

NoiroT

Tome I. N° 4

Décembre 1953

BULLETIN

édité par

LA SECTION FRANÇAISE

de

L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



105, B^e RASPAIL
PARIS - 6^e

QUELQUES ASPECTS DE LA BIOCÉNOSE DES CHENILLES PROCESSIONNAIRES

Par **GRISON** et **BILIOTTI**

INTRODUCTION

Dans l'association complexe d'espèces animales qui, dans un climat donné, forme une biocénose, l'une d'elles, par sa constance et par les liens de dépendance des autres avec elle, peut constituer le *groupement fondamental* de la biocénose.

Ce groupement peut avoir des caractères éthologiques qui l'apparentent à un type de société d'Insectes.

Il en est ainsi pour la Processionnaire du Chêne, *Thaumætopoea processionea* L. (Lépid. Notodontidæ), qui a pris, depuis ces dernières années, un grand intérêt écologique du fait de son extension et de sa pullulation dans de nombreuses forêts de l'Ile-de-France.

Elle est l'élément de base d'une biocénose dont l'intérêt biologique est constitué par le type social apparemment assez évolué auquel elle appartient. Nous nous proposons dans une première partie de discuter de ce type social en fonction des manifestations du grégarisme larvaire et des conséquences physiologiques de l'effet de groupe.

Nous emprunterons souvent nos exemples expérimentaux à d'autres espèces plus ou moins voisines que nous avons également observées et étudiées et dont le comportement présente beaucoup d'analogie avec les Chenilles Processionnaires.

Dans une seconde partie, les « associations parasitaires » seront analysées tant du point de vue éthologique, en précisant les relations d'interdépendance entre les espèces de la biocénose, que du point de vue écologique, en définissant le degré de fidélité au groupement de base présenté par ces espèces.

Enfin nous examinerons quelques rapports de juxtaposition de deux ou plusieurs groupements spécifiques.

PREMIÈRE PARTIE

LE GRÉGARISME ET L'EFFET DE GROUPE

(Par P. GRISON)

I. — TYPE SOCIAL DU GROUPEMENT DES CHENILLES PROCESSIONNAIRES

Les Chenilles Processionnaires du Chêne et du Pin et plusieurs espèces de Lépidoptères appartenant aux familles des *Notodontidæ*, *Lymantridæ* et *Lasiocampidæ* ont été considérées par PICARD, en 1933, puis par GRASSÉ et LE MASNE, au symposium de 1950 sur les sociétés animales, comme appartenant à des *groupements organisés* (ou sociétés inférieures) au sein desquels les activités individuelles seraient coordonnées en activités collectives et dont le critère essentiel serait la construction d'un nid.

Les principales activités collectives de ces Chenilles seraient, outre le tissage de pistes soyeuses et la construction d'un nid :

— les déplacements en file indienne, si caractéristiques, et le retour au nid ;

— et surtout la prise de nourriture en commun, dont les conséquences sur le métabolisme sont très grandes comme nous le verrons.

Ces activités collectives se traduisent par un *grégarisme larvaire*, plus ou moins prononcé selon les espèces, mais qui ne se *maintient jamais à l'état adulte*, comme cela se présente chez les Criquets.

LES NIDS. — Parfois la colonie, après avoir constitué une communauté très unie au début de la vie larvaire, se dissocie à un stade plus ou moins âgé : *Eriogaster*, *Malacosoma*, chez les *Lasiocampidæ*; *Porthesia*, *Euproctis*, chez les *Lymantridæ*.

Les chenilles édifient un nid dans lequel elles se réfugient en dehors des périodes d'activité et d'alimentation.

Ce nid, chez *Euproctis*, sert d'abri hivernal pour les individus qui se dispersent au printemps entre les troisième et quatrième âges, peu de temps après leur sortie.

Chez la *Processionnaire du Pin*, on retrouve une construction compliquée et très résistante qui tient également lieu d'abri hivernal ; mais les chenilles demeurent rassemblées jusqu'à la nymphose, qui se produit en peloton serré dans le sol.

Enfin, chez la *Processionnaire du Chêne*, des nids d'une architecture très

simple (deux tissages forment un plancher et un toit) sont édifiés avant chaque mue sur des branches de plus en plus grosses. Toutefois, le nid, au réseau plus dense, construit avant la cinquième mue le long du tronc des arbres, est réoccupé par les chenilles du sixième stade ; elles y effectuent également leur mue nymphale.

L'EFFET DE GROUPE. — Si le grégarisme est la manifestation collective d'un comportement social inférieur, il peut provoquer chez l'individu des modifications physiologiques que GRASSÉ a appelées *effets de groupe* en 1942.

En évitant de le confondre avec les « effets de masse », de « confinement », de « surpopulation », l'*effet de groupe* peut exercer son influence sur le métabolisme des individus d'une espèce animale solitaire qui, à un moment donné, présentent une activité synchronisée toujours sous l'effet de stimuli internes et plus spécialement sensoriels.

Par exemple, par réaction optomotrice ou stimulation vibratoire du support, des larves de Tenthredes aussi bien que des larves de Doryphores, constituant des foules, s'alimentent ou s'agitent simultanément.

Mais nous pensons que les modifications physiologiques subies par l'organisme sont d'autant plus grandes que l'espèce est plus grégarisée. En d'autres termes, si l'on peut donner une valeur à l'effet de groupe, celle-ci permet de mesurer le degré d'intensité du grégarisme.

C'est ce que nous avons cherché à mettre en évidence dans les phénomènes de nutrition et de croissance en prenant comme matériel d'expérience le Bombyx Cul-Brun, *Euproctis phæorrhœa* Don., qui présente tous les types de transition entre l'état fortement grégarisé (pendant les premiers stades) et l'état solitaire (aux derniers stades) au cours de sa vie larvaire.

Des chenilles groupées par dix individus ou maintenues isolées sont pesées au cours de leur croissance, ce qui nous permet de calculer chaque fois l'augmentation du poids moyen d'une chenille en pour-cent du poids initial (représenté par Δ gr. pour les groupées et par Δ is. pour les isolées) (1). Nous avons appelé *coefficient d'effet de groupe* le rapport de ces deux indices d'augmentation de poids $\frac{\Delta \text{ gr.}}{\Delta \text{ is.}}$.

Ce coefficient est, après l'éclosion, de :

- 1,7 au 10^e jour ;
- 2,4 ou 2,3 aux 14^e, 19^e, 30^e jours ;
- 4,3 au 40^e jour, au moment où les chenilles édifient leur nid d'hiver.

Il devient, après le repos hivernal :

- 3,5 au 2^e jour de la reprise d'activité ;
- 1,3 aux 10^e et 15^e jours de la reprise d'activité ;
- 1,15 au 30^e jour de la reprise d'activité.

(1) On n'établit pas le rapport direct des poids respectifs pour tenir compte de la différence entre les poids initiaux.

Dans ce dernier cas, il paraît être indépendant de la température (à 18° C et 25° C aux dixième et quinzième jours), et correspond au début de la dispersion.

Cette valeur semble bien exprimer le *degré d'intensité du grégarisme* chez les chenilles dont nous nous préoccupons, puisque ses fluctuations sont représentatives des variations du comportement.

Nous l'avons d'ailleurs retrouvée chez la *Processionnaire du Pin* en expérimentant pendant quarante-huit heures avec des lots de 20 chenilles d'avant-dernier âge pour lesquelles le coefficient d'effet de groupement a été de $13,6 : 5,4 = 2,5$ et $18,5 : 4,9 = 3,8$ au cours de deux essais consécutifs.

II. — SIGNIFICATION DU CLASSEMENT ACTUEL

Certaines conséquences physiologiques de l'effet de groupe que nous venons de montrer témoignent de l'action favorable du grégarisme sur la croissance individuelle.

Il est donc possible qu'elles conditionnent, en même temps que l'appétit, des stimulations internes dont dépendrait la prise en commun des repas.

Si la démonstration en était faite, ce serait sans conteste la mise en évidence d'une activité coordonnée. C'est la seule dont Picard n'ait pas tenu compte, mais elle ne pouvait être prise en considération qu'à la suite des travaux de GRASSÉ et CHAUVIN sur l'effet de groupe.

Les autres critères ont-ils une valeur suffisante pour accorder, aux groupements de Chenilles dont nous avons parlé, le statut d'une société inférieure ?

La *construction du nid* serait, pour certains naturalistes, le critère fondamental d'une tendance à l'*organisation sociale*. Or celle-ci postule que les activités individuelles soient coordonnées en vue d'un profit collectif : il n'en est pas *nécessairement* ainsi chez nos Chenilles, car elles semblent bien tisser pour leur propre compte, contrairement à ce que pensait DEGENER.

Une chenille isolée du troisième stade du Bombyx Cul-Brun peut se construire un nid individuel avant l'hiver si elle a survécu à l'état de vie solitaire.

En élevage, nous avons fréquemment observé des nymphoses isolées chez la *Processionnaire du Chêne*.

La *survie* des individus isolés (qui est possible) est rendue difficile non pas par absence d'abri collectif, mais surtout par une diminution de l'intensité du métabolisme plus ou moins liée aux phénomènes nutritifs dont il a été parlé. Nous en avons obtenu la confirmation en mesurant l'activité respiratoire de chenilles de la *Processionnaire du Chêne* groupées et isolées.

D'autre part, le *tissage du nid* est très fortement conditionné par les facteurs externes, notamment par l'humidité, comme nous l'avons montré chez *Euproctis* : à température optimum (+ 20°, + 22° C) et dans une atmosphère saturée d'humidité, les chenilles ne construisent plus de nouveau nid après leur réactivation printanière ; elles continuent cependant

à « filer » une piste soyeuse durant leurs déplacements. La pseudo-diapause des chenilles du Bombyx Cul-Brun et de la Processionnaire du Pin est, par ailleurs, facilement rompue par l'action de ces mêmes facteurs externes.

Enfin le *retour au nid*, caractéristique de la plupart des espèces et si typique chez la Processionnaire du Pin, ne saurait être considéré comme phénomène social, d'autant plus que la colonie fondatrice peut se dichotomiser ou bien s'accroître d'une autre colonie rencontrée au hasard des déplacements.

En résumé, nous pensons qu'il a été attribué trop d'importance à des critères, comme la construction d'un nid, placés sous la dépendance des facteurs du milieu et pas assez aux activités dont la coordination peut résulter de stimulations sensorielles émanant des animaux eux-mêmes et se traduire par des effets physiologiques favorables à l'individu.

Pour ces raisons, nous admettons que les colonies de chenilles nidifiantes sont des *groupements coordonnés simples* constitués temporairement pendant la période plus ou moins longue du grégarisme larvaire.

III. — RAPPORTS DE JUXTAPOSITION AVEC D'AUTRES ESPÈCES

CHAUVIN (symposium de 1950) considère, sous ce terme, des phénomènes présociaux, qui s'expriment par des effets de groupe à action favorable ou non.

Au cours de nos études dans les forêts de Chênes de la région parisienne, il nous a été donné d'observer de nombreuses associations de groupements de Chenilles. L'une d'elles, fréquente en 1952, présente peu d'intérêt biocénotique : elle était constituée par un rassemblement de chrysalides de divers Tortricides (*Cacæcia* sp. et *Tortrix viridana*) dans les nids de la Processionnaire du Chêne. Ce rassemblement devait être purement accidentel et probablement de nature thigmotactique.

Une autre association observée en maints endroits de la région parisienne présente à la fois un intérêt éthologique et un intérêt biocénotique : c'est l'association *Thaumetopæa processionea* L. et *Lymantria dispar* L.

Les chenilles de cette dernière espèce mènent une existence solitaire et, quand elles n'abondent pas suffisamment, elles ne tardent pas à être décimées par les Insectes parasites. Comme ceux-ci peuvent être les mêmes que ceux qui s'attaquent à la Processionnaire, il s'établit une sorte de concurrence entre les deux espèces de Lépidoptères, vraisemblablement au détriment de *Lymantria dispar*. L.

Mais, et c'est là que réside l'intérêt éthologique, les chenilles solitaires de *L. dispar* se rassemblent aux heures d'inactivité, puis pour la nymphose, dans les nids de la Processionnaire du Chêne : en soulevant le feutrage supérieur de ceux-ci, on peut dénombrer plusieurs dizaines d'individus parfois serrés les uns contre les autres.

Il y a là un processus d'*attraction interspécifique unilatérale* comparable à ceux qu'on observe dans certaines associations parasitaires dont il sera question maintenant.

DEUXIÈME PARTIE

INTERACTIONS ÉCOLOGIQUES AU SEIN DE LA BIOCÉNOSE

(Par E. BILIOTTI)

IV. — LES DIVERS TYPES ÉTHOLOGIQUES D'ASSOCIATIONS PARASITAIRES

De nombreux Insectes entomophages vivent aux dépens des Processionnaires ; ils appartiennent à des ordres divers et réalisent des types variés d'association avec leur hôte.

Nous pouvons les grouper en quatre catégories :

1° *Les Prédateurs non spécifiques.* — Ce sont essentiellement des Coléoptères : Sylphidae : *Xylodrepa quadripunctata* Schreber ; Carabidae : *Calosoma sycophanta* L. et *C. inquisitor* L. ;

des Punaises Asopines : *Picromerus bidens* L. et *Troilus luridus* F., ainsi que quelques *Reduviidæ* et, occasionnellement, des *Miridæ*.

2° *Les Parasites non spécifiques.* — Ils appartiennent :

a. Aux *Diptères Larvævoridæ*, qui peuvent être classés en deux groupes. Tout d'abord des espèces à œufs microtypes ingérés, par les chenilles, au nombre desquelles nous citerons surtout : *Ctenophorocera (Pales) pavidata* Meig. et, moins fréquemment : *Zenilia libatrix* Panz., et, d'autre part, des espèces déposant sur le corps de leur hôte des œufs macrotypes, ce qui est le cas de *Phorocera agilis* R. D.

Un cas à part est constitué par *Compsilura concinnata* Meig., espèce dotée d'un appareil de ponte lui permettant d'introduire sa larve à l'intérieur de la chenille ;

b. Aux *Hyménoptères*, qui comprennent principalement des *Chalcidoidea*, parasites des œufs (*Trichogramma* et *Anastatus*) et des Ichneumonides parasites des larves (*Phobocampe*) et des chrysalides (*Pimpla instigator* F., *Pimpla examinatrix* F., *Theronia atalantæ* Poda, etc.).

3° *Les Parasites spécifiques.* — Nous n'avons rencontré qu'un seul parasite spécifique de la Processionnaire du Chêne, un Diptère *Larvævoridæ* : *Carcelia processionæ* Ratz, dont la femelle dépose des œufs prêts à éclore

sur les poils des chenilles ou à leur voisinage sur les fils de soie du nid et dont la larve pénètre activement dans le corps de son hôte.

4° *Les Hyperparasites.* — Ils s'attaquent aux pupes de Tachinaires et aux cocons d'Ichneumonides. Ce sont essentiellement des *Chalcidoidea* :

Monodontomerus aereus Walk, *Psychophagus omnivorus* Walk, *Dibrachys cavus* Walk, *Eurytoma appendigaster* Boh. et des Ichneumonides des genres *Gelis* et *Hemiteles*.

Parmi ces espèces, certaines sont strictement hyperparasites (*Hemiteles*), tandis que d'autres peuvent être à la fois parasites primaires ou secondaires (*Monodontomerus*, *Psychophagus*...) en s'attaquant aux pupes de Tachinaires et aux chrysalides de *Thaumetopoea processionea* L.

Enfin, nous avons mis en évidence un parasite tertiaire : *Pleurotropis pyrgo* Walk.

V. — MODALITÉS ÉCOLOGIQUES DE L'ASSOCIATION PARASITAIRE

Cette classification d'entomophages associés à la Processionnaire du Chêne nous donne une première idée de l'interdépendance des espèces, mais un examen plus détaillé fera ressortir des différences parfois considérables dans le degré de fixité des associations.

La plupart des prédateurs ne sont attirés vers les *Thaumetopœæ* que parce qu'elles sont particulièrement abondantes en un lieu et à un moment donnés et ils sont susceptibles de s'attaquer à toute autre espèce dès que les circonstances auront changé ; ils ne constituent pas un élément stable de l'association. Il faut cependant remarquer que la polyphagie n'atteint pas le même degré chez toutes les espèces et que *Xylodrepa*, par exemple, semble préférer la Processionnaire à d'autres proies possibles.

De plus, quelques-uns d'entre eux peuvent contracter, du moins dans certains mésoclimats, des liens plus étroits avec l'hôte. C'est ainsi que les larves de *Calosoma* s'établissent fréquemment dans les nids de nymphe de la Processionnaire du Chêne, où elles s'attaquent aux larves, puis aux nymphes de cette espèce et de *Lymantria dispar*. L.

Chez d'autres prédateurs, l'association peut devenir encore plus étroite ; c'est ainsi que, lorsque le Syrphide *Xanthandrus comtus* Harr (espèce polyphage pouvant s'attaquer à de nombreuses chenilles comme *Pieris brassicæ* L. ou *Prays oleelus* F.) vit aux dépens de la Processionnaire du Pin, *Thaumetopœa pytiocampa* Schiff, la larve pénètre dans le nid pour s'alimenter et, plus tard, s'y nymphoser.

Parmi les parasites, le même processus s'observe et plusieurs espèces de Tachinaires se nymphosent dans le laci soyeux du nid (c'est le cas pour *Ctenophorocera pavida* Meig). C'est dans ce biotope spécial qu'elles sont attaquées par les hyperparasites et, chez ces derniers, le cas le plus poussé d'association à l'hôte s'observe chez *Monodontomerus aereus* Walk, qui hiverne à l'état adulte dans le nid et dont tout le cycle peut se dérouler au

voisinage immédiat de ce dernier (où il attaque des pupes de Tachinaires parasites de la Processionnaire du Chêne ou de *Lymantria*).

Le maximum d'adaptation écologique à l'hôte s'observe chez le parasite spécifique *Carcelia processionæ* Ratz. Non seulement la ponte s'effectue fréquemment sur la périphérie du nid, mais l'hivernation de la Tachinaire se fait sous la forme larvaire à l'intérieur de la dépouille des chenilles dans le nid de nymphe.

VI. — IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE DU NID DE NYMPHOSE

Ce caractère rapproche ce parasite d'un groupe d'autres Insectes d'éthologie toute différente : les détritiphages. Ces derniers constituent un groupe nombreux dans lequel nous citerons des Dermestes (*D. lardarius* L. et *D. lanarius* Ill.), des Phorides (*Aphiochæta*) accompagnés de leur parasite spécifique (*Aspilota*) des Anthomyidæ et Muscidæ (*Muscina stabulans* Fall.). Ils accomplissent tout leur cycle vital dans le nid de nymphe et aux dépens de ses éléments, sans être strictement spécifiques, ils sont assez étroitement inféodés à ce milieu spécial pour être considérés comme faisant partie de l'association biocénotique des Processionnaires du Chêne, où on les retrouve constamment. Chez la Processionnaire du Pin, la liaison est encore plus nette et plus constante, puisque *Dermestes aurichalceus* Küst est considéré comme spécifique du nid de cette Chenille.

En définitive, si nous voulons grouper les espèces les plus constantes de l'association, nous constatons que ce sont celles qui ont contracté les relations les plus étroites avec le nid.

CONCLUSION

Pour mieux caractériser les relations d'interdépendance et leur constance dans le temps, nous sommes amenés à distinguer, parmi les espèces énumérées, deux groupes distincts :

D'abord, une *biocénose fermée* où les dépendances interspécifiques sont étroites et qui groupe les espèces dont la totalité du cycle vital peut être assurée aux dépens de la Processionnaire ou d'autres Insectes en relation étroite avec elle. De telles espèces sont abritées par le nid de nymphe pendant une partie importante de leur cycle ou même pendant toute la durée de celui-ci ; leur ensemble constitue ce qu'on peut appeler la « Biocénose du Nid ». Leur type est :

— la Tachinaire *Carcelia processionæ* Ratz. ;

— et le détritiphage du nid *Dermestes lanarius* Ill.

Ensuite, une autre association qui peut être qualifiée de *biocénose ouverte*, en perpétuelle évolution, à l'intérieur de laquelle les dépendances interspécifiques sont plus lâches, et qui groupe les espèces qui ne dépendent de la Processionnaire que pour une partie de leur cycle. C'est le cas de

Zenilia libatrix Panz, qui nécessite un deuxième hôte (*Pygæra pigra* Hbn., par exemple) pour terminer son cycle vital ; et, en général, des espèces polyphages et polyvoltines qui ne peuvent trouver au voisinage du nid les hôtes nécessaires. On peut également leur adjoindre les prédateurs.

A l'intérieur de ce groupe, l'importance relative des espèces est réglée à chaque saison par le jeu de la « concurrence » entre les hôtes disponibles qui attirent plus ou moins les entomophages présents. C'est ainsi qu'en 1951 *Ctenophorocera pavidata* Meig. jouait un rôle important et les Tachinaires à œufs macrotypes n'intervenaient pas contre la Processionnaire du Chêne, tandis qu'en 1952 ces dernières ont pris une importance beaucoup plus grande dans les localités où *Lymantria dispar* L. est en régression.

On ne peut plus, à ce moment, les associer de façon définie à *Thaumetopoea processionea*. Mais elles doivent être rattachées à une biocénose beaucoup plus vaste dont le centre est non plus un groupement d'Insectes, mais un peuplement végétal.

Leur rôle doit être interprété non pas dans le cadre d'une association temporaire, aussi importante soit-elle localement, avec un Insecte donné, mais en fonction de tous les éléments concurrents du climax de la forêt de Chênes.

BIBLIOGRAPHIE

1951. BILIOTTI (E.). — Remarques biologiques sur *Monodontomerus aereus* Walker (*Hym. Torymidæ*) (*Revue Zool. Agr. et Appl.*, 3^e trimestre, nos 7-9, p. 49-50).
1952. BILIOTTI (E.). — Difficultés rencontrées dans la détermination des périodes d'intervention contre les processionnaires du Chêne et du Pin (*Revue Path. Vég. et Ent. Agric.*, XXXI, pp. 115-120).
1943. CHAUVIN (R.). — Une nouvelle méthode d'appréciation de l'effet de groupe chez les Acridiens migrateurs (*Ann. Sc. Nat., Biol. anim. et Zool.*, 11^e série, 5, p. 79-87).
1950. *Colloque international sur la structure et la physiologie des Sociétés animales*, Paris, 20-25 mars).
1934. DOWDEN (P. B.). — *Zenilia libatrix* Panzer a Tachinid parasite of the Gipsy Moth and Brown Tail Moth (*Journ. Agr. Res.*, 47, p. 97-114).
1946. GRASSE (P.-P.). — Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, 2, p. 77-82).
1944. GRASSE (P.-P.) et CHAUVIN (R.). — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes (*Revue scient.*, 82, p. 461-464).
1947. GRISON (P.). — Développement sans diapause des chenilles du Bombyx Cul-Brun, *Euproctis phæorrhæa* (*C. R. Acad. Sc.*, 224, p. 1089).
1948. GRISON (P.) et LABEYRIE (V.). — Effet de l'humidité sur le tissage des nids chez le Bombyx Cul-Brun (*C. R. Soc. Biol.*, 142, p. 609).
1951. GRISON (P.), SILVESTRE DE SACY (R.) et GALICHET (P.-F.). — La Processionnaire du Pin (*Thaumætopœa pityocampa* Schiff). Mœurs, dégâts, moyens de lutte (*Revue Zool. Agric. et Appl.*, 1^{er} et 2^e trimestres, nos 1-3 et 4-6).
1952. GRISON (P.). — La Processionnaire du Chêne dans la région parisienne (*Revue Path. Vég. et Ent. Agric.*, XXXI, pp. 103-14).
1951. LEGAY (J.-M.). — De l'effet de groupe chez le Ver à soie (*C. R. Acad. Sc.*, 233, p. 445-447).
1927. MUESEBECK (C. F. W.). — A study in hyperparasitism (*U. S. D. A. Depart. Bull.*, 1487).
1933. PEARL (R.) et PARKER (S.). — On the influence of density of population upon the rate of reproduction in *Drosophila* (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, 8, p. 213).
1933. PICARD (F.). — Les phénomènes sociaux chez les animaux (Paris, A. Colin).
1934. PROPER (A. B.). — Hyperparasitism in the case of some introduced Lepidopterous tree defoliators (*J. Agr. Res.*, 48, n^o 4, p. 359-376).
- THOMPSON (W. R.). — A catalogue of the parasites and predators of insect pests (*Belleville, Ont. Commonw. parasite Service*).
-