LE DÉPÉRISSEMENT DU PIN MÉSOGÉEN EN PROVENCE

RÔLE DES INSECTES DANS LES MODIFICATIONS D'ÉQUILIBRE BIOLOGIQUE DES FORÊTS
ENVAHIES PAR *MATSUCCUS FEYTAUDI* DUC (COCCOIDEA, MARGARODIDAE).

(Condensé de thèse)

P. CARLE

Station de Recherches forestières, I.N.R.A.,
Avenue A. Vivaldi. 84000-Avignon

RÉSUMÉ

Le dépérissement du Pin mésogéen (*Pinus pinaster*) dans le midi méditerranéen s'étend sur plus de 120 000 ha. Il est dû aux dommages causés par les pullulations de *Matsuccus feytaudi*, cochenille récemment introduite, et par un complexe de ravageurs xylophages parmi lesquels *Pissodes notatus* (Col. Curculionidae) est le plus important.

L'évolution du dépérissement est étudiée aux trois niveaux écologiques de l'arbre, du peuplement et de la région. Elle est variable selon l'état physiologique des arbres, suivant les conditions climatiques annuelles et la situation écologique des peuplements.

Les dommages de *M. feytaudi* sont provoqués par des phytotoxines injectées par les larves. Ils se traduisent par des modifications histologiques profondes des tissus conducteurs avec des transformations intracellulaires aboutissant à la formation puis à l'expulsion de produits résiniques. Les différences de réaction de l'hôte à la piqûre de l'insecte sont étudiées et des mécanismes de défense sont décrits.

L'intervention des ravageurs xylophages est initiée par l'attaque de *Pissodes notatus* dont les femelles pondent d'abord dans les lésions provoquées par la Cochenille. Les caractéristiques biologiques du Charançon (fécondité, longévité imaginale, périodes d'éclosion, de ponte et d'arrêt d'activité, développement subcortical et diapause prénympheale) sont analysées.

L'étude bio-écologique des autres espèces importantes de ravageurs xylophages permet d'apprécier :

— chez *Blastophagus destruens* (Col. Scolytidae) ses principales caractéristiques biologiques (essaimage, périodes de ponte, fécondité, développement subcortical etc.) son cycle évolutif et ses potentialités de multiplication;

— chez *Orthotomicus erosus* (Col. Scolytidae), les éléments explicatifs de ses pullulations saisonnières (nombre de générations filles et sœurs, vitesse de développement subcortical, etc.);

— chez *Crioccephalus syriacus* (Col. Cerambycidae) ses modalités de développement subcortical et ses causes de variations (déterminisme du nombre de stades larvaires et de la nymphose);

— chez *Phaenops cyanea* (Col. Buprestidae) ses modalités d'arrêt de développement larvaire, sa période d'éclosion, sa fécondité potentielle etc.

L'évolution de la biocoenose des ravageurs xylophages est étudiée suivant les phases de dépérissement des peuplements et selon les cinq zones éoclimatiques distinguées. Elle est variable suivant l'état physiologique des peuplements et les potentialités biologiques des divers ravageurs. Trois évolutions particulières sont mises en évidence puis expliquées.

Une synthèse conclusive intègre tous les résultats obtenus et propose une hypothèse écologique expliquant les principaux phénomènes observés (variations d'importance des dégradations selon les régions, modalités de pullulation et de régulation de *Matsucoccus* et des ravageurs xylophages, mécanismes d'auto-défense du végétal etc.).

Le dépérissement du Pin mésogéen, *Pinus pinaster* AIT, (*maritima* MILL.) var. *meso-geensis provincialis* FIESCHI et GAUSSEN, signalé pour la première fois en 1957 est une véritable catastrophe forestière qui s'étend, à l'heure actuelle, sur plus de 120 000 ha et a déjà détruit ou nécessité la coupe de plus de 100 millions d'arbres.

Nos recherches portent essentiellement :

1 — sur la caractérisation des phénomènes spécifiques à ce dépérissement, observation de ses manifestations, de son évolution spatio-temporelle, détermination de ses causes et du rôle écologique de *Matsucoccus feytaudi* DUC. (*Coccoidea*, *Margarodidea*).

2 — sur la mise en évidence des inter-relations de cette Cochenille avec son hôte végétal et sur le déterminisme de ses pullulations.

3 — sur l'étude bio-écologique des principales espèces de ravageurs xylophages impliquées dans ce dépérissement à la suite de l'attaque de *Matsucoccus*.

4 — sur l'étude synécologique de ces mêmes espèces et sur l'évolution de leur biocoenose au cours de la dégradation progressive des peuplements.

Enfin, un essai de synthèse conclusive précise, dans leurs grandes lignes, les différentes séquences évolutives des principaux écosystèmes forestiers perturbés par l'extension et le développement de la Cochenille.

I. — DÉTERMINATION DES CAUSES DU DÉPÉRISSEMENT DU PIN MÉSOGÉEN DANS LE SUD-EST MÉDITERRANÉEN

La première observation de la présence, dans le midi méditerranéen de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi*, date de 1962 (JOLY 1963). Auparavant, l'espèce était seulement connue dans les Landes (DUCASSE 1938, 1942).

Au début de nos recherches l'action primaire de cette Cochenille, bien que soupçonnée par certains, était encore très discutée. La définition de son rôle écologique a donc permis d'apporter des preuves de son implication directe et primaire dans les dommages observés :

1 — l'extension géographique de l'Insecte, annuellement suivie depuis 1965 (fig. 1), simultanément à celle du dépérissement, montre une progression spatiale ininterrompue précédant toujours l'apparition des premiers foyers de dépérissement.

FIG. 1. — Extension géographique de *M. feytaudi* dans le Sud-Est méditerranéen

2 — l'évolution de ses niveaux de population est corrélative des dommages observés, de leur progression et de leur régression.

3 — son élimination par voie chimique ou par exploitation des sujets massivement infestés, entraîne immédiatement d'une part une régression des dommages sur les arbres déjà atteints et d'autre part un retard de leur manifestation sur les sujets voisins.

4 — enfin, la *reproduction intégrale* de l'évolution symptomatologique du dépérissement est obtenue après contamination artificielle des arbres par *Matsucoccus*.

Parallèlement, l'étude de la faune entomologique trouvée sur les arbres dépérissants permet de classer les Insectes xylophages présents en trois groupes :

Groupe I : une espèce toujours représentée et souvent seule en présence avec *Matsucoccus* sur les arbres dépérissants : le charançon *Pissodes notatus* FABR. (Col. *curculionidae*).

Groupe II : des espèces rarement seules en présence, mais le plus souvent associées entre elles et à *Pissodes* :

- *Blastophagus destruens* WOLL (Col. *Scolytidae*)
- *Orthotomicus erosus* WOLL (Col. *Scolytidae*)
- *Criocephalus syriacus* REITTER (Col. *Cerambycidae*)
- *Phaenops cyanea* F. (Col. *Buprestidae*)

Groupe III : des nombreuses espèces toujours associées aux précédentes parmi lesquelles nous prenons seulement en considération les plus fréquentes :

— *Monohamus galloprovincialis* OL. (Col. *Cerambycidae*)

— *Pityocera gen. calcaratus* EICHH. (Col. *Scolytidae*)

L'étude relative au dépérissement du Pin mésogéen conduit aux conclusions suivantes :

Au niveau de l'arbre : l'évolution complète des phénomènes se déroule en trois phases :

— une phase insidieuse, d'une durée moyenne de 3 à 5 ans durant laquelle s'effectue la colonisation de l'arbre par la Cochenille.

— une phase de dommages dont la gravité augmente progressivement. Les dégâts survenant au cours de cette deuxième phase se produisent simultanément sur les pousses de l'année et sur le fût.

— enfin, une troisième et dernière phase, celle du flétrissement brutal et général de la frondaison.

Au niveau du peuplement, l'évolution du dépérissement se déroule en trois phases successives : noyautage, dépérissement généralisé et phase résiduelle. Son extension géographique, rapide, présente une allure épidémique. Tous les sujets, sans distinction d'âge, de port ou de situation sont atteints, toutefois une certaine proportion d'entre eux, différente selon les conditions écoclimatiques, survit après une période de crise. Ces arbres peuvent alors présenter trois aspects différents selon l'état final de dégradation de leur houppier. La survie paraît définitive chez les sujets les moins dégradés.

Au niveau de la région : selon la phase de dégradation des peuplements il est possible à tout moment de différencier trois zones (noyautage, généralisation, résiduelle) toujours circonscrites dans l'aire d'extension de la Cochenille.

L'évolution des phénomènes de dépérissement est sujette à variation selon les années. Aux années sèches correspond une recrudescence des dommages et, inversement, aux années humides, une certaine rémission des symptômes. Par ailleurs, l'analyse des principaux paramètres du milieu permet de définir dans l'aire méditerranéenne du Pin mésogéen cinq zones écoclimatiques possédant des types de peuplement différents et une évolution différente des phénomènes de dégradation. Dans les massifs cristallins des Maures et de l'Esterel nous distinguons :

— *Les peuplements de type I*, littoraux ou situés dans les vallées ouvrant directement sur la mer, denses et assez malvenants, de vigueur faible à moyenne. L'évolution du dépérissement y est rapide, la proportion de survivants très réduite (5 à 10 pour cent environ) et leur port toujours très dégradé.

— *Les peuplements de type II*, venant sur les pentes de faible altitude et dans les vallées n'ouvrant pas directement sur la mer. Leur vigueur est quelque peu meilleure bien qu'ils accusent toujours les conséquences de l'aridité estivale. L'évolution du dépérissement est très rapide, mais la proportion de survivants, lesquels sont souvent moins endommagés que dans le cas précédent, est légèrement plus élevée (15-20 pour cent).

— *Les peuplements de type III*, situés dans les ubacs, ou sur les plateaux au-dessus de 350-400 m possèdent un microclimat méditerranéen tempéré soit par l'exposition soit par l'altitude. Ils sont continus, en général bienvenants et peu sensibles à l'aridité estivale. L'évolution du dépérissement y est plus lente et la survie des arbres meilleure (jusqu'à 50 pour cent dans les meilleures situations).

Dans les régions continentales, périphériques des massifs cristallins des Maures et de l'Esterel, les peuplements de type IV et V, sont situés sur une ceinture dolomitique. Exposition et profondeur du sol sont alors les facteurs déterminants de leur constitution sylvicole, et semble-t-il, de leur comportement au dépérissement.

— *Les peuplements de type IV* viennent sur sols superficiels pauvres et alcalins; ils sont discontinus et formés de sujets à croissance réduite dont la faible vigueur est encore amoindrie par des manifestations plus ou moins périodiques de chlorose. Le dépérissement, lent à s'établir, cause cependant des dommages parfois très importants.

— Dans une situation mésoclimatique analogue, *les peuplements de type V* poussent sur les sols profonds. En général, leur vigueur est bonne mais leur croissance est moyenne : ils sont en outre peu sensibles à la sécheresse estivale. L'installation du dépérissement est lente, les cas de résistance sont nombreux et précoces et seuls jusqu'à présent, meurent après attaque par *Matsucoccus*, les arbres déjà amoindris par d'autres causes (chlorose, concurrence végétale, etc.).

II. — RELATIONS ENTRE *MATSUCOCCLUS FEYTAUDI* ET SON HÔTE DÉTERMINISME DE SES PULLULATIONS

M. feytaudi est une espèce de cochenille de taille réduite qui, durant la plus grande partie de son cycle, vit à l'état larvaire, fixée au fond des fissures de l'écorce du tronc (fig. 2) ou à la base de jeunes rameaux. Son cycle biologique, déjà décrit par DUCASSE (1942) en Aquitaine, a été récemment précisé dans le Sud-Est méditerranéen (SCHVETER 1967, CARLE 1968, RIOM et al 1971). Ses dommages sont dus à l'action phytotoxique de la salive des larves. Dans les tissus piqués, sur rameaux comme sur fût, apparaissent d'abord des lésions primaires localisées au voisinage des stylets puis des lésions secondaires qui tendent à se généraliser en s'approfondissant d'elles-mêmes (CARLE et al 1970).

L'étude histochimique de l'évolution nécrotique des cellules lésées témoigne d'un processus complexe débutant par une dissolution des tanins, une hyperplasie et une hypertrophie cellulaires suivies d'un développement exagéré du cytoplasme avec apparition de granules lipidiques puis de composés oléorésiniques. Enfin, se produisent des accumulations intra-tissulaires de résine et des écoulements à l'extérieur. C'est là l'origine des exsudations observées sur le tronc et les rameaux des arbres dépérissants.

La spécificité de la Cochenille, établie sur différentes espèces de Pins, méditerranéennes, introduites ou en cours d'acclimatation, paraît strictement limitée au *Pinus pinaster*, le Pin maritime *sensu lato*. La fixation des jeunes larves peut néanmoins se produire sur les autres essences, mais leur mort intervient toujours soit immédiatement soit au bout de quelques jours ou de quelques mois. Aucune d'elles ne peut donc actuellement servir de relai ou de refuge occasionnel pour la dissémination ou le maintien en place de *Matsucoccus*. Néanmoins, la diversité de comportement de la Cochenille implique la nécessité de prendre en compte cette éventualité lors de toute introduction de nouvelles espèces de résineux dans le midi méditerranéen.

FIG. 2. — Colonisation d'une fissure du tronc par *M. feytaudi* (larves 2^e stade) ($G \times 4$)

Des différences de potentialités de réaction de l'hôte existent selon les provenances, sous espèces ou races de *Pinus pinaster*. Elles se traduisent dans le meilleur cas par la formation de galls plus ou moins complètes et par la mort des larves. La faible sensibilité de la sous espèce « *atlantica* » permet dans certaines conditions d'avancer l'hypothèse d'une participation active du végétal d'origine génétique à une régulation du développement de *Matsucoccus* dans les peuplements du Sud-Ouest et des Cévennes où la Cochenille est endémique avec des niveaux de populations relativement faibles. En revanche, dans le Sud-Est dans des conditions telles que ses niveaux de populations sont d'emblée très élevés, toutes les provenances de *P. pinaster* sont susceptibles de dégradation selon des modalités histologiques analogues à celles observées chez le Pin mésogéen.

Durant la phase de rétablissement, les arbres mettent en œuvre des mécanismes secondaires d'auto-défense comparables à ceux survenant à la suite de traumatismes localisés.

Leur intensité et leur multiplicité paraissent étroitement liées, d'une part à la vigueur générale de l'arbre, d'autre part à l'épaisseur de la couche libérienne au niveau des régions lésées. Ainsi, indépendamment de toute influence génétique, les plus fortes potentialités de réaction de défense se rencontrent surtout chez les sujets disposant du meilleur état physiologique et des meilleures conditions de croissance radiale. Leur mise en œuvre conduit à des modifications anatomiques et physiologiques de l'arbre. Elles ont pour conséquence d'une part l'oblitération des fissures du tronc d'où une réduction importante des populations de la Cochenille par diminution des possibilités de fixation des jeunes larves et d'autre part une probable modification qualitative des tissus végétaux piqués ce qui entraîne une élévation de mortalité au cours du développement larvaire.

Enfin, en ce qui concerne le déterminisme des multiplications exagérées de *Matsucoccus* et les raisons de sa pullulation actuelle dans les forêts méridionales :

1 — la pullulation de la Cochenille est possible quels que soient l'écotype de *Pinus pinaster*, sa provenance, la région considérée (Sud-Ouest, Cévennes ou Sud-Est) et l'origine des peuplements (plantations artificielles ou régénérations naturelles). Dans les régions où l'Insecte est *endémique* (Sud-Ouest et Cévennes) ses multiplications exagérées sont toujours temporaires et très localisées.

2 — son développement *épidémique* à un haut niveau de pullulation ne se produit que sur l'écotype Pin mésogéen et seulement dans le midi méditerranéen.

3 — parmi les facteurs qui conditionnent la pullulation de l'Insecte le végétal agit par :

— ses modes de fissuration et de croissance;

— ses qualités nutritives;

— ses potentialités de réaction, celles-ci étant liées d'une part à son état physiologique et d'autre part à son origine génétique.

4 — l'action directe des conditions climatiques sur l'Insecte, importante certes, ne paraît pas être le facteur le plus déterminant de sa multiplication exagérée. Celui-ci serait surtout représenté par les caractéristiques anatomiques et physiologiques de l'hôte.

III. — ÉTUDE BIO-ÉCOLOGIQUE DE *PISSODES NOTATUS* EN FORÊT MÉDITERRANÉENNE

L'intervention des insectes xylophages est initiée par l'attaque du principal d'entre eux, le curculionide *Pissodes notatus* qui peut s'attaquer à des fûts de tous calibres (circ. int. max. 450 mm) dont les premiers œufs sont d'abord déposés dans les tissus lésés par la Cochenille. Ils donnent naissance à des larves, « individus pionniers », qui se développent d'abord dans la lésion puis dégradent les tissus voisins beaucoup plus sains. Ces implantations ponctuelles témoignent d'une remarquable adaptation du comportement de ponte des femelles du charançon à un état d'affaiblissement strictement localisé et temporaire de l'hôte préalablement créé par *Matsucoccus*. Enfin, intervient l'envahissement généralisé du végétal par les différentes espèces de xylophages.

— L'adulte de *Pissodes* (fig. 3) présente un mode de vie relativement sédentaire. A température constante, les femelles après une période de maturation sexuelle, présentent

des cycles de ponte alternant avec des périodes de rematuration. Les caractéristiques biologiques essentielles de fécondité et de longévité imaginale varient selon les individus et leur environnement climatique et biotique. En conditions naturelles, la ponte est interrompue à deux reprises dans l'année, en hiver et en été. La mortalité imaginale intervient en général après l'émergence, au cours des phases d'arrêt de ponte et à la suite du vieillissement physiologique normal des individus.

FIG. 3. — 1. Adulte de *Pissodes notatus*
2. Stade larvaire de *Pissodes notatus* (L_2 - L_3 - L_4)
et larve de dernier âge en logette nymphale (L_4C)

— Les émergences imaginale s'effectuent selon un rythme circadien d'origine endogène lié en partie aux facteurs climatiques de la journée. Il y a dans le Sud-Est, deux périodes d'émergence imaginale, l'une printanière, l'autre automnale. Les proportions quantitatives des populations d'émergents au cours de chacune d'elle sont réglées par les longévités imaginale et les périodes de ponte des parents, elles-mêmes liées aux conditions climatiques.

— Les phénomènes d'arrêt d'activité de ponte, hibernation et estivation, donnent lieu au préalable à des déplacements particuliers des adultes vers des sites de repos (collet des arbres). Des modifications physiologiques profondes marquent alors ces individus ce qui nécessite ensuite avant leur reprise de ponte, la récupération de leur maturité sexuelle au cours d'une nouvelle phase de nutrition de maturation.

— L'hibernation est liée à l'action des températures basses de l'automne et l'estivation à celle des températures élevées du début de l'été. La première se produit lorsque les moyennes des maxima et des minima journaliers sont inférieures à 8 °C. La seconde a lieu lorsque les maxima thermiques journaliers dépassent 32 °C.

— Le développement subcortical est possible entre 6 et 30 °C. Le développement larvaire (fig. 3) s'étend sur quatre stades dont le dernier comprend deux phases, l'une active et en galerie, l'autre passive en logette nymphale (prénymphose). Divers facteurs peuvent agir durant le développement actif des larves et au cours de la prénymphose mais la température et le végétal-hôte en sont les plus importants. Ainsi la température règle l'entrée et la sortie de dormance prénymphale (oligopause), phénomène qui favorise le regroupement au dernier stade larvaire des formes subcorticales de printemps. Par ailleurs, le végétal hôte contrôle les possibilités de développement de l'espèce dans des limites compatibles avec le degré « d'affaiblissement physiologique » des arbres.

— Dans les conditions naturelles, la durée du développement subcortical dépend essentiellement de deux facteurs : l'époque de la ponte et la « période balance ». Les pontes déposées au printemps fournissent des individus à développement larvaire court qui donnent les émergents automnaux, celles déposées en fin d'été et durant l'automne ont un développement larvaire long et donnent les émergents printaniers. La « période balance » est la période de l'année où les œufs pondus peuvent aussi bien fournir des individus à développement larvaire long (émergents printaniers) que court (émergents automnaux). Ses dates et sa durée dépendent étroitement des conditions climatiques locales : en situation très méditerranéenne, la période balance est tardive et brève (du 7. VIII au 20. VIII environ), en situation plus continentale elle est précoce et longue (du 10. VI au 20 VII environ).

Dans le midi méditerranéen, le cycle biologique de *P. notatus* combine ces divers facteurs écologiques mais deux possibilités seulement peuvent se présenter selon les dates de ponte et celles de la période balance (fig. 4).

Ponte avant la période balance : Les pontes des adultes printaniers (E. P.) déposées avant la période balance donnent des émergents automnaux (E. A.) dont la maturité sexuelle, acquise très tôt, leur permet ainsi qu'aux E. P. encore en vie à cette époque de l'année, de pondre avant l'hibernation puis dès les premiers beaux jours.

Cycle biologique *Pissodes notatus* Gratteloup II Cycle biologique *Pissodes notatus* Mazauges

FIG. 4. — Schéma général de l'évolution biologique de *Pissodes notatus* en milieu méditerranéen
 GRATTELOUP II : région littorale, climat méditerranéen
 MAZAUGES : région continentale, climat méditerranéen atténué

Ponte après la période balance : Les pontes des adultes printaniers (E. P.) déposées après la période balance et avant l'hivernation se confondent avec celles des E. A. Elles donnent des larves dont le développement se poursuit sans interruption jusqu'au dernier stade puis est bloqué en phase prénymphale. Cette génération ne fournit donc pas de nouveaux émergents avant l'hiver mais seulement les émergents printaniers de l'année suivante.

Ainsi le mono ou le bi-voltinisme d'une population dépend de la date du dépôt des œufs et des conditions climatiques de la région. Ces dernières fixent à la fois les périodes annuelles d'arrêt de ponte des femelles (hivernation-estivation) celles du développement subcortical (quiescence embryonnaire et larvaire), l'entrée et la levée de la dormance prénymphale (oligopause), les dates et la durée de la période balance. A la limite, dans les situations climatiques très favorables, trois générations, la dernière plus ou moins partielle, se succèdent durant l'année alors que dans les régions à climat méditerranéen peu marqué il ne peut exister qu'une seule génération.

Diverses données complémentaires recueillies dans tout le midi de la France permettent de prévoir et d'expliquer les différentes modalités d'évolution biologique de l'espèce dans son aire naturelle.

Les exigences thermiques nécessaires à un développement larvaire court et continu durant l'été (600 à 800 degrés-jour) peuvent être satisfaites si les moyennes journalières des maxi-mini ne descendent pas au-dessous de 8 °C durant la période de développement subcortical. C'est le cas des régions méridionales de la France, de l'Italie et de l'Espagne, en Grèce et en Afrique du Nord, dans lesquelles deux générations sont possibles. En revanche, dans les régions plus septentrionales ou d'altitude (Nord de la France, de la Yougoslavie ou de l'Italie, Angleterre, Allemagne) l'espèce ne peut satisfaire ces mêmes exigences et doit alors adopter un type évolutif long subissant obligatoirement des périodes de blocage. Il n'y a plus alors qu'une seule période d'émergence imaginale et toutes les larves subissent une hibernation avec régulation thermique aux inter-stades (quiescence) et à la prénymphose (oligopause). En outre, l'hivernation imaginale est toujours de très longue durée et les pontes printanières nécessairement très tardives. Dans ces conditions l'espèce possède une seule génération par an.

Enfin, pour des conditions climatiques encore plus rudes de Carélie ou de Finlande, l'hivernation, qui s'effectue en phase prénymphale, paraît provoquer un accroissement de la durée du cycle biologique de l'espèce par suppression de toute possibilité de ponte printanière et étalement du développement subcortical. Dans ces situations limites, l'espèce présente un développement larvaire étalé sur deux ans et des longévités imaginale du même ordre.

IV. — ÉTUDE BIO-ÉCOLOGIQUE DES PRINCIPAUX RAVAGEURS XYLOPHAGES ASSOCIÉS A *PISSODES NOTATUS*

Les études autécologiques relatives aux principales espèces de ravageurs xylophages associés à *Pissodes* ont eu pour objet l'acquisition, pour chacune d'entre elles, d'un ensemble

de données susceptibles de permettre une synthèse biocoenotique de l'évolution de leurs populations respectives au cours de la dégradation progressive des peuplements.

Elles concernent :

— Chez *B. destruens*, ses principales caractéristiques biologiques permettant d'établir son cycle évolutif et son taux de multiplication (essaimage, périodes de ponte, fécondité des femelles et développement subcortical).

— Chez *O. erosus*, les éléments explicatifs de ses pullulations saisonnières : nombre de générations filles et sœurs, vitesse de développement subcortical etc.

— Chez *C. syriacus*, les modalités de son développement subcortical et ses causes de variation (déterminisme du nombre de stades larvaires et de la nymphose).

— Chez *P. cyanea* enfin, un phénomène de diapause prénymphale, principal facteur de la régulation de son cycle évolutif, et les raisons de ses pullulations rares et fortuites.

Les conclusions essentielles tirées de ces études sont les suivantes :

Blastophagus destruens WOLL. (Col. Scolytidae)

Ce Scolytide (fig. 5) s'attaque à des fûts de calibre moyen à fort (cir. int comprise entre 75 et 450 mm). Ses nombreuses analogies biologiques avec *B. piniperda* L. nous inclinent à conclure que des différences plus écotypiques que spécifiques séparent les deux espèces.

Le cycle biologique de *B. destruens* est annuel. Les jeunes adultes émergent à la fin du printemps puis se portent sur les jeunes rameaux et y creusent des galeries médullaires. Au bout d'un mois, ils ont acquis leur maturation sexuelle et subissent ensuite une période d'estivation. Dès la fin septembre, après estivation, ces insectes gagnent les lieux de ponte : leur essaimage est toujours d'autant plus précoce que les conditions climatiques sont plus méditerranéennes. Les pontes sont déposées de l'automne au printemps en trois essaimages successifs entrecoupés de périodes facultatives de nutrition de rematuration sur rameaux ; elles donnent ainsi naissance à trois « générations sœurs » successives (G. S.) ou « cohortes » issues d'une même génération mère.

Le développement subcortical subit un blocage au dernier stade larvaire ce qui assure le regroupement des larves des G. S. 1 et 2 et un certain rattrapage de celles de la G. S. 3. En conséquence, les courbes d'émergence imaginale présentent deux maxima distincts d'autant plus nets que les températures printanières élevées favorisent la nymphose précoce des larves des deux premières G. S.

La fécondité moyenne de l'espèce dépend du nombre de G. S. possibles et de la participation des femelles à chaque G. S. ; ce taux est surtout déterminé par les conditions climatiques de l'année et de la station considérée.

Les facteurs de régulation des populations de *B. destruens* agissent tout au long de chacune des phases de son cycle biologique :

— A l'essaimage vers les lieux de ponte, une attraction primaire est d'abord exercée par les végétaux en cours de dégradation. L'attaque des premiers arbres provoque ensuite une attraction secondaire qui renforce la précédente grâce à une émission probable de

FIG. 5. — 1. Adulte de *B. destruens* après nutrition de maturation

2. Système subcortical et couple de *B. destruens*

C.P. : couloir de pénétration; R.H. : réaction de l'hôte; G.P. : galerie de fonte;
E.P. : encoches de fonte et œufs; G.R. : galerie de rematuration

phéromones par les femelles avant et pendant leur pénétration dans l'hôte. Dans tous les cas, l'installation de la femelle, la réussite de l'attraction secondaire et le dépôt des œufs sont étroitement liés à une réaction de résinogenèse de l'arbre, elle-même dépendant de l'état physiologique de ce dernier.

— Au cours de la phase subcorticale, une compétition inter et intra-spécifique se produit durant le creusement des galeries maternelles et larvaires. Elle peut provoquer l'abandon prématuré des galeries, une chute de fécondité des femelles ou de fertilité des œufs et une augmentation de la mortalité larvaire. Une mortalité naturelle se produit au cours de chaque G. S. Elle est très importante et imputable pour sa plus grande part à divers facteurs biotiques (réaction de défense du végétal, ennemis naturels, compétition obligatoire, etc...).

Enfin, la synthèse des données recueillies nous conduit à établir un modèle de table de survie d'une population permettant d'apprécier le taux de multiplication de l'espèce dans une région déterminée.

Orthotomicus erosus WOLL. (Col. Scolytidae)

Ce ravageur s'attaque aux portions de fût de faible calibre (Circ. int. comprise entre 75 et 175 mm) à l'écorce fissurée et d'épaisseur réduite. Il est polygame et ses femelles présentent une fécondité extrêmement variable selon leur date d'émergence et les conditions thermiques de l'année ou de la station considérée. Le cycle biologique de l'espèce et son pouvoir de multiplication varient donc dans d'assez grandes proportions selon la situation géographique des peuplements.

Sur le littoral et dans les régions à climat méditerranéen accentué (peuplements de type I et II) *O. erosus* possède 4 générations par an, la dernière plus ou moins partielle, et les premiers adultes émergents peuvent donner naissance, après repénétrations et pontes successives, à six générations sœurs. Dans les contrées plus continentales, l'espèce ne possède plus que 3 générations, la dernière toujours partielle, et les premiers adultes émergents donnent seulement naissance à 5 générations sœurs, la dernière toujours très incomplète.

Les basses températures provoquent, en automne, le blocage de l'activité imaginale et, en hiver, la mort des adultes âgés et des jeunes larves; seuls survivent les individus ayant terminé leur développement larvaire avant l'hiver. Les températures élevées entraînent une accélération du développement subcortical et une augmentation du nombre de générations sœurs. Les pullulations saisonnières de l'espèce qui se produisent toujours durant l'été sont en fait initiées par les conditions thermiques du printemps (fig. 6).

Le végétal hôte est un des principaux facteurs biotiques limitant le développement subcortical de l'espèce. Il agit par la rugosité et l'épaisseur de son écorce, par son état physiologique et par ses réactions de défense au moment de la pénétration des adultes.

Criocephalus syriacus REITTER (Col. Cerambycidae.)

Ce Cérambycide s'attaque aux portions du fût de calibre moyen à gros (circ. int. comprise entre 175 et 500 mm). Il possède un développement subcortical de durée variable,

FIG. 6. — Développement des générations filles (F) et sœurs (S) d'*orthotomicus erosus* dans les conditions naturelles pour deux situations climatiques différentes

étalé sur un nombre de stades qui diffère suivant les conditions de croissance des individus. Celles-ci sont surtout liées à la température et à la qualité de l'alimentation larvaire. Les effets de ces deux facteurs retentissent sur la période et l'année d'émergence des adultes ainsi que sur la fécondité des femelles. La mue nymphale est contrôlée à la fois par un facteur thermique et par des facteurs trophiques. Dans les régions les plus méridionales, le cycle biologique de l'espèce s'étale sur un an pour la majorité de la population avec des périodes de sortie et de ponte des adultes, précoces et longues. Dans les contrées moins favorisées, il dure en général deux ans avec une période d'activité imaginaire tardive et réduite.

Phaenops cyanea F. (Col. Buprestidae)

Ce Buprestide se développe en général dans les portions de tronc de fort calibre (circ. int. sup. à 175 mm). La ponte a lieu de la fin du printemps au milieu de l'été mais l'évolution larvaire est brève et très accélérée aux températures élevées; dès l'automne tous les individus sont en phase prénymphale. Cette phase est le siège d'un phénomène de diapause induite par la température estivale puis levée par le froid au cours de l'hiver. Après la sortie de diapause, la mue nymphale est déterminée par le franchissement d'un seuil thermique.

Les émergences imaginales sont ensuite d'autant plus précoces et peu étalées que les températures printanières sont élevées. La ponte se produit après une courte période de nutrition de maturation et dure environ deux mois. Le choix de l'arbre-support de ponte dépend de son état physiologique et le développement des larves de sa réaction de défense, puis de sa qualité alimentaire, elle-même influencée par différents facteurs physiques et biotiques. Enfin le cycle biologique de l'espèce, favorisé par les conditions climatiques méditerranéennes est souvent annuel et parfois biennal.

V. — ÉVOLUTION DE LA BIOCOENOSE DES RAVAGEURS XYLOPHAGES AU COURS DU DÉPÉRISSEMENT DES PEUPELEMENTS DE PIN MÉSOGÉEN

L'introduction de *Matsucoccus*, sa pullulation puis ses dommages et les détériorations d'arbres progressivement plus étendues qui en résultent, ont nécessairement pour corollaire un accroissement progressif des possibilités d'attaque, de reproduction, donc de développement, des ravageurs xylophages. Les conditions nouvelles créées par la Cochenille sont très différentes de celles qui présidaient auparavant au développement endémique de ces espèces. En conséquence, des remaniements biocoenotiques importants vont se produire au cours de la dégradation des peuplements, se répercutant alors sur l'évolution même du dépérissement.

Grâce à un ensemble de données tirées de relevés effectués sur plusieurs milliers d'arbres il est possible de définir, dans ses grandes lignes, l'évolution de la biocoenose des principaux ravageurs xylophages pour les principaux types écoclimatiques distingués. A titre d'exemple, nous détaillerons le cas des peuplements des types I, III et V (tableau I).

Dans les peuplements de type I (peuplements littoraux et de vallées ouvrant directement sur la mer) :

— En début de phase de noyautage, soit au cours des deux à trois premières années de dégradation, *Pissodes* intervient d'abord par des implantations pionnières au niveau des lésions. Au cours de cette période *Blastophagus* est l'espèce dominante sur les arbres dépérissants, mettant à mal, après développement des individus pionniers de *Pissodes*, le plus grand nombre de sujets. Numériquement moins important que *Blastophagus*, *Pissodes* ne peut alors assurer des attaques massives que sur un nombre d'arbres plus réduit.

Orthotomicus, *Phaenops* et *Crioccephalus* ne sont encore que des espèces accessoires; leurs attaques toujours postérieures à celles des deux autres ne sont donc jamais déterminantes pour l'avenir de l'arbre. En revanche, un autre Cerambycide *Monohammus gallo-provincialis* est souvent présent. Ses attaques, combinées à celles du petit Scolytide *Pityocragenus calcaratus*, provoquent la dessiccation des flèches.

— Quelques années après, en fin de phase de noyautage du peuplement, *Pissodes* est devenu l'espèce la plus fréquente et la plus largement dominante alors que l'importance de *Blastophagus* et de *Monohammus* décroît et que celle des autres espèces est toujours assez réduite.

— Cette situation se maintient en phase de généralisation bien que les niveaux de population des différentes espèces régressent simultanément. Les implantations d'individus

TABLEAU I

Evolution biocoénotique des ravageurs xylophages selon les phases de dépérissement et les types de peuplements

TYPES DE PEUPELEMENTS			
	I	III	V
Début de Noyautage	(Pissodes) Phaenops Criocephalus BLASTOPHAGUS PISSODES Monohammus	(Pissodes) Phaenops Criocephalus BLASTOPHAGUS PISSODES Monohammus	(Pissodes) PHAENOPS Criocephalus BLASTOPHAGUS PISSODES Orthotomicus
Fin de Noyautage	(Pissodes) Phaenops Criocephalus BLASTOPHAGUS PISSODES Orthotomicus Monohammus	(Pissodes) Phaenops Criocephalus PISSODES Orthotomicus	(Pissodes) Phaenops Criocephalus PISSODES Orthotomicus
Généralisation	(Pissodes) Phaenops BLASTOPHAGUS PISSODES Orthotomicus	(Pissodes) PHAENOPS PISSODES Orthotomicus	(?)
Résiduel	PHAENOPS CRIOCEPHALUS Blastophagus Pissodes ORTHOTOMICUS	PHAENOPS Criocephalus PISSODES Orthotomicus	(?)

L'importance qualitative et quantitative de chaque espèce est ainsi indiquée :

MAJUSCULES : espèce dominante.

MAJUSCULES : espèce très importante.

minuscules : espèce peu importante.

(Pissodes) indique l'intervention d'individus pionniers de *P. notatus*.

pionniers de *Pissodes* tendent alors à diminuer et à ne plus être suivies d'attaques généralisées de l'arbre par les xylophages.

— La régression déjà amorcée s'accroît encore en phase résiduelle et, sur les arbres en cours de rétablissement, le rôle des interventions pionnières de *Pissodes* devient nul par suite de réactions de défense efficaces. Tendent alors à augmenter et à devenir déterminantes sur les sujets les plus affaiblis, les attaques estivales de *Phaenops* et *Criocephalus* sur forts calibres et celles d'*Orthotomicus* sur flèche, en remplacement de *Monohammus*.

Dans les peuplements de type III, situés en altitude et dans les ubacs :

— en phase de « noyautage », les implantations d'individus pionniers de *Pissodes* sont très fréquentes. Déjà, s'affirme la dominance de l'espèce aussi bien sur *Blastophagus*

dont les populations sont cependant élevées et les attaques encore nombreuses, que sur les autres espèces de xylophages. *Monohamnus*, *Orthotomicus*, *Phaenops* et *Criocephalus* sont présents dans la biocoenose.

— Très vite, dès la fin de la phase de noyautage *Blastophagus* et *Monohamnus* disparaissent tandis que la dominance de *Pissodes* s'accroît. Ses populations commencent cependant à régresser en phase de généralisation, et ses implantations pionnières deviennent moins déterminantes alors que celles de *Phaenops* et d'*Orthotomicus* sont plus fréquentes.

— En phase résiduelle, ces tendances se confirment et des attaques de *Phaenops* et d'*Orthotomicus* assurent fréquemment, pendant l'été, l'irréversibilité des dégradations.

En régions plus continentales (type V), nous disposons seulement des premiers résultats puisque les peuplements n'ont été envahis par la Cochenille qu'assez récemment. Cependant il apparaît :

— qu'en début de phase de noyautage, les populations de *Pissodes* sont dominantes et ses implantations pionnières fréquentes. Dans le même temps, sont importants *Blastophagus* et *Phaenops*, ce dernier surtout sur les arbres d'aspect souffreteux.

— par la suite, très vite, *Blastophagus* disparaît et dans la majorité des cas *Pissodes* est toujours largement dominant.

De façon très schématique, nous soulignerons quelques-unes des principales modifications biocoénologiques mises en évidence au cours des processus de dégradation d'un peuplement :

— L'intervention des individus pionniers de *Pissodes* diminue d'efficacité et tend progressivement à disparaître.

— *Blastophagus*, présent lorsqu'éclate le dépérissement, ne persiste dans la suite du processus que dans les peuplements littoraux.

— La dominance de *Pissodes* est toujours manifeste mais ses populations régressent au cours de la phase de généralisation et de la phase résiduelle de dépérissement.

— C'est seulement en fin de dégradation que les attaques des autres xylophages (*Phaenops*, *Orthotomicus* et même *Criocephalus*) tendent à devenir déterminantes entraînant alors la mort des arbres.

L'explication des divers remaniements biocoénologiques observés repose sur les connaissances autécologiques acquises dans un premier temps et sur une approche synécologique tentée parallèlement en considérant, outre les interactions survenant chez les principaux ravageurs xylophages, leurs principales inter-relations d'une part avec l'état physiologique de la plante, d'autre part avec les niveaux de population de *Matsucoccus*. Certaines hypothèses explicatives des phénomènes apparaissent alors puis prennent d'autant plus de force qu'elles sont confirmées par des voies différentes. Reprenant à titre d'exemple les quatre points signalés ci-dessus :

1°) Nous constatons que la diminution progressive du nombre et de la réussite des interventions pionnières de *Pissodes* se produit lorsqu'il y a concomitance des phénomènes suivants :

— opposition dynamique du végétal après mise en œuvre de réactions de défense anti-*Matsucoccus*;

— augmentation de vigueur physiologique de l'arbre, quelle qu'en soit d'ailleurs l'origine;

— régression des populations de *Matsucoccus* et diminution du nombre de lésions sur le fût et des dommages sur la frondaison.

Il s'agit donc, dans tous les cas, d'un antagonisme à l'agression due à une résistance accrue du milieu végétal.

2^o) La persistance de *Blastophagus* dans les peuplements littoraux et son élimination dans les autres situations avec substitution par *Pissodes* paraît justifiée par une combinaison d'interactions biocoenotiques. Bien que ces deux espèces fassent preuve de « tempéraments spécifiques d'attaque » (possibilité de ponte ou de pénétration subcorticale selon l'état physiologique de l'hôte) et de préférendum pour les lieux de ponte comparables, le devenir de leurs populations sont bien différents.

En zone littorale, les conditions climatiques accentuent la précocité des émergences printanières de *Pissodes* et la durée de sa période d'estivation, mais diminuent sa longévité imaginale de sorte que les rares adultes encore vivants au mois de septembre ont besoin après estivation d'une période de rematuration sexuelle assez longue. De ce fait ils présentent une reprise de ponte tardive. De même, les émergents automnaux, qui apparaissent à la fin de septembre, doivent acquérir leur maturation sexuelle et ne sont aptes à pondre qu'à la mi-octobre.

En revanche, dans ces mêmes régions, l'activité automnale de ponte de *Blastophagus* débute dès le 15 septembre et devance d'autant plus celle de *Pissodes* que les conditions thermiques ont accentué la précocité de ses émergences printanières. Par ailleurs, le phénomène d'attraction secondaire induite après l'émission de phéromones à la suite des premières pénétrations de femelles, contribue au rassemblement des essaimants sur les mêmes sujets et à la rapide saturation des arbres attaqués. De plus, la ponte du Scolytide se poursuit au cours de l'hiver alors que celle du Charançon se ralentit. En outre, la période d'attaque de *Blastophagus* est toujours en parfaite coïncidence avec l'état d'affaiblissement des arbres, d'une part provoqué par *Matsucoccus*, d'autre part accentué par le développement des individus pionniers de *Pissodes*. Enfin, la descendance du Scolytide ne supporte qu'une compétition interspécifique réduite, inexistante même, de novembre à février. *Dans ces conditions, des populations élevées de Blastophagus se maintiennent durant plusieurs années.*

Dans les autres situations climatiques, les températures toujours plus basses de fin septembre à la fin juin, retentissent sur le cycle biologique des deux espèces :

Chez *Pissodes*, elles provoquent des émergences imaginale tardives, une longévité plus grande et une période d'estivation plus courte des adultes donnant lieu, de la mi-mars à la fin octobre, à une ponte continue seulement ralentie en été. De telles possibilités d'attaques coïncident alors avec les périodes d'affaiblissement des arbres consécutives à l'action conjuguée de la Cochenille et de l'aridité estivale.

Chez *Blastophagus*, en revanche, ces mêmes conditions thermiques provoquent des émergences imaginale tardives et, après maturation sexuelle sur rameaux, un essaimage automnal et une ponte également tardifs survenant alors dans la majorité des cas, sur des arbres déjà envahis par *Pissodes*. De plus l'activité hivernale de ponte du Scolyte (deuxième

période de ponte) est ralentie et retardée de sorte que la troisième période de ponte des femelles coïncide avec la reprise de ponte des adultes hivernants de *Pissodes*.

Dans ces conditions, grâce à son tempérament d'attaque plus précoce, à un taux de multiplication plus élevé et à une période de ponte plus étendue Pissodes se substitue progressivement à Blastophagus et prend le pas sur les autres espèces de xylophage.

De telles observations permettent de mieux comprendre les divergences d'opinions antérieurement émises sur l'origine du Dépérissement. En effet, *Blastophagus* d'une part, et *Pissodes* de l'autre furent tour à tour incriminés, le premier par VEYRET (1961) et CHARARAS (1962 a et b, 1964) qui effectuaient leurs observations sur le littoral et le second par HERVÉ (1962) qui travaillait surtout dans les peuplements plus intérieurs. Leurs différences d'appréciation furent donc pour l'essentiel, la conséquence de variations biocoenotiques créées par les conditions climatiques.

3°) la diminution progressive des populations de *Pissodes* dès la fin de la phase de noyautage des peuplements, ne correspond ni à un défaut de coïncidence avec le stade d'affaiblissement physiologique du végétal, ni aux effets d'une compétition inter-spécifique marquée ou d'une consanguinité accrue, ni à une élévation de l'incidence des ennemis naturels mais plus vraisemblablement à une augmentation de la résistance du milieu végétal après élimination progressive des arbres les moins vigoureux du peuplement.

4°) Les dominances passagères en fin de dégradation des peuplements d'autres espèces comme *Phaenops* et *Criocephalus* ou saisonnières comme *Orthotomicus* surviennent sur des sujets dont l'épuisement physiologique est souvent très avancé. Fréquemment, ceux-ci ont déjà mis en œuvre leurs mécanismes de réaction contre *Matsucoccus* mais leur rétablissement difficile est encore contrarié par les conditions climatiques estivales. *Malgré des tempéraments spécifiques d'attaque plus tardif que ceux de Pissodes et Blastophagus l'implantation de Phaenops, Criocephalus et Orthotomicus est néanmoins déterminante pour l'avenir de l'arbre.* Diverses particularités biologiques favorisent la réussite de leurs attaques :

— périodes de ponte durant l'été, c'est-à-dire en l'absence de compétition avec *Blastophagus*, alors en période de maturation sexuelle;

— exigences alimentaires satisfaites sur les sujets très amoindris ne possédant qu'une épaisseur de couche libérienne très réduite, insuffisante pour permettre le développement de *Pissodes* ou *Blastophagus*.

VI. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La synthèse conclusive des différents résultats peut être effectuée aux niveaux de l'arbre d'une part et de l'écosystème forestier d'autre part (tableau 2).

1. — Au niveau de l'arbre

M. feytaudi, au cours de son extension épidémique, développe rapidement d'importantes populations sur tous les sujets contaminés. Outre l'incidence de conditions climatiques favorables, sa rapidité de multiplication paraît liée à un déséquilibre physiologique de la

TABLEAU 4

Évolution générale des biocoenoses des principaux ravageurs au cours du Dépérissement du pin mésogéen

PEUPLEMENTS FORESTIERS

Situations	Type I				Type III				Type V			
	Littoral et basse altitude				Altitude et ubacs				Continental hors zone cristalline			
Contamination <i>Matsucoccus</i>	Très rapide				Rapide				Lente			
Multiplication <i>Matsucoccus</i>	Très rapide				Rapide				Lente			
Apparition des dommages	Précoce				Peu différée				Retardée			
Lésions subcorticales	Très nombreuses				Très nombreuses				nombreuses			
Réactions de défense anti- <i>Matsucoccus</i>	Faibles et rares				Fortes et fréquentes				Fortes, immédiates et fréquentes			
Phases de Dépérissement	D. N.	F. N.	G.	R.	D. N.	F. N.	G.	R.	D. N.	F. N.	G.	R.
Niveaux Xylophages												
<i>Pissodes</i>	++	+++	++	+	+++	++++	++	+	+++	++	?	?
<i>Blastophagus</i>	++++	+++	++	+	+++	+	-	-	++	-	?	?
<i>Orthotomicus</i>	+	++	++++	++	+	+	+	+	+	+	?	?
<i>Crioccephalus</i>	+	+	++	+++	+	+	+	+	-	+	?	?
<i>Phaneops</i>	+	+	++	+++	+	++	+++	+++	++	+	?	?
<i>Monohammus</i>	+++	++	+	+	+	+	-	-	+	-	?	?

++++ : très abondant +++ : abondant ++ : moyen + : faible - : très faible.

D. N. : Début noyautage F. N. : Fin noyautage G. : généralisation R. : Résiduel.

plante hôte soit saisonnier (peuplements situés en zone littorale) soit durable et non révélé jusqu'alors (peuplements malvenants en zone plus continentale). Les déséquilibres se traduisent par des aspects morphologiques et physiologiques des végétaux favorisant la fixation puis le développement des larves de la Cochenille.

L'effet phytotoxique des enzymes salivaires excrétées par la larve durant sa prise de nourriture a normalement pour conséquence l'apparition dans les tissus de l'hôte de lésions anatomiques primaires et bénignes. En cas de pullulation, ces désordres évoluent en lésions secondaires graves qui déclenchent dans l'arbre des perturbations importantes se traduisant par une production puis une émission de résine et par une diminution localisée d'activité physiologique.

Pissodes notatus en tire alors profit. Vraisemblablement attirées vers les arbres affaiblis par les exhalaisons de résine issues des lésions, les femelles du charançon trouvent au niveau de celles-ci les conditions correspondant à leurs exigences spécifiques de ponte, ce qui n'est pas le cas pour *Blastophagus*. Après éclosion, le développement des jeunes larves s'effectue d'abord dans les tissus dégradés puis dans les tissus voisins, beaucoup plus sains. Il s'ensuit un affaiblissement supplémentaire et global de l'arbre qui autorise alors l'installation massive des principaux ravageurs.

En règle générale, les différentes séquences de l'attaque de l'arbre par *Matsucoccus* d'abord, par les individus pionniers de *Pissodes* ensuite, et par la succession des ravageurs xylophages enfin, sont étroitement dépendantes de l'état de déséquilibre physiologique de l'hôte. Cependant, des mécanismes de résistance sont mis en œuvre par le végétal à chacune de ces étapes pour tenter de s'opposer à ces agressions successives. Ils se manifestent d'abord chez l'arbre pendant la période de déprédation de *Matsucoccus* :

- par des mécanismes de défense immédiate, en partie tout au moins, sous contrôle génétique;

- par des réactions de défense différée qui induisent des modifications anatomiques et physiologiques durables agissant en retour sur la régulation des populations de la Cochenille puis sur les possibilités de développement des ravageurs xylophages.

Ils se manifestent ensuite au moment de l'attaque des ravageurs xylophages par des réactions de rejet marquées par de fortes émissions d'oléorésine susceptibles d'empêcher leur pénétration ou leur développement larvaire.

2. — Au niveau des écosystèmes

En zone littorale (peuplements de type I) contamination et multiplication de *Matsucoccus* sont rapides du fait de conditions de milieu très favorables (grandes possibilités de fixation des larves, faible incidence des ennemis naturels, faiblesse physiologique des végétaux, etc...) Ainsi, quelques années après son introduction dans un peuplement, une charge déprédatrice importante de la Cochenille se constitue, s'auto-entretient, puis se déplace au fur et à mesure de son extension épidémique.

Dans ces conditions, les réactions de défense des arbres ont rarement les délais nécessaires à leur mise en œuvre et, après des attaques pionnières de *Pissodes* d'autant plus aisées que la vigueur des arbres est naturellement réduite, l'attaque des ravageurs xylophages intervient. Ils sont nombreux et favorisés par des conditions climatiques très méditerranéennes qui leur permettent de maintenir longtemps, (cas de *Pissodes* et *Blastophagus*) des niveaux de populations élevés ou de les atteindre rapidement en cours d'année (cas d'*Orthotomicus*). De ce fait, leurs attaques accentuent les effets de la Cochenille et déterminent l'évolution des phénomènes de dégradation dans un sens irréversible.

En outre, lorsque se trouvent réunies des conditions de sensibilité particulière des végétaux et de surpopulation des ravageurs xylophages, des dommages peuvent se produire par action directe de ces derniers sans l'intervention préalable de *Matsucoccus*.

Dans les écosystèmes forestiers d'altitude et d'ubacs (peuplements de type III), la contamination et la multiplication de *Matsucoccus* semblent plus lentes mais le déferlement de la charge déprédatrice constituée dans les peuplements voisins entraîne encore d'importants dégâts tout au moins durant les premières années. Cependant, grâce à des réactions de défenses violentes et immédiates mises en œuvre par des arbres naturellement vigoureux, les populations de la Cochenille diminuent et en conséquence, sa charge déprédatrice paraît se diluer au cours de sa propagation. Dans ces conditions, après des implantations pionnières de *Pissodes*, l'intervention des xylophages provoque la mort d'une moins grande proportion d'arbres. Par le jeu de coïncidences spatiotemporelles entre l'état physiologique des arbres et le développement de *Matsucoccus* d'une part, et des principales espèces de ravageurs xylophages d'autre part, *Blastophagus* et *Monohamnus* sont très vite éliminés au profit de *Pissodes* dont les populations régressent beaucoup plus tard par suite de l'accroissement progressif de la résistance du milieu végétal. De façon sporadique et temporaire, en fin de dégradation des peuplements, quelques attaques de *Phaenops* et d'*Orthotomicus* peuvent survenir sur des arbres très amoindris dont le rétablissement est contrarié par des conditions d'aridité estivale trop accentuées.

Dans les écosystèmes forestiers des peuplements périphériques isolés des précédents (type V) la contamination par *Matsucoccus* est très lente par suite de la discontinuité des boisements. De plus, conséquence de conditions climatiques ici favorables au végétal, de l'isolement géographique et de la faible extension des peuplements, une charge déprédatrice importante de la Cochenille ne se constitue que très tardivement laissant alors une plus grande latitude aux sujets vigoureux pour mettre en œuvre leurs mécanismes d'auto-défense. Une régulation plus précoce des populations de la Cochenille paraît alors intervenir malgré quelques cas de mortalité souvent limités aux sujets les plus chétifs. Dans ces conditions, les implantations pionnières de *Pissodes* sont plus rares et souvent infructueuses par suite d'une opposition très vive du végétal. Le charançon demeure cependant l'espèce dominante bien que, durant les premières années de dégradation, le Buprestide *Phaenops* trouve dans les sujets naturellement affaiblis puis envahis par *Matsucoccus*, des conditions de développement dont il peut seul se satisfaire. *Blastophagus* et *Monohamnus* s'éliminent rapidement pour les mêmes raisons que dans l'écosystème précédent.

Les conclusions pratiques de ces recherches sur le dépérissement du Pin mésogéen laissent entrevoir, même en dehors de toute intervention sylvicole, des possibilités de rétablissement des peuplements situés dans les zones éoclimatiques les plus favorables (zones continentales et d'altitude). Elles soulignent également, en toutes zones, la possibilité de mise au point de méthodes de lutte contre *Matsucoccus* et les principales espèces de xylophages par amélioration de l'état physiologique des arbres. Diverses modalités de traitement sylvicole font dès à présent l'objet d'études comparatives :

- fertilisation des sols;
- éclaircie des peuplements avant leur contamination par la Cochenille;
- épuration systématique des arbres dépérissants;
- sélection des sujets « résistants »;
- préservation de semenciers.

Les problèmes posés par l'introduction récente dans le midi méditerranéen de la Cochenille *M. feytaudi* nous ont, par ailleurs, conduit à préciser les composantes biologiques

impliquées et à tenter de reconstituer les grandes étapes successives de l'évolution biocoenotique des principaux écosystème forestiers. Une telle « enquête écologique » ne peut évidemment présenter qu'un caractère très général, compte tenu de la complexité des phénomènes naturels et des perturbations locales provoquées par l'intervention de l'homme. Enfin, outre leur intérêt régional, les connaissances exposées au cours de ces recherches paraissent présenter un champ d'application plus vaste. En effet l'extension de la Cochenille reste actuellement la plus redoutable menace pour les peuplements de Pin mésogéen circum-méditerranéens et les espèces de ravageurs xylophages étudiées demeurent les plus importants agents de destruction des pineraies méditerranéennes.

Reçu pour publication en mars 1974.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude aux nombreuses personnes et aux divers organismes qui m'ont aidé dans mes recherches. Mes remerciements s'adressent en particulier à Mr SCHVESTER, Directeur de Recherches, MM. HAGET, BOISSEAU et MARTY, Professeurs et Maître de Conférence à la Faculté des Sciences de Bordeaux.

— à mes collaborateurs les plus directs MM. Raoul DE PONTIVY, MAULÉON, PRAZNOCZY et VOULAND, chargés des élevages et des relevés d'expérience, M. HAMES documentaliste, MM. GROSSEMY et CHIZKY, agents d'atelier et de terrain, Mesdames THORE, TURREL et SOUSTELLE secrétaires, de la Station de Recherches Forestières d'Avignon.

— à mes collègues Mademoiselle Christiane BOULAY, MM. BACHACOU, BONNEAU, FABRE et LAUMOND, de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Mesdames Colette BERNARD, Annie RESSOUCHE et M. CARDE de la Faculté des Sciences de Bordeaux, M. GAYRAUD, du Service de la Protection des Végétaux de Marseille et M. MENIER, du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris;

— à MM. BOISSIN, Ingénieur en Chef du G.R.E.F. et MILLOT, Ingénieur des Travaux de l'Office National des Forêts;

— à MM. DE FONS COLOMBE (La Mole), MARS (Mazaugues), PHILIPPE, REDON (Ste-Maxime) et NAVAUT (Bormes) propriétaires;

— au Conseil Général du Var;

— aux Houillères du Bassin des Cévennes et à la Société d'Exploitation des Bauxites à Mazaugues (PÉCHINEY).

SUMMARY

THE DECLINE OF THE MESOGEAN PINE (*PINUS PINASTER*) IN THE SOUTHERN MEDITERRANEAN REGION

The decline of the mesogean pine (*Pinus pinaster*) in the southern mediterranean region covers more than 120,000 ha. This is due to damage caused by rapid multiplication of *Matsucoccus feytaudi*, a scale insect introduced recently, and by a complex of xylophagous insects among which the most important is *Pissodes notatus* (Col. Curculionidae).

The development of this decline is studied at the three ecological levels of the tree, the forest stand and the region. It varies with the physiological state of the trees according to annual climatic conditions and ecological situation of the forest populations.

Damage by *M. feytaudi* is caused by phytotoxins injected by the larvae. This takes the form of profound histological changes in the sap-conducting tissues with intracellular modifications leading to the forming and then the excretion, resinous products. The variability of the host's reactions to the insect's bite is studied and defence mechanisms are described.

The intervening of the xylophagous insect is initiated by attacks from *Pissodes notatus*, the female of which first lays eggs in the lesions caused by the Scale insect. The biological characteristics of the Weevil (fecundity, imaginal longevity, periods of take-off, laying, and cessation of activity, subcortical development and prenympal diapause) are analysed.

The bio-ecological study of the other important species of xylophagous insects allows an appraisal of :

— in *Blastophagus destruens* (Col. Scolytidae) its main biological characteristics (swarming, laying periods, fecundity, subcortical development) life cycle and breeding potentialities.

— in *Orthotomicus erosus* (Col. Scolytidae), factors explaining its seasonal outbreaks (number of sister generations and progeny, speed of subcortical development and so on...)

— in *Criocephalus syriacus* (Col. Cerambycidae) patterns of subcortical development and the causes for variation (determinism of the number of larval and of pupation stages).

— in *Phaenops cyanea* (Col. Buprestidae) the pattern of cessation of its larval development, its take off period, its potential fecundity and so on...

The development of the xylophagous insect's biocoenosis is studied according to the various stages in the decline of the forest stands and according to the five differentiated ecoclimatic areas. It varies according to physiological stage of timbering and biological potentialities of the various predators. Three peculiar types of biocoenotic development are demonstrated and then explained.

A concluding synthesis integrates all the results obtained and offers an ecological hypothesis which explains the main phenomena observed (variation in the importance of the damage according to the areas, outbreak and regulation patterns of *Matsucoccus* and xylophagous insects, self-defence mechanisms of the plant).

ZUSAMMENFASSUNG

DAS ABSTERBEN DES PINUS PINASTER MESOGEENIS IN DER FRANZÖSISCHEN MITTELMEERGEGEND

Das Absterben des *Pinus Pinaster mesogeensis* in der französischen Mittelmeergegend ist auf mehr als 120.000 ha verbreitet. Es ist durch Schaden von *Matsucoccus feytaudi*, eine neulich in der gegend eingeführte Coccidenart, und durch einem Xylophagen-Schädlingcomplex, inzwischen dem *Pissodes notatus* die Hauptart ist, verursacht.

Die Fortentwicklung des Absterbens wurde an drei « Oekologische Stufen » : Baum, Bestand und Gegend, untersucht. Sie ändert sich nach dem physiologischen Zustand der Bäume, nach den klimatischen Bedingungen des Jahres, und nach den oekologischen Bedingungen des Standes.

Matsucoccus-Schaden sind durch von Larven eingespritzten « Phytotoxine » verursacht und sind in tiefe histologische Veränderungen der Leitgewebe, mit intrazelluläre Verwandlungen, die auf Bildung, und denn auf Abtreibung Hartstoffe hinauslaufen, ausgedrückt. Die verschiedenen Gegenwirkungen der Bäume an Insektenstichen wurden studiert, und die Abwehrmechanismen sind beschrieben.

Das Einschreiten des Xylophagen anfangt mit einem Angriff von *Pissodes notatus* dessen Weibchen zuerst in den durch die Coccide verursachten Verletzungen, Eier ablagen. Die biologische Eigenschaften des Rüsselkäfers (Fruchtbarkeit, Lebensdauer, Ausschleppungs period, Eiablagperiod und Tätigkeitspause der Imagines, Entwicklung und prepupale Diapause der Larven) wurden analysiert. Bio-oekologische Studien an die anderen wichtigen Xylophagen Schädlingsarten haben die folgenden Angaben abschätzen gelassen :

— bei *Blastophagus destruens* (Col. Scolytidae) die wichtigsten biologischen charakteren (Ausschlüpfen, Eiablagdauer, Fruchtbarkeit, Entwicklung... u.s.w.) sowie das Entwicklungszyklus und der Vermehrungspotentiell.

— bei *Orthotomicus erosus* (Col. Scolytidae) verschiedene Erklärungsangabe der zeitgemässiger Massenaufreten (Entwicklungsgeschwindigkeit, Generationszahl... u.s.w.)

— bei *Criocephalus syriacus* (Col. Cerambycidae) die Entwicklungsbedingungen der Larven, mit die Ursachen deren Veränderungen (Bestimmung der Larvenstadiens Zahl und der Verpuppung.)

— bei *Phaenops cyanea* (Col. Buprestidae) die Bedingungen der Entwicklungspause, die Ausschleppungsperiode, die potentielle Fruchtbarkeit u.s.w.

Die Fortentwicklung der Biozönose des Xylophagenschälings wurde nach die verschiedene Phasen des Absterbens, und nach fünf oekoklimatische verschiedene Zonen studiert. Diese Fortentwicklung ist nach physiologischem Zustand der Bestände und nach der biologische Möglichkeiten der verschiedene Schädlinge veränderlich. Drei eigene Fortentwicklungsweisen wurden klar gelegen und erklärt.

Eine schlusslige Synthese fasst alle die Ergebnisse zusammen und vorschlägt eine oekologische Hypothese die die hauptsächlichliche beobachtete Phänomene (Veränderungen der Wichtigkeit der Zerstörungen nach den Gegenden, Bedingungen der Vermehrung und der Regulierung des *Matsucoccus* und der Xylophagen, Selbstverwährungs Mechanismen der Pflanze... u.s.w.) erklärt.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARLE P., 1968. — Le dépérissement du pin maritime dans le Var. Épidémiologie. Symptomatologie. Cause primaire. *R. F. F.* 3, 185-203.
- CHARARAS C., 1962 a. — Causes et conditions du dépérissement du pin maritime dans le Var. *C. R. Acad. Sci.* 255, 2826-2828.
- CHARARAS C., 1962. b. — Les facteurs biologiques de la destruction du pin maritime dans le Var. *C. R. Acad. Agric. de France.* 206-209. T 48, N° 4.
- CHARARAS C., 1964. — Le pin maritime. Encyclopédie Entomologique. Lechevalier éd. Paris 40, 126 p.
- DUCASSE G., 1938. — Quelques observations sur une cochenille *Matsucoccus matsumurae* Kuwana. *Rev. Zool. Agric. et Appl.* 37, (9), 129-133.
- DUCASSE G., 1942. — Notes sur *Matsucoccus feytaudi* (Homopt. Coccidae) *Rev. Fr. Ent.* 8, 217-225.
- HERVE P., 1962. — A propos du dépérissement des pins maritimes des Maures. *Ann. Soc. Nat. Arch. Toulon et Var*, 14, 124-132.
- JOLY R., 1963. — *Matsucoccus feytaudi* Duc. Nouvelles Stations en France. Son importance forestière. *R. F. F.* 3, 203-207.
- RIOM J., GERBINOT B., BOULBRIA A., FABRE J.-P., 1971. — Éléments de la bioécologie de *Matsucoccus feytaudi* DUC. (Coccoidea Margarodidae) et de ses prédateurs dans le Sud-Est et le Sud-Ouest de la France. « Lutte Biologique en forêt » Pont-à-Mousson. Nov. 1969. *Zool. Ecol. Anim. N° H. S.* 153-176.
- SCHVESTER D., 1967. — Observations générales sur le dépérissement du pin maritime dans les Maures. *R. F. F.* 6, 373-385.
- VEYRET P., 1961. — La destruction du pin maritime par les xylophages sur la côte des Maures (Var). *Ann. Soc. Sci. Nat. Arch. Toulon et Var* 3, 131-140.