

FAUNE SECONDAIRE DES GALLES DE CYNIPIDAE :
I. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES FOURMIS
ET DES PRINCIPAUX ARTHROPODES RÉCOLTÉS
DANS LES GALLES

Par CLAUDE TOROSSIAN
(Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, 31-Toulouse.)

SOMMAIRE

- I. — INTRODUCTION : rappel de l'évolution normale des galles de cynipidae.
II. — GÉNÉRALITÉS, MÉTHODE D'ÉTUDE, ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE.
III. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES ARTHROPODES RÉCOLTÉS.
IV. — DISCUSSION GÉNÉRALE : CONCLUSIONS.

RÉSUMÉ

Cette série de travaux a pour objet l'étude de la faune secondaire des galles de Cynipidae du chêne.

Nous avons en premier lieu établi l'inventaire faunistique général et précisé la biologie des principales espèces récoltées, d'après l'étude de 15 000 galles environ.

Puis nous avons précisé les caractères de cette faune complexe qui apparaît :

a) Dominée numériquement par une riche faune de fourmis (riche en individus, pauvre en espèces).

b) Marquée par l'existence d'une faune variée d'arthropodes (riche en espèces et très pauvre en individus).

c) A part quelques rares exceptions telles que *Helops loevioctostriatus*, *Opilio pallidus*, les chenilles de Tineidae, et la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*, il ne semble pas que l'on puisse définir avec certitude une faune caractéristique et exclusive du milieu « galles du chêne ».

d) Dans son ensemble, la faune rencontrée est une faune sylvicole à tendance xérophile pour les formes aériennes et à tendance plus nettement hygrophile pour les formes terricoles.

SUMMARY

In this work we study the secondary fauna of oaks cynipidae galls.

We draw up an inventory of this fauna, and then, we study the biology of the most important species (15 000 cynips oak-galls have been collected and dissected for these studies).

We have also established the characters of this complex fauna :

a) The fauna is dominated by a rich ant fauna (rich by the number of insects, and poor by the number of species).

b) The fauna is also marked by a various fauna of arthropods (rich by the number of species, and poor by the number of arthropods in each sampling).

c) Except a very little number of insects (like that *Helops loevioctostriatus*, *Opilio pallidus*, the caterpillars of Tineidae, and the ant *Dolichoderus quadripunctatus*) we think, that it is difficult to determinate an characteristic and exclusive fauna of these « cynips oak galls ».

d) This fauna may be considered generally like a sylvan fauna, with xerophilic tendency for aerial insects, and moisture tendency for terricolous arthropods.

I. — INTRODUCTION

Nous nous proposons d'étudier dans cette série de travaux le milieu biologique si particulier et si mal connu que constituent les galles de Cynipidae des chênes, après le départ des Cynipidae.

Toutefois, avant d'aborder nos recherches personnelles, et afin de mieux les situer, nous allons retracer sommairement l'évolution habituelle des « galles du chêne ».

ÉVOLUTION NORMALE DES GALLES DE CYNIPIDAE
DANS LA RÉGION TOULOUSAINNE

La piqûre du Cynipidae gallicole détermine sur les rameaux de chêne la formation d'une zoocécidie. La larve du Cynipidae se nourrit de la galle en cours de formation puis, son développement achevé, se nymphose, cependant que la galle ne s'accroît plus. L'imago, quelque temps après son éclosion, s'échappe en pratiquant une galerie de sortie.

La galle, toujours sur l'arbre, se dessèche ensuite rapidement. A la fin de la première année, la cécidie se présente donc comme une sphère ligneuse brune de 2 à 4 cm de diamètre, ayant un orifice extérieur de 2 à 3 mm de diamètre environ. L'intérieur de

la galle est constitué par une substance végétale alvéolaire (1), très friable et très facile à creuser.

La galle peut rester dans cet état sur l'arbre, pendant une période généralement comprise entre une et trois années.

A l'issue de ce temps, la galle se détache de l'arbre et tombe sur le sol. Elle garde pendant un an ou deux sa structure, puis elle se désagrège progressivement et finit par s'incorporer totalement à la litière.

Les galles de Cynipidae appartiennent essentiellement aux espèces *Cynips quercus*

(1) Très riche en acide tannique et gallique.

lozae et *Cynips kollari*, récoltées sur les chênes de la forêt domaniale de Bouconne située à 22 km à l'ouest de Toulouse. La forêt de Bouconne occupe une superficie de 2 700 à 3 000 hectares. Autrefois plus étendue, cette forêt ne subsiste actuellement que sur les terres les moins favorables à l'agriculture.

Elle est orientée sud-ouest-nord-est, et appartient au système de terrasses alluviales de la Garonne.

Des études approfondies à caractère botanique, pédologique et historique sont réalisées par HENRY (1944) et MOUTTAPA (1961). Signalons cependant, sans analyser de façon détaillée le milieu, que la forêt de Bouconne est caractérisée par un horizon pédologique imperméable à gley et pseudogley, dont la présence, à une profondeur variable entre 0,40 m et 2 à 3 m, est responsable du mauvais état de la forêt, inondée l'hiver et desséchée l'été. C'est dans ce milieu particulier que se développent les chênes (*Quercus pedunculata*, *Q. pubescens*, *Q. sessiliflora*), parasités parfois très fortement par les Cynipidae.

On peut donc distinguer plusieurs étapes dans la formation de la cécidie :

A. — PHASE DE FORMATION (durée : une année environ).

Cette phase débute par la piqûre du Cynipidae femelle et la ponte de l'œuf. Elle s'achève avec l'éclosion de l'imago. Pendant toute cette période, la galle est aérienne (c'est la période d'évolution larvaire du Cynipidae).

B. — PHASE DE STABILITÉ (durée : de une à trois années environ).

Après l'éclosion et le départ du Cynipidae, la galle se dessèche complètement, mais sa structure ne s'altère pas durant toute cette période. On peut distinguer deux phases, selon :

1° que la galle reste sur l'arbre : c'est la période aérienne,

2° ou que la galle tombe au sol (sur lequel elle séjourne avant l'altération définitive de sa structure) : c'est la période terricole.

C. — PHASE DE DÉGÉNÉRESCENCE (durée : de une à deux années environ).

Enfin, sous l'action des agents extérieurs (essentiellement), la galle à terre se dégrade progressivement et s'incorpore à l'humus après sa « désagrégation ».

L'évolution complète de la galle depuis sa formation jusqu'à sa disparition totale se déroule donc en 3 à 6 années.

Les étapes naturelles que nous venons de décrire peuvent à leur tour servir de base pour caractériser les différentes faunes d'insectes qui colonisent ce milieu.

Nous proposons donc d'appeler :

I. — FAUNE PRIMAIRE. — Les Cynipidae qui provoquent la formation des galles, ainsi que tout le cortège de parasites et de commensaux qui les détruisent directement ou indirectement (« commensaux » de Ernest ANDRÉ, 1897-1901); « Inquilinae » des auteurs anglo-saxons, in MANI (1964); « Einmiethler » des auteurs allemands, MAYR (1872).

La faune primaire se rencontre pendant la période initiale de formation de la galle.

FAUNE SECONDAIRE. — Cette faune caractérise la période que nous avons précédemment qualifiée de période de stabilité. Pendant toute cette période, la galle constitue un abri, un refuge (permanent ou temporaire) et éventuellement une source de nourriture, pour une multitude d'animaux aux stades larvaires ou adultes, ou les deux à la fois. Nous pourrions distinguer :

II. — UNE FAUNE SECONDAIRE ARBORICOLE (phase aérienne de la galle),

III. — UNE FAUNE SECONDAIRE TERRICOLE (phase terricole de la galle).

Il convient de remarquer que cette faune, initialement arboricole, est le plus souvent enrichie par un apport terricole et même parfois un apport endogé.

IV. — FAUNE TERTIAIRE. — Elle est constituée *exclusivement* par les animaux endogés (ou épigés), très imparfaitement connus, que l'on rencontre habituellement dans les sols forestiers.

Au cours de ce travail, nous avons essentiellement étudié la faune secondaire telle

que nous venons de la définir. Exceptionnellement, nous mentionnerons les apports primaires ou tertiaires, lorsque nous les rencontrons dans nos prélèvements.

Le schéma de la figure (1) retrace l'évolution de la galle et les successions de faune.

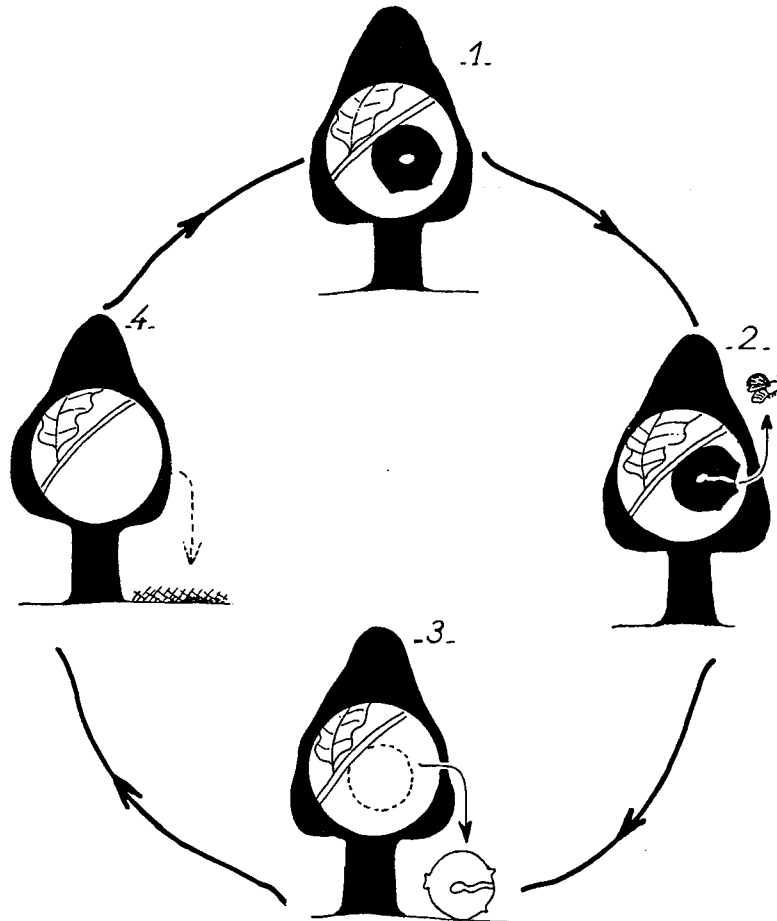


FIG. 1. — Schéma retraçant l'évolution des galles de Cynipidae gallicole du chêne (*Cynips quercus tozae*, *Cynips kollari*).

(1) Faune primaire (phase de formation de la galle) et de développement de l'hôte primaire.

(2) Faune secondaire arboricole (phase de stabilité de la galle, qui se dessèche rapidement après le départ du Cynipidae).

(3) Faune secondaire terricole, la galle est tombée de l'arbre, mais ne subit aucune modification de sa structure (c'est la deuxième et dernière partie de la « période » de stabilité).

(4) Faune tertiaire : la galle à terre est plus ou moins totalement dégradée par les êtres vivants qui constituent la faune (et la flore) du sol forestier : c'est la phase de dégénérescence de la galle.

II. — GÉNÉRALITÉS

1° MÉTHODE D'ÉTUDE

Nous avons effectué à intervalles de temps réguliers de 3 à 5 semaines (et pendant plus de 9 années consécutives), des prélèvements de 100 à 600 galles (jusqu'à 1 500 ou 2 000 galles parfois). Les galles récoltées ont des provenances variées : arbres à différentes hauteurs (2 m, 4 m, 6 m, 8 m, 10 m), et galles à terre. L'essentiel des prélèvements a été effectué de 1957 à 1966.

Nous avons ainsi récolté, déterminé et inventorié de façon précise, et parfois mis en élevage, la faune de 14 728 galles (1). Cette étude préliminaire nous a permis de déduire les caractères de la faune des galles, considérée dans son ensemble. Nous avons ensuite étudié les caractères de la faune de fourmis exclusivement.

2° ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

Peu de travaux généraux, ou de monographies, ont été consacrés à la faune des galles de Cynipidae du chêne, abandonnées par leurs hôtes primaires.

En dehors de l'ouvrage de base d'Ernest ANDRÉ (déjà cité), nous pouvons cependant signaler les mémoires de WALSH (1864-1866), PING-CHI (1920), STEGAGNO (1904), Stefani PEREZ (1906), MAYR (1872), PATTON (1897) et surtout MANI (1964) et BERLAND (1951).

Aucun de ces ouvrages, à l'exception de ceux de ANDRÉ et de MANI, ne réalise d'étude synthétique. La plupart signalent la présence d'insectes dans les galles et mentionnent parfois les espèces rencontrées. L'ouvrage récent de MANI (1964) constitue cependant une très intéressante mise au point (bien qu'un peu rapide) de la question des zoocécidies, considérée sous ses multiples aspects.

III. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIQUE DES ARTHROPODES

Les espèces récoltées sont classées selon la classification zoologique. Nous n'avons pas réalisé d'étude quantitative précise des différentes espèces (2), mais nous convenons de désigner par les signes suivants la fréquence des espèces :

CCC = extrêmement commun.
 CC = très commun.
 C = commun.
 AC = assez commun.
 AR = assez rare.
 R = rare.
 RR = très rare.
 RRR = extrêmement rare.

(1) En fait, nous avons récolté et analysé plus de 17 000 galles, mais certaines récoltes n'ayant pas été effectuées selon la même méthode n'ont pas été comptées dans le relevé global.

(2) Cette étude, toujours en cours, fera éventuellement l'objet de travaux ultérieurs.

En outre, nous avons essayé d'élever les insectes rencontrés à l'état larvaire. Nous avons ainsi obtenu quelques indications sur leur biologie. Toutes les fois que l'insecte était peu commun, nous avons figuré l'essentiel des résultats obtenus.

Remarque préliminaire. — Bien que les récoltes de galles utilisées pour cette étude soient échelonnées sur plus de neuf années, nous rencontrons toujours des espèces nouvelles. La liste d'insectes que nous donnons ne saurait donc être considérée comme exhaustive, des mises au point ultérieures la compléteront.

ISOPODES

— *Philoscia muscorum* (C) : dans les galles à terre.

Espèce banale de la faune secondaire terricole.

ACARIENS

ORIBATES

• LIACARIDAE :

- *Xenillus clypeator* (C).
- *Xenillus latus* (C).
- *Xenillus tegeocranus* (C).
- *Liacarus subterraneus* (CCC).

• PHTHIRIACARIDAE :

— *Phthiriacarus* sp. (R).

• OPPIDAE

• BELBIDAE

• PELOPSIDAE

} sp. (AR).

Biologie. — Tous ces arthropodes vivent dans le bois pourri. Leurs larves se développent dans le bois tendre. Tous (sauf les Belbidae) appartiennent à la faune secondaire terricole. Les Belbidae se rencontrent dans les galles sur arbre et, de ce fait, peuvent être considérés comme des représentants de la faune secondaire arboricole. *Liacarus subterraneus* est particulièrement abondant

dans les galles à terre. En définitive, aucune de ces formes ne peut être considérée comme caractéristique des galles.

ARANÉIDES

- *Clubiona pallidula* (CCC).
- *Clubiona brevipes* (CC).
- *Clubiona corticalis* (CC).
- *Araneus marmoreus* (R).

Les Clubiones sont extrêmement fréquentes dans les galles sur arbre, et un peu moins dans les galles à terre.

MYRIAPODES

DIPLOPODES

- *Polyxenus lagurus* : (C) sur arbre, (R) à terre.
- *Polydesmus coriaceus* : (AC) à terre (adultes et formes immatures).
- *Cylindroiulus londinensis* (AR) : jeunes stades dans des galles à terre.

CHILOPODES

- *Lithobius melanops* : (AR) à terre (adultes et jeunes).
- *Geophilus* sp. (R) : jeunes stades (à terre).

Les Diplopodes sont présents dans la faune secondaire arboricole et terricole.

Les Chilipodes se rencontrent exclusivement à terre. Ils ne sont jamais très abondants.

Ces espèces, que l'on rencontre habituellement dans la faune du sol et des litières, ou des écorces, ne paraissent pas pouvoir être considérées comme caractéristiques de la faune des galles.

PLANCHE I

a) Vue générale d'une galle avec ponte d'*Ephippiger* (grossissement $\times 6$ environ).

b) Cette photographie montre un œuf plus fortement grossi (grossissement voisin de 22).

Remarquer la déchirure du chorion à l'extrémité droite, provoquée par l'éclosion de la jeune larve.



PLANCHE 1

COLLEMBOLÉS

a) Galles à terre :

— *Entomobrya* sp.

b) Galles sur arbres de 1 à 5 m :

— *Xenyla maritima* (affinité xérophile).

— *Anurophorus laricis* (affinité xérophile).

— *Pogonognathus longicornis* (tous les milieux).

— *Entomobrya nivalis* (tous les milieux, mais préférences xérophiles).

— *Entomobrya lanuginosa* (tous les milieux, mais préférences xérophiles).

c) Galles sur arbres de 6 à 8 m :

— *Anurophorus laricis* (CCC).

— *Sira platani*.

— *Entomobrya lanuginosa*.

— *Entomobrya nivalis*.

Remarques. — La totalité des espèces rencontrées appartiennent à la faune des arbres et, plus précisément, à la faune des écorces. La plupart d'entre elles sont à affinités xérophiles. Aucune ne paraît pouvoir être considérée comme vraiment caractéristique du milieu « galles » dans lequel elles vivent.

ORTHOPTÈRES

— *Ephippiger ephippiger* (AC) : sous la forme œuf (cf. planche hors-texte I).

— *Œufs d'Ensifères non déterminés* (AR) : deux espèces différentes.

Biologie. — Nous avons trouvé à plusieurs reprises, dans des galles situées entre 0 et 3 m, des « formations » de nature inconnue, de 1 mm de large, 0,3 mm d'épaisseur et 6 à 8 mm de longueur. Ces formations existent

parfois en grand nombre (jusqu'à 40 dans une galle). Elles occupent tout l'espace intérieur de la cécidie (cf. pl. I a et b).

Un lot récolté en mars, puis mis en élevage, nous a permis d'observer l'éclosion de larves d'orthoptères ensifères; puis par élevage de ces larves, d'adultes de l'espèce *Ephippiger ephippiger*.

Le cycle biologique complet de cette espèce en forêt de Bouconne (vérifié plusieurs années par la méthode des prélèvements sériés) est donc le suivant :

Fin avril : éclosion des œufs.

Juillet : apparition des adultes.

Août : accouplement.

Août-septembre : ponte dans les galles.

De septembre à avril : incubation des œufs.

Discussion. — La présence d'œufs d'*Ephippiger* et d'œufs de deux autres espèces d'orthoptères ensifères dans les galles situées sur arbres bas et buissons n'avait (semble-t-il) pas été signalée à ce jour.

Cet habitat paraît a priori assez surprenant, mais si l'on considère que les adultes de ces espèces sont surtout localisés (en forêt de Bouconne) aux bordures et aux layons, il peut être considéré comme normal.

La femelle introduit son long ovipositeur dans l'orifice qui a servi à l'éclosion du Cynipidae, et dépose ses œufs dans le matériau alvéolaire brun qui constitue l'intérieur de la galle. Elle répète vraisemblablement cette opération un certain nombre de fois; cette hypothèse est la seule qui permette d'expliquer la présence d'œufs d'*Ephippiger* au milieu des galles, sans qu'il n'y ait cependant de blessures de la galle.

Ephippiger ephippiger peut donc être considéré comme appartenant à la faune secondaire arboricole des galles, au moins sous sa forme œuf, c'est-à-dire pendant toute la durée de sa vie embryonnaire.

NEVROPTÉROÏDES

- *Chrysopa* sp. (RRR) : une larve capturée dans une galle à 5-6 m.
- *Raphidia* sp. (RRR) : une larve capturée dans une galle à terre.

Discussion. — Ces deux espèces, par ailleurs très rares dans cet habitat, peuvent selon toute vraisemblance être considérées comme des hôtes de passage, purement accidentels.

COLÉOPTÉROÏDES

• CARABOIDEA-CARABIQUE :

- *Dromius meridionalis* (C).
- *Dromius linearis* (CC).
- *Dromius quadrimaculatus* (AR).
- *Philorizus sigma* (AR).

Discussion. — Ces carabiques se rencontrent habituellement sous les écorces de platane. On les rencontre régulièrement, bien que pas très fréquemment dans les galles plus ou moins complètement évidées par d'autres insectes. Il ne semble pas que ces insectes soient strictement inféodés aux galles. Ce sont des habitants temporaires qui trouvent occasionnellement un abri dans les galles, et que l'on rencontre habituellement dans les zoocécidies sur arbres (et plus rarement dans les galles à terre).

• CANTHARIDAE :

- *Dasytes aerosus* (AR) : exemplaires trouvés à l'état larvaire et à l'état adulte, dans des galles sur arbre.
- *Dasytes nigrocyanus* (AR) : trouvés dans des galles à terre et sur arbre.

Discussion. — Les Cantharidae « Gallophiles » parcourent la totalité de leur cycle biologique dans la galle. On peut donc penser

qu'ils constituent des hôtes habituels de ce milieu. Ces insectes paraissent devoir être considérés comme appartenant à la faune arboricole.

• TENEBRIONIDAE :

- *Helops loevioctostriatus* (CC) (cf. planche II, photographie 1 a et b).

Observations biologiques. — Cet insecte constitue l'un des hôtes les plus réguliers et les plus constants des galles à terre. On le rencontre fréquemment dans les galles légèrement humides, à tous les stades de son développement. Les larves se nourrissent de la matière pulpaire riche en tannin de la galle. Cet insecte, qui vit habituellement sous la mousse, dans le bois plus ou moins décomposé et sous les écorces, est donc un habitant régulier des galles.

• MORDELLIDAE :

- *Anaspis flava* (CC) : très commun dans les galles à différentes hauteurs.

• PYTHIDAE :

- *Lissodema litturatum* (RR).

Ce coléoptère, habituellement très rare, se rencontre parfois dans des galles situées à des hauteurs moyennes (2 à 6 m). L'un des exemplaires capturés provient d'une colonie *Colobopsis truncata*. Il ne semble pas cependant que cet insecte soit myrmécophile, car il était sans contact avec les fourmis qui occupaient le pôle opposé de la galle.

• MELANDRYIDAE :

- *Orchesia minor*.

Ce coléoptère, rare habituellement, se capture parfois dans les galles sur arbre à moyenne hauteur (2 à 6 m).

• CLEROÏDEA :

— *Opilio pallidus* (R).

Ce Cleridae, habituellement considéré comme très rare, a été trouvé à tous les stades de son développement, dans des galles évidées, occupées ou non par des fourmis. C'est ainsi que nous avons rencontré un exemplaire femelle dans une galle prélevée à 5 m, occupée par une forte colonie de *Dolichoderus quadripunctatus*.

Un autre individu (larve) a été capturé dans une galle occupée par une colonie de la même espèce de fourmis, toujours dans une galle à 5-6 m d'altitude.

Il est possible que cette espèce soit myrmécophile, bien que nous n'ayons pas réussi son élevage dans la colonie de fourmis au sein de laquelle elle avait été trouvée.

Il ne nous a pas été possible de renouveler cette expérience par la suite, étant donné la grande rareté de cet insecte.

• DASCILLOÏDEA :

— *Ptinus latro* (R).

— *Ptinus fur* (AC).

Biologie. — Les Ptinidae ont été récoltés dans des galles très sèches à 6-8 m de hauteur. Ces insectes xylophages, bien que non caractéristiques de cet habitat, peuvent être tenus pour des hôtes habituels.

• CUCUJOÏDEA :

— *Orphilus niger* (RR) : dans une galle à 5 m de hauteur.

— *Scymnus testaceus* (RR).

Ce Coccinellidae a été trouvé dans une galle à 3 m de hauteur.

• BRUCHIDAE :

— *Bruchus rufipes* (AR).

Hôte habituel des vesces, ce Bruchidae se capture parfois sur galles à moyenne hauteur (3-6 m).

— *Bruchidus lividimanus* — var. *remanae* (R).

— *Bruchus ervi* (R).

Ces deux espèces, étant donné leur rareté dans le milieu galles, peuvent être considérées comme des hôtes accidentels.

• CURCULIONIDAE :

— *Orchestes pilosus* } (AR) sur arbre
— *Polydrosus amoenus* }
— *Balaninus pellitus* } entre 2 et 6 m.

Les Curculionidae des galles, toujours rares, peuvent être considérés comme des hôtes accidentels.

Discussion sur la faune de coléoptères des galles. — L'étude de la faune des coléoptères, abondante et numériquement variée, montre trois catégories d'hôtes.

PLANCHE II

Photographie 1. — Cette photographie (grossissement $\times 7$ environ) représente le Coléoptère Tenenbrionidae *Hetops loevioctostriatus*, hôte habituel des galles de Cynipidae.

a) larve âgée; b) adulte.

Photographies 2, 3 et 4 : Rhopalum clavipes.

2. Photographie du sphégien adulte.

3. « Cocon » nymphal.

4. « Loge » de développement larvaire. A l'intérieur de la galle, la femelle adulte creuse une cavité qu'elle remplit ensuite de psocus paralysés, sur l'un desquels elle pond un œuf allongé (cf. photographies).

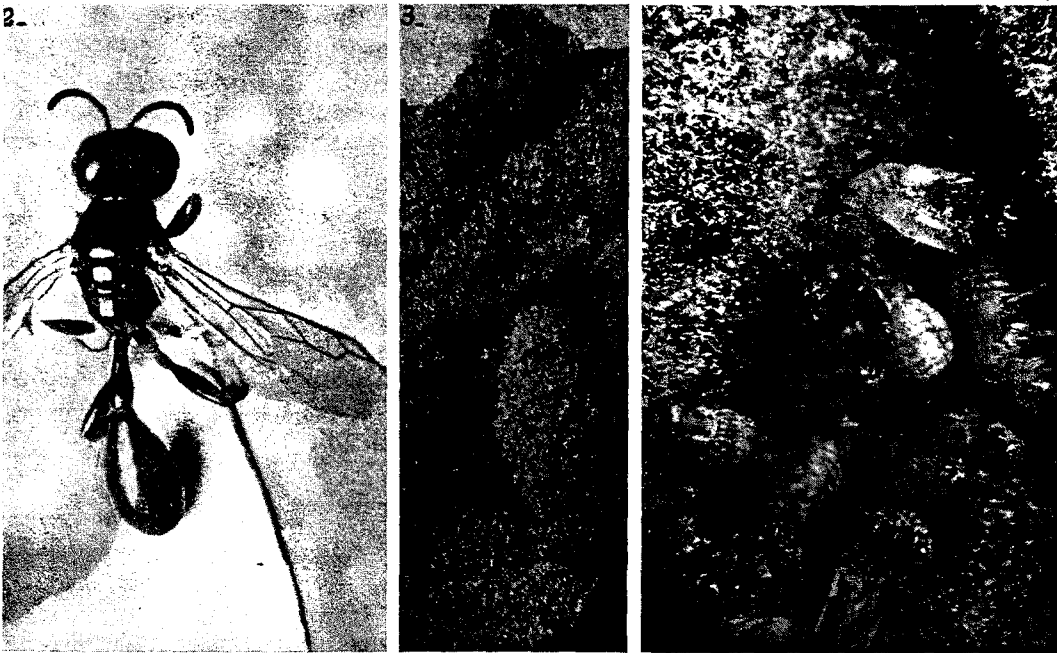
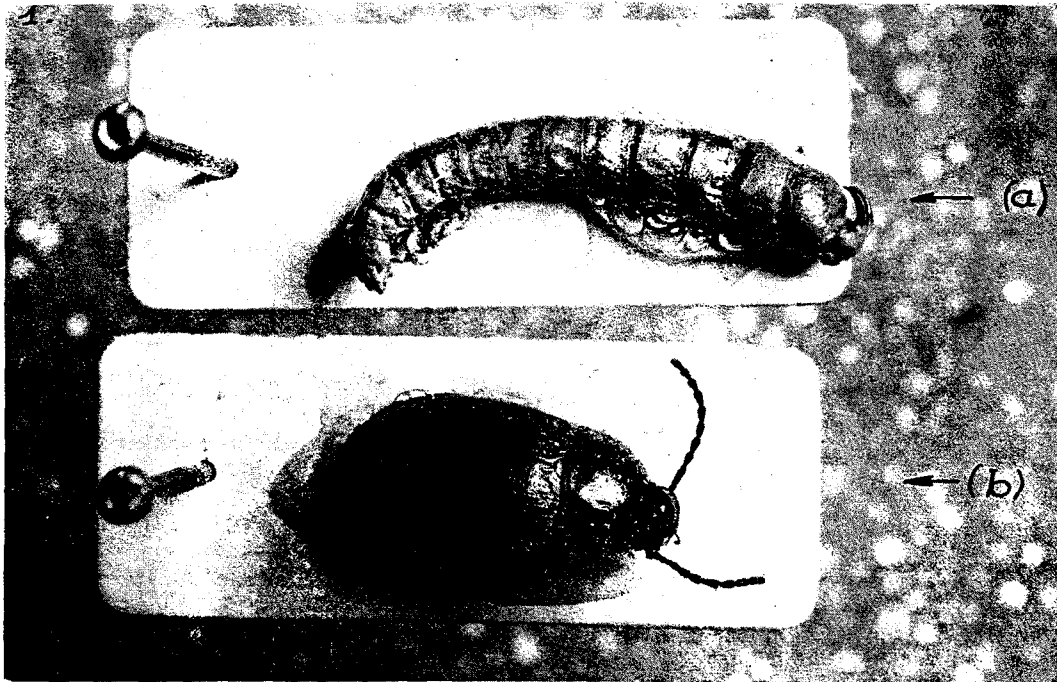


PLANCHE II

1° LES HÔTES ACCIDENTELS : les insectes trouvent un refuge temporaire dans la galle, qui ne constitue en aucun cas leur abri habituel; dans cette catégorie se placent les coléoptères suivants :

- *Dromius meridionalis*.
- *Dromius linearis*.
- *Dromius quadrimaculatus*.
- *Philorizus sigma*.
- *Orchesia minor*.
- *Orphilus niger*.
- *Bruchidus lividimanus*.
- *Bruchus ervi*.
- *Orchestes pilosus*.
- *Polydrosus amaenus*.
- *Balaninus pellitus*.

2° LES HÔTES HABITUELS : les insectes que nous avons classés dans cette catégorie passent une grande partie de leur existence soit larvaire, soit adulte dans la galle, qui constitue pour eux un habitat normal.

Citons parmi eux :

- *Dasytes aerosus*.
- *Dasytes nigrocyaneus*.
- *Anaspis flava*.

Et très vraisemblablement :

- *Lissodema litturatum*.
- *Ptinus latro*.
- *Ptinus fur*.
- *Scymnus testaceus*.
- *Bruchus rufipes*.

3° LES HÔTES OBLIGATOIRES : ces insectes parcourent la totalité de leur cycle biologique dans la galle. Ils se nourrissent la plupart du temps de la matière de la galle et constituent en quelque sorte les occupants « à part entière » de la galle après son abandon par le Cynipidae.

Parmi les coléoptères, le Cleridae *Opilio pallidus* peut vraisemblablement figurer dans cette classe, mais seul l'*Helops loevioctostristus* peut se classer avec certitude dans cette catégorie d'insectes.

HYMÉNOPTÉROÏDES

• CHALCIDOIDEA :

Sous-famille des Toryminae :

- *Megastigmus stigmatisans* (AC).

Biologie. — Nous trouvons de nombreux exemplaires de cette espèce, tous mort-nés, et en très mauvais état, dans la loge centrale ou dans son voisinage immédiat. Ce chalcidien est un parasite primaire du Cynipidae. On peut donc, selon toute probabilité, le considérer comme un représentant de la faune primaire.

- *Diomorus* sp. (C).

Biologie. — Cet insecte se capture facilement et régulièrement dans les galles occupées par le *Rhopalum clavipes* (sphégien), dont il constitue un parasite primaire. Nous avons pu démontrer cette relation car nous l'avons obtenu d'élevage à partir de nymphes de *Rhopalum* (dans leur cocon). Le degré du parasitisme, variable selon les prélèvements, peut parfois être assez élevé. A titre purement indicatif, signalons par exemple qu'un prélèvement du 11 juillet 1958 nous a permis de récolter 33 *Diomorus* et 56 *Rhopalum*, soit 37 % de parasites.

Sous-famille des Chalcidinae :

- *Brachymeria* sp. (AR) : c'est un parasite primaire de chenilles (obtenu d'élevage).

• PROCTOTRYPOIDEA :

- Tribu des Scelioniniens :
- *Marshaliella* sp. (AR).

Ces insectes ont été obtenus d'élevage d'œufs d'*Ephippiger*. On peut donc les considérer comme parasites de ces derniers.

• ICHNEUMONOIDEA :

Ichneumonidae: sous-famille Cryptinae:

— *Hemiteles* sp. (R).

Cet insecte, toujours rare, paraît être parasite primaire de chenilles de lépidoptères.

Biologie. — Tous les Hyménoptères térébrants (à l'exception de *Megastigmus*, dont le cas a été discuté précédemment) sont donc des parasites d'habitants des galles. On peut par conséquent les considérer comme des « hôtes » habituels de ce milieu.

• APOIDEA :

— *Osmia parvula* (RRR).

Cet Apidae, extrêmement rare dans cet habitat *non signalé*, paraît être un hôte accidentel. Une seule galle, plus ou moins totalement évidée, était occupée par 6 cellules.

• BETHYLOIDEA :

Chrysididae :

— *Ellampus auratus* (AR).

Cet insecte, obtenu d'élevage, paraît être parasite primaire des *Tripoxylon*.

• SPHECOIDEA :

— *Rhopalum clavipes* (Crabronidae) (CCC) (cf. planche II, photographies 2, 3, 4).

C'est l'une des espèces les plus communes de ce milieu.

Biologie. — *Rhopalum clavipes* se rencontre surtout dans les galles situées à des hauteurs moyennes (de 2 à 6 m). On peut le rencontrer à tous les stades de son développement, mais généralement on récolte des nymphes (cocons brunâtres elliptiques de 1 cm de longueur sur 0,3 à 0,4 cm de largeur). Le *Rhopalum* est un chasseur de *Psoques*, ainsi que le prouvent les nombreux débris, et parfois les adultes paralysés qui

constituent la nourriture de sa larve. Nous avons d'ailleurs obtenu, à partir de larves se nourrissant de psoques, des adultes parfaitement identifiables de *Rhopalum clavipes*.

IL EST DONC DÉMONTRÉ QUE CE SPHÉGIEN CHASSE LES PSOQUES.

Rappelons enfin l'important parasitisme de cette espèce par le chalcidien *Diomorus* sp. (cf. p. précédente).

— *Rhopalum tibialis* (RRR) : un seul exemplaire, en mauvais état de conservation.

— *Ampulex fasciata* (CC) (cf. planche III).

Biologie. — Cette espèce est également très commune dans les galles plus ou moins évidées, à toutes les hauteurs. Généralement, chaque « cocon nymphal » est accompagné de débris de blattes qui, lorsqu'ils sont identifiables, se révèlent appartenir à l'espèce :

— *Ectobius lividus*, var. *Chopardi*.

Biologie. — L'*Ampulex fasciata* est un chasseur de blattes, ainsi que le démontrent nos résultats d'élevages de nymphes et de larves se nourrissant de débris d'*Ectobius*. *Ampulex fasciata*, considéré généralement comme (R) ou (AR), se révèle être une espèce banale dans ce milieu, dans lequel sa présence n'avait pas été signalée à notre connaissance.

— *Tripoxylon clavicerum* (AR).

Se capture (bien que rarement) dans des galles (tombées à terre, ou sur arbre), à l'intérieur desquelles il nidifie. Nous avons obtenu cet insecte d'élevage.

— *Pemphredon rugifer* (\equiv *P. unicolor*) (C).

Cet insecte a été obtenu d'élevage, à partir d'une nymphe provenant d'une galle récoltée à hauteur moyenne (2-6 m).

• VESPOIDEA :

— *Odynerus callosus* (≡ *Ancistrocerus nigricornis*) (AC).

Biologie. — Cette espèce nidifie volontiers dans les galles situées entre 3 et 6 m. Ces cellules, édifiées avec un mortier clair, au nombre de 4 à 5 généralement, ne présentent aucune forme bien définie. Elles remplissent le volume de la galle, au préalable soigneusement évidée de sa matière alvéolaire.

Plusieurs chenilles momifiées, malheureusement indéterminables, nous permettent de penser que cette guêpe alimente son nid avec des chenilles de lépidoptères.

• POMPILOIDEA :

— *Pseudagenia carbonaria* (AC) (≡ *Aulopopus carbonaria* (AC) (cf. planche IV).

Biologie. — Ce pompile, le seul de la faune française qui construise des cellules en terre gachée en forme de petit tonnelet (comme les sphégiens), nidifie fréquemment dans des galles évidées, situées à différentes hauteurs. Nous avons trouvé à plusieurs reprises des larves à différents stades de leur développement. Les photographies 1 à 4 (pl. IV) représentent quelques-uns des stades du développement de cet insecte. L'araignée est une clubione, c'est-à-dire l'un des arthropodes les plus répandus dans les galles. Il existe généralement de 3 à 6 cellules dans une galle. L'éclosion des adultes a lieu en mai-juin.

• FORMICOIDEA :

— *Leptothorax rabaudi*
 — *Leptothorax nylanderi*
 — *Dolichoderus quadripunctatus* } CCC
 — *Colobopsis truncata*
 — *Cremastogaster scutellaris* (C).
 — *Camponotus fallax* (AR).
 — *Lasius niger* (R).
 — *Aphaenogaster subterranea* (R).

— *Ponera coarctata* (RRR).

— *Myrmicina graminicola* (RRR).

Remarque. — Les fourmis constituent les hôtes les plus réguliers et les plus nombreux de la faune secondaire des galles. L'étude détaillée de ces insectes sera réalisée ultérieurement.

*Discussion sur la faune
d'Hyménoptères des galles.*

Les Hyménoptères que l'on rencontre dans les galles de Cynipidae peuvent se ranger, pour leur quasi-totalité, dans la faune secondaire arboricole. La majorité de ces insectes utilisent cet habitat pendant toute la durée de leur vie larvaire (ou même pendant toute la durée de leur vie adulte). Il semble donc que l'on puisse ranger les Hyménoptères des galles dans la catégorie des HÔTES HABITUELS.

Remarques. — Il convient de noter tout spécialement :

1° L'absence totale des hôtes de passage (ou hôtes accidentels), si abondants dans le superordre des Coléoptéroïdes.

2° L'absence totale également des hôtes obligatoires, qui se nourrissent de la substance de la galle.

3° Le caractère arboricole (pour la majorité des espèces) de cette faune d'Hyménoptères.

LÉPIDOPTÈRES

Nous avons identifié les espèces suivantes:

• Famille des NOCTUIDAE :

— *Thalpocharis hansa* (RR).
 — *Acronycta leporina* (AR).
 — *Agrotis brunnea* (AR).

• Famille des TINEIDAE :

— *Eupista* sp. (AR).
 — *Chimabacche dormoyella* (AC).
 — *Glyphipteryx* sp. (AC).

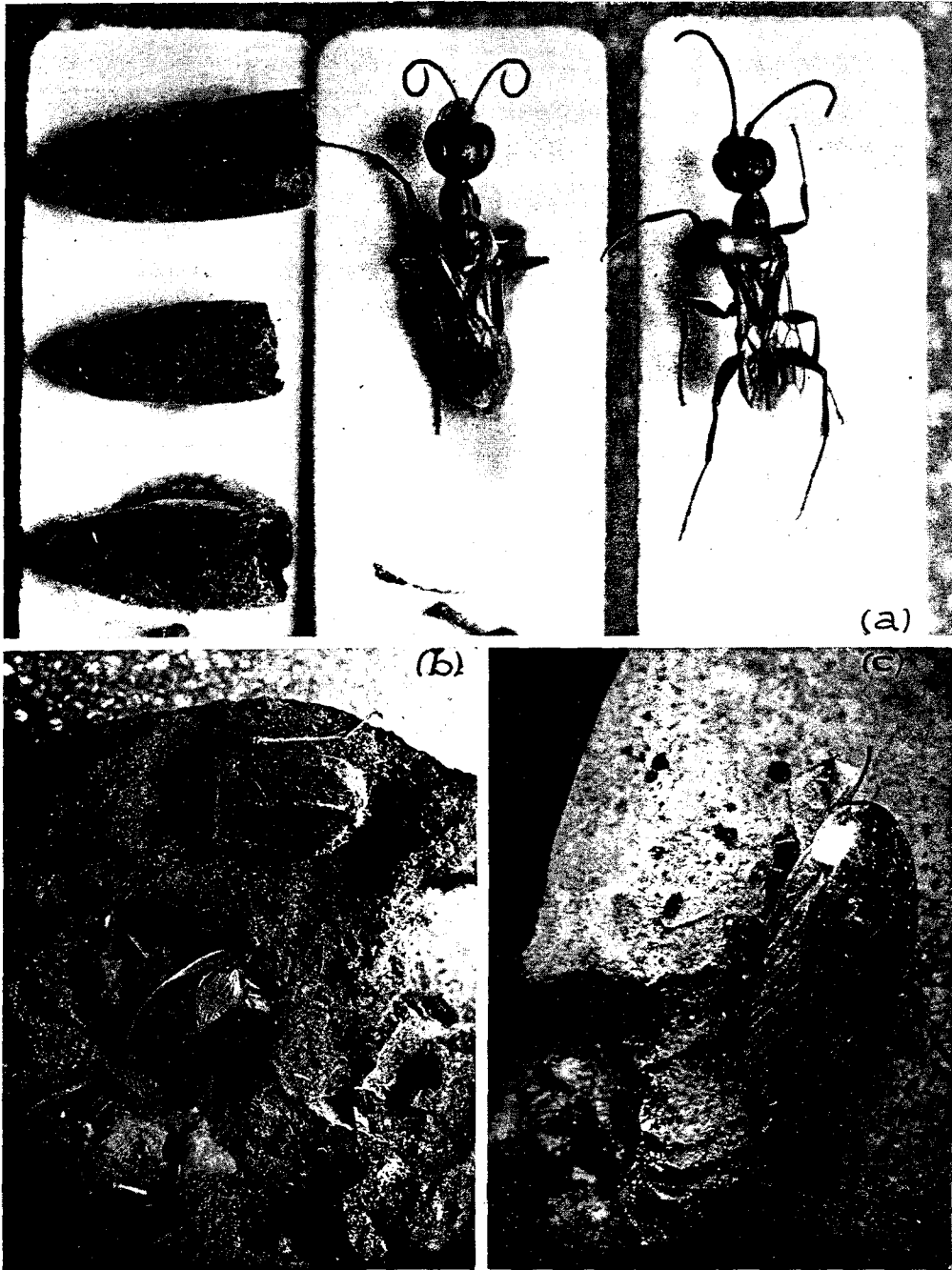


PLANCHE III. — *Ampulex fasciata*.

La photographie a représente à gauche le cocon nymphal de l'insecte après éclosion de l'imago et à droite l'imago.

Les photographies b et c représentent des débris de blatte parfois bien conservés, attribuables à l'espèce *Ectobius lividus*, proie habituelle de ce sphégien.

- Famille des PYRALIDAE :
 - *Eurhodope* (identique à *Rhodophae*) sp. (AC).
 - *Phycita spicisoella* (AR).
- Famille des TORTRICIDAE :
 - *Argyrophoe arcuella* (AR).
- Famille des PSYCHIDAE :
 - *Fumea crasiorella* (RR).

Remarque. — De nombreux débris de cocons nymphaux et un grand nombre de chenilles dont l'élevage n'a pas pu être mené à terme n'ont pas été déterminés.

Ce groupe, particulièrement difficile à étudier, paraît être constitué par des hôtes habituels et des hôtes obligatoires. Toutes les espèces identifiées peuvent également se classer dans la faune secondaire arboricole.

DIPTÈRES

- Famille des CECIDOMYIIDAE (AR).
 - *Lestremia leucophaea*.
- Famille des MICROPEZIDAE (section des Trypétidiens).
 - *Micropeza corrigioleza* (R).
- Famille des TACHINIDAE :
 - *Leskia aurea* (RR).
 - *Phryxe vulgaris* (CCC).
 - *Carcellia excisa* (R).

Remarques. — Tous les Diptères peuvent être considérés comme des hôtes habituels ou obligatoires.

A l'exception de *Lestremia* (galle à terre), tous les autres individus proviennent de galles sur arbres (faune secondaire arboricole).

Les Tachinidae sont tous parasites de chenilles de Lépidoptères. Il faut remarquer enfin la fréquence élevée des captures de *Phryxe*. Ce qui dénote un parasitisme important de la faune de Lépidoptères.

HÉMIPTÈRES

- Famille des LYGAEIDAE
 - *Macrodema micropterum* (AC).
 - *Cymus clavicularis* (RR).
- Famille des MEMBRACIDAE :
 - *Ceresa hubalus* (R).
- Famille des JASSIDAE :
 - *Graphocraerus ventralis* (R).
- Famille des ISSIDAE :
 - *Issus coleoptratus* (R).

Remarque. — Tous les Hémiptères récoltés proviennent de galles sur arbres (faune secondaire arboricole). De plus, leur rareté et la présence exclusive d'individus adultes permettent de penser que, selon toute vraisemblance, les représentants de ce groupe sont des hôtes accidentels.

PLANCHE IV. — Développement de *Pseudagenia carbonaria*.

Les photographies 1 à 4 représentent quelques étapes du développement larvaire de *Pseudagenia*. Les cellules en terre (1) après ouverture (2), (3), (4) montrent des larves plus ou moins avancées dans leur développement.

L'araignée (*Clubiona* sp.) est amputée de tous ses appendices (3) (4).

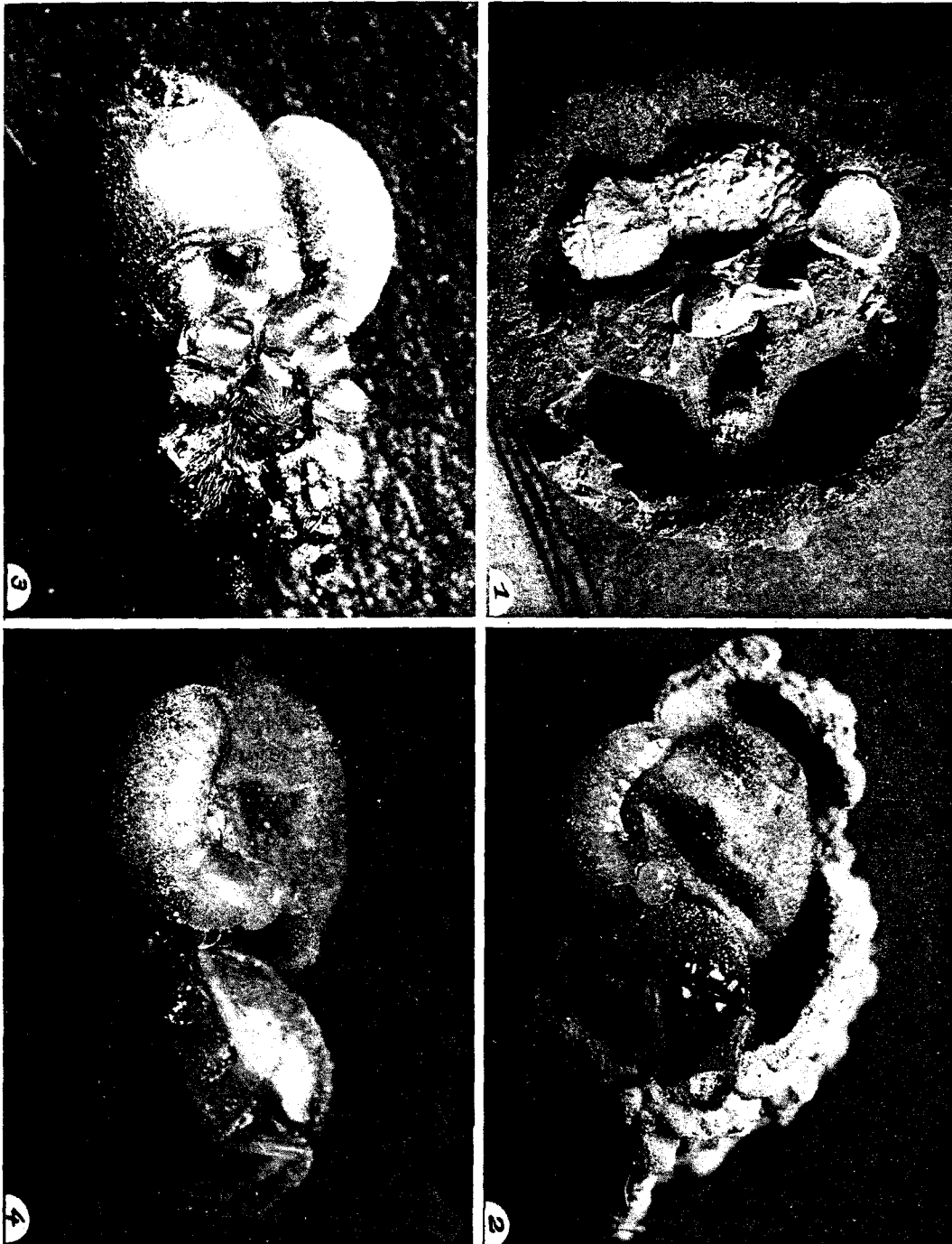


PLANCHE IV

IV. — DISCUSSION GÉNÉRALE

L'étude de la faune secondaire des galles de Cynipidae nous amène, en conclusion, à proposer deux classifications qui, loin de s'opposer ou de se répéter, mettent en évi-

dence les aspects *complémentaires* d'un même problème :

- une classification à caractère qualitatif;
- une classification à caractère quantitatif.

A. — CLASSIFICATION A CARACTÈRE QUALITATIF

L'étude systématique des habitants secondaires des galles nous a conduit à identifier 97 espèces, pour la plupart d'ailleurs *inconnues* dans cet habitat.

Si l'on considère le DEGRÉ DE DÉPENDANCE DES ESPÈCES à l'égard du milieu biologique, « *galle de cynipidae* », nous sommes amené à distinguer trois catégories distinctes d'hôtes. Selon leur fréquence, nous pouvons parler :

- d'hôtes accidentels;
- d'hôtes habituels;
- d'hôtes obligatoires.

Première catégorie :

LES HÔTES ACCIDENTELS
(ou hôtes de passage).

Nous rangeons dans cette catégorie les arthropodes pour qui la galle constitue un abri *passager* (par exemple le refuge de divers prédateurs). En outre, les hôtes de passage ne se nourrissent jamais aux dépens de la substance végétale de la galle. *Leur dépendance à l'égard du milieu est donc extrêmement faible.*

Dans cette catégorie se rangent :

- les *Isopodes*;
- les *Arachnides*;
- les *Myriapodes*;
- les *Orthoptères*;
- les *Névroptères*;
- les *Coléoptères* (pour la plupart);
- les *Hémiptères*.

Deuxième catégorie :

LES HÔTES HABITUELS

Ce sont les arthropodes qui séjournent habituellement dans la galle. Ils se nourrissent parfois de sa substance, mais même si ce milieu convient apparemment à leurs exigences, ils peuvent vivre dans d'autres habitats.

Leur dépendance à l'égard des galles, bien que grande, n'est donc pas absolue.

Dans cette catégorie se rangent :

- Les *Acariens*.
- Les *Collemboles*.
- Quelques rares *Coléoptères*.

- *Les Hyménoptères* (pour la plupart) (1).
- *Les Lépidoptères*.
- *Les Diptères* (1).

Troisième catégorie :

LES HÔTES OBLIGATOIRES

Nous les définissons comme des Arthropodes passant toute leur vie (ou du moins

la plus grande partie de leur vie) dans ce milieu dont ils tirent leur nourriture la plupart du temps.

Leur dépendance à l'égard des galles est donc presque absolue.

Dans cette catégorie se rangent quelques rares espèces :

- *Helops loevioctostriatus* (Coléoptère-Tenebrionidae).
- *Opilio pallidus* (Coléoptère-Cleridae).
- *Chenilles de Lépidoptères* (Tineidae) vraisemblablement.

B. — CLASSIFICATION A CARACTÈRE QUANTITATIF

Si l'on considère comme critère distinctif, non plus la *nature*, mais le *nombre* des insectes rencontrés, il apparaît une nouvelle distinction :

- *les insectes (ou arthropodes) non sociaux*;
- *les insectes sociaux*.

1° LES ARTHROPODES NON SOCIAUX

Ils représentent, avec 87 espèces (2), le groupe le plus riche ou du moins le plus varié par le nombre des espèces. Toutefois, CETTE FAUNE EST PAUVRE EN INDIVIDUS. On ne peut la mettre en évidence que par des études de longue durée, car le nombre d'individus récoltés en un seul prélèvement est toujours extrêmement peu élevé.

(1) Le cas des parasites (Hyménoptères-Diptères) est un peu particulier. Nous considérons cependant que cette catégorie d'insectes, parasites d'hôtes habituels, peut se classer avec ces derniers.

(2) Il est d'ailleurs hautement probable que le chiffre réel des insectes de cette catégorie est sensiblement plus élevé (vraisemblablement plusieurs fois supérieur).

2° LES INSECTES SOCIAUX

Les insectes sociaux — essentiellement les FOURMIS — représentent à l'inverse un groupe très pauvre en espèces (5 espèces dominantes) mais extrêmement riche en individus. (Un seul prélèvement permet de recueillir facilement plusieurs dizaines de colonies, c'est-à-dire plusieurs milliers d'individus.)

Les fourmis, représentant par conséquent l'élément de beaucoup le plus constant, le plus abondant et le plus visible de la faune secondaire des galles du chêne, doivent être donc considérées comme l'élément fondamental de ce milieu.

A ce titre, leur étude exclusive fera l'objet de publications ultérieures.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ (E.), 1887-1907. — Species des Hyménoptères d'Europe, t. VII : Cynipidae, par l'Abbé KIEFFER (J. J.).
- BERLAND (L.), 1951. — Superfamille des Cynipoidea, in *Traité de Zoologie* de P. P. GRASSÉ, t. IX (1). pp. 892-902.

- HENRY (S.), 1944. — La Forêt de Bouconne (Etude de géographie historique).
- MANI (M. S.), 1964. — The ecology of plant-galls. *Monog. Biol. des Pays-Bas* 12 (XII), p. 1-434.
- MAYR (G.), 1872. — Die Einmiethler der mitteleuropäischen Eichengallen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, 22, 669.
- MOUTTAPA (F.), 1961. — La forêt de Bouconne : Relations entre le sol et la végétation. *Bull. Serv. carte Phytogéographique*, 4, 1, pp. 5-75.
- PATTON (W. H.), 1897. — A gall inhabiting ant. *Amer. Nat.*, 126-127.
- PING-CHI, 1920. — Some inhabitants of the round gall of golden-rod. *J. Ent. Zool.*, 7 (3), p. 161-177.
- STEFANI-PEREZ, 1906. — Contributo all'entomofauna dei cecidii. *Marcellia*, 5-113.
- STEGAGNO (G.), 1904. — I Locatari dei cecidozoi sin qui noti in Italia. *Marcellia*, 8, 18-53.
- WALSH (B. D.), 1884-1886. — On the insects, Coleopterous, Hymenopterous and Dipterous, inhabiting the galls of certain species of willows. *Proc. Ent. Soc. Philadelphia*, 3, 543-641; 6, 223-288.
-