



Mise en évidence par piégeage lumineux de migrations d'adultes chez *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae)

Paul Du Merle, André Pingueti, René Mazet, Gérard Perret

► To cite this version:

Paul Du Merle, André Pingueti, René Mazet, Gérard Perret. Mise en évidence par piégeage lumineux de migrations d'adultes chez *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). *Agronomie*, 1982, 2 (1), pp.91-90. hal-00884355

HAL Id: hal-00884355

<https://hal.science/hal-00884355>

Submitted on 11 May 2020

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

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

Mise en évidence par piégeage lumineux de migrations d'adultes chez *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae)

Paul DU MERLE(*) & André PINGUET(**)

avec la collaboration technique de René MAZET & Gérard PERRET

(*) I.N.R.A., Station de Zoologie forestière, avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.

(**) I.N.R.A., S.T.E.F.C.E., Station de Bioclimatologie, F 84140 Montfavet.

RÉSUMÉ

Tortrix viridana,
Quercus,
Piégeage lumineux,
Migration,
Facteurs météorologiques.

Des pièges lumineux implantés sur l'extrémité occidentale du Mont Ventoux (Vaucluse) (fig. 1) ont capturé certaines nuits (de 0 à 6 par année) des nombres anormalement élevés (jusqu'à plusieurs dizaines de milliers) d'adultes des 2 sexes de la tordeuse verte des chênes, *Tortrix viridana* L. (fig. 2 et tabl. 2). Ce phénomène ne peut s'expliquer que par l'invasion massive de la zone de piégeage par des insectes venus d'ailleurs. Les caractéristiques de ces invasions, leur mécanisme et leur signification sont discutés, en s'appuyant notamment sur les résultats des études dont la tordeuse des bourgeons de l'épinette a fait l'objet au Canada.

Les points suivants ont été en particulier établis : 1. Les individus constituant les invasions avaient parcouru plusieurs kilomètres, peut-être parfois plus d'une centaine ; les adultes de la tordeuse verte effectuent donc des migrations à longue distance, aspect de leur biologie jusqu'alors ignoré. 2. Les papillons migrants non capturés ont survolé la zone de piégeage sans s'y arrêter, ou du moins sans s'y reproduire ; les invasions observées ont donc été très vraisemblablement provoquées par les sources lumineuses utilisées. 3. Les invasions massives ne sont que la manifestation exceptionnelle et spectaculaire d'un processus migratoire beaucoup plus régulier ; dans certaines circonstances, les ensembles d'individus migrants sont donc sans doute beaucoup plus denses ou se déplacent à une altitude nettement moindre (d'où une bien meilleure efficacité des pièges) qu'à l'accoutumée. 4. Les conditions météorologiques sont certainement en cause dans ce phénomène : les invasions massives se sont en effet presque toutes produites peu avant qu'un front froid ne passe au-dessus du Ventoux (tabl. 4). 5. L'importance des invasions, mesurée par le nombre des papillons capturés, varie considérablement, non seulement d'une nuit d'invasion à l'autre, mais aussi dans l'espace, même sur de très courtes distances (quelques centaines de mètres).

L'incidence des migrations de la tordeuse verte sur la dynamique des populations de l'insecte ne peut être actuellement estimée. Il résulte en tout cas du point 2, qu'il convient d'être très prudent lorsqu'on utilise le piégeage lumineux comme méthode de prognose.

SUMMARY

Tortrix viridana,
Quercus,
Light trap,
Migration,
Meteorological factors.

Adult migrations of Tortrix viridana L. (Lep., Tortricidae) as shown by light-trapping

Light-traps placed at the western end of Mont Ventoux (Vaucluse) (fig. 1) have some nights (0 to 6 each year) captured abnormally high numbers (up to several tens of thousands) of adults, both males and females, of the green oak tortrix, *Tortrix viridana* L. (fig. 2 and table 2). Such events can only be explained by a mass invasion of the trapping area by insects coming from else where. The characteristics of these invasions, their mechanism and their significance are discussed, by particular reference to the results of research in Canada on the spruce budworm.

The following points have been particularly noted : 1. The moths in these invasions had travelled several kilometers, sometimes perhaps over one hundred ; therefore, the adults of the green oak tortrix make long distance migrations, an aspect of their biology hitherto unknown. 2. The migrating moths not captured have flown over the trapping area without stopping, or at least without laying eggs ; the invasions observed were therefore most likely caused by the light sources used. 3. The mass invasions are only the exceptional and obvious aspect of a much more steady migratory process : thus, under certain circumstances groups of migrating moths may be more numerous or move at a far lower altitude (therefore resulting in a better efficiency of the traps) than usual. 4. Weather conditions are certainly involved in this process : the mass invasions occurred mostly a little before a cold front came over the Mont Ventoux (table 4). 5. The importance of the invasions measured by the number of captured moths fluctuates considerably, not only from one night to another, but also from one site to another, even over very short distances (a few hundred meters). The influence of the migrations of the green oak tortrix on the population dynamics of the insect cannot be estimated now. However it is clear from point 2 that one has to be very cautious when using light-trapping as a survey method.

I. INTRODUCTION

De 1976 à 1980, nous avons étudié au Mont Ventoux (Vaucluse) les périodes de vol des adultes de la tordeuse verte du chêne, *Tortrix viridana* L., à l'aide de pièges lumineux. Le massif du Ventoux est situé à une quarantaine

de kilomètres à l'est du Rhône, sensiblement à la latitude d'Orange. Il s'étire d'ouest en est, et culmine à 1 909 m d'altitude. Les observations ont été réalisées sur les basses pentes de son extrémité occidentale, non loin de la petite ville de Malaucène. Elles ont révélé un aspect encore inconnu de la biologie des adultes du défoliateur. On

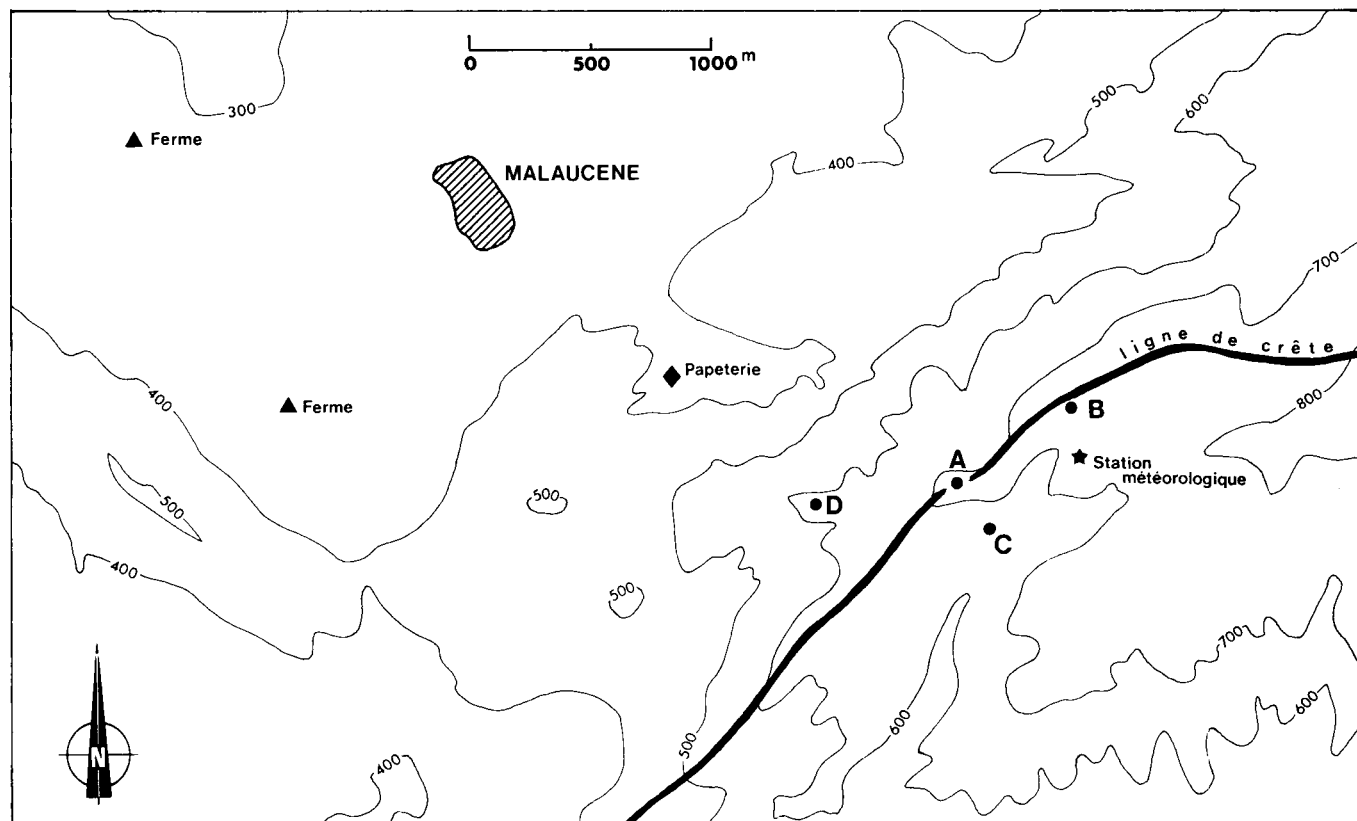


Figure 1

Extrémité occidentale du Mont Ventoux et région avoisinante. Courbes de niveau (en m). A, B, C, D : emplacements des pièges.

Western part of Mont Ventoux and surrounding area. Contour-lines in meters. A, B, C, D : trap locations.

rappellera que celui-ci n'a qu'une seule génération par an ; les adultes volent au début de l'été ; les œufs subissent une diapause obligatoire et éclosent au printemps suivant.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux modèles de pièges lumineux ont été utilisés : un piège classique de type WILLIAMS & ROBINSON, pourvu d'une ampoule de 250 W ; un piège à double étage, dérivé de celui décrit par DEMOLIN (1964) et pourvu de 2 ampoules, l'une de 500 W servant de source attractive, l'autre de 150 W servant de source de capture.

Les pièges ont été installés dans des clairières environnées de peuplements mixtes de chênes pubescents (*Quercus lanuginosa* Lamk. = *pubescens* Willd.), de chênes verts (*Quercus ilex* L.) et de pins noirs d'Autriche (*Pinus nigra austriaca* Höss.) ; les 2 espèces de chênes peuvent être attaquées par la tordeuse verte. Les 4 emplacements (A, B, C, D) des pièges sont indiqués sur la figure 1. Ils étaient disposés de telle sorte qu'un piège fonctionnant en l'un quelconque d'entre eux était invisible de chacun des 3 autres.

Le nombre des pièges a varié d'une année à l'autre, de même que le type de piège pour un emplacement donné (tabl. 1). Les papillons capturés ont été prélevés et comptés chaque jour ; en 1977, le nombre de ceux attirés par le piège C n'a été déterminé qu'approximativement certains jours de forte capture. Les mâles et les femelles ont été dénombrés séparément, sauf en 1976 et parfois en 1977.

TABLEAU 1

Altitudes des 4 stations ; pièges utilisés (* : type WILLIAMS, ** : type DEMOLIN)

Altitudes of the 4 sites ; traps used (* : WILLIAMS type, ** : DEMOLIN type)

Emplacement	Altitude	1976	1977	1978	1979	1980
A	700 m	*	*			
B	740 m			**	*	
C	670 m		**	.*	**	**
D	610 m				**	**

III. RÉSULTATS

La figure 2 donne les distributions de fréquences des captures. Un astérisque signale les pièges de type WILLIAMS, moins efficaces que ceux de type DEMOLIN. On prendra garde à l'échelle inhabituelle des ordonnées et au fait que certains pièges n'ont commencé à fonctionner que tardivement. Tous ont, en revanche, fonctionné au-delà de la période de vol de la tordeuse verte. Les résultats de 1980 ne sont pas représentés, en raison du très petit nombre d'adultes capturés chaque nuit (moins de 20 individus par piège).

Le tableau 2 se rapporte aux captures réalisées les nuits où l'un au moins des pièges a attiré un nombre anormalement élevé de papillons.

Nous utiliserons comme base de temps l'heure T.U. (heure légale — 2 h pour les 5 étés considérés). Du 15 juin

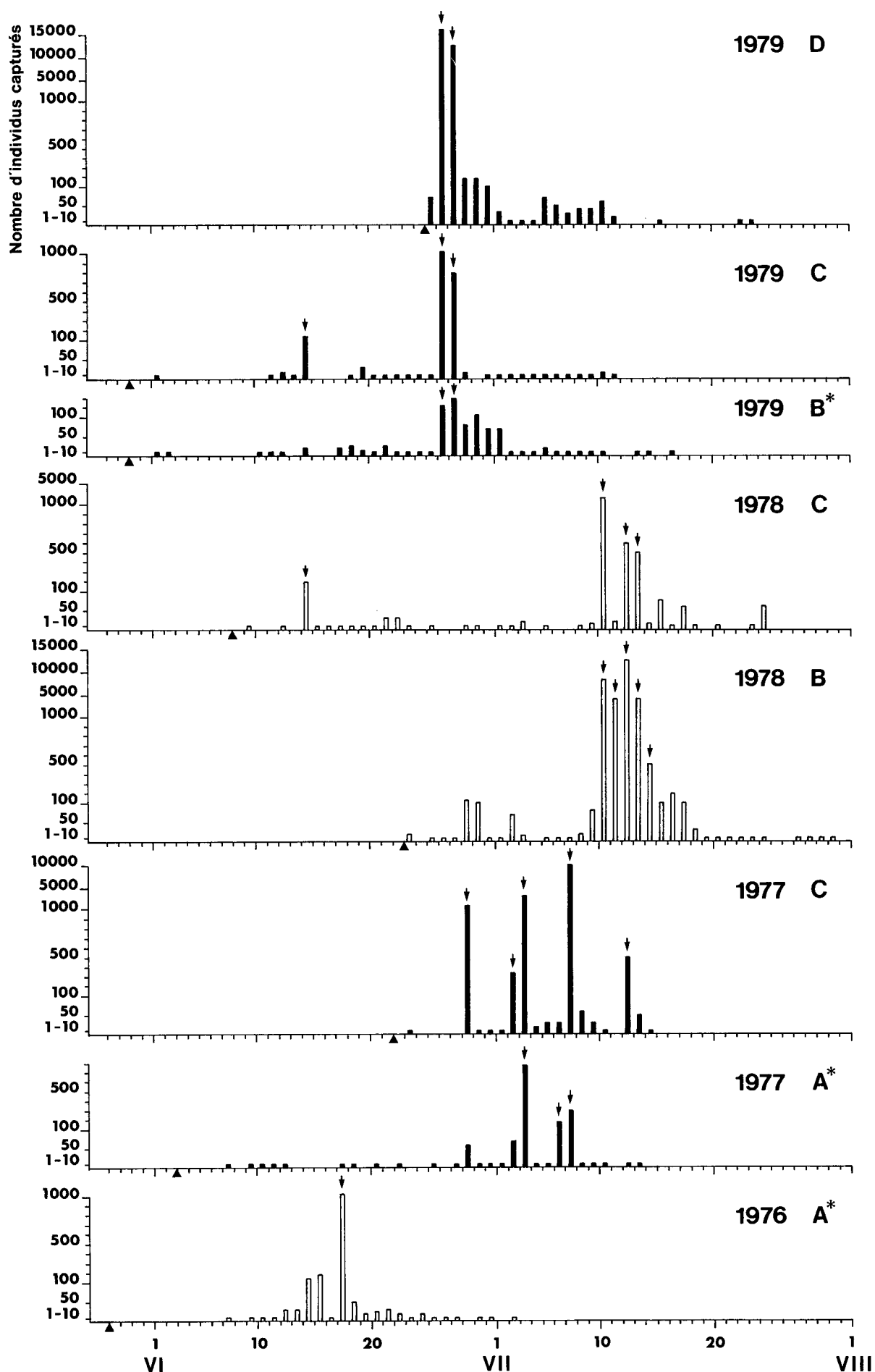


Figure 2

Distributions de fréquences des captures de tordeuse verte par chaque piège pour les années 1976 à 1979. Les couleurs (blanc et noir) alternent avec les années. De petits triangles noirs sur les axes des abscisses indiquent les dates du début de fonctionnement des pièges. Les flèches signalent les pics d'invasion, les astérisques les pièges de type WILLIAMS.

Frequency distributions of green oak tortrix captures for each trap, from 1976 to 1979. The colours (white and black) alternate every year. Small black triangles on the abscissa indicate the dates when the traps began to operate. The arrows show the invasion peaks, the asterisks are for the WILLIAMS type traps.

TABLEAU 2

Nombres N et sex-ratio des adultes de tordeuse verte capturés par chaque piège les nuits d'invasion
Numbers (N) and sex-ratio of the adult green oak tortrix captured in each trap during invasion nights

Nuits d'invasion		A		B		C		D	
		N	% ♂♂	N	% ♂♂	N	% ♂♂	N	% ♂♂
1976	17/18.VI	1 181	?						
1977	28/29.VI	59	8			1 377	9		
	2/3.VII	75	21			349	20		
	3/4.VII	787	15			env. 3 000	?		
	6/7.VII	179	17			38	32		
	7/8.VII	292	26			env. 9 000	?		
	12/13.VII	6	0			env. 500	?		
1978	14/15.VI			?	?	214	58		
	10/11.VII			8 207	45	2 014	38		
	11/12.VII			4 083	47	23	30		
	12/13.VII			12 274	13	598	22		
	13/14.VII			4 216	25	477	32		
	14/15.VII			509	21	16	50		
1979	14/15.VI			21	57	157	30	?	?
	26/27.VI			234	63	1 170	43	15 873	41
	27/28.VI			277	78	801	82	11 730	74

au 15 juillet, période qui nous intéressera tout particulièrement, la durée du jour ne varie guère : à Malaucène, à quelques minutes près, le soleil se lève à 04 h 00 T.U., passe au méridien (midi solaire) à 11 h 45 T.U. et se couche à 19 h 25 T.U. ; l'aube et le crépuscule (soleil situé à 6° sous l'horizon) ont lieu respectivement à 03 h 25 T.U. et 20 h 00 T.U.

A. Niveaux de population de la tordeuse verte au cours des 5 années d'observation

La population larvaire a été constamment faible à très faible, de 1976 à 1980 inclus, dans toute la zone d'implantation des pièges ; elle y a même été presque nulle en 1980. En revanche, des populations très importantes s'observaient au cours des 5 années dans d'autres chênaies du Ventoux, toutes situées en versant sud, à l'est de la zone de piégeage. La plus proche de ces chênaies fortement infestées était distante de 5 km environ des pièges.

B. Mise en évidence de migrations

En règle générale, le nombre des tordeuses vertes capturées par piège et par nuit a été faible et n'a que rarement excédé quelques dizaines d'individus. Ceci concorde bien avec les conditions de piégeage. D'une part en effet, les peuplements de chênes soumis à l'action des pièges étaient peu importants, d'autre part, nous venons de voir qu'ils ne supportaient que de faibles à très faibles populations de la tordeuse.

Chacune des années 1976 à 1979, les pièges ont toutefois capturé au cours de certaines nuits des nombres anormalement élevés de tordeuses vertes. Le cas le plus extrême est celui de la nuit du 26/27 juin 1979, à l'issue de laquelle près de 16 000 de ces insectes remplissaient à ras bord le bocal de réception du piège D. L'entonnoir menant à ce bocal était lui-même rempli d'un nombre sans doute équivalent de papillons, qu'il n'a pas été possible de compter car ils avaient été plus ou moins carbonisés par l'ampoule de capture contre laquelle ils se trouvaient comprimés, et il est vraisemblable que certains, attirés par le piège, n'ont pu y pénétrer faute de place.

Ce sont donc au moins 30 000 adultes de tordeuse verte — et peut-être beaucoup plus — qui ont été attirés par le piège D au cours de la nuit considérée. Un phénomène d'une telle ampleur ne peut s'expliquer que par une invasion massive de la station. Les adultes effectuent donc, au moins certaines nuits, de véritables migrations, qui peuvent faire intervenir des quantités considérables d'individus. Le terme « migration » est pris ici dans son acception la plus large, n'impliquant pas un retour des insectes ou de leur descendance vers leur territoire d'origine.

Chacun des diagrammes de la figure 2 porte une ou plusieurs flèches. Celles-ci signalent des pics qui correspondent, si l'on en juge par l'allure générale de la courbe de capture et parfois aussi par les résultats des autres pièges, à des invasions de papillons.

C. Fréquence et dates des invasions

Le nombre des invasions a varié selon les années de 0 (1980) à 6 (1977 et 1978). Certaines se sont succédé plusieurs nuits d'affilée (5 nuits de suite en 1978, du 10/11 au 14/15 juillet). Les plus précoces ont été observées le 14/15 juin (1978 et 1979), la plus tardive le 14/15 juillet (1978). L'exemple de l'année 1978 montre qu'il peut s'écouler un mois au moins entre la première et la dernière invasion d'un même secteur une année donnée.

D. Importance des invasions

L'importance des invasions, mesurée par le nombre des papillons capturés, a varié considérablement, de quelques centaines à plusieurs dizaines de milliers d'individus. Cette variabilité s'est observée non seulement dans le temps (en 1978, le piège C a capturé 214 papillons le 14/15 juin, 2 014 le 10/11 juillet) mais aussi dans l'espace. Les pièges, bien que proches les uns des autres, ont en effet souvent capturé des nombres très différents de papillons. Un exemple parmi d'autres est celui de la nuit du 26/27 juin 1979 durant laquelle 30 000 papillons au moins ont été attirés par le piège D et seulement 1 170 par le piège C, distant de 700 m ; le piège B, distant de 1 100 m du premier et de 600 m du second, n'en a lui-même capturé que 234, mais il

était de type WILLIAMS, donc moins efficace. Un autre exemple caractéristique est celui de la nuit du 11/12 juillet 1978, au cours de laquelle la station B a été envahie par des milliers de papillons, tandis qu'aucun immigrant (sauf peut-être quelques individus) n'était capturé dans la station C, distante de seulement 600 m.

E. Heures des invasions

Elles ne sont connues que pour les nuits des 26/27 et 27/28 juin 1979, au cours desquelles le piège D a attiré un nombre considérable de papillons. La figure 1 indique les emplacements de 2 fermes et d'une papeterie ; cette dernière, qui fonctionne continuellement, est éclairée toute la nuit. Les 3 bâtiments sont situés dans la plaine de Malaucène, à respectivement 2-3 km (fermes) et 700 m (papeterie) de la station D. Le 26 juin, les 2 fermes ont été envahies vers 20 h 00 T.U., donc au moment du crépuscule, par des papillons de tordeuse verte ; les ouvriers travaillant à la papeterie n'ont rien observé d'anormal. La nuit suivante en revanche, la papeterie a été envahie par des papillons de tordeuse verte vers 02 h 00 T.U., soit 1 h 30 avant l'aube. Les invasions peuvent donc se produire à des heures très variées, depuis le crépuscule jusqu'à peu avant la fin de la nuit.

Le fait que la station D ait été envahie le 26/27 juin 1978 mais non la papeterie est encore un bon exemple de la variabilité spatiale de l'importance des invasions.

F. Sex ratio des papillons immigrants

Considérons les seules pièges ayant attiré au moins quelques centaines de papillons. Des individus des 2 sexes ont été capturés lors de chaque invasion. Le pourcentage de mâles n'a généralement varié que modérément d'un piège à l'autre (tabl. 2). En revanche, il a varié considérablement dans le temps, entre 10 p. 100 (28/29 juin 1977) et 75-80 p. 100 (27/28 juin 1979), sans qu'il soit apparemment possible de relier ce phénomène à la date de l'invasion. Lorsque des invasions se sont succédé deux nuits de suite, on a parfois observé de fortes variations, dans un sens ou dans l'autre, de ce pourcentage : celui-ci a presque doublé du 26/27 au 27/28 juin 1979 ; il a au contraire très fortement diminué du 11/12 au 12/13 juillet 1978, puis nettement augmenté au cours de la nuit suivante.

Au-delà de ces variations dans l'espace et surtout dans le temps, on remarquera que les mâles ont presque toujours été minoritaires par rapport aux femelles les nuits de fortes captures. D'ailleurs, en calculant pour chaque nuit le pourcentage des mâles chez l'ensemble des papillons capturés par les différents pièges, sans tenir compte des pièges ayant attiré moins de 500 insectes afin que le résultat ne soit pas biaisé par une trop forte proportion éventuelle d'individus indigènes, puis en établissant la moyenne de ces pourcentages, on constate que les mâles ne constituaient que 31 p. 100 des immigrants capturés lors d'une nuit « moyenne » d'invasion.

Il ne semble pas que les 2 sexes soient inégalement attirés, du moins de façon marquée, par des pièges lumineux. Chez les 398 et 587 individus capturés au total par le piège C en 1978 et 1979, les nuits d'invasion exclues, la proportion des mâles a été en effet égale à respectivement 49 et 56 p. 100. Selon toute vraisemblance, le sex ratio des papillons capturés par un piège une nuit d'invasion est donc très voisin de celui de la fraction des individus migrants qui pénètrent cette nuit-là dans la zone d'attraction du piège.

G. Etat physiologique des femelles immigrantes

Les femelles déposent leurs œufs sur les rameaux des chênes et les recouvrent de débris végétaux variés, qu'elles ont préalablement récoltés à la surface de ces rameaux et emmagasinés dans une sorte de poche située à l'extrémité ventrale de leur abdomen. Environ 200 des 466 femelles capturées par le piège C le 12/13 juillet 1978 ont été examinées sous la loupe binoculaire : leur poche ventro-apicale contenait dans tous les cas une plus ou moins grande quantité de débris végétaux. Toutes avaient donc déjà pondu au moins quelques œufs. Nous avions l'intention de reprendre ces observations en 1980 et de les compléter en examinant les ovarioles des femelles capturées. L'absence d'invasions nous a malheureusement empêchés de réaliser ce programme.

H. Contexte climatique des invasions

Nous avons utilisé les données recueillies par 2 stations climatologiques. La 1^{re} est une station de la Météorologie nationale, située en plaine, à 100 m d'altitude, près de Carpentras, à 12 km au SW de la zone de piégeage. L'autre, mise en place par l'I.N.R.A., se trouve dans la zone de piégeage ; elle est située à 720 m d'altitude et n'est distante que d'une centaine de mètres de l'emplacement B (fig. 1).

Il ressort de ces données (tabl. 3) qu'elles invasions se sont presque toujours produites après une journée très chaude et, au moins en plaine, bien ensoleillée (températures maximales de 28-34 °C et 10-14 h d'insolation à Carpentras). Ceci n'a pas été toutefois la règle absolue ; la journée du 14 juin 1978, en particulier, a été à la fois fraîche et peu ensoleillée. La nuit, la température de l'air dans la zone de piégeage n'est jamais tombée au-dessous de 11 °C, tout au moins avant 02 h 00 T.U. ; elle a souvent été largement supérieure à cette valeur.

Il n'est jamais tombé d'eau dans la zone de piégeage les nuits d'invasion (de 20 h 00 T.U. à 04 h 00 T.U.). De même, il n'en est jamais tombé au cours de la journée précédente (de 04 h 00 à 20 h 00 T.U.), exception faite, toute relative d'ailleurs, de celle du 14 juillet 1978 : il est tombé ce jour-là vers 18 h 00 T.U., donc avant la nuit, l'équivalent de 1 mm de pluie, sous forme d'une brève (quelques minutes) averse de grêle.

Au cours de la soirée (18 h 00 T.U.), le vent en plaine (Carpentras) était faible à modéré (vitesse variant de 1 à 6 m/s) et soufflait presque toujours du quart SW (vents de secteurs S, SW ou W) ; les invasions des 17/18 juin 1976 et 14/15 juin 1979 se sont toutefois produites par régime de léger mistral (vent de secteur N à NW).

Les fortes invasions (nuits des 3/4 et 7/8 juillet 1977, 10/11 au 13/14 juillet 1978, 26/27 et 27/28 juin 1979) ont toutes été associées à une journée très chaude mais parfois (27 juin 1979) relativement peu ensoleillée, des précipitations nulles pendant la journée et la nuit, un vent soufflant du quart SW en fin de soirée.

L'arrêt des invasions a souvent coïncidé avec l'arrivée du « mauvais » temps : il a plu les 29 juin, 4 juillet et 8 juillet 1977, le 15 juin 1978, le 15 juin 1979 ; un mistral assez fort a soufflé le 15 juillet 1978 et le 28 juin 1979.

I. Contexte météorologique des invasions

Il a été reconstitué en examinant les cartes des bulletins quotidiens de renseignements diffusés par la Météorologie nationale. Deux cartes sont établies chaque jour, l'une donnant la situation générale à 06 h 00 T.U., l'autre la

TABLEAU 3

Eléments du climat à Carpentras et dans la zone de piégeage pour les nuits d'invasion et la journée précédente
Climatic characteristics of Carpentras and of the trapping area given for the invasion nights and the preceding day

Nuits d'invasion		Insolation la veille (durée en h)	Température maximale la veille (°C)		Température à 02 h 00 T.U. (°C)	Précipitations de 04 h 00 T.U. la veille à 04 h 00 T.U. la nuit (en mm)	Vent de la veille à 18 h 00 T.U. à Car- pentras	
		Carpentras	Carpentras	Zone de piégeage	Zone de piégeage	Zone de piégeage	Direction	Vitesse (m/s)
1976	17/18.VI	14	30	24	16	0	N	6
1977	28/29.VI	13	28	23	17	0	SW	4
	2/3.VII	11	30	23	18	0	S	1
	3/4.VII	10	30	24	16	0	SW	5
	6/7.VII	13	32	27	18	0	SW	4
	7/8.VII	13	30	25	17	0	W	3
	12/13.VII	13	32	26	18	0	SW	4
1978	14/15.VI	3	23	18	13	0	SW	2
	10/11.VII	14	32	26	14	0	S	5
	11/12.VII	12	29	23	13	0	SW	3
	12/13.VII	14	31	26	16	0	SW	3
	13/14.VII	13	34	29	19	0	SW	3
	14/15.VII	12	34	29	20	1	W	4
1979	14/15.VI	12	26	19	11	0	NW	4
	26/27.VI	9	32	26	20	0	SW	3
	27/28.VI	6	32	26	18	0	SW	3

situation générale à 18 h 00 T.U. Ces cartes indiquent en particulier la position des limites ou « fronts » entre grandes masses d'air de caractéristiques différentes. Elles sont publiées à l'échelle du 1/30 000 000^e et couvrent une très vaste région, débordant les limites de l'Europe occidentale. Il s'ensuit qu'elles ne rendent compte que des phénomènes météorologiques majeurs. Certains fronts peu actifs peuvent notamment ne pas être représentés.

Le tableau 4 montre que les invasions de tordeuse verte, à l'exception semble-t-il de celle du 12/13 juillet 1978, ont toutes coïncidé avec l'arrivée d'un front. Lorsque l'invasion n'a duré qu'une seule nuit, ce front est passé sur le Ventoux au cours de la nuit en question (cas du 17/18 juin 1976 par exemple) ou au cours de la journée suivante (cas du 28/29 juin 1977 par exemple). Lorsque des invasions se sont produites 2 nuits de suite, elles ont été associées, soit aux passages successifs de 2 fronts distincts (cas des 6/7 et 7/8 juillet 1978), soit à celui d'un seul front. Dans ce dernier cas, le front est resté quelque temps stationnaire avant d'atteindre le Ventoux, puis il est passé au-dessus de celui-ci au cours de la seconde nuit ou le lendemain de celle-ci.

A titre d'exemple, le 26 juin 1979 à 18 h 00 T.U., un front arrivait du NW et se déplaçant à 25 km/h environ se trouvait à approximativement 300 km du Ventoux. Au cours de la nuit du 26 au 27 juin, il s'est rapproché jusqu'à n'être plus distant que d'environ 130 km du massif. Il est alors demeuré plus ou moins stationnaire, puis a repris sa progression au cours de la nuit du 27 au 28 juin et est passé sur le Ventoux le 28 juin vers 06 h 00 T.U.

Les fronts signalés par un astérisque sur le tableau 4 ne figurent pas sur les cartes météorologiques. Leur existence et leurs caractéristiques ont été déduites des diverses informations (isobares, vents, température, etc.) fournies par ces cartes.

Les fronts associés aux invasions sont arrivés, selon les cas, du N, du NW, de l'W ou du SW. Presque tous étaient des fronts froids. Les invasions des 2/3 et 3/4 juillet 1977 font exception. Elles ont été en effet associées à l'approche d'un front chaud, le même dans les 2 cas.

TABLEAU 4

Perturbations associées aux invasions (FC : front chaud, FF : front froid). Les fronts ne figurant pas sur les cartes de la Météorologie Nationale sont signalés par un astérisque. Une accolade signifie qu'il s'agit du même front : des invasions se sont alors produites 2 nuits de suite à l'avant de celui-ci

Atmospheric disturbances associated with the invasions (FC : warm front, FF : cold front). Fronts that do not appear on the maps of the National Meteorological Department are marked by an asterisk. In some cases, invasions occurred two nights in succession ahead of the same front (indicated by brackets)

Nuits d'invasion	Type de front	Prove- nance	Moment du passage sur le Ventoux
1976 17/18.VI	FF	NW	durant la nuit
1977 28/29.VI	FF	W	le lendemain
	2/3.VII { FC	SW	—
	3/4.VII { FC	SW	durant la nuit
	6/7.VII FF	NW	durant la nuit
	7/8.VII FF	SW	le lendemain
	12/13.VII FF	W	durant la nuit
1978 14/15.VI	FF	W	durant la nuit
	10/11.VII { FF	N	—
	11/12.VII { FF*	N	le lendemain
	12/13.VII —	—	—
	13/14.VII { FF*	NW	—
	14/15.VII { FF*	NW	durant la nuit
1979 14/15.VI	FF	NW	le lendemain
	26/27.VI FF	NW	—
	27/28.VI FF	NW	le lendemain

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Des pièges lumineux implantés en différents points d'une zone pauvre ou très pauvre en tordeuses vertes ont capturé certaines nuits cette espèce en nombres très anormalement élevés, plusieurs dizaines à plusieurs centaines de fois supérieurs à ceux auxquels on pouvait s'attendre. Les stations où étaient situés les pièges ont donc été envahies les

nuits en question par des papillons allochtones. Ceux-ci ne pouvaient provenir, du moins lorsqu'ils ont été capturés en très grand nombre (plusieurs milliers d'individus), que de chênaies fortement infestées. A notre connaissance, les plus proches de ces chênaies étaient distantes d'environ 5 km de la zone de piégeage.

Ces observations démontrent indirectement que les adultes de la tordeuse verte effectuent parfois des vols de dispersion collectifs à longue distance, regroupant des quantités importantes ou même considérables d'individus et qui se manifestent par l'invasion nocturne massive de terrains ou de bâtiments pourvus de sources lumineuses.

Ces vols migratoires sont le fait d'adultes des 2 sexes. Les femelles ont toujours, semble-t-il, commencé à pondre. Elles constituent généralement la majorité des immigrants. Le pourcentage de mâles n'est que de 30 p. 100 environ pour une invasion « moyenne » ; il peut cependant varier considérablement, de 10 à 75-80 p. 100, d'une invasion à l'autre.

Les invasions se sont toutes produites au cours de nuits relativement douces et sans précipitations d'aucune sorte, succédant à une journée généralement très chaude et bien ensoleillée, sans précipitations, ou presque. En soirée, les vents en plaine étaient faibles à modérés et soufflaient presque toujours du quart SW.

La plupart des invasions ont été associées à l'approche d'un front froid arrivant généralement du quart NW, parfois du SW. Ces invasions se sont donc produites dans une masse d'air chaud et humide d'origine méditerranéenne, rendue instable et turbulente par l'arrivée d'un air de caractéristiques différentes, généralement d'origine atlantique.

Des invasions massives d'adultes, et plus généralement l'existence de vols de dispersion à longue distance, n'avaient pas encore été signalées chez la tordeuse verte. En revanche, de tels phénomènes sont bien connus chez de nombreux autres insectes (acridiens, noctuelles, libellules, doryphore, etc.). Ils ont été en particulier mis en évidence chez 2 Lépidoptères *Tortricidae* : en Europe, la tordeuse du mélèze, *Zeiraphera diniana* Gn. (GRAF, 1974 ; BALTENSWILER & von SALIS, 1975 ; BALTENSWILER & FISCHLIN, 1979) ; au Canada, la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* Clem. (HENSON, 1951 ; WELLINGTON, 1954 ; GREENBANK, 1957, 1963, 1973).

La dispersion des adultes de la tordeuse de l'épinette a fait l'objet ces dernières années d'études particulièrement approfondies, mettant en œuvre des moyens considérables, dont l'utilisation de radars au sol et de radars aéroportés. Une première analyse des très nombreuses données recueillies vient d'être publiée par GREENBANK *et al.* (1980). Les auteurs canadiens ont tout d'abord démontré que les invasions massives d'adultes ne sont que des cas particuliers d'un phénomène beaucoup plus général. Durant la plus grande partie de la période de vol de l'insecte, des adultes des 2 sexes quittent en effet presque tous les soirs les peuplements fortement infestés. Ils constituent alors des ensembles d'individus migrants, qui, dès la nuit tombée, volent tous dans le sens du vent, avec une vitesse propre d'environ 2 m/s. L'altitude de croisière des papillons varie, selon les individus et les conditions atmosphériques, entre moins d'une centaine de mètres et au moins 1 500 m. La durée de leur vol varie elle-même largement, entre moins de 1 heure et 8 heures environ. Les papillons parcourent ainsi des distances comprises entre quelques kilomètres et plus de 200 km. Le plus souvent, leur arrivée au terme de leur vol

migratoire passe inaperçue en raison de leur densité relativement faible par unité de surface. Dans certaines circonstances, on observe toutefois des invasions massives.

En 1980, puis à nouveau cette année, nous avons installé sur le versant sud du Ventoux un réseau de pièges à phéromones s'étageant depuis le pied du massif jusqu'à 1 350-1 500 m d'altitude. Les résultats de cette expérimentation seront publiés et discutés ultérieurement. Ceux d'ores et déjà obtenus démontrent que certaines des stations étudiées ont été traversées ou survolées à de très nombreuses reprises, peut-être chaque nuit ou presque durant toute la période de vol de la tordeuse verte, par des adultes migrants de l'insecte.

Les invasions massives de la tordeuse verte ne sont donc, tout comme celles de la tordeuse de l'épinette, que la manifestation exceptionnelle et spectaculaire d'un processus migratoire beaucoup plus régulier. En conséquence, il est vraisemblable que, chez la première de ces espèces également, des adultes émigrent la plupart des nuits à partir de leurs territoires d'origine, du moins lorsque ceux-ci sont fortement infestés.

Il résulte de ces observations que les pièges lumineux ont sans aucun doute capturé des adultes migrants de tordeuse verte au cours de nuits sans invasion caractérisée. En fait, tous les intermédiaires existent certainement entre l'immigration en un lieu donné de quelques individus, passant inaperçus au milieu de la population locale, et l'invasion massive, conduisant à des captures plusieurs dizaines ou centaines de fois supérieures à la normale.

La question se pose alors de savoir pourquoi les vols migratoires habituels de la tordeuse verte et de la tordeuse de l'épinette donnent lieu certaines nuits à de telles invasions. Les auteurs canadiens ont constaté que les invasions de la tordeuse de l'épinette sont toujours associées à l'arrivée d'un front froid. Elles se produisent à l'avant de ce dernier, plusieurs heures avant son passage, dans la bande d'instabilité atmosphérique qui le précède. La situation météorologique est donc celle-là même que nous avons observée lors de la plupart des invasions de tordeuse verte.

Les invasions de la tordeuse de l'épinette ont toutefois ceci de particulier qu'elles coïncident avec des averses de pluie et des rafales de vents d'orage. GREENBANK *et al.* déduisent de cette constatation et de diverses autres observations le schéma explicatif suivant : les nuits d'invasion, les adultes sont en vol migratoire normal, mais celui-ci s'effectue à l'avant d'un front froid ; les pluies violentes déversées par les foyers orageux localisés qui précèdent ce front et les puissants courants d'air descendants qui se créent simultanément précipitent au sol les insectes, dont la densité par unité de surface s'est peut-être auparavant accrue sous l'effet de convergences de vents ; il en résulte un phénomène d'invasion.

A l'évidence, ce schéma ne peut s'appliquer tel quel à la tordeuse verte puisqu'il n'a jamais plu dans la zone de piégeage les nuits d'invasion.

En fait, il est très vraisemblable que les adultes constituant les invasions que nous avons observées étaient, du moins pour la plupart, toujours en vol de migration lorsqu'ils ont été attirés par les pièges lumineux ou par les éclairages de certains bâtiments. Autrement dit, les invasions en question n'auraient été que des artefacts créés par l'existence de ces sources attractives.

Le bien-fondé de cette hypothèse est démontré, nous semble-t-il, par le fait que la population de tordeuse verte n'a augmenté d'une année à l'autre ni aux alentours des pièges ni dans l'ensemble de la zone de piégeage, bien que

seule une faible fraction de cette dernière ait été soumise à l'influence des pièges. A l'exception des papillons capturés, les flots de migrants qui ont atteint cette zone à plusieurs reprises l'ont donc survolée sans s'y poser ; peut-être toutefois certains individus s'y sont-ils posés, mais ils en sont alors repartis le lendemain (processus de ré-émigration, établi pour la tordeuse de l'épinette) sans s'y reproduire.

Dans ces conditions, les nuits d'invasion ne peuvent guère s'expliquer qu'en supposant que leur contexte météorologique et climatologique (turbulence de l'air, évolution verticale de la température de celui-ci, etc.) a eu l'un au moins des 3 effets suivants : une émigration beaucoup plus intense que la normale ; une concentration des papillons en vol provoquée par des convergences de vents ou peut-être par des phénomènes électriques ou électro-magnétiques ; une altitude de croisière anormalement faible de ces papillons, d'où une bien meilleure efficacité des pièges lumineux et autres sources attractives disposées au sol.

Il se formerait ainsi des nuages de papillons beaucoup plus denses ou volant beaucoup plus bas qu'à l'accoutumée. On remarquera qu'il n'est pas du tout certain que ces nuages donnent lieu à des invasions véritablement massives dans les conditions naturelles, c'est-à-dire en l'absence de sources lumineuses. Peut-être en effet les papillons se dispersent-ils alors plus ou moins en fin de vol.

La question se pose également de savoir d'où provenaient les papillons capturés les nuits d'invasion. Il est raisonnable de supposer que les adultes en migration de la tordeuse verte se déplacent, tout comme ceux de la tordeuse de l'épinette, dans le sens du vent. Or, celui-ci, les soirs d'invasion, n'a jamais soufflé de l'est, donc depuis les chenaies fortement infestées du Ventoux. Les adultes constituant les invasions n'étaient donc très vraisemblablement pas originaires du massif.

Le fait qu'une invasion ait été observée vers 20 h 00 T.U. (26 juin 1979, dans les 2 fermes), au moment du crépuscule, indique que certains au moins des migrants s'envolent avant la tombée de la nuit, ce qui est également le cas pour la tordeuse de l'épinette ; des observations encore très fragmentaires portant sur le rythme circadien d'activité des adultes des 2 sexes de la tordeuse verte suggèrent d'ailleurs que les envols des émigrants pourraient déjà être fréquents vers 18 h 00 T.U. Le 26 juin 1979, en fin d'après-midi, le vent soufflait en plaine à 3 m/s. Supposons que les adultes en migration de la tordeuse verte ont, comme ceux de la tordeuse de l'épinette, une vitesse propre de 2 m/s. Ils se déplaçaient alors ce soir-là à environ 5 m/s, soit 18 km/h, par rapport au sol. Les insectes qui ont envahi les 2 fermes pouvaient donc provenir, selon qu'ils volaient depuis une demi-heure (envol vers 19 h 30 T.U.) ou 2 h (envol vers 18 h 00 T.U.) de chenaies distantes d'une dizaine à une trentaine de kilomètres.

La nuit suivante (27/28 juin 1979), l'invasion s'est produite vers 02 h 00 T.U., donc 6 h plus tard, le vent soufflant de nouveau à 3 m/s en fin de soirée. Les immigrants étaient, en conséquence, très vraisemblablement originaires de chenaies beaucoup plus éloignées. Si l'on admet que ces papillons s'étaient encore déplacés à 5 m/s par rapport au sol, ils avaient donc parcouru de 90 à 140 km selon qu'ils s'étaient envolés seulement vers 21 h 00 T.U. ou bien dès 18 h 00 T.U. Ils pouvaient par suite être originaires des garrigues du Gard ou du Haut-Montpelliérain, régions situées de l'autre côté du Rhône, à l'ouest-sud-ouest du Ventoux.

Les estimations que nous venons de donner des distances parcourues par les papillons capturés les 26/27 et 27/28 juin

1979 ne sont, au mieux, que des ordres de grandeur. La vitesse du vent, de même d'ailleurs que sa direction, est en effet susceptible de varier largement au cours de la nuit et de l'une à l'autre des régions successivement traversées par les insectes. Elle est également fonction de l'altitude de croisière de ces derniers : à 500 m au-dessus du sol par exemple, la vitesse du vent peut être 2 à 3 fois supérieure à ce qu'elle est à 10 m, hauteur à laquelle on la mesure dans les stations de la Météorologie nationale.

Le fait que l'origine géographique des immigrants ait sans doute varié d'une nuit à l'autre explique probablement la brusque et considérable modification du pourcentage de mâles chez ces insectes entre le 26/27 et le 27/28 juin 1979, de même qu'entre le 11/12 et le 12/13 juillet 1978. Plus généralement, c'est l'une des explications possibles du caractère anarchique des fluctuations dans le temps de ce pourcentage, qui, en raison de la protandrie de la tordeuse verte, aurait dû tendre à décroître au fur et à mesure que s'avance la saison de vol.

Il faut observer à ce propos que le *sex ratio* des individus capturés, tout en étant sans doute très voisin de celui d'une certaine fraction des migrants, à savoir ceux qui se sont le plus approchés du piège lumineux, n'est pas forcément représentatif de celui de l'ensemble de ces migrants. Il se peut en effet que les sexes ne soient pas uniformément répartis, en altitude notamment, dans les nuages de migrants et que, de plus, leur répartition dans ces nuages se modifie d'une nuit d'invasion à l'autre. Un tel phénomène expliquerait très bien, lui aussi, les fluctuations du *sex ratio* des immigrants.

L'importance des invasions de tordeuse verte varie considérablement d'une nuit à l'autre. Ceci résulte probablement de l'effet des facteurs suivants : inégale abondance du défoliateur dans les différentes aires d'origine des immigrants ; position de la date de l'invasion par rapport au pic de vol des adultes dans leur aire d'origine ; caractère plus ou moins favorable des conditions climatiques et météorologiques. Peut-être n'est-ce aussi parfois qu'une conséquence de la variabilité dans l'espace, elle aussi considérable, même sur de très courtes distances, de l'importance des invasions.

Ce dernier phénomène est plus mystérieux. On peut l'expliquer en supposant que les pièges se sont trouvés, selon leur emplacement, les uns directement sur la trajectoire des migrants, d'autres plus ou moins à l'écart. Les nuages de papillons avanceraient donc sur un front de peu de largeur, ou bien ils se scinderaient en étroites colonnes lorsqu'ils abordent le massif du Ventoux. De plus, ils auraient tendance à emprunter les mêmes parcours, car la variabilité dans l'espace de l'importance des invasions paraît ne pas obéir aux lois du hasard : pour nous en tenir à des situations comparables (pièges de mêmes caractéristiques), le piège B a en effet capturé beaucoup plus de papillons que le piège C au cours de chacune des 5 nuits consécutives d'invasion de juillet 1978 ; de même, le piège D en a capturé beaucoup plus que le piège C au cours de chacune des 2 nuits successives d'invasion de la fin de juin 1979.

Il se peut également que des modifications de l'altitude de vol des adultes migrants en fonction des conditions atmosphériques locales, lesquelles dépendent tant de la situation climatologique et météorologique générale que de la nature du relief survolé par les insectes, soient à l'origine de la variabilité spatio-temporelle de l'importance des invasions.

Quoi qu'il en soit, le fait qu'un piège ait capturé des milliers d'immigrants pendant qu'un piège identique, disposé à quelques centaines de mètres seulement, sur le même versant du massif et à une altitude voisine, n'en capturait

aucun ou presque (nuit du 11/12 juillet 1978 : pièges B et C) montre qu'on ne peut extrapoler à l'ensemble d'un territoire, même restreint, les résultats obtenus en un point de celui-ci.

Au total, les invasions de la tordeuse verte, et plus généralement les migrations effectuées par cet insecte sur des distances qui paraissent excéder parfois la centaine de kilomètres, posent donc encore de nombreux problèmes. L'incidence des migrations sur la dynamique des populations du défoliateur, tant dans les aires d'émigration que dans celles d'immigration, ne peut être actuellement estimée. On remarquera à ce sujet que, si les migrations de la tordeuse de l'épinette et de la tordeuse du mélèze sont connues depuis le début du siècle, leur rôle a été longtemps négligé. Ce n'est qu'assez récemment en effet (vers les années 60 pour la première espèce, au cours des années 70 pour la seconde) que leur grande importance dans la dynamique des populations des 2 insectes a été établie et que l'on a, en conséquence, commencé à les étudier sérieusement et à les prendre en compte dans les analyses

démographiques (BALTENSWEILER & FISCHLIN, 1979 ; GREENBANK *et al.*, 1980).

Une conséquence importante de la mise en évidence de migrations chez la tordeuse verte est qu'il convient d'être très prudent lorsqu'on utilise le piégeage lumineux pour établir un pronostic de ce que sera l'intensité des dégâts commis par cet insecte. Les observations réalisées au Ventoux démontrent en effet qu'il peut n'exister aucune corrélation entre l'importance des captures et le niveau de population de la génération suivante.

Reçu le 8 mai 1981.

Accepté le 1^{er} octobre 1981.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'action concertée « Structure, dynamique et utilisation des formations à chêne pubescent » et a bénéficié à ce titre d'une aide à la recherche de la D.G.R.S.T. (n° 76 7 0163). Nous remercions vivement M. Serge POITOUT pour ses judicieuses et amicales critiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baltensweiler W., Fischlin A., 1979. The role of migration for the population dynamics of the larch bud moth, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep. Tortricidae). *Bull. Soc. ent. Suisse*, **52**, 259-271.

Baltensweiler W., von Salis G., 1975. Zur Dispersionsdynamik der Falter des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera diniana* G., Tortricidae). *Z. ang. Ent.*, **77**, 251-257.

Demolin G., 1964. Réflexions sur le comportement des insectes nocturnes soumis à une source lumineuse attractive. Application à une nouvelle technique de piégeage. *Rev. gén. Sci.*, **71**, 14-24.

Graf E., 1974. Zur Biologie und Gradologie des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* Gn. (Lep., Tortricidae), im schweizerischen Mittelland. *Z. ang. Ent.*, **76**, 233-251 et 347-379.

Greenbank D. O., 1957. The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. II. The role of dispersal. *Can. J. Zool.*, **35**, 385-403.

Greenbank D. O., 1963. The analysis of moth survival and dispersal in the unsprayed area. In R.F. Morris. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. ent. Soc. Can.*, **31**, p. 87-99.

Greenbank D. O., 1973. The dispersal process of spruce budworm moths. *Can. For. Serv. Marit. For. Res. Cent. Inf. Rep.*, **M-X-39**, 25 p.

Greenbank D. O., Schaefer G. W., Rainey R. C., 1980. Spruce budworm (*Lepidoptera: Tortricidae*) moth flight and dispersal: new understanding from canopy observations, radar, and aircraft. *Mem. ent. Soc. Can.*, **110**, 49 p.

Henson W. R., 1951. Mass flights of the spruce budworm. *Can. Entomol.*, **83**, 240.

Wellington W. G., 1954. Atmospheric circulation processes and insect ecology. *Can. Entomol.*, **86**, 312-333.