VARIABILITÉ DE COMPORTEMENT
DES PINS MARITIMES DU VAR
(*PINUS PINASTER* AIT VAR. *MESOGENSIS*)
ATTAQUÉS PAR
MATSUCOCCUS FEYTAUDI DUC. (COC. *MARGARODIDAE*)

P. CARLE

avec la collaboration technique de M. G. RAOUL DE PONTIVY

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

RÉSUMÉ

Après l'intervention du complexe *Matsucoccus*-xylophages, la survie et la perpétuation du Pin maritime en Provence paraissent étroitement liées aux conditions écoclimatiques locales, extrêmement diverses en milieu méditerranéen. Les chances de résistance du végétal à cette agression reposent sur son état physiologique. Dans le cas d'une activité physiologique élevée l'arbre peut mettre en œuvre ses potentialités de défense qui, soit directement soit par le jeu d'interactions multiples, retentissent sur sa morphogénèse, sur ses caractéristiques anatomiques et physiologiques et renforcent sa résistance aux ravageurs.

Les jeunes régénérations naturelles venant après la destruction des anciens peuplements sont à leur tour attaquées par le complexe *Matsucoccus*-xylophages. Malgré plusieurs éléments défavorables quelques espoirs d'un renouveau peuvent être décelés.

En guise d'introduction à une étude pluridisciplinaire du milieu méditerranéen, nous nous proposons de dresser le bilan de sept années d'observations sur le comportement des pins maritimes du Var attaqués par *Matsucoccus feytaudi* DUC au cours de sa phase d'extension et de prolifération active. Durant cette période, des notations symptomatologiques, des relevés de population d'insectes et d'état sanitaire des peuplements furent périodiquement effectués sur plusieurs milliers d'arbres, de toutes classes d'âges, répartis sur une douzaine de stations de situations topographiques, pédologiques et climatiques différentes. Les plaquettes d'expérience furent choisies, les premières dès 1965, dans différents peuplements depuis les plus anciennement touchés jusqu'aux plus récemment contaminés. Les résultats obtenus seront exposés de façon synthétique en insistant plus particulièrement sur les causes de leur variation et sur les applications pratiques qu'ils suggèrent. Enfin, par opposition aux observations déjà effectuées, nous rapporterons quelques données fragmentaires sur le

comportement des jeunes régénérations ayant poussé après la destruction et l'exploitation de la forêt ancienne.

I. — RAPPEL DES CONCLUSIONS PRÉCÉDENTES

Il paraît nécessaire de rappeler brièvement les principales conclusions des études précédentes :

— La cochenille *Matsucoccus feytaudi* est effectivement la cause primaire de l'initiation des phénomènes de dépérissement constatés depuis 1957 (CARLE 1968 a, 1973) dans les forêts provençales de Pin maritime.

— L'intervention précoce du ravageur xylophage primordial, le curculionide *Pissodes notatus* est initialement liée à un « affaiblissement primaire » du végétal d'abord localisé aux seules lésions subcorticales causées sur le fût par la multiplicité des piqûres de la cochenille (CARLE 1968 b). Ces lésions sélectivement choisies comme lieu de ponte par les femelles du charançon permettent alors le développement de quelques individus « pionniers » de ce ravageur. Un affaiblissement supplémentaire ou secondaire de l'arbre s'ensuit qui le rend globalement susceptible aux attaques de tout un cortège de ravageurs de faiblesse (CARLE 1971).

— Les ravageurs de faiblesse sont, en définitive, les responsables de la mort de l'arbre (CARLE, 1968 a) car leur attaque réussie provoque seule l'irréversibilité des phénomènes de dépérissement. Parmi eux cinq espèces au moins, dont *P. notatus*, jouent un rôle primordial, d'autres plus ou moins détritiphages parachèvent l'œuvre destructrice amorcée par les premières.

— Parmi les pins attaqués, quelques-uns parviennent à survivre après une période de crise parfois extrêmement aigüe grâce à la mise en œuvre de mécanismes d'auto-défense.

Dans le cas de dommages faibles seulement provoqués par *Matsucoccus*, des réactions locales de « défense tissulaire immédiate » se traduisent par un blocage de l'évolution nécrotique cellulaire des lésions, et par la formation précoce et rapide, au-dessous des tissus dégradés, d'assises subéro-phellodermiques surnuméraires et multiples. Cette aptitude réactionnelle plus ou moins sous contrôle génétique, paraît traduire le degré de sensibilité du végétal à la cochenille.

Dans le cas de dégâts plus accentués, consécutifs à l'intervention des ravageurs xylophages, des mécanismes de défense globale complètent les précédents. Ils dépendent notamment de l'état physiologique et de la capacité de résinogénèse de l'hôte et lui permettent d'une part de limiter les pullulations ultérieures de la cochenille et d'autre part de s'opposer aux essais d'implantation ou de développement subcortical des xylophages. L'état physiologique de l'arbre conditionne la résinogénèse, la réactivité cellulaire et tissulaire et une possible modification globale et durable de son métabolisme. La résine agit soit directement par ses propriétés physiques (débit, pression, fluidité, etc), chimiques (toxicité de contact et d'ingestion) ou métaboliques (réactions traumatiques, accumulations inter, intra et extra-cellulaires), soit indirectement par des phénomènes mécaniques d'occlusion des fissures (CARLE, 1973).

II. — COMPORTEMENT DES ARBRES ET DES PEUPELEMENTS AU COURS DE LA PHASE D'INVASION DE LA COCHENILLE

L'observation du comportement des arbres au moment de l'invasion des peuplements par *Matsucoccus* a nécessité la mise au point puis l'application de deux méthodes de relevés périodiques :

— La première permet de suivre l'évolution du dépérissement dans une région particulière. Elle consiste à choisir des zones assez vastes (10 à 15 ha) relativement homogènes (plateau, versant, plaine, etc.) dans lesquelles, pour chaque relevé périodique, dix emplacements de même surface (100 m² au moins) sont déterminés au hasard. Les pins y sont repérés, planigraphiés et notés selon un code déjà précisé (CARLE, 1968 a).

— La seconde permet de suivre l'évolution des symptômes sur les mêmes individus-arbres choisis dans des placettes de superficie réduite, représentatives chacune d'une situation déterminée. Chaque sujet est l'objet d'observations et de notations bi-annuelles assorties d'un repérage topographique des dommages et d'un relevé dendrologique.

Les deux méthodes sont complémentaires ; en effet, si la première permet d'obtenir des informations générales appuyées sur l'établissement des « tables de vie » des peuplements, la seconde autorise des comparaisons plus précises et la mise en évidence de l'action des agents du milieu.

Les résultats obtenus par la deuxième méthode, rapportés à titre d'exemple pour l'année 1970 (tableau 1), montrent qu'un petit nombre d'arbres (0,7 à 2 p. 100) est attaqué dès la première année, mais qu'au bout de 5 ans tous les sujets présentent des dommages. Vers la 8^e année (CAMPEAUX), 10 p. 100 de l'effectif du peuplement primitif est redevenu indemne, alors que 60 p. 100 des arbres sont morts et qu'un reliquat d'environ 30 p. 100 accuse encore des symptômes. Ces proportions varient selon la situation et l'exposition des parcelles, la structure et l'âge des peuplements.

La méthode des « tables de vie » a été appliquée aux 9 placettes dont les noms et les caractéristiques figurent au tableau 2. Deux relevés annuels, l'un au printemps, l'autre à l'automne, ont été effectués de l'année de mise en place à 1971 inclus. Les résultats obtenus témoignent d'importantes variations dans l'évolution du dépérissement selon la situation et l'exposition des parcelles. Pour des premiers dommages presque contemporains, celle-ci, par exemple, est nettement plus lente et le taux de mortalité des arbres toujours moins élevé à Roquebrune qu'à Janas (tableaux 3 et 4).

D'une manière générale, des cas de survie se produisent dans tous les peuplements étudiés. Leur taux, variable selon les situations n'excède pas 10 p. 100 à Janas ou Palayson (zones littorale et de basse altitude) mais s'élève à 40 p. 100 à Roquebrune et à plus de 50 p. 100 à Notre-Dame des Anges (zones intérieure et de moyenne altitude).

Le comportement des pins attaqués revêt différents aspects. Pour la commodité de l'exposé, nous en distinguons quatre :

1. Le développement des symptômes de dépérissement est très rapide (3 à 6 mois) puis l'arbre meurt aussitôt après l'installation massive des ravageurs de faiblesse. Dans ce cas

l'implantation puis la survie des individus pionniers de *Pissodes* est suivie du développement de populations subcorticales importantes d'espèces de xylophages suivant des types d'enchaînement écologique variables selon les situations.

TABLEAU 1 — TABLE 1

*Évolution des phénomènes de dépérissement (méthode de l'échantillonnage périodique)
résultats partiels (année 1970)*

Evolution of decline phenomenon

Placettes	Ancienneté du dépérissement	Répartition selon les notes de symptômes (en p. cent)						
		1 —	1	2	3 à 3 +	% morts	% malades	Nb. d'arbres échantillonnés
<i>Saint-Paul</i> alt. : 350 m	N	0,8	0,2	0,1	0,3	—	1,5	2 286
<i>Mazaugues</i> alt. : 350 m	N + 1	3,6	4,3	1,4	0,7	0	10,0	140
<i>Palayson</i> alt. : 50 m	N + 2	6,5	3,2	1,8	2,9	0	14,4	2 310
<i>Mandelieu</i> alt. : 200 m	N + 2	6,3	4,4	2,5	10,5	0	23,7	160
<i>Adrets</i> alt. : 250 m	N + 3	7,8	11,9	3,1	51,7	12,9	87,4	294
<i>N.-D. des Anges</i> alt. : 650 m	N + 5	1,6	21,8	14,7	56,2	15,6	99,9	1 787
<i>Palayson</i> alt. : 50 m	N + 5	9,4	15,8	7,0	24,6	43,2	100	171
<i>Campeaux</i> alt. : 50 m	N + 8 (?)	16,3	12,7	8,1	16,0	35,3	88,4	606
<i>La Mole (Régénérations)</i> alt. : 50 m	N + 11	2,0	6,0	1,0	1,8	0,9	11,7	684

N = première année de manifestation des symptômes.

2. Après l'apparition des premiers symptômes l'arbre dépérit pendant deux à trois ans, perdant chaque année une partie de sa frondaison. L'installation et la survie des individus pionniers de *Pissodes* est malaisée et l'attaque ultérieure des xylophages difficile et très lente. La mort de l'arbre intervient ensuite tardivement malgré cette manifestation de résistance temporaire.

TABLEAU 2 — TABLE 2

Caractéristiques des placettes expérimentales
Méthode des tables de vie
Characteristics of the experimental sites

Placettes	Année de création	Nombre sujets	Age (en années) à la création	Situation et exposition	Altitude
Roquebrune	1965	93	15-20	ubac W. NW	150 m
Janas	1965	45	15-20	littoral E. SE.	50 m
Campeaux	1965	30	16-20	vallée parallèle à la mer	50 m
Gratteloup II	1968	28	16-20	ubac W. SW.	380 m
N.-D. des Angès	1966	15	15-20	altitude Nord	650 m
La Sardine	1967	30	15-20	littoral Est	50 m
N.-D. des Angès	1967	30	15-20	altitude Nord	700 m
Palayson	1967	30	15-20	dépression à influence maritime	50 m
Cavalières	1967	30	15-20	dépression à influence maritime	50 m

3. Pendant la période de crise qui suit l'apparition des premiers symptômes, l'arbre tente de combler le déficit foliaire provoqué par la Cochenille en développant des pousses sur les derniers verticilles formés et non encore attaqués. Des réactions de défense locales et globales se manifestent au niveau du fût : l'écorce se craquelle selon des plans de clivage particuliers, les fissures sont colmatées par la résine et les tissus précédemment nécrosés se subérifient rapidement (CARLE, CARDE et BOULAY, 1970). Sous les lésions, plusieurs assises subero-phellodermiques se forment successivement et circonscrivent les tissus nécrosés. Dans les plus graves, quelques larves de *Pissodes* peuvent se développer, la plupart ne débordent guère des tissus lésés et peu d'entre elles aboutissent au stade adulte. Pendant toute cette période de crise, la survie du sujet est provisoire et étroitement liée aux conditions de milieu. Un affaiblissement supplémentaire qu'il soit de nature climatique (froid, sécheresse), sylvicole (éclaircie exagérée) ou entomologique (pullulation d'un ravageur) peut alors entraîner la mort de l'arbre.

Après cette phase critique, les dommages de *Matsucoccus* regressent progressivement et le végétal récupère ses pertes. Sa survie est alors d'autant mieux acquise que son état physiologique se rétablit puis s'améliore en tirant profit d'une part d'une diminution de la concurrence intraspécifique par suite de l'élimination d'une partie de l'effectif initial du peuplement et d'autre part de la régression progressive des niveaux de population des ravageurs.

4. La survie est acquise très vite lorsque le feuillage, faiblement amoindri par la Cochenille, se reconstitue entièrement en peu de temps. Les réactions de résinogenèse sur fût sont alors extrêmement brutales provoquant simultanément la destruction des jeunes individus pionniers de *Pissodes* déjà implantés et une meilleure oblitération des fissures qui limite les

TABLEAU 3 — TABLE 3

Evolution des phénomènes de dépérissement
 Placette de Janas (Résultats partiels sur 40 arbres)
Evolution of decline phenomena

Numéros des Arbres	Notations périodiques bi-annuelles						Morts						
	1. — printemps 2. — automne												
	1966		1967		1968			1969		1970		1971	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
1					1	1 +	3 +						M
2					1	— 1	1 +		1		1 —		
3	1 —		1	1 —	1	— 1 +	2		2		1 —		
4				1 —	1	— 3 +							M
5						1		2		1	1 —		
6				1 —	1	3 +							M
7					1	3 +							M
8				1 —	1	— 3 +							M
9					1	— 3 +							M
10				1 —	1	3 +							M
11				1 —	1	— 3 +							M
12						3 +							M
13				1 —	0	3 +							M
14				1 —	0	1	1	3 +	3 +				M
15						1	2		2 +	1			
16						3 +							M
17						1	2		3 +				M
18					1	— 3 +							M
19						3 +							M
20			1 —		1	— 3 +							M
21					1		2		3 +				M
22						3 +							M
23					1	3 +							M
24					1	— 3 +							M
25					1	3 +							M
26						3 +							M
27						3 +							M
28			1 —		1	3 +							M
29			1 —		1	— 3 +							M
30						3 +							M
31						3 +							M
32					1	— 2 +	3	—					M
33						1 —	1 —		2	2			
34						3 +							M
35			1 —		1	— 3 +							M
36					1	— 3 +							M
37			1 —		1	— 3 +							M
38					1	— 3 +							M
39						3 +							M
40			1 —		1	— 2 +	2 +		3 +				M
Nombre de morts .	0	0	0	0	0	29	2		4	0			35
Nombre d'arbres en 1 ^{re} attaque	1		13		9	15	0		0	0			

TABLEAU 4 — TABLE 4

Evolution des phénomènes de dépérissement
 Placette de Roquebrune (Résultats partiels sur 40 arbres)
Evolution of decline phenomena

Numéros des Arbres	Notations périodiques bi-annuelles 1. — printemps 2. — automne												Morts
	1966		1967		1968		1969		1970		1971		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
1		1 —	1	3 +									M
2			1	— 3 +									M
3			1	2	2 + 2		3 +						M
4					1		3 +						
5				1	3 +								M
6					2 +		3 +						M
7													
8	1	0	0	1 —	1	1	1		1 —		1 —		
9				1	1 + 1 +		1		1 —		1 —		
10				1	1	3 +							M
11	1	3	3 +		1	1	3 +						M
12													M
13													M
14			1 —	1 —	1	3 +							M
15					1		1		1		1 —		
16					1		1		3				M
17					1		1		1 +		1 +		
18					1 —		1		1		1 —		
19	1 —		1 —	3	3 +								M
20					1 —	3 +							M
21					1 —		2		3	3 +			M
22					1 —	1	1		3 +				M
23			1	3 +									M
24					1	3	3 +						M
25							1 —		1	1 —	1 —		
26							1 —		2	3 +			M
27							2		1		1		
28				1	2	3 +							M
29			1 —	1	1	3 +							M
30			1 —	1	1	1 +	3						M
31				1 —	1 + 2		1		3	3 +			M
32							1		1	3 +			M
33				1 —	1	1 +	1 +		1		1 —		
34				1 —	1	1	1		0		0		
35				1 —	1 —	1	1		0		0		
36	1 —	1	1	1 —	1 —	1	1 —		1		1		
37					1	1	1 +		3 +				M
38				1	1	1	1		3 +				M
39					1	2	3 +						M
40													
Nombre de morts..	0	0	4	1	2	5	7		0	8	0		26
Nombre d'arbres en 1 ^{re} attaque	3	2	6	9	6	8	3		0		0		

possibilités ultérieures de fixation des jeunes larves de *Matsucoccus*. En outre, des transformations profondes des tissus corticaux ont pour conséquence des modifications morphologiques et certainement physiologiques peu favorables à une multiplication exagérée de la Cochenille. Ce comportement est fréquent chez les arbres à volume foliaire initialement important, dans des peuplements naturellement clairs, venant souvent en ubac, sur des sols profonds ou sur d'anciennes parcelles cultivées, toutes conditions favorables à l'acquisition d'un état optimal de vigueur.

III. — VARIATIONS ET CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES ARBRES AU COMPLEXE MATSUCOCCLUS-XYLOPHAGES

Les destructions occasionnées dans les peuplements à la suite du développement épидémique de *Matsucoccus* et de l'attaque des ravageurs xylophages sont particulièrement difficiles à évaluer compte tenu des coupes à blanc étoc souvent pratiquées au paroxysme de la crise. Quelques relevés d'état sanitaire assortis d'observations sur l'état physiologique des arbres et sur les caractéristiques écoclimatiques des stations étudiées permettent cependant d'apprécier la variabilité des réactions des sujets selon les situations (CARLE, 1973). Nous pouvons en déduire que le taux de survie des arbres dans les peuplements semble dépendre :

- *de conditions géographiques* : les boisements littoraux et de faible altitude sont toujours plus vite et davantage attaqués que ceux de l'intérieur;
- *de l'âge, des dimensions des sujets et de l'aspect des peuplements* : les sujets âgés de la strate la plus ancienne d'une futaie jardinée sont toujours atteints tardivement et partiellement alors même que les jeunes régénérations et les perchis sont rapidement éliminés;
- *de conditions climatiques annuelles* : les années 1968-1969-1971 marquées par une sécheresse estivale de courte durée, correspondent en général à une diminution des mortalités et à une rémission des symptômes chez les arbres déjà atteints. En revanche 1970, année à déficit hydrique estival prononcé, a été caractérisée par une recrudescence des dommages et des mortalités même chez des sujets ayant survécu jusque-là;
- *de conditions édaphiques* : comparativement à ceux installés sur sols superficiels, les peuplements venant sur sols profonds (La Garde Freinet, La Mole, etc.) sont l'objet d'attaques tardives, différées et faibles des ravageurs. Les arbres accusent alors des dommages partiels puis se rétablissent rapidement. En outre, les observations relatives aux sujets ayant survécu isolément après avoir récupéré leurs pertes foliaires montrent, dans tous les cas, qu'ils bénéficiaient d'un complément naturel en eau durant la période de sécheresse estivale (proximité de source, de puits, importante réserve en eau du sol, arrosage, etc.);
- *de la morphologie des arbres* : à simultanéité ou non d'invasion par *Matsucoccus*, les pins les plus malvenants disparaissent toujours les premiers, leur croissance normale est d'ailleurs toujours réduite et la teneur en eau de leurs tissus du bois est souvent très faible. A l'inverse, les sujets qui disparaissent les derniers ou survivent le mieux, appartiennent toujours à l'étage dominant et présentent en général des teneurs en eau du bois très élevées;
- *de conditions microclimatiques* : les peuplements situés en ubac ou dans les zones d'altitude disparaissent toujours plus lentement que ceux situés aux adrets et dans les expositions chaudes. Ils conservent en outre un plus grand nombre de sujets survivants.

La synthèse de ces observations permet d'affirmer que les différentes séquences de l'attaque et de la dégradation de l'arbre par *Matsuccoccus* 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 (CARLE, 1973). Des mécanismes de résistance sont cependant mis en œuvre par le végétal pour tenter de s'opposer à chacune de ces agressions successives.

En zone littorale, multiplication de *Matsuccoccus* et vitesse de colonisation des arbres sont favorisées par les conditions du milieu (morphologie corticale des fûts favorable à une fixation importante des larves, faible incidence des ennemis naturels, faiblesse physiologique des peuplements accentuée par l'aridité estivale souvent intense). Dans ces conditions, les réactions de défense de l'arbre sont réduites et ne disposent que très rarement des délais de mise en œuvre nécessaires ou sont « prises de vitesse » par les agressions successives du complexe *Matsuccoccus*-xylophages. En cas de surpopulation, l'attaque primaire des xylophages peut même provoquer la mort des arbres sans intervention préalable de *Matsuccoccus*.

Dans les peuplements en situation plus élevée et d'ubac des massifs des Maures et de l'Esterel la vitesse de colonisation des arbres par la Cochenille est ralentie vraisemblablement par suite de réactions violentes du végétal très vite mises en œuvre par des sujets naturellement plus vigoureux que sur le littoral. Dans ces conditions, d'importants dommages sont occasionnés au moment de la contamination massive du peuplement par les très fortes populations de *Matsuccoccus* venues des forêts littorales. Pourtant, complétées par une mauvaise coïncidence spatio-temporelle entre l'état physiologique de l'arbre et les possibilités de développement de *Matsuccoccus* et des ravageurs xylophages, de telles réactions jouent en faveur du végétal et lui permettent de surmonter les premiers dégâts subis. Dès lors, les cas de mortalité au sein du peuplement se raréfient et sont limités aux quelques premiers sujets vigoureux contaminés et aux sujets malvenants et dominés.

Enfin, dans les boisements périphériques plus continentaux, bienvenants et isolés des précédents, la contamination par *Matsuccoccus* est plus lente et initialement moins importante du fait de leur discontinuité. La vitesse de colonisation des peuplements comme celle des arbres sont en outre considérablement réduites. Dans ces conditions, les réactions de défense que manifestent la plupart des sujets leur permettent de surmonter leur crise d'autant mieux qu'ils sont plus rarement et plus tardivement l'objet d'attaques par les xylophages. Ceux-ci, en situations subméditerranéennes, présentent en effet des potentialités de multiplication plus réduites et des périodes d'attaque en discordance chronologique avec les périodes d'affaiblissement accentué des arbres. Dans ce cas une régulation des niveaux de population de la Cochenille et des xylophages paraît intervenir précocement malgré quelques cas de mortalité toujours limités aux sujets chétifs, malvenants ou dominés.

Ainsi, même en l'absence de toute intervention sylvicole appropriée, des possibilités de rétablissement des arbres sont effectives chez les sujets les plus vigoureux des peuplements situés dans les zones écoclimatiques les plus favorables au végétal (zones continentales, vallées, pentes situées à l'ubac et situations élevées). Des perspectives de lutte préventive et curative dirigées à la fois contre *Matsuccoccus* et contre les principaux xylophages pourront donc s'appuyer sur une amélioration de l'état physiologique des arbres. Certaines modalités d'intervention sanitaire sylvicole font dès à présent l'objet d'études comparatives.

IV. — COMPORTEMENT DES JEUNES RÉGÉNÉRATIONS

Jusqu'à présent, le dépérissement du Pin maritime était surtout étudié durant la phase d'envahissement et de développement épidémique de *Matsucoccus* sur les peuplements de tous âges alors en place. Or, dans les premières régions dévastées, des régénérations naturelles lèvent maintenant dans un contexte écologique différent, remanié par la présence endémique de la Cochenille. Les plus anciennes régénérations datent de 9 à 10 ans, 13 ou 14 ans au mieux lorsqu'elles s'établirent sur les premières coupes (1957-58) ou sur des terrains incultes à cette époque.

Nos observations portent sur l'ensemble du massif des Maures et plus particulièrement sur trois parcelles de semis naturel datant de 1959, toutes situées dans la vallée de la Môle à proximité des premiers foyers de dépérissement, dans une région de faible altitude proche du littoral. Elles ont débuté dès 1968 et concernent pour l'essentiel, l'évolution des symptômes de dépérissement suivie grâce à des relevés périodiques, l'appréciation des niveaux de population de la Cochenille par piégeage des femelles et celle des ravageurs xylophages par dénombrements qualitatif et quantitatif. En général, il apparaît que les stations où peut être constatée une certaine survie des arbres âgés (soit 10 à 15 p. 100 des sujets en zone littorale et 40 à 50 p. 100 en zone d'altitude) sont celles où les régénérations se sont établies rapidement. Ce n'est que très rarement le cas pour les situations en adret, les terrains de forte pente, les plateaux à sols superficiels ou les stations les plus littorales, toutes zones où, compte tenu des exigences spécifiques du Pin maritime au moment de sa levée (LOISEL, 1968), le végétal ne peut trouver dans le substrat, l'eau indispensable à sa germination, puis à sa levée et au développement de la plantule.

Dans les Maures, ces régénérations naturelles sont souvent très denses (25 000 plants/ha en moyenne) et de pousse simultanée. Une fois établies, leur survie et leur développement vont alors dépendre des conditions de milieu (concurrence de la strate herbacée, effet de ravinement, sécheresse estivale, etc.) et de l'action déprédatrice de *Matsucoccus* et des xylophages. Dans les régions où la Cochenille est maintenant devenue endémique, la contamination ne s'effectue pas de façon simultanée sur tous les jeunes sujets de la parcelle. Les premières infestations peuvent donc avoir lieu aussi bien sur des plants jeunes (3 à 4 ans) ou peu développés que sur des sujets plus âgés et bien établis dont le fût comporte déjà une partie importante d'écorce fissurée d'emblée colonisable par les larves. Leurs fixations se produisent d'ailleurs, comme sur les arbres âgés, sur les rameaux et sur le fût et de la même manière, occasionnent des jaunissements, des chutes de rameaux et des lésions subcorticales graves immédiatement exploitées par *P. notatus*.

Le rôle du charançon est particulièrement important dans l'avenir de ces générations car s'il attaque les jeunes sujets préalablement dégradés par la Cochenille, il détruit aussi, par ses attaques primaires, une partie des plants affaiblis par des causes diverses (sécheresse estivale, concurrence de la strate herbacée et arbustive, compétition interspécifique etc.). En conditions climatiques favorables, après quelques années de multiplication active, ses populations atteignent des niveaux élevés. L'action cumulée et massive des morsures de nutrition des adultes sur les jeunes pousses provoque alors l'épuisement physiologique de sujets vigoureux. Dès lors, la ponte devient possible et le développement larvaire se poursuit malgré une importante mortalité. L'arbre, même s'il est vigoureux, est cependant détruit.

D'une manière générale, l'évolution symptomatologique des jeunes régénérations naturelles de Pin maritime dans des conditions d'endémie de la Cochenille semble analogue à celle des arbres adultes ou en pleine croissance attaqués au cours de la phase de propagation épidémique de l'insecte. Aucun phénomène d'immunité totale n'a été observé et, comme chez les pins âgés, tous les sujets sont susceptibles d'être endommagés. L'irréversibilité de leur dégradation intervient cependant toujours très vite, dès le développement hors lésions des individus pionniers de *Pissodes*. Par ailleurs, chez certains sujets apparaissent des indices indiscutables de réactions tissulaires de défense. Ces réactions sont comparables à celles déjà décrites chez les arbres plus âgés et souvent corrélatives de leur survie au moins temporaire après attaque par la Cochenille ou par les individus pionniers de *Pissodes*. De plus, comparativement aux relevés effectués durant les mêmes périodes sur de jeunes pins de taille et d'âge comparables des peuplements récemment envahis par la Cochenille (Saint-Paul en Forêt, Valbonne, Montauroux), le taux de parasitisme observé chez le Charançon est considérablement plus élevé dans les régions où la Cochenille est endémique, notamment sur les portions de fût de calibre inférieur à 5 cm et sur la flèche. Dans des conditions analogues cet accroissement du rôle des ennemis naturels est également constaté par FABRE (communication personnelle) chez *Elatophilus nigricornis*, principal prédateur de *Matsucoccus*.

A l'heure actuelle il serait très prématuré de vouloir émettre un pronostic sur les chances de survie de ces jeunes régénérations ou sur celles de reconstitution de la forêt ancienne. Jusqu'à présent le taux de mortalité des jeunes plants ne cesse d'augmenter : de 1 pour dix mille en 1968, il est successivement passé à 1 p. 1 000 en 1969, puis à 5 p. 100 en 1970 et à près de 10 p. 100 en 1971. Malgré quelques pertes supplémentaires, la relative stabilité qui semblait s'être instaurée en 1972, année sans déficit hydrique estival, a été rompue en 1973, année où la sécheresse estivale fut intense.

CONCLUSIONS

Dans le cas des peuplements âgés, la survie et la perpétuation du Pin maritime paraissent en relation très étroite avec les *conditions écoclimatiques locales*. Ces conditions extrêmement diverses en milieu méditerranéen, retentissent donc sur les écobiocoenoses forestières. Avant l'intervention de *Matsucoccus* s'était instauré dans les peuplements de Pin maritime un état d'équilibre plus ou moins précaire selon les régions. Son introduction bientôt suivie de sa multiplication intense et de celle des ravageurs xylophages ont rapidement abouti à un déséquilibre de l'écosystème primitif, au détriment des forêts à Pin maritime. Dans ce contexte et au sein de l'écobiocoenose forestière les chances de résistance du végétal à cette agression reposent d'abord sur son état physiologique, mais celui-ci, on le sait, est la résultante de l'intégration par la plante des facteurs du milieu. Ainsi, en situations peu favorables les sujets les plus vigoureux parviennent seuls à survivre alors que, dans de meilleures conditions écoclimatiques, une plus grande proportion d'arbres endommagés se maintient. Grâce à une activité physiologique élevée l'arbre peut mettre en œuvre ses potentialités de défense qui, soit directement soit par le jeu d'interactions multiples, retentissent sur sa morphogenèse, sur ses caractéristiques anatomiques et physiologiques et, renforcent ainsi sa résistance aux agents entomologiques.

Les jeunes régénérations naturelles venant après la destruction des anciens peuplements sont à leur tour attaquées par le complexe *Matsucoccus*-xylophages. Malgré plusieurs éléments défavorables subsistent quelques espoirs d'un renouveau. Ils sont fondés sur la résistance de certains sujets et sur une meilleure limitation biologique apparente des ravageurs par leurs ennemis naturels.

Parallèlement à l'étude des potentialités de développement et de limitation des facteurs d'agression, l'appréciation relative du potentiel de résistance du végétal selon les stations, et de ses conséquences aussi bien sur *Matsucoccus* que sur le devenir des implantations subcorticales de *Pissodes* et autres xylophages sera donc l'un des éléments majeurs d'une réponse scientifique et sûre à la question de l'avenir du Pin maritime sur le littoral méditerranéen.

Reçu pour publication en novembre 1974.

SUMMARY

VARIABILITY IN THE BEHAVIOR OF MARITIME PINES IN VAR
(*Pinus pinaster* ait var. *mesogeensis*) ATTACKED BY *Matsucoccus feytaudi* DUC
(Coc. *Margarodidae*)

After intervening of the complex *Matsucoccus*-Xylophagous insect, survival and perpetuation of the Maritime pine (var. *mesogean*) in Provence seems strictly dependant of the ecoclimatic and local conditions, very largely diversified in French Mediterranean countries. Possibilities of a plant-resistance phenomenon to this aggression are directly dependant of the physiological status. When physiological activity increase the tree can develop its protection potentialities. Directly or by means of numerous interactions, they react upon its morphogenesis, anatomical and physiological characteristics and strengthen its resistance to insect-pests.

Now, natural young pines growing again after destruction of previous stands are attacked by the complex *Matsucoccus*-Xylophagous insects. In spite of several unfavorable factors some possibilities of a revival are observed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLANCK A., 1966. — Le rôle de la cochenille « *Matsucoccus feytaudi* » dans le dépérissement du pin maritime de la forêt des Maures. *Phytoma*, 175, 1-12.
- CARLE P., 1968 a. — Le dépérissement du pin maritime dans le Var — Épidémiologie — Symptomatologie — Cause primaire. *RFF. Mars*, 185-203.
- CARLE P., 1968 b. — Attractivité des lésions provoquées par *Matsucoccus feytaudi* DUC (*Hom. Coccoidea*) sur Pin maritime à l'égard de *Pissodes notatus* (Col. *curculionidae*). *Ann. Sci. forest.*, 25 (1) 25-33.
- CARLE P., CARDE J.-P., BOULAY C., 1970. — Comportement de piqûre de *Matsucoccus feytaudi* DUC (*Coc. Margarodidae*). Caractérisation histologique et histochimique des désorganisations engendrées dans le végétal (*Pinus pinaster* Ait. Var. *mesogeensis*). *Ann. Sci. Forest.*, 27 (1), 89-104.
- CARLE P., 1971. — Les phénomènes présidant aux successions d'insectes dans le dépérissement du Pin maritime du Var. *Ann. Zool.-Ecol. anim.* N° hors série. La lutte biologique en Forêt. Pont-à-Mousson : 12-14, nov. 1969.
- CARLE P., 1973. — Le dépérissement du Pin mésogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* DUC (*Coccoidea Margarodidae*). Thèse Faculté des Sciences de Bordeaux, 174 p.
- JOLY R., 1963. — *Matsucoccus feytaudi*. Nouvelles stations en France. Son importance forestière. *RFF mars*, 203-207.
- LOISEL R., 1968. — Contribution à l'étude biologique des pins de Basse-Provence. Possibilités d'extension des aires de répartition de *Pinus halepensis*, *Pinus mesogeensis* et *Pinus pinea*. *Annales de la Soc. Sci. Nat. Arch. Toulon*. Var, p. 83-87.
- SCHVESTER D., 1967. — Observations générales sur le dépérissement du pin maritime dans les Maures. *RFF, Juin*, 373-385.
- SCHVESTER D., CARLE P. et RIOM J., 1970. — Le « Dépérissement » du Pin maritime dans le Var. État actuel du problème. *RFF*, 22, n° spécial, 240-246, « La lutte biologique en forêt ».