qu'un tel phénomène est observé au niveau de la strate arborescente. Le rôle joué par *C. scutellaris* dans la régulation des populations de la tordeuse verte est toutefois grandement limité par les exigences en chaleur de la fourmi. C'est ainsi qu'au Ventoux, où la tordeuse verte, tout comme la chênaie, atteint une altitude de 1 350 m, *C. scutellaris* n'est relativement abondant qu'au pied du massif et disparaît dès une altitude voisine de 800 m (DU MERLE, 1978).

Il ne semble pas que d'autres espèces de fourmis parmi celles présentes au Ventoux consomment les œufs de la tordeuse verte : dans la plupart des stations où nous

travaillons, le taux de destruction des œufs par les prédateurs broyeurs est constamment minime (de l'ordre de 1 p. 100), bien que les chênes y soient activement fréquentés par diverses fourmis (DU MERLE, 1982), au 1^{er} rang desquelles figurent *Lasius niger* L., *Camponotus aethiops* Latr. et *Formica cunicularia* Latr.

b) *Forficula auricularia* L. (Derm., *Forficulidae*)

Nous avons surpris à 2 reprises un adulte de ce forficule en train de dévorer des œufs portés par les rameaux pendus. La consommation d'œufs de tordeuse verte par cette espèce a été également observée en captivité. Un adulte, mis en présence, dès sa capture, d'un rameau portant 18 œufs, en a ainsi dévoré 10 au cours des 2 h qui ont suivi. *F. auricularia* se rencontre aussi bien sur le chêne pubescent que sur le chêne vert. Il a été signalé comme prédateur de la tordeuse verte, mais seulement aux dépens des larves et des nymphes de l'insecte (TELEAGĂ, 1968 ; PLUGARU, 1971). L'oophagie est connue chez divers Dermaptères (AMMAR & FARRAG, 1974 ; BUSCHMANN *et al.*, 1977). Certains représentants de cet ordre sont en particulier suspectés de détruire les œufs de la tordeuse du mélèze, *Zeiraphera diniana* Guénéé (DELUCCHI *et al.*, 1975).

c) *Barbitistes fischeri* Yersin et *Barbitistes obtusus* Targioni-Tozzetti (Orth., *Phaneropteridae*)

La consommation d'œufs de la tordeuse verte par des adultes de ces 2 espèces récoltés sur chêne vert a été observée au laboratoire. Un mâle de *B. obtusus* a, par exemple, dévoré 78 œufs au cours des 48 h qui ont suivi sa capture. On ne peut évidemment assurer que les 2 insectes présentent ce comportement dans les conditions naturelles. Ceci est toutefois très vraisemblable, car nombre d'orthoptères « phytophages » ont en réalité un régime alimentaire partiellement carné. C'est ainsi que les *Ephippiger* (Orth., *Ephippigeridae*), tout en étant parfois des ennemis des cultures, se comportent dans certains cas en prédateurs importants des œufs de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. (Lep., *Thaumetopoeidae*) (DEMOLIN & DELMAS, 1967). Le fait que les *Barbitistes* — ou « boudragues » — puissent sans doute jouer un rôle utile est intéressant, car ces insectes étaient jusqu'à présent essentiellement connus pour les dommages qu'ils occasionnent parfois, eux aussi, aux cultures.

Il est impossible de distinguer les uns des autres les œufs détruits par les 4 espèces dont nous venons de parler. Celles-ci n'épuisent sans doute pas la liste des prédateurs broyeurs des œufs de la tordeuse, mais c'est sans succès que nous avons tenté de faire consommer ces derniers par des *Ephippiger* et par divers *Coccinellidae* (larves et adultes) récoltés les uns et les autres sur des chênes.

3. Epoque d'action des prédateurs

La figure 1 présente l'évolution dans le temps du taux de prédation dans les 3 peuplements étudiés. Les espèces en cause ne sont malheureusement pas connues. Nous savons seulement que la fourmi *C. scutellaris* est absente des stations 900 m et 930 m et très rare dans la station 800 m. L'action des prédateurs a toujours été tout à la fois précoce et de courte durée. Elle a commencé au cours de la période de ponte de la tordeuse, peut-être dès son début. Le taux de prédation a cessé de croître de façon appréciable vers le 16 août à 900 m, vers le 8 août à 930 m, dès le 20 juillet à 800 m. L'action des prédateurs ne s'est donc exercée que pendant 6-7 semaines au plus dans les 2 premières stations,

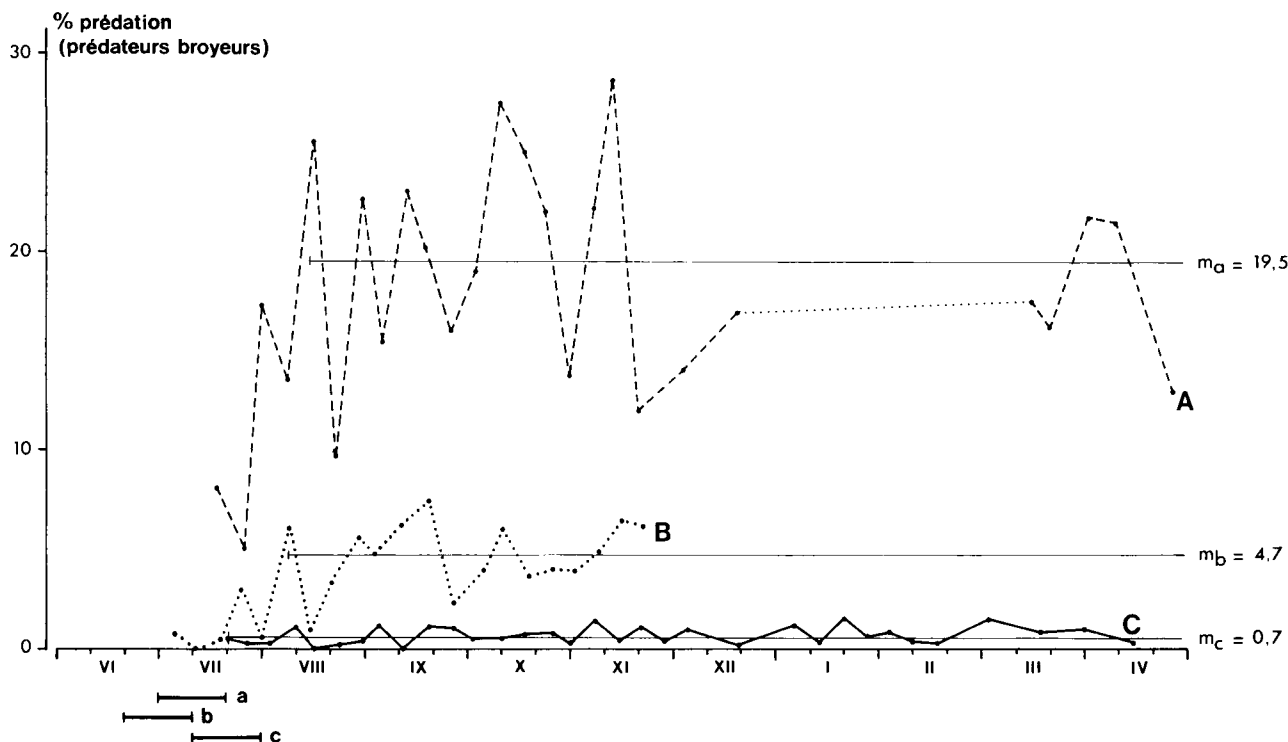


Figure 1

Prédation par les prédateurs broyeurs dans 3 stations du Mont-Ventoux : A, sur chêne pubescent à 900 m en 1978-79 ; B, sur chêne pubescent à 930 m en 1979-80 ; C, sur chêne vert en 1980-81 ; m_a , m_b , m_c : valeur maximale moyenne ; a, b, c : période de ponte de la tordeuse.

Predation by the chewing predators at 3 sites on Mont-Ventoux : A, on *Quercus pubescens* at 900 m in 1978-79 ; B, on *Q. pubescens* at 930 m in 1979-80 ; C, on *Q. ilex* at 800 m in 1980-81 ; m_a , m_b , m_c : average maximum value ; a, b, c : oviposition period of the tortrix.

pendant 2 semaines au plus dans la 3^e, où elle a d'ailleurs été presque négligable.

4. Taux de prédation comparés des œufs selon leur position au sein de la ponte

Le tableau 2 rassemble un certain nombre de données, toutes obtenues d'échantillons prélevés à une époque où le taux de prédation avait atteint sa valeur maximale. Sur les rameaux effeuillés pendus dans la station 300 m, la presque totalité (92 p. 100) des pontes complètes (ensembles de 2 œufs) attaquées ont été complètement détruites, si bien

que le taux de prédation des œufs supérieurs n'a guère dépassé celui des œufs inférieurs. Dans les autres stations du Ventoux ainsi que sur les chênes liège (*Quercus suber* L.) de la forêt du Dom en revanche, 50-61 p. 100 seulement des pontes attaquées ont été complètement détruites, si bien que le taux de prédation des œufs supérieurs a été nettement plus élevé, d'un facteur 1,6 à 2,1, que celui des œufs inférieurs. Le fait que la plupart des œufs consommés à 300 m l'ont été par *C. scutellaris*, alors que l'action de la fourmi a été insignifiante ou nulle ailleurs, explique sans doute que les résultats relatifs à ces œufs diffèrent largement de ceux obtenus dans les autres localités.

TABLEAU 2

Prédation par les prédateurs broyeurs en fonction de la position des œufs au sein de la ponte (1 ponte = 1 groupe de 2 œufs) ; CL : chêne liège, CP : chêne pubescent, CV : chêne vert.

Predation by the chewing predators according to the position of the eggs within the egg-cluster (1 « ponte » = 1 group of 2 eggs) ; CL : *Quercus suber*, CP : *Q. pubescens*, CV : *Q. ilex*.

Localité	Chêne	Date(s) du ou des prélèvements	Nbre des pontes examinées	Pontes attaquées		Œufs détruits		% de prédation des œufs	
				Nbre	% avec 2 œufs détruits	Nbre	% en position supérieure	inférieurs	supérieurs
Ventoux 300 m (branches pendues)	CV	24.IX.81	1 719	665	91,7	1 275	52,1	35,5	38,7
* Ventoux 800 m	CV	20.VII.80-14.IV.81	9 537	85	60,0	136	62,5	0,5	0,9
* Ventoux 900 m	CP	16.VIII.78-3.IV.79	5 305	1 313	61,3	2 118	62,0	15,2	24,7
Ventoux 1 150-1 250 m	CP	hivers 79-80 + 80-81	1 085	40	50,0	60	66,7	1,8	3,7
Forêt du Dom (Var)	CL	hiver 81-82	400	18	61,1	29	62,1	2,7	4,5

* Données relatives aux arbres témoins.

B. Les prédateurs de type piqueur-suceur : les *Chrysopidae*

1. Description des œufs attaqués

Les œufs consommés par les prédateurs piqueurs-suceurs sont apparemment intacts, si bien qu'il est impossible de les reconnaître sans les ouvrir. A la dissection, 3 cas peuvent se présenter (fig. 2) :

a) L'œuf a été sucé avant la différenciation de l'endochorion : il est alors entièrement vide (fig. 2a).

b) L'œuf a été sucé en cours de différenciation de l'endochorion : il se distingue du précédent par le fait que son chorion est tapissé intérieurement d'une mince pellicule transparente dont on peut arracher des lambeaux ou que l'on peut même détacher entièrement (fig. 2b).

c) L'œuf a été sucé une fois l'endochorion complètement différencié : il renferme alors un sac membraneux vide, aplati, de couleur généralement brunâtre, parfois blanchâtre ou rougeâtre, qui représente l'endochorion (fig. 2c).

2. Les espèces prédatrices

De nombreux essais visant à faire consommer des œufs de la tordeuse verte par diverses espèces prédatrices ou supposées telles d'Hémiptères (en particulier *Anthocoridae*) et d'Acariens, obtenues en frappant des chênes, ont tous échoué. R. PRALAVORIO nous ayant alors suggéré que les prédateurs inconnus étaient peut-être des Névroptères *Chrysopidae*, nous avons procédé durant tout le mois de juillet 1981 à des frappages systématiques de chênes verts, et accessoirement de chênes pubescents, à 300-750 m d'altitude, dans le but de nous procurer des larves de ces insectes. Les larves âgées ainsi obtenues ont été isolées dans des enceintes renfermant des fragments de rameaux de chêne portant des œufs de tordeuse verte produits au laboratoire.

Les espèces suivantes ont été élevées : *Chrysoperla carnea* Stephens, *Cunctochrysa baetica* Hölzel, *Anisochrysa flavifrons* Brauer, *A. iberica* Navas, *A. zelleri* Schneider et *A. prasina* Burmeister ; 29 individus sont parvenus à l'état adulte, dont 14 *C. baetica* et 7 *A. zelleri*. Des larves de chacune des espèces ont été obtenues du chêne vert ; en outre, des larves de *C. baetica* et d'*A. zelleri* ont été obtenues du chêne pubescent.

A l'exception d'*A. iberica*, dont l'unique larve a tissé son cocon sans s'être alimentée, toutes les espèces ont consommé, parfois dès le 1/4 h suivant leur mise en élevage, des œufs de tordeuse verte. La voracité des larves de chrysopes est importante compte tenu de leurs dimensions modestes. A titre d'exemple, 47 œufs de tordeuse verte ont été sucés en 24 h par une larve d'*A. prasina*, 50 œufs l'ont été en 24 h également par une larve de *C. baetica*, 96 œufs

l'ont été en 3 j par une larve d'*A. zelleri*. De ce fait, si certaines larves ont été exclusivement nourries d'œufs de tordeuse verte, nous avons dû pour les autres substituer à ces œufs, après avoir vérifié qu'ils étaient consommés, des pucerons *Thelaxes confertae* Börner récoltés sur chêne vert.

Par ailleurs, nous avons observé à 3 reprises, en début juillet, une larve de chrysope suçant les œufs des rameaux pendus dans la station 300 m. Ces larves ont été mises en élevage et il en est issu 2 adultes, l'un de *C. baetica*, l'autre d'*A. prasina*.

Les caractéristiques des œufs sucés au laboratoire par les larves de chrysopes sont exactement les mêmes que celles des œufs sucés que l'on récolte dans la nature. Il ne fait donc aucun doute, d'une part que les chrysopes sont le facteur essentiel, ou même peut-être unique, de la destruction de ces derniers, d'autre part que *C. baetica* et *A. prasina* détruisent les œufs de la tordeuse verte dans les conditions naturelles ; il en va très vraisemblablement de même pour *C. carnea*, *A. flavifrons* et *A. prasina*, dont la prédation n'a été observée qu'au laboratoire. Le fait que les larves de chrysopes puissent avoir une activité oophage est d'ailleurs connu depuis très longtemps. Ces larves sont en particulier des prédateurs efficaces des œufs de la teigne de l'olivier, *Prays oleae* Bern. (Lep., *Hyponomeutidae*) (ALROUECHDI, 1980, 1981, 1982). On peut également signaler que les œufs de la tordeuse du mélèze sont consommés par des larves de Névroptères non identifiés (DELUCCHI *et al.*, 1975).

Au cours de nos élevages, nous avons obtenu les 2 espèces suivantes de parasites : *Isodromus flaviscutum* Hoffer & Trjapitzin (Hym., *Encyrtidae*), qui a émergé de cocons de *C. carnea*, et *Helorus ruficornis* Foerster (Hym., *Heloridae*), qui a émergé de cocons de *C. carnea* et de ceux d'une ou plusieurs autres espèces.

3. Epoque d'action des chrysopes

La figure 3 présente l'évolution dans le temps du taux de prédation par les chrysopes. Dans les 3 situations étudiées, l'action de ces prédateurs a débuté au cours de la période de ponte de la tordeuse et a cessé précocement de s'exercer de façon perceptible, entre le 1^{er} et le 8 août à 900 m, de même sans doute qu'à 930 m, entre le 3 et le 10 août à 800 m. La période de prédation a donc été brève (4 à 6 semaines environ). De plus, l'action des chrysopes n'a été importante que vers la fin de cette période, durant une quinzaine de jours seulement au maximum. De ce fait, la très grande majorité des œufs détruits (82 à 94 p. 100 selon la station) l'ont été après que leur endochorion se soit totalement différencié, donc étaient du type 3 ci-dessus défini. Cette très large prédominance du type 3 chez les œufs sucés par les chrysopes a été observée dans toutes les localités étudiées, que ce soit au Ventoux ou dans les autres régions.

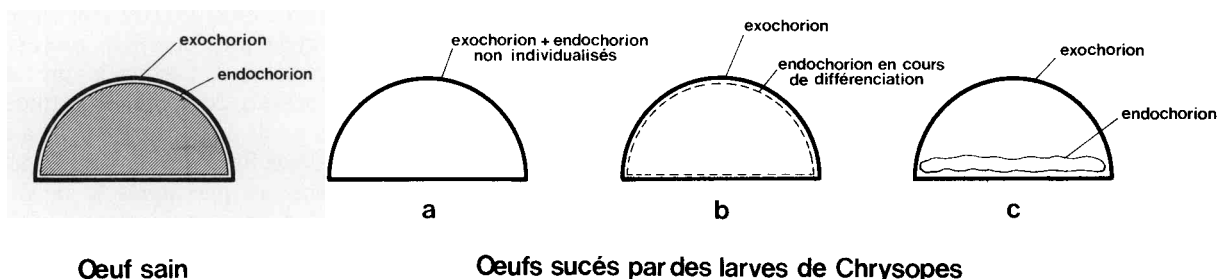


Figure 2

Coupes semi-schématiques d'un œuf sain après différenciation de l'endochorion et d'œufs sucés à divers stades de leur évolution par des chrysopes.

Diagrammatic cross sections of a healthy egg after the endochorion has become differentiated and of eggs attacked at various developmental stages by chrysopids.

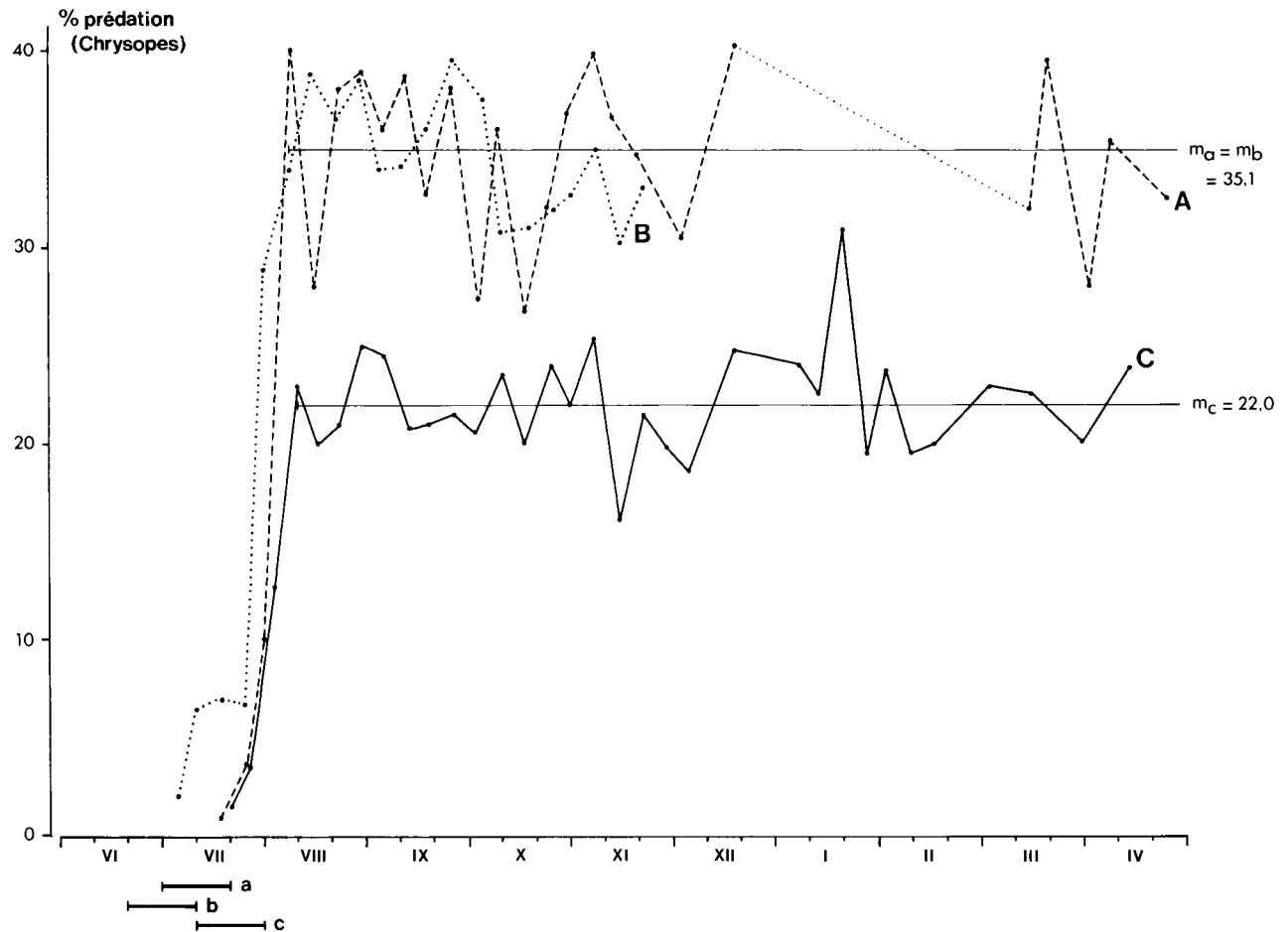


Figure 3

Prédation par les chrysopes dans 3 stations du Mont-Ventoux : A, sur chêne pubescent à 900 m en 1978-79 ; B, sur chêne pubescent à 930 m en 1979-80 ; C, sur chêne vert à 800 m en 1980-81 ; m_a , m_b , m_c : valeur maximale moyenne ; a, b, c : période de ponte de la tordeuse.

Predation by chrysopids at 3 sites on Mont-Ventoux : A, on *Quercus pubescens* at 900 m in 1978-79 ; B, on *Q. pubescens* at 930 m in 1979-80 ; C, on *Q. ilex* at 800 m in 1980-81 ; m_a , m_b , m_c : average maximum value ; a, b, c : oviposition period of the tortrix.

4. Taux de prédation comparés des œufs selon leur position au sein de la ponte

Le tableau 3 rassemble diverses données, toutes obtenues d'échantillons prélevés après la fin de la période d'activité prédatrice des chrysopes. On constate que ces insectes détruisent surtout (dans 60-74 p. 100 des cas) les œufs supérieurs, dont le taux de prédation est par suite toujours nettement plus élevé (d'un facteur 1,5 à 2,8) que celui des œufs inférieurs.

V. CONCLUSIONS

Le complexe des prédateurs des œufs de la tordeuse verte est très varié puisqu'il comporte à ce jour : 1 fourmi, 1 dermaptère, sans doute 2 orthoptères, et enfin plusieurs espèces de chrysopes. Encore cette liste n'est-elle certainement pas exhaustive, même pour le seul massif du Ventoux. Il est donc surprenant de constater que l'abondante littérature consacrée à la tordeuse ne fait à peu près nulle mention de la destruction des œufs de cet insecte par des prédateurs. La seule exception est une publication de SERRÃO NOGUEIRA (1966) dans laquelle l'auteur indique, sans autres précisions, qu'il a fréquemment observé au Portugal des œufs qui avaient été attaqués par des prédateurs. On doit également signaler que des observations dans la nature,

complétées par des expérimentations au laboratoire, ont amené SCHÜTTE (1957) à la conclusion qu'il est très improbable que les oiseaux consomment les œufs de la tordeuse.

L'aspect quantitatif de l'action des prédateurs sera examiné dans un article ultérieur. Les quelques données mentionnées dans les tableaux 2 et 3 et sur les figures 1 et 3 suffisent toutefois à montrer que ces entomophages, qu'ils soient de type broyeur ou de type piqueur-suceur, peuvent jouer un rôle important dans la régulation des populations de la tordeuse verte.

Dans tous les cas où nous avons suivi l'évolution dans le temps des taux de prédation (fig. 1 et 3 ; les données recueillies à 800 m au cours du cycle 1981-82 sont en accord avec celles relatives au cycle précédent), le processus a présenté les mêmes caractéristiques : l'action des prédateurs a commencé pendant la période de ponte de la tordeuse, peut-être parfois dès le début de cette période ; elle a cessé de se manifester très tôt, dès la fin de juillet ou la 1^{re} décennie d'août, soit environ 1 mois au plus après le dépôt des derniers œufs ; elle ne s'est par suite jamais exercée de façon perceptible pendant plus de 6 à 7 semaines, ce qui est très peu en comparaison des 9 à 10 mois du développement embryonnaire de la tordeuse. Il se peut toutefois que la période d'action de certains prédateurs (les chrysopes en particulier) présents dans les 3 peuplements étudiés se poursuive plus tard en saison dans les secteurs les plus

TABLEAU 3

Prédation par les chrysopes en fonction de la position des œufs au sein de la ponte (1 ponte = 1 groupe de 2 œufs) ; CL : chêne liège, CP : chêne pubescent, CV : chêne vert.
 Predation by chrysopids according to the position of the eggs within the egg-cluster (1 « ponte » = 1 group of 2 eggs) ; CL : *Quercus suber*, CP : *Q. pubescens*, CV : *Q. ilex*.

Localité	Chêne	Date(s) du ou des prélèvements	Nbre des pontes examinées	Œufs détruits		% de prédation des œufs	
				Nbre	% en position supérieure	inférieurs	supérieurs
Ventoux 700 m	CV	hiver 80-81	520	261	67,0	16,5	33,6
* Ventoux 800 m	CV	10.VIII.80-14.IV.81	8 588	3 784	60,2	17,6	26,5
Ventoux 800 m	CV	hiver 81-82	1 469	374	65,5	8,8	16,7
Ventoux 800 m	CP	hiver 80-81	362	169	66,9	15,5	31,2
Ventoux 1 150 m	CP	hivers 79-80 + 80-81	1 020	141	73,8	3,6	10,2
Forêt du Dom (Var)	CL	hiver 81-82	400	207	72,9	14,0	37,7

* Données relatives aux arbres témoins.

chauds de l'aire de répartition de la tordeuse, ou encore que des prédateurs, en particulier de type broyeur, non représentés dans ces peuplements, aient un rythme annuel d'activité différent.

Il est enfin intéressant de constater que l'action des chrysopes et de certains au moins des prédateurs de type broyeur, mais non semble-t-il de la fourmi *Crematogaster scutellaris*, s'exerce surtout aux dépens des œufs situés en position supérieure. Là où la fourmi était absente ou très rare, ces œufs constituaient 60 - 72 p. 100 des œufs consommés par l'ensemble des prédateurs, si bien que leur taux de prédation était 1,5 à 2,5 fois plus élevé que celui des œufs situés en position inférieure.

Reçu le 9 juillet 1982.

Accepté le 10 novembre 1982.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'action concertée « Structure, dynamique et mise en valeur des formations à chêne pubescent » et a bénéficié à ce titre d'une aide à la recherche de la D.G.R.S.T. Le Dermaptère et les 2 Orthoptères ont été identifiés par M. DONSKOFF (Mus. Nat. Hist. Nat., Paris), les chrysopes par P. LERAUT (Paris) et par J.-P. LYON (I.N.R.A.-Antibes), les parasites de chrysopes par A. PANIS (I.N.R.A.-Antibes). J'adresse mes vifs remerciements à tous ces spécialistes, ainsi qu'à R. PRALAVORIO (I.N.R.A.-Antibes), sans lequel je n'aurais peut-être pas soupçonné le rôle joué par les chrysopes. J.-P. LYON m'a par ailleurs fourni des renseignements précieux sur la biologie générale et sur le comportement oophage de ces insectes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alrouechdi K., 1980. *Les Chrysopides en verger d'oliviers. Bio-écologie de Chrysoperla carnea* (Steph.) (Neuroptera, Chrysopidae) ; relations comportementales et trophiques avec certaines espèces phytophages. Thèse Docteur-Ingénieur, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, vi + 198 + xvii p.
- Alrouechdi K., 1981. Relations comportementales et trophiques entre *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera, Chrysopidae) et trois principaux ravageurs de l'olivier. I. La teigne de l'olivier *Prays oleae* Bern. (Lep. Hyponomeutidae). *Neuroptera international*, 1, 122-134.
- Alrouechdi K., 1982. *Bio-écologie de Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera, Chrysopidae). Son impact entomophage en verger d'oliviers. Thèse Docteur d'Etat (Sciences, Biologie animale), Univ. Paul Sabatier, Toulouse, iii + 227 p.
- Ammar E. D., Farrag S. M., 1974. Studies on the behaviour and biology of the earwig *Labidura riparia* Pallas (Derm., Labiduridae). *Ztschr. ang. Ent.*, 75, 189-196.
- Ballard J. B., Mayo Z. B., 1979. Predatory potential of selected ant species on eggs of western corn rootworm. *Environ. Entomol.*, 8, 575-576.
- Benois A., Marro J. P., 1973. Action prédatrice des fourmis sur les œufs de Bombylides. *Entomophaga*, 18, 321-331.
- Benois A., Du Merle P., Lafont J. P., Marro J. P., 1978. L'activité oophage de la myrmécophage dans différents milieux du Mont-Ventoux (Vaucluse). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, 10, 205-219.
- Buschmann L. L., Whitcomb W. H., Hemenway R. C., Mays D. L., Nguyen Ru, Leppla N. C., Smittle B. J., 1977. Predators of velvetbean caterpillar eggs in Florida soybeans. *Environ. Entomol.*, 6, 403-407.
- Casewitz-Weulersse J., 1981. Aspects de la faune du chêne-liège (*Quercus suber* L.) lors d'une pullulation de *Lymantria dispar* L. (Lep. Lymantriidae) et de *Malacosoma neustria* L. (Lep. Lasiocampidae) en Sardaigne. *Bull. Ecol.*, 12, 355-364.
- Delucchi V., Aeschlimann J. P., Graf E., 1975. The regulating action of egg predators on the populations of *Zeiraphera diniana* Guénée (Lep. Tortricidae). *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, 48, 37-45.
- Demolin G., Delmas J. C., 1967. Les Ephemigères (Orthoptères Tettigoniidae), prédateurs occasionnels mais importants de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Entomophaga*, 12, 399-401.
- Du Merle P., 1972. Les prédateurs des Diptères Bombylides associés à la processionnaire du pin comme parasites primaires ou secondaires. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 58, 1006-1012.
- Du Merle P., 1978. Les peuplements de fourmis et les peuplements d'acridiens du Mont-Ventoux. II. — Les peuplements de fourmis. *La Terre et la Vie*, supplément 1 : « Le massif du Ventoux, Vaucluse : éléments d'une synthèse écologique », 161-218.
- Du Merle P., 1982. Fréquentation des strates arbustive et arborescente par les fourmis en montagne méditerranéenne française. *Ins. soc.*, 29, 422-444.

Du Merle P., Mazet R., 1978. Données complémentaires sur la biologie de deux espèces du genre *Usia* Latreille (Dipt. *Bombyliidae*). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **83**, 115-122.

Du Merle P., Jourdeuil P., Marro J. P., Mazet R., 1978. Evolution saisonnière de la myrmécophage et de son activité prédatrice dans un milieu forestier : les interactions clairière-lisière-forêt. *Ann. Soc. entomol. Fr.*, **14**, 119-135.

Guennelon G., 1966. Contribution à l'étude de la diapause embryonnaire chez *Archips rosana* L. (*Lepidoptera-Tortricidae*). *Ann. Epiphyt.*, n° H.S., **2**, 143 p.

Kirkton R. M., 1970. Habitat management and its effects on populations of *Polistes* and *Iridomyrmex*. *Proc. Tall Timbers Conf. ecol. anim. Control by Habitat Management*, **2**, 243-246 (In : *Rev. appl. Entomol.*, 1972, **A60**, n° 1433).

Plugaru S. G., 1971. Les insectes entomophages de la tordeuse verte du chêne en Moldavie, p. 3-10. In : M. F. Yaroshenko. *L'entomofaune de la Moldavie*. Izdatel'stvo Shtiintsa, Moldavian SSR, Kishinev. 134 p. (en russe).

Risch S., 1981. Ants as important predators of rootworm eggs in the neotropics. *J. econ. Entomol.*, **74**, 88-90.

Schütte F., 1957. Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.). Teil II. *Z. angew. Entomol.*, **40**, 283-331.

Serrão Nogueira C. D., 1966. Parasitas e depredadores de *Tortrix viridana* L. (Revisão bibliográfica). *Bol. Soc. port. Cienc. nat.*, **11**, 89-114.

Teleagă R., 1968. Contribuții la studiul ecologic al faunei pădurii Giroc. Observații asupra dăunătorului *Tortrix viridana* L. (*Lepidoptera-Tortricidae*). II. *Comun. Zool.*, 91-98.

Whitcomb W. H., Bell K., 1964. Predaceous insects, spiders, and mites of Arkansas cotton fields. *Arkansas agric. Exp. Stn. Bull.*, **690**, 1-84.

Whitcomb W. H., Denmark H. A., Bhatkar A. P., Greene G. L., 1972. Preliminary studies on the ants of Florida soybean fields. *Fla. Entomol.*, **55**, 129-142.