

Zeitschrift:	Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society
Herausgeber:	Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band:	52 (1979)
Heft:	2-3
Artikel:	La dispersion des Coleoptères forestiers nuisibles
Autor:	Carle, Pierre
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-401917

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 22.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

La dispersion des Coleoptères forestiers nuisibles¹

PIERRE CARLE

Station de Zoologie Forestière, I.N.R.A., Avenue A. Vivaldi, F-84000 Avignon

The dispersal of Coleoptera attacking forest trees – The dispersal of Coleoptera attacking forest trees is conditioned primarily by the insect capacity of movement and by the duration of favorable conditions. Capacity for movement is a specific characteristic, but it can be changed during the «pre-dispersal» phase. Adequate conditions for dispersal are governed mainly by climatic factors and host-plant distribution, or by the host-habitat in the dispersal area of the pest. These relations determine the population group properties.

Dispersal towards egg-laying sites is always closely linked to the presence of the host-plant. Host-plant abundance regulates the level of populations, but their presence at scattered, temporary or unexpected state, and in some cases its real shortage of host material, will induce dispersal even under worst conditions.

Secondary attraction is conditioned by good biological synchronization between the dispersal flights of the pioneers and other members of the same species. It also depends on a part-distribution among the members of a same population.

These mechanisms ensure optimal dispersal and host-searching conditions, avoid risks of isolation, and permit permanent population reconstruction. As a result, the long and frequent movements of individuals which occur generate transfer of individuals between neighbouring populations. This transfer not only induces a continuous change in their volume and their internal structure, but it also brings about a genetical renewing and a natural reinforcement of the vital potential of the species.

Moreover, the success of dispersal is evident through the conquest of new habitats. According to the principle of competitive displacement (DEBACH, 1966) different species with similar ecological niches can not coexist for a long time in the same habitat.

Finally, changes in population due to dispersal permit a better adaptation of the species to the ecological conditions.

Le mot français «dispersion» supporte les deux traductions anglaises de «dispersion» et de «dispersal» dont les significations sont différentes. En effet, d'après ODUM (1965), le terme «dispersion», est surtout utilisé en statistique pour définir la distribution biométrique autour d'une moyenne des caractéristiques d'une population animale. En revanche, celui de «dispersal» dans «population dispersal» caractérise le mouvement des individus d'une population, ou leur dissémination par entrée ou sortie de la population de son habitat selon trois types de déplacements: l'émigration, l'immigration et la migration. SCHNEIDER (1962) restreint le sens du terme «dispersal» aux seuls déplacements qui la diminue (= «contraction») et aux déplacements collectifs (= «collective displacement»). Par ailleurs, ALLEE *et al.* (1963) en accord avec ODUM (1965), pensent que la «dispersion» est une propriété de la population tout comme la densité et la socialisation.

En définitive, pour éviter toute confusion, nous emploierons le terme français de dispersion dans le sens donné par ODUM (1965) à «dispersal» et par

¹Contribution présentée à la Conférence «Dispersal of forest insects: evaluation, theory, and management implications» organisée par l'Union Internationale des Instituts de Recherches Forestières (IUFRO) à l'Institut d'Entomologie de l'Ecole Polytechnique Fédérale, Zürich et Zuoz, Suisse, du 4 au 9 septembre 1978.

ALLEE *et al.* (1963) à «dispersion» pour caractériser les déplacements par migration, émigration et immigration effectués par les individus d'une même population pour passer d'une période d'activité biologique sédentaire à une autre.

La notion de dispersion ne pouvant être définie sans faire référence à celle de populations, nous considérerons la population dans un sens proche des conceptions de PEARL (1937), SALOMON (1957), ALLEE *et al.* (1963) et DAJOZ (1974) donné dans un espace suffisamment limité pour pouvoir être considéré comme une unité écologique.

Les mouvements de populations par émigration et immigration concernent seulement une portion de la population sans retour à la localisation d'origine. Par opposition, la migration au sens de «collective displacements» de SCHNEIDER (1962) ou de «migration» (WILLIAMS, 1957) est le mouvement plus ou moins continu et direct d'un ensemble d'individus, effectué sous le contrôle de l'animal et influencé par des modifications périodiques ou saisonnières de l'environnement avec retour périodique à la colonisation d'origine de tout ou partie de la population.

Divers articles de synthèse (SALOMON, 1957; WILLIAMS, 1957; SCHNEIDER, 1962; JANDER, 1963; DEBACH, 1966) et ouvrages d'écologie (ANDREWARTHA, 1961; ALLEE *et al.*, 1963; ODUM, 1965; KUHNELT, 1969; DAJOZ, 1970) traitent de la dispersion chez les animaux. Cependant, bien qu'ils ne manquent pas d'intérêt, les exemples empruntés à l'entomologie forestière concernent essentiellement des lépidoptères. Pourtant, depuis plus de quinze ans les recherches menées sur ce thème se sont considérablement développées chez les Coléoptères forestiers. Nous en présentons ici une synthèse limitée aux seules espèces nuisibles appartenant aux familles les plus étudiées: scolytides, curculionides, cérambycides, buprestides et scarabéides.

CARACTERISTIQUES GENERALES DE LA DISPERSION CHEZ LES COLEOPTERES FORESTIERS NUISIBLES

En 1927, ELTON écrivait «the idea which we have to start is that animal dispersal is on the whole a rather quiet, humdrum process and that it is taking place all the time as a result of the normal life of the animals». Certes s'il est resté vrai que la dispersion doit être considérée comme un phénomène parfaitement intégré à la vie normale d'une espèce animale il serait erroné de croire que, chez les Coléoptères forestiers nuisibles, il s'agit d'un processus lent et tranquille. La plupart des espèces, en effet, présentent des modalités de comportement leur permettant de hâter ce processus pour le rendre le plus efficace possible. D'ailleurs selon KUHNELT (1969) une loi paraît s'être imposé dans la nature selon laquelle les animaux sont d'autant moins contraints à des déplacements que les conditions indispensables à leur existence sont réparties de façon plus régulière et que les endroits favorables sont plus proches les uns des autres.

Formes et modalités générales de la dispersion

La dispersion d'une population débute au moment où ses représentants quittent leur ancien habitat devenu défavorable pour un nouveau, mieux appro-

prié à leurs exigences: c'est une phase de transfert situé entre deux phases d'activité biologique sédentaire. Les possibilités de déplacement des insectes, la présence de sites favorables et la durée des circonstances propices à leur recherche conditionnent sa réussite.

Les déplacements de dispersion s'effectuent selon deux modes principaux, suivants qu'ils sont actifs ou passifs. Par la marche et par le vol orienté, l'insecte effectue des déplacements volontaires et actifs; au contraire, le vent et l'eau sont souvent les supports de transports passifs même si, dans le premier cas, les animaux se maintiennent d'eux mêmes en l'air. A l'occasion, ce mode de dispersion passive peut emprunter d'autres aspects: transport par des moyens de communication à grande distance, d'insectes libres ou en cours de développement au sein de troncs. Ces deux modes de dispersion, actif et passif, ni ne s'excluent, ni ne se concurrencent mais au contraire, se conjuguent au gré des circonstances et des comportements des ravageurs.

En fin de dispersion et après avoir trouvé des conditions appropriées à ses besoins, l'insecte entame une nouvelle phase d'activité sédentaire. Plusieurs phases d'activité sédentaire jalonnent d'ailleurs l'évolution biologique d'une espèce; selon les cas, ce sont des phases consacrées à la ponte, au développement larvaire, à la maturation imaginaire ou au repos (notamment hibernation et estivation). On peut donc concevoir, en conséquence, que les phénomènes de dispersion puissent revêtir une forme différente selon les inter-phases où ils surviennent. Ainsi, les conditions de l'essaimage de *Trypodendron lineatum* OLIV. au cours de ses vols printaniers en quête de troncs de résineux aptes à sa ponte sont différentes de celles qui conduisent la génération suivante vers ses sites d'hibernation (ANNILA *et al.*, 1972.)

Périodes successives de la dispersion

En raison même de la variabilité déjà signalée des formes et modalités de la dispersion et de la complexité biologique qu'elles recouvrent, il paraît souhaitable, à notre sens, pour tenter d'en mieux saisir les mécanismes, de considérer une phase de dispersion au sein de son contexte écologique. Ainsi, tout déplacement, tout mouvement vital d'une population est nécessairement tributaire des conditions de milieu ayant régné durant la phase sédentaire préalable tout comme sa réussite est obligatoirement liée à celles de son installation dans la phase sédentaire suivante. Nous distinguerons donc dans toute dispersion, trois périodes successives: la préparation, l'exécution et la réussite.

- a) La période de préparation à la dispersion se situe durant la phase d'activité sédentaire qui précède le déplacement de la population. Au cours de celle-ci les insectes subissent, d'une part, l'action des agents du milieu physique et, d'autre part, l'effet des facteurs biologiques. Cette évolution naturelle aboutit à un certain «conditionnement» pouvant induire des aptitudes ultérieures différentes et à une modification progressive de l'habitat le rendant souvent impropre à un prolongement de leur séjour.
- b) La période d'exécution de la dispersion ou période de dispersion proprement dite débute par une séquence d'initiation (1) au cours de laquelle l'animal prend souvent contact avec le milieu extérieur et s'apprête à accomplir des déplacements

de plus ou moins grande ampleur. C'est, selon les cas, l'envol ou la mise en route.

Aussitôt après survient une séquence de déplacement (2) orienté vers la recherche du nouvel habitat au cours de laquelle l'animal qui se trouve «à découvert» doit s'adapter et surmonter des conditions météorologiques (vent, température, pluie, humidité, etc.), topographiques (barrières naturelles, milieux défavorables, etc.) et biologiques (ennemis naturels) particulièrement défavorables.

Enfin, dans le meilleur des cas au terme de son vol ou de son cheminement, l'insecte parvient à détecter un habitat convenable; c'est la séquence de sélection (3) ou cours de laquelle d'importantes modifications physiologiques et éthologiques doivent nécessairement survenir chez l'insecte pour le rendre apte à effectuer le choix approprié à ses besoins.

Au cours de la phase de dispersion proprement dite, des déplacements passifs et involontaires peuvent survenir à la faveur d'accidents plus ou moins fortuits. Certains, tels que le transport par des vents d'altitude ou par des véhicules, peuvent mettre les insectes dans l'impossibilité de poursuivre leur dispersion soit qu'ils aboutissent dans des zones où toute activité leur devient impossible, comme pour *Polyphylla fullo* F. sur les glaciers alpins (KUHNELT, 1969), soit qu'ils arrivent épuisés dans des régions où leur hôte est rare ou absent. D'autres, tels que le transport involontaire par véhicules, peuvent s'avérer favorables dans la mesure où l'animal, après son transfert, peut reprendre une activité de dispersion active et trouver un milieu à sa convenance. Ainsi, s'expliquent la plupart des introductions de ravageurs à grande distance.

c) La période de réussite ou d'installation dans l'habitat choisi clôture la dispersion quand elle s'achève par la conquête du nouveau milieu. Cependant, pour y parvenir l'insecte doit encore surmonter les obstacles liés à son «bon choix» tels que la résistance de la plante hôte, la concurrence intra et interspécifique, et la qualité nutritionnelle des tissus de l'hôte.

Expressions mathématiques de la dispersion

Comme pour d'autres phénomènes biologiques, la dispersion a fait l'objet de tentatives d'interprétation mathématique; cependant, aucune étude biométrique approfondie n'a jamais été réellement consacrée aux Coléoptères forestiers. On sait seulement, sans qu'il soit possible de préciser si leurs déplacements sont passifs ou actifs, que les petits organismes tendent à se disperser selon le logarithme de la distance par rapport à leur point de dissémination (WOLFENBAGER, 1946).

Quelques données précises sur la dispersion des Coléoptères forestiers ont néanmoins été recueillies, dans le meilleur cas à la faveur d'expériences de lâcher-recapture après marquage radioactif (GODWIN *et al.*, 1957) ou par peinture (HARSH & KULMAN, 1967; HARSH, 1975).

La majorité des informations ainsi acquises sont cependant toujours relatives et le plus souvent obtenue en forêt à la faveur de captures sur différents types de pièges. Elles rendent compte des distances, hauteurs, orientations, densités et périodes journalières ou saisonnières de dissémination des organismes en fonction des conditions météorologiques, des caractéristiques de milieu ou des types d'attraction.

En conclusion, nous devons convenir de notre pénurie actuelle en données mathématiques sur la dispersion des coléoptères forestiers et souligner, malgré les

difficultés inhérentes au contexte et aux insectes étudiés, tout l'intérêt écologique et souvent pratique qu'il y aurait à retirer de telles recherches.

PERIODE DE PREPARATION A LA DISPERSION

C'est au cours d'une phase d'activité biologique sédentaire que s'élabore progressivement le potentiel biologique qui déterminera plus tard les véritables aptitudes de l'insecte à la dispersion. Toutefois, la durée de cette préparation est difficile à préciser car le potentiel biologique de l'insecte est la résultante du cumul des actions, co-actions et interactions subies au cours de cette phase.

Action des agents et facteurs du milieu sur l'aptitude à la dispersion

Agents et facteurs climatiques ou biologiques interagissent au niveau des individus et des populations de sorte qu'il est parfois difficile de préciser le déterminisme des effets obtenus. Nous nous bornerons donc simplement ici à rapporter les interactions les moins sujettes à discussion.

Action des agents et facteurs climatiques

Dans son habitat de «pré-dispersion», l'insecte vit tout au long de son séjour dans des conditions microclimatiques particulières qui sont la résultante naturelle de la combinaison de différents agents et facteurs climatiques. Du fait de l'étendue, toujours très vaste chez les Coléoptères forestiers, de son aire de répartition, une espèce quelle qu'elle soit, doit pouvoir vivre sous des climats forts différents. Des conséquences s'ensuivent d'une part sur la durée et le déroulement chronologique du cycle biologique, d'autre part sur la dynamique des populations. Ainsi, la durée de vie d'une génération du charançon *Hylobius abietis* L. s'étale selon les lieux entre un et trois ans en Norvège et entre deux et quatre ans en Suède, les sites exposés au soleil fournissant toujours des populations numériquement plus élevées (BAKKE & LEKANDER, 1965); d'autre part, le cycle biologique de l'Hylésine *Blastophagus piniperda* L. s'inverse progressivement des pays scandinaves au bassin méditerranéen (CARLE, 1973).

De telles différences ont également des répercussions sur la physiologie des animaux. Ainsi, chez *Dendroctonus pseudotsugae* HOPK. ATKINS (1966a) observe que les teneurs en tissu adipeux les plus élevées se rencontrent chez les jeunes adultes s'étant développé sans surpopulation larvaire et en ambiance fraîche et (1966b) que les individus à plus faible teneur ont toujours un phototactisme positif. Par ailleurs CARLE & GALLOIS (1979) chez *B. piniperda* montrent l'existence d'une variabilité quantitative d'évolution des phéromones d'agrégation dans le contenu intestinal des deux écotypes, *piniperda* et *destruens*, de cycles biologiques différents.

On sait en outre, qu'en règle générale les conditions climatiques agissent directement sur l'animal, notamment, sur la levée de sa diapause et sur sa longévité, caractéristique biologique qui est l'une des conditions essentielles du succès de la dispersion de l'espèce. Enfin, il faut souligner les éventuels effets à terme que peut provoquer un conditionnement par les agents physiques; ainsi des

adultes de *D. pseudotsugae* endurcis aux températures basses survivront mieux que les autres individus aux conditions de froid et d'humidité (ATKINS, 1967).

Action des facteurs biologiques

Les facteurs biologiques pouvant influer sur l'aptitude à la dispersion durant la période sédentaire préalable sont souvent très interdépendants et agissent au niveau de l'individu, des groupements d'individus et de la biocenose.

Le facteur alimentation intervient chez l'insecte sous son double aspect qualitatif et quantitatif en fixant les caractéristiques biologiques moyennes d'une espèce: fécondité, longévité, vitesse de croissance, mortalité des individus, etc. Au niveau des groupes d'individus, l'alimentation qui détermine aussi les conditions d'autolimitation des populations dans les cas de surpopulation est indirectement responsable de leurs effets. Selon PETERS & BARBOSA (1970) les effets de la densité de population peuvent induire suivant les cas des modifications de l'activité locomotrice et exploratoire des adultes, des changements dans leur aptitude au vol et leur comportement de vol comme dans leur activité migratoire.

Le facteur accouplement peut parfois jouer un rôle non négligeable. Ainsi, après une prise de nourriture de maturation un accouplement confère aux femelles de *Pissodes strobi* PECK. les meilleures conditions pour leur dispersion et de bonnes chances de réussite (OVERHULSER & GARA, 1975).

Effets du séjour des insectes sur leur habitat sédentaire

Quelle que soit sa nature (site de développement, de prise de nourriture ou de repos) un séjour sédentaire des insectes d'une certaine durée se traduit nécessairement par certaines modifications de leur habitat tendant le plus souvent à sa dégradation. Cette dégradation est d'amplitude variable suivant le type ou la durée du séjour et selon l'espèce de ravageur: elle peut néanmoins influer sur l'aptitude des populations à leur dispersion ultérieure.

En règle générale, les séjours d'hivernation ou d'estivation des insectes n'endommagent qu'assez peu leur plante hôte. Il n'en va pas de même, en revanche, de la période d'alimentation imaginaire sur rameaux durant laquelle, directement par leurs morsures, piqûres ou galeries intramédullaires ou indirectement par le biais d'organismes pathogènes dont ils sont les vecteurs (graphiose de l'orme et divers *Scolytus*) les Coléoptères forestiers nuisibles peuvent provoquer de graves altérations à leur plante hôte. Ces altérations se traduisent en général par une diminution de croissance et une perte d'équilibre des processus physiologiques du végétal (KOZLOWSKI, 1969); s'ensuit alors une dessication progressive des rameaux, qu'accompagne une perte de qualité de l'aliment, d'où la nécessité pour l'insecte d'effectuer des déplacements plus fréquents avec le risque d'un retard de maturation sexuelle et d'une dispersion ultérieure plus difficile. Enfin, une surpopulation sur pousses telle qu'elle se produit parfois avec *B. piniperda* engendre l'affaiblissement général de l'arbre le rendant alors sensible aux attaques sur tronc des adultes aussitôt après l'acquisition de leur maturité sexuelle et facilitant ainsi leur dispersion.

Quant à la période de ponte, elle ne provoque par elle-même, excepté chez les scolytides, aucun dommage grave si elle n'est pas accompagnée d'un développement larvaire. Dans cette perspective, il y a alors dégradation accélérée du

support végétal avec, dans les cas extrêmes d'une densité de population excessive, autolimitation des populations subcorticales et diminution de vigueur physiologique des produits obtenus. Dans la majorité des cas, la dégradation qui survient après le développement subcortical d'une génération et son essaimage imaginal rend ce milieu impropre à l'installation d'une nouvelle génération de la même espèce, exception faite pour certaines espèces de *Dendroctonus*, notamment *D. micans* KUG. en Europe ou *D. valens* LEC. aux U.S.A. dont les attaques toujours rares débutent à la base des troncs au niveau de blessures et préparent celles des années suivantes. Cependant, tout milieu abandonné par une espèce peut aussitôt combler les exigences d'une autre espèce. Un parallèle peut ici être établi entre deux espèces d'«ambrosia beetles» l'une, *Platypus flavigornis* F. qui aux U.S.A. s'installe dans la partie basse des troncs de pins préalablement très attaqués par *Dendroctonus frontalis* ZIMM. (COSTER, 1969) et l'autre, *Trypodendron lineatum* qui en France, dans le Massif Central, prolifère sur les parties de troncs d'épicéa déjà fortement ravagées par *D. micans*.

LA PHASE D'INITIATION A LA DISPERSION PROPREMENT DITE

La dispersion proprement dite débute au moment où l'animal effectue ses premiers déplacements hors de son habitat sédentaire. Elle ne peut avoir lieu que sous trois conditions préalables obligatoires:

- a) intervention d'un signal de déclenchement de la dispersion
- b) perception et interprétation correcte du signal par l'insecte
- c) existence de conditions d'ambiance en rapport avec les exigences minimum d'activité de dispersion de l'espèce.

Un facteur isolé n'est jamais le déterminant unique du déclenchement de la dispersion d'une espèce; il s'agit dans tous les cas du jeu alterné de facteurs externes ou exogènes (alimentation, conditions de milieu: température, luminosité, hygrométrie, photo- et thermopériodismes journaliers, etc.) et de facteurs internes ou endogènes tels que les rythmes du métabolisme. En outre, toute migration paraît être précédée chez l'animal par une modification de sa production hormonale. La perception et l'interprétation correcte du signal de déclenchement de la dispersion dépendent de l'appareillage sensoriel de l'animal, mais aussi de sa phase d'évolution biologique, elle-même étroitement liée, nous l'avons déjà souligné, à son développement durant la période sédentaire précédente.

Enfin les exigences d'ambiance nécessaires à l'activité de dispersion de l'insecte varient suivant l'espèce animale et l'état physiologique des individus. Ainsi les adultes de *B. piniperda* en cours d'hivernation sont beaucoup moins sensibles au seuil thermique d'essaimage que ceux prélevés après l'hiver ou au moment de l'émergence imaginaire (PERTTUNEN & BOMAN, 1965).

Dans le cas, le plus fréquent, où elle s'effectue par la voie des airs, la dispersion débute généralement par un cheminement de courte durée au cours duquel l'animal trouve son point d'envol sur une proéminence du terrain ou à l'extrémité supérieure d'une branche. Après quelques instants d'exposition, l'insecte arc-bouté sur ses pattes antérieures déploie ses ailes, et prend son vol; il s'élève selon une spirale soit verticalement, soit à angle aigu par rapport à la verticale jusqu'à quelques mètres de hauteur.

Dans certains cas, comme chez *Melolontha melolontha* L., les individus se regroupent en vol et tournent en rond en paraissant s'attendre; dans d'autres ils adoptent aussitôt un trajet horizontal orienté. Dans une population en cours de dispersion les envols débutent dès que les conditions météorologiques de la journée deviennent favorables, s'intensifient à leur optimum et s'arrêtent lorsqu'elles se détériorent.

Action directe des agents du milieu sur l'initiation à la dispersion

Au cours de leur dispersion, les modalités et l'intensité d'activité des insectes sous les conditions variables de température, d'hygrométrie, de lumière, de ventilation, d'odeur, etc. qu'ils subissent, changent suivant la résultante globale qu'ils perçoivent de la combinaison de ces conditions.

La lumière visible déclenche les réactions taxiques de l'envol tout en agissant indirectement par ses effets caloriques. Chez les insectes diurnes la fréquence d'envol, réduite aux faibles intensités lumineuses, s'accroît après un temps d'adaptation des insectes (PERTTUNEN, 1959; FRANCIA & GRAHAM, 1967; SHEPHERD, 1966). Inversement, chez les insectes nocturnes comme le cerambycide *Spondylis buprestoides* L., les envols débutent dès l'atteinte d'une certaine obscurité (200-300 lux), mais s'arrêtent à l'obscurité complète (moins de 10 lux) (MURAKAMI, 1971).

Les odeurs attractives déclenchent l'envol par excitation en modifiant même, si nécessaire, les seuils normaux de réponse à la lumière comme c'est le cas chez *T. lineatum* (FRANCIA & GRAHAM, 1967) et chez le charançon *H. abietis* (SELANDER *et al.*, 1976).

A chaque extrême de sa gamme thermique toute espèce possède une plage de températures dans laquelle les individus ne peuvent se disperser qu'à la marche. En son milieu existe une plage relativement large de température encadrant l'optimum thermique dans laquelle la dispersion peut se réaliser par l'activité du vol. Les seuils thermiques, variables selon espèces, servent parfois à la classification des insectes selon leur précocité de vol. D'utilisation aisée, il convient toutefois de se garder d'une trop grande confiance dans des valeurs qui selon toute vraisemblance sont souvent obtenues de manières très diverses et sont suivant les cas, des moyennes ou des minimums. On sait par ailleurs qu'elles peuvent être quelque peu différentes suivant les individus, les sexes (OVERHULSER & GARA, 1975) et les populations et qu'elles varient souvent de manière plus sensible conjointement aux autres facteurs de l'environnement, notamment l'hygrométrie ambiante. C'est ce que confirme une étude de HARTMAN (1975) sur l'activité de dispersion de *Pissodes strobi* quand il montre qu'une population animale se caractérise toujours par une certaine proportion d'individus peu mobiles, mobiles et très mobiles.

Une hygrométrie ambiante convenable et également indispensable à l'envol et, dans certains cas il est possible de déceler l'existence d'une gamme hygrométrique optimale de réponse (SHEPHERD, 1966; PERTTUNEN & HAYRINEN, 1970).

Enfin, pour ce qui concerne les effets des autres conditions atmosphériques au moment de l'envol, il semble qu'en règle générale les vents violents tout comme la pluie soient des facteurs limitants, les envols ayant lieu par temps calme ou faiblement perturbé.

Effets de l'état physiologique de l'animal sur son aptitude à la dispersion

Les réactions d'envol provoquées par les excitations taxiques des facteurs du milieu sont conditionnées par le développement de la musculature alaire des adultes. Or, celui-ci varie selon l'état physiologique de l'animal. Chez *Dendroctonus pseudotsugae* les muscles alaires dégénèrent durant la période de diapause (RYAN, 1959), au cours du forage de sa galerie par la femelle et durant le jeûne (ATKINS & FARRIS, 1962). Corrélativement, il se produit dans tous ces cas un amincissement et un état d'amaigrissement des masses musculaires. Il en est de même chez *lineatum*, dont les adultes possèdent à l'émergence une excellente capacité de vol qu'ils perdent pendant le forage de leur galerie en même temps que se réduisent leurs muscles alaires (CHAPMAN, 1956). De semblables observations sont également rapportées chez *piniperda* (PERTTUNEN & BOMAN, 1965), chez *Conophthorus coniperda* SCHWARZ (MORGAN & MAILU, 1976) et chez le charançon *Pissodes engelmanni* HOPK. (STEVENSON, 1967) durant sa nutrition de maturation tendant ainsi à démontrer que les muscles alaires des coléoptères forestiers dégénèrent plus ou moins complètement durant leurs périodes d'activité sédentaire.

D'après SAHOTA (1973), chez *pseudotsugae* ces mécanismes de dégénérescence et de reconstitution musculaires seraient sous la dépendance d'une hormone juvénile et sous un contrôle indirect du système nerveux; une déficience endocrinienne serait l'une des causes initiales possibles de la dispersion.

Le métabolisme respiratoire varie également au cours de l'évolution physiologique de l'insecte sous l'influence de différents facteurs et notamment de sa nutrition, du jeûne et des conditions thermiques. Pour *B. piniperda* (CHARARAS, 1975) ce métabolisme, peu développé après la nymphose, s'accroît au cours de la pigmentation de l'adulte, avant sa dispersion vers ses sites alimentaires, s'intensifie durant la prise de nourriture et reste optimal de la dispersion vers les lieux de ponte jusqu'à la ponte pour regresser ensuite dès le dépôt des œufs et reprendre en cours de rematuration.

La teneur en tissu adipeux subit, elle aussi, des variations cycliques au cours de l'évolution biologique de l'animal. Ainsi, chez *D. pseudotsugae* les teneurs les plus élevées se rencontrent avant le vol et conditionnent en partie la sensibilité olfactive de l'animal (ATKINS, 1966 a, b). D'ailleurs chez cette espèce tout comme chez *Ips paraconfusus* LANIER, HAGEN & ATKINS (1975) notent une relation entre la forte teneur en tissu adipeux et le bon comportement de dispersion des adultes, les individus les moins gras présentant toujours les meilleures aptitudes.

LA PHASE D'ORIENTATION AU COURS DE LA DISPERSION PROPREMENT DITE

La découverte des sites recherchés est guidée par les stimulus qui en proviennent et qui, perçus par l'intermédiaire de récepteurs appropriés (yeux, ocelles, sensilles, etc.) déclenchent les réactions orientées de l'animal (taxies). D'une manière schématique l'espace utilisé pour la dispersion peut-être assimilé à un système composé d'une multitude d'émetteurs diffusant sur des ondes et des gammes d'ondes différentes des signaux qui se propagent selon des gradients d'intensité décroissante. L'organisme animal perçoit ces signaux de façon globale, cumulée et intégrée, en fonction de son propre «profil de réceptivité» c'est-à-dire

en fonction de ses potentialités de perception représentées par la gamme et l'intensité des excitations sensorielles qu'il est capable de capter.

Comme toutes les caractéristiques biologiques, ce profil de réceptivité est relativement variable suivant les facteurs exogènes et endogènes qui agissent et ont agi sur l'individu mais également suivant sa propre organisation sensorielle. En outre, selon KUNHELT (1969), il convient d'admettre qu'une excitation doit atteindre une certaine intensité pour être perçue (seuil d'excitation) et que des excitations positives déclenchent des réactions positives croissantes jusqu'à l'obtention d'un «optimum» au delà duquel le sens de la taxie se renverse.

Hypothèses sur les mécanismes d'orientation

Les mécanismes qui régissent l'orientation des coléoptères forestiers nuisibles font l'objet de plusieurs hypothèses. Ainsi, SMELYANETS (1977) dans le cas d'une dispersion vers les sites d'alimentation considère que la découverte de la plante hôte résulte d'un choix actif guidé par un gradient de concentration d'odeurs délimitant cinq différentes zones:

- a) La zone 0 dans laquelle la concentration de l'odeur attractive, nulle ou très faible, serait inférieure au seuil de perception des récepteurs de l'insecte et qui de ce fait n'induirait aucune réponse orientée mais seulement des déplacements au hasard.
- b) La zone 1 dans laquelle la concentration de l'odeur serait supérieure au seuil de perception et déterminerait une cinèse sans orientation bien définie puis une taxie dirigée vers la source attractive.
- c) La zone 2, située, contrairement aux précédentes et ainsi que les suivantes, au sein même de la forêt, présenterait une concentration d'odeurs stable et propre à chaque boisement; le choix de l'insecte s'effectuerait alors au hasard par la méthode essai-erreur et ne serait lié ni à l'état physiologique ni à l'odeur particulière de l'hôte.
- d) La zone 3, limitée à la couronne de l'arbre, reflèterait ses caractéristiques individuelles, son état physiologique et ses particularités odorantes ce qui provoquerait le choix orienté de l'insecte.
- e) Enfin la zone 4, seulement limitée à la surface des tissus de la plante par une couche de vapeurs saturées d'huiles volatiles, assurerait la transition avant la phase des essais gustatifs qui prend place au moment de la prise de nourriture.

Dans les cas d'une dispersion vers les sites de ponte, selon RUDINSKY (1962) les stimulus photopositifs, en début de vol, dominent tous les autres et gouvernent l'orientation permettant alors aux insectes de parcourir de vastes surfaces quand leur hôte recherché est rare. Après un certain temps de vol, ce phototactisme positif diminue d'intensité, s'annule ou s'inverse. Il libère ainsi les organismes de son emprise initiale et leur permet de réagir aux autres stimulus, notamment olfactifs et de contact.

D'après MILLER & KEEN (in RUDINSKY, 1962), quand les conditions d'éclairement et de température de l'environnement sont homogènes, le vol de

dispersion de *Dendroctonus brevicomis* LEC., s'effectue en toutes directions. En revanche, quand un gradient thermique existe, *Ips typographus* L. se concentre aux sommets les plus chauds des arbres même les plus sains (SCHWERDTFEGER, 1953).

Pour KANGAS (1975) et ses collaborateurs, la phase d'orientation de recherche de l'hôte est conditionnée par un ensemble d'excitations lumineuses, olfactives, thermiques et physiologiques qui interviennent au niveau de l'insecte selon des enchaînements précisément agencés. Ainsi, au printemps, les adultes de *B. piniperda* sortent de leur site d'hivernation dans lequel les maintenait un ensemble de stimulus (température, humidité et gravité) lorsque vers 8 °C l'éclairage devient le stimulus inciteur. L'envol débute vers 12-13 °C alors que l'insecte présente un phototactisme positif dominant et un chimotactisme négatif. L'exercice du vol provoque l'inversion de ces taxies et la découverte de l'hôte s'effectue par attraction chimique (KANGAS, 1968).

Pour VASETCHKO (1976), *I. typographus* sélectionne les arbres affaiblis par réponse à un complexe de stimulus physiques visuels et olfactifs incluant aussi probablement des stimulus biophysiques qui apparaissent quand l'arbre s'affaiblit. Selon SHEPHERD (1966) dans la gamme thermique où ils sont phototactiques positifs, les jeunes adultes de *Dendroctonus ponderosae* HOPK. sont d'abord attirés par les fortes intensités lumineuses et utilisent pour leur orientation les sources ponctuelles de lumière et les objets environnants de grande taille se découplant bien sur le paysage.

Chez *M. melolontha* une intensité lumineuse réduite déclenche l'envol et permet son maintien, l'orientation se faisant par rapport aux signaux visuels notamment vers les formes faisant silhouette sur l'horizon.

Enfin, chez les buprestides du genre *Melanophila*, et notamment chez *M. acuminata* DE G. dont la femelle pond ses œufs sur les pins incendiés encore chauds, les adultes possèdent des récepteurs à infrarouge qui fonctionnent durant le vol d'orientation et guident l'insecte vers ses lieux de ponte (EVANS, 1966).

Les déplacements des Coléoptères forestiers vers leurs sites de repos ne font pas l'objet d'une abondante littérature bien que le sujet revête à bien des aspects un intérêt considérable. Comme pour les autres formes de dispersion il est néanmoins vraisemblable que des facteurs exogènes et endogènes sont impliqués mais leurs modalités d'action sont encore ignorées. Ainsi chez *Pissodes notatus* F. seuls les adultes sexuellement mûrs estivent pendant que les jeunes s'alimentent pour acquérir leur maturation sexuelle (CARLE, 1973), de même, l'hivernation de *B. piniperda* s'effectue dans des sites différents (rameaux ou litière) selon les régions et les années.

En résumé, il n'existe pas de comportement d'orientation stéréotypé, mais des différences selon le type de dispersion (vers les sites d'alimentation, les lieux de ponte ou de repos), suivant les espèces et les individus. Au cours de la séquence d'orientation, les stimulus les plus importants paraissent être la température et l'hygrométrie, qui règlent les conditions générales d'activité des insectes, et la lumière, la gravité, les formes, les odeurs, etc., qui guident les organismes vers les sources d'émission et par là vers leur hôte par l'intermédiaire de leur appareillage sensoriel spécifique. En cours d'orientation, l'activité musculaire, de vol ou de marche, modifie profondément les seuils de perception des stimulus de sorte que la réception des mêmes signaux de même intensité provoque des inversions de réponses comportementales et des enchaînements de dominance de stimulus jusqu'à l'atteinte du but recherché.

Effets des facteurs exogènes du milieu sur l'orientation

Un certain nombre de difficultés tendent à s'opposer à chaque instant au bon déroulement de la séquence d'orientation. En effet, nourriture et niche écologique sont souvent dispersées dans un espace inhospitalier, elles apparaissent au gré des circonstances (sècheresse, inondations, pratiques sylvicoles innopportunies, etc.) surviennent dans des lieux différents et disparaissent après quelques mois ou quelques années.

Les effets directs des conditions météorologiques pendant le vol ou la marche de l'animal sont analogues à ceux déjà décrits au cours de la séquence d'initiation à la dispersion. Quelques précisions complémentaires s'imposent néanmoins à propos de l'influencé du vent. Ainsi, GARA (1963) note que le vol d'*Ips confusus* LEC. est influencé par la vitesse du vent et par sa direction et JANTZ & RUDINSKY (1966) observent que celui de *D. pseudotsugae* s'effectue d'abord sous le vent puis contre le vent aussitôt que l'insecte détecte l'odeur attractive. Enfin COSTER *et al.* (1978) notent que l'attraction est perturbée par la vitesse du vent.

En ce qui concerne les facteurs géographiques, la dispersion est fortement influencée par les barrières naturelles peu franchissables. Selon les cas, ces barrières peuvent provoquer un isolement de l'espèce (insulaire, géographique ou climatique) ou un simple effet de limitation quantitative de sa dispersion. Ainsi en France, *Ips mannsfeldi* WATCHL., ravageur du Pin Laricio en Corse ne peut, sauf accident, envahir les forêts situées sur le continent alors que *Dendroctonus micans*, absent des pessières artificielles pyrénéennes envahit progressivement celles tout autant artificielles du Massif Central (CARLE *et al.*, 1978). L'isolement géographique est un phénomène général à toutes les espèces qui, en limite de leur zone climatique, tentent en vain d'envahir de nouveaux territoires et y parviennent seulement durant les années et les périodes de l'année où leur facteur limitant n'intervient pas mais sont détruites dès que les conditions climatiques normales se rétablissent.

Une limitation quantitative de la dispersion peut être obtenue par des barrières naturelles de plus faible dimension. GODWIN *et al.* (1957) citent le cas des haies de feuillus qui agissent par effet mécanique pour empêcher le charançon *P. strobi* de pénétrer dans les jeunes plantations de Pin. De même, au cours de l'extension progressive actuelle de *D. micans* nous constatons une très lente invasion des boisements denses et isolés, l'espèce préférant se multiplier sur les arbres de lisière et rencontrant des conditions peu favorables à des vols de grande amplitude (CARLE *et al.*, 1978).

LA PHASE DE SELECTION DE L'HOTE OU DE L'HABITAT

En fin d'orientation active, après un premier choix global qui les amène dans une ambiance forestière, les insectes se mettent en quête de l'habitat dans lequel va se dérouler leur nouvelle période d'activité sédentaire.

En ce qui concerne la recherche des lieux de ponte, deux conceptions ont été émises chez les Scolytides: la théorie de l'attraction de l'hôte et celle de l'attraction massive ou d'agrégation. En fait, il apparaît maintenant qu'attraction de l'hôte et attraction d'agrégation se produisent successivement au cours de la phase

de sélection de l'habitat par une population; on peut donc distinguer chez ces insectes, une séquence d'attraction primaire de l'hôte et une séquence d'attraction secondaire (de masse ou d'agrégation) qui survient seulement après l'installation des premiers arrivants (insectes pionniers). Les études sur la sélection de l'hôte ou de l'habitat menées chez les ravageurs appartenant à d'autres familles de Coléoptères forestiers ne permettent pas, pour l'instant du moins, de soutenir l'hypothèse de l'existence d'une attraction secondaire.

En règle générale, la recherche des sites d'alimentation peut être assimilée à une simple attraction primaire, celle des sites de repos en revanche, semblerait mettre en jeu des facteurs différents.

En ce qui concerne l'attractivité primaire, PERSON, dès 1931 mentionne que des aldéhydes et des esters volatils produits au cours de la fermentation de l'écorce interne de pins ponderosa attirent *Dendroctonus brevicomis*. En 1956 GRAHAM & WERNER (in RUDINSKY, 1962) extraient du *Pseudotsuga mensiesii* des substances attractives pour *Trypodendron lineatum*. La même année ANDERSON (1948) suggère que la sélection de l'hôte par *Ips pini* SAY dépend davantage de l'activité et de la sensibilité olfactive des premiers insectes attaquants (insectes pionniers) que de l'attractivité de l'hôte lui-même. Une observation identique est effectuée chez *I. confusus* (WOOD & VITE, 1961) démontrant ainsi qu'après l'installation des insectes pionniers s'établit une attraction beaucoup plus forte, l'attraction secondaire. En 1958, KENNEDY, chez les pucerons émet l'hypothèse générale de la «dual discrimination» selon laquelle la sélection de l'hôte dépend de la réponse de l'insecte à deux types de stimulus, provenant de substances chimiques spécifiques de la plante, l'un le «flavor stimulus» perçu à distance, l'autre le «nutrient stimulus» perçu au contact du support. Enfin, en 1958, CHARARAS reprend l'idée d'une orientation des scolytides vers les conifères motivée par leur chimiotactisme positif à l'égard des monoterpènes de la résine.

A partir de ces premières observations, deux types de recherches vont se poursuivre, les unes axées sur l'attractivité primaire, les autres sur l'attractivité secondaire.

Deux hypothèses se dégagent des nombreuses observations effectuées sur les phénomènes d'attractivité primaire, les unes expliquant la détection de l'hôte par des stimulus visuels, les autres par des stimulus olfactifs.

Détection de l'hôte par stimulus visuels

Selon VITÉ & WOOD (1961) *Dendroctonus brevicomis* et *D. ponderosae*, quel que soit leur niveau de population, atterrissent sur les arbres par hasard sans manifester de préférence particulière mais, par la suite, une forte colonisation (attraction secondaire) n'est relevée que sur les seuls pins où l'attaque initiale a réussi. Chez *Ips paraconfusus*, WOOD & VITÉ (1961) notent aussi que la phase initiale de l'attaque est toujours caractérisée par une faible proportion de réussite et WOOD (1953) conclut que la sélection définitive de l'hôte se réalise à courte distance et au contact, qu'elle est le fait du hasard jusqu'à ce que l'insecte parvienne au voisinage d'un hôte approprié.

Plus récemment SCHÖNHERR (1976) montre que les stimulus visuels affectent le comportement de sélection de l'hôte chez *D. ponderosae* et *I. montanus* même si leur orientation est principalement déterminée par des substances volatiles.

Détection de l'hôte par voie olfactive

Les exemples de ce mode de détection sont abondants et portent sur des espèces de Scolytides appartenant à la plupart des genres. Dans la grande majorité des cas les deux sexes paraissent attirés, aussi bien en olfactomètre de laboratoire qu'en forêt, par des composés monoterpéniques isolés de la résine. Souvent, les individus du sexe qui initie le système familial subcortical sont les plus sensibles (RUDINSKY *et al.*, 1970). Selon l'espèce, certains composés terpéniques possèdent des effets strictement répulsifs, d'autres sont attractifs aux faibles concentrations, et répulsifs seulement aux fortes concentrations (CHARARAS, 1958; HEIKKENEN & HRUTFIORD, 1965).

En général, chez les scolytides des résineux, un ou plusieurs composés de la série des monoterpènes hydrocarbonés, naturellement contenus en forte proportion dans la résine (α -pinène, β -pinène, myrcène, δ -3 carène, camphène, limonène) présentent des propriétés attractives. C'est le cas chez les *Ipinae*: (RUDINSKY *et al.*, 1970), *Ips grandicollis* EICHOFF (WERNER, 1971), *Ips acuminatus* GERM. (TEURLAY *et al.*, 1977), *Pityokteines curvidens* NIJIMA (CHARARAS, 1958), divers *Orthotomicus* (CHARARAS, 1973), *Cryphalus fulvus* (SUMINOTO *et al.*, 1974) et chez les *Hylesinae*: *Dendroctonus pseudotsugae* (HEIKKENEN & HRUTFIORD, 1965), *D. micans* (VOULAND *et al.*, 1977), *Blastophagus piniperda* (KANGAS, 1968; CARLE *et al.*, 1977), et divers *Phleosinus* (CHARARAS *et al.*, 1964).

Des monoterpènes oxygénés issus soit de la résine soit d'un processus d'oxygénéation de ses constituants peuvent aussi se révéler attractifs; ce sont entre autre le methylchavicol chez *I. grandicollis* (WERNER, 1971), les myrtenol et trans-pinocarveol, myrtenal et pinocarvone chez *C. fulvus* (SUMINOTO *et al.*, 1976) les cedrene et cedrol chez *Phleosinus armatus* REIT. (CHARARAS, 1976), les α -terpineol, trans-carveol et cis-carveol chez *B. piniperda* (PERTTUNEN *et al.*, 1970), l'acide benzoïque chez *C. fulvus* (YAZUNAGA, in SUMINOTO *et al.*, 1974).

D'autres substances volatiles (éthanol, méthanol, acetaldéhyde) sont formées durant la fermentation anaérobie de l'hôte (GRAHAM, 1968; MOECK, 1970) avec peut être dans certains cas, apparition d'acide acétique et de ses dérivés par suite de la déviation de la fermentation alcoolique en fermentation acide. Diffusé en forêt, l'éthanol est surtout attractif à l'égard des scolytides vivants dans le bois (MOECK, 1971; CADE *et al.*, 1970; KERCK, 1972; RENWICK *et al.*, 1977). En outre, l'ester isopropylique de l'acide acétique présente des propriétés attractives à l'égard d'*Ips typographus* (KUCHAVA *et al.*, 1976).

Chez les scolytides ravageurs des arbres à feuilles caduques, qu'ils soient ou non forestier, les attractifs isolés sont généralement des produits volatils qui, comme précédemment chez les résineux, émanent de la plante hôte soit normalement, soit à la suite d'une dégradation (GOEDEN & NORRIS, 1965; MEYER & NORRIS, 1967; GUREVITZ & ASCHER, 1973).

Enfin, en ce qui concerne les autres familles de Coléoptères, les quelques études sur l'attractivité primaire qui leur sont consacrées concernent exclusivement les Curculionides. Ainsi, en laboratoire *Pissodes notatus* est attiré par des composés phénoliques, alors que les monoterpènes hydrocarbonés sont répulsifs

(BLANC & BLANC, 1975), et en forêt, *Hylobius abietis* et *Pissodes pini* L. réagissent aux monoterpènes (SELANDER *et al.*, 1976; LÖYTTYNIELI & HILTUNEN, 1976).

Les substances chimiques agissant sur l'attractivité primaire des coléoptères forestiers nuisibles émanant de l'hôte sont donc selon les cas:

- a) des constituants banaux (monoterpènes hydrocarbonés),
- b) des produits résultant des processus d'oxydation des constituants banaux (myrtenol, transpinocarveol, pinocarvone, etc.),
- c) des composés formés au cours d'une fermentation anaérobiose (éthanol). Isolées ou associées entre elles ces substances sont perçues par l'insecte comme une information signalétique sur son hôte. Ainsi les substances du premier groupe permettent à l'animal d'identifier à son «bouquet» l'espèce végétale et d'apprécier son état physiologique suivant la concentration par rapport à la normale des substances odorantes composant ce bouquet.

Les substances des deuxième et troisième groupes le renseignent sur la nature des traumatismes subis par le végétal. Des lésions superficielles conduisent à une oxydation des composés terpéniques et à la diffusion des monoterpènes oxygénés alors que des traumatismes profonds survenant dans le bois s'accompagnent d'une fermentation anaérobiose et de l'émission de grandes quantités d'alcools éthyliques et méthyliques.

Tous les auteurs s'accordent pour reconnaître le rôle capital du métabolisme de l'eau et de la condition physiologique de l'arbre dans le déterminisme de l'émission des odeurs par le végétal. Selon HEIKKENEN & HRUTFIORD (1965) dans les tissus de *Pseudotsuga menziesii* le mécanisme de la libération des terpènes serait également associé au fonctionnement des stomates et des lenticelles. Les arbres bénéficiant d'un bon équilibre en eau peuvent émettre, par leur couronne et grâce à leur transpiration, des produits terpéniques dans des proportions répulsives pour *Dendroctonus pseudotsugae*. En revanche, les déficits physiologiques se traduisent chez le végétal par une diffusion à partir du tronc de ces mêmes monoterpènes en proportions attractives. En s'appuyant sur les mêmes bases physiologiques de l'influence du déficit en eau sur la diffusion des odeurs, sur les répulsivités induites par les fortes concentrations de monoterpène hydrocarbonés et sur la diminution des concentrations de ces monoterpènes dans l'arbre au moment de l'attaque des insectes, CHARARAS (1958, 1973, 1976) aboutit à des conclusions différentes. Selon cet auteur, une température élevée associée à une sécheresse excessive accélèrent le processus d'évapo-transpiration et provoquent une concentration des constituants de la sève. Il s'ensuit une augmentation exagérée de la pression osmotique des tissus vivants qui conduit après interruption des échanges osmotiques, au flétrissement de l'arbre suivi d'une diminution de sécrétion des oléorésines, d'un éclatement des poches résinifères et de fortes exhalaisons avec une perte de concentration des terpènes mais aussi avec l'apparition d'alcools et de terpènes polymérisés (CHARARAS & BERTON, 1967; CHARARAS & M'SADDA, 1973). Enfin, pour WERNER (1971) les plus fortes attaques d'*Ips gradicollis* sont étroitement liées aux fortes concentrations en terpènes attractifs ou à une diminution de concentration de terpènes les moins attractifs.

Malgré une certaine divergence de résultats, une hypothèse générale paraît donc se dégager selon laquelle l'attraction primaire de l'hôte dépendrait dans la majorité des cas, de la composition qualitative et quantitative des exhalaisons de l'arbre en terpènes volatils naturels et en produits volatils issus de fermentations anaérobies. Cette composition serait intimement conditionnée par l'état physiologique de l'arbre.

Les recherches traitant des variations de la condition physiologique des végétaux en relation avec les attaques des insectes du tronc témoignent de l'influence de nombreux facteurs: sécheresse, inondation, pollution, déficience du sol, attaques de défoliateurs ou de champignons pathogènes, pratiques sylvicoles, blessures, etc. En fait, toute condition modifiant brutalement son environnement ou l'arbre lui-même est donc susceptible de provoquer chez lui une déficience physiologique qui, même de façon temporaire et locale, peut se traduire par des modifications de la composition qualitative et quantitative de ses exhalaisons et risque d'accroître ses chances de détection par les Coléoptères forestiers.

FIN DE LA DISPERSION: INSTALLATION DANS LE MILIEU CHOISI

Après le choix de l'hôte, l'étape finale de la dispersion des Coléoptères forestiers consiste à s'installer dans leur nouveau milieu. Celle-ci ne présente pas de difficultés particulières dans les cas de dispersion conduisant à des sites de repos; il en va autrement pour ceux menant au lieux de ponte et d'alimentation ou des phénomènes de résistance de l'arbre tendent de s'opposer à l'activité des insectes. On peut ici définir cette résistance du végétal comme l'ensemble de ses caractéristiques lui permettant d'éviter, de tolérer ou de surmonter les tentatives d'agression qui normalement provoqueraient des désordres graves chez des plantes de la même espèce.

Modalités de résistance de la plante

La recherche locale du site de ponte s'effectue au contact même du végétal; elle est guidée par différents tactismes (hygrotactisme, chimiotactisme, phototactisme, tygmotactisme) mais est également en rapport avec le comportement d'agressivité du ravageur ou sa capacité d'attaque.

On sait que les Coléoptères forestiers nuisibles sont souvent classés en insectes primaires ou secondaires suivant leur degré d'agressivité mais qu'aucune limite bien définie n'existe en fait entre ces deux types de comportement qui peuvent varier en fonction de nombreux facteurs: géographiques, climatiques, génétiques, botaniques, etc. En conséquence, le fait qu'une espèce de ravageur xylophage (à l'exception des scolytides et des scarabéides aux mœurs particulières) ne puisse se perpétuer que si le choix du site de ponte correspond aux exigences de développement de sa descendance, implique le dépôt des œufs à proximité de sites de développement larvaire appropriés. Ce sont donc les œufs et les larves qui dans ce cas, affrontent la réaction de résistance de l'arbre.

La prise alimentaire s'effectue souvent à l'air libre par une attaque brutale de la plante accompagnée de la suppression de parties vivantes: feuilles, rameaux ou écorce; en cas d'échec, l'insecte peut renouveler son choix. Elle est conditionnée par différents tactismes et notamment par la phagostimulation déclenchée par les premières substances ingérées.

Chez les Scolytides, la détection de contact et la préparation des sites de ponte par les individus pionniers rendent nécessaire une pénétration dans l'arbre. Sur les sujets sains ou en léger déclin physiologique, une telle agression s'accompagne d'une réaction, émission de résine chez les conifères, qui tend à repousser

les envahisseurs et à leur interdire toute progression supplémentaire. La résine agit alors par ses propriétés physiques: débit et pression, vitesse de cristallisation etc., mais aussi par ses effets biologiques: répulsion, toxicité, troubles du comportement. Ces différentes propriétés sont d'ailleurs en partie déterminées par l'espèce botanique, l'état physiologique des végétaux et les conditions ambiantes (RUDNEV & SMELYANETS, 1969). Dans certains cas, les réactions des arbres résistants à l'attaque des insectes pionniers ravageurs de l'écorce sont caractérisées par la production d'une résine secondaire dans le parenchyme libérien et par la formation de tissus de cicatrisation et de cavités de résine traumatique à l'interface cambium-bois (BERRYMAN, 1969). Le succès ou l'échec des premières attaques de femelles de *Scolytus ventralis* LEC. est alors déterminé par la rapidité de réponse résinique de l'hôte (BERRYMAN & ASHRAF, 1970).

Face à ces tentatives de résistance de l'arbre les insectes pionniers disposent d'une parade: l'attractivité secondaire.

Attractivité secondaire de l'hôte

Elle concerne exclusivement les Coléoptères scolytides et se produit durant leur phase de dispersion vers les lieux de ponte dès la découverte et l'attaque de l'hôte par les premiers insectes (individus pionniers). Ceux-ci, après contact et début d'installation dans leur nouvel habitat élaborent des phéromones d'agrégation, substances volatiles dont la diffusion à partir de l'arbre attaqué induit une réaction d'attraction massive chez les individus de la même espèce en cours de dispersion déterminant ainsi sa colonisation et parfois même celle des arbres les plus proches. Contrairement aux phéromones sexuelles, les phéromones d'agrégation ont donc pour objet non pas de favoriser l'accouplement mais la découverte d'un hôte préalablement sélectionné.

Depuis 1966, année où les premières phéromones d'agrégation furent isolées chez *Ips confusus*, des progrès considérables ont été accomplis dans leur identification, leur biosynthèse et leurs relations avec les composés biochimiques de l'hôte. Des phéromones d'agrégation ont été trouvées chez la très grande majorité des espèces de Scolytides. Dans chacune d'elles invariablement, l'individu qui effectue la première pénétration sélectionne l'hôte: c'est la femelle chez les espèces monogames et le mâle chez les espèces polygames. Chez les espèces les plus agressives, des phéromones dites «de contact» sont libérées très souvent dès les premières heures de contact des insectes pionniers avec leur hôte. Chez les espèces plus secondaires, des phéromones dites «de frass» sont émises dans les déchets de vermoulture après une prise alimentaire des insectes au cours du creusement de leur galerie (VITÉ *et al.*, 1972). D'autres stimulus tels que la vision et la stridulation interfèrent avec l'olfaction durant l'attraction secondaire; ils ont pour effet de parfaire les informations reçues par voie olfactive.

Dans tous les cas, l'émission des phéromones d'agrégation se mêle aux exhalaisons naturelles de l'arbre pour former «le bouquet» qui détermine l'attraction la plus vive (PITMAN, 1969, RENWICK & VITÉ, 1970). La perception des phéromones par les insectes en vol ou en marche détermine leur orientation vers la source d'émission puis le blocage de leur activité ou «arrestment» au voisinage de celle-ci (BENNETT & BORDEN, 1969, JANTZ & RUDINSKY, 1965). Jusqu'alors, on pensait qu'une sélection des sexes s'opérait en fonction de la composition chimique du bouquet. Le fait a été récemment infirmé chez *Dendroctonus*

pseudotsugae (HUGUES, 1976) et *D. frontalis* (RENWICK *et al.*, 1975). Il reste cependant que chez ces deux espèces les mâles, contrairement aux femelles ont tendance à s'approcher très près de la source attractive et sont alors plus aisément capturés.

L'arrivée massive des individus des deux sexes a pour effet d'apparier les insectes pionniers dépourvus de conjoint et de former de nouveaux couples; néanmoins, l'accouplement ou la virginité ne paraissent nécessaires ni pour l'élaboration des phéromones ni pour la réponse à leur effet attractif (COSTER, 1970; MC CAMBRIDGE, 1968).

RENWICK & VITÉ (1970) ont proposé des mécanismes de colonisation des arbres par plusieurs espèces de *Dendroctonus* tenant compte des effets respectifs de chacun des composés du bouquet phéromonal et de leurs mélanges. Bien qu'imparfaits et sujets à révision, ils présentent l'avantage de rendre compte de la complexité des phénomènes. Dans le cas de *D. frontalis*, VITÉ & FRANCKE (1976) décrivent ainsi son mécanisme d'invasion: au cours de la phase initiale de l'attaque, la femelle sélectionne l'hôte, pénètre sous écorce puis rejette un attractif, la frontaline, qui en mélange à l' α -pinène issu de l'hôte provoque l'arrivée massive d'individus dans la proportion d'une femelle pour trois mâles: c'est l'attaque de masse au cours de laquelle ces insectes s'apparentent avec les individus pionniers en place. Après leur installation les mâles émettent en plus de la verbenone qui en mélange avec le bouquet précédent a pour effet d'attirer les deux sexes dans les mêmes proportions. L'intense colonisation qui en résulte modifie les modalités précédentes de l'attaque par suite de l'émission d'endobrevicomine, phéromone qui s'avère être répulsive pour les nouveaux arrivants des deux sexes.

En dépit d'une attraction secondaire très intense, la surpopulation n'est pas la règle; elle est au contraire évitée au moment de l'invasion de l'habitat dès que l'arbre est entièrement colonisé, grâce à l'émission répulsive de «phéromones antiagrégatives» chimiquement très proches des substances attractives. D'après HEDDEN (in VITÉ & FRANCKE, 1976) après attaque, les tissus lésés de l'hôte pourraient, eux aussi, émettre des produits ayant des propriétés analogues.

D'autres particularités des phéromones d'agrégation des Scolytides tels que les effets «de marquage» ou de «fonctions multiples» imaginés par RUDINSKY (1973) pour rendre compte des relations comportementales entre conjoints et entre individus d'une même communauté ne sont pas toujours admis (VITÉ & FRANCKE, 1976).

En résumé, il existe une très grande variété de combinaisons possibles entre les phéromones d'agrégation (chaque individu en élaborer plusieurs) les terpènes naturels de l'hôte, leurs composés d'oxydation et les produits volatiles végétaux issus de fermentations internes. Encore convient-il de tenir compte des limites actuelles des possibilités d'analyse biochimique, des progrès futurs dans ces techniques et d'espérer des apports complémentaires prochains pour une connaissance plus exacte des compositions des «bouquets attractifs» des Scolytides et d'autres Coléoptères.

Succès ou échec de l'installation

La réussite ou l'échec de l'installation des ravageurs n'est définitivement déterminé qu'au cours du développement larvaire du ravageur lorsque les réactions de défense de l'arbre sont maîtrisées ou paraissent telles. En effet, un

regain de vigueur parfois couronné de succès peut encore se manifester chez l'hôte quand surviennent des conditions favorables (précipitations après une période d'intense sécheresse, froids soudains, etc.).

Dans la plupart des cas, les attaques réussies s'accompagnent d'un rapide déclin physiologique et de la mort de tout ou partie du végétal soit qu'une seule espèce y participe soit que l'affaiblissement qu'elle détermine déclenche à son tour l'intervention d'autres espèces plus secondaires (CARLE, 1973). Cette règle souffre pourtant des exceptions. Ainsi quelques individus de *Pissodes notatus* peuvent parvenir à leur complet développement dans les lésions locales précédemment provoquées au Pin maritime par la Cochenille *Matsucoccus feytaudi* DUC. (CARLE, 1968). De même *Dendroctonus micans*, *D. valens* et *D. terebrans* à l'état endémique exploitent seulement une partie limitée de l'écorce des racines ou de la base du tronc sans paraître nuire à l'état physiologique général de leur hôte et en provoquant seulement un affaiblissement localisé.

CONCLUSIONS GENERALES: LES ROLES ECOLOGIQUES DE LA DISPERSION

En définitive, globalement considérée, la dispersion des Coléoptères forestiers nuisibles est conditionnée pour l'essentiel par les possibilités de déplacement de l'espèce et la durée des conditions favorables. Les possibilités de déplacement ou «vagilité» sont des caractéristiques spécifiques qui peuvent cependant être modifiées au cours de la phase de «pré-dispersion». Les conditions favorables à la dispersion dépendent essentiellement des facteurs climatiques et de la distribution de la plante-hôte ou de l'habitat-hôte dans l'aire de dispersion du ravageur.

L'ensemble de ces relations détermine les caractéristiques des populations animales. Ainsi une espèce qui présente des dispositions pour de longs déplacements et une grande tolérance envers les facteurs du milieu ne présentera pas de formes locales bien différenciées. Par opposition, une espèce peu mobile étroitement dépendante des conditions de milieu aura nécessairement des formes locales bien individualisées.

Chez les Coléoptères forestiers nuisibles, la dispersion vers les sites de ponte est toujours très étroitement liée à la présence de leur plante-hôte. Son abondance détermine les niveaux de leurs populations mais sa présence à l'état dispersé, temporaire et imprévisible, voire dans certains cas, sa véritable pénurie, constraint les insectes à réussir leur dispersion parfois dans les pires conditions. C'est probablement ces circonstances particulièrement périlleuses pour l'avenir de l'espèce qui sont l'une des raisons ontogéniques de la complexité actuelle de l'attraction secondaire, système écologique utilisé par les scolytides, dont l'efficacité est par ailleurs la cause de leur développement rapide et de ce fait de leur importance économique. Un tel système repose sur une bonne synchronisation biologique entre le vol de dispersion des insectes pionniers et celui des autres individus de la même espèce et sur une répartition des missions entre les membres d'une même population. Il assure ainsi aux insectes les meilleures conditions de dispersion et de recherche de l'hôte tout en évitant les risques d'isolement et assurant une reconstitution permanente des populations. Une dispersion si étendue ne saurait d'ailleurs être compatible avec une coincidence phénologique trop étroite au moment de l'attaque entre l'état physiologique de l'hôte et le comportement d'agressivité du ravageur. L'émission des phéromones

d'agrégation pallie cet inconvénient en faisant intervenir des attaques massives qui par leur puissance, peuvent aisément déborder les défenses naturelles du végétal. Certains dérèglements peuvent néanmoins survenir dans cette mécanique biologique soit par défaut de synchronisme entre la diffusion des attractifs et la dispersion massive des insectes (GARA, 1967) soit par mauvaise diffusion des odeurs par suite de conditions météorologiques défavorables (CARLE, 1978). Dans ces deux cas leur effet se traduit par une chute brutale et immédiate des niveaux de populations du ravageur.

Par les nombreux et long déplacements qu'elle provoque, la dispersion a également pour effet de favoriser un échange permanent d'individus entre populations voisines qui, outre le fait de provoquer un remaniement perpétuel de leur volume et de leur structure interne, présente l'intérêt d'un renouvellement génétique et d'un renforcement naturel du potentiel vital de l'espèce. Enfin, si les conditions d'agrégation (par ailleurs assez bien contrôlées par les insectes eux mêmes dans le cas de l'attraction secondaire des Scolytidae) peuvent être génératrices d'une compétition pour l'espace ou pour la nourriture, elles peuvent aussi accroître dans certaines limites la survie des insectes au sein même de ces rassemblements pendant les périodes défavorables, par suite de modifications des conditions microclimatiques et de la diminution de la surface exposée aux agents adverses.

En outre, le succès de la dispersion se manifeste par la conquête de nouveaux habitats suivant le principe du «compétitive displacement» (DEBACH, 1966) selon lequel différentes espèces ayant des niches écologiques identiques ou homologues ne peuvent coexister longtemps dans le même habitat.

Enfin, dernière conséquence, les remaniements de population consécutifs à la dispersion permettent une meilleure adaptation de l'espèce aux conditions écologiques générales. Ainsi, chez les scolytides, trois cas peuvent se présenter:

- a) aux niveaux de populations les plus réduits, l'espèce survit isolément sur quelques arbres endommagés, sur quelques souches ou sur quelques rondins oubliés mais doit subir une déperdition considérable au moment de la dispersion par suite d'une attraction secondaire s'effectuant dans de mauvaises conditions.
- b) aux niveaux de populations endémiques l'espèce, numériquement mieux représentée, peut se disperser avec succès puis coloniser en masse quelques arbres et constituer ainsi de petites colonies relativement isolées, limitées aux seuls végétaux affaiblis.
- c) aux niveaux épidémiques enfin, l'espèce usant de ses populations élevées et de la puissance de son effet d'attraction secondaire, limite ses vols de dispersion à de courtes distances mais crée des foyers très importants attaquant d'abord les arbres affaiblis sélectionnés par les pionniers puis leurs voisins sur un rayon dépassant parfois plusieurs dizaines de mètres.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON R.F. 1948. *Host selection by the pine engraver*. J. Econ. Entomol. 41: 596-602
ANDREWARTHA G.G. 1961. *Introduction to the study of animals populations*. Univ. Chicago Press 281 p.
ALLEE, W.C., PARK, O., EMERSON, A.E., PARK, T. & SCHMIDT, K.P. 1963. *Principles of animal ecology*. W.B. Saunders Co., 837 p.
ANNILA, E., BAKKE, A., BEJER-PETERSEN, B. & LEKANDER, B. 1972. *Flight period and brood emergence in Trypodendron lineatum (OLIV.) (Col. Scolytidae) in the nordic countries*. Mets. Julk 76: 28 p.

- ATKINS, M.D. 1966a. *Studies on the fat content of the Douglas fir beetle*. Can. Dep. For. Bimen. Res. Note 22: 3.
- ATKINS, M.D. 1966b. *Laboratory studies on the behavior of the Dendroctonus pseudotsugae*. Can. Ent. 98: 953-991.
- ATKINS, M.D. 1967. *The effect of rearing temperatures on the size and fat content of the Douglas fir beetle*. Can. Dep. Agr. For. Biol. Div. Sci. Serv. Bimon. Prog. Rep. 14: 1, 3.
- ATKINS, M.D. & FARRIS, S.H. 1962. *A contribution to the knowledge of flight muscles changes in the Scolytidae (Coleoptera)*. Can. Dep. For. Biman. Res. Note 22: 3.
- BAKKE, A. & LEKANDER, B. 1965. *Studies on Hylobius abietis*. Medd. Norsk. Skogf. 73: 117-135.
- BENNETT, R.B. & BORDEN, J.H. 1969. *Flight arrestment of tethered Dendroctonus pseudotsugae et Trypophloeus lineatum (Col. Scolytidae) in response to olfactory stimuli*. Ann. Ent. Soc. Ann. 64: 1273-1286.
- BERRYMAN, A.A. 1969. *Responses of Abies grandis to attack by Scolytus ventralis (Coleoptera Scolytidae)*. Can. Ent. 101: 1033-1041.
- BERRYMAN, A.A. & ASHRAF, M. 1970. *Effects of Abies grandis resin on the attack behavior and brood survival of Scolytus ventralis (Coleoptera Scolytidae)*. Can. Ent. 102: 1229-1236.
- BLANC, A. & BLANC, M. 1975. *Etude du rôle des substances extraites du Pin maritime sur l'orientation et la prise de nourriture chez Pissodes notatus (Col. Curculionidae)*. Ann. Zool. Ecol. Anim. 7: 525-533.
- BRAND, J.M., BRACKE, J.W., MARCOVETZ, A.J., WOOD, D.L. & BROWNE, L.E. 1975. *Production of verbenol pheromone by a bacterium isolated from bark beetles*. Nature 254: 136-137.
- CADE, S.C., HRTUFIORD, B.F. & GARA, R.I. 1970. *Identification of a primary attractant for Gnathotrichus sulcatus isolated from Western Hemlock logs*. J. Econ. Entomol. 63: 1014-1015.
- CARLE, P. 1968. *Attractivité des lésions provoquées par Matsucoccus feytaudi Duc. (Homopt. Coccoïdea) sur Pin maritime à l'égard de Pissodes notatus (Col. Curculionidae)*. Ann. Sci. Forest. 25: 57-68.
- CARLE, P. 1973. *Le dépérissement du Pin mésogén en Provence*. Thèse Fac. Sci. Bordeaux - No 337, 174 p.
- CARLE, P. 1975. *Dendroctonus micans Kug. (Col. Scolytidae), l'Hylésine géant ou Dendroctone de l'épicéa*. R.F.F. 27: 115-128.
- CARLE, P. 1978. *Le dépérissement du Pin sylvestre en région centre. Ses modalités de distribution spatiale et ses causes originelles*. R.F.F. (à paraître)
- CARLE, P., DESCOUNS, C. & GALLOIS, M. 1977. *Phéromones des Blastophagus (piniperda L. et destruens Woll). Essais d'attraction en laboratoire et en forêt des monoterpenes végétaux et des phéromones de scolytes*. Réunions I.N.R.A., phéromones, Avignon, Oct. 1977.
- CARLE, P. & GALLOIS, M. 1979. *Pheromones in the Blastophagus ecotypes piniperda L. and destruens Woll. (Col. Scolytidae)* (sous presse).
- CARLE, P., GRANET, A.M. & PERROT, J.P. 1978. *Dispersion et agressivité chez Dendroctonus micans Kug.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 52: 185-196.
- CHAPMAN, J.A. 1956. *Flight muscle changes during adult life in a scolytid beetles*. Nature 117: 1183.
- CHARARAS, C. 1958. *Rôle de certains composants des oléorésines à l'égard des Scolytides des résineux*. C.R.A.S. 247: 1653-1654.
- CHARARAS, C. 1973. *Attraction chimique exercée par divers conifères sur trois Scolytidae du genre Orthotomicus*. C.R. Soc. Biol. Paris 165: 634-637.
- CHARARAS, C. 1975. *Variations de l'émission d'anhydride carbonique chez les insectes adultes de Blastophagus piniperda*. C.R.A.S. série D 280: 189-192.
- CHARARAS, C. 1976. *Etude de l'attraction primaire et secondaire chez les Phleosinus*. C.R.A.S. série D 282: 1793-96.
- CHARARAS, C. & BERTON, A. 1947. *Recherches sur les constituants odorants des exhalaisons terpéniques de diverses essences et sur leur action à l'égard d'Ips sexdentatus Boerner (Col. Scolytidae)*. C.R.A.S. 264: 1471-1474.
- CHARARAS, C., BERTON, A. & BREGEAUT J. 1964. *Recherches comparées sur l'attraction exercée respectivement par Cedrus libani et d'autres conifères vis à vis de Phleosinus cedri sub. sp. Acatayi*. C.R.A.S. 259: 4836-4838.
- CHARARAS, C. & M'SADDA, K. 1973. *Etude de la biologie, du comportement et de l'action des radiations ionisantes Cobalt 60 chez Orthotomicus erosus Woll., Coléoptère Scolytidae, parasite spécifique des Conifères*. Arch. Inst. Pasteur, Tunis 50: 243-266.
- COSTER, J.E. 1969. *Observations on Platypus haricornis (Coleoptera Platypodidae) in Southern pine beetle infestations*. Ann. Ent. Soc. Am. 62: 1008-1011.
- COSTER, J.E. 1969. *Observations on Platypus flavicornis (Coleoptera Platypodidae) in Southern Pine beetle infestations*. Ann. Ent. Soc. Am. 62: 1008-1011.
- COSTER, J.E. 1970. *Production of aggregating pheromones in re-emerged parent females of the Southern pine beetle*. Ann. Ent. Soc. Am. 63: 1186-1187.

- COSTER, J.E., PAYNE, T.L., EDSON, L.J. & HART, E.R. 1978. *Influence of weather on mass aggregation of Southern Pine beetles at attractive host trees*. The Southwestern Ent. 3: 14-20.
- DAJOZ, R. 1970. *Précis d'Ecologie*, Dunod éd., 357 p.
- DAJOZ, R. 1974. *Dynamique des populations*, Masson et Cie, éd., 301 p.
- DEBACH, P. 1966. *The competitive displacement and coexistence principles*. Ann. Rev. Ent. 11: 183-212.
- EVANS, W.G. 1966. *Perception of infrared radiation from forest fires by Melanophila acuminata De Geer (Buprestidae)*. Ecology 47: 1061-1065.
- FRANCIA, F.C. & GRAHAM, D. 1967. *Aspect of orientation behavior in the ambrosia beetle Trypodendron lineatum (Oliver)*. Can. J. Zool. 45: 985-1002.
- GARA, R.I. 1963. *Studies on the flight behavior of Ips confusus (Lec) (Coleoptera Scolytidae) in response to attractive material*. Contr. Boyce Thomson Inst. 22: 51-66.
- GARA, R.I. 1967. *Studies on the attack behavior of the Southern pine beetle. The spreading and collapse of outbreaks*. Contr. Boyce Thompson Inst. 32: 349-354.
- GODWIN, P.A., JAYNES, H.A. & DAVIS, J.M. 1957. *The dispersion of radioactively taged white pine weevils in small plantations*. J. Econ. Ent. 50: 264-266.
- GOEDEN, R.D. & NORRIS, D.M. 1965. *The behavior of Scolytus quadrispinosus (Coleopt. Scolytidae) during the dispersal flight as related to its host specificities*. Ann. Ent. Soc. Am. 58: 3.
- GRAHAM, K. 1968. *Anaerobic induction of primary chemical attractancy for ambrosia beetles*. Can. J. Zool. 46: 905-908.
- GUREVITZ, E. & ASCHER, K.R.S. 1973. *The influence of the host plant on which the larvae are reared on the subsequent response of Scolytus (Ruguloscolytus) mediterraneus Eggers femal adults to extracts of various plants*. Z. Pflanzenk. und Pflanzensch. 80: 261-264.
- HAGEN, B.W. & ATKINS, M.D. 1975. *Between generation variability in the fat content and behavior of Ips paraconfusus Lanier*. Z. ang. Ent. 79: 169-172.
- HARTMAN, D.M. 1975. *Movements of individually marked white pine weevils Pissodes strobi*. Env. Ent. 4: 120-124.
- HARTMAN, D.M. & KULMAN, H.M. 1967. *Flight and dispersal of the white pine weevil*. J. Econ. Ent. 60: 1682-1687.
- HEIKKENEN, H.J. & HRUTFIORD, 1965. *Dendroctonus pseudotsugae: a hypothesis regarding its primary attractant*. Science 150: 3702, 1457, 1459.
- HUGHES, P.R. 1974. *Myrcene: a precursor of pheromones in Ips beetles*. Insect Physiol. 20: 1271-1275.
- HUGHES, P.R. 1976. *Response of female southern pine beetle to the aggregation pheromone frontaline*. Z. ang. Ent. 80: 280-284.
- HUGHES, P.R. & RENWICK, J.A.A. 1977. *Hormonal and host factor stimulating pheromone synthesis in western pine beetle female* (sous presse).
- JANDER, R. 1963. *Insect orientation*. Ann. Rev. Ent. 8: 95-114.
- JANTZ, O.K. & RUDINSKY, J.A. 1965. *Laboratory and fields methods for essaying olfactory responses of the Douglas fir beetle, Dendroctonus pseudotsugae Hopk*. Can. Ent. 97: 985-941.
- JANTZ, O.K. & RUDINSKY, J.A. 1966. *Studies of the olfactory behavior of the Douglas fir beetle D. pseudotsugae Hopk*. Tech. Bull. Oregon St. Un. Agr. Exp. Sta. 94: 38 p.
- JOHNSON, C.G. 1966. *A functional system of adaptative dispersal by flight*. Ann. Rev. Ent. 11: 233-260.
- KANGAS, E. 1968. *Sur le mécanisme d'orientation des Scolytides vers leur matériel de reproduction (en All.)*. Anz. Schädlingskunde 41: 177-180.
- KANGAS, E. 1975. *Über die in der Orientierungsphase der Borkenkäfer auftretenden Prinzipien*. Z. ang. Ent. 77: 317-325.
- KENNEDY, J.S. 1958. *Physiological condition of the host plant and susceptibility to aphid attack*. Ent. exp. appl. 1: 50-65.
- KERCK, K. 1972. *Äthylalkohol und Stammkontur als Komponenten der Primäranlockung bei Xyloterus domesticus L. (Col. Scolytidae)*. Naturw. forst. Zool. Univ. Göttingen 59: 423.
- KOSLOWSKI, T.T. 1969. *Tree physiology and forest pest*. J. of Forestry 67: 118-123.
- KUCHAVA, D. 1976. *Résultats de l'expérimentation de quelques substances chimiques qui attirent Ips typographus. Recueil des travaux sur Dendroctonus micans en Géorgie*. Fasc. 2 Tbilissi (en russe).
- KÜHNELT, W. 1969. *Ecologie générale*. Masson et Cie, éd., 359 p.
- LÖYTTYNIEMI, K. & HILTUNEN, R. 1976. *The effect of nitrogen fertilisation and terpene content on the attractiveness of pine trapping bolts to Hylobius abietis L. and Pissodes pini F. (Col. Curculionidae)*. Ann. Ent. Fenn. 42: 185-188.
- MC CAMBRIDGE, W.E. 1968. *Attraction of black hills beetles to Ponderosa pine in the Central Rocky mountain. Some use and limitations*. Proc. North. Central Branch E.S.A. 23: 137-140.
- MEYER, H.J. & NORRIS, D.M. 1967. *Vanillin and syringaldehyde as attractants for Scolytus multistriatus (Coleoptera Scolytidae)*. Ann. Ent. Soc. Am. 60: 858-859.
- MOECK, H.A. 1970. *Ethanol as the primary attractant for the ambrosia beetle Trypodendron lineatum (Coleoptera Scolytidae)*. Can. Ent. 102: 985-995.

- MOECK, H.A. 1971. *Field test of ethanol as a Scolytid attractant*. Can. Dep. Fish. For. bi-month Res. Notes 27: 11-12.
- MURAKAMI, I. 1971. *A study of the pine and wood borers attracted by the attractant T7 - S.E.* Bull. Fac. Agric. Tamagawa Univ. 11: 79-90.
- MORGAN, F.D. & MAILU, M. 1976. *Behavior and generation dynamics of the white pine cone beetle Conophthorus coniperda Schwarz in Central Wisconsin*. Ann. Ent. Soc. Am. 69: 863-871.
- ODUM, E.P. 1965. *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia et London, 2e ed., 546 p.
- OHLOFF, G. & GIERSCH, W. 1977. *Access to optically active Ips-dienol from verbenone*. Helv. Chim. Act. 60: 5, 151, 1496-1500.
- OVERHULSER, D.L. & GARA, R.I. 1975. *Spring flight and adult activity of the white pine weevil Pissodes strobi (Coleoptera Curculionidae) on sitka spruce in western Washington*. Can. Ent. 107: 251-256.
- PEARL, R. 1937. *On biological principles affecting populations human and others*. Am. Nat. 71: 50-68.
- PEARSON, H.L. 1931. *Theory in explanation of the selection of certain trees by the western pine beetle*. J. Forestry 29: 696-699.
- PERTTUNEN, V. 1959. *Effect of temperature on the light reactions of Blastophagus piniperda*. Ann. Ent. Fenn. 25: 65-71.
- PERTTUNEN, V. & BOMAN, T. 1965. *Laboratory experiments on the spontaneous take-off activity of Blastophagus piniperda (Col. Scolytidae) in relation to temperature and light intensity at different seasons of the year*. Proc. 12e Congr. Intern. Ent., London, 344-345.
- PERTTUNEN, V. & HAYRINEN, T. 1970. *Effect of light intensity and air humidity on flight initiation in Blastophagus piniperda (Col. Scolytidae)*. Ent. Scand. 1: 41-46.
- PERTTUNEN, V., OKSANEN, H. & KANGAS, E. 1970. *Aspects of the external and internal factors affecting the olfactory orientation of Blastophagus piniperda (Col. Scolytidae)*. Contr. Boyce Thompson Inst. 24: 293-297.
- PETERS, T.M. & BARBOSA, P. 1977. *Influence of population density on size, fecundity and development rate of insects in culture*. Ann. Rev. Ent. 22: 431-450.
- PITMAN, G.B. 1969. *Pheromone response in Pine bark beetles: Influence of host volatiles*. Science 166: 905-906.
- RENWICK, J.A.A. & VITÉ, J.P. 1970. *Systems of chemical communication in Dendroctonus*. Contr. Boyce Thompson Inst. 24: 283-292.
- RENWICK, J.A.A., HUGHES, P.R. & VITÉ, J.P. 1975. *The aggregation pheromone system of a Dendroctonus bark beetle in Guatemala*. J. Insect Physiol. 21: 1097-1100.
- RENWICK, J.A., VITÉ, J.P. & BILLINGS, R.F. 1977. *Aggregation pheromones in the ambrosia beetle Platypus flavicornis*. Naturw. 64: 226.
- RUDINSKY, J.A. 1962. *Ecology of Scolytidae*. Ann. Rev. Ent. 7: 327-348.
- RUDINSKY, J.A. 1973. *Multiple fonction of the Southern pine beetle verbenone*. Env. Ent. 2: 511-514.
- RUDINSKY, J.A., NOVAK, V. & SVIHRA, P. 1970. *Force attractive qu'exercent les terpènes et les phéromones sur le bostryche typographe (Ips typographus)*. Lesnictvi 1062.
- RUDINSKY, J.A., NOVAK, V. & SVIHRA, P. 1971. *Attraction of the bark beetle Ips typographus L. to terpenes and a male produced pheromone*. Z. ang. Ent. 67: 179-188.
- RUDINSKY, J.A., MORGAN, M., LIBBEY, L.M. & MICHAEL, R.R. 1973. *Sound production in Scolytidae: 3 Methyl 2 Cyclo-hexen 1-one, released by female Douglas fir beetle in response to male sonic signal*. Env. Ent. 2: 505-509.
- RUDNEV, D.F. & SMELYANETS, V.P. 1969. *Importance des substances protectrices dans la résistance du pin contre les déprédateurs* (en russe). Lezn. Khoz. 22: 51-53.
- RYAN, R.B. 1959. *Termination of diapause in the Douglas fir beetle Dendroctonus pseudotsugae Hopk. (Coleoptera Scolytidae) as an aid to continuous laboratory rearing*. Can. Ent. 91: 520-525.
- SAHOTA, T.S. 1975. *Effect of juvenile hormone on acid phosphatases in the degenerating flight muscles of the Douglas fir beetle Dendroctonus pseudotsugae*. J. Insect Physiol. 21: 471-478.
- SALOMON, M.E. 1957. *Dynamics of Insect populations*. Ann. Rev. Ent. 2: 121-142.
- SCHNEIDER, F. 1962. *Dispersal and migrations*. Ann. Rev. Ent. 7: 223-242.
- SCHÖNHERR, J. 1976. *Importance of visual stimuli in the host selection behavior of bark beetles (Dendroctonus ponderosae and Ips montanus)*. Colloq. Intern. CNRS 265, Tours 1976.
- SCHWERDTFEGER, F. 1954. *Voraussetzungen für die Infektion von Fichten durch Ips typographus L.* Vershandl. Int. Verband Forstl. Forschungsanstalten, Rome 1953, 711-717.
- SELANDER, J. & HAVUKKALA, I. & DALO, P. 1976. *Olfactory behaviour of Hylobius abietis L. (Col. Curculionidae)*. Ann. Ent. Fenn. 42: 63-66.
- SHEPPERD, R.F. 1966. *Factors influencing the orientation and rates of activity of Dendroctonus ponderosae Hopk. (Col. Scolytidae)*. Can. Ent. 98: 507-518.
- SMELYANETS, V.P. 1977. *Mechanisms of plant resistance in Scots pine (Pinus Sylvestris) 2 - Phase of primary insect choice on pine trees (olfactory preferendum)*. Z. ang. Ent. 83: 337-344.

- STEVENSON, R.E. 1967. *Notes on the biology of the Engelman Spruce weevil *Pissodes Engelmanni* (Curculionidae) and its parasites and predators*. Can. Ent. 99: 2, 201-213.
- SUMIMOTO, M., KONDO, T. & KAMIYAMA, Y. 1974. *Attractants for the Scolytid beetle *Cryphalus fulvus**. J. Insect Physiol. 20: 2071-2077.
- TEURLAY, A., CARLE, P., VOULAND, G. & VALLET, E. 1977. *Premières études sur l'attraction d'*Ips acuminatus* Gyll. (Col. Scolytidae) ravageur du Pin sylvestre*. Réunions INRA, phéromones, Avignon, octobre 1977.
- VASETCHKO, G.I. 1976. *Host selection and colonization by some spruce bark beetles*. Symp. Biol. Hung. 16: 287-290.
- VITÉ, J.P. & WOOD, D.L. 1961. *A study of the applicability of the measurement of oleoresin exudation pressure in determining susceptibility of second growth ponderosa pine to bark beetle infestation*. Contr. Boyce Thompson Inst. 21: 67-78.
- VITÉ, J.P. & PITMAN, G.B. 1968. *Bark beetle aggregation: effects of feeding on the release of pheromones in *Dendroctonus* and *Ips**. Nature, 218: 169-170.
- VITÉ, J.P., BAKKE, A. & RENWICK, J.A. 1972. *Pheromones in *Ips* (Coleoptera Scolytidae), occurrence and production*. Can. Ent. 104: 1967-1975.
- VITÉ, J.P. & FRANCKE, W. 1976. *The aggregation pheromones of bark beetles: progress and problems*. Naturw. 63: 550-555.
- VITÉ, J.P. & RENWICK, J.A. 1976. *Anwendbarkeit von Borkenkäferpheromonen: Konfiguration und Konsequenzen*. Z. ang. Ent. 82: 112-116.
- VOULAND, G. & CARLE, P. 1977. *Premiers essais d'attractivité en laboratoire de *Dendroctonus micans* Kug. (Col. Scolytidae) ravageur primaire de l'épicéa*. Réunions INRA, phéromones, Avignon, oct. 1977.
- WERNER, R.A. 1971. *Studies on the olfactory response of *Ips grandicollis* Eichhoff (Coleoptera Scolytidae) to host and insect produced attractants*. Diss. Abstr. Ent. 32: 1639 B.
- WILLIAMS, C.B. 1957. *Insect migrations*. Ann. Rev. Ent. 2: 163-180.
- WOOD, D.L. & VITÉ, J.P. 1961. *Studies on the host selection behavior of *Ips confusus* Le Conte (Coleoptera Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa**. Contr. Boyce Thompson Inst. 21: 79-95.
- WOOD, D.L. 1963. *Studies on host selection by *Ips confusus* Le Conte (Coleoptera Scolytidae) with special reference to Hopkin's host selection principle*. Univ. of California Public. in Ent. 27: 241-252.
- WOOD, D.L., BROWNE, L.E., EWING, B., LINDAHL, K., BEDARD, W.D., TILDEN, P.E., MORI, K., PITMAN, G.B. & HUGHES, P.R. 1976. *Western pine beetle: specificity among enantiomers of male and female components of an attractant pheromone*. Science 192: 896-898.