



Repartition spatiale et dispersion de *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera Scolytidae) en foret d'Orleans

Daniel Sauvard, François Lieutier, J. Leveux

► To cite this version:

Daniel Sauvard, François Lieutier, J. Leveux. Repartition spatiale et dispersion de *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera Scolytidae) en foret d'Orleans. *Annales des sciences forestières*, 1987, 44 (4), pp.417-434. hal-02728455

HAL Id: hal-02728455

<https://hal.inrae.fr/hal-02728455>

Submitted on 2 Jun 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.

Répartition spatiale et dispersion de *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera Scolytidae) en forêt d'Orléans

D. SAUVARD, F. LIEUTIER, J. LEVIEUX

INRA, Station de Zoologie forestière
Centre de Recherches d'Orléans
Ardon, F 45160 Olivet

Résumé

La répartition spatiale de *Tomicus piniperda* L. a été étudiée dans des peuplements de Pin sylvestre (*Pinus silvestris* L.) de la Forêt d'Orléans en utilisant comme indice de présence le nombre de pousses tombant sur le sol suite à la nutrition de maturation de l'insecte.

La distribution estivale de l'insecte apparaît relativement homogène sur de grandes surfaces (0,4 à 0,6 insecte/m²) à l'exception de fortes concentrations (jusqu'à 30 insectes/m²), les foyers, localisés autour de zones riches en sites de reproduction (pins dépérissants, rondins frais). Dans ces foyers la densité diminue de manière exponentielle du centre vers la périphérie.

La répartition spatiale évolue au cours de l'année. Pendant la période de reproduction les insectes sont concentrés sur les sites de ponte. Lors de leur maturation ils se dispersent lentement à partir de ces sites, la dispersion maximale étant atteinte lors de l'hivernation. La comparaison au niveau des foyers des nombres d'émergents obtenus à partir des sites de reproduction et des nombres de pousses suggère en outre qu'un mouvement de dispersion d'une ampleur moyenne de l'ordre du kilomètre intervient dès l'émergence. Il en résulte un fond de population relativement homogène sur de grandes surfaces, représentant 40 à 80 p. 100 de la population observée en maturation. Ces mouvements de population de *T. piniperda* apparaissent bien adaptés à l'exploitation de milieux imprévisibles et temporaires.

Mots clés : Insecte, Scolytidae, *Tomicus piniperda*, *Pinus silvestris*, répartition spatiale, dispersion, échantillonnage.

1. Introduction

La connaissance de la répartition spatio-temporelle d'un ravageur et de ses fluctuations constitue l'un des préalables indispensables à toute étude de dynamique des populations. Dans le cas des Scolytes, leur distribution en forêt n'est généralement saisie que de manière approximative, laquelle n'autorise pas à aborder d'emblée des études de dynamique des populations. Pour préciser cette distribution il est nécessaire d'étudier d'abord la répartition du ravageur à l'échelle de l'arbre avant d'étendre nos connaissances à celle de la parcelle puis du massif forestier. Dans quelques cas, la distribution intra arbre des Scolytes a été bien étudiée, en particulier aux Etats-Unis (SHEPHERD, 1965 ; DUDLEY, 1971 ; OHMART, 1972 ; FARGO *et al.*, 1978). En revanche, peu de travaux traitent de leur répartition à l'échelle de la parcelle. En condition

épidémique cette donnée n'a guère d'intérêt car la quasi totalité des arbres succombent ; en condition endémique, c'est la difficulté de repérer les sites de reproduction qui limite ce genre d'étude. Il en résulte que l'importance des populations de Scolytes n'est généralement connue que par des indices imprécis ou tardifs.

De même, les phénomènes de dispersion, très importants pour la biologie de ces insectes, ont été étudiés du point de vue du vol (ATKINS, 1959, 1960, 1961 ; GARA, 1963) et du comportement (ATKINS, 1966 b ; KANGAS *et al.*, 1971 ; EIDMANN, 1977 ; BOTTERWEG, 1982 ; WOOD, 1982) mais leur incidence sur la répartition a été peu appréhendée.

Les particularités biologiques des espèces du genre *Tomicus* représentent une situation favorable pour aborder une étude de distribution. Les jeunes imagos effectuent en effet leur nutrition de maturation non pas sur leurs sites de développement comme chez la plupart des autres Scolytes, mais dans les jeunes rameaux des pins où ils forent une galerie axiale ; cette alimentation a été bien étudiée par LÄNGSTRÖM (1983). Les pousses attaquées cassent sous l'action du vent, fournissant ainsi au sol un indice de la présence de ces insectes, lequel peut être mis à profit pour estimer l'importance de leurs populations en cours de maturation, sans qu'il soit nécessaire d'étudier au préalable la répartition à l'échelle de l'arbre.

La principale espèce du genre, *Tomicus piniperda* L. (l'Hylésine du Pin), a en outre une importance économique certaine. Si, à l'état endémique, il ne se reproduit généralement que sur des arbres dépérissants, sa nutrition de maturation occasionne des pertes de croissance non négligeables dans les peuplements sains. Depuis une dizaine d'années il provoque ainsi d'importants dégâts sur Pin sylvestre (*Pinus silvestris*) en forêt d'Orléans.

Ces observations biologiques et économiques sont à l'origine du présent travail, les aspects présentés ici n'ayant jamais été étudiés chez cette espèce dans notre pays.

Nous rapportons ici les premiers résultats obtenus dans l'étude de la répartition spatiale de *T. piniperda* en utilisant des pousses tombées au sol dans une série de parcelles de Pin sylvestre de la forêt d'Orléans.

2. Matériel et méthodes

2.1. Sites d'étude

L'étude s'est déroulée en 1984 et 1985 dans le massif de Lorris, secteur oriental de la forêt domaniale d'Orléans. On y a choisi 7 parcelles de 15 à 20 hectares réparties en deux groupes, Est (parcelles 434 et 435) et Ouest (parcelles 538, 540, 546, 548, 552) distants de 7 kilomètres. Elles portent des peuplements de Pin sylvestre de 30 à 40 ans, irrégulièrement parsemés de feuillus.

Deux parcelles du groupe Ouest (538 et 548) avaient été éclaircies pendant l'hiver 1983-1984 et d'abondants rémanents laissés sur place. En outre, 800 stères de bois d'industrie étaient restés stockés près de la parcelle 548 pendant toute la période de reproduction de *T. piniperda* au printemps 1984.

2.2. Effectifs de *T. piniperda* pendant la phase de nutrition estivale

La répartition de l'insecte pendant la phase de maturation a été étudiée par le ramassage des pousses au sol sur une série de transects de 1 m de large. Les récoltes ont eu lieu tous les 15 jours pendant l'été et l'automne, tous les mois pendant l'hiver.

Deux types de transects ont été utilisés. Dans le premier type, qui sert de référence, toute la litière a été retirée à la fin du printemps pour permettre une récolte exhaustive des pousses tombant au sol. Dans le deuxième type la litière a été laissée en place et seules les pousses encore vertes ont été récoltées, ceci en vue d'alléger le dispositif. Dans ce cas, la correspondance avec le nombre total de pousses a été obtenue par comparaison avec les récoltes des transects de référence voisins.

En 1984 le dispositif s'étendait sur 6 parcelles, 4 dans le groupe Ouest et 2 dans le groupe Est. Sur chaque parcelle trois transects du premier type avaient été matérialisés, un de 200 m de long et deux de 100 m ; parallèles aux chemins de débardage, ils étaient subdivisés en éléments de 20 mètres. Pendant l'automne, après examen des premiers résultats, des transects complémentaires (deuxième type) ont été installés dans les zones les plus intéressantes.

En 1985 les expérimentations se sont limitées au groupe Ouest. Sur 4 parcelles (538, 540, 546, 548), 20 transects de référence de 20 m de long alternativement parallèles et perpendiculaires aux chemins de débardage ont été mis en place afin d'analyser la distribution des insectes entre deux de ces chemins. Les transects perpendiculaires aux chemins de débardage étaient divisés en éléments de 5 mètres de long.

En outre deux expériences destinées à provoquer des attaques sur pousses ont été menées dans des zones paraissant dépourvues de sites de reproduction. Pour cela, pendant l'hiver 1984-1985 on a abattu 10 pins répartis sur 300 m² environ dans la parcelle 548, de façon à ce que leurs fûts à terre soient attaqués par *T. piniperda* au printemps suivant ; 56 rondins de 1 mètre de long, nouvellement infestés par cet insecte ont été ajoutés au printemps au centre de ce dispositif. Par ailleurs 68 rondins infestés ont été groupés dans la parcelle 552. Deux transects rayonnants ont été installés autour de chaque infestation.

Dans tous les transects mis en place pour chacune des expérimentations on a dénombré le nombre de pousses attaquées au sol et le nombre d'extrémités de galeries de maturation observées dans ces pousses. Le nombre de galeries a été obtenu par la formule :

$$G = \frac{1}{2} (E + P)$$

Avec :

G : nombre de galeries

E : nombre d'extrémités de galerie dénombrées dans les pousses au sol

P : nombre de pousses récoltées

Le nombre de pousses récoltées représente ici le nombre d'extrémités de galerie restées sur l'arbre lors de la cassure des pousses.

Le nombre de pousses consommées par insecte a été étudié dans trois cages contenant chacune un pin de 7-8 ans. On y a introduit début juillet 1985 respectivement 10, 24 et 80 jeunes imagos émergents, avec un sex-ratio de 1. Dans chacune de ces

cages les pousses tombées au sol ont été régulièrement récoltées ; à la fin de l'hiver les rameaux attaqués restés sur les arbres ont été dénombrés.

2.3. Effectifs des jeunes imagos avant leur installation dans les pousses

On a compté le nombre de trous de sortie des jeunes imagos sur les sites de reproduction (fûts d'arbres dépérissants, rondins), nombre qui correspond en moyenne à 85 p. 100 de celui des insectes émergents (SALONEN, 1973). Ceci a été effectué en 1984 sur tous les sites de reproduction rencontrés à l'intérieur d'une bande de 5 mètres de large centrée sur les transects de référence, ainsi que sur les principales zones de reproduction observées ; en 1985, cette étude a été faite sur les rondins et les arbres ayant servi aux infestations provoquées.

2.4. Effectifs des insectes pendant la phase d'hivernation

Après leur phase de nutrition estivale les hylésines hivernent essentiellement dans l'écorce de la base des troncs. Leurs effectifs dans ces sites ont été étudiés en 1984 sur un transect localisé dans la parcelle 548 et en 1985 sur un transect situé au niveau de l'infestation provoquée de la parcelle 552. Trois placettes échelonnées le long de chacun de ces transects ont été choisies, dans lesquelles un échantillon de 4 arbres a été abattu pendant l'hiver. Leurs billes de pied (i.e. les 50 premiers centimètres du tronc au dessus du niveau du sol) ont ensuite été prélevées puis placées à 20 °C en laboratoire jusqu'à la sortie des insectes dont le nombre a été assimilé au nombre d'hivernants.

3. Résultats

3.1 Récoltes des pousses

Les résultats des récoltes de 1984 sur les transects de référence sont présentés dans la figure 1. Malgré la forte variabilité entre les éléments de transect, on distingue trois zones de densité très élevée par rapport à leur environnement, que nous appelons des foyers. L'un, appelé « foyer central » est localisé sur le transect 546 C2-C4, autour d'un groupe de pins dépérissants ; les deux autres, appelés « foyers de bordure » se trouvent en lisière de la parcelle 548 sur les transects 548 A et 548 D, à côté des stocks de bois d'industrie. C'est dans le but de préciser la répartition des pousses autour de ces foyers que furent mis en place les transects complémentaires dont les résultats des récoltes sont traduits dans les figures 2 et 3. On y constate la décroissance des effectifs de pousses en s'éloignant du centre du foyer. On retrouve ce résultat en 1985 au niveau des infestations provoquées (tabl. 1). Le tableau 2 regroupe les récoltes des transects de 20 m, exclusion faite de 2 petits foyers observés dans les parcelles 546 et 548. La répartition des pousses y apparaît assez homogène entre les différentes parcelles, bien qu'elle soit très hétérogène à l'intérieur de chacune d'entre elles.

Nous avons constaté que les récoltes deviennent très faibles pendant l'hiver ; la quasi totalité des pousses attaquées tombent donc au sol avant la fin des ramassages (en fait avant la fin décembre). Le pourcentage des pousses vertes est toujours élevé : 60 à plus de 90 p. 100, ce qui tend à valider les résultats des transects à dispositif allégé, dans lesquels seules les pousses vertes sont récoltées. Enfin, aucun individu de

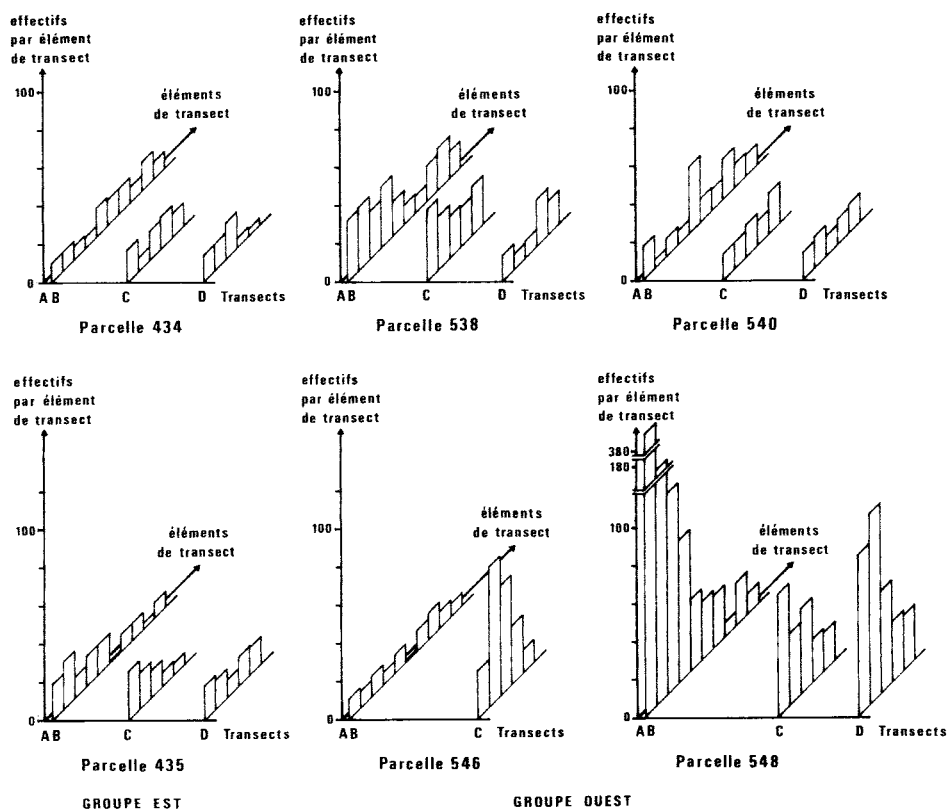


FIG. 1

Effectifs totaux de pousses attaquées récoltées en 1984 sur les transects de référence (éléments de 20 m²).

Total numbers of damaged shoots harvested in 1984 in initial transects (per section of 20 m²).

AB : transect de 200 m de long - transect of 200 m long.

C et D : transects de 100 m de long - transects of 100 m long.

l'espèce *T. minor*, dont les dégâts sur pousses sont similaires à ceux de *T. piniperda*, n'a été observé pendant cette étude ; cette espèce, bien que présente en forêt d'Orléans, peut donc être négligée pour l'interprétation des résultats.

Dans les récoltes de terrain on constate que le nombre de galeries par pousse attaquée tend à croître avec la densité des pousses tombées au sol selon une parabole :

$$\frac{G}{P} = 1,28 + 0,11 \text{ Log } P - 0,01 (\text{Log } P)^2$$

G : nombre de galeries observées par m²

P : nombre de pousses récoltées par m²

Coefficient de détermination : R² = 0,72

Régression calculée pour des valeurs observées de P comprises entre 0,37 et 20 pousses/m².

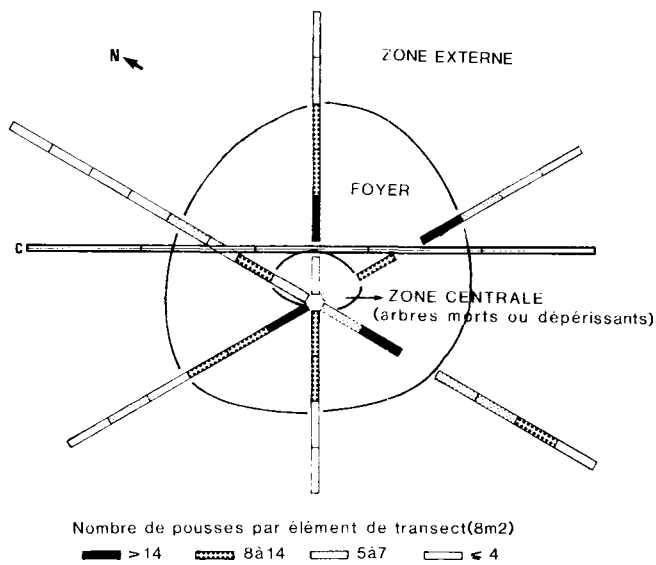


FIG. 2

Effectifs de pousses vertes attaquées récoltées sur les transects complémentaires au transect C de la parcelle 546 (récoltes du 14-10 au 30-11-1984).

Numbers of green damaged shoots harvested in the transects complementary to the transect C of the compartment 546 (Harvesting from 10-14 to 11-30-1984).

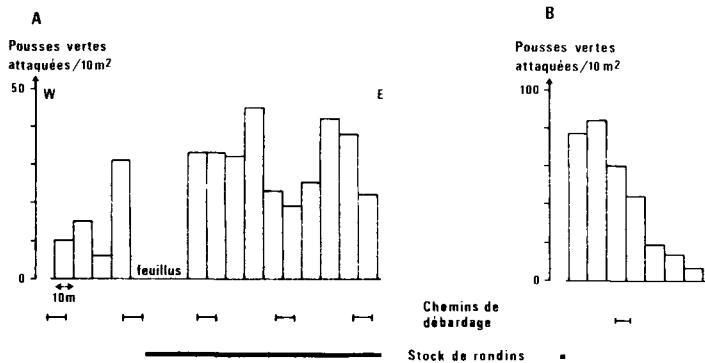


FIG. 3

Effectifs de pousses vertes attaquées récoltées sur les transects complémentaires E et F, au niveau du grand foyer de bordure (voir leur situation figure 6).

Numbers of green damaged shoots harvested in the complementary transects E and F, close to the large border spot (see their situation figure 6).

A : transect E (récoltes du 25-10 au 13-12-1984) - transect E (harvesting from 10-25 to 12-13-1984).
B : transect F (récoltes des 10-11 et 15-12-1984) - transect F (harvesting on 11-10 and 12-15-1984).

TABLEAU 1

Résultats des récoltes sur les transects rayonnants autour des infestations provoquées
(Densités de pousses par 10 m²).

Results of the harvests on the radiant transects from the artificial spots (density of shoots per 10 m²).

Elément de transect	1	2	3	4	5	6	7	8
Parcelle 552 (Moyenne des 2 transects)	160	37	8	4	2	4	3	2
Parcelle 548 Transect 1	190	70	26	8	13			
Transect 2	232	182	101	28	10			

TABLEAU 2

Résultats des récoltes sur les transects parallèles et perpendiculaires
aux chemins de débardage en 1985. (Moyenne et écart-type du nombre de pousses récoltées
par transect de 20 m ou par élément de 5 m).

Results of the harvests on the transects parallel and perpendicular to the skidding roads in 1985.
(Average and standart deviation of the number of shoots harvested
per transect of 20 m or per element of 5 m).

Parcelle	Transects parallèles aux chemins de débardage	Transects perpendiculaires aux chemins de débardage	
		Eléments de transect éloignés des chemins de débardage	Eléments de transect joutant un chemin de débardage
538	13 ± 10	5 ± 3 (a)	6 ± 4 (a)
540	16 ± 6	7 ± 4 (b)	7 ± 4 (b)
546	16 ± 10	5 ± 3 (c)	9 ± 5 (c)
548	19 ± 10	13 ± 9 (d)	12 ± 8 (d)

(a) (b) (c) (d) : Pas de différence significative au seuil de 5 p. 100 entre les moyennes affectées d'une même lettre. [Test des signes ordonnés de Wilcoxon (SIEGEL, 1956)].

L'étude quantitative de la nutrition en cage a donné pour les trois quantités d'insectes introduits (10, 24 et 80) respectivement 18,5, 32 et 94,5 galeries, cela pour un houppier de 4 m² environ.

3.2. Observations sur les sites de reproduction

Dans le foyer central de la parcelle 546, les insectes se sont reproduits en 1984 sur 16 arbres où on a relevé 5 300 trous de sortie, ce qui correspond à 6 400 émergents. Dans le stock de bois situé à proximité du grand foyer de bordure on a observé en moyenne 10 systèmes de ponte et 100 trous de sortie par mètre de rondin, ce qui,

compte tenu du nombre total de rondins présents dans ce tas de bois, correspond à un total de 1 200 000 trous de sortie, soit environ 1 400 000 émergents.

Autour des transects de référence seuls quelques rares sites de reproduction très dispersés ont été observés (chablis, rémanents, arbres dépérissants), d'où une estimation relativement peu fiable des densités d'émergents : parcelles 434 et 435 : 1 700 trous de sortie/ha ; parcelle 538 : 4 000 ; 540 : 1 100 ; 546 : 2 000 ; 548 : 1 400. Les nombres d'émergents par transect pour les parcelles sans foyers (434, 435, 538, 540) en 1984 sont représentés dans la figure 4 en même temps que les densités de pousses récoltées sur ces transects.

Au niveau des foyers artificiels on a observé environ 13 600 trous de sortie pour la parcelle 552 et 23 000 pour la parcelle 548, soit respectivement 16 000 et 27 000 émergents.

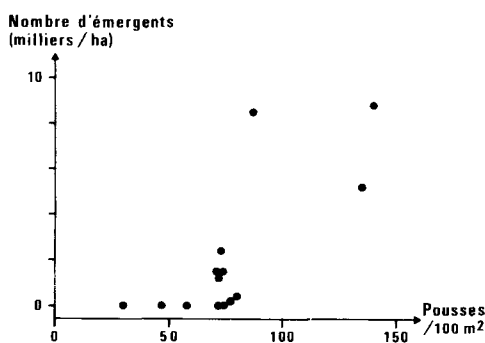


FIG. 4

Nombre d'émergents avant leur installation dans les pousses et densité de pousses attaquées observées en 1984 sur les transects de 100 m des parcelles 434, 435, 538 et 540.

Number of emergent callow beetles before their shoot feeding and damaged shoot density observed in 1984 in the transects (100 m long) of the compartments 434, 435, 538, 540.

3.3. Observations sur les sites d'hivernation

Une très grande variabilité existe entre les arbres quant au nombre d'insectes hivernants. Il est cependant possible de retrouver une évolution voisine de celle des pousses au niveau des foyers. En s'éloignant de leur centre on a ainsi, pour le foyer de bordure de la parcelle 548 (1984) (moyenne et écart-type) $2,7 \pm 3,6$ puis $2,6 \pm 1,6$ et $1,6 \pm 1,0$ hivernants par m^2 et pour l'infestation artificielle de la parcelle 552 (1985) $0,86 \pm 1,11$ puis $0,26 \pm 0,33$ et $0,16 \pm 0,25$ hivernants par m^2 .

Il est possible qu'un certain nombre d'insectes hivernent en dehors de l'écorce des billes de pied mais les quelques prélèvements de contrôle effectués suggèrent qu'il ne s'agit que d'une très faible fraction de la population.

4. Discussion

4.1. Types de répartition spatiale des pousses pendant la phase de maturation

4.11. Répartition en dehors des foyers

On observe une forte agrégativité des résultats de récoltes par élément de transect (fig. 1, parcelles 434, 435, 540, 538, 546 A B), mais celle-ci décroît nettement lorsqu'on considère dans leur entier les transects de 100 ou 200 m, les niveaux de population devenant alors assez homogènes au niveau de la parcelle. A l'intérieur d'une parcelle les résultats des récoltes de pousses de 1985 (tabl. 2) montrent une homogénéité de la distribution des pousses sur toute la largeur d'une bande forestière entre deux chemins de débardage. Au niveau de ces chemins on observe une diminution des effectifs des récoltes (fig. 3 A). Il convient cependant de remarquer qu'il s'agit dans ce cas d'un transect tracé en bordure de parcelle, zone où les chemins de débardage sont particulièrement large : un modèle simple (décroissance linéaire de la densité de pousses au sol dans le chemin de débardage lorsqu'on s'éloigne du couvert) permet d'estimer l'erreur introduite par les chemins de débardage au niveau de la densité de pousses à 0 à 4 p. 100 selon les parcelles. La faiblesse de ces chiffres par rapport à la variabilité des récoltes nous permet d'admettre que l'éparpillement des pousses par le vent conduit à une homogénéisation de leur répartition au sol sur l'ensemble d'une parcelle.

Par contre, d'après les quelques résultats dont nous disposons les fortes densités de pousses sont en relation avec la présence de rémanents et d'arbres attaqués, ou pour le moins avec le nombre d'émergents qui en sont sortis (fig. 4). Une importante quantité de pousses peut cependant être récoltée en l'absence de sites de reproduction observés.

4.12. Répartition dans les foyers

Sur tous les foyers la répartition des pousses du centre vers l'extérieur suit le même modèle (fig. 5) : la densité diminue très rapidement jusqu'à un niveau correspondant aux valeurs hors foyer. La décroissance est assimilable à une fonction puissance d'exposant négatif (coefficient de détermination de 0,92 à 0,99 selon le cas). La valeur absolue de cet exposant, c'est-à-dire la pente de la courbe, tend à augmenter lorsque la surface de la zone de reproduction diminue ; ainsi, pour le foyer artificiel quasi ponctuel de la parcelle 552, cette valeur atteint 3 alors qu'elle n'est que de 2 pour le foyer artificiel de la parcelle 548 et de l'ordre de 1 pour le foyer central. Il s'agit sans doute simplement de la conséquence de la plus ou moins grande dispersion initiale des insectes. La valeur de l'exposant tend également à diminuer lorsque l'importance du foyer augmente (cf. foyer de bordure), ce qui est peut être lié à l'existence d'un maximum de densité de population tolérable pour les Scolytes. Cette interprétation est d'ailleurs confortée par le fait que l'on observe au centre des foyers artificiels des densités du même ordre (20 pousses/m²) qu'au centre du grand foyer de bordure, pourtant beaucoup plus important quant au nombre total d'insectes concernés.

Dans les grands foyers on observe également une légère décroissance de la densité au voisinage immédiat des sites de reproduction ; aucune explication ne nous semble convenir à cette observation. La présence de chemins de débardage tend à linéariser la courbe de décroissance des densités (cf. figure 5, E) ; on observe en effet à leur niveau à peu près la moyenne des densités des secteurs adjacents, ce qui confirme par ailleurs la neutralité de ces zones, ainsi que nous l'avons signalé précédemment.

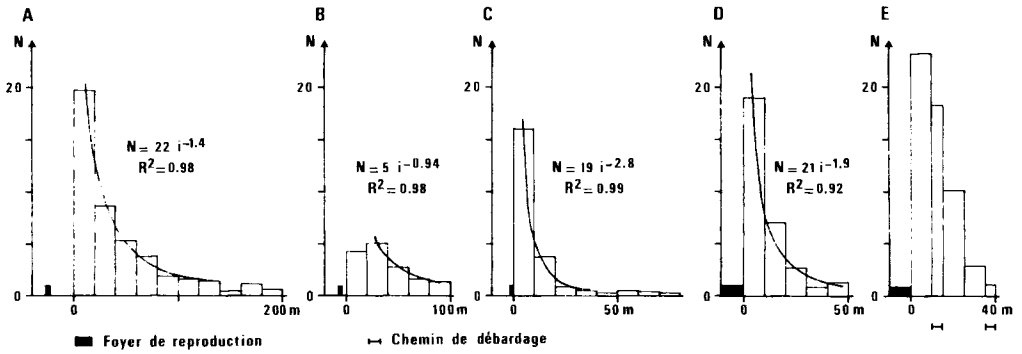


FIG. 5

Répartition des pousses du centre vers la périphérie des foyers
(N : nombre de pousses/m² ; i : numéro de l'élément de transect).

Distribution of shoots from the center to the periphery of the spots
(N : number of shoots/m² ; i : number of section of transect).

A : Grand foyer de bordure - Large border spot.

B : Petit foyer de bordure - Small border spot.

C : Foyer central provoqué (parcelle 552) - Artificial central spot (Forest compartment 552).

D.E. : Foyer central provoqué (parcelle 548) ; transect parallèle (D) et perpendiculaire (E) aux chemins de débardage. - Artificial central spot (Forest compartment 548) ; transects parallel (D) and perpendicular (E) to the skidding roads.

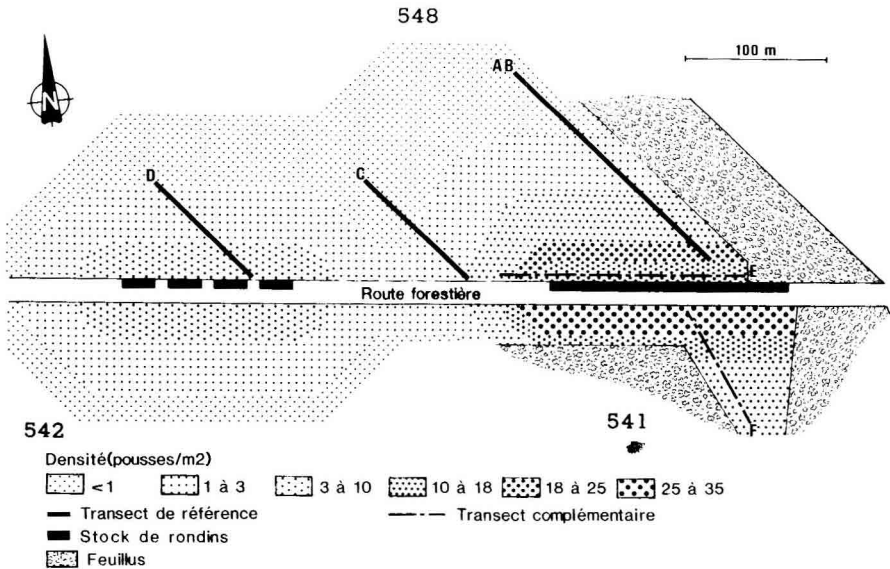


FIG. 6

Répartition des pousses attaquées au niveau des foyers de bordure de la parcelle 548.

Distribution of the damaged shoots in the border spots of the forest compartment 548.

Chiffres totaux : - Total numbers :

Grand foyer : 300 000 pousses sur 3 ha (10/m²).

Large spot : 300,000 shoots on 3 ha (10/m²).

Petit foyer : 70 000 pousses sur 2,3 ha (3/ m²).

Small spot : 70,000 shoots on 2,3 ha (3/m²).

Dans les foyers centraux la répartition des pousses se fait approximativement selon des zones circulaires concentriques (fig. 2). Il n'y a donc pas d'orientation préférentielle des insectes. Toutefois, un léger allongement peut s'observer perpendiculairement aux chemins de débardage (fig. 5 E). Au niveau des foyers de bordure la répartition est homogène tout le long du tas de bois (figure 3 A) et diminue rapidement aux extrémités. Ces observations permettent de reconstituer la structure des foyers représentée figure 6. Dans tous les cas la forme du foyer reproduit donc celle de la zone de reproduction qui en est à l'origine.

4.13. Conclusion

Il ressort de cette discussion que la répartition spatiale des pousses attaquées par *T. piniperda* présente une relative homogénéité sur de grandes surfaces, malgré une importante agrégativité au niveau local. Cette distribution assez régulière est perturbée par des anomalies, les foyers, d'importance parfois considérable, centrés sur les zones de reproduction.

4.2. Dispersion des insectes à l'échelle de la parcelle

Au cours du cycle biologique de *T. piniperda* on observe une évolution de la distribution spatiale de l'insecte, évolution qui peut être bien mise en évidence au niveau des foyers (fig. 7).

Pendant la phase de reproduction la répartition des insectes est extrêmement agrégative, les scolytes se rassemblant en masse sur les rares sites propices (chablis, tas de bois...). Puis, lors de la phase de maturation on observe un étalement progressif des récoltes de pousses, phénomène qui traduit certainement un déplacement des populations d'insectes. Il est cependant difficile de relier la cinétique de ces deux mouvements puisque la chute des pousses est nécessairement postérieure aux attaques et fortement influencée par les intempéries. Le processus d'homogénéisation se poursuit lors de l'entrée en hibernation ; il s'agit probablement dans ce cas non pas d'un phénomène de dispersion mais plutôt la traduction de la distribution réelle des insectes à la fin de la phase de maturation, distribution qui n'apparaît pas dans les récoltes de pousses car celles-ci rassemblent des attaques de différentes époques. Cette hypothèse est d'ailleurs en accord avec les observations de BOTTERWEG (1982) sur *Ips typographus*, bien que la biologie de cette espèce diffère beaucoup de celle de *T. piniperda*. D'après cet auteur les typographes migrant vers leur site d'hibernation ne s'éloignent pratiquement jamais à plus de 5 m de l'arbre source.

Il y a donc pendant l'été et l'automne une lente dispersion des insectes-fils autour de leurs sites de développement, l'uniformité maximale de la distribution étant atteinte pendant l'hivernation.

4.3. Estimation du nombre d'insectes en maturation - Dispersion à l'échelle du massif forestier

On dispose d'un modèle reliant le nombre de galeries à celui des pousses récoltées (cf. 3.1.). En outre les quelques résultats des études quantitatives de nutrition permettent de relier le nombre de galeries par insecte en début de la phase de maturation au nombre de galeries par mètre carré :

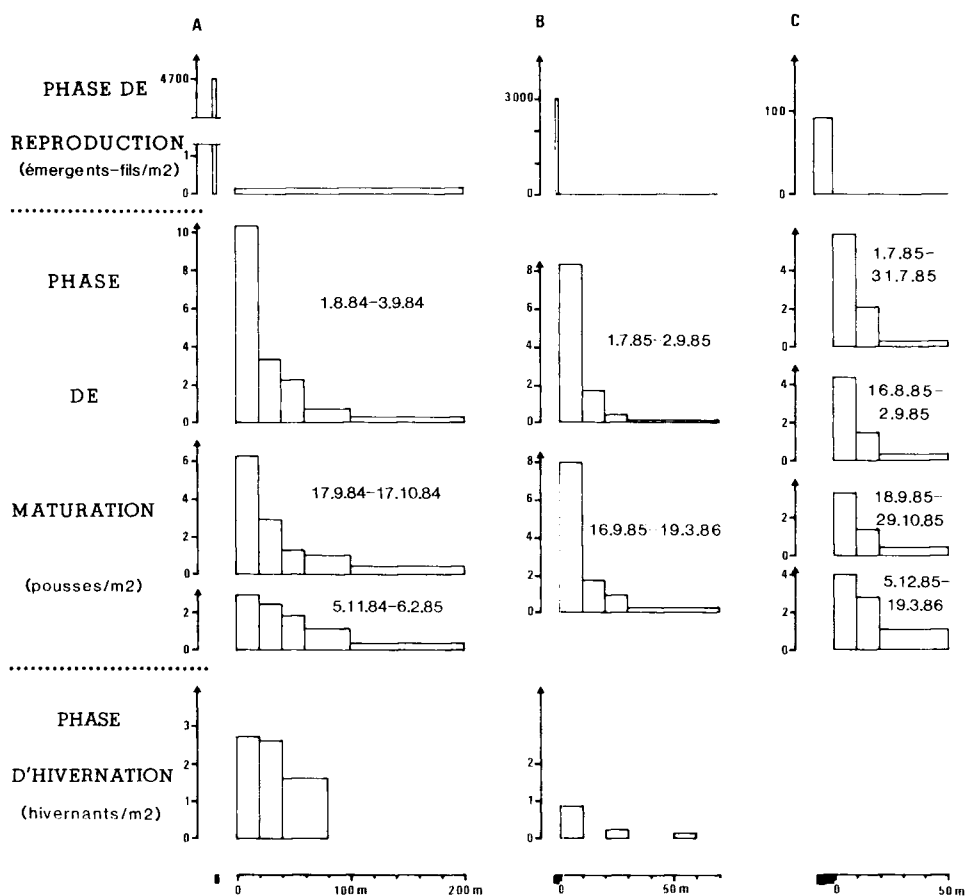


FIG. 7

Evolution de la répartition de T. piniperda au cours de son cycle annuel.

Evolution of the distribution of T. piniperda during its life cycle.

A : Grand foyer de bordure - Large border spot.

B : Infestation provoquée de la parcelle 552 - Artificial spot of the forest compartment 552.

C : Infestation provoquée de la parcelle 548 - Artificial spot of the forest compartment 548.

(Les rectangles noirs représentent les sites de reproduction.)

(The black rectangles represent the reproduction sites.)

$$\frac{G}{S} = 1,78 - 0,027 G$$

G : nombre de galeries par m²

S : nombre de scolytes en début de phase de nutrition (/m²)

Coefficient de détermination R² = 0,62

Ce modèle est bien sûr très approximatif du fait du petit nombre de données, mais il concorde avec les résultats de LÄNGSTRÖM (1983) ; de plus on suppose que les conditions micro-climatiques et biotiques régnant dans les cages n'altèrent pas significativement les résultats par rapport aux conditions naturelles. Sous ces réserves la combinaison des deux modèles précédents permet d'estimer le nombre d'insectes en début de phase de nutrition à partir des récoltes de pousses. Les résultats de cette estimation pour le groupe Ouest sont cartographiés dans la figure 8. Au niveau des foyers les chiffres obtenus concordent avec les données de LÄNGSTRÖM (1979), lequel trouve dans de telles situations 20 000 à 200 000 scolytes par hectare.

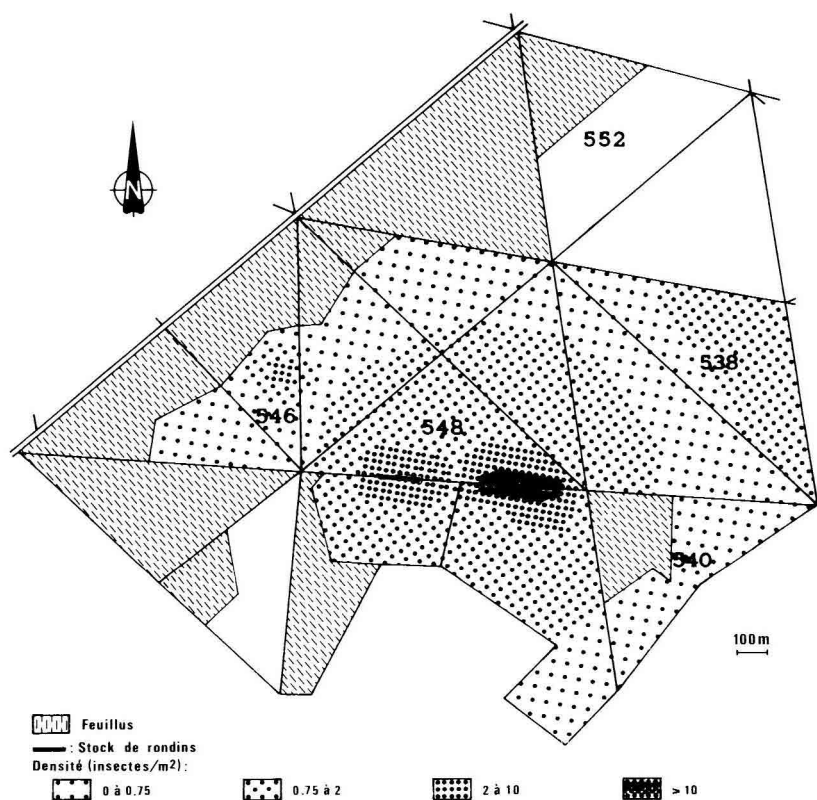


FIG. 8

*Répartition de *T. piniperda* dans le groupe Ouest pendant la phase de maturation en 1984.*

*Distribution of *T. piniperda* in the west group of compartments during the maturation time in 1984.*

On a alors comparé le nombre d'insectes ainsi obtenu aux chiffres d'émersion observés à partir des sites de reproduction (tabl. 3). On constate un excès systématique d'émurgents au niveau des foyers alors que les zones de faible densité sont, elles, largement déficitaires, de 40 à 80 p. 100. Il semble donc qu'un phénomène de

TABLEAU 3

Comparaison des nombres de *T. piniperda* (en milliers) à l'émergence des sites de reproduction et en début de phase de nutrition. Relation avec la distance au grand foyer de bordure.

Comparison of the numbers of *T. piniperda* (per thousands of beetles) at the emergence time and at the beginning of the maturation stage. Relation with the distance from the large border spot.

	Groupe Est Hors foyer	Parcelle 548		P. 540 Hors foyer	P. 538 Hors foyer	Parcelle 546	
		Grand foyer	Hors foyer			Hors foyer	Foyer
Nombre de <i>T. piniperda</i> à l'émergence	66	700 (**)	13	16	42	12	6,4
Nombre de <i>T. piniperda</i> en phase de nutrition	140	180	49	64	70	21	5
Densité de <i>T. piniperda</i> d'origine externe (*) (insectes/m ²)	0,22		0,45	0,41	0,31	0,18	
Distance de la parcelle au grand foyer de bordure de la parcelle 548 (en km)			0,2	0,6	0,8	1	

(*) Différence entre la densité de *T. piniperda* en phase de nutrition et celle à l'émergence.

(**) La moitié des insectes émergeant des stocks de bois sont supposés s'être dispersés sur la parcelle contiguë à la parcelle 548.

dispersion d'une ampleur considérable intervienne. Il en résulte globalement un fond de population relativement homogène sur l'ensemble de la zone, de l'ordre de 0,2 à 0,5 insectes par mètre carré, qui décroît à partir des foyers de débardage ; il représente ainsi près des deux tiers des insectes présents sur environ 300 ha. Ce phénomène est sans doute un facteur majeur de l'homogénéité des populations que l'on observe à grande échelle ; il explique également le fait qu'il puisse exister des attaques sur pousses importantes en l'absence de sites de reproduction apparents. En outre, les conséquences de cette dispersion se sont probablement étendues au-delà des parcelles étudiées puisque, pour expliquer les résultats de l'étude sur pousses, le surplus des foyers de bordure (environ 1,3 million d'insectes) a nécessairement dû se répandre sur 500 à 1 000 hectares de pins, soit dans un rayon de 1 à 2 kilomètres autour de ces foyers. Une telle distance n'a cependant rien d'exceptionnel. Ainsi *Dendroctonus pseudotsugae* disposerait d'une capacité de vol (en laboratoire) de plus de 3 heures avec une vitesse de l'ordre de 100 mètres par minute, soit une distance totale de 20 kilomètres (ATKINS, 1961) ; de même *in natura* BOTTERWEG (1982) observe une dispersion d'au moins 750 mètres pour *Ips typographus* et NILSSEN (1984) des vols exceptionnels atteignant 40 à près de 200 kilomètres pour différentes espèces de *Scolytidae*.

On remarque que dès la récolte du 1/08/1984 les proportions relatives des récoltes de pousses dans les foyers et en dehors de ceux-ci sont déjà approximativement respectées, ce qui tend à prouver que cette dispersion a lieu très tôt, probablement dès l'émergence. On notera enfin que l'importance relative du vol à longue distance semble augmenter avec la taille du foyer.

4.4. Importance des phénomènes de dispersion pour la biologie de *T. piniperda*

Les discussions précédentes montrent que deux comportements semblent exister chez *T. piniperda* à l'émergence des sites de reproduction : alors qu'une partie des jeunes imagos se dispersent sur de grandes distances et forment un fond de population assez homogène, une autre partie reste à proximité des sites de reproduction et ne se disperse que lentement, de proche en proche, au gré des changements de pousses. L'existence de deux comportements de vol simultanés, l'un à courte distance et l'autre à longue distance, a déjà été rapporté par BOTTERWEG (1982) chez *Ips typographus* et par ATKINS (1966b) chez *Dendroctonus pseudotsugae* mais il s'agissait là, de même que pour les chiffres de capacités de vol précédemment cités, de données correspondant à un vol de fin de maturation précédant l'attaque des fûts.

La résultante de ces phénomènes de dispersion est que *T. piniperda* montre au cours de son cycle annuel une tendance marquée à occuper tout l'espace forestier à partir de zones de reproduction très localisées, la dispersion maximale étant atteinte pendant l'hivernation. Ce phénomène a des conséquences importantes pour la stratégie de reproduction de l'espèce *T. piniperda* ne peut en effet se reproduire, en condition endémique, que sur des arbres très affaiblis ou fraîchement abattus. Or ces sites sont rares et dispersés et leur distribution est largement indépendante d'une année sur l'autre. La dispersion des insectes lors de leur maturation dans les pousses permet ainsi l'existence lors de l'essaimage de printemps d'une population minimale d'insectes à proximité immédiate de tous les sites de reproduction potentiels.

A l'essaimage de printemps on observe une redistribution totale des insectes, *Tomicus* se concentrant alors très fortement dans les sites de ponte. Ainsi en 1984-1985 il y avait dans la parcelle 548 au maximum 2 hivernants par mètre carré ; en 1983-1984 les populations y étaient beaucoup plus faibles mais on a observé au printemps 1984 environ 150 000 systèmes de ponte dans les stocks de bois d'industrie, soit, en admettant l'existence de 2 pontes par femelle en moyenne (VALLET, 1981) un nombre approximativement égal d'hivernants pendant l'hiver 1983-1984. Les stocks de rondins ont donc attiré les scolytes sur au moins plusieurs dizaines d'hectares. Ce phénomène d'agrégation, dont la nature primaire ou secondaire est encore discutée (SCHÖNHERR, 1972 ; EIDMANN, 1977 ; LÅNGSTRÖM, 1983 ; BYERS *et al.*, 1985 ; VITE *et al.*, 1986) est le complément naturel de la dispersion dans la stratégie de l'insecte visant à coloniser des habitats imprévisibles et temporaires (ATKINS, 1966a).

La conséquence de ces phénomènes est une variation considérable de la répartition spatiale de *T. piniperda* d'une année sur l'autre en fonction des sites de reproduction disponibles.

La dispersion des jeunes imagos permet en outre une diminution de la concurrence alimentaire pendant la maturation ; elle entraîne peut-être une homogénéisation du patrimoine génétique des populations d'insectes dans l'ensemble du massif forestier.

5. Conclusions

La répartition spatiale horizontale de *Tomicus piniperda* L. est dominée par l'existence de foyers, en particulier autour des tas de bois et des arbres dépérissants

laissés en forêt, où se concentre une grande partie de la reproduction et dans une moindre mesure de la maturation. Entre ces foyers la population du scolyte est diffuse et relativement homogène sur de grandes surfaces.

D'importants mouvements de population se produisent au cours du cycle annuel. Au printemps, les essaimants se concentrent fortement sur les quelques sites de reproduction disponibles. On observe ensuite, en été et en automne, une dispersion des jeunes imagos, sans doute en deux temps ; une partie de la population s'éloigne rapidement lors de l'émergence, à des distances moyennes de l'ordre du kilomètre ; la population restée autour des foyers se disperse ensuite de proche en proche pendant toute la phase de maturation. Ces mouvements permettent une grande variabilité de la répartition d'une année sur l'autre et sont le signe d'une stratégie de reproduction de l'espèce bien adaptée au caractère dispersé, imprévisible et temporaire des sites de ponte.

Cette étude tend en outre à montrer la validité de l'utilisation des pousses au sol comme indice de la répartition spatiale de *Tomicus piniperda* pendant sa phase de nutrition ; on peut ensuite en déduire les grandes lignes de sa distribution pendant les phases de reproduction et d'hivernation. Bien que certains points restent à préciser, en particulier la consommation moyenne de pousses par les insectes pendant la phase de maturation, on dispose avec le genre *Tomicus* d'un modèle unique chez les *Scolytidae* quant à l'approche de la répartition et surtout de l'estimation des niveaux de population de ces ravageurs. Il semble cependant nécessaire d'y adjoindre le dénombrement exhaustif des stocks de bois dont l'importance est primordiale. Il importe en outre de travailler sur des surfaces importantes pour pouvoir prendre en compte l'ensemble d'une population et de ses déplacements. Parallèlement à ces estimations des études sur les modalités d'intervention des phases de dispersion et sur les paramètres démographiques devraient permettre la mise au point d'un modèle d'évolution des populations de ce ravageur en situation endémique.

Reçu le 10 mars 1987.

Accepté le 22 mai 1987.

Remerciements

Les auteurs remercient le personnel de l'Office National des Forêts, en particulier M. Lafouge, Directeur Régional, MM. Bonnaire et Berne, Chefs de Centre, M. Raoul, Chef de Subdivision et MM. Soule et Carre, Chefs de Secteur, pour leur aide technique, sans laquelle cette étude n'aurait pu être menée à bien, et pour la compréhension qu'ils leur ont montrée.

Summary

Spatial distribution and dispersal of Tomicus piniperda L.
(Coleoptera Scolytidae) in the forest of Orléans (France)

The spatial distribution of the Pine Shoot Beetle (*Tomicus piniperda* L.) was studied in 1984 and 1985 in some stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Orleans forest (France). The population density was estimated with the help of the number of shoots damaged by the insects

during their summer maturation stage. These shoots were harvested and counted on a serie of transects. Assuming these results the beetles distribution in the reproduction and hibernation sites was approached.

The estival distribution (fig. 1) appears relatively homogeneous on large surfaces (0,6 to 1,0 shoot/m²), except some local concentrations, the spots (up to 20 shoots/m²). Two kinds of spots have been observed : one central spot, located in the center of forest compartment around a group of dying pines (fig. 2) ; two border spots, much more important, located at the border of a forest compartment, near to piles of cutting wood (fig. 6). Two artificial central spots have also been made by introducing infested logs in the center of a forest compartment. Around all these spots the density of the shoots decreases exponentially from the center to the periphery (fig. 5).

The spatial distribution evolves during the year ; this is particularly clear around the spots (fig. 7). During the reproduction stage the insects are extremely aggregated and concentrated on the scarce places available for oviposition (weakened trees, logs...). During the maturation stage a slow dispersal of the insects is observed, which results from the successive attacks of shoots, the greatest dispersion state being reached at the hibernation times.

In addition, from the number of harvested shoots and from experimental studies of the shoot consumption by *T. piniperda*, we have estimated and mapped the number of insects at the beginning of the maturation stage (fig. 8). The comparison of these results with the number of emergent callow beetles observed on the reproduction sites gives evidence of a systematic excess of emergent beetles into the spots and a systematic lack of emergent beetles out of these spots (tabl. 3). These results suggest that an important dispersal of the callow beetles takes place just after they get out of their reproduction sites. The dispersal flight would concern an average distance of about one kilometer. Consequently an exogenous population is observed out of the spots, slowly decreasing when the distance from the spots increases ; in this case, this population accounts for 40 or 80 p. 100 of the number of beetles maturing out of the spots. Then, the border spots have produced about two third of the maturing bark beetles located in 300 hectares.

The two dispersal phenomena lead to the establishment of a minimum density of population all over the forested area before the spring swarming. In these conditions, the swarming beetles can easily find the available reproduction sites. Then, the large population changes are possibly an important element of the strategy of *T. piniperda* for exploiting temporary and unpredictable habitats which are the rule in endemic conditions.

Key words : Insect, Scolytidae, *Tomicus piniperda*, *Pinus silvestris*, spatial distribution, dispersal, sampling.

Références bibliographiques

- ATKINS M.D., 1959. A study of the flight of the Douglas-Fir Beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. (Coleoptera : Scolytidae). I. Flight preparation and response. *Can. entomol.*, **91**, 283-291.
- ATKINS M.D., 1960. A study of the flight of the Douglas-Fir Beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. (Coleoptera : Scolytidae). II. Flight movements. *Can. entomol.*, **92**, 941-954.
- ATKINS M.D., 1961. A study of the flight of the Douglas-Fir Beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. III. Flight capacity. *Can. entomol.*, **93**, 467-474.
- ATKINS M.D., 1966a. Behavioural variation among Scolytids in relation to their habitat. *Can. entomol.*, **98**, 285-288.
- ATKINS M.D., 1966b. Laboratory studies on the behaviour of the Douglas-Fir Beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk. *Can. entomol.*, **98**, 953-991.
- BOTTERWEG P.F., 1982. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Z. ang. Entomol.*, **94** (5), 466-489.
- BYERS J.A., LANNE B.S., LÖFQVIST J., SCHLYTER F., BERGSTRÖM G., 1985. Olfactory recognition of host-tree susceptibility by pine shoot beetles. *Naturwissenschaften*, **72**, 324-326.
- DUDLEY C.O., 1971. A sampling design for the egg and first instar larval populations of the Western Pine Beetle, *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera : Scolytidae). *Can. Entomol.*, **103** (8), 1291-1313.

- EIDMANN H.H., 1977. Recognition of the trophic environment in requisite-governed forest insects. *Coll. inter. CNRS, « Comportement des insectes et milieu trophique »*, **265**, 151-163.
- FARGO W.S., COULSON R.N., PULLEY P.E., POPE D.N., KELLEY C.L., 1978. Spatial and temporal patterns of within-tree colonization by *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera : Scolytidae). *Can. Entomol.*, **110** (12), 1213-1232.
- GARA R.I., 1963. Studies on the flight behaviour of *Ips confusus* (Lec.) (Coleoptera : Scolytidae) in response to attractive material. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 51-66.
- KANGAS E., PERTTUNEN V., OKSANEN H., 1971. Physical and chemical stimuli affecting the behaviour of *Blastophagus piniperda* L. and *B. minor* Hart. (Coleoptera : Scolytidae). *Acta Entomol. Fenn.*, **28**, 120-126.
- LÅNGSTRÖM B., 1979. Breeding of pine shoot beetles in cleaning residues of Scots pine and subsequent shoot damage on remaining trees. (en suédois) *Skogsentomologiska Rapporter, Sveriges Lantbruksuniversitet*, **1**, 52 p.
- LÅNGSTRÖM B., 1983. Life cycles and shoot-feeding of the pine shoot beetles. *Studia Forestalia Suecica*, **163**, 29 p.
- NILSEN A.C., 1984. Long range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera : Scolytidae and Curculionidae) in Northern Finland. *Ann. Entomol. Fenn.*, **50**, 37-42.
- OHMART C.P., 1972. The within-tree distributions of *Ips paraconfusus* (Coleoptera : Scolytidae) and its insect associates in Monterey pine (*Pinus radiata*). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **72**, 607-609.
- SALONEN K., 1973. On the life cycle, especially on the reproduction biology of *Blastophagus piniperda* L. (Coleoptera : Scolytidae). *Acta. forest. Fenn.*, **127**, 1-72.
- SCHÖNHERR J., 1972. Pheromon beim Kiefern-Borkenkäfer « Waldgärtner » *Myelophilus piniperda* L. (Coleoptera : Scolytidae). *Z. ang. Entomol.*, **71**, 410-413.
- SHEPHERD R.F., 1965. Distribution of attacks by *Dendroctonus ponderosae* Hopk. on *Pinus contorta* Dougl. var. *latifolia* Engelm. *Can. entomol.*, **97**, 207-215.
- SIEGEL S., 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill Inc., 75-83.
- 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* (Coleoptera : Scolytidae). Thèse 3^e cycle. Université Orléans-la-Source. UER de Sciences Fondamentales et Appliquées, 143 p.
- VITE J.P., VOLZ H.A., PAIVA M.R., BAKKE A., 1986. Semiochemicals in Host Selection and Colonization of Pine Trees by the Pine Shoot Beetle *Tomiscus piniperda*. *Naturwissenschaften*, **73** (1), 39.
- WOOD D.L., 1982. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *A. rev. entomol.*, **27**, 411-446.