



HAL
open science

Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et les insectes ravageurs des forêts.

Benoit Marçais, Laurence Bouhot-Delduc, François Le Tacon

► To cite this version:

Benoit Marçais, Laurence Bouhot-Delduc, François Le Tacon. Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et les insectes ravageurs des forêts.. Revue forestière française, 2000, 12 (Spécial), pp.99-118. 10.4267/2042/5409 . hal-02059115

HAL Id: hal-02059115

<https://hal.science/hal-02059115>

Submitted on 7 Mar 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et les insectes ravageurs des forêts

B. Marçais¹, L. Bouhot-Delduc² et F. Le Tacon³

¹ Laboratoire de Pathologie Forestière, Inra Nancy, 54 280 Champenoux

² Département de la Santé des Forêts, Derf, 19 av. du Maine, 75 732 Paris cedex 15

³ Laboratoire Microbiologie Forestière, Inra Nancy, 54 280 Champenoux

Résumé

Les effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et sur les insectes ravageurs des forêts sont discutés à la lumière des données bibliographiques disponibles. Si l'élévation du CO₂ atmosphérique semble devoir avoir peu d'influence directe sur les micro-organismes et ravageurs forestiers, il n'en est pas de même des modifications du climat (réchauffement au cours de la saison de végétation ou hivers moins rigoureux). Ceci devrait avoir un impact important sur l'abondance de certains parasites et ravageurs, et entraîner dans certains cas l'extension vers le nord et en altitude de leur aire de répartition, ou à l'inverse, la disparition de la partie méridionale de leur aire.

Les modifications induites chez les plantes par l'élévation du CO₂ atmosphérique ou par les dépôts anthropiques d'azote devraient par contre entraîner d'importantes conséquences pour les micro-organismes et ravageurs forestiers. L'élévation de la concentration en CO₂ de l'air pourrait favoriser une mycorhization accrue, permettant une meilleure absorption des éléments minéraux nécessaires pour maintenir l'assimilation du CO₂ à un niveau élevé. Des apports exogènes d'azote ont un impact négatif sur l'infection mycorhizienne. Une disponibilité accrue en azote pourrait donc inhiber le développement des mycorhizes pourtant rendu nécessaire dans un contexte de taux de CO₂ atmosphérique plus élevé. L'équilibre qui existe entre les arbres et leurs parasites et ravageurs pourrait également être perturbé. Par exemple, l'élévation du taux de CO₂ atmosphérique pourrait entraîner des modifications de la composition des feuilles telles que l'augmentation du rapport C/N ou de la concentration en métabolites secondaires, qui seraient plutôt défavorables pour les insectes phytophages. Une forte disponibilité en azote peut aussi favoriser certaines maladies ou ravageurs.

La coïncidence phénologique entre l'arbre hôte et le parasite ou le ravageur ne serait pas nécessairement maintenue en cas de changements globaux, ce qui pourrait être défavorable à certains champignons ou insectes. Mais ces organismes pourraient rapidement s'adapter, et en outre de nouvelles coïncidences phénologiques apparaîtraient, d'où l'émergence d'autres couples "arbre / problème phytosanitaire". Les sécheresses pourraient être plus fréquentes à l'avenir. Ceci devrait être favorable aux nombreux champignons et insectes ravageurs qui se développent préférentiellement aux dépens d'arbres préalablement affaiblis. L'amélioration de la qualité nutritive des feuilles du fait des sécheresses bénéficierait également à certains insectes défoliateurs, lorsqu'elle n'est pas compensée par l'augmentation de composés secondaires défavorables aux ravageurs.

En conclusion, vu la complexité des changements attendus, il est très difficile de prévoir quelles en seront les conséquences pour un parasite ou un ravageur donné. Une modification des cortèges parasitaires connus est toutefois probable. L'émergence de nouveaux problèmes phytosanitaires risque d'être plus fréquente dans l'avenir.

Introduction

Il est généralement admis que la productivité forestière a tendance à augmenter sous l'influence des élévations de la température, du taux de CO₂ atmosphérique et des apports anthropiques d'azote. Nombre de ces changements ont d'ailleurs déjà commencé à se produire. En particulier, l'accroissement radial des arbres est plus rapide qu'au début du siècle (Becker et al., 1994) et le taux de CO₂ atmosphérique a fortement augmenté depuis une centaine d'années. Les micro-organismes symbiotiques et parasites et les insectes ravageurs sont des éléments importants des écosystèmes forestiers. Par leurs hyphes externes, les champignons symbiotiques associés aux racines assurent une très grande surface de contact entre le sol et l'arbre, et interviennent dans la nutrition hydrique et minérale de la plante hôte. Le champignon mycorhizien assure de plus aux racines une protection phytosanitaire efficace contre les nombreux pathogènes du sol. Les parasites et ravageurs représentent des facteurs limitants importants de la productivité forestière. Il est donc primordial d'essayer de prédire leur comportement dans le contexte des changements globaux. En effet, les accroissements de productivité pourraient être remis en cause par une incapacité des champignons mycorhiziens à s'adapter à cette situation nouvelle, ou par une augmentation des dégâts de parasites et ravageurs. Les effets possibles d'un accroissement de la température, du taux de CO₂ et des apports anthropiques d'azote sur les micro-organismes associés aux arbres et les insectes forestiers ravageurs sont donc discutés ici à la lumière des données bibliographiques disponibles. Les changements de la composition de l'atmosphère ou du climat peuvent agir sur les micro-organismes et ravageurs par différentes voies. Ce peut d'abord être une influence sur le micro-organisme ou l'insecte lui-même, par la modification de sa capacité à se multiplier ou à passer la mauvaise saison par exemple. Ce peut être aussi une influence via une modification de la physiologie des arbres hôtes qui se répercute sur l'aptitude du symbiote à mycorhizer, ou sur la relation entre la plante et le parasite ou le ravageur.

1. Conséquences directes des changements climatiques sur les champignons parasites et les insectes ravageurs

1.1. Modifications de l'abondance des champignons parasites et des insectes ravageurs

Ce sont surtout les modifications du climat, température ou pluviosité, qui sont susceptibles d'avoir des conséquences directes sur les parasites et les insectes ravageurs. En contrepartie, l'augmentation de la teneur en CO₂ de l'air ne semble pas devoir avoir d'influence directe sur le développement des champignons et bactéries parasites (Manning et Tiedemann, 1995; Lonsdale and Gibbs, 1996), ni sur celle des insectes (Fajer *et al.*, 1991).

Le développement épidémique de beaucoup de **parasites** est fortement influencé par les conditions de température et d'humidité, que ce soit pour la dissémination, l'infection ou la multiplication. C'est en particulier le cas de nombreux parasites foliaires qui sont fortement dépendants de l'humectation des feuilles pour l'infection ou des éclaboussures provoquées par la pluie pour la dispersion (rouilles ou *Marssonina* sur peupliers). D'autres, tels que l'oïdium du chêne sont plutôt favorisés par une faible humidité. Les épidémies provoquées par ces parasites ont une importance très variable selon les années. Il est clair que des modifications à long terme de la pluviométrie ou des températures plus élevées auraient un impact sur l'importance des épidémies, même s'il est très difficile de prévoir quelles seraient les maladies favorisées ou défavorisées. On peut toutefois prévoir des modifications plus ou moins importantes des cortèges parasitaires que l'on connaît.

Les **insectes** sont des poïkilothermes, et la température est donc un des facteurs déterminants de la dynamique de leurs populations. Elle joue un rôle primordial dans plusieurs phases de leur cycle biologique (seuil de froid pour la mortalité hivernale, seuil de

température minimale pour l'essaimage, durée de développement et nombre de générations par an fonction de la température, ...). Elle est souvent un facteur limitant pour les insectes du nord de l'Europe, et son élévation pourrait donc permettre à certaines espèces de dépasser un seuil de nuisibilité et de devenir des ravageurs dans une zone où ils ne causaient pas jusqu'alors de dégâts significatifs. Ainsi, en Grande-Bretagne, une augmentation de la température moyenne favoriserait probablement la multiplication des pucerons (Docherty *et al.*, 1997) et conduirait donc à des attaques plus fréquentes et plus sévères (Zhou *et al.*, 1995). Par exemple, l'impact du puceron de l'épicéa *Elatobium abietinum* est limité en Angleterre par les périodes de froid qui réduisent les populations hivernantes. Si les hivers se radoucissent, la mortalité hivernale diminuera, les pucerons deviendront probablement plus abondants et les années à défoliations sévères plus fréquentes (Straw, 1995). En revanche, de trop fortes chaleurs estivales conduiraient vraisemblablement à une diminution des dégâts de la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* au sud de la France (Démolin *et al.*, 1998).

L'élévation de la température joue également sur les cortèges de parasites et prédateurs des insectes ravageurs (Mattson et Haack, 1987). Leurs optimums thermiques pouvant être différents, le réchauffement climatique serait parfois favorable aux insectes ravageurs (Fleming et Volney, 1995), et parfois favorable à ses ennemis naturels (Skirvin *et al.*, 1997). Un développement de l'insecte ravageur accéléré par rapport à celui de son parasite ou prédateur pourrait en outre lui permettre dans certains cas d'échapper à son agresseur, et donc de bénéficier d'un effet de refuge temporel (Hassell *et al.*, 1993).

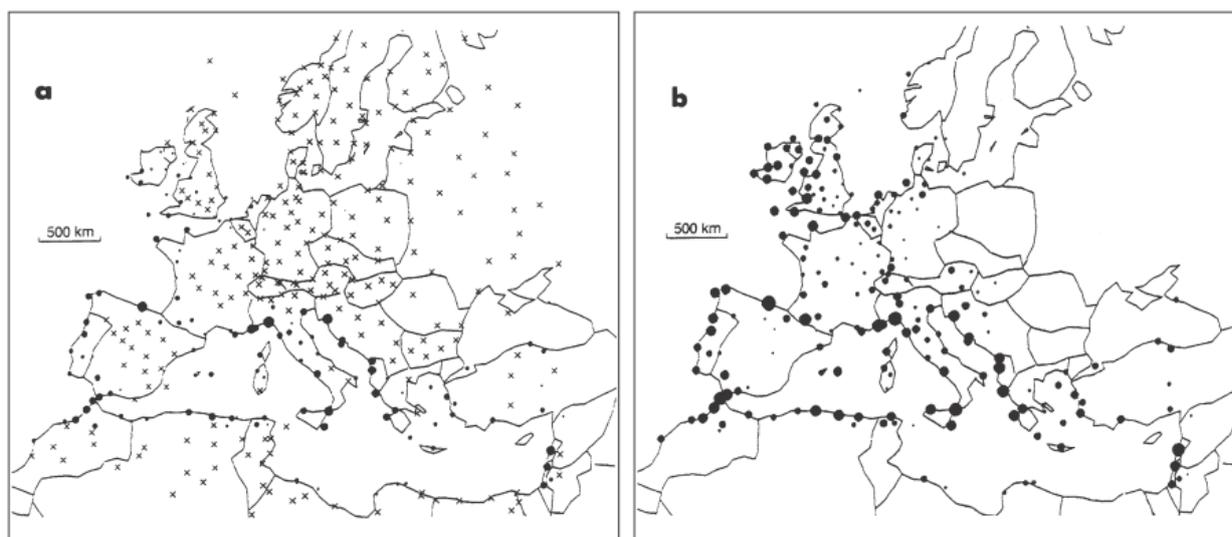


Figure 1. (a) Régions d'Europe favorables à *Phytophthora cinnamomi* sous le climat actuel; les croix indiquent des régions au climat non favorable à la survie et au développement du champignon. (b) Régions d'Europe potentiellement favorables sous l'hypothèse d'un réchauffement de 3°C. La taille des points est d'autant plus grande que le climat est favorable à la survie et au développement du champignon (d'après Brasier, 1996).

1.2. Modification de l'aire de répartition des champignons parasites et des insectes ravageurs

Une conséquence très probable du réchauffement du climat serait une modification de l'aire de répartition de certains parasites ou ravageurs. En effet, certains micro-organismes ou insectes sont connus pour avoir une répartition limitée par la température.

Pour les champignons **parasites**, un des cas les mieux connus est celui de *Phytophthora cinnamomi*, champignon qui a été introduit en France à la fin du siècle dernier et qui attaque les racines de nombreux arbres et notamment du châtaignier. Ce parasite est responsable de sérieux problèmes dans d'autres zones du globe, notamment en Australie, aux États-Unis et au Mexique. Il est aussi responsable dans le Sud-Ouest de la France de la maladie de l'encre sur chêne rouge et chêne pédonculé. Celle-ci se manifeste par la formation d'un chancre cortical sur la partie basse du tronc, qui déprécie la bille de pied mais n'entraîne pas le dépérissement des arbres atteints. *P. cinnamomi* a une durée de survie courte aux températures inférieures à 0°C, et de plus il est surtout actif à des températures de 20 à 25°C. Ses exigences thermiques limitent probablement sa distribution actuelle en Europe (Fig. 1a, Brasier, 1996). La zone où il peut provoquer la formation d'un chancre sur chêne serait encore plus restreinte, car dans cette maladie le parasite se localise sur le tronc de l'arbre où il est plus exposé au gel que dans le sol. De ce fait, l'encre sur chêne se cantonnerait en France à la façade atlantique (Marçais *et al.*, 1996 et 1999). Une élévation de la température moyenne de l'ordre de 3°C aurait pour conséquence une extension spectaculaire de l'aire de répartition de ce parasite en Europe (Fig. 1b). De même, certaines rouilles des peupliers comme *Melampsora medusae*, introduite accidentellement dans le Sud-Ouest et qui ne semble pas se disséminer à l'heure actuelle, ou *M. allii-populina*, plus thermophile que *M. laricii-populina* (Somda et Pinon, 1981), pourraient être favorisées par un réchauffement climatique. En contrepartie, d'autres parasites pourraient voir leur aire de répartition diminuer en France. Ce pourrait être le cas du chancre bactérien du peuplier provoqué par *Xanthomonas populi*. En effet, il n'est présent qu'au nord de la Loire et est vraisemblablement défavorisé par des températures trop élevées. D'après les premiers résultats d'une enquête lancée en 1998 par le CRPF Nord – Pas-de-Calais – Picardie sur la répartition de cette maladie, les jeunes plantations de peupliers 'Blanc du Poitou', clone pourtant réputé très sensible au chancre bactérien, ne semblent pas touchées par la maladie alors que les foyers sont fréquents dans les vieux sujets de régénérés et de grisards. Le réchauffement du climat enregistré ces dernières décennies est l'une des hypothèses pouvant expliquer ce résultat inattendu. D'autres champignons voient leur aire de répartition se modifier sans que les connaissances disponibles permettent pour l'instant d'incriminer formellement les changements climatiques. Ainsi le chancre du châtaignier dû à *Cryphonectria parasitica* a nettement progressé vers le nord de la France depuis les années 1980 (De Villebonne, 1998).

Le nombre d'espèces d'**insectes** augmente des hautes vers les basses latitudes (Fisher, 1960). Il est donc fréquemment prédit que le réchauffement climatique conduirait à une extension de l'aire de distribution d'un certain nombre de ravageurs vers les hautes latitudes et altitudes (Williams et Liebhold, 1997), ce qui semble concordant avec certaines observations actuelles. Ainsi, en France l'aire de la processionnaire du pin a nettement progressé vers le nord et l'est, notamment dans les moyennes vallées de la Loire et du Cher, et en montagne, en particulier dans les Hautes vallées de l'Allier et de la Loire, le sud-ouest du Jura et l'ouest de la Savoie (Démolin *et al.*, 1996). Une montée de la processionnaire du pin en altitude est également observée en Espagne (Montoya, 1995) et en Italie (Benigni et Battisti, 1999). Cette progression spatiale est au moins en partie due aux températures automnales et hivernales plus clémentes, et tant que ce réchauffement durera, il est vraisemblable que la processionnaire gagnera en dynamique sur les pinèdes du nord de son aire d'extension et en altitude (Montoya, 1995 ; Démolin *et al.*, 1996). Un autre exemple est la processionnaire du chêne *Thaumetopoea processionea* (Stigter et Das, 1996 ; Stigter *et al.*, 1997). Redécouverte en 1971 en Belgique après de nombreuses années d'absence, elle a rapidement progressé vers le nord et est devenue une nuisance dans certains secteurs. De même, après sa redécouverte en 1987 aux Pays-Bas, sa dispersion a été impressionnante et elle est devenue un sérieux problème au sud de ce pays. Ses populations ont également beaucoup augmenté depuis le début des années 1980 dans de nombreuses régions de l'Allemagne, la progression ayant été explosive au sud-ouest de ce pays. La situation est identique en Autriche à Vienne et dans certaines parties de la Hongrie.

Les causes de cette multiplication très importante de la processionnaire du chêne ne sont pas connues, mais les conditions climatiques favorables des dernières décennies y ont sans aucun doute contribué. Au départ, la dispersion du ravageur a été si rapide que les ennemis naturels n'ont pas pu suivre dans un premier temps. Dans le passé, le même phénomène s'est déjà produit à plusieurs reprises en Hollande où l'espèce a, par moments, été considérée comme commune puis éteinte. A noter qu'en France également, de nombreuses attaques de la processionnaire du chêne sont observées ces dernières années (Hett et Flot, 1997).

2 Conséquences indirectes des changements globaux sur les micro-organismes et les insectes via la physiologie de l'arbre hôte

2.1. Impact de l'élévation du CO₂ atmosphérique

Les **associations mycorhiziennes** sont un des éléments clés du fonctionnement et de la productivité des écosystèmes forestiers. Le champignon associé aux racines absorbe les éléments minéraux du sol et les transfère à la plante hôte. Cette interface permet aussi un échange inverse : le transfert de substrats carbonés de l'arbre au champignon qui est hétérotrophe pour le carbone. Ces transferts de carbone seraient compris entre 7 et 40 % des produits de la photosynthèse. Le champignon semble aussi intervenir dans la régulation hydrique de son hôte, probablement par l'intermédiaire de substances hormonales. L'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère améliore la photosynthèse. Cette amélioration de la capacité photosynthétique ne peut se traduire en augmentation de la biomasse que si la capacité d'alimentation en eau et en éléments nutritifs peut elle aussi être améliorée. L'alimentation en eau et en éléments minéraux des arbres forestiers dépend des conditions climatiques et des réserves des sols. Elle dépend aussi des possibilités de transfert du sol à l'arbre qui se fait essentiellement par l'intermédiaire des associations mycorhiziennes.

Tableau 1. Répartition du carbone chez *Quercus alba*L. après 24 semaine d'exposition à 360 et 700 ppm de gaz carbonique dans l'atmosphère (d'après O'Neil, Luxemoore et Norby, 1987)

Feuilles		Tiges		Grosses racines		Fines racines	
360	700	360	700	360	700	360	700
1,27	2,37	0,64	1,16	3,84	8,42	0,54	2,55
X 1,86		x 1,81		x 2,19		x 4,72	

La question que nous devons nous poser est la suivante : le supplément de transfert d'eau et d'éléments minéraux qui pourrait être induit par l'augmentation potentielle de la photosynthèse provoquée par l'augmentation en gaz carbonique de l'atmosphère peut-il être assuré par le système symbiotique, en supposant que la ressource n'est pas limitée ?

Les données bibliographiques semblent indiquer que c'est le cas. Ainsi, l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère semble favoriser la distribution du carbone vers les parties souterraines et principalement vers les fines racines, et accroître le développement des mycorhizes (Norby *et al.* 1986, O'Neill *et al.* 1987, Tableau 1, Fig. 2). Il est raisonnable de penser que les quelques données disponibles dans la littérature sont généralisables. Cependant ces résultats ont été obtenus en pots de culture et doivent encore être validés *in situ*. Si cette validation peut être effectuée, on pourra alors estimer que les possibilités de transfert d'eau et d'éléments minéraux par le système symbiotique permettront de faire face

à l'augmentation de la demande provoquée par l'augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère, à condition que d'autres facteurs ne deviennent pas limitants.

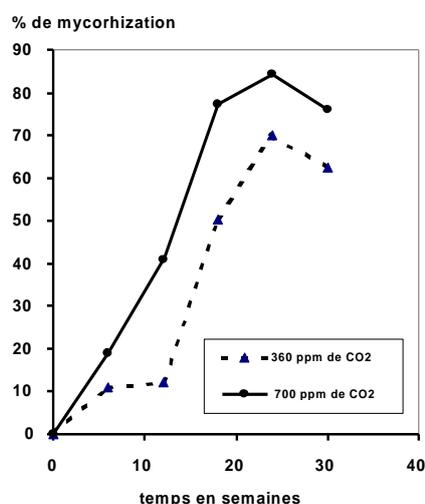


Figure 2. Effet du doublement de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère sur le développement des mycorhizes de *Quercus alba* L. (D'après O'Neill, Luxmoore, et Norby 1987).

Très peu de données sont disponibles sur l'impact possible d'une élévation du taux de CO₂ sur les **maladies** en général, et elles concernent principalement des parasites des plantes cultivées et des parasites foliaires. D'après ces quelques données, les maladies provoquées par des parasites biotrophes seraient aggravées dans une atmosphère enrichie en CO₂ (Manning et Tiedemann, 1995). En particulier, dans ces études l'optimum pour le développement des maladies provoquées par les rouilles des céréales se situait entre 0,15 et 0,7 % de CO₂ atmosphérique. Pour les parasites nécrotrophes, l'impact d'une augmentation de la concentration de CO₂ de l'air sur le développement de la maladie est beaucoup moins net. D'autres études concernant l'oïdium de l'orge montrent que, sous atmosphère enrichie en CO₂, les phases initiales du cycle infectieux telles que la germination des spores et la pénétration dans l'hôte seraient ralenties, en liaison avec une résistance accrue de l'hôte. Néanmoins, une fois les infections installées, elles se développeraieent plus rapidement avec une sporulation, et donc une multiplication plus importante du parasite (Coakley *et al.*, 1999).

Les effets de l'élévation du taux de CO₂ sur les plantes sont beaucoup mieux documentés et certains peuvent avoir des conséquences sur le développement des maladies (Manning et Tiedemann, 1995). En particulier, l'élévation du taux en CO₂ tend à augmenter la densité du feuillage des plantes, ce qui aurait pour conséquence une modification du microclimat de la canopée, avec une hygrométrie de l'air plus élevée. Ceci serait globalement favorable aux parasites foliaires tels que les rouilles ou les agents de nécroses. L'augmentation de l'exsudation de composés carbonés au niveau des fines racines permettrait le développement d'une plus forte population de micro-organismes. Les conséquences sont difficiles à prédire, car ceci pourrait stimuler à la fois des micro-organismes parasites et des compétiteurs des parasites. Enfin, une croissance plus rapide des arbres pourrait leur permettre de mieux tolérer l'infection par des parasites lents tels que les pourridies, en améliorant leur capacité à remplacer les racines tuées par de nouvelles racines. Toutefois, ceci ne serait valable que si la sensibilité de l'arbre et donc la vitesse d'évolution de la maladie ne sont pas modifiées par une élévation de la teneur en CO₂ atmosphérique.

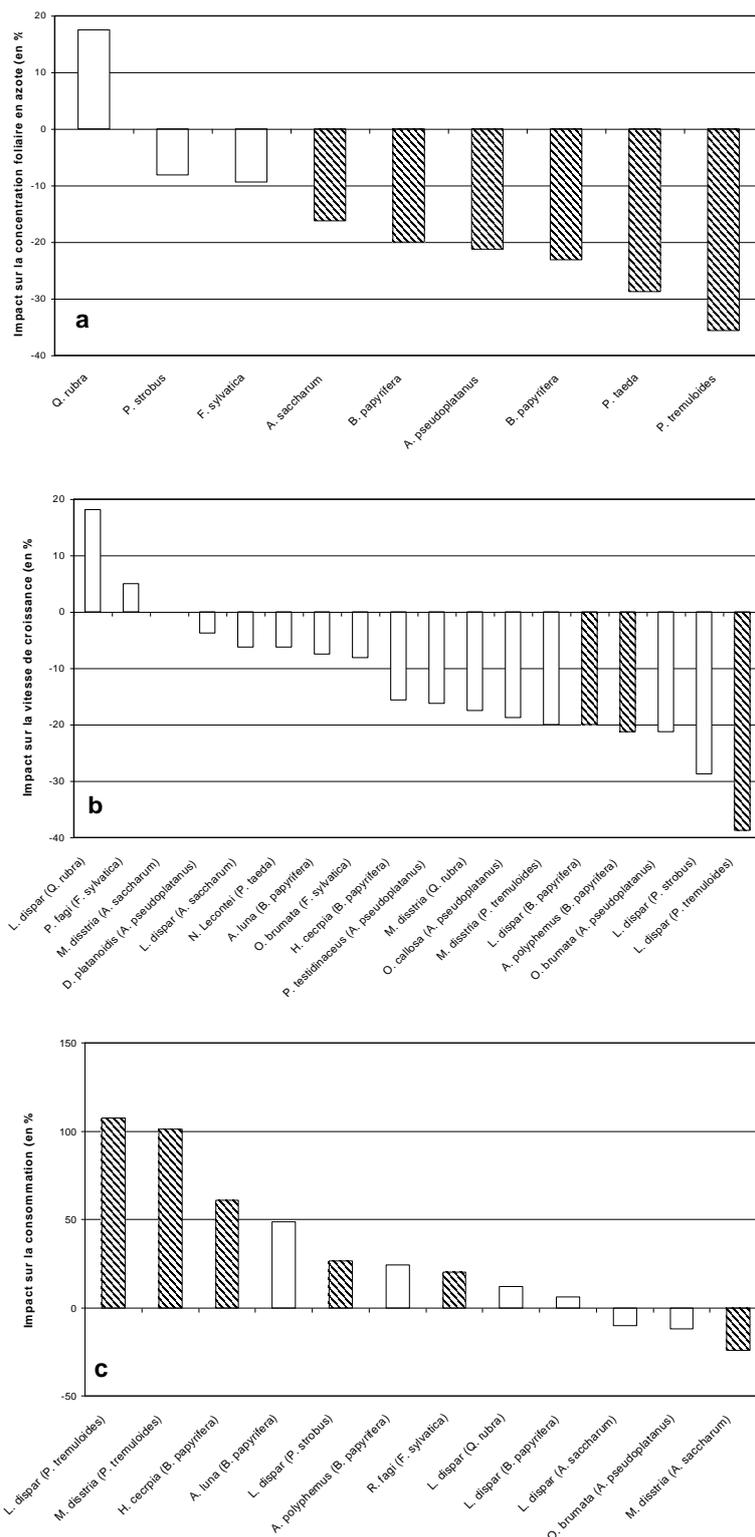


Figure 3. Action de l'élévation du taux de CO₂ sur les insectes via la modification du métabolisme de l'arbre hôte (différences significatives au seuil 5% en hachuré). Effet de l'élévation du taux de CO₂ sur : (a) la concentration en azote du feuillage; (b) la vitesse de croissance de quelques insectes phytophages; (c) la consommation de nourriture par les insectes (D'après Docherty *et al.*, 1997)

En cas d'élévation du taux de CO₂, le rapport C/N peut augmenter dans les tissus des plantes suite à l'accumulation de carbone dans les feuilles et à la diminution de la concentration en azote par effet de dilution. Ce phénomène se vérifie pour près de 85 % des études citées dans Watt *et al.* (1995), et pour 75 % d'entre elles la réduction, de 7 à 40 %, est statistiquement significative (Fig. 3a, Docherty *et al.*, 1997). Or l'azote serait une ressource limitante pour beaucoup d'insectes phytophages : les concentrations en azote sont en effet de 7 à 14 % dans les tissus animaux, alors qu'elles sont de seulement 0,5 à 4 % dans les plantes (Mattson, 1980 ; White, 1994). L'élévation du taux de CO₂ conduirait donc souvent à une diminution de la qualité du feuillage pour les insectes. Beaucoup des insectes phytophages étudiés récemment ont effectivement répondu à une alimentation sur du feuillage d'arbres ayant poussé en atmosphère enrichie en CO₂ par une réduction de leur vitesse de croissance (Fig. 3b). Bien que la consommation de nourriture soit souvent accrue de 15 à 97 % (Watt *et al.*, 1995), les poids finaux atteints par les insectes sont parfois plus faibles, montrant que la compensation par la quantité de la moins bonne qualité du feuillage a dans ce cas été incomplète (Fig. 3c), ce qui peut affecter la fécondité.

Cependant, cet effet est différent suivant l'insecte, l'arbre, l'âge et le statut nutritif de l'hôte. Ainsi, Williams *et al.* (1998) ont observé une diminution significative de la croissance de jeunes chenilles du bombyx disparate *Lymantria dispar* alimentées à l'aide de feuillage du chêne blanc américain *Quercus alba* élevé sous des concentrations accrues de CO₂, alors que le développement des chenilles de *Malacosoma disstria* n'a pas été affecté, ce qui peut être attribué à une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'azote pour cet insecte. De même, un effet de dilution de l'azote est observé sur les trembles et les érables à sucre mais pas sur les chênes rouges (Fig. 3a), et si la vitesse de croissance des chenilles du bombyx disparate est réduite sur le tremble, elle n'est pas affectée sur l'érable à sucre et est plutôt améliorée sur le chêne rouge (Fig. 3b) (Lindroth *et al.*, 1993). Il faut également noter que la réaction des insectes à une augmentation de CO₂ pourrait conduire à des changements comportementaux. En effet, les phytophages montrent souvent des préférences pour les tissus de plantes qui leur assurent les meilleures performances, et ils pourraient donc se reporter sur les arbres ou les organes qui réagissent avec un effet moindre de dilution de l'azote. Ainsi, Williams *et al.* (1997) ont montré qu'un enrichissement en CO₂ a conduit à des modifications des aiguilles du pin à l'encens *Pinus taeda* différentes suivant leur âge, et que les larves de la tenthrède *Neodiprion lecontei* ont choisi pour s'alimenter les feuillages plus jeunes qui sont plus riches. L'importance potentielle des modifications dues à l'élévation du taux de CO₂ pourrait en outre être surestimée pour les sites pauvres du point de vue nutritif, car les estimations sont souvent basées sur des essais en laboratoire (Arnone *et al.*, 1995).

La mesure d'indices nutritionnels montre que l'efficacité digestive et métabolique des insectes diminue généralement en cas d'élévation du taux de CO₂, peut-être suite à l'augmentation des concentrations en composés secondaires. Ainsi la croissance de chenilles de *Lymantria dispar*, de *Malacosoma disstria*, de *Choristoneura conflictana* et d'*Orgyia leucostigma* est ralentie sur 3 clones de *Populus tremuloides*, sauf celle du premier stade de *Malacosoma disstria* sur le clone 216 qui est accélérée. Cet effet clone dépendant pourrait correspondre à l'action du CO₂ sur la concentration foliaire en trémulacine, phénylglycoside toxique dont la concentration la plus faible se retrouve sur le clone 216 (Herms *et al.*, 1996). Les interactions entre ces différents facteurs rendent cependant l'effet final sur les insectes difficilement prévisible. Ainsi, dans une expérience de Roth *et al.* (1998), l'enrichissement en CO₂ n'a pas modifié la vitesse de croissance des chenilles de *Malacosoma disstria* sur l'érable, la baisse de la qualité alimentaire de l'hôte (diminution de la concentration en azote et augmentation du taux d'amidon) ayant été compensée par une consommation accrue de feuilles malgré l'augmentation de leur charge en gallotannins toxiques, alors que sur le tremble le ralentissement de la croissance des chenilles suggère que les tannins condensés et dans une moindre mesure la trémulacine ont pu empêcher ou gêner l'augmentation compensatrice de la consommation.

Dans la plupart des cas, les résultats d'une augmentation du taux de CO₂ sur les performances des insectes via les modifications du métabolisme des arbres ont été négatifs ou seulement faiblement positifs, des effets statistiquement significatifs n'ayant été obtenus que dans quelques-unes des études publiées (Watt *et al.*, 1995, Williams *et al.*, 1998). Ces résultats suggèrent que bien que les changements de la qualité des plantes dus à l'augmentation du taux de CO₂ puissent avoir une certaine influence sur la croissance et la survie des insectes, ces effets sont insignifiants comparés à ceux d'autres sources de variation de la qualité des plantes hôtes telles que la variabilité inter-arbres et la maturité du feuillage (Fleming et Volney, 1995). Cependant, jusqu'à ce que les performances inter-génération des insectes (fécondité...) soient également considérées et ensuite placées dans le contexte de la dynamique des espèces sur le terrain (performance des ennemis naturels...), des prédictions sérieuses sur le devenir des insectes phytophages dans un environnement à taux de CO₂ accru ne pourront pas être faites (Docherty *et al.*, 1997 ; Williams *et al.*, 1998). En effet, même de faibles effets de la qualité de l'hôte sur des paramètres de performance des individus tels que la survie, le développement, la croissance et la fécondité peuvent, à travers des effets multiplicatifs, avoir un impact significatif sur les populations.

2.2. Impact des dépôts azotés anthropiques

Les recherches sur l'effet possible d'apports exogènes d'éléments minéraux sur le développement de la **symbiose mycorhizienne** ont le plus souvent montré que les apports azotés avaient un effet négatif (Menge *et al.*, 1977; Newton et Pigott, 1991). Des apports d'azote élevés réduisent le développement des ectomycorhizes (Richards, 1965; Dixon *et al.*, 1981; Beckjord *et al.*, 1985, Wallenda and Kottke, 1998), le nombre de types de mycorhizes et altère parfois leur proportion relative (Newton et Pigott, 1991). Un essai effectué sur de jeunes semis de Douglas illustre cet effet négatif des apports azotés sur le développement des mycorhizes. Les semis ont été produits en 18 semaines en conteneur et après inoculation par *Laccaria bicolor* ils ont été fertilisés avec quatre niveaux d'azote différents, les autres éléments restant constants. Les mycorhizes de *L. bicolor* sont relativement résistantes à la fertilisation. Néanmoins, leur nombre s'effondre pour l'apport d'azote le plus fort (Fig. 4).

Lorsque la disponibilité en azote du milieu est élevée, il y a une plus grande synthèse d'acides aminés et en conséquence une diminution de la quantité de sucres solubles arrivant aux racines. Or c'est la disponibilité en sucres solubles des racines qui détermine l'intensité du développement des mycorhizes (Richards, 1965; Marx *et al.*, 1977; Dixon *et al.*, 1981). La réduction de la colonisation mycorhizienne des racines, observée lorsque la disponibilité en azote augmente, s'explique donc par la réduction des sucres solubles qu'elle entraîne au niveau des racines.

Récemment nous avons tenté de déterminer quel était l'effet de deux types d'amendement, un chaulage et une fertilisation complète, sur l'état symbiotique d'une hêtraie de 85 ans en forêt domaniale de Fougères. L'essai de fertilisation a été installé en 1973 dans un perchis de Hêtre alors âgé en moyenne de 60 ans. Trois traitements ont été analysés : (1) Témoin (T) ; (2) Fertilisation calcique (1 500 kg/ha de CaO sous forme de CaCO₃) ; (3) Fertilisation complète NPKCa (200 kg/ha d'azote sous forme d'ammonitrate en 2 apports, 150 kg/ha de P₂O₅ sous forme de supertriple, 1 500 kg/ha de CaO sous forme de CaCO₃). L'effet du chaulage peut être en partie assimilé à un effet azoté : la minéralisation de la matière organique a en effet entraîné une forte augmentation de la disponibilité en azote minéral. L'état symbiotique a été examiné en 1998, soit exactement 25 ans après les traitements.

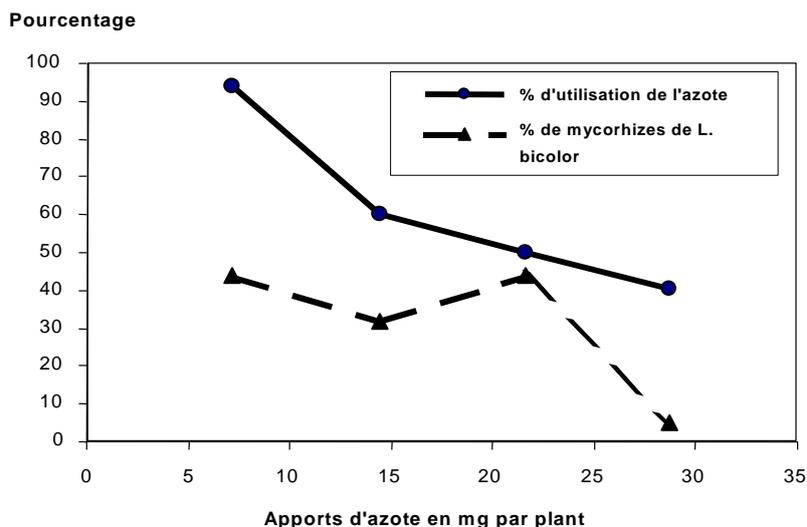


Figure 4. Effets d'apports azotés sur la mycorhization du douglas par *Laccaria bicolor* (d'après Gagnon, Langlois, Bouchard et Le Tacon, 1995). Semis produits en 18 semaines sur mélange de tourbe et de vermiculite.

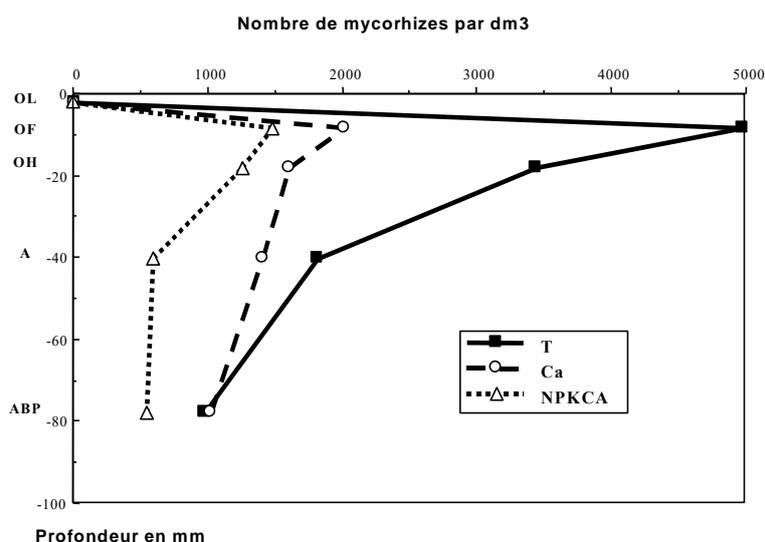


Figure 5. Effet d'une fertilisation dans une jeune futaie de hêtre 25 ans après l'épandage sur le nombre total de mycorhizes dans les 10 premiers centimètres (D'après Le Tacon, Le Tacon, Moron, Rousseau et Bakker, 1999).

Le chaulage n'a pas d'effet sur la biomasse de fines racines alors que la fertilisation complète la réduit considérablement. Les traitements Ca et NPKCa ont cependant un effet bénéfique sur la croissance des arbres. Les mycorhizes de type *Cenococcum* sont dominantes (60 % du nombre total de mycorhizes). Les mycorhizes de type Lactaires et Russules sont aussi abondantes (30 % du nombre total de mycorhizes). Les mycorhizes de type *Laccaria*, Sclérodermes ou Bolets sont minoritaires, et celles de type Amanites extrêmement rares. Dans les 10 premiers cm de sol, le chaulage réduit le nombre de mycorhizes de 46 % et la fertilisation complète de 66 % (Fig. 5). Cet effet dépressif n'a pas la même amplitude suivant le type de mycorhizes. Le traitement Ca réduit le nombre de mycorhizes de *Cenococcum* de 64 % et le traitement NPKCa de 75 %. Le nombre de

mycorhizes de type Lactaires ou Russules n'est pas significativement affecté par la fertilisation. Par contre les mycorhizes de type Scléroderme, Bolet et *Suillus* augmentent.

Cet essai montre que le système symbiotique est durablement affecté par des apports d'éléments minéraux et probablement par les effets de l'amélioration de la nutrition azotée induite par les apports de calcium. Globalement la capacité symbiotique est affaiblie. Ce sont les mycorhizes de type *Cenococcum*, majoritaires dans les horizons supérieurs, qui sont les plus réduites. Or nous savons que ce type de mycorhizes joue un rôle déterminant dans la résistance à la sécheresse des fines racines.

Une augmentation de la disponibilité en azote des écosystèmes forestiers pourrait donc entraîner à la longue une réduction de la biomasse des fines racines, une diminution de la capacité symbiotique et une moindre tolérance à la sécheresse par suite de la régression des mycorhizes de type *Cenococcum*. Malgré l'augmentation de la productivité, ces apports azotés pourraient provoquer une fragilisation des écosystèmes forestiers qui pourraient devenir moins aptes à résister aux stress hydriques. D'autre part, la diminution de la capacité symbiotique pourrait provoquer des déséquilibres nutritionnels en minorant la capacité d'absorption d'autres éléments minéraux comme le phosphore.

Tableau 2. Variation de la composition des feuilles de Hêtres dans le nord-est de la France entre 1970 et 1996 (D'après Duquesnay, Dupouey, Clément, Ulrich et Le Tacon, 2000)

	1970	1996	Variation (%)	Signification
N%	2,09	2,33	+12	*** (p 0,001)
P%	0,129	0,099	-23	*** (p 0,001)
K%	0,897	0,831	-6	* (p 0,10)
Ca%	1,108	0,961	-16	*** (p 0,001)
Mg%	0,149	0,092	-38	*** (p 0,001)

L'existence de tels déséquilibres nutritionnels peut être illustrée par le travail de Duquesnay *et al.*, 2000 (Tableau 2). Pour les hêtraies du Nord-Est de la France, l'augmentation de croissance entre 1970 et 1995 a été de 33 % dans les Basses-Vosges et de 20 % sur les plateaux calcaires. Pendant cette période, le stock total d'azote du sol a augmenté de façon significative. La concentration en azote des feuilles de hêtre a eu tendance à augmenter, alors que la concentration en phosphore des feuilles a diminué de 23 %. Il est tentant d'attribuer cette baisse de la concentration en phosphore à une diminution de la capacité symbiotique, elle-même résultant de l'augmentation anthropique de la disponibilité en azote des écosystèmes forestiers.

Il est difficile d'avoir une vue globale de l'impact possible des dépôts anthropiques d'azote sur les **maladies fongiques** des arbres forestiers, car la littérature relate à la fois des expériences de fertilisation azotée exacerbant les problèmes parasitaires et des expériences les atténuant. Ces contradictions apparentes viennent des types de maladies et du statut initial des peuplements sur lesquels ont été effectuées les fertilisations. En effet, les parasites biotrophes tels que les rouilles ont tendance à poser plus de problèmes sur des plantes vigoureuses ayant une bonne nutrition azotée. C'est le cas de la rouille des peupliers *Melampsora laricij-populina* (Suzuki, 1973). Par contre, un pourridié comme *Armillaria*

ostoyae sur résineux, et en particulier sur pins, est plus agressif sur les arbres carencés en azote, et une fertilisation azotée diminue donc la sensibilité des arbres (Entry *et al.*, 1991). De plus, un apport d'azote n'a pas forcément le même impact sur une maladie donnée selon qu'il corrige une déficience en azote, ou qu'en faisant pousser les arbres plus vite il entraîne une carence en d'autres éléments. Ceci a bien été démontré dans le cas du chancre du hêtre, où aussi bien des apports d'azote trop faibles que des apports excessifs entraînent un accroissement de la sensibilité des plants à *Nectria ditissima* (Fig. 6).

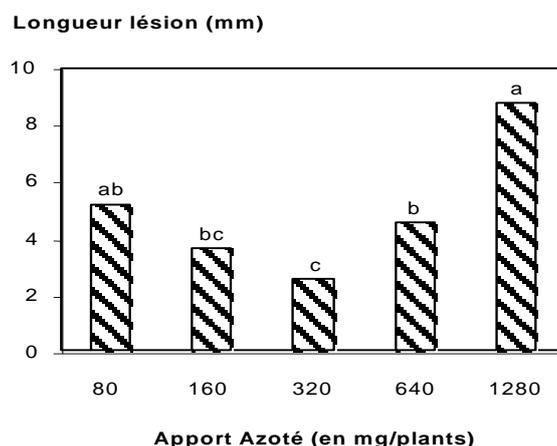


Figure 6. Effet d'une fertilisation azotée sur la sensibilité de jeunes hêtres à *Nectria ditissima*. Taille de la lésion après une évolution de 5 mois (d'après Perrin et Garbaye, 1984). Les traitements affectés de la même lettre ne sont pas significativement différents.

Il existe toutefois quelques cas bien documentés où des apports d'azote anthropique, soit dus aux dépôts atmosphériques, soit dus à des pratiques de fertilisation en forêt, ont exacerbé des problèmes parasitaires. Il s'agit de trois agents de chancres sur pins : *Sphaeropsis sapinea* et *Gremmeniella abietina* en Europe, et *Fusarium moniliforme* en Amérique du Nord (Fraedrich et Witcher, 1982; Ylimartimo, 1991; Van Dijk *et al.*, 1992).

Les conséquences des dépôts anthropiques d'azote sur les **insectes phytophages** sont également variables (Kyto *et al.*, 1996) et les résultats obtenus dans les différentes études difficiles à généraliser (voir la synthèse de Dajoz, 1998). En effet, les apports d'azote ont tendance à faire baisser le rapport C/N des tissus des plantes hôtes, d'où un effet inverse de celui de l'élévation du taux de CO₂ atmosphérique. Cette modification est plutôt favorable aux insectes, l'azote étant généralement une ressource limitante pour ces organismes (voir 2.1.). Ainsi, les ravageurs des feuillus sont souvent plus abondants après une fertilisation en azote, car la nourriture plus riche en composés azotés augmente leur vitesse de croissance et leur taux de survie (Stark, 1965 ; Bjorkman *et al.*, 1991). Mais d'un autre côté, la fertilisation azotée agit sur l'état physiologique des arbres, et elle peut accélérer leur vitesse de croissance, augmenter leur masse de feuillage et améliorer leurs réactions de défense (Dajoz, 1998). Ainsi, les populations de certains ravageurs des conifères tels que les scolytes ou les tenthrèdes diminuent souvent après des apports d'azote, du fait de l'accroissement de la quantité et de la toxicité de la résine synthétisée par les conifères.

2.3. Impact des changements globaux sur la coïncidence phénologique entre hôte et parasite ou ravageur

Certains parasites ou insectes ne sont capables d'attaquer leur plante hôte qu'à un stade précis du développement de celle-ci, en général au cours du débourrement. Ils doivent impérativement être présents à ce stade phénologique de l'hôte, une avance ou un retard par rapport à son développement se traduisant par une attaque réduite dans sa durée ou même, dans un cas extrême, impossible. On parle de coïncidence phénologique entre le stade infectieux du **champignon pathogène** ou le stade agressif de **l'insecte ravageur**, et le stade sensible du végétal. Ainsi, les années à forte attaque de la rouille courbeuse *Melampsora pinitorqua* sont généralement liées à une bonne coïncidence phénologique avec les pins maritimes (Desprez-Loustau *et al.*, 1998). De même, pour certains lépidoptères défoliateurs printaniers tels que la cheimatobie *Operophtera brumata*, l'hibernie *Erannis defoliara* ou la tordeuse verte du chêne *Tortrix viridana*, les performances des chenilles (taux de survie, vitesse de croissance...) sont d'autant meilleures que l'éclosion des œufs est synchronisée avec le débourrement des arbres. Si les chenilles sortent trop tôt, elles sont obligées de subir une période de famine plus ou moins longue. Si elles sortent trop tard, elles ne peuvent plus s'alimenter aux dépens des jeunes feuilles qui leur sont plus favorables que le vieux feuillage, car elles sont riches en azote, et pauvres en fibres (meilleure nutrition de l'insecte) et en métabolites secondaires (moins bonne défense de la plante).

Tableau 3. Augmentation de la température et émergence de la cheimatobie (d'après Dewar et Watt, 1992)

échauffement (en °C)	différence entre la date de débourrement et la date d'émergence (en jours)
0	-2 +/- 0,7
0,5	1 +/- 0,9
1,0	5 +/- 1,3
1,5	11 +/- 1,8
2,0	20 +/- 2,5

Or la coïncidence phénologique ne sera pas nécessairement maintenue en cas de changements globaux, ceux-ci pouvant conduire à une modification différentielle de la phénologie de l'hôte et de l'agresseur. Cela pourrait donc théoriquement entraîner dans certains cas des réductions très fortes ou même des disparitions des populations de champignons ou d'insectes, ceux-ci étant bloqués à un stade critique de leur cycle de développement. Ainsi, d'après une simulation par modélisation de Dewar et Watt (1992), une augmentation des températures avancerait l'émergence des chenilles de la cheimatobie mais modifierait peu la date de débourrement de l'épicéa de Sitka, d'où une moins bonne coïncidence phénologique entre l'insecte et son arbre - hôte (Tableau 3). Toutefois, en cas d'élévation simultanée du taux de CO₂ et de la température, la date de débourrement de l'épicéa de Sitka serait avancée ce qui pourrait impliquer une désynchronisation phénologique finalement moins prononcée (Murray *et al.*, 1994).

Il existe cependant des différences suivant l'arbre hôte. Ainsi pour la cheimatobie toujours, mais sur chêne pédonculé cette fois, la coïncidence phénologique ne serait pas modifiée en cas d'élévation de la température moyenne de 3°C et de doublement du CO₂, l'éclosion des œufs et le débourrement des arbres étant alors tout deux avancés (Buse et Good, 1996). En outre, les insectes pourraient être capables de s'adapter progressivement si la température

n'augmente pas trop vite (Watt *et al.*, 1996). Enfin, la coïncidence phénologique peut être importante pour déterminer de nouvelles essences hôtes pour les insectes polyphages (Du Merle *et al.*, 1992). Les changements globaux pourraient donc faire apparaître des coïncidences phénologiques qui n'existent pas actuellement entre certains insectes et plantes, rendant possible l'attaque d'essences jusque-là épargnées (essences en dehors de l'aire du ravageur avant sa montée vers le nord par exemple, ou essences pour lesquelles la coïncidence phénologique n'était pas suffisamment bonne jusque-là).

2.4. Impact des sécheresses via leur action simultanée sur les champignons et les insectes, et sur les plantes hôtes

Une des conséquences majeures des sécheresses est de provoquer l'affaiblissement des arbres et de conduire à une baisse de leurs capacités de résistance. Si les changements globaux entraînent une augmentation de la fréquence ou de la durée des sécheresses dans certaines régions, le nombre d'arbres affaiblis, stressés, ou carrément dépérissants car se retrouvant en limite d'aire, risque donc d'augmenter fortement.

Or un certain nombre de **parasites** sont connus pour être plus agressifs sur des arbres affaiblis par des sécheresses. Il peut s'agir de parasites primaires, capables d'attaquer des hôtes vigoureux mais néanmoins plus agressifs sur des arbres mal alimentés en eau, tels que *Phytophthora cinnamomi* (Marçais *et al.*, 1993). Il peut s'agir aussi de parasites secondaires, incapables de s'attaquer à des arbres vigoureux. Un agent de pourridié tel qu'*Armillaria gallica* se comporte ainsi. Ce champignon extrêmement commun établit à l'échelle de la parcelle un réseau de rhizomorphes, cordons pérennes noirs de 2 à 5 mm de diamètre. Grâce à ces rhizomorphes, il colonise le collet de la plupart des arbres du peuplement. Pourtant, en temps normal, il n'est pas capable d'infecter significativement le système racinaire des arbres. Par contre, il peut envahir de façon très rapide un arbre suffisamment affaibli par une sécheresse ou une défoliation par exemple (Wargo et Harrington, 1991).

De nombreux agents de nécrose d'écorce se comportent également en parasites secondaires. Présents de façon permanente dans l'écosystème, ils ne provoquent des lésions que suite à un affaiblissement de leur hôte. On peut citer par exemple *Biscogniauxia mediterranea* (= *Hypoxyton mediterraneum*) sur chênes méditerranéens, la maladie de la suie *Cryptostroma corticale* sur érable sycomore, *Nectria cinnabarina* sur ormes, ou encore *Dothichiza populea* sur peuplier. Certains de ces champignons sont responsables d'épidémies importantes telle que celle de *Sphaeropsis sapinea* sur pins en France au début des années 1990 (Piou *et al.*, 1991). Cette maladie constitue probablement un des exemples pour lesquels l'augmentation de la sensibilité de l'hôte en cas de mauvaise alimentation en eau est la mieux documentée. Il est clair que ces différents champignons pathogènes seraient fortement favorisés si les sécheresses étaient plus fréquentes.

D'après la synthèse très complète de Mattson et Haack (1987), de nombreuses observations suggèrent que les sécheresses favorisent également les pullulations **d'insectes phytophages** (Tableau 4). Outre un effet indirect souvent bénéfique sur les insectes eux-mêmes (températures plus élevées, précipitations plus faibles), les sécheresses ont aussi une action indirecte sur les phytophages via leur plante hôte. Ainsi, l'augmentation de la température de surface des feuilles du fait de la fermeture des stomates serait souvent de l'ordre de 2 à 4°C, et cet environnement thermique pourrait être idéal pour beaucoup d'insectes. De plus, la qualité nutritive des feuilles s'améliore généralement en cas de sécheresse, par suite de l'augmentation de la concentration en composés azotés solubles (acides aminés) ou en sucres. Or chez les plantes ligneuses, les quantités d'azote, de sucres et de minéraux sont souvent limitantes. Les périodes chaudes et sèches seraient

ainsi favorables au bombyx disparate, du fait du plus fort contenu en sucres des tissus qui conduit à un développement plus rapide des chenilles et donc à une mortalité plus faible de celles-ci (Mooral, 1996).

Tableau 4. Quelques genres d'insectes forestiers ayant présenté des pullulations après des périodes de sécheresse (Mattson et Haack, 1987)

ORDRES	FAMILLES	GENRES	ARBRES ATTAQUÉS
Coléoptères	Buprestides	<i>Agrilus</i>	<i>Betula, Populus, Quercus</i>
	Cerambycides	<i>Tetropium</i>	<i>Abies</i>
	Scolytides	<i>Corthylus</i>	<i>Acer</i>
		<i>Dendroctonus</i>	<i>Picea, Pinus</i>
		<i>Ips</i>	<i>Picea, Pinus</i>
		<i>Scolytus</i>	<i>Abies, Carya</i>
Homoptères	Aphides	<i>Aphis</i>	<i>Crataegus</i>
	Psyllides	<i>Cardiaspina</i>	<i>Eucalyptus</i>
Hyménoptères	Diprionides	<i>Neodiprion</i>	<i>Pinus</i>
Lépidoptères	Géométrides	<i>Bupalus</i>	<i>Pinus</i>
		<i>Lambdina</i>	<i>Abies, Pinea</i>
		<i>Selidosema</i>	<i>Pinus</i>
	Lymantrides	<i>Lymantria</i>	<i>Picea, divers feuillus</i>
Tortricides		<i>Choristoneura</i>	<i>Abies, Picea, Pinus</i>

Cependant, les sécheresses provoquent également souvent une augmentation de la concentration en certains composés secondaires dans les tissus des plantes. Celle-ci neutraliserait fréquemment l'effet bénéfique de l'augmentation de la concentration en azote soluble. Cela expliquerait que la majorité des expériences conduites sur des insectes défoliateurs n'aient pas démontré une amélioration des performances sur les plantes stressées (Larson, 1989, Koricheva *et al.*, 1998).

Un arbre mal alimenté en eau peut aussi être plus attractif pour les insectes à cause d'une modification de son spectre d'odeurs (émission de volatiles attractifs tels que l'éthanol ou modification du spectre de terpènes chez les conifères, voir Cates et Alexander, 1982). De même, les conifères souffrant de la sécheresse présentent une baisse du pouvoir d'exsudation des oléorésines, composés qui permettent aux arbres de repousser les attaques des scolytes. Sans doute du fait du manque de réserves glucidiques, plus les arbres sont affaiblis, plus le nombre d'attaques de scolytes nécessaires pour les tuer devient donc faible (Berrymann, 1979 ; Raffa et Berryman, 1983 ; Lieutier et Léveux, 1985 ; Christiansen *et al.*, 1987), et sur les peuplements suffisamment stressés des niveaux de populations même peu élevés au départ peuvent conduire rapidement à des pullulations.

Conclusion

Il est très difficile de prévoir quelle peut être la conséquence des changements attendus sur la pression globale des parasites et ravageurs forestiers. Ceci tient en partie à la forte diversité des stratégies chez ces organismes. Il est clair que des parasites ou

ravageurs secondaires ou, au contraire des biotrophes plus agressifs sur les plantes vigoureuses, vont réagir très différemment face à une augmentation de la fréquence des sécheresses, du taux de CO₂ atmosphérique ou des apports d'azote. La complexité des changements prévus eux-mêmes rend toute prédiction hasardeuse, car les différents effets attendus sur les maladies et ravageurs sont souvent antagonistes. De plus, ces organismes présentent généralement une capacité d'adaptation remarquable, et il serait irréaliste de raisonner sans en tenir compte. Nous avons vu par exemple qu'une bonne coïncidence phénologique était très importante pour les insectes défoliateurs précoces et qu'elle pourrait être perturbée à l'avenir. On peut toutefois penser que les populations d'insectes pourraient s'adapter soit en modifiant graduellement leur date d'émergence, soit en s'adaptant à de nouveaux hôtes.

Il est toutefois probable que l'évolution à venir du climat et de la composition de l'atmosphère modifie de façon plus ou moins profonde les cortèges parasitaires que l'on connaît actuellement. En effet, pour quelques parasites ou ravageurs mieux connus, une évolution peut déjà être proposée. Les organismes dont la limite nord de l'aire de répartition passe en France et à l'inverse, ceux qui sont en limite sud de leur aire de répartition pourraient disparaître de nos régions. Certains parasites seraient favorisés. Ainsi *S. sapinea* sur pins, champignon auquel profitent les sécheresses et les dépôts anthropiques d'azote, ou l'encre du chêne, maladie limitée par les hivers rigoureux et favorisée par les sécheresses, semblent promis à un bel avenir. Plus généralement, les parasites de faiblesse et les insectes attaquant les arbres affaiblis pourraient être favorisés si la fréquence des sécheresses augmente et que de nombreux arbres se retrouvent à la marge de leur aire de répartition du fait du changement climatique. Toutefois, l'impact des changements globaux sur les parasites et ravageurs des forêts a jusqu'à maintenant été relativement peu étudié en France. Les recherches entreprises actuellement par les pathologistes et entomologistes forestiers sur l'impact de l'alimentation en eau et en azote sur la sensibilité des pins et des chênes à différents ravageurs et parasites, ou sur l'impact du gel sur la répartition de l'encre du chêne, permettront de combler en partie cette lacune. Il demeure cependant des points sur lesquels les connaissances font particulièrement défaut, en particulier en ce qui concerne l'impact de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur les maladies forestières.

Il est donc extrêmement difficile de prédire quels seront les problèmes phytosanitaires les plus sérieux dans les nouvelles conditions écologiques. L'exemple des parasites exotiques ou des maladies ayant émergé après la modification des pratiques culturales en agriculture le démontre amplement. Ce sont souvent des parasites ne posant aucun problème dans leur environnement préalable, et qui placés dans un nouveau contexte se développent parfois de façon dramatique. Comme Watt *et al.* (1996) le soulignent, qui aurait prédit il y a 20 ans que la cheimatobie deviendrait une menace sérieuse pour l'épicéa de Sitka en Écosse ? Nous devons donc rester particulièrement vigilants face à l'émergence de nouveaux problèmes phytosanitaires. Les problèmes phytosanitaires connus pour pouvoir réagir aux changements globaux tel les parasites et ravageurs en limite d'aire de répartition pourraient constituer de bons indicateurs de changement. Le chancre à *Nectria* sur hêtre, connu pour être favorisée en cas de forte disponibilité d'azote, devrait aussi être surveillé étroitement dans les hêtraies du NE dans un contexte où les apports d'azote anthropique ont un impact significatif sur les arbres (Tableau 2). L'apparition de nouveaux problèmes risque d'être ressentie plus douloureusement que la diminution des problèmes auxquels nous sommes habitués et que nous avons appris à gérer.

En ce qui concerne les mycorhizes, l'effet de l'augmentation de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère devrait pouvoir entraîner une augmentation parallèle de la capacité symbiotique, grâce à une distribution préférentielle du carbone vers les fines racines et les mycorhizes. Par contre, une augmentation de la teneur en CO₂ associée à des dépôts azotés, pourrait aboutir à des déséquilibres graves : diminution de la capacité symbiotique, déficit de l'alimentation en phosphore et moindre résistance au stress hydrique.

Indépendamment de la diminution de la capacité d'absorption qui pourrait résulter d'une telle situation, la fertilité intrinsèque de certaines stations (faible disponibilité en eau ou en éléments minéraux) pourrait être un frein à une augmentation continue de la capacité photosynthétique potentiellement induite par l'élévation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère.

Remerciements

Nous remercions Guy Landmann, du Département de la Santé des Forêts et les chercheurs des laboratoires de pathologie forestière de Nancy et Bordeaux pour son aide lors de la rédaction de cet article et Nadège Barroy pour la recherche bibliographique qu'elle a effectuée à notre demande sur l'impact des changements globaux sur les insectes.

Références

- ARNONE (J.A.), ZALLER (J.G.), ZIEGLER (C.), ZANDT (H.), KÖRNER (C.) — Leaf quality and insect herbivory in model tropical plant communities after long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 104(1), 1995, pp. 72-78.
- BECKER (M.), BERT (G.D.), BOUCHON (J.), PICARD (J.F.), ULRICH (E.) — Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du nord-est de la France depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. *Revue Forestière Française*, 46(4), 1994, 335-341.
- BECKJORD (P.R.), Melhuish (J.H.), MCINTOSH (M.S.) — Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on growth and formation of ectomycorrhizae of *Quercus alba* and *Quercus rubra* seedlings by *Pisolithus tinctorius* and *Scleroderma aurantium*. *Canadian Journal of Botany*, 63, 1985, 1677-1680.
- BENIGNI (M.), BATTISTI (A.) — Climate change and the pine processionary caterpillar: adaptation of a defoliator to changing environmental conditions. [Variazioni climatiche e processionaria del pino: adattamenti di un defoliatore a condizioni ambientali mutevoli]. *L'Italia Forestale e Montana*, 54(2), 1999, pp. 76-86.
- BERRYMAN (A.A.) — Dynamics of bark beetle populations: analysis of dispersal and redistribution. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 52, 1979, pp. 227-234.
- BJÖRKMAN (C.), LARSSON (S.), GREF (R.) — Effects of nitrogen fertilization on pine needle chemistry and sawfly performance. *Oecologia*, 86, 1991, pp. 202-209
- BRASIER (C.M.) — *Phytophthora cinnamomi* and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change. *Ann. Sci. For.*, 53, 1996, 347-358.
- BUSE (A.), GOOD (J.E.G.) — Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. *Ecological Entomology*, 21, 1996, pp. 335-343
- CATES (R.G.), ALEXANDER (H.) — Host resistance and susceptibility. In: *Bark Beetles of North American Conifers* / J.B. Mitton et K.B. Surgeon, Eds. University of Texas Press, 1982, pp. 212-263
- CHRISTIANSEN (E.), WARING (R.H.), BERRYMAN (A.A.) — *Resistance of conifers to bark beetle attack : searching for general relationships.* — *For. Ecol. Manag.*, 22, 1-2, 1987, pp. 89-106.
- COAKLEY (S.M.), SCHERN (H.), CHAKRABORTY (S.) — Climate change and plant disease management. *Ann. Rev. Phytopath.*, 37, 1999, 399-426.
- DAJOZ (R.) — Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. Paris, France, Lavoisier, 1998, 594 p.
- DÉMOLIN (G.), ABGRALL (J.-F.), BOUHOT-DELDUC (L.) — Évolution de l'aire de la processionnaire du pin en France. In : Département de la Santé des Forêts (eds), *Les Cahiers du DSF*, 1-1996 (La Santé des Forêts [France] en 1995). Paris, Ministère de l'agriculture, de la pêche et de l'alimentation, 1996, pp. 26-28.

- DÉMOLIN (G.), BOUHOT-DELDUC (L.), ABGRALL (J.F.) — Dynamique de population de la chenille processionnaire du pin et climat. In : Département de la Santé des Forêts (eds), *Les Cahiers du DSF*, 1-1998, (La santé des forêts [France] en 1997). Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (DERF), 1998, pp. 45-51.
- DEPREZ-LOUSTAU (M.L.), CAPRON (G.), DUPUIS (F.), WAGNER (K.) — Phénological synchronisation in the twisting rust – maritime pine pathosystem. Proc. First IUFRO Rust of Forest Trees XP Conf., 2-7 Aug, 1998, Saariselkä, Finland, Finnish Forest Research Institute, Research Papers, 712, 1998, 149-155.
- DEWAR (R.C) et WATT (A.D) — Predicted changes in the synchrony of larval emergence and budburst under climatic warming. *Oecologia*, 89, 1992, pp. 557-559.
- DIXON (R.K.), GARRETT (H.E.), BIXBY (J.A.), COX (G.S.), THOMPSON (J.G.) — Growth, ectomycorrhizal development and root soluble carbohydrates of black oak seedlings fertilized by two methods. *Forest Science*, 27, 1981, 617-624.
- DOCHERTY M., SALT D.T., HOLOPAINEN J.K — The impacts of climate change and pollution on forest pests. In: Watt A.D., Stork N.E., Hunter M.D. (Eds) *Forests and Insects*. London, England, Chapman & Hall, 1997, pp. 229-247.
- DUQUESNAY (A.), DUPOUEY (J.L.), CLÉMENT (A.) ,ULRICH (E.), LE TACON (F.) — Nutrition changes during the last 25 years in *Fagus sylvatica* stands of North-Eastern France. *Tree Physiology*, 20, 2000, 13-22.
- ENTRY (J.A.), CROMACK (K.), HANSEN (E.), WARING (R.) — Response of western coniferous seedlings to infection by *Armillaria ostoyae* under limited light and nitrogen. *Phytopathology*, **81**, 1991, 89-94.
- FAJER (E.D.), BOWERS (M.D.), BAZZAZ (F.A.) — The effects of enriched CO₂ atmospheres on the buckeye butterfly, *Junonia coenia*. *Ecology*, 72, 1991, pp. 751-754.
- FISHER (A.G.) — Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14, 1960, 64-81.
- FLEMING (R.A.), VOLNEY (W.J.A.) — Effects of climate change on insect defoliator population processes in Canada's boreal forest: some plausible scenarios. *Water, Air, and Soil Pollution*, 82, 1995, 445-454.
- FRAEDRICH (B.R.), WITCHER (F.) — Influence of fertilisation on pitch canker development on three southern pine species. *Plant Disease*, **66**, 1982, 938-940.
- GAGNON (J.), LANGLOIS (C.G.), BOUCHARD (D.), LE TACON (F.) — Growth and ectomycorrhizal formation of container-grown Douglas fir seedlings inoculated with *Laccaria bicolor* under four levels of nitrogen fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1995, 1953-1961.
- HASSELL (M.P.), GODFRAY (H.C.J.), COMINS (H.N.) — Effects of global change on the dynamics of insect host-parasitoid interactions. In : *Biotic interactions and global change*. Kareiva (P.M.), Kingsolver (J.G.), Huey (R.B.) (eds). Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA. 1993, pp. 402-423.
- HERMS (D.A.), MATTSOON (W.J.), KAROWE (D.N.), COLEMAN (M.D.), TRIER (T.M.), BIRR (B.A.), ISEBRANDS (J.G.). Variable performance of outbreak defoliators on aspen clones exposed to elevated CO₂ and O₃. In : *Proc. 1995 Meet. North. Glob. Change Prog., Pittsburgh, PA*, ed. J Hom, R. Birdsey, K.O'Brian. USDA For. Serv. NE For. Exp. Stn. Gen. Tech. Rep. NE-214, pp. 43-55. 1996, pp. 43-55.
- HETT (P.), FLOT (J.-L.) — Les défoliateurs des feuillus en 1996 : forte progression des géométrides et de la processionnaire du chêne. In : Département de la Santé des Forêts (eds), *Les Cahiers du DSF*, 1-1997 (La santé des forêts [France] en 1996). Paris, Ministère de l'agriculture et de la pêche (DERF), 1997, pp. 21-24.
- KYTO (M.), NIEMELA (P.), LARSSON (S.) — Insects on trees : population and individual response to fertilization. *Oikos*, 75, 1996, pp. 148-159.
- KORICHEVA (J.), LARSSON (S.), HAUKIOJA (E.) — Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annu. Rev. Entomol.*, 43, 1998, pp. 195-216.
- LARSSON (S.) — Stressful times for the plant stress – insect performance hypothesis. *Oikos*, 56, 2, 1989, pp. 277-283

- LE TACON (F.), LE TACON (Y.), MORON (V.), ROUSSEAU (Y.), BOUCHARD (D.) et BAKKER (M.) — Fertilisation et mycorhizes. Congrès GEMAS COMIFER, *Raisonnement la fertilisation pour les générations futures*, Blois, 2000, 30/11 - 02/12.
- LIEUTIER (F.), LÉVIEUX (J.) — Les relations conifères-scolytides : importance et perspectives de recherches. *Ann. Sci. For.*, 42, 4, 1985, pp. 359-370.
- LINDROTH (R.L.), KINNEY (K.K.), PLATZ (C.L.) — Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂ : productivity, phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 74, 1993, pp. 763-777.
- LONSDALE (D.), GIBBS (J.N.) — Effect of climate change on Fungal disease of trees. In: Frankland, J.C.; Magan, N.; Gadd, G.M. (Eds.). *Fungi and environmental change*, 1996, pp 1-19.
- MANNING (W.J.), TIEDMANN (A.V.) — Climate change: potential effects of increased atmospheric carbon dioxide (CO₂), ozone (O₃) and ultraviolet-B (UV-B) radiation on plant diseases. *Environmental Pollution*, 88, 1995, pp 219-245.
- MARÇAIS (B.), DUPUIS (F.), DESPREZ-LOUSTAU (M.L.) — Influence of water stress on the susceptibility of red oak (*Quercus rubra*) to *Phytophthora cinnamomi*. *Eur. J. For. Path.*, 23: 295-305, 1993.
- MARÇAIS (B.), DUPUIS (F.), DESPREZ-LOUSTAU (M.L.) — Modelling the influence of winter frosts on the development of the ink disease of oak, caused by *Phytophthora cinnamomi* rands. *Ann. Sci. For.*, 53: 369-382, 1996.
- MARÇAIS (B.), BERGOT (M.), PERARNAUD (V.), LEVY (A.), DESPREZ-LOUSTAU (M.L.) — Mapping Oak disease Hazard in France. Proc. of the 1st meeting on Phytophthoras in Forest and wildland Ecosystems. 30 Aug. -3 Sept. Grant Pass, Oregon, USA, 1999
- MARX (D.H.), HATCH (A.B.), MENDICINO (J.F.) — High fertility decreases sucrose content and susceptibility of Loblolly pine roots to ectomycorrhizal infection by *Pisolithus tinctorius*. *Canadian Journal of Botany*, 55, 1569-1574, 1977.
- MATTSON (W.J.). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Oecologia*, 81, 1980, pp. 186-191.
- MATTSON (W.J.) et HAACK (R.A.). The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, 37, 2, 1987, pp. 110-118.
- MENGE (J.A.), GRAND (L.F.), HAINES (L.W.) — The effect of fertilization on growth and mycorrhizae number in 11 years old loblolly pine plantations. *Forest Science*, 23, 1, 37-44, 1977.
- MERLE (P. du), BRUNET (S.), CORNIC (J.-F.). Polyphagous potentialities of *Choristoneura murinana* (Hb) (*Lepidoptera : Tortricidae*): a monophagous folivore extending its host range. *Journal of Applied Entomology*, 113, 1992, pp. 18-40.
- MONTOYA (R.). Implicaciones del cambio climático en el comportamiento de las plagas : coevolución planta-insecto. In : *Sanidad forestal en bosques mediterráneos y templados. Implicaciones de la contaminación atmosférica y del cambio global*. Directores : R. Montoya, J. Skelly, 23-27octubre 1995, 24 p..
- MOORAL (L.G.). 50 jaar monitoring van insectenplagen op bomen en struiken. In bossen, natuurgebieden en wegbeplantingen. *Nederland. Bosbouw tijdschrift*, 68, 5, 1996, pp. 194-203.
- MURRAY (M.B.), SMITH (R.I.), LEITH (I.D.), FOWLER (D.), LEE (H.S.J.), FRIEND (A.D.), JARVIS (P.). The effect of elevated CO₂, nutrition and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage. *Tree physiology*, 14, 1994, pp. 691-706.
- NEWTON (A.C.), PIGOTT (C.D.) — Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. II. The effect of fertilizers on growth, nutrient uptake and ectomycorrhizal infection. *New Phytologist*, 117, 45-52, 1991.
- NORBY (R.J.), O'NEILL (E.G.), LUXMOORE (R.J.) — Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. *Plant Physiol.*, 82, 1986, 83-89.

- O'NEILL (E.G.), LUXMOORE (R.J.), NORBY (R.J.) — Increases in mycorrhizal colonization and seedling growth in *Pinus achinata* and *Quercus alba* in an enriched CO₂ atmosphere. *Can. J. For. Res.*, **17**, 878-883, 1987.
- PERRIN (R.), GARBAYE (J.) — Influence de la nutrition du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur la sensibilité au chancre provoqué par *Nectria ditissima* Tul. *Ann. Sci. For.*, **41**: 449-460, 1984.
- PIOU (D.), CHANDELIER (P.), MORELET (M.). *Sphaeropsis sapinea*, un nouveau problème sanitaire des pins en France ? *Rev. For. Fr.*, XLIII, 3, 1991, pp. 203-213.
- RAFFA (K.F.), BERRYMAN (A.A.). The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (*Coleoptera: Scolytidae*). *Ecological Monographs*, **53**, 1, 1983, pp. 27-49
- RICHARDS (B.N.) — Mycorrhiza development of loblolly pine seedlings in relation to soil reaction and the supply of nitrate. *Plant and Soil*, **22**, 187-199, 1965.
- ROTH (S.); LINDROTH (R.L.), VOLIN (J.C.), KRUGER (E.L.). Enriched atmospheric CO₂ and defoliation: effects on tree chemistry and insect performance. *Global Change Biology*, **4**, 4, 1998, pp. 419-430.
- SKIRVIN (D.J.), PERRY (J.N.), HARRINGTON (R.). The effect of climate change on an aphid-coccinellid interaction. *Global Change Biology*, **3**, 1997, pp. 1-11.
- SOMDA (B.), PINON (J.) — Ecophysiologie du stade urédien de *Melampsora laricii-populina* Kleb. et de *M. allii-populina* Kleb. *Eur. J. For. Path.*, **11**: 243-254, 1981.
- STARK (R.W.). Recent trends in forest entomology. *Ann. Rev. Ent.*, **10**, 1965, pp. 303-324.
- STIGTER (H.), DAS (F.). *Thaumetopoea processionea* in The Netherlands: expectations for 1996 (*Lepidoptera: Thaumetopoeidae*). *Entomologische Berichten*, **56**, 8, 1996, pp. 133-134.
- STIGTER (H.), GERAEDTS (W.H.J.M.), SPIJKERS (H.C.P.). *Thaumetopoea processionea* in the Netherlands: present status and management perspectives (*Lepidoptera: Notodontidae*). Proceedings of the 8th meeting of experimental and applied entomologists held in Utrecht on 13 December 1996. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society*, **8**, 1997, pp. 3-16.
- STRAW (N.A.). Climate change and the impact of green spruce aphid, *Elatobium abietinum* (Walker), in the UK. *Scottish-Forestry*, **49**, 3, 1995, pp. 134-145.
- SUZUKI (K.) — Studies on the susceptibility to poplar leaf rust influenced by different nutrient conditions (I) Changes of susceptibility induced by nutrient deficiency. *Journal of the Japanese Forestry Society*, **55**: 29-34, 1973.
- VAN DIJK (H.F.G.), VAN DER GAAG (M.), PERIK (P.J.M.), ROELOFS (J.G.M.) — Nutrient availability in Corsican pine stands in the Netherlands and the occurrence of *Sphaeropsis sapinea*: a field study. *Can. J. Bot.*, **70**: 870-875, 1992.
- VILLEBONNE (D. De). Le chancre du châtaignier en forêt : principaux enseignements de l'enquête réalisée en 1996-1997. In : Département de la Santé des Forêts (eds), *Les Cahiers du DSF*, 1-1998, (La santé des forêts [France] en 1997). Paris, Ministère de l'agriculture et de la pêche (DERF), 1998, pp. 53-55.
- WALLEDA (T.), KOTTKE (I.) — Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytol.*, **139**, 1998, pp. 169-187.
- WARGO (P.M.), HARRINGTON (T.C.) — Host stress and susceptibility. Pages 88-101. In: *Armillaria root disease*; Shaw III, C.G. and Kile, G.A. USDA For. Serv. Agriculture Handbook No. 691, 1991.
- WATT (A.D.), LINDSAY (E.), LEITH (I.D.), FRASER (S.M.). The effects of climate change on the winter moth, *Operophtera brumata*, and its status as a pest of broadleaved trees, Sitka spruce and heather. *Aspects of Applied Biology*, **45**, 1996, pp. 307-316
- WATT (A.D.), WHITTAKER (J.B.), DOCHERTY (M.), BROOKS (G.), LINDSAY (E.), SALT (D.T.). — The impact of elevated atmospheric CO₂ on insect herbivores. In: *Insects in a Changing Environment* / R. Harrington, N.E. Stork Eds. Symposium of the Royal Entomological Society, Academic Press, Londres. — pp. 198-217, 1995

- WHITE (T.C.R.). The inadequate environment : nitrogen and the abundance of animals. Springer-Verlag, New York, 1994, 444 p.
- WILLIAMS (D.W.), LIEBHOLD (A.M.). Latitudinal shifts in spruce budworm (Lepidoptera : Tortricidae) outbreaks and spruce-fir forest distributions with climate change. *Acta Phytopathologica et entomologica hungarica*, 32, 1-2, 1997, pp. 205-215.
- WILLIAMS (R.S.), LINCOLN (D.E.) et NORBY (R.J.). Leaf age effects of elevated CO₂-grown white oak leaves on spring-feeding lepidopterans. *Global Change Biology*, 4, 1998, pp. 235-246.
- WILLIAMS (R.S.), LINCOLN (D.E.), THOMAS (R.B.). — Effects of elevated CO₂-grown loblolly pine needles on the growth, consumption, development, and pupal weight of red-headed pine sawfly larvae reared within open-topped chambers. — *Global Change Biology*, 3, 6, 1997, pp. 501-511.
- YLIMARTIMO (A.) — Effect of foliar nitrogen, potassium and magnesium concentrations on the resistance of Scots pines seedlings to scleroderris canker infection. *Eur. J. For. Path.*, **21**: 414-423, 1991.
- ZHOU (X.), HARRINGTON (R.), WOIWOD (I.P.), PERRY (J.N.), BALE (J.S.), CLARK (S ;J ;). Effects of temperature on aphid phenology. *Global Change Biology*, 1, 1995, pp. 303-313.