

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 29 (1956)

**Heft:** 1

**Artikel:** Enseignements écologiques du recensement par sondage d'un grand ensemble de pontes de *Cacoecia rosana* L. (Lep., Tortricidae), exposées aux attaques d'un parasite (*Trichogramma cacoeciae* Marchal, Hym., Chalcididae) et de prédateurs ornithologiques

**Autor:** Geier, P.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-401261>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 09.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

**Enseignements écologiques du recensement par  
sondage d'un grand ensemble de pontes de  
*Cacoecia rosana* L. (Lép., Tortricidae), exposées  
aux attaques d'un parasite  
(*Trichogramma cacoeciae* MARCHAL,  
Hym., Chalcididae)  
et de prédateurs ornithologiques**

par

P. GEIER

Genève

Stations fédérales d'essais agricoles <sup>1</sup>

La présente étude relève d'investigations entreprises pour déterminer l'influence des antagonistes, en particulier des Hyménoptères parasites, sur l'abondance de certains ravageurs intéressant l'agriculture ; elle constitue une première étape dans la recherche et la mise au point de procédés applicables à la résolution de tels problèmes. Les espèces considérées ici présentent d'ailleurs plus d'intérêt par les enseignements généraux qu'elles peuvent offrir, que par l'importance de leur statut économique.

C'est à M. R. CLAUSEN que nous sommes redevables d'avoir signalé en janvier 1955 la présence de pontes abondantes de *C. rosana* dans une grande étendue de verger commercial relativement homogène et d'avoir

---

<sup>1</sup> Ce travail a été entièrement accompli au Muséum d'histoire naturelle de Genève (Dir. M. E. DOTTRENS ; Laboratoire de M. CH. FERRIÈRE) et au Laboratoire de statistique mathématique de l'Université de Genève (M. le professeur A. LINDER). Je tiens à exprimer ma gratitude à M. le Dr CH. FERRIÈRE et à M. le professeur A. LINDER, sans l'aide et la bienveillance desquels je n'aurais pu accomplir ce travail.

jugé vraisemblable l'existence de parasites infestant les pontes de la Tordeuse. Les observations faites sur place, confirmant l'hypothèse de CLAUSEN par la découverte qu'elles permirent de *T. cacoeciae*, nous engagèrent à utiliser ces populations naturelles pour une investigation, à un stade inactif :

- des méthodes de recensement par sondage applicables au cas d'un ravageur arboricole ;
- de la distribution d'une espèce phytophage et d'un parasite relativement spécifique ;
- de l'influence possible des antagonistes sur la distribution et l'abondance de la population-hôte.

Il était prévu, à l'origine, d'étendre cette recherche en cours de saison aux stades successifs de la vie du Microlépidoptère : ce projet dut être abandonné pour des motifs indépendants de l'étude, motifs qui, nous l'espérons, seront écartés à l'avenir.

### Ethologie sommaire des deux espèces entomologiques

#### *Cacoecia rosana*

Univoltine, inféodée aux Rosacées arborescentes et arbustives, ainsi qu'à diverses autres essences forestières ou ornementales (GENTILUCCI, 1951), l'espèce passe l'hiver à l'état d'œufs, réunis en « ooplaques » déposés sur les écorces (MARCHAL, 1936, p. 451) (fig. 1).

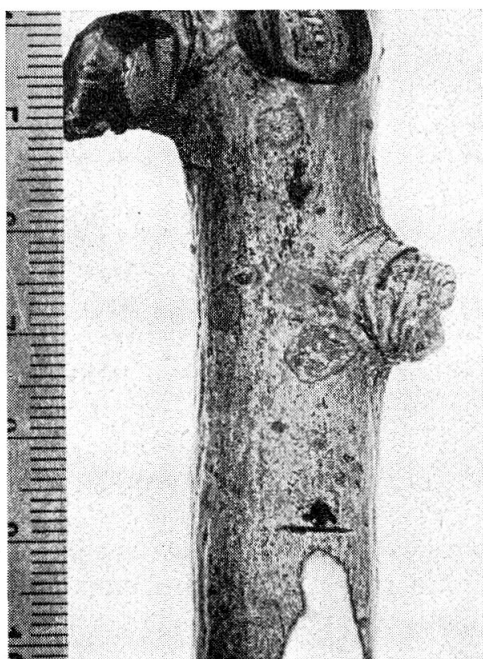


Fig. 1. — Ooplaques de *C. rosana*; haut : ooplaque ancien, éclos ; gauche : ooplaque frais, intact ; droite : restes d'un ooplaque frais endommagé par les oiseaux. Photo Bromm.

Ces pontes commencent à éclore vers le milieu du printemps (dès première décade d'avril 1955, élevages au N.) ; les jeunes larves se portent vers les extrémités du végétal infesté pour se nourrir du jeune feuillage. Le développement des larves s'achève en 4 à 6 semaines, environ, et se déroule presque entièrement à l'abri des feuilles enroulées successivement par l'insecte. C'est là aussi qu'a lieu la nymphose. Les adultes apparaissent de mai à juin ; le vol et la ponte paraissent se prolonger jusqu'en juillet (fig. 2).

Les femelles déposent leurs œufs sur les rameaux, les charpentières et les troncs des plantes-hôtes, sans que la localisation des ooplaques semble trahir d'autre tendance, chez la pondeuse, que la recherche d'un

emplacement lisse et plat, garantissant une adhésion maximum<sup>1</sup>. Il est normal, de ce fait, que les ooplaques se trouvent rassemblés plutôt aux endroits les plus favorables à cet égard, c'est-à-dire sur les parties les plus puissantes de la charpente des arbres, sous réserve que l'écorce de ces dernières ne manifeste pas d'exfoliation excessive.

Selon MARCHAL (1936), *C. rosana* connaît une diapause embryonnaire affectant les œufs peu après l'oviposition jusqu'à la fin de l'hiver. Toutefois, comme il est possible de faire éclore les ooplaques durant toute la morte saison, je pense que la durée de la diapause proprement dite ne dépasse pas la période estivale et qu'elle s'achève, comme c'est fréquemment le cas, au retour des premiers froids. Les ooplaques entrent dès lors dans une phase de quiescence, où le développement des embryons n'est plus arrêté que par l'insuffisance des températures ambiantes. Ces phénomènes paraissent exercer une influence importante sur l'évolution de la génération hivernante du parasite *T. cacoeciae*.

J'ai cherché à estimer le nombre moyen d'œufs par ooplaque de *C. rosana*, en dénombrant séparément les œufs de 3 séries distinctes d'ooplaques, prélevés sur pommiers, soit:

- 100 ooplaques frais (pondus en été 1954) provenant de parcelles situées à la périphérie du verger ;
- 50 ooplaques frais (pondus en été 1954) provenant de parcelles situées au centre du verger ;
- 50 ooplaques éclos (pondus en été 1953) recueillis aux emplacements des 2 premières séries.

A l'épreuve du test chi-carré, il s'avère qu'aucune des 3 séries ne peut être considérée comme participant d'un ensemble distinct des autres, ce qui permet de confondre les 3 échantillons en une série unique de 200 ooplaques.

Le fait est remarquable en ce qu'il indique une certaine constance dans la disposition de la ponte individuelle moyenne d'une année à l'autre. En effet, MARCHAL (1936) observe que la femelle de *C. rosana* pond par ooplaques successifs comportant un nombre décroissant d'œufs (dans un cas typique: 66-30-30-15-15-1, soit plus de 150 œufs en 6 ooplaques). Une différence marquée d'une saison à l'autre entre le nombre moyen d'ooplaques déposés par femelle, ou entre le nombre moyen d'œufs par ooplaques successifs n'aurait pas manqué d'apparaître dans les résultats du test d'homogénéité. L'amplitude de la variation dans la fréquence des œufs par ooplaque va de quelques unités (derniers ooplaques de la parturition, ou oviposition accidentellement interrompue) à 120 (premiers ooplaques de la parturition?), pour la série de 200 ooplaques examinés.

<sup>1</sup> Les ooplaques adhèrent encore à l'écorce pendant une saison au moins après l'éclosion. Ce fait permet d'estimer avec une précision relativement élevée l'importance des populations précédentes.



Etant donné la tendance à une diminution systématique de l'importance des ooplaques au cours de la parturition et les variations dans le nombre d'ooplaques qu'une femelle parvient à déposer, il n'est pas surprenant que la fréquence des œufs par ooplaque ne suive pas une distribution normale, mais qu'elle constitue une courbe fortement asymétrique ( $g_1$  significatif,  $P < 0,01 \%$ , SNEDECOR, 1948, p. 174). Afin d'obtenir les statistiques nécessaires pour établir les limites de confiance de la fréquence moyenne d'œufs par ooplaque, nous avons procédé à une normalisation très approximative de la distribution au moyen de la transformation  $z = \sqrt{x}$ . On peut estimer, pour une probabilité de 95 %, que l'importance de l'ooplaque moyen de *C. rosana* se situe, dans le cas étudié, entre 39 et 45 œufs.

*Trichogramma cacoeciae*<sup>1</sup>

Décrit et étudié par MARCHAL (1936), ce Chalcidien, bien que facultativement polyphage, paraît de fait assez étroitement inféodé à *Cacoecia*, dont son évolution saisonnière épouse remarquablement le cycle évolutif (fig. 2). Lorsqu'il se développe dans les œufs de *C. rosana*, espèce univoltine, le *Trichogramme* est bivoltin. Ses femelles estivales sont actives durant la parturition du Lépidoptère ; elles recherchent

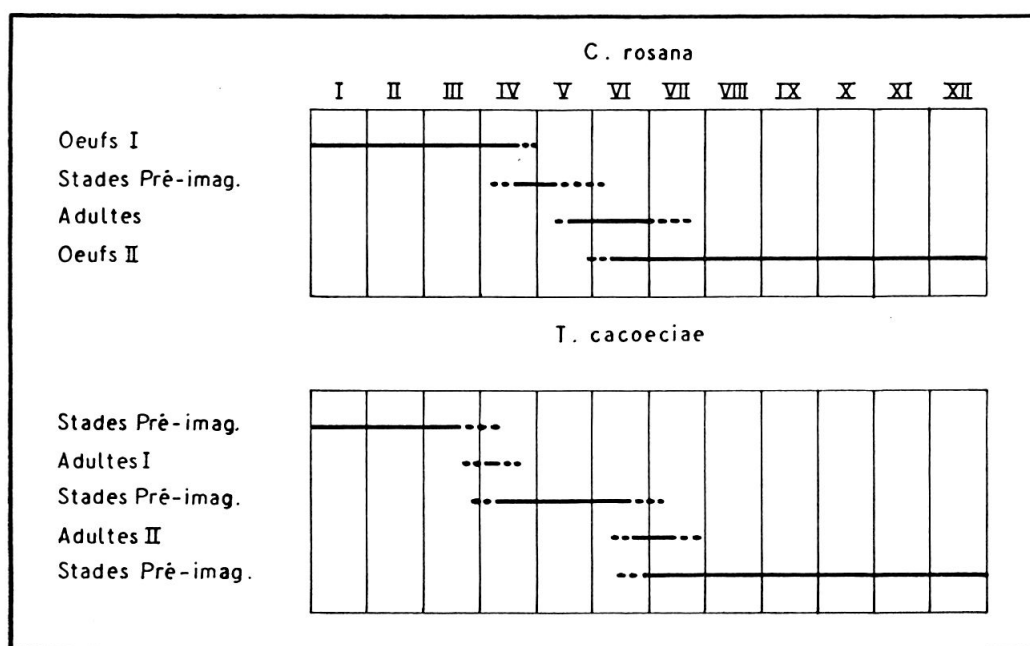


Fig. 2. — Schéma comparatif du cycle annuel de *C. rosana* et de *T. cacoeciae*.

<sup>1</sup> Une note morpho-physiologique sera consacrée ultérieurement à cette espèce par FERRIÈRE et GEIER.

les ooplaques de *C. rosana* pour y déposer leurs propres pontes, qu'elles introduisent régulièrement dans les œufs occupant le *centre* des ooplaques. Selon MARCHAL (1936), l'œuf de papillon parasité est tué par la ponte de l'Hyménoptère ; l'évolution larvaire du Trichogramme se poursuit sans interruption durant la période suivant immédiatement l'oviposition pour s'interrompre, au stade pré-nymphal, par l'effet d'une diapause larvaire estivale affectant *T. cacoeciae* parallèlement à la diapause embryonnaire frappant les œufs non parasités de la Tordeuse. A l'issue de la diapause, et les circonstances le permettant, le Trichogramme entre en nymphose pour émerger des ooplaques, à l'état adulte, dans la règle vers la fin de la mauvaise saison (début avril 1955, élevages extérieurs, orientation N.).

Fait remarquable, les parasites adultes de la génération hivernante ne possèdent généralement au printemps que des ailes atrophiées et se trouvent incapables de voler. En conséquence, la ponte de cette génération s'effectue au voisinage immédiat du point d'émergence, c'est-à-dire en premier lieu dans les œufs de *C. rosana* encore intacts occupant la *périphérie* des ooplaques parasités l'été précédent, où la future chenille n'a pas, à cette époque, achevé son développement embryonnaire.

L'évolution pré-imaginale de la nouvelle génération du parasite se poursuit d'avril à juin ; l'apparition des adultes estivaux, normalement ailés, coïncide, comme nous l'avons vu, avec la période d'oviposition du Lépidoptère-hôte.

Il importe, pour rendre la suite compréhensible, d'ajouter qu'on n'observe pratiquement, parmi les Trichogrammes adultes, que des femelles parthénogénétiques thélytoques, au printemps comme en été. D'autre part, les œufs parasités se reconnaissent aisément dans les ooplaques grâce à la coloration uniformément sombre qu'ils affectent durant le développement pré-imaginal du Trichogramme, contrastant avec la teinte verdâtre clair des œufs intacts (fig. 3). Ce critère n'est entièrement valable que



Fig. 3. — Ooplaque parasité, endommagé par un prédateur. Les œufs parasités, plus sombres, occupent la zone centrale de la partie intacte de l'ooplaque. Les taches claires au milieu de l'ooplaque sont des enveloppes d'œufs éventrés par le prédateur. Photo Bromm.

pour la génération hivernante du Chalcidien ; peu après la ponte printanière du parasite, les œufs sains de *C. rosana* s'assombrissent à leur tour, car la tête noire de la jeune chenille sur le point d'éclore devient visible en transparence. On reconnaît dès lors les œufs parasités au fait qu'ils sont les seuls à n'être pas percés dans les ooplaques où tous les autres œufs présentent un trou de sortie, circulaire pour les Trichogrammes de la génération hivernante, falciforme pour les chenilles de *C. rosana*.

Pendant l'hiver 1954-55, la proportion des œufs détruits par le Trichogramme dans les ooplaques parasités s'élève en moyenne à 20 %. L'action complémentaire de la génération suivante du Chalcidien, opérant une nouvelle ponte dans les mêmes ooplaques avant leur éclosion, provoque exceptionnellement une mortalité totale des embryons de chenilles. Il subsiste le plus souvent un certain nombre d'œufs viables (jusqu'à 10) dans les ooplaques ayant subi l'attaque des 2 générations du parasite.

### Brève description du verger d'étude

Toutes les données utilisées pour la présente étude proviennent du quartier S. de l'exploitation fruitière dite des « Grands Vergers d'Étoy », jouxtant au N. la ligne de chemin de fer Genève-Lausanne, à mi-distance de Rolle à Morges (VD). Ce quartier (fig. 4), d'une superficie arborisée de quelque 24 ha. subdivisée en une vingtaine de parcelles d'un ha. environ, est généralement incliné du N. au S., en pente assez forte dans la moitié inférieure des parcelles 10 à 15, en pente douce dans les parcelles 16 à 22, en pente presque nulle dans les parcelles 23 à 30. Son exposition et le climat local font de cette exploitation l'une des plus favorisées de Suisse romande. Planté depuis 10 à 15 ans de buissons et de demi-tiges en alternance pour les pommiers, et de pyramides pour les poiriers, le verger présente une végétation de vigueur variable, bonne à moyenne dans son ensemble. L'état phytosanitaire de la culture est généralement satisfaisant, grâce aux conditions naturelles qui y prévalent, si ce n'est qu'on déplore, depuis la saison 1953 au moins, l'apparition de populations croissantes de Tordeuses, de *C. rosana*, notamment. Selon les indications des cultivateurs, l'espèce se serait surtout manifestée cette année-là dans une zone correspondant à la moitié inférieure des parcelles 11 à 15, soit dans la partie la plus inclinée du quartier. Les plus fortes attaques auraient persisté dans cette même zone et à ses abords immédiats l'année suivante. Les dispositions prises contre l'insecte n'ont pas enrayé sa progression jusqu'au moment du recensement (février 1955).

D'après les renseignements obtenus, les parcelles du quartier comportent les essences et les variétés fruitières suivantes :

Parcelle 10 : pommiers (Transparente blanche ; Belle de Boskoop).

» 11 : poiriers (Beurré Diel ; Beurré Hardy ; Passe Crassane).

- Parcelle 12 : poiriers (Clairgeau ; Bon Chrétien Williams).  
 » 13 : pommiers (Transparente blanche ; Reine des Reinettes ; Reinette de Champagne).  
 » 14 : pommiers (Reinette de Champagne ; Delicious rouge).  
 » 15 : poiriers (Louise-Bonne d'Avranches).  
 » 16 : pommiers (Delicious rouge ; Delicious dorée ; Gravenstein).  
 » 17 : pommiers (Delicious dorée ; Transparente blanche ; Belle de Boskoop).  
 » 18 : pommiers (Reinette orange de Cox ; Transparente blanche ; Reine des Reinettes).  
 » 19 : pommiers (Transparente blanche ; Reine des Reinettes ; Reinette de Champagne).  
 » 20 : pommiers (Ontario ; Reine des Reinettes).  
 » 21 : poiriers (Louise-Bonne d'Avranches).  
 » 22 : poiriers (Louise-Bonne d'Avranches).  
 » 23 : pommiers (Delicious dorée ; Delicious rouge).  
 » 24 : pommiers (Jonathan).  
 » 25 : poiriers (Louise-Bonne d'Avranches ; Clairgeau ; Reinette de Champagne).  
 » 26 : pommiers (Reine des Reinettes).  
 » 27 : pommiers (Delicious dorée ; Reine des Reinettes).  
 » 28 : pommiers (Ontario ; Reinette du Canada ; Reinette de Champagne).  
 » 29 : pommiers (Reinette Baumann ; Reine des Reinettes).  
 » 30 : pommiers (Reine des Reinettes).

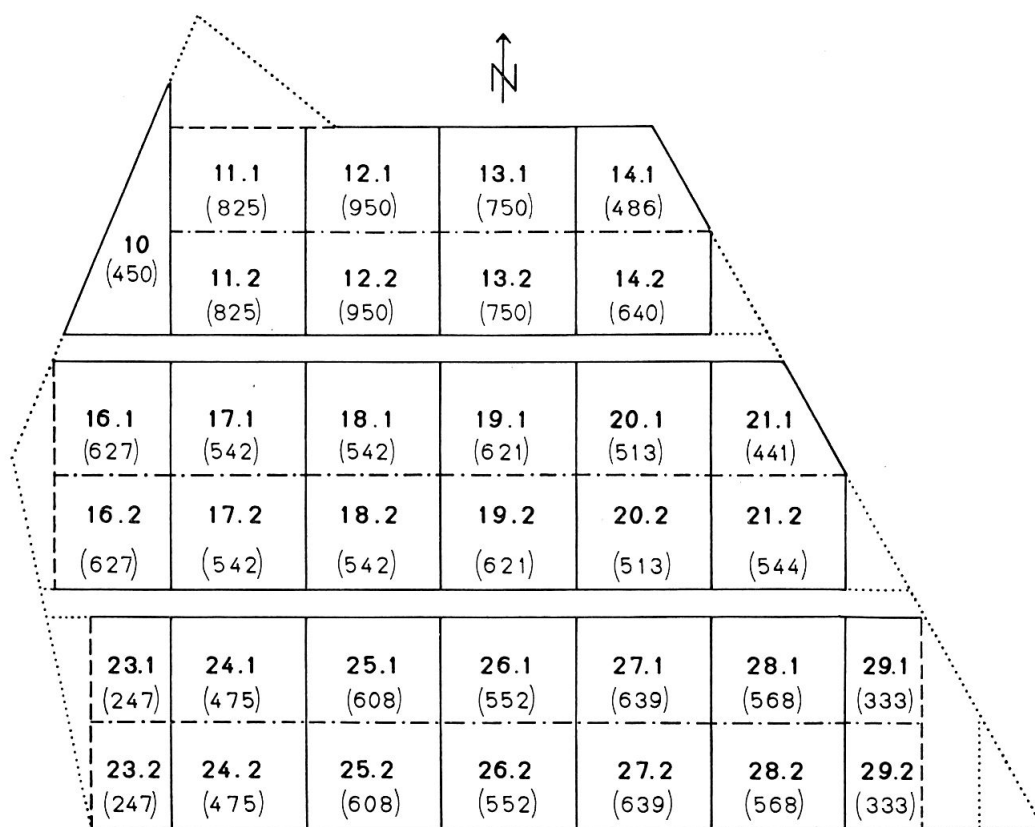


Fig. 4. — Plan du quartier de verger soumis au recensement. Chiffres gras : désignation numérique des demi-parcelles ; entre parenthèses : nombre d'arbres estimé dans la demi-parcelle.

L'alignement des arbres est considéré ici dans l'axe N.-S. (files : N.-S. ; rangs : W.-E.).

### Enquête préliminaire

Il a paru nécessaire de fonder la méthode du recensement général sur les conclusions d'une enquête préliminaire conduite de manière à déterminer le mode de sondage optimum, devant permettre d'acquérir les informations désirées avec une précision suffisante, au prix d'un travail aussi réduit que possible.

Conformément aux recommandations du professeur A. LINDER, l'enquête préliminaire du 9.2.1955 a porté sur la moitié supérieure de la parcelle 13 (échantillon de 40 arbres) et, à titre de complément, sur 8 arbres de la parcelle 26. Les échantillons de ce premier sondage furent répartis dans la demi-parcelle 13.1 de façon partiellement systématique afin qu'y figurent au moins 2 arbres voisins de chaque file, d'une part, et, d'autre part, un maximum de paires d'arbres voisins de rangs, plantés dans des files adjacentes. Les arbres examinés furent, en conséquence, choisis par groupes de 4 ( $2 \times 2$  voisins de file ;  $2 \times 2$  voisins de rangs) où seul le rang du premier arbre était déterminé au hasard (au moyen d'une table de nombres au hasard (*random numbers*), c'est-à-dire sans biais systématique et non pas au petit bonheur) parmi tous les rangs possibles de chaque file impaire. Sur chaque arbre de chaque groupe de 4, 2 branches principales furent déterminées au hasard parmi les charpentières et la flèche. Chacune des 2 branches désignées fut à son tour divisée en 2 tronçons, le premier comprenant les 50 premiers cm. de la branche à partir de son insertion sur le tronc, le second les 50 cm. suivants, comptés depuis la limite supérieure du premier tronçon, en direction de l'extrémité de l'organe. La fréquence des ooplaques frais de *C. rosana* fut dénombrée sur toute la surface d'écorce de chaque tronçon, à l'exclusion des rameaux qui pouvaient s'en détacher.

Cette disposition devait permettre une analyse hiérarchique des composantes de la variance, qui se fractionne dès lors comme suit :

- 1<sup>o</sup> variance entre groupes de 4 arbres ;
- 2<sup>o</sup> variance entre files, par paires d'arbres dans les groupes ;
- 3<sup>o</sup> variance entre arbres voisins dans les files ;
- 4<sup>o</sup> variance entre branches du même arbre ;
- 5<sup>o</sup> variance entre tronçons de la même branche.

L'analyse des résultats de l'enquête préliminaire fit constater que :

- les ooplaques sont considérablement plus fréquents sur le tronçon inférieur des branches que sur le tronçon supérieur ;
- la variance dans la fréquence des ooplaques entre tronçons comparables des deux branches d'un même arbre est négligeable ;

- la contribution des files et des groupes à la variance totale par unité de sondage <sup>1</sup> se révèle insignifiante, de sorte que la variance de la fréquence des ooplaques n'est pas plus petite dans les files ni dans les groupes que dans l'ensemble de la demi-parcelle 13.1.

Autrement dit, la variabilité de l'infestation par *C. rosana* s'avère relativement uniforme dans l'ensemble de la demi-parcelle 13.1, si bien que l'estimation des fréquences moyennes considérées n'aurait pas été beaucoup moins précise, dans le cas particulier, si nous nous étions bornés à dénombrer les ooplaques sur une seule unité de sondage dans chaque file.

Ces constatations nous firent organiser comme suit le recensement général du quartier :

*Unité de sondage* : 1 tronçon de 50 cm. pris à partir de la base d'une branche principale choisie au hasard parmi les charpentières et la flèche de chaque arbre figurant dans l'échantillon.

*Taux de sondage* : de l'ordre de 1 à 3 % arbres (variabilité due aux différences dans l'arborisation des parcelles).

*Subdivisions de l'ensemble* : quartier ; parcelles ; demi-parcelles ; arbres (unités). La distinction des demi-parcelles supérieures et inférieures a paru se justifier, compte tenu de la faiblesse relative du taux de sondage, par la longueur considérable des parcelles.

*Distribution des unités de sondage* : 1 unité de sondage par file d'arbres de chaque parcelle ; files impaires : tirage au hasard de l'unité dans la moitié supérieure de la file (demi-parcelle .1) ; files paires : tirage au hasard de l'unité dans la moitié inférieure de la file (demi-parcelle .2).

D'autre part, l'enquête préliminaire avait montré qu'une proportion importante d'ooplaques étaient endommagés par des prédateurs. Il s'agit sans doute en premier lieu d'oiseaux, qui lacèrent les ooplaques exposés, dont ils arrachent des fractions allant de la moitié à la presque totalité des œufs. Je n'ai pratiquement jamais trouvé d'ooplaque lacéré où il ne subsiste pas au moins quelques œufs intacts.

Le recensement général s'est donc étendu aux variables suivantes : ooplaques frais, pondus en été 1954 (*Ft*) ; ooplaques frais parasités par *T. cacoeciae* (*P*) ; ooplaques frais endommagés par les prédateurs (*Do*) ; ooplaques anciens, datant en majorité de la saison 1953 (*V*).

---

<sup>1</sup> L'unité de sondage représente la dernière subdivision considérée dans l'ensemble que l'on doit sonder. C'est, dans le cas présent, le tronçon de 50 cm. examiné sur une branche, plus exactement le tronçon inférieur, car les calculs n'ont porté que sur ces derniers en raison de leur infestation particulièrement forte et constante.



TABLEAU 1

## Résultats par parcelle

Code : P/2 = demi-parcelle ; F = files ; Ft = ooplaques frais au total ; P = ooplaques frais parasites ;

		P10				P11				P12				P13				P14			
P/2	F	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V
.1	1	3	0	1	2	2	0	2	0	4	1	1	6	24	3	9	9	1	0	0	1
	3	2	0	2	2	4	0	4	2	4	1	1	0	5	1	4	6	6	0	5	6
	5	1	0	0	0	1	1	0	4	4	0	4	11	16	2	1	3	20	0	2	8
	7	2	0	0	0	5	1	2	2	0	0	0	1	0	0	0	3	2	0	1	6
	9	1	0	0	0	18	6	7	5	2	0	0	0	5	1	0	2	2	1	1	6
	11	8	0	7	3	4	0	3	2	0	0	0	1	26	7	6	9	9	1	1	4
	13	10	0	6	0	0	0	0	1	6	1	1	4	2	0	0	2	6	0	2	12
	15	9	2	4	2	7	0	0	1	7	1	5	2	4	0	0	7	11	3	1	10
	17	...	...	...	...	1	0	1	4	3	0	3	3	2	0	1	4	14	1	7	17
	19	...	...	...	...	4	0	4	1	1	0	0	2	...	...	...	...	...	...	...	...
	21	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	t	36	2	20	9	46	8	23	22	31	4	15	30	84	14	21	45	71	6	20	70
.2	2	...	...	...	...	5	0	4	0	4	2	0	7	40	2	30	17	20	1	5	17
	4	...	...	...	...	3	0	3	1	8	2	0	7	0	0	0	1	15	0	10	13
	6	...	...	...	...	7	0	7	4	11	2	9	5	15	0	6	13	8	2	2	13
	8	...	...	...	...	3	0	1	6	7	0	7	3	12	2	7	5	9	0	6	11
	10	...	...	...	...	3	1	1	1	4	0	1	2	13	1	9	12	1	0	0	0
	12	...	...	...	...	15	5	0	13	6	0	4	6	14	1	6	5	9	0	0	4
	14	...	...	...	...	4	0	0	2	2	0	2	5	9	0	0	10	8	0	0	3
	16	...	...	...	...	0	0	0	2	10	0	3	0	5	0	0	0	2	0	0	1
	18	...	...	...	...	3	1	2	3	1	0	1	1	...	...	...	...	4	0	3	2
	20	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	22	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	t	...	...	...	...	43	7	18	32	53	6	27	36	108	6	58	63	76	3	26	64
	T	36	2	20	9	89	15	41	54	84	10	42	66	192	20	79	108	147	9	46	134
		P16				P17				P18				P19				P20			
P/2	F	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V
.1	1	1	1	0	2	1	0	1	2	9	1	4	3	9	0	3	19	5	0	3	6
	3	0	0	0	1	13	0	10	4	9	0	4	2	22	3	19	4	2	0	0	2
	5	0	0	0	0	0	0	0	5	18	2	1	3	18	3	12	7	1	0	0	2
	7	1	0	0	0	10	4	3	1	8	2	3	0	2	0	0	6	4	1	1	9
	9	10	0	10	4	12	0	7	4	6	1	3	3	13	0	7	6	2	0	0	6
	11	2	0	2	1	4	2	2	0	0	0	0	1	11	1	5	6	2	0	2	8
	13	0	0	0	2	14	2	2	2	12	3	7	6	12	1	4	10	4	0	3	4
	15	1	0	1	0	6	1	2	1	3	0	0	9	1	0	0	1	0	0	0	5
	17	2	0	0	1	2	0	1	2	0	0	0	7	0	0	0	1	1	0	0	0
	19	0	0	0	0	4	0	4	1	7	0	6	7	...	...	...	...	...	...	...	...
	21	4	0	0	4	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	t	21	1	13	15	66	9	32	22	72	9	28	41	88	8	50	60	21	1	9	42
.2	2	1	0	1	0	1	0	0	1	3	1	2	2	9	1	5	9	0	0	0	1
	4	0	0	0	0	3	0	2	2	6	0	3	1	4	0	0	8	6	0	0	0
	6	1	0	1	1	6	2	1	0	7	2	2	7	0	0	0	1	6	2	0	8
	8	1	0	0	2	1	0	0	0	3	0	0	4	11	1	3	0	1	1	0	0
	10	0	0	0	0	3	0	1	0	1	0	0	10	1	0	0	0	1	0	0	0
	12	4	0	0	4	1	0	1	2	9	3	3	3	3	0	3	2	1	0	0	0
	14	0	0	0	0	1	0	0	0	11	3	3	10	0	0	0	1	2	0	2	18
	16	1	0	0	0	2	0	1	3	1	0	1	6	3	0	0	9	2	1	1	11
	18	0	0	0	1	3	0	0	1	10	3	4	19	0	0	0	0	1	0	0	3
	20	0	0	0	0	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	22	0	0	0	0	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	t	8	0	2	8	21	2	6	9	51	12	18	62	31	2	11	30	20	4	3	41
	T	29	1	15	23	87	11	38	31	123	21	46	103	119	10	61	90	41	5	12	83



du recensement général

TABLEAU 1 (suite)

Do = ooplaques frais endommagés par les prédateurs ; V = ooplaques anciens, éclos.

		P21				P23				P24				P25				P26			
P/2	F	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V
.1	1	3	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	2	1	0	3
	3	4	1	2	3	0	0	0	0	7	0	6	1	0	0	0	0	2	0	0	1
	5	5	0	4	4	5	0	4	2	4	1	1	3	5	1	4	0	0	0	0	1
	7	12	0	10	6	5	0	2	3	3	0	0	8	0	0	0	0	4	1	0	2
	9	5	0	4	2	5	0	5	5	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1
	11	6	3	1	6	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	13	1	0	0	0	2	0	0	0	4	1	0	3	5	1	0	0	7	3	1	9
	15	2	0	0	4	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	15	0	9	1
	17	...	...	...	...	0	0	0	5	0	0	0	1	2	0	1	1	9	0	0	3
	19	...	...	...	...	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	...	...	...	...
	21	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	t	38	4	21	28	20	1	12	15	21	2	9	18	16	3	6	3	41	5	10	22
.2	2	5	0	0	4	3	0	3	0	1	0	0	2	1	0	0	0	6	2	0	6
	4	7	0	5	0	2	0	1	0	3	0	3	4	0	0	0	0	4	1	3	5
	6	4	0	3	2	9	0	7	3	6	0	5	6	0	0	0	0	2	0	0	4
	8	3	0	3	3	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	9	0	4	3	4	0	4	2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	12	0	0	0	0	2	0	2	2	4	1	1	6	1	0	0	0	5	2	0	5
	14	6	0	5	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2
	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	18	...	...	...	...	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	...	...	...	...
	20	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	22	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
	t	34	0	20	13	22	1	17	9	16	2	9	23	3	0	0	0	18	5	3	22
	T	72	4	41	41	42	2	29	24	37	4	18	41	19	3	6	3	59	10	13	44
		P27				P28				P29											
P/2	F	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V	Ft	P	Do	V								
.1	1	1	0	0	1	7	1	0	1	0	0	0	0								
	3	1	0	1	1	2	0	0	3	3	1	0	3								
	5	1	0	0	2	6	0	1	4	10	2	1	5								
	7	3	1	0	2	2	0	0	0	2	0	0	1								
	9	5	2	3	0	2	0	0	2	7	0	1	7								
	11	0	0	0	0	4	1	1	0	...	...	...	...								
	13	1	0	0	0	3	1	0	0	...	...	...	...								
	15	0	0	0	0	2	0	0	1	...	...	...	...								
	17	0	0	0	0	...	...	...	...	...	...	...	...								
	19	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...								
	21	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...								
	t	12	3	4	6	28	3	2	11	22	3	2	16								
.2	2	3	1	1	3	4	1	3	21	0	0	0	1								
	4	5	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1								
	6	0	0	0	0	2	0	2	5	2	0	2	3								
	8	1	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0								
	10	1	0	0	0	0	0	0	0	...	...	...	...								
	12	1	0	0	0	3	0	0	2	...	...	...	...								
	14	0	0	0	0	5	1	0	1	...	...	...	...								
	16	1	1	0	0	0	0	0	0	...	...	...	...								
	18	3	0	0	4	1	0	0	3	...	...	...	...								
	20	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...								
	22	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...								
	t	15	3	1	8	17	3	6	32	3	0	3	5								
	T	27	6	5	14	45	6	8	43	25	3	5	21								

### Recensement général

Le recensement général fut effectué conformément au plan, par l'auteur seul, les 16, 17 et 28 février 1955, dans de bonnes conditions.

Le résultat intégral des dénombrements, portant sur 311 unités de sondage, figure au tableau 1. On remarquera que :

- la parcelle 10 n'a pas été subdivisée en demi-parcelles du fait de sa forme triangulaire ; elle figure dans les calculs à la fois comme parcelle et comme demi-parcelle ;
- les petites parcelles 15, 22 et 30 ont été écartées du recensement, de même que le prolongement supérieur de la demi-parcelle 11.1 et la fraction non-orthogonale de la parcelle 29 ; ces omissions sont motivées par le souci d'opérer sur des parcelles aussi uniformes que possible.

### Analyse des résultats et discussion

#### *Cacoecia rosana*

Nous constatons, pour commencer, que la somme par unités de sondage des variables  $Ft + V$  (ooplaques frais + ooplaques anciens) montre une distribution correspondant à une série binomiale négative de constantes  $m = 7,103$  et  $k = 0,941$  (QUENOUILLE, 1949 ; ANSCOMBE, 1949). Le fait est assuré au niveau de probabilité de 95 %. Il paraît raisonnable d'admettre que la distribution de Poisson représente la base habituelle des distributions d'insectes, puisqu'une série binomiale négative n'est en somme rien d'autre que l'enveloppante d'un ensemble de distributions de Poisson et que les résultats des grands dénombrements entomologiques sont, comme dans le cas présent, fréquemment conformes à une série binomiale négative. L'ensemble des ooplaques du quartier serait ainsi constitué par un certain nombre de sous-ensembles, dont chacun répondrait à l'une des distributions de Poisson contribuant à former la série binomiale négative. La question de savoir si les sous-populations que postule la théorie sont identifiables en nature et si elles se trouvent juxtaposées ou superposées dans l'ensemble, présenterait un intérêt écologique considérable, parce que sa résolution permettrait, le cas échéant, une investigation des phénomènes déterminant la formation de sous-populations dans une espèce occupant une station en apparence homogène. Je n'ai pas pu me préoccuper de ce problème.

La conformité de la distribution des ooplaques avec une série binomiale négative autoriserait à normaliser la courbe des fréquences par la transformation  $z = \log (x + \frac{1}{2} k)$ . L'opération n'a pas semblé opportune au professeur LINDER, pour les raisons suivantes :

- la normalisation par transformation des données brutes vise en premier lieu à stabiliser leur variance, pour satisfaire aux conditions préalables d'une analyse de cette dernière. Bien que la variance d'une série binomiale négative varie par définition avec la fréquence moyenne de la variable observée, on constate néanmoins, dans le cas d'une première approximation, que les résultats obtenus ne diffèrent pas sensiblement selon que l'analyse a porté sur des données brutes ou transformées ;
- d'autre part, les transformations sont souvent destinées à rendre additive l'action sur la variance de deux subdivisions de l'ensemble (par exemple lignes et colonnes) afin d'éviter leur interaction. Cette précaution est superflue dans le cas présent, où la variance se fractionne hiérarchiquement, c'est-à-dire de manière que les subdivisions successives se trouvent incluses entièrement dans le degré de subdivision précédent.

La fréquence moyenne des ooplaques frais dans l'ensemble du quartier ( $\mu$ ) se situe entre 3,607 et 4,579, pour une probabilité de 95 % ; le coefficient de variabilité de la moyenne ( $C$ ) est de 6 %, ce qui confirme

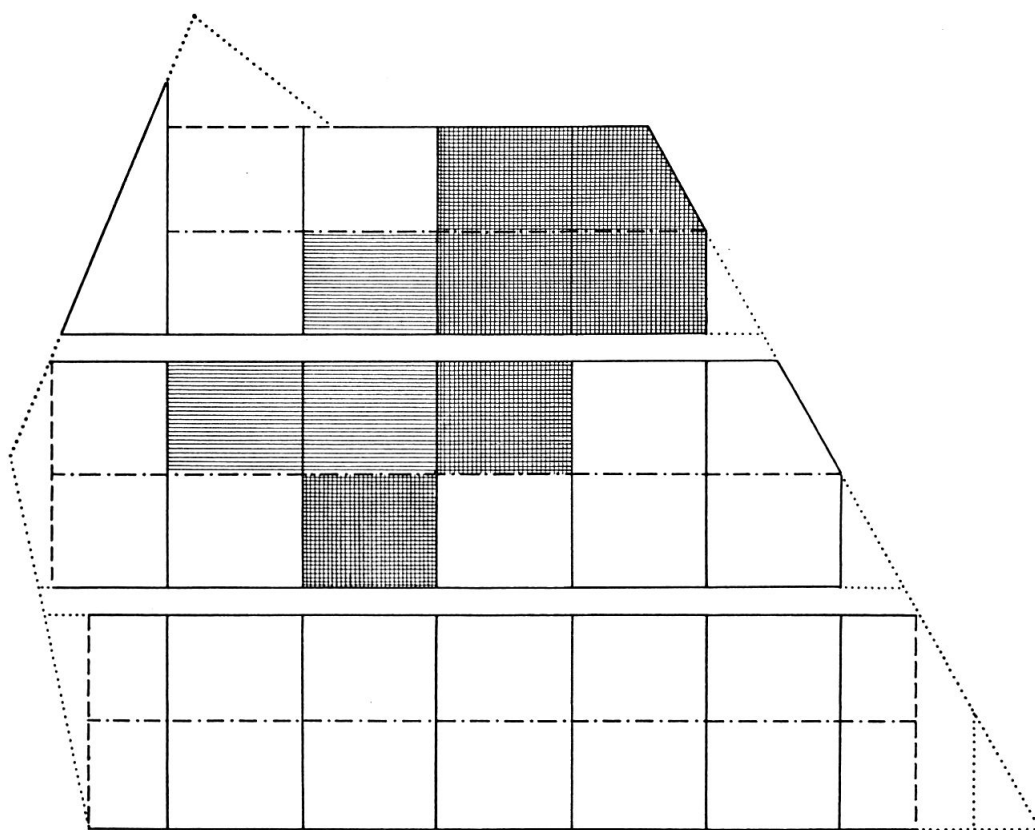


Fig. 5. — Localisation des demi-parcelles les plus infestées (fréquence moyenne des ooplaques égale ou supérieure à 5 par unité de sondage) : en 1953-1954, hachures verticales ; en 1954-1955, hachures horizontales.

la valeur du mode de sondage. Pour les ooplaques anciens,  $\mu$  se situe entre 2,623 et 3,371 ;  $C = 6\%$ . Les deux estimations de  $\mu$  témoignent d'une forte infestation, sinon d'une pullulation, tant en 1953 qu'en 1954. Nous constatons que les renseignements fournis par le personnel de culture à propos de l'emplacement des plus forts dégâts au feuillage provoqués par les chenilles (partie inférieure des parcelles 10 à 15) ne sont pas rigoureusement confirmés par l'abondance relative des ooplaques. En effet, la zone d'infestation maximum, durant les deux saisons considérées (demi-parcelles où la fréquence moyenne des ooplaques est égale ou supérieure à 5 par unité de sondage) s'étendrait à partir de l'angle N.-E. le long de la diagonale en direction de l'angle opposé du quartier (fig. 5). On remarque que :

- la zone d'infestation maximum 1953-1954 prend son origine dans les deux demi-parcelles périphériques les plus proches du quartier N. de l'exploitation (13.1-14.1) et qu'elle se prolonge vers l'intérieur du quartier S. dans les demi-parcelles exactement sous le vent (vent du N., « bise ») des demi-parcelles 13.1 et 14.1 ;
- en 1954-1955, les parcelles les plus infestées précédemment présentent une population d'ooplaques encore accrue (excepté la demi-parcelle 18.2, à l'extrême S.-W. de la zone) et constituent la grosse fraction d'une nouvelle zone d'infestation maximum débordant l'ancienne à l'W., exclusivement. Cette extension vers l'W. s'accompagne d'un fléchissement relatif dans le taux d'accroissement des populations dans les demi-parcelles marquant les limites extrêmes de la zone sur la diagonale (14.1-14.2-18.2). Etirée en 1953-1954, la zone tend à s'arrondir la saison suivante.

La localisation et le groupement caractérisés des demi-parcelles les plus infestées du quartier posent un problème écologique que je ne suis pas à même de résoudre. Ils confirment deux vérités premières, savoir, qu'il est impossible :

- d'obtenir une information objective sur la distribution d'un insecte sans enquête méthodique ;
- de prévoir la marche d'une infestation sans une somme de connaissances spécifiques rarement disponibles à ce jour.

Considérant le quartier dans son ensemble, nous observons une corrélation entre l'abondance et la distribution des ooplaques frais (pontes de 1954) et celles des ooplaques anciens (pontes de 1953). Le fait ressort d'une analyse de co-variance où les ooplaques anciens représentent la variable indépendante ( $x$ ) et les ooplaques frais la variable dépendante ( $y$ ). Au niveau des parcelles, le coefficient de détermination  $B$  (LINDER, 1951) atteint 0,679, montrant que 68 % de la variance des ooplaques frais peut être imputée aux différences entre fréquences

moyennes des ooplaques anciens par parcelles (fig. 6). Au même niveau, le coefficient de régression  $b$  égale 1,085, c'est-à-dire qu'une augmentation de 1 dans la fréquence moyenne des ooplaques anciens entraîne une augmentation de 1,085 dans la fréquence moyenne des ooplaques frais. Cela paraît dénoter, de 1953 à 1954, une certaine dégression dans le taux de multiplication de *C. rosana* pour la moyenne des parcelles ; l'infestation tendrait donc à s'accroître d'autant plus faiblement que la densité de la population initiale est plus élevée dans la parcelle.

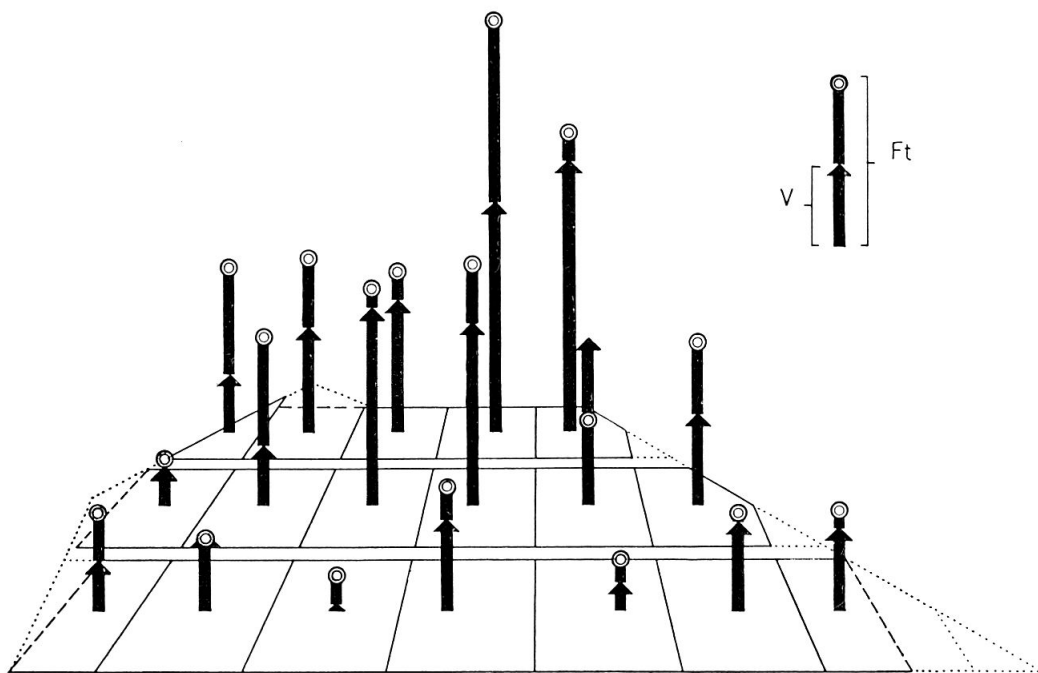


Fig. 6. — Fréquence moyenne par parcelles des ooplaques frais ( $Ft$ ) et anciens ( $V$ ).

Je n'ai pas cherché à confirmer cette présomption, par un test de linéarité, notamment. Elle se conforme toutefois à un fait bien connu qu'illustre, chez *C. rosana*, le résultat d'élevages entrepris avec un nombre différent de larves par cage, disposant d'une quantité analogue de feuillage de rosier. La nourriture était renouvelée dans tous les élevages simultanément, bien avant d'avoir été complètement consommée dans les cages les plus peuplées, de sorte qu'elle ne jouait pas le rôle de facteur minimum. Le nombre de papillons éclos dans chaque élevage (fig. 7) n'est pas directement proportionnel au nombre initial de larves ; il s'élève jusqu'à un plafond absolu, limite qu'un accroissement du nombre de larves par élevage non seulement ne permet pas d'excéder, mais tend plutôt à abaisser. Le phénomène relève probablement de la compétition, au sens de NICHOLSON (1954), s'exerçant entre larves à propos des emplacements favorables. On peut supposer, *mutatis mutandis*, que les populations naturelles sont soumises à des limitations progressives pour le moins aussi efficaces.

Au niveau des lignes (arbres individuels, unités de sondage), la relation entre ooplaques anciens et ooplaques frais est moins nettement définie ( $B = 17\%$  ;  $b = 0,540$ ). Ce qui signifie, pensons-nous, que « les arbres masquent la forêt », c'est-à-dire que les facteurs de variabilité agissant entre les arbres isolés voilent le rapport, dont l'évidence n'apparaît qu'à la confrontation de groupes d'arbres nombreux.

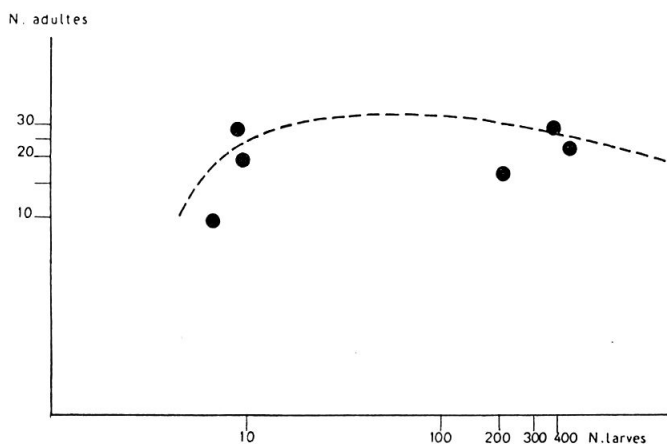


Fig. 7. — Elevages comparatifs de *C. rosana*. Nombre d'adultes apparus dans des cages contenant des populations initiales de larves différentes. Courbe estimée ; échelles log.

S'il a paru légitime de rechercher au niveau des parcelles le témoignage le plus clair d'une relation numérique particulière entre générations successives du ravageur, nous nous en sommes tenu strictement au niveau des unités pour ce qui concerne les rapports entre la Tordeuse et ses antagonistes, jugeant qu'en matière de « phytatrie » arboricole c'est en dernier ressort l'arbre individuel, et non pas le verger ou la parcelle,

qui constitue l'entité primaire. On sait qu'il ne peut être question, en pratique, de se contenter d'une efficacité statistique, mais qu'un facteur de défense doit, pour être satisfaisant, garantir une mesure de protection assez constante dans tous les cas. Il faut considérer individuellement les arbres de l'ensemble pour apprécier cette constance.

### *Trichogramma cacoeciae*

Comme pour l'espèce-hôte, la distribution du parasite correspond à une série binomiale négative, de constantes  $m = 0,457$  et  $k = 0,471$ . Les remarques faites précédemment à ce propos s'appliquent également ici.

La fréquence moyenne des ooplaques frais parasités dans l'ensemble du quartier se situe entre 0,351 et 0,563, pour une probabilité de 95 % ; le coefficient de variabilité  $C$  égale 12 %. Exprimée en pourcent des ooplaques frais totaux, l'estimation du taux moyen de parasitisme est de 8,3 % (limites fiduciaires : 7,3-10,3 ;  $P = 95\%$ ).

Fait remarquable, le taux du parasitisme s'avère indépendant, dans le cas particulier, de la densité de l'hôte. Cette particularité est mise en évidence par l'analyse de co-variance entre  $Ft$  (fréquence des ooplaques frais au total =  $x$ ) et  $P$  (fréquence des ooplaques frais parasités =  $y$ ),

où  $B$  (coefficient de détermination) = 34 % et  $b$  (coefficient de régression) = 0,124, au niveau des unités. Si nous considérons que le rapport : 0,457, valeur moyenne de  $P$  au niveau des unités, sur 4,093, valeur moyenne de  $Ft$  au niveau des unités, est égal à 0,112, valeur très voisine de celle du coefficient de régression, 0,124, il apparaît que la proportion  $P/Ft$  demeure pratiquement sans changement quelles que soient les fréquences de  $Ft$ . Une analyse de co-variance entre  $Ft = x$  et  $P \% Ft = y$  confirme l'indépendance du taux de parasitisme à l'égard de la densité des hôtes par l'insignifiance de son coefficient de détermination ( $B = 0,002$  au niveau des unités) (fig. 8).

Comme il résultait de la première analyse de co-variance ( $Ft = x$  ;  $P = y$ , où  $B = 34$  %) que l'abondance et la distribution des ooplaques parasités (et non pas le taux de parasitisme) semblaient régies essentiellement par la fréquence de l'hôte, nous avons jugé opportun de procéder à une analyse de co-variance multiple, où  $x_1$  (1<sup>re</sup> variable indépendante) =  $V$ , ooplaques anciens,  $x_2$  (2<sup>e</sup> variable indépendante) =  $Ft$ , ooplaques frais au total, et  $y$  (variable indépendante) =  $P$ , ooplaques parasités, afin de mesurer l'influence que chacune des variables  $V$  et  $Ft$  exercent simultanément sur  $P^1$  (BRADY, 1935).

Il s'avère, à l'issue de cette analyse, que  $b_1$  (coefficient de régression pour  $V$  au niveau des unités de sondage) = 0,013 et  $b_2$  (coefficient de régression pour  $Ft$  au même niveau) = 0,120. Comme le coefficient de détermination  $B$  pour l'analyse de co-variance multiple est à nouveau 34 % au niveau des unités, on peut en conclure, compte tenu de l'analyse précédente, que les ooplaques anciens ne contribuent pas directement à la fréquence des parasites, mais que cette dernière se trouve dépendante, en tout premier lieu, de  $Ft$ . La fréquence des ooplaques frais constitue ainsi le principal facteur déterminant la fréquence des pontes de *T. cacoeciae*, car il n'est pas déraisonnable de présumer que la fraction de détermination restante ( $100 - 34 = 66$  %) se répartit sur un grand nombre de facteurs écologiques.

La stabilité du taux de parasitisme et l'influence de la fréquence des ooplaques frais sur l'abondance et la distribution du parasite suggèrent, si on les admet constantes, que :

- la génération estivale de *T. cacoeciae* est douée d'une très grande faculté de dispersion et que l'espèce déploie une activité très efficace dans la recherche de ses hôtes, puisqu'elle est capable de découvrir une proportion égale d'ooplaques jusque dans les parcelles les plus faiblement infestées par *C. rosana* (cf. ULLYETT et ROSENBERG in ANDREWARTHA & BIRCH, 1954, p. 437-8) ;

<sup>1</sup>  $V$  pouvant déterminer l'abondance des femelles adultes de *T. cacoeciae* présentes dans le quartier en été 1954 et  $Ft$  pouvant déterminer la probabilité du succès de leur activité parasitaire.



- le taux de parasitisme maximum semble déjà atteint, dans le cas présent, par l'activité d'un nombre de Chalcidiens adultes assez réduit par rapport à la population des hôtes, puisqu'il paraît vraisemblable que la proportion : *T. cacoeciae* adultes sur ooplaques frais de *C. rosana* a dû connaître un minimum dans certaines parcelles en été 1954 ;
- on est, par conséquent, fondé à penser qu'un accroissement de la valeur de cette proportion au-delà d'un optimum (voisin du minimum dans le quartier considéré en 1954) n'intervient qu'en pure perte, puisqu'il n'est pas accompagné d'un accroissement correspondant du parasitisme relatif. Un tel phénomène n'aurait d'ailleurs rien d'extraordinaire : il pourrait s'expliquer par le superparasitisme ou par les constatations d'ULLYETT, notamment, (*in* ANDREWARTHA & BIRCH, 1954, p. 436-7) établissant qu'une augmentation de la fréquence d'un parasite par rapport à une population donnée d'hôtes peut entraîner un fléchissement de l'oviposition moyenne du parasite, indépendamment du superparasitisme.

Il est évident que les présentes considérations ne sont pas tant des conclusions que des hypothèses résultant de l'analyse statistique des données recueillies et qu'elles demandent encore à faire l'objet d'une confirmation expérimentale.

### *Prédateurs ornithologiques*

La fréquence moyenne absolue des ooplaques endommagés par les oiseaux se situe, pour une probabilité de 95 %, entre 1,377 et 1,999 ( $C = 9\%$ ) ; la fréquence moyenne relative de la même variable, en pourcent des ooplaques frais, est de 28,776 % (limites fiduciaires : 24,726 — 32,826 ;  $P\ 95\%$ ).

Contrairement à celle du parasite, l'activité des prédateurs dépend nettement de la densité des populations d'ooplaques frais (fig. 8). Au niveau des lignes (unités), les analyses de co-variance  $x = Ft$  ;  $y = Do$  et  $x = Ft$  ;  $y = Do\ \% Ft$  donnent les coefficients suivants, respectivement :  $B = 55\%$  ;  $b = 0,479$  et  $B = 6\%$  ;  $b = 2,110$ , ce qui veut dire que :

- pour les fréquences absolues, l'activité des prédateurs est fortement déterminée par l'abondance des ooplaques frais, et que, pour une augmentation d'une unité dans la fréquence de ces derniers, le nombre des ooplaques endommagés tend à s'accroître de 0,5 unité ;
- pour les fréquences relatives, la proportion de dégâts est significativement influencée par l'abondance des ooplaques frais, et que, pour une augmentation d'une unité dans la fréquence de

ces derniers, le pourcent des ooplaques endommagés tend à s'accroître de 2 %.

Polyphages, les prédateurs paraissent rechercher les ooplaques d'une manière moins méthodique que les parasites ; leur intérêt pour ces proies demeure fonction de l'abondance de celles-ci.

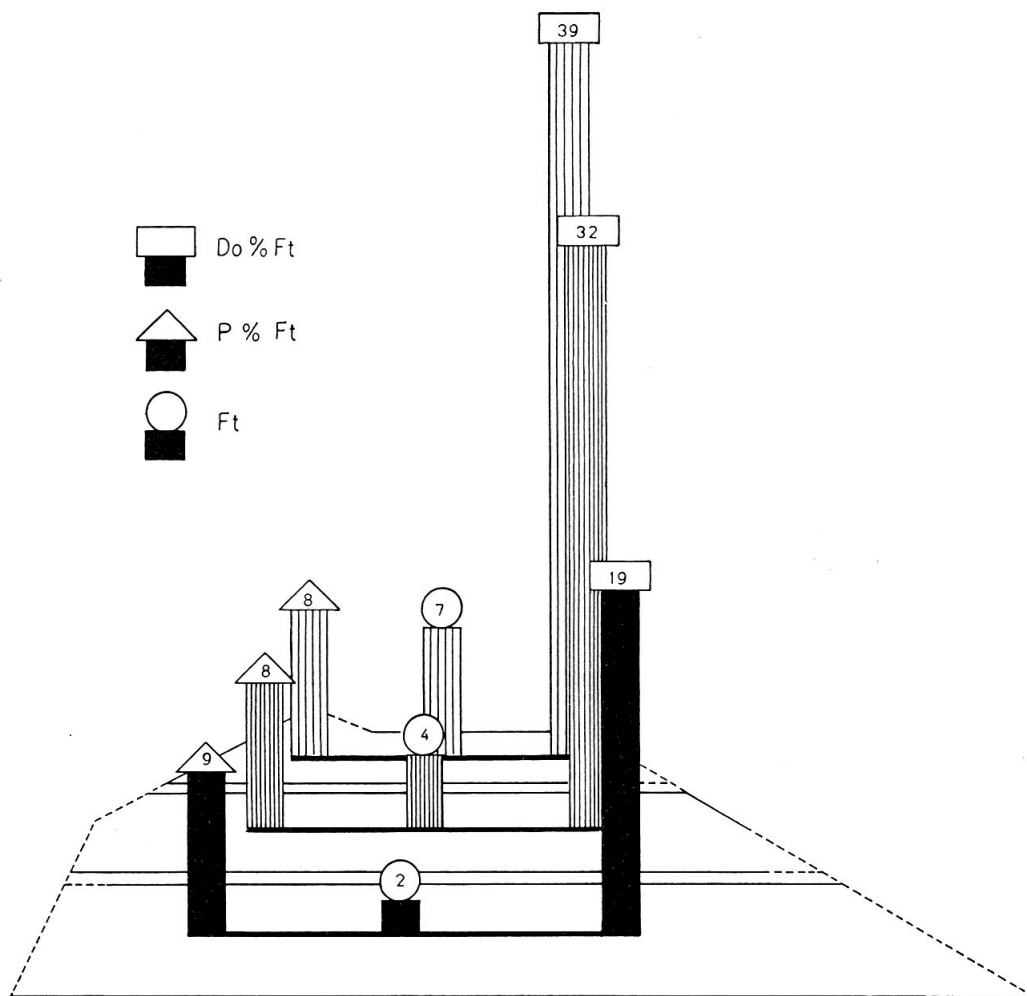


Fig. 8. — Moyennes par groupes de parcelles de la fréquence des ooplaques frais ( $Ft$ ), de la proportion d'ooplaques frais parasités ( $P \% Ft$ ) et de la proportion d'ooplaques frais endommagés par les prédateurs ( $Do \% Ft$ ), par unité de sondage. Remarquer la constance du parasitisme et la dépendance de l'activité des prédateurs à l'égard de la densité des proies.

N. B. : La valeur numérique des régressions apparentes dans le graphique ne doit pas être comparée aux résultats obtenus au niveau des unités de sondage pour le quartier considéré dans son ensemble.

### Influences possibles du parasite et des prédateurs sur l'abondance de *C. rosana*

Cherchant à définir les influences possibles des antagonistes sur l'abondance d'une espèce, nous devons considérer, avec SOLOMON (1949) « ... que l'importance d'un facteur capable de limiter (l'abondance d'une population) ne peut être appréciée sur la seule base de la mortalité qu'il inflige ». NICHOLSON (1933) affirme même que « lorsqu'on tente d'apprécier l'importance relative des facteurs qu'on sait capables d'influencer une population, il ne faut en aucun cas se fonder sur la proportion relative d'individus détruits par chacun de ces facteurs. Il convient, au contraire, d'examiner quels facteurs sont influencés par les changements dans la densité de la population et dans quelle mesure ces facteurs sont affectés par de tels changements. »

Aussi serait-il erroné d'admettre à priori que les prédateurs, endommageant 29 % d'ooplaques, contribuent davantage à contenir la multiplication de *C. rosana* dans le cas présent que *T. cacoeciae*, avec 8 % d'ooplaques parasités. Si les enseignements de l'enquête sont exacts, la dépendance dans laquelle se trouve l'activité des prédateurs à l'égard de l'abondance des ooplaques frais réduit considérablement l'effet limitatif de ces auxiliaires. En effet, décimant les populations d'ooplaques les plus denses et négligeant les infestations clairsemées, les prédateurs peuvent fort bien accroître les chances de survivre et de se reproduire de chaque larve issue des œufs échappant à leur déprédation. Il suffit, pour se convaincre de la vraisemblance d'un tel phénomène, de se reporter à la fig. 7 illustrant l'existence d'une densité limite de peuplement dans un habitat donné, au-delà de laquelle les œufs surnuméraires éclosent en pure perte, s'ils ne nuisent pas à la population en renforçant encore l'action des processus adverses auxquels les stades successifs de l'espèce se trouvent d'autant plus exposés qu'ils sont représentés par des individus plus nombreux. Rien ne permet donc d'affirmer, actuellement, que les dégâts commis par les prédateurs sur les pontes de *C. rosana* affectent défavorablement l'abondance du Lépidoptère (cf. SOLOMON, 1949, p. 17/8).

Nous avons vu, en revanche, que *T. cacoeciae* exerce un parasitisme faible, mais constant, quelle que soit la densité locale des ooplaques frais. Or nous savons qu'un facteur de mortalité quelconque prend une importance d'autant plus grande pour l'espèce qui en est victime que celle-ci est moins dense, indépendamment de la proportion d'individus tués. Ce phénomène s'explique par le fait qu'une population peu abondante est particulièrement vulnérable aux circonstances, notamment météorologiques ou climatiques, pouvant l'affecter soudainement et que tout facteur contribuant à la rareté de cette population contribue du même coup à cette vulnérabilité particulière aux espèces clairsemées. La chose apparaît de manière spécialement nette dans les considérations et les exemples cités par ANDREWARTHA & BIRCH (1954,

p. 664). En outre, *T. cacoeciae* paraît posséder plusieurs caractères du parasite idéal défini par SMITH (*in* SOLOMON, 1949, p. 17) : « ... pour être efficace, un parasite doit être capable de découvrir et de détruire le surcroît de descendance de son hôte aux densités basses, tandis qu'un parasite inefficace n'en est capable qu'aux densités élevées... Pour cette raison, l'aptitude du parasite à rechercher son hôte devient un facteur essentiel, beaucoup plus important que sa fécondité, laquelle s'avère habituellement, sinon toujours, plus que suffisante. »

C'est-à-dire qu'une espèce parasite agissant sur son hôte à la manière de *T. cacoeciae* sur *C. rosana* intéresse la protection des végétaux en période de basse densité du ravageur plutôt qu'en période de pullulation. On pourrait espérer, en effet, que *T. cacoeciae* soit capable de prolonger, en l'aggravant, la phase de rareté de son hôte, voire de freiner un début de recrudescence.

La faiblesse de *T. cacoeciae* en tant que parasite réside cependant, d'une manière générale, dans la basse densité relative de ses populations. Ce défaut, s'il s'avère constant, semble devoir exclure l'espèce du nombre des facteurs gouvernant réellement l'abondance de *C. rosana* (au sens de NICHOLSON, 1954). Toutes choses étant égales d'ailleurs, un parasite est évidemment d'autant plus efficace qu'il détruit un stade de son hôte plus proche de la parturition (SOLOMON, 1949, p. 19). Il s'ensuit qu'un parasite d'œufs doit éliminer une proportion très élevée d'individus, pour exercer sur l'abondance finale de l'hôte un effet comparable à celui d'une espèce détruisant un nombre même réduit de chrysalides, par exemple.

En règle générale, une efficacité parasitaire donnée implique une mortalité d'autant plus élevée que les hôtes seraient plus exposés, au moment de leur destruction par le parasite, à ne pas atteindre le terme de leur développement en raison des processus éliminatoires qu'il leur resterait encore à affronter.

L'enquête suggère, en somme, que :

- les prédateurs ornithologiques peuvent contribuer à l'abondance de *C. rosana*, plutôt qu'à la réduction numérique de la Tordeuse, lorsqu'ils s'attaquent aux ooplaques, du fait de la dépendance de leur action à l'égard de la densité des proies ;
- *T. cacoeciae*, espèce capable de maintenir un taux constant de parasitisme malgré la raréfaction de son hôte, ne détruit néanmoins pas une proportion suffisante d'œufs pour influencer sensiblement la densité des populations de *C. rosana* dans le cas examiné.

#### *Summary*

An attempt is made, in a large commercial orchard infested by the tortricid *Cacoecia rosana* L. to :

- i work out a suitable method of sampling the moth's egg-clusters (*ooplaques*) ;

- ii investigate the nature of the frequency distribution of the egg-clusters and of the parasites attacking them ;
- iii assess the possible influence exerted by egg-parasites and egg-predators on the abundance of the moth.

The sampling method considered the most suitable is described. Census results show that :

- i egg-cluster and parasite distribution is well fitted by a negative binomial series. The inferences of this fact are discussed ;
- ii at plot level, the density of fresh egg-clusters is found to be strongly correlated with the number of the spent egg-clusters of the former moth generation ;
- iii between sampling units, the number of parasites is mainly determined by the abundance of fresh egg-clusters ; however, the relative frequency of parasites remains fairly constant throughout the orchard ( $8,3 \pm 2 \%$ ), notwithstanding considerable differences in local infestation by the host. The parasite's effectiveness appears fairly independent of host density ;
- iv damage by birds, which affects a mean average of  $28,8 \pm 4 \%$  egg-clusters, is however significantly dependent on host density.

These facts suggest that, because of the nature and distribution of their action, birds predacious on egg-clusters might well tend to foster, rather than to limit, the moth's abundance in the orchard under survey. As to the egg-parasite, its numbers seem too low, at least in the present case, to allow for a direct influence on the density of the host, in spite of the parasite's notable specific qualities.

#### LITTÉRATURE CITÉE

- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L. C., 1954. *The distribution and abundance of animals*. Chicago : University of Chicago Press.
- ANSCOMBE, F. J., 1949. *The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution*. Biometrics 5 (2) : 165-73.
- BRADY, J., 1935. *A biological application of the analysis of co-variance*. Suppl. J. R. Stat. Soc. 2 (1) : 99-106.
- GENTILUCCI, T., 1951. *La Cacoecia rosana L. nell'Emilia*. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 18 : 197-203.
- LINDER, A., 1951. *Statistische Methoden*. Bâle : Birkhäuser.
- MARCHAL, P., 1936. *Les Trichogrammes*. Ann. Epiph. 2 (4) : 447-550.
- NICHOLSON, A. J., 1933. *The balance of animal populations*. J. anim. Ecol. 2 : 132-78.
- 1954. *An outline of the dynamics of animal populations*. Austr. J. Zool. 2 : 9-65.
- QUENOUILLE, M. H., 1949. *A relation between the logarithmic, Poisson and negative binomial series*. Biometrics 5 (2) : 162-4.
- SNEDECOR, G. W., 1948. *Statistical methods*. Ames : Iowa State College Press.
- SOLOMON, M. E., 1949. *The natural control of animal populations*. J. anim. Ecol. 18 : 1-35.