

COMPORTEMENT DES ADULTES DE *THAUMETOPOEA PITYOCAMPA* SCHIFF. DISPERSION SPATIALE, IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE

G. DÉMOLIN

*Station de Recherches de Lutte biologique et de Zoologie agricole,
Centre de Recherches agronomiques de Provence, 06 - Antibes
Institut national de la Recherche agronomique*

SOMMAIRE

L'étude du comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* est ici entreprise dans le détail ; cette étude comprend les observations dans la nature par séquences successives, depuis l'émergence des papillons jusqu'à la ponte. Leurs caractères éthologiques sont interprétés par des observations complémentaires au laboratoire. L'analyse de toutes les séquences nous permet de définir les modalités de la dispersion spatiale, le choix du végétal hôte, et d'entrevoir certaines possibilités d'intervention ou de protection.

INTRODUCTION

La Processionnaire du Pin a nécessité les différents travaux de recherches entrepris dans le cadre de l'INRA, en fonction de son importance économique, non seulement en France, mais dans tout le Midi méditerranéen. Cette importance économique était sans doute restreinte dans le passé quand on ne considérait que les plantations ou peuplements de production extensive. Le problème est maintenant différent parce qu'il s'inscrit dans un vaste programme de reboisement préconisé par les Services forestiers nationaux et qu'il est soutenu par les instances internationales.

Il ne faut pas non plus négliger l'importance des phénomènes d'urtication causés par les chenilles au voisinage des lieux habités et dans les forêts touristiques.

La protection des reboisements contre les attaques de *Th. pityocampa*, nécessite comme pour tous les problèmes d'entomologie appliquée, la connaissance approfondie

die des différents paramètres écologiques, et principalement l'éthologie de l'espèce dévastatrice.

On pourrait croire que depuis FABRE, le comportement des Processionnaires était suffisamment connu. A notre surprise, la littérature nous a montré que dans ce domaine elle présentait de très importantes lacunes.

En premier lieu le comportement des adultes a retenu alors toute notre attention car il était à notre avis de nature à faciliter l'interprétation de certains aspects de la dispersion spatiale et de la dynamique des populations de l'espèce.

Ce point de vue avait déjà été défendu par CALAS qui en 1900 aboutissait par déduction aux conclusions suivantes :

« Le papillon femelle, quoique moins bien conformé pour le vol que le mâle, n'hésitera pas à parcourir plusieurs kilomètres afin de déposer ses œufs sur les Pins sylvestres ou les Pins noirs d'Autriche, essences préférées ». A la même époque, FABRE, en observant directement les adultes à l'émergence classe la Processionnaire dans les mauvais voiliers : « Incapable d'essor à peu près comme le papillon du ver à soie, il se trémousse, tournoie à terre et ne parvient guère dans son meilleur élan qu'à gagner les branches inférieures traînant sur le sol ». En 1957, ANDROIC, intrigué par certaines de ses observations, pèse les femelles, mesure les surfaces alaires et vérifie les déductions de FABRE. Cependant, il pense que les femelles sont capables de mouvements effectifs sans courant d'air par suite de l'importance de leur musculature alaire.

Pour notre part, en 1962, nous confirmions les affirmations de CALAS, mais malheureusement, sans le savoir par suite de la disparition pratiquement totale de son œuvre écologique remarquable.

I. — MÉTHODES D'ÉTUDE

Les papillons de la Processionnaire du pin sont typiquement nocturnes, et cette particularité biologique fut la base de tous les échecs enregistrés au cours de l'étude de leur comportement.

Après plus d'une année d'observations régulières effectuées dans plusieurs grands foyers d'infestation, nous obtenions la confirmation que les femelles pondaient de préférence sur les arbres isolés, ainsi qu'à l'extrémité des branches dépassant nettement les silhouettes des arbres de grande taille. Ce point acquis, nous avons recherché un emplacement très infesté qui pouvait être favorable à une « canalisation » des femelles. Le biotope a été choisi dans une combe du versant sud du Mont Ventoux (Vaucluse) : « La Madeleine ». Après repérage des premières émergences grâce à un piège lumineux, nous avons recherché les adultes dans la nature, entre 17 heures et le lever du soleil, à l'aide du seul moyen pratiquement disponible, une lampe torche munie d'un cache.

Progressivement, nous avons pris l'habitude de repérer les adultes au repos et même en activité, à plus de 6 m de distance. Chaque insecte découvert était localisé par mise en place sur le support d'un petit carton blanc fixé à l'aide d'une épingle, et toutes les demi-heures, temps normal du parcours de prospection (400 m de chemin forestier) nous notions sa position, ou sa disparition. Chaque nuit, nous avons suivi ainsi une dizaine de femelles. La répétition journalière des relevés nous donnait, après la première année, un schéma simplifié des principales séquences du comportement.

L'année suivante, les observations furent doublées par la mise en isolement des femelles dans des cages aérées, placées dans la nature, et cela avant, pendant ou après l'accouplement. Les résultats obtenus nous permettaient de compléter de façon précise les horaires d'activité des adultes.

Le schéma ainsi dressé fut revérifié plusieurs fois, puis il a servi de base à nos premières expérimentations de laboratoire, et à la mise au point d'une technique d'obtention de ponte.

II. — OBSERVATIONS DANS LA NATURE

A. — Séquences du comportement de la femelle

1. *Sortie de terre*

De une à deux heures avant et après le coucher du soleil, les femelles sortent de terre en s'aidant des crêtes sclérifiées qui ornent le vertex (fig. 1). Dès l'émergence,

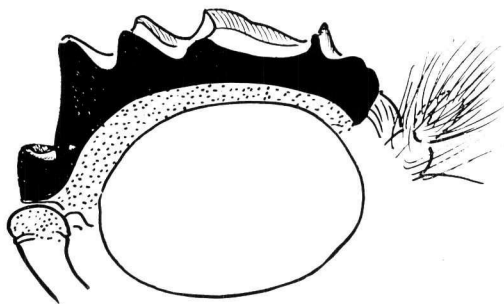


FIG. 1. — Ornaments sclérifiés de la tête d'une femelle de *Th. pityocampa* (après épilation totale)

elles se déplacent sur le sol et gagnent un emplacement surélevé (tige d'herbe, écorce, cailloux) où elles s'immobilisent, les antennes repliées le long du thorax.

2. *Déploiement des ailes*

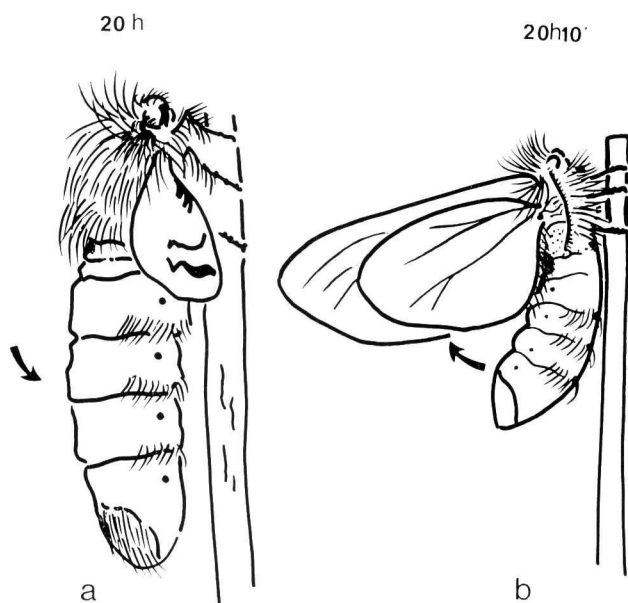
Le papillon sur son support prend une position cambrée, des pulsations rythmiques agitent son abdomen, les ébauches alaires, à peine visibles à l'émergence (fig. 2 *a*) se gonflent rapidement et le déploiement des ailes est obtenu en quelques minutes. Lorsque les ailes ont atteint leur taille normale, elles se relèvent perpendiculairement à l'axe du corps (fig. 2 *b*) et quatre à cinq minutes plus tard, l'insecte les rabaisse en position de repos (en toit) (fig. 2 *c*).

3. *Premier déplacement : séquence facultative*

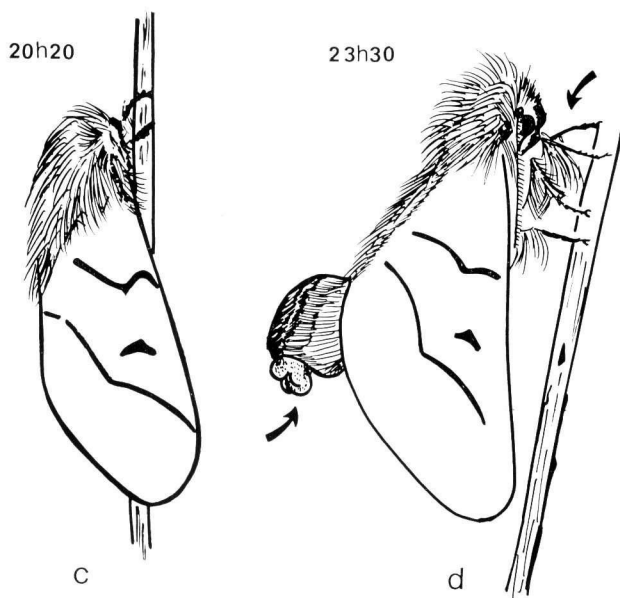
La femelle reste accrochée sur son support jusqu'au crépuscule, très souvent à cet instant elle déploie ses antennes, prend une activité musculaire intensive, rejette son méconium et s'envole. Cette première activité de déplacement ne la porte généralement qu'à très peu de distance du lieu de l'émergence et nous la retrouvons en position de repos, accrochée sur un support quelconque (plantes basses, arbre mort, etc.) les ailes antérieures cachant totalement l'abdomen.

4. *Appel du mâle*

Après une période variable d'inactivité (deux à quatre heures) la femelle se dresse sur ses pattes, recourbe son abdomen qui devient saillant entre les deux ailes antérieures toujours pliées en toit mais légèrement écartées vers l'horizontale. L'armature génitale externe est complètement dévaginée. La femelle devient attractive pour les mâles (fig. 2 *d*).



a) début du dépliage des ailes - b) dépliage des ailes position verticale



c) position de repos - d) position d'appel

FIG. 2. — Séquences horaires du comportement des adultes (d'après photo)
Les flèches indiquent le sens du mouvement ou les détails remarquables.

5. *Accouplement* (fig. 2 e)

Le mâle arrive généralement très vite, et lorsqu'il se présente près de la femelle, il se place directement sur le côté de sa future partenaire et s'accouple. Fréquemment plusieurs mâles peuvent être attirés par la même femelle, mais dès que la copulation est commencée le phénomène d'attraction multiple diminue d'intensité.

L'accouplement dure près d'une heure et, pendant toute cette période, les adultes restent immobiles, les antennes repliées le long du thorax. A la fin de l'accouplement le mâle et la femelle s'envolent.

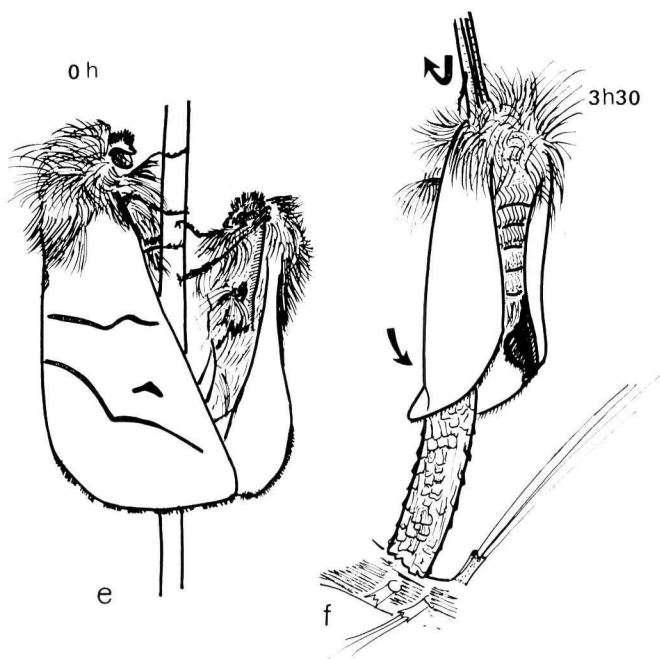


FIG. 2. — e) accouplement

f) ponte.

6. *Recherche du végétal hôte et ponte*

Après l'accouplement, de une demi-heure à quelques heures, la femelle se pose sur un pin, elle s'accroche immédiatement aux aiguilles puis s'immobilise. Après un temps variable d'inactivité totale, elle recule à la marche le long de deux aiguilles (cas du Pin noir) en les rapprochant l'une contre l'autre. Lorsque l'extrémité de son abdomen touche la gaine membraneuse située à la base des feuilles, en un mouvement tournant, saccadé et très lent, la femelle dépose ses œufs (fig. 2 f). Chacun de ces derniers, dès son émission, est recouvert par un petit paquet d'écailles que la pondreuse possède en grande quantité à l'extrémité de l'abdomen, les ailes de l'adulte enveloppent la ponte et lissent les écailles placées comme les tuiles d'un toit. La mise en place de tous les œufs demande trois ou quatre heures, elle est suivie d'une période de finition pendant laquelle toutes les écailles restantes sont placées à l'ex-

trémité du manchon. Bien souvent, la ponte, commencée très tard, n'est pas terminée à l'aube, la femelle cependant l'achève puis s'envole ; elle parcourt alors de grandes distances et se laisse tomber sur le sol. La mort surviendra quelques heures après.

B. — Séquences du comportement du mâle

1. Sortie de terre

L'émergence des mâles a lieu en général trente minutes plus tôt que celle des femelles. La sortie de terre s'effectue de façon identique, mais le temps mis par le mâle pour s'immobiliser est beaucoup plus court.

2. Déploiement des ailes

Le déploiement des ailes du mâle se poursuit de la même manière que pour les femelles, mais il peut avoir lieu dans des conditions d'accrochage plus défavorables (insecte couché sur le côté et immobilisé sur le sol par exemple).

3. Premier déplacement : séquence obligatoire

La première activité de déplacement des mâles a lieu dès la nuit tombée, et à vingt-trois heures nous n'avons jamais pu retrouver dans la nature un seul mâle au repos. Ils sont alors très actifs, sensibles à de nombreuses stimulations extérieures et principalement à la lumière.

4. Accouplement

5. Fin de l'accouplement et mort

Les mâles à la fin de la copulation s'envolent. Leur mort n'est pas immédiate, elle ne surviendra qu'un ou deux jours plus tard.

En résumé, si nous dressions un tableau récapitulatif des horaires d'activité pour les mâles et les femelles, nous aurions en juillet-août au Mont Ventoux (Vaucluse) les observations suivantes (fig. 3) :

FIG. 3. — *Horaires moyens d'activité des adultes de Th. pityocampa au Mont Ventoux : altitude de 500 m.*

Heures	Femelles	Mâles
18 h à 22 h		Sortie de terre et dépliage des ailes
18 h 30 à 22 h	Sortie de terre et dépliage des ailes	
20 h à 23 h	Envol de repos	Vol
23 h à 24 h	Appel des mâles	Vol
23 h à 1 h	Accouplement Recherche végétal hôte	Accouplement Envol
2 h à 3 h	Début de la ponte	Vol
4 h à 5 h	Fin de ponte	Vol
11 h et au-delà	Mort	Mort

D'après ces observations, il apparaît d'une part que toutes les séquences du comportement des adultes s'enchaînent avec une grande rapidité, et d'autre part que chacune d'elles dépend étroitement de celle qui la précède.

Nous avons par la suite complété nos observations au laboratoire afin de déterminer leur importance biologique relative.

III. — OBSERVATIONS ET EXPÉRIMENTATIONS AU LABORATOIRE. ESSAIS D'INTERPRÉTATION DU COMPORTEMENT DES ADULTES : IMPORTANCE BIOLOGIQUE

A. — De la sortie de terre au déploiement des ailes

1. Heures d'émergence

Par recoupement sur plusieurs milliers d'adultes observés, nous pouvons préciser plusieurs points biologiques essentiels :

— que ce soit pour les mâles comme pour les femelles, les émergences ont toujours lieu en fin de soirée et au début de la nuit (16 à 23 heures),

— les mâles sortent trente minutes plus tôt et plus rapidement que les femelles (fig. 4).

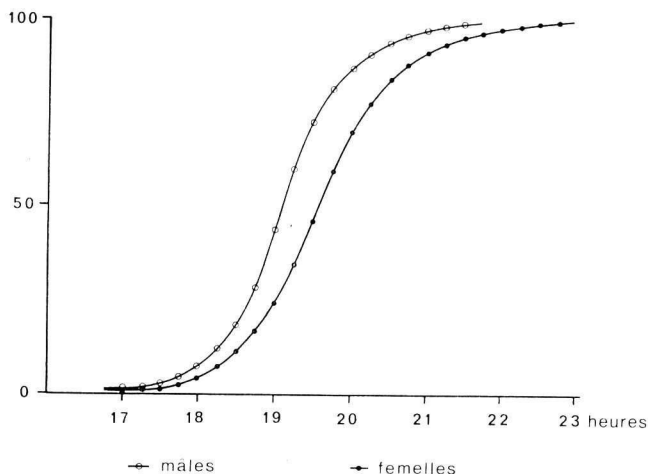


FIG. 4. — Sorties horaires des adultes de *Th. pityocampa*. Courbes de fréquences cumulées par sexe (de quart d'heure en quart d'heure, sur 4 000 adultes). Population du Mont Ventoux : altitude de 500 m.

Nous pouvons également préciser que les horaires ne sont généralement pas stables et la moyenne des heures d'émergence peut varier de jour en jour.

Sur plusieurs années, nous avons pu constater que ces variations pourraient être liées directement aux variations de pression atmosphérique journalières. L'action de la température nous est apparue comme relativement faible.

2. *Comportement à l'émergence*

Plaçons sur une surface blanche et plane des mâles et des femelles venant d'éclore et disposons à quelque distance une source lumineuse de faible puissance, par exemple une lampe de 25 W, type opale, les insectes se dirigent vers elle à la marche et en ligne droite.

— Si sur le parcours du papillon nous plaçons un objet, dès la rencontre il en commence l'ascension.

— Si l'objet est placé à quelque distance de l'axe du parcours, prévisible en fonction de la position de la source lumineuse, l'insecte change de direction et oblique vers l'obstacle.

— Si nous disposons verticalement une planchette recouverte de papier rugueux et blanc, de telle sorte que la base soit dans le sens du déplacement, l'insecte monte sur la planchette et en pratique l'escalade suivant un angle variable dépendant de la structure du papier et de la position de la source lumineuse ; si à ce moment nous diminuons l'intensité de cette dernière à l'aide d'un rhéostat, le papillon tente l'ascension, sous l'angle de la plus grande pente.

— Dans tous les cas, nous constatons que le comportement ascensionnel dure d'autant moins longtemps que la surface des objets rencontrés est plus rugueuse.

— Après présentation de différents types de support, nous avons pu remarquer que lorsque l'obstacle était rugueux, cylindrique et de faible diamètre, les papillons s'immobilisaient dès le début de l'ascension (les mâles en règle générale s'arrêtent beaucoup plus rapidement que les femelles quel que soit le support présenté).

— Si nous observons de très près une femelle venant de sortir de la chrysalide et qui se déplace à la marche, nous constatons que les pattes antérieures ne peuvent jouer leur rôle normal de traction que si les pattes postérieures et médianes s'agrippent solidement au support. Sur une surface plane, lorsque le substrat est rugueux, l'adhérence est assurée par les griffes, et par les pulvilli lorsque la surface est plus lisse.

— Dès que la femelle se déplace sur un support cylindrique, les pattes postérieures et médianes deviennent de véritables pinces de serrage. Après reproduction à grande échelle des pattes postérieures, nous avons pu déterminer que les possibilités d'accrochage de l'insecte devenaient maximales lorsque le support avait une circonférence correspondant à un peu plus de deux fois la longueur des tarsi, soit un diamètre de 1,6 à 2 mm. Les tibias et les fémurs jouent alors le rôle d'un système de bras de levier et assurent, par l'intermédiaire des éperons du tibia, la fermeture totale du dispositif (fig. 5). Cette structure, permettant une très bonne adhérence des pattes postérieures, provoque l'arrêt immédiat d'activité. A ce moment, chacun des articles des tarsi ainsi que les éperons du tibia sont étroitement en contact avec le support.

— Si, expérimentalement, nous empêchons l'insecte de se fixer sur un support en l'enfermant dans une boîte aux parois lisses, l'activité de déplacement s'accroît et si, après dix minutes d'expérience, on replace le papillon dans de très bonnes conditions il semble avoir beaucoup plus de difficultés à s'immobiliser sur tous les

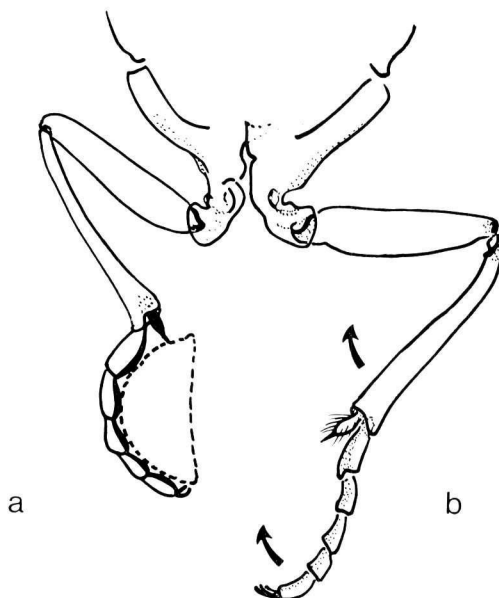


FIG. 5. — Pattes médianes de la femelle de *Th. pityocampa*.
 a) position d'accrochage sur une aiguille de pin (inhibition stéréotactile).
 b) mouvement d'accrochage.

types d'objets présentés, puis progressivement l'activité redevient normale et le papillon peut alors s'immobiliser sur des supports s'éloignant du type idéal décrit plus haut. Dans ce cas, le contact des tarses avec le support peut être très faible.

— Si nous laissons l'insecte enfermé dans la boîte sans lui présenter de support, il replie ses pattes sur le thorax et s'arrête couché sur le côté, et même parfois sur le dos.

— Dans tous les cas vus précédemment l'insecte s'immobilise après avoir replié ses antennes et s'être appliqué étroitement au support.

— Si immédiatement après la fixation nous faisons varier brutalement ou progressivement l'intensité lumineuse, seuls les insectes les mieux accrochés au support n'essaient pas de se déplacer. Il en est de même lorsque nous tentons de les faire avancer en les poussant avec le doigt.

— Si nous décrochons l'insecte du support, il marque un temps d'immobilité réflexe, puis rejette son méconium et retrouve un autre emplacement.

3. Déploiement des ailes

Le déploiement des ailes commence immédiatement après l'arrêt total d'activité, et suivant le support disponible, il aura lieu plus ou moins tôt et dans des conditions d'accrochage plus ou moins bonnes.

— Si nous décrochons une femelle au cours du développement de ses ailes (positions ailes verticales par exemple), après une ou deux minutes d'immobilité réflexe, elle les replie immédiatement en toit puis rejette son méconium, et après une période d'activité musculaire intensive essaye de s'envoler ; n'y parvenant pas, elle se déplace à la marche et finit par s'immobiliser sur n'importe quel support où elle relève ses ailes en position verticale. Le plus souvent, dans ce cas, tout le système alaire sera complètement déformé (ailes postérieures sur les supérieures, etc.).

— Si la même expérience est effectuée plus tôt, le moindre choc sur les ailes arrête de façon définitive leur développement et provoque des blessures très graves avec perte abondante d'hémolymph (qui noircira très rapidement à l'air).

— Dans la nature, comme au laboratoire, nous avons toujours pu observer que tout facteur provoquant un déplacement de l'insecte au cours du déploiement des ailes entraînait obligatoirement une déformation de ces dernières et que les causes mécaniques (vent, attouchement, bousculade par d'autres individus) étaient pratiquement sans action lorsque l'insecte se trouve très bien accroché au support.

4. Conclusion éthologique des trois premières séquences.

Le papillon qui vient d'éclore, gagne la surface du sol sous l'effet d'une géocinèse négative, puis à ce niveau il se dirige phototropelement vers les points de l'environnement les plus éclairés, il peut ainsi déterminer par contraste les supports verticaux se découpant sur fond clair (effet silhouette). Dès sa rencontre avec l'obstacle, il reprend son comportement ascensionnel qui ne pourra être interrompu que par une inhibition stéréotactile, dont l'origine se limite au contact des parties internes des tarses et des éperons du tibia avec le substrat. L'inhibition de ce fait dépend de la structure du support rencontré, elle sera immédiate si ce dernier est cylindrique, suffisamment rugueux et d'un diamètre de 1,6 à 2 mm, mais l'insecte ne dispose que d'un temps déterminé pour trouver l'emplacement où déployer ses ailes dans de bonnes conditions. Plus les minutes s'écoulent après l'émergence, plus l'impulsion interne au dépliage des ailes devient importante, et moins le support doit être favorable pour induire l'inhibition nécessaire. Au contraire, dès que le dépliage des ailes est commencé il apparaît que l'inhibition induite par voie tactile se trouve immédiatement et automatiquement renforcée, phénomène compensateur qui permet à l'insecte de continuer le dépliage des ailes « coûte que coûte », si il n'a pu s'immobiliser sur un support favorable, ou au cas où il se trouverait détaché de ce dernier.

B. — De la dispersion des adultes à la ponte

1. Premier déplacement de la femelle

Au crépuscule, décrochons une femelle de son support après le déploiement de ses ailes : très rapidement elle rejette son méconium et prend l'activité musculaire nécessaire à l'envol. Si, à cet instant, nous la replaçons en présence d'un support de structure favorable, l'activité musculaire cesse et la femelle s'inhibe à nouveau.

— Si, au contraire, nous lui présentons une surface plane et peu rugueuse, l'activité musculaire augmente, les battements alaires s'intensifient, la femelle marche

en s'aidant de ses ailes puis s'envole. Elle monte très vite à deux ou trois mètres du sol, effectue une large boucle spiralée puis se dirige invariablement vers l'arbre qui se découpe en silhouette et qui est visible sous le plus grand angle. La femelle se déplace en ligne droite, d'un vol lent et régulier qui peut la porter à plus de trente mètres de hauteur. Arrivée près de l'arbre, elle perd de l'altitude, se laisse tomber sur les branches et essaye de s'accrocher. Si elle y parvient, elle reste sur place, sinon elle repart vers un autre arbre. Nous avons pu ainsi poursuivre une femelle, au crépuscule, sur plus de cinq cents mètres.

2. Influence de la lumière

— Si après l'étalement complet du système alaire nous laissons les mâles et les femelles sous une intensité lumineuse élevée (lampe de 150 W) il n'y a aucune reprise d'activité.

— Si nous obscurcissons la pièce, les mâles s'envolent et les femelles restent en place. Au contraire, si l'accrochage des femelles est défectueux, elles reprennent activité comme les mâles.

— Ces observations confirment celles que nous avons effectuées dans la nature, les mâles et les femelles sont inhibés par la lumière, mais chez la femelle cette inhibition est renforcée par l'action stéréo-tactile.

3. Appel du mâle et accouplement

La femelle, par suite de son comportement particulier, se trouve, très peu de temps après la formation de ses ailes, inhibée sur son support. Après une ou deux heures, elle attire les mâles par dévagination de son armature génitale (fig. 6) et exposition, par extension, de sa glande odorifique (fig. 7a et 7b).

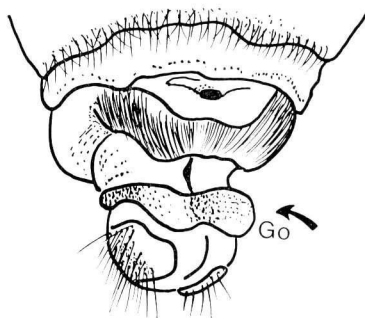


FIG. 6. — Armature génitale de la femelle de *Th. pityocampa*. La flèche indique la position de la glande odorifique *Go*.

Lorsque le mâle se présente, il s'accouple très vite, non sans bousculer la femelle, et si cette dernière n'était pas très bien accrochée elle se trouverait précipitée au sol avec son partenaire.

— Si nous transportons un couple fixé au support, ou si nous l'exposons à des variations importantes d'intensité lumineuse, les deux adultes restent immobiles.

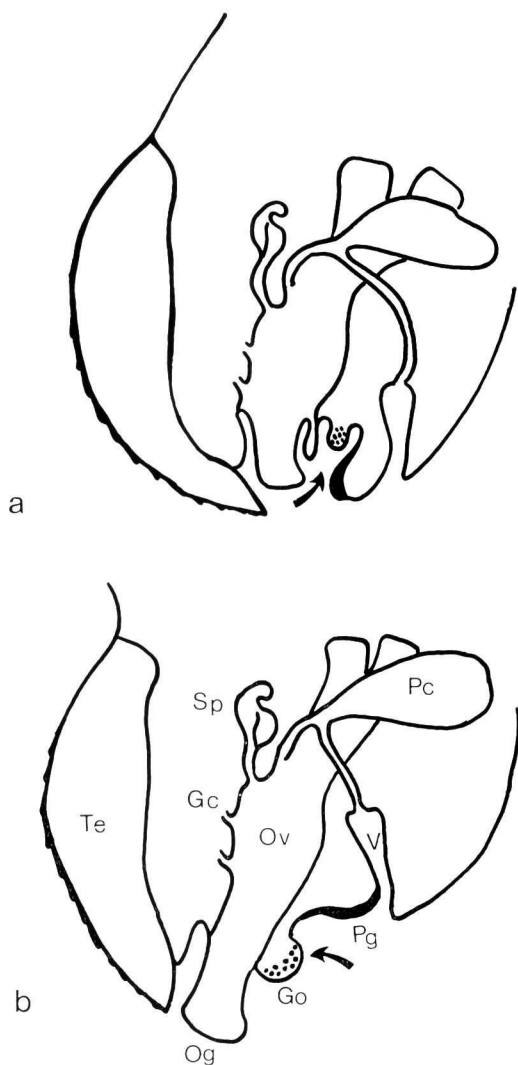


FIG. 7. — Mouvements de dévagination de l'armature génitale au moment de « l'appel » :

a) au repos - b) pendant l'appel

La flèche indique la position de la glande odorifique Go.

Sp. : spermathèque - Pc. : poche copulatrice - V. : vagin - Ov : Oviducte et vestibulum - Pg. : plaque génitale - Og : Orifice génital - Gc : glande collatérale (jonction avec l'oviducte) - Te : Touffe d'écailles.

— Si nous décrochons la femelle accouplée sans bouger le mâle, nous pouvons la replacer sur un autre support sans même obtenir le déplacement des antennes.

— Si nous séparons expérimentalement les deux partenaires pendant l'accouplement, les deux adultes reprennent activité. La femelle se déplace soit en vol,

soit à la marche, se replace sur un autre support puis se remet en position d'appel. Elle est alors rejointe soit par le même mâle, soit par un autre.

Après l'accouplement le mâle et la femelle s'envolent.

— La fin de l'accouplement serait induite par le remplissage total de la poche copulatrice, phénomène que nous avons pu vérifier de nombreuses fois par dissection.

— Dans le cas où un seul mâle serait « insuffisant » la femelle peut s'accoupler une deuxième fois. Mais, en général, les accouplements multiples sont extrêmement rares dans la nature.

4. Recherche du végétal hôte et ponte

L'accouplement terminé la femelle reprend son vol et nous retrouvons le même type de comportement que celui que nous avons décrit lors de la première dispersion. La femelle se dirige vers les arbres qui se découpent en silhouette sur fond clair. L'arrêt de la femelle gravide et fécondée ne pourra alors avoir lieu que si elle rencontre un pin, seul végétal ayant la possibilité d'offrir le support préférentiel :

— diamètre des aiguilles compris entre 1,5 et 2 mm lorsque deux ou plusieurs feuilles sont rapprochées les unes des autres ;

— structure rugueuse permettant l'insertion optimale des griffes (rôle joué par les stomates).

Mais contrairement à ce que nous avons pu remarquer pour les séquences du déploiement des ailes et du premier déplacement, les exigences de la femelle fécondée ne varient que très lentement en fonction du temps. Elle peut ainsi disposer de une ou deux heures pour découvrir le support « idéal » ; après cette période la femelle pourra s'immobiliser sur des supports de plus en plus défavorables et « choisir » en premier temps des végétaux dont les tiges se rapprochent du diamètre préférentiel (tiges de genêts, rameaux très fins de feuillus) puis par la suite, des tiges plus grosses (rameaux de cèdres par exemple) (fig. 8 *b*) et enfin écorce d'arbre ou structure rugueuse plane. Cette variation progressive est liée sans aucun conteste à l'augmentation de l'impulsion interne à l'émission des œufs qui ne deviendrait effective qu'après transvidage total des spermatozoïdes de la poche copulatrice dans la spermathèque (hypothèse formulée à la suite d'un très grand nombre de dissections de femelles après l'accouplement et en début de ponte).

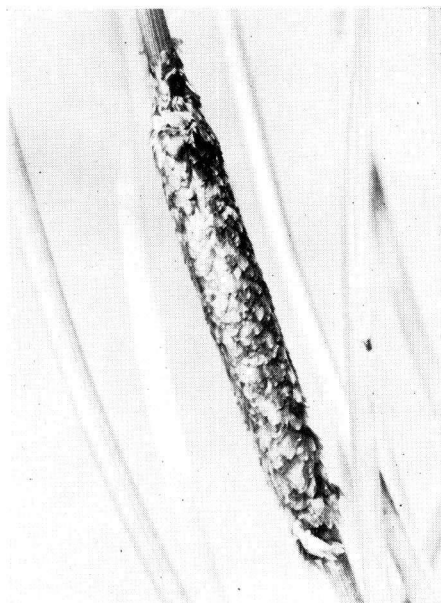
La femelle ayant découvert le support préférentiel dès le début de son parcours reste inactive pendant quelques temps, puis recule et commence à pondre.

La ponte entière est terminée après une ou deux heures (fig. 8 *a*) d'activité. Cependant, de nombreuses causes peuvent intervenir et entraîner sa malformation.

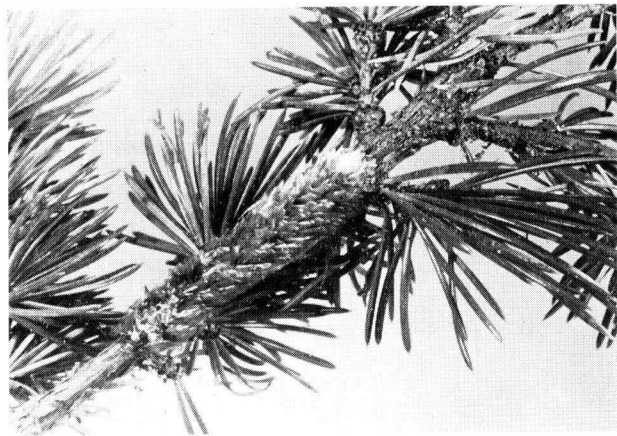
a. Longueur des aiguilles

Généralement la femelle commence sa ponte juste au-dessus de la gaine membraneuse située à la base des aiguilles (Pin noir, Pin sylvestre...) mais dans le cas où les feuilles sont très longues (Pin maritime) la ponte peut être commencée à mi-

aiguille, ce qui s'explique par le fait que la femelle ne recule jamais de plus de 5 à 6 cm, après avoir trouvé le support préférentiel.



a) *ponte normale (sur deux aiguilles de pin)*



b) *ponte sur rameau de cèdre*

FIG. 8. — *Pontes prélevées dans la nature*

— Si les aiguilles sont trop courtes, la femelle, après sa phase de recul, peut débiter sa ponte sur le rameau. Dans le cas contraire, elle ne peut la terminer (la ponte est alors caractérisée par le manque d'écaillés sur le dernier anneau). Le papil-

lon change de place et achève la mise en place de ses œufs sur deux autres aiguilles situées le plus souvent sur le même rameau.

b. *Implantation des aiguilles*

Lorsque les aiguilles sont en forte densité, la femelle est gênée dans son mouvement tournant et ne peut placer ses œufs en manchon. La ponte possède à sa base une petite plaque d'œufs — ce cas est très rare dans la nature et ne s'observe que dans le cas des pontes déposées sur les aiguilles de l'année sur les Pins maritimes (fig. 8 c).

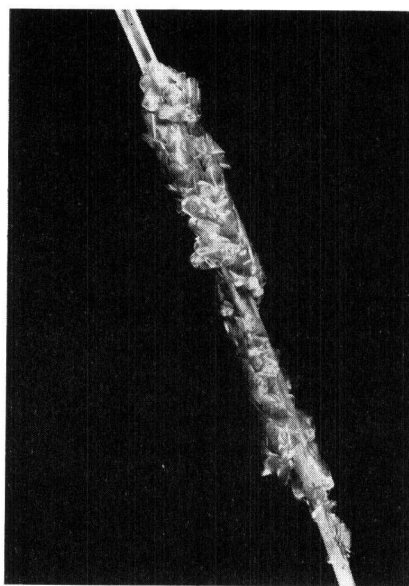


FIG. 8.

c) ponte résultant d'une gêne dans le mouvement tournant de la femelle accentuée par la prise sur une seule aiguille — Pin maritime.

c. *Souplesse des aiguilles*

Si les aiguilles sont très souples la femelle provoque un mouvement de torsion qui se répercute par une spiralisation de la ponte.

d. *Aiguilles de petit diamètre*

Si la femelle ne rencontre que des aiguilles de petit diamètre au cours de sa phase de recherche, elle pourra pondre en deux manchons superposés (cas extrêmement rare), ou bien souvent sur le rameau avoisinant les aiguilles (Pins d'Alep et Cèdres, fig. 8 b).

5. *Espèces végétales à caractéristiques optimales*

Dans les forêts françaises, si l'on se réfère au diamètre et à la structure des feuilles, les conifères les plus favorables pour provoquer l'inhibition des femelles seraient dans l'ordre :

a. *Pontes sur aiguilles*

- *Pinus nigra* var. *austriaca*,
- *Pinus sylvestris*,
- *Pinus pinaster*,
- *Pinus pinea*,
- *Pinus canariensis* (espèce très rare en France).

b. *Pontes sur aiguilles et sur rameaux*

- *Pinus halepensis*.

c. *Pontes sur rameaux*

- *Cedrus atlantica*
- *Larix europaea* (cas exceptionnel : Vallée de la Tinée, Alpes-Maritimes).

Nous retrouvons ainsi la liste type établie par CALAS, et vérifions l'extrême exactitude de ses observations.

Il est pensable que d'autres stimulations d'ordre olfactif pourraient renforcer l'inhibition des femelles et favoriser un choix différent. Nous comptons entreprendre cette étude dans les années à venir, mais nous croyons, d'après nos observations, que le rôle joué serait secondaire.

6. *Vitesse de vol des femelles*

La vitesse de vol de la femelle fécondée peut varier de 10 à 15 km/h, suivant qu'elle se déplace dans ou contre le vent. Ces mesures ont été effectuées après lâcher de femelles fécondées très tard et peu avant le lever du soleil. Nous nous sommes basés sur les temps du parcours entre deux arbres silhouettes à structure non réceptive (Cyprés de 15 m) en nous plaçant de telle sorte que le comportement d'orientation spiralé entraîne un vol directionnel rigoureusement prévisible. Si nous tenons compte du fait que ces vitesses sont contrôlées à l'aube, sous luminosité faible, il paraît vraisemblable qu'elles sont identiques durant les vols de nuit.

7. *Capacité de vol*

Pour déterminer les distances pouvant être parcourues nous avons tenté une expérimentation simple.

Cette dernière a été effectuée à la fin du mois de juillet 1961 dans la région d'Essey et Maizerais (Meurthe-et-Moselle) à une date très tardive pour éviter toutes possibilités d'implantation de l'espèce.

Cent chrysalides ont été placées à plus d'un kilomètre de la bordure d'un massif de Pins sylvestres situé sur une crête. Par prospections systématiques nous avons retrouvé huit pontes. Sept se trouvaient placées sur des arbres isolés dans un rayon de 300 m du point d'émergence et une colonie a été repérée après éclosion en octobre sur un arbre de bordure du massif (2 km). Toutes les colonies sont mortes aux deuxième et troisième stades larvaires au mois de décembre, par suite des rigueurs hivernales.

— Ce qui implique qu'en l'absence de pin les femelles accouplées sont capables de se déplacer sur une très grande distance, certainement supérieure à 2 km, ce qui confirme les observations de CALAS.

IV. — OBTENTION DE PONTE AU LABORATOIRE

FABRE regrettait dans ses souvenirs entomologiques de ne pas avoir vu « la mise en place de ces gracieuses tuiles fixées au bout pâle avec un atome de gomme et libres au bout coloré ». ANDROIC reconnaît que la grande difficulté de toutes les études sur la Processionnaire est liée au fait que les papillons en captivité ne s'accouplent pas.

En 1962, l'étude sur le comportement permettait la mise au point d'une méthode qui allait être améliorée jusqu'en 1968.

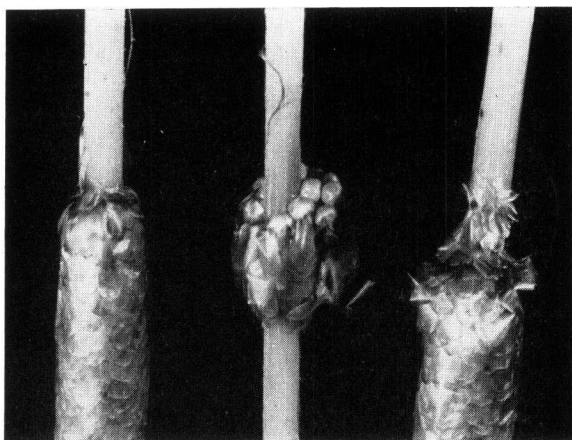
La technique que nous proposons doit être suivie rigoureusement sous peine d'insuccès.

— Les chrysalides (sorties des cocons) obtenues soit d'élevage, soit par récupération d'enfouissements naturels, sont stockées à 20 °C dans des boîtes transparentes d'assez grand volume et non aérées, puis recouvertes de sciure légèrement humide ; chaque jour, dès 17 h., l'on observe régulièrement les chrysalides et dès qu'un adulte émerge, nous lui présentons une tige en matière plastique de 2 mm de diamètre préalablement rayée au papier de verre. Très rapidement l'adulte monte sur le support et s'immobilise (généralement à l'extrémité), dès qu'il a rabaisé ses antennes l'on pique la base de la tige sur une boule de pâte à modeler placée sous un éclairage de forte intensité (100 à 150 W à 40 cm). Les adultes déplient leurs ailes et restent immobiles, lorsque tous les papillons sont éclos (22 h environ) l'on place les femelles, toujours sur le support, sous des bonnettes en tulle recouvrant des pots de fleurs remplis de terre préalablement humidifiée et dans laquelle sont piquées une dizaine de tiges en matière plastique. Puis nous plaçons les pots à l'obscurité à 70-80° d'humidité relative ; à 23 h, nous introduisons deux mâles pour une femelle (il y en a une ou deux par pot) et nous maintenons l'obscurité totale.

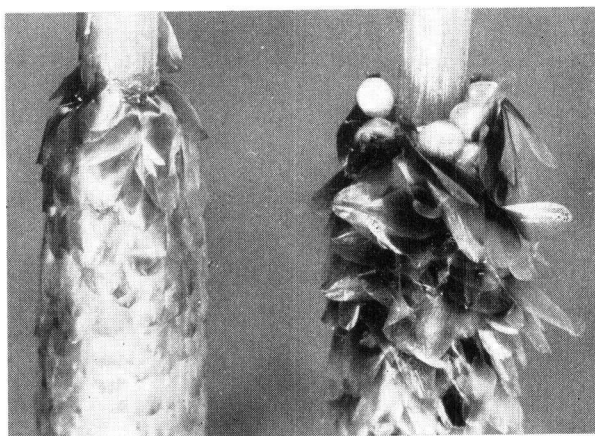
Les pontes sont récupérées le lendemain sur les tiges en matière plastique (fig. 9).

— Dans le cas où une ou plusieurs femelles n'auraient pas pondu, nous les laissons sous les bonnettes, les replaçons à l'obscurité et en atmosphère fraîche et humide jusqu'au soir et l'on introduit à nouveau deux mâles par femelle.

— Dans ces conditions 50 % des femelles ont pondu de façon satisfaisante.



a) la ponte centrale, effectuée sur plus petit diamètre, possède deux manchons superposés.



b) ponte d'une femelle préalablement mutilée à l'extrémité de ses ailes. On remarque la mauvaise disposition des écailles protectrices par rapport au témoin.

FIG. 9. — Pontes expérimentales de laboratoire sur tige en matière plastique

V. — IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE DU COMPORTEMENT DE PONTE - PROPAGATION DE L'ESPÈCE - EXTENSION DES ZONES D'INFESTATION

A. — Massif de montagnes

1. Peuplement homogène de pins

Si nous considérons un massif forestier essentiellement peuplé de Pins, dont les aiguilles se rapprochent du type préférentiel (Pins noirs par exemple) nous pouvons y distinguer une succession de zones réparties par exemple, comme sur la figure 10.

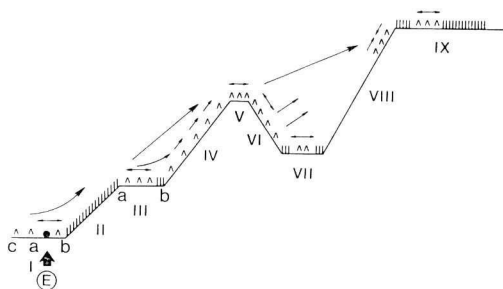


FIG. 10. — Représentation schématique, en fonction du relief, des dispersions possibles d'une population de *Th. pityocampa*.

- ZONE I — Végétation clairsemée, bordée à droite par une lisière continue.
- ZONE II — Plantation dense sur pente avec quelques arbres plus élevés dépassant la ligne supérieure de la végétation.
- ZONE III — Clairière de petite surface, complètement enfermée par une végétation serrée.
- ZONE IV — Plantation clairsemée de pente.
- ZONE V — Crête boisée.
- ZONE VI — Plantation en contre-pente.
- ZONE VII — Clairière en fond de vallée.
- ZONE VIII — Plantation clairsemée de pente.
- ZONE IX — Clairière complètement fermée, de plateau.

Soit un enfouissement *E* situé dans la ZONE I du massif et qui constitue un foyer primaire d'infestation.

Les femelles, dès les premières séquences de comportement, vont se déplacer à très peu de distance du lieu d'émergence et après accouplement par des mâles de même origine, ou d'origines diverses, vont se diriger vers les arbres se découpant en silhouette sous le plus grand angle, soit au départ vers les arbres isolés les plus proches. Le foyer s'étend à droite et à gauche de *a* à *b*. L'année suivante, la bordure de la forêt de la ZONE II va devenir attractive, les femelles seront attirées vers le haut des arbres (les pontes seront déposées en cime ou sur les branches moyennes). Au moment des processions de nymphose, la population revient vers *b* par suite du comportement particulier des chenilles. Le foyer *b* va donc se maintenir et s'entretenir lui-même.

— Les femelles issues de *a* vont étendre le foyer vers la gauche ; les crêtes de la ZONE III et de la ZONE IV vont devenir des pôles d'attraction. Un pourcentage très faible de femelles va pondre sur les arbres les plus hauts de la ZONE II et un très fort pourcentage ira en III où le même processus qu'en I se reproduira mais avec

déplacement vers IV et vers V. La ZONE IV étant plus clairsemée, le nombre de pon-deuses issues de I et de III sera beaucoup plus élevé qu'en II, et V sera très infesté par les femelles de IV et I c.

— Le versant VI sera infesté progressivement et beaucoup plus lentement, les femelles de V se dirigeant de préférence vers les ZONES VIII et IX plus attractives.

— VII sera infesté avec retard (VI donnant de préférence des femelles à VIII et à IX). Les femelles issues de VII et de IX resteront sur place.

La ZONE I et la ZONE III sont ouvertes sur un côté, elles maintiennent une partie de la population dans la partie fermée et alimentent II et IV par la partie ouverte.

La ZONE VII est pratiquement fermée à l'apport extérieur, mais peut, par contre, alimenter VI et VIII.

A l'inverse, la ZONE IX est fermée pour sa population mais reçoit un apport extérieur de façon continue.

2. *Peuplement de Résineux s'éloignant du type idéal*

Si nous avons raisonné sur un massif forestier dont les essences de résineux s'éloignent du type idéal, les constatations seraient totalement différentes, les foyers primaires « éclateraient » davantage et les déplacements de la population seraient beaucoup plus rapides.

L'infestation paraîtra à l'observation beaucoup moins forte mais la multiplicité des foyers secondaires favorisera, à la gradation, l'attaque du massif sur tout son ensemble.

3. *Peuplement hétérogène*

Si le peuplement est constitué de plusieurs espèces en mélange, Cèdre et Pin noir par exemple, il est évident que tant que l'infestation sera faible les cèdres seront épargnés par les femelles.

Pour les observateurs non avertis, l'on pourra croire, a priori, à une forme de résistance spécifique du cèdre qui n'est en réalité constatée que parce qu'il y a présence du Pin noir.

En nous référant au schéma du massif forestier, vu précédemment, si les zones V et IX sont plantées uniquement de cèdres et toutes les autres zones de Pins noirs, l'attaque des cèdres sera effective par suite du regroupement d'un très fort pourcentage de population en V et IX.

B. — *Peuplement forestier de plaine*

Le problème de la dispersion spatiale de la Processionnaire du Pin se trouve posé d'une autre façon en plaine, de par la configuration même du terrain, et on n'observera pratiquement pas d'extension des foyers lors des gradations, la manifestation sera extrêmement brutale mais en deux ou trois ans l'infestation s'arrêtera d'elle-même par manque, soit de nourriture, soit d'apports extérieurs.

Les zones d'infestation seront très localisées, l'attaque toujours brutale mais de courte durée.

VI. — CONCLUSIONS

L'étude éthologique des adultes de *Th. pityocampa* met en évidence un comportement qui avait échappé à la plupart des auteurs précédents. Elle permet d'apporter des éléments essentiels non seulement à l'interprétation écologique de l'espèce, mais aussi à la conception de nouvelles méthodes préventives des attaques ou de protection des plantations.

Nous ne reviendrons pas sur les aspects purement éthologiques développés dans ce mémoire et dont le caractère original a été précisé.

Il nous paraît plus utile de considérer en matière de conclusion les aspects nouveaux relatifs aux conceptions de prévention et de protection.

1. *Choix des Espèces végétales*

Configuration du terrain et techniques culturales

Le comportement particulier des femelles nous indique que, suivant la configuration du terrain et les espèces végétales engagées, les dispersions du ravageur seront plus ou moins importantes. Dans les zones susceptibles d'être régulièrement infestées, certaines modifications des techniques culturales pourraient alors être envisagées par la mise en place, avant plantation, d'arbres pièges qui limiteraient par la suite l'ampleur des interventions préventives.

2. *Piégeage lumineux*

La différence des horaires d'activité de déplacement des mâles par rapport à ceux des femelles, ainsi que leur très grande réceptivité à la lumière nous laissent entrevoir des possibilités d'intervention préventive, par capture au piège lumineux. Cette technique pourrait également être dans l'avenir à la base d'un dispositif précis d'avertissement et de prognose.

3. *Attractifs sexuels*

Les modalités de l'attraction sexuelle des mâles nous permettent d'envisager, dans quelques années, la mise en place d'un programme d'étude sur les principes d'intervention par piégeage sexuel.

Mais avant tout, nous ne devons pas oublier que toutes ces méthodes ne représentent en elles-mêmes que des moyens d'action dans des situations gradologiques définies. Seule l'étude du comportement des chenilles elles-mêmes, puis du complexe parasitaire global pourront nous permettre de préciser les principes exacts de mise en application.

Reçu pour publication en novembre 1968

SUMMARY

BEHAVIOUR OF THE ADULTS OF *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF.
DISPERSION IN THE NATURE, ECOLOGICAL IMPORTANCE

On the basis of a detailed analysis of the different sequences of the behaviour of the adults of *Th. pityocampa* SCHIFF., we have been able to define the way in which this species disperse in nature.

The dispersion results from the motion capacity of the female (more than 2 km at a speed of 10 to 15 km/hour) and the discovery of the host plant by a stereotactile mechanism (diameter and structure of the pine needles encountered by the female).

The knowledge of the successive sequences of activity enables us to imagine several methods to control the pest or to foresee the fluctuations of populations :

- trapping of males by light or sex attractants ;
- cultural methods adapted to the prevention taking into account the influence of plants and relief on the motion behaviour of females.

ZUSAMMENFASSUNG

VERHALTEN DER IMAGINES VON *Thaumetopoea pityocampa*.
RÄUMLICHE VERTEILUNG ÖKOLOGISCHE BEDEUTUNG

Durch eine eingehende Analyse der verschiedenen Abläufe des Verhaltens der Imagines von *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. konnten die Modalitäten der räumlichen Dispersion dieses Forstschädlings definiert werden.

Die Dispersion ist einerseits vom Ortsveränderungsvermögen des weiblichen Insekts (mehr als 2 km bei einer Geschwindigkeit von 10 bis 15 km/h) und andererseits vom Auffinden einer geeigneten Wirtspflanze durch räumliche Abtastung (Durchmesser und Struktur der vom Weibchen angetroffenen Kiefernadeln) abhängig.

Die Ergebnisse der Verhaltensforschung erlauben gewisse Schlussfolgerungen auf eventuelle Vorhersage — oder Bekämpfungsmethoden wie zum Beispiel :

- Fang durch Lichtfallen oder sexuelle Fallen (Männchen),
- Waldbauliche Vorbeugungsmassnahmen welche dem Einfluss von Holzart und Relief auf das Ortsveränderungsverhalten der Weibchen Rechnung tragen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDROIC M., 1957. — *La Processionnaire du Pin* (*Cnethocampa pityocampa* SCHIFF.) *Ann. Exper. Foresticis*, 13, pp. 351-460.
- CALAS M., 1900. — *La Processionnaire du Pin* (*Cnethocampa pityocampa*) *Mœurs et métamorphoses. Ravages, destruction*, 87 p. Imprimerie Nationale, Paris.
- DEMOLIN G., 1962. — *Comportement des Adultes de Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 255, pp. 2838-2839.
- FABRE J.H., 1899. — *Souvenirs entomologiques*, 8^e éd., 6^e série, pp. 298-392, Delagrave, Paris.