



fig. 1 Ponte sous un lichen (Gr. 5×)



Fig. 2 Chenilles du 5^e stade, race du mélèze (Gr. 3×)



fig. 3 Chrysalide dans son cocon (Gr. 4×)



Fig. 4 Papillon (Gr. 3×)



fig. 5 Dégâts des chenilles du 4^e stade



Fig. 6 Peuplement pur de mélèze fortement atteint. Sils 1953

LE PROBLEME DE LA TORDEUSE GRISE DU MELEZE

(*Zeiraphera diniana* Gn.)

DANS LES FORETS ALPINES

par Paul Bovey (Zurich) *

Introduction

Tous les habitants du Valais et les touristes qui parcourent régulièrement en été ses hautes vallées connaissent l'insecte qui fait l'objet de ce travail, au moins par les importants dégâts qu'il occasionne périodiquement dans les mélézins situés à une altitude supérieure à 1200-1300 m. Ces dégâts spectaculaires se traduisent en juin-juillet par un brunissement plus ou moins accentué et étendu des peuplements, lequel s'y manifeste deux ou trois années consécutives à intervalles de huit à dix ans.

Les plus anciennes citations de ravages dans les mélézins suisses que l'on puisse sûrement rapporter à la Tordeuse du mélèze remontent aux années 1820 et 1828, mais ce n'est qu'en 1857 qu'une première publication scientifique lui est consacrée par l'inspecteur forestier vaudois *Albert Davall* **. Dans un article du *Journal forestier suisse*, il attire l'attention de ses collègues sur « cet insecte assez peu connu des entomologistes » et... « jamais cité encore dans les ouvrages forestiers », cela à la suite des observations qu'il fit en Valais durant l'importante pullulation des années 1856-1858.

* Publication No 29 du groupe de travail pour l'étude de la dynamique des populations de la Tordeuse grise du mélèze. Direction: Prof. P. Bovey, Institut d'entomologie de l'Ecole Polytechnique Fédérale, Zurich.

** Comme son père *Edmond Davall* (1793—1860) qui fut le fondateur de l'Economie forestière vaudoise, *Albert Davall* (1821—1892) joua en Suisse un rôle important dans le développement de la Sylviculture. Il fut inspecteur d'arrondissement de 1856 à 1878, son champ d'activité s'étendant de Lausanne à Villeneuve. Voir à ce sujet: Jacques Barbey — *Les forestiers Davall*. *Journal forestier suisse*. 1953: 391—395.

Depuis lors, *Zeiraphera diniana* Gn. fit, jusqu'à la fin du dernier quart de siècle, l'objet de quelques études d'inégale importance. En 1880, 1912 et 1917 l'inspecteur forestier *J. Coaz* rendit compte des apparitions de la Tordeuse dans le canton des Grisons et, en 1894, dans une publication plus importante, exposa les résultats d'une enquête étendue à l'ensemble du territoire suisse et des pays voisins. Dès la fin du XIXe siècle, plusieurs notes parurent en Suisse sous la plume des professeurs *Standfuss* (1894) et *Badoux* (1922, 1937-38) de l'Ecole polytechnique fédérale et de l'entomologiste vaudois *A. Barbey* (1927, 1933).

Mais le forestier demeurait complètement désarmé en face de ces invasions massives. En 1923, une société « *Larix* » fut fondée à Samedan en Haute-Engadine qui se proposa comme but la protection des mélézins. Elle confia au *Dr H. Thomann*, entomologiste et professeur à l'Ecole cantonale d'agriculture à Landquart, l'étude biologique de la Tordeuse en Engadine.

Si intéressants qu'en fussent les résultats, cette étude (*Thomann*, 1929) avait été entreprise sur des bases trop limitées et avec des moyens beaucoup trop modestes pour espérer fournir une explication des mécanismes complexes qui gouvernent la dynamique des populations de la Tordeuse, prémices indispensables à la mise au point de mesures rationnelles de lutte.

A la suite de la pullulation occasionnelle du ravageur en 1928/1929 dans les forêts de l'Erzgebirge, en Saxe et en Bohême, les travaux de *Prell* (1929) et de *Pfeffer* (1930) ont apporté une première contribution à la connaissance de la biologie de la race qui y attaque l'Épicéa. D'autre part, dans le Tyrol, la race du mélèze a retenu l'attention de nos collègues autrichiens (*Jahn*, 1948, 1952, 1958; *Schimitschek* et *Jahn*, 1952) durant les périodes de dégâts 1946/1947 et 1954/1957.

Bien qu'en 1947, un essai limité organisé par la Maison Geigy en Haute-Engadine (*Meyer*, 1947) ait mis en évidence les possibilités qu'offrait le DDT pour la protection des forêts, les autorités des communes de cette région sollicitèrent, peu après la pullulation de 1947/1948, le service cantonal des forêts de reprendre l'étude de ce problème sur une base plus large dans l'espoir qu'une meilleure connaissance biologique et écologique du ravageur permettrait de limiter ou de prévenir ses dégâts.

Cette démarche conduisit l'inspecteur cantonal des forêts, feu *M. Jenny*, à confier à son collaborateur, *M. le Dr Ch. Auer*, le soin

de rechercher en 1949 comment l'insecte se trouvait réparti dans les forêts d'Engadine au point le plus bas de son évolution dynamique. Cette première enquête, conduite selon un plan élaboré avec la collaboration de M. le Dr A. Linder, professeur de statistique à l'E.P.F., mit en évidence une population extrêmement faible des chenilles qui se trouvaient assez généralement réparties dans tous les peuplements. Ce premier résultat acquis, il apparut d'emblée nécessaire, pour répondre au vœu des communes engadinoises, de développer ces recherches en faisant appel à l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale.

Commencées sur une base relativement modeste, ces recherches ont pu être progressivement développées grâce à la constitution d'un groupe de travail auquel ont collaboré, avec l'Institut d'entomologie qui dès 1950 en assume la direction, l'Institut fédéral de recherches forestières, la Station ornithologique de Sempach, la Station centrale de Météorologie et les services forestiers des cantons intéressés des Grisons, du Valais et du Tessin. Cette extension a été rendu possible par les généreux appuis financiers que nous avons trouvés auprès du Conseil d'administration du Fonds pour l'encouragement des recherches forestières, du Conseil national de la recherche scientifique, de l'Ecole polytechnique fédérale, des autorités des cantons des Grisons, du Valais et du Tessin auxquels nous exprimons notre vive gratitude.

Dès 1958, la collaboration des services forestiers autrichiens, italiens et français a permis d'étendre à l'ensemble de la chaîne alpine l'étude des mouvements de populations de la Tordeuse durant la dernière gradation, et pour celle qui va commencer nos travaux bénéficieront de la collaboration de la Station de recherches de lutte biologique et de biocoenotique de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA) à la Minière près Versailles (France) (Directeur: Professeur P. Grison), en particulier dans la recherche de moyens biologiques de lutte.

Ainsi conçues sur une base assez large, ces recherches nous ont permis d'aborder dans des conditions favorables l'étude de ce problème complexe, ce que nous avons déjà pu faire durant deux cycles (gradations) de l'évolution dynamique de ce ravageur. Bien que de nombreuses questions restent encore à résoudre ou à approfondir, d'importants résultats ont été acquis dont il nous est agréable de donner ici un rapide aperçu, non sans préciser qu'ils sont avant tout le fruit d'un travail d'équipe.

Description et répartition géographique

La Tordeuse grise du mélèze, désignée actuellement sous le nom de *Zeiraphera diniana* Gn. *, est un représentant de la grande famille des *Tortricidae*, si riche en espèces nuisibles, et de la sous-famille des *Olethreutinae*.

Elle est répandue dans une grande partie de l'Europe, depuis le versant sud des Alpes jusqu'à la limite nord de la forêt. A l'est, son aire s'étend au travers de la Sibérie jusqu'au Japon. Strictement inféodée aux conifères, elle y est représentée par deux races sympatriques qui se différencient par quelques caractères morphologiques et surtout par leurs affinités trophiques.

Une «forme de l'arolle», oligophage, s'attaque dans nos Alpes à l'arolle, au pin de montagne, occasionnellement au pin sylvestre, très exceptionnellement à l'épicéa. Elle est caractérisée par la coloration du corps des chenilles du dernier stade, gris-jaunâtre avec deux bandes latéro-dorsales claires, ainsi que par celle jaune-brun clair de leur tête (Fig. 7). Cette forme qui paraît assez largement répandue est celle qui ravage sporadiquement l'épicéa, ainsi que les pins, dans les montagnes de l'Europe centrale, en particulier dans les Erzgebirge de Saxe et de Bohême, et dans les Tatras en Slovaquie.

L'autre, dite «forme du mélèze», est assez strictement inféodée à cette essence, *Larix sibirica* et *L. dahurica* en Asie, *Larix decidua* en Europe. Sa chenille du dernier stade présente un corps gris foncé à noir, avec tête noir brillant, caractères qui la distinguent au premier coup d'œil de la précédente.

Les papillons des deux races, qui mesurent 18-20 mm. d'envergure, aux ailes antérieures gris-clair à gris-noir, avec un champ basal et une bande oblique plus foncés (v. pl. en couleurs) sont très semblables et sans caractères distinctifs bien apparents.

Dans nos Alpes suisses, les deux formes coexistent, la forme du mélèze se distinguant d'autre part de celle de l'arolle par une éclosion plus précoce des jeunes chenilles. Ce caractère, lié aux conditions de débourrement des deux plantes-hôtes principales, se répercute sur tous les stades de développement et concourt ainsi dans les peuplements mixtes à un certain isolement écologique des deux races (*Bovey et Maksymov*, 1959). La présence durant la phase de régression de chenilles

* Rattachée successivement aux genres *Tortrix* L., *Steganoptycha* Stph., *Epinotia* Hb., *Semasia* Stph., *Eucosma* Hb. elle fait actuellement partie du genre *Zeiraphera* Tr. Synonymes spécifiques: *pinicolana* Zell., *griseana* Hb.

du dernier stade d'un type intermédiaire laisse toutefois supposer l'existence d'un certain degré d'hybridation, ce qui demande à être précisé. L'isolement écologique des deux formes est encore attesté par leurs affinités trophiques. Les femelles pondueuses déposent de préférence leurs œufs sur la plante-hôte correspondante et le fait que la « forme du mélèze » s'accommode mal des aiguilles de l'arolle alors que la « forme de l'arolle » peut être élevée avec le même succès sur les deux hôtes laisse supposer que cette dernière est la race primitive oligophage dont serait dérivée une race du mélèze plus spécialisée.

Importance économique

La Tordeuse du mélèze n'a d'importance économique que dans une partie limitée de son aire de répartition. Dans le domaine alpin, la forme du mélèze ravage périodiquement les mélézins situés à une altitude supérieure à 1200-1300 m. Elle y est l'un des plus importants ravageurs forestiers primaires et si ses méfaits n'y ont pas la gravité de ceux des grands ravageurs des conifères à feuilles persistantes des forêts d'Europe centrale ou orientale (Nonne, Noctuelle du pin, Fidonie, Tenthrèdes du pin etc.), ils n'en sont pas moins appréciables. Ils se traduisent par une perte de croissance du bois de l'ordre de 30 % par année de dégâts généralisés et par une diminution de la production des graines fort préjudiciable au rajeunissement naturel du mélèze *. D'autre part, si, après la destruction de ses aiguilles, le mélèze reverdit à la sève d'août, cela se fait aux dépens des réserves accumulées, affaiblissement qui, lors d'hivers très rigoureux, peut entraîner la mort des arbres les plus atteints. C'est ainsi que durant l'année 1956, de nombreux mélèzes ont péri en Haute-Engadine à la suite des grands gels de février succédant à une pullulation généralisée.

Enfin, les dégâts spectaculaires de la Tordeuse, qui se manifestent en plein été, ne sont pas sans incidences esthétiques dans les vallées à vocation essentiellement touristique du Valais et des Grisons où ils se manifestent avec une particulière intensité.

Sous ce triple aspect, *Z. diniana* peut être considérée comme le plus important ravageur forestier primaire de notre pays et, nulle part ailleurs, il ne pouvait être mieux étudié qu'en Suisse.

En même temps que les mélèzes sont ravagés par les chenilles à tête noire, les arolles de nos Alpes subissent les méfaits des chenilles

* En Engadine, *Campell* (1955) n'a observé en trente-cinq ans que quatre années avec production normale de graines.

claires à tête jaune-brun; mais comme elles n'affectent que les pousses de l'année, leurs dégâts sont moins apparents et moins importants. Par contre, cette forme de l'arolle est, lors de ses pullulations occasionnelles, un ravageur très dangereux des forêts d'épicéas de l'Europe centrale.

Relevons que des pullations occasionnelles et très localisées de la forme de l'arolle ont été observées au Danemark et en Angleterre, de la forme du mélèze en Sibérie sur les rives du lac Baïkal, mais dans l'ensemble toute la plaine européenne jusqu'à la limite nord de la forêt correspond à la zone de l'indifférence où les populations de l'insecte se maintiennent au-dessous du seuil de nuisibilité. En Suisse, la Tordeuse est présente, associée au mélèze, des régions des plus basses du Plateau jusqu'à la limite de la forêt.

Nos recherches se sont concentrées sur la forme du mélèze, la plus nuisible dans nos Alpes, et l'exposé qui suit se rapporte exclusivement à cette race.

Biologie et cycle évolutif

Dans l'ensemble de son aire de répartition, la Tordeuse grise évolue en une seule génération. Le papillon, qui vole de juin à septembre-octobre, plus ou moins tôt suivant l'altitude, dépose ses œufs sous les lichens de l'espèce *Parmelia aspidota* Ach, qui recouvrent les branches d'un âge supérieur à 5 ans. (Fig. 1).

De ces œufs qui hivernent, les jeunes chenilles éclosent au printemps à l'époque du débourrement du mélèze. Cheminant sur les rameaux, elles gagnent un bourgeon pour pénétrer par son extrémité entre les

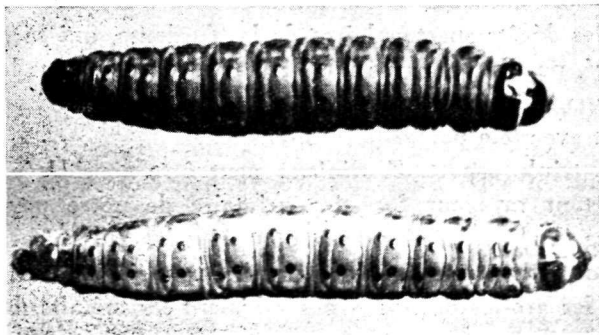


Fig. 7. — Chenilles du 5e stade de *Z. diniana*; en haut: race du mélèze; en bas race de l'arolle. (gr. 4×)

aiguilles centrales qu'elles rassemblent au moyen de fils de soie avant de les dévorer. (Fig. 8). Lorsque les aiguilles s'épanouissent, celles qui sont attaquées constituent un fuseau très caractéristique qui permet de repréparer facilement les bourgeons infestés (Fig. 9). Successivement, trois à quatre bourgeons peuvent être atteints par un même individu. Lorsque les chenilles atteignent le 4e stade, on les trouve le plus souvent installées dans une sorte d'entonnoir formé par la base des aiguilles dont elles ont dévoré l'extrémité (Fig. 5) et d'où elles attaquent les bourgeons du voisinage qu'elles réunissent au moyen de fils soyeux. Quittant cet abri après la 4e mue, on les observe au dernier stade dans une toile le long de l'axe des rameaux (Fig. 10). Leurs excréments restent accrochés aux fils soyeux et les parties non consommées des aiguilles se dessèchent, conférant aux arbres fortement infestés cet aspect brunâtre caractéristique et visible de loin (Fig. 6). Parvenues au terme de leur développement, elles se laissent tomber à terre à l'aide d'un fil de soie pour se confectionner, à faible profondeur dans le sol, ou sous la litière d'aiguilles, un cocon lâche dans lequel elles se transforment en chrysalides (Fig. 3) qui peu de temps après donnent naissance au papillon.



Fig. 8. — Chenille du 1er stade dans son fourreau à l'intérieur d'un bourgeon (gr. 11x).

Sous les conditions de la Haute-Engadine, qui correspondent à celles des hautes vallées du Valais, l'éclosion des chenilles a lieu en mai et leur développement dure de 40 à 50 jours, celui des chrysalides de 26 à 29 jours (Maksymov 1959). Suivant les conditions météorologiques

annuelles, l'apparition des premiers papillons s'y situe normalement de mi- (1952) à fin juillet (1953), ou début d'août (1955), mais elle peut être reportée jusqu'à mi-août à la suite d'un printemps tardif (1954). Le vol atteint son maximum au bout d'un mois pour se terminer à fin septembre début octobre. Si l'on peut observer des vols de papillons durant le jour, lesquels paraissent être surtout le fait des mâles, l'activité maximum se manifeste dès le début de la période crépusculaire jusqu'à la nuit noire. *Maksymov* note que la copulation et la ponte se situent de 16-17 à 22-23 heures lorsque la température est supérieure à $+ 8^{\circ}$ C.

A l'aide de leur oviscapte protractile, les femelles déposent leurs œufs en petits groupes ou nombre moyen de 100 à 150 par individu — au maximum 320 — sous les lichens où ils passeront la fin de l'automne, puis l'hiver, et le cycle recommence.

Dans les régions basses, ce cycle subit simplement un décalage dans le temps correspondant à celui de la phénologie de la plante-hôte; c'est ainsi qu'aux environs de Coire (740 m.), l'évolution larvaire s'échelonne du début d'avril à fin mai, les premiers papillons apparaissant

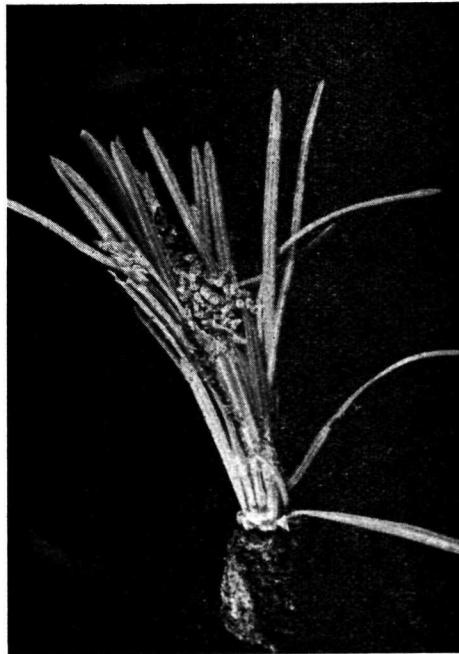


Fig. 9. — Dégâts de la chenille du 3e stade (gr. 3x).

dès le début de juin. Le cycle annuel de l'insecte comporte ainsi un long stade embryonnaire de 8-8 1/2 mois, l'évolution larvaire, nymphale et imaginale se concentrant en été sur une période de 3 1/2 à 4 mois.

Historique des pullulations dans les Alpes

Comme c'est le cas de tous les ravageurs phytophages forestiers, la densité des populations de la Tordeuse du mélèze est soumise dans le temps et l'espace à des variations numériques de plus ou moins grande amplitude.

Ainsi que nous le relevions plus haut, ces variations ont dans toute la chaîne alpine un caractère cyclique qui rappelle celui de la dynamique des populations de divers vertébrés des régions arctiques.

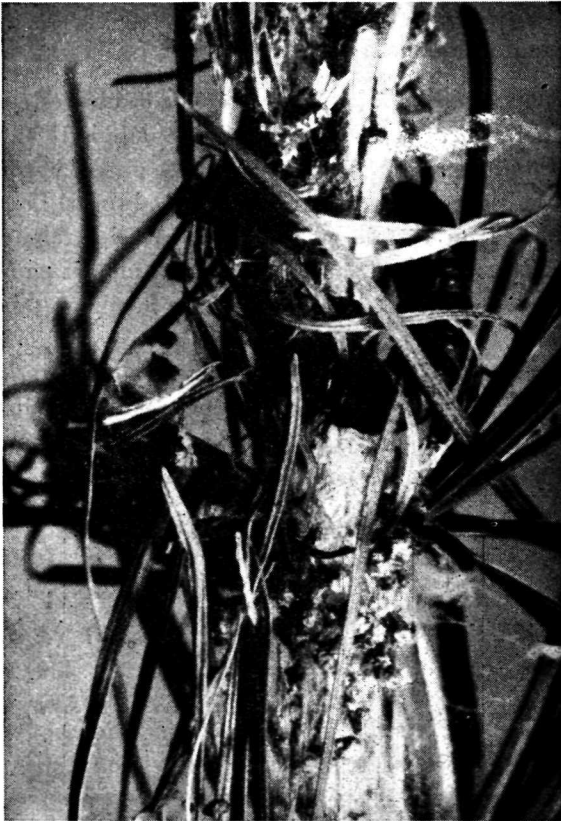


Fig. 10. — Chenille du 5e stade dans une toile sur rameau d'où elle dévore les aiguilles du voisinage (gr. 3x)

Dans le cadre de nos recherches, *Baltensweiler* (1962, 1964) s'est efforcé de reconstituer depuis le début du XIXe siècle l'histoire des pullulations de la Tordeuse du mélèze dans le massif alpin sur la base des publications et des rapports forestiers disponibles. Les résultats de cette enquête sont représentés fig. 11 qui reproduit pour chacune des régions considérées la période des dégâts visibles, la hauteur de la colonne correspondant à chaque année indiquant l'extension relative du brunissement. Bien que les données acquises présentent encore des lacunes, elles font ressortir une périodicité très remarquable des cycles de dégâts dans les cinq régions suivantes :

- Briançonnais (France) et Haut-Piémont (Italie)
- Valais (Suisse) et Val d'Aoste (Italie)
- Grisons (Suisse)
- Tyrol et Haut-Adige (Autriche et Italie)
- Tyrol oriental et Salzbourg (Autriche)

qui du point de vue écologique peuvent être considérées comme *régions optimales* pour la Tordeuse. On voit ainsi que depuis 1850, l'Engadine a connu 14 pullulations qui s'y sont succédé avec une remarquable régularité, comme d'ailleurs dans d'autres régions alpines. Les pullulations s'y déroulent avec un certain parallélisme. Ainsi, à chaque cycle, les premiers dommages visibles y apparaissent aux mêmes endroits (centres de pullations) pour s'étendre à l'ensemble de la région durant les deux années suivantes.

A ces zones optimales font suite des *régions sub-optimales* où les ravages ne se manifestent plus avec la même régularité; ils y sont généralement de plus courte durée et y apparaissent avec un décalage de un à trois ans par rapport aux centres de pullulation.

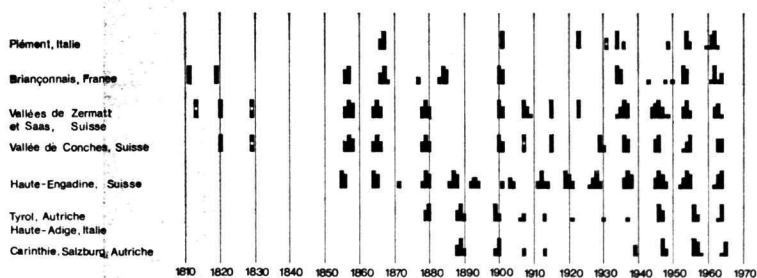


Fig. 11. — Pullulations de la Tordeuse du mélèze dans diverses régions de l'arc alpin, dès le début du XIXe siècle. La hauteur de chaque colonne noire rend compte de l'intensité relative des dégâts visibles. (D'après *BALTENSWEILER*, 1964).

Si l'on désire comprendre les causes des variations numériques d'un insecte, base indispensable à l'amélioration des techniques de lutte, il importe, son cycle biologique étant connu, de rechercher comment évoluent ses populations dans le temps, en divers points de son aire de répartition.

Les données limitées aux courtes périodes des dégâts ne suffisent pas; ce que deviennent ses populations avant et après, comme aussi la nature de leur évolution dynamique dans la zone de l'indifférence, sont tout aussi importants à connaître.

Cela suppose la mise au point de techniques d'échantillonnage permettant d'apprécier avec une suffisante approximation les *fluctuations* des populations de l'insecte, l'échantillonnage étant effectué à chaque génération — pour les espèces univoltines chaque année — au même stade de développement qui variera d'un cas à l'autre.

Résultats des échantillonnages de populations de la Tordeuse

Dans le cas particulier, en raison des difficultés matérielles liées à un échantillonnage des œufs ou des chrysalides, le choix s'est porté sur l'état larvaire, à un moment où les chenilles ont atteint le troisième ou quatrième stade.

La technique adoptée (Auer 1961) consiste en un échantillonnage dit «stratifié» qui porte sur des mélèzes déterminés au hasard dans toutes les zones de contrôle. La couronne de chaque arbre est subdivisée en trois étages de même hauteur dans chacun desquels sont prélevés une branche et trois ou quatre rameaux de 50 à 60 cm. De l'ensemble des rameaux feuillus, un échantillon moyen de 1 kg. constitue l'unité adoptée sur laquelle portera la détermination quantitative. Selon un plan préétabli, ces échantillons sont prélevés dans la forêt par des équipes de deux hommes, dont l'un doit escalader jusqu'au sommet chaque arbre désigné, et envoyés à notre Station d'écologie alpine à Zuoz où est effectué l'inventaire de tous les insectes qu'ils contiennent.

Commencée en 1949 en Engadine, cette enquête y a été poursuivie sans interruption jusqu'à maintenant. Dès 1958, elle a été étendue à l'ensemble de la chaîne alpine, des Alpes maritimes au Tyrol oriental. Les prélèvements y sont faits dans les cinq zones optimales précitées et dans quelques postes secondaires, de plus, en Suisse, dans une dizaine de postes le long d'un profil transversal de la chaîne. Ils concernent chaque année plus de mille mélèzes, les rameaux échantillonnés ajoutés bout à bout représentant une distance d'environ 250 km. C'est certai-

nement l'une des enquêtes les plus importantes concernant un insecte nuisible européen.

Les résultats acquis pour la Haute-Engadine de 1949 à 1966 sont représentés fig. 12. L'usage des coordonnées logarithmiques masque l'ampleur des variations numériques entre les minimum et maximum de chaque cycle. Nous voyons ainsi, en l'espace de cinq ans, la population moyenne de la Haute-Engadine passer d'une grande rareté à une prodigieuse abondance et si, pour le premier cycle étudié, cette popula-

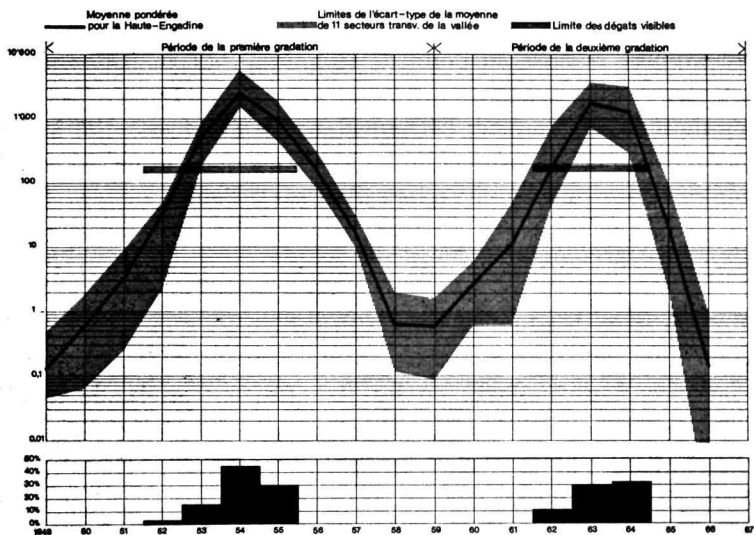


Fig. 12. — Evolution dynamique des populations de la Tordeuse du mélèze durant les deux dernières gradations, de 1949 à 1966 (en haut) et importance relative des dégâts durant chaque gradation (en bas). — *En ordonnées*: nombre moyen pondéré de chenilles par arbre échantillonné (7,5 kg. de branches) en coordonnées logarithmiques (en haut) et proportion d'aiguilles détruites dans l'ensemble des peuplements (en bas).

tion moyenne a passé en cinq ans de 1 à 20 000, cette progression s'est déroulée dans certains biotopes de 1 à 80 000, parfois même de 1 à 100 000 pour la même unité d'échantillonnage.

Le coefficient annuel d'augmentation s'accroît au cours de la progression pour atteindre ou dépasser en moyenne 10 vers la culmination.

La cinquième année de la progression marque dans le cas particulier le début de la crise qui amorce la phase de régression d'une durée de quatre à cinq années, laquelle ramène la population à un niveau très bas, mais pas nécessairement en moyenne le même à chaque cycle, ainsi que cela ressort clairement de nos résultats. Ce niveau varie d'ailleurs d'un biotope à l'autre.

A partir de son point le plus bas, la phase de régression est immédiatement suivie d'une nouvelle progression. Dans la zone de 1300 à 2200 m., les *gradations*, terme sous lequel on désigne l'évolution dynamique d'un minimum à l'autre, se succèdent ainsi sans période de latence, avec phases alternantes de *progression* et de *régression* d'une durée assez constante pour une même région. Ainsi, en Engadine comme aussi en Valais, les deux dernières gradations ont été caractérisées par une progression et une régression de quatre à cinq ans, la durée de la gradation variant de huit à dix ans, des différences de l'ordre de un an intervenant pour une même gradation, suivant les peuplements.

A partir de la densité de population marquée sur la figure 12, les dégâts se manifestent par un brunissement plus ou moins accentué des peuplements qui, suivant les régions et les gradations, apparaît visible de une à trois années consécutives, dans les zones optimales régulièrement trois années de suite.

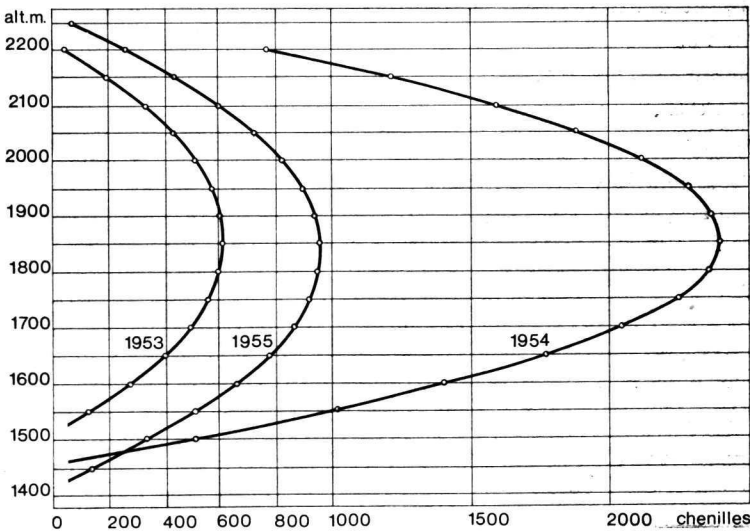


Fig. 13. — Densité relative des populations de la Tordeuse du mélèze en fonction de l'altitude durant les trois années de la culmination de la gradation 1949/1959 en Haute-Engadine. (D'après AUER, 1961).

L'analyse numérique des populations des Alpes suisses (Engadine) en fonction de l'altitude, durant la phase de culmination, montre par ailleurs que les densités les plus fortes se situent vers 1800 à 1900 m., zone qui correspond ainsi à l'optimum absolu (Fig. 13). Au-dessus de 1900 m. et jusqu'à la limite de la forêt, la densité de population va en

diminuant tout en restant généralement, durant la phase de culmination, supérieure au seuil de nuisibilité.

Le même phénomène se manifeste au-dessous de 1800 m., mais à partir de 1200 à 1300 m., ces densités atteignent le niveau de l'indifférence où elles se maintiennent constamment.

Causes des variations numériques dans la zone alpine des pullulations

Les résultats de l'enquête statistique brièvement résumés nous conduisent à rechercher tout d'abord pourquoi la Tordeuse du mélèze n'est nuisible qu'à partir d'une certaine altitude et pourquoi elle ne peut constituer des populations abondantes en plaine où ses chenilles sont parfaitement capables d'évoluer, sans grande mortalité abiotique jusqu'au stade adulte, lorsqu'elles sont installées en nombre au moment opportun sur les mélèzes dès leur éclosion.

Des recherches récentes poursuivies simultanément par *Bassand* (1965) et *Baltensweiler* (à paraître) jettent quelque lumière sur ce problème.

Comme nous l'avons vu, la Tordeuse passe plus de sept mois en repos à l'état d'œuf et si paradoxal que cela paraisse, c'est de ce temps, comme de celui de l'éclosion, que va dépendre dans une mesure décisive l'avenir de ses pullulations.

Sitôt après la ponte qui, suivant les régions, a lieu plus ou moins tôt en été ou au commencement de l'automne, l'œuf subit un début de développement qui amène l'embryon jusqu'au stade de bandelette germinative dont la métamérisation et la gastrulation viennent de s'achever, cette dernière par la différenciation de l'endo-mésoderme.

Parvenus à ce stade (Fig. 14), tous les œufs sont affectés quelle que soient les conditions de température auxquels ils sont soumis, par une *diapause** *obligatoire*, un arrêt physiologique de développement d'une assez longue durée.

* De nombreux insectes phytophages manifestent à un stade déterminé, toujours le même pour une espèce, de tels arrêts de développement qui ont pour effet d'adapter leur cycle évolutif aux conditions locales de climat et à la phénologie de la plante-hôte.

La diapause s'oppose à la quiescence, simple arrêt temporaire du développement limité à la période où la température descend au-dessous du seuil critique (zéro de développement) propre à chaque stade.

La diapause est *obligatoire* chez de nombreux insectes univoltins, généralement *facultative* et souvent induite par la photopériode chez les insectes pouvant évoluer en plusieurs générations (Carpocapse des pommes par exemple).

Cette phase de diapause s'installe après un ralentissement puis un arrêt de l'activité mitotique et une forte réduction de l'activité respiratoire. A + 20 °C, ce stade embryonnaire de repos est atteint après quatre-vingt-six heures d'incubation, mais une très faible activité mitotique se poursuit jusqu'à la cent vingt-huitième heure qui marque en fait le début de la diapause, lequel peut être reporté jusqu'à deux à trois semaines après la ponte dans les conditions naturelles.

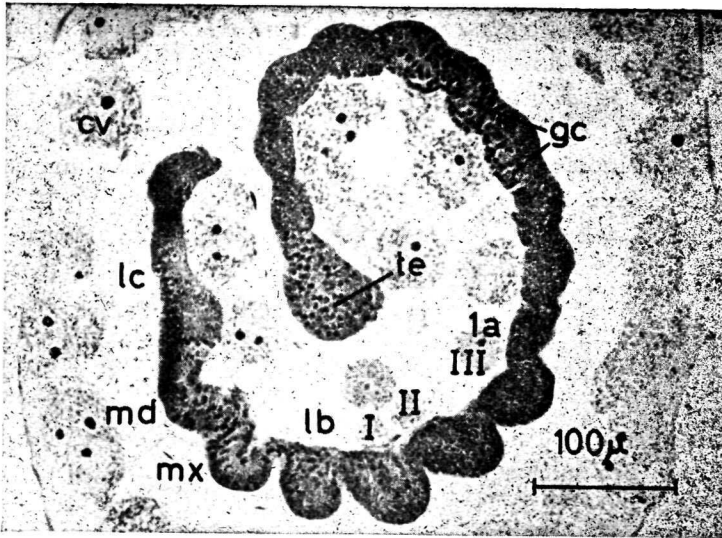


Fig. 14. — Coupe sagittale d'un embryon en diapause, lc: lobe céphalique; md, mx, lb: segments mandibulaire, maxillaire et labial — I - III: segments thoraciques — la - te: segments abdominaux — gc: cellules germinales — cv: cellules vitellines. (D'après BASSAND, 1965).

En altitude, ces œufs passent dans cet état toute la fin de l'été, l'automne et l'hiver pour reprendre lentement leur activité au printemps (mars et avril) dès que la température moyenne a dépassé le seuil normal de développement. En fait, ce développement pourrait reprendre dès janvier ou février, si la température le permettait.

Bassand (1965) a remarquablement précisé l'action des facteurs qui peuvent agir sur cette phase de diapause qu'on doit considérer comme un ralentissement plus ou moins fort de l'activité physiologique et morphogénétique caractérisant le «développement de diapause».

L'œuf de *Z. diniana* passe ainsi par trois phases successives:

1. la *prédiapause* qui va de la ponte à l'arrêt de développement;

2. *la diapause* proprement dite*;
3. *la postdiapause* qui va de la reprise du développement à l'éclosion de la jeune chenille.

L'étude méthodique en laboratoire de l'influence de la température sur le développement de l'œuf dans les deux premières phases a conduit à des résultats fort instructifs que nous pouvons brièvement résumer comme suit:

1. Le maintien des œufs à une température élevée dès le début de la diapause conduit à une mortalité très forte (94 % à + 20 °C).
2. Un développement normal implique un passage au froid et l'élimination de la diapause est réalisée dans des conditions optimales par une exposition à + 2 °C en cent vingt jours au minimum (incubation réactivante).

Après ce temps, même à + 2 °C, le développement reprend lentement; il s'achève en dix-sept jours à + 20 °C.

3. Les œufs exposés à une températures élevée après une incubation réactivante au froid inférieure à cent vingt jours présenteront une mortalité d'autant plus grande que la durée de cette incubation réactivante aura été courte.
4. La température à laquelle les œufs sont soumis durant l'incubation initiale (prédiapause) influe sur leur vitalité. Leur survie est de 100 % à + 11 °C, de 75 % à + 20 °C.
5. Enfin, la durée de la réactivation au froid influe sur la longévité post-embryonnaire.

De ces intéressants résultats nous pouvons déduire que la survie des œufs va dépendre dans une grande mesure:

1. de la température de la première incubation (prédiapause);
2. des conditions de température auxquelles ils sont soumis durant la diapause et de la durée de leur séjour au froid;
3. de leurs possibilités de se trouver en diapause lorsque survient l'hiver.

Voyons maintenant comment cette action de la température se manifeste dans la nature.

* C'est un fait connu depuis longtemps que la diapause constitue une protection contre les rigueurs du climat, et il est établi d'autre part que le froid est souvent indispensable à son élimination, en particulier dans le cas des diapauses obligatoires.

En altitude, où le vol a lieu de fin juillet à fin septembre, la diapause ne débute pas avant septembre et l'incubation initiale se produit à une époque où la température moyenne se rapproche de l'optimum de + 11 °C. D'autre part, pratiquement tous les œufs parviennent en diapause au début de l'hiver, donc en état de résister aux grands froids. Sous ces conditions, la mortalité embryonnaire reste très faible dans la mesure où, ce qui est généralement le cas, la température permet la reprise du développement moins de deux cent cinquante jours après le début de la diapause.

Dans les régions basses (500 à 800 m.), le développement embryonnaire et larvaire reprend très tôt au printemps et les papillons commencent à voler deux à trois mois plus tôt qu'en altitude, soit au début de l'été.

Les œufs y subiront leur première incubation à des températures plus ou moins éloignées de l'optimum et seront, d'autre part, soumis, en juillet et août, à des températures très défavorables à l'élimination de la diapause. Ces conditions seront ainsi génératrices d'une forte mortalité embryonnaire. De plus, parmi les œufs survivants, d'aucuns, après avoir éliminé leur diapause, pourront reprendre en fin d'été leur développement et soit donner naissance en automne à des chenilles condamnées à mourir de faim sur des aiguilles trop dures, soit être surpris et décimés par les froids de l'hiver hors de l'état de diapause.

Enfin, la survie des œufs qui passent l'hiver à l'état de diapause sera défavorablement affectée au printemps par un allongement de la durée de la post-diapause, la mortalité durant cette troisième phase étant d'autant plus faible que cette dernière est courte.

Aux basses altitudes, l'œuf se trouve ainsi menacé à toutes les phases de son développement et une faible proportion de la population embryonnaire, variable d'une année à l'autre, parviendra ainsi à franchir le cap de l'hiver.

Un deuxième groupe de facteurs mis en évidence par les recherches de *Baltensweiler* va jouer conjointement un grand rôle dans la survie larvaire immédiatement après l'éclosion. C'est le degré de coïncidence entre le développement des bourgeons courts du mélèze et la période d'éclosion des chenilles.

Seules parviennent à s'installer dans les bourgeons les chenilles qui éclosent lorsque les pointes vertes des aiguilles mesurent de 6 à 18 mm. Celles qui éclosent plus tôt ne peuvent pénétrer entre les aiguilles encore trop serrées; lorsque ces dernières ont dépassé 18 mm., elles sont trop dures pour être entamées.

Le long d'un profil alpin, les conditions de développement et d'éclosion des œufs sont très variables en fonction de l'altitude et de la phénologie du mélèze.

La diapause étant éliminée dès fin janvier, l'époque de l'éclosion des jeunes chenilles va dépendre des conditions microclimatiques aux-

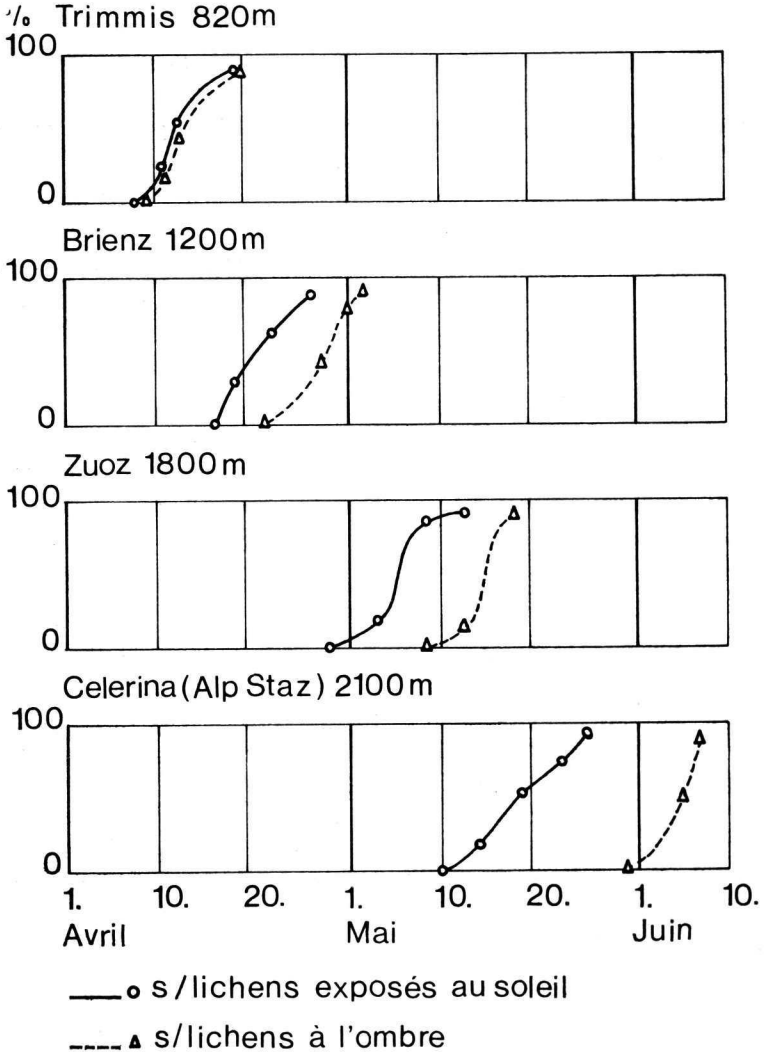


Fig. 15. — Courbes cumulatives d'éclosion d'œufs de *Z. diniana* sous lichens exposés au soleil et à l'ombre dans 4 stations le long d'un profil alpin. La période d'éclosion des œufs s'échelonne entre ces deux extrêmes sur une période qui s'accroît avec l'altitude. (D'après BALTENSWEILER).

quelles sont désormais soumis les œufs, en particulier de la somme de température accumulée à partir du moment où peut reprendre le développement embryonnaire.

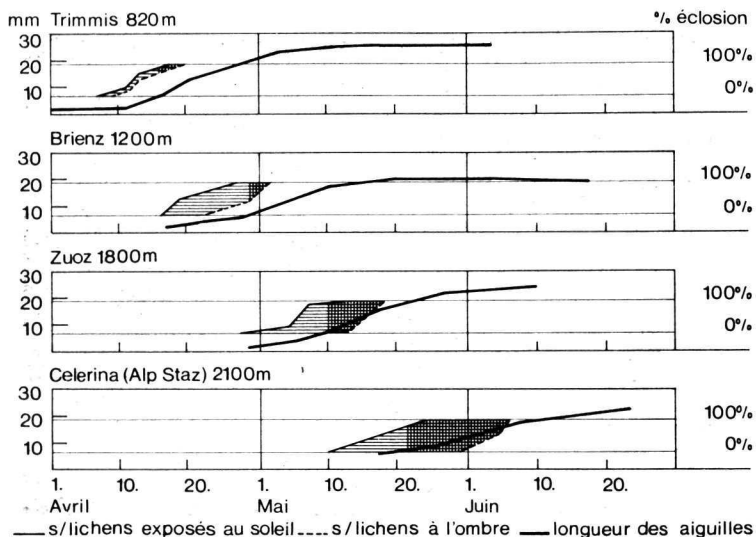


Fig. 16. — Ecllosion des chenilles en relation avec le développement des aiguilles du mélèze dans quatre stations le long d'un profil alpin. *En ordonnées*: à gauche, longueur des aiguilles, à droite, % d'écllosion des chenilles. La période d'écllosion est comprise entre les deux courbes cumulatives correspondant aux conditions extrêmes. Les traits horizontaux délimitent les longueurs des aiguilles qui permettent l'installation des chenilles (6 - 18 mm.). La zone en quadrillé correspond ainsi à la période durant laquelle les chenilles peuvent s'installer dans les bourgeons. On voit que la proportion de ces dernières, par rapport à l'ensemble des chenilles écloses, s'accroît avec l'altitude. (D'après BALTENSWEILER)

Sous les lichens, de couleur vert foncé ou noire, où ils hivernent, cette somme de température dépendra des conditions d'insolation auxquelles ils seront dès lors soumis. Or, entre les zones d'altitude de l'Engadine ou du Valais et les zones basses, les grandes différences d'insolation au printemps vont se traduire par des écarts plus ou moins importants dans les périodes d'écllosion de lots d'œufs occupant sur les branches des positions correspondantes. C'est ce qui ressort clairement des résultats d'élevages d'œufs placés en octobre 1964 sous des conditions extrêmes aussi rapprochées que possible des conditions naturelles dans quatre stations situées de 820 à 2100 m.

Alors qu'en plaine (Fig. 15), les œufs soumis à la température ambiante sans insolation éclosent presque simultanément ou avec un faible

décalage par rapport aux œufs situés sous lichens ensoleillés, on voit s'accentuer ce décalage au fur et à mesure que l'on gagne en altitude, lequel fut de vingt jours dans la station la plus élevée de l'essai cité.



Fig. 17. — Chenilles affamées ou mortes, rassemblées sur une pierre sur laquelle elles ont tissé de denses toiles dans leur recherche de nourriture, après la destruction totale du feuillage des mélèzes. (Photo C. AUER).

Ces différences, plus ou moins accusées suivant les conditions annuelles, restent cependant très frappantes chaque année, maintenant, en fonction de l'altitude, des différences très nettes de la durée de la période d'éclosion des œufs. Or il va de soi que les chances d'une bonne coïncidence entre l'apparition des larves néonates et la période favorable d'infestation des bourgeons seront d'autant plus grandes que la période d'éclosion sera longue.

L'examen des périodes d'éclosion en relation avec la phénologie du mélèze (longueur des aiguilles) montre précisément que les conditions optimales se trouvent réalisées en altitude, ce que met en évidence la figure 16.

En raison de ce fait, de la faible mortalité embryonnaire liée aux bonnes possibilités d'élimination de la diapause, la population larvaire qui, en altitude, réussit à s'installer dans les bourgeons y représente ainsi normalement chaque année une forte proportion de la population hivernante initiale, qui peut atteindre 90 à 95 %.

La mortalité larvaire due aux facteurs abiotiques est relativement faible après l'installation des chenilles dans les bourgeons; comme elles retrouvent chaque année au printemps la même base nutritive, on comprend pourquoi, à partir d'un minimum, les populations peuvent en l'absence d'une mortalité biotique suffisante augmenter régulièrement d'une année à l'autre, jusqu'à ce que soit atteinte ce que *Milne* désigne comme «la capacité ultime d'une place pour une espèce», dans notre cas particulier au bout de quatre à cinq ans.

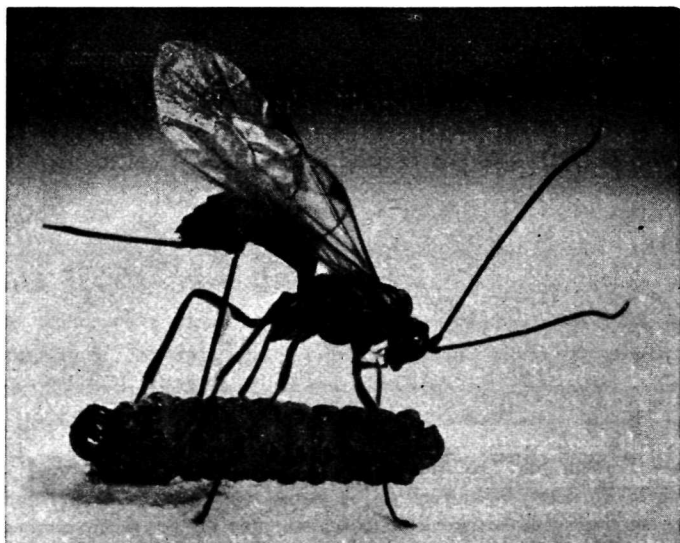


Fig. 18. — Femelle de *Phytodietus griseana* Kerrich pondant son œuf dans le thorax de la chenille de *Z. diniana* Gn. Cet ichneumonide ectoparasite est l'un des plus actifs parasites de la Tordeuse. (On voit l'œuf, qui sera fiché dans la peau de l'hôte, coulant en son milieu le long de la tarière.) (gr. 3x). (Photo L. GERIG)

Alors intervient une régulation sous l'influence de facteurs dépendants de la densité, au nombre desquels la concurrence intraspécifique joue un rôle capital.

La destruction des aiguilles avant que la totalité des chenilles aient achevé leur croissance entraîne une mortalité larvaire massive par inanition, accélérée par une réaction physiologique qui pousse les individus affamés à tisser sur les branches, les troncs et les pierres, dans leurs déplacements à la recherche de nourriture, de très denses toiles (Fig. 17). D'autre part, à la suite du dépouillement des arbres, la forte insolation du sol peut, suivant la nature de ce dernier, provoquer

la mort des chenilles arrivant à son contact lorsque la température de sa surface y dépasse le seuil critique de $+ 40^{\circ}$ C environ.

La forte mortalité larvaire lors de la crise, associée à une diminution de la vitalité et de la fécondité des survivants (Gerig 1966), amorce la période de régression qui va s'échelonner sur quatre à cinq ans.

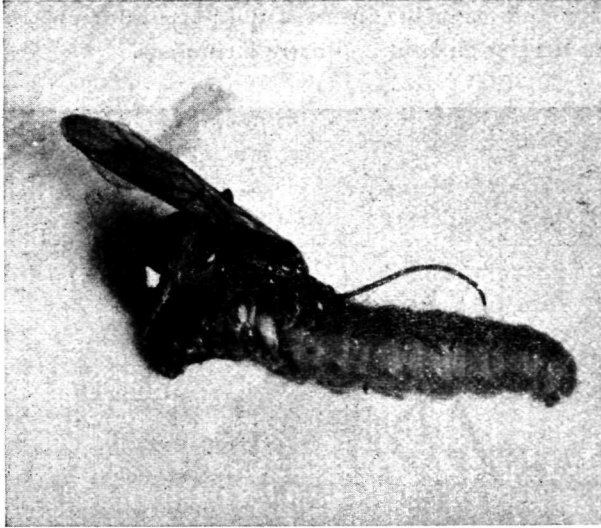


Fig. 19. — Femelle de *Triclistus podagricus* Grav. pondant un œuf dans une chenille de la Tordeuse du mélèze du 5^e stade. Saisissant de ses puissantes pattes antérieures le thorax de la chenille, la femelle fait bailler la membrane entre la tête et la plaque nucale pour déposer son œuf dans le ganglion sus-œsophagien. Le développement du parasite débute avec la métamorphose pour se terminer dans la chrysalide.

A l'origine de la progression conduisant à la culmination de chaque gradation, nous voyons ainsi à l'œuvre en altitude deux groupes de facteurs du milieu physique, donc abiotiques, température et insolation, agissant sur l'évolution embryonnaire et l'éclosion des jeunes chenilles.

Mais quel rôle jouent dans ce processus les facteurs du milieu biologique ou facteurs biotiques?

Le rôle des oiseaux et celui des insectes prédateurs, y compris la fourmi rouge des forêts abondamment représentée dans nos Alpes par deux espèces, *Formica lugubris* Zett. et *Formica aquilonia* Yarrow, est très limité.

A ses divers états (œuf, larve et chrysalide) la Tordeuse grise est attaquée par une riche faune entomophage parasitaire dont on a iden-

tifié jusqu'à maintenant dans nos Alpes plus de 40 espèces représentées par des Hyménoptères Ichneumonides, Braconides et Chalcidiens et par des Diptères tachinaires (*Aubert*, 1965; *Baltensweiler*, 1958; *Kerrich*, 1962; *Perkins*, 1957). Parmi ces auxiliaires, 12 à 13 espèces, pour la plupart strictement inféodées à *Z. diniana*, jouent un rôle appréciable. Chacune d'elles est assez étroitement liée, pour la ponte, à un stade déterminé mais variable de son hôte qui se trouve ainsi, durant tout son développement préimaginal, soumis à l'attaque de l'un ou l'autre de ses parasites. Trois d'entre-eux sont représentés par les figures 18 à 20.

Le fait qu'à partir de la fin d'une gradation les populations augmentent à chaque génération en altitude démontre éloquemment que ces parasites sont incapables d'y freiner activement la progression.

Décimés par la concurrence interspécifique et intraspécifique consécutive à la raréfaction de l'hôte à la fin de la période de régression, les parasites n'ont pas la possibilité de reconstituer durant une progression trop rapide des populations de la Tordeuse un stock suffisant pour empêcher cette dernière d'atteindre ce stade ultime de la capacité de la plante-hôte conduisant aux dégâts généralisés.

Cette reconstitution parasitaire, qui doit se renouveler à chaque gradation, est malheureusement ralentie par l'action d'Ichneumonides et de Chalcidiens hyperparasites; en 1964, ils ont détruit une forte proportion des parasites primaires.

Les parasites primaires sont tous solitaires, tandis que les hyperparasites les plus actifs, des Chalcidiens, sont grégaires, ce qui favorise un accroissement de ces derniers plus rapide que celui des parasites.

Dans ces conditions, si le nombre des parasites atteint son maximum absolu à la culmination de la gradation, leur contribution à la destruction des populations de la Tordeuse n'y dépasse pas 10 à 20 %.

Par contre, la réduction des populations de l'hôte consécutive à la crise augmente le parasitisme durant les trois premières années de la régression, lequel peut affecter jusqu'à 80 % des populations larvaires (*Baltensweiler* 1958). L'action des parasites contribue ainsi à prolonger la période de régression; en son absence, il est probable que l'évolution dynamique du ravageur serait caractérisée par des cycles de plus courte durée, la progression reprenant à une densité de population plus élevée.

A côté des parasites, les chenilles sont affectées par une maladie à virus du type granulose (Fig. 21) qui est apparue de façon épidémiologique en Engadine lors de la culmination de la précédente gradation, de 1953 à 1955, contribuant ainsi, avec les facteurs précités, à la rupture de cette gradation (*Martignoni*, 1957). Si ces premières observations avaient

conduit à attribuer à cette virose un rôle prépondérant dans ce dernier processus en général, les constatations faites lors de la gradation en cours (*Benz*, inédit) nous conduisent à réviser ce jugement. Tant dans le Briançonnais et le Haut-Piémont qu'en Haut-Valais et en Engadine, la granulose est resté à l'état endozootique sans déclencher d'épidémie semblable à celle observée neuf ans plus tôt, pour des raisons qui n'apparaissent pas encore très clairement. Le fait que la gradation suit un



Fig. 20. — Chalcidien de la famille des *Eulophidae* à la recherche de l'hôte sur un fuseau d'aiguilles renfermant une chenille du 3^e stade. (gr. 5x). Trois chalcidiens de ce groupe sont particulièrement actifs durant la phase de régression de la gradation (Photo P. BOVEY).

cours assez semblable avec ou sans épizootie virale montre que ce facteur ne joue pas un rôle indispensable dans le déterminisme de cette évolution cyclique.

Pour terminer ce paragraphe, il convient de relever encore l'influence défavorable que peut exercer la valeur qualitative de la nourriture après la période des dégâts généralisés. A la suite du brunissement, les mélèzes reverdissent à la sève d'août aux dépens des réserves accumulées. L'année suivante, les arbres fortement atteints donnent un feuillage qui diffère de celui des sujets non atteints par la longueur et la composition chimique de leurs aiguilles. A la suite de recherches récentes, *Benz* (à paraître) a constaté que ces aiguilles, plus courtes que les normales, sont caractérisées par une teneur plus élevée en cellulose et en lignine et par une teneur en azote légèrement plus faible.

Ces modifications, qui peuvent se répercuter jusqu'à deux à trois ans après la pullulation, se traduisent par une augmentation très appréciable de la mortalité larvaire et, chez les survivants, par une réduction du poids des chrysalides et papillons entraînant une diminution de la fécondité. Elles contribuent ainsi, avec le parasitisme, à accélérer et prolonger la régression de la gradation.

En résumé, deux groupes de facteurs abiotiques déterminent dans l'ensemble de l'aire la nature de l'évolution dynamique de la Tordeuse du mélèze propre à chaque région de cette aire. Ce sont: d'une part, les conditions de température auxquelles sont soumis les œufs durant la pré-diapause, la diapause et la post-diapause; d'autre part, la coïncidence plus ou moins satisfaisante entre l'éclosion des chenilles et la phénologie du mélèze.

En altitude, des conditions plus ou moins voisines de l'optimum y favorisent, d'une année à l'autre, à partir d'une densité minimum, un rapide accroissement des populations qui, en l'espace de quatre à cinq ans, atteignent les limites de la capacité nutritive de l'hôte. Alors intervient une régulation par l'action de la concurrence intraspécifique pour la nourriture, parfois associée à celle d'une virose épizootique. Les parasites, incapables de freiner cette progression rapide, jouent par contre un rôle actif dans la régression. Mais au fur et à mesure que les populations diminuent numériquement, les parasites subissent, par la raréfaction de l'hôte, les conséquences d'une forte concurrence intraspécifique (superparasitisme) et interspécifique (coparasitisme). Bien qu'à la troisième ou la quatrième année de la régression le nombre des parasites présents soit plus que suffisant pour détruire tous les individus de la Tordeuse si chacun pouvait être découvert, l'existence

d'un fort co- et superparasitisme permet la survivance d'une faible proportion des hôtes. Leur grande réduction — en 1966, 11 chenilles sur la masse échantillonnée de 1000 mélèzes à la vallée de Conches — conduit à la disparition presque complète des parasites, ce qui va permettre au faible stock des survivants de la Tordeuse la reconstitution, au cours d'une nouvelle progression, de populations rapidement abondantes. Ainsi, peuvent se succéder ces cycles dont la régularité sera d'autant plus grande que l'on se rapprochera, pour les deux groupes de facteurs abiotiques déterminants, des normes optimales.

Les variations des conditions annuelles détermineront les caractéristiques propres à chaque gradation comme aussi, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'optimum, les irrégularités de l'évolution cyclique

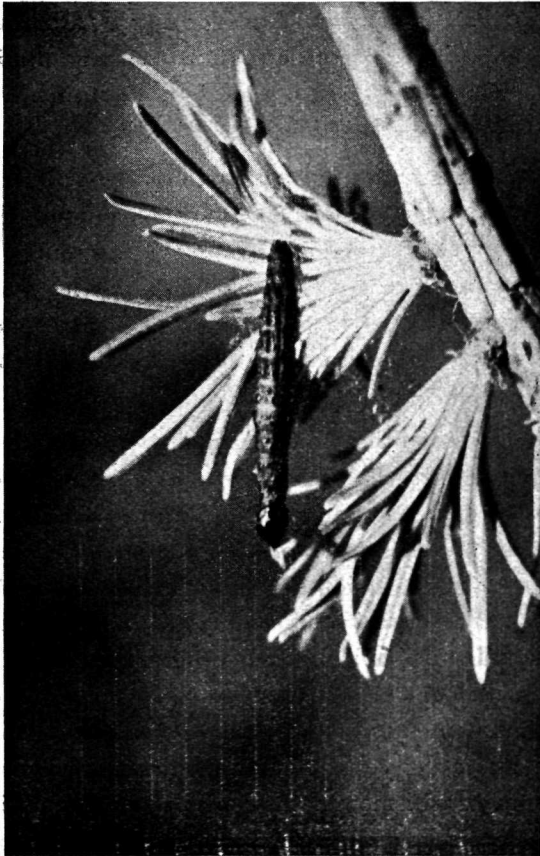


Fig. 21. — Chenille atteinte d'une maladie à virus du type granulose (gr. 3x).
(D'après MARTIGNONI, 1958).

qui peuvent conduire à la suppression d'une ou plusieurs périodes de dégâts.

A cette évolution cyclique se substitueront progressivement, dans la zone de l'indifférence où l'insecte ne cause jamais de dégâts, des variations acycliques, les phases de progression et de régression paraissant dues essentiellement au jeu des facteurs abiotiques précités, dont l'effet ne laisse subsister qu'une très faible proportion des descendants de chaque génération, tantôt légèrement croissante, tantôt légèrement décroissante par rapport à celle de l'année précédente. A l'action de ces facteurs abiotiques s'ajoute naturellement celle de facteurs biotiques (parasites) qui demande toutefois à être précisée. Il n'est pas exclu que dans certaines conditions, en particulier dans les zones sub-optimales où la progression de la gradation est moins rapide, les parasites puissent jouer un rôle plus actif en contribuant à la rupture de la gradation avant que soit atteint le seuil de nuisibilité.

Si nos recherches ont été jusqu'à maintenant principalement concentrées sur l'étude de l'insecte dans la zone des dégâts périodiques, ce sera la tâche de demain de mieux préciser les conditions de l'évolution dynamique dans les zones des dégâts occasionnels et dans la vaste zone de l'indifférence. A côté de son intérêt scientifique, cette connaissance apparaît susceptible de fournir d'utiles indications pour la mise au point de mesures généralisées de lutte.

Perspectives de lutte

Si la protection de surfaces restreintes ne présente pas de difficultés réelles par l'emploi d'insecticides modernes, du DDT en particulier, dont l'efficacité contre les chenilles est bien connue, les particularités de l'évolution dynamique cyclique de la Tordeuse du mélèze constituent l'obstacle le plus grave à la mise au point de mesures généralisées de lutte.

L'une des premières étapes de cette mise au point devait consister à vérifier comment l'insecte réagit à une réduction massive de ses populations intervenant durant la phase de progression d'une gradation, immédiatement avant l'apparition des premiers dégâts. C'est dans ce but que fut conçu et réalisé le grand essai de lutte exécuté en juin 1963 dans la partie supérieure de la vallée de Conches. En l'absence d'agents microbiologiques sûrs, notre choix s'est porté sur l'emploi de deux insecticides, le DDT, couramment utilisé dans les grandes actions contre les ravageurs forestiers, et un ester phosphorique à effet assez fugace, le Phosphamidon, sous la forme du Dimécron 50 de Ciba. A la suite des

succès enregistrés jusqu'alors dans les forêts canadiennes avec ce dernier produit, considéré comme moins dangereux que le DDT pour les poissons, il nous avait paru intéressant de l'expérimenter.

Le but que nous nous propositions impliquait le traitement de forêts assez isolées pour éviter une réinfestation à partir de peuplements non traités et, après examen des conditions offertes par les forêts suisses régulièrement ravagées par la Tordeuse, notre choix s'est porté, d'entente avec le service forestier cantonal, sur la partie supérieure de la vallée de Conches dont les peuplements forestiers avaient été fortement infestés lors de la précédente gradation, en 1954/1955.

L'essai, préparé dès 1958 par un échantillonnage annuel des populations de la Tordeuse, fut effectué dans la partie haute de la vallée, d'Oberwald à Blitzingen, laquelle fut divisée perpendiculairement à son axe en trois zones, dont les peuplements forestiers (2671 ha.) furent traités comme suit :

I. Oberwald—Obergesteln	750 ha.	DDT émulsion, 1,25 kg. de matière active/ha.
II. Geschinen—Reckingen	1048 ha.	Phosphamidon en solution, 1 kg. de matière active/ha.
III. Gluringen—Blitzingen	873 ha.	Témoin sans traitement

Les traitements furent effectués avec hélicoptère par la Maison Heliswiss, sous la compétente direction du Dr C. Auer.

Les résultats feront prochainement l'objet d'une publication spéciale, mais en raison des réactions suscitées par cette expérience, nous pensons intéresser nos lecteurs en en donnant un rapide aperçu.

Les résultats globaux de cet essai sont résumés dans le tableau suivant, les chiffres exprimant le nombre total de chenilles vivantes pour 1000 kg. de branches échantillonnées, correspondant aux échantillons de 1000 mélèzes.

Secteur de la vallée	Traitement en juin 1963	Populations larvaires pour 1000 kg. de branches échantillonnées (1000 mélèzes)					
		1962	1963 avant tr.	1963 après tr.	1964	1965	1966
Oberwald—Obergesteln	DDT	15 808	181 089	5 378	103 190	6 436	0
Geschinen—Reckingen	Phosphamidon	10 008	135 563	10 791	161 550	2 347	18
Gluringen—Blitzingen	Témoin sans traitement	3 971	151 132	141 828	245 875	1 976	15

Limite des dégâts visibles : env. 100 000 chenilles/1000 kg.

Appliqués sur une population larvaire de la Tordeuse qui avait largement dépassé le seuil de nuisibilité, mais avant que les dégâts aient pu se manifester, les deux produits ont exercé une efficacité remarquable de 96,8 % (DDT) et 91,5 % (Phosphamidon).

La réduction opérée ramena la population moyenne de la zone Phosphamidon assez exactement au point où elle se trouvait en 1962, celle de la zone DDT, en raison de l'efficacité supérieure de l'insecticide, à un niveau nettement plus bas. Les peuplements de ces deux zones restèrent verts, alors que des dégâts plus ou moins prononcés se manifestèrent dans la zone témoin.

L'année suivante, alors que la population témoin, parvenant à la culmination, n'augmentait que de deux fois, on assista dans les deux zones traitées à un accroissement massif, de l'ordre de quinze à vingt fois, assez parallèle à celui des années 1962/63. N'ayant pas subi les effets de la concurrence intraspécifique, les chenilles survivantes donnèrent des papillons qui avaient conservé les potentialités de reproduction propres aux populations de densité correspondante de la période de progression. Dans la zone Phosphamidon, la densité de population fut légèrement supérieure à la limite de nuisibilité, si bien qu'un brunissement s'y manifesta, un peu moins marqué que dans la zone témoin. Par contre, dans la zone DDT, la population parvint juste à la limite des dégâts visibles, mais dans l'ensemble les peuplements restèrent verts.

En 1965, contrairement à nos suppositions, on assista dans les deux zones traitées à une régression massive parallèle à celle de la zone témoin, laquelle s'est prolongée en 1966, au point que l'insecte fut cette année d'une extrême rareté, comme d'ailleurs dans les peuplements de toutes les hautes vallées alpines. La population moyenne de la vallée de Conches fut environ cent cinquante fois moins élevée que celle d'un peuplement du Plateau suisse (Lenzburg).

On est très vraisemblablement parvenu au minimum de la régression qui s'est déroulée ainsi en un temps très court, de un à deux ans inférieure à celle de la précédente gradation.

Quelles que soient les causes, difficiles à préciser pour l'instant, de cette précoce et rapide régression, le traitement a atteint le but proposé, la période des dégâts visibles ayant été complètement supprimée pour cette dernière gradation dans la zone DDT, fortement atténuée dans la zone Phosphamidon.

En ce qui concerne les actions secondaires de ce traitement, qui pour les oiseaux viennent de faire l'objet d'une publication détaillée

(Schifferli, 1966), il est intéressant de relever que dans la zone DDT aucun cas d'empoisonnement aigu n'a été observé parmi les vertébrés. Les oisillons de toutes les nichées sous contrôle ont normalement quitté le nid et l'on n'a pas pu déceler une diminution de la population aviaire.

Par contre, le traitement au Phosphamidon se révéla dangereux pour les oiseaux insectivores qui consommèrent les chenilles de la Tordeuse et pour leurs nichées. A la suite du traitement, la densité de population des couples repérés a été réduite de 30 % et les pertes des oisillons ont été très élevées.

Si regrettable qu'ait été cet accident, imprévu à la suite des assurances qui nous avaient été données par nos collègues canadiens*, il comporte une conclusion intéressante. En effet, les échantillonnages effectués en 1964 à l'époque des nichées ont permis de constater que les vides enregistrés en 1963 avaient été entièrement comblés. Il n'a pas été possible de déterminer quand le repeuplement des vides s'est opéré; mais sur la base de recherches faites en Amérique du Nord, on peut admettre que le processus de repeuplement débute deux à trois semaines après le traitement.

Aucun cas d'empoisonnement de mammifères dans la zone Phosphamidon n'a été signalé; deux chevreuils dont on a cherché à attribuer la mort au traitement portaient les traces l'un d'une balle, l'autre d'une charge de grenaille!

Les abeilles subirent quelques pertes qui se traduisirent par un fléchissement passager des populations de divers ruchers, de la zone Phosphamidon en particulier, pertes qui furent largement indemnisées.

En résumé, malgré l'accident enregistré et manifestement exagéré par des personnes mal renseignées sur le but de l'expérience, cet essai comporte un enseignement très positif. Mais il est prématuré d'en tirer des conclusions générales. L'expérimentation sur une assez large échelle doit se poursuivre et c'est le but de nos travaux futurs de rechercher tous les moyens d'agir sur les populations de la Tordeuse dans l'espoir de prévenir leur progression au-delà du seuil de nuisibilité. Nous envisageons en particulier, en collaboration avec nos collègues français, l'expérimentation sur une large échelle d'agents microbiologiques (virus, bactéries entomo-pathogènes) qui ont déjà fait l'objet d'essais limités ou l'étude des possibilités de renforcement du parasitisme naturel. Ce sont là recherches de longue haleine et,

* Il convient de relever que, depuis lors, le danger pour les oiseaux du Phosphamidon a été reconnu au Canada.

dans l'incertitude des résultats qu'on peut en attendre, il serait également intéressant de renouveler l'expérimentation avec insecticide en se limitant à l'emploi du DDT. Si une seule application devait vraiment permettre de supprimer régulièrement chaque période de dégâts, son renouvellement tous les dix ans ne présenterait pas un danger sérieux pour les biocénoses.

Parvenu au terme de cet exposé, nous espérons avoir convaincu nos lecteurs de l'importance et de la nécessité des recherches de longue haleine pour la compréhension de la dynamique des populations des insectes nuisibles, dont dépend en définitive, sur le plan économique, leur statut de ravageurs ou d'espèces indifférentes.

La connaissance de ces phénomènes complexes — problème central de l'entomologie appliquée — ne peut se contenter d'études trop limitées dans le temps et l'espace; elle implique, par l'étroite collaboration de divers spécialistes, la constitution de groupes de travail opérant en diverses régions de l'aire de l'insecte étudié, aussi bien dans la zone des dégâts que dans celle de l'indifférence et l'exemple traité met en évidence les fruits que l'on peut recueillir d'une collaboration internationale.

Plusieurs projets semblables, consacrés principalement à des insectes forestiers, sont à l'étude dans le monde. Mais au moment où les techniques de lutte chimique, par lesquelles on avait espéré se rendre définitivement maître de l'insecte nuisible, se heurtent à des difficultés croissantes, il serait souhaitable que de telles recherches puissent, en Europe, être développées et étendues à un plus grand nombre d'insectes-types, aussi bien dans le domaine agricole que forestier. L'amélioration des méthodes de protection des cultures et des forêts implique indiscutablement une intensification des recherches de base.

TRAVAUX CITES

- AUBERT, J. 1965. *Ichneumonides parasites de la Tordeuse du mélèze (Zeiraphera diniana Gn.) comprenant quatre espèces nouvelles*. Bull. Soc. entom. Mulhouse. Janvier-février: 1 - 7.
- AUER, C. 1961. *Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegungen des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana Hb. (= diniana Guénéé) im Oberengadin (1949-1961)*. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 37: 171 - 263.
- BADOUX, H. 1922. *Quelques observations sur les dégâts causés récemment par la pyrale grise du mélèze*. J. for. suisse 73: 1 - 6.

- 1937 - 38. *La pyrale grise du mélèze (Semasia diniana Guénéé). Ses apparitions et dégâts dans la forêt suisse.* J. for. suisse 88: 193 - 196, 232 - 237; 89: 1 - 6, 25 - 28.
- BALTENSWEILER, W. 1958. *Zur Kenntnis der Parasiten des Grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hübner) im Oberengadin.* Mitt. schw. Anst. forstl. Versuchsw. 34: 399 - 478.
- 1962. *Die zyklischen Massenvermehrungen des grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera griseana Hb. Tortricidae, Lepidoptera) in den Alpen.* Verh. XI int. Kongress f. Ent. II: 185 - 189.
- 1964. *Zeiraphera griseana Hb. (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps A Contribution to the Problem of Cycles.* Can. Ent. 96: 792 - 800.
- BARBEY, A. 1927. *La pyrale grise du mélèze est polyphage.* J. for. suisse 78: 247 - 248.
- 1933. *Où la pyrale grise du mélèze devient nocive.* J. for. suisse 84: 279 - 281.
- BARBEY, J. 1953. *Les forestiers Davall.* J. for. suisse 104: 391 - 395.
- BASSAND, D. 1965. *Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogénèse de Zeiraphera griseana Hübner (= Z. diniana Guénéé) (Lepidoptera: Tortricidae).* Rev. suisse Zool. 72: 429 - 542.
- BOVEY, P. et MAKSYMOW, J.K. 1959. *Le problème des races biologiques chez la Tordeuse grise du mélèze. Zeiraphera griseana (Hb.).* Vierteljahrssch. Naturf. Ges. Zürich, 104: 264 - 274.
- CAMPELL, E. 1955. *Der Lärchen - Arvenwald. Bündnerwald. Beiheft Nr. 5: 14 - 26.*
- COAZ, J. 1880. *Über das Auftreten des Grauen Lärchenwicklers (Tortrix pinicolana) in Graubünden.* Mitt. Naturf. Ges. Bern, 76 - 90.
- 1894. *Über das Auftreten des grauen Lärchenwicklers (Steganoptycha pinicolana Zell.) als Schädling in der Schweiz und den angrenzenden Staaten.* Karl Stämpfli & Co, Bern, 21 p.
- 1912. *Das Auftreten des grauen Lärchenwicklers in Graubünden.* Schweiz. Zeitsch. Forstw. 63: 250 - 251.
- 1917. *Über das Auftreten des grauen Lärchenwicklers (Steganoptycha pinicolana Zell.) als Schädling in den Lärchenwäldungen im Kanton Graubünden, insbesondere des Oberengadins, und im Kanton Tessin in den Jahren 1911, 1912 und 1913, und Massnahmen zur Bekämpfung desselben.* Schweiz. Z. Forstw. 68: 78 - 82, 123 - 135.
- DAVALL, A. 1857. *Tortrix pinicolana Zell. Nouvelle phalène du mélèze.* Schweiz. Forstl.- J. 8: 197 - 204.
- GERIG, L. 1966. *Ergebnisse über Fütterungsversuche am grauen Lärchenwickler (Zeiraphera griseana Hb. = diniana Gn.).* Z. angew. Ent. 58: 139 - 143.
- (sous presse). *Physiologische Untersuchungen am Grauen Lärchenwickler während einer Periode der Massenvermehrung: Biometrische und respiratorische Untersuchungen an Raupen und Puppen.* Z. angew. Ent.
- JAHN, E. 1948. *Das Massenaufreten des grauen Lärchenwicklers Grapholitha (Semasia) diniana in Österreich in den Jahren 1946 und 1947.* Anz. Schädlingsk. 21: 49 - 51.

- 1948. *Beobachtungen über Parasitenaufreten mit dem Massenaufreten des grauen Lärchenwicklers, Grapholitha (Semasia) diniana in Tirol, im Jahre 1947.* Pfl. Sch. Ber. 2: 176 - 182.
- KERRICH, G.J. 1962. *Systematic Notes on Tryphonine Ichneumonidae (Hym.)* Opuscula Ent. 27: 45 - 56.
- KOMAREK, J. 1929. *Der Lärchenwickler (Grapholitha diniana) als Fichtenvernichter.* Verh. Int. Kongr. Forstl. Versuchsanstl. Stockholm, 664 - 667.
- MAKSYMOW, J.K. 1959. *Beitrag zur Biologie und Ökologie des Grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana (Hübner) (Lepidoptera, Tortricidae).* Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 35: 281 - 315.
- MARTIGNONI, M. 1957. *Contributo alla conoscenza di una granulosa di Eucosma griseana (Hübner) (Tortricidae, Lepidoptera) quale fattore limitante il pullulamento dell'insetto nella Engadina alta.* Mitt. schw. Anst. forstl. Versuchswesen 32: 371 - 418.
- MEYER, A. 1947. *Untersuchungen über die Bekämpfung des grauen Lärchenwicklers (Semasia diniana Gn.) in den Wäldern des Oberengadins.* Mitt. schw. Ent. Ges. 20: 452 - 474.
- PERKINS, J.F. 1957. *Notes on some Eurasian «Itopectis», with descriptions of new species (Hym. Ichneumonidae).* Mitt. schw. Ent. Ges. XXX: 323 - 326.
- PFEFFER, A. 1930. *Zavijec modainovy Enarmonia (Epinotia, Steganoptycha) diniana Gn. (pinicolana Z.).* Zvlastni otisk z casopisu Lesnicka prau. 9: 1 - 24.
- PRELL, H. 1929. *Der graue Lärchenwickler (Enarmonia diniana Gn.) als Grossschädling im Sächsischen Fichtenwald.* Tharandt. Forstl. Jahrbuch 81: 49 - 92.
- SCHIFFERLI, A. 1966. *Auswirkungen einer Insektizid-Aktion gegen den Grauen Lärchenwickler auf die Vogelwelt im Goms (Oberwallis).* Orn. Beob. 63: 25 - 40.
- SCHIMITSCHECK, E. und JAHN, E. 1952. *Die Massenvermehrung des grauen Lärchenwicklers, Grapholitha (Semasia) diniana Gn. in Nordtirol in den Jahren 1946 und 1947.* Zbl. ges Forst- und Holzw. 71: 238 - 239.
- THOMANN, H. 1929. *Der graue Lärchenwickler (Semasia diniana Gn.).* Jber. naturf. Ges. Graubünden. N.S. 67: 3 - 45.

Les clichés de la planche en couleurs et des figures 8, 18, 19, 20 et 21 ont été aimablement mis à disposition par l'Institut fédéral de recherches forestières. Le tirage de la planche en couleurs est offert par l'Institut d'entomologie de l'Ecole Polytechnique Fédérale avec l'appui du Fonds Biedermann-Mantel.