

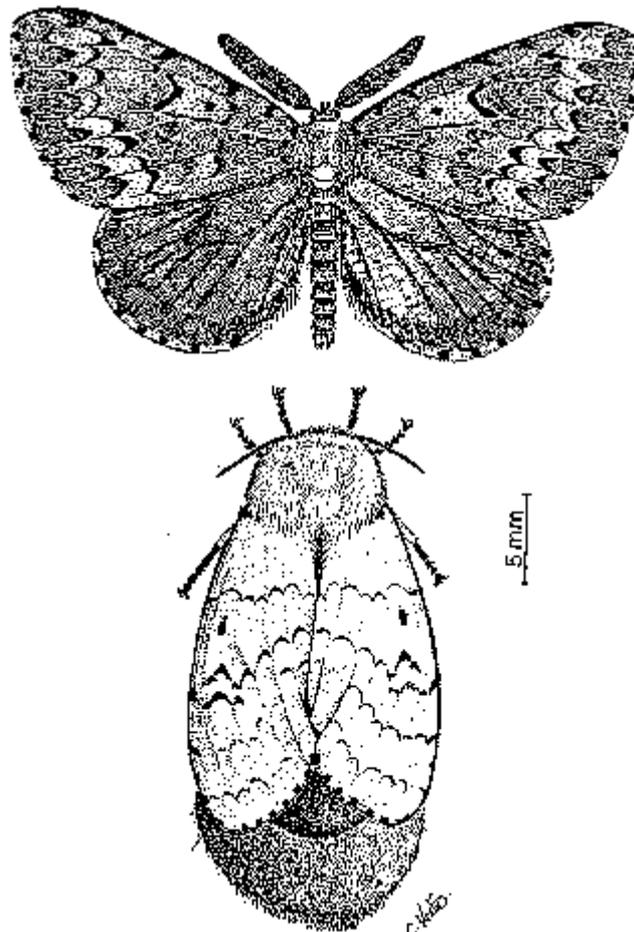
## LYMANTRIA DISPAR.

- I. INTRODUCTION : *LYMANTRIA DISPAR* DANS LE MONDE ET AU MAROC
  - II. RECHERCHES SUR *LYMANTRIA DISPAR* AU MAROC : HISTORIQUE ET PROGRAMMES ACTUELS
  - III. CYCLE BIOLOGIQUE
  - IV. COMPORTEMENT
  - V. DYNAMIQUE DES POPULATIONS
  - VI. DEGATS ET NUISANCES
  - VII. SURVEILLANCE ET LUTTE CONTRE *LYMANTRIA DISPAR*
- 

### INTRODUCTION : *LYMANTRIA DISPAR* DANS LE MONDE ET AU MAROC

#### A. FRAVAL

*Lymantria dispar* (L.) (syn. *Liparis*, *Ocneria*, *Porthetria*) doit son appellation spécifique au grand dimorphisme sexuel existant entre les papillons mâle et femelle (fig. 1) ; ainsi le nomme-t-on en français Bombyx dissemblable (ou disparate). Le nom de genre *Lymantria* a été bâti sur une racine grecque signifiant "nuisible" ou "ravageur", en référence à ses pullulations extraordinaires et à sa polyphagie très étendue. D'autres noms, parmi les nombreux qu'il possède, se rapportent à l'allure de ses pontes (Spongieuse, *Schwammspinner*) ou à l'aspect poilu des chenilles (*Lagarta peluda*). Pour les Anglais et les Américains, il est le papillon gitan (*Gipsy* - ou *Gypsy-moth*).



**Figure 1: Papillons mâle et femelle de *Lymantria dispar***  
(la femelle est en train de pondre)

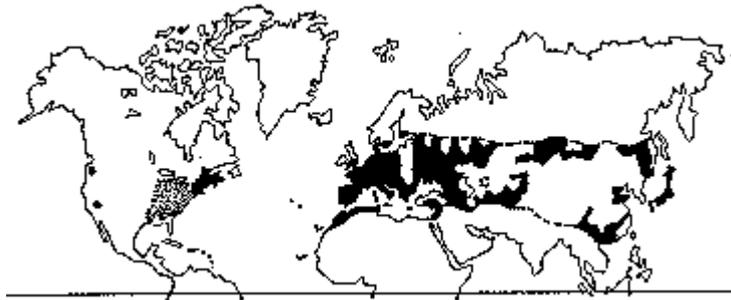
L'insecte appartient à la famille des *Lymantriidae*, riche en ravageurs des arbres fruitiers et forestiers comme les Orgyies (*Orgyia spp.*), le Cul-brun (*Euproctis chrysorhoea* (L.) (cf. ann. B), et la Nonne (*Lymantria monacha*(L.), absente du Maroc.

La répartition géographique de *L. dispar* (fig. 2) (cf. in GIESE et SCHNEIDER, 1979) est remarquable par son étendue et par son extension très récente au continent Nord-américain. L'insecte est très vraisemblablement originaire du Japon et de la Corée. De là il a gagné, de

proche en proche, la Chine (où il vit jusqu'au 20ème parallèle), l'Afghanistan, l'Iran, l'Europe (depuis la Scandinavie jusqu'à l'Espagne) et les îles de la Méditerranée, l'Afrique du Nord (Tunisie, Algérie, Maroc).

C'est en 1869 que *L. dispar* a pris pied aux U.S.A., à Medford (Massachusetts), importé de France par un astronome et naturaliste, L. TROUVELOT. Le but visé était d'obtenir des chenilles séricigènes rustiques, en croisant *Bombyx* du mûrier (Ver à soie) et *Bombyx dispar*. Aucun hybride n'en résulta, les deux espèces sont en effet de familles différentes; mais l'expérience aboutit, à la suite d'un orage qui détruisit les cages et fit se répandre les chenilles dans la forêt à avoisinnante, à l'installation en Amérique du Nord du pire ravageur des feuillus.

Longtemps confiné aux Etats du nord-est des U.S.A., le "Gypsy moth" vient d'atteindre la Californie, encore une fois transporté par l'Homme, mais cette fois-ci involontairement (pontes sous les véhicules).



**Figure 2: Aire de répartition de *Lymantria dispar* dans le Monde**

D'après GIESE et SCHNEIDER (1979) et U.S.D.A. (Rapport 1972); en gris: l'aire d'extension potentielle du ravageur aux U.S.A.

L'espèce possède à l'évidence une grande plasticité. Les races géographiques diffèrent par de nombreux points: alimentation aux dépens du Mélèze (*Larix spp.*) au Japon, de divers feuillus en Europe du sud et aux U.S.A, des Chênes (*Quercus spp.*) au Maroc (cf. chap. IV et V); femelles capables de voler et mâles migrants à longue distance dans les zones continentales (Europe orientale), femelles quasi-sessiles et mâles à court rayon d'action ailleurs (MIKKOLA, 1971); pontes uniquement sur les arbres en subéraie de plaine au Maroc, pontes très fréquemment au sol dans la litière en Europe et aux U.S.A., presque toujours sous des roches, en montagne (au Maroc), etc.

Le cycle (cf. chap. III) est cependant *grosso modo* partout le même. L'espèce est strictement monovoltine. Les chenilles vivent au printemps (ou au début de l'été), à l'époque de la pousse des feuilles; elles se développent en 2 mois environ (5 ou 6 stades). La nymphose dure 2 semaines. Les papillons émergent, s'accouplent et la femelle pond une ponte unique de plusieurs centaines d'oeufs (en juin ou juillet). Le développement embryonnaire est achevé en 15 jours. Une diapause s'installe, qui ne sera levée qu'au printemps suivant (estivo-hivernation; cf. chap. III).

*L. dispar* est parmi les insectes les plus étudiés, dans tous les pays où il sévit. Des listes bibliographiques ont été dressées, par FRENCH (1974) et par CAMPBELL *et al.* (1978), cette dernière consacrée au domaine de la dynamique des populations. Des mises au point ont été données notamment par FORBUSH et FERNALD (1896), SCHEDL (1936), LEONARD (1974). Les recherches sur *L. dispar* sont fort actives (une cinquantaine de publications, émanant essentiellement des U.S.A., sont référencées chaque année dans l'index Biopascal (CNRS/INRA).

L'insecte a servi à des études fondamentales d'importance majeure particulièrement dans le domaine du déterminisme hormonal de la mue des insectes (KOPEC, 1922), mais aussi dans celui de la génétique des populations (GOLDSCHMIDT, 1934) et, plus récemment, des

attractifs sexuels (cf. in BEROZA *et al.*, 1974). En entomologie appliquée, nombre de chapitres doivent être illustrés par des travaux importants faits dans le cadre de la recherche de la maîtrise de ce ravageur. Il en est ainsi de la dynamique des populations, de la surveillance, de la modélisation, des techniques de lutte en forêt, de la lutte par confusion sexuelle, de l'étude des déplacements, de la lutte biologique par entomophages, de l'emploi de bactéries et de virus.

C'est aux U.S.A. que l'effort de recherche a été le plus important. DOANE et McMANUS (1981) l'ont présenté dans un énorme document, oeuvre de plus de 70 spécialistes. Il y est clairement indiqué que *L. dispar* n'est pas du tout maîtrisé, que son expansion géographique se poursuit, que ses pullulations sont imprévisibles, que les modifications que l'Homme apporte à la forêt sont favorables au ravageur. Les investigations se poursuivent; les plus récentes portent notamment sur la lutte par confusion (SCHWALBE et MASTRO, 1988; WEBB *et al.*, 1988), l'évaluation de méthodes de dénombrement (LIEBHOLD et ELKINTON, 1988a; b; LIEBHOLD *et al.*, 1988), la mise au point d'agents de lutte biologique (BRYANT et YENDOL, 1988; KOLODNY-HIRSCH *et al.*, 1988; WESELOH, 1988) et les relations plantes-insectes (BARBOSA et MARTINAT, 1987; BARBOSA et KRISCHIK, 1987). Aucun aspect ne peut être considéré comme connu.

Aux U.S.A., il est parmi les insectes les plus étudiés (cf. chap. II), mais avec des moyens incomparablement moindres. Mise à part l'expansion géographique, qui paraît ici achevée, les "résultats" décourageants énoncés ci-dessus (DOANE et McMANUS, 1981) semblent bien pouvoir être transposés au cas des *L. dispar* du Maroc.

*L. dispar* est un insecte à la capacité d'allotrophie, aux facultés de survie, au potentiel biotique, aux modes de déplacements tout à fait remarquables. Ces propriétés (détaillées ci-après) lui permettent de s'adapter vite à des environnements divers, et expliquent le succès de son expansion ; elles lui permettent de surmonter les obstacles que lui oppose l'ingéniosité des entomologistes (cf. chap. VII). Du fait même de ces adaptations, les modes de vie et les facteurs de régulation des populations diffèrent d'un endroit à l'autre (voire d'une forêt à l'autre): les généralisations ne sont pas possibles et les recherches originales, telles celles menées au Maroc, sont indispensables.

## LE CYCLE BIOLOGIQUE

Z. KADIRI, H. RAMZI, C. VILLEMANT

### 1. Introduction

*Lymantria dispar* est un insecte au cycle relativement simple, calé sur celui des arbres à feuilles caduques. Il a 1 génération annuelle. Les éclosions ont lieu en mars-avril. Les chenilles vivent aux dépens des feuilles, et se développent en 6 à 9 semaines, les mâles passant en principe par 5 stades larvaires, les femelles ayant 1 stade de plus. La nymphose dure 2 à 3 semaines ; suivent l'émergence, l'accouplement et, moins de 24 h après, le dépôt par la femelle d'1 unique ponte.

Le développement embryonnaire commence juste après la ponte et se poursuit pendant 3 semaines. Intervient alors une diapause très longue (jusqu'au printemps suivant), génétiquement déterminée et quasi-obligatoire.

Selon les races géographiques, selon les lieux et les climats, selon les années, selon enfin les individus, des variations notables du cycle sont enregistrées. Les plus importantes, par leurs conséquences sur la dynamique des populations et sur l'organisation de la lutte, ont trait aux fluctuations de l'étalement des éclosions dans le temps (2 à 8 semaines).

Ce texte donne la description des étapes successives du développement de *L. dispar*, et particulièrement du développement embryonnaire, à partir d'observations originales; on indique, lorsqu'elles sont disponibles, des grandeurs-repères utiles (chronologie, mensurations, etc.) et expose les variations du cycle en fonction de la température et d'autres facteurs.

## 2. Ponte et oeuf

La période des pontes se situe vers les mois de juin-juillet, parfois elle commence dès la mi-mai. Selon l'endroit, les femelles pondent sur les arbres ou sous les roches.

La ponte apparaît comme une plaque ovale de 25 à 70 mm de long et 10 à 35 mm de large en moyenne. Son épaisseur est de 4 à 8 mm. Les œufs sont déposés en plusieurs couches superposées plus nombreuses au centre qu'à la périphérie. Ils sont enrobés par des écailles filiformes, provenant de l'extrémité abdominale de la femelle. Ces "poils" sont collés entre les œufs et contre le support et forment ainsi un emballage pour les œufs les protégeant des chocs, du froid et de la pluie. L'ensemble prend une couleur chamois. Chaque ponte compte de 100 à 700 œufs.

L'œuf fraîchement pondu est de couleur jaunâtre puis devient orangé par la suite. Il a une forme sphérique légèrement aplatie. Son diamètre est de l'ordre 1 mm et son poids est 0,7 mg en moyenne en Mamora (EL YOUSFI, 1980; RAMZI, 1987). Des différences ont été observées selon les localités et selon la phase de la gradation (EL YOUSFI, *loc. cit.*; AKHAKHAS, en cours).

L'œuf est protégé par un chorion épais, résistant, transparent et lisse.

## 3. Embryon

### 3.1. Introduction

Le développement embryonnaire de *L. dispar* n'a été étudié, à notre connaissance, que par TULESCHKOV (1935) (description de quelques étapes), par VASIC *et al.* (1961) (étude beaucoup plus complète de l'embryogénèse par histologie et par mesure de la consommation en oxygène de l'embryon), enfin par SEMLALI (1986) (cf. ci-dessous). Il est par ailleurs facile d'observer que les oeufs commencent à se développer aussitôt après la ponte et atteignent le stade de pré-larve dans l'oeuf et qu'à ce moment le développement s'arrête (GIESE et CITTADINO, 1977).

Le développement embryonnaire nécessite dans la nature environ 3 semaines pour son déroulement. Au laboratoire, il peut ne durer que 2 semaines, aussi bien à température ambiante, à 20°C (BOUR, résultats non publiés) qu'à 26°C (SEMLALI, 1986). Au terme du développement embryonnaire, la prélarve entre en diapause alors qu'une masse importante de vitellus demeure extérieure au tube digestif. A l'issue de la diapause, la prélarve ingère ce vitellus et éclot aussitôt après.

Il a été plusieurs fois observé, à la suite de DE LEPINEY (1930), que quelques rares individus éclosent en septembre, voire même en juillet, juste après l'achèvement du développement embryonnaire. Le développement larvaire s'interrompt au bout de 2 ou 3 stades, sans doute faute de feuilles jeunes de Chêne-liège. Des races de *L. dispar* non diapausantes ont été sélectionnées et maintenues en élevage (par le Prof. VASIC à Belgrade -FRAVAL, comm. pers.; HOY, 1977).

### 3.2. Développement embryonnaire

Les étapes principales, reprises de SEMLALI (1986) sont:

**la formation du blastoderme** (1er jour après la ponte): dès les premières heures d'incubation le périplasmese trouve colonisé par les énergides qui montrent une intense activité. L'oeuf prend un aspect granuleux (fig. 5a). En coupe histologique on peut distinguer 2 régions, l'une constituée par de gros noyaux, elle sera à l'origine de la bandelette embryonnaire; l'autre, constituée par des noyaux très aplatis, formera la séreuse.

**la formation de l'ébauche embryonnaire** (2ème jour après la ponte): l'ébauche embryonnaire est représentée par une bandelette, de 1 mm de long et de 0,35 mm de large, modelée à la surface du vitellus (fig. 5b), constituée de cellules de forme cubique renfermant un gros noyau à la base. La séreuse recouvre entièrement l'ensemble bandelette- vitellus. A ce stade apparaissent les replis

amniotiques qui sont particulièrement visibles dans les régions antérieure et postérieure de la bandelette.

**la métamérisation de la bandelette embryonnaire** (3ème et 4ème jours après la ponte): 3 jours après la ponte, la bandelette embryonnaire se comprime latéralement et les premiers signes de la métamérisation apparaissent tout d'abord au niveau du thorax présomptif. La première phase de la blastokinèse débute par la rotation (de 12° environ) de l'extrémité postérieure de l'embryon. Les extrémités de l'embryon s'enfoncent dans le vitellus (Fig. 5c).

**la métamérisation du gnathocéphalon et de l'abdomen** s'effectue dès le 4ème jour après la ponte. En effet la tête est constituée à ce stade de 2 lobes procéphaliques et de 3 segments gnathaux (fig. 5e). L'abdomen est formé de 11 segments distincts dont le 11ème forme la plaque caudale (fig. 5d). Il se trouve dévié de 45° par rapport à sa position du départ. On note à ce stade un allongement sensible de l'embryon.

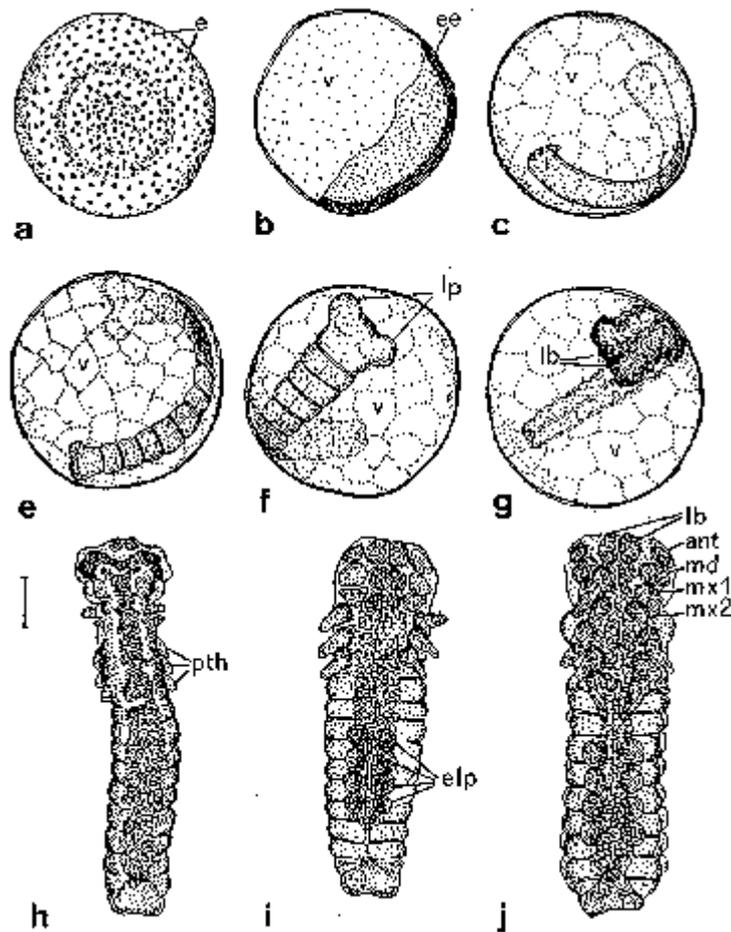
**l'édification des ébauches appendiculaires** (5ème jour après la ponte): les ébauches des appendices céphaliques sont formées, celle des pattes thoraciques et des fausses pattes abdominales sont nettement individualisées (fig. 5f et 5g). On assiste à ce stade au début de la fermeture dorsale, qui commence en même temps au niveau des lobes procéphaliques et au niveau du 11ème segment abdominal.

**la fin de la 1ère phase de la blastokinèse et la progression de la fermeture dorsale** (6ème au 8ème jour après la ponte): les 2 derniers segments abdominaux fusionnent et l'embryon se raccourcit. Au 6ème jour d'incubation la fermeture dorsale atteint le début du 1er segment thoracique vers l'avant et le 7ème segment abdominal vers l'arrière (fig. 1h). L'embryon a subi une rotation de 180° par rapport à sa position initiale. Vers la fin de ce stade, la fermeture dorsale se trouve à la limite du segment meso-métathoracique en avant et à la limite antérieure du 6ème segment abdominal en arrière (fig. 6a).

**l'achèvement de la fermeture dorsale et la 2ème phase de la blastokinèse** (9ème au 11ème jour après la ponte): la fermeture dorsale s'achève entre le 8ème et le 9ème jour. L'embryon effectue ensuite une rotation autour de son axe longitudinal de telle sorte que la face ventrale se trouve cette fois-ci au contact du vitellus qui n'a pas été englobé dans le mésenteron (fig. 6b). Les extrémités antérieure et postérieure de l'embryon tendent à se rapprocher. On peut observer à ce stade l'apolyse d'une mince cuticule à la pointe des appendices. Au 9ème jour on assiste au début de la pigmentation des ganglions nerveux. Le rapprochement cephalo-caudal s'accroît au 10ème jour où on note la présence de 8 stemmates bien visibles latéralement sur la capsule céphalique (fig. 6c et 6d).

**l'apparition des soies, la coloration des mandibules et des griffes** (12ème et 13ème jours après la ponte): ce stade est caractérisé par l'apparition de structures typiquement larvaires; ainsi au 12ème jour, de nombreuses soies se dégagent du côté dorsal de la jeune prélarve (fig. 7a). Une seconde apolyse a lieu: il s'agit probablement de la 2ème cuticule embryonnaire, ce qui témoigne par conséquent de la sécrétion par l'épiderme d'une 3ème cuticule embryonnaire. Cette nouvelle cuticule correspond à la 1ère cuticule larvaire. On observe également une légère coloration de la pointe des mandibules et des griffes des pattes thoraciques. Au 13ème jour cette coloration devient plus soutenue.

**la pigmentation du corps et l'achèvement de la morphogénèse** (14ème et 15ème jour après la ponte): la coloration des mandibules s'accroît (fig. 7b) et celle du corps prend place tout d'abord à la base des soies. Au 15ème jour la prélarve est de couleur marron clair. Elle est enroulée autour du vitellus extraembryonnaire et entre en diapause à partir de ce moment.

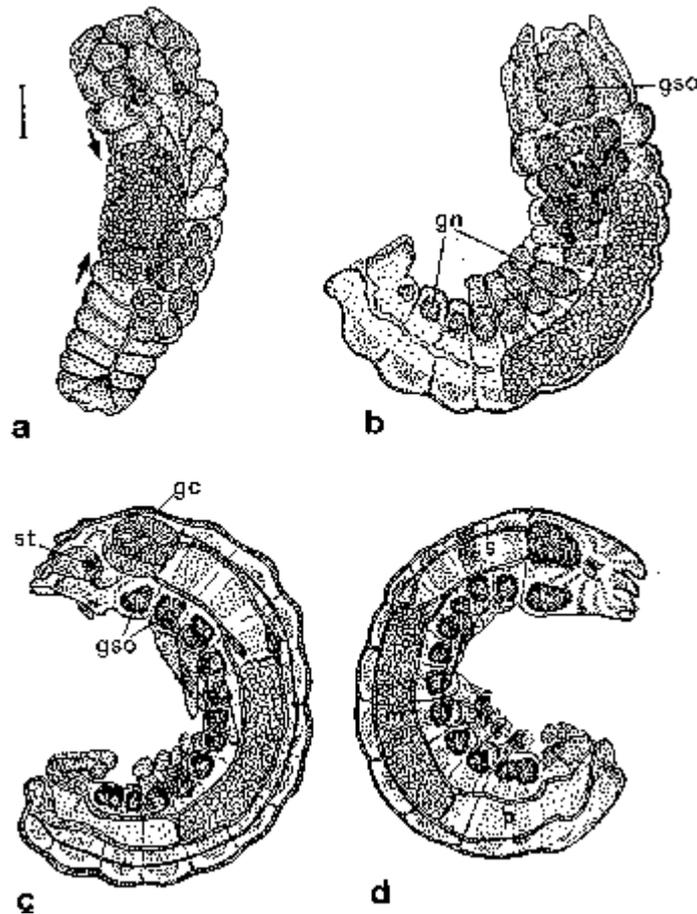


**Figure 5: Développement embryonnaire de *Lymantria dispar*; du 1er au 7ème jour.**

de la fig. 5a à la fig. 5f, le segment représente 0,22mm

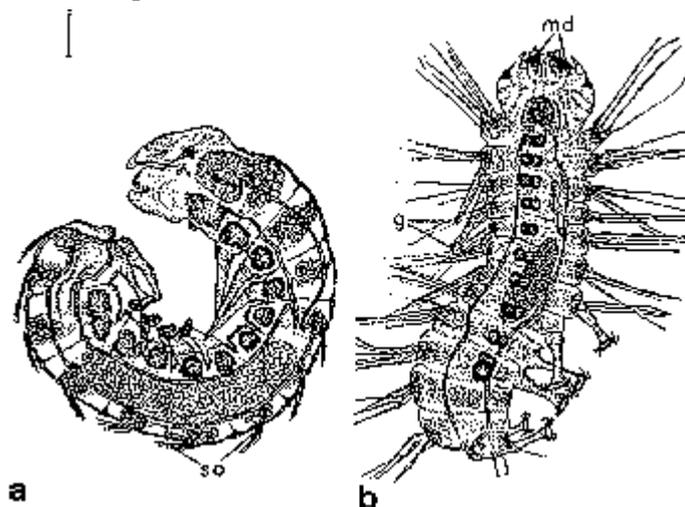
de la fig. 5g à la fig. 7b, le segment représente 0,13mm

- a: 1er jour après la ponte. Les noyaux de segmentation à "énergides" (e) ont colonisé la totalité de l'oeuf.
- b: 2ème jour après la ponte. Ebauche embryonnaire (ee) initiale. Vitellus (v).
- c: 3ème jour après la ponte. Allongement de la bandelette, début de la blastokinèse; vitellus (v).
- d et e: 4ème jour après la ponte (d: vue abdominale, e: vue cephalothoracique). Métamérisation de la bandelette, élargissement des lobes procéphaliques (lp); vitellus (v).
- f et g: 5ème jour après la ponte (f: embryon avec vitellus. Gnathocephalon en vue ventrale; g: embryon isolé du vitellus, en vue dorsale). Changement de position de l'embryon. Apparition des ébauches appendiculaires. Ebauches des pattes thoraciques (pth); ébauches paires du labre (lb).
- h: 6ème jour après la ponte: progression de la fermeture dorsale (entre les deux flèches). Ebauches des fausses pattes abdominales (efp).
- i: 7ème jour après la ponte. Allongement des ébauches des divers appendices. Labre (lb), antenne (ant), mandibules (md), maxillules (mx1), maxilles (mx2).



**Figure 6: Développement embryonnaire de *Lymantria dispar* du 8ème au 11ème jour**

- a: 8ème jour après la ponte. Progression de la fermeture dorsale Évers l'avant et vers l'arrière (entre les 2 flèches). L'embryon est sur le point de tourner autour de son axe de symétrie (à comparer avec Fig. 6b)
- b: 9ème jour après la ponte. Achèvement de la fermeture dorsale. L'embryon a effectué sa rotation autour de son axe longitudinal. Ganglions nerveux (gn); ganglions sous-oesophagiens (gso).
- c: 10ème jour après la ponte. Ganglions cérébroïdes (gc); stemmates (st); mesenteron (m). Rapprochement des extrémités de l'embryon.
- d: 11ème jour après la ponte. Le rapprochement antéro- postérieur s'accroît. L'intestin moyen ou mésenteron (m) se rétrécit alors que l'intestin antérieur ou stomodeum (s) s'allonge. Proctodeum (p).



**Figure 7: Développement embryonnaire de *Lymantria dispar* du 12ème au 15ème jour**

- a: 12ème jour après la ponte. Apparition des soies (so) qui sont encore plaquées contre le corps.
- b: 15ème jour après la ponte. Morphogenèse achevée, pigmentation accrue des mandibules (md), des griffes (g) et du corps.

### 3.3. Effet de la température

Les variations de la durée du développement embryonnaire sont sans doute fonction de la température mais les différentes valeurs (de 2 à 4 semaines) indiquées par GIESE et

CITTADINO (1977), d'après différents auteurs, correspondent peut-être en partie à des races géographiques distinctes. Au Maroc, ce développement nécessite environ 3 semaines dans la nature, cette durée est bien repérable grâce au changement de couleur des oeufs. Au laboratoire, à 26°C comme à température ambiante (20°C), l'embryogénèse s'achève au bout de 15 jours seulement (SEMLALI, 1986; BOUR, non publ.).

Les fortes températures, appliquées pendant l'embryogénèse, sont léthales: si la survie est quasi-totale à 22°C, elle n'est plus que 12,5% à 27,6°C et la mortalité est totale au delà de 29,1°C (MAKSIMOVIC, 1958 in GIESE et CITTADINO, 1977). L'exposition d'oeufs de *L. dispar* de la forêt de la Mamora 1 à 15 jours après la ponte à des températures relativement élevées (37, 40 et 44°C) pendant 1 à 3 jours a montré l'existence de 1 ou 2 périodes sensibles, en fin de développement (à une période d'évènements morphogénétiques importants); ainsi à 37°C aucune éclosion n'a été obtenue après exposition des embryons âgés de 11 et 12 jours. A 44°C, quelle que soit la durée d'exposition, tous les embryons meurent (cf. [tabl. I](#)). Ces températures -qui simulent une situation de chergui (vent sec et chaud qui souffle parfois)- modifient en outre la chronologie des éclosions: les survivants ont une éclosion tardive par rapport aux témoins (le décalage peut atteindre 1 mois environ) et moins dispersées dans le temps (BOUR, non publ.).

### 3.4. Diapause

La diapause de *L. dispar* dure 8 à 9 mois et se déroule à l'état d'embryon. Elle s'installe dès la fin du développement embryonnaire (juin-juillet) et se poursuit jusqu'au printemps. Elle représente 70% environ du cycle biologique de l'insecte et correspond à la mauvaise saison (alimentation absente ou impropre, climat défavorable).

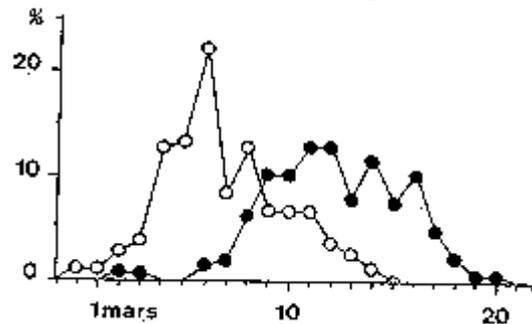
La diapause est obligatoire (LEONARD, 1974) et déterminée génétiquement (GOLDSCHMIDT, 1934). La photopériode, contrairement au cas de nombreux Lépidoptères, n'intervient pas. Pratiquement, on doit renoncer à distinguer la diapause *sensu stricto* (dont la durée serait de 2 mois au minimum) de l'incubation, phase de développement qui conduit à l'éclosion et qui n'est repérable que par des observations microscopiques -assombrissement de la prélarve et consommation du vitellus extra-embryonnaire- (KADIRI et SEMLALI, en cours). Les caractéristiques du déroulement de la diapause sont évaluées à l'éclosion, en mesurant le temps nécessaire et le pourcentage de survivants.

L'incubation achevée, le vitellus extra-embryonnaire est complètement ingéré, et la larve déchire le chorion, le consommant en partie, puis s'en dégage. L'effet de la température sur la diapause de *L. dispar* a été étudiée par de très nombreux auteurs, depuis MITHAT ALI (1933), GOLDSCHMIDT (1934) jusqu'à, parmi les plus récents, GIESE et CITTADINO (1977) et JOHNSON *et al.* (1983). Les résultats (présentés et comparés par GIESE et CITTADINO, *loc. cit.*) sont très variables, le plus souvent obtenus sous des températures constantes, et ne permettent pas l'établissement d'un modèle homogène concernant cette période. Mais d'une manière générale, les résultats qualitatifs sur le taux d'éclosion montrent clairement que l'élimination de la diapause dépend principalement de la température et de la durée (dose) d'exposition au froid, de la température d'incubation et des durées relatives de ces 2 phases (GIESE et CITTADINO, *loc. cit.*; DOANE et McMANUS (1981); SEMLALI, 1986). L'origine géographique des *L. dispar* n'introduit pas, semble-t-il, de variation dans le schéma de développement de diapause; par contre il semble exister partout une très forte variabilité entre individus. Le [tableau II](#) présente quelques résultats obtenus en laboratoire récemment par SEMLALI (1986). Le déterminisme endocrine de ce type de diapause est encore mal connu. Un premier travail de LOEB et HAYES (1980) a montré que l'exposition des oeufs diapausants aux basses températures entraîne une accumulation du matériel fuschine-paraldehyde (FP +) dans les cellules neurosécrétrices cérébrales. Au bout de 90 jours d'exposition, ces produits ont été observés le long des axones ce qui indique un début de transport de ces produits. Ce transport

devient plus important lorsque les oeufs sont exposés à des températures plus élevées. Une étude de ces aspects est en cours (Z. KADIRI et L.A. SEMLALI).

## 4. Chenilles

L'éclosion a lieu en mars-avril. Sur l'ensemble des pontes d'une même localité, la date d'apparition des premières chenilles comme la durée de la période d'éclosion sont en apparence variables; elles dépendent vraisemblablement des conditions microclimatiques, selon un modèle qui reste à établir. En Mamora, la période d'éclosion est de l'ordre d'1 mois (DE LEPINEY, 1930; FRAVAL *et al.*, 1977a; MAZIH, 1978) mais peut certaines années atteindre 2 mois et plus (RAMZI, 1987; KASSIM, 1988). L'éclosion des oeufs d'une même ponte peut aussi se faire sur une durée variable d'autant plus courte que la température est plus forte (DE LEPINEY, 1930). La fig. 8 donne l'allure de courbes d'éclosion dressées pour des stations de la forêt de la Mamora.



**Figure 8: Evolution chronologique des éclosions de *Lymantria dispar***

Exemple de 2 stations au nord du Canton B de la forêt de la Mamora, en 1978 (d'après FRAVAL et MAZIH, 1980). Points blancs: station défoliée l'année précédente; points noirs: station non défeuillée. (éclosions obtenues de pontes maintenues à l'extérieur du laboratoire).

### 4.1. développement larvaire

HERARD (1984) a précisé -à partir d'élevages sur feuillage jeune de Chêne-lège- les performances de croissance des chenilles. Les individus mâles accomplissent leur développement en 5 stades larvaires tandis que 73 % des femelles le font en 5 stades et 27 % en 6 stades. La durée moyenne du développement larvaire est de 48 jours.

La présence d'un stade supplémentaire chez les individus des 2 sexes a été souvent signalée, la proportion de mâles à 6 stades et de femelles à 7 stades dépendant de la température, de la qualité et de la quantité de nourriture (LEONARD, 1966; RIDET, 1972; HERARD, 1984). A l'inverse SEMLALI (1986) n'a observé que 4 stades pour les mâles et 5 pour les femelles dans son élevage réalisé sur feuillage de Chêne-liège à température ambiante, à partir de pontes soumises au froid (140 j à 5°C) dès la fin de leur développement embryonnaire.

La durée du développement larvaire est très difficile à apprécier sur le terrain, sauf globalement, les populations étant constituées de diverses cohortes. Les élevages ont montré qu'elle dépend beaucoup des conditions: température, nature du milieu nutritif, densité des chenilles (cf. ci-après).

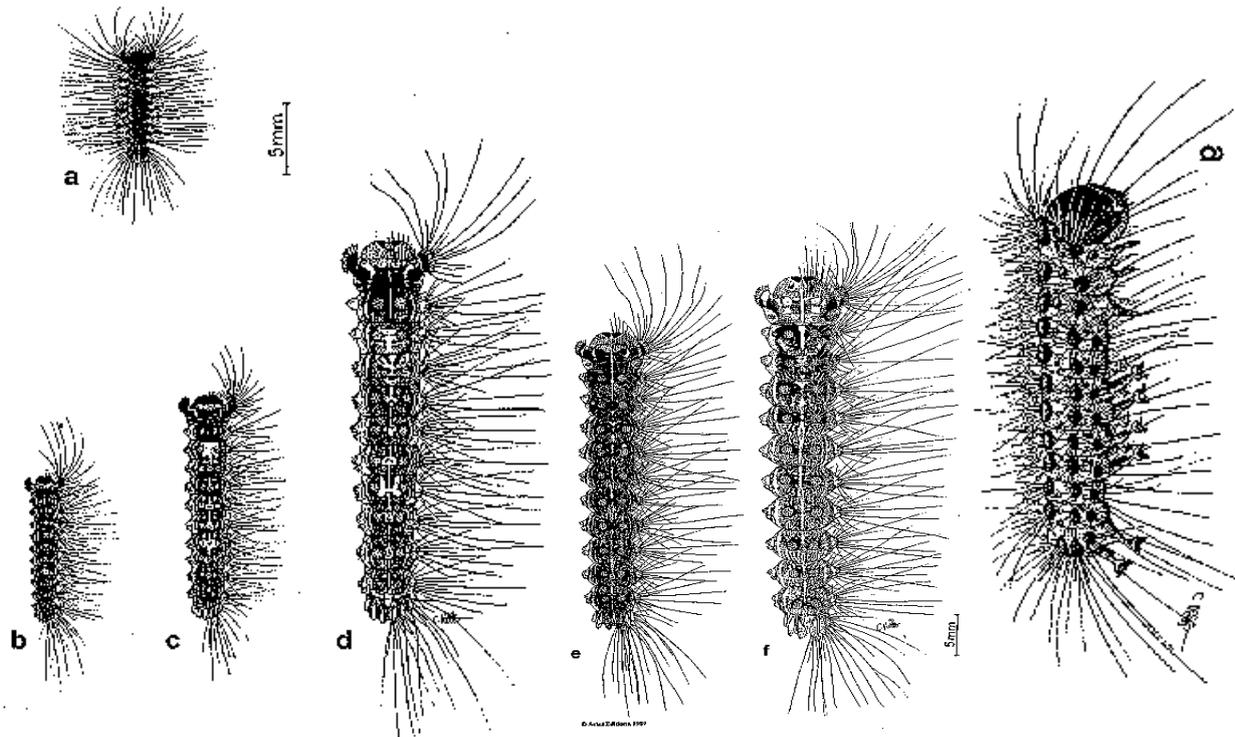
Dans les élevages effectués au Maroc, à température ambiante (20-25°C), les durées totales de développement larvaire sont de l'ordre de 40 jours pour les mâles, de 50 jours pour les femelles, si les chenilles sont nourries de jeune feuillage de *Q. suber* fraîchement excisé (MABSOUTE, 1981; HERARD, 1984; BOUR et KADIRI, 1987, non publ.).

En conditions favorables, les chenilles qui pèsent moins d'1 mg et mesurent 3 mm environ à l'éclosion, voient leur poids atteindre près d'1 ou 2 g et leur taille dépasser 5 à 6 cm selon les sexes à la fin de leur développement, les femelles étant généralement plus grosses que les mâles. Les chenilles jeunes sont plus voraces que les chenilles âgées: les premières ingèrent en moyenne 50 fois leur poids sec contre 15 fois pour les dernières. En outre la croissance est plus forte en

début qu'en fin de développement, ce qui met en évidence la succession de processus d'accumulation et de processus de construction (maturité sexuelle).

#### 4.2. Reconnaissance des stades larvaires

Les caractéristiques moyennes de chaque stade larvaire, tirées des travaux de différents auteurs sont récapitulées dans le [tableau III](#). Les résultats présentés, très dépendants des conditions d'alimentation (cf. [tabl. IV](#)), ne peuvent permettre de caractériser définitivement un stade donné. Sur le terrain cependant, la coprométrie permet d'établir la structure d'âges (FRAVAL, 1987a; cf. [ann. C](#)). Le critère le plus sûr réside dans la pigmentation de la chenille qui varie de façon caractéristique d'une mue à l'autre (fig. 9).



**Figure 9: Caractéristiques morphologiques des stades larvaires de *Lymantria dispar***

a: stade I; b: stade II; c: stade III; d : stade IV; e: stade V (forme sombre); f: stade VI (forme claire).

De a à f: dessins à la même échelle;

g: vue latérale de la chenille nouveau-née montrant les aérophores.

La couleur dominante du corps de la chenille est noire à grisâtre; elle est mélangée de jaune dès le 2ème stade et rehaussée de taches de couleur vive, jaune, rouge ou bleue, 3 lignes jaunes plus ou moins continues (une médio-dorsale et deux dorso-latérales) sont généralement présentes de la base de la tête à l'extrémité de l'abdomen. Selon LAVENSEAU (1970), c'est à cause de ces couleurs voyantes que les anglosaxons ont donnés à *L. dispar* le nom de "gypsy-moth" (phalène-bohême).

La capsule céphalique d'abord noire devient brunâtre au 4ème stade, puis de plus en plus jaune, la face est alors barrée de deux larges bandes noires caractéristiques (fig. 10). De chaque côté de la tête, une excroissance verruqueuse du premier segment thoracique, munie de longs poils, vaut à l'insecte la dénomination de "chenille à oreilles".

Le corps est lui aussi densément couvert de poils, noirs jusqu'au stade III puis roussâtres, issus de 6 rangées longitudinales de tubercules (3 paires par segment). La coloration bleue ou rouge des tubercules dorsaux donne sa livrée caractéristique à la chenille âgée.

Dans la description qui suit nous n'insisterons que sur les caractéristiques pigmentaires les plus stables de chaque stade larvaire (couleur des tubercules sétigères dorsaux et taches colorées de la ligne médio-dorsale); la couleur d'ensemble de la chenille peut varier, surtout pour les stades âgés, entre les différents individus d'un même stade, comme pour un même individu, du début à

la fin du stade (juste avant la mue notamment, où la coloration du stade suivant apparaît déjà à travers le tégument).

Le polymorphisme de *L. dispar* à travers le monde est bien connu (GOLDSCHMIDT, 1934; SCHAEFER *et al.*, 1984a) mais la variabilité de couleur chez les chenilles n'est pas seulement d'origine génétique: elle peut varier d'un individu à l'autre selon la nature de la plante hôte ou selon la phase de gradation du ravageur (KIREEVA, 1975, 1986) mais aussi, pour un même individu, selon son volume corporel; une chenille bien nourrie paraît souvent plus claire qu'une chenille dénutrie et si cette dernière est très amaigrie, elle apparaît plus rousse à cause du resserrement de ses poils.

La pigmentation ne permet pas de distinguer le sexe des chenilles. LAVENSEAU (1970) utilise comme critère la présence de fossettes, chez les seules chenilles femelles, sur la face ventrale de l'avant-dernier segment abdominal.

La chenille du 1er stade larvaire est de couleur gris-argenté à sa sortie de l'oeuf puis devient rapidement gris-brun; ses tubercules sétigères uniformément noirâtres portent deux types de poils: outre de longs poils occuminés communs à tous les stades et qui à l'éclosion peuvent atteindre la longueur du corps, on note la présence de poils courts munis à leur base de vésicules globuleuses à rôle aérostatique. Ces poils appelés aérophores (SCHEDL, 1936), en augmentant la surface du corps, favorisent le transport par le vent de la jeune chenille accrochée par ailleurs à son fil de soie (cf. [chap. IV](#)).

L'important développement des glandes séricigènes de part et d'autre du tube digestif (fig. 11) témoigne des capacités de filage des chenilles de tous âges (LEONARD, 1967), mais c'est au premier stade que la production de soie est proportionnellement la plus abondante; une chenille nouveau-née peut produire un fil de 7 m de longueur en moyenne (EL YOUSFI, 1980).

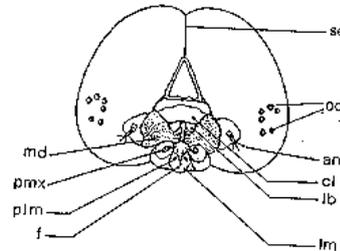
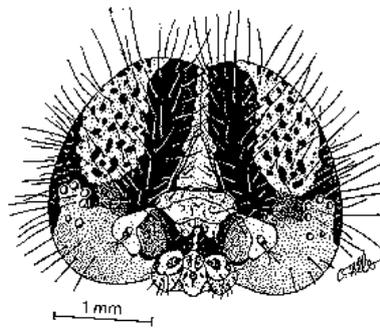
Au 2ème stade larvaire, des poils acumminés courts viennent remplacer les aérophores. Les 11 paires de tubercules sétigères dorsaux sont noir bleuté; les tubercules latéraux et les "oreilles" sont noirs. Les 3 lignes jaunes longitudinales sont plus ou moins nettes et des taches colorées apparaissent sur la ligne médiane; on observe du 1er au dernier segment abdominal 4 petites taches orangées, puis une grande tache jaune en forme d'étoile suivie de deux glandes répulsives de couleur rougeâtre.

Le 3ème stade larvaire est caractérisé par l'apparition d'une sorte de "masque" de couleur jaune vif au centre du 3ème segment thoracique. Les taches médianes et les bandes longitudinales déjà visibles au stade précédent deviennent plus larges et plus vivement colorées (rouge, jaune vifs); elles sont entourées d'un nombre variable de petites taches jaunes tranchant nettement sur le noir du fond. Les tubercules sétigères dorsaux sont bleus sur les 5 premiers segments du corps, bleus violets sur les 5 segments suivants; la dernière paire est bleue mais peut devenir violette vers la fin du stade. Les "oreilles" sont noires.

Au 4ème stade larvaire la coloration de la chenille s'éclaircit : la tête et les flancs se colorent de jaune, les poils courts et les tubercules latéraux deviennent roux.

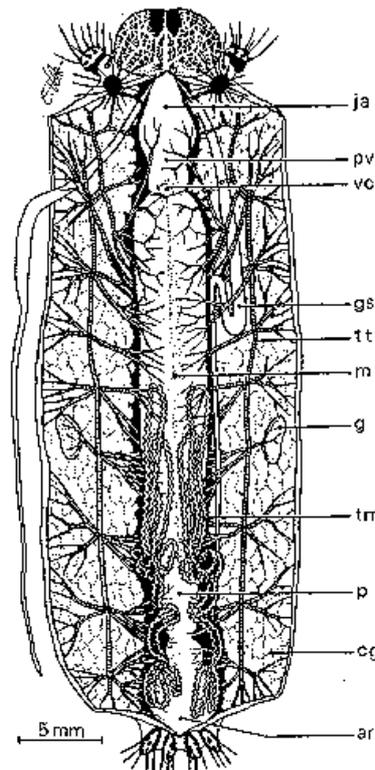
La couleur des tubercules dorsaux s'avive : 5 paires bleu vif puis 5 paires rouge vif, la dernière paire restant rouge violacée. Les taches médianes présentes au 3ème stade se sont étalées et tranchent moins sur la couleur générale du dos. Leur forme est très variable d'un individu à l'autre.

Les 5ème et 6èmes stades larvaires ne peuvent être distingués par des critères de couleur. Leur couleur d'ensemble peut être soit grisâtre, soit noirâtre, avec ou sans bande longitudinale médiodorsale (MAZIH, 1978). Dans tous les cas, la chenille porte 5 paires de tubercules dorsaux bleu-vif, suivis de 6 paires rouge vif. La tête est jaune, tachée de noir, les "oreilles" sont rousses.



**Figure 10: Tête de la chenille de stade IV de *Lymantria dispar***

se: suture épicerâniale; oc: ocelles (6); ant: antenne; cl: clypeus; lb: labre; md: mandibule; pmx: palpe maxillaire; lm: labium; plm: palpe labial; f: filière.



**Figure 11: Anatomie de la chenille de *Lymantria dispar***

Dissection le long de la ligne médio-dorsale. ja: jabot; pv: proventricule; vc: valvule cardiaque; gs: glande séricigène; tt: tronc trachéen; m: intestin moyen; g: gonade; tm: tube de Malpighi; p: intestin postérieur; ar: ampoule rectale.

#### 4.3. Influence des facteurs climatiques

Les basses températures (inférieures à 12°C) bloquent le développement larvaire. Au-dessus de 32°C, les chenilles n'achèvent pas leur développement (DOANE et McMANUS, 1981). Entre ces limites, la vitesse de développement croît avec l'élévation de la température. A 26°C, la durée de développement se trouve réduite de moitié par rapport à celle obtenue à la température ambiante au laboratoire (RIDET, 1972; SEMLALI, 1986). MAKSIMOVIC (1958, in GIESE et CITTADINO, 1977) indique que le développement le plus rapide (25 à 27 j) s'obtient à 32°C et qu'il dure entre 92 et 97 jours à 16°C. Des différences raciales ont été constatées: les chenilles

provenant du sud du Canada se développent plus vite que celles du Connecticut, par exemple (LEONARD, 1966).

L'optimum thermique de développement larvaire et nymphal se situe entre 25 et 26,5°C (RIDET, 1972). A cette température les nymphes atteignent leur poids maximum (mâle environ 0,65 g et femelle plus de 2,5 g) de même que les pontes (environ 1 g); la mortalité est nulle. Au dessus de 28°C, des malformations apparaissent chez les imagos, la mortalité augmente (supérieure à 30% à 30°C) et le comportement de ponte est perturbé (pontes de plus en plus fragmentées, à contours complexes et irréguliers, de taille réduite; oeufs dispersés) (BOUR et KADIRI, 1987 non publ.). L'effet de conditions météorologiques extrêmes mais passagères (chergui au Maroc, sirocco en Algérie) est à considérer également, pour ses effets sur le comportement (SAMMAH, 1982; cf. [chap. IV](#)) et sur la survie. Selon FERNALD (in RABASSE et BABAULT, 1975) une exposition de 5 mn à 43,3°C provoque une mortalité de 10% des chenilles au 1er stade et de 30 % des stades suivants.

En forêt, les chenilles vivent dans des conditions thermiques variables au cours de la journée, modulées par leur comportement (choix des sites de nourriture et de repos) et, également, par l'effet de leur nombre: LANCE et al. (1987) ont montré que les chenilles en conditions de pullulation avaient un développement plus rapide, d'1 à 2 semaines, en conséquence de l'augmentation sensible (2 à 6°C) de la température au niveau de l'insecte, elle-même provoquée par la défoliation.

#### **4.4. Autres facteurs**

La température, facteur facile à mesurer et à reproduire en laboratoire, aux effets très évidents, n'est pas la seule cause de variation du cours de la vie larvaire. Les effets de l'hygrométrie de l'air ont parfois été évalués, avec la température (MITHAT ALI, 1933). L'alimentation, variable en quantité et en qualité, influe sur le nombre de stades et leur durée (cf. [tabl. IV](#)), et en outre sur la mortalité (cf. [chap. IV](#)).

L'espèce végétale influe beaucoup sur les performances de croissance des chenilles (RIDET, 1972; BARBOSA et al., 1986). En élevage, la meilleure nourriture si l'on recherche l'obtention de grosses chenille, pour la multiplication de virus, par exemple, est le Pommier, d'après notamment RIDET (*loc. cit.*). Selon BARBOSA et CAPINERA (1977), les chenilles alimentées de Chêne, leur nourriture préférée, mangent plus, se développent plus vite, et deviendront des nymphes plus lourdes (fécondité plus importante) que les larves qui se nourrissent d'Erable par exemple.

Au Maroc, le cas des forêts mixtes, de règle aux U.S.A., n'a pas été étudié; les travaux ont porté sur les *L. dispar* de la subéraie, visant la description des effets des variations de la quantité et de la qualité des feuilles du Chêne-liège (défeuillaison, discordance phénologique) (cf. [chap. V](#)).

On trouvera dans l'article de HERARD (1984) les résultats d'élevages selon différents régimes, reproduisant des situations observées en forêt de Mamora. Signalons seulement que la discordance phénologique, contraignant les chenilles néonates à se nourrir plus de 7 jours de feuilles anciennes, induit un stade surnuméraire chez les 2 sexes et prolonge le 1er stade larvaire.

L'évolution des stades larvaires est également fonction de l'état physiologique de l'arbre donc l'âge de celui-ci, du mode de conduite de la forêt, des conditions pédo-climatiques et des actions de l'homme. Le développement est plus rapide et la survie plus probable sur du feuillage d'arbre mal venants, chétifs et abîmés (SAIDI, 1980; DAHHOU, 1984) (cf. [chap. V](#)).

Une densité élevée des chenilles (recréée en élevage) provoque des modifications physiologiques et morphologiques chez les larves de *L. dispar*, induisant des variations de vitesse de développement différentes selon les sexes; le poids des chrysalides et la fécondité sont moindres; la coloration des mâles adultes est plus claire (LEONARD, 1968).

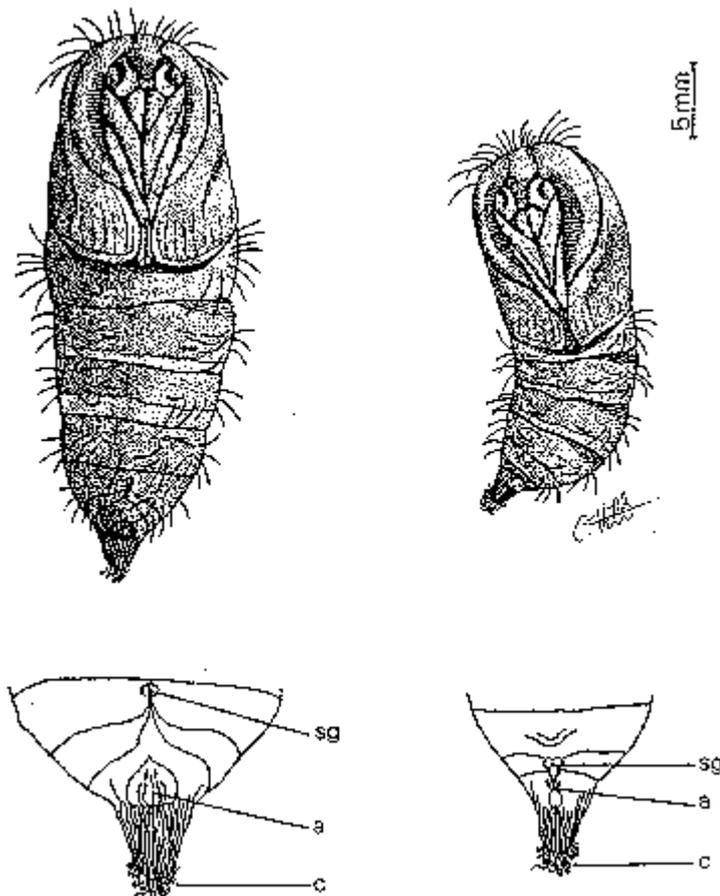
## 5. Chrysalide

Au terme de son développement, la chenille s'immobilise, arrête son alimentation et vide son tube digestif. Elle tisse un réseau lâche de quelques fils de soie. Elle reste ainsi inactive pendant 1 à 3 jours. C'est le "stade prénymphal", parfois distingué du dernier stade larvaire (DOANE et McMANUS, 1981).

La préchrysalide se fend au niveau de la partie médio-dorsale et mue en une chrysalide quiescente de couleur verdâtre. Au cours des quelques heures qui suivent, la chrysalide durcit et vire au marron. Elle "gigote" au moindre dérangement.

La chrysalide, brun foncé, a son abdomen terminé en pointe par un cremaster muni d'un grand nombre de petits crochets. La tête et les segments du corps sont couverts d'une pilosité rousse épaisse; les membranes intersegmentaires sont plus claires que le reste de la cuticule.

Les chrysalides mâles, longues de 2 à 3 cm (pesant en moyenne 0,8 g) sont toujours plus petites que les femelles qui atteignent 3 à 4 cm de long et près d'1 cm de diamètre (jusqu'à 2g de poids). La taille reste le critère le plus facile pour distinguer les 2 sexes qui diffèrent également par les fourreaux antennaires, ainsi que par la disposition des traces des futurs orifices génitaux sur la face ventrale de l'extrémité abdominale (LAVENSEAU, 1970) (fig. 12).



**Figure 12: Chrysalides mâle et femelle de *Lymantria dispar***

Femelle à droite. En bas: détail des extrémités abdominales; sg: sillon génital; a: anus (virtuel); c: cremaster.

Le stade nymphal dure généralement environ 2 semaines (DE LEPINEY, 1930; MABSOUTE, 1981; BOUR et KADIRI, 1987, non publié). HERARD (1984) a mesuré 14 jours pour les mâles et 12 jours pour les femelles (chenilles très bien nourries). De grandes différences sont notées entre les résultats de différents auteurs (DOANE et McMANUS, 1981; ODELL et al., 1985).

Comme pour les oeufs (cf. ci-dessus), BOUR (non publ.) a examiné les conséquences de régimes de hautes températures appliqués à des chrysalides de différents âges. A 40°C, la mortalité est totale, alors qu'elle est faible à 37°C. Il semble bien s'agir d'un phénomène de déshydratation,

indépendant de l'âge de la chrysalide, et plus rapide chez le mâle. Les femelles survivantes voient leur fécondité réduite et, parmi les oeufs pondus, la proportion de ceux qui se dessèche augmente (BOUR et KADIRI, 1987 non publié).

## 6. Imago

A ce stade, les 2 sexes présentent une grande dissemblance qui a valu à l'espèce le qualificatif de disparate ([fig. 1](#)). Le dimorphisme sexuel, chiffré à l'aide de caractères biométriques (mesure prises sur les pattes et les ailes) a été étudié par PINTUREAU (1979).

Le mâle, de petite taille, ne mesure que 3 cm d'envergure; son corps est grêle et ses ailes supérieures, ède couleur brun grisâtre, portent quatre lignes transparentes brisées (ce qui est rappelé dans un des noms anciens du papillon, le Zigzag). Les caractéristiques des ailes ont été étudiées en détail par LAVENSEAU (1970).

La femelle est beaucoup plus grande; son envergure est de 4,5 à 7 cm; elle possède un abdomen épais, blanchâtre couvert d'écailles de couleurs chamois à son extrémité; ses ailes sont presque blanches avec des lignes brunes également disposées en zigzag.

Le dimorphisme porte également sur d'autres détails morphologiques plus précis (LAVENSEAU loc. cit.):

- antennes pectinées et nettement plus larges chez le mâle;
- première patte thoracique portant une expansion tibiale, l'épiphysse, beaucoup moins développée.

chez la femelle;

- organes tympanaux thoraco-abdominaux du mâle beaucoup plus importants;
- tegulae (= épaulettes = paraptères), pièces en forme de lamelle courbe insérées sur la partie antérieure de la région articulaire de l'aile mésothoracique, plus grandes chez le mâle.

Les papillons ne s'alimentent pas et présentent des pièces buccales régressées, réduites aux galéas des maxilles. Leur durée de vie est donc relativement courte, elle est de l'ordre de 4 j (ODELL et al., 1985) à 9 j pour les 2 sexes (SEMLALI, 1986). L'accouplement doit se produire très vite (quelques heures) après l'émergence.

Au Maroc, comme en Europe la femelle est incapable de voler alors qu'en Extrême-Orient et dans certaines régions continentales de l'Europe, les femelles volent assez fréquemment (BARSACQ, 1913, GOLDSCHMIDT, 1934, SCHAEFER et al., 1984a). Le mâle est un bon voilier, il peut parcourir plusieurs km.

La femelle attire ses partenaires éventuels grâce à une phéromone, le cis - 7,8 - epoxy -2-methyloctadecane (PLIMMER et al., 1982), que les mâles décèlent à des concentrations très faibles. Les mâles ne semblent être fortement attirés par les femelles que dans la seconde moitié du jour et seulement jusqu'au coucher du soleil. L'action de la phéromone persiste pendant un certain temps après un accouplement et peut même en provoquer un second avec un mâle différent du premier. De même un mâle peut s'accoupler avec au moins 2 femelles différentes (BRETEUIL, 1930).

L'accouplement a lieu surtout le soir ou pendant la nuit, le coït dure environ 4 à 5 heures (BARSACQ, 1913).

Les performances de reproduction des femelles ont été mesurées par un très grand nombre d'expérimentateurs, avec des résultats extrêmement variables. A Rabat, des individus élevés sur feuillage jeune de Chêne-liège, offert ad libitum, dans des conditions correspondant à la situation la plus favorable offerte en forêt de la Mamora (cf. chap. V), ont une fécondité réelle moyenne de 452 oeufs avec un poids moyens individuel des oeufs de 0,75 mg (HERARD, 1984). Dans

cette même forêt, des pontes contenant 700 oeufs ont été trouvées (RAMZI, 1987). En élevage, ODELL *et al.* (1985) indiquent que la fécondité doit atteindre 8 à 900 oeufs.

Tout au long de ces descriptions des phases successives du développement de *L. dispar* est apparue l'impossibilité d'établir des normes précises comme de proposer des modèles de développement. Les causes de variabilités sont multiples. Outre les facteurs écologiques "classiques" (de la température à la densité), interviennent des facteurs inhérents à la mesure, et mal évalués, voire négligés: difficulté technique de certaines mesures biométriques, influence des qualités intrinsèques du matériel biologique (origine géographique, mais aussi histoire des parents), conditions de manipulation et d'élevage, lesquelles font qu'on connaît très mal le développement de diapause, notamment.

Nous donnons, dans le [tableau V](#), un ensemble de mesures biométriques, relatif à des Bombyx disparates de la forêt de la Mamora, élevés en laboratoire, très récemment, à Rabat (H. RAMZI, C. VILLEMANT et M. LAAFOU).

## LE COMPORTEMENT

### A. FRAVAL

Tout au long de sa vie, de l'éclosion à la mort du papillon, un Bombyx disparate déploie plusieurs types d'activités, en liaison avec la quête et la prise de nourriture, la recherche d'abris et de sites de nymphose, la rencontre des sexes. Nous examinerons successivement trois écophases: la chenille nouveau-née, (non encore alimentée), la chenille "âgée" (de la fin du 1er stade à la chrysalidation), les papillons.

Le comportement de l'insecte sera décrit autant que possible à partir des études faites au Maroc (en subéraie atlantique); un large emprunt sera fait aux travaux réalisés par F. HERARD (Département de Zoologie de l'I.A.V. Hassan II, à Rabat) entre 1973 et 1975 et qu'il n'a pas, à ce jour, encore publiés.

### 1. Chenilles nouveau-nées

Cette écophase dure quelques jours, depuis l'éclosion jusqu'à la première prise de nourriture. Elle est marquée par une dispersion primaire, sur l'arbre à partir de la ponte, par une dispersion secondaire, vers d'autres arbres et par la détection de la nourriture favorable.

La dispersion primaire se fait par une reptation ascendante des chenilles nouveau-nées, qui possèdent un géotropisme négatif et un phototropisme positif.

C'est le matin qu'ont lieu la plupart des éclosions (qui, pour une ponte, s'échelonnent sur quelques jours), comme les départs. Par des marquages, HERARD a montré que la moitié des chenilles nées un jour donné sur une ponte y stationnent durant 1 jour; 10 à 20% partent après 3 jours (HERARD, non publ.); les chenilles parcourent de 1 à 3,5 m. Compte-tenu de la répartition des pontes -sur Chêne-liège- (QUESTIENNE et FRAVAL, 1977; FRAVAL *et al.*, 1978; FRAVAL *et al.*, 1988), de telles performances suffisent pour accéder au feuillage. Les chenilles écloses de pontes situées ailleurs que sur le tronc ou tombées sur la litière sont par contre quasi-condamnées; le fait a été expérimentalement vérifié (HERARD, non publ.).

La dispersion secondaire, pour tous les auteurs, est la cause de l'expansion géographique de l'espèce (complétant le transport par l'Homme, beaucoup plus efficace pour les longues distances); à ce titre elle a été très étudiée aux U.S.A., et en Europe dans une moindre mesure (LEONARD 1971; VAN DER LINDE, 1971; CAPINERA et BARBOSA, 1976; CAMERON *et al.*, 1979; BARBOSA *et al.*, 1981; LANCE et BARBOSA, 1982; McMANUS et MASON, 1983; LUCIANO et PROTA, 1984; WESELOH, 1985a).

Les grands poils la chenille nouveau-née, associés au long (6 à 8 m) fil de soie extensible qu'elle est capable de filer constituent un aérophore; les chenilles sont ainsi véhiculées par le vent sur

plusieurs dizaines ou centaines de m (CAMERON *et al.*, *loc. cit.*); exceptionnellement sur une quarantaine de km (au dessus d'un plan d'eau). Les modalités et les conséquences gradologiques de ces émigrations sont controversées (cf. in FRAVAL et EL YOUSFI, 1987; 1989). Elles permettent la survie, dans des sites neufs -s'il s'en trouve-, de chenilles autrement condamnées par la surpopulation et/ou les modifications du milieu induites par la défoliation et à ce titre participent au maintien de l'infestation sur de vastes surfaces. Nous avons d'autre part montré l'existence d'un mécanisme particulier aux lisières (et aux crêtes), capable dans une certaine mesure, de créer des foyers d'infestation (FRAVAL et BENLAHBOUB-JAZOULI, 1984).

Les comportements des *L. dispar* de la subéraie marocaine, liés à cette dispersion secondaire sont connus surtout par les travaux de EL YOUSFI (1980). La dispersion est liée à la chute de la chenille de son support (extrémité d'un rameau), laquelle s'accompagne ou pas du filage. Chutes et filage sont le lot de la quasi-totalité des chenilles en forts effectifs sur du feuillage inesthétique. Un vent modéré (1m/s) est nécessaire mais non suffisant; par vent fort (3 m/s), les chenilles se mettent à l'abri. Un fil court (inf. à 1,5 m) peut être réescaladé.

Le devenir des chenilles émigrées n'est connu que dans des cas particuliers (FRAVAL et BENLAHBOUB-JAZOULI, 1984); il est très probable que la très grande majorité des chenilles périssent. En bordure de subéraie, certaines pourront poursuivre leur développement sur divers arbres et plantes basses ([tabl. VI](#)).

Les chenilles choisissent leur nourriture. Au terme de la dispersion primaire, en conditions de densité modérée, les chenilles (sur Chêne-liège, tout au moins) sont toutes sur les feuilles issues du récent débourrement; aucune n'est sur les feuilles anciennes persistant depuis l'année précédente. Les tests menés par HERARD (non publ.) indiquent très clairement que les chenilles circulent au hasard, goûtant et ne poursuivant la prise de nourriture que sur le feuillage préféré. Aucun stimulus à distance n'intervient (ceci est valable pour les chenilles de tous âges). La procédure est peu économe mais fonctionne dans tous les cas (le Chêne-liège avec son feuillage souvent composite, variable, n'est qu'un cas très particulier de substrat alimentaire pour *L. dispar*).

## 2. Chenilles âgées

Sur feuillage favorable, la chenille s'alimente en décapeuse de la face inférieure du limbe jusqu'à la fin du 1er stade. Ensuite, elle découpe le limbe en l'attaquant par le bord, en "*Randfresser*". Sur feuillage ancien (faute de jeunes feuilles) les chenilles décapent jusqu'au 3ème stade.

On examinera les rythmes d'activité, les déplacements, la recherche du site de chrysalidation.

La vie larvaire de *L. dispar* est marquée, entre les 3ème et 4ème stades, par un changement de rythme d'activité alimentaire : de diurnes, les chenilles deviennent nocturnes. Le phénomène est attesté par toutes les observations (DE LEPINEY, 1930 ; LEONARD, 1970a; 1974) et a été vérifié et quantifié par HERARD (non publ.): globalement, les chenilles de 1er stade passent respectivement 13, 17 et 70 % de leur temps journalier à déambuler, manger et ce reposer, contre 4, 13 et 83 % chez les 4ème stade. Les séquences sont cependant réparties différemment le long du nyctémère. Les L1, notamment, font des repas plus nombreux et plus courts le jour que la nuit, sans que la part du temps consacré à cette activité change : le rythme est plus intense le jour. Les chenilles âgées consacrent la journée au repos et aux déplacements, la nuit à la prise de nourriture.

La pluie inhibe l'activité des chenilles, jusqu'à ce que le feuillage ait séché (CHAKIR, 1981 ; SAMMAH, 1982).

Les chenilles émettent leurs fèces quand elles sont en phase d'activité (déambulation, prise de nourriture), plutôt le jour pour les jeunes stades, plutôt la nuit pour les stades âgés (FRAVAL, 1987a).

L'étude de l'activité des chenilles, à reprendre en s'aidant de méthodes automatiques d'actographie et de chronocoprographie (EL OUARTASSI, 1982 ; FRAVAL et PERTHUIS, 1984; ALAMI-KACIMI, 1986, LANCE et al., 1986a; FRAVAL, *loc. cit.*), peut apporter de précieux renseignements qualitatifs sur les populations de *L. dispar* (LANCE et al., 1986b).

Les déplacements des chenilles âgées sont moins étudiés que la dispersion des chenilles nouveau-nées. Ils ont lieu à l'occasion des allées et venues au sein de l'arbre entre sites d'alimentation et place de repos, à l'occasion des chutes sur le sol, également à la recherche d'autres espèces nourricières.

De nombreux auteurs, dont DE LEPINEY (1930) au Maroc, LEONARD (1970a) aux U.S.A., ont décrit et analysé les causes de mouvements de masse des grosses chenilles (stades IV et suivants), au crépuscule, entre sites de repos (sur le tronc, dans des abris) et feuillage. HERARD (non publ.), étudiant les répartitions successives de chenilles marquées, n'a pas réussi à mettre en évidence un tel phénomène, que nous-même n'avons jamais perçu nettement.

En cas de forte densité, les chenilles tombent fréquemment au sol (en filant ou pas), puis regrimpent sur les arbres, s'orientant vers la silhouette d'un arbre feuillé, évitant un simple tronc, plus proche (HERARD, non publ.). Les arbres une fois défeuillés, ce mouvement se poursuit jusqu'à la mort par épuisement des chenilles ; les fils de soie dont elles ont balisé leur parcours - comportement manifesté en cas de mauvaises conditions (EL YOUSFI, 1980)- forment alors des toiles épaisses contre le tronc.

Par une suite de chutes et de réescalades, les grosses chenilles peuvent faire progresser un front de défoliation de 2 à 300 m, selon une de nos observations ; par contre, dans un autre cas (BENLAHBOUB-JAZOULI, 1978), il n'y a pas eu invasion de la zone restée feuillée par les chenilles errant sur le sol sous des arbres défeuillés.

Dans des forêts mixtes, de règle aux U.S.A., *L. dispar* opère des choix entre des hôtes plus ou moins favorables des points de vue nourriture et/ou abris, ce qui entraîne des déplacements orientés entre les arbres (BARBOSA, 1978a et b; LANCE, 1983). La situation est différente en subéraie au Maroc, où *L. dispar* s'attaque à de très nombreux végétaux, mais uniquement quand le feuillage jeune du Chêne est épuisé. De même, les discordances de "choix" (de l'espèce d'arbre) entre chenilles et chrysalides, étudiées par BARBOSA (1978a) et par MAUFFETTE et LECHOWICZ (1984) n'ont pas lieu d'être dans nos conditions.

Le comportement de recherche du site de chrysalidation n'est connu que par ses conséquences: on note que dans les populations très peu denses, les chrysalides (et les pontes, les femelles se déplaçant très peu) sont cachées dans des abris sur l'arbre (BASTAOUI, 1983; HANNAK, 1986) et dans la litière au pied des arbres (BESS et al., 1947; CAMPBELL et al., 1975a;b). Au Maroc, nous n'avons jamais observé de pontes dans la litière; dans certaines subérais (Bou-Hani, Tazekka), les femelles pondent sous les pierres et les roches.

La chrysalidation se fait souvent à l'endroit d'un obstacle (la hausse du Chêne-liège exploité notamment) ; la chrysalide est toujours suspendue, jamais posée. Parfois, les chenilles choisissent (en masse en certains lieux) des feuilles coriaces. Hors des abris, dont l'efficacité semble réelle, la position des chrysalides n'a, semble-t-il pas grande signification vis-à-vis du parasitisme ni de la prédation et celle des pontes n'a pas d'influence sur les ennemis des oeufs (FRAVAL et al., 1989).

Les études des déplacements des chenilles ont inspiré des projets de méthodes de lutte, basés, notamment sur la perturbation des ascensions du tronc, au moyen de bandes de toiles de jute (LIEBHOLD et al., 1986), de badigeonnage par un produit répulsif (BOUKHATEM, 1984) ou par un insecticide de contact (BLUMENTHAL et HOOVER, 1986).

A toutes les phases de leur vie, les chenilles de *L. dispar* produisent de (fil double de 1,5 à 8 f de diamètre), pour émigrer, pour baliser leur trajets, sur leurs place de repos (LEONARD, 1967; EL

YOUSFI, 1980) ; à la fin du dernier stade, la chenille construit un filet lâche amarré aux aspérités du liège.

### 3. Papillons

L'émergence des papillons suit un rythme journalier net (MA *et al.*, 1982).

Le mâle, comme la femelle, sont dépourvus de pièces buccales fonctionnelles ; leurs activités sont en relation avec la reproduction; elles sont modulées par un rythme journalier (ODELL et MASTRO, 1980).

La femelle, une fois ses ailes dépliées, effectue en marchant un court trajet (de quelques cm à 1 ou 2 m), généralement descendant. Elle s'agrippe au liège (vertical ou surplombant). EL OUARTASSI (1982) a montré qu'elle est capable de reconnaissance chimique, évitant les zones traitées par une préparation à base de *Melia azedarach* (L.), un antiappétant pour les chenilles. Elle s'immobilise et, durant les 3 premiers jours de sa vie (RICHERSON et CAMERON, 1974), "appelle" les mâles en émettant, par des glandes de l'extrémité de son abdomen, une phéromone. Après un ou plusieurs accouplements (RICHERSON *et al.*, 1976) elle pond une unique ponte, disposant 100 à 600 œufs côte à côte, en 2 ou 3 couches, et les enrobant et recouvrant de "poils" (écailles longues et fines) de l'extrémité de son abdomen.

Le mâle, bon voilier, a un "rayon d'action" de l'ordre du km (ELKINTON et CARDE, 1980). Son vol a fait l'objet d'études récentes, d'ordre physiologique (CASEY, 1980) et éthologique (RICHERSON *et al.*, loc. cit.; SCHROTER, 1981; PREISS et KRAMER, 1983; DAVID *et al.*, 1983; PREISS et FUTSCHEK, 1985; PREISS et KRAMER, 1986), dont les résultats s'accordent avec les observations faites au Maroc.

Les papillons s'orientent, assez grossièrement, grâce à des stimuli optiques (silhouette des arbres) et olfactifs (phéromone émise par la femelle), dont l'action combinée dans les populations naturelles de *L. dispar* est encore mal connue ; les travaux dans ce domaine sont nombreux, en relation avec la lutte par confusion sexuelle, mais la plupart ont été réalisés dans des conditions au moins en partie artificielles (animaux d'élevage, chambre de vol, attractif de synthèse, etc.).

Le phototropisme des papillons mâles a été étudié par PROTA (1974); leur capture par des pièges lumineux a également été envisagée par SZONTAGH (1974).

Le comportement de *L. dispar* est marqué d'une originalité certaine : la détection de la nourriture favorable et la dispersion incombent aux chenilles et non au papillon femelle comme chez la plupart des Lépidoptères. Les chenilles disposent de mécanismes très peu spécifiques pour accéder à l'endroit probable de la nourriture (géotropisme, phototropisme, attraction par des silhouettes d'arbres feuillés, fil de soie à suivre). Une telle stratégie est relativement coûteuse en énergie. Mais, alliée à la grande polyphagie de l'espèce et à son fort potentiel biotique, elle permet à *L. dispar* d'exploiter des arbres divers au sein de forêts de structures très différentes.

Les recherches éthologiques sur ce ravageur doivent être approfondies, pour mieux interpréter et prévoir les fluctuations d'effectifs, pour augmenter l'efficacité de moyens de lutte prometteurs. Les difficultés méthodologiques et expérimentales sont toutefois très grandes (complexité et variabilité du milieu naturel, hétérogénéité importante des comportements individuels).

## DYNAMIQUE DES POPULATIONS

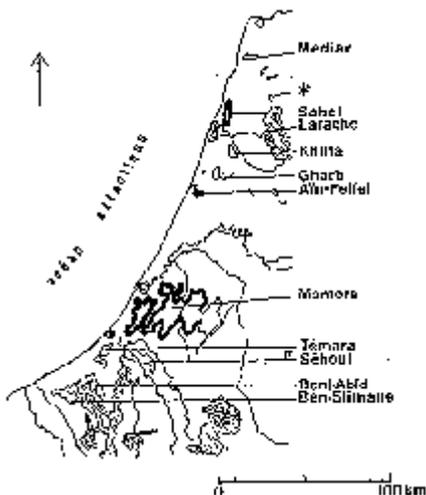
### A. FRAVAL

La dynamique des populations (ou démécologie) est une branche de l'écologie qui vise à décrire les fluctuations des effectifs des animaux au cours des générations successives et à comprendre les mécanismes responsables de ces fluctuations. Par des observations et mesures répétées dans le temps et dans l'espace et par l'interprétation de tables de vie, on cherche à faire ressortir le (ou les) facteur(s)-clé(s) de façon à concentrer les efforts de recherche en vue d'une meilleure maîtrise du ravageur ou de l'animal-ressource.

Le cas de *L. dispar* a fait l'objet de très nombreux travaux (LEONARD, 1974; CAMPBELL *et al.*, 1978; DOANE et McMANUS, 1981), la plupart aux U.S.A., consacrés aux ennemis naturels et importés de ce ravageur récemment introduit et -pensait-on- justiciable de la lutte biologique. Au Maroc, l'insecte vit dans des conditions différentes et ses fluctuations d'effectifs (souvent très spectaculaires) semblent régies par un jeu particulier des influences climatiques, des entomophages, des interventions de l'Homme et des variations qualitatives et quantitatives du Chêne-liège, *Quercus suber* (L.). Ces différents points seront examinés, à la suite d'une présentation succincte de ce qu'on a pu enregistrer des fluctuations de ses effectifs. Notons que les *L. dispar* du Chêne vert, *Quercus rotundifolia* (LAMK.) appartiennent, très probablement à un écotype différent (HERARD, non publ.); ils n'ont jamais fait l'objet d'observation suivies. Aussi ne sera-t-il question, dans ce texte, que des *L. dispar* de la subéraie atlantique, connus surtout par des travaux en forêt de la Mamora (cf. fig. 4, [chap. II](#)) (DE LEPINEY, 1930; FRAVAL *et al.*, 1975; FRAVAL *et al.*, 1980; FRAVAL, 1984; CHAKIR et FRAVAL, 1985; FRAVAL, 1986b; FRAVAL et MAKHOUKH, 1988; FRAVAL *et al.*, 1989). On leur associera les *L. dispar* de la subéraie de Bou-Hani (pré-Rif occidental) (HANNAK, 1986; AMMEJOU, en cours; VILLEMANT, en cours).

## 1. Les fluctuations des effectifs de *L. dispar*

De Tanger à Mohamedia se succèdent des forêts d'aires diverses (fig. 13), restes d'un massif continu morcelé, à l'historique très mal connu (BOUDY, 1950). Les subéraies occupent des dunes consolidées et des terrains plats quaternaires. Leur aménagement date des années vingt. Ce sont des forêts-parcs, constituées de peuplements équiennes purs de *Q. suber*, avec un sous-bois variable; dans beaucoup d'endroits, elles montrent des signes de surexploitation et de déclin manifestes.



**Figure 13: Subéraies du Maroc atlantique**  
Entourées d'un trait épais: subéraies où *Lymantria dispar* manifeste un régime cyclique. Autres subéraies: pures (grisé foncé) ou mélangées (grisé clair). Marquée d'un astérisque: la subéraie de Bou-Hani (Rif).

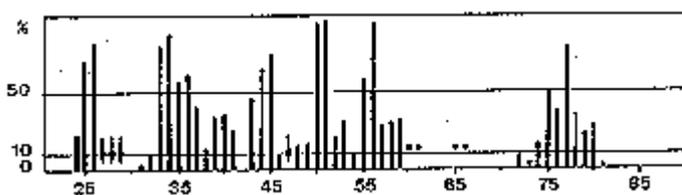
*L. dispar* est présent dans toutes ces forêts (cf. [chap. I](#)) mais les populations y évoluent selon des régimes manifestement différents. Dans certaines de ces subéraies (en blanc sur la fig. 13), les effectifs sont perpétuellement infimes. Dans les autres, par contre, on assiste à des pullulations grossièrement cycliques.

Les *L. dispar* des forêts de régime "latent" sont évidemment très mal connus. Tout au plus a-t-on pu noter l'impact relativement très fort des insectes parasites des chenilles. La cause du maintien en effectifs très petits de *L. dispar* dans ces forêts n'a pas encore reçu d'explication. MABSOUTE (1981) indique que le débourrement du Chêne-liège y est presque chaque année partiel, ce qui limite la quantité de nourriture disponible.

La description de l'évolution numérique des *L. dispar* des forêts de régime "cyclique", bien mieux étudiés, demeure cependant très complexe, très dépendante de l'échelle d'étude et des descripteurs utilisés.

A l'échelle du massif forestier (env. 55 000 ha pour la Mamora, actuellement morcelée), le descripteur le plus commun est la surface "attaquée" ou "défoliée", compilée dans un tableau ou reporté sur une carte. On dispose de telles cartes annuelles pour la forêt de la Mamora depuis 1924; quelques unes ne nous sont pas parvenues, certaines (les plus récentes) sont inexactes (FRAVAL et LHALOUI, 1980). Elles constituent cependant un ensemble unique et très précieux, dont des analyses ont été tentées (FRAVAL et HERARD, 1975; QUESTIENNE, 1979). Ni l'historique de chaque parcelle ni l'évolution de la superficie de *Q. suber*, diminuant par dépérissement, par "grignotage" (ZAKI, 1978) et par reboisement, et de plus se modifiant qualitativement (mortalités, coupes en délit, recépages, voire régénérations par semis, etc.) n'ont pu malheureusement être reconstitués (FARAH, 1980).

L'analyse de la série des valeurs des superficies défeuillées montre la succession de périodes où *L. dispar* provoque des défoliations (affectant d'une année sur l'autre des superficies fluctuantes) et de périodes, plus courtes, où aucune attaque n'est enregistrée. Phases de "gradation générale" et de "latence générale" se succèdent ainsi (fig. 14).



**Figure 14: Chronologie des attaques de *Lymantria dispar* en forêt de la Mamora (canton A)**  
D'après les relevés des Eaux et Forêts. Les flèches indiquent l'absence de renseignements; les astérisques signalent de fortes attaques dans les cantons plus orientaux.

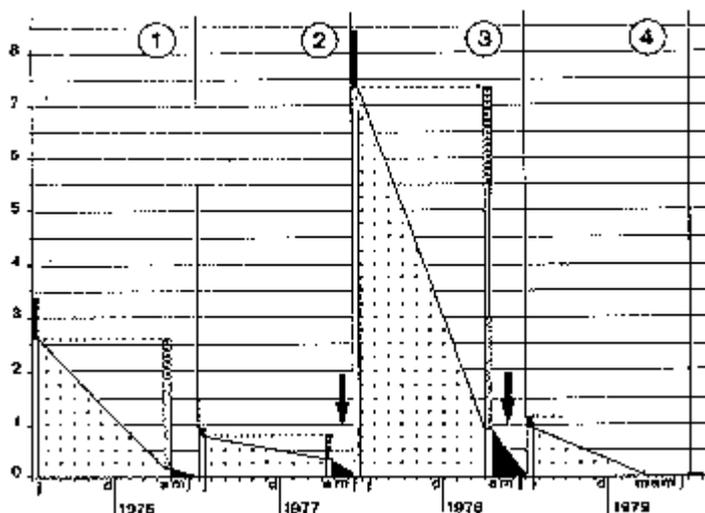
La lecture des cartes successives suggère de dessiner des "fronts d'infestation" (FRAVAL et HERARD, 1975); on remarque qu'au début de chaque gradation générale les défoliations affectent des zones très restreintes, sur la bordure ouest du massif. De là, l'infestation gagne vers l'est et se généralise. Puis s'amorce un repli vers l'ouest, les dernières manifestations de l'insecte ayant lieu en bordure ouest du massif. Les zones de départ et d'arrivée des "vagues" d'invasion apparentes fonctionnent-elles réellement comme des foyers d'où l'infestation se propagerait (grâce à des chenilles véhiculées par le vent) ou bien n'y a-t-il là qu'illusion, créée par le diachronisme des évolutions numériques des populations locales? La seconde hypothèse nous paraît capable d'expliquer la majeure partie du phénomène, sans que nous ayons élucidé les causes du retard des parcelles plus orientales. GRISON (1973) décrit -de Corse- un phénomène peu différent: la pullulation pseudo-périodique part d'un foyer bien localisé, s'étend et meurt, *L. dispar* disparaissant en premier dans cette zone-foyer.

En forêt de la Mamora, la gradation la plus récente a débuté en 1970-1972, dans le secteur de Taïcha (pointe occidentale de la forêt) et s'est éteinte au sud de Kénitra en 1982. Elle a confirmé la règle du va-et-vient décrite ci-dessus. De plus, nous avons pu remarquer un net synchronisme des pullulations et des "mouvements des fronts de la défoliation" semblables dans les forêts de Aïn-Felfel et de Khemis-Sahel (fig. 13), de même régime "cyclique".

Le facteur qui gouverne ces gradations générales est capable d'agir en même temps sur plusieurs forêts distantes: il ne peut être que d'ordre climatique. Ce facteur agit vraisemblablement surtout indirectement, en modifiant la qualité du feuillage offert à *L. dispar*. L'hypothèse d'une action directe de conditions climatiques particulières (chergui) est en cours d'examen (cf. ci-après).

A l'échelle locale, l'évolution numérique de *L. dispar* est connue, au moins dans ses grandes lignes, grâce à plusieurs dispositifs expérimentaux, suivis plusieurs années de suite, notamment le "Transect" et le "Réseau". Ces dispositifs, ainsi que les méthodes de dénombrement, sont

sommairement décrits ci-après (cf. [ann. C](#)). Pour illustrer les fluctuations interannuelles des effectifs de *L. dispar*, nous avons dessiné (fig. 15) des courbes de survie simplifiées, établies pour des tronçons du transect définis a priori, suivant le parcellaire (FRAVAL et al., 1980; CHAKIR, 1983, non publ.). Elles montrent que la mortalité varie beaucoup entre lieux, générations et phases du cycle.



**Figure 15: Evolution numérique schématique de *Lymantria dispar*: cas de la parcelle B II 7 du canton B de la forêt de la Mamora**

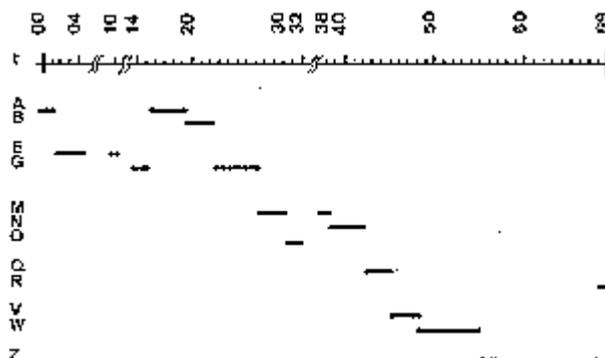
D'après FRAVAL et al. (1980) et CHAKIR (1983, non publ.).

Les effectifs sont exprimés en milliers d'œufs par arbre.

Au départ de la génération (œufs pondus), le segment noir représente les œufs non fécondés. A l'issue du stade œuf (surface pointillée), les effectifs d'œufs perdus du fait des prédateurs-démente leurs, d'œufs parasités et d'œufs non viables sont représentés respectivement par des segments remplis de pointillés, d'un trait et de gris. En noir: stade chenille. Les flèches repèrent les défoliations.

La prise en compte des dénombrements successifs des chenilles donne une description plus qualitative de l'évolution des effectifs de *L. dispar* le long d'une ligne de 7 km (fig. 16), dont une typologie (découpage) *a posteriori* a été donnée (FRAVAL et MARHOUKH, 1988), conduisant à individualiser des segments de l'ordre du km (fig. 17).

Sur chacun d'eux, les *L. dispar* ont connu une évolution typée, alors que la situation enregistrée au départ (1976) était remarquablement homogène (en apparence?). Ces différences sont mises au compte, en première analyse, de propriétés dissemblables des Chênes-lièges (FRAVAL, 1984; FRAVAL, 1986a; CHORFI, 1987) qu'on ne sait pas expliquer.



**Figure 17. Répartition spatiale (le long d'un transect) des zones homogènes du point de vue évolution numérique de *Lymantria dispar***

D'après FRAVAL et MAKHOUKH (1988).

La typologie est issue de l'analyse des données présentées en fig. 16. En abscisses: les stations du transect; en ordonnées: les lettres repèrent les classes de stations du transect; leur éloignement dans l'alphabet traduit approximativement leur distance dans l'espace factoriel.

L'étude d'ensembles bi-dimensionnels d'arbres contigus (FRAVAL et al., 1978; FRAVAL *et al.*, 1989) confirme la pertinence de l'hypothèse d'une juxtaposition de "populations" d'étendues géographiques diverses de l'ordre du km, identifiables pendant la durée d'une gradation générale. Au sein de ces populations, les effectifs évoluent sous la dépendance d'une série de facteurs agissant sur les individus des écophases successives selon des modalités qu'on a, dans certains cas, explicitées et qu'on va décrire ci-après.

## 2. Action du facteur trophique

Les variations qualitatives et quantitatives du feuillage nourricier nous sont apparues -lors de nos travaux réalisés pendant la gradation générale 1972-1982 en Mamora- être le facteur décisif des fluctuations locales d'effectifs. Deux séries d'investigation ont été entreprises, pour éclairer le mécanisme d'action de ce facteur:

- les conséquences sur les individus de régimes qualitativement et quantitativement déficients ont été étudiés au laboratoire par HERARD (1984);
- l'évolution des effectifs de *L. dispar*, celle du feuillage du Chêne-liège et leurs interactions ont été décrites au moyen d'estimations et de mesures régulières le long du dispositif en transect déjà évoqué.

L'analyse du rôle du facteur trophique dans la dynamique des populations de *L. dispar* a été présentée dans plusieurs textes (FRAVAL, 1979; FRAVAL, 1984; FRAVAL, 1986a); nous l'exposerons ici au travers de l'étude de quelques situations trophiques (état de la nourriture et son évolution au cours de la vie larvaire de l'insecte), suivie par l'examen des réactions du Chêne-liège.

La situation optimale est celle qui se traduit par les fécondité, fertilité et survie dans l'oeuf au cours de la diapause les plus élevées. Au laboratoire, elle est créée par une alimentation quotidiennement renouvelée de feuilles jeunes de Chêne-liège. En forêt, elle se rencontre notamment lorsque des pluies de printemps abondantes font débourrer l'arbre en continu et que les chenilles sont rares (ne se concurrencent pas). Les chrysalides sont lourdes (>1,5 g) et les pontes grandes, (env. 3,5 cm de grand diamètre).

La situation de déficience quantitative est observée lorsque les chenilles ont épuisé tout le feuillage disponible, ce qui arrive au-delà du stade IV, pour de très fortes densités. La pénurie absolue est précédée d'une phase de pénurie relative où les chenilles sont sous-alimentées et s'épuisent en déplacements balisés d'un fil de soie (cf. [chap. IV](#)). Les élevages montrent que le jeûne annule la croissance et provoque une mortalité très importante; les femelles survivantes pondent des oeufs viables, en faible quantité. En forêt, les chenilles en situation de disette ont leur comportement modifié: actives jour et nuit, elles circulent, tombent des arbres, regrimpent, pour finir par mourir, s'accumulant en masse au pied des troncs. Les chrysalides survivantes, des mâles pour la plupart, sont légères. La fécondité des femelles est très réduite.

Les feuilles jeunes de Chêne-liège une fois épuisées, les chenilles consomment d'autres aliments. Feuilles anciennes de Chêne-liège (cf. ci-dessous), Doum et Poirier sauvage sont attaqués simultanément; en bordure de forêt les chenilles se portent sur les arbres fruitiers et les cultures, qui peuvent subir de graves dégâts (cf. [tabl. VI](#)).

En situation de déficience qualitative, les chenilles s'alimentent sur le feuillage ancien de *Q. suber*, qui est le seul disponible, pour cause de débourrement retardé ou annulé (cf. ci-dessous) ou pour cause d'épuisement du feuillage nouveau par des chenilles trop nombreuses. Le premier cas concerne les chenilles de 1er stade; leur maintien plus d'1 semaine sur feuillage ancien provoque une mortalité très forte; les survivants supportent 2 semaines supplémentaires de ce régime, après quoi leur fécondité est altérée, ainsi que la survie embryonnaire. En forêt, nous n'avons jamais observé l'absence absolue de débourrement, sauf sur quelques arbres.

La situation de déficience qualitative (partielle) peut être suivie par l'épuisement total du feuillage, les chenilles disposant successivement de feuillage ancien, peu consommé, de feuillage nouveau, rare et très vite épuisé; de feuillage ancien lui-même consommé jusqu'à sa disparition. C'est la situation la plus défavorable; reproduite en élevage, elle se traduit par une forte mortalité des chenilles de la zone, en estivo-hivernation dans le chorion. En forêt, elle se traduit par la disparition des *L. dispar* à la génération suivante.

La réaction phénologique du Chêne-liège à la défoliation n'avait pas été observée auparavant. Nos observations ont mis en évidence que le débourrement printanier de *Q. suber* se fait selon des modalités diverses; parfois il est précédé d'une chute massive des feuilles anciennes (BOUDY, 1950), parfois il n'affecte qu'une partie de la frondaison (CAMUS, 1938); le plus souvent il ne suit aucun de ces schémas, étant généralement total et suivi de la chute des vieilles feuilles. On a remarqué que, en un même lieu, selon l'année, le débourrement pouvait être synchrone sur tous les arbres de quelques ha comme n'affecter que des arbres isolés, ou en paquets (mosaïque)... L'analyse des données recueillies sur le "Transect", tentée par CHEMAOU-EL-FIHRI (1982), poursuivie (sur 8 stations-échantillons) par FRAVAL (1986) est en voie d'achèvement (CHORFI, 1987).

Il apparaît que chaque arbre possède son comportement propre, sa "personnalité". Il se dégage cependant des règles:

- la défoliation totale du Chêne-liège par *L. dispar* (en mai) est presque toujours suivie, au bout de 3 à 4 semaines, d'une refeuillaison complète (en juin);
- l'année suivant la défoliation/refeuillaison, le débourrement ne se fait pas (sauf sur quelques rameaux à l'extrémité des branches) ou bien il se fait, plus ou moins complètement, mais très en retard, créant une situation de discordance phénologique;
- en l'absence de défoliation, le Chêne-liège renouvelle entièrement son feuillage au printemps.

Ainsi, le schéma-type d'une gradation locale se présente comme suit : Les 2 premières années, les chenilles peu nombreuses disposent de feuillage favorable en quantité suffisante, d'où, entre les 2ème et 3ème générations, un très fort accroissement des effectifs: le nombre de chenilles outre passe alors la capacité du milieu et les arbres sont défeuillés. Les survivantes pâtissent des effets d'une mauvaise alimentation et la 4ème génération, très peu nombreuse, se trouve en présence d'un feuillage défavorable ; ses effectifs sont encore réduits par les ennemis naturels (cf. ci-après).

Ce schéma, confirmé par des observations en différents lieux de la Mamora et également en subéraie rifaine (Bou-Hani), attesté même par l'examen de cas particuliers (FRAVAL, 1984) est original. Pour DE LEPINEY (1930) les ennemis naturels, mais aussi la discordance phénologique et le jeûne découlant de la surpopulation sont les facteurs principaux de la dynamique des populations de l'insecte. En Tunisie, RABASSE et BABAULT (1975), comme ROMANYK (1973) en Espagne, CABRAL (1977) au Portugal, PROTA (1976) et LUCIANO et PROTA (1981a et b) en Sardaigne, attribuent aux ennemis naturels (dont une ou plusieurs épizooties intervenant comme facteur dépendant de la densité) le rôle primordial dans la régulation, tout en reconnaissant l'importance de la discordance phénologique, mais sans en faire un facteur régulier ni très important.

Ailleurs dans le Monde, la privation de nourriture consécutive à la défoliation de la plante-hôte est rarement reconnue comme le facteur décisif du devenir des populations: citons les observations de FORBUSH et FERNALD (1896) au début de l'expansion de l'espèce aux U.S.A.;, celles de divers auteurs, en Dalmatie et en Crimée, citées par SCHEDL (1936), celles de DOANE (1968) évaluant les conséquences d'un traitement. Les effets d'un jeûne limité et localisé dans le temps sont décrits par LEONARD (1970b) à partir d'élevages sur milieu artificiel: l'activité de

déambulation est accrue et le nombre de stades larvaires est augmenté si la privation de nourriture est appliquée au 1er stade, réduit si elle est appliquée au début des stades ultérieurs.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'alimentation de *L. dispar* et à ses relations avec ses plantes-hôtes. Les limites de la polyphagie ont été cherchées notamment par KURIR (1953): elles sont fort étendues mais cette polyphagie s'exprime plus ou moins en fonction de la diversité offerte par l'habitat. Dans les peuplements forestiers mélangés (très fréquents en Amérique du Nord), certaines associations d'essences sont plus favorables que d'autres à *L. dispar* et leur répartition contribue déterminer les zones sensibles; ce dernières se caractérisent outre par la présence d'abris (BESS *et al.*, 1947; BARBOSA, 1978a et b).

Sur une espèce végétale capable d'assurer le développement complet de l'insecte, la survie, la croissance et la reproduction dépendent du lieu d'alimentation (POTTS, 1938), de l'âge des feuilles (RIDET, 1972; HOUGH et PIMENTEL, 1978; VALENTINE, 1983; RAUPP *et al.*, 1988), de l'intégrité des feuilles voisines (WALLNER et WALTON, 1979). L'évolution de *L. dispar* est également fonction de l'état physiologique de l'arbre, donc de l'âge de celui-ci, du mode de conduite de la forêt, des conditions pédoclimatiques, des actions de l'Homme. Le développement de l'insecte est plus rapide et sa survie plus probable sur du feuillage d'arbres mal venants, chétifs, abimés (VON RUDNEW, 1963; PATOCKA, 1973).

La recherche des caractéristiques physiques et chimiques des feuilles qui conditionnent leur qualité alimentaire pour *L. dispar* a pour motivation essentielle la construction d'une théorie générale des défenses des plantes contre leurs dépédateurs. BARBOSA et KRISCHIK (1987) en dressent l'état et, à partir des observations faites dans les peuplements mixtes de l'Ouest des U.S.A., montrent le rôle prépondérant de substances allélochimiques spécifiques (alcaloïdes).

Particulier, semble-t-il aux *L. dispar* de certaines subéraies marocaines atlantiques, limité peut-être à une époque, le mécanisme que nous avons décrit, basé sur une autorégulation avec rétroaction négative (due à l'arbre), est peu fréquent chez les insectes arboricoles, à notre connaissance. L'intervention d'un tel mécanisme est soupçonnée dans les systèmes *L. dispar/Quercus velutina* (LAM.) et *L. dispar/Betula populifera* (MARSCH) par WALLNER et WALTON (1979). Elle joue un rôle important dans les 2 cas suivants: - la défoliation de *Betula pubescens* (EHRH.) par la chenille de *Epirrita autumnata* (BKH. (Lép. Geometridae) induit la résistance de l'arbre au ravageur selon 2 mécanismes (de nature inconnue): l'un, quasi immédiat, s'oppose au développement des individus de la génération en cours, l'autre induit une résistance de longue durée (HAUKIOJA, 1982); - Les populations de la Tordeuse du mélèze, *Zeiraphera diniana* (GUENEE) (Lép. Tortricidae) se développent, dans des conditions climatiques favorables, jusqu'à provoquer des modifications du feuillage, lequel devient défavorable, induisant la rétrogradation (BALTENSWEILER *et al.*, 1977).

Des observations étendues seraient nécessaires pour affiner le schéma et préciser les conditions et les limites de son application. Il a été utilisé avec succès pour un programme de surveillance du canton A de la forêt de la Mamora (FRAVAL et LHALOUI, 1980) et doit être testé lors de la nouvelle gradation (RAMZI, en cours). Il permet d'ores et déjà de prévoir qu'un traitement phytosanitaire unique, incomplètement efficace ou appliqué sur une aire trop restreinte, en période de gradation générale, se traduira par un report de la pullulation de 2 à 3 ans.

Il reste également à étudier d'autres composantes qualitatives de l'alimentation de *L. dispar*, moins évidentes que la répartition du feuillage entre nouveau (favorable) et ancien (défavorable), et capables d'influer beaucoup sur les performances de l'insecte. Ceci n'est à la portée que d'une équipe pluridisciplinaire bien outillée. Le Chêne-lège est un végétal très polymorphe, qu'on serait tenté de qualifier de "capricieux"; nous n'en avons qu'une connaissance trop partielle et imprécise.

### 3. Les facteurs climatiques

Pour beaucoup de ravageurs, ce sont les facteurs primordiaux de la régulation des populations. Quelques auteurs ont attribué le déclenchement des gradations à des modifications du climat général. Pour WATT (1968 in LEONARD, 1974), les pullulations succèdent aux étés particulièrement chauds (aux U.S.A.). En U.R.S.S. occidentale, BENKEVICH (1972) a établi qu'une couverture neigeuse (protégeant les oeufs) déclenche la pullulation et a montré l'existence d'une relation entre les fluctuations (de période égale à 11 ans) des taches solaires et celles des effectifs de *L. dispar*.

De nombreux auteurs ont cherché à quantifier les relations entre les températures et la durée des stades de développement et étudié l'action du froid sur le développement de diapause. Leurs résultats ont été rapportés récemment dans DOANE et McMANUS (1981) (cf. [chap. III](#)). La résistance des oeufs de *L. dispar* au froid est remarquable: une température de  $-32,2^{\circ}\text{C}$  n'affecte pas les oeufs protégés par la neige; exposés, ils résistent bien à  $-20^{\circ}\text{C}$  (divers aut.; récapitulation dans DOANE et McMANUS, *loc. cit.*). Les conséquences sur les populations de *L. dispar* de telles ou telles conditions thermiques restent très mal évaluées.

Le climat du Maroc nord-atlantique est dominé par l'influence océanique; il est caractérisé par des hivers doux (le gel est rare et la neige tout à fait exceptionnelle, ce qui exclut toute action létale du froid) et par une saison sèche et chaude de mai à octobre, durant laquelle la température peut atteindre  $40^{\circ}\text{C}$  et l'humidité s'abaisser à moins de 50 % en cas de "chergui" (vent d'est); il tombe de 580 à 450 mm de pluie en Mamora (d'ouest en est) en 50 jours environ par an, à l'automne et au printemps. Les données météorologiques sont analysées jusqu'en 1955 (METRO et SAUVAGE, 1955; DE BEAUCORPS *et al.*, 1956). Depuis, aucune analyse n'a été publiée à notre connaissance.

Le rôle des facteurs climatiques, dans le cas des *L. dispar* de la subéraie atlantique, n'apparaît pas distinctement (DI-PIETRO, 1979a). Pour préciser ce rôle, nous avons procédé à des études de plusieurs types. FARAH (1980) a recherché des liaisons statistiques entre des descripteurs (simples et composites) du climat et l'apparition et la disparition des infestations par *L. dispar*. Il en ressort que les pullulations cartographiées depuis 1924 en forêt de la Mamora ne semblent pas être déclenchées par des événements climatiques; la seule corrélation trouvée l'est avec les fluctuations de l'activité solaire (cf. ci-dessus). Ce travail mérite d'être repris avec des procédures d'analyses de données et des moyens informatiques adaptés (cf. [chap. II](#)); mais rien ne pourra pallier l'absence, ou le caractère manifestement erroné, de beaucoup de données météorologiques récentes.

Des observations au laboratoire (HERARD, non publ., SAMMAH, 1982) et en forêt (CHAKIR, 1981) ont montré l'effet d'accidents climatiques sur le comportement de *L. dispar*. Une pluie interrompt les activités (déambulation, prise de nourriture) de la chenille et le résultat est très probablement identique à celui d'un jeûne de même durée. Le bilan exact reste à déterminer. Il est probable que les chenilles rattrapent une fois le feuillage sec et qu'elles profitent de la meilleure qualité de leur alimentation, amenée -entre autres- par les jeunes feuilles que l'arbre produit en continu (cf. ci-dessus).

Le chergui interrompt aussi l'activité des chenilles (BONNET et SAMMAH, 1982, non publ.). Son effet sur les chrysalides, les adultes, les oeufs en cours de développement embryonnaire, semble beaucoup plus important qu'il n'a été jusque là soupçonné, selon les résultats des investigations (mesure des effets de hautes températures appliquées au laboratoire) de BOUR (en cours). Le chergui, aux effets débilitants et létaux incontestables, est un élément qui survient de façon aléatoire et affecte les populations du Bombyx disparate selon un schéma complexe; nous formulons l'hypothèse qu'une sélection des victimes (individus et populations) est opérée par l'habitat d'une part, lequel offre plus ou moins d'abris, de qualités variées et par la chronologie

des individus d'autre part (les phases du développement sont plus ou moins sensibles et plus ou moins abritées).

Le vent est le véhicule de la dispersion de l'espèce. Comme nous l'avons vu plus haut, les comportements de dispersion des chenilles sont liés à leur densité et à leur alimentation. Le vent n'intervient que dans des limites étroites de vitesse (de 1 à 3 m/s); son rôle général et la portée des remaniements qu'il provoque demeurent mal compris. Dans le cas particulier des lisières (et des crêtes), il a été établi qu'en débarassant les arbres de la plupart des chenilles, il créait de bonnes conditions pour celles demeurées sur place et leur assurait la survie et de bonnes performances de reproduction, les chenilles de l'intérieur de la forêt (comme celles des creux) périssant de famine (FRAVAL et BENLAHBOUB-JAZOULI, 1984).

Le climat agit manifestement de façon indirecte sur *L. dispar* par l'intermédiaire du Chêne-liège dont il gouverne la vigueur et détermine la survie. Nous avons évoqué les débourrements prolongés de printemps en cas de pluie. A l'inverse, une sécheresse grave - telle celle des années 1981 *et sqq.* - a d'une part provoqué la chute prématurée du feuillage des arbres dans certaines zones de la Mamora (HAMDAOUI, 1981) et d'autre part provoqué la mort de nombreux sujets, leur affaiblissement ayant permis l'installation du champignon *Hypoxylon mediterraneum* comme des insectes xylophages *Cerambyx cerdo* (L.) (Col. Cerambycidae) et *Platypus cylindrus* (L.) (Col. Platypodidae) (EL ANTRY, 1986; CHADIGAN, 1987). Même survivants, les arbres voient leurs propriétés nutritives modifiées (cf. ci-après) pendant et à la suite de ces périodes de souffrance; de plus *C. cerdo* crée sur l'arbre des abris (entrées et cicatrices de galeries, lièges décollés) très favorables au maintien de *L. dispar* en période de latence; enfin les arbres souffreteux sont les premiers mutilés par les riverains.

Le rôle des différentes composantes du climat dans la dynamique des populations de *L. dispar*, fort complexe, ne sera pas élucidé rapidement. Les expérimentations sont difficiles, et les données météorologiques disponibles sont insuffisantes.

#### 4. Les ennemis naturels

Les ennemis naturels (y compris les agents pathogènes) de *L. dispar* ont fait l'objet de la plupart des travaux de recherche consacrés au ravageur. Dans beaucoup de situations, ils sont considérés comme des agents régulateurs efficaces des populations de l'insecte, dépendants de la densité. Dans les aires où *L. dispar* est d'introduction récente (U.S.A. surtout, mais aussi Maroc), on a eu longtemps l'espoir de venir à bout du fléau par l'acclimatation ou l'épandage inondatif d'insectes entomophages et d'agents de maladies.

L'inventaire des introductions d'antagonistes aux U.S.A. et l'évaluation de leur impact (décevant) sur les pullulations de *L. dispar* ont été exposés par plusieurs auteurs (cf. *in* DOANE et McMANUS, 1981).

Au Maroc, un premier inventaire des antagonistes de *L. dispar* a été dressé par FERRIERE (1927) et par DE LEPINEY (1927); depuis il a été précisé et étendu par FRAVAL et HERARD (1975), HERARD et FRAVAL (1980), DI-PIETRO (1979b), CHAKIR et FRAVAL (1985), VILLEMANT (1989).

L'inventaire à jour, avec une présentation succincte de chaque entomophage, est donné ci-après (cf. ann. [A1](#) et [A2](#)).

Dès 1927, DE LEPINEY, notant l'absence de tout parasite oophage, introduisait depuis les U.S.A. un Hyménoptère Encyrtide originaire du Japon, *Ooencyrtus kuvanae* (HOW.), dont la dispersion et l'acclimatation furent jugées très satisfaisantes (DE LEPINEY, 1932). Cet insecte a fait l'objet depuis de quelques travaux (HERARD, 1978; HERARD et MERCADIER, 1980; BENAZOUN et FRAVAL, 1983). Présent partout au Maroc sauf en montagne, il est effectivement très bien acclimaté mais on doit constater que son introduction n'a pas eu d'effet visible sur le développement des gradations de *L. dispar* (cf. fig. 14).

Dépourvu de compétiteurs, ce parasite développe de 10 à 20 générations au cours de l'année, en continu. L'inefficacité de cet oophage tient à plusieurs raisons. La configuration de la ponte (oeufs sur plusieurs couches) fait que seuls les oeufs de la couche externe (un peu plus de la moitié) sont accessibles au parasite (HERARD, 1975, non publ.). Parmi les oeufs de la ponte, certains sont détruits ou détachés par les prédateurs-démanteleurs, et d'autres, non fécondés ou morts, ne peuvent assurer le développement d'*O. kuvanae*.

Cet auxiliaire peut parasiter 1/3 de l'effectif d'oeufs, ce qui est insuffisant pour avoir un impact décisif. Ce taux est cependant plus élevé que ceux constatés en Europe (cf. in HERARD, 1979). En période de latence, les pontes, profondément cachées dans des abris du tronc des Chênes-lièges, ne sont en général pas parasitées. Le devenir d'*O. kuvanae* lors de cette phase gradologique où les éventuels hôtes de substitution sont également fort rares n'est pas connu, de même que la façon dont il "suit" les gradations locales de *L. dispar*, dont la brutalité, *a priori*, s'oppose à son développement. Divers insectes (Col. *Ostomatidae* et *Dermestidae*, Lép. *Tineidae* et *Pyrilidae*) attaquent les pontes, consommant ou non des oeufs, mais disloquant en tous cas la masse ovulaire. Ce sont les "prédateurs-démanteleurs" de pontes, présents partout au Maroc, rarement signalés dans le reste de l'aire géographique de *L. dispar*. Leur impact est très variable en fonction de la ponte, de l'arbre, du lieu, de l'année (BENLAHBOUB-JAZOULI, 1978; ZAIMI, 1979; FRAVAL *et al.*, 1989; VILLEMANT *et al.*, 1989) et les facteurs régissant leur abondance et leur répartition restent à préciser (VILLEMANT, en cours). Leur biologie, décrite par DE LEPINEY (1930) fait l'objet actuellement d'études complémentaires (ZEMMOURI et VILLEMANT, en cours).

Leur impact s'évalue par la proportion d'oeufs pondus qui sont détruits (consommés et/ou délogés) par leur action. Il varie (moy. sur une zone de quelques ha) de quelques % à plus de 80% (CHAKIR et FRAVAL, 1985).

Leur polyphagie (ce sont des détriophages nécrophages, voire cléthrophiages) leur permet sans doute de subsister en l'absence de *L. dispar*; leur absence des pontes cachées en phases de latence jointe à leur abondance "normale" constatée dès que l'effectif augmente (cf. in FRAVAL *et al.*, 1989) laisse penser que ce sont des animaux assez opportunistes, sans qu'on puisse rejeter, dans l'état actuel des connaissances, l'existence de liens spécifiques avec les pontes de *L. dispar*.

Dans toutes les situations observées lors de la dernière gradation générale, les ennemis des chenilles ont été extrêmement discrets. Les *Apanteles spp.* et *Meteorus pulchrichornis* (WESMAEL) (Hym. *Braconidae*) ont parasité, ensemble, tout au plus 10 % des chenilles, localement. Ils possèdent eux-mêmes un cortège important et actif de parasites.

Cependant, leur impact relativement très fort avait été noté dans des populations en phase gradologique de latence, les très rares chenilles observées étant alors presque toutes parasitées.

Récemment, l'étude d'une pullulation locale à proximité de Kénitra (à El Hanchat) a permis d'observer des taux de parasitisme très élevés, par les 2 Braconides; les frondaisons sont demeurées quasi-intactes en dépit d'un effectif de chenilles écloses suffisant pour amener la défoliation totale (FRAVAL *et al.*, 1989). Il s'agit d'un régime de régulation très différent de celui observé jusque là. On ignore les raisons de son installation et de sa perpétuation 2 ans de suite au moins. Un étalement très grand des éclosions a sans doute favorisé ces entomophages en leur permettant d'effectuer 2 ou 3 générations successives.

A l'instar des ennemis des chenilles jeunes, les parasites des chenilles âgées et des chrysalides (Tachinaires et le Chalcidien *Brachymeria intermedia* (NEES)), jusque là toujours observés en effectifs très faibles ont eu, sur cette population d'El Hanchat, un impact exceptionnellement fort. *Calosoma sycophanta* (L.) est un prédateur très actif des chenilles et des chrysalides; il n'est qu'exceptionnellement abondant en Mamora.

Pratiquement aucune maladie n'a été signalée au Maroc, jusqu'à l'introduction, en provenance de Roumanie, du *Baculovirus* de *Lymantria dispar* (MAZIH, 1979; SAIDI, 1981; FRAVAL *et al.*, 1981a). Ce virus ne semble pas s'être maintenu du fait de la disparition de l'hôte à l'issue de la rétrogradation générale de 1981-1982. La tentative de réintroduction de 1987 a échoué (FRAVAL *et al.*, 1989).

Un nombre relativement réduit d'espèces et l'absence d'épizooties constituent une situation originale, par rapport à celle décrite des pays voisins (FRAVAL, 1986) où une faune antagoniste plus riche joue régulièrement un rôle décisif dans le déclin des pullulations. En Tunisie, RABASSE et BABAULT (1975) indiquent qu'une épizootie -capable d'anéantir la population- se déclenche en cas de forte densité de population. Dans des conditions différentes (pontes dans la litière), aux U.S.A., des prédateurs terrestres (une souris et une musaraigne) jouent un rôle majeur, en dévorant les chenilles âgées et les chrysalides exposées ou mal abritées (DOANE et McMANUS, 1981).

## 5. Les actions de l'Homme

Les forêts de Chêne-liège de la bordure atlantique sont des forêts-parcs, soumises à une intense pression de la part des "riverains". Ceux-ci y ont droit de parcours et de ramassage du bois mort. Le bétail est beaucoup trop nombreux (FAY et ZITAN, 1979), les coupes affectent les arbres entiers et la ramée et la glandée se pratiquent très couramment. Aucune régénération du Chêne-liège ne semble possible; les glands sont ramassés ou consommés par les animaux, les jeunes chênes plantés sont broutés, les recépages ne réussissent souvent pas, à cause de l'âge des souches ou de phénomènes hydrologiques. La forêt offre à *L. dispar* des ressources et des conditions qui n'existent pas dans une subéraie "naturelle", telle qu'elle est préservée dans de rares zones d'accès interdit (Réserve Royale de Chasse par exemple).

Cette anthropisation se traduit par des caractères bien visibles: réduction des superficies de subéraie, diminution de la densité, allure "en chandelier" des arbres à la charpente réduite à un axe et quelques moignons pourvus de rejets; de plus les frondaisons sont taillées net à 2 m du sol et, au dessous de ce "plafond", on ne trouve que de très rares rejets buissonnants, maintenus ras par la dent du bétail. L'anthropisation

a pour effet de modifier la qualité du feuillage et la phénologie de l'hôte végétal, éléments très importants pour *L. dispar*. Selon VON RUDNEW (1963), une forêt en mauvais état est -au moins dans certaines conditions- favorable au ravageur; en Ukraine, les forêts climaciques ne connaissent pas de pullulations de *L. dispar*, alors que celles-ci se manifestent près des gares et des agglomérations; d'où l'hypothèse d'une résistance du végétal sain et vigoureux à l'insecte, laquelle résistance décline si le végétal est dans un mauvais état. D'après cet auteur, *L. dispar* survit en plus grands nombres et se développe mieux sur feuillage excisé que sur les feuilles en place, phénomène dû à la disparition de ce facteur de résistance dans les feuilles détachées. De même, PATOCKA (1972) observe (en Slovaquie) que les pullulations de *L. dispar* se manifestent principalement dans les forêts aux arbres malvenants ou abîmés par le bétail et conclut -se référant à ses élevages sur branches annellées- que la qualité de la nourriture est le principal facteur permettant la progradation et qu'elle est accrue par la dégradation de l'arbre.

Les résultats relatifs aux chênes à feuilles caduques sont à transférer avec prudence aux conditions des *L. dispar* marocains. SAIDI (1980) a confirmé par une expérience analogue à celle de VON RUDNEW (1963), au moyen d'élevages synchrones dans des cages identiques (en Mamora), que l'élevage sur feuillage excisé confère à *L. dispar* un développement plus rapide. DAHOU (1984) montre par des élevages *in situ* (en Mamora), que le développement des chenilles est meilleur sur les feuilles des arbres chétifs et sur les feuilles de rejets.

Dans certaines circonstances, les arbres affaiblis ont une phénologie s'écartant de celle de leurs voisins vigoureux. MABSOUTE (1981) a observé à El Menzeh, en avril, un débourrement "en

mosaïque": les sujets malingres, écîmés, dont le liège est arraché, au pied temporairement inondé, débourent vigoureusement tandis que des arbres voisins, mais grands, vigoureux et très peu abîmés (gardés par les riverains comme producteurs de glands) conservent leur feuillage, ne manifestant qu'un débourement très partiel, plus tardif, localisé à l'extrémité de certains rameaux. Les expériences d'élevage in situ de cet auteur, sur les arbres des deux catégories, n'ont pas été suffisamment concluantes; il est en effet très difficile de séparer les effets - tous deux bénéfiques pour l'insecte - de la valeur nutritive plus grande éventuelle du feuillage d'arbres abîmés et de la présence, plus tôt et en plus grande abondance de feuillage favorable parce que jeune.

Les moyens simples et sûrs de comparer les valeurs alimentaires de feuillages divers font toujours défaut (DAHOU, 1984); nous ne disposons que d'indications sur les effets bénéfiques retirés par l'individu de *L. dispar* d'une alimentation sur des arbres dégradés.

Les effets au niveau des populations de l'insecte ne sont pas connus. Nous n'avons pas de bases suffisantes pour comparer précisément la situation au début du siècle avec celle que nous observons. Les changements paraissent toutefois peu importants. Ils risquent fort de s'intensifier, sous l'effet du vieillissement des arbres (il n'y a pas de régénération) ou de la pression d'une population riveraine en forte expansion démographique.

L'intervention directe de l'homme consiste en des actions de lutte, toutes effectuées en subéraie atlantique, peu nombreuses (FRAVAL, 1982; cf. chap. VII). En 1926-1928 est introduit et acclimaté le parasite oophage *Ooencyrtus kuvanae* (voir ci-dessus); en 1957, une partie du canton A de la Mamora est traitée par le DDT; en 1975, 1976, 1978 et 1979 sont réalisés des essais, sur de faibles superficies (20 ha environ), de préparations à base de *Bacillus thuringiensis* (BERL.), de diflubenzuron, d'une préparation du *Baculovirus* de *L. dispar*. En 1981, le Nord du canton A, où les populations du défoliateur sont en rétrogradation générale, reçoit un traitement par la "bactospéine" (*B. thuringiensis*), sur une superficie de 6 700 ha. A la même époque, et dans les mêmes conditions gradologiques, un traitement identique est fait en forêt de Khemis- Sahel. En 1977, 600 ha près de Kénitra sont traités par des moyens terrestres avec *B. thuringiensis* (RAMZI, 1987; FRAVAL et al., 1989).

L'auxiliaire *O. kuvanae* s'est fort bien acclimaté mais n'a pas sensiblement modifié le cours des pullulations de *L. dispar*. Les résultats des traitements de 1957 ne nous sont pas parvenus. L'application puis l'acclimatation du virus ont démontré la sensibilité des *L. dispar* locaux à cet agent mais la rétrogradation survenue peu après ne permet pas de conclure quant aux effets à long terme. Les enseignements du traitement à grande échelle de 1981 sont limités du fait qu'il a été réalisé tardivement, contre les chenilles âgées (FRAVAL, 1982); il a peut-être retardé la réapparition du défoliateur sur la bordure atlantique de la Mamora. Les interventions précoces prévues contre les moindres foyers annonçant la progradation n'ont pu avoir lieu.

Les traitements, jusqu'ici, sont demeurés, pour diverses raisons, exceptionnels et ont eu peu d'influence sur le cours de la gradation générale du ravageur. S'ils se généralisaient, ils introduiraient certainement une perturbation considérable dans le(s) mécanisme(s) de régulation des populations du défoliateur.

## En guise de conclusion

Nous distinguons, dans les subéraies atlantiques, 3 modes principaux de régulation des populations de *L. dispar*.

Dans le régime "latent", les effectifs restent perpétuellement très faibles, probablement sous l'effet d'un milieu trophique jamais très favorable (débourement partiel des arbres) et des ennemis naturels des chenilles toujours efficaces.

Dans le régime "cyclique", les effectifs varient au gré des disponibilités alimentaires dont la qualité et la quantité déterminent la survie et les performances des individus. L'absence de

débourrement du chêne-liège consécutif à la défoliation totale introduit une répression complémentaire. Les ennemis naturels, dont les populations évoluent au rythme très heurté de l'hôte, sont peu efficaces ; les épizooties sont absentes.

Dans le régime "permanent", les *L. dispar* sont nombreux en début de génération, mais plusieurs entomophages concourent à une mortalité très importante. La phénologie des arbres varie indépendamment. Observé par DE LEPINEY (1930), ce n'est que depuis 1987 que nous l'observons de nouveau.

Si le régime latent semble bien propre à certaines forêts, régimes cyclique et permanent se succèdent en Mamora, sans qu'on ait compris les raisons de tels basculements, ni les changements survenus depuis l'époque de la première mise en valeur de la subéraie (années vingt) et des premières observations entomologiques.

Une généralisation des traitements (même avec un agent "biologique" non écocide) serait très dangereuse, d'autant qu'un régime de régulation par les ennemis naturels, semble devoir se maintenir.

*L. dispar*, insecte très plastique par lui-même, forme des populations qui selon le lieu et l'époque, sont gouvernées par des mécanismes différents. Un très fort potentiel biotique, des capacités de dispersion élevées, une polyphagie étendue, une rusticité certaine font que l'insecte, jamais éliminé de nulle part, développe très vite des pullulations spectaculaires dans des conditions favorables. Ses relations avec nos Chênes-lièges suggèrent un fort degré d'"adaptation". L'insecte est cependant très récent: il exploite un matériel végétal mangeable et digeste (avec des variations), qui le supporte bien (refeuillaisons) en vertu d'une adaptation à l'incendie. DE LEPINEY (1930) puis BOUDY (1950) ont rapporté des témoignages indiquant que, au début du XXème siècle, avec la mise en valeur et la pacification, le Bombyx disparate a en quelque sorte remplacé les incendies qui parcouraient très fréquemment une Mamora non pâturée (à cause de l'insécurité) et donc au sous-bois fourni et inflammable.

La multiplicité des régimes de dynamique des populations, qui existe aussi aux U.S.A. (CAMPBELL et SLOAN, 1978a et b; DOANE et McMANUS, 1981), est déroutante pour le chercheur. *L. dispar* est, de fait, parmi les ravageurs des arbres forestiers, un insecte remarquablement imprévisible (P. GRISON, comm. pers.).

## **DEGATS ET NUISANCES.**

### **A. FRAVAL**

Au Maroc comme dans les pays voisins, le Bombyx disparate provoque, de façon plus ou moins cyclique, la défoliation de très grandes étendues de chênaies (cf. [chap. V](#)). Le phénomène - particulièrement dans nos peuplements purs de Chêne-liège- est réellement impressionnant (cf. encadré du [chap. II](#)) et gênant pour les riverains de la forêt mais il dure peu: 2 à 3 semaines plus tard tous arbres débourrent de nouveau et il n'y paraît plus. La répétition des défoliations, inquiétante a priori pour la survie des arbres (DE LEPINEY, 1930), ne provoque en fait aucune mortalité (BOUDY, 1950; FRAVAL *et al.*, 1975; RABASSE et BABAULT, 1975). Peut-on dire que *Lymantria dispar* est surtout un ravageur spectaculaire, aux nuisances réelles mais limitées?

### **1. Effets sur le Chêne-liège**

L'action trophique des chenilles se traduit par la réduction, puis souvent par l'anéantissement des fonctions exercées par les feuilles, la photosynthèse notamment. Les organes de reproduction sont consommés. La refeuillaison mobilise -à contre-saison- des réserves. L'approvisionnement de la litière est perturbé (GRACE, 1986). L'ensemble concourt à affaiblir l'arbre qui ne récupère qu'au bout de 3 ou 4 ans (LUCIANO *et al.*, 1982); cette perte de vigueur le rend plus sensible aux champignons et insectes xylophages secondaires et aura des conséquences graves (mort de certains sujets) si elle coïncide avec une période de sécheresse ou bien avec des interventions

sylvicoles traumatisantes, démasclage et déliègeage. De toute façon la production en bois et en liège, ainsi que la glandée sont affectées.

Plusieurs travaux ont été consacrés à l'évaluation de l'impact de *L. dispar* sur les produits la chênaie. Ils révèlent qu'une défoliation fait perdre de 40 à 100% de l'accroissement en bois de l'année (CAMBINI, 1975; MAGNOLER et CAMBINI, 1968; FRATIAN, 1978; ANDROIC, 1978; LUCIANO *et al.*, 1982). De telles pertes justifient les traitements dans les chênaies d'Europe Balkanique.

Au niveau du liège, les défoliations de *L. dispar* provoquent des pertes qualitatives (couche sèche inélastique) et quantitatives (GRISON, 1973). BOUDY (1950) avance (sans indiquer comment sont obtenus ces chiffres) que 3 années de défoliations consécutives provoquent une réduction de 12% de la quantité de liège récolté au bout de 12 ans, de 16% pour du liège de 9 ans. LUCIANO *et al.* (*loc. cit.*) indiquent une perte de 60% pour l'année de la défoliation, de 32% pour la suivante. CHEMAOU EL FIGHRI (1982), travaillant sur notre dispositif en transect (cf. [annexe C](#)), s'était proposé de comparer les schémas d'accroissement du liège d'arbres d'âges et de conditions divers et ayant subi des séries de défoliations différentes, bien connues; il s'est heurté à la difficulté d'échantillonner correctement les accroissements de liège, mâle surtout: il a pu cependant estimer à 1 mm en moyenne le déficit d'épaisseur provoqué par une défoliation totale.

Ces estimations quantitatives des dégâts de *L. dispar* sont à examiner en fonction du contexte économique. Au Maroc, le bois de Chêne-liège n'a aucun usage noble: en conséquence les pertes provoquées à ce niveau par le ravageur sont insignifiantes (QUESTIENNE et FRAVAL, 1979). L'impact sur le liège dépend du prix de ce matériau, très fluctuant avec la qualité (généralement mauvaise dans les subéraies atlantiques) et, surtout, avec la demande (dépendant du marché international). QUESTIENNE (1976) a établi les bases économiques d'une lutte contre le ravageur prenant en considération les pertes de liège; les données seraient à actualiser.

La glandée est supprimée par la défoliation (QUESTIENNE et FRAVAL, *loc. cit.*; RABASSE et BABAUT, 1975; ROMANYK, non réf.; CHORFI, 1987), ce qui entraîne, ainsi que le signalait déjà DE LEPINEY (1930), des pertes économiques bien plus importantes que celles relatives au liège. Le Chêne-liège produit des glands doux. Ils sont très utilisés en Espagne pour la fabrication d'huile et l'alimentation de porcs d'élevage; la production escomptée est de 700 à 1 000 kg/ha/an (ROMANYK, non réf.). L'impact des défoliations sur la glandée justifie à lui seul les traitements.

En Mamora, de tels élevages on disparu et les glands, relativement savoureux, sont gaulés pour la consommation humaine. Ils sont vendus (illégalement) le long des routes et jusque sur des souks lointains, au prix de 4 à 5 DH le kg. La production moyenne, pour laquelle on ne dispose d'aucune mesure précise - à notre connaissance-, est très vraisemblablement de l'ordre de 4 à 600 kg/ha/an (P. GRAF, comm. pers.). Les récolteurs (riverains de la forêt) en tirent un "bénéfice" de l'ordre de 1 000 DH/ha/an (avec de très fortes variations), du même ordre de grandeur que celui qu'ils recueillent de l'élevage sur parcours. Ceci est à comparer au revenu moyen tiré (par les Communes) du liège: 3 à 400 DH/ha/an (sur la base de 1/5 à 1/7 de st/arbre, rotation de 9 ans, liège de reproduction en planches); calculé sur la base du nouveau prix du liège (1989), le revenu est le quadruple (M. BOUCHFRA, comm. pers.).

En raréfiant les glands, les défoliations diminuent les ressources des riverains et perturbent d'autre part les efforts de régénération du Chêne-liège entrepris par les Services Forestiers (QUESTIENNE et FRAVAL, 1979; M. BOUCHFRA, comm. pers.). L'absence quasi totale de renouvellement du parc d'arbres, jusqu'à ces derniers temps, a fait que l'on a craint la disparition à terme de certaines subéraies (comme la Mamora). La responsabilité de *L. dispar* apparaît toutefois très faible face aux autres facteurs (surexploitation pastorale surtout).

## 2. Nuisances

En cas de surpopulation, *L. dispar* provoque localement des dégâts sur les pépinières et les plantations forestières, sur les arbres fruitiers et cultures avoisinantes (cf. [tabl. VI](#), [chap. IV](#)); ces déprédations n'ont jamais été évaluées. Parmi les arbres forestiers, on a noté des mortalités d'*Eucalyptus camaldulensis* (DEHN.), ainsi que de *Pinus radiata* (DON), les *P. canariensis* (SM.) et *P. pinaster* (SOLAND) s'étant montrés résistants (QUESTIENNE, 1976).

Les défoliations perturbent les activités humaines liées à la forêt. Ces nuisances, dans nos conditions, n'ont jamais été évaluées en termes de monnaie et n'ont fait l'objet que de signalisations.

Les riverains voient leurs cabanes et les puits envahis par des chenilles. Le fonctionnement de certains établissements installés à proximité immédiate de la forêt peut être gravement perturbé; ainsi l'hôpital de Kénitra en 1974 et 1975. Les pâturages, privés d'ombre, se dessèchent très vite, augmentant le préjudice causé aux riverains. L'inflammabilité du sous-bois augmente dangereusement (GRISON, 1973). L'exploitation du liège doit (en principe...) être annulée en année de défoliation.

La forêt prend une allure sinistrée et perd tout attrait touristique. Les chenilles, non urticantes, sont désagréables au toucher et leurs chutes incessantes, leurs tentatives d'escalade, font fuir rapidement l'observateur. Cet aspect n'est actuellement guère préoccupant au Maroc où peu de personnes ont l'habitude d'aller se promener ou se reposer en forêt. Il constitue en France (MARTOURET et EMMONOT, 1975), aux U.S.A. et au Canada, le motif essentiel des opérations de lutte entreprises.

Les conséquences écologiques (à long terme) des attaques de *L. dispar* sont importantes dans les peuplements mixtes d'Europe Balkanique (ANDRODIC, 1978) et des U.S.A. (CAMPBELL, 1974; 1979; HERRICK, 1981; LECHOWICZ et JOBIN, 1983; STALTER et SERAO, 1983; VALENTINE et HOUSTON, 1984): les espèces les plus sensibles au défoliateur laissent la place à d'autres, moins intéressantes.

## 3. Justification de la lutte

Dans les conditions des subéraies atlantiques marocaines, la nuisibilité immédiate de *L. dispar* apparaît relativement faible et limitée à la perte des glands et d'une part mal déterminée de la récolte de liège, et aux nuisances infligées aux riverains (voire aux "touristes"), intenses mais rares et de courte durée. Les arbres défeuillés ne sont pas tués; selon toutes nos observations, ils ne sont pas particulièrement attaqués par les champignons ni par les insectes xylophages secondaires.

Les pertes et les nuisances sont difficiles à évaluer; les méthodes, examinées par DI-PIETRO *et al.* (1979), n'ont pu être appliquées et les décisions de lutte (cf. [chap. VII](#)) sont dictées par le souci d'empêcher la défoliation totale des Chênes-lièges (FRAVAL et LHALOUI, 1980; HAMD AOUI, 1981; FRAVAL, 1982), dont les conséquences indésirables sont bien connues de tous. L'emploi d'agents très peu agressifs pour l'environnement est une mesure très sage, insuffisante pour se garantir de toute conséquence néfaste du traitement. Nous avons souligné le risque de perpétuation de l'infestation en conséquence d'un traitement incomplet, réduisant la compétition intraspécifique (FRAVAL, 1984). Pour diverses raisons, les interventions ont été jusque là fort rares, au grand mécontentement des populations riveraines; leur déclenchement systématique par "précaution", favorisé par un coût relativement faible (équivalent à 50 kg de glands ou à 200 kg de liège au prix de 1989 par ha; cf. ci-dessus) est à proscrire absolument (cf. [chap. V](#)).

Les traitements doivent être limités au strict nécessaire et être appliqués surtout sur les "foyers" d'infestation détectés en début de gradation générale. Cette stratégie de lutte préventive, que GRISON (1973) préconisa pour la Corse, semble fort difficile à appliquer à temps.

La lutte curative, si elle n'a pu être évitée, doit être bien localisée. Une surveillance constante et précise est nécessaire pour délimiter les zones où l'effectif d'œufs viables laisse craindre une défoliation (FRAVAL et LHALOUI, 1980) et pour préciser les parties de forêt où cette défoliation provoquerait des nuisances insupportables ou bien, coïncidant avec d'autres agressions des arbres, les mettrait en danger. Les interventions larvicides ne doivent être déclenchées qu'une fois constatée l'absence de facteurs naturels de régression: persistance du feuillage ancien (FRAVAL et LHALOUI, *loc. cit.*), parasitoïdes des chenilles (FRAVAL et al., 1989). Les conséquences, souhaitées ou non, de l'intervention de lutte doivent être enregistrées.

Parmi tous les phénomènes qui affectent la subéraie, recensés récemment par EL YOUSFI (1984), le Bombyx disparate n'est certainement pas le plus dangereux. Une surveillance et une lutte raisonnée peuvent réduire son incidence, là où c'est nécessaire, et concourir au maintien dans le meilleur état possible d'un élément capital du patrimoine forestier.

## **SURVEILLANCE ET LUTTE**

P. GRAF, M. HAMDAOUI, H. RAMZI, A. FRAVAL

Encadrés : [Les inhibiteurs de la synthèse de la chitine des insectes](#) ; [Les produits à base de \*Bacillus thuringiensis\*](#).

Les dégâts que le Bombyx disparate provoque et les nuisances qu'il génère entraînent les responsables de la forêt à réagir, c'est à dire à tenter de détruire l'insecte. La décision de lutte - accompagnée du choix de la date, du lieu, du procédé- fait intervenir des considérations multiples, d'ordre entomologique, sylvicole, pastoral, écologique, économique, voire même politique (cf. [chap. VI](#)).

Nous développerons ici la surveillance, qui permet d'apprécier la situation du point de vue entomologique et les procédés de lutte, qui visent à s'opposer au développement des populations du ravageur et à réduire ses dégâts et nuisances.

### **1. Surveillance**

#### *1.1. Généralités*

La surveillance peut être définie comme l'ensemble des procédures qui permettent de détecter les ravageurs, d'estimer leurs effectifs, d'évaluer le risque de dégâts, de mesurer les déprédations effectives et de prévoir l'évolution des populations.

Cette séquence se répète à chaque génération. Elle fait alterner des évaluations de la situation (dénombrement de telle ou telle écophasse du ravageur, mesure des défoliations, enregistrement des mortalités d'arbres, etc.) et des prévisions à différents termes. Ces "pronostics" sont basés sur une représentation globale -ou plusieurs schémas partiels- de l'évolution du système ravageur/végétal en fonction de divers facteurs (qualité de la population, climat, etc.); cette représentation peut être écrite (cf. [chap. V](#)), dessinée ou formalisée en un modèle mathématique.

Qu'il s'agisse du savoir d'un expert, d'un modèle scriptural, informatique, ou mathématique, voire du "flair" du forestier, l'ensemble des faits et des relations nécessaires s'acquiert par l'observation du plus grand nombre possible de situations (définies par un temps et un lieu), la mise en mémoire de ces informations et leur exploitation.

Depuis les années 60, on dispose de moyens propres à améliorer l'étendue et la qualité des opérations de surveillance des ravageurs forestiers: ce sont la télédétection (par le satellite ERTS

notamment), les pièges à phéromones, de nouveaux moyens statistiques (l'échantillonnage séquentiel, très en vogue) et les ordinateurs pour accumuler, ranger, présenter les données et "faire tourner" des modèles (SIMMONS, 1977).

Pour ce qui est de *Lymantria dispar* nous présenterons les différents éléments de la surveillance vus par les auteurs (américains surtout), puis nous exposerons les particularités de la surveillance au Maroc, sous ses 2 formes, systématique -mais limitée actuellement à une partie de la forêt de la Mamora- et occasionnelle ou "pratique" et applicable rapidement à toute forêt si besoin est.

La détection des populations de *L. dispar* se fait par recherche visuelle des pontes et par piégeage des papillons mâles (cf. [ann. C](#)). On mesure très généralement la taille de la population en comptant les pontes selon divers protocoles (cf. *ibid.*) adaptés aux conditions locales (variables); on complète en jugeant la qualité de la population à la taille des pontes (indicateur de phase gradationnelle), à l'incidence éventuelle de la polyédrose nucléaire (DOANE et McMANUS, 1981).

Les chenilles sont dénombrées surtout à l'occasion du contrôle de l'efficacité de traitements (CONNOLA *et al.*, 1966; DOANE et SCHAEFER, 1971).

Les défoliations sont très souvent employées pour quantifier les populations de *L. dispar* mais leur estimation objective est extrêmement délicate et l'usage de moyens aériens (observation, photographies, télédétection) ne donne que des informations incomplètes et impose des vérifications au sol.

Au niveau le plus simple (et le plus souvent opérationnel) la prévision consiste à déduire le degré de défoliation à venir au printemps de l'effectif de pontes estimé aussitôt que possible (été-automne). En Pennsylvanie, ces deux descripteurs se sont révélés statistiquement liés (coeff. de corrélation de 0,73) (DOANE et McMANUS, 1981). Mais une défoliation de 70 à 80% peut résulter aussi bien de 750 pontes que de 4 000. Les écarts sont bien sûr dûs à l'intervention des différents facteurs de la dynamique des populations, liés à l'insecte, au végétal, à leurs interactions, au climat, etc. Plusieurs auteurs se sont efforcés d'incorporer ces facteurs à des modèles calculant les fluctuations des effectifs de *L. dispar* et/ou l'évolution de la forêt (CAMPBELL, 1967a & b; VALENTINE *et al.*, 1976, SIMMONS, 1977; MORSE et SIMMONS, 1979, DOANE et McMANUS, 1981).

En dépit de toutes ces aides, la prise de décision de lutte reste plutôt un art qu'une science (DOANE et McMANUS, *loc. cit.*) et nul, semble-t-il, ne se risque à des prévisions à long terme.

Un programme-pilote de surveillance et de lutte raisonnée a été récemment mis en place dans le Maryland (REARDON *et al.*, 1987). Les décisions (ne rien faire, prendre des mesures préventives, lutter) sont prises chaque fois par un comité d'experts; elles s'appuient essentiellement sur les résultats des dénombrements de pontes, sur la tendance démographique (rapport de l'effectif actuel à celui de l'année précédente), sur le type de forêt. La surveillance est basée sur un réseau de points d'échantillonnages de maille 1 km. Un effort particulier est fait dans deux domaines: la vulgarisation (la plupart des forêts sont privées) et la cartographie assistée par ordinateur, puissant outil d'analyse et de prise de décision. Les auteurs constatent l'inadéquation de la modélisation au cas de *L. dispar* et adoptent une démarche prudente et pragmatique.

Au Maroc, depuis 1925, les Services des Eaux et Forêts ont dressé chaque année une carte des "attaques" de *L. dispar* en forêt de la Mamora, sur la base des rapports transmis par les agents locaux, ces derniers observant essentiellement les chenilles et leurs dégâts.

En 1977-78, P.QUESTIENNE et A. FRAVAL, constatant l'impossibilité de recueillir rapidement et régulièrement les observations et les signalisations de la part des forestiers, décident d'implanter et de gérer un dispositif de surveillance. De taille restreinte, ce "Réseau", devait être

étendu à toute la forêt de la Mamora et servir de modèle (on tout au moins de source d'inspiration) pour un système de surveillance de la Processionnaire du pin.

Deux types de résultats en étaient attendus : à court terme, la prévision des zones défeuillées pour pouvoir préparer les interventions de lutte; à long terme, la construction d'un modèle descriptif fiable de l'évolution de *L. dispar*, du Chêne-liège et de leurs interactions, à partir des observations accumulées. Le dispositif devait évoluer vers sa simplification, grâce au modèle (devenant opérationnel).

### 1.2. Réseau de surveillance (forêt de la Mamora)

Le dispositif a été installé dans le canton A de la forêt de la Mamora (20 000 ha), le plus fréquemment ravagé par *L. dispar* et le plus proche de Rabat. Le choix de stations fixes, matérialisées, de 10 arbres voisins est inspiré par les expériences préalables de dénombrement (FRAVAL et al., 1977 a, b; FRAVAL et al., 1978; FRAVAL et al., 1980) et les contraintes de personnel technique. 209 stations (env. 1 pour 100 ha) sont installées et visitées pour le relevé d'un certain nombre de descripteurs très importants. La taille du dispositif impose en effet une sélection rigoureuse des opérations.

Le schéma général de toute surveillance (cf. ci-dessus) a été *grosso modo* respecté. La situation observée en 1976 sur le transect (cf. [ann. C](#)) (FRAVAL et al., 1980) a contraint à une évaluation supplémentaire, celle de la survie des oeufs, très coûteuse et délicate malgré les techniques ultérieurement mises au point (cf. [ann. C](#)).

Après quelques déboires, le "Réseau" a été correctement suivi de 1980 à 1983 (LHALOUI, 1980; HAMDALOU, 1981; MGHARI, 1983).

A l'issue d'une phase de latence générale du Bombyx disparate en Mamora, la surveillance a repris en 1986 (RAMZI, 1987; FRAVAL et RAMZI, en cours), avec un protocole amélioré (stations supplémentaires, suppression du émarquage des arbres, protocole souple modulé en fonction des résultats accumulés, gestion informatique des données prévoyant une cartographie immédiate, etc.).

Les principales opérations de routine sur le terrain sont repertoriées dans le tableau VII et sont complétées par un programme d'observations sur les chronologies du débourrement du Chêne-liège, des éclosions et des émergences de l'insecte, critères dont l'importance est apparue récemment.

**Tableau VII : Routine de surveillance de *Lymantria dispar* en subéraie marocaine atlantique (canton A de la forêt de la Mamora)**

Opération	Date	Stations	Interprétation	Observations
dénombrement des pontes sur les 40 mètres de la station	juillet à la fin des pontes	toutes	carte des nombres de pontes par arbre. Délimitation des zones peuplées	
prélèvement de 30 pontes de différentes tailles	id.	celles où il y a des pontes	fécondité de la génération parentale	ou mesures des tailles
prélèvement de 30 pontes de différentes tailles de différents degrés de démanchement	fin février début mars	id.	carte du nombre d'oeufs viables par arbre; carte des zones à risque	
notation des éclosions	mars	id.	chronologie du développement	
évaluation du feuillage d'accueil	début des éclosions	toute la forêt	carte des qualités de feuillage	par avion + rectification du fond de carte
éventuellement : délimitation des zones à traiter, opérations de lutte et leur contrôle				
notation des défoliations	lères défoliations, fin des défoliations	id.	cartes des défoliations	par avion (+ contrôles au sol) vérification des pronostics

En ce qui concerne le premier objectif, le "Réseau" s'est avéré correctement conçu, capable d'une bonne prévision à court terme (FRAVAL et LHALOUI, 1980; HAMDAOUI, 1981). Les observations réalisées depuis 1986 (RAMZI, 1987; FRAVAL *et al.*, 1989) révèlent un nouveau régime de dynamique des populations (cf. [chap. V](#)), ce qui oblige à prendre en compte en plus l'intensité du parasitisme des chenilles, au moment de la décision de lutte. Surtout, cette situation nous éloigne de notre objectif (vraisemblablement utopique) de construction d'un modèle général (pour la Mamora). Cependant les parcours et relevés systématiques sont beaucoup mieux valorisés depuis l'incorporation de notation relatives à autres ravageurs, à l'état général de la forêt, aux dépérissement des arbres et aux facteurs anthropiques. L'investissement en temps, en moyens de déplacements et en outils informatiques se justifie tout à fait dans le cadre d'une surveillance générale, destinée à des alertes à court terme comme à l'accumulation d'observations.

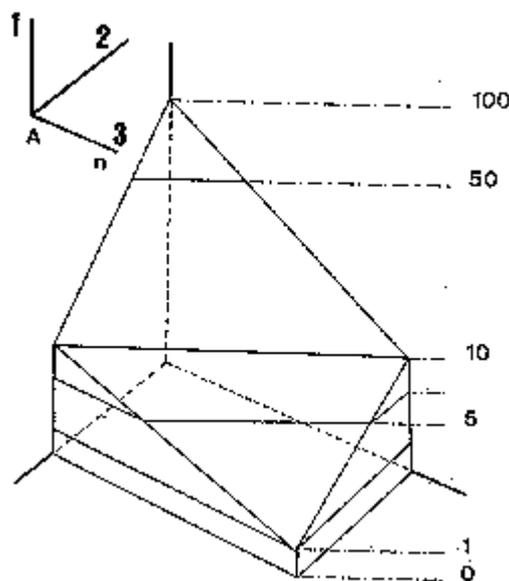
L'extension géographique du "Réseau" est toujours souhaitable; une condition très importante est la garantie d'un suivi sans discontinuité.

### 1.3. Surveillance pratique

L'implantation de dispositifs complexes comme le "Réseau" n'est pas actuellement possible, faute de moyens humains suffisants, dans les autres subéraies, où on a également besoin de connaître à l'avance les risques de défoliation.

Un protocole simplifié au maximum (sous-ensemble de celui établi pour le "Réseau") est appliqué. Il fait intervenir alternativement et ensemble les forestiers locaux (qui ont la tâche de dénombrer régulièrement les pontes) et les techniciens de la Section de Protection Phytosanitaire des Forêts de la D.P.V.C.T.R.F. (cf. *in* DIDI HASSAN et EL YOUSFI, 1987), qui procèdent à des examens complémentaires et dirigent les éventuelles opérations de lutte. Les pontes sont dénombrées en des sites choisis ou bien le long de transects (l'arbre étant toujours l'unité d'échantillonnage) en prenant bien soin de distinguer les pontes anciennes (décolorées) de celles de la génération en cours. Les résultats du dénombrement sont rapprochés d'une échelle de risque, approximative et établie empiriquement (HAMDAOUI, 1988).

Dans les zones jugées à risque, des pontes sont prélevées et analysées de façon à évaluer le paramètre "nombre d'œufs viables par arbre" et le reporter dans l'abaque proposée par FRAVAL et LHALOUI (1980) (fig. 18).



**Figure 18. Abaque pour estimer le risque de défoliation en fonction de l'effectif d'œufs viables par arbre et de la taille des arbres**

D'après FRAVAL et LHALOUI (1980).

1: œufs viables par arbre; 2: volume de feuillage; 3: qualité du feuillage.

Dans le cas où un traitement s'impose, la zone doit faire l'objet de nouvelles observations pour repérer les premières éclosions et établir la date de l'intervention (surtout dans le cas d'une lutte par bioinsecticide bactérien -cf. ci-après) en fonction de la structure d'âge de la population de *L. dispar*, et de la phénologie des arbres.

## 2. Méthodes de lutte

### 2.1. Historique

Les premières opérations de lutte contre *Lymantria dispar* datent de bien avant le développement des insecticides modernes. Par exemple, les gouvernements de Slavonie et de Croatie avaient, en 1878, imposé à la population de gratter et incinérer les pontes, de ramasser et incinérer toutes les chenilles se déplaçant au sol, d'allumer des feux en lisière pendant la nuit pour attirer et brûler les papillons. Un peu plus tard, en 1889, on instaura le payement d'une récompense pour la capture d'un certain nombre de papillons (SPAIC, 1986).

En Amérique du nord, où l'introduction de *L. dispar* avait eu lieu en 1869, la lutte a commencé en 1890, dès la première gradation. Plusieurs moyens furent expérimentés comme l'incinération des arbres et arbustes infestés, la pose de bandes gluantes ou en toile de jute autour des troncs des arbres pour empêcher les chenilles d'y grimper ou pour pouvoir les y ramasser, le créosotage des pontes. Les traitements des chenilles par pulvérisation de vert de Paris provoquèrent une violente opposition de la population inquiète (DOANE et McMANUS, 1981).

En Europe également, au début du siècle, on expérimenta de nombreux procédés, astucieux mais fort exigeants en main d'œuvre (BARSACQ, 1913).

Aux U.S.A., à partir de 1905, des efforts considérables (Prof. HOWARD) furent faits pour introduire depuis l'Europe et le Japon des auxiliaires de lutte biologique. Aucun moyen de lutte ne fut en mesure de réduire considérablement l'infestation et *L. dispar* devint le ravageur principal des forêts. En 1926, pour la première fois, on procéda à un épandage d'insecticide par avion, à Cap Code (Massachusetts). Jusqu'aux premiers essais du DDT, en 1944, l'arséniate de plomb fut le seul agent chimique employé.

Avec le développement du DDT, premier insecticide synthétisé (groupe des organo-chlorés), la lutte chimique fut considérablement encouragée, après la deuxième guerre mondiale. En 1957, 1,2 millions d'ha furent traités par voie aérienne, aux U.S.A. (DOANE et McMANUS, 1981).

En Europe centrale, faute d'insecticide, et face à une gradation extraordinaire survenant juste après la guerre, on mobilisa les populations pour gratter les pontes. Le DDT, et l'HCH, furent par la suite largement employés (SPAIC, 1986).

Le DDT s'avéra un produit très efficace. Sa persistance très longue (il ne se dégrade que très lentement et s'accumule dans la graisse des être vivants) a provoqué des restrictions d'emploi progressives, à partir des années 1960, et la plupart des pays occidentaux industrialisés ont complètement interdit son utilisation au début des années 70.

Il fut alors remplacé par d'autres produits chimiques, surtout le Carbaryl ("Sevin", du groupe des Carbamates) et le Trichlorphon ("Dylox" ou "Dipterex"), mais aussi le Fenthion et le Dichlorvos (du groupe des organo-phosphorés). A partir des années 1970 apparurent les pyréthriinoïdes.

Cependant, compte tenu de l'effet néfaste pour l'environnement de tous ces produits chimiques, et étant donné que la population est devenue très sensible à ce problème depuis la fin des années 1970, ils sont désormais remplacés dans beaucoup de pays par une nouvelle génération d'insecticides, les inhibiteurs de synthèse de la chitine (Diflubenzuron et autres) et par un insecticide biologique à base de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (BERL.).

L'examen des travaux récents (hors Maroc) montre que l'on se préoccupe plus que jamais d'évaluer et de perfectionner plusieurs types de lutte.

La lutte biologique par entomophages est toujours à l'ordre du jour, au U.S.A. (WESELOH et ANDERSON, 1975; DREA, 1978; COULSON *et al.*, 1986; WESELOH et ANDERSON, 1982; WESELOH, 1986a; KOLODNY-HIRSH *et al.*, 1988). Des essais sont faits avec divers micro-organismes, champignons (KANIUKA, 1985), microsporidies (WEISER et NOVOTNY, 1987) et, surtout, avec le virus de la polyédrose nucléaire (MAGNOLER, 1968; PALMA, 1973; YENDOL *et al.*, 1977; INJAC et VASILIEVIC, 1978; MIHALACHE *et al.*, 1978; TRIGGANI, 1979; POGDWAITE et MAZZONE, 1981; SHAPIRO *et al.*, 1984). La lutte par *B. thuringiensis* a fait notamment l'objet des rapports de DOANE et HITCHCOCK, 1964; RUPEREZ, 1966; VASILJEVIC et INJAC, 1973; KAYA *et al.*, 1974; MAGNOLER, 1974; MARTOURET et EMMONOT, 1975; RABASSE et BABAUT, 1975; HAM et CERVERA, 1976; GURSES et DOGANY, 1976; CABRAL, 1978; ANDREADIS *et al.*, 1982; 1983; LUCIANO et PROTA, 1985; MILLER et WEST, 1987; BRYANT et YENDOL, 1988; NOVOTNY, 1988. Les plus récentes publications portant sur la lutte chimique relatent toujours des essais de différentes matières actives (cf. p. ex. in HANNA, 1982; CAMERON *et al.*, 1983; 1985; DEECHER *et al.*, 1987; MILLER et WEST, 1987; NOVOTNY, 1988; WEBB *et al.*, 1988), certaines évaluant les effets des insecticides sur la faune utile (GRANETT et WESELOH, 1975; POLLACK et FORGASH, 1978; RESPICIO et FORGASH, 1984). Des tentatives de lutte par confusion sexuelle (cf. ci-dessous) sont décrites par STEVENS et BEROZA (1972), BONESS (1973), BEROZA *et al.* (1974), DISSESCU (1978), MAKSIMOVIC (1980), PLIMMER *et al.* (1982), SCHWALBE *et al.* (1983), WEBB *et al.* (1988).

La lutte par lâchers de mâles stériles a été essayée par MAKSIMOVIC (1972a; b).

Aucun moyen de lutte n'est pleinement efficace. Au Maroc, à l'instar de tous les pays où sévit le ravageur, on a essayé puis mis en œuvre plusieurs procédés de lutte (QUESTIENNE *et al.*, 1975; QUESTIENNE et FRAVAL, 1979; FRAVAL, 1982), présentés ci-dessous.

## 2.2. Lutte biologique

Rappelons que la lutte biologique consiste à utiliser d'autres organismes tels que les prédateurs et parasites pour détruire des ravageurs, soit en favorisant des espèces indigènes, soit en important l'auxiliaire d'une autre aire géographique. Dans ce dernier cas, l'acclimatation est recherchée. On a souvent recours à la multiplication en masse et à des lâchers inondatifs.

Le but de la lutte biologique ne peut pas être l'élimination du ravageur; il est de diminuer une population au-dessous d'un seuil critique (ou économique) à long terme.

La lutte biologique fut le premier moyen mis en œuvre contre *L. dispar* au Maroc, en 1927. A cet date fut introduit *Ooencyrtus kuvanae* (HOWARD) (DE LEPINEY, 1932). Cet Hyménoptère Encytride (cf. [ann. A1](#)) est originaire du Japon. Il avait été introduit en Amérique du Nord dès 1909, et à partir de là en Europe, puis au Maroc. *O. kuvanae* s'est acclimaté sans difficultés. Maintenant il est également présent en Algérie. Cependant, il apparaît incapable d'empêcher les pullulations cycliques du ravageur (cf. [chap. V](#)).

Compte tenu du fait que le complexe d'ennemis naturels de *L. dispar*, bien étudié (cf. [ann. A1](#) et [A2](#)), est, en subéraie atlantique tout au moins, tantôt inefficace et tantôt très efficace, pour des raisons que l'on ne comprend pas nettement (cf. [chap. V](#)), et que toutes les recherches qui ont été entreprises ailleurs pour trouver des antagonistes efficaces n'ont pas abouti à des résultats satisfaisants, il ne faut pas avoir trop d'espoir quant à l'avenir de la lutte biologique. Des recherches se poursuivent néanmoins pour trouver des moyens de favoriser les prédateurs-démanteleurs de pontes (VILLEMANT, en cours).

## 2.3. Lutte microbiologique

La lutte microbiologique est un type particulier de lutte biologique qui se fait par l'utilisation de microorganismes, tels que bactéries, virus, champignons.

Plusieurs virus pathogènes ont été déterminés et testés comme moyen de lutte contre *L. dispar*. Il s'agit surtout des virus responsables de la polyédrose nucléaire, les plus prometteurs. Généralement les larves portent le virus à l'état latent; le virus est transmis de génération en génération et s'active dès que la population de *L. dispar* atteint une densité élevée. La virose existe dans de très nombreuses populations naturelles où elle joue le rôle d'un puissant facteur de régression, dépendant de la densité (cf. p. ex. in RABASSE et BABAULT, 1975). Aucune virose, semble-t-il, n'existe au Maroc.

En 1980 un essai de traitement a été fait en Mamora occidentale, sur une superficie de 20 ha avec une préparation à base de *Baculovirus* de *L. dispar* (agent de la polyédrose nucléaire) originaire de Roumanie (MAZIH, 1979; FRAVAL *et al.*, 1981a). Son efficacité a été estimée à 90%. A la génération suivante, le virus a été conservé et répandu, mais la rétrogradation totale de *L. dispar* survenue l'année suivante a causé sa disparition. Un résultat analogue a été enregistré à la suite de l'essai d'acclimatation (application de la virusine à des chenilles âgées) de SAIDI (1981). Actuellement, aucune préparation à base de virus n'est commercialisée pour la lutte contre *L. dispar* au Maroc. Le NPV (nucleopolyhedrosis virus) est homologué aux U.S.A. (DOANE et McMANUS, 1981) et le "Gypcheck" est actuellement un élément important de la panoplie de moyens de lutte en lutte raisonnée (REARDON *et al.*, 1987).

L'usage de préparations à base de *B. thuringiensis* ("BT") peut être classé dans la lutte microbiologique (par épandage inondatif), bien que l'action de la toxine soit généralement prépondérante (voir encadré). C'est actuellement au Maroc l'agent de lutte principalement utilisé contre *L. dispar*. *B. thuringiensis* est commercialisé sous forme de poudre mouillable (PM), et est appliqué par un traitement aérien ou terrestre (cf. ci-après) en visant les jeunes stades larvaires (I et II), les chenilles plus âgées n'étant sensibles qu'à des doses considérablement plus élevées.

C'est en 1975 et 1976 que les premiers essais, très encourageants, ont été réalisés au Maroc (FRAVAL *et al.*, 1977a; b). En 1981, 11 000 ha ont été traités dans la forêt de la Mamora (HAMDAOUI, 1981; FRAVAL, 1982) et à Larache. Dans la partie occidentale de la Mamora, le traitement s'est révélé efficace (HAMDAOUI, 1981). Réalisés trop tardivement ailleurs, ces épandages n'ont pas eu un impact décisif sur les populations de *L. dispar*, dont la très forte baisse d'effectifs est plutôt à mettre au compte de la rétrogradation générale (FRAVAL, 1982).

En 1987, la S.P.P.F. a utilisé le BT pour un traitement d'une superficie limitée (144 ha à Bou-Hani, 120 ha à Msiid et 110 ha dans la forêt de la Mamora, près de Kénitra, pour éliminer les foyers d'infestation. Des problèmes d'épandage (notamment la pluie) ont, en Mamora, limité la portée de ces traitements.

#### 2.4. Lutte chimique

C'est en 1957 qu'eut lieu au Maroc la première action de lutte chimique visant le Bombyx disparate. Une superficie de 7 600 ha, au centre du Canton A de la forêt de la Mamora, reçut une application aérienne de DDT. Nous n'avons pas retrouvé de rapport sur l'efficacité de l'intervention. Aucun insecticide classique de substitution (cf. ci-dessus) ne rempacha le DDT, ni ne fut même essayé. Compte tenu des effets négatifs sur l'environnement (destruction des insectes utiles, tels que les parasites et prédateurs ainsi que les abeilles, danger d'intoxication pour l'homme et le gibier, empoisonnement des dayas), l'Administration des Eaux et Forêts, organisme responsable de la Protection de la Nature, a constamment évité l'utilisation des organo-chlorés, organo-phosphorés, carbamates et pyréthrinoïdes.

S'ils sont prohibés comme moyen de traitements sur de grandes superficies en forêt, ils ne doivent pas être exclus a priori des cas spéciaux, comme des traitements localisés dans les pépinières, les plantations de régénération, d'arbres ornementaux, etc.

Aujourd'hui, la seule catégorie de produits chimiques utilisée en forêt marocaine est celle des inhibiteurs de la synthèse de la chitine (parfois dénommés inhibiteurs de croissance) à base de

Benzoyl urée. Ces produits sont considérés comme inoffensifs pour l'environnement (voir encadré). L'essai (il s'agissait du Diflubenzuron) en a été fait en 1976 (FRAVAL et al., 1977b). Une partie (16 ha) d'une forêt infestée, à Bou-Hani, a été traitée en 1986, par avion, avec une efficacité satisfaisante.

### 2.5. Autres méthodes de lutte

Aujourd'hui les différentes méthodes de lutte mécaniques, telles que la destruction des pontes (cf. ci-dessus) ne sont pratiquées qu'exceptionnellement. Une très ancienne méthode, consistant à empêcher les chenilles de regrimper sur les troncs (BARSACQ, 1913) est parfois employée en Mamora, en utilisant un herbicide très courant (2-4-D) comme répulsif (BOUKHATEM, 1984). Des essais en laboratoire avec un juvénoïde (analogue de l'hormone juvénile des insectes), le PH 60-40, conduits par VILAND (1978), ont montré l'éventuel intérêt de ce type de produit en application sur les chrysalides, pour parfaire un traitement larvicide. Des extraits de feuilles et de fruits de l'arbre *Melia azedarach* (Méliacée), pulvérisés sur 2 chênes-lièges infestés de chenilles, en Mamora, ont montré un effet anti-appétant certain mais très fugace (SAREHANE, 1981). Cependant, actuellement cette méthode n'est pas encore applicable en pratique.

Beaucoup plus intéressants semblent les emplois de l'analogie de la phéromone sexuelle des femelles de *L. dispar*, le Disparlure. Beaucoup d'expérimentations ont été consacrées à la mise au point de son usage en détection (cf. [ann. C](#)) et en lutte, par piégeage de masse des mâles ou par confusion. Dans cette dernière méthode, le Disparlure est appliqué sur les troncs des arbres et au sol en très petite quantité pour désorienter les mâles et les empêcher de trouver une femelle, qui, faute d'accouplement pond des oeufs stériles.

Actuellement, l'utilisation du Disparlure en confusion donne des résultats variables et le piégeage de masse n'est efficace que si la population de *L. dispar* est très faible. Cette méthode est pratiquée en Espagne. L'installation de pièges à phéromone dans les forêts marocaines pose un problème de coût et surtout de gardiennage.

D'autres types de lutte, théoriquement intéressants, ont été envisagés, telle la lutte autocide (qui impose l'élevage et le lâcher de très nombreux papillons mâles "stériles"), la lutte génétique (des croisements interraciaux judicieusement choisis donnant des intersexués inféconds), voire même la défoliation artificielle (FRAVAL, 1982). En pratique, on procède à une lutte curative, visant la destruction des larves, au moyen d'agents que l'on pulvérise sur le feuillage.

### 2.6. Traitements

Deux agents de lutte sont disponibles: préparation à base de *B. thuringiensis* et produit anti-chitine (p. ex. le diflubenzuron et le triflumuron).

Le choix se fait en fonction de la structure d'âge de la population de *L. dispar* visée. Le BT est utilisé si les conditions suivantes sont réunies: l'éclosion des oeufs n'est pas trop étalée dans le temps, l'ensemble des individus des stades I et II sont présents à la date du traitement, le débourrement des arbres est achevé. Si l'on constate une très grande hétérogénéité des stades larvaires, ou bien si, pour une raison ou une autre, le traitement a dû être différé, il est nécessaire d'employer un anti-exuviation.

Les conditions techniques de l'application de ces produits sont identiques. L'emploi d'un aéronef (désormais l'hélicoptère) revient plus cher que celui d'un pulvérisateur ou atomiseur monté sur camion. Mais certaines zones de forêt sont impraticables pour les véhicules terrestres, et, dans d'autres, les arbres sont trop hauts pour que la pénétration du produit dans toute la frondaison se fasse bien ; dans ce cas, on doit avoir recours à l'avion, de même que lorsque les superficies à traiter sont très grandes.

La délimitation des zones à traiter est importante ; il faut notamment se prémunir contre le risque de réinfestation immédiate, à partir de zones environnantes infestées et non traitées. Le traitement

de très grandes superficies, telles celles infestées lors de la période de culmination de la gradation 1972-1981 (20 à 30 000 ha), serait très difficile à réaliser correctement. De nombreuses chenilles survivraient qui bénéficieraient d'une compétition très réduite : le risque est réel de seulement reporter à 1 ou 2 ans plus tard la pullulation, et de devoir poursuivre les opérations de lutte. C'est pourquoi il est recommandé de traiter les foyers d'infestation en période de progradation, contre des populations encore peu denses et peu étendues. Aussi, une surveillance permanente du ravageur est indispensable pour détecter ces foyers et pratiquer une lutte raisonnée.