

Article original

## Variations clonales de l'aptitude du pin sylvestre à assurer le développement de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae) en milieu naturel

MA Auger-Rozenberg\*, C Géri, F Goussard

Station de zoologie forestière, Inra, 45160 Ardon, France

(Reçu le 23 septembre 1996; accepté le 25 juin 1997)

**Summary – Influence of some Scots pine clones on *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae) development. Noxious effect in field.** The study attempts to confirm in nature the noxious effect of some Scots pine clones from Polish origin on *Diprion pini*. Up to now, this noxiousness has only been proved in standard laboratory conditions by feeding the insects with cut pine shoots. Because significant natural populations were lacking during recent years, the first experiments were carried out in 1991, 1992 and 1993 with larvae issued from a permanent rearing strain of *D pini*. These larvae were transferred to tree collections of Orleans and Cadouin in Dordogne (France) and put on several vegetative copies of different Scots pine clones. These tests encountered many difficulties due to the weakness of the laboratory strain in natural climatic conditions, the lack of synchronization between reared insect and natural insect generations, the natural parasites and the distance between the lab and Cadouin. On the other hand, the real aptitudes of the clones in situ may only be proved during a real outbreak of the sawfly. However, an earlier mortality and a slower development are clearly shown when the insects develop on clones previously noted as unfavorable to *D pini* in laboratory bioassays.

### Scots pine / *Diprion pini* / pine sawfly / noxious clones / natural conditions

**Résumé – L'étude tend à confirmer sur le terrain la nocivité pour *Diprion pini* de clones de pin sylvestre de provenance polonaise jusqu'à présent testée seulement en conditions standard au laboratoire en nourrissant l'insecte avec des rameaux coupés. Du fait de l'absence de populations naturelles importantes au cours des années récentes, les premières expérimentations ont été réalisées en 1991, 1992 et 1993 avec des larves issues d'un élevage permanent de *Diprion pini* transportées sur les copies végétatives de différents clones dans les parcs à clones d'Orléans et de Cadouin en Dordogne, France. Bien que ces essais aient rencontré de réelles difficultés dues à la fragilité des insectes de laboratoire vis-à-vis des conditions climatiques, au problème de faire coïncider leur cycle biologique avec celui des insectes sur le terrain, au parasitisme naturel et à l'éloignement de Cadouin par rapport au site d'élevage des insectes, et bien que l'aptitude des clones *in situ* ne puisse vraiment être prou-**

\* Correspondance et tirés à part.

Tél : (33) 02 38 41 78 98 ; fax : (33) 02 38 41 78 79 ; courriel : auger@orleans.inra.fr

vée qu'au cours d'une véritable gradation de l'insecte, ils mettent clairement en évidence une mortalité plus précoce et un développement plus lent des insectes qui se sont développés sur les clones s'étant montrés défavorables à *D pini* en laboratoire.

### *Diprion pini* / clones nocifs / conditions naturelles

## INTRODUCTION

*Diprion pini* L est un hyménoptère Diprionidae dont les larves, qui vivent en colonies, sont responsables d'importantes défeuillaisons du pin sylvestre dans les forêts européennes. La dynamique des populations de cet insecte a été étudiée en France dans la région Centre, où il effectue deux générations par an (Dusaussoy et Géri, 1971 ; Géri, 1988). L'incidence de différents facteurs écologiques sur le développement de *D pini* a été mise en évidence : photopériode et température (Géri et Goussard, 1988, 1991), qualité de la lumière (Géri et Goussard, 1989a), surpopulation (Géri et Goussard, 1989b), alimentation (Géri et al, 1985, 1988, 1990 ; Buratti et al, 1990).

L'alimentation des larves en particulier joue un rôle important tant qualitatif que quantitatif sur le développement de *D pini*. Depuis 1988, des études menées sur la comestibilité de pins sylvestres appartenant à trois collections, représentatives de populations naturelles (Haguenau et Bitche en France, Taborz en Pologne), ont permis de mettre en évidence de fortes différences de qualité nutritionnelle des aiguilles entre clones et entre provenances naturelles (Auger et al, 1990 ; Auger, 1992).

Parmi 57 clones testés, certains, principalement d'origine polonaise, se sont révélés particulièrement défavorables à la survie et au développement des larves (Auger et al, 1992). Toutefois, ces expériences ont été réalisées dans des conditions de laboratoire (15 h de photophase et 16 °C jusqu'en L3, 16,5 h, 20 °C ensuite), en alimentant les larves tous les 3 j avec des rameaux coupés. Elles ont été effectuées d'une part avec

de très jeunes larves, dont la survie était notée au bout de 12 j, d'autre part avec des larves plus âgées permettant d'apprécier les conséquences de l'alimentation sur un plus grand nombre de caractéristiques biologiques (durée de développement, sex-ratio, poids, diapause, fécondité).

Ces tests ont bien rendu compte des aptitudes des clones à assurer ou non la survie et le développement des insectes. Cependant, certains clones ont donné des résultats assez variables en fonction des années et des insectes utilisés. Par ailleurs, des études entreprises sur la composition phénolique du feuillage ont suggéré que sa nocivité pouvait être induite par certains stress, dont la section des rameaux (Auger et al, 1994).

Il importait donc de s'assurer que les aptitudes des clones constatées au laboratoire reflétaient bien des propriétés réelles sur le terrain. À cet effet, il était nécessaire d'utiliser des clones discriminants présentant une bonne répétabilité de leurs aptitudes. L'article présente les résultats des premières expériences faites à ce sujet.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le matériel végétal est composé de clones représentés par plusieurs copies greffées (ramets) plantées en 1983 à Orléans et en 1986 à Cadouin. Au total, 37 clones d'origine polonaise ont été testés de 3 à 7 fois, ce qui a permis un classement en fonction de leur capacité à assurer ou non la survie des insectes. Quatre clones en particulier ont occasionné une très forte mortalité et trois une très bonne survie des jeunes larves, quelle que soit l'expérience considérée (tableau I). Leur comestibilité ou leur nocivité a été confirmée par des expériences sur les larves âgées (Auger, 1992). Ces sept clones ont été choisis pour les

**Tableau I.** Pourcentage de survie des jeunes larves de *D pini* alimentées au laboratoire avec le feuillage de différents clones de pin sylvestre au cours de plusieurs expériences réalisées entre 1988 et 1992.

<i>N° Inra des clones</i>	<i>Pourcentage moyen de survie des larves de D pini au bout de 12 j</i>	<i>Nombre de répétitions</i>	<i>Erreur standard</i>
<b>D</b>			
625	1,45	7	0,31
649	3,33	7	1,14
588	4,45	6	1,33
646	7,78	6	2,14
<b>F</b>			
586	72,62	7	1,67
593	74,45	3	4,05
652	77,33	5	2,73

F : favorables ; D : défavorables.

expériences. Comme ils n'étaient plus représentés que par un seul exemplaire à Orléans et quelques exemplaires à Cadouin, celles-ci ont été réalisées dans les deux sites.

Trois expériences ont été réalisées successivement en plaçant des jeunes larves par lots de 30 à 60 (effectifs courants des colonies dans la nature) sur les ramets des parcs à clones : (A) à partir du 10 octobre 1991 à Cadouin et à Orléans, (B) à partir du 26 mai 1992 à Orléans, (C) à partir du 10 septembre 1993 à Cadouin.

Les larves utilisées dans ces expériences sont toutes issues d'un élevage permanent en laboratoire permettant d'obtenir cinq générations par an (Goussard et Géri, 1989). Afin de se placer au maximum dans les conditions de leur développement naturel et de leur permettre de s'alimenter normalement, les larves ont été laissées libres de se déplacer sur l'arbre sans être ensachées dans des bonnettes protectrices (grégraires, elles s'alimentent en se déplaçant sur l'arbre sans le quitter, sauf en cas de surpopulation). De ce fait, elles ont été exposées à leurs ennemis naturels, parasites et prédateurs.

Le nombre de larves, leur stade et le nombre de répétitions ont été fonction des disponibilités. Pour les mêmes raisons, on n'a pu employer simultanément dans chaque expérience tous les clones présumés favorables (F) ou défavorables (D) sélectionnés : A- : clones 586, 652 (F), 646, 649 (D) à Orléans ; 593, 652 (F), 588, 646, 649 (D) à Cadouin, un lot de 60 larves L1 par ramet.

B- : clones 586 (F), 625, 649 (D) à Orléans, deux lots de 30 L1 par ramet. C- : clones 593, 652 (F), 625, 646, 649 (D) à Cadouin, un lot de 50 jeunes L2 par ramet. Quelle que soit l'expérience, on a employé trois ramets par clone à Cadouin et un ramet par clone à Orléans.

À Orléans, quelques heures avant l'expérience, les larves ont été prélevées au hasard avec un pinceau, dans plusieurs colonies, sur des pins en container utilisés pour élever les jeunes larves (Goussard et Géri, 1989). Chaque lot d'insecte a alors été déposé sur un petit rameau de pin, prélevé sur les clones à expérimenter en pépinière. Chacun de ces rameaux a ensuite été maintenu contre une branche du clone correspondant sur le terrain avec un fil de fer. En quelques heures, les larves ont abandonné le rameau coupé et ont gagné les aiguilles du clone.

À Cadouin, le parc à clones étant situé à 350 km du lieu d'élevage, des colonies entières, prélevées sur le pin de ponte, ont été apportées, et les lots constitués sur place (expérience A), ou bien les larves, conditionnées en lots à Orléans, ont été transportées dans des boîtes en polystyrène pour être placées sur les clones (expérience C).

Les conditions météorologiques et le parasitisme n'ayant pas permis aux insectes d'effectuer tout leur cycle biologique sur le terrain, l'analyse des données a porté sur la survie des larves, les stades atteints et l'importance des dégâts occasionnés aux ramets notés plusieurs semaines après le début de l'expérience (1 mois pour

l'expérience A, 2 mois pour l'expérience B, 2 semaines puis 1 mois pour l'expérience C). L'expérience B ayant en grande partie échoué, seuls les résultats par ramet ont été pris en compte comme répétitions.

L'incidence des clones sur la survie des larves et sur leur vitesse de développement apprécié par le pourcentage de larves ayant atteint le quatrième stade a été analysée par le test du  $\chi^2$ .

## RÉSULTATS

### Expérience A

La plupart des larves étaient mortes à Cadouin un mois après le début de l'expérience, du fait de leur mise en place tardive sur les arbres et des conditions climatiques sévères de l'automne 1991. Seuls les clones présumés favorables présentaient des survivants qui avaient atteint le quatrième stade. Ces clones avaient subi d'importantes défeuillaisons tandis que les clones défavorables n'avaient que des traces de morsures attestant d'une mortalité très précoce des larves (L1 et L2) (tableau II).

De la même façon, à Orléans, seul le clone 586, favorable, a permis la survie de cinq larves ayant atteint le stade L4 (soit

8,3 % de survie). Très peu de dégâts ont été observés sur les clones défavorables.

### Expérience B

Les larves ont été décimées par la tachinaire *Drino gilva* Hart. Un mois après le début de l'expérience, les deux colonies (L3-L4) survivaient sur le clone 586 (F), tandis que la plupart des larves étaient mortes sur les clones 625 et 649 (D) sur lesquels les dégâts étaient quasi inexistantes. Deux mois après, seules trois L4 survivaient sur le clone 586.

### Expérience C

En tenant compte d'une mortalité d'environ 15 % au cours du transport à Cadouin, ramenant respectivement les effectifs initiaux à 126, 130, 129, 135 et 127 pour les clones 593, 652 (F) 625, 646, et 649 (D), les pourcentages d'insectes survivants, les stades atteints et les dégâts occasionnés 15 j et un mois après la mise en place de l'expérience sont présentés dans les tableaux III et IV.

**Tableau II.** Survie des larves de *D pini* et dégâts occasionnés par celles-ci au cours de l'expérience A à Cadouin.

N° clone	I		II		III	
	Nombre de larves	Dégâts	Nombre de larves	Dégâts	Nombre de larves	Dégâts
D						
588	0	+	0	+	0	+
646	0	+	0	+	0	+
649	0	+	0	+	0	/
F						
593	0	++	4	+++	0	++
652	0	++	2	+++	0	++

0 = aucune larve survivante ; / = pas de dégâts ; + = dégâts très faibles ; ++ = dégâts notables ; +++ = dégâts importants. F : clones favorables ; D : clones défavorables ; I, II et III : répétitions.

**Tableau III.** Nombre de larves survivantes et des dégâts occasionnés par celles-ci au cours de l'expérience C après 15 j (A) et après un mois d'expérimentation (B).

<b>A</b>						
N° ramet	I		II		III	
	Nombre de larves	Dégâts	Nombre de larves	Dégâts	Nombre de larves	Dégâts
<b>D</b>						
625	4 L3 (9,3%)	+	15 L3 + 4 L4 (44,2%)	++	9 L3 + 1 L4 (23,3%)	+
646	0	-	0	-	0	-
649	0	-	0	-	0	-
<b>F</b>						
593	4 L3 + 11 L4 (35,7%)	+	20 L3 + 10 L4 (71,4%)	++	2 L3 + 1 L4 (7,1%)	++
652	6 L3 + 7 L4 (30,2%)	+	11 L3 + 13 L4 (54,5%)	++	3 L4 (7,0%)	-
<b>B</b>						
N° ramet	I		II		III	
	Nombre de larves	Dégâts	Nombre de larves	Dégâts	Nombre de larves	Dégâts
<b>D</b>						
625	0	++	0	++	0	+
646	0	-	0	-	0	-
649	0	-	0	-	0	-
<b>F</b>						
593	1 L4 + 8 L5 (21,4%)	++	0	++	0	+++
652	0	+	0	++	0	-

D = Clones défavorables ; F = clones favorables ; - = absence ou quasi-absence de dégâts ; + = dégâts très faibles ; ++ = dégâts notables ; +++ = dégâts importants ; I, II, III = répétitions ; ( ) = % de survie

Comme dans l'expérience A, les insectes, placés tardivement sur le terrain, ont subi une forte mortalité. Néanmoins, parmi les clones défavorables, seul le clone 625 possédait des survivants après 15 jours d'expérience et les larves étaient encore majoritairement au troisième stade tandis que les clones favorables avaient plus de 30 % de survivants dont beaucoup au quatrième stade larvaire. Après un mois, seul le clone favorable 593 possédait encore des larves ayant presque toutes atteint en totalité le cinquième

stade. Ces différences de survie et de développement entre clones favorables et défavorables sont très significatives (tableau IV). À l'exception du clone 625, les dégâts ont pratiquement été inexistantes sur les clones défavorables, ce qui montre que les insectes sont morts rapidement au début de l'expérience, alors qu'ils étaient relativement importants sur les clones favorables. Ce dernier clone, qui avait présenté une nette nocivité au laboratoire (tableau I), s'est démarqué des deux autres clones défavorables, en

**Tableau IV.** Pourcentage de survie des larves de *D pini* et pourcentage de larves ayant atteint le quatrième stade 15 j après le début de l'expérimentation C et signification statistique des différences entre clones et entre clones favorables et défavorables.

	<i>Clones défavorables</i>				<i>Clones favorables</i>			<i>Test du <math>\chi^2</math></i>	
	625	646	649	Total	593	652	Total	Entre clones	Entre clones favorables et défavorables
% de survie des larves	25,6	0	0	8,4	38	30,8	31,7	+++	+++
% de larves survivantes ayant atteint le stade L4	15,1	0	0	15,1	45,8	57,5	51,1	+++	+++

+++ : Hautement significatif, risque < 1%.

assurant une meilleure survie des larves, bien qu'il ralentisse nettement leur évolution. Il pourrait présenter une moindre stabilité de ses propriétés nocives.

## DISCUSSION, CONCLUSION

Il était d'autant plus indispensable de confirmer sur le terrain l'aptitude des clones à entraver le développement de *D pini* au laboratoire que peu d'études ont été effectuées en ce sens sur les défoliateurs forestiers. En effet, les travaux concernant les performances de différentes provenances d'arbres sur les insectes ont été réalisés en forêt ou en pépinière (Quiring et al, 1991 sur *Zeiraphera canadiensis*; Watt, 1992, sur *Panolis flammea*; Tomlin et Borden, 1993 sur *Pissodes strobi*; ou Nugent et Wagner, 1995, sur un hyménoptère Megachilidae). En ce qui concerne les Diprionidae, il en a été de même pour l'influence du stress hydrique (McMillin et Wagner, 1995) et des niveaux de défeuillaison (Wagner et Evans, 1985; Niemela et al, 1991; Lyytikäinen, 1992), ainsi que pour la variabilité des dégâts dus à *Neodiprion sertifer* sur différentes provenances de pin sylvestre (Wright et al, 1967). Lyytikäinen (1993a, b) a observé l'incidence

de la consommation de différentes provenances de pin sylvestre sur *N sertifer* et *Gilpinia pallida* au laboratoire, Larsson et al (1986), celle de deux clones sur *N sertifer*. C'est également au laboratoire que Codella et al (1991) ont observé les performances de *Diprion similis* sur *P banksiana* et *P strobus*. Cependant, il existe peu d'études réalisées en parallèle au laboratoire et sur le terrain (Wagner et Zhang, 1992 sur *P ponderosa* et *N fulviceps*).

Les premiers essais présentés ici ne constituent pas réellement des expériences in situ puisque les clones n'ont pas été soumis à de véritables gradations des populations naturelles de l'insecte. Ceci est actuellement difficile à réaliser car depuis plusieurs années les populations sont en période d'intergradation dans la plupart des forêts françaises, la longue durée de ces périodes pendant lesquelles l'insecte est très rare étant caractéristiques de l'espèce (Dusaussay et Géri, 1971; Eichorn, 1982; Géri, 1988; Larsson et al, 1993).

Dans ces conditions, il a été nécessaire d'expérimenter avec une population d'élevage. Cela a des avantages car les expériences ont été faites comparativement sur une même population, bien connue, déjà

utilisée pour les expériences de laboratoire et présentant une faible variabilité génétique. Une telle population permet de disposer plus fréquemment d'insectes, indemnes de parasites. Il en résulte cependant des inconvénients importants :

- les effectifs de larves qui peuvent être obtenus sont limités ;
- il est difficile de faire coïncider de façon optimale leur développement (cinq générations par an) avec les périodes de développement naturel (deux générations) qui leur assure les meilleures conditions de survie sur le terrain ;
- les insectes nés au laboratoire sont fragiles dans les conditions naturelles ;
- ces faits, aggravés par les aléas de l'expérimentation in situ, se sont conjugués dans les expériences A et C en présence de conditions climatiques automnales très défavorables, car même les populations naturelles ont des difficultés à survivre jusqu'à la formation des cocons, qui leur permet d'hiverner, lorsque leur développement est tardif. En revanche, ces insectes sont moins vulnérables aux parasites que ceux qui se développent à la fin du printemps, principale période d'émergence des tachinaires (expérience B) ;
- le transport des insectes d'élevage à plus de 350 km, du fait de la rareté des ramets à Orléans, a constitué une cause supplémentaire de mortalité et limité les observations qui auraient pu être faites sur le développement des populations.

Ces problèmes ont largement minimisé les résultats de nos essais. Ceux-ci n'ont pu être obtenus qu'avec un nombre limité d'insectes et de répétitions et n'ont pas été confirmés sur la totalité du cycle biologique de *D. pini* du fait de la mortalité naturelle des larves. De plus, il est souhaitable que les aptitudes de clones sur le terrain soient vérifiées sur un plus grand échantillon. Cependant, les résultats obtenus sur le terrain ont clairement mis en évidence une morta-

lité plus précoce et un retard du développement des larves lorsqu'elles sont placées sur des ramets de clones défavorables à *D pini*, confirmant les expériences de laboratoire. Tout porte donc à penser que certains clones ont une réelle nocivité sur le terrain qui s'est conservée durant les 3 années d'expériences.

Cette constatation concorde avec les résultats d'expériences effectuées avec d'autres défoliateurs des pins. Des performances de clones identiques à celles observées sur *D pini* ont été mises en évidence avec la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff (Lep Thaumetopoeidae) et l'espèce protégée *Graellsia isabellae* Graells (Lep Attacidae), expérimentées respectivement in situ et en laboratoire (Géri et al, 1994 ; Auger et al, 1996).

Ces résultats montrent en outre que, quelles que soient les modifications chimiques dues à la section du rameau et leur action possible (induite ou non) sur les larves, l'aptitude des clones paraît peu modifiée, ce qui justifie la poursuite des essais au laboratoire.

Sur le plan forestier, il est d'ores et déjà intéressant de constater que de réelles différences d'aptitudes des clones de pin sylvestre à s'opposer aux attaques d'insectes sur le terrain paraissent exister, et qu'elles semblent présenter un certain caractère de stabilité. Dans ces conditions, on peut envisager d'étudier la descendance des clones défavorables dans le cadre d'un programme de sélection à long terme.

**Remerciements :** Nous remercions vivement M<sup>me</sup> C Bastien (Station Inra d'amélioration des arbres forestiers d'Orléans) pour la mise à notre disposition des clones de pin sylvestre nécessaires à cette étude.

## RÉFÉRENCES

- Auger MA (1992) Approche analytique des relations pin sylvestre–*Diprion*. Rôle possible des composés phénoliques. Conséquences biologiques et géné-

- tiques. Thèse d'université de biologie animale, université des sciences fondamentales et appliquées, Orléans, 163 p
- Auger MA, Géri C, Jay-Allemand C, Bastien C (1990) Comestibilité du feuillage de différents clones de pin sylvestre pour *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). I. Incidence de la consommation des aiguilles de différents clones de pin sylvestre sur le développement de *Diprion pini* L. *J Appl Entomol* 110, 489-500
- Auger MA, Géri C, Haverlant J (1992) Incidence de la consommation de certains clones de pin sylvestre pour *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). *Mém Soc R Belge Entomol* 35, 491-497
- Auger-Rozenberg MA, Géri C, Quencez C, Bastien C (1996) Noxious effect of Scots pine foliage for *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae) and other defoliators. Specificity and prospects for use in forest management. In : *Proceedings of International IUFRO Scientific Symposium on Population Dynamics, Impacts, and Integrated Management of Forest Defoliating Insects*, Banská Štiavnica, Slovaquie, 18-23 août 1996 (sous presse)
- Auger MA, Jay-Allemand C, Bastien C, Géri C (1994) Quantitative variations of taxifolin and its glucoside in *Pinus sylvestris* needles consumed by *Diprion pini* larvae. *Ann Sci Forest* 51, 2 165-181
- Buratti L, Allais JP, Géri C, Barbier M (1990) Abietane and pimarane acid evolution in Scots pine *Pinus sylvestris* needles in relation to feeding of the pine sawfly *Diprion pini* L. *Ann Sci For* 47, 161-171
- Codella SG, Fogal F, Raffa KF (1991) The effect of host variability on growth and performance of the introduced pine sawfly, *Diprion similis*. *Can J For Res* 21, 11, 1668-1674
- Dusaussay G, Géri C (1971) Étude d'une population résiduelle de *Diprion pini* après la gradation de 1963-1964. *Ann Sci For* 28, 3, 297-322
- Eichhorn O (1982) Untersuchungen zur Ökologie der Gemeinen Kiefern-Buschornblattwespe *Diprion pini* L. (Hym. Diprionidae). VII Populations dynamische Faktoren. *Z Angew Entomol* 94, 271-300
- Géri C (1988) The pine sawfly in Central France. In : *Forest Insects Populations Dynamics* (Plenum Berryman, ed), New York, 377-405
- Géri C, Allais JP, Goussard F, Liger A, Yart A (1985) Incidence de l'âge du feuillage sur le développement de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). Conséquence sur l'évolution des populations. *Acta Oecol, Oecol Appl* 6, 349-365
- Géri C, Auger MA, Goussard F (1994) Incidence de la consommation des aiguilles de clones de pin sylvestre défavorables à *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae) sur le développement de *Thaumetopoea pityocampa* Schiff (Lep, Thaumetopoeidae) et de *Graellsia isabellae* Graells (Lep, Attacidae). *J Appl Entomol* 117, 248-256
- Géri C, Goussard F (1988) Incidence de la photophase et de la température sur la diapause de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). *J Appl Entomol* 106, 150-172
- Géri C, Goussard F (1989a) Effet de la qualité de la lumière sur le développement et la diapause de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). *J Appl Entomol* 108, 89-101
- Géri C, Goussard F (1989b) Incidence de l'importance numérique des colonies larvaires sur l'induction de la diapause de *Diprion pini* L. *J Appl Entomol* 108, 131-137
- Géri C, Goussard F (1991) Incidence de la photophase et de la température sur la levée de diapause de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). *J Appl Entomol* 112, 220-236
- Géri C, Goussard F, Allais JP, Buratti L (1988) Incidence de l'alimentation sur le développement et la diapause de *Diprion pini* (Hym, Diprionidae). *Z angew Entomol* 106, 451-464
- Géri C, Goussard F, Levieux J (1990) Incidence de la consommation du feuillage de pins sylvestres précédemment défeuillés sur le développement et la fécondité de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae). *J Appl Entomol* 109, 436-447
- Goussard F, Géri C (1989) Mise au point d'un élevage permanent de *Diprion pini* L (Hym, Diprionidae) en laboratoire. *Agronomie* 9, 911-918
- Larsson S, Björkman C, Gref R (1986) Responses of *Neodiprion sertifer* (Hym, Diprionidae) larvae to variation in needle resin acid concentration in Scots pine. *Oecologia* 70, 77-84
- Larsson S, Björkman C, Kidd NAC (1993) Outbreak in Diprionid sawflies: why some species and not others? In : *Sawfly Life History Adaptations to Woody Plants* (Wagner M, Raffa KF, eds), Academic Press, San Diego, 453-484
- Lyytikäinen P (1992) The influence of damage level in *Pinus sylvestris* foliage on the performance of Diprionid sawflies. *Scand J For Res* 7, 249-257
- Lyytikäinen P (1993a) Susceptibility of *Pinus sylvestris* provenances to needle-eating Diprionids. *Scand J For Res* 8, 223-234
- Lyytikäinen P (1993b) The performance of diprionid sawflies in relation to tree origin, defoliation and foliar chemistry. *Acta Oecol* 14, 3, 305-315
- McMillin JD, Wagner MR (1995) Season and intensity of water stress: Host-plant effects on larval survival and fecundity of *Neodiprion gillettei* (Hymenoptera, Diprionidae). *Environ Entomol* 24, 5, 1251-1257
- Niemelä P, Tuomi J, Lojander T (1991) Defoliation of the Scots pine and performance of Diprionid sawflies. *J Anim Ecol* 60, 683-692
- Nugent SP, Wagner MR (1995) Clone and leaf position effects on *Populus* defoliation by leaf-cutting bees (Hymenoptera, Megachilidae). *For Ecol Manag* 77, 191-199
- Quiring D, Turgeon J, Simpson D, Smith A (1991) Genetically based differences in susceptibility of



- white spruce to the spruce bud moth. *Can J For Res* 21, 42-47
- Tomlin ES, Borden JH (1993) Relationship between morphology and resistance or susceptibility of Sitka spruce to the white pine weevil. *Can J For Res* 24, 810-816
- Wagner MR, Evans PD (1985) Defoliation increases nutritional quality and allelochemicals of pine seedlings. *Oecologia* 67, 235-237
- Wagner MR, Zhang ZY (1992) Host plant traits associated with resistance of ponderosa pine to the sawfly, *Neodiprion fulviceps*. *Can J For Res* 23, 839-845
- Watt AD (1992) The influence of pine shoot phenology on the survival of pine beauty moth (*Panolis flammea*) larvae on different pine provenances. *For Ecol Manag* 47, 87-94
- Wright WV, Wilson LF, Randall WK (1967) Differences among Scottish pine varieties in susceptibility of European sawfly. *For Sci* 13, 175-181