

# Les tempêtes de décembre 1999 en forêt

## Conséquences phytosanitaires : risques de pullulation de scolytes sur résineux

Les scolytes sont des insectes xylophages qui se développent pour la plupart sous l'écorce des arbres qu'ils tuent lors de leur attaque. La dynamique des populations de scolytes est caractérisée par de fortes fluctuations d'effectifs : des phases de pullulation brutales et irrégulières, qui occasionnent des dégâts considérables dans les forêts, succèdent à des périodes d'endémie plus ou moins longues durant lesquelles les scolytes, en effectifs très réduits, passent souvent inaperçus, ne se manifestant que par les traces de galeries qu'ils laissent sur le tronc des arbres morts ou sur les bois abattus. Ils jouent même alors le plus souvent un rôle très utile dans l'écosystème forestier, en initiant la décomposition et le recyclage du bois.

L'étude des relations arbre-scolytes a permis de montrer que l'apparition des épidémies est liée à la présence d'arbres affaiblis. Les chablis (arbres abattus par le vent) résultant des tempêtes de décembre 1999 pourraient donc fournir les conditions de déclenchement d'une nouvelle pullulation.

### L'importance économique des Scolytes

Lors de la grande épidémie scandinave du début des années 80, la seule espèce *Ips typographus*, la plus dangereuse en Europe, a tué 7 millions de m<sup>3</sup> d'épicéa. En 1992, le même insecte a causé, chez la même essence, des pertes de 250 000 m<sup>3</sup> en Belgique, 500 000 m<sup>3</sup> dans le Nord-Est de la France et 10 millions de m<sup>3</sup> en Allemagne. A l'échelle de la communauté européenne, les pertes de la période 1992-93 sont estimées à 30 millions de m<sup>3</sup>, représentant un montant financier d'environ 750 millions d'Euros. A ceux d'*Ips typographus*, s'ajoutent, sur le territoire français, les dégâts d'un certain nombre d'autres espèces qui, bien que d'importance moindre, peuvent perturber les économies régionales ou locales. Citons *Ips acuminatus*, *Tomicus piniperda* et *I. sexdentatus*, souvent associées sur pins, *Dendroctonus micans* et *Pityogenes chalcographus* sur épicéa, *Pityokteines curvidens* sur sapin. Aux pertes volumiques, s'ajoutent celles résultant d'une perturbation des plans d'aménagement forestiers et l'effet esthétique déplorable dans les régions touristiques.

### Quel type de lutte et quels objectifs pour la recherche ?

Il n'existe pas de méthode de lutte curative vraiment efficace contre ces insectes, hormis l'élimination ou l'écorçage rapide des arbres attaqués, ce qui n'est pas toujours possible étant donnée l'étendue souvent considérable des surfaces touchées. Par ailleurs, en particulier en milieu forestier, une approche préventive des problèmes phytosanitaires est toujours plus rentable et efficace qu'une approche curative. Les recherches développées à l'INRA sont donc orientées vers la lutte préventive par le contrôle des populations en période d'endémie. Depuis 1985, les travaux menés en collaboration avec

diverses équipes étrangères, principalement nord-américaines et scandinaves, visent à comprendre les raisons des variations brutales d'effectifs et pourquoi les arbres, apparemment résistants pendant les phases d'endémie, succombent rapidement lors des pullulations. L'idée sous-jacente serait d'exploiter les mécanismes naturels de régulation des populations de scolytes pour maintenir celles-ci à bas niveau.

Le constat de départ a consisté en deux observations connues depuis longtemps par les forestiers : en phase endémique, les attaques ne réussissent que sur les arbres souffreteux ou abattus ; les attaques isolées sur arbre vivant échouent dans la très grande majorité des cas et une densité minimale d'attaques est nécessaire pour que l'arbre soit tué. Ces observations impliquent l'existence de mécanismes de résistance des arbres et une notion de seuil. L'absence de dégâts pendant des périodes d'endémie souvent longues montre à l'évidence que les mécanismes de résistance des arbres aux attaques de scolytes sont en général très efficaces. L'objectif a donc été de comprendre la nature et le fonctionnement de ces mécanismes et leurs relations avec les populations de scolytes. Les travaux ont porté sur les scolytes du pin sylvestre et de l'épicéa.

### Les scolytes

Les scolytes forent des galeries de ponte dans le liber des arbres, c'est-à-dire dans la couche située entre l'écorce et l'aubier (cerne de bois de l'année). Les larves s'alimentent en creusant d'autres galeries.

Les attaques "réussies" de scolyte, c'est-à-dire autorisant la ponte et le développement des larves, aboutissent presque toujours à la mort des arbres, ce qui vaut à ces insectes d'être considérés comme les organismes les plus dangereux, après l'homme, pour les forêts de conifères.

## Comprendre la dynamique des attaques de scolytes

### Les mécanismes de résistance des conifères

Comme la plupart des conifères, le pin sylvestre et l'épicéa possèdent 2 systèmes de défense. Le premier correspond à l'existence, dans l'aubier et le liber, d'un réseau de canaux résinifères dont la section, lors du forage des galeries, peut provoquer la libération passive d'un flux de résine abondant qui peut être à l'origine de l'échec d'un certain nombre d'attaques.

En fait, le principal système de défense vis-à-vis de la plupart des espèces de scolytes réside dans une réaction locale rapide et violente des tissus végétaux, induite par l'activité de forage de l'insecte, et en général fortement amplifiée par des champignons phytopathogènes symbiotiques des scolytes, que ceux-ci introduisent dans l'arbre lors de l'attaque. En quelques jours, voire quelques heures, le liber et l'aubier s'imprègnent ainsi, autour de chaque point d'agression, de nombreux composés terpéniques et phénoliques ; certaines de ces molécules sont synthétisées spécifiquement en réponse à l'attaque tandis que d'autres, présentes dans les tissus non agressés, sont alors synthétisées en beaucoup plus grandes quantités. Ces composés emplissent les cellules conductrices et les espaces intercellulaires, ce qui aboutit à la mort des tissus végétaux concernés. A concentration élevée, ils sont toxiques pour les insectes et leurs champignons associés.

Il a été démontré que cette réaction, qui correspond à un sacrifice, par l'arbre, d'une partie de ses tissus conducteurs, était responsable de l'échec de la plupart des attaques. Elle est le phénomène de base de la résistance de l'arbre. Au niveau de chaque point d'agression, le succès ou l'échec de l'attaque dépend de l'issue d'une course de vitesse entre, d'une part l'insecte et son champignon associé, d'autre part le développement de la réaction induite. Si la réaction est suffisamment rapide et violente, l'insecte est tué ou s'enfuit et le champignon reste confiné à l'intérieur de la zone de réaction. Après 3 à 4 semaines, un bourrelet cicatriciel imperméable entoure cette zone, isolant ainsi les agresseurs et les tissus réactionnels du reste du végétal. Si la réaction est au contraire trop lente, l'arbre est tué, l'insecte pond et sa descendance survit.

### Les stratégies d'attaques des scolytes

L'efficacité de chaque réaction induite dépend cependant des capacités de l'arbre à répondre simultanément à tous les points d'attaques. A cette échelle de l'arbre entier, les mécanismes explicatifs relèvent du domaine de l'hypothèse.

La synthèse des molécules de terpènes et de phénols, et donc le développement d'une réaction autour d'un point d'attaque, sont un processus énergiquement très coûteux pour l'arbre ; ce coût est évidemment d'autant plus élevé que le nombre d'attaques est important. Or, la quantité d'énergie qu'un arbre est capable de mobiliser rapidement dépend de son état de santé et de sa constitution génétique, mais elle est très certainement limitée. Il doit donc exister, pour chaque arbre, un seuil critique de densité d'attaques au-delà duquel il est incapable de mobiliser suffisamment rapidement toute l'énergie nécessaire pour stopper l'ensemble des agressions. L'énergie

étant distribuée simultanément dans toutes les zones d'attaque, tant que ce seuil n'est pas atteint, toutes les attaques échouent. En revanche, dès qu'il est franchi, toutes les attaques réussissent. Ce seuil critique de densité d'attaques définit le niveau de résistance de l'arbre.

Cette explication permet de comprendre "l'intérêt" pour les scolytes de l'association avec des champignons. En stimulant et amplifiant les réactions induites, les champignons obligent l'arbre à mobiliser une plus grande quantité d'énergie. Cette stimulation peut bien sûr conduire localement à un échec plus rapide de l'attaque mais, à l'échelle de l'arbre, elle a pour effet d'abaisser significativement le niveau du seuil critique de densité d'attaques. Cette "stratégie" n'est évidemment efficace que si les attaques sont nombreuses et simultanées. Or, précisément, toutes les espèces de scolytes associées à de tels champignons possèdent des phéromones d'agrégation : ces substances très volatiles, émises par les insectes dès qu'ils arrivent sur un arbre, attirent les congénères et provoquent donc l'arrivée rapide et massive d'un grand nombre d'insectes sur l'arbre attaqué. Les possibilités de dépasser le seuil critique de cet arbre dépendent alors des effectifs d'insectes présents localement en forêt. Dès que le seuil est dépassé, l'émission de phéromones cesse très rapidement, limitant ainsi la compétition intraspécifique entre les insectes.

### Facteurs de variations de la résistance et marqueurs biochimiques

D'un point de vue pratique, connaître le niveau de résistance des arbres et ses variations est important pour pouvoir prédire les risques de dommages par les scolytes en diverses circonstances, et pour tenter de construire des peuplements dans lesquels les risques de succès des attaques seraient réduits. Or, le niveau de résistance d'un arbre dépend à la fois de son état de santé et de sa constitution génétique.

Les forestiers savent depuis longtemps que les dégâts de scolytes surviennent à l'occasion d'épisodes de sécheresse prolongés dont on dit qu'ils affaiblissent les arbres. Des travaux associant physiologistes de l'arbre, entomologistes et pathologistes sont actuellement menés à l'INRA, pour déterminer l'effet de l'alimentation hydrique (et de la fertilisation minérale) sur les seuils critiques de densité d'attaques et élucider les mécanismes sous-jacents. L'entreprise est difficile mais on espère, grâce à ces travaux, comprendre comment l'état de santé d'un arbre conditionne son niveau de résistance, afin d'être capable ensuite d'agir sur ce niveau par une sylviculture adaptée.

Le rôle des facteurs génétiques a été étudié en comparant, chez divers clones ou provenances d'une même espèce, les niveaux de résistance et le fonctionnement biochimique de la réaction induite dans le liber. Des études de cinétique de la réaction et des corrélations entre résistance et composition phénolique du liber (dans la réaction ou en dehors) ont démontré que l'on pouvait comparer et prédire la résistance des arbres d'une même espèce en analysant leur composition phénolique. Des marqueurs génétiques de la résistance, basés sur ces composés, ont ainsi été proposés chez l'épicéa et le pin sylvestre ; ils devraient pouvoir être utilisés dans des programmes de sélection.

## La mort des arbres

Vaincre la résistance de l'arbre est une condition indispensable à la réussite des attaques de la grande majorité des espèces de scolytes. La ponte et le développement de la descendance n'ont lieu en effet qu'après que le seuil critique ait été dépassé. Comme ce dépassement induit inéluctablement la mort de l'arbre, celle-ci est considérée comme effective dès ce moment. L'arbre est cependant toujours bien vert à ce stade, mais son feuillage va assez rapidement (1 à 2 mois) se dessécher et brunir.

Les mécanismes fins qui conduisent au dépassement du seuil, à la mort de l'arbre et à son dessèchement ne sont pas parfaitement compris. En particulier, les rôles respectifs de l'insecte, du champignon et du sacrifice des tissus végétaux dans la mort de l'arbre font encore l'objet de débats. Les champignons, en entravant la circulation de l'eau dans l'aubier, par suite de leur croissance ou grâce à des toxines, sont probablement responsables du dessèchement du feuillage, mais on ignore à partir de quel moment cette action s'exerce. Si l'entrave à la circulation de l'eau intervenait très précocement, les perturbations induites dans la photosynthèse ou dans la mobilisation de réserves énergétiques pourraient faciliter l'atteinte du seuil, sans pour autant que le feuillage jaunisse immédiatement, si une certaine circulation de l'eau dans l'aubier est encore possible. Mais aucune preuve de cette action précoce n'a jusqu'à présent été apportée. Les conséquences de l'activité de forage de l'insecte elle-même sont totalement inconnues en terme de mort de l'arbre. On ignore également la part respective des réactions du liber et de l'aubier dans le contrôle des agresseurs. Ces problèmes très complexes et difficiles pourront sans doute être résolus grâce aux approches associant physiologie de l'arbre, pathologie et entomologie déjà évoquées, en faisant varier les conditions d'alimentation hydrique et minérale des arbres.

## La dynamique des populations de scolytes

À la lumière des résultats précédents, il est possible de proposer un modèle explicatif de la dynamique des populations de scolytes. Le facteur clé est la résistance des arbres. Dans une forêt normalement entretenue et en bon état sanitaire, les arbres présentent des niveaux de résistance élevés, qui ne permettent pas aux populations d'insectes (dont les effectifs sont faibles) d'atteindre les seuils critiques correspondants. La seule nourriture disponible pour les insectes est alors constituée d'arbres très affaiblis, tombés ou abattus qui, parce qu'ils sont sans défense, autorisent la réussite d'attaques à très faible densité. Les effectifs de scolytes sont maintenus à bas niveau (état endémique) par suite de la rareté de tels arbres. Le passage à l'épidémie peut s'effectuer principalement de deux façons :

- Un affaiblissement important des peuplements provoque un abaissement très significatif du niveau de résistance de tous les arbres, plaçant le seuil critique de densité d'attaques des sujets les plus faibles à un niveau compatible avec les effectifs des populations endémiques d'insectes en place. Les insectes s'installent et se multiplient sur ces arbres faibles, ce qui leur permet, à la génération suivante, de réussir leurs attaques sur des arbres de niveau de résistance plus élevé.

L'épidémie est enclenchée. Les facteurs d'affaiblissement pouvant initier de telles situations sont divers, mais la sécheresse est de loin le plus important.

- Une grande quantité d'arbres sans résistance est mise brutalement à disposition des insectes. C'est ce qui se produit en particulier lors de tempêtes cassant ou déracinant de nombreux arbres. Les insectes se multiplient sur ces chablis, et peuvent ainsi atteindre des effectifs compatibles avec les seuils de densité d'attaques des arbres vivants les moins vigoureux. L'épidémie se développe alors de la même façon que dans le cas précédent. Des coupes forestières importantes dans lesquelles les arbres coupés restent non exploités un certain temps peuvent provoquer le même effet.

Ces deux modalités ne s'excluent pas ; la plupart des épidémies ne surviennent que lorsqu'il y a conjonction entre des chablis importants et un épisode de sécheresse prononcée.

Les conditions d'arrêt d'une épidémie ne sont pas très claires. Elles peuvent correspondre à l'action de facteurs climatiques défavorables induisant une mortalité importante parmi les insectes ou perturbant leurs déplacements. C'est le cas, par exemple, des périodes pluvieuses survenant au moment de l'envol des attaquants. L'arrêt peut aussi être dû à une remontée des niveaux de résistance des arbres, lorsque la sécheresse cesse. Il est également envisageable qu'une épidémie s'arrête naturellement, quand des hétérogénéités dans les peuplements ont créé des écarts entre niveaux de résistance tels qu'ils ne peuvent être comblés par l'accroissement d'effectif entre deux générations successives d'insectes, ou lorsqu'un niveau de résistance est représenté par un nombre trop réduit d'arbres pour permettre un accroissement des populations d'attaquants.

## Les pistes actuelles de recherche

Les lacunes subsistant dans la compréhension des relations arbre-scolytes et dans la dynamique des populations de scolytes conduisent à poursuivre les recherches dans les voies suivantes :

- valorisation des travaux sur les marqueurs génétiques de résistance des arbres,
  - étude des effets des facteurs environnementaux (stress hydrique et fertilisation minérale) sur la résistance et ses mécanismes,
  - recherche d'indicateurs du niveau des populations de scolytes,
  - caractérisation génétique des populations de scolytes et de leur comportement, en liaison avec les risques climatiques et les possibilités de contournement de la résistance des arbres.
- Ces recherches sont notamment menées actuellement dans le cadre de 4 contrats européens consacrés aux scolytes, dont 3 sont coordonnés par l'INRA.

## Les conséquences des chablis

Il est clair que le second des scénarios de déclenchement d'une épidémie a été amorcé par les chablis spectaculaires résultant des tempêtes des 26, 27 et 28 décembre 1999. On peut donc s'attendre à un développement et à une multiplication des populations de diverses espèces de scolytes sur ces

bois abattus et sans résistance au printemps 2000, époque d'attaque de la première génération. Lors de l'envol de la génération suivante (août 2000 ou printemps 2001, selon les espèces et les conditions climatiques locales), les chablis, trop âgés ou déjà colonisés, seront sans doute pour la plupart impropres au développement des insectes. C'est à ce moment qu'existeront les risques d'attaques sur arbres vivants.

Pour que ces attaques réussissent, un certain nombre de conditions doivent toutefois être satisfaites :

- Les effectifs d'insectes doivent, dans les chablis, se multiplier suffisamment pour atteindre les seuils critiques de densité d'attaque des arbres restés sur pied. Or, à peu près partout, le niveau actuel des populations est sans doute extrêmement bas, car les scolytes n'ont pas bénéficié depuis plusieurs années des conditions favorables à leur développement. Il n'est même pas sûr, dans certaines localités, que les chablis soient tous attaqués. Dans un certain nombre de situations, il n'est donc pas impossible que la multiplication des effectifs ne permette pas d'atteindre les seuils critiques.

- Les seuils, quant à eux, doivent être accessibles, au moins chez les arbres les moins résistants. Or, l'année 1999 a présenté des conditions humides favorables à une remontée de la résistance des arbres, ce qui peut mettre ces derniers hors de portée d'effectifs d'insectes trop peu élevés. Il est vrai cependant que la tempête a pu affaiblir certains d'entre eux. En revanche, une sécheresse printanière ou estivale en 2000 ou 2001 pourrait s'avérer très dangereuse en opposant, à des populations d'insectes en accroissement, des arbres dont le niveau de résistance serait en diminution.

Si, suite aux tempêtes, l'apparition de dégâts de scolytes sur arbres vivants reste donc possible, elle n'est toutefois pas inéluctable. En tout état de cause, la prévision et la prévention de ces dégâts à l'été 2000 ou au printemps 2001 passe nécessairement par le suivi des niveaux de populations d'insectes sur les chablis, le suivi des aléas climatiques et la surveillance de l'état de santé des arbres restés sur pied.

La seule action possible dans les circonstances actuelles reste l'exploitation ou l'écorçage du plus grand nombre possible de chablis, avant les périodes de vol, afin de limiter l'accroissement des populations de scolytes.

---

Laboratoire INRA concerné

• Unité de Zoologie forestière, Centre d'Orléans

---

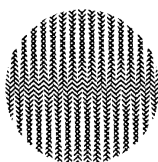
Pour en savoir plus

- Lévieux J., Lieutier F., Delplanque A. , 1985. Les scolytes ravageurs de l'épicéa. R. F. F. XXXVII.(5), 347-357.
- Lieutier F. 1991. Les coléoptères Scolytidae en France et les recherches menées par l'INRA. Bull. Soc. Zool. Fr. 116.(3-4), 275-281.
- Lieutier F. 1992. Les réactions de défense des conifères et stratégies d'attaque de quelques Scolytides européens. Mém. Soc. R. Belge Entomol. 35. 529-539.

---

Contact

• Martine Gilbert, chargée de communication - Orléans



**INRA**

Institut National de la Recherche Agronomique