



HAL
open science

**Evolution d'une nouvelle gradation de lophyre du pin
(Diprion pini L.) dans le sud du Bassin Parisien I. -
Développement de la gradation jusqu'en 1982 et relation
avec les facteurs du milieu**

C. Geri, F. Goussard

► **To cite this version:**

C. Geri, F. Goussard. Evolution d'une nouvelle gradation de lophyre du pin (Diprion pini L.) dans le sud du Bassin Parisien I. - Développement de la gradation jusqu'en 1982 et relation avec les facteurs du milieu. *Annales des sciences forestières*, 1984, 41 (4), pp.375-404. hal-00882332

HAL Id: hal-00882332

<https://hal.science/hal-00882332>

Submitted on 11 May 2020

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

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

Evolution d'une nouvelle gradation de lophyre du pin (*Diprion pini* L.) dans le sud du Bassin Parisien

I. - Développement de la gradation jusqu'en 1982 et relation avec les facteurs du milieu

C. GERI et F. GOUSSARD

*I.N.R.A., Station de Zoologie et de Biocœnotique forestière,
Centre de Recherches forestières d'Orléans, Ardon, F 45160 Olivet*

Résumé

A la suite d'une nouvelle attaque de diprion du pin dans le sud du Bassin parisien, une étude a été entreprise pour suivre l'évolution des populations de l'insecte et préciser les facteurs qui la conditionnent.

Les observations comportent des enquêtes régionales avec des notations très simples de l'infestation, des enquêtes plus détaillées au niveau des grands massifs forestiers et des observations en parcelles sur l'évolution de chaque cycle biologique. L'effort de recherche a essentiellement porté sur le parasitisme et la diapause dont l'importance pour la régulation des populations de diprion avait déjà été mise en évidence au cours de la gradation précédente (1963-1964).

L'étude confirme que ces 2 facteurs sont bien déterminants pour le devenir des populations durant toutes les phases de la gradation. Elle ouvre des perspectives de lutte biologique.

L'infestation s'est développée spatialement suivant un axe sud-ouest-nord-est déjà observé au cours de la dernière gradation, affectant successivement la région de la Brenne, le sud de la Sologne, le nord de la Sologne, la forêt d'Orléans, les forêts de Fontainebleau et de Rambouillet. Conformément à la littérature et aux observations effectuées après 1963, elle ne s'est pas maintenue plus de 2 ans dans un même massif forestier.

Les populations nouvellement établies sont généralement peu diapausantes et échappent aux parasites. Ceux-ci deviennent rapidement efficaces et éliminent les populations actives après quelques générations. Toutefois, une fraction importante des individus demeure en diapause assurant le maintien local de l'espèce.

La connaissance des facteurs qui conditionnent ces arrêts de développement est indispensable à la mise au point de techniques de prognose sans lesquelles la lutte contre cet insecte ne peut être convenablement organisée. Les expérimentations sur ces facteurs feront l'objet d'un second article.

On a examiné les relations entre la composition spécifique, la structure des peuplements forestiers et l'intensité de l'infestation. Elles ne conduisent pas à proposer à l'échelle des parcelles une sylviculture basée sur une mixité pins-feuillus pour lutter contre les pullulations de diprion. Des solutions seraient plutôt à rechercher dans un aménagement d'ensemble des massifs forestiers, favorisant le pin noir et diversifiant les essences.

I. Introduction

Une nouvelle infestation de lophyre ou diprion du pin (*Diprion pini* L. hyménoptère) a successivement ravagé depuis 1980 les massifs forestiers de Sologne, de l'Orléanais et du Hurepoix (Fontainebleau et Rambouillet).

De telles pullulations ont été observées dans le sud du Bassin parisien en 1917, en 1935, et en 1963-1964 (GRISON & JACQUIOT, 1964). Elles paraissent distinctes de celles constatées en Champagne en 1888, 1905, 1956 (CHATELAIN, 1957, 1958) qui pourraient être liées aux dégâts constatés dans le Massif Central (Cantal et Haute-Loire) notamment en 1906 (BARBEY, 1925 ; PFEIFFER, 1964).

Au cours de la gradation de 1963-1964, nous avons pu acquérir un certain nombre de connaissances biologiques et démographiques sur cet insecte (DUSAUSOY & GERI, 1966, 1971 ; GERI & DUSAUSOY, 1966 ; GERI, 1980). Le présent article rend compte d'un certain nombre d'observations effectuées à l'occasion de cette nouvelle gradation.

1.1. *Rappels biologiques et caractéristiques générales du développement des populations de diprion*

D. pini est répandu dans toute l'Europe. En Europe occidentale, il attaque essentiellement le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), mais préfère le pin noir (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans*) dans la péninsule balkanique (VASIC' & ZIVOJINOVIC', 1960). La femelle dépose ses œufs en ligne dans l'épaisseur du tissu des aiguilles terminales des rameaux qu'elle incise à cet effet ; elle les recouvre d'un enduit spumeux. Les larves ou fausses chenilles vivent en colonie sur les pins dont elles consomment les aiguilles. Elles se dispersent après le développement larvaire (stade éonymphe) pour tisser un cocon sur les pins, les arbustes, la végétation herbacée ou à la surface du sol selon les générations. La durée du stade éonymphe dans le cocon peut être prolongée de quelques mois à plusieurs années par la diapause. La pronymphe et la nymphe (stade dont la durée est de quelques jours) lui succèdent. Les adultes vivent une dizaine de jours.

On observe le plus souvent dans nos régions 2 générations (*) par un correspondant à des populations qui évoluent respectivement du début mai à la fin juillet, et de la fin juillet au début mai de l'année suivante. Les possibilités d'apparition de l'insecte sur le terrain, sont en fait plus nombreuses ; elles sont conditionnées par la diapause dont l'intensité et la durée pour les différentes populations sont extrêmement variables (DUSAUSOY & GERI, 1971). La figure 1 montre que la descendance d'une seule population se répartit sur 3 années consécutives et peut être à l'origine de 6 populations différentes. Les vols d'adultes sont chaque année à l'origine de 3 cohortes (*) distinctes ; ils ont lieu :

(*) Le mot « génération » signifie à la fois en français « l'ensemble des individus ayant le même degré de descendance dans une filiation » et « l'ensemble des individus ayant à peu près le même âge ». Ce deuxième sens est voisin de celui du terme cohorte couramment utilisé par les démographes : ensemble des individus subissant simultanément un même événement (PRESSAT, 1961). Afin d'éviter toute ambiguïté (EICHORN, 1979) nous utiliserons le mot génération exclusivement dans son premier sens, et emploierons le mot cohorte pour le second.

— en avril, pour les individus issus de la population de l'automne précédent, qui évoluent au printemps après un court arrêt de développement hivernal (1^{re} génération) ;

— en juin, pour les individus entrés en diapause au cours des années précédentes ;

— en juillet-août, pour les individus sans diapause issus de la population de printemps (2^e génération), et pour les individus diapausant des années précédentes ; bien que ces derniers émergent un peu plus tardivement, les populations automnales sont généralement indistinctes et ne constituent qu'une cohorte sur le terrain.

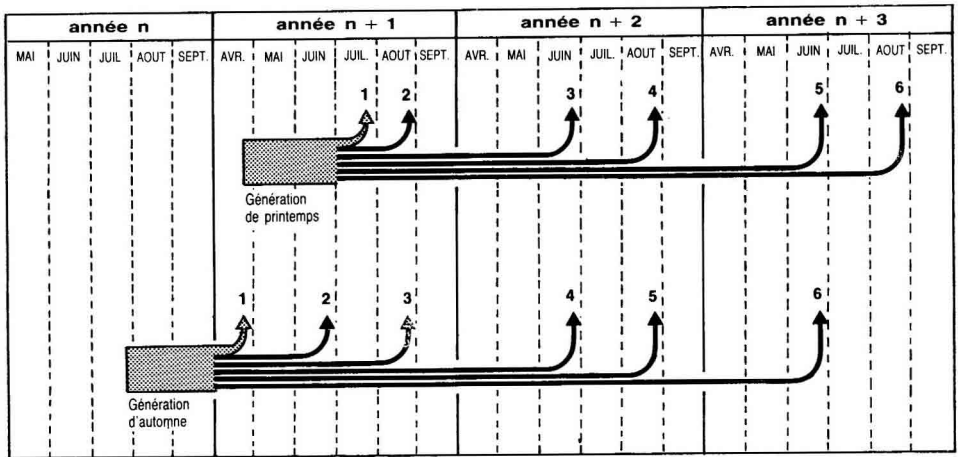


FIG. 1

Schéma théorique de l'apparition des vagues de sorties d'adultes de D. pini.
Theoretical outline of flight waves arrival by D. pini.

L'insecte est caractérisé dans les plaines de l'Europe atlantique par des pullulations extrêmement brutales, pouvant causer la défeuillaison de forêts entières. Ces gradations, en l'absence d'intervention humaine, ne durent généralement pas plus de 2 ans ; après une régression rapide (période de rétrogradation) les populations peuvent se maintenir à un niveau extrêmement bas (période de latence) durant plusieurs dizaines d'années.

Les observations en forêt de Fontainebleau au cours de la gradation de 1963-1964 avaient confirmé cette évolution et montré que le parasitisme (plus de 120 espèces entomophages ont été notées par les différents auteurs sur *D. pini*) et la diapause jouent un rôle extrêmement important dans ces variations de populations. Cette étude entreprise trop tardivement pour prendre en compte la phase d'établissement

de la gradation avait cependant permis d'apprécier les facteurs qui sont intervenus dans la régression des populations et au cours de la période de latence jusqu'en 1969.

La première génération de 1964 fut décimée par les parasites et la seconde totalement détruite. Le diprion réapparut à l'automne 1965, à partir d'individus restés en diapause. Les fluctuations de ces populations résiduelles observées jusqu'en 1969 furent également conditionnées par le parasitisme et la diapause : on a constaté que chaque augmentation d'effectif des populations avait pour origine des individus issus de diapause et peu parasites, dont la descendance subissait un parasitisme croissant au cours des générations successives, jusqu'à ce que les populations très parasitées entrent à nouveau en diapause.

1.2. Objectifs de l'étude

Contrairement à ce qui avait été fait dans nos précédentes études, nous n'avons pas tenté d'établir de tables de vie détaillées pour apprécier le développement de cette nouvelle gradation et préciser les facteurs qui l'ont conditionné. Compte tenu de l'expérience passée nous avons préféré faire porter notre effort sur l'impact du parasitisme et de la diapause et tenter d'aborder d'autres aspects importants de la dynamique de l'insecte, en particulier :

— l'évolution dans l'espace des populations, pour étudier, non seulement les fluctuations de l'infestation dans un même massif forestier, mais sa propagation et sa disparition dans l'ensemble d'une région. Ces observations ont eu lieu dans plusieurs massifs, dès le début de la gradation ;

— la recherche de relations entre l'intensité des dégâts et la structure du milieu forestier ;

— des expérimentations en laboratoire pour tester, sur des populations d'origine différente, l'action de facteurs du milieu, en particulier la photopériode et la température, sur la diapause.

Cette démarche découle des conséquences de nos observations de 1963. L'importance des populations en diapause, peu accessibles aux traitements, celle de l'entomofaune régulatrice très vulnérable, et la faible durée des pullulations (ne mettant généralement pas en cause la survie des arbres) rendent problématique le succès de l'utilisation d'insecticides. En revanche, la lutte biologique peut n'être pas exclue si les mécanismes d'intervention des entomophages sur les populations sont bien compris ; on peut également penser à intervenir sur la structure et la composition spécifique des boisements pour constituer des forêts moins vulnérables aux attaques. Et quels que soient les moyens de lutte envisagés, il est indispensable de prévoir l'apparition et le développement des populations. Cette prognose nécessite une bonne connaissance du déterminisme de la diapause et de son incidence sur la dynamique des populations. Toutefois les expériences sur la diapause seront détaillées dans un article ultérieur et nous ne rapporterons ici que les observations sur l'évolution des populations et sur les relations entre l'infestation et les caractères du milieu forestier.

2. Méthodes

Les investigations ont été menées à 3 niveaux :

1) Des enquêtes régionales à la fin de chaque année, de 1980 à 1982, sur tout le territoire situé entre la Brenne au sud-ouest, les forêts de Fontainebleau et de Rambouillet au nord et la forêt d'Othe à l'est ; ce territoire parcouru par route, est délimité par des espaces dépourvus de pins sylvestres et par des boisements sans dégâts. Les notations sont qualitatives (attaques nulles, présence de dégâts, attaques fortes, défeuillaison totale). Elles sont reportées sur carte pour préciser l'étendue de l'infestation et suivre son évolution.

2) Des observations plus précises au niveau des massifs forestiers, depuis l'automne 1980, pour chaque génération, en des points déterminés dans 3 ensembles forestiers : la Sologne, les forêts d'Orléans et de Fontainebleau ; 230 sites sont visités à la fin de chaque génération dans tous les types de peuplements de ces 3 massifs. Le niveau de population de l'insecte y est apprécié sur une surface d'un hectare environ correspondant à plus d'une centaine d'arbres en fonction d'un indice d'infestation IF noté de la façon suivante :

0 : aucune colonie visible ;	son moyenne par arbre $\geq \frac{1}{4}$;
1 : présence (1 colonie) ;	
2 : quelques colonies ;	7 : défeuillaison moyenne $= \frac{1}{2}$;
3 : plusieurs colonies, moins d'une colonie par pin en moyenne ;	8 : défeuillaison moyenne $\frac{1}{2}$ à $\frac{3}{4}$;
4 : une colonie par pin en moyenne ;	9 : défeuillaison moyenne $> \frac{3}{4}$;
5 : plus d'une colonie par pin en moyenne ;	10 : défeuillaison totale.
6 : colonies nombreuses ; défeuillai-	

De nombreuses informations sur la structure et la composition spécifique du milieu forestier sont notées simultanément en chacun des sites, à savoir :

— espèce concernée par les observations (*Pinus sylvestris* L., *P. nigra* Arnold, *P. pinaster* Ait., *P. strobus* L.) ;

— densité des boisements et densité des essences attaquées (5 classes de densité croissantes) ;

— présence et importance des clairières (5 classes correspondant à des boisements de plus en plus clairiérés) ;

— hauteur et âge des arbres (respectivement 6 et 8 classes de hauteurs et d'âges croissants) ;

— exposition des lisières et importance de celles-ci dans le site (5 classes) ;

— hauteur relative (plus haute, égale ou moins haute) et nature (pin sylvestre, feuillu ou mélange) des peuplements environnants ;

— nombre d'étages (ensembles d'arbres de taille voisine) dans tout le peuplement et pour les essences attaquées seules ;

— présence de feuillus et de conifères peu attaqués en mélange avec les pins sylvestres et importance relative des différentes essences (9 classes en fonction de leur taille et de leur importance numérique) ;

— situation des différents étages (dominants ou dominés ; 5 classes selon leur taille et leurs effectifs respectifs) ;

— qualité du feuillage consommé (bon, moyen ou mauvais), en fonction de son abondance et de l'aspect des repousses après les défeuillaisons ;

— type de sol (sableux, argileux, hydromorphe) et de recouvrement (sol nu, végétations herbacées et arbustives diverses).

3) Des observations beaucoup plus détaillées dans des placettes de jeunes pins accessibles aux opérations de dénombrement et au suivi biologique, mais représentatives des peuplements attaqués. Une placette a été choisie à cet effet pour chacun de ces 3 massifs :

— au lieu-dit les Toureux, près de Romorantin et dans la parcelle forestière 429 en forêt d'Orléans (massif de Lorris) à la fin de l'automne 1980 ;

— au lieu-dit la mare au Couleuvreux près d'Achères-la-Forêt, en forêt de Fontainebleau à la fin de l'automne 1981.

Dans ces placettes, sur des surfaces préalablement délimitées de 0,6 ha, 1 ha et 1/2 ha respectivement, sont effectués sur chaque génération de diprion :

1) Après l'éclosion, des dénombrements des jeunes colonies, respectivement sur 50 pins, 100 pins et 53 pins. Toutefois à l'automne 1982 tous les pins furent observés (255, 1 100 et 53 pins respectivement).

2) Des observations régulières sur une vingtaine de colonies pour préciser leur développement dans le temps (phénologie).

3) Des estimations de la mortalité, de la fécondité, et de l'impact de différents facteurs de mortalité. Les pontes correspondant aux colonies faisant l'objet des observations phénologiques sont prélevées après l'éclosion et les œufs dénombrés ; les larves de ces colonies sont collectées et comptées à la fin de leur développement. La différence entre le nombre d'œufs éclos et le nombre de larves survivantes à la fin du développement larvaire fournit une estimation de la mortalité des fausses chenilles sur les pins. Des prélèvements d'échantillons de pontes, de larves et cocons sont également réalisés au voisinage des surfaces réservées aux dénombrements et comparativement dans d'autres sites des massifs étudiés et dans d'autres forêts attaquées. Le nombre moyen d'œufs et leur parasitisme sont appréciés par dissection des pontes ; les viroses sont recherchées à partir de frottis sur les fausses chenilles. Le parasitisme des larves et des cocons, l'importance de la diapause et les périodes de sortie d'adultes sont déterminés par élevage des fausses chenilles en fin d'évolution et des cocons, sous abri dans des conditions proches du terrain (DUSAUSOY & GERI, 1971 ; GERI & DUSAUSOY, 1966). La fécondité est également évaluée par dissection des femelles issues de ces élevages dont les émergences coïncident pour les différentes origines, avec les dépôts de ponte des populations observées sur le terrain.

L'interprétation ici présentée fait abstraction de toute analyse statistique. Beaucoup de données, en particulier, les notations dans les massifs forestiers et les mesures sur les populations et les facteurs de régulation en parcelles, pourraient faire l'objet d'études biométriques. Mais pour les variables démographiques, les

très grandes fluctuations des niveaux de population, l'extrême variabilité des taux de parasitisme et de diapause, l'identité des phénomènes constatés sur des parcelles relativement distantes et les biais introduits par les techniques du prélèvement du matériel biologique retirent beaucoup d'intérêt aux calculs d'erreurs statistiques et aux tests de signification (GERI & DUSAUSOY, 1966 ; DUSAUSOY & GERI, 1971). Par ailleurs, l'opportunité d'effectuer ultérieurement les analyses multivariées sur les liaisons entre l'infestation et les caractéristiques des peuplements n'est pas évidente, compte tenu des premiers résultats obtenus (cf. § 4).

3. Evolution des populations au cours de la gradation

3.1. Situation à l'automne 1980

Suite à l'observation de quelques foyers d'infestation, en Sologne et en forêt d'Orléans, une première enquête régionale permet de localiser les attaques à l'automne 1980 (fig. 2) : l'insecte est présent dans la région Centre de la Brenne à la forêt d'Orléans et à la forêt d'Othe. Trois foyers principaux sont décelés, l'un au sud en Brenne, le second dans les peuplements de Sologne au nord de Romorantin et le troisième en forêt d'Orléans dans le massif de Lorris. La Sologne et la forêt d'Orléans, sont, dans leur ensemble, déjà notablement infestées.

Des prélèvements de larves en fin d'évolution et de cocons à la fin de l'automne 1980 et durant l'hiver 1981-1982 dans ces 2 régions, en différents sites, laissent apparaître des différences correspondant vraisemblablement à des étapes distinctes de l'évolution gradologique des populations en cause (MAZIH, 1981 ; GERI, 1981) (fig. 4 et 5) :

— pour la forêt d'Orléans (massif de Lorris) plus de 50 p. 100 des insectes émergent en avril 1981 et le reste en juin. Le taux de parasitisme des larves et des cocons est faible : respectivement 0,32 et 5 p. 100 ;

— pour la Sologne (près de Romorantin), 1 p. 100 seulement des insectes émergent en avril 1981, le reste n'émerge que très partiellement en 1981, puis, en grande majorité, en août 1982, après une longue diapause. Les cocons sont parasités à 19 p. 100 ;

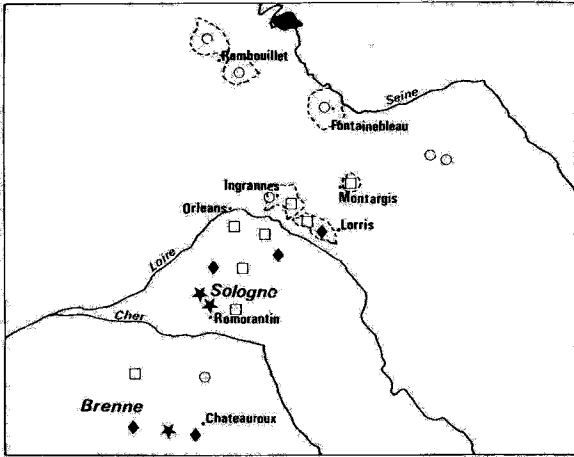
— les placettes d'observations des Tourreux et de la parcelle 429 sont alors mises en place.

3.2. Evolution des populations en 1981

3.2.1. Printemps 1981

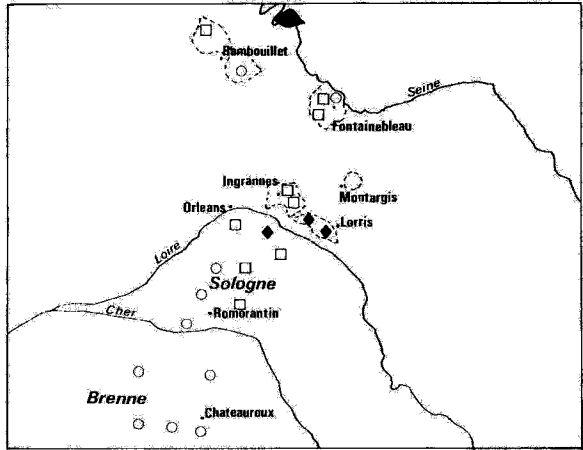
Les adultes sortis en avril 1981 ont une fécondité élevée dans les 2 sites (tabl. 1) mais la survie de leur descendance est très différente.

Dans la placette de Romorantin, la population, réduite du fait de la diapause, subit un parasitisme important : 41 p. 100 des individus sont détruits par les parasites des œufs, 20 p. 100 par ceux des larves (le parasitisme des cocons n'a pu être

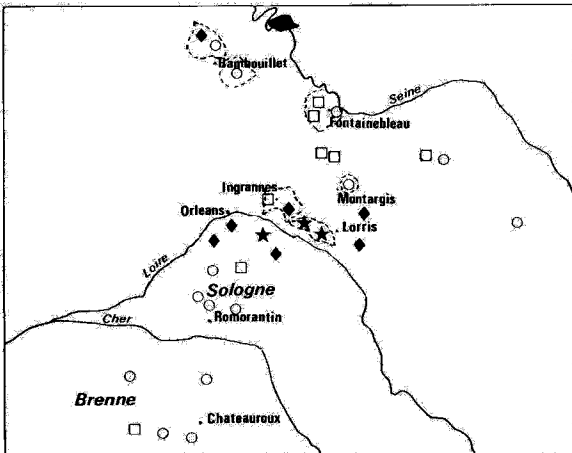


Automne 1980

Printemps 1981



Automne 1981



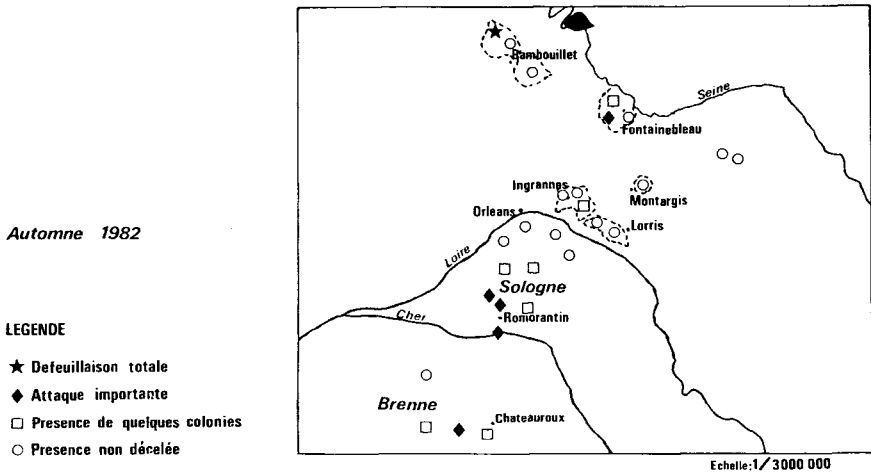
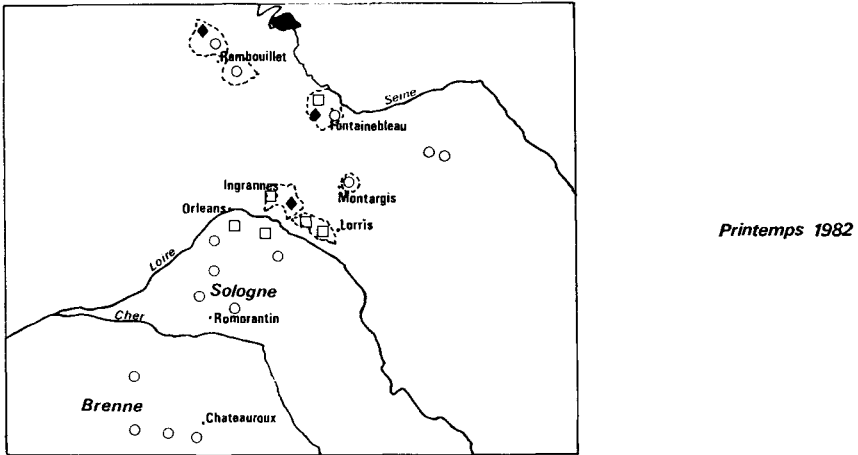


FIG. 2

Evolution des populations de D. pini.
D. pini populations evolution.

déterminé avec précision). Au contraire, la population de la placette de la forêt d'Orléans échappe aux parasites : pratiquement aucun œuf et seulement 1,6 p. 100 des larves et 5,4 p. 100 des cocons sont détruits.

Une mortalité un peu plus élevée des fausses chenilles non due aux entomophages est notée à Romorantin (49 p. 100 à Romorantin, 30 p. 100 à Lorris). Elle peut être une conséquence de la surpopulation de l'automne 1980 dans le sud de la Sologne.

L'évolution des populations, bien que relativement synchrone, est un peu plus rapide à Romorantin qu'en forêt d'Orléans (50 p. 100 des cocons sont formés le 8 juillet dans le premier cas, le 13 juillet seulement dans le second).

Ces phénomènes se traduisent en Sologne, par une diminution de l'infestation par rapport à 1980, tandis que les populations s'accroissent en forêt d'Orléans, en particulier dans le massif de Lorris (fig. 2). Simultanément, les populations de lophyre disparaissent presque totalement en Brenne, tandis que les premiers dégâts sont observés en forêt de Fontainebleau et de Rambouillet.

En forêt d'Orléans comme à Romorantin, un grand nombre d'éonymphes se développent sans diapause (59 p. 100 et 74 p. 100 respectivement). Elles donnent naissance à une seconde génération fin juillet-début août qui se superpose sur le terrain à la descendance des individus de 1980. Les individus à développement différé sortiront surtout en juin et en août 1982 (fig. 4).

3.22. Vol de juin 1981

Les recensements en placettes (fig. 3) font apparaître la présence à Romorantin et à Orléans (2 pontes sans éclosion dans la placette) de populations issues du vol de juin, beaucoup moins importantes que les cocons de 1980 mis en observation ne le laissaient prévoir. Cette situation, très généralement rencontrée dans nos régions pour le vol de juin (DUSAUSOY & GERI, 1966, 1971 ; GERI, 1980) est vraisemblablement liée aux conditions climatiques (chaleur et faible humidité atmosphérique) et à l'état du feuillage à cette époque. Les pontes du vol de juin sont déposées soit sur les aiguilles de l'année, soit sur les aiguilles plus anciennes au niveau de l'articulation de la pousse de l'année. Les aiguilles anciennes, plus ou moins sèches, ne permettent que difficilement l'incision nécessaire à la ponte, et les plus jeunes, non encore consommables par les jeunes larves (DUSAUSOY & GERI, 1966), ne permettent que des pontes fractionnées. Le succès des pontes est faible, comme le confirment les élevages. Néanmoins, les effectifs de ces populations sont suffisants pour que leur devenir puisse être suivi à Romorantin et dans le massif de Lorris dans un site assez proche de la parcelle 429 (carrefour de Grandmaison).

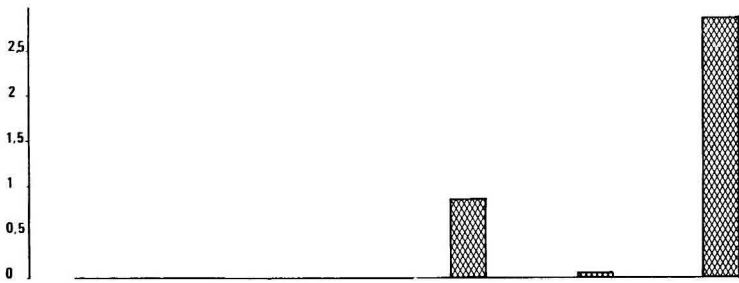
TABLEAU I

Fécondité des diverses générations de Diprion pini.
Fecundity of various D. pini generations.

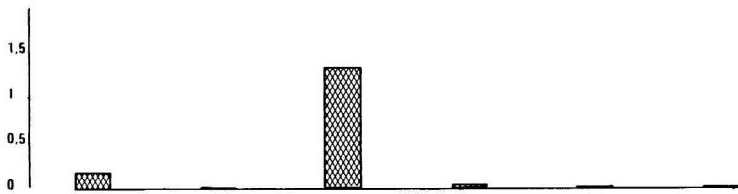
Génération	Origine	Romorantin	Nord Sologne	Forêt d'Orléans	Fontainebleau
Printemps 1981		127	—	142	—
		132*		116*	
Juin 1981		120	—	—	—
		127*		142*	
Automne 1981		154	—	112	—
Printemps 1982		—	—	113	120
Juin 1982		—	110	—	—
Automne 1982		130	—	—	114
		97*			

Nombre moyen d'œufs par ponte prélevés sur le terrain et nombre moyen d'œufs par femelle par dissection des femelles issues d'élevage (*) (une vingtaine de pontes et de femelles sont observées pour les différentes générations).

A - FORET DE FONTAINEBLEAU (la mare aux couleurs)



B - FORET D'ORLEANS (massif de Lorris) parcelle 429



C - SOLOGNE (région de Romorantin) les Tourreux

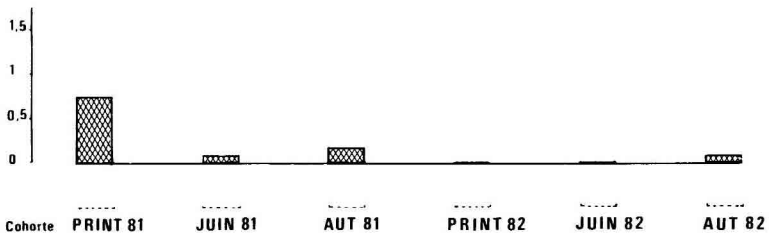


FIG. 3

Nombre moyen de jeunes colonies par arbre.

Average number of young settlements by a tree.

La fécondité est normale (tabl. 1). Un très fort parasitisme des œufs est noté dans la parcelle de Romorantin (80 p. 100). Il est plus faible, inférieur à 40 p. 100 en forêt d'Orléans.

La mortalité due aux parasites des larves est de 25 p. 100 à Romorantin et de 2 p. 100 en forêt d'Orléans; la rareté des cocons n'a pas permis d'apprécier l'impact des parasites à ce stade. La mortalité non parasitaire est de 35 p. 100 des larves à Romorantin tandis que la plupart survivent en forêt d'Orléans.

Les éclosions sont observées durant les premiers jours de juillet. Les larves terminent leur évolution un peu plus précocement dans le sud de la Sologne qu'en forêt d'Orléans (dispersion des colonies le 31 juillet et le 3 août, tissage de 50 p. 100 des cocons le 14 et le 28 août respectivement).

Un faible pourcentage des éonymphes (4 p. 100) évolue sans diapause dans les 2 sites. Il correspond aux individus les plus précoces qui émergent en août et donnent une fraction tardive de la génération d'automne. Les autres demeurent en arrêt de développement jusqu'en 1982 (fig. 4).

3.23. Automne 1981

L'incidence importante des facteurs limitants en Sologne se traduit à l'automne 1981 par une régression accrue des populations à Romorantin tandis qu'une progression a lieu dans le massif de Lorris comme le montrent les dénombrements de jeunes colonies dans les parcelles (fig. 3). Cette évolution se poursuit sur les populations automnales principalement issues de la génération de printemps.

La fécondité est normale dans les deux sites ; mais les pontes, parasitées à 17 p. 100 seulement dans la parcelle de Lorris, subissent une mortalité de 69 p. 100 dans celle de Romorantin. De la même façon, le parasitisme des larves est respectivement de 14 et de 47 p. 100 ; en forêt d'Orléans des valeurs encore plus faibles sont notées dans le massif d'Ingrannes (3,5 p. 100).

Le parasitisme des cocons est très élevé dans le sud de la Sologne. La rareté des cocons n'a pas permis de l'estimer à Romorantin mais seulement à la Ferté-Beauharnais (64 p. 100) et à Lamotte-Beuvron (52 p. 100). Il est relativement important dans la parcelle 429 (52 p. 100) mais beaucoup plus faible dans d'autres sites de la forêt d'Orléans et du nord de la Sologne (Massif d'Ingrannes, 3 p. 100, Sennely, 17 p. 100).

La mortalité non parasitaire des larves est estimée à 24 p. 100 pour les parcelles 429 et 68 p. 100 pour celle de Romorantin où divers symptômes de maladies (flacheries) sont observés sur les fausses chenilles survivantes. Ce mauvais état physiologique résulte peut-être de la surpopulation de 1980 mais l'évolution plus rapide des populations de Romorantin au printemps qui a conduit à des pontes estivales précoces (10 juillet en moyenne) a pu contribuer à cette régression ; à cette époque, les adultes, les œufs et les jeunes chenilles souffrent de la chaleur et de la dessiccation du feuillage. Cet écart phénologique s'est amplifié par la suite : les larves sont parvenues en fin d'évolution dès le début septembre dans le sud de la Sologne, 3 semaines avant celles de la forêt d'Orléans.

Par ailleurs, les premières observations sont effectuées sur les populations apparues à Fontainebleau. Celles-ci sont très peu parasitées (1,6 p. 100 de mortalité par les parasites des larves). La placette de la Mare des Couleuvreux est alors mise en place.

La figure 2 montre les conséquences au niveau régional de cette évolution des populations au cours de l'automne : les attaques cessent presque totalement dans tous les peuplements de Sologne situés au sud de la Ferté-Beauharnais, alors que la forêt d'Orléans et les peuplements du nord de la Sologne subissent de très graves

dégâts allant jusqu'à la défeuillaison totale. L'infestation progresse en forêt de Montargis et gagne les massifs de Rambouillet et de Fontainebleau.

Les populations de ces diverses régions sont à nouveau très différemment affectées par la diapause (fig. 4) :

— A Romorantin, seuls 3 p. 100 des cocons libèrent des adultes en avril 1982, le reste demeure en diapause (22 p. 100 et 28 p. 100 d'émergences en juin et en août 1982).

— Plus au nord de la Sologne, les populations sont également fortement diapauses ; 7 à 8 p. 100 seulement des cocons donnent lieu à des émergences au printemps à la Ferté-Beauharnais, à Lamotte-Beuvron et à Sennely.

— En forêt d'Orléans les plus faibles taux de diapause sont observés dans la parcelle d'observation (29 p. 100 de sorties en avril 1982, 64 p. 100 en juin, 5 p. 100 en août). Des taux plus élevés sont obtenus dans d'autres sites : 5 à 7 p. 100 seulement d'émergences en avril dans deux autres boisements du massif de Lorris et dans le massif d'Ingrannes.

— En forêt de Fontainebleau, on note par contre un pourcentage important d'individus à développement rapide ; 47 p. 100 des sorties ont lieu en avril et le reste en juin.

3.3. *Evolution des populations en 1982*

3.31. *Printemps 1982*

En 1982, à la suite de la réduction de population de 1981 et de l'entrée en diapause des cocons, il n'y a pas de population printanière dans le sud de la Sologne, comme le montrent les dénombrements des jeunes colonies en parcelles (fig. 5). Dans le nord, ne subsistent que de très faibles populations. Il en est de même en forêt d'Orléans, dans le massif de Lorris, alors que des populations plus importantes se maintiennent dans le massif d'Ingrannes. En forêt de Fontainebleau et de Rambouillet, par contre, la cohorte du printemps 1982 est importante.

Ces populations ont une fécondité normale (tabl. 1). Celles du nord de la Sologne et de la forêt d'Orléans subissent un très fort parasitisme. Plus de 60 p. 100 des œufs et 33 p. 100 des larves sont parasités dans la parcelle 429 et des estimations voisines sont obtenues dans d'autres sites du massif de Lorris où l'on observe 94 p. 100 de parasitisme des cocons sur les quelques populations survivant à la fin du cycle ; 29 p. 100 des larves et 88 p. 100 des cocons sont parasités dans le massif d'Ingrannes ; 26 p. 100 des larves et 63 p. 100 des cocons à Sennely ; 72 p. 100 des larves à la Source. Dans la parcelle de Fontainebleau, au contraire, 8,5 p. 100 des œufs et 3 p. 100 des larves seulement sont parasités. Toutefois, les cocons subissent à leur tour un parasitisme important (62 p. 100). A Rambouillet les larves sont également peu parasitées et le parasitisme des cocons est un peu plus faible (56 p. 100).

Indépendamment du parasitisme, les observations parcellaires montrent que plus de 97 p. 100 des fausses chenilles meurent avant la dispersion dans le massif de Lorris tandis que 52 p. 100 survivent en forêt de Fontainebleau. Cette importante

mortalité en forêt d'Orléans est une conséquence du parasitisme des œufs qui exposent les survivants des colonies décimées à l'action des prédateurs et du climat ; elle peut également être liée à la surpopulation et aux phénomènes de jeûne observés à l'automne 1981.

A Fontainebleau, le dépôt des pontes est tardif (fin avril, début mai), mais après un développement larvaire rapide, la dispersion est précoce comme en forêt d'Orléans (fin juin, début juillet).

La carte de la figure 2 confirme l'évolution de l'intensité de la pullulation du sud-ouest vers le nord-est au printemps 1982. La disparition des populations est totale dans toute la Sologne à l'exception de quelques foyers (Sennely) et il ne subsiste que des populations résiduelles en forêt d'Orléans sauf dans le massif d'Ingrannes. Au contraire, des populations relativement importantes, bien qu'encore localisées, sont enregistrées à Fontainebleau et à Rambouillet. Dans les différents sites, une forte proportion des énomynphes évoluent sans diapause pour donner à la fin juillet-août, une 2^e génération automnale :

— 55 p. 100 (La Source) à 67 p. 100 (Sennely) en Sologne ;

— 32 p. 100 (parcelle 241) à 63 p. 100 (parcelle 429 en forêt d'Orléans dans le massif de Lorris ; 88 p. 100 dans celui d'Ingrannes ;

— 78 p. 100 à Fontainebleau ;

— 56 p. 100 à Rambouillet.

3.32. *Vol de juin 1982*

Malgré l'importance des émergences d'adultes de ce vol à partir des cocons diapausants de 1980 et de 1981 (fig. 4), quelques colonies seulement sont observées dans la nature à Fontainebleau (fig. 3) et près d'Orléans (La Source). Ces dernières proviennent uniquement de pontes déposées tardivement après le 20 juin ; parasitées à 95 p. 100, elles n'évoluent pas au-delà du 4^e stade.

3.33. *Automne 1982*

Dans la plupart des massifs, l'importance des populations de l'automne 1982 est une conséquence directe des effectifs et du parasitisme au printemps. Ainsi les recensements de jeunes colonies (fig. 3) montrent l'extinction de l'infestation, amorcée dès le printemps dans la parcelle de Lorris et l'accroissement des populations à Fontainebleau. Toutefois, dans le sud de la Sologne, malgré l'action des prédateurs (rongeurs) et des parasites sur les cocons demeurés en place, des populations réapparaissent à partir des insectes restés en diapause depuis l'automne 1980 (fig. 4). Des colonies sont à nouveau observées dans la parcelle des Tourreux (fig. 3).

Les pontes correspondent à une bonne fécondité. Celles des populations résiduelles de la forêt d'Orléans, observées essentiellement à Ingrannes, sont presque totalement décimées par les parasites (80 p. 100 de mortalité). A Fontainebleau, elles sont détruites à 60 p. 100 ; à Romorantin, 15 p. 100 des œufs seulement sont parasités ; 9 p. 100 n'évoluent pas (vitellus sec). La mortalité non parasitaire des larves est de 55 p. 100 dans la parcelle de Fontainebleau et de 50 p. 100 dans celle de Romorantin.

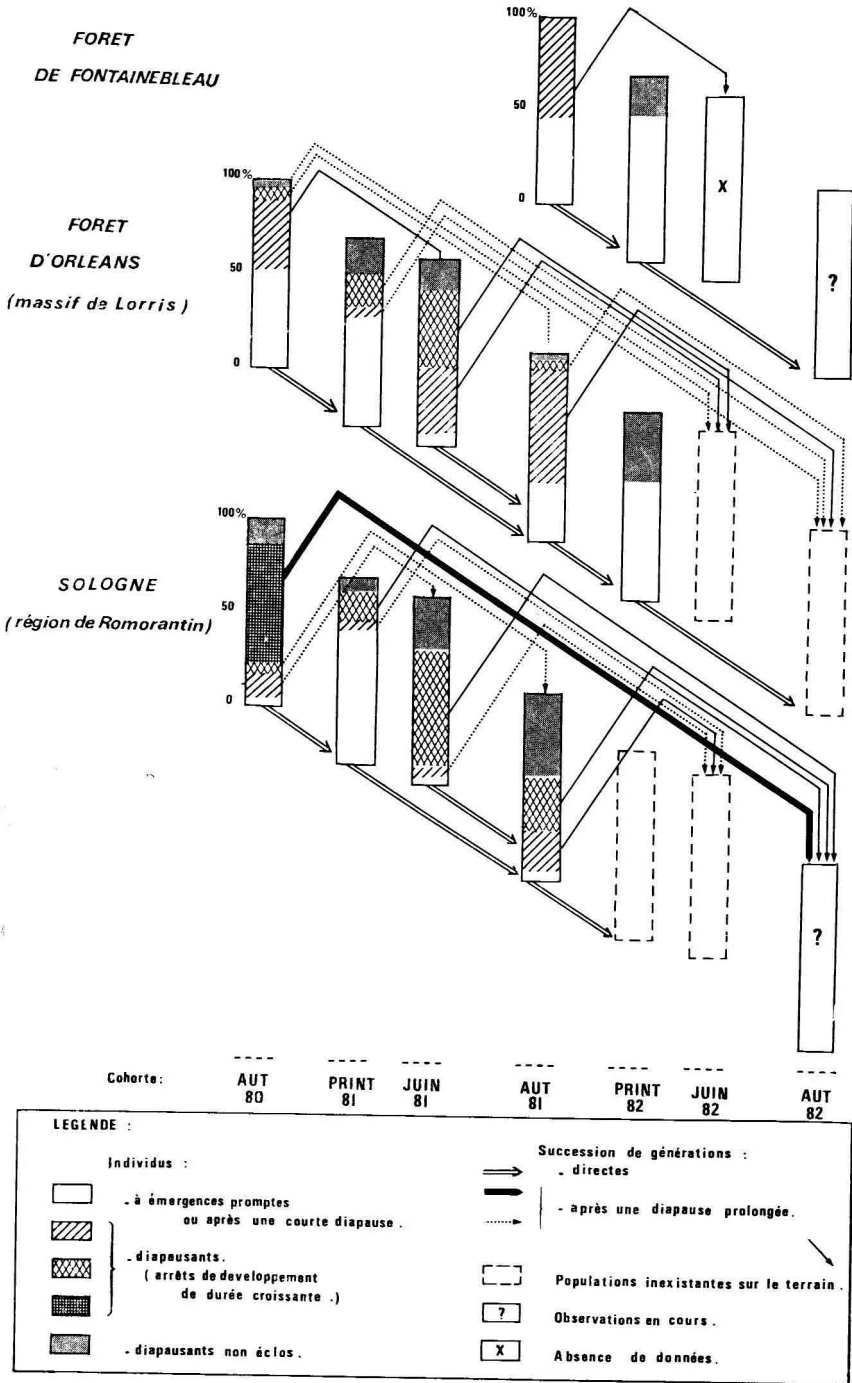


FIG. 4

Variations de l'intensité de la diapause au cours de la gradation dans différents massifs forestiers.

During the outbreak, diapause intensity changes in forests.

TABLEAU 2

Principales espèces parasites.

Main parasites species throughout the study.

I. - Sologne

Parasites	Automne 1980	Printemps 1981	Juin 1981	Automne 1981	Printemps 1982	Juin 1982	Automne 1982
Des œufs		<i>Achrysocharella ruforum</i> KRAUSSE**	<i>A. Ruforum</i> **	<i>A. ruforum</i> **		<i>A. ruforum</i> **	<i>A. ruforum</i> * <i>Diprioncampe diprioni</i> FERRIERE*
Des larves		<i>Drino gilva</i> HART*	<i>D. gilva</i> *	<i>D. gilva</i> * <i>Diplostichus janithrix</i> HTG <i>Drino inconspicua</i> MEIG. <i>Holocremnus colurnatus</i> HOLM.	<i>D. gilva</i> ** <i>D. inconspicua</i> <i>D. janithrix</i> <i>H. colurnatus</i>		
Des éonymphes libres	<i>Exenterus amictorius</i> PANZ* <i>Exenterus adpersus</i> HTG	<i>E. amictorius</i> * <i>E. adpersus</i>		<i>E. amictorius</i> <i>E. adpersus</i> <i>Exenterus oriolus</i> HTG	<i>E. amictorius</i> ** <i>E. adpersus</i>		
Des cocons	<i>Aptesis basizonia</i> GRAV.	<i>A. basizonia</i> *			<i>A. basizonia</i> <i>Agrothereutes adustus</i> GRAV.		

* Parasitisme appréciable.

** Parasitisme très important.

II. - Forêt d'Orléans

Parasites	Automne 1980	Printemps 1981	Juin 1981	Automne 1981	Printemps 1982	Juin 1982	Automne 1982
Des œufs		<i>A. ruforum</i>	<i>A. ruforum</i> *	<i>A. ruforum</i> *	<i>A. ruforum</i> **		
Des larves	<i>D. gilva</i>	<i>D. gilva</i>	<i>D. gilva</i> <i>Holocremnus</i> <i>cothurnatus</i> <i>Lamachus</i> <i>coalitorius</i> THUNBERG	<i>D. gilva</i> * <i>H. cothurnatus</i>	<i>D. gilva</i> **		
Des éonymphes libres	<i>E. amictorius</i>	<i>E. amictorius</i> <i>E. adpersus</i>		<i>E. amictorius</i> ** <i>E. adpersus</i>	<i>E. amictorius</i> **		
Des cocons	<i>A. basizonia</i>	<i>A. basizonia</i> <i>Gelis sp.</i>		<i>A. basizonia</i> *	<i>A. basizonia</i> ** <i>Gelis sp.**</i>		

III. - Forêt de Fontainebleau et de Rambouillet

Parasites	Automne 1980	Juin 1981	Automne 1981	Printemps 1982	Juin 1982	Automne 1982
Des œufs				<i>A. ruforum</i> **		<i>A. ruforum</i> ** <i>D. diprioni</i>
Des larves			<i>D. gilva</i>	<i>D. gilva</i> <i>H. cothurnatus</i>		
Des éonymphes libres				<i>E. amictorius</i> ** <i>E. adpersus</i> * <i>E. oriolus</i>		
Des cocons				<i>A. basizonia</i> <i>Gelis sp.</i>		

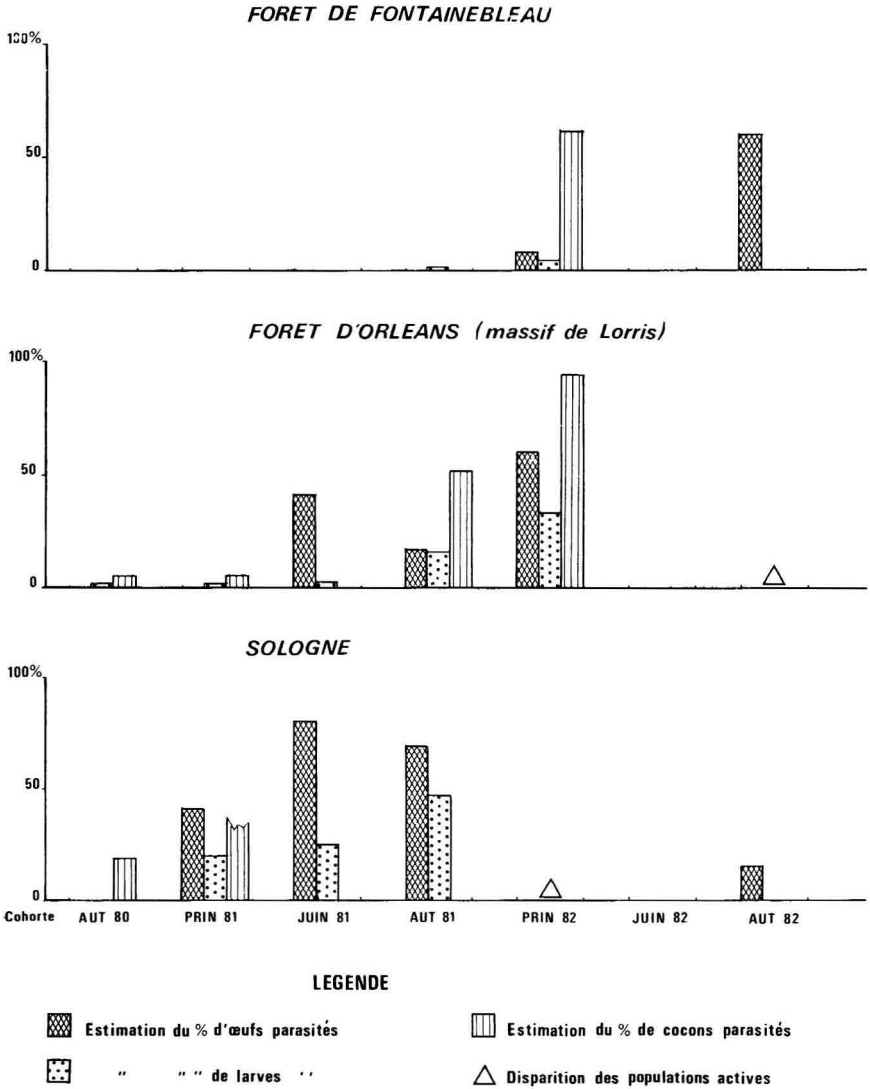


FIG. 5

Evolution du pourcentage d'œufs, de larves et de cocons parasités dans les différents massifs.

Evolution of parasiting percentage in eggs, larvae and cocoons in different forests.

Les émergences d'adultes provenant de cocons diapausants ont lieu à la fin août après les sorties normales. Il en résulte un développement plus tardif des populations à Romorantin (formation des cocons en novembre) qu'à Fontainebleau (formation des cocons en octobre).

Les enquêtes effectuées à la fin de l'automne (fig. 2) confirment l'achèvement de la régression de l'infestation en forêt d'Orléans et dans le nord de la Sologne. Le massif d'Ingrannes, à son tour, ne présente plus que quelques dégâts. L'attaque connaît un nouvel essor dans le massif de Rambouillet qui subit des dégâts importants et, à un moindre degré, en forêt de Fontainebleau, où une forte augmentation des populations est notée localement près d'Achères-la-Forêt. Au sud de l'aire d'observation, des populations non négligeables se reconstituent dans la région de Romorantin et en Brenne.

3.4. Principales espèces parasites

Les principales espèces entomophages dont l'action a été observée au cours des générations successives (tabl. 2) sont :

— des Chalcidiens, parasites des œufs : *Achrysocharella ruforum* KRAUSSE assure à lui seul la quasi-totalité du parasitisme des pontes ; à l'automne 1982, on note une certaine activité de *Dipriocampe diprioni* FERRIERE ;

— des tachinaires, parasites des larves, essentiellement *Drino gilva* HART ; à partir de l'automne 1981, un certain parasitisme est également dû à *Drino inconspicua* MEIG. et à *Diplosticus janithrix* HTG. ;

— des ichneumons parasites des larves : *Holocremnus cothurnatus* HOLM et à un moindre degré *Lamachus coalitorius* THUNBERG causent à partir de l'été 1981 une mortalité parfois appréciable dans les différents sites ;

— des ichneumons parasites des éonymphes libres : ils sont constants. *Exenterus amictorius* PANZ, le plus important, cause de très fortes mortalités à Sennely, à l'automne 1981 et à Rambouillet au printemps 1982 ; vient ensuite *Exenterus adpersus* HTG. *Exenterus oriolus* HTG. est observé à Sennely et à Rambouillet ;

— des ichneumons parasites des éonymphes dans le cocon : le principal *Aptesis basiozonia* GRAV. est cause, sauf dans les foyers récents de Fontainebleau et de Rambouillet, de mortalités importantes. Il est capable d'attaquer des générations successives sans arrêt de développement sur les cocons en diapause : ce fut le cas à l'automne 1980 à Romorantin. *Agrothereutes adustus* GRAV., abondant à Fontainebleau en 1964, n'est rencontré qu'au printemps 1982 en Sologne. On note aussi *Gelis* sp. également hyperparasite et des chalcidiens.

Ces espèces, à l'exception de *E. oriolus* avaient déjà joué un rôle important au cours de la gradation précédente : au printemps 1964, on avait enregistré à Fontainebleau une certaine mortalité des œufs due essentiellement à *A. ruforum* puis une mortalité des éonymphes due principalement aux tachinaires du genre *Drino* (*D. gilva* et surtout *D. inconspicua*) et aux Ichneumonides parasites des éonymphes libres (*E. amictorius*, *E. adpersus*) ou en cocons (*A. basiozonia*, *A. adustus*). Les pontes de la 2^e génération furent totalement détruites par *A. ruforum*. Par la suite, *D. gilva*, *L. coalitorius* et *H. cothurnatus* contribuèrent activement à la régulation des populations résiduelles issues des éonymphes diapausantes.

A. ruforum, *D. gilva* et *A. basizonia* ont donc été des facteurs de régulation essentiels des 2 gradations. Toutefois l'impact de *D. inconspicua* et d'*A. adustus* fut plus limité au cours de cette nouvelle génération.

3.5. Discussion

Les observations de l'évolution des populations au cours de cette nouvelle gradation confirment la rapidité de la multiplication de l'insecte et la faible durée de la période de pullulation, toujours rapidement suivie d'une régression, faits déjà constatés au cours de la gradation précédente et dans d'autres régions d'Europe : Allemagne, Russie, Pologne notamment (DUSAUSSOY & GERI, 1966, 1971 ; GERI & DUSAUSSOY, 1966 ; EICHHORN, 1982 ; GRISON & JACQUIOT, 1964 ; URBAN, 1965 ; SCHWENKE, 1964 ; RYVKIN, 1963 ; PILAWA & PISKOR, 1962 ; THALENHORST, 1942).

L'infestation a progressé régulièrement suivant un axe sud-ouest, nord-est. Ceci rappelle les faits observés en 1963-1964, où le diprion signalé dans le sud de la Sologne quelques années auparavant (région de Saint-Aignan) avait d'abord attaqué le massif de Lorris, puis la totalité de la forêt d'Orléans, enfin les forêts de Fontainebleau et de Rambouillet. Elle est caractérisée par l'apparition et la disparition de populations sur des régions entières, bien délimitées, à l'intérieur desquelles paraissent se produire des phénomènes d'une assez grande homogénéité.

Les observations de terrain et de laboratoire ont permis de vérifier le schéma d'apparition des vagues d'émergence d'adultes, établi lors de la gradation précédente, et confirment le rôle prépondérant joué par le parasitisme et la diapause dans les fluctuations numériques de *Diprion pini*. Ces 2 facteurs dont l'incidence est très variable d'une population à une autre constituent de véritables facteurs-clés (MORRIS, 1963). En revanche, la fécondité demeure relativement constante (120 œufs par femelle en moyenne) ; elle correspond aux estimations les plus élevées de la littérature et est supérieure à celles citées par CEBALLOS & ZARCO (1952) en Espagne et par VASIC' & ZIVOJINOVIC' (1960) en Yougoslavie.

L'évolution des populations de *D. pini* depuis 1980 peut se résumer ainsi :

— après l'automne 1980, les populations qui s'étaient vraisemblablement développées dans le sud de la Sologne et en Brenne, depuis plusieurs générations, entrent en arrêt de développement. Les quelques individus n'ayant pas subi de diapause et leur descendance sont décimés par les entomophages en 1981. Au contraire, les populations de la forêt d'Orléans, dont les faibles taux de parasitisme paraissent attester une installation plus récente, évoluent en majorité de façon continue. Elles se multiplient pour aboutir à une véritable pullulation à l'automne 1981 dans le massif de Lorris, le nord de la Sologne et à une réinfestation du massif d'Ingrannes. Toutefois, dès l'automne 1981, des taux élevés de parasitisme des cocons sont observés dans le nord de la Sologne et dans plusieurs sites de la forêt d'Orléans tandis qu'à leur tour les populations entrent en majorité en diapause.

Simultanément, l'infestation gagne vers le nord les forêts de Rambouillet et de Fontainebleau où des taux de parasitisme peu élevés sont notés ainsi qu'une incidence réduite de la diapause.

En 1982, les populations du nord de la Sologne et de la forêt d'Orléans, sont à leur tour détruites par les parasites et vraisemblablement par d'autres facteurs liés à la surpopulation de 1981. Ces populations sont, sauf dans le massif d'Ingrannes, anéanties au début de la génération d'automne.

A Fontainebleau et à Rambouillet, l'attaque progresse. Mais l'incidence des parasites devient importante sur les cocons de la 1^{re} génération et sur les pontes de la 2^e, limitant, surtout à Fontainebleau, l'expansion des populations à l'automne 1982.

Durant cet automne, on voit réapparaître les populations du sud de la Sologne et de la Brenne, demeurées en diapause depuis 1980, peu importantes par leur effectif, mais du fait de leur faible taux de parasitisme, tout risque de reprise de l'infestation n'est pas exclu.

Cette étude confirme aussi l'échec régulier du développement de populations à partir du vol de juin dans le Bassin parisien déjà observé au cours de la gradation précédente. Dans nos régions, ce sont les cohortes de printemps et d'automne qui assurent le développement des populations. Une situation très différente se présente dans les pays nordiques ou d'altitudes élevées, où le développement de l'insecte est univoltin, avec diapause obligatoire, et où les descendants de la vague de juin jouent un rôle essentiel (EICHORN, 1976, 1979, 1982). L'action des facteurs réglant l'apparition et la survie de cette cohorte (conditions climatiques, état du feuillage) mériterait d'être approfondie.

Il est remarquable que les jeunes larves issues du vol de juin éclosent peu de temps après l'apparition du nouveau feuillage dont elles ne peuvent se nourrir, mais qui devient consommable ultérieurement par la population d'automne. Des phénomènes identiques sont observés chez d'autres diprions : en Amérique du Nord, ALL, BENJAMIN, IKEDA & MATSUMURA ont montré les propriétés répulsives d'extraits des jeunes aiguilles de *Pinus banksiana* Lambert sur *Neodiprion swainei* Middleton et *N. rugifrons* Middleton, et mis en évidence l'existence dans ces aiguilles de diterpènes qui peuvent être répulsifs à doses élevées et seulement ralentir la croissance à des plus faibles concentrations (ALL & BENJAMIN, 1975 a et b ; IKEDA, MATSUMURA & BENJAMIN, 1977 a et b). NIEMALA, MANNILA & MANTSALA (1982) ont retrouvé certaines de ces substances sur le pin sylvestre et testé leur efficacité sur *Neodiprion sertifer* Geoffroy. Leur concentration décroît rapidement au fur et à mesure de l'évolution du nouveau feuillage ; il semblerait qu'elle soit particulièrement élevée sur le feuillage qui repousse après d'importantes défeuillaisons.

L'importance des effectifs d'adultes qui, « programmés » par le jeu des arrêts de développement pour sortir en juin, sont éliminés, souligne encore le rôle de ces arrêts de développement pour la dynamique des populations de l'insecte. Ainsi, on ne peut envisager une prognose fiable des pullulations de lophyre sans connaître les taux de diapause affectant les populations.

EICHORN (1977, 1979, 1982) apporte un premier élément pour cette connaissance : selon lui, la photophase intervient sur les derniers stades larvaires ; nous avons confirmé : en 16 heures de photophase ou plus, les populations de nos régions échappent généralement à la diapause. Ce fait explique, en particulier, que les populations de printemps dont les derniers stades sont soumis, en juin, à des photophases longues soient peu diapausantes (cas de populations des printemps 1981 et 1982, figure 4) sauf si elles sont particulièrement tardives (cas constaté en 1967,

DUSAUSSOY & GERI, 1971) : les derniers stades larvaires évoluent alors en photophase décroissante après le solstice d'été. Il explique également que la plupart des individus issus de la vague de juin, dont le développement est encore plus tardif, soient diapausants et montre le rôle fondamental de la phénologie sur la dynamique des populations du lophyre, déjà souligné pour le parasitisme (DUSAUSSOY & GERI, 1966, 1971).

Toutefois, cette seule action de la photophase est insuffisante pour rendre compte de tous les faits observés ; en particulier :

— la possibilité pour les individus d'automne qui subissent les jours les plus courts d'évoluer rapidement et de sortir en avril avant les individus diapausants de la population de printemps et de la vague de juin ;

— l'entrée en diapause de la presque totalité de certaines populations alors que d'autres présentent, simultanément, peu d'arrêts de développement (populations de Romorantin et de la forêt d'Orléans en 1980) ;

— les variations de la durée de la diapause et du pourcentage d'individus diapausants ; en particulier leur augmentation apparente au fur et à mesure des générations, fait déjà constaté sur la gradation précédente (DUSAUSSOY & GERI, 1971).

Les expériences que nous avons entreprises pour la compréhension de ces phénomènes seront détaillées dans un prochain article.

4. Variations de l'intensité des attaques de lophyre et de leurs conséquences en fonction de l'environnement forestier

4.1. Relations établies au cours des enquêtes au niveau des massifs forestiers

4.1.1. Incidence des niveaux de populations antérieurs

Les relations entre l'intensité de l'infestation et les caractéristiques des peuplements étudiés peuvent varier en fonction des niveaux de population précédemment atteints ; leur incidence a été préalablement étudiée.

Durant la phase de croissance des populations, les attaques des différentes localisations d'un massif nouvellement infesté sont d'autant plus fortes qu'elles ont été importantes au cours des générations précédentes. Cette relation s'amortit après la phase de pullulation. Ainsi au printemps 1981, les attaques sont d'autant plus fortes qu'elles ont été importantes à l'automne 1980, dans le massif de Lorris, mais non en Sologne. La relation entre les populations des générations successives s'atténue à Lorris après l'automne 1981 : elle est très apparente en 1982 dans les nouveaux foyers de Fontainebleau. Cette disparition de la liaison entre les populations successives peut être une conséquence de facteurs dépendants de la densité (on se rapportera notamment au modèle de MORRIS, 1963). Parmi ceux-ci l'état du feuillage pourrait avoir un rôle important. Des infestations plus faibles sont effectivement notées lorsque le feuillage a été gravement endommagé.

4.12. *Relations entre l'intensité de l'infestation et la structure du milieu forestier*

L'intensité des attaques n'est liée qu'à un nombre très limité de facteurs du milieu forestier, ce sont :

— les essences attaquées : l'insecte s'attaque avant tout au pin sylvestre ; les dégâts sont beaucoup plus faibles sur les pins noirs (essentiellement des pins laricio, *Pinus nigra* ssp. laricio var. *corsicana* et *calabrica* Poir.). Ils sont quasiment nuls sur les pins maritimes (*Pinus pinaster* Ait.) et *strobis* (*Pinus strobis* L.). Toutefois, l'importance des dégâts sur pins noirs augmente au cours de la gradation (tabl. 3) ;

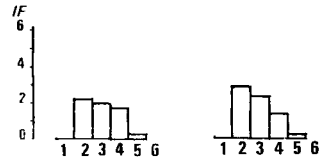
TABLEAU 3

Moyenne des indices d'infestation (IF) en fonction des espèces de pin.
Average infestation index (IF) as a function of pine species.

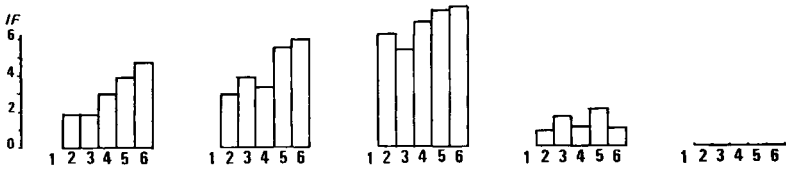
Essences	Nombre d'observations	Cohortes				
		Août 1980	Printemps 1981	Août 1981	Printemps 1982	Août 1982
A) Fontainebleau						
P. sylvestre	49	—	—	—	1,14	1,20
P. noir	7	—	—	—	0,14	0
B) Forêt d'Orléans Massif de Lorris						
P. sylvestre	70	4,15	4,65	8,5	1,7	0
P. noir	2	0	1	4	1,5	0
P. maritime	2	0	0	0	0	0
C) Sologne						
P. sylvestre	97	3,72	1,33	3,71	0,14	1,19
P. noir	28	0	0,14	0,64	0,35	0,04
P. maritime	8	0	0	0	0	0

— la hauteur et l'âge des pins : à l'exception de Fontainebleau où les plus grands pins sont situés en dehors de l'aire actuellement attaquée, l'importance des populations croît avec la taille des arbres (fig. 6). Cette relation comme la précédente s'observe surtout en début de l'infestation et confirme des observations déjà effectuées sur la gradation de 1963 ; après quelques générations, l'insecte infeste également les jeunes boisements.

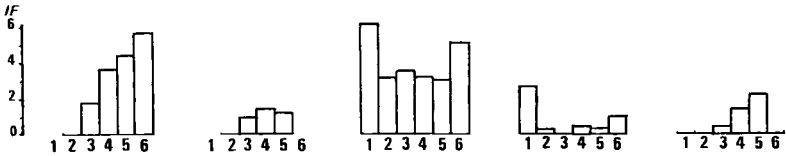
A. FORET DE FONTAINEBLEAU



B. FORET D'ORLÉANS (massif de Lorris)



C. SOLOGNE



Cohorte AUT 80 PRINT 81 AUT 81 PRINT 82 AUT 82

	EFFECTIFS		
	FONTAINEBLEAU	SOLOGNE	LORRIS
1 Pins de 2 à 5m	1	2	1*
2 " " 5 à 10m	6	7	1
3 " " 10 à 15m	13	26	2
4 " " 15 à 20m	8	28	12
5 " " 20 à 30m	17	30	30
6 " " 30 et +	0	1	21

* 0 pour AUT 80 et PRINT 81

FIG. 6

Indices d'infestation (IF) en fonction de la hauteur des arbres.

Average infestation index (IF) according to the height of trees.

En outre, les attaques paraissent plus importantes dans les peuplements possédant des clairières et un peu plus faibles lorsque la densité des boisements, toutes essences confondues, augmente ; cette relation disparaît lorsque la pullulation atteint son niveau maximum.

Les autres facteurs étudiés paraissent sans incidence sur les populations. On a seulement observé parfois de plus faibles infestations sur les lisières exposées au sud, et, d'autre part, un regroupement des larves sur le côté nord des pins, au cours de l'été, dans les habitats chauds. Ces faits confirment des observations de 1964 selon lesquelles les fausses chenilles craignent un fort ensoleillement.

En particulier, les peuplements de pins sylvestres purs ne sont pas plus attaqués que ceux où le pin sylvestre est en mélange avec des feuillus ou d'autres conifères. Ils peuvent même être moins attaqués, en particulier dans les boisements inférieurs à 20 m de haut. Ce n'est que lorsque les pins sont dominés par de nombreux feuillus (situation rarement rencontrée) ou en mélange avec un grand nombre de conifères moins vulnérables, que les infestations paraissent plus faibles. En outre, les pins sont aussi attaqués dans des peuplements situés à la proximité de feuillus, de pins sylvestres en mélange ou de pins sylvestres purs.

4.2. Relations observées au cours de la gradation entre la composition spécifique des différents massifs forestiers et le développement des populations de diprion

S'il n'apparaît pas, localement, de liaison entre l'intensité des attaques et la constitution des boisements, il n'en est pas de même si on considère les effectifs des différentes essences et leur répartition sur l'ensemble de chaque massif forestier.

Au cours de cette gradation, comme au cours de la précédente, certaines régions subissent les premières attaques et supportent le plus longtemps de fortes infestations, ce sont :

- pour la forêt d'Orléans, le massif de Lorris,
- pour Fontainebleau, la région d'Achères-la-Forêt,
- pour Rambouillet, la région de Gambaiseuil.

Elles sont constituées de peuplements purs de pin sylvestre ou de boisements où le pin sylvestre est largement dominant.

Au contraire, les autres parties des massifs forestiers à prédominance de feuillus tels le massif d'Ingrannes, en forêt d'Orléans, ont subi des infestations plus modérées, rapidement limitées par les parasites qui se sont vraisemblablement multipliés dans les secteurs fortement infestés. Il semble par ailleurs que les régions où les pins sylvestres ont été, pour une grande part, éliminés au cours des 20 dernières années, au profit de feuillus, aient subi des attaques plus faibles au cours de cette gradation, qu'au cours de la gradation précédente.

4.3. Conséquences des pullulations de lophyre : attaques de scolytides

Les infestations de *D. pini*, malgré l'importance des défeuillaisons causent rarement la mort des arbres. Il existe cependant un danger d'apparition d'attaques de scolytides à la suite de ces pullulations (GERI, GOUSSARD, ROUSSEAU, 1982).

Si, en Sologne, on constate la repousse du feuillage et la récupération progressive des arbres, de telles attaques ont lieu en 1982 dans le massif de Lorris. Les premiers arbres morts sont décelés en juillet et, dès septembre, on observe, dans de nombreux peuplements, des dégâts importants d'*Ips sexdentatus* Boerner. et de *Tomicus pini-perda* L. entraînant la mort des pins.

Les observations faites sur l'ensemble du massif et plus particulièrement dans une dizaine de sites très attaqués montrent que, le développement des populations de scolytides, vraisemblablement lié à l'affaiblissement des pins par *D. pini*, ne se produit pas au hasard. De nombreux bois rémanents demeurent au sol, à la suite d'éclaircie dans le foyer le plus important. Différents facteurs, favorisant le développement des populations de scolytides directement ou par l'affaiblissement des arbres ont été notés : populations locales de scolytides déjà importantes dues aux bois entreposés et aux résidus de coupe (Vallet, 1981), sols hydromorphes, pins âgés, sécheresse estivale.

D'une façon générale, la longévité du pin sylvestre est relativement faible dans ce massif où il occupe souvent des sols ingrats, argileux et compacts. Comme le souligne JAMIN (1977) les risques de pourritures et d'attaque parasitaire y sont très élevés sur les arbres âgés.

4.4. Discussion

L'existence pour le diprion du pin de liaisons stables au cours des générations entre l'infestation et certaines caractéristiques de boisements semblables à celles qui ont été mises en évidence pour la processionnaire (GERI, 1971, 1980, 1983) n'a pu être établie et ces premiers résultats laissent peu d'espoir d'en faire apparaître par des études statistiques plus élaborées.

Si l'importance des populations de processionnaire est liée à des caractéristiques du milieu forestier (exposition, densité des peuplements, mélange d'essences) susceptibles d'être utilisés pour limiter les dégâts, de telles relations ne sont pas évidentes pour le diprion. Il semble notamment que des peuplements en mélange soient aussi attaqués que des peuplements purs et qu'une forêt jardinée soit aussi vulnérable qu'une forêt équienne.

Cette différence entre ces deux défoliateurs est vraisemblablement de nature éthologique : l'attraction par les silhouettes puis des processus tactiles règlent le comportement des adultes et la recherche du maximum d'ensoleillement celui des larves de processionnaire (DEMOLIN, 1969 a et b) ; les populations de cet insecte dépendent donc étroitement du milieu forestier ; au contraire le diprion, bien qu'il paraisse dans un massif forestier d'abord attiré par les grands pins, peut coloniser ensuite n'importe quel pin sylvestre.

De plus, les relations mises en évidence entre les populations de lophyre et certains facteurs du milieu forestier (taille des pins, nature des essences) sont modifiées de façon importante au cours des différentes phases de la gradation.

Il apparaît, en revanche, que la constitution même des massifs, les surfaces imparties aux diverses essences et leur importance relative ne sont pas sans incidence sur le développement des populations de diprion.

En outre, les caractéristiques sylvicoles des divers peuplements sont susceptibles d'exercer un effet sur l'impact des ravageurs secondaires (scolytides) que les enquêtes menées au niveau des massifs forestiers devraient permettre de mieux apprécier ultérieurement.

5. Conclusion

Le rôle essentiel du parasitisme et de la diapause dans la dynamique des populations de diprion est confirmé. Les parasites n'interviennent de façon efficace que lorsque plusieurs générations de l'insecte se sont développées dans un massif forestier et ils éliminent alors les populations à l'état de vie active. Une fraction importante des individus demeure en diapause assurant, même si elle ne cause pas de véritable reprise de l'infestation, le maintien local de l'espèce.

La diapause de longue durée affecte rarement les populations nouvellement établies dans un massif forestier. Son rôle est déterminant au cours des 3 phases de multiplication, de régression et de latence. La connaissance des facteurs qui la conditionnent est indispensable pour la mise au point de techniques efficaces de prévision du développement des populations à long terme.

Cette nouvelle gradation du lophyre s'est développée du sud de la Sologne vers la forêt de Fontainebleau suivant un schéma de progression voisin de celui de la gradation précédente. La propagation de l'infestation correspondant à la direction des vents dominants et les capacités de vol du diprion généralement sous-estimées (DUSAUSOY & GERI, 1966) suggèrent des phénomènes migratoires. La multiplication préalable de l'insecte au sud de l'aire d'infestation a pu être favorisée par la plus grande vitesse d'évolution des larves dans ces régions favorables au développement de générations continues. Celles-ci, grâce à la fécondité de l'insecte et à la rareté initiale des parasites dans le milieu, assurent un accroissement rapide des populations.

Les informations acquises au cours de cette gradation permettent, dès à présent, une prognose à court terme, basée sur la connaissance de l'évolution spatiale des populations, des modifications de leurs parasitismes au cours de la gradation, et sur l'observation du devenir des éonymphes.

Compte tenu de l'activité des parasites et de ses grandes variations au cours des générations successives, des applications de lutte biologique peuvent être envisagées ; l'étude de la processionnaire en Corse nous avait conduit à des conclusions beaucoup plus pessimistes quant à l'utilisation des entomophages ; cette autre espèce présentant des taux de parasitisme assez constants malgré l'abondance des parasites dans le milieu (GERI, 1980 a et b). Pour *D. pini*, la multiplication de parasites très actifs (*A. ruforum* et *A. basizonia*) et leur transfert dans des zones récemment infestées peuvent être réalisées. Plus simplement, en fonction des connaissances acquises sur l'évolution des populations des individus parasités pourraient être transférés de régions très infestées vers les nouveaux foyers. Ces constatations montrent l'apport de la connaissance de la dynamique des insectes pour l'utilisation des méthodes de lutte.

Au plan de l'aménagement forestier, des solutions sont plutôt à rechercher dans l'aménagement de l'ensemble des massifs forestiers et dans la répartition des essences

au niveau régional que dans des interventions localisées sur la structure et composition spécifique des boisements. Il est vraisemblable qu'une plus forte proportion de boisements en feuillus et en conifères non attaqués dans la région Centre serait utile pour limiter le développement des pullulations de l'ophyre. La diversification des essences de pins (pins laricio, pins sylvestres, pins maritimes) actuellement pratiquée dans l'Orléanais, va dans ce sens. Ainsi, dans le massif de Lorris, si le pin sylvestre est conservé sur les sols qui ne peuvent convenir à d'autres essences, il cède largement le pas au pin laricio peu employé auparavant dans les reboisements, qui donne une production supérieure et qui dans le climat de l'Orléanais échappe généralement aux dégâts de processionnaire. Le pin maritime est réintroduit malgré les risques de gel et les reboisements sont également effectués en pin weimouth (*P. strobus*), en douglas (*Pseudotsuga menziesii* F R.) et en sapins de Vancouver (*Abies grandis* Lindl.).

Il s'avère par ailleurs que les principaux dégâts consécutifs aux attaques de diprion proviennent non de l'insecte lui-même mais d'insectes ravageurs secondaires tels *Ips sexdentatus* et *Tomicus piniperda*. Pour éviter ces enchaînements, le plus grand soin doit être apporté en cas de pullulation de diprion aux habituelles mesures d'entretien, nécessaires pour préserver la forêt de l'installation des scolytides. C'est également sous cet angle que l'optique de maintien du pin sylvestre sur des sols difficiles est la plus discutable.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement MM. G. ROUSSEAU, du S.R.A.F. de la région Centre, et J. CHARLY, agent technique à l'O.N.F. de Fontainebleau, pour les nombreuses observations dont ils nous ont fait bénéficier et R. HAM, ingénieur de notre station, pour sa participation efficace aux enquêtes.

Ce travail a bénéficié de la collaboration technique de G. ARRETEAU.

Summary

Evolution of a new outbreak of Diprion pini L. in the south of the « Bassin parisien »

I. - Development of the gradation until 1982 and connection with environment factors

Following a new outbreak of *Diprion pini* L. in southern « Bassin parisien », a study was carried out for following insect populations evolution and for determining regulation factors.

The record are constituted by : i) regional surveys supported by simple infestation data, ii) more detailed surveys at the large stand scale, iii) observations of the evolution of every life cycle at the plot scale.

The research is concerned basically by parasitism and diapause, whose importance for the sawfly population regulation was already noted during earlier gradation (1963-1964).

This study confirms both factors are really « key factors » determining population evolution during all the outbreak phases : increasing, decreasing and latence.

The outbreaks shifted from the South-West to the North-East, as was remarked during the earlier gradation. The following regions were attacked successively : « Brenne », southern « Sologne », northern « Sologne », « Orleans » forest, « Fontainebleau » and « Rambouil-

let» forests. According to our own earlier studies and other works on this subject, the outbreak did not persist more than 2 years at the same place.

The newly established populations are poorly diapausing and escape from parasites. These become quickly efficient and eliminate populations after a few generations. However many individuals remain diapausing, allowing locally the preservation of species.

The knowledge of factors that determine the development interruptions is essential for carrying out prognosis methods with support the control of this pest. The experimentations on this subjects will be described in a second paper.

The relationships between attack intensity and structure and specific composition of forest environment are described. The results give us little hope of using sylvicultural means to establish stands better able to withstand sawfly outbreaks. Favouring black pine and diversifying tree species in the country may bring some for increasing resistance to diprion attacks.

Reçu le 27 décembre 1982.

Accepté le 2 novembre 1983.

Références bibliographiques

- ALL J.N., BENJAMIN D.M., 1975 a. Deterrent (s) in jack pine, *Pinus banksiana*, influencing larval feeding behavior and survival of *Neodiprion swainei* and *N. rugifrons*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **68**, 495-499.
- ALL J.N., BENJAMIN D.M., 1975 b. A feeding preference bioassay for *Neodiprion* Sawflies on jack pine, *Pinus banksiana*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **68**, 553-556.
- BARBEY A., 1925. *Traité d'entomologie forestière*. Paris, Berger-Levrault, 749 p.
- CEBALLOS G., ZARCO E., 1952. *Ensayo de lucha biológica contra una plaga de Diprion pini L. en masas de Pinus sylvestris L. de la Sierra de Albarracín*. Madrid, Inst. Esp. Entomol., 38 p.
- CHATELAIN L., 1957. Le Lophyre du pin en Champagne. *Phytoma*, **91**, 32-33.
- CHATELAIN L., 1958. Le Lophyre du pin en Champagne. *Phytoma*, **98**, 39-40.
- DEMOLIN G., 1969 a. Bioécologie de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidence des facteurs climatiques. *Bull. Serv. Plagas Forestales*, **23**, 1-13.
- DEMOLIN G., 1969 b. Comportement des adultes de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., Dispersion spatiale, importance économique. *Ann. Sci. For.*, **26** (1), 81-82.
- DUSAUSOY G., GERI C., 1966. Etude d'une population de *Diprion pini* L. (Hym. Symphites) en forêt de Fontainebleau. I. - Données biologiques sur *Diprion pini* L. et sur les principaux parasites. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)*, **2** (3), 503-534.
- DUSAUSOY G., GERI C., 1971. Etude des populations résiduelles de *Diprion pini* L. après la gradation de 1963-1964. *Ann. Sci. For.*, **28** (3), 297-322.
- EICHHORN O., 1976. Dauerzucht von *Diprion pini* L. (Hym. Diprionidae) in laboratorium unter Berücksichtigung der Fotoperiode. *Auz. Schädlingskd. Pflanzen. Umweltsch.*, **49**, 38-41.
- EICHHORN O., 1976-1977. Autökologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) (Hym. Diprionidae). I. - Herkunftsbedingte Unterschiede im Schlüpfverlauf und Diapauseverhalten. *Z. Angew. Entomol.*, **82**, 394-414.
- EICHHORN O., 1977. Autökologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) (Hym., Diprionidae). III. - Laborzuchten. *Z. Angew. Entomol.*, **84**, 264-282.
- EICHHORN O., 1979. Autökologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* (L.) (Hym., Diprionidae). V. - Generations und Schlüpfwellenfolge. *Z. Angew. Entomol.*, **88**, 378-398.
- EICHHORN O., 1982. Untersuchungen zur Ökologie der Gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym., Diprionidae). VII. - Populations dynamische Faktoren. *Z. Angew. Entomol.*, **94**, 271-300.

- GERI C., DUSAUSOY G., 1966. Etude d'une population de *Diprion pini* en forêt de Fontainebleau. II. - Etablissement d'une table de mortalité. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (NS)*, **2** (3), 535-545.
- GERI C., 1971. Etude du niveau de population de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. dans la vallée du Niolo en Corse. Notes préliminaires sur les cycles biologiques 1965-1966 et 1967-1968. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **2** (2), 67-87.
- GERI C., GRISON P., 1975. Etudes sur la dynamique des populations de processionnaires du pin en Corse. *Bull. Soc. Hist. Nat. Corse*, **617**, 51-62.
- GERI C., 1980 a. *Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes forestiers ; cas de Diprion pini L. (Hyménoptère, Diprionidae). Dynamique des populations de la processionnaire du pin Thaumetopoea pityocampa Schiff. (Lepidoptera, Thaumetopoeidae) dans l'île de Corse.* Thèse d'Etat, Orsay, Univ. Paris Sud, 249 p.
- GERI C., 1980 b. Etudes sur les populations de processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff., *Lepidoptera Thaumetopoeidae. Ecol. Mediterr.*, **6**, 151-172.
- GERI C., 1981. *Observations sur l'évolution d'une gradation de lophyre du pin (Diprion pini L.) en Sologne et dans l'Orléanais. Tentative d'appréciation des relations entre le développement des populations du ravageur et la structure de l'environnement forestier.* A.S.P. Piren, Villefort, septembre 1981, 19 p. (document dactylographié).
- GERI C., GOUSSARD F., ROUSSEAU G., 1982. Situation actuelle des attaques de lophyre du pin dans la région Centre et en Ile-de-France. *For. Priv.*, **144**, 69-76.
- GERI C., 1983. Dynamique de la Processionnaire du pin dans la vallée du Niolo en Corse au cours des cycles 1965-1966, 1967-1968, 1969-1970. Rôle de certains caractères du milieu forestier. *Ann. Sci. For.*, **40** (2), 123-156.
- GRISON P., JACQUIOT C., 1964. Observations sur une invasion de *Diprion pini* L. en forêt de Fontainebleau. *C.R. Acad. Agric.*, **50**, 998-1006.
- IKEDA T., MATSUMURA F., BENJAMIN D.M., 1977 a. Mechanism of feeding discrimination between matured and juvenile foliage by two species of pin sawflies. *J. Chem. Ecol.*, **3**, 677-694.
- IKEDA T., MATSUMURA F., BENJAMIN D.M., 1977 b. Chemical basis for feeding adaptation of pine sawflies *Neodiprion rugifrons* and *Nediprion swainei*. *Science*, **197**, 497-499.
- JAMIN J.K., 1977. *Contribution à l'échelle du dépérissement provoqué par les coléoptères scolytides sur le pin sylvestre en région Centre.* Mémoire Ecole Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson, 88 p.
- MAZEH A., 1981. *Contribution à l'étude de la dynamique des populations de Diprion pini L. (Hymenoptera, Diprionidae).* D.E.A. Paris, Univ. Paris VI, 52 p.
- MORRIS R.F., 1963. Predictive population equations based on key factors. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, **32**, 16-21.
- NIEMALÄ P., MANNILA R., MANTSÄLÄ P., 1982. Deterrent in Scots pine, *Pinus sylvestris*, influencing feeding behavior of larvae of *Neodiprion sertifer* (Hymenoptera, Diprionidae). *Ann. Ent. Fenn.*, **48** (2), 57-59.
- PFEIFFER C., 1964. Un ravageur inattendu en forêt de Fontainebleau. Le Lophyre du Pin. *Phytoma*, **155**, 35-36.
- PILAWA J., PISKOR M., 1962. Gradacja borecznika sosnowca na Goraym Slasku w latach 1958-1960. *Sylvan, warszawa*, **106** (6), 57-76.
- RYVKIN B.V., 1963. Zur Kenntnis der Biologie von Kiefernblattwespen in Bjelorusland. *Beitr. Entom.*, **13** (3/42), 455-464.
- SCHWENKE W., 1954. Grundzüge der Populationsdynamik und Bekämpfung der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini* L. *Z. Angew. Entomol.*, **54**, 101-107.
- THALENHORST W., 1942. Der Zusammenbruch einer Massenvermehrung von *Diprion pini* L. und seine Ursachen. *Z. Angew. Entomol.*, **29**, 368-411.
- VALLET E., 1981. *Etude du dépérissement du Pin sylvestre en région Centre et des principaux ravageurs scolytides associés : Tomiscus piniperda, Ips sexdentatus et Ips acuminatus (Col. Scolytidae).* Thèse 3^e cycle. Orléans, Univ. Orléans-la-Source, 142 p.
- VASIC'K, ZIVOJINOVIC' D., 1960. The common pine sawfly *Diprion pini* L. in Maljen in years 1954 and 1955. Life history, ecology and population dynamics. *Zast. Bilja*, **57-58**, 31-71.