

Thierry Bourgeois → AF

Intro	) Ulysse	] 1
Lixus		
Entedon	laine	] 2 } ] 3 }
Entedon	my.	
Exeristes		
to à partant et cord.		] 4

---

version  
intégrale  
en 1 opéra-imp. de l'

---

avec tous  
les  
desirs

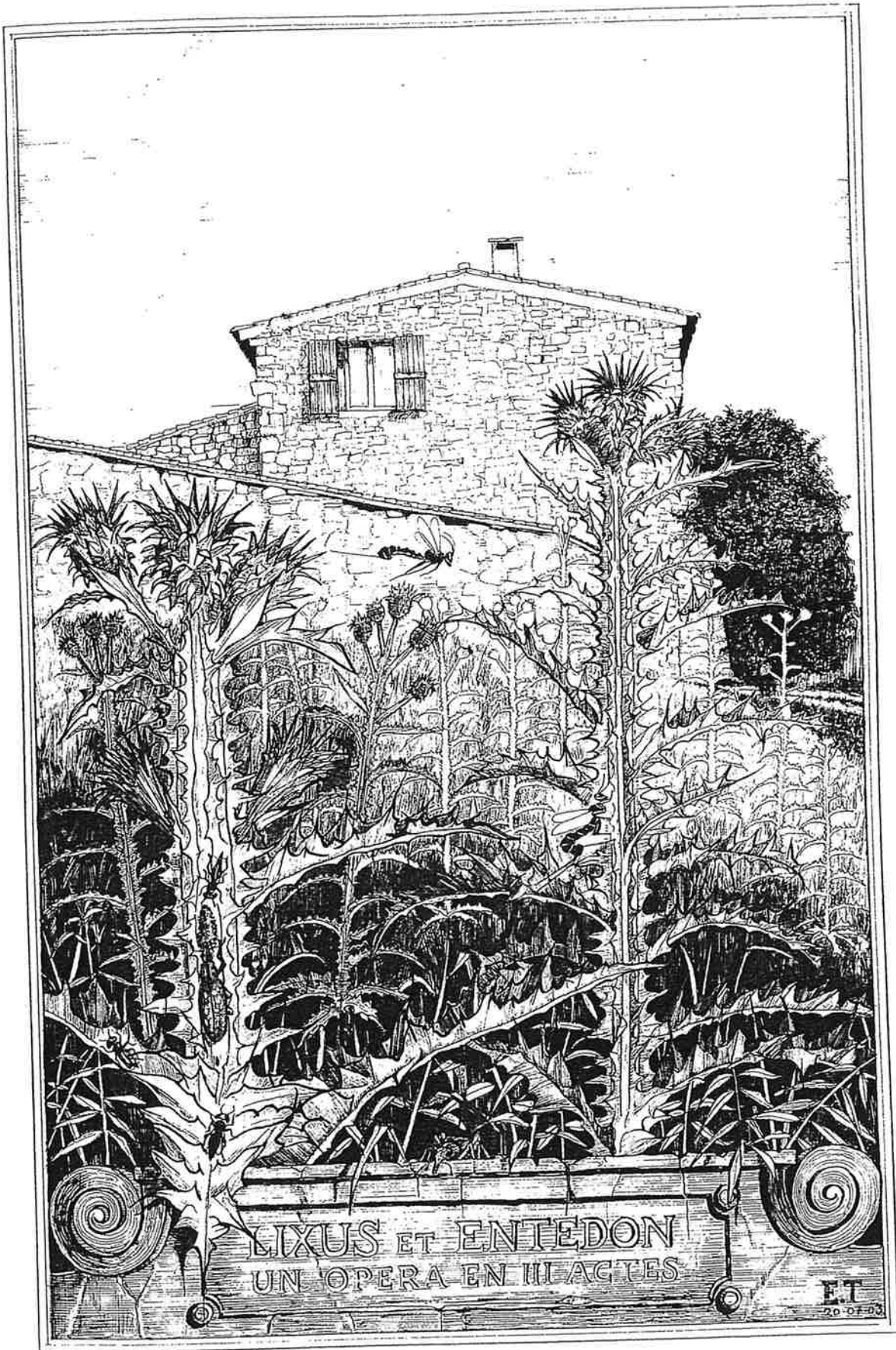
(+ band

LIXUS ET ENTEDON  
et Exeristes

UN OPERA EN 3 ACTES

Eric de Tugny

Editions de la Blatte  
2004



LIXUS ET ENTEDON  
UN OPERA EN III ACTES

ET  
20-07-03

## PRELUDE

Du verbe **préluder** : latin praeludere, se préparer à jouer ...

**U** est 9 heures du soir. Dans le profond silence de la bergerie perdue dans la garrigue, je travaille dans mon laboratoire de campagne. Ici c'est la maison des astronomes venus d'Aix en Provence pour observer le ciel pur de l'arrière-pays, mais pour l'heure je l'ai transformée en laboratoire d'entomologie pour les trois mois d'été.

Calme et tranquillité d'une fin de journée passée à couper des tiges de chardon sous un soleil brûlant, puis à les étudier dans la fraîcheur bienfaisante de la grande salle blanche.

Solitude recherchée, tête à tête "avec la bête"; peu à peu je m'imprègne des habitudes de l'insecte, je suis pas à pas, depuis des semaines, l'évolution de sa vie errante. Mon champ de vision d'Homo sapiens a quitté le cercle élargi des horizons lointains marqués par les montagnes, au-delà des collines bordant le plateau, pour se rétrécir, se confiner à l'espace restreint de la tige que j'observe sous la loupe, à l'univers de l'insecte.

Face à moi le cadre de la fenêtre est un tableau vivant où les ombres des yeuses s'allongent sur l'herbe dorée. Lorsque mes yeux quittent le binoculaire ils rencontrent alors le vaste ciel dont la couleur change de minute en minute, maintenant rose et mauve, bientôt velours sombre où se piqueront les étoiles. Par dessus le toit, le grand univers et sa mécanique immuable qui bientôt se mettra en route, et sur la table face à la fenêtre le pinceau de lumière du binoculaire qui éclaire le petit bout de tige où vit l'humble bestiole, objet de ma curiosité.

Je suis heureux. Loin de l'agitation des villes je suis dans mon petit paradis. Tout absorbé que je suis par le coin d'univers que je découvre sous l'oculaire, je ne peux m'empêcher de me poser parfois la question : qu'est ce qui m'attire vers ce concentré de vie caché sous l'écorce de cette plante, quelle est l'utilité de ma recherche ?

La réponse pourrait être : aucune, si ce n'est un accomplissement personnel, une joie un peu égoïste, un acte purement désintéressé, seulement récompensé par la satisfaction de connaître un petit morceau de la grande trame de la Vie, de ce qu'on appelle Nature ?

Sans doute d'autres chercheurs ont déjà étudié mon sujet. Il s'est certainement trouvé des personnes qui, au lieu de passer leurs vacances parmi leurs contemporains, ont délaissé pour un temps la société afin de rechercher solitude et concentration. Peut être existe-t-il des publications sur la biologie de mon insecte, une honorable thèse dormant sur une étagère ?

Qu'importe. Tout ce qui m'intéresse c'est de me trouver face à un petit mystère, riche de promesses. Je tâtonnerai, je ferai des erreurs, je déchiffrerai peu à peu le comment, peut-être arriverai-je à l'éclaircissement final.

A cet endroit je ne peux m'empêcher de penser à J.H. Fabre à qui je dois, depuis l'enfance, mon goût pour les sciences naturelles et qui m'a ouvert les horizons merveilleux de l'Entomologie :

"..... Je m'en vais, dans la nuit, avec une lanterne explorer le paysage. A mon entour, orbe de maigre lueur qui permet de reconnaître peu à peu les grossièretés du bloc, mais laisse inaperçues les finesses du détail. A quelques pas l'humble luminosité se diffuse, s'éteint. Plus loin c'est le noir des ténèbres

...  
La Science elle aussi procède à coups de lanterne, elle explore par dés l'inépuisable mosaïque des choses. L'huile trop souvent manque à la mèche, les verres ne sont pas nets. N'importe, celui-là ne fait pas oeuvre vaine, qui le premier reconnaît et montre aux autres un point de l'énorme inconnu ...

Nous tous chercheurs, tourmentés du désir de savoir, déplaçons donc notre lanterne d'un point à l'autre ; avec les parcelles explorées on pourra peut-être reconstituer un fragment du tableau.... "

( Souvenirs Entomologiques, VIIème Série, Ch. VI ; le Larin Ours )

Mais venons en maintenant au lieu et à l'objet de mon étude.

A l'Est d'Aix en Provence, adossé au versant Nord de la montagne Sainte Victoire, se blottit le petit village de Vauvenargues. Plus loin la route grimpe au col des Portes puis descendant en direction de Rians passe devant une piste forestière qui mène au lieu-dit la Sinne.

C'est sur ce plateau isolé, couvert de thym et de romarin,

parsemé de bouquets de génévriers et de chênes-vert, où la vue court au Nord vers le Luberon et les cîmes enneigées de la Meije, dans les lointains bleutés, que j'ai pour la première fois, ce mois de Juin 1992, fait connaissance avec Lixus.

Ce petit insecte anonyme m'apparut sur la tige épineuse d'un gros chardon, très occupé semblait-il à forer un trou dans son écorce ; un humble charançon qui en réalité n'offrait guère d'intérêt si ce n'était la curieuse scène dont il était l'objet.

M'approchant plus près je fus alors intrigué par la présence de deux minuscules hyménoptères à belle livrée vert métallique, étincelante au soleil, stationnant à proximité du charançon à l'ouvrage. Tels des larrons semblant préparer un mauvais coup, ils semblaient épier, et attendre ...

Je pressentis là un de ces actes de parasitisme si fréquents dans le monde des insectes.

Après cette simple observation, piqué par une curiosité soudaine, je cherchais dans mes livres ce qui pouvait avoir été écrit sur le sujet et ne trouvais pas grand chose.

C'est ce qui m'a amené à entamer cette étude . Elle a duré plusieurs années car mon activité professionnelle se partageant à cette époque entre Aix en Provence et Paris, je n'ai pu assurer l'indispensable suivi des observations.

Quelques années plus tard, m'étant définitivement installé dans la capitale, j'oubliais peu à peu mon charançon jusqu'à ce jour de juin 2001 où à nouveau, au cours d'un bref passage, je jetais un coup d'oeil sur le gros chardon. Mon insecte était là, fidèle au rendez-vous estival, le rostre enfoncé dans l'écorce, se rappelant soudainement à ma mémoire.

Alors je décidais, quoiqu'il arrivât, que je déchiffrerai son mystère.

Je préparais minutieusement plusieurs missions au cours de l'été 2002, cinq séjours pendant lesquels j'étudierai sur place l'évolution du cycle et ramènerai à Paris les tiges du chardon pour continuer l'observation afin de ne rien perdre du fil de l'histoire.

Au fur et à mesure de mes aller-retour j'allais de surprises en surprises.

Comme l'écrivait J.H. Fabre je commençais "à vivre en intimité avec la bête". Ce fut comme une enquête policière avec ses indices, ses fausses pistes, ses invités surprise. Pour reconstituer

le puzzle de toute l'affaire il fallut du temps, de la patience et de l'humilité.

Le parasite en question trouva un nom : Entedon.

Lixus le charançon, et Entedon le parasite.

Lixus et Entedon: cela ne sonne-t-il pas comme un titre d'opéra ?

Un Opéra en 3 actes ...

Peut-être cela ne fait-il pas très sérieux, pour une étude entomologique !

Certainement moins il est vrai qu'un titre comme : " Etude d'un cas de parasitisme chez le Curculionidé Lixus cardui par l'hyménoptère Chalcidien Eulophidé Entedon longiventris sur la Carduacée Onopordum acanthium ".

Mais la Nature doit bien se moquer de la rigueur des scientifiques comme de la veine du poète. Et comme disait l'autre, son étude est affaire bien trop grave pour n'être confiée qu'à des gens sérieux ...

Trois actes, parce qu'il y aura un troisième comédien qui arrivera plus tard. Mais nous n'en dirons pas plus pour le moment. Pour chacun d'eux il y aura également trois moments importants, sièges d'épisodes tragiques ; l'oeuf, la vie larvaire, l'adulte.

La scène c'est notre imposant chardon, Onopordon.

Le rideau se lève à la fin du printemps et se baisse à l'automne. Sous le soleil de Provence, dans un coin de garrigue entre Sainte Victoire et Luberon, c'est un opéra qui raconte la vie et la mort, semblable à tant d'autres sur la Terre.

En voici donc le livret ; et pour ce qui est de la musique, celle du Mistral qui parcourt en chantant le plateau de la Sinne grand ouvert sous le ciel bleu, suffira.

## 1 - LA SCENE : ONOPORDON

Le plateau de la Sinne présente un paysage typique de garrigue d'arrière-pays méditerranéen de moyenne altitude : 600m. Un profond vallon le sépare côté Sud de la montagne Sainte Victoire. Au Nord est un autre vallon, celui de Lambruisse. Il est délimité à l'Ouest par l'éminence de la Citadelle, à l'Est par la forêt de la Gardiole.

Soumis à un fort ensoleillement, régulièrement balayé par le mistral, il offre une flore principalement composée de thym, romarin, ciste, asphodèle, euphorbe en coussinet, genévrier, chêne-vert et pin d'Alep.

Le sol est pauvre : terre rouge et caillouteuse. Rochers de calcaire blanc. Herbe rase. C'est un lieu fréquenté par les troupeaux de moutons et de chèvres venant de la bergerie du Puits d'Auzon toute proche.

L'unique construction est une ancienne ferme typique de la région, aux belles proportions. Longtemps abandonnée, elle a été restaurée et accueille aujourd'hui une association d'astronomes amateurs qui y a installé son observatoire.

C'est sur le terre-plein devant la bergerie que croît une importante communauté de grands chardons à têtes bleues, l'Onopordon. Une autre occupe un talus exposé au Sud, contre le flanc Ouest de la bâtisse.

Il y a quelques années le premier groupement était florissant. Par suite de la fréquentation assidue de l'observatoire le terre-plein est devenu parking ; la plante s'y est raréfiée. La deuxième population s'est maintenue par contre jusqu'à nos jours ; sur une aire de 250 m<sup>2</sup> environ elle se compose de quelques 400 individus.

Dans le vallon de Lambruisse existe également une très belle population. L'altitude plus basse (530m), un sol plus riche cultivé grâce à une source alimentant un petit ruisseau, le plus souvent à sec, la protection du vent par la montagne des Ubacs, permettent à la plante de s'épanouir. Les tiges sont plus robustes, plus développées qu'à la Sinne ; certaines peuvent atteindre deux mètres de hauteur et une section de 3 cm. La population est dense, le double de la Sinne ; sur une surface identique elle est d'environ 700 individus.

La Sinne, Lambruisse, offrent au visiteur la rareté inestimable de paysages provençaux encore vierges ; pas de routes, quelques pistes forestières peu fréquentées, lieux inhabités. Aucune construction humaine n'est visible sur les collines aux alentours. Ici plane encore l'Aigle de Bonelli dont le terrain de chasse s'étend des falaises de Sainte Victoire jusqu'à la montagne du Grand Sambuc. Il n'est pas rare, la nuit, de surprendre le vol de la chouette effraie ou la silhouette ramassée au sol de l'engoulevent.

Renards, lièvres et grives font la joie des chasseurs que n'intéressent pas, dieu merci, les huppés fasciés qui ont élu domicile près de l'observatoire.

Mais revenons à nos Onopordons.

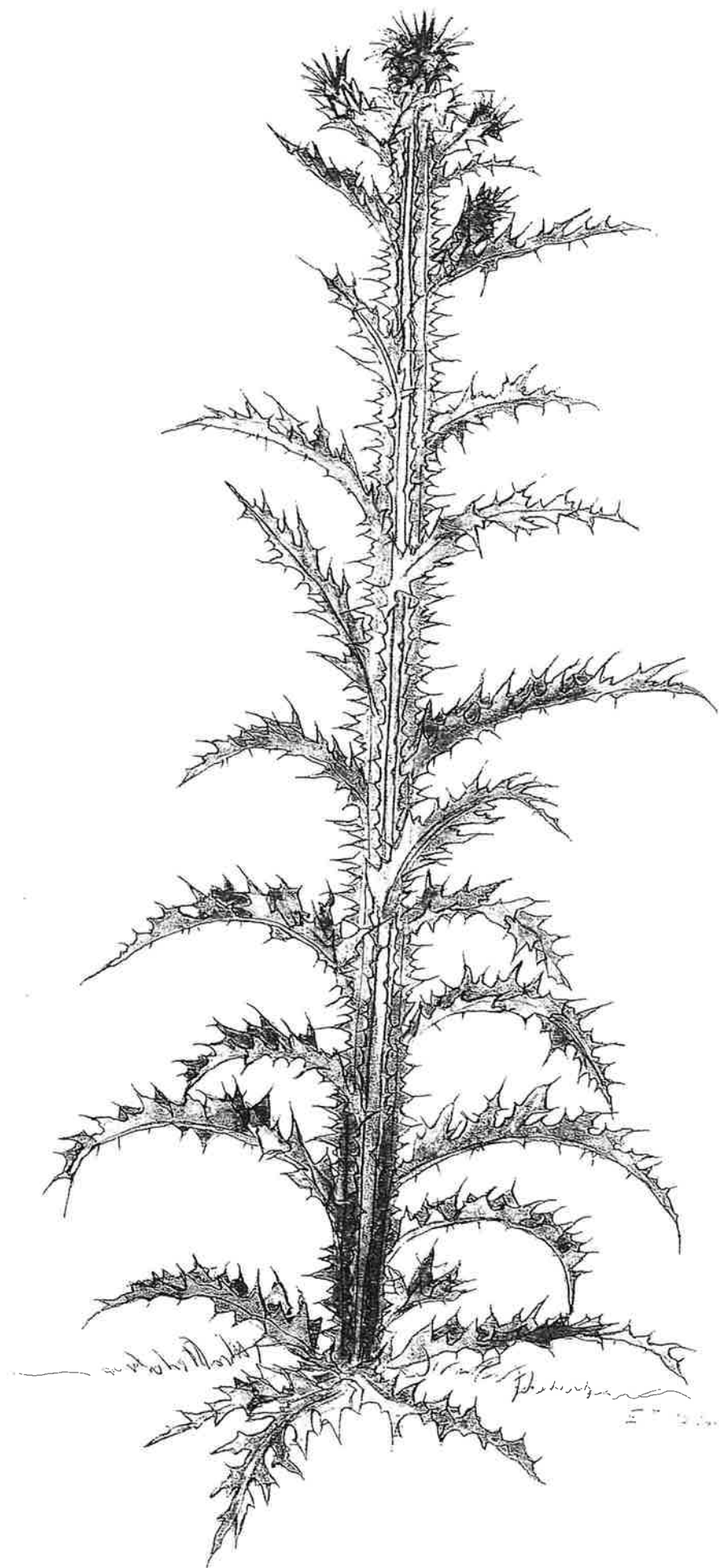
La plante appartient à la famille des Composées et à la sous-famille des Carduacées, autrement dit des Chardons. Il s'agit ici de l'espèce *acanthium*, ou faux-acanthe, "pet d'âne" en provençal.

Elle se distingue de sa cousine l'Onopordon d'Illyrie (*Onopordum illyricum*) par la disposition de ses feuilles sur la tige et l'absence d'un bouquet de larges feuilles à son pied. L'Onopordon d'Illyrie habite plutôt la grande plaine caillouteuse de la Crau et le Languedoc.

L'Onopordon faux-acanthe est une plante bisannuelle, remarquable par sa taille - 1,80m - et son aspect à caractère hautement défensif ; épines triangulaires disposées tout au long de la tige, féroce acérées, décourageant d'avance toute tentative de la saisir à mains nues. Longues feuilles découpées tout aussi épineuses, régulièrement plantées depuis la base jusqu'au sommet, où elles vont en diminuant de taille. En haut, des capitules globuleux, solitaires, à jolie couleur pourpre-pâle ou bleue-violacée, en Juillet, époque de floraison.

En Août l'inflorescence se fane, les graines plumeuses se détachent du réceptacle qui devient coupelle vide. La plante se dessèche ; de vert-pâle cotonneux elle vire au gris mais reste sur pied jusqu'à l'entrée de l'hiver.

Les intempéries la fragilisent. C'est le mistral qui en a finalement raison et la couche au sol. Mais la misérable, toute défaits qu'elle soit, passera la mauvaise saison sans se briser en mille morceaux, offrant un abri relatif aux quelques insectes qui



Onopordum acanthium  
début Juin

s'y étaient installés.

La tige est creuse tout du long ; une section transversale montre une paroi ligneuse protégée par une écorce épaisse et résistante.

L'Onopordon est un matériel d'étude idéal grâce à sa bonne conservation. Les tiges prélevées sur place , dont les deux extrémités coupées sont protégées par du papier d'aluminium, peuvent garder leur état de fraîcheur une dizaine de jours. Celles, desséchées en Août après la floraison, se conservent tout l'hiver. On peut couper la tige en petits tronçons ( prévoir des gants épais) après l'avoir débarrassée de ses feuilles, pour examen au laboratoire.

L'essentiel de l'histoire qui nous intéresse se déroulant à l'intérieur, on peut pratiquer à loisir des coupes longitudinales tout au long de l'année.

Malgré les précautions suggérées plus haut mes doigts conservent toujours le souvenir douloureux des manipulations hasardeuses, lorsque le tronçon de tige pourtant maintenu fermement dérape sans prévenir sur la table et que ses épines jouent parfaitement le rôle qui leur a été dévolu. Peaux fragiles s'abstenir !

L'Onopordon a dû hériter de la rose du Petit Prince le pouvoir de se défendre des moutons...et de la main du naturaliste !

## II - ACTE 1 : LIXUS

### PRESENTATION

**A** la fin du mois de Mai le décor est en place.

Sur l'étendue d'herbe rase parsemée de touffes de thym les Onopordons dressent leurs tiges hérissées. La plante est jeune encore, tige et feuilles sont d'un vert cotonneux tendre, légèrement grisé. Les plus avancées atteignent un mètre de hauteur, leurs extrémités s'ornent de gros boutons écailleux semblables à de petits artichauts.

*oli das calie*

Notre premier acteur est là, sur la tige du chardon, fidèle à son rendez-vous annuel.

Regardons-le de près ; à vrai dire c'est un charançon modeste, sans éclat. Forme allongée, cylindrique, étroite, taille moyenne, 10-15 mm. La livrée est brun foncé, sans ornementation particulière.

Thorax et abdomen sont revêtus d'une pubescence brune sur un tégument granuleux. Les élytres sont rainurés, leurs extrémités sont arrondies, sans pointe. La tête est également revêtue d'une courte fourrure disposée de part et d'autre d'un axe médian. Les antennes qui prennent naissance dans un sillon creusé sur le côté du rostre assez court se terminent en massue.

Notre charançon appartient à la tribu des Lixini. C'est un Curculionide-Cleoninae dont l'aire de répartition est mondiale. 180 espèces environ habitent la région paléarctique, principalement méridionale, méditerranéenne Nord-Africaine et le Moyen-Orient. Leur régime s'étend à plusieurs familles botaniques et ils commettent fréquemment des dégâts aux plantes cultivées. Toute une série d'espèces nuisent à la Betterave, à l'Oseille, aux Légumineuses, etc...

La détermination du genre m'a été facilitée par un article de Gilbert Liskenne ( l'Entomologiste, 1989, 45(3) ) qui cite le genre Lixus comme abondant sur Onopordum acanthium.

La clé donnant l'espèce cardui ( = du carde, du chardon ) est fournie par la présence sur le corselet d'un sillon parallèle à son bord antérieur déterminant une encoche sur le bord latéral. Sur la tête le front présente en avant des yeux une fossette triangulaire.

*+ pebr*

(Rémy Perrier, Faune de France illustrée, Tome VI 2ème partie ).

Sur *Onopordum acanthium* vit également le genre *Larinus*. A la différence de *Lixus* leur forme est massive, leur coloration est jaunâtre au moment de la reproduction. Leur lieu de prédilection est la sommité florale, où ils pondent, alors que *Lixus* préfère la tige. *Larinus onopordi* et *Larinus turbinatus* sont inféodés à *Onopordum acanthium*. Sur *Onopordum illyricum* on trouve *Larinus cynarae* ainsi que *Larinus scolymi* parasité par un Ichneumonide Pimpliné (*Exeristes roborator*, qui parasite aussi *Larinus leuzae*, vivant sur un pin ). ( A. Hoffmann, Faune de France, Coleoptères Curculionides, 1954 )

#### LA PONTE

La période de ponte s'étale de fin Mai à fin Juin.

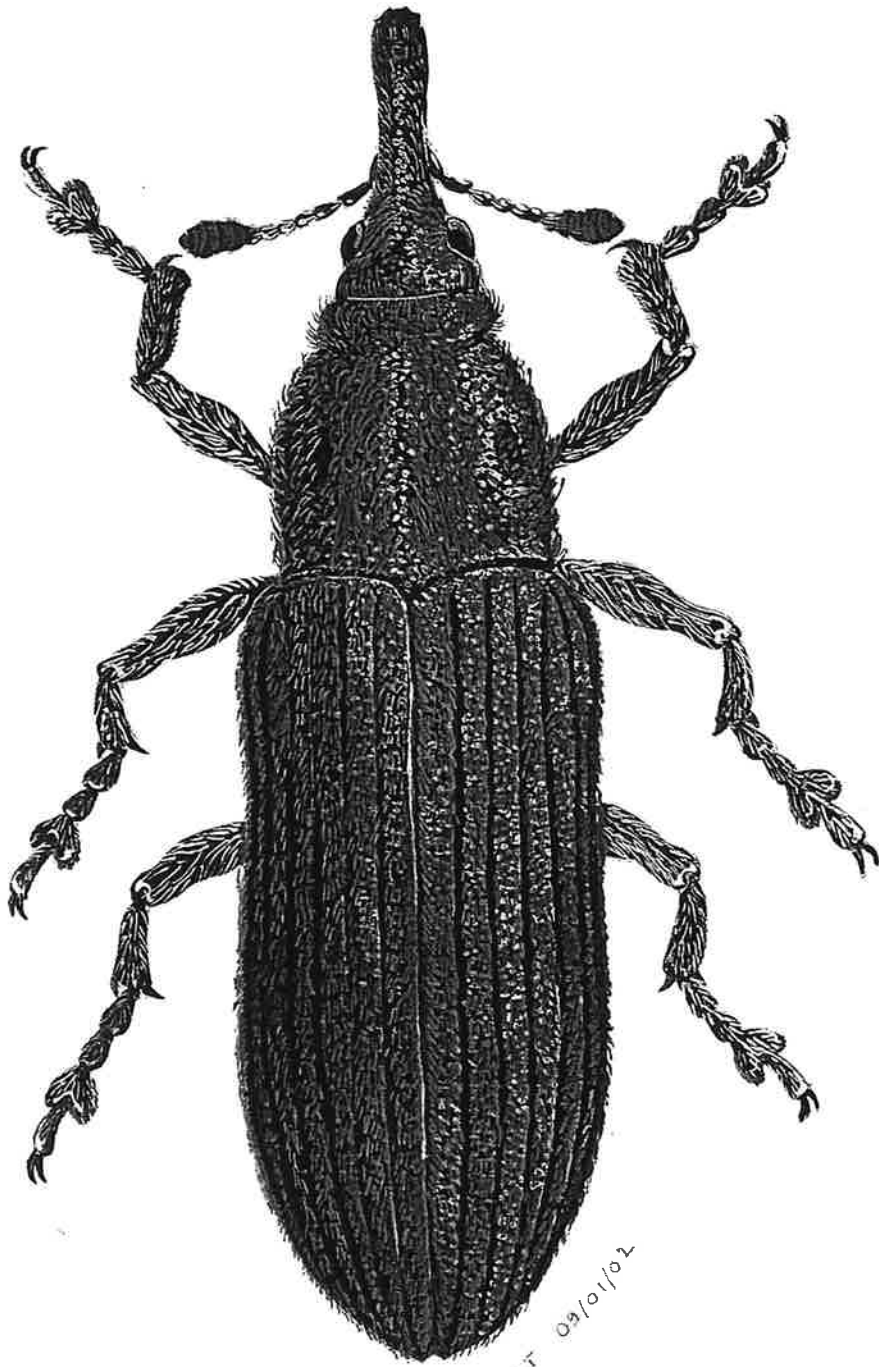
L'insecte utilise la tige. Les premières pontes apparaissent dans la partie basse, à environ 15cm du sol. Puis elles occupent, de place en place, toute la longueur de la plante, au fur et à mesure de sa croissance, jusqu'à une dizaine de cm des sommités florales.

Le rostre s'enfonce dans l'écorce encore tendre : les mandibules grattent dans son épaisseur. Il se développe un bourrelet de fibres arrachées à l'écorce. Au début simple déblai de forme hémisphérique il devient avec le temps une pelote de forme allongée allant jusqu'à 2 cm de longueur qui ressemble de loin à un cocon brunâtre ; c'est la signature typique de la ponte de *Lixus cardui*.

La largeur de la cavité ainsi créée correspond en gros à celle du corps. Tête et corselet s'y enfoncent, tandis que l'insecte s'accroche solidement sur la tige de toute la force de ses pattes terminées par des griffes robustes.

Rien ne peut déranger l'insecte pendant l'ouvrage, pas même les mâles qui vagabondent dans les environs et viennent de temps en temps chevaucher la travailleuse qui n'interrompt pas pour autant son labeur. Il y a parfois rixe entre deux prétendants ; légers coups de rostres, aimable pugilat, puis le vaincu s'en va méditer sa défaite sur une feuille ou au creux d'une épine.

Fréquemment d'ailleurs il y a accouplement pendant le travail de



**Lixus cardui**  
Curculionidae Cleoninae  
Tribu des Lixini  
sur *Onopordum acanthium*

forage et il semble que cela active ensuite la ponte.

Arc-bouté sur ses pattes arrière, incliné sur l'avant, Lixus est maintenant enfoui jusqu'à la naissance des élytres. Voilà plus d'une heure qu'il creuse. Puis il fait demi-tour sur lui-même, introduit l'extrémité de l'abdomen dans la cavité jusqu'à son tiers ; la ponte dure 2 à 3 minutes.

Nouveau demi-tour. La tête s'engage à nouveau et retravaille du rostre. Elle ne semble pas, d'après ses mouvements, creuser mais arranger la cavité ; le rostre va et vient sur ses bords, arrache des fibres et les dispose sur l'orifice comme pour en colmater l'accès. Cette opération de rebouchage se poursuit pendant une heure environ.

Lassé par le soleil qui me tape sur la tête, le dos endolori à force d'être courbé sur la plante, je coupe le bout de tige où creuse le charançon et place le tout, ainsi qu'un mâle, dans un bocal afin de continuer confortablement l'observation au laboratoire. L'insecte nullement dérangé poursuit son travail.

Nouvelle ponte ( 2 à 3 minutes ) suivie de rebouchage. La pelote de bourre mesure maintenant un bon cm. Sa forme est devenue oblongue.

Il arrive qu'un oeuf soit pondu à même la tige alors que l'insecte est toujours à l'ouvrage, rostre engagé. De coloration ambre foncé, puis virant au brun clair, cet oeuf doit être un accident, causé sans doute par "l'impérieuse nécessité des ovaires".

Nouvel accouplement, nouvelle ponte ( 1mn30 ), demi-tour suivi par l'aménagement de l'orifice.

La séquence est donc celle-ci : forage du conduit, ponte, tapissage de bourre fibreuse. Si cela va trop lentement alors l'oeuf est pondu sur le tas.

7 heures que cela dure ... La pelote mesure maintenant 2 cm.

Vaincu par la patience de la bête je la laisse à son ouvrage.

Incisons un tronçon de tige avec sa pelote. L'opération révèle une cuvette oblongue, profonde d'1mm environ, creusée dans l'épaisseur de l'écorce, affleurant à la partie ligneuse. La cuvette est donc recouverte par un dôme de fibres arrachées à l'écorce, faisant office de bouchon d'ouate laissant passer l'air : parfait isolant, protection efficace contre le soleil et la pluie.

pelote de bourre  
(fibres arrachées)

écorce

tissu  
ligneux

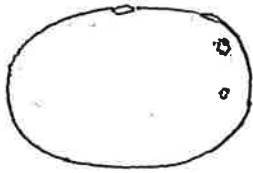
cavité  
centrale

oeuf

chambre

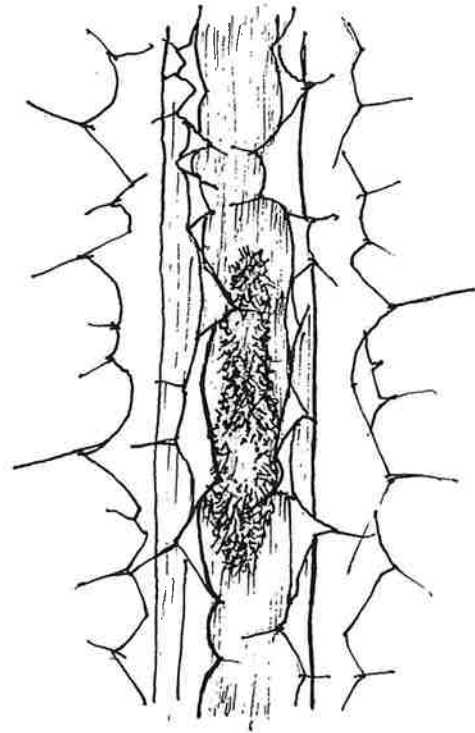
conduit  
de ponte

E.T 09/06/04



1,4 mm

Oeuf



pelote de bourre

**Ponte de *Lixus cardui***  
début Juin  
sur *Onopordum acanthium*

La pelote prend vite une couleur grisâtre, les fibres se desséchant au contact de l'air. Au plus fort de l'hiver sa structure reste intacte.

Sur le plancher de la cuvette s'ouvrent plusieurs conduits, inclinés à 45°, au nombre variable, de 3 à 8, dans ce dernier cas sur deux rangées parallèles. Profondeur : 2 - 3 mm. Leur extrémité inférieure s'évase légèrement pour former la chambre d'éclosion, pratiquée dans le tissu ligneux.

La longueur totale conduit + chambre est d'environ 3,5 mm, soit un peu moins que l'épaisseur de la paroi interne de la tige

Chaque chambre est occupée par un oeuf.

Taille : 1,4 mm. Forme ovale, couleur jaune-clair, chorion lisse et brillant. Dans la chambre d'éclosion l'oeuf a son grand axe plus ou moins incliné ; le plus souvent il est en position horizontale. Il est légèrement plus petit que le volume de la chambre.

Assez souvent le chorion est marqué par de petites protubérances arrondies de couleur sombre.

Les populations d'Onopordons de la Sinne, de Lambruisse et celles, moins nombreuses, des environs, même situées dans des zones ventées (sommet de la Citadelle) présentent sur pratiquement toutes leurs tiges des pontes de Lixus. Les tiges qui en sont exemptes constituent plutôt des exceptions.

Le nombre de pontes est variable : 4 à 5 en moyenne mais peut atteindre la vingtaine sur les grandes tiges de la population de Lambruisse.

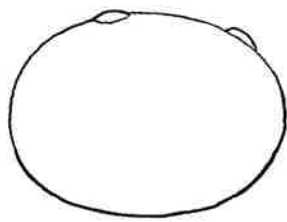
peut

## LA VIE LARVAIRE

4 ou 5 jours après la ponte l'oeuf est près d'éclore.

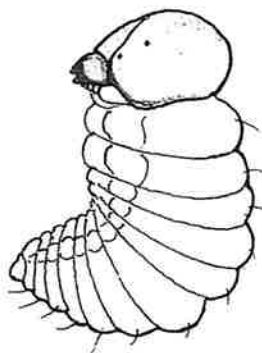
Par transparence on voit distinctement apparaître deux taches brunes qui sont les mandibules. Puis on devine la tête et les points minuscules des ocelles. A l'intérieur cela bouge lentement, avec des mouvements d'oscillation visibles au travers de l'enveloppe translucide.

Un jour plus tard l'oeuf se déchire, grignoté par les mandibules.



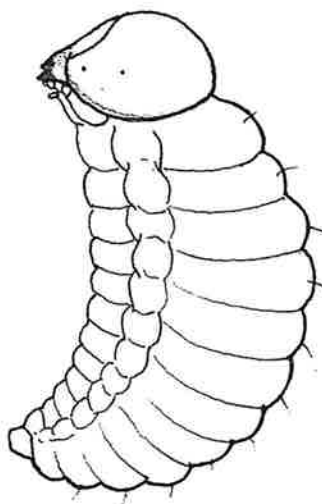
1,4 mm

sortie de l'oeuf



1 mm

larve 1 jour



2 mm

larve 2 jours

La tête émerge, suivie par le premier segment thoracique qui se gonfle d'air par pulsations. Puis l'ensemble du corps se dégage de l'enveloppe vide dont la jeune larve se nourrit pendant les premiers instants.

Elle mesure 1,5 mm. C'est un minuscule vermisseau plissé, dodu apode, de couleur ivoire, avec une tête chitineuse claire qui vire très vite au brun. Le corps est animé de pulsations lentes, se gonflant fortement au niveau du premier segment thoracique. La larve tout d'abord s'affaire à grignoter le plancher de la chambre.

Elle y reste un à deux jours puis ayant pris des forces elle se met à creuser une galerie dans le tissu végétal, mandibules en pleine activité, laissant derrière elle un cordon de petites particules ligneuses, sèches, tout juste digérées. Régulièrement une goutte de liquide clair est émise par l'anus. Sa taille évolue rapidement. Elle a doublé au bout de 4 jours : 3 mm.

La galerie avance vite : 5 cm après une semaine, 20 cm après deux semaines.

A ce moment la larve mesure 5 mm, puis 6 mm quand elle atteint l'âge de 20 jours, 9 mm à 35 jours, entre 10 et 12 mm à 45 jours.

Elle est devenue un assez gros ver au corps replet, luisant, légèrement irisé, plissé de bourrelets grasieux, à petite tête chitineuse foncée.

Les galeries montrent de place en place les exuvies céphaliques rejetées au moment des mues.

Lorsque la taille de 9-10 mm est atteinte la larve abandonne sa vie errante pour se confectionner un abri. Appliquées sur les parois internes de la tige apparaissent des coques ovoïdes brunes, dont le grand axe est parallèle au sens de la tige. Ces loges sont de taille variable ; la majorité mesure environ 15 mm sur 8 mm. La coque est fabriquée à partir du matériau ligneux de la tige ; fibres agglomérées par la salive. Humides tout d'abord, elles constituent en séchant à l'air un mortier végétal d'une résistance surprenante. Une forte pression des doigts ne suffit pas à le briser bien que son épaisseur n'excède pas le demi-millimètre ! L'extérieur est rugueux, irrégulier. Les fibres y sont disposées sans ordre. Par contre la face interne est soigneusement lissée,

sans doute par un enduit salivaire, mais si fin qu'on en voit pas la trace. C'est mat, fini. Aucun débris saillant qui serait susceptible d'abîmer la peau délicate de la grosse larve dodue, dont la taille respectable avoisine 12 mm, voire plus, ni plus tard les téguments fragiles de la nymphe.

Le séjour de la larve dans sa loge est d'environ une semaine à 10 jours. A ce stade elle a cessé de se nourrir pour se consacrer entièrement à sa transformation.

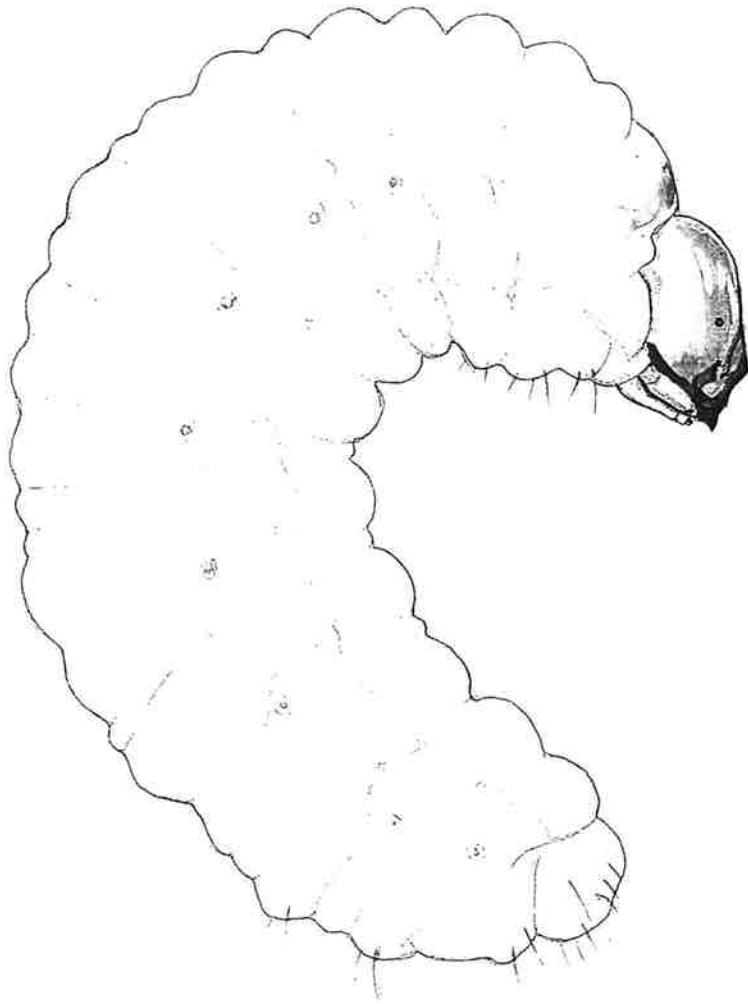
La durée de la vie larvaire est généralement d'un mois et demi. Certaines larves ont une existence plus longue puisque j'en ai trouvé encore à l'intérieur de leur loge dans des tiges examinées fin Août. Leur développement a pris presque deux mois.

L'intérieur des tiges est occupé par un grand nombre de loges, le plus souvent isolées ou bien groupées par paquets accolés, signe que les larves vivaient non loin les unes des autres. A côté de ces loges aux dimensions "normales" (15-18 mm), on en trouve de plus petites ; ce sont des coques miniatures, typiquement de 7 sur 2 mm. Comme les autres elles se trouvent au bout des galeries, bien visibles sur les parois internes de la tige.

Cette différence de taille est surprenante. Mâles et femelles Lixus sont de tailles légèrement différentes, aussi ne faut-il pas chercher là l'explication. Y aurait-il défaut de nourriture qui entraînerait croissance plus lente et larves chétives ? Cela semble improbable puisqu'il y a dans le chardon égale pitance pour chacun. Le nombre important de ces coques miniatures prouve également que ce n'est pas là la raison. Remettons à plus tard l'exploration de ces petites loges et intéressons-nous maintenant à la nymphose.

## LA NYMPHOSE

A la mi-Juillet, époque où les larves de Lixus s'appêtent à l'entrée en nymphose, l'Onopordon est en fleurs. La tige commence à sécher et à durcir. Elle offre donc un abri relativement sûr. La plante subit sans dommages les orages



16

**Larve de *Lixus cardui***  
en fin de croissance (45 jours)

violents qui adviennent en cette saison . Mais la dessiccation causée par la chaleur estivale ainsi que l'humidité due aux pluies peuvent mettre en danger la nymphe fragile et sans défense. Cela peut expliquer la solidité de la loge, qui offre aussi protection contre les autres habitants du chardon : chenilles de lépidoptères, forficules, larves de diptères découvertes lors de mes investigations.

Dans l'obscurité de sa loge la larve de Lixus entre en nymphose Elle devient immobile, adopte une position figée, raidie, alors qu'elle était jusque là dans une attitude arquée. Le mouvement mandibulaire est arrêté. C'est une momie.

Rapidement, par histolyse des téguments anciens et reconstruction des nouveaux tissus, la nymphe apparaît ; tête avec rostre et antennes, pattes repliées le long du corps, élytres vestigiales et leurs nervures, abdomen et ses segments, le dernier terminé par deux paires de courtes et robustes épines. Pattes et antennes sont enveloppées d'un mince tégument translucide qui se déchirera à la naissance.

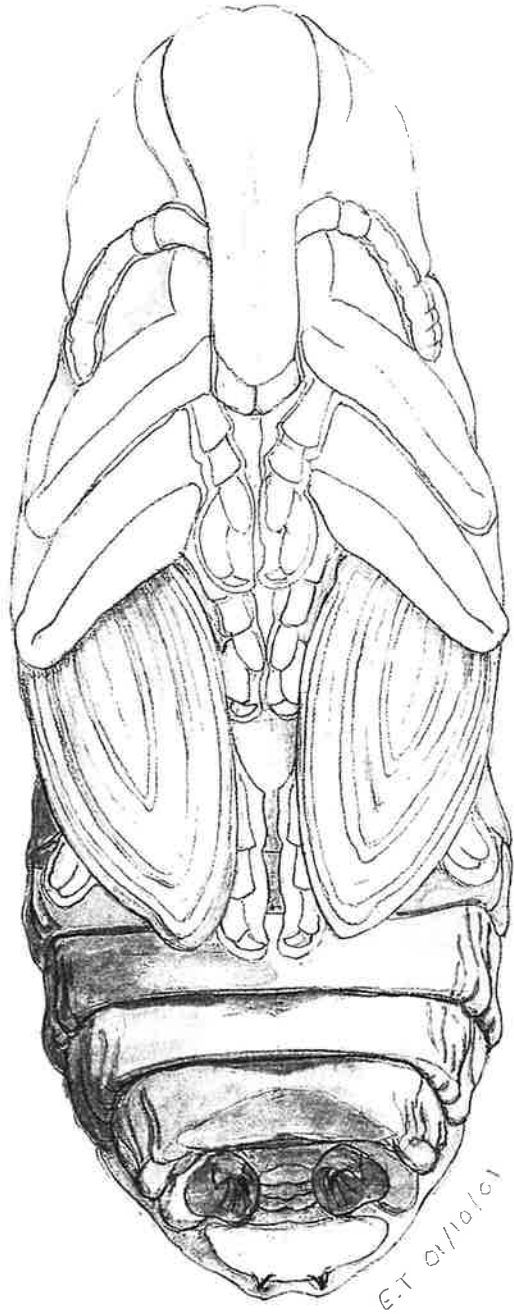
La nymphe est immobile mais réagit vivement au contact des pinces. Alors elle se démène, frétille, signe qu'elle n'est pas complètement inerte .

Au bout d'une semaine son aspect change. La coloration ivoire vire par zones au brun clair ; les premières parties colorées sont le rostre, les articulations des pattes, les antennes, le dos du thorax où apparaît une plage de couleur ambre foncé, et l'extrémité de l'abdomen.

Très rapidement la coloration gagne l'ensemble du corps. Les yeux apparaissent, l'ambre vire au roux.

Puis l'insecte se débarrasse de la fine enveloppe qui recouvrait pattes et antennes ; ses débris squameux adhèrent encore à leurs extrémités.

Enfin l'imago, l'insecte parfait est là, charançon tout frais, d'un joli brun-roux qui devient brun foncé dans les heures qui suivent. La nymphose aura duré de 8 à 10 jours.



**Nymphe de *Lixus cardui***  
en milieu de développement  
( 5 jours )

## L' HIBERNATION

L'examen des tiges récoltées à la fin du mois d'Août révèle un certain nombre de loges vides. Un orifice arrondi pratiqué dans l'écorce révèle la sortie de l'imago.

Le 20 Août, sur 64 pontes : 3 loges vides, 38 occupées.  
Le 30 Août, sur 46 pontes : 15 vides, 6 occupées.

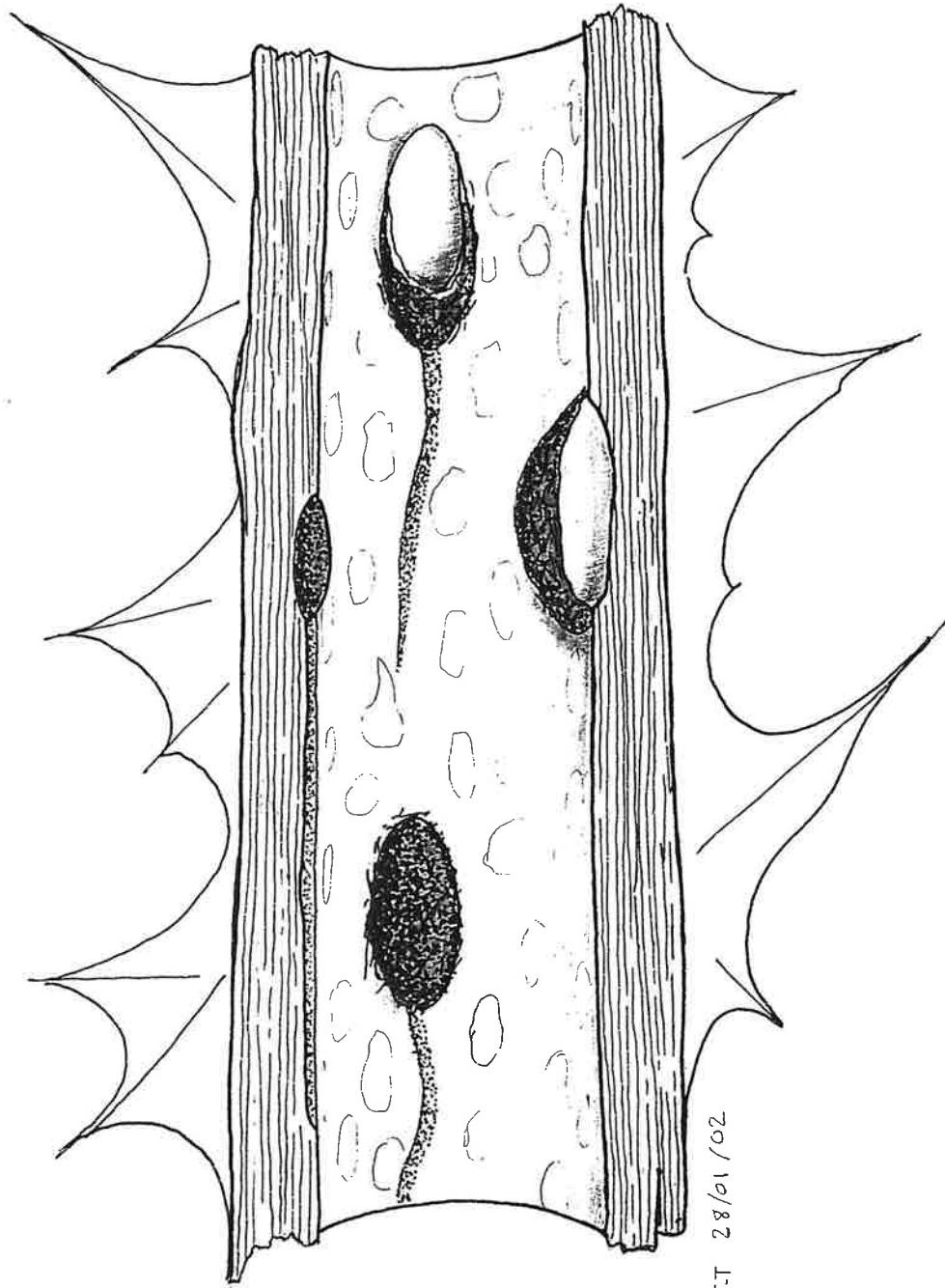
Courant Septembre beaucoup de loges abritent toujours l'imago mais peu à peu elles se dépeuplent. Le charançon a choisi de quitter son abri pour hiverner à l'extérieur. A cela une raison sans doute ; les frimas approchent. Il est à craindre que l'humidité des pluies amène moisissures mortelles. Aussi l'insecte passera l'hiver dans quelque retraite plus sûre ; sous une pierre, dans une afranctuosité de roche ou d'écorce.

Si l'on place dans un bocal des tronçons de tige avec loges occupées, dans une pièce chauffée, l'insecte s'en trouve bien et restera dans son abri. De même si on l'en retire et qu'on le met dans un bocal contenant un morceau de papier froissé par exemple, il ira s'y nicher dans un repli et y passera l'hiver, immobile, dans un état de somnolence. Ce n'est que soumis à une température plus élevée qu'il reprendra vie.

Certains individus passent cependant la mauvaise saison dans leur loge comme le montre, fin Avril, l'examen de tiges sèches de l'année précédente ; les imagos ont dans ce cas un aspect terne, vieilli, au contraire de ceux qui éclosent fin Août-début Septembre. Dans ces tiges quelques-uns sont morts, moisiss.

La coque n'est donc pas d'une absolue protection contre l'humidité et cela est surtout vrai pour celles situées dans la partie de la tige proche du sol.

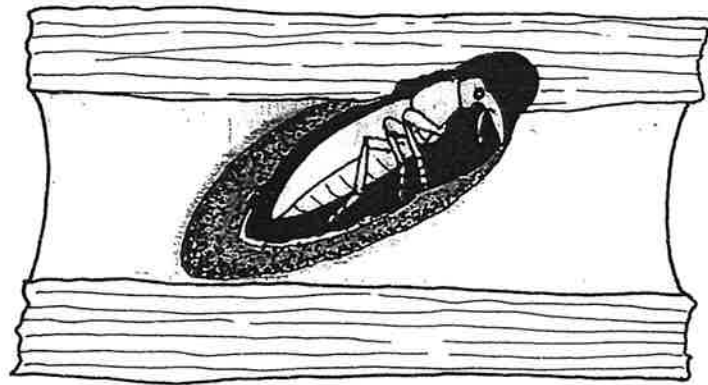
La période d'hibernation est longue puisqu'elle va de début Septembre jusqu'au mois de Mai suivant, soit 8 mois de l'année. Alors, lorsque l'Onopordon au printemps colonise à nouveau les étendues provençales, l'insecte, mystérieusement attiré par la



5.T 28/01/02

**Loges de *Lixus cardui***  
dans la cavité centrale de la tige d' *Onopordum acanthium*  
et galeries pratiquées par les larves.

plante nourricière est prêt pour la reproduction. Les séquences de ponte se retrouvent, programmées dans leur ordre précis, immuable. Le rideau peut se baisser sur le premier acte de notre opéra.



E.T 28/01/02

**Imago de Lixus cardui**  
dans sa loge peu avant sa sortie.

### III - ACTE II : ENTEDON

#### PRESENTATION

**P**endant que Lixus travaille à la ponte on est presque certain de voir s'agiter, dans son voisinage immédiat, un petit hyménoptère qui malgré sa taille modeste, 3 à 5 mm, frappe le regard par son éclat métallique bleu-vert.

Ils peuvent être plusieurs, deux ou trois, vifs, rapides, parcourant les alentours de la pelote de bourre. Ce qui étonne tout de suite c'est que Lixus ne paraît pas le moins du monde gêné par leur présence. A aucun moment ils ne sont écartés ni chassés par la femelle qui semble ignorer leur existence, accaparée qu'elle est par la succession programmée de l'acte de ponte : creusement de l'écorce, ponte, rebouchage.

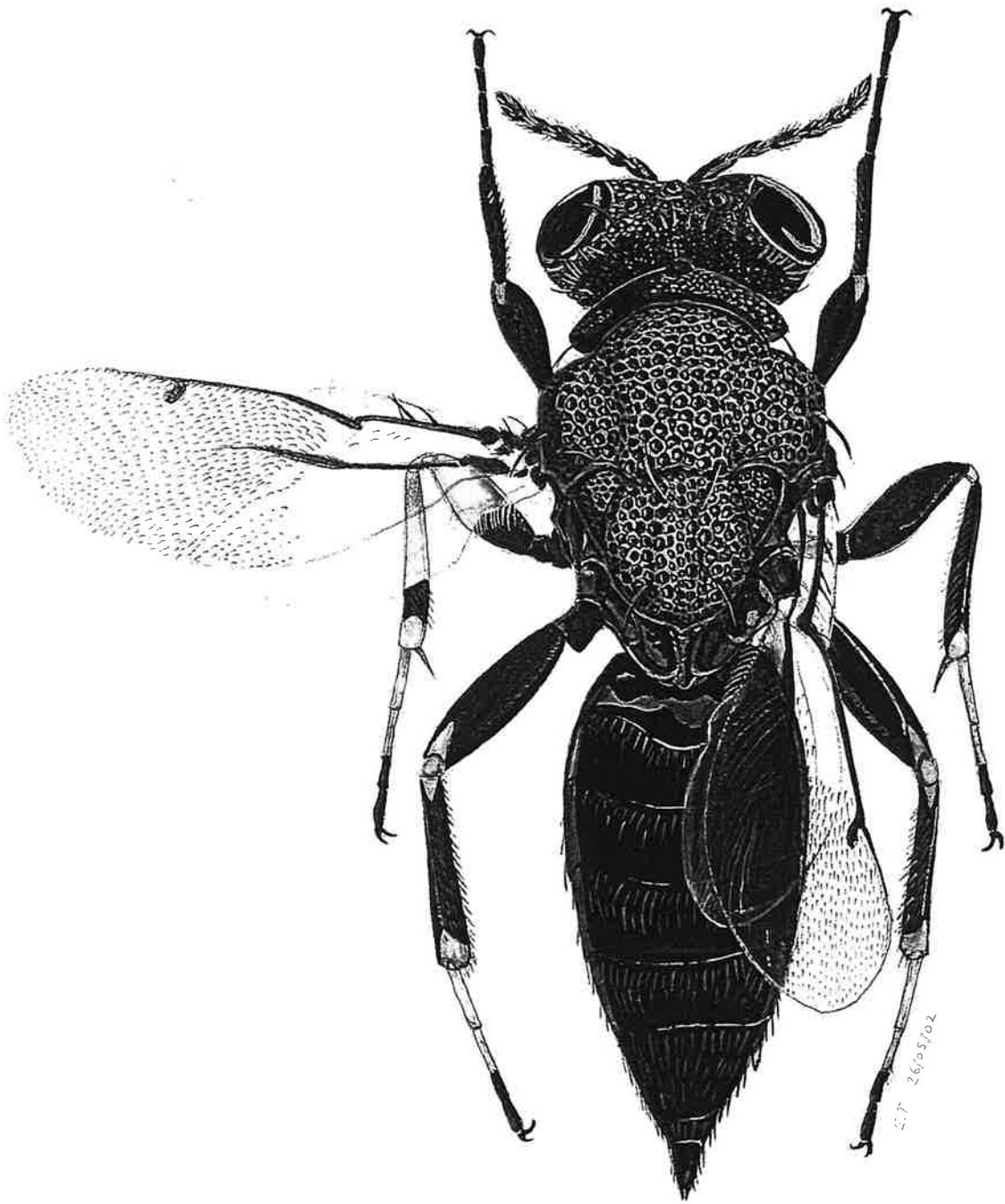
Vu de près, sous l'œil du binoculaire, l'hyménoptère en question est un insecte magnifique. La tête et le thorax proéminent et bombé sont creusés d'alvéoles hexagonales. L'impression est celle d'une carapace métallique travaillée au poinçon par un artisan habile. Reflets verts, bleu-violet, jaune d'or. Quelques épines saillantes et dures sont plantées sur le mésonotum et le scutellum.

L'abdomen est ovoïde, allongé, bleu-métal profond, presque noir, lisse, terminé en pointe, de longueur un peu plus grande ( 3 mm ) que celle de la tête et du thorax réunis ( 2 mm ). La face ventrale présente un sillon sur toute sa longueur, abritant la tarière, et un bombement prononcé sur les trois premiers segments, se terminant en éperon côté thorax.

Les pattes sont noires à reflets vert sombre pour le fémur et le tibia, jaunes pour les métatarses, noires à nouveau quant aux articles des tarsi.

Les ailes ont une nervation très réduite et sont couvertes de petits poils noirs, les microtriches. Les antennes sont courtes, coudées, avec un long scape suivi de 6 articles ; ce sont là les caractéristiques principales de la famille des Chalcidiens Eulophidés.

Le genre Entedon est cité dans l'article de G. Liskenne dont il a déjà été fait mention plus haut ; il y est indiqué comme parasite



*Entedon longiventris* Ths.

♂

de *Lixus cardui* et aussi, mais peut-être accidentellement, du Bupreste *Meliboides amethystinus*, et l'auteur décrit la plante hôte comme *Onopordum illyricum*, sans s'étendre sur la biologie du parasite.

J.Y. Rasplus, spécialiste de ce genre à l'INRA de Versailles, a déterminé l'espèce comme *Entedon insignis*.

Pour en savoir plus il faut consulter J. Erdős, entomologiste hongrois, qui a établi en 1951 une nouvelle revue du genre Eulophidae dans les Acta Biologica de l'Académie des Sciences de Hongrie.

J. Erdős a observé *Entedon insignis* sur les capitules de la Carduacée *Cirsium arvensis* comme parasite du Curculionide *Larinus turbinatus*. Il a également élevé cette espèce sur *Cardui acanthoidis*.

Le dessin représentant *Entedon insignis* dans l'article de G. Liskenne montre par ailleurs l'insecte avec un abdomen plus court que celui que j'ai observé sur *Onopordum acanthium*, et un post-scutellum d'aspect différent.

*Entedon thomsonianus* paraît être mon candidat. Il a été rebaptisé *Entedon longiventrosus*, ou *longiventris* ; cette appellation convient mieux à l'espèce que j'ai observé, qui présente un abdomen nettement allongé. Il est décrit comme parasite de *Lixus cardui* sur les tiges d'*Onopordum acanthium*. Erdős a étudié sa biologie en laboratoire.

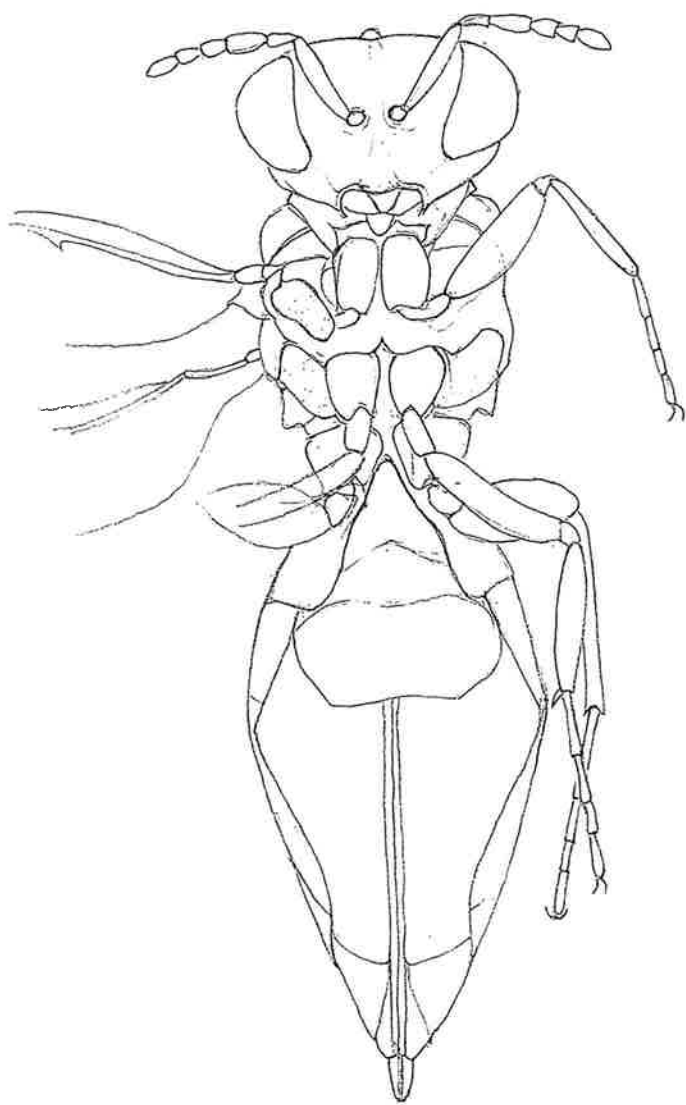
C'est la seule source que j'ai pu trouver dans la littérature ; oeuf pondu en même temps que celui de *Lixus* ; le parasite dévore la larve de *Lixus*, se nourrissant de ses tissus adipeux, établit sa nymphe dans le cortex de la plante. Le développement s'étale sur un an, de Juin à Avril. Il n'y a donc qu'une seule génération.

C'est avec ces maigres renseignements, importants cependant, que j'aborde l'observation de la vie d'*Entedon*.

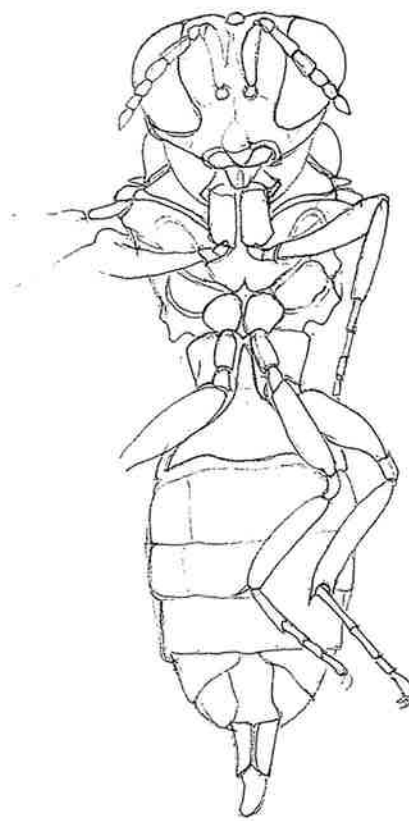
Il semble que le parasite observé par G. Liskenne sur *Onopordum illyricum*, dans la plaine de la Crau, où il s'attaquerait au Bupreste *Meliboides* ( qui vit également sur d'autres espèces de Carduacées ) soit une espèce différente de celle qui nous intéresse ici, bien que *Lixus y* soit présent.

Un point intéressant évoqué par G. Liskenne est celui-ci ;

“ Il est intéressant de noter le contraste des conditions



♀



♂

*Entedon longiventris* Ths.

dimorphisme sexuel

ET 05/03/02

écologiques observées en Hongrie et en France, les stations visitées par Erdős se situant dans la zone montagneuse. De toute façon, nous dit Rasplus, le parasite est lié à l'hôte et non à l'environnement. Boucek, dans sa révision des Cassidiens de Yougoslavie, cite *Entedon insignis* d'Europe Centrale et Méridionale, particulièrement d'Espagne, Hongrie, Tchécoslovaquie, Yougoslavie et Bulgarie. ”

Erdős, dans sa revue des Eulophidae, décrit également :

- *Entedon lixi*, parasite de *Lixus elongatus* sur les tiges de *Cardui acanthoidis* ; biologie identique à celle d'*Entedon thomsonianus* (= *longiventris*)
- *Entedon urticarii*, parasite du Curculionide *Apion urticarium* sur *Urticae dioicae*.
- *Entedon apionis*, parasite d'*Apion validum* sur *Althaea officinalis* et d'*Apion urticarium* sur *Urticae dioicae*.

Les hôtes du genre *Entedon* sont donc principalement des Curculionides.

Quoiqu'il en soit, nous voici en présence du deuxième acteur de notre histoire ; le rideau peut maintenant se lever sur le Deuxième Acte.

## LA PONTE

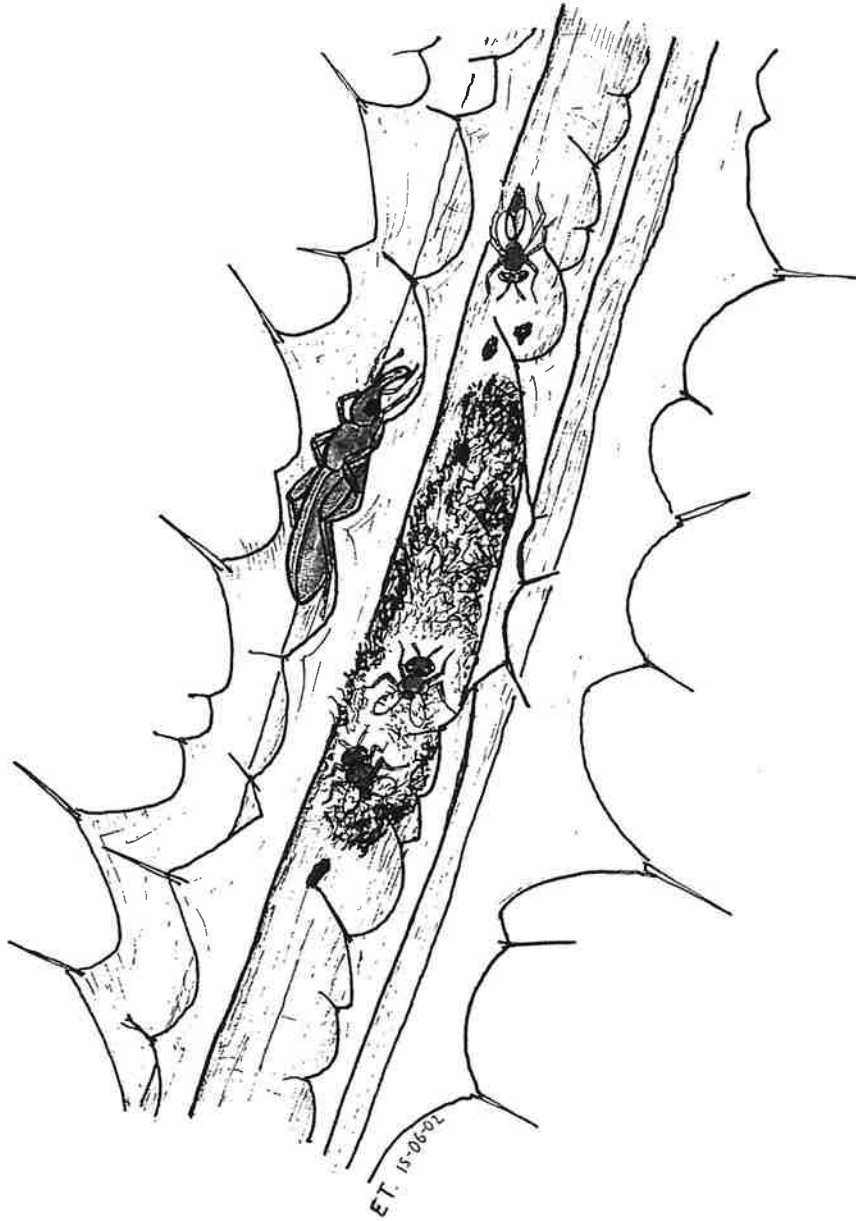
Intéressons nous à une femelle *Lixus* absorbée par sa ponte. Chevauchée par un mâle elle est l'objet de convoitise de trois *Entedon*.

Ceux-ci vont et viennent à proximité, s'aventurant sur la pelote de bourre, n'hésitant pas à s'approcher du rostre qui fouille l'écorce. L'un d'entre eux se positionne sur un point dégagé de la pelote, tout près de la tête du charançon qui a peu à peu reculé après avoir creusé les premiers conduits et déposé les oeufs.

L'extrémité de l'abdomen du parasite tâtonne un court instant l'amas de fibres d'un mouvement latéral de va-et-vient. Puis l'abdomen se relève en position verticale. Le premier sternite s'entrouve, la gouttière ventrale s'écarte, le fin ovopositeur se dégage, obligeant l'insecte à se dresser, tête en bas, sur ses pattes



lieux de ponte  
dans la pelote



**Ponte Entedon (x 3)**

2 ♀ à la ponte, abdomen enfoui dans la pelote  
1 ♀ inspectant la tige  
1 ♀ Lixus près de sa pelote, attendant le départ des parasites.

postérieures.

L'ovopositeur d'Entedon a une configuration particulière : à l'inverse de beaucoup d'hyménoptères dont l'articulation de l'appareil de ponte est fixée sur le dernier segment abdominal, celui d'Entedon voit son point d'attache situé sur le premier segment, près du thorax. Entedon doit donc amener très haut l'avant de l'abdomen afin de permettre à l'ovopositeur de se dégager sur toute sa longueur avant de basculer de 180°, soit en position verticale, pour atteindre le point de ponte.

Cette rapide opération effectuée, l'insecte s'abaisse sur ses pattes pour permettre l'enfoncement de l'ovopositeur dans la pelote ainsi que toute la partie antérieure de l'abdomen toujours en position verticale, qui s'enfouit dans l'amas de fibres. Attitude inconfortable qui oblige les ailes à se froisser contre les fibres. La tête est fortement inclinée vers l'avant, les antennes sont plaquées sur la pelote.

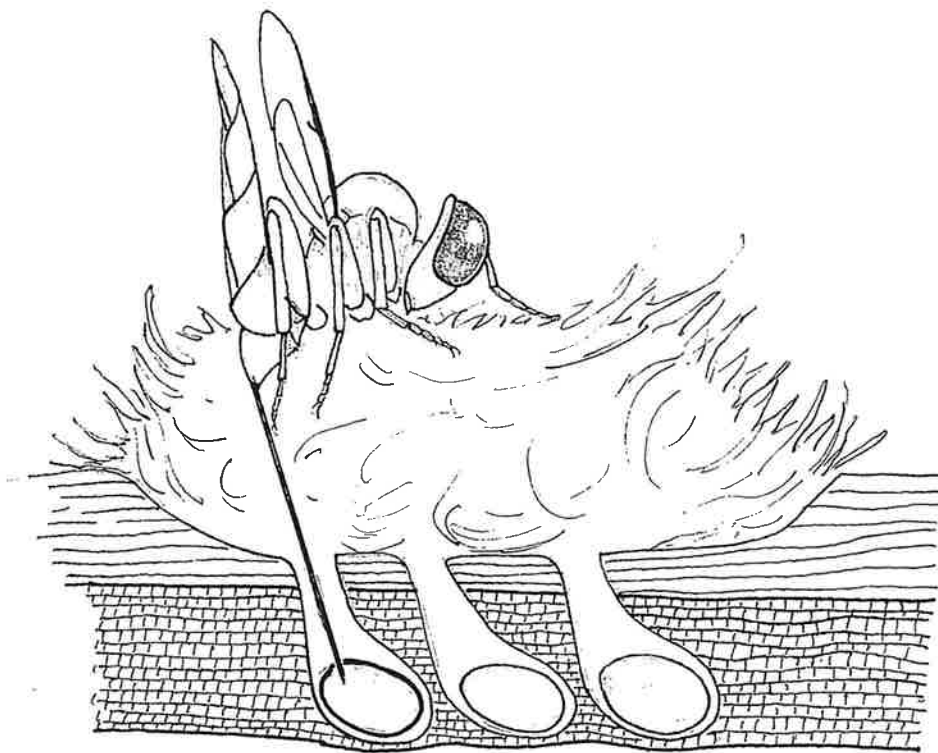
Le travail semble laborieux car Entedon reste dans cette position une dizaine de minutes, immobile. L'ovopositeur s'est glissé dans le conduit jusqu'à la chambre où repose l'oeuf de Lixus ; son extrémité doit sans doute tâtonner avant de trouver l'endroit idéal.

En effet nous avons vu que la profondeur du conduit jusqu'au plancher de la chambre mesure 3,5 mm environ. La longueur de l'ovopositeur est de 3 mm. L'oeuf doit donc être pondu dans la chambre.

Au fur et à mesure que la pelote de bourre s'allonge et que Lixus laisse libres conduits et oeufs, Entedon en profite pour opérer et y poser les siens.

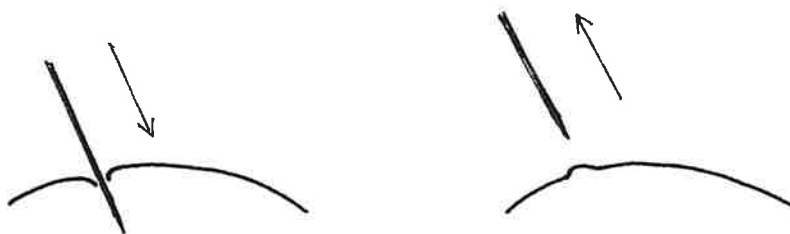
La patience du parasite n'a d'égale que la lenteur du travail du charançon ; Entedon reste à proximité, attendant le moment où Lixus a terminé sa ponte, le temps qu'il faudra, sans se lasser.

Lorsque le charançon a quitté les lieux, ou même si, dérangé dans son travail, il s'en est quelque temps écarté, alors un ou deux comparses en profitent ; il est fréquent d'observer plusieurs parasites, la moitié postérieure du corps enfouie dans la pelote, ailes en désordre, pattes étalées, tête inclinée, donnant l'impression presque comique de se noyer dans quelque piège dissimulé sous l'écorce, et si occupés par leur travail que je peux



**Entedon longiventris : ponte**

L'ovopositeur accède à l'oeuf de Lixus par le conduit menant à la chambre d'éclosion.



Explication du bombement de la cicatrice laissée par la pénétration de l'ovopositeur d' Entedon dans l'oeuf de Lixus.

m'approcher avec ma loupe jusqu'à les toucher, sans aucunement les déranger.

Tout à côté, dans un repli de la tige, Lixus que ma présence a un instant dérangé assiste sans émotion au manège du parasite ...

Une observation intéressante est celle-ci ; Onopordon est également la plante hôte d'un Coleoptère Longicorne, *Agaphanthia dalhi* et de sa ponte, fin Mai-début Juin. Surprise ! Qui vois-je à proximité du bel insecte ? l'inévitable *Entedon* ! Deux individus qui ont l'air très " attentifs ". L'un d'eux s'est immobilisé à quelques centimètres du longicorne affairé et se livre à un étrange exercice ; dressé sur ses pattes il pointe son abdomen en position verticale, pointe vers le bas, comme s'il allait se livrer à la ponte. Cette attitude est différente de celle observée habituellement. Je ne le vois pas dégainer son appareil. Il stationne ainsi de longues minutes, tout le temps de ponte du coléoptère. Y a-t-il méprise sur la victime ? Ou bien *Entedon* serait-il aussi parasite d'*Agaphanthia dalhi* ?

Qu'en est-il de l'oeuf ?

La campagne menée en Juin de cette année 2002 débouche sur une interrogation: les tronçons de tige prélevés dès après la ponte d'*Entedon* et observés minutieusement au binoculaire ne m'ont pas livré l'oeuf.

Il est vrai que celui-ci doit être très petit ; le diamètre de l'oviducte est de 3/10 de mm. A côté l'oeuf de *Lixus*, avec son 1,5 mm, fait figure de géant. J'ai cru voir, à deux reprises, un globule minuscule fixé sur les parois de la chambre, rond, blanc mat, finement ponctué. Je doute que ce soit lui pour plusieurs raisons.

D'abord ces deux " oeufs " laissés dans la chambre d'éclosion et mis en observation n'ont jamais éclos.

Ensuite, la position de l'oeuf supposée sur la paroi de la chambre est dangereuse ; lorsque la larve de *Lixus* éclôt sa première occupation est de grignoter les murs de la loge pendant un jour ou deux ; l'oeuf du parasite risque d'en souffrir.

Aussi je me permets de supposer que l'oeuf n'est pondu ni dans le conduit ni dans la chambre mais à l'intérieur même de celui de *Lixus*. Sa petite taille supposée le permettrait. Le cas est connu de certains hyménoptères parasites qui n'ont pas besoin de

rechercher leur hôte, comme les Proctotrypides ( proches des Chalcidiens ) dont les femelles pondent dans des oeufs d'insectes où leurs larves se développent. Ces larves "primaires" à morphologie très particulière, ( cyclopoïde ), n'ont qu'une existence éphémère ; après une à deux mues elles donnent naissance à une larve "secondaire" vermiforme qui continue à évoluer dans l'oeuf hôte. ( Lucien Chopard in Biologie, encyclopédie de la Pleiade, 1965 ).

Une nouvelle campagne est menée début Juin l'année suivante. Objectif: trouver l'oeuf dans l'oeuf. Me voici de nouveau le nez dans les féroces épines de l'Onopordon, à observer la ponte de Lixus et son ennemi guettant l'instant propice pour pratiquer la sienne. Comme l'année dernière la ponte d'Entedon est longue, plusieurs dizaines de minutes.

Vient ensuite le prélèvement des tronçons de tige et la patiente récolte des oeufs. C'est une opération délicate car l'incision doit être pratiquée si possible au niveau exact des chambres.

Bien trop souvent l'acte est maladroit, les oeufs sont détruits. Même si cela est réussi les pinces peuvent abîmer l'oeuf au moment de son extraction, qui alors éclate et se trouve perdu.

Enfin je me retrouve possesseur de 25 oeufs, mis dans l'alcool pour étude approfondie dans mon laboratoire parisien.

Les oeufs récoltés sont à divers stades de développement; les uns ont été prélevés dès la ponte du parasite terminée, l'embryogénèse est donc à son début. Les autres viennent de pontes faites depuis quelques jours et sans que j'aie vu de parasite à l'oeuvre. L'embryogénèse se trouve alors à différents stades.

Un détail morphologique auquel j'avais accordé peu d'importance jusque là attire cette fois mon attention; il s'agit de ces petites protubérances arrondies et convexes qui marquent le chorion. Leur nombre est variable: de une à huit (maximum observé), le plus souvent deux ou trois. Une auréole noirâtre, qui s'apparente à une nécrose du tissu, entoure cette sorte de cicatrice. Fait marquant, leur emplacement sur le chorion est toujours sur le côté de l'oeuf qui fait face au conduit de ponte, le plus généralement au pôle le plus proche du débouché du conduit.

Serait-ce là le point d'entrée de l'ovopositeur d'Entedon ?

L'emplacement l'indique; l'organe du parasite ne peut que passer par le conduit de ponte pratiqué par le charançon, et sa longueur correspond exactement à celle du conduit.

Le léger bombement de la marque sur le chorion peut s'expliquer par le retrait de l'ovopositeur; la perforation à travers la membrane élastique entraîne une petite invagination qui reprend sa place une fois l'organe retiré, sous forme d'un mouvement contraire, une évagination. La cicatrice laissée s'entoure alors d'une nécrose superficielle, l'anneau sombre observé.

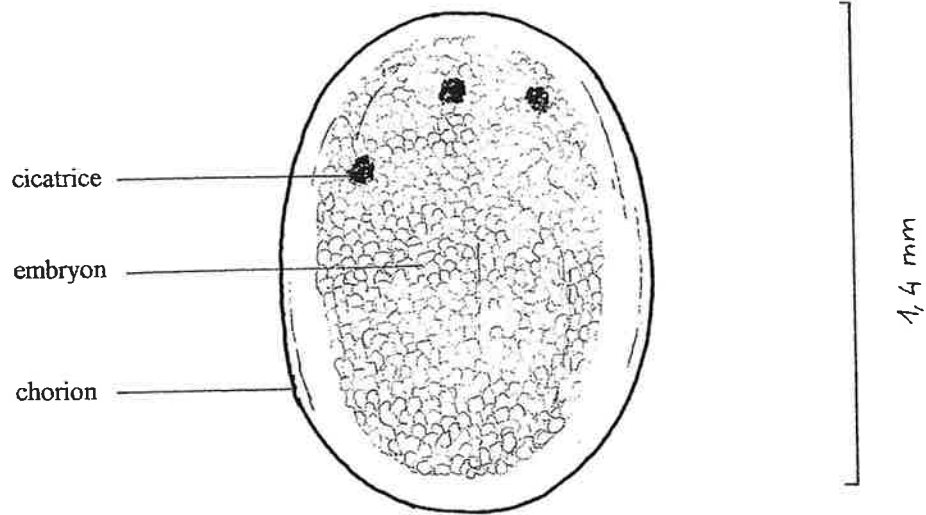
Il semble donc que je sois sur la bonne piste; l'oeuf du parasite est-il pondu dans celui du charançon ?

Avant d'étudier les oeufs ramenés à Paris j'ai pu observer un exemplaire " frais " sur place. Celui-ci ne contenait pas encore d'embryon bien différencié, il était donc jeune, deux ou trois jours tout au plus. J'ai senti mon coeur bondir dans ma poitrine lorsque j'ai vu distinctement deux minuscules points noirs très rapprochés se mouvoir ensemble sous l'enveloppe. Tantôt cela se passait sous l'enveloppe, tantôt cela disparaissait pour réapparaître plus loin, comme si quelque chose plongeait alors dans les profondeurs de l'oeuf et en émergeait ensuite.

L'éclatement de l'oeuf dans une lame creuse remplie d'eau n'a rien révélé si ce n'est un organe fin, allongé, légèrement courbe, transparent, dont une extrémité est légèrement renflée et l'autre plus fine et plus sombre. Taille 3/10 mm. Sa forme fait penser à un oeuf d'hyménoptère. Mais la dissection n'a rien révélé d'autre.

L'étude des 25 oeufs est riche en découvertes !

La première dissection confirme tout de suite l'hypothèse. Elle met à jour, dans un embryon âgé de deux ou trois jours, trois entités morphologiques bien distinctes de l'amas indifférencié des cellules; formes allongées où l'on distingue une capsule céphalique caractérisée par deux très fines taches noires, les mandibules, suivie d'une région nettement segmentée terminée par un anus circulaire. L'ensemble mesure 4/10 mm environ et est transparent. Il apparaît nettement un large tube digestif qui occupe la majeure partie de la cavité interne.



**Oeuf de *Lixus cardui* parasité**  
avec 3 cicatrices laissées par la pénétration  
de l'ovopositeur d'*Entedon*.



Détail de la cicatrice ;  
nécrose annulaire et périphérique.

L'observation précédente sur l'oeuf vivant est à rapprocher de la présence évidente des mandibules cornées. J'ai dû alors voir la larve vivante du parasite, dont le mouvement était signalé par celui de la tête.

Un pan du mystère se lève. Je suis bien en présence de la larve vermiforme d'Entedon, en place dès le début dans l'oeuf de Lixus !

Je n'ai vu l'oeuf du parasite qu'une seule fois avec certitude. Dans un oeuf de Lixus jeune, c'est-à-dire contenant un embryon au tout début de sa formation, j'ai trouvé trois corps cylindriques allongés, de taille 4/10 mm, avec une extrémité arrondie et l'autre pointue, transparents, au travers desquels se distingue la larve non encore différenciée, c'est-à-dire sans renflement céphalique ni segmentation nettement visible.

L'éclosion est rapide; elle semble se produire dans les 24 heures suivant la ponte. L'oeuf, au moment de la ponte, contient un embryon presque entièrement formé, à développement accéléré.

Un fait surprenant est celui que le parasite pond plusieurs oeufs dans chaque oeuf-hôte. Cela se traduit par le nombre de cicatrices laissées sur le chorion. Il y a généralement autant de larves parasites que de marques de perforation. Le nombre maximum observé est de 6 larves pour 8 cicatrices. Et cela explique pourquoi le temps accordé à chaque ponte est si long: l'insecte doit amener la pointe de son ovopositeur sur le chorion de l'oeuf de Lixus, pratiquer la perforation avec une infinie délicatesse, déposer l'oeuf, retirer l'organe avec tout autant de soin et recommencer la délicate opération à un autre point, et tout cela " en aveugle " !

Des larves contenues dans un oeuf une seule doit survivre.

L'observation montre en effet qu'il y en a toujours une plus grande que les autres. Ceci est très net dans le cas des 6 larves présentes dans un seul oeuf. Les surnuméraires sont chétives, elles sont condamnées à la disparition.

Le nombre d'oeufs parasites pondus dans l'oeuf-hôte amène une question: pourquoi Entedon prend-il un tel luxe de précaution



oeuf d' Entedon

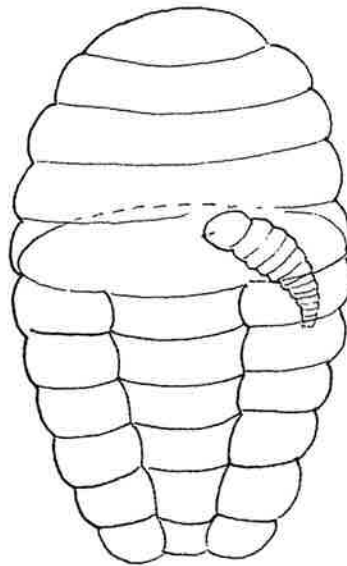


oeuf avec son embryon



larve à l'éclosion

0,4 mm



1,3 mm

Position de la larve d' Entedon  
dans l'embryon de Lixus cardui.  
(schématique)

pour sa descendance ?

Il y a sans doute une explication à cela; l'avenir de la larve est plein de dangers. Elle se trouve en effet dans un milieu hostile: un organisme en construction, une embryogénèse complexe qui va aboutir à une larve-hôte dans laquelle elle doit trouver sa place, c'est-à-dire de toute évidence la cavité interne.

Comment se déroule l'embryogénèse chez un insecte comme *Lixus* ?

Très schématiquement l'évolution est celle-ci: l'oeuf possède un territoire spécifique appelé bande germinative, dans laquelle s'effectuent les mouvements morphogénétiques. Dans un premier temps celle-ci est divisée en trois éléments: une plaque médiane et deux plaques latérales, par deux bourrelets symétriques, peu saillants.

Le rapprochement, vers le plan sagittal, des deux bourrelets, transforme la plaque médiane en gouttière gastrale, puis en tube ou en massif qui s'invagine tandis que les bords des plaques latérales s'affrontent et fusionnent. Ces mouvements définissent un tube mésoblastique axial.

Les mouvements de convergence des plaques latérales sont associés à un allongement de l'ébauche embryonnaire en direction postérieure. La partie caudale de l'embryon s'enfonce dans le vitellus constituant un repli amniotique postérieur.

Le repli amniotique postérieur déborde et recouvre progressivement l'embryon; la portion interne réfléchie va constituer l'amnios délimitant la cavité amniotique.

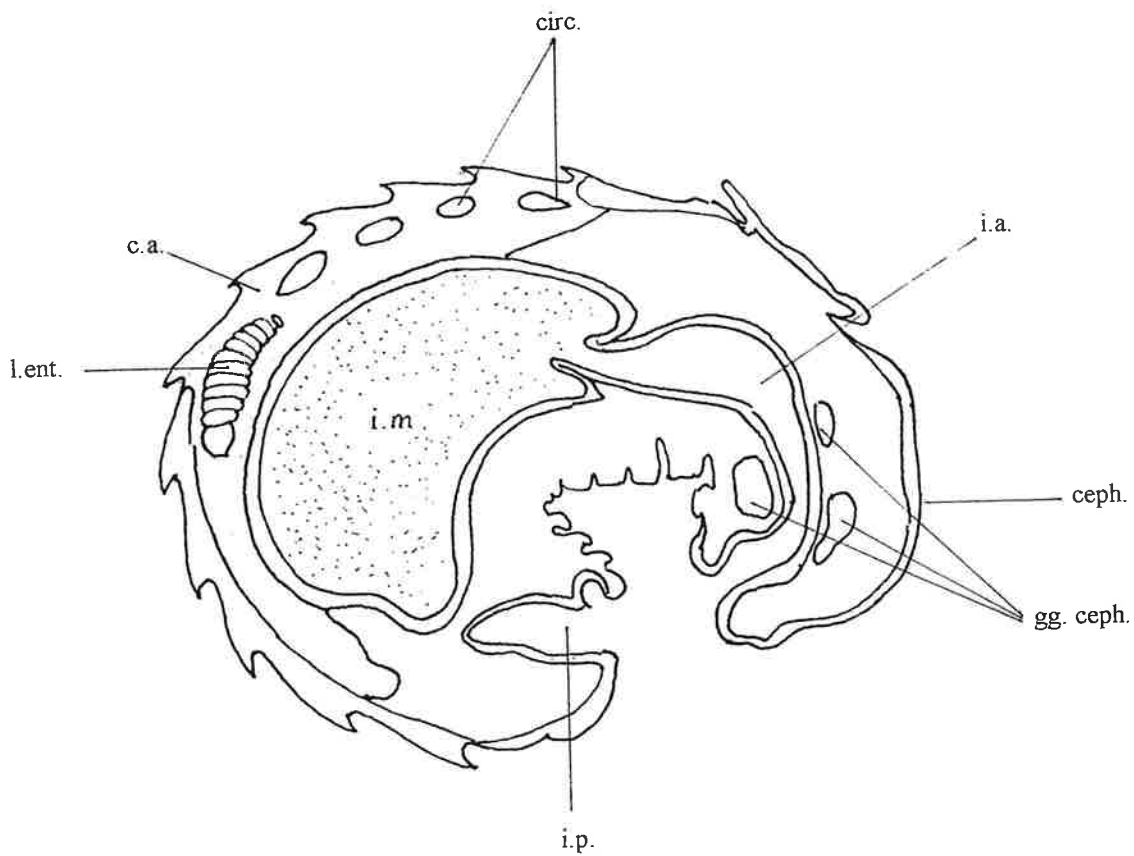
Les replis amniotiques, antérieur et postérieur, se rapprochent, fusionnent et délimitent la cavité amniotique, enclosant l'ébauche embryonnaire.

Suit la segmentation de l'embryon, en même temps que se forment le tube digestif, la chaîne nerveuse, les systèmes respiratoire et circulatoire, entourés de corps adipeux.

La larve parasite, si elle veut survivre, doit se trouver enceinte dans le corps adipeux. Il est probable que toutes les larves parasites dans un même oeuf ne soient pas amenées à y être intégrées. Certaines vont se retrouver soit dans la cavité amniotique soit dans le vitellus, en-dehors de la zone embryonnaire, et périront.

On peut voir là l'explication de la ponte multiple du parasite.

R  
—  
—



**Représentation très schématique d'un embryon de Lixus**  
 contenant une larve jeune d' Entedon  
 (coupe sagittale)

- c.a. : corps adipeux
- ceph. : région céphalique
- circ. : ébauche de l'appareil circulatoire
- g.g. ceph. : ganglions céphaliques
- i.a. : intestin antérieur
- i.m. : intestin moyen
- i.p. : intestin postérieur
- l. ent. : larve d' Entedon

Vraisemblablement la larve parasite, dans un premier temps, c'est-à-dire jusqu'au moment où elle se trouve dans la cavité interne de l'hôte, ne se nourrit pas.

Enfin le pourcentage des oeufs de *Lixus* parasités est important ; 17 sur 25, soit 70%.

### LA VIE LARVAIRE

Lorsque la larve de *Lixus* éclôt aucun signe extérieur n'indique qu'elle porte en elle le parasite. Ses fonctions vitales ne semblent pas altérées et elle se met normalement à se nourrir tout en creusant sa galerie.

Après une préparation consistant à éclaircir le tégument (immersion dans une solution aqueuse de potasse mise à bouillir et coloration au noir-cholazol), la dissection met en évidence la larve d'Entedon.

Il n'y a toujours qu'un seul parasite par hôte.

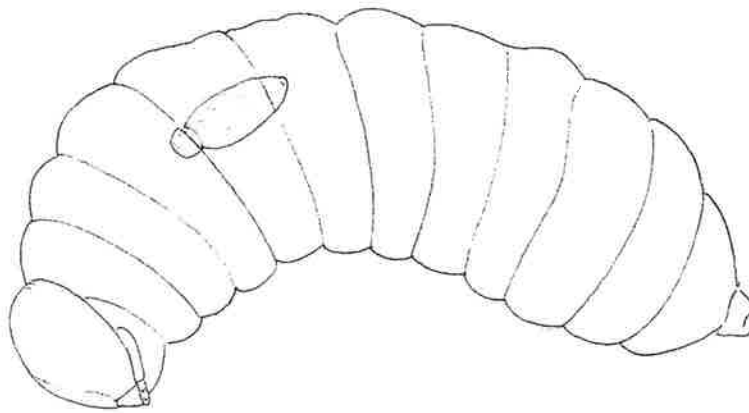
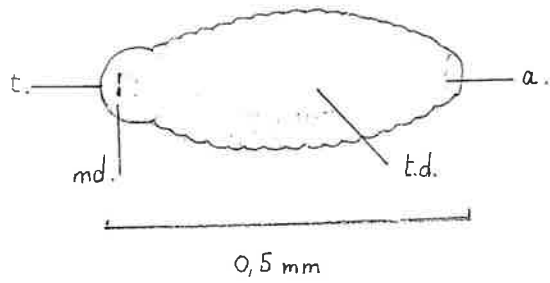
La forme et la taille ne changent guère pendant les premiers jours. Une larve de *Lixus* âgée de 6 jours contient une larve parasite âgée d'environ 10-12 jours ; on retrouve la morphologie vermiforme apode sans changement notable. Taille: 0,6 mm. Les mandibules cornées sont nettement visibles. Le tube digestif est rempli de gouttelettes lipidiques, ce qui indique que le parasite se nourrit des corps adipeux de l'hôte.

A ce stade elle n'occupe qu'une faible partie du volume interne ; le rapport de taille est de l'ordre de 1 pour 5.

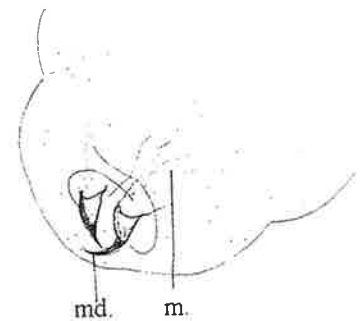
Puis, tout en ne consommant toujours que les corps adipeux, elle grandit très vite.

Dans des larves de *Lixus* âgées de 30 à 35 jours ( taille 7 mm) elle atteint 4 mm et occupe alors la moitié du volume.

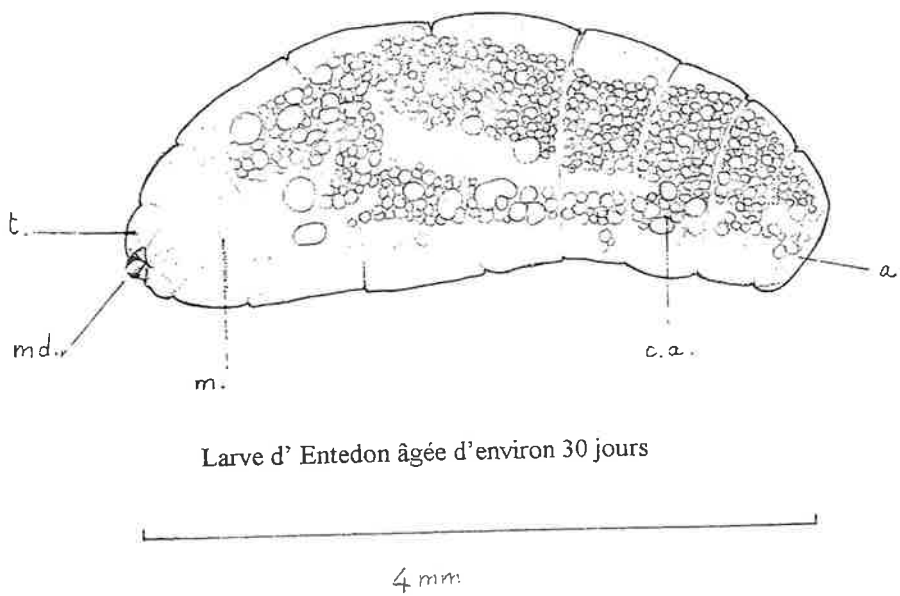
A ce stade, on observe certains changements morphologiques: la région céphalique n'est plus nettement individualisée, elle est plus petite par rapport au reste du corps et s'enfonce dans le premier segment thoracique. La bouche se présente comme une invagination dans laquelle s'articulent des mandibules fortes, recourbées et aigües, à base triangulaire, de couleur foncée, tranchant sur celle du corps, leurs extrémités s'entrecroisant au



**Larve d' Entedon :**  
sa position dans l'hôte âgé de 6 jours.



pièces  
mandibulaires



Larve d' Entedon âgée d'environ 30 jours

- t. : tête
- md. : mandibules
- m. : muscle
- t.d. : tube digestif
- g.l. : gouttelettes lipidiques
- a : anus
- c.a. : corps adipeux

repos.

La tête est suivie de 3 segments thoraciques et 9 segments abdominaux.

La physionomie générale est cylindrique, plutôt massive.

Les larves de *Lixus* parasitées ne dépassent plus la taille de 7 mm, exceptionnellement 9 mm. A ce stade, le tube digestif a disparu, d'où l'arrêt de prise de nourriture, donc du développement. Il est donc aisé de voir, au sein d'une population de même âge, au terme de la période larvaire qui dure environ 45 jours, quelles sont celles qui sont parasitées : ce sont celles qui font 7 mm alors que les autres qui mesurent entre 7,5 et 12 mm sont saines, ce que confirme la dissection.

A 40 jours le parasite mesure 5 mm ; à 45 jours, au terme de son évolution, il atteint 6 mm et occupe alors l'intégralité du volume de l'hôte, excepté le bouclier céphalique. On se trouve alors en présence de deux larves emboîtées l'une dans l'autre, celle de *Lixus* n'étant plus qu'une enveloppe où l'appareil digestif a disparu.

Les corps adipeux se retrouvent dans le corps du parasite, monstrueuse excroissance interne qui n'a rien laissé à son hôte si ce n'est son système nerveux qui lui a permis d'avoir encore les ressources nécessaires à la fabrication de sa loge nymphale.

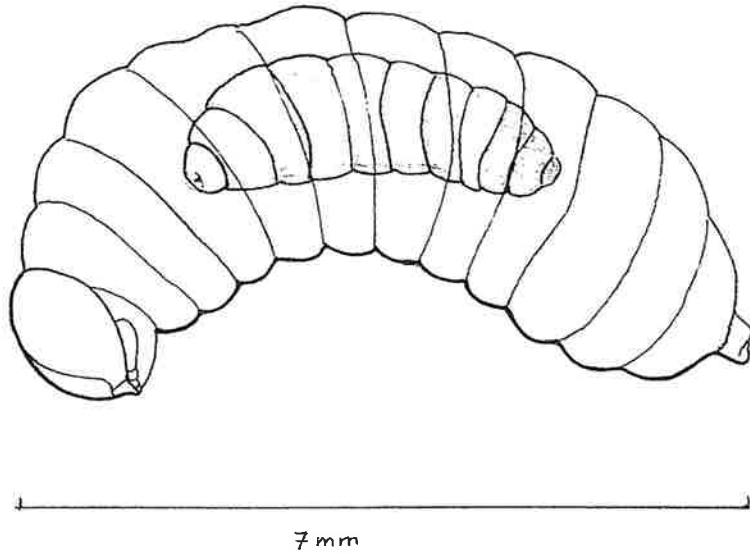
Un cas surprenant a été observé; celui d'une larve d'*Entedon* trouvée non pas à l'intérieur d'une larve de *Lixus* mais accrochée sur son tégument par l'extrémité abdominale, tête plongée dans le corps de l'hôte. La séparation forcée laisse une plaie béante.

Les deux individus périssent peu après. Il s'agit là d'une situation assez extraordinaire que je n'ai vue qu'une seule fois.

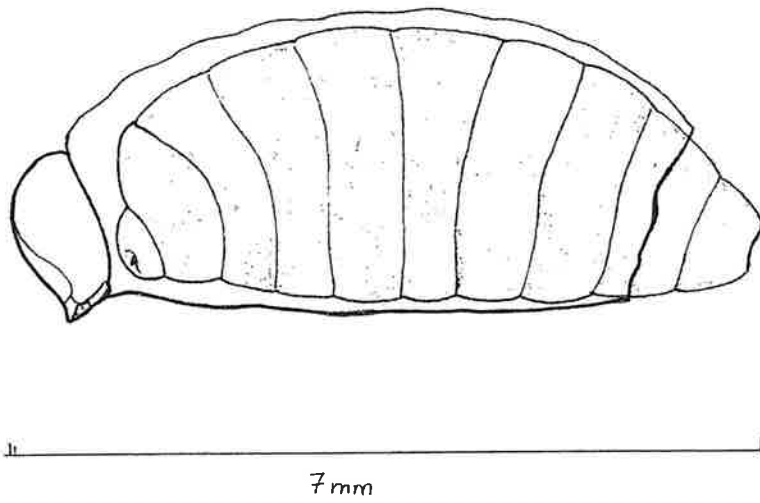
## LA NYMPHOSE

La différence de taille des loges observées fin Juillet dans les tiges d'*Onopordon* s'explique désormais clairement ; les petites sont l'oeuvre des larves de *Lixus* parasitées. *Entedon* a su ménager son hôte jusqu'à la fin pour profiter à son tour de la protection de la loge.

C'est dans celle-ci que va se nymphoser le parasite.



Larve d' Entedon dans une larve de Lixus âgée de 30 jours



Larve d' Entedon sortant de l'hôte âgé de 40 jours environ

Ouvrons en une ; à l'intérieur repose la larve du charançon. Mais son aspect est différent de celui des larves saines qui vont entrer en nymphose ; comme celles-ci elle est dans une position raidie mais le tégument est terne, parcheminé. Les tubes trachéens sont nettement visibles comme des conduits blanchâtres courant le long des flancs, avec leurs ramifications segmentaires. Les mandibules sont inertes.

Mais il y a un mouvement à l'intérieur de cette momie ; de lentes contractions, comme si quelque chose vivait sous le tégument mort.

Puis la peau se déchire, soit à l'extrémité postérieure, soit au niveau des segments thoraciques.

Apparaît alors la larve d'Entedon qui par mouvements spasmodiques se libère peu à peu de l'enveloppe vide, comme si elle se débarrassait d'un vieux vêtement frippé, dépouille plissée rejetée vers l'avant, entraînant le bouclier céphalique basculant sur le côté. Le parasite pour la première fois connaît le monde extérieur.

Il n'y a pas de règle générale dans la position du parasite dans le corps de l'hôte ; tantôt la tête est dirigée vers l'extrémité anale, tantôt dans le sens opposé.

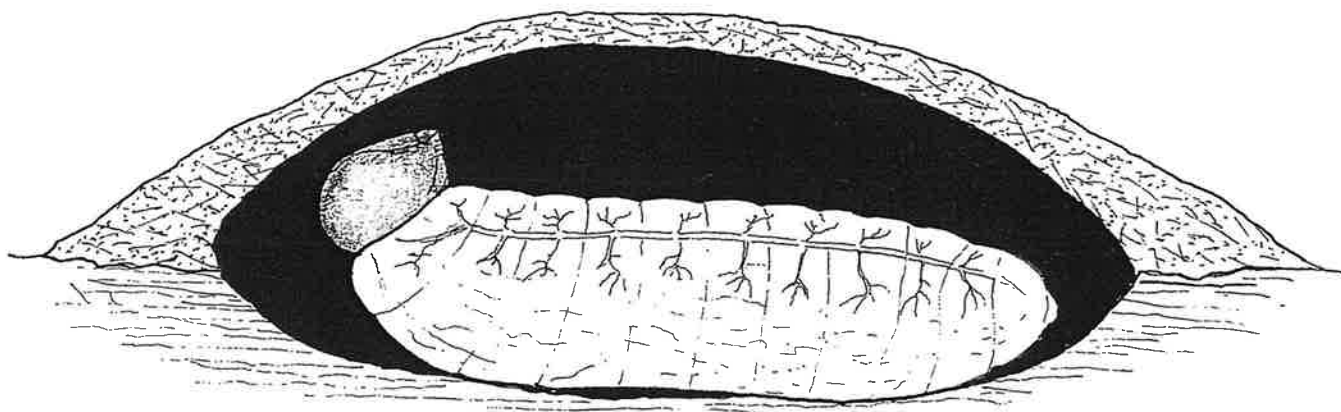
Cette effraction est un spectacle assez effrayant. La larve luisante, humide, gonflée, avec sa courte tête armée de petites mandibules tranchantes, est animée de contractions lentes ; boudin vivant, obscène, si on veut bien me pardonner cette interprétation anthropomorphique.

Elle va rester ainsi deux ou trois jours, se préparant à la nymphose. L'anus rejette alors un liquide brun clair qui durcit à l'air en formant une sorte de coupelle conique puis dévagine une partie de son tube digestif qui devient en séchant un mince cordon blanchâtre. Puis la larve s'immobilise. En quelques heures elle est devenue une nymphe rigide, dure, fortement chitinisée, d'un noir brillant à reflets violacés.

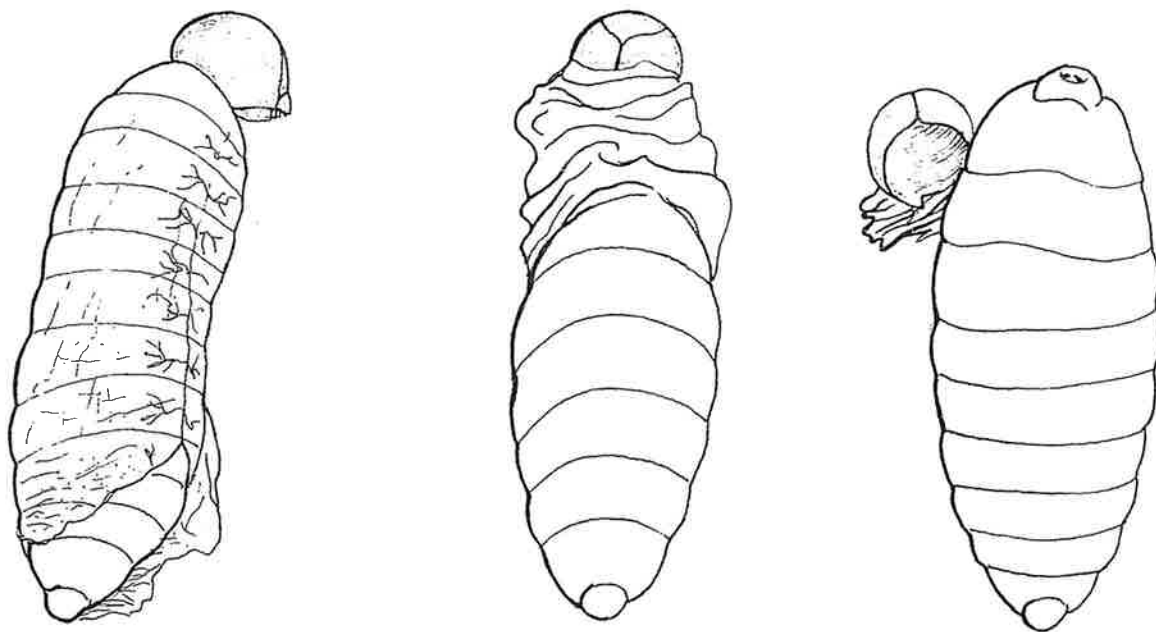
Elle adhère au plancher de la loge par le cordon digestif et le résidu excrété qui fait office de point d'attache.

Il n'y a pas de cocon.

Il est très étonnant de comparer cette nymphe trapue, solide, épaisse, avec celle du charançon ou d'autres familles d'hyménoptères, à l'aspect délicat et fragile. Pareille constitution peut s'expliquer par le fait que le parasite va ainsi passer toute la



**Larve Lixus parasitée en état de pré-nymphose**  
dans sa loge.  
corps raide, tégument parcheminé, tubes trachéens visibles.



**Sortie de la larve d' Entedon par l'extrémité postérieure.**  
La dépouille de la larve de Lixus est rejetée vers l'avant.

mauvaise saison, jusqu'en Mai de l'année suivante. La tige d'Onopordon, malmenée par les pluies, la neige, le vent, couchée à terre, brisée en plusieurs morceaux, conservera jusqu'à la fin du printemps les petites coques dures abritant la nymphe cornée d'Entedon.

Ainsi le parasite aura profité non seulement du corps de l'hôte et en aura pris à son compte les réserves énergétiques, mais aura en plus bénéficié de l'abri construit par lui pour passer l'hiver.

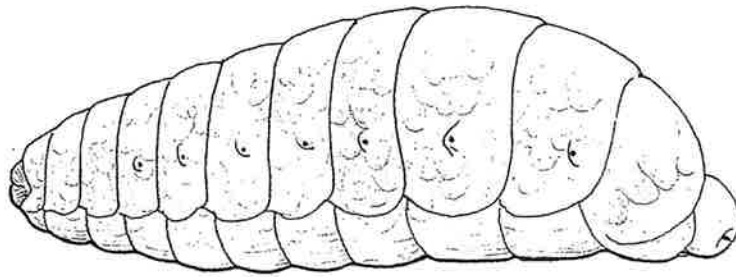
## UN INTRUS

L'ouverture des petites loges m'a livré quelques surprises inattendues, plus tard dans la saison.

A la mi-Août j'ai trouvé dans l'une d'elles une nymphe différente de celle d'Entedon ; à la place de celle-ci, noire et durement sclérifiée, voici une nymphe ambrée, de taille identique mais aux appendices plus apparents ; tête, yeux, antennes, pattes, ailes vestigiales et segments abdominaux sont nettement individualisés. Le caractère le plus marquant est l'emplacement des stigmates sur les segments abdominaux comme des petites taches circulaires plus sombres, ainsi qu'un épaissement latéral de l'abdomen formant long bourrelet.

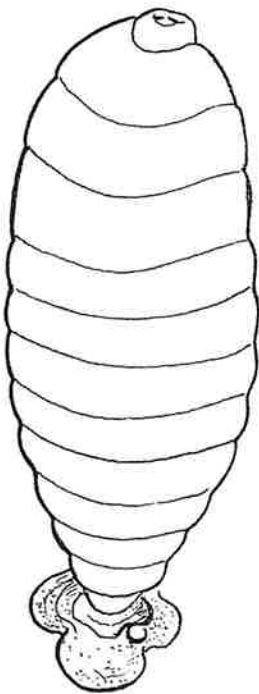
Une autre loge contient une petite larve dévorant la nymphe d'Entedon. Taille : 4 mm, blanc-ivoire, corps adipeux couvert de soies sur le pourtour. Tête bien individualisée, deux courtes antennes, fines mandibules acérées, deux paires de soies. Les trois segments thoraciques portent sur leur face ventrale une paire de légers bourrelets plus foncés. 10 segments abdominaux avec leurs orifices respiratoires bien visibles, le dernier en forme de bouton.

Contrairement à la larve d'Entedon peu mobile celle-ci est plus

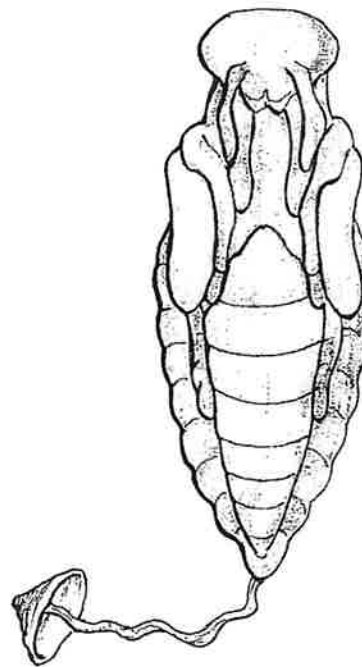


6 mm

**Larve d' Entedon après sa sortie de l'hôte**  
dernier stade avant la nymphose.



Emission du résidu digestif  
avant la nymphose



**Nymphe**  
le cordon digestif et le résidu sec  
servent de point d'attache dans la loge.

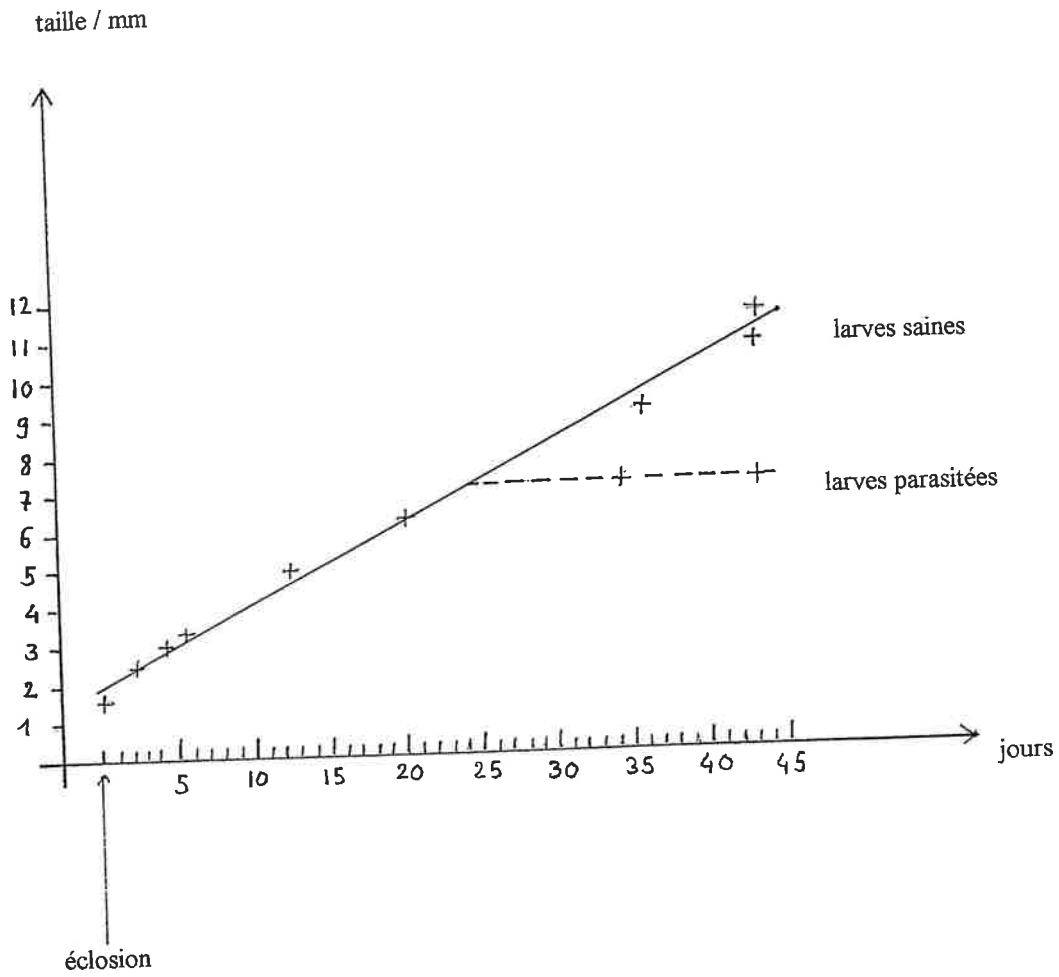


18

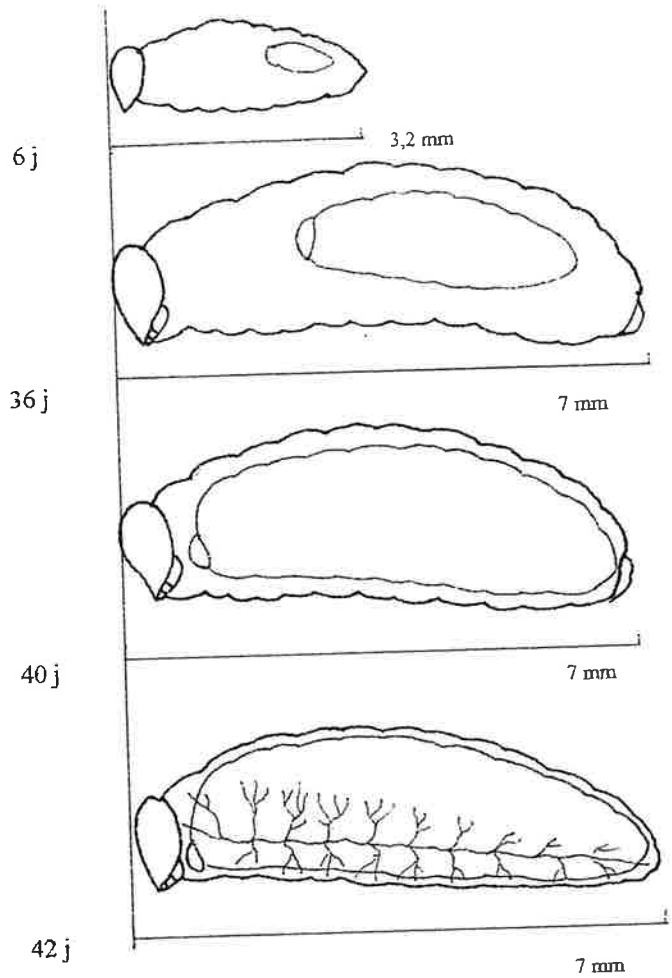
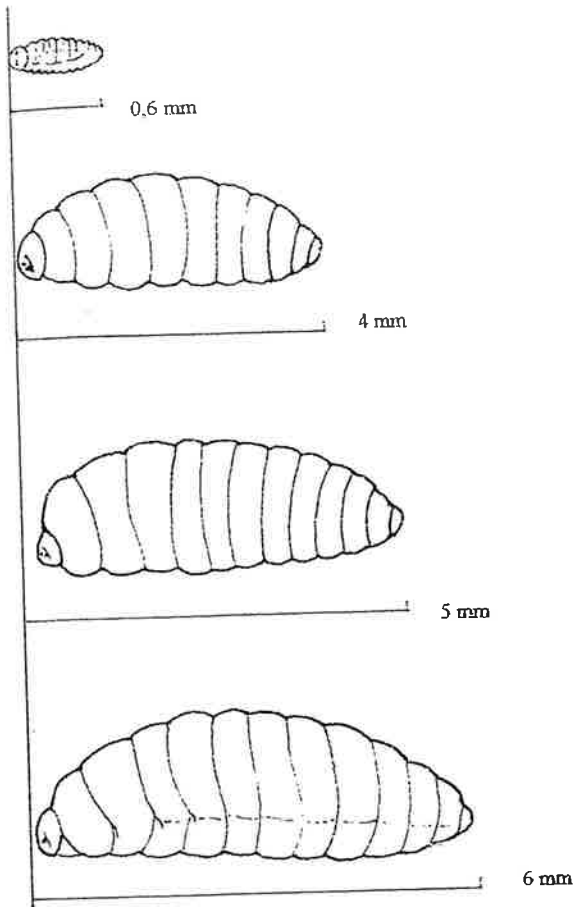
**Nymphe d' Entedon longiventris**

face ventrale

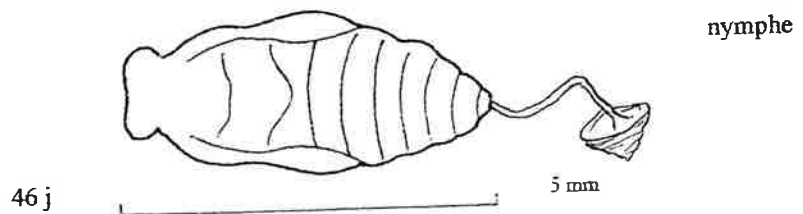
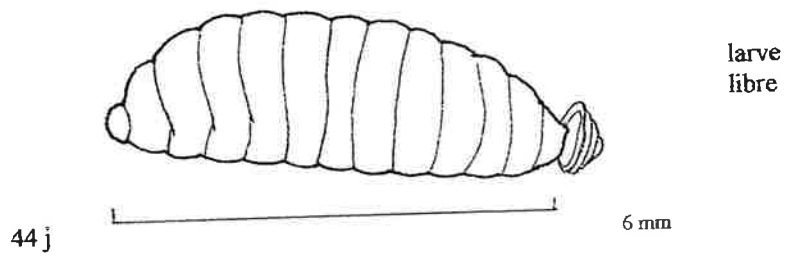
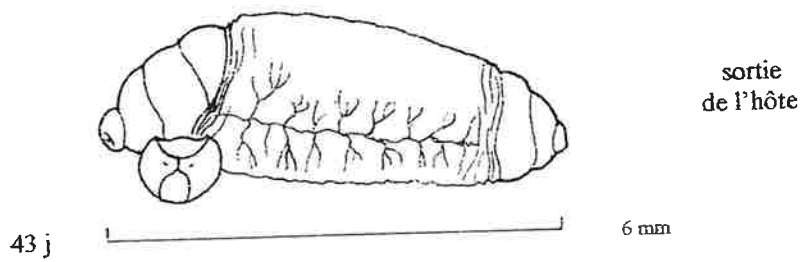
G.T.  
1870/1872



**Lixus cardui**  
 Evolution comparée des larves saines  
 et des larves parasitées par *Entedon longiventris*.  
 Les larves parasitées ne dépassent plus la taille de 7 mm.



**Evolution  
de la larve d'Entedon  
dans le corps de Lixus  
et sa sortie de l'hôte.**



active, se déplaçant grâce aux petites soies qui lui couvrent le corps.

Cette larve découverte le 26 Août donne le 6 Septembre la nymphe décrite plus haut. Celle-ci livre deux semaines plus tard l'imago : un petit hyménoptère chalcidien ressemblant à notre Entedon mais en différant par sa coloration plus sombre, bleu-vert tirant sur le noir. Le thorax n'est pas creusé d'alvéoles et est couvert de poils. La tête également large et transverse porte des antennes aux segments plus nombreux, avec un long scape suivi de 10 articles au lieu de 5.

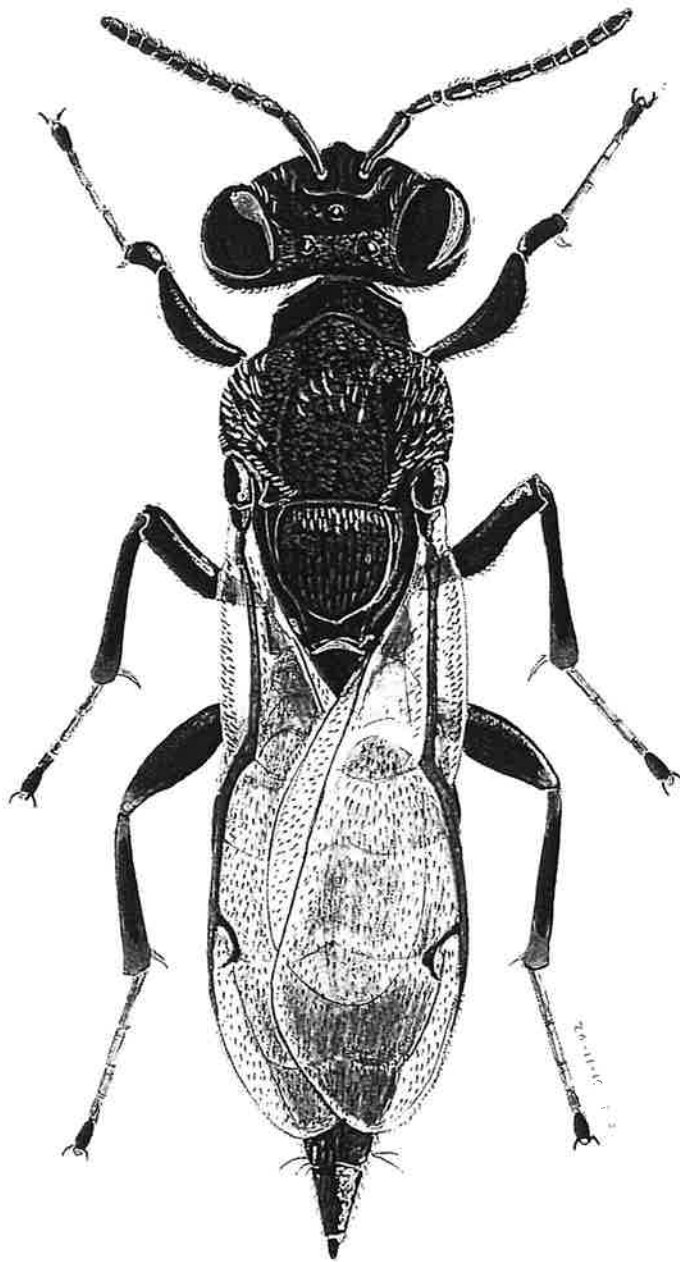
Les pattes sont également jaunes et noires, les ailes sont identiques avec l'unique nervure subcostale typique des chalcidiens, l'abdomen pareillement allongé, ovoïde, terminé en pointe. Les tarsi sont au nombre de 5 ; c'est un caractère qui peut ranger l'hyménoptère dans la famille des Ptéromalidés. Je n'en sais pas plus pour le moment sur son identification.

Nous voici donc en présence d'un parasite d'Entedon !

Celui-ci est exoparasite, sa larve se nourrissant sur l'hôte en stade nymphal. Quant à savoir comment son oeuf a pu arriver dans la coque de Lixus, mystère ... La seule certitude est que la ponte a lieu alors que la larve d'Entedon s'est déjà transformée en nymphe et que le développement est plus court ; la nymphe ne passe pas l'hiver dans la coque comme celle d'Entedon. Les adultes éclosent fin Septembre et en Octobre, avec cette question de savoir quel est leur devenir pendant la mauvaise saison.

Nous sommes en Août. A l'intérieur de la plante qui commence à sécher et perd ses belles fleurs bleues la majorité des larves de Lixus et d'Entedon est entrée en sommeil. Dans les grandes loges reposent les nymphes du charançon, dans les petites celles d'Entedon, retirées du monde extérieur.

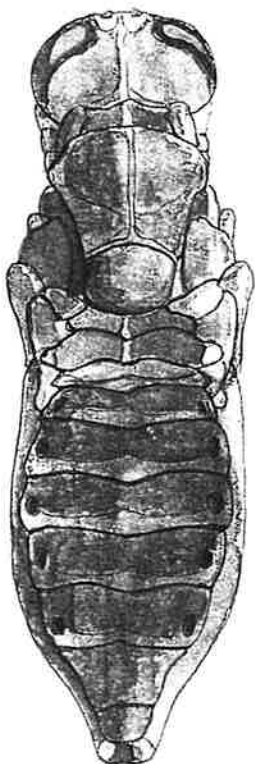
Au-dehors celui des insectes s'agite dans la chaude température estivale ; sur la tige épineuse du chardon se côtoient punaises, sauterelles, mantes religieuses ou empuses à l'affût, vont et viennent mouches, papillons et hyménoptères ... Figurants accessoires dont le chœur stridulant de mille voix diverses accompagne le baisser de rideau du Deuxième Acte de notre Opéra. .



**Hyménoptère Chalcidien Pteromalidae**

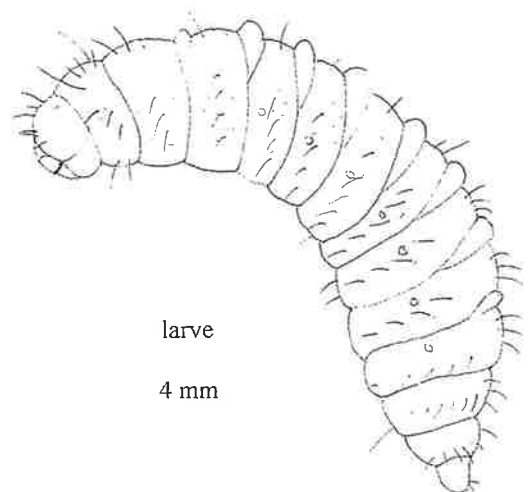
parasite d'Entedon longiventris

5 mm



nymphe  
( face dorsale )

5 mm



larve

4 mm

#### IV - ACTE III : EXERISTES

##### PRESENTATION

Le drame du Deuxième Acte s'est déroulé à huis clos, sous le couvert de la plante, invisible au monde. A ce stade on pourrait penser que les larves de Lixus qui ont échappé à l'oeuf du parasite, promises au bel avenir de l'adulte, vont pouvoir se reposer après leur vie errante dans les galeries et la construction de leur loge.

Viendrait désormais la nymphose, cette parenthèse mystérieuse pendant laquelle se dissout l'être ancien et se construit ce qui va devenir le futur imago dans l'obscurité silencieuse de l'abri de fibres, sarcophage où dort la momie opaline ...

Et bien non !

C'est maintenant qu'entre en scène un nouvel acteur, un bandit encore !

Celui-ci a fière allure : svelte, longiligne, vif, costumé d'orange et de noir, portant longue tarière, ce qui lui confère la taille respectable de 20 mm.

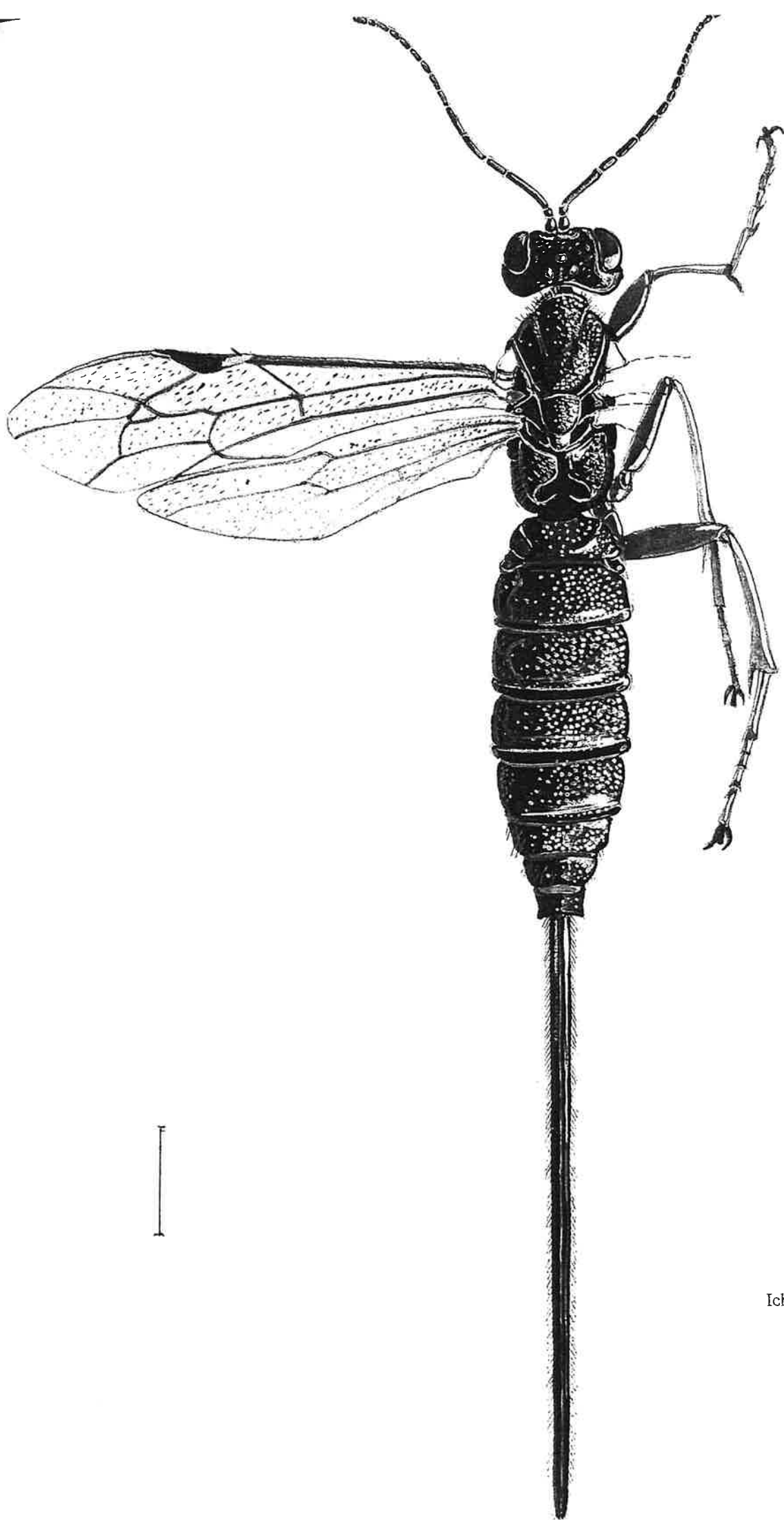
Fin Juillet début Août l'arrivant vole de tige en tige, explorant leur surface d'une allure rapide, antennes frémissantes, promenant derrière lui son impressionnant organe.

C'est encore un hyménoptère, appartenant à la famille des Ichneumons, très représentée à cette époque de l'année, essentiellement parasites. Les caractères tels que : tête transversale, ailes antérieures présentant une aréole à 4 côtés, surface de l'abdomen présentant des sillons transversaux, et surtout cette tarière exsertile aussi longue que le corps, rangent cet Ichneumonide dans la sous-famille des Pimplinés.

Les spécimens confiés pour identification au MHN de Paris confirment qu'il s'agit d'Exeristes roborator ( Fabricius, 1793).

Exeristes ( appelé aussi Pimpla ) est également connu comme parasite de la larve du Curculionide Larinus scolymi sur Onopordum.

Exeristes roborator, joli nom de bandit de grand chemin, à consonance dure et redoutable... Lixus, Entedon, Exeristes ... voici réunis nos trois acteurs sur la scène de notre Opéra.



*Exeristes roborator*  
(Fabricius, 1793)  
Ichneumonidae Pimplinae

57  
22.11.24

## LA PONTE

Exeristes vient de se poser sur une tige d'Onopordon. Il n'hésite pas longtemps avant de s'arrêter à un point précis. Les antennes sont animées de mouvements rapides, palpant fébrilement la surface comme pour détecter une présence invisible. Alors il se dresse sur toute la hauteur de ses pattes et relève l'abdomen à la verticale ; les deux valves du fourreau restant dans l'axe du corps s'écartent et dégagent le long ovopositeur dont l'extrémité s'appuie sur l'écorce.

Commence alors un rude travail. L'appareil ne s'enfonce pas tout de suite ; il faut vaincre la résistance de la tige, devenue dure et rigide avec le temps. Quelques millimètres seulement ont pénétré dans l'écorce. L'organe est devenu pivot autour duquel l'insecte se déplace de droite et de gauche, appuie en vain. Le long tube, heureusement flexible, se courbe dangereusement ...

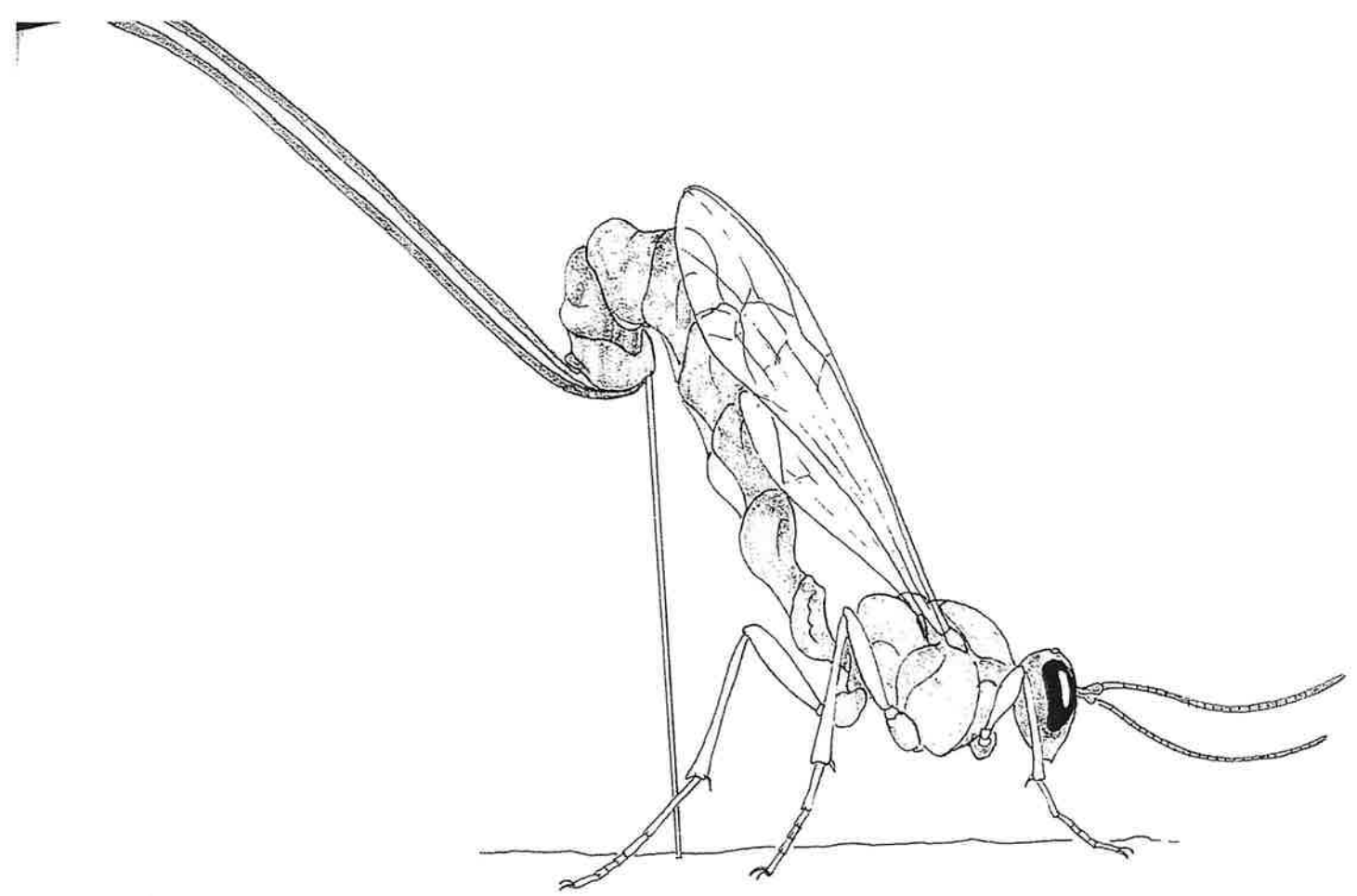
Tout à coup l'obstacle est franchi ; Exeristes abaisse l'abdomen, et l'ovopositeur, à force de longs efforts, s'enfonce jusqu'à la garde, obliquement, presque à la verticale.

La ponte dure peu, quelques secondes.

Prestement le tube se dégage, regagne l'abri du fourreau qui se referme puis l'insecte s'envole pour gagner un nouveau lieu de ponte.

Parfois le travail est plus facile ; l'ovopositeur s'enfonce aisément, l'abdomen opère des va-et-vient verticaux rapides, mais l'insecte ne semble pas avoir localisé le bon endroit. Sans doute n'a-t-il rencontré que du vide, a-t-il manqué sa cible ?

Examinons de près l'appareil de ponte. On reste admiratif devant son degré de perfectionnement. L'extrémité de l'ovopositeur est un engin de forage raffiné ; il est légèrement évasé, en forme de lance, très corné, armé de renforts sous la forme d'une demi-douzaine de bourrelets durs disposés en épis dans le sens de la pointe, conférant à l'ensemble une rigidité à toute épreuve. L'orifice d'où doit sortir l'oeuf est situé un peu en retrait ; il est minuscule mais on sait que l'oeuf, très souple, qui s'allonge au sortir du conduit, composé lui-même de deux valves qui s'écartent à son passage, reprend ensuite un diamètre légèrement



ET 07/11/02

*Exeristes roborator* en position de ponte

plus grand.

L'ovopositeur, long et fin, souple, de couleur brune, est logé au repos dans un fourreau constitué de deux valves sclérifiées noires, couvertes de poils durs. L'ensemble mesure 10 mm. Il prend naissance un peu en retrait du dernier segment abdominal, le plus développé en taille, formant épaisse carène côté ventral. L'oeuf doit être pondu à l'intérieur de la loge, sur le plancher, la paroi ou sur l'hôte même.

Aussitôt que l'insecte a quitté le lieu de ponte je prélève le tronçon de tige pour l'examiner au binoculaire ; effectivement il y a bien là une coque abritant une larve de Lixus. L'oeuf a été déposé à l'extrémité de la loge, près de la larve.

C'est bien de la larve dont il s'agit et non pas de la nymphe. Plusieurs fois c'est le cas ; l'oeuf est pondu au moment où la larve est en pré-nymphe, immobile, raide, déjà en phase de réorganisation. Jamais je n'ai vu de ponte sur une larve encore active.

Mais l'oeuf peut également être pondu sur la nymphe, surtout au mois d'Août, où la quasi majorité des larves s'est transformée.

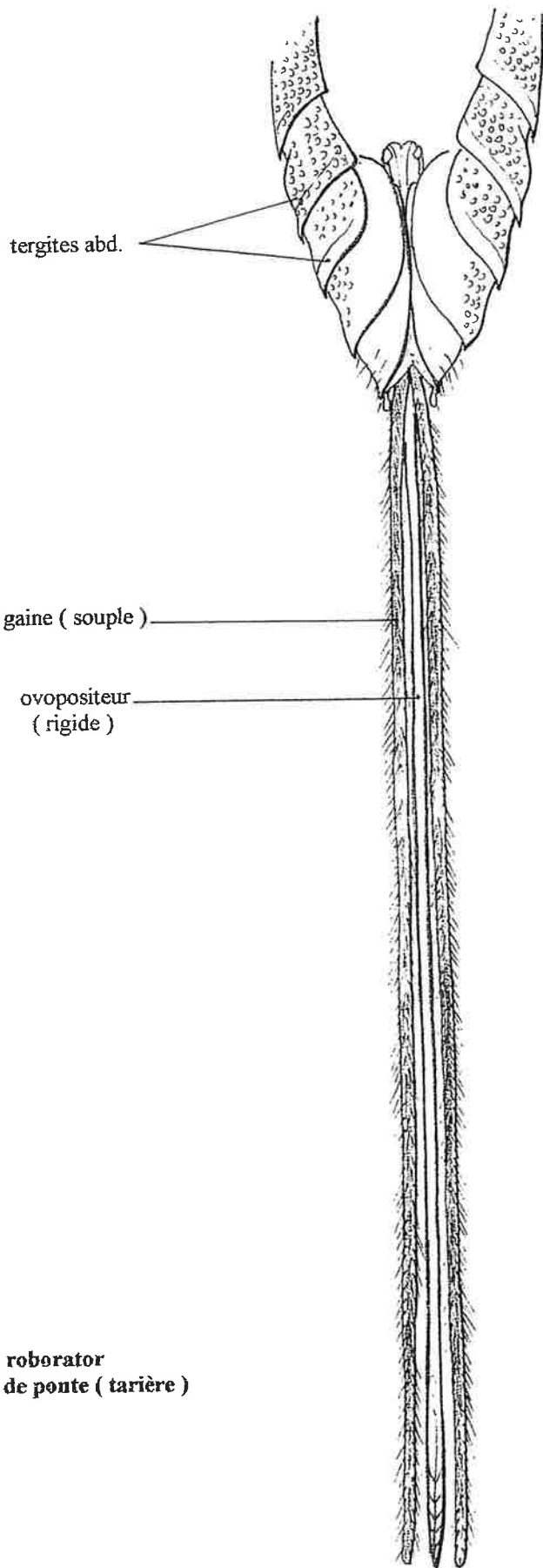
Exeristes « connaît » donc le moment et le lieu . Comment le « sait »-il ?

On a vu qu'il découvrait assez vite l'endroit précis de sa ponte, alors qu'il volait de tige en tige, c'est-à-dire qu'il doit se déplacer pour repérer le point exact où se trouve la larve de Lixus.

Vu le peu de temps que met l'insecte à localiser la bonne tige, puis le lieu où se trouve la bonne loge, celle où dort un Lixus sain, on est en droit de supposer que nous sommes en présence d'un message chimique, de type phéromone.

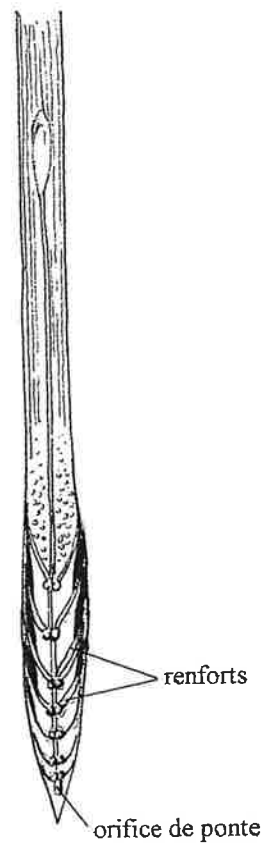
Plus précisément, parmi les signaux chimiques émis par un animal et modifiant le comportement ou la physiologie d'autres animaux ( = signaux sémiochimiques ), on distingue ceux qui ont une action intraspécifique, ce sont les phéromones, et ceux à action interspécifique, appelés allélochimiques. Parmi ces derniers, deux sortes d'action : soit bénéfique pour l'individu qui émet le signal (= allomones), soit bénéfique pour l'individu qui perçoit le signal.

Dans ce cas précis, qui nous intéresse ici puisque manifestement le signal est émis par la pré-nymphe ou la nymphe de Lixus, on



|  
 dimension  
 tarière  
 (= 10mm )

**Exeristes roborator**  
**Appareil de ponte ( tarière )**



détail de l'extrémité  
 de l'ovopositeur

parle de kairomones.

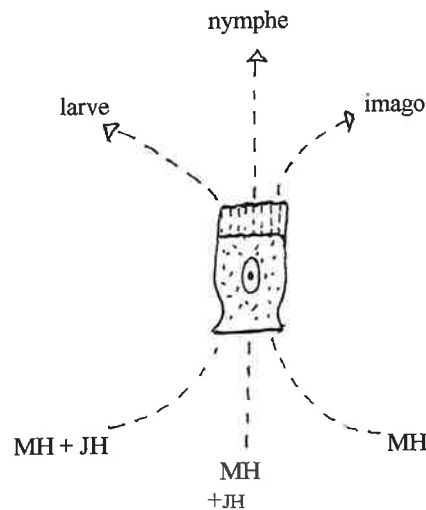
( Remy Brossut, dans Phéromones, Ed. Belin, CNRS Editions, 1996 )

Entrons brièvement dans le détail du mécanisme qui provoque la métamorphose ; durant la vie larvaire les mues sont conditionnées par une émission hormonale par des glandes endocrines sous contrôle cérébral, appelée « hormone de mue », MH, l'ecdysone, et une autre hormone, « l'hormone juvénile », JH, l'allatine, qui maintient le caractère larvaire, en activant un premier lot de gènes.

Au dernier stade larvaire, la proportion d'hormone juvénile diminue, il y a « dérepression » et activation d'un deuxième lot de gènes qui déclenche la mue nymphale.

La disparition totale de l'hormone juvénile active un troisième lot de gènes qui aboutit à la mue imaginale.

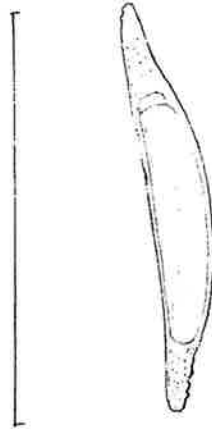
On peut résumer le processus par le schéma suivant :



(emprunté à V.B. Wigglesworth, 1964, dans Michel Boulard, Métamorphoses et Transformations Animales, Ed. Boubée, 2000 )

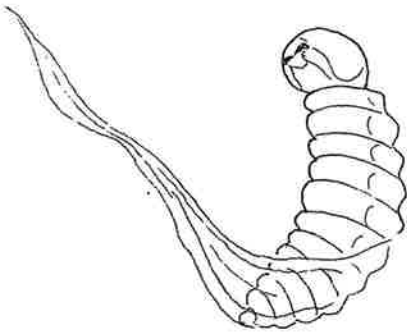
**Exeristes roborator**  
oeuf et larve

2,5mm

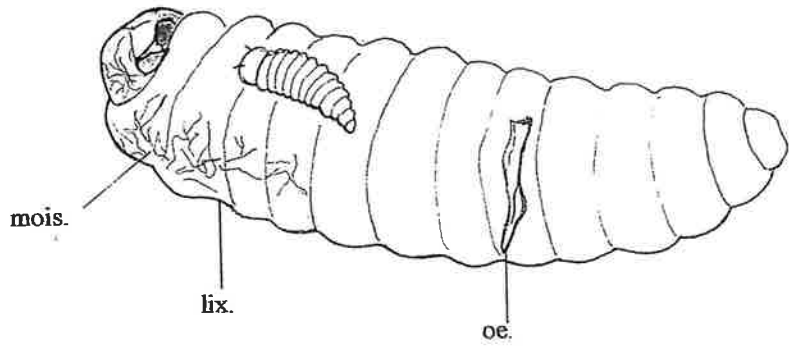


oeuf

- mois. : moisissures
- lix. : larve Lixus
- oe. : restes de l'oeuf
- a. : antennes
- md. : mandibules

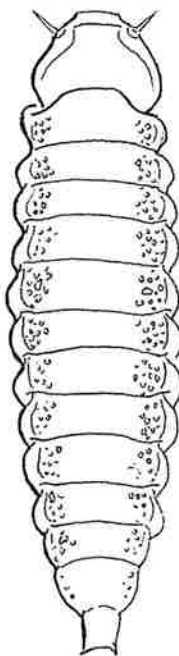


éclosion

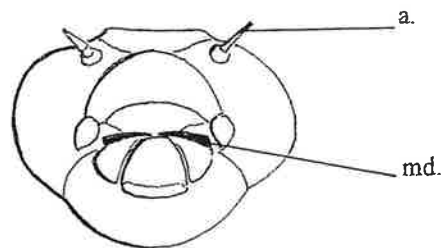


Larve Exeristes 1 jour  
sur larve Lixus  
et restes de l'oeuf

3mm



larve Exeristes  
3 jours



tête larve  
( face )

La diminution d'émission de l'hormone juvénile, responsable de la nymphose, provoquerait-elle l'émission de la kairomone, le signal chimique qui attirerait Exeristes vers la pré-nymphé ou la nymphé de Lixus, tel un chemin invisible ? La réception du message, captée au loin par les antennes du parasite, se ferait de plus en plus précise à mesure que l'hyménoptère se rapprocherait du lieu d'émission, jusqu'à sa source, ce qui expliquerait le caractère quasi-infaillible de la localisation. Il y a là une grande différence entre nos deux parasites, Entedon et Exeristes ; le premier agit « à vue », le second à distance, par message chimique interposé.

) R

L'oeuf d'Exeristes est aisément visible. Comme le laissait supposer la configuration de l'ovopositeur, il est allongé, en forme d'ampoule légèrement incurvée, amincie aux deux extrémités. Sa taille est d'environ 2,5 mm, de section 1/10 mm. Translucide, le chorion est orné de fines stries longitudinales laissant place à une légère granulation à chaque bout. Il laisse apparaître l'embryon jaune-vert dont on distingue déjà la tête comme un petit renflement. Il est fixé sur l'hôte ou sur la paroi de la loge par l'une de ses extrémités.

Il n'est pas rare de trouver dans les coques deux oeufs d'Exeristes. Sont-ils du même individu, ou bien faut-il supposer qu'un autre parasite a pondu après le premier ?

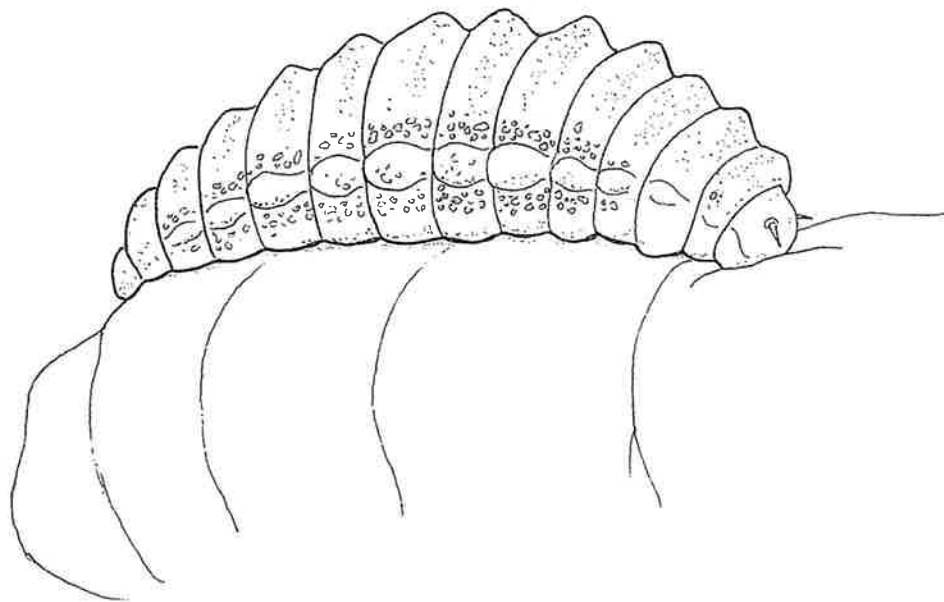
#### LA VIE LARVAIRE

L'oeuf éclot rapidement, après un ou deux jours.

Celui que j'avais trouvé dans la loge prélevée juste après la ponte d'Exeristes a livré sa larve 4 heures seulement après ! Ceci semble indiquer que la larve est déjà formée dans l'oeuf. L'embryogénèse s'est déroulée dans l'oviducte.

Tout se passe comme s'il n'y avait pas de temps à perdre ; la larve doit se nourrir de celle de Lixus en pré-nymphose avant qu'elle ne se transforme en nymphé. (Ce qui n'est pas absolument confirmé puisqu'on observe également des oeufs pondus sur les nymphes).

La larve mesure 2 mm. Elle est apode, vermiforme, translucide.



Jeune larve d'Exeristes se nourrissant sur une larve de Lixus.

La tête est globuleuse ; on y distingue une paire de fines mandibules cornées et deux courtes antennes prenant naissance sur des petits bombements arrondis. Elle est suivie par 13 segments, le dernier en forme de bourrelet sur lequel la larve prend appui pour se déplacer.

Après s'être dégagée de l'enveloppe qui reste fixée sur son support elle se met à explorer le corps de l'hôte en le parcourant en tous sens, le mordillant de çà de là comme pour s'assurer de la qualité de la nourriture. Puis elle s'arrête. Les mandibules entrent alors en action et mordent franchement dans le tégument, aspirant les sucs vitaux.

Elle mène donc une vie exoparasite.

Dans une loge abritant 2 oeufs d'Exeristes j'ai vu la première éclore goûter de la pointe des mandibules le deuxième oeuf. Celui-ci ne semblant pas à son goût elle grimpe sur le corps de la larve de Lixus, cependant que l'oeuf mordillé se nécrose au point d'attaque et périt.

Assez rapidement, au bout d'un à deux jours, apparaissent au voisinage des bourrelets segmentaires latéraux des petits points blancs qui semblent être des corps gras. Cette ponctuation caractéristique reste durant toute la vie larvaire.

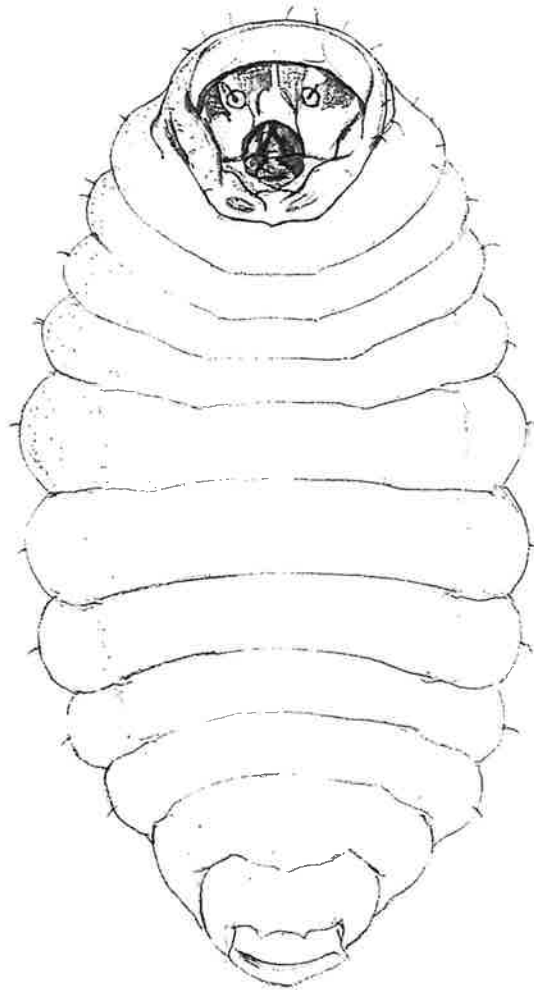
La première mue intervient deux à trois jours après l'éclosion. En témoignent les exuvies céphaliques adhérant au tégument de l'hôte.

La croissance est rapide ; elle dure une quinzaine de jours. Au terme de son évolution la larve mesure environ 9-10 mm. Son aspect est alors replet, trapu, luisant. La plus grande largeur, au niveau des 6ème et 7ème segments est d'environ la moitié de la longueur.

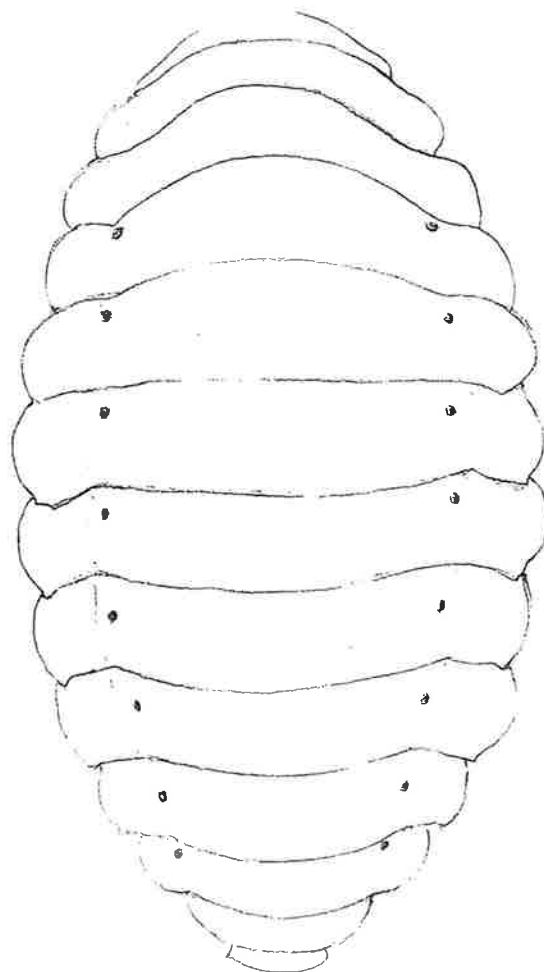
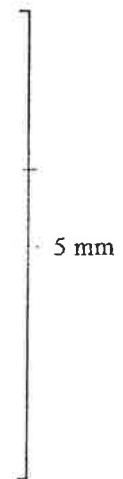
La tête, petite, s'enfonce dans le premier segment thoracique. Elle s'orne sur le dessus de deux paires de bandes grises longitudinales.

Les segments abdominaux portent d'épais bourrelets latéraux et des excroissances dorsales bien développées, et sont exempts de soies.

La couleur est blanc-grisâtre. En fin de développement elle peut être d'un lie-de-vin pâle sur laquelle se détache la ponctuation adipeuse blanche.



face ventrale



face dorsale

Larve d'*Exeristes roborator*  
en fin de développement

217  
28/10/01

Parallèlement la larve hôte se nécrose extrêmement rapidement. Les premières morsures du parasite sont suivies presque aussitôt d'une altération du tégument sous forme d'une tache noire d'où s'étendent pendant les heures qui suivent des filaments de moisissure blanchâtre, apparaissant également sur la zone céphalique.

L'exemple cité plus haut de l'oeuf mordillé par la première larve éclore, se nécrosant rapidement, ainsi que l'importante altération de l'hôte, semblent indiquer que la substance salivaire produite par le parasite a un fort pouvoir lytique, qui détruit aussitôt les tissus en les liquéfiant. La nourriture du parasite ne consiste donc pas en un tégument frais mais en un tégument liquéfié par ce produit salivaire.

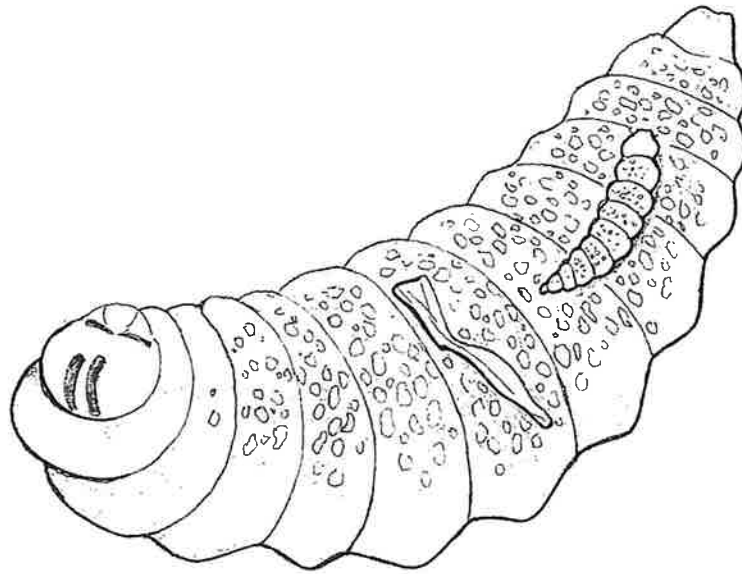
A terme, le corps de la larve ou de la nymphe de *Lixus* présente un aspect racorni, brun foncé tirant sur le noir, sec, vidé de sa substance, la zone céphalique disparaissant sous une épaisse couche de moisissure.

On observe une mortalité importante chez les larves d'*Exeristes*. Il est fréquent de trouver dans les loges des larves moisies et sèches, et tout aussi fréquent de découvrir sur ces cadavres une jeune larve du même parasite nouvellement éclore ( témoin l'enveloppe vide de l'oeuf ) se nourrissant de son tégument nécrosé comme elle le ferait de celui de *Lixus*. On peut donc parler de cannibalisme : si deux larves parasites vivent sur le même hôte, l'une d'entre elles doit disparaître. En effet je n'ai jamais vu de loge occupée par deux nymphes d'*Exeristes*.

## LA NYMPHOSE

Après une dizaine de jours de cette vie passée à se nourrir sur le corps de l'hôte, la grosse larve d'*Exeristes* cesse de s'alimenter et commence à tisser un cocon. De sa bouche sortent de ténus fils de soie que la tête, dans un mouvement de va-et-vient interrompu de longs arrêts, dispose sur le plancher et les parois de la loge. Elle entreprend de dresser une cloison la séparant de la dépouille racornie de la larve ou de la nymphe de *Lixus*.

Cette cloison de surface circulaire est épaisse ; solide, sa couleur



**Cannibalisme chez *Exeristes roborator* :**  
jeune larve issue d'un œuf pondu sur une larve âgée,  
et se nourrissant de celle-ci, morte.

blanche devient brune en séchant. Le cocon terminé occupe alors la moitié de la loge, ainsi divisée en deux parties grossièrement égales. Une demie journée aura suffi à sa construction.

La larve reste ainsi pendant deux à trois jours. Elle expulse durant ce temps le contenu de son tube digestif par un nombre important de déjections humides et noirâtres qui s'amassent le plus souvent dans le coin opposé à la cloison ; j'en ai compté jusqu'à une quarantaine.

Les larves qui présentaient la coloration lie-de-vin reprennent après cette purge l'aspect blanc ivoire qu'elles avaient à l'origine.

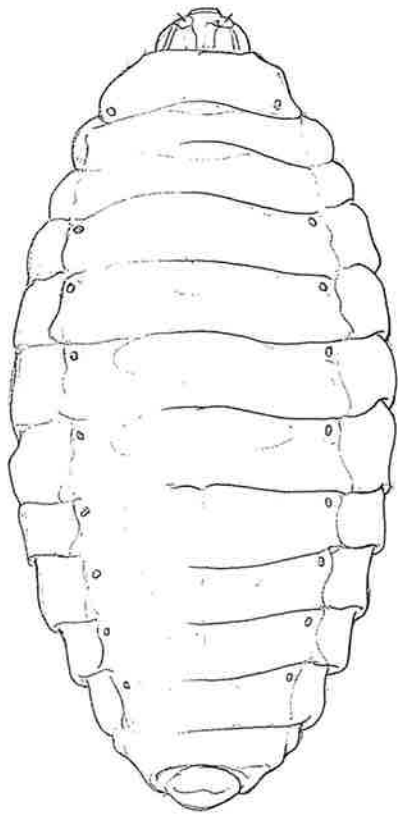
Les premiers signes de la nymphose apparaissent au bout de ces deux ou trois jours. La larve s'est immobilisée. Elle s'allonge et s'amincit. Deux zones sombres se devinent sous le tégument, en arrière de l'ancienne région céphalique désormais vide : ce sont les yeux du futur imago.

En quelques heures le changement est radical ; à la place de la larve vermiforme et trapue voici maintenant une nymphe élégante où se reconnaissent tous les éléments de l'adulte : tête, yeux, ocelles et antennes, thorax, ailes vestigiales, pattes repliées dans l'axe du corps, abdomen dont les derniers segments s'ornent de courtes épines saillantes, et pour les femelles la longue tarière repliée dorsalement dans l'axe du corps, gainée d'une fine enveloppe transparente. Quel contraste avec la nymphe rigide et cornée d'Entedon !

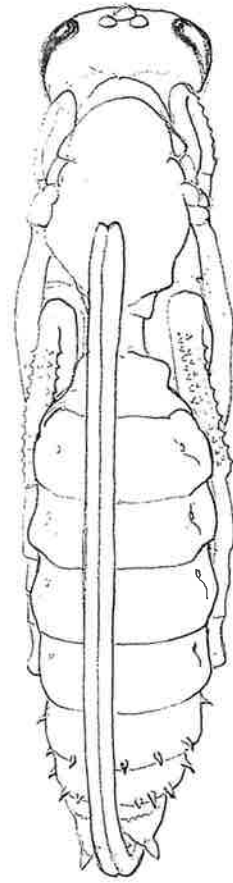
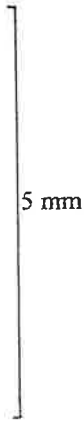
Celle d'Exeristes est également libre, nue, mais d'apparence fragile, ce qui nécessite l'abri d'un cocon, inutile chez le chalcidien. Double protection donc : la loge de Lixus, décidemment utile à tout le monde, plus le cocon de soie transparent.

La nymphe est extrêmement mobile ; la moindre excitation, le plus petit dérangement entraînent aussitôt un frémissement désordonné qui s'entend même de l'extérieur des tiges comme un léger crépitement sec.

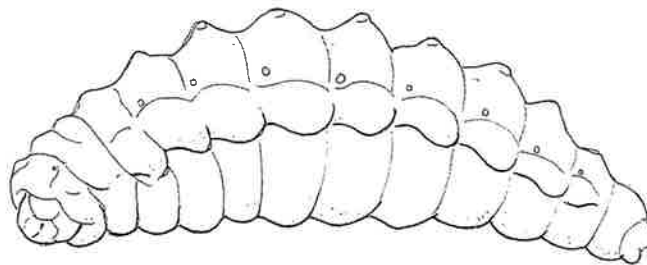
La période nymphale est de 10 à 12 jours. La coloration change après une semaine environ ; le blanc opalin des premiers jours vire rapidement au brun-noir, livrée de l'imago. La tarière se dégage de son enveloppe, prend sa position longitudinale une



larve  
avant nymphose



nymph



larve avant nymphose

fois que l'insecte s'est défait de la fine dépouille nymphale. Exeristes pratique alors un orifice circulaire dans la paroi de la tige et sort de la plante, dans le soleil d'une journée chaude, à la fin du mois d'Août ou début Septembre.

### L' HIBERNATION

Les femelles de plusieurs genres d'Ichneumonidés sont fécondées à l'automne. Le nombre de mâles d'Exeristes, dépourvus de tarière, de taille plus petite, est important, sensiblement égal à celui des femelles.

L'accouplement, que je n'ai pas vu, doit se produire peu après la sortie à l'air libre. Les mâles, une fois leur office terminé, doivent périr peu après.

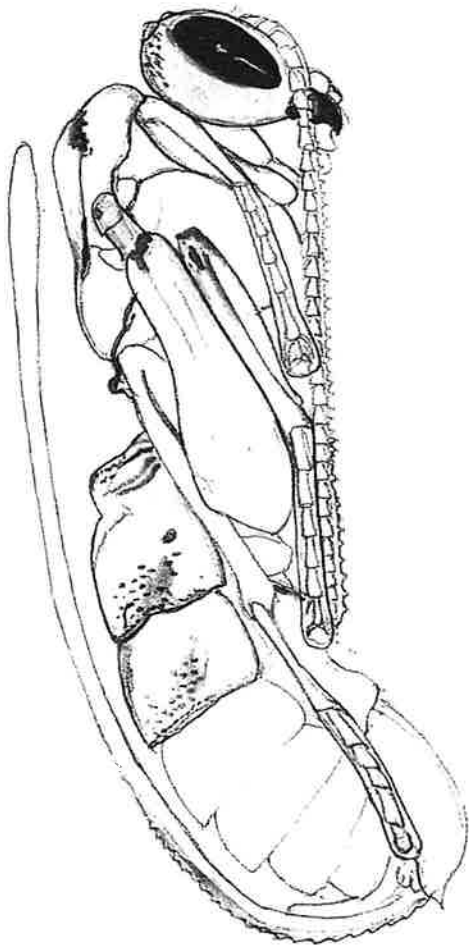
Les femelles doivent passer l'hiver engourdies sous les feuilles mortes, les écorces ou sous la mousse, tout comme les femelles de guêpes ou même de Bourdons. ( Hyménoptères de France, Ed. Boubée )

Dans le cas d'Exeristes la sortie est tout de même précoce puisque l'hiver est encore loin ; on peut alors se demander comment l'insecte s'active pendant cette période. Est-il aussi parasite d'un nouvel hôte, différent de Lixus ?

Effectivement, comme on l'a vu avec le Curculionide *Larinus scolymi*, Exeristes est parasite d'un grand nombre d'hôtes : il est cité sur *Lixus juncii* et *Lixus bidens* ( J.F. Aubert, 1965 ) mais également sur 58 espèces référencées d'insectes divers ! Son aire de répartition est très vaste, quasiment mondiale ...

L'insecte est remarquablement résistant au froid. Des imagos nouvellement éclos, placés durant trois jours au congélateur, retrouvent après quelques heures leur activité normale. Ils sont donc capables de supporter les gelées hivernales sans dommage.

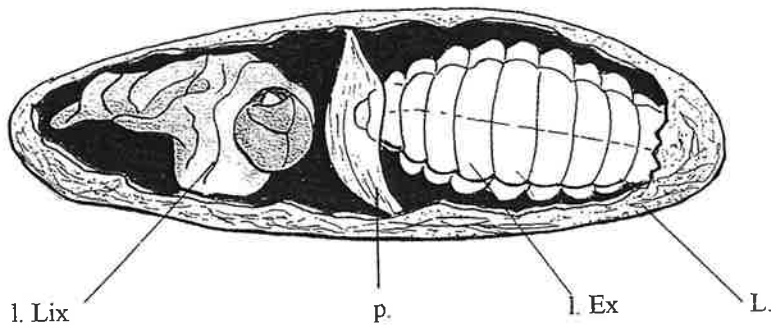
} R



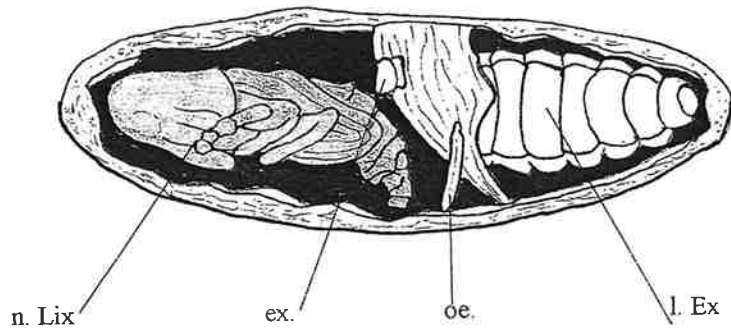
10

**Exeristes roborator**

nymphe

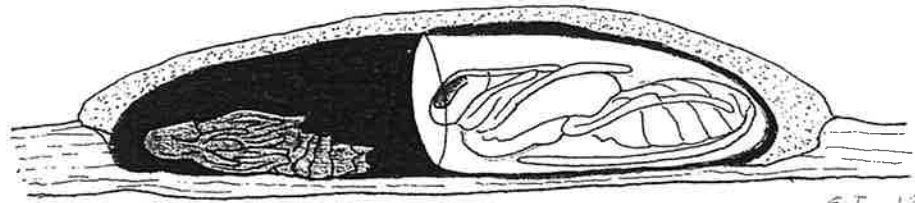


Loge avec larve d'Exeristes construisant son cocon  
et dépouille de larve Lixus



Loge avec larve d'Exeristes construisant son cocon,  
dépouille de nymphe Lixus, œuf d'Exeristes,  
et exuvie de jeune larve d'Exeristes.

- L. : loge
- p. : paroi cocon
- l. Ex : larve Exeristes
- l. Lix : larve Lixus
- n. Lix : nymphe Lixus
- ex. : exuvie
- oe. : œuf Exeristes



E.T. 12.11.52

Cocon d'Exeristes dans la loge de Lixus.

## LE MYSTERE DE L' OEUF A PIQUANTS

Début Août, au cours d'une visite à la population d'Onopordons du vallon de Lambruisse, mon attention fut attirée par de nombreux petits hyménoptères de couleur noire volant autour des tiges.

Intéressé par toute la faune entomologique vivant sur la plante j'en ai capturé quelques individus, aussitôt soumis à la loupe. J'ai reconnu alors un nouveau chalcidien, d'allure bien différente de notre Entedon.

De taille variant entre 2 et 5 mm, celui-ci n'a pas livrée à reflets métalliques bleus ou verts mais est uniformément noir. Le thorax proéminent est couvert de poils blancs, l'abdomen lisse et noir brillant, comprimé latéralement, fortement bombé, se termine par une courte tarière protégée en dessus par le dernier segment en forme de lame.

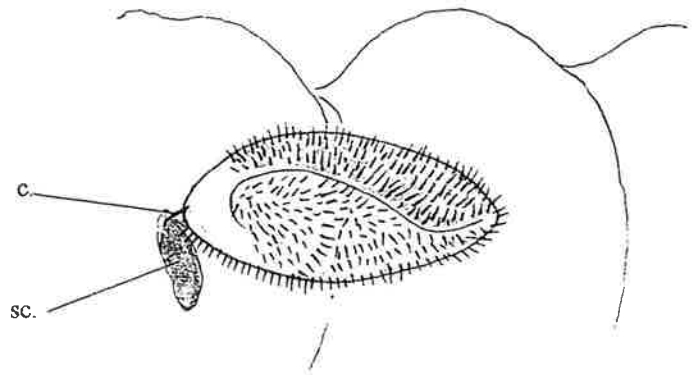
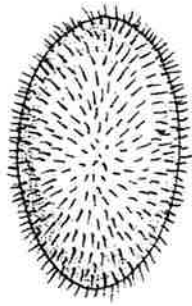
Les yeux sont de couleur brune. Les antennes coudées portent 9 articles après le scape. Pattes jaunes et noires, ailes à unique nervure subcostale, couverte de microtriches.

Les caractères morphologiques tels que : abdomen comprimé latéralement avec le dernier sternite en forme de soc de charrue et la couleur non métallique, entièrement noire, rangent ce chalcidien dans la famille des Eurytomidés. ( Hyménoptères de France, Ed. Boubée ).

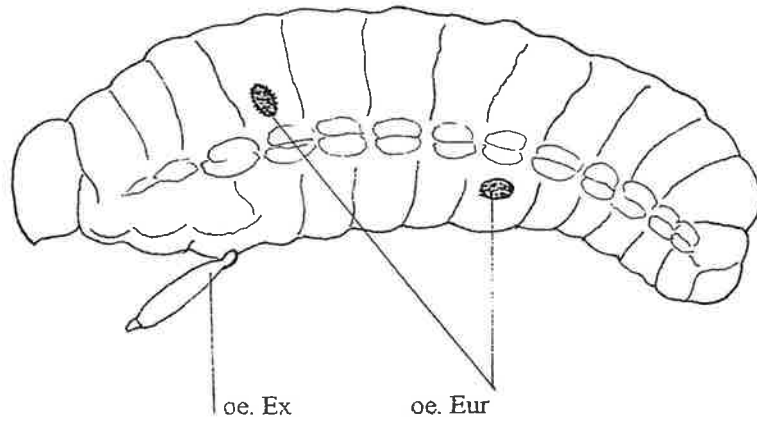
Lors de mes examens des loges occupées par les oeufs d'Exeristes, début Août, j'ai été intrigué par la présence de petits oeufs, parfois en grand nombre, jusqu'à la dizaine, déposés sur la prénympe ou sur la nymphe de Lixus, ou sur les parois de la loge. Leur aspect est remarquable ; petits ( 0,5 mm ), couleur gris-pâle, ovale, et surtout couvert de poils durs, courts et noirs, les faisant ressembler à des graines végétales ou à de petits oursins allongés, d'où leur appellation, tout à fait personnelle, d' « œufs à piquants ».

L'oeuf est solidement fixé sur la larve de Lixus par un court crochet. A cet endroit le tégument présente une scarification noirâtre.

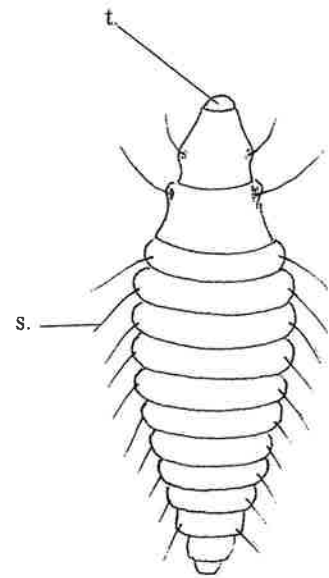
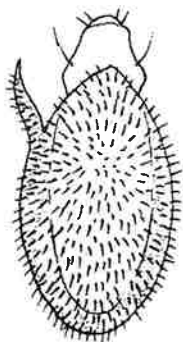
0,5mm



Œuf d'Eurytoma sp.



œufs d'Exeristes et d'Eurytoma sur larve de Lixus



larve 1 jour

- éclosion
- c. : crochet
  - sc. : scarification
  - oe. Ex : œuf Exeristes
  - oe. Eur : œuf Eurytoma sp.
  - t. : tête
  - s. : soies

A la mi-Août j'ai pu assister à l'éclosion. L'oeuf se fendille du côté de l'extrémité fixée par le crochet sur le tégument. Par l'ouverture apparaît une tête adhésive qui se fixe aussitôt sur le support. Peu de temps après sort une petite larve translucide ; sa taille, un jour après l'éclosion, est de 1 mm. Les segments thoraciques et abdominaux portent de longues soies fines servant manifestement à la locomotion.

Dans une loge contenant une larve d'Exeristes âgée, morte, en début de putréfaction, une jeune larve d'Exeristes « cannibale » se nourrissant de ce cadavre, est elle-même « attaquée » par la larve nouvellement éclosue de l'oeuf à piquants ! Celle-ci n'est pas encore complètement dégagée de l'enveloppe qu'elle porte encore sur elle, la faisant ainsi ressembler à un hérisson minuscule.

Ces loges de Lixus me font aller de surprises en surprises ! Ainsi nous voici en présence d'un nouvel acteur. Exeristes serait-il lui-même parasité, victime de cette larve étrangère qui s'invite sans prévenir dans notre dramatique histoire ?

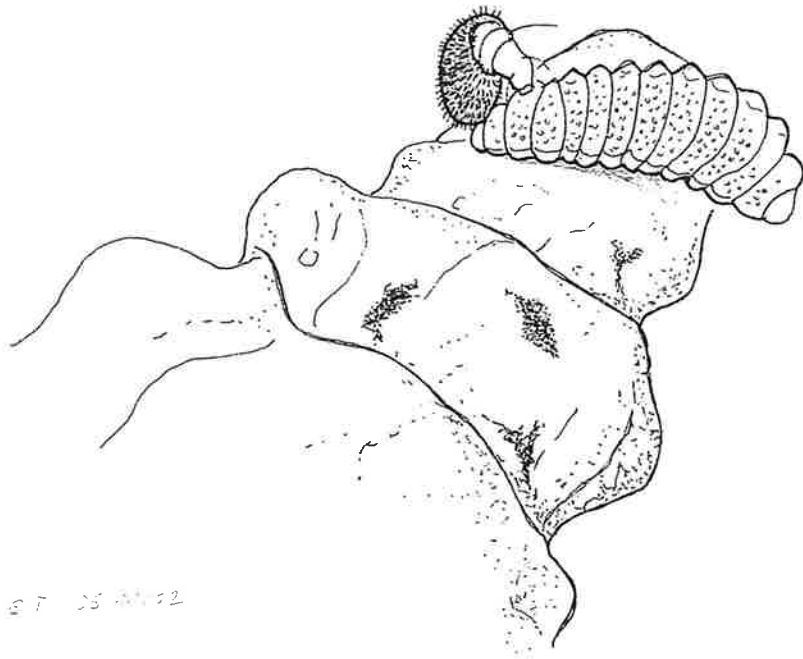
Comment l'oeuf à piquants est-il arrivé dans la coque de Lixus ? Mystère ...S'il est en relation avec le chalcidien noir à yeux bruns, ce qui me vient naturellement à l'esprit, comment celui-ci, avec sa courte tarière, a-t-il pu, à travers l'épaisse écorce de la plante, le déposer sur le corps de la larve ou de la nymphe du charançon ?

Faut-il imaginer qu'il a profité de la ponte d'Exeristes et du passage minuscule pratiqué par son stylet ?

Car il y a un indice révélateur : **on ne trouve l'oeuf à piquants que dans les coques visitées par Exeristes**, témoins soit son oeuf en forme d'ampoule soit sa larve à l'oeuvre sur le corps de l'hôte.

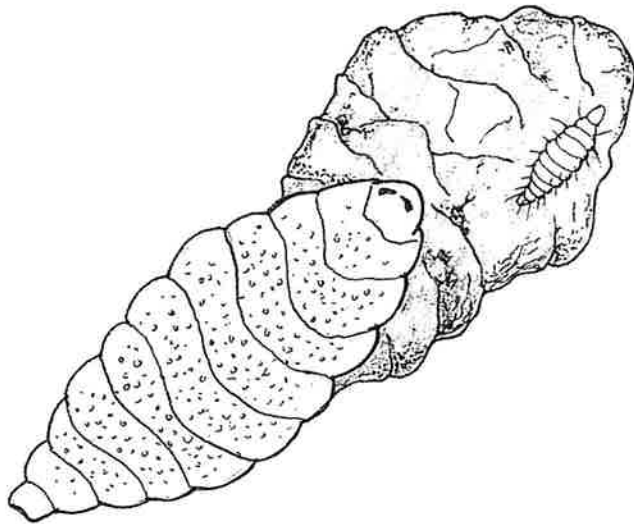
Une autre indication est donnée par le cas d'un Eurytomidé, *Eurytoma monemae*, qui pond dans le cocon du Papillon *Monema flavescens*, sur la chenille âgée; il ne peut percer à lui seul la dure paroi du cocon et profite du trou fait par un autre parasite, *Chrysis shangaiensis*. Le cas est cité comme unique en son genre, d'un hyménoptère attendant le travail d'une autre espèce pour atteindre son hôte normal (Piel, 1933, in Pierre P. Grassé, *Traité de Zoologie*, Tome X-fasc. I).

Mais il se pourrait qu'il en soit de même pour notre Eurytomidé.



57 25 11 72

Larve d'Eurytoma sp. attaquant une larve d'Exeristes jeune sur une dépouille de larve d'Exeristes âgée en voie de putréfaction.



Larve d'Eurytoma sp. sur les restes desséchés d'une larve de Lixus dévorée par une larve d'Exeristes, morte.

58 26 11 72

Les loges abritant des larves d'Exeristes mortes et pourrissantes révèlent presque à tous coups les enveloppes vides des "oeufs à piquants". La larve se trouve à proximité soit sur le cadavre soit sur celle, desséchée, de Lixus. Elle se nourrit en premier de la larve d'Exeristes, ce qui tend à prouver que le chalcidien est hyperparasite « obligatoire » de notre pauvre Lixus.

Au terme de son développement elle mesure 5-5,5 mm.

De couleur blanc-gris, le corps est trapu, gonflé de corps adipeux visibles sous le tégument comme des plaquettes blanchâtres disposées dans la longueur, côté dorsal et ventral, et des grumeaux enchevêtrés au niveau latéral.

Les segments portent chacun un bourrelet dorsal et sont garnis de soies.

L'avant-dernier segment abdominal n'est pas translucide mais opaque, plus épais, le dernier a forme de bouton servant de point d'appui.

La tête porte également des soies et une paire de fines mandibules acérées. Parfois la bouche émet une grosse gouttelette de liquide clair.

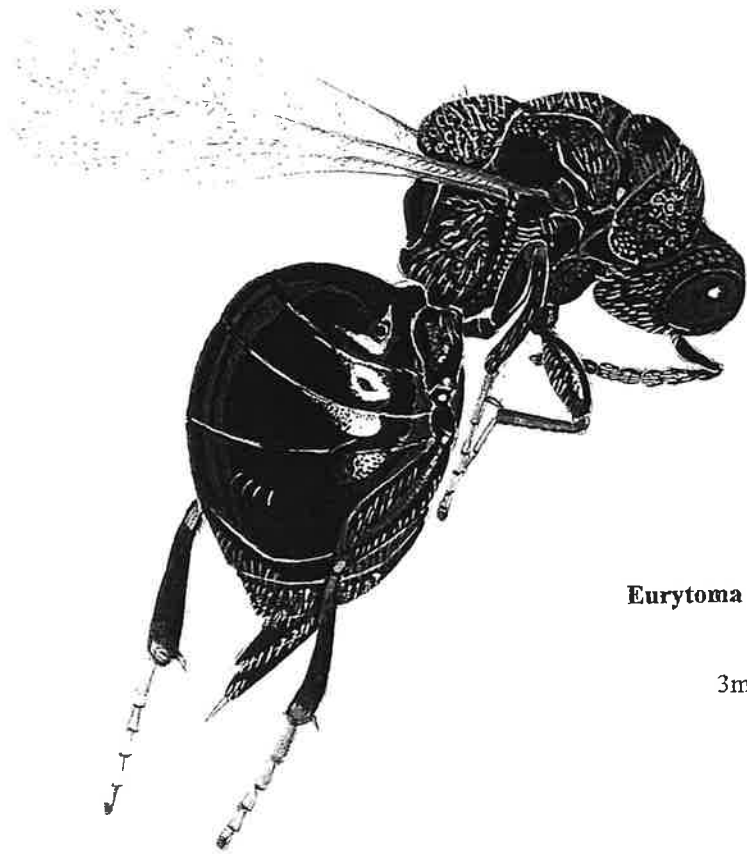
Fin Août on commence à trouver les nymphes. Comme pour nos deux précédents parasites la larve a cessé de s'alimenter longtemps avant la nymphose. La nymphe est libre, sans cocon protecteur. Elle est blanche, légèrement teintée de rose pâle. L'abdomen proéminent est bordé par un épais bourrelet longitudinal au bas des tergites. Le thorax est bombé, nettement séparé de l'abdomen.

Une de ces nymphes a été trouvée près de celle d'un Exeristes au point d'éclore, déjà pigmentée, mais dévorée. Le chalcidien est donc bien parasite de l'ichneumonide !

Cette dernière observation montre que l'oeuf à piquants a du être pondu assez tard et que le parasite se nourrit indifféremment de la larve ou de la nymphe d'Exeristes. Je n'ai jamais observé plus d'une larve de chalcidien dans les loges, alors qu'il y avait plusieurs oeufs.

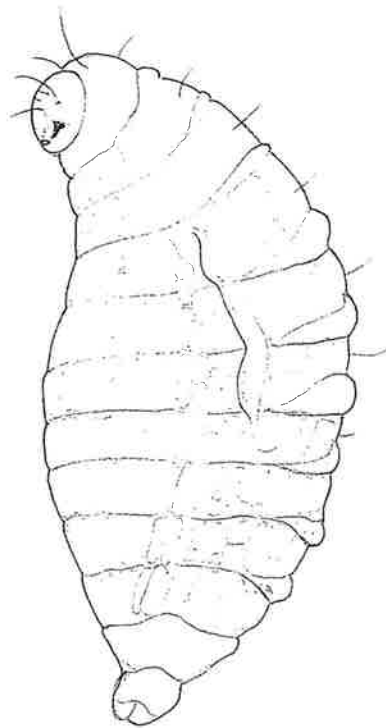
Fait-il en déduire qu'il y a compétition jusqu'à ce qu'il ne reste qu'un unique survivant, comme chez Exeristes ?

J'étais impatient de connaître l'imago. Des nymphes placées en

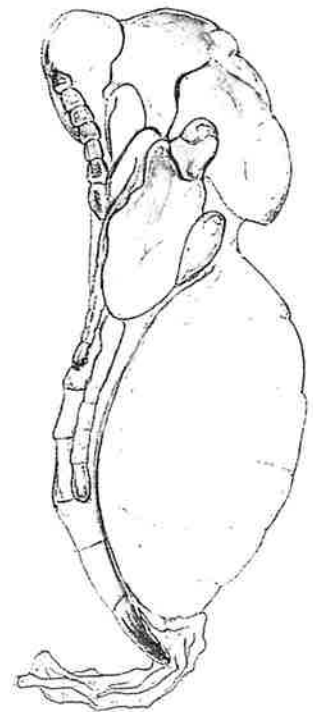


**Eurytoma sp.**

3mm



Larve  
en fin de croissance  
5mm



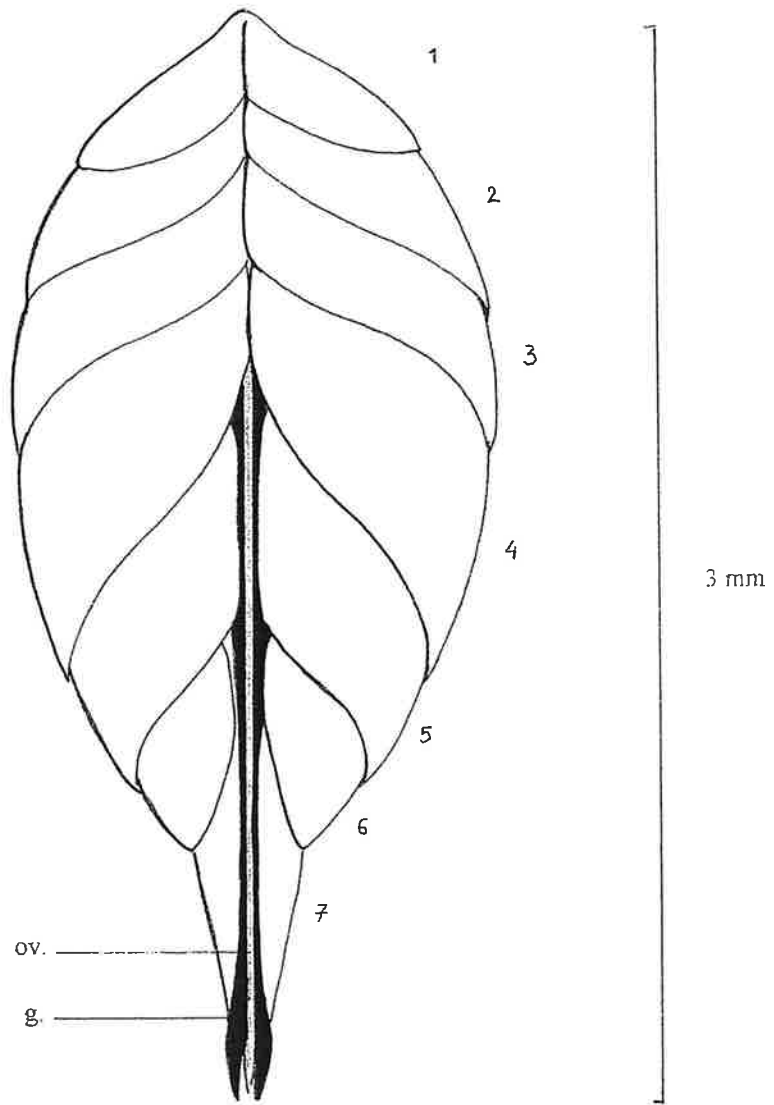
nymphe  
4mm

observation ont répondu à mon attente. Après une dizaine de jours le tégument vire au sombre puis au noir. Enfin l'insecte apparaît ; il s'agit bien du chalcidien Eurytomidé, celui qui en Août volait en nombre autour de l'Onopordon.

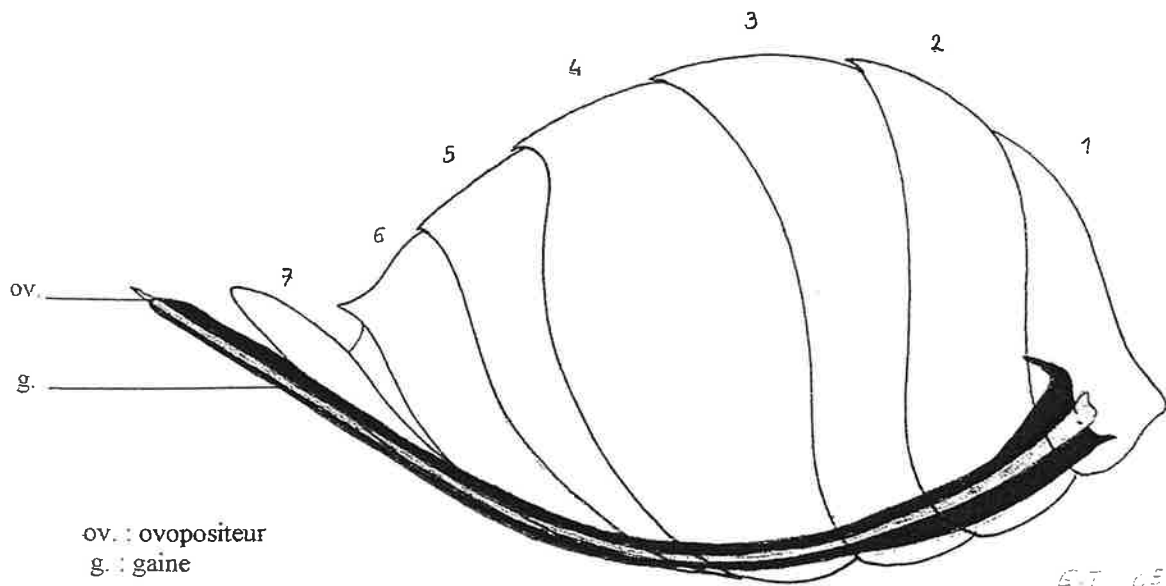
Gérard Delvare, de CIRAD de Montpellier, qui a bien voulu identifier mes échantillons, confirme qu'il s'agit de l'espèce Eurytoma mais le genre n'est pas reconnu avec certitude ; il appartient sans doute au groupe nodularis.

Le bandit Exeristes a lui-même son ennemi attiré, et de trois acteurs dans notre Opéra estival nous sommes passés à quatre ! L'action ménage des surprises, des effets inattendus ; allons-nous en rester là, ou y aura-t-il encore quelque rebondissement imprévu ?

Toujours est-il que je m'interroge sur l'apparition inexplicquée de ce curieux "oeuf à piquants", de sa taille imposante compte-tenu de la section de l'oviducte et sur le rôle de son étrange ornementation.



**Eutyoma sp.**  
appareil de ponte



## V - COMPTAGE DES POPULATIONS

Maintenant est venu le terme de cet épisode de la vie de notre vaillant Lixus. Le héros principal de notre Opéra en 3 Actes, l'humble charançon de l'Onopordon a eu une existence larvaire mouvementée.

Victime d'un premier parasite, Entedon, la population d'origine a été dévorée de l'intérieur ; la fraction survivante a été à son tour attaquée par Exeristes, l'hyménoptère à longue tarière. Quel est le pourcentage des larves restantes, celles qui par chance ont échappé à l'élimination ?

Afin de tenter de le savoir je prélève début Septembre un certain nombre de tiges sèches pour déterminer les proportions relatives des trois populations en question.

Il y a donc 3 types de loges:

- celles abritant les nymphes de Lixus ou l'imago nouvellement éclos qui n'en est pas encore sorti pour hiberner à l'extérieur, ainsi que celles contenant des larves tardives.
- celles, de petite taille, occupées par les nymphes d'Entedon .
- celles avec les larves d'Exeristes encore à l'œuvre, leurs nymphes ou encore l'imago.

Et puis celles, douteuses, contenant des restes desséchés ou moisies de larves de Lixus.

Je préfère ces proportions relatives au comptage du pourcentage par rapport au nombre de pontes de Lixus, ou par rapport au total des oeufs pondus, trop aléatoire compte-tenu de la mortalité des larves qui peut survenir pour des raisons diverses, difficile à évaluer.

Ainsi peut-on établir une proportion relative finale des Lixus arrivant à terme, c'est-à-dire aptes à se reproduire l'année suivante, par rapport à la mortalité due aux parasites.

22 tiges de la population d'*Onopordum acanthium* de la Sinne et 5 de celle de Lambruisse ont été étudiées, soit un total de 340 loges, ce qui constitue un échantillonnage significatif.

Les tiges sont incisées longitudinalement une fois, ce qui pour les loges d'Entedon pose un problème ; étant de petite taille et souvent enfouies profondément dans le cortex de la plante, elles peuvent ainsi échapper parfois au comptage. L'idéal serait d'inciser chaque moitié de tige encore une fois dans leur longueur. Je l'ai fait quelquefois et j'ai pu ainsi mettre à jour des loges supplémentaires. Pour remédier à cette question j'ai ajouté un pourcentage estimé de 10% de loges occupées par les nymphes d'Entedon.

La rubrique " autres " contient le pourcentage de loges contenant des nymphes de *Lixus* mortes et desséchées en nombre relativement important ; soit elles ont péri " naturellement " c'est-à-dire par pourrissement - ce qui se rencontre souvent dans la partie de la tige proche du sol ( forte humidité due aux pluies ) - soit elles ont été parasitées par *Exeristes*, mais sans que j'ai pu voir de larves ou de restes de mues.

Les résultats obtenus sont les suivants :

- La Sinne :

- *Lixus* sains : 16,80 %
- parasitisme par Entedon : 40,20 %
- parasitisme par *Exeristes* : 34,56 %
- **parasitisme cumulé** : **74,76 %**
- autres : 8,44 %

- Lambruisse :

- *Lixus* sains : 41,65 %
- parasitisme par Entedon : 35,08 %
- parasitisme par *Exeristes* : 14,11 %
- **parasitisme cumulé** : **49,19 %**
- autres : 9,16 %

Remarques : les populations de la Sinne et de Lambruisse présentent des différences importantes quant au nombre des *Lixus* survivants. Si dans les deux cas le parasitisme par Entedon montre une similitude certaine, autour de 35 %, soit 1 individu

sur 3, celui exercé par Exeristes est faible par rapport à La Sinne, ce qui entraîne une proportion de Lixus survivants importante à Lambruisse.

Le point le plus étonnant est cette différence entre les deux sites. Une explication pourrait être avancée, avec réserve :

le site de Lambruisse présente par rapport à celui de la Sinne des conditions écologiques différentes ; il est plus humide, le sol y est en majorité cultivé grâce à la présence de sources et un petit ruisseau. La brume n'est pas rare le matin, la rosée est plus fréquente. On constate que la population d'Onopordon est plus nombreuse, que la plante est mieux développée qu'à la Sinne.

L'ensoleillement y est identique et le talus colonisé par Onopordon est exposé au Sud mais cette légère différence d'humidité relative pourrait être moins favorable à Exeristes qui, comme la grande majorité des membres de la famille des Ichneumonidés, affectionne préférentiellement les lieux secs.

Il est possible de calculer, avec une marge d'erreur convenable, la population de Lixus sains aptes à la reproduction dans les deux sites.

A la Sinne, la communauté d'Onopordon, avec une moyenne constatée de 1,5 individu par m<sup>2</sup>, sur 200 m<sup>2</sup>, est d'environ 350 individus.

La moyenne du nombre de loges par tige est d'environ une quinzaine ; cela donne 5000 loges renfermant soit notre charançon sain soit l'un ou l'autre parasite.

La proportion observée de Lixus sains étant de 16,80%, cela donne une population de 850 individus pour cette espèce.

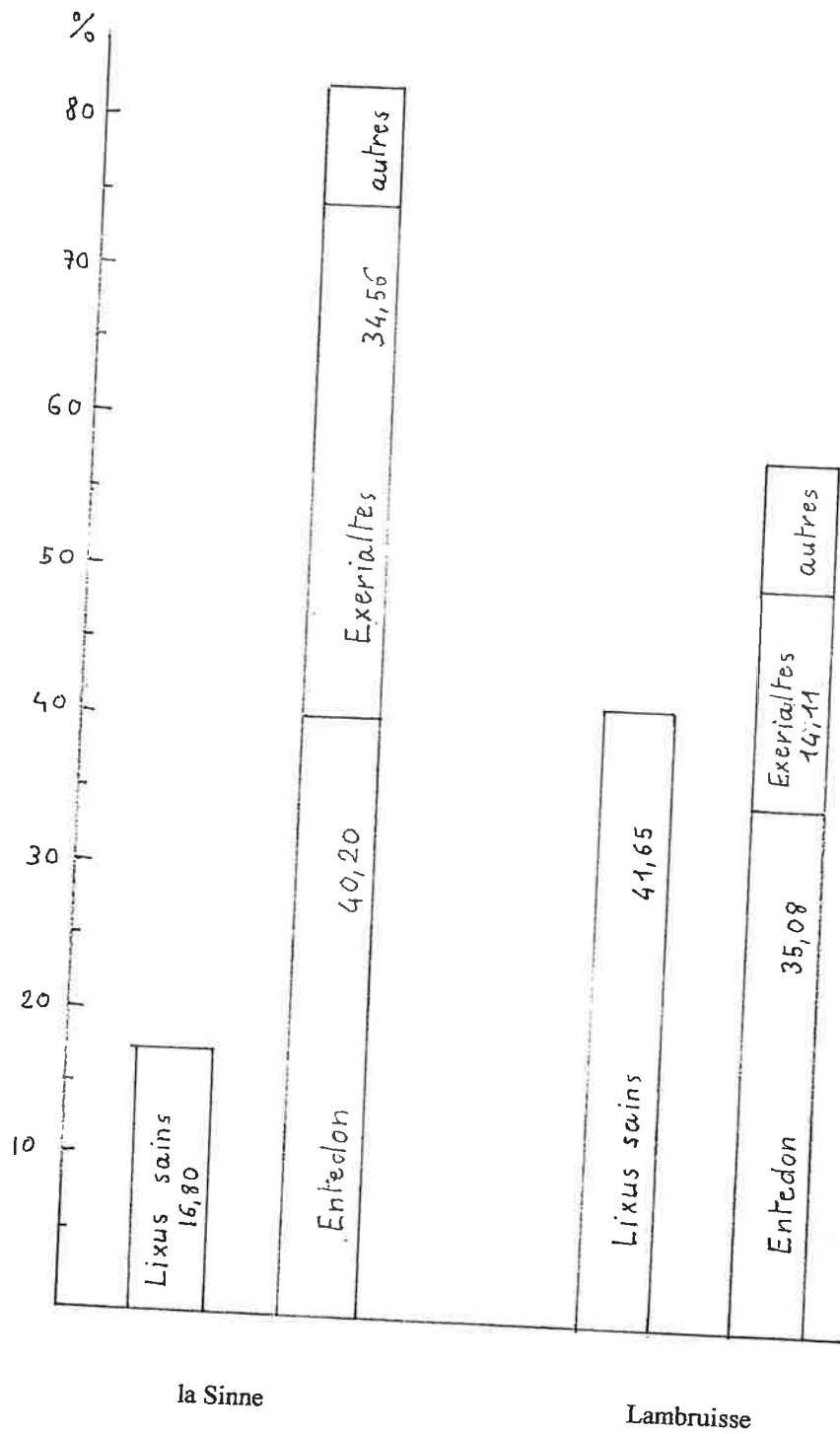
Fin Mai-début Juin ce ne sont pas moins de 400 couples environ qui investissent la Sinne pour se reproduire !

En comparaison, la perte occasionnée par le parasitisme dû à Entedon et Exeristes représente quelques 3800 individus !

Le chiffre peut paraître énorme, pourtant c'est la condition nécessaire à l'équilibre de cet écosystème.

A Lambruisse, avec quelques 500 plantes-hôte et si l'on prend une moyenne volontairement basse de 15 loges par tige, on arrive au chiffre considérable de 7500 loges.

Le pourcentage étant de 41,65% de Lixus sains, on obtient 3000 individus, soit 1500 couples environ, pour un parasitisme



Répartition des *Lixus cardui* sains et parasités  
dans les sites de la Sinne et Lambruisse.  
(année 2002)

touchant 3800 individus, soit le même nombre qu'à la Sinne, ce qui est un résultat étonnant.

Il est certain qu'à La Sinne le parasitisme par les deux hyménoptères est plus important. Le nombre de tiges observées étant lui-même plus élevé, on peut raisonnablement se concentrer sur ce résultat.

Enfin, puisque parfois il est nécessaire d'employer quelques mots savants, il faut préciser le terme de « parasite ». Il y a une différence entre « parasitisme » et « parasitisme » : on parle de « parasitisme » lorsque le parasite vit au dépend de l'hôte sans le tuer ; celui-ci n'est souvent qu'une étape dans son cycle. Dans l'autre cas – c'est celui qui nous intéresse ici – le parasite tue l'hôte, que ce soit Entedon, Exeristes et les hyperparasites Eurytoma et le Chalcidien Ptéromalidé.

## VI - CONCLUSION

Il apparaît que **moins d'1 Lixus sur 5** échappe à la destruction. Cette faible proportion suffit à assurer la pérennité de l'espèce. En effet, depuis que j'observe la population d'Onopordons de La Sinne, c'est-à-dire depuis 8 années, je retrouve chaque printemps à peu près la même fréquentation de Lixus, sans avoir constaté de raréfaction.

La population est donc stable, ou plus précisément stabilisée. Le parasitisme joue ce rôle. Dans le cas de Lixus il est subtil puisque deux parasites bien différents sont en jeu. L'un est endoparasite, dans la phase larvaire du charançon, l'autre "prend le relais" si l'on peut dire, exoparasite lors de la phase nymphale. Et que dire de la régulation supplémentaire des populations des deux parasites, eux-mêmes objets de parasitisme par deux espèces de chalcidiens ...

Ainsi, grâce à ce phénomène d'emboîtement, d'inter-relations, un équilibre délicat s'est au cours des temps lentement construit, de façon à ce que les populations respectives d'Onopordons, Lixus, Entedon et Exeristes se soient finement ajustées, pour le "bien commun".

En effet, qu'advierait-il de la plante si le parasitisme n'était pas là pour réguler la population de Lixus ? L'insecte n'apporte rien à la plante, aucun bénéfice, si ce n'est un danger s'il se met à pulluler dans la tige. Le grand nombre de galeries creusées par les larves pourrait causer d'irréversibles dommages aux tissus de la plante, amenant défaut de sève et dépérissement final. Plante et insecte totalement inféodé à celle-ci disparaîtraient ensemble, tel l'inconscient sciant la branche sur laquelle il est assis.

Imaginons par exemple qu'un changement dans la communauté d'Onopordon survienne d'une année sur l'autre ; pour quelque raison la plante devient moins nombreuse, la population se réduit. Au printemps Lixus investit son domaine, y pond ses oeufs. Le stock de larves oeuvrant dans les galeries est le même que l'année précédente, mais dans un volume plus petit. Il faut qu'il y ait réduction de cette soudaine surpopulation ; le phénomène du parasitisme entre alors en jeu.

Mais peut-être y a-t-il alors un peu trop d'Entedon ? L'ajustement nécessaire se produit par l'action du parasite d'Entedon, agent de régulation.

La variable "climatique" locale entre également en jeu. Si la communauté d'Onopordon prospère grâce à un terrain plus propice et que la population de Lixus ne met pas en danger l'avenir de la plante, l'action du parasitisme est moins forte ; il y a plus de survivants.

Dans ce cas précis c'est le poids exercé par Exeristes qui se fait moins lourd, sans doute grâce à la variable "chalcidien Eurytoma", son parasite attiré.

Un exemple rapporté d'Australie est révélateur ; le rôle économique joué par Lixus dans les champs utilisés à l'élevage du mouton, envahis par Onopordon (« Scotch thistle »). Si le chardon, en trop grand nombre, y devient néfaste, on introduit notre Lixus cardui (« stem-boring weevil »), d'origine française, comme agent biologique dans la lutte contre la plante. Les entomologistes australiens élèvent le charançon dans des aires dites « de développement » et les lâchent ensuite sur les populations d'Onopordons. Il semble que ni Entedon ni Exeristes ne soient représentés en Australie. Sans parasites Lixus est alors un danger pour la plante. Citons le CSIRO Australian Entomology :

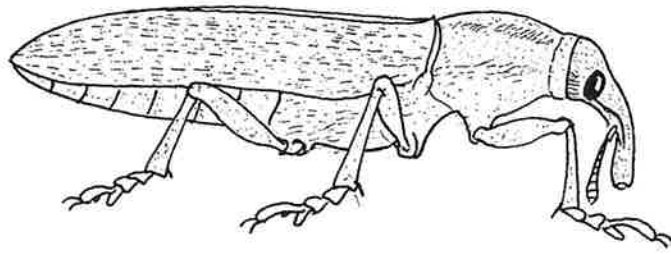
« Un grand nombre d'adultes peut causer une défoliation significative des plantes en début de croissance et ceci peut contribuer à affaiblir le chardon... Les charançons ne peuvent pas tuer les plantes mais l'action combinée des larves se nourrissant dans les tiges et des adultes se nourrissant des feuilles peut réduire la taille, la vigueur et la quantité de graines produites. »

( CSIRO Australia – Entomology – Nov. 1993 )

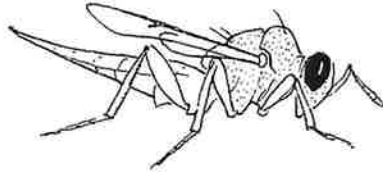
Ainsi chaque Printemps peut voir se jouer à nouveau la représentation de l'Opéra, le rideau peut se lever sur une pièce dont l'action est réglée dans ses moindres détails. A l'Automne il se baissera sur les acteurs qui auront joué leur rôle sans faillir. La scène se déserte, la mauvaise saison arrive. Il ne reste après le

spectacle qu'un décor vide, où le vent et la pluie auront raison des tiges desséchées, brisées et couchées à terre, dans lesquelles seul Entedon dormira encore, carapaçonné dans sa protection de chitine, tandis que les autres acteurs, Lixus et Exeristes, se seront mis à l'abri dans quelque retraite obscure, sommeillant engourdis dans les coulisses, dans l'attente lointaine d'un Soleil libérateur ...

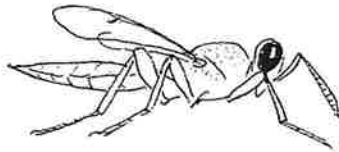
La Sinne, Août 2003  
Paris, Février 2004



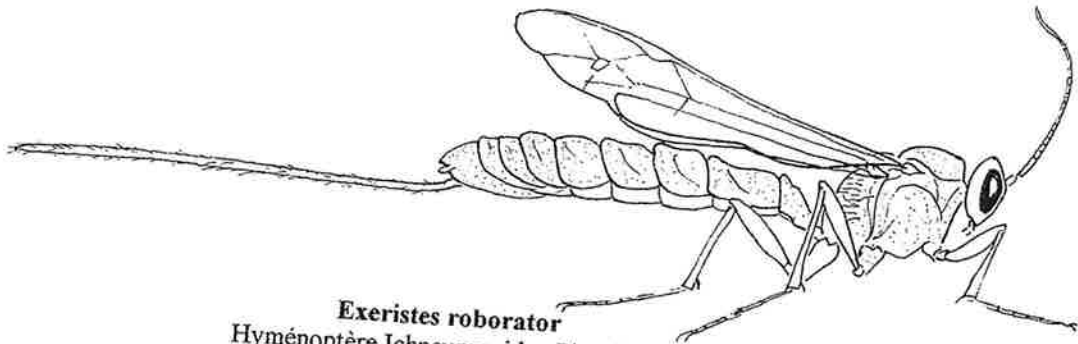
**Lixus cardui** – Coléoptère Curculionidae



**Entedon longiventris** – Hyménoptère Chalcidien Eulophidae  
Parasite primaire de *Lixus cardui*

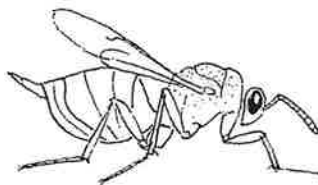


Hyménoptère Chalcidien Pteromalidae  
Hyperparasite de *Lixus cardui*

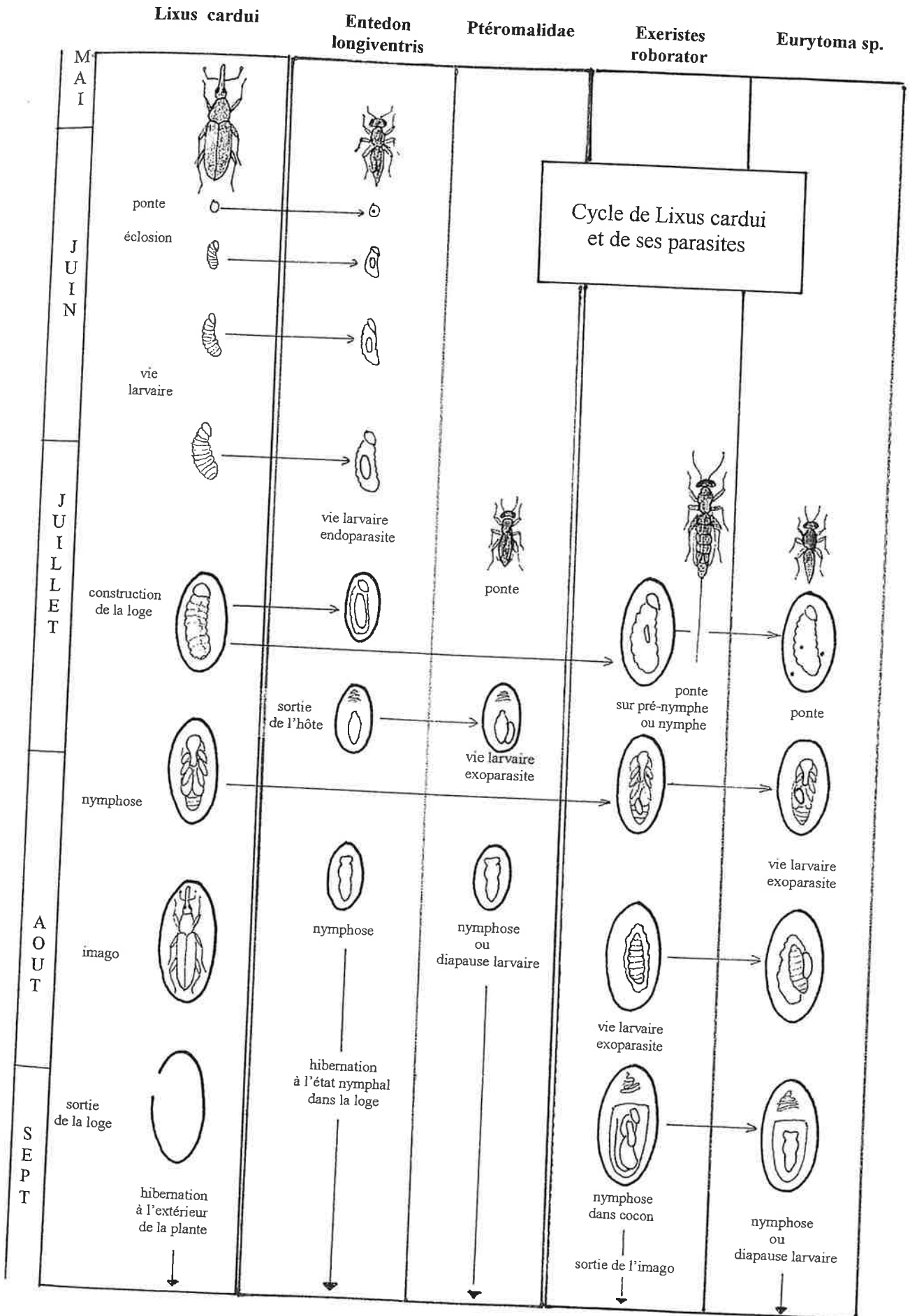


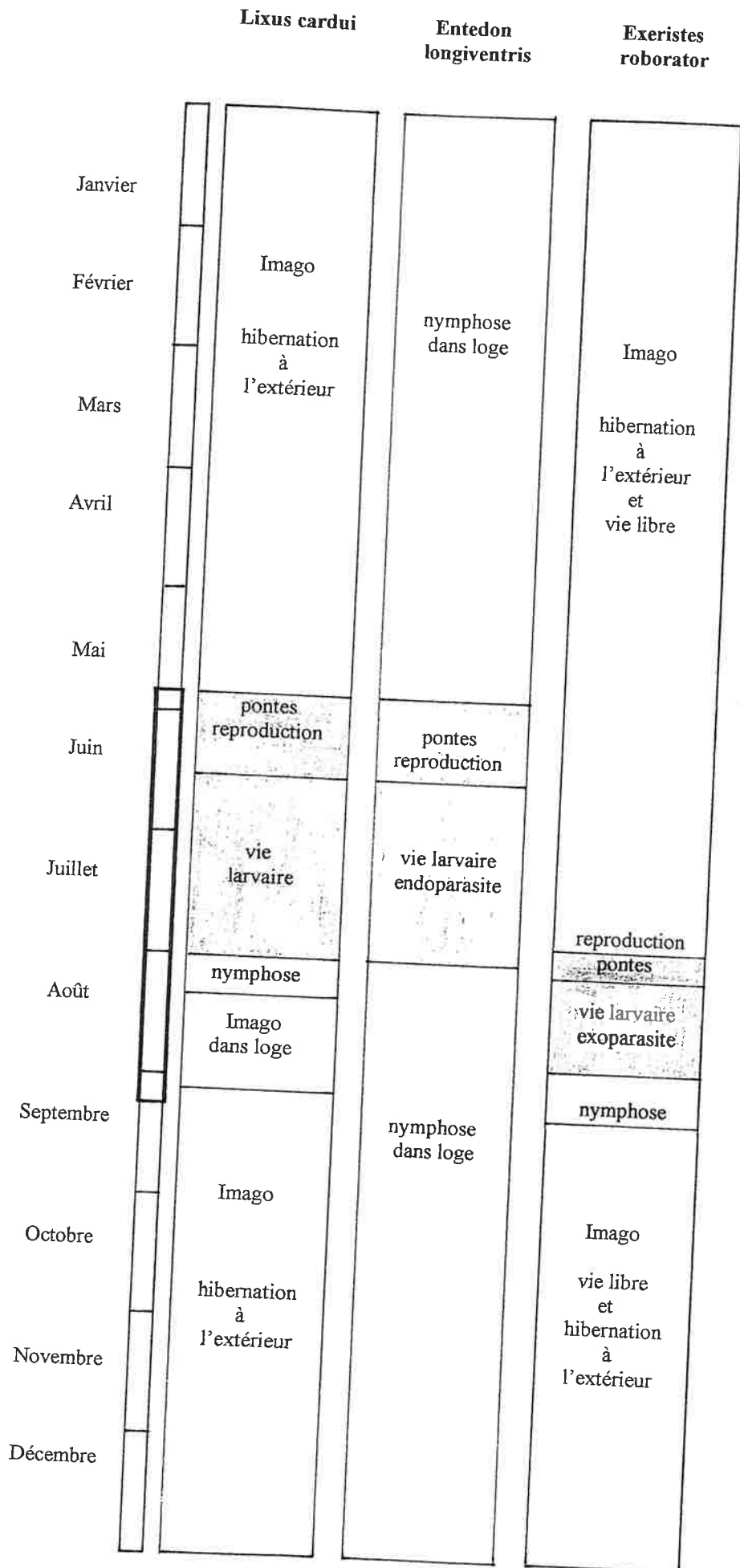
**Exeristes roborator**  
Hyménoptère Ichneumonidae Pimplinae  
Parasite secondaire de *Lixus cardui*

**Eurytoma sp.**  
Hyménoptère Chalcidien Eurytomidae  
Hyperparasite de *Lixus cardui*



5 mm

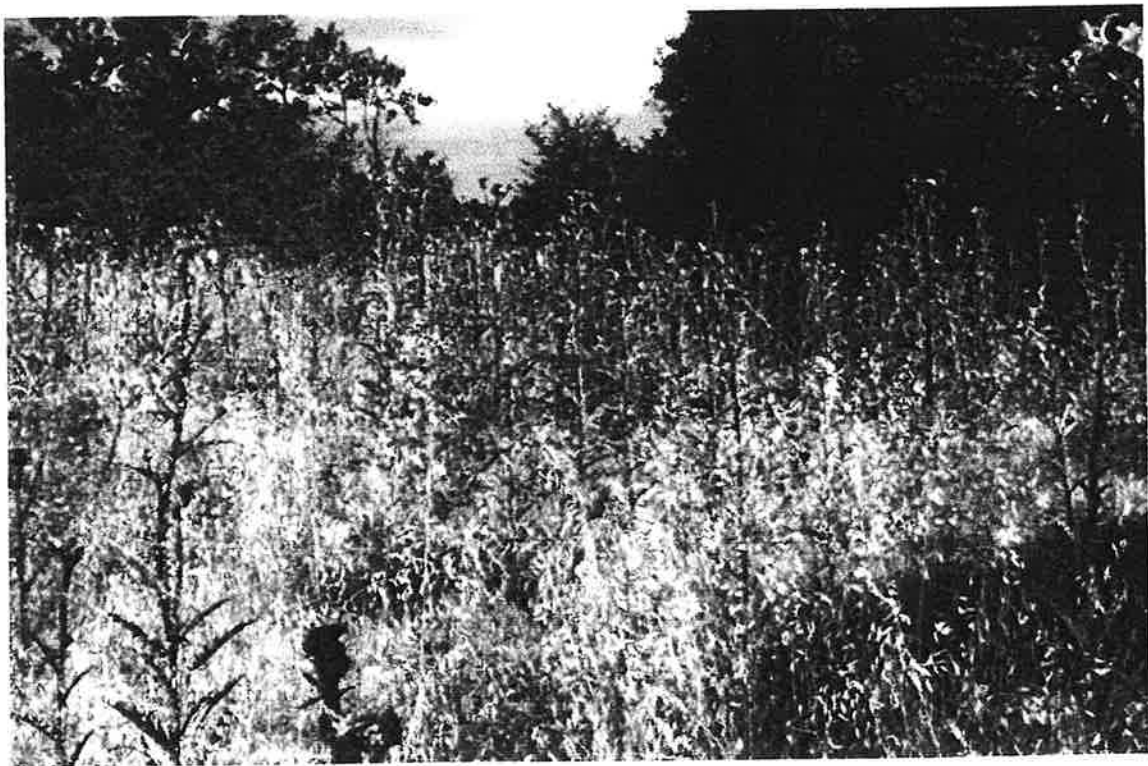




Cycle de *Lixus cardui* et de ses parasites



Site de La Sinne – mi-Juin



Site de Lambruisse – début Juillet

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Aubert J.F. – « Les Ichneumonides du rivage méditerranéen français ( 8<sup>ème</sup> série, région côtière entre La Ciotat et Saint Tropez ) – Vie et Milieu 16 : 549-573 - 1965.
- Beaumont André, Cassier Pierre – Biologie Animale-Tome 2 : Le développement embryonnaire des Insectes, pp. 739- 751 – Dunod – 2000.
- Berland L. – Hyménoptères de France – Ed. Boubée – 1958.
- Biologie – Le Parasitisme – Ed. de La Pleiade – 1965.
- Boulard Michel – Métamorphoses et Transformations Animales, pp.131-133 – Ed. Boubée – 2000.
- Brossut Rémy – Pheromones – Ed. Belin – 1996.
- Erdős J. – Acta Biologica, Académie des Sciences de Hongrie – Eulophidae novae – Budapest 1951.
- Fabre J.H. – Les Souvenirs Entomologiques, 7<sup>ème</sup> Série, ch. V, ch. VI – Ed. Delagrave 1925.
- Grassé Pierre P. – Traité de Zoologie – Tome VIII : Embryologie, Tome X, fasc. I : Eurytomidés.
- Hoffmann A. – Coléoptères Curculionides – Faune de France – 1954.
- Liskenne Gilbert – « Un Coléoptère Buprestide nouvel hôte en France d'un Chalcidien d'Europe Centrale et Méridionale » - L'Entomologiste 1989, 45(3) 153-156.
- Mc Clintock David – Guide des Plantes à Fleurs – Ed. Delachaux et Niestlé – 1972.
- Perrier Rémy – Faune de France Illustrée – Tome VI, 2<sup>ème</sup> partie.

### **Sites Internet**

- CSIRO Australia :  
<http://www.ento.cirso.au/redistribution/Pages/lixus.html>

- CSIRO European Laboratory :  
<http://www.cirso-europe.org/onopordum.html>
- [www.cas.vanderbilt.edu/bio239/dmaweb/Eurtoma.html](http://www.cas.vanderbilt.edu/bio239/dmaweb/Eurtoma.html)
- [www.sel.barc.usda.gov/hym/chalcids/eurytomid/Eurytoma.html](http://www.sel.barc.usda.gov/hym/chalcids/eurytomid/Eurytoma.html)

## Remerciements

Tout d'abord je pense avec gratitude à Jean Henri Fabre dont Les Souvenirs Entomologiques ont bercé mon enfance, et à ce professeur de Sciences Naturelles de ma classe de 5<sup>ème</sup> grâce à qui mon esprit s'est ouvert au monde qui nous entoure. L'école a parfois du bon...

Mes profonds remerciements à Thierry Bourgoin, du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, qui m'a fait profiter du coin de paillasse de son labo, de son binoculaire et de la bibliothèque, ainsi qu'à Claire Villemant, hyménoptériste au MHN, pour l'intérêt apporté à mon travail de simple entomologiste amateur, et à Gérard Delvare, qui a bien voulu prendre sur son temps pour identifier mes spécimen.

Mille Mercis à tous mes amis astronomes de l'Observatoire de Vauvenargues : certains ont supporté sans broncher que je fasse bouillir mes larves dans la potasse sur la cuisinière et mon interdiction formelle de ne pas toucher aux chardons sur le terre-plein de La Sinne. Et tout spécialement à : Nathalie Boutin, Grégoire Delauzun, Robert Heikes, Gilles Meuriot, Stéphane Dumont, Stéphane Mallard, Marc Rieugné, Claude Giovanangelli (pour sa disponibilité de chauffeur) Christian Lionet et Christian André pour le magnifique cadeau qu'ils m'ont offert, cet ordinateur portable qui m'a ouvert, bien tard, les portes de l'informatique et grâce à qui j'ai pu écrire et mettre en forme cette étude.

Philippe et Babette Bernascolle, mes chers amis provençaux, étaient à l'origine de ce cadeau ; je me confond en remerciements à leur égard et aussi pour l'intérêt qu'ils ont porté depuis le début aux aventures de Lixus. Je leur dédie cette étude.

Et merci à Bernard Blin, l'ami fidèle, qui lui aussi a suivi pas à pas les joies, les surprises et les déboires inhérents à ce genre de recherche.

A tous un Grand Merci.

## TABLE DES MATIERES

PRELUDE.....	p.1
I – LA SCENE : ONOPORDON.....	p.5
II – ACTE I : LIXUS	
Présentation.....	p.8
La ponte.....	p.9
La vie larvaire.....	p.11
La nymphose.....	p.13
L'hibernation.....	p.15
III – ACTE II : ENTEDON	
Présentation.....	p.17
La Ponte.....	p.19
La vie larvaire.....	p.26
La nymphose.....	p.27
Un intrus.....	p.29
IV – ACTE III : EXERISTES	
Présentation.....	p.31
La ponte.....	p.32
La vie larvaire.....	p.35
La nymphose.....	p.37
L'hibernation.....	p.39
Le mystère de l'œuf à piquants.....	p.40
V – COMPTAGE DES POPULATIONS.....	p.44
VI – CONCLUSION.....	p.48
Bibliographie.....	p.51
Remerciements.....	p.53
Table des Matières.....	p.54

Les Editions de la Blatte – 73 rue Saint Antoine – 75004 Paris  
[eric.de-tugny@wanadoo.fr](mailto:eric.de-tugny@wanadoo.fr)

Achevé d'imprimer le 22 février 2004