



Rôle fonctionnel de la biodiversité dans la résistance d'un écosystème forestier aux insectes ravageurs et champignons pathogènes. Rapport 1997-1998, programme "Biodiversité et gestion forestière"

Hervé Jactel, Brigitte Lung, Goulard Michel

► To cite this version:

Hervé Jactel, Brigitte Lung, Goulard Michel. Rôle fonctionnel de la biodiversité dans la résistance d'un écosystème forestier aux insectes ravageurs et champignons pathogènes. Rapport 1997-1998, programme "Biodiversité et gestion forestière". [Rapport de recherche] INRA. 1998, pp.1-50. hal-03703184

HAL Id: hal-03703184

<https://hal.science/hal-03703184>

Submitted on 23 Jun 2022

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.

**ROLE FONCTIONNEL DE LA BIODIVERSITE
DANS LA RESISTANCE D'UN ECOSYSTEME FORESTIER
AUX INSECTES RAVAGEURS ET CHAMPIGNONS PATHOGENES**



Rapport 1997 - 1998

GIP ECOFOR

ROLE FONCTIONNEL DE LA BIODIVERSITE DANS LA RESISTANCE D'UN ECOSYSTEME FORESTIER AUX INSECTES RAVAGEURS ET CHAMPIGNONS PATHOGENES

Rapport 1997 - 1998

Rédaction :
Hervé Jactel
Brigitte Lung
Michel Goulard

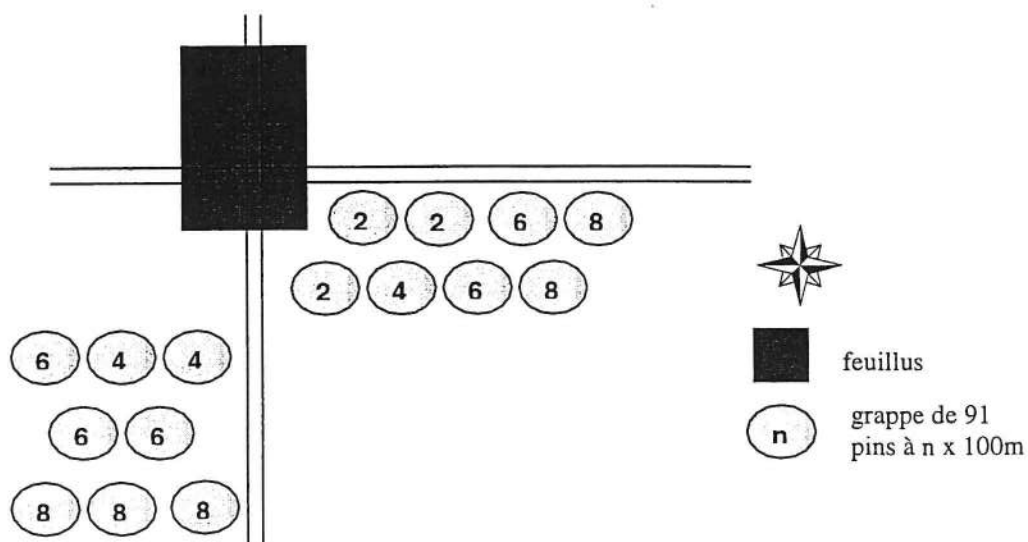
Octobre 1998

Laboratoire d'Entomologie Forestière
C.R. INRA Bordeaux
Pierroton
BP 45, 33611 Gazinet cédex

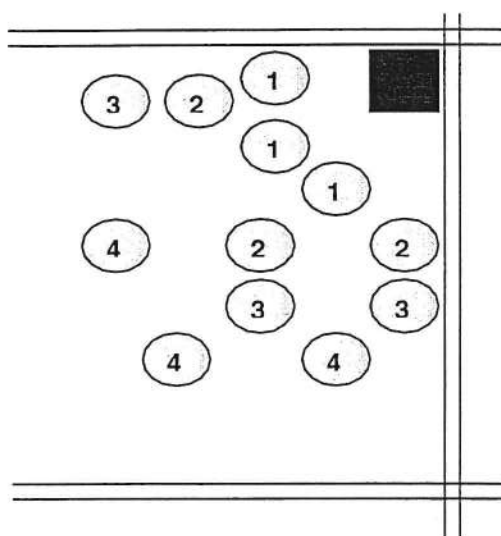
Laboratoire de Pathologie Forestière
C.R. INRA Bordeaux
Domaine de la Grande Ferrade
BP 81, 33883 Villenave d'Ornon cédex

Station de Biométrie et Intelligence Artificielle
C.R. INRA Toulouse
BP 27, 31326 Castanet-Tolosan cédex

Malakoff



Nézer



France

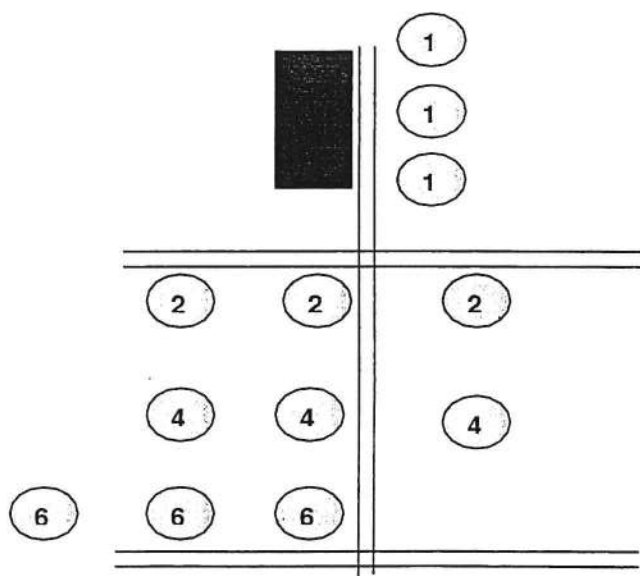


Figure 1. Dispositifs d'échantillonnage des grappes de pins maritimes, au voisinage de parcelles de feuillus, pour l'estimation des niveaux d'infestation par *Dioryctria sylvestrella*

I
**EFFET DU VOISINAGE DE PARCELLES DE FEUILLUS
 SUR LES NIVEAUX D'INFESTATION DE LA PYRALE ET DE LA COCHENILLE DU PIN MARITIME**

1. Objectifs

L'objectif général du programme de recherche est d'évaluer l'influence de la diversité des essences forestières sur le contrôle biologique des insectes ravageurs du Pin maritime par leurs ennemis naturels. Il repose sur l'hypothèse que des îlots de feuillus, apportant des ressources alimentaires de complément (nectar, pollen), des sites d'abri ou de reproduction, abritant des hôtes - relais ou de substitution, permettraient de maintenir des densités de prédateurs et parasitoïdes suffisantes pour limiter de façon efficace le niveau des populations d'insectes ravageurs situées à leur périphérie. Pour vérifier cette hypothèse, un dispositif expérimental (Biscarosse - Pontenx) constitué de plantations artificielles de feuillus en mélange et de plantations témoins en Pin maritime a été installé sur deux sites de 1000 ha (cf. Programme Fonctionnement et gestion raisonnée de l'écosystème forestier landais, Gip Ecofor, 1994-1996).

L'objectif particulier de cette étude est développer les outils et connaissances nécessaires à l'exploitation optimale du dispositif expérimental. Il comprend :

1. l'acquisition des données préliminaires sur ce type d'interactions trophiques afin d'en mieux connaître les échelles de variation spatiale et numérique,
2. la mise au point des méthodes d'échantillonnage et d'analyses statistiques les mieux adaptées à notre problématique.

En 1997, cette étude a été centrée sur le modèle Pin maritime - *Dioryctria sylvestrella*. En 1998, elle a été étendue au modèle Pin maritime - *Matsucoccus feytaudi*.

2. Protocole

2.1. Dispositifs

L'étude a été menée sur trois dispositifs pour le modèle Pyrale et seulement sur le premier pour le modèle Cochenille (figure 1):

- Malakoff: parcelle de 6 ha de feuillus en mélange (Chêne pédonculé, Chêne rouge, Chêne liège, Chêne vert, Marronnier, Erable, Liquidambar, Robinier, Bouleau, Noisetier), bordée de peuplements purs de Pin maritime de 17 ans
- Nézer: parcelle de 1 ha de chênes pédonculés et bouleaux, située à deux kilomètres de la première, dans le même biotope, et bordée de peuplements purs de pin maritime de 7 ans
- France: parcelle de 4 ha de chênes pédonculés, située également en lande humide, à 5 km de Pierroton, et bordée de peuplements purs de pin maritime de 10 ans.

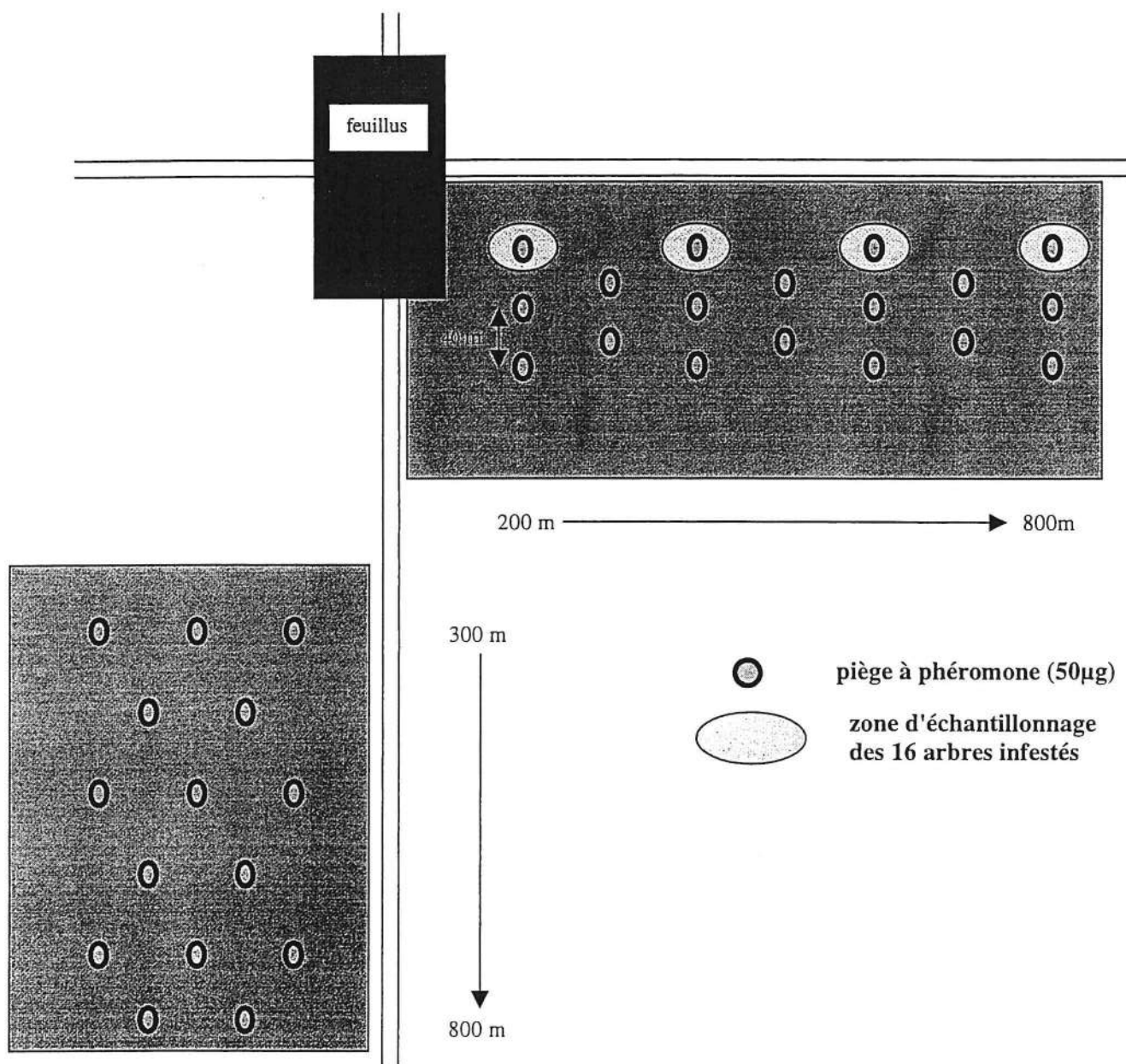


Figure 2. Dispositif d'échantillonnage des grappes de 16 pins maritimes et de piégeage sexuel, au voisinage de la parcelle de Malakoff, pour l'estimation des niveaux d'infestation par *Matuscoccus feytaudi*

2.2. Méthode d'échantillonnage

Dioryctria sylvestrella

- En bordure de chacun des trois dispositifs est mis en place un réseau de grappes de 91 pins maritimes, soit 7 lignes de 13 arbres voisins. La distance entre rang étant de 4 m et la distance entre arbres dans le rang de 2 m, les grappes sont approximativement carrées. A l'intérieur de chaque grappe, des sous-ensembles de 45 arbres (5 lignes de 9 arbres) et 15 arbres (3 lignes de 5 arbres) sont redéfinis pour tester l'influence de la taille des grappes sur l'estimation des paramètres du modèle.
- Les grappes d'arbres sont donc réparties sur des couronnes distantes entre elles d'au moins 100 mètres et les plus éloignées sont à 400m (Nezer), 600m (France) ou 800 m (Malakoff) de la parcelle de feuillus.
- La distribution spatiale des niveaux d'infestation de la Pyrale du Pin maritime (*Dioryctria sylvestrella*) est analysée en notant le pourcentage d'arbres attaqués par grappe. Cette notation visuelle a été effectuée en 1997 dans le dispositif Malakoff 1, pour lequel des données ont déjà été acquises en 1995 et 1996. Dans les dispositifs Nezer et France, la notation a été réalisée en 1997 pour les attaques de l'année et des années antérieures (cumul 1996). La circonférence des arbres à 1.30 m a été mesurée en 1997.

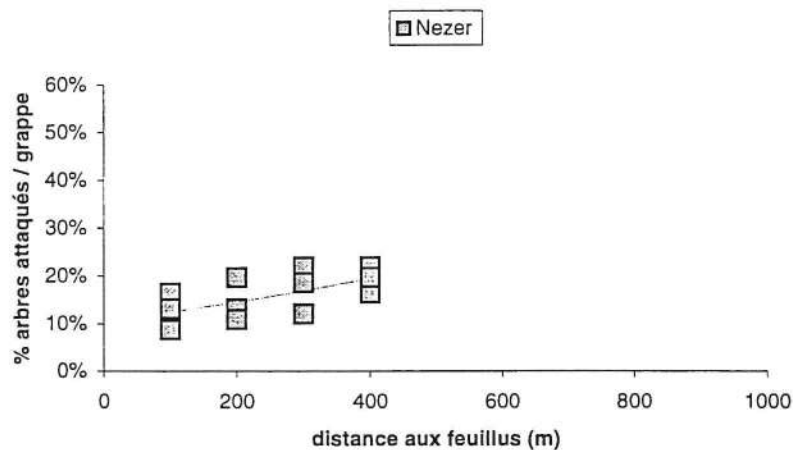
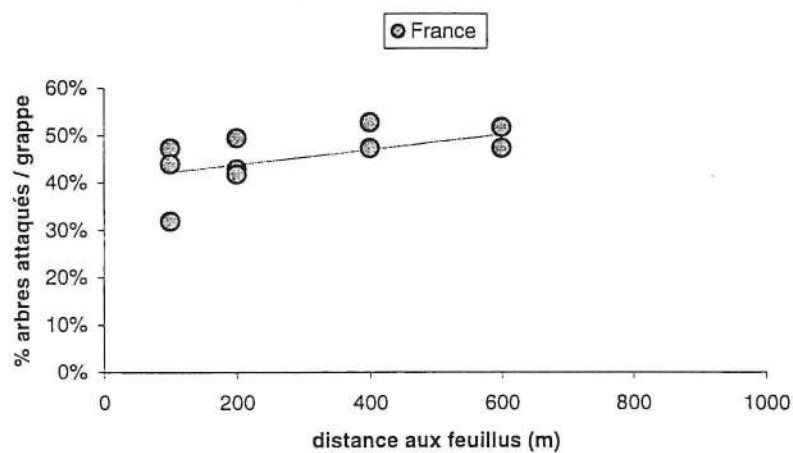
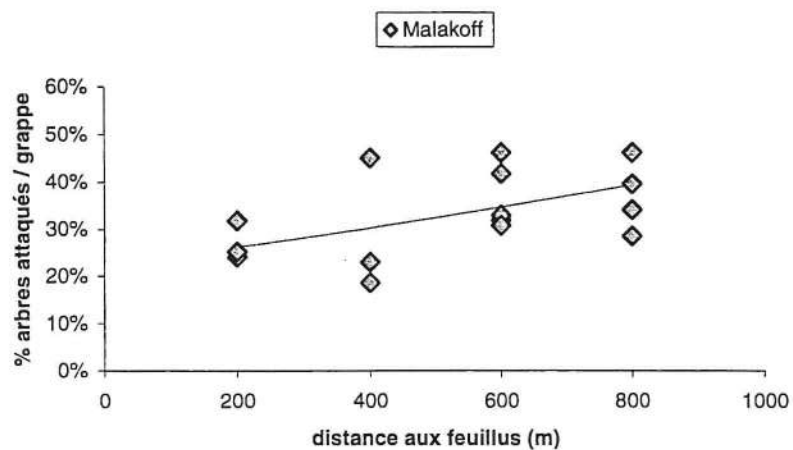
Matsucoccus feytaudi

- Dans le dispositif de Malakoff, un réseau de piégeage sexuel de la cochenille du pin maritime a été installé pour mesurer la distribution spatiale des captures au voisinage d'un flot de feuillus. Les pièges, distants entre eux de 40 m pour éviter les interférences de capture, ont été placés tous les 100 m, entre 200 m et 800 m dans la parcelle Est et entre 300 m et 800 m dans la parcelle Sud (fig. 2).

Des pièges à glu, de 20 cm x 20 cm, ont été fixés sur le tronc des arbres au début du vol des mâles (mi-février). Des diffuseurs de la phéromone sexuelle de synthèse (mélange racémique INRA de (8E,10E)-3,7,9-triméthyl-8,10-dodecadien-6-one et (8Z,10E)-3,7,9-triméthyl-8,10-dodecadien-6-one), dosés à 50 µg, ont été piqués au centre des pièges le 20/2/98 puis renouvelés le 6/3/98 et le 20/3/98. Cinq relevés de piégeage ont été effectués durant cette période, avec comptage *in situ* des insectes mâles capturés, nettoyage de la surface engluée, et sans permutation de la position des pièges.

- Pour valider l'utilisation du piégeage sexuel comme méthode d'estimation des niveaux d'infestation par *M. feytaudi*, 4 grappes d'une cinquantaine de pins maritimes ont été échantillonnées autour de 4 pièges à phéromone, situés respectivement à 200m, 400m, 600m et 800m dans la parcelle Est. Huit classes de circonférence ont été établies en fonction de la distribution globale observée dans l'échantillon total et tous les arbres ont été notés en fonction de la présence / absence de larves de deuxième stade (L2) de la cochenille. Dans chaque grappe, 2 arbres infestés ont été choisis dans chaque classe de circonférence, soit 16 en tout.

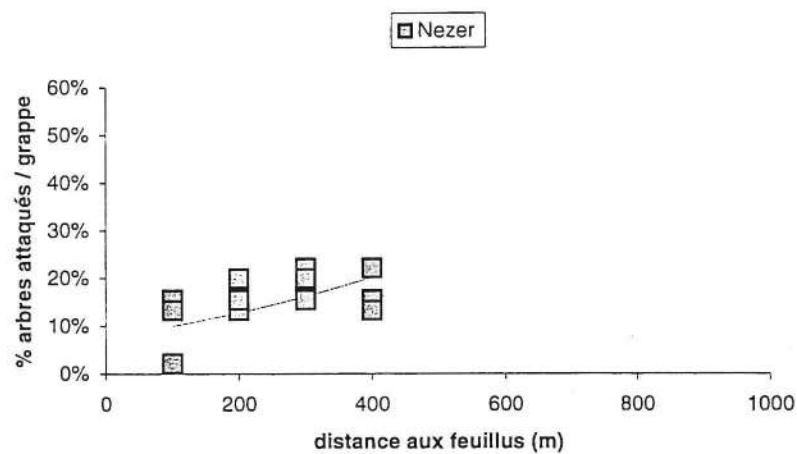
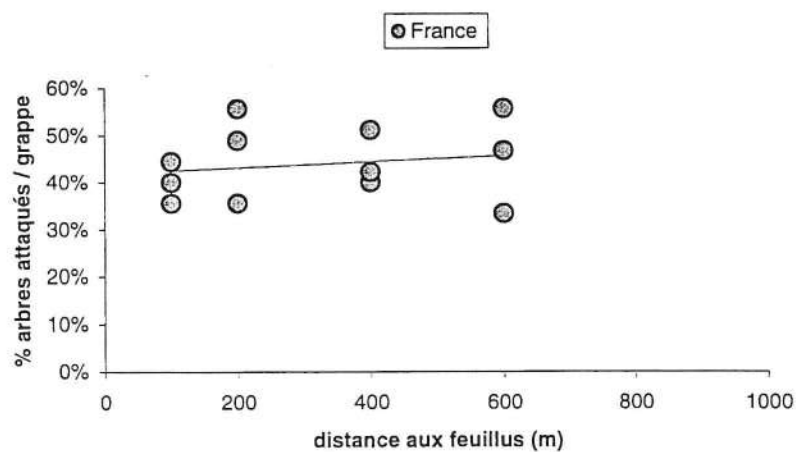
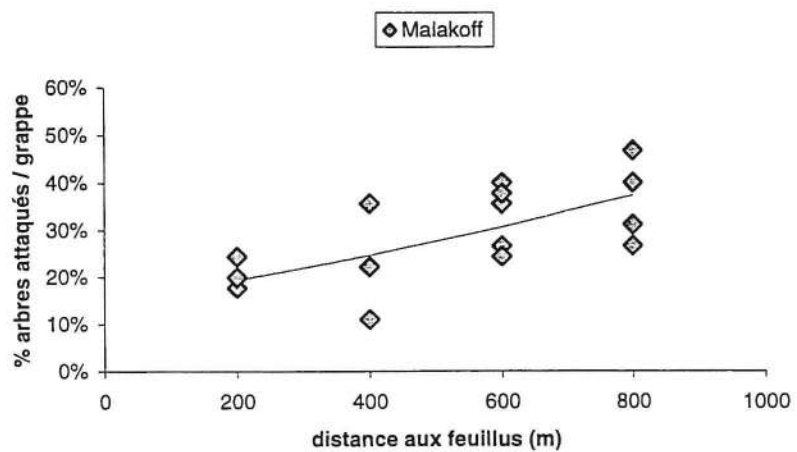
La détermination du niveau d'infestation d'un arbre par *M. feytaudi* s'effectue en dénombrant les larves de second stade (L2). En effet les adultes sont mobiles et les larves de premier stade (L1), très petites, subissent une très forte mortalité au cours de leur



model $y = \exp(ax+b)/(1+\exp(ax+b))$

	a	b	r ²	Pr > F
Malakoff	0,001	-1,23	0,29	0,03
France	0,001	-0,37	0,31	0,06
Nezer	0,002	-2,13	0,36	0,04

Figure 3. Gradients d'infestation du pin maritime par *Dioryctria sylvestrella* en 1997, dans des grappes de 91 arbres, en fonction de la distance aux îlots de feuillus.



model $y = \exp(ax+b)/(1+\exp(ax+b))$

	a	b	r ²	Pr > F
Malakoff	0,001	-1,72	0,43	0,006
France	0,0003	-0,32	0,03	0,62
Nezer	0,003	-2,47	0,23	0,12

Figure 4. Gradients d'infestation du pin maritime par *Dioryctria sylvestrella* en 1997, dans des grappes de 45 arbres, en fonction de la distance aux îlots de feuillus.

développement (Riom, 1985). En revanche, les L2 sont fixées, visibles à l'œil nu et ne subissent qu'une faible mortalité. De plus, il est possible de compter les exuvies (enveloppe chitineuse) de ces larves pendant les mois séparant deux générations (février à septembre).

La distribution des L2 sur le tronc suit approximativement une distribution normale (Jactel *et al.*, 1996). Pour déterminer le mode de cette distribution, c'est à dire la zone du tronc la plus infestée, il suffit de détecter les hauteurs minimale et maximale de tronc infesté (présence / absence de larves de cochenille) puis de calculer le milieu de ces hauteurs. Le comptage des larves est alors effectué *in situ*, au niveau de l'entre-nœud ainsi localisé, sur une bande de 10 cm d'écorce et sur toute la circonférence du tronc. L'écart type des distributions normales étant aussi proportionnel à la longueur de la distribution, ici la distance entre les hauteurs minimale et maximale de tronc infesté, il est alors possible de modéliser la loi de distribution des larves sur le tronc de chaque arbre. En sommant le nombre théorique de larves par tranche de 20 cm sur toute la longueur de tronc infestée, on obtient alors une très bonne estimation du nombre total de larves par arbre (cette méthode d'échantillonnage fera l'objet d'une publication début 1999).

2.3 Analyses biométriques

- Les analyses statistiques, en ce qui concerne le niveau d'infestation des grappes par *D. sylvestrella*, sont fondées sur l'utilisation du Modèle Linéaire Généralisé (GLM). En effet, ce modèle fournit un cadre théorique rigoureux pour traiter des observations qui sont soit des comptages (si on s'intéresse aux mesures par grappes) soit des valeurs binaires (si on s'intéresse aux attaques par arbre). Dans notre analyse nous avons pris l'option individuelle, c'est à dire que la variable d'intérêt vaut 1 ou 0, l'arbre est attaqué ou indemne. Le Modèle Linéaire Généralisé est fondé sur une transformation du prédicteur linéaire construit à partir des variables explicatives. Cette transformation, appelée fonction de lien, découle souvent de la distribution choisie pour la variable à expliquer. Dans notre cas, cette distribution est la loi de Bernoulli (propriété donnée avec une probabilité p). C'est donc le lien binomial qui a été utilisé, avec comme transformation la fonction probit:

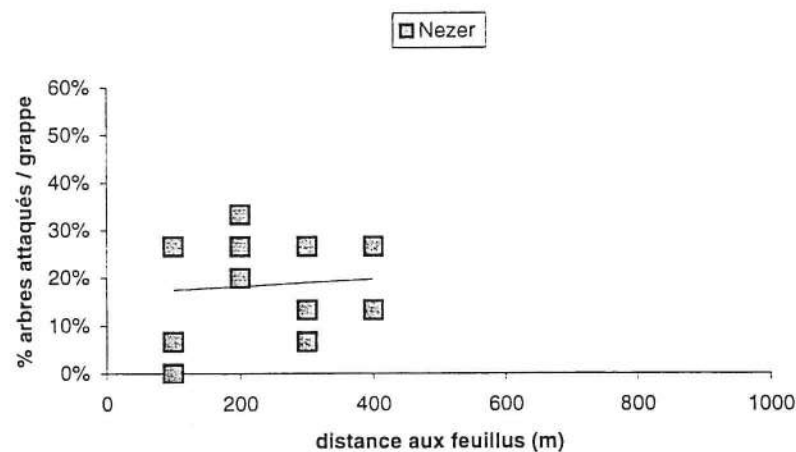
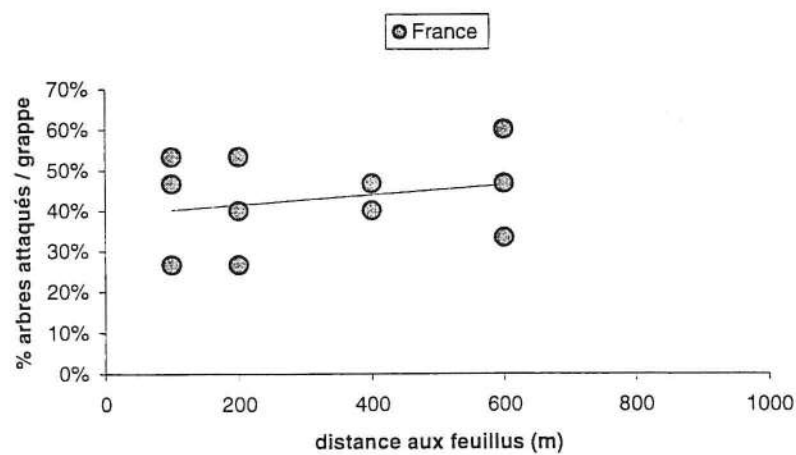
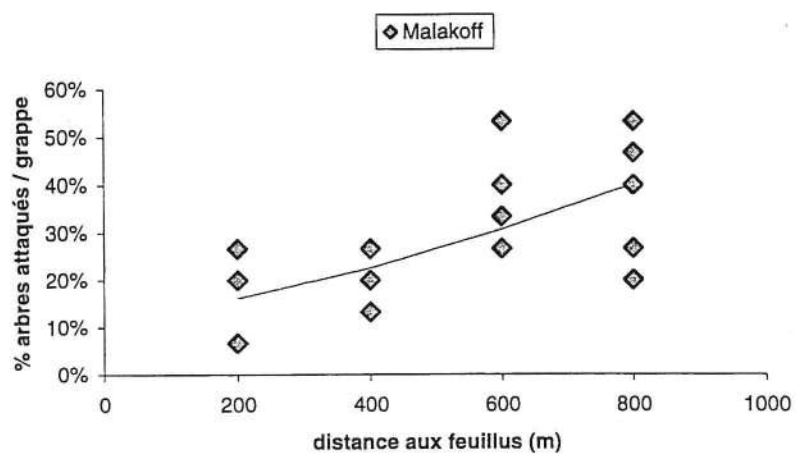
Si $Z = a + \text{somme } (a_i X_i)$ est le prédicteur linéaire construit à partir des variables explicatives et Y est la variable d'observation de l'attaque, alors :

$$P(Y = 1) = p = \exp(Z) / (1 + \exp(Z))$$

Le coefficient a est fonction du niveau moyen d'attaque. Chaque coefficient a_i peut être interpréter comme mesurant l'effet de la variable X_i . Si le coefficient est négatif (positif), cela indique qu'une augmentation de X_i diminue (augmente) la probabilité p . Pour une variable qualitative, on associe autant de variables binaires qu'il y a de modalités et un coefficient est donc associé à chaque modalité. Pour que modèle puisse être estimé, il faut que la somme des coefficients associés une variable qualitative soit égale à 0.

L'estimation du modèle se fait par maximum de vraisemblance. Le test de l'effet des variables se fait par des tests d'hypothèses emboîtées en utilisant soit la déviance (différence de vraisemblance) comme statistique et une distribution de référence de type Chi2 dans le cas général, soit un rapport comme statistique et une distribution de référence de type F quand on suspecte l'existence de corrélations entre les observations.

Les variables explicatives retenues a priori pour expliquer les niveaux d'infestation par *D. sylvestrella* ont été la distance aux feuillus, la circonférence des arbres, et le niveau d'infestation moyen des grappes voisines. La circonférence a été retenue car la pyrale du tronc attaque préférentiellement les arbres de gros diamètre. Le niveau d'infestation des



model $y = \exp(ax+b)/(1+\exp(ax+b))$

	a	b	r ²	Pr > F
Malakoff	0,002	-2,06	0,4	0,008
France	0,0005	-0,45	0,05	0,48
Nezer	0,0005	-1,59	0,01	0,81

Figure 5. Gradients d'infestation du pin maritime par *Dioryctria sylvestrella* en 1997, dans des grappes de 15 arbres, en fonction de la distance aux îlots de feuillus.

grappes voisines a été pris en compte pour tenir compte d'éventuelles corrélations spatiales, liées par exemple à une répartition agrégative des attaques. Dans ce cas, il n'est pas possible d'utiliser la théorie du Modèle Linéaire Généralisé stricto sensu si l'effet de cette variable est significatif. Mais ce cas n'a pas été rencontré dans l'étude. Dans le cas contraire il aurait fallu développer des méthodes plus coûteuse en temps de calcul pour l'analyse statistique. La distance a été prise comme variable qualitative, les grappes d'arbres étant positionnées sur des couronnes situées à 100, 200, 300, 400, 600 ou 800 m des feuillus, de façon à intégrer des effets non linéaires (donc plus proche de la réalité biologique) sur le taux d'infestation. Dans le cas du dispositif de Malakoff, une variable qualitative supplémentaire "parcelle" a été utilisée pour tenir compte de la spécificité du dispositif.

Des analyses ont été effectuées pour étudier l'effet de la taille des grappes d'arbres sur les estimations et sur les tests. L'objectif était de réduire la durée des observations sur le terrain tout en maintenant une certaine fiabilité au niveau des résultats.

- Pour ce qui concerne les captures de *M. feytaudi*, les données correspondant à des comptages auraient pu être traitées en utilisant la même méthode avec un lien Poissonien et la transformation Log. Cependant l'adéquation de la distribution poissonnienne n'était pas bonne. Les analyses ont donc été effectuée en utilisant la régression linéaire simple après transformation Log.

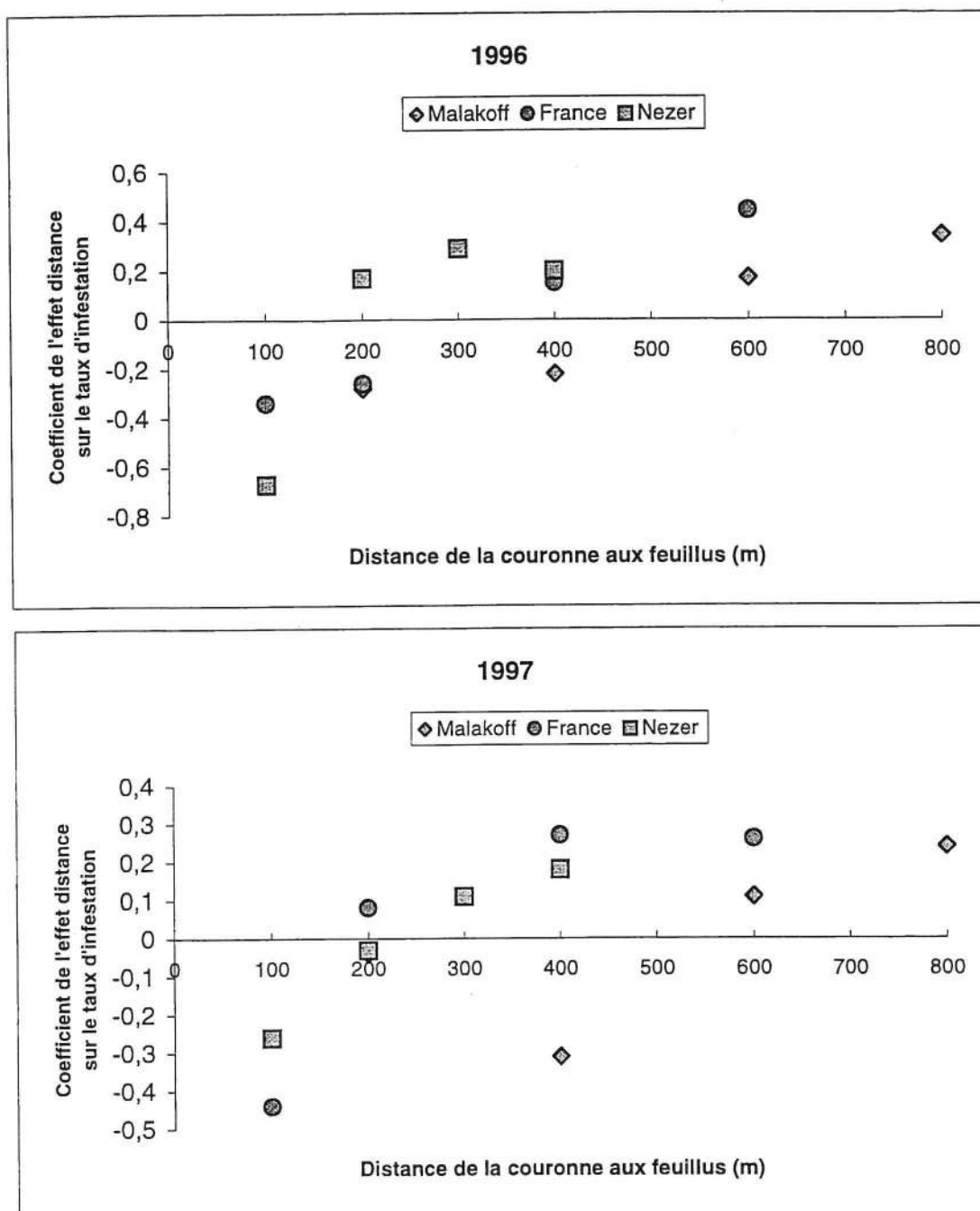
3. Résultats

3.1. Effet du voisinage de boisements de feuillus sur la répartition des infestations par *Dioryctria sylvestrella*

Dans les trois dispositifs étudiés, il apparaît une augmentation des niveaux d'infestation par la pyrale en 1997, dans les grappes de 91 arbres, avec la distance aux boisements de feuillus (fig. 3). Ce gradient semble exister indépendamment du niveau moyen d'infestation dans la parcelle, celui-ci variant de 15% environ dans le dispositif de Nézer à près de 50% dans le dispositif de France. Il montre également une intensité similaire pour les trois dispositifs, avec un accroissement d'environ 2% des infestations tous les 100m. En revanche, la portée de l'effet du voisinage des feuillus est variable, de l'ordre de 400 m pour la parcelle de 1 ha de Nézer, de 600 m pour la parcelle de 4 ha de France et de plus de 800 m pour la parcelle de 6 ha de Malakoff. Mais le nombre trop limité de répétitions ne permet pas de conclure à une relation significative entre la surface des boisements de feuillus et la portée de leur effet sur le niveau d'infestation par *D. sylvestrella*.

L'existence d'un gradient d'infestation par la pyrale n'est plus vérifiée que dans le dispositif de Malakoff lorsque seuls les 45 arbres centraux (fig. 4) puis les 15 arbres centraux de chaque grappe (fig. 5) sont considérés.

Une analyse fondée sur le modèle linéaire généralisé a donc été utilisée pour tester la significativité l'effet de la distance aux feuillus (notée DIS) sur le taux d'infestation des grappes (noté DS%), en tenant compte d'un éventuel effet de la circonférence des arbres (notée CIR) et du taux d'infestation dans les grappes voisines. Dans cette méthode, une variable présente un effet statistiquement significatif quand une variation significative de la déviance du modèle est observée après suppression de la variable du modèle complet. Une corrélation entre les observations étant suspectée, le test F est préféré au test classique du Chi2 pour juger de la significativité.



	modèle linéaire généralisé	test F sur effet DIS	
		1996	1997
Malakoff	$P(\text{arbre infesté})=h(a.CIR+b.PAR+c.CIR)$	0,005	0,01
France	$P(\text{arbre infesté})=h(a.CIR+c.CIR)$	<0,001	0,002
Nézer	$P(\text{arbre infesté})=h(a.CIR+c.CIR)$	<0,001	0,21

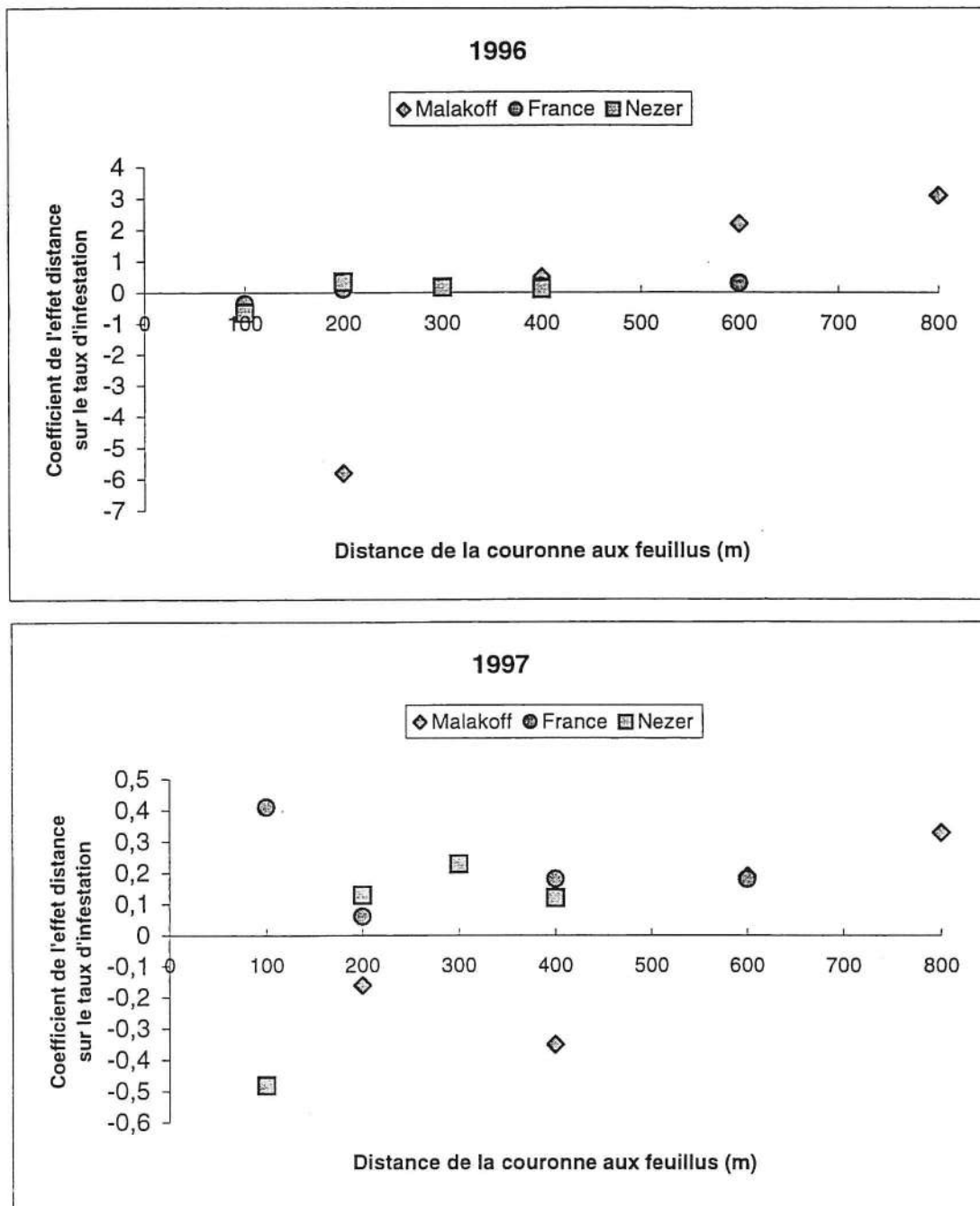
DIS = distance aux feuillus

CIR = circonférence des arbres en 1997

PAR = parcelle Est et Sud de Malakoff

test F = teste l'effet de la suppression de la variable DIS dans le modèle

Figure 6. Analyse en Modèle Linéaire Généralisé de l'effet distance aux îlots de feuillus sur le taux d'infestation par *Dioryctria sylvestrella* dans des grappes de 91 arbres



	modèle linéaire généralisé	test F sur effet DIS	
		1996	1997
Malakoff	$P(\text{arbre infesté}) = h(a.CIR + b.PAR + c.CIR)$	<0,001	0,04
France	$P(\text{arbre infesté}) = h(a.CIR + c.CIR)$	0,14	0,15
Nézer	$P(\text{arbre infesté}) = h(a.CIR + c.CIR)$	0,04	0,14

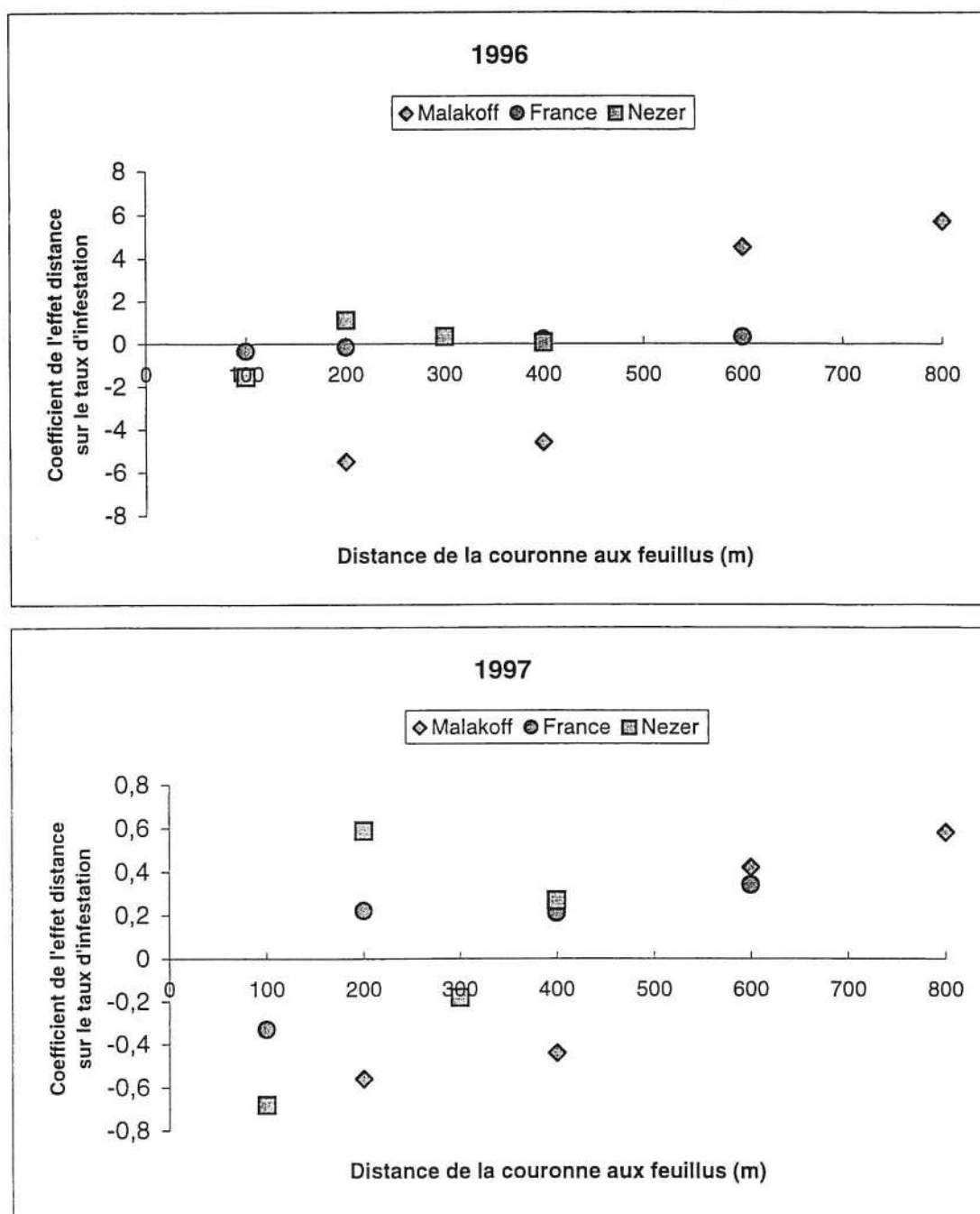
DIS = distance aux feuillus

CIR = circonférence des arbres en 1997

PAR = parcelle Est et Sud de Malakoff

test F = teste l'effet de la suppression de la variable DIS dans le modèle

Figure 7. Analyse en Modèle Linéaire Généralisé de l'effet distance aux îlots de feuillus sur le taux d'infestation par *Dioryctria sylvestrella* dans des grappes de 45 arbres



	modèle linéaire généralisé	test F sur effet DIS	
		1996	1997
Malakoff	$P(\text{arbre infesté}) = h(a.CIR + b.PAR + c.CIR)$	<0,001	0,05
France	$P(\text{arbre infesté}) = h(a.CIR + c.CIR)$	0,59	0,53
Nézer	$P(\text{arbre infesté}) = h(a.CIR + c.CIR)$	0,001	0,12

DIS = distance aux feuillus

CIR = circonférence des arbres en 1997

PAR = parcelle Est et Sud de Malakoff

test F = teste l'effet de la suppression de la variable DIS dans le modèle

Figure 8. Analyse en Modèle Linéaire Généralisé de l'effet distance aux îlots de feuillus sur le taux d'infestation par *Diorcytria sylvestrella* dans des grappes de 15 arbres

Dans un premier temps, nous avons constaté que l'effet de voisinage entre grappes n'est jamais significatif sur les trois dispositifs.

En ce qui concerne l'effet de la distance des grappes aux feuillus, l'hypothèse de gradient est acceptée :

- 1) s'il existe une variation significative (test du F) de la déviance quand on supprime la variable DIS du modèle complet: $P(\text{arbre infesté})=h(a.CIR+b.DIS)$ avec $h(u)=\exp(u)/(1+\exp(u))$
- 2) et si de plus les valeurs du coefficient b pour chaque couronne montrent une augmentation continue avec la distance des couronnes aux parcelles de feuillus.

Les résultats obtenus par cette méthode confirment globalement les indications données par les analyses graphiques. Calculé sur des grappes de 91 arbres, le taux d'infestation par *D. sylvestrella* augmente de façon statistiquement significative avec la distance aux feuillus dans tous les dispositifs en 1996 ainsi qu'à Malakoff et à France en 1997 (fig. 6). Les coefficients présentent tous le même ordre de grandeur, variant de -0.6 à +0.6 en 1996 et de -0.4 à +0.4 en 1997. A part dans le dispositif de Malakoff, l'effet "distance aux feuillus" n'apparaît plus significatif sur le taux d'infestation calculé sur des grappes de 15 à 45 arbres (fig. 7 et 8).

Pour confirmer le rôle de la taille des grappes dans l'estimation des paramètres du modèle, des analyses par simulations ont été opérées. Dans un premier temps, un modèle utilisant la circonférence ($P(\text{arbre infesté})=h(\alpha.CIR)$) a été ajusté sur jeu de données provenant des notations d'attaques de *D. sylvestrella* dans une parcelle de Pin maritime contenant 1968 arbres (Domaine INRA de Pierroton). Le coefficient de la circonférence α ainsi obtenu valait 0,035. Ce modèle ajusté sur des données réelles étant considéré comme le modèle théorique, il est possible d'évaluer la qualité de son estimation à partir d'échantillons de taille de plus en plus grande. Pour cela des grappes de 15 (3 lignes de 5), 28 (4 lignes de 7), 45 (5 lignes de 9), 66 (6 lignes de 11), 91 (7 lignes de 13) et 120 arbres (8 lignes de 15) ont été tirées au hasard parmi les 1968 arbres (500 tirages aléatoires). Le modèle a ensuite été ajusté pour chaque tirage, ceci permettant de définir l'intervalle de variation du coefficient de la circonférence en fonction de la taille des grappes.

Tableau I. Moyenne et écart type du coefficient α de la circonférence (CIR) dans le modèle linéaire généralisé $P(\text{arbre infesté})=h(\alpha.CIR)$ avec $h(u)=\exp(u)/(1+\exp(u))$ en fonction de la taille des grappes sur lesquelles sont calculés les taux d'infestation par *Dioryctria sylvestrella* (500 simulations).

Taille des grappes (arbres)	Valeur du coefficient de la circonférence			
	moyenne	écart type	minimum	maximum
15	0.754	4.39	- 42.26	+ 42.12
28	0.583	3.69	- 0.135	+ 42.10
45	0.072	0.63	- 0.085	+ 14.07
66	0.036	0.035	- 0.041	+ 0.225
91	0.037	0.030	- 0.030	+ 0.131
120	0.025	0.024	- 0.021	+ 0.118

Il apparaît dans ce calcul que l'estimation du coefficient de la circonférence s'approche de la valeur attendue (0.035) avec de faibles valeurs d'écart type pour des grappes de taille supérieure ou égale à 66 arbres.

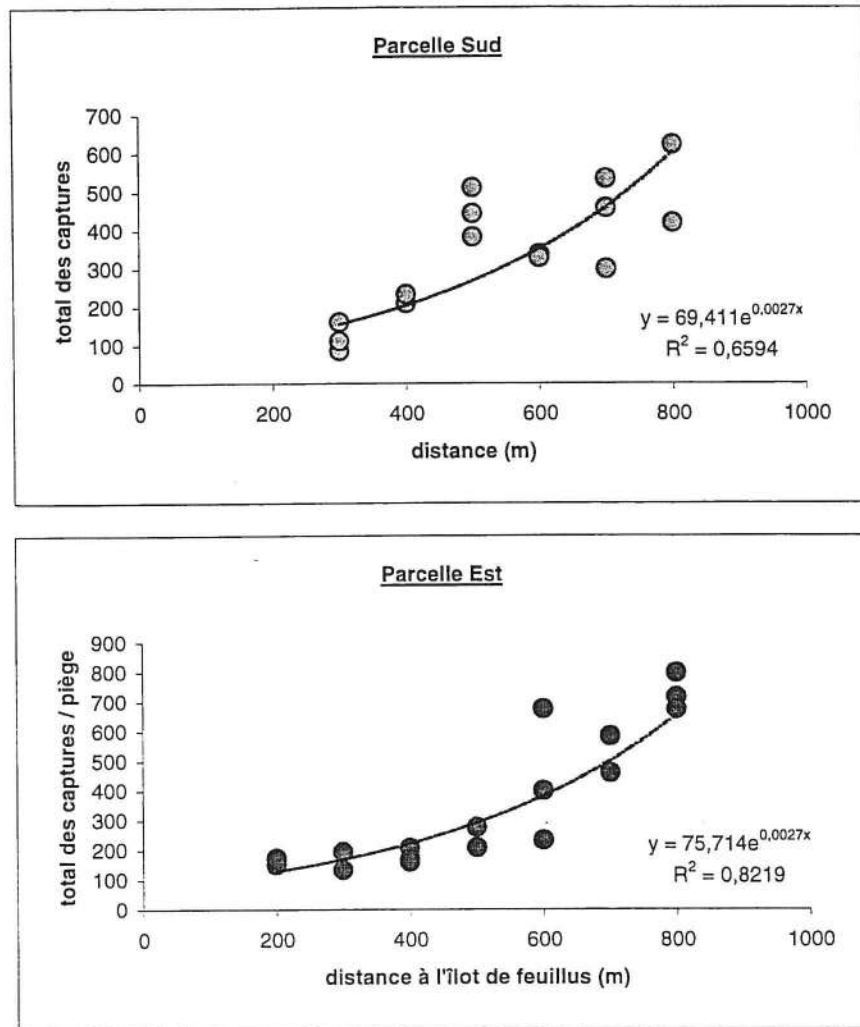


Figure 9. Niveau de piégeage des mâles de *Matsucoccus feytaudi* en fonction de la distance à l'îlot de feuillus de Malakoff.

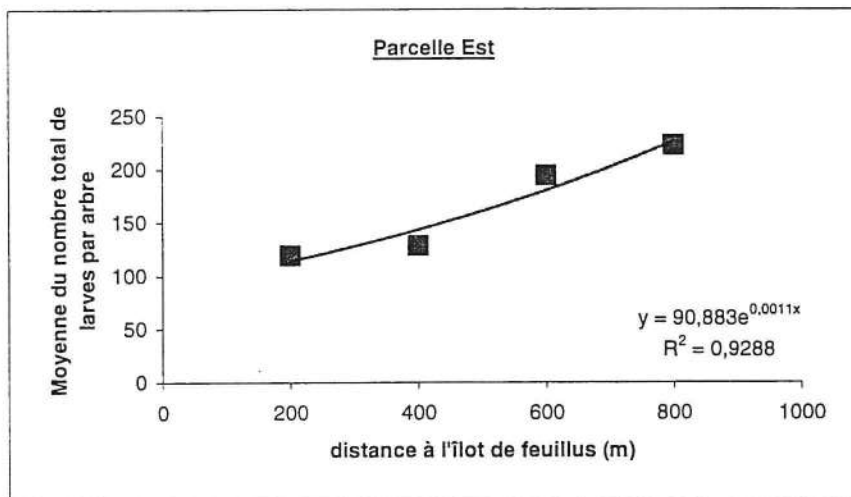


Figure 10. Niveau d'infestation de grappes de 16 arbres par *Matsucoccus feytaudi* en fonction de la distance à l'îlot de feuillus de Malakoff.

Pour le modèle intégrant l'effet de la distance aux feuillus, une méthode un peu différente a été utilisée. A partir des modèles $P(\text{arbre infesté}) = h(\alpha.CIR + \beta.DIS)$ ajustés sur les données réelles (grappes de 91 arbres) de chaque dispositif, un jeu de grappes de 91 arbres a été simulé en utilisant les valeurs estimées des paramètres. Pour chaque nouveau jeu de données simulées, et ceux obtenus en prenant 45 ou 15 arbres parmi ces grappes, un modèle linéaire généralisé a été utilisé pour tester l'effet distance aux feuillus. En réalisant 500 simulations de ce type, on a alors noté le nombre de cas où on aurait conclu à un effet de cette distance.

Tableau II. Puissance du test F sur l'effet de la variable "distance aux feuillus" dans le modèle linéaire généralisé $P(\text{arbre infesté}) = h(\alpha.CIR + \beta.DIS)$ en fonction de la taille des grappes utilisées pour l'estimation du niveau d'infestation par *Dioryctria sylvestrella* (test du χ^2 à 5 %).

Taille des grappes (arbres)	Malakoff		France		Nézer	
	1996	1997	1996	1997	1996	1997
15	0.15	0.10	0.15	0.09	0.51	ns
45	0.41	0.31	0.51	0.26	0.74	ns
91	0.70	0.56	0.84	0.58	0.90	ns

Les valeurs du test du χ^2 les plus proches de 1 sont obtenues pour les modèles utilisant les taux d'infestation calculés sur des grappes de 91 arbres. Il paraît donc confirmé que s'il existe un effet de la distance aux feuillus sur le taux d'infestation par *D. sylvestrella* dans des grappes de 91 arbres, il y aurait une forte probabilité pour qu'il ne soit pas décelé en utilisant le taux d'infestation calculé sur des échantillons plus faibles.

3.2. Effet du voisinage de boisements de feuillus sur la répartition des infestations par *Matsucoccus feytaudi*

Les piégeages sexuels réalisés dans les parcelles Sud et Est bordant l'îlot de feuillus de Malakoff montrent une augmentation significative des captures de mâles de *M. feytaudi* avec la distance aux feuillus (respectivement $P = 0.0002$ et $P = 0.0001$). Par ailleurs la pente des deux courbes est identique (0.0027), traduisant l'existence d'un même gradient (fig. 9).

Les mesures de niveau d'infestation effectuées dans la parcelle Est montrent également une augmentation du nombre moyen de larves de *M. feytaudi* par arbre infesté avec la distance aux feuillus (fig. 10). Ce résultat confirme en outre les données préliminaires indiquant la possibilité d'utiliser le piégeage sexuel comme méthode de monitoring des populations de la cochenille du Pin maritime.

4. Discussion

4.1. Effet du voisinage de boisements de feuillus sur le niveau d'infestation de plantations de Pin maritime par *Dioryctria sylvestrella* et *Matsucoccus feytaudi*

Le premier objectif de cette étude était l'acquisition des données préliminaires permettant de vérifier l'existence d'un effet des boisements de feuillus sur le niveau d'infestation des plantations de pin maritime voisines par les insectes ravageurs.

Les campagnes de notations réalisées en 1996 et 1997, dans trois dispositifs différents, montrent une augmentation statistiquement significative du pourcentage d'arbres attaqués par la pyrale *D. sylvestrella* avec la distance au boisement de feuillus le plus proche. Il est aussi

apparu, dans le dispositif de Malakoff, un accroissement significatif du niveau d'infestation par la cochenille *M. feytaudi*. Ces résultats concordants tendent donc à accréditer l'hypothèse initiale d'un rôle bénéfique d'îlots de biodiversité forestière pour la santé des plantations voisines. Ils justifient donc la poursuite des études prévues, notamment sur les dispositifs expérimentaux de Pontenx et Biscarosse. Elles devraient inclure d'autres espèces d'insectes ravageurs du pin maritime, comme la processionnaire (*Thaumetopoea pityocampa*) et la tordeuse des pousses (*Evetria buoliana*), et ajouter à la recherche de gradients d'infestation la comparaison avec des témoins c'est à dire la comparaison entre parcelles, de même structure, proches ou éloignées de boisement de feuillus.

Même s'il est encore trop tôt pour proposer des explications précises aux gradients d'infestation, il paraît d'ores et déjà possible d'en exclure certaines :

- L'existence de gradients de fertilité aurait pu être incriminée sachant que des pins proches d'un boisement de feuillus pourraient bénéficier de meilleures conditions de sol et que la vigueur des arbres joue un rôle important dans la résistance aux insectes ravageurs. Mais 1) l'existence d'un effet distance a été démontrée pour les infestations par *D. sylvestrella* en tenant compte de la variable "circonférence" dans le modèle linéaire généralisé et 2) l'existence du gradient d'infestation larvaire par *M. feytaudi* a été observée à l'aide d'un échantillonnage hiérarchisé à la circonférence des arbres. Dans les deux cas, l'effet du voisinage des feuillus a donc bien été montré sans interaction avec la fertilité des stations.
- Un effet reconnu des cultures associées sur la dynamique d'infestation des insectes ravageurs est la mise en place d'une barrière physique à leur dissémination. La cochenille du Pin maritime étant disséminée par le vent au premier stade larvaire, l'îlot de feuillus de Malakoff aurait pu empêcher la colonisation des pins sous le vent et donc réduire leur infestation. Mais le gradient d'infestation par *M. feytaudi* a été observé dans les deux parcelles voisines, orientées différemment, l'une à l'Est et l'autre au Sud. Comme par ailleurs le dispositif de Malakoff est bordé au Nord par une coupe rase, il semble douteux que l'îlot de feuillu ait pu faire obstacle à la dissémination des larves de cochenille de la même façon dans les deux parcelles.
- Une autre explication est celle de la barrière chimique, les cultures associées masquant les signaux de reconnaissance de la plante hôte du ravageur. Nous avons montré dans une autre étude que *D. sylvestrella* est en particulier attiré par le terpinolène, un monoterpène présent dans la résine du Pin maritime. Le bouquet odorant émanant d'une parcelle de feuillus pourrait donc perturber le mécanisme de sélection de l'arbre cible par la pyrale. Mais outre le fait que cet effet devrait s'exercer sur une distance de plus de 800 m (comme observé à Malakoff), il ne saurait expliquer le gradient d'infestation par la cochenille du Pin maritime pour laquelle la contamination est passive.

L'hypothèse selon laquelle les îlots de feuillus pourraient servir de réservoirs d'ennemis naturels susceptibles de mieux réguler les populations d'insectes proies situées à leur voisinage semble donc la plus plausible. Elle est en outre compatible avec l'observation d'une part de la relation positive entre la longueur du gradient d'infestation par *D. sylvestrella* et la surface des boisements de feuillus étudiés et d'autre part avec l'existence de gradients d'infestation comparables pour deux insectes ravageurs différents. Il reste que ce mécanisme de régulation doit être vérifié, notamment en identifiant les prédateurs ou parasitoïdes à la fois efficaces contre les insectes ravageurs étudiés et plus nombreux dans les îlots de feuillus que sous pin maritime.

4.2. Mise au point des méthodes d'analyse de la distribution des infestations de *D. sylvestrella* et *M. feytaudi* au voisinage de boisements de feuillus.

L'autre objectif de cette étude était d'ordre méthodologique, à savoir la mise au point des méthodes d'échantillonnage et d'analyses statistiques les mieux adaptées à l'étude de l'influence de boisements de feuillus sur la distribution spatiale des attaques de ravageurs du pin maritime.

Le premier enseignement de cette étude est que la portée d'un effet de régulation des infestations par *D. sylvestrella* ou *M. feytaudi* peut aller jusqu'à 1 km des boisements de feuillus. Il définit donc l'ordre de grandeur des transects d'échantillonnage à mettre en place dans les études futures. Il justifie aussi a posteriori certains choix du dispositif expérimental de plantations artificielles réalisé à Biscarosse et Pontenx. Ainsi la relation possible entre longueur du gradient de régulation et surface des îlots de feuillus pourra-t-elle être vérifiée puisque deux surfaces de plantations sont comparées (1 et 4 ha). De même, il avait été décidé de placer les parcelles à près de 2 km les unes des autres pour éviter de possibles effets d'interférence: le choix de cette distance s'avère aujourd'hui une sage précaution.

Le nombre d'attaques par arbre n'étant pas un bon critère d'estimation du niveau d'infestation par *D. sylvestrella*, il est préférable de noter le pourcentage d'arbres infestés. Pour réduire le temps de notation, il faut donc réduire le nombre d'arbres dans l'échantillon. Les résultats de cette étude montrent que la variabilité individuelle de la sensibilité des arbres, notamment liée à celle des circonférences, est telle que, pour obtenir une estimation fiable du niveau d'infestation en un point, il convient d'échantillonner entre 66 et 91 arbres. Par ailleurs, à condition de respecter une distance d'environ 100 m entre les grappes d'arbres échantillonnées, il semble qu'il ne soit pas nécessaire de considérer l'effet de voisinage entre grappes. Le modèle linéaire généralisé ne devrait donc prendre en compte que les variables explicatives suivantes: distance à l'îlot de feuillus, circonférence de l'arbre et parcelle (équivalent d'un effet bloc lorsque le réseau de grappes d'arbres couvre plusieurs parcelles d'âge ou de structure différents).

En ce qui concerne *M. feytaudi*, l'estimation du niveau d'infestation larvaire nécessite environ une heure par arbre. Même en réduisant la taille de l'échantillon à 16 arbres, comme dans cette étude, il apparaît donc que la mise en place d'un réseau de grappes d'arbres similaire à celui utilisé pour décrire la distribution spatiale des infestations par *D. sylvestrella* serait beaucoup trop dispendieuse en temps et de toute manière impossible à envisager dans les dispositifs expérimentaux de Pontenx et Biscarosse. Heureusement, il semble que l'utilisation du piégeage sexuel puisse offrir une solution de remplacement. Elle est en effet beaucoup plus rapide d'installation et de lecture et surtout elle semble donner une image fidèle des niveaux d'infestation. Il conviendrait donc de poursuivre le développement de cette méthode de monitoring afin d'en optimiser la mise en œuvre et d'en préciser la fiabilité.

II

**RECHERCHE DES INSECTES PREDATEURS POTENTIELS
DE LA PYRALE ET DE LA COCHENILLE DU PIN MARITIME**

1. Objectifs

L'objectif de cette étude est de compléter les connaissances sur les ennemis naturels des insectes ravageurs du pin maritime afin de pouvoir vérifier l'hypothèse selon laquelle les îlots de feuillus pourraient leur servir de réservoirs. En particulier, il convient au préalable :

1. d'identifier les prédateurs potentiels de *Dioryctria sylvestrella* et *Matsucoccus feytaudi*,
2. de mettre au point les méthodes de piégeage qui permettront de comparer leur niveau de population sous feuillus et sous Pin maritime puis d'étudier leur potentiel de dissémination.

2. Recherche des prédateurs potentiels de *Dioryctria sylvestrella*

2.1. Matériel et Méthode

L'étude portant sur le niveau d'infestation par la pyrale au voisinage de boisements de feuillus a montré l'existence d'un gradient du nombre d'arbres attaqués. Un arbre est dit attaqué si une coulée de résine sur l'écorce du tronc marque la présence d'un développement larvaire (stade 2 et suivants) sous cortical. L'absence d'attaque visible peut donc signifier

1. soit que l'arbre n'a pas été choisi par un papillon femelle pour y déposer sa ponte,
2. soit que les œufs ou les larves de premier stade (L1), stades de développement localisés dans les anfractuosités de l'écorce et qui ne provoquent donc pas de coulée de résine, ont subi une forme de mortalité.

Pour essayer d'interpréter l'existence du gradient d'infestation par la pyrale, il semble donc nécessaire de focaliser les recherches d'ennemis naturels sur les prédateurs potentiels des premiers stades de développement (œufs et L1). Deux endoparasites des stades larvaires sous corticaux sont connus chez *D. sylvestrella*, l'un du genre *Macrocentrus*, l'autre du genre *Compoplex*. Par contre, aucun prédateur des stades œuf ou L1 n'a encore été identifié. Cela tient sans doute au fait que ni les œufs ni les stades L1 n'ont jamais été formellement repérés sur des arbres en forêt... Comme par ailleurs il a toujours été impossible d'élever cet insecte au laboratoire et donc de disposer de pontes pour servir d'appâts aux prédateurs, il apparaît vite que l'identification de ces prédateurs relève de la gageure.

La seule méthode possible pour parvenir à d'identifier ces prédateurs consiste alors à piéger "à l'aveugle" sur des arbres en essayant seulement d'augmenter la probabilité de capture. Des pièges ont donc été installés dans la partie du tronc la plus souvent attaquée par l'insecte, c'est à dire sur les verticilles de 2 à 5 ans, près du point d'insertion des branches, et pendant la période de ponte et d'éclosion des L1, soit durant les mois de juin à juillet.

Deux types de pièges passifs ont été utilisés:

- une bande collante double face appliquée sur l'écorce du tronc
- un piège à entonnoir fixé sur l'écorce du tronc : les insectes sont canalisés sur la moitié de la circonférence du tronc par des barrières cartonnées, ils parviennent alors à la base de

l'entonnoir puis montent sur la paroi de l'entonnoir appliquée à l'écorce, pénètrent dans le tube qui passe à travers le bouchon d'un flacon et restent piégés dans le flacon.

Un seul piège a été installé par arbre.

Afin d'essayer de vérifier a posteriori l'efficacité prédatrice des animaux capturés, les pièges ont été installés pour moitié sur des arbres déjà attaqués, qui ont été en plus élagués pour augmenter leur attractivité vis à vis de *D. sylvestrella*, et pour moitié sur des arbres de même âge mais indemnes (tabl. III). La prédation a alors été considérée comme non efficace si les arbres se sont révélés attaqués (ou ré-attaqués) à l'automne suivant et comme potentiellement efficace si les arbres préalablement attaqués, et donc attractifs, se sont révélés indemnes de nouvelle attaque. Le doute subsiste pour cette dernière catégorie sur la réalité de la prédation puisque les arbres non attaqués peuvent simplement n'avoir pas été choisis par la femelle.

Tableau III. Nombre d'arbres équipés de chaque type de piège dans le dispositif de recherche des prédateurs des œufs et L1 de *Dioryctria sylvestrella*.

	Bande collante	Piège à entonnoir
Arbres attaqués et élagués	10	10
Arbres témoins	10	10

2.2. Résultats

a. Comparaison des méthodes de piégeage

Le principal objectif de la comparaison des deux types de pièges est de déterminer leur sélectivité respective. En effet, dans une première approche exploratoire il peut être utile de disposer de pièges permettant de capturer le plus grand nombre d'espèces différentes, c'est à dire les moins sélectifs. A l'inverse, une fois connues les espèces clés de prédateurs, il peut être plus pratique de disposer d'un piège capturant préférentiellement ces espèces, donc très sélectif.

La première façon de comparer la sélectivité des deux types de piège est d'analyser le nombre d'espèces différentes capturées (S ou Nombre de Hill 0). Mais cette valeur ne tient pas compte du nombre d'individus capturés. Or il est logique de prédire que moins un piège capture d'individus moins il a de chance de capturer une espèce rare. Il est donc préférable de pondérer le nombre d'espèces par le nombre d'individus capturés (Indices de richesse spécifique de Margalef R1 et Menhinick R2). Mais dans la réalité, le nombre d'espèces n'est que rarement corrélé avec le nombre d'individus ou alors cette relation varie d'un endroit à l'autre. Pour tenir compte de ces disparités, il est possible de combiner les informations sur le nombre d'espèces et le nombre d'individus par espèce en calculant des indices de diversité (Indices de Simpson et de Shannon). Les pièges capturant la faune la plus diversifiée seront alors ceux capturant le plus d'espèces différentes avec un nombre comparable d'individus par espèce. Le problème est que ces indices accordent un poids presque égal aux espèces rares. Deux nouveaux indices peuvent alors être calculés donnant une estimation du nombre d'espèces abondantes (Nombre de Hill 1) et très abondantes (Nombre de Hill 2). Finalement on retient en général les trois nombres de Hill pour décrire le nombre effectif d'espèces en tenant compte de leur abondance relative (Ludwig et Reynolds, 1998).

En tout, avec ces deux types de piège, plus d'une centaine d'espèces d'insectes, arachnides et crustacés terrestres ont été capturés pendant la campagne de piégeage sur le tronc des pins maritimes. Parmi cet ensemble, 30 espèces ont été considérées comme potentiellement

prédatrices d'œufs ou de larves de lépidoptère. 19 espèces ont été capturées sur bandes collantes et 18 dans les pièges à entonnoir (fig. 11) mais seules 7 espèces étaient communes aux deux. Le nombre d'espèces rares (parfois un seul individu) est plus important dans le piège à entonnoir. Le nombre d'espèces abondantes est de l'ordre de 5 dans les bandes collantes: il s'agit d'une espèce d'hyménoptère (E37), de fourmi (E20), du coléoptère carabique *Dromius quadrinotatus* (E18), d'une espèce d'araignée (E6) et d'une espèce de crustacé terrestre (E4). Le nombre d'espèces abondantes dans le piège à entonnoir est de l'ordre de 2: il s'agit des espèces de fourmi (E20) et araignée (E6).

b – essai d'identification des prédateurs de Dioryctria sylvestrella

Sur les 20 arbres équipés de bandes collantes:

- 4 ont été attaqués ou ré-attaqués, c'est à dire que sur ces arbres la prédation n'a pas été efficace (notée NON dans le tableau IV)
- 7 précédemment attaqués ne l'ont pas été à nouveau, signe d'une possible action prédatrice (notée OUI ?)
- 9 précédemment non attaqués ne l'ont toujours pas été en 1997, ils n'ont pas été retenus dans l'analyse car l'absence d'attaque peut être interprétée comme une absence d'attractivité de l'arbre pour la pyrale.

Sur les 20 arbres équipés de pièges à entonnoir:

- 5 ont été notés NON pour la prédation potentielle
- 7 notés OUI ?
- 8 n'ont pas été retenus dans l'analyse.

Le faible nombre de captures dans les pièges et le faible nombre d'arbres retenus dans l'analyse ne permettent pas de mettre en évidence des différences significatives pour la fréquence des espèces de prédateurs entre les deux situations de prédation envisagées.

Dix espèces n'apparaissent présentes que dans la situation de possible prédation (tabl. IV). Il s'agit des espèces N° 12 (Hyménoptère), 14 (Scolopendre), 21 *Elatophilus nigricornis* (Punaïse Anthocoride), 47 (Diptère), 49 (Coléoptère), 51 (Cloporte), 54 (Coccinelle), 57 (larve de Chrysomèle), 66 (Hyménoptère) et 78 (Mécoptère). Elles figurent toutes dans la catégorie des espèces rares pour les deux types de pièges utilisés.

Parmi les espèces abondantes, le crustacé (E4) et *Dromius quadrinotatus* (E18) semblent légèrement plus fréquentes dans les arbres où les premiers stades de développement de *D. sylvestrella* ont peut-être subi une prédation. Ces deux espèces sont plus fréquemment capturées sur bande collante.

2.3. Discussion

Les deux types de pièges utilisés dans cette étude ont permis de capturer 30 espèces potentiellement prédatrices d'œufs ou larves de lépidoptères. Ces captures sont plus complémentaires que redondantes puisque seules 7 espèces sont communes. Il apparaît donc que la recherche des espèces prédatrices de *D. sylvestrella* passe par l'utilisation combinée de différentes techniques de piégeage. Il conviendra par conséquent de développer d'autres types de piège passifs et d'améliorer le rendement de ceux existants.

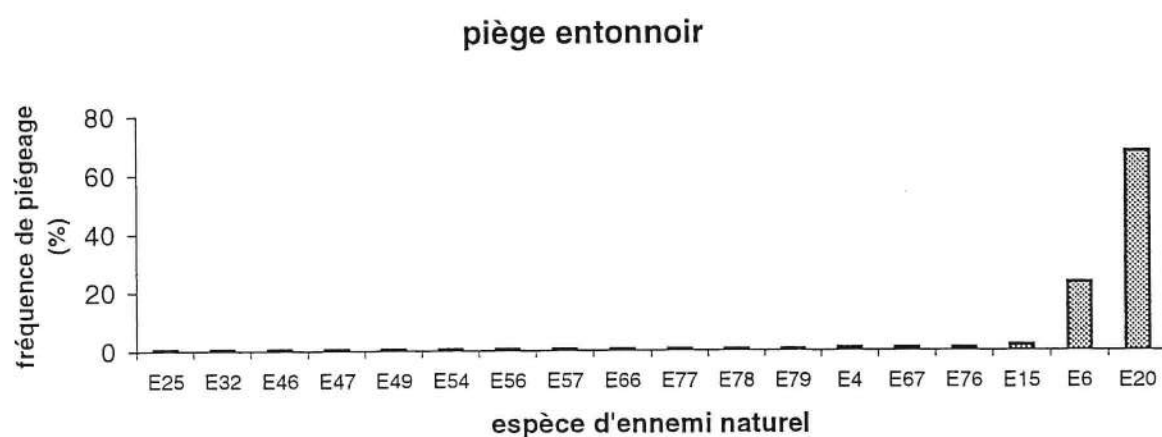
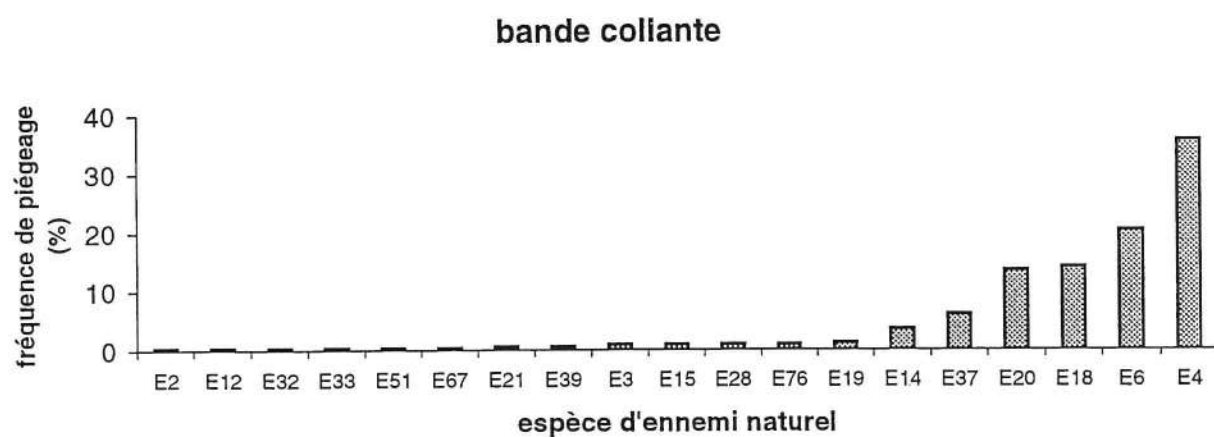
Les résultats de l'étude ne permettent pas l'identification certaine d'espèces de prédateurs incluant les œufs ou larves de *D. sylvestrella* dans leur régime alimentaire. Cela tient sans doute à deux raisons:

- il est impossible d'être certain qu'un arbre a bien reçu une ponte de *D. sylvestrella* et que celle-ci ou les larves néonates ont subi ensuite une prédation
- le nombre d'arbres testés et/ou le rendement des pièges sont trop faibles pour que cette incertitude puisse être contournée par l'approche statistique.

Il sera donc nécessaire de travailler dans ces deux directions pour espérer identifier la faune prédatrice associée à la pyrale du pin maritime.

Tableau IV. Résultats de captures d'espèces potentiellement prédatrices de *Dioryctria sylvestrella* sur bandes collantes et dans des pièges à entonnoir.

ESPECE		PREDATION		METHODE DE PIEGEAGE			
NOM	Code	OUI ?	NON	BANDE COLLANTE (moyenne/arbre)		PIEGE ENTONNOIR (moyenne/arbre)	
				OUI ? 7 arbres	NON 4 arbres	OUI ? 7 arbres	NON 5 arbres
Staphylin	2			0	0.3		
Larve coléoptère	3			0.1	0.5		
Crustacé	4			11.9	10.5	0.3	0
Araignée	6			5	9	2.4	2.6
Hyménoptère	12			0.1	0		
Scolopendre	14			2	0		
Trombidium	15			0.3	0.3	0.1	0.2
Dromius	18			5	3.5		
Hyménoptère	19			0.4	0.3		
Fourmi	20			2.4	7.5	2.3	3.6
Anthocoride	21			0.3	0		
Diptère	25					0	0.2
Thrips	28			0.1	0.5		
Diptère	32			0.1	0	0	0.2
Diptère	33			0	0.25		
Hyménoptère	37			2	1.8		
Larve anthocoride	39			0.1	0.3		
Larve de Blatte	46					0	0.2
Diptère	47					0.1	0
Coléoptère	49					0.1	0
Cloporte	51			0.1	0		
Coccinelle	54					0.1	0
Diptère	56					0	0.2
Larve chrysomèle	57					0.1	0
Hyménoptère	66					0.1	0
Blatte	67			0.1	0	0	0.2
Diptère	76			0.4	0	0.1	0.2
Hyménoptère	77					0	0.2
Mécoptère	78					0.1	0
Coléoptère	79					0	0.2
TOTAL espèces	30	23	20				



	bandes collantes	piège à entonnoir
nbre insectes piégés	351	237
S nbre d'espèces	19	18
R1 richesse spécifique	3,1	3,1
R2 richesse spécifique	1	1,2
Indice Simpson diversité	0,2	0,5
Indice Shannon diversité	1,9	1,1
nbre espèces abondantes	6,6	2,9
nbre espèces très abondantes	4,8	2

Figure 11. Histogramme des fréquences de captures d'espèces de prédateurs potentiels de *Dioryctria sylvestrella* et indices de biodiversité des piégeages en fonction du type de piège (20 pièges de chaque type).

3. Recherche des prédateurs potentiels de *Matsucoccus feytaudi*

3.1. Matériel et Méthodes

Il n'existe aucune espèce parasitoïde connue pour le genre *Matsucoccus*. Les ennemis naturels des cochenilles des pins ne sont donc que des espèces prédatrices. L'étude systématique des espèces prédatrices de *M. feytaudi* a été déjà réalisée dans le Sud Est de la France par Riom et al. (1971) et en Italie du Nord par Covassi et al. (1991). Les prédateurs présentant souvent un régime alimentaire polyphage, il n'existe en général qu'une faible spécificité du couple hôte – prédateur. Pour autant, dans le cas du genre *Matsucoccus*, il semble que les genres *Elatophilus* (punaise Anthocoridae) et *Hemerobius* (Hemerobiidae, famille proche des Chrysopidae) lui soit toujours associé.

Le premier objectif de notre étude a donc été de dresser l'inventaire des espèces de prédateurs potentiels de *M. feytaudi* dans l'écosystème forestier landais, notamment pour confirmer l'existence d'espèces du genre *Elatophilus* et *Hemerobius*.

Dans un deuxième temps nous avons recherché d'éventuelles corrélations entre niveau d'infestation par la cochenille et niveau d'abondance des espèces potentiellement prédatrices afin de déterminer lesquelles semblent préférentiellement associées.

Dans une parcelle du Domaine INRA de Pierroton, 14 pins maritimes d'une vingtaine d'années ont été abattus entre février et novembre 1997. Le tronc de ces arbres a été débité en rondins de 60 cm. Ces rondins, ramenés au laboratoire, ont été placés dans une chambre à CO₂ pour asphyxier la faune corticale, puis soumis à un battage pour la récolte. Les échantillons ont ensuite été stockés au congélateur. Après détermination sous loupe binoculaire, le nombre d'individus de chaque espèce a été noté pour chaque rondin de chaque arbre.

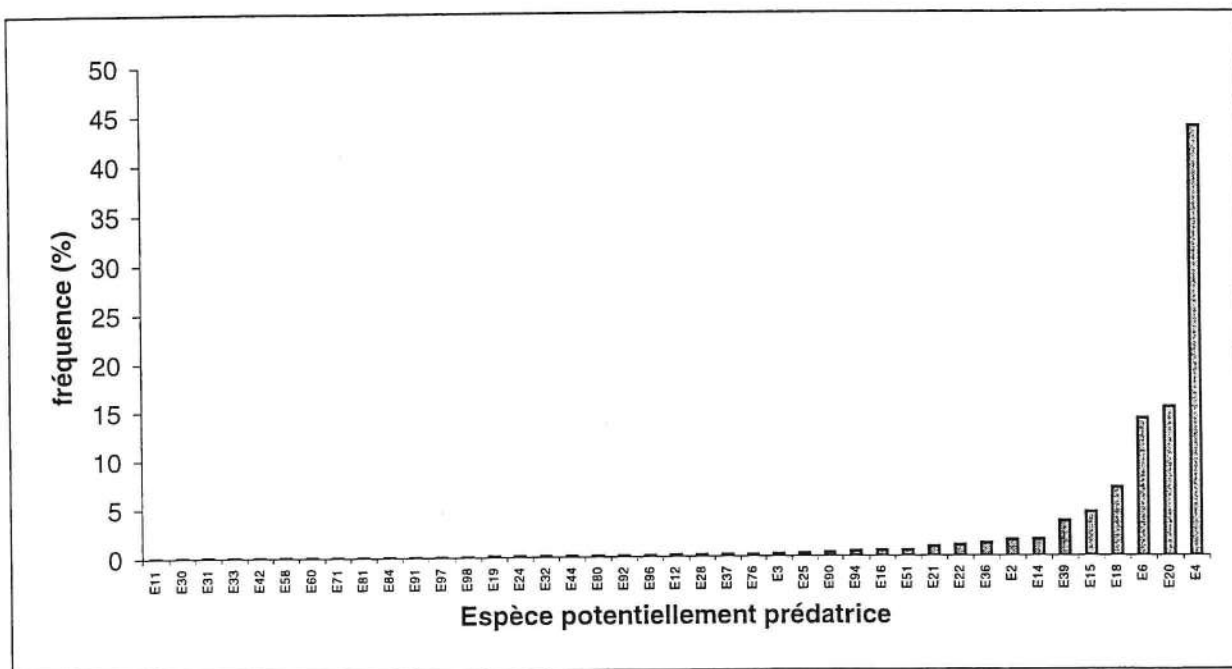
Dans le même temps, le comptage des larves de deuxième stade de *M. feytaudi* a été effectué. Après avoir identifié le premier et le dernier rondin infesté de chaque arbre, une bande de 10 cm sur toute la circonférence a été écorcée sur le rondin central pour le dénombrement des larves sous binoculaire. A l'aide de ces données un modèle de distribution des larves le long du tronc, fondée sur la loi Normale, a été établi pour chaque arbre de façon à donner une estimation du nombre de larves L2 par rondin.

3.2. Résultats

a – Inventaire de la faune corticale potentiellement prédatrice de M. feytaudi

Sur les 14 pins maritimes étudiés, une quarantaine d'espèces potentiellement prédatrices ont pu être identifiées. La plupart sont rares, 7 sont plutôt abondantes (fig. 12): il s'agit par ordre de fréquence d'un staphylin (E2), un scolopendre (E14), une punaise anthocoride, probablement *Elatophilus nigricornis* sous forme adulte (E22) et larvaire (E39), un acarien rouge du genre *Trombidium* (E15), le coléoptère carabique *Dromius quadrinotatus* (E18), une fourmi (E20), une araignée (E6), et une espèce de crustacé terrestre (E4). Il faut également noté la présence d'une autre espèce de punaise anthocoride (E21).

Bien que les récoltes aient été pratiquées sur des arbres et des époques différents, il apparaît que la méthode de battage permet une récolte plus riche et plus diversifiée en espèces que les bandes collantes ou le piège à entonnoir (fig. 11).



nbre insectes récoltés	1523
S nbre d'espèces	41
R1 richesse spécifique	5,5
R2 richesse spécifique	1,1
Indice Simpson diversité	0,2
Indice Shannon diversité	2
nbre espèces abondantes	7,2
nbre espèces très abondantes	4,1

Figure 12. Histogramme des fréquences de récolte d'espèces de prédateurs potentiels de *Matsucoccus feytaudi* et indices de biodiversité des récoltes. (14 arbres échantillonnés)

b – Relations entre niveau d'infestation par M. feytaudi et niveau d'abondance des prédateurs

Aucune corrélation significative n'a pu être mise en évidence entre les moyennes d'infestation par *M. feytaudi* et les moyennes d'abondance de prédateurs par arbre.

En revanche, parmi les 7 espèces les plus abondantes de prédateurs, 4 présentent des profils de distribution sur la hauteur du tronc comparables à celle des larves de *M. feytaudi*, c'est à dire proche de la loi Normale (fig. 13). Il s'agit des deux espèces de punaises anthocorides, de l'acarier du genre *Trombidium* et du coléoptère carabique *Dromius quadrinotatus*. Pour les trois autres espèces (araignée, fourmi, crustacé), il existe un gradient vertical continu. Il est difficile d'interpréter cette distribution au regard de celle des larves de cochenille, ces trois espèces se caractérisant par une forte mobilité sur l'écorce du tronc.

Des analyses de régression linéaire confirment ces résultats (fig. 14). En effet, le nombre moyen de larves de *M. feytaudi* par rondin est significativement corrélé avec le nombre moyen de punaises anthocorides E21 ($P = 0.002$), d'adultes ($P = 0.05$), de larves ($P = 0.0001$) et du nombre total d'*Elatophilus nigricornis* ($P = 0.0001$), d'acarier du genre *Trombidium* ($P = 0.02$) et du coléoptère carabique *Dromius quadrinotatus* ($P = 0.0001$).

3.3 Discussion

La méthode de récolte par battage a permis d'identifier un grand nombre d'espèces potentiellement prédatrices. Elle paraît réunir les deux types de faune corticole respectivement collecté par piège à entonnoir et bandes collantes. Comme elle est destructive, elle ne pourra cependant pas être utilisée dans les dispositifs expérimentaux installés dans le massif des Landes. Par ailleurs, elle n'a pas permis de mettre en évidence la présence d'espèces couramment associées à la cochenille, notamment dans le Sud Est, comme les *Coccinellidae* (genre *Rhizobius*), les *Raphidiidae* et les *Hemerobiidae*. Pour cette dernière famille pourtant il est presque certain qu'au moins une espèce prédatrice de *M. feytaudi* existe en Aquitaine, probablement *Hemerobius stigma*, puisque nous la capturons régulièrement sur des pièges à phéromones de la cochenille. Nous avons en effet montré, avec des collègues israéliens, que les phéromones sexuelles des espèces de cochenilles du genre *Matsucoccus* (*feytaudi*, *josephi*, *matsumurae*) constituent des kairomones pour les prédateurs du genre *Hemerobius* et du genre *Elatophilus* (*nigricornis*, *hebraicus*).

Les analyses quantitatives ont mis en évidence des corrélations positives entre les profils de distribution intra-arbre des larves de cochenille et celles de 4 espèces de prédateur: 2 punaises anthocorides, un acarier et un coléoptère carabique. Ces correspondances pourraient être fortuites, liée à une troisième variable explicative, comme la structure de l'écorce par exemple. Mais les périodes de récolte ne correspondent pas à des phases de recherche de site d'abri par les prédateurs. De plus l'écorçage réalisé pour le dénombrement des larves de *M. feytaudi* n'a pas mis en évidence d'autres proies potentielles pour les prédateurs identifiés. Il semble donc que les relations quantitatives obtenues correspondent bien aux relations proies – prédateurs classiques, où l'abondance de la proie, ici celle des larves de *M. feytaudi*, détermine celle des prédateurs. Ces résultats apparaissent donc encourageants pour la recherche des mécanismes de régulation des populations de cochenille au voisinage des boisements de feuillus car ils devraient permettre de cibler les études de gradient de population de prédateurs sur un nombre restreint d'espèces préalablement choisies.

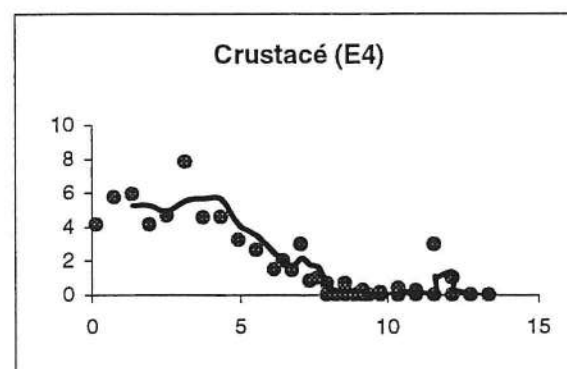
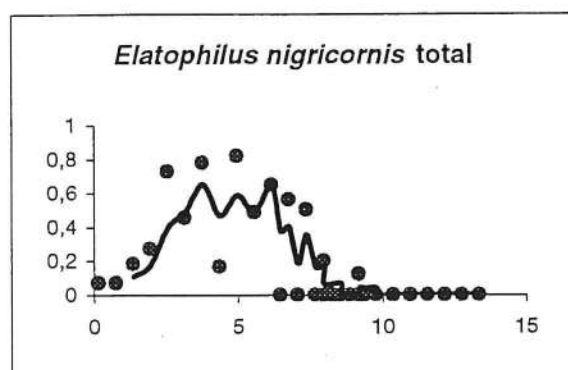
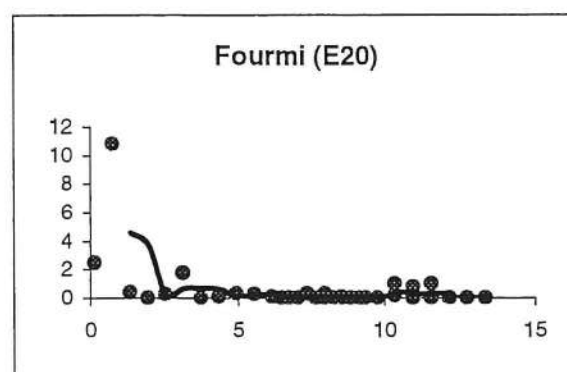
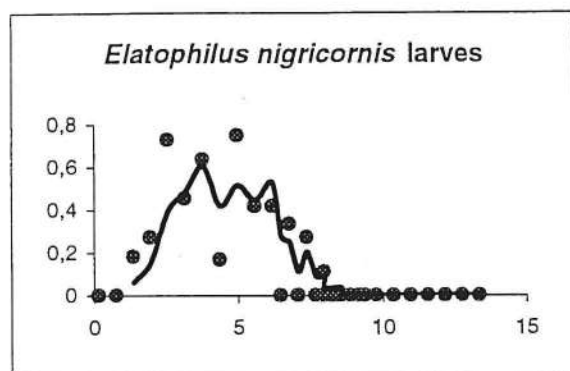
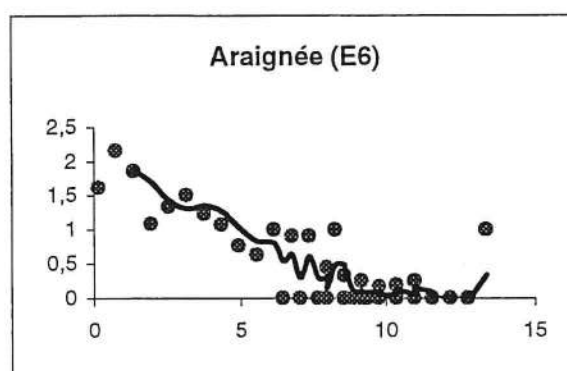
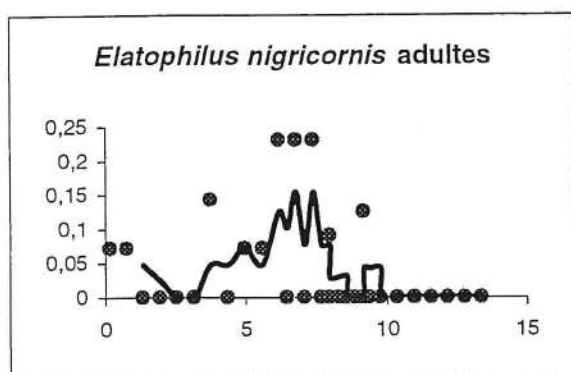
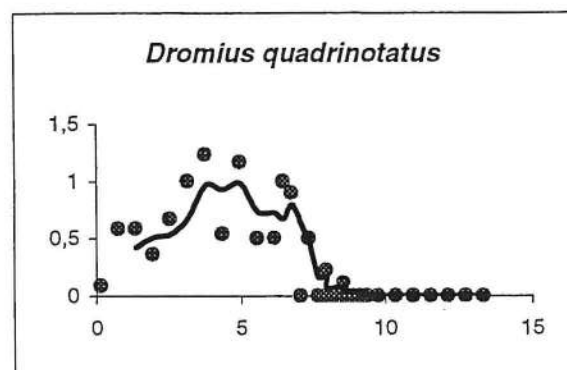
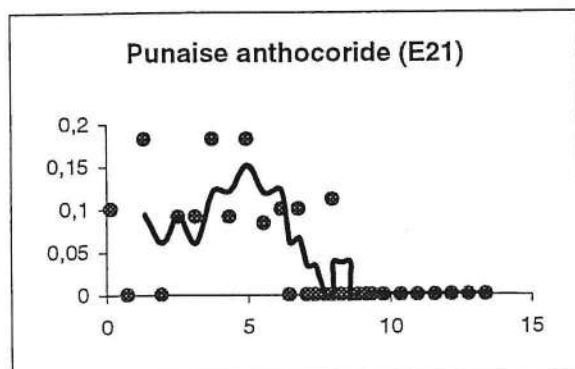
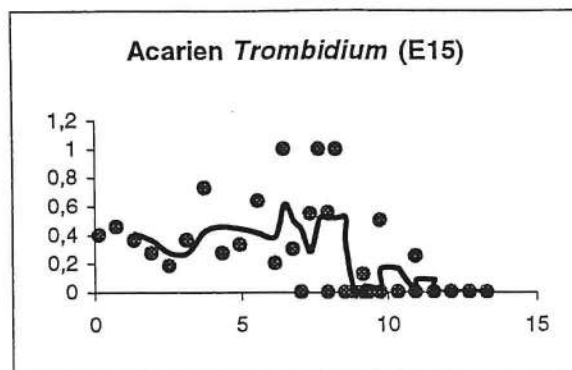
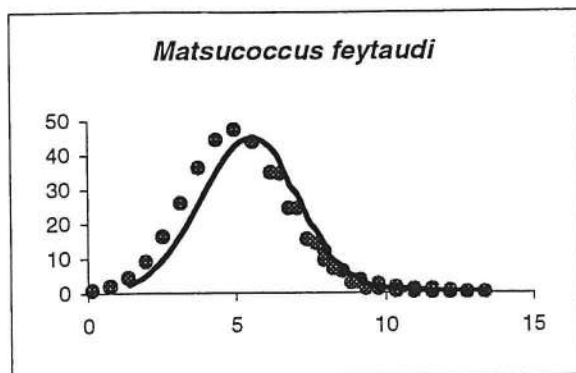


Figure 13. Profils moyens de distribution des larves de *Matsucoccus feytaudi* et de ses prédateurs potentiels le long du tronc de 14 pins maritimes (en trait plein: moyenne mobile sur pas de 3)

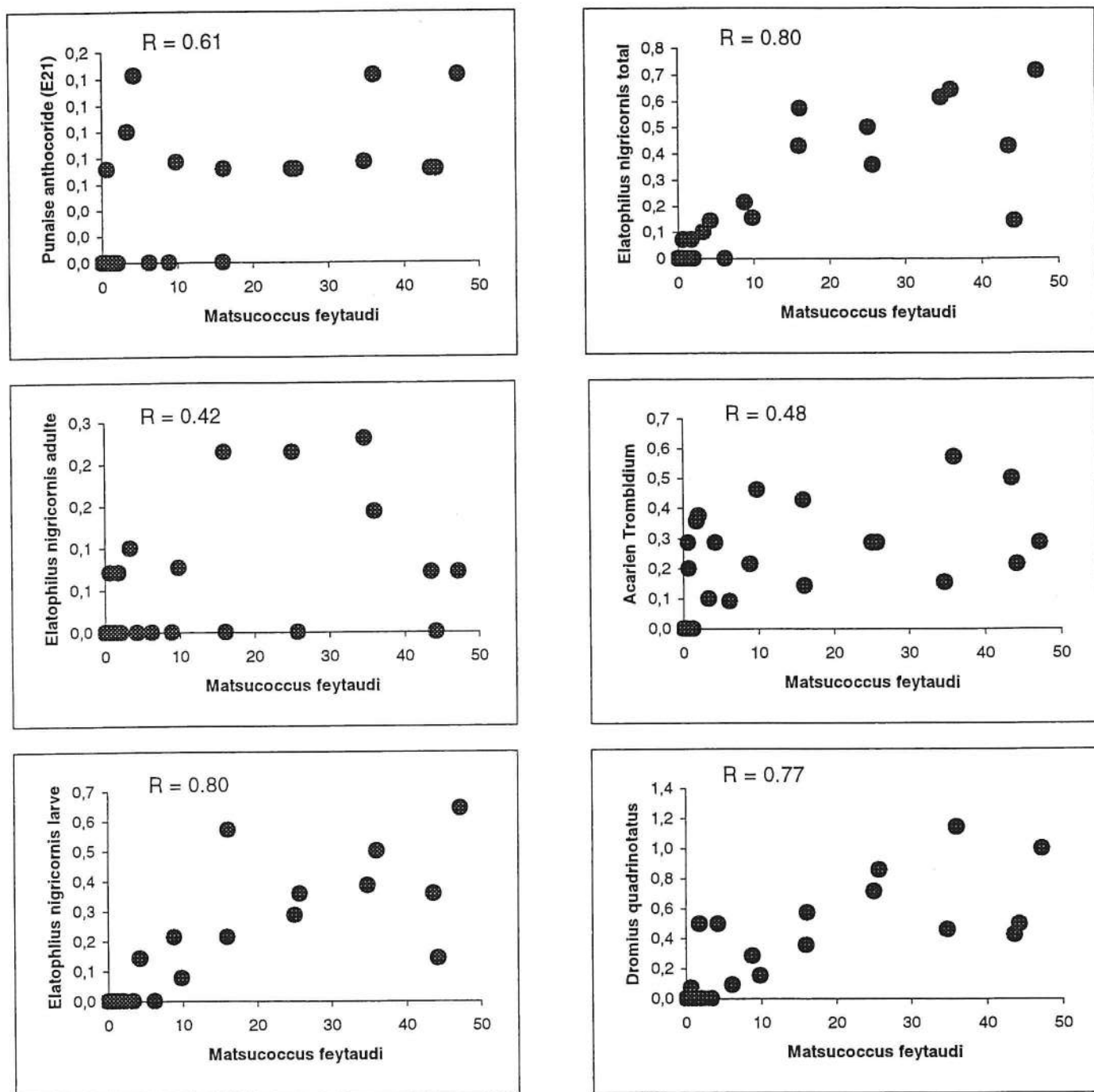


Figure 14. Corrélations entre le nombre moyen de larves de *Matsucoccus feytaudi* et le nombre moyen de prédateurs par rondin de 60 cm de Pin maritime (14 arbres, 23 rondins)

Cela étant, il convient de continuer l'étude des autres espèces de prédateurs potentiels, comme les fourmis et les araignées. En effet ce n'est pas parce que les distributions d'abondance intra – arbre ne correspondent pas que ces espèces n'exercent pas de régulation trophique: elles peuvent tout simplement présenter une forte mobilité qui leur permet d'échapper au piégeage. Il reste donc prioritaire de compléter l'inventaire des espèces prédatrices, notamment en recherchant celles déjà décrites dans d'autres régions, en développant ou en améliorant les méthodes de piégeage. Comme pour *D. sylvestrella*, il s'agira de mieux assurer la détermination des espèces effectivement prédatrices de *M. feytaudi* soit en vérifiant le régime alimentaire des espèces soupçonnées de prédation soit en améliorant l'efficacité et la localisation des piégeages pour réduire le risque de récolte d'insectes sans relation trophique avec la cochenille.

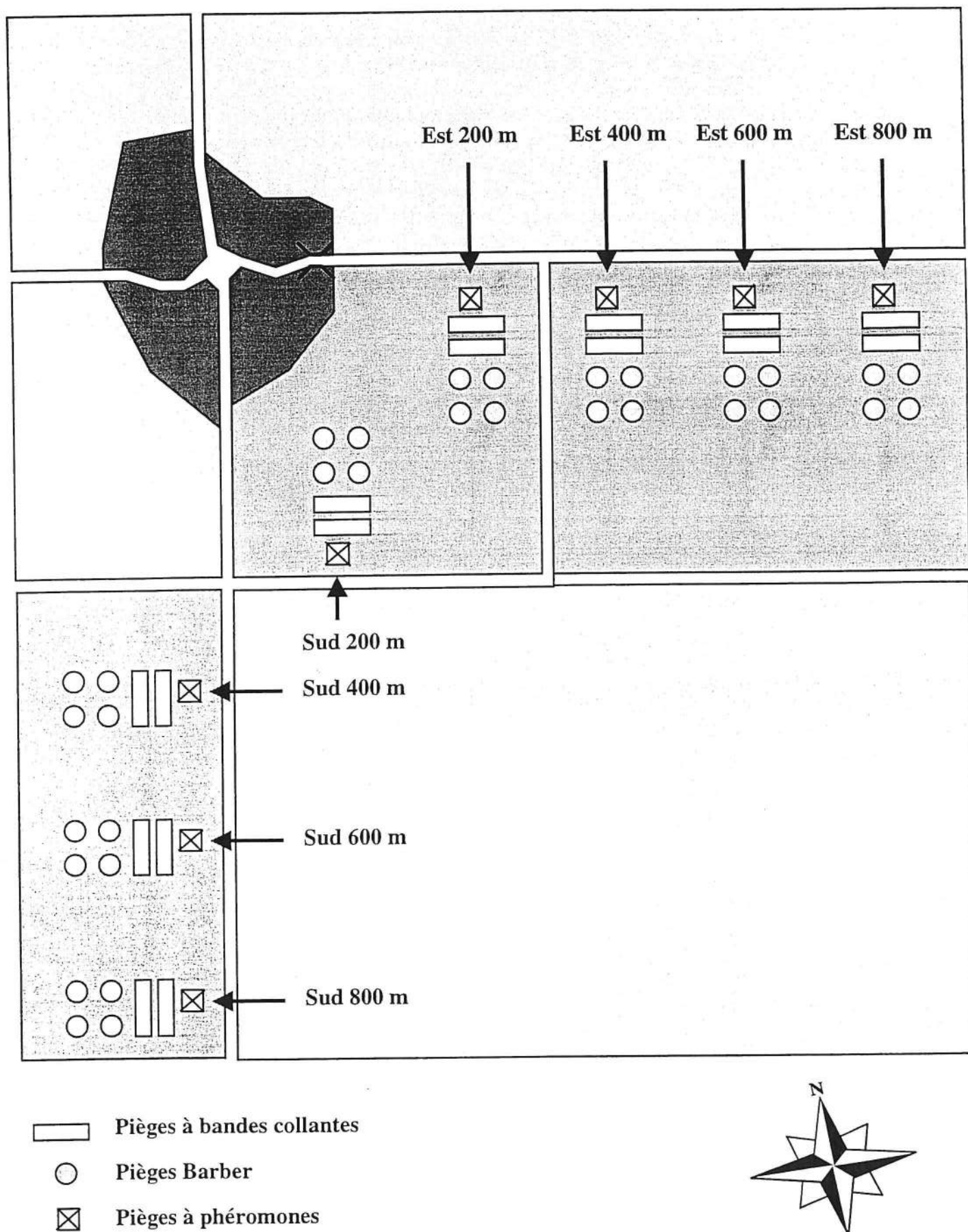


Figure 15. Dispositif de piégeage des prédateurs au voisinage de l'îlot de feuillus de Malakoff

III

EFFET DU VOISINAGE DE PARCELLES DE FEUILLUS SUR LES NIVEAUX DE PIEGEAGE DES INSECTES PREDATEURS POTENTIELS DE LA PYRALE ET DE LA COCHENILLE DU PIN MARITIME

1. Objectifs

Ayant montré d'une part l'existence de gradients d'infestation du Pin maritime par *D. sylvestrella* et *M. feytaudi* au voisinage de boisements de feuillus et identifié d'autre part des espèces d'arthropodes potentiellement prédatrices de ces deux ravageurs, nous avons cherché à décrire la répartition spatiale de ces espèces dans et au voisinage des mêmes îlots de feuillus. De nouveaux types de piégeage ont également été mis en place pour compléter la recherche des espèces clés de prédateurs et optimiser leur échantillonnage sous feuillus et sous Pin maritime.

2. Matériels et Méthodes

L'étude sur la répartition spatiale des prédateurs potentiels de la pyrale et de la cochenille a été réalisée en 1998, sur le dispositif de Malakoff.

2.1. Bandes collantes

Comme dans l'étude portant sur les prédateurs de *M. feytaudi*, des bandes collantes double face ont été installées directement sur l'écorce du tronc, à hauteur moyenne des niveaux d'infestation maximum des arbres par la cochenille dans les parcelles Sud et Est, soit à 5 m environ. Deux arbres ont ainsi été équipés tous les 200 m dans les deux parcelles de Pin maritime (fig. 15). A l'intérieur du boisement de feuillus de Malakoff, une bande collante a également été installée sur 2 arbres de chacune des trois essences feuillues prédominantes: *Betula pendula*, *Quercus rubra* et *Quercus robur* (fig. 16).

Ces bandes collantes ont été mises en place du 15/6/98 au 6/7/98. A l'issue de cette période, il a été décidé d'interrompre leur utilisation, compte tenu de la difficulté de mise en place et du faible rendement de capture.

2.2. Pièges à kairomones

Dans des expérimentations précédentes, nous avons pu observer la capacité des pièges à phéromone de *M. feytaudi* à capturer à la fois *Elatophilus nigricornis* et *Hemerobius stigma*, deux des plus importants prédateurs de la cochenille. La phéromone sexuelle de *M. feytaudi* agit donc comme une kairomone vis à vis de ses prédateurs. Cette action ne semble possible que pour des concentrations assez élevées du mélange phéromonal, au moins supérieures à 100 µg, traduisant peut être le transfert d'une information sur la densité de proies en préalable au déplacement du prédateur. Comme par ailleurs les bandes collantes et les pièges à entonnoirs se sont révélés peu ou pas efficaces à capturer ces prédateurs, nous avons utilisé des pièges à phéromones pour analyser leur répartition spatiale dans et au voisinage du boisement de feuillus.

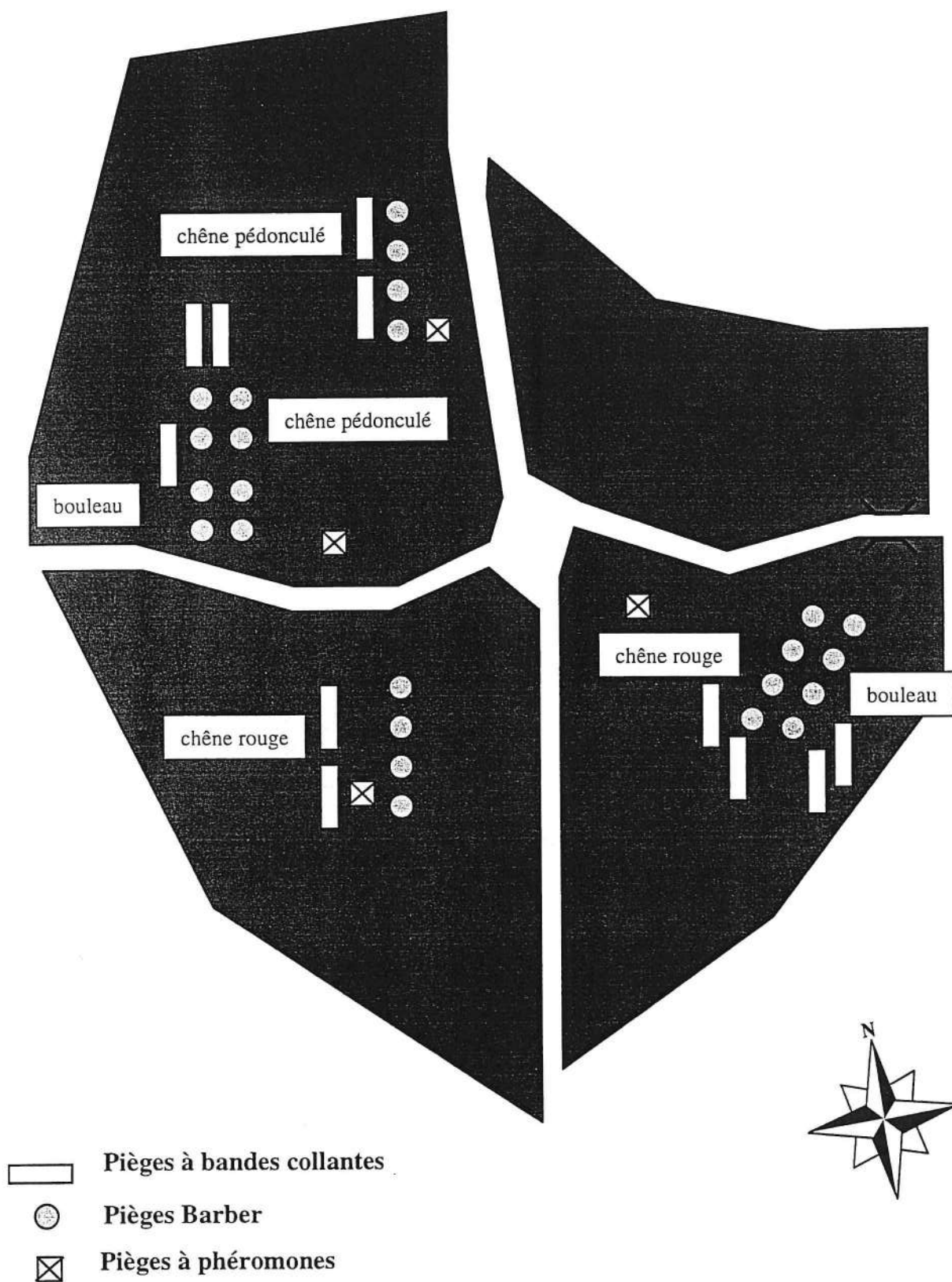


Figure 16. Dispositif de piégeage des prédateurs dans l'îlot de feuillus de Malakoff

Le piège à kairomones est constitué d'une plaque en polypropylène blanc, couverte de plusieurs feuillets transparents englués. Il est fixé directement sur le tronc, à hauteur d'homme. Le diffuseur de phéromones est ensuite épinglé au centre du piège. Il est renouvelé toutes les deux semaines. Le piège est relevé chaque semaine, sans permutation: le feuillet extérieur avec les insectes capturés est décollé puis recollé sur un transparent pour comptage au laboratoire.

Dans cette étude, les diffuseurs à phéromones étaient dosés à 400 µg. Un piège a été installé tous les 200 m dans les parcelles Sud et Est de Pin maritime du dispositif de Malakoff (fig. 15). Quatre pièges ont été mis en place dans le boisement de feuillus, 2 dans un environnement de chênes pédonculés et 2 dans un environnement de chênes rouges (fig. 16).

2.3. Pièges Barber

Les pièges Barber ont été mis au point pour capturer les insectes se déplaçant au sol. Ils permettent donc de compléter l'étude des prédateurs potentiels de *D. sylvestrella* et *M. feytaudi* en élargissant notamment la recherche aux coléoptères carabiques ou staphylins rarement piéger sur bande collante ou piège à entonnoir. Ils sont constitués d'un pot d'environ 40 cl, enterré jusqu'à ras bord et rempli d'un liquide de conservation additionné de mouillant. Ils sont recouverts d'une plaque en bois, non jointive, pour éviter la chute des débris végétaux. Le sol est nettoyé aux abords du piège et une légère pente ascendante est aménagée de telle sorte que les insectes circulant dans la litière forestière tombent dans le pot et se noient dans le liquide. Pour les besoins de notre étude, nous avons utilisé des pièges unidirectionnels: le couvercle en bois ne présentait qu'une ouverture, permettant de repérer les insectes se déplaçant soit en direction des pins maritimes ou soit en direction des feuillus.

Dans le dispositif de Malakoff, 4 pièges Barber (2 pour chaque direction de déplacement) ont été installés tous les 200 m dans les parcelles Sud et Est de Pin maritime (fig. 15). Quatre pièges ont également été mis en place dans le boisement de feuillus au pied de 2 arbres de chacune des trois essences feuillues prédominantes: *Betula pendula*, *Quercus rubra* et *Quercus robur* (fig. 16).

Les pièges ont été relevés chaque semaine. Les pots ont été vidés dans des flacons pour tamiser, trier et identifier au laboratoire les insectes capturés. Les pots ont ensuite été remis en place et remplis de liquide de piégeage et de conservation (eau + ammonium quaternaire aux propriétés algicides et bactéricides).

2.4. Autres pièges

Nous avons initialement prévu d'installer des pièges à entonnoir d'origine polonaise pour compléter les captures au niveau du tronc mais des problèmes d'approvisionnement nous en ont empêché.

Des pièges jaunes englués ont été également mis en place sur le tronc des arbres pour essayer de compléter le piégeage des prédateurs aux diptères et hyménoptères mais les résultats de capture se sont avérés trop faibles.

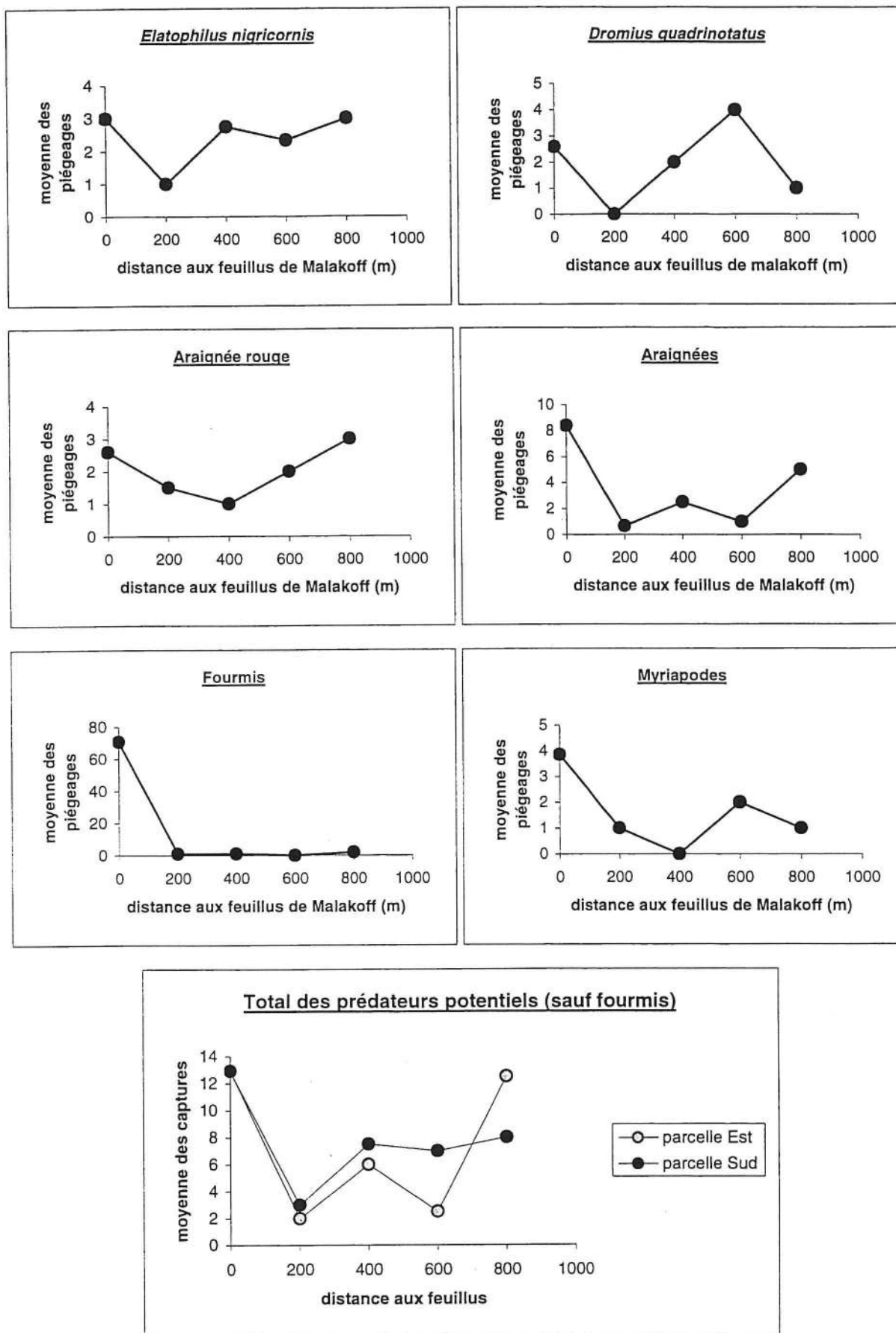


Figure 17. Gradient de captures d'espèces prédatrices sur bandes collantes, dans et au voisinage de l'îlot de feuillus de Malakoff.

3. Résultats

3.1. Effet du voisinage d'un boisement de feuillus sur la répartition des captures de prédateurs

a – captures sur bandes collantes

Les captures réalisées sur bandes collantes du 15/6/98 au 6/7/98 ont permis de vérifier la présence d'espèces potentiellement prédatrices de *D. sylvestrella* et *M. feytaudi* dans l'îlot de feuillus de Malakoff (ordonnées à l'origine des graphes de la fig. 17).

Les cinq espèces ou groupes d'espèces prédatrices piégées, à savoir le coléoptère carabique *Dromius quadrinotatus*, la punaise anthocoride *Elatophilus nigricornis*, les araignées, fourmis et myriapodes, montrent ensuite une même décroissance des captures jusqu'à 200 m ou 400 m. Puis une même tendance à l'augmentation des captures avec la distance aux feuillus peut être observée (fig. 17). Cette forme de distribution concave se retrouve aussi bien dans la parcelle Est que dans la Sud (fig. 17).

Sauf dans le cas des fourmis dans le boisement de feuillus, les niveaux de capture moyens sur bandes collantes sont faibles.

b – captures dans les pièges à kairomones

Les résultats de piégeage kairomonal de la punaise anthocoride *Elatophilus nigricornis* semblent assez cohérents avec ceux obtenus sur bandes collantes (fig. 18). Les niveaux de capture moyens sont assez faibles (inférieurs à 10), des individus ont été capturés dans l'îlot de feuillus et il semble exister une faible tendance, non significative, à l'augmentation des captures entre 400 et 800 m. La seule différence notable entre les deux séries de piégeage se situe à 200 m, avec une inversion de la forme du gradient.

Les captures du prédateur *Hemerobius stigma* montrent un profil très différent (fig. 18). En effet, le niveau de présence de l'insecte dans l'îlot de feuillus, tout au moins pendant l'été, est très faible et en tous cas négligeable par rapport à celui enregistré dans les parcelles de pins voisines. Ensuite, il existe un gradient continu et significatif des captures qui augmentent avec la distance aux feuillus. Observé aussi bien dans la parcelle Est que dans la Sud, il présente le même profil que le gradient de capture de *M. feytaudi*, une de ses proies habituelles (fig. 3).

c – captures dans les pièges Barber

Les pièges Barber ont permis d'élargir la connaissance de la faune prédatrice dans le dispositif de Malakoff puisque, dans l'été 1998, quatre espèces de coléoptères carabiques prédateurs ont été capturées (*Megodontus purpurascens*, *Notiophilus rufipes*, *Nebria brevicollis* et *Pterotichus* sp. ainsi que sept espèces de coléoptères staphylins prédateurs (non identifiées). Par ailleurs des araignées, des fourmis et des myriapodes ont également été collectés. Toutes ces espèces potentiellement prédatrices d'insectes ont été retrouvées dans l'îlot de feuillus (fig. 19 et 20).

L'espèce *Megodontus purpurascens* ne semble pas montrer de gradient de piégeage au voisinage des feuillus (fig. 19). La comparaison des résultats obtenus à l'aide des pièges unidirectionnels indique une relative égalité entre les captures de carabes se dirigeant vers les feuillus et celles des carabes se déplaçant vers les pins. Ces données pourraient être

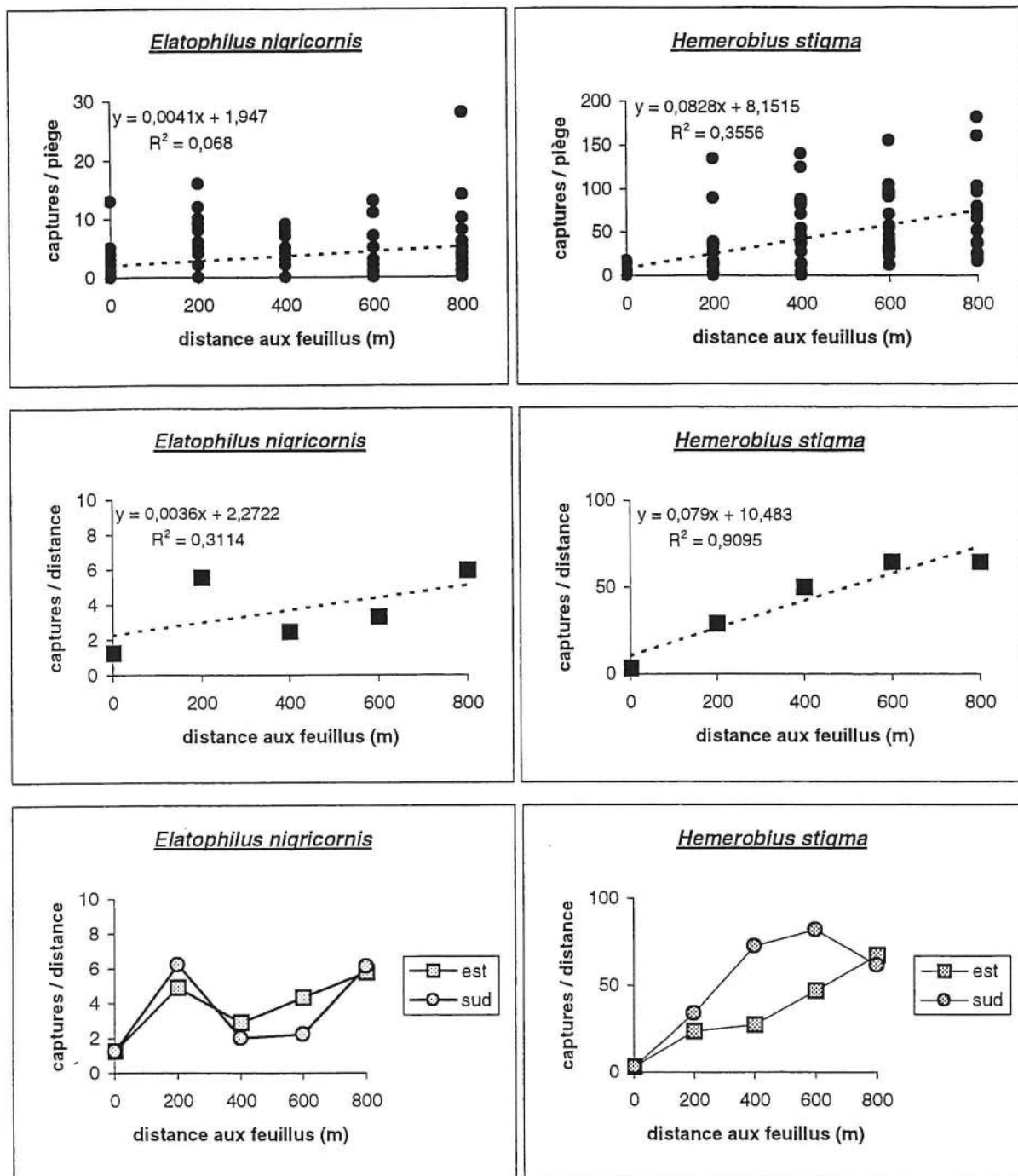


Figure 18. Gradients de captures des prédateurs *Elatophilus nigricornis* et *Hemerobius stigma* sur pièges à phéromones situés au voisinage de l'îlot de feuillus de Malakoff (diffuseurs dosés à 400 µg, piégeage du 16/7/98 au 16/9/98)

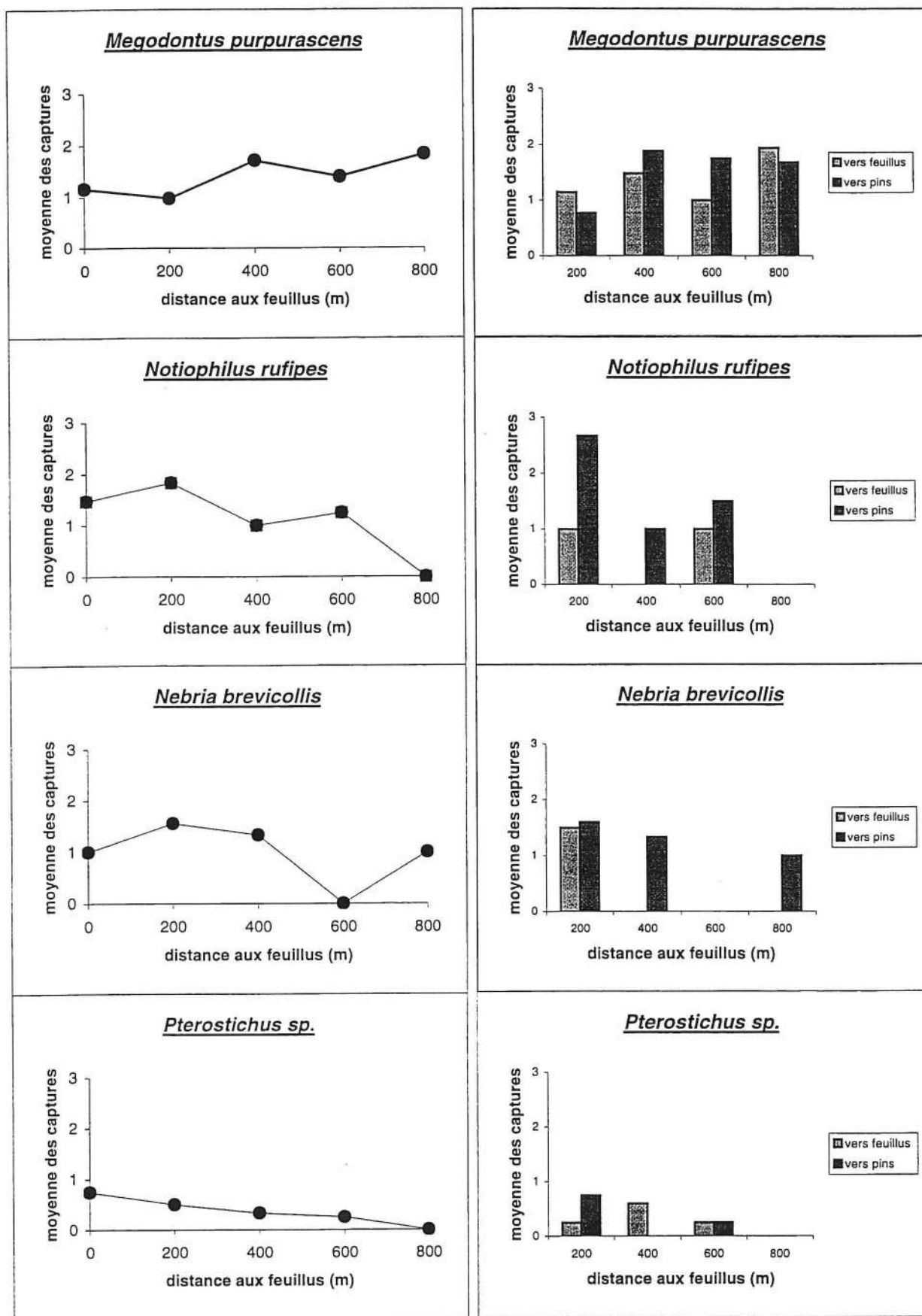


Figure 19. Gradient de capture de 4 espèces de coléoptères carabiques dans des pièges Barber disposés dans et au voisinage de l'îlot de feuillus de Malakoff. Comparaison des captures dans les pièges unidirectionnels.

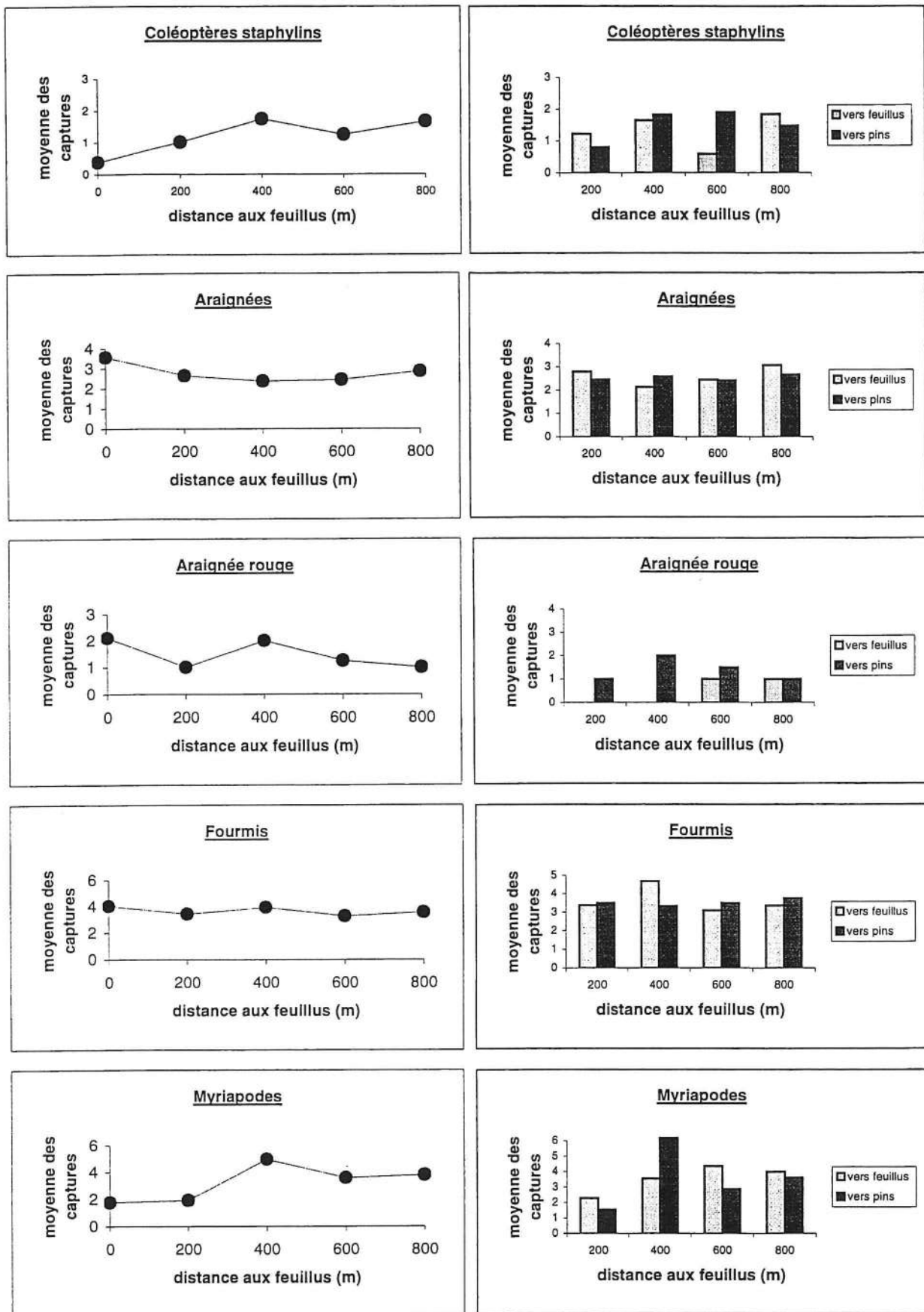


Figure 20. Gradient de capture d'arthropodes prédateurs dans des pièges Barber disposés dans et au voisinage de l'îlot de feuillus de Malakoff. Comparaison des captures dans les pièges unidirectionnels.

révélatrices d'une présence plutôt uniforme des individus de cette espèce dans le milieu forestier, indépendamment de la nature des essences du couvert.

En revanche, les trois espèces de carabes présentent une tendance à la décroissance des captures avec la distance aux feuillus ainsi qu'une proportion plus forte de captures dans les pièges interceptant les insectes qui se déplacent vers les parcelles de pin (fig. 19). Ce résultat pourrait indiquer l'existence d'une "réserve" d'individus de ces espèces dans l'îlot de feuillus, à partir de laquelle les insectes pourraient se disperser de façon centrifuge dans les parcelles de Pin maritime voisines.

Si l'on retient ces deux modèles de comportement, il est possible de rapprocher les espèces de coléoptères staphylins, d'araignées et de myriapodes du type "Megodontus" c'est à dire sans gradient de dispersion (fig. 20). Les espèces d'araignée rouges et de fourmis semblent davantage se rapprocher du type "carabe" général, c'est à dire avec tendance à la décroissance des captures et piégeage préférentiel vers l'extérieur de la parcelle de feuillus.

3.2. Comparaison des captures de prédateurs associées aux différentes essences de feuillus.

Les bandes collantes et les pièges Barber ayant été installés sur ou au pied d'arbres de 3 essences différentes (*Betula pendula*, *Quercus rubra*, *Quercus robur*), il est possible de comparer la faune de prédateurs associée à chacune d'entre elles. Compte tenu de leur rayon d'action plus grand, l'interprétation des captures obtenues sur des pièges à phéromone est plus délicate. Dans cette étude, elle se cantonne à la comparaison des piégeages réalisés en "ambiance" chêne rouge et chêne pédonculé.

Les niveaux de captures obtenus dans les pièges passifs sont trop faibles pour permettre de déceler des différences significatives entre essences feuillues. Cependant les piégeages réalisés avec les bandes collantes, appliquées directement sur l'arbre et donc probablement plus révélatrices des faunes associées, semblent indiquer assez nettement une faune plus pauvre sur bouleau que sur chênes et des densités de la punaise anthocoride *E. nigricornis* plus importantes sur chêne pédonculé que sur chêne rouge (fig. 21). Par principe, les pièges Barber capturant des insectes très mobiles sur la litière forestière, ils ne permettent pas de distinguer de faune particulière associée à l'une ou l'autre des essences de feuillus (fig. 21).

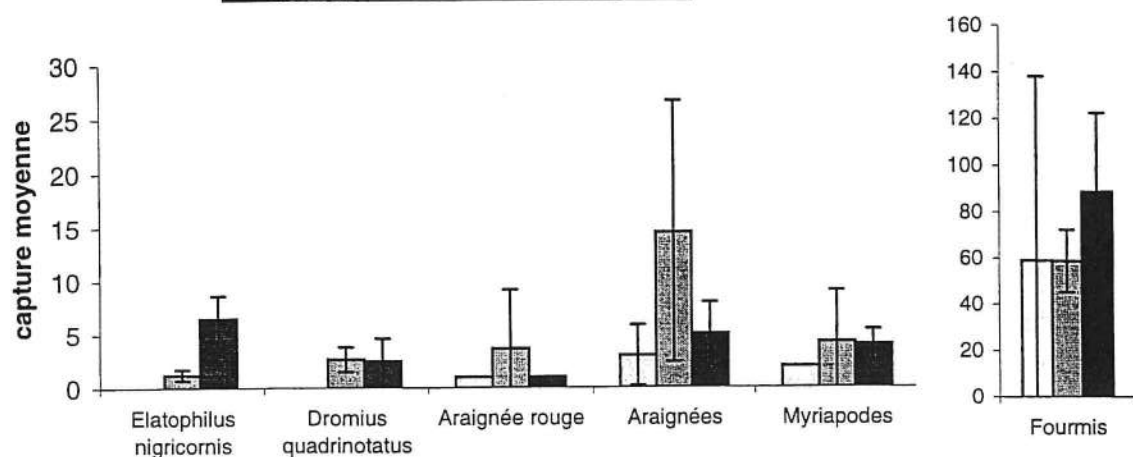
Les pièges à phéromones ont piégé significativement plus de punaises *E. nigricornis* et d'hémérobes *H. stigma* dans les zones où domine le chêne pédonculé que dans celles où le chêne rouge est majoritaire mais ces résultats sont à prendre avec précaution car le rayon d'attraction de ces pièges et les capacités de vol de ces insectes sont inconnus.

4. Discussion

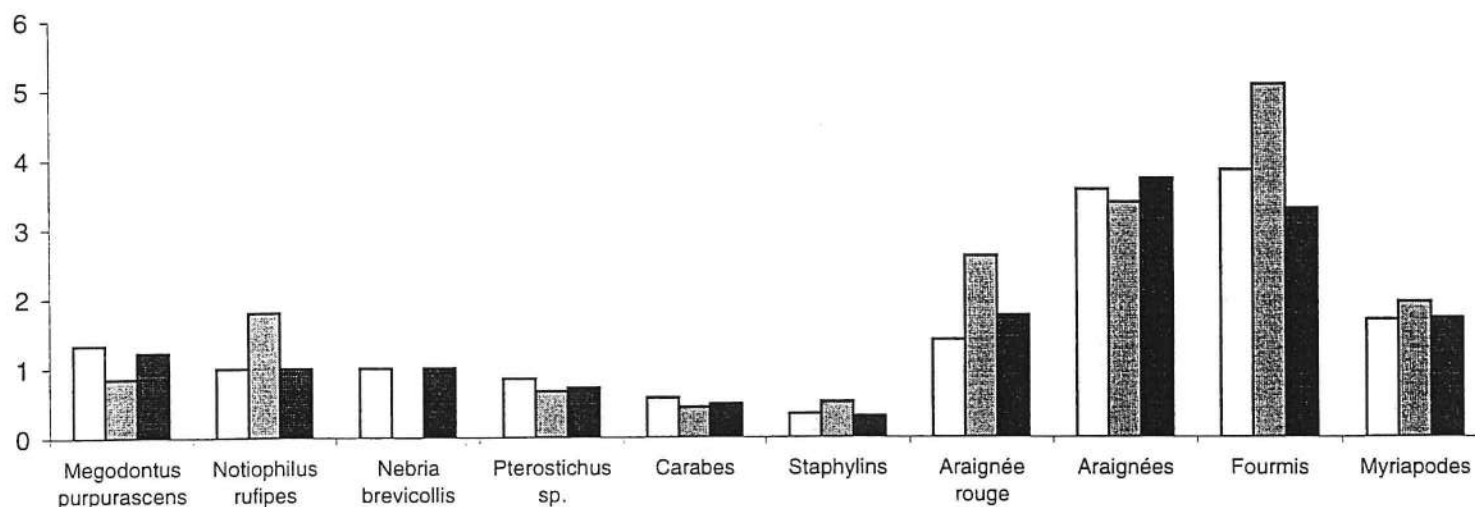
4.1. Faune prédatrice sous feuillus

Les piégeages réalisés dans le dispositif de Malakoff ont permis de démontrer la présence d'un grand nombre d'espèces d'arthropodes prédateurs d'insectes dans un boisement isolé de feuillus. Aucune de ces espèces n'est apparue comme spécifique des feuillus puisque toutes ont aussi été capturées dans les parcelles de pin maritime voisines. Cette observation peut indiquer que ces prédateurs sont polyphages, ou encore généralistes, s'attaquant aussi bien aux phytophages des feuillus que des conifères. Elle peut aussi être interprétée comme une mise en évidence de la mobilité de ces espèces prédatrices. Elles pourraient en effet "résider" dans

Piégeage sur bandes collantes



Piégeage dans pièges Barber



Piégeage sur pièges à kairomones

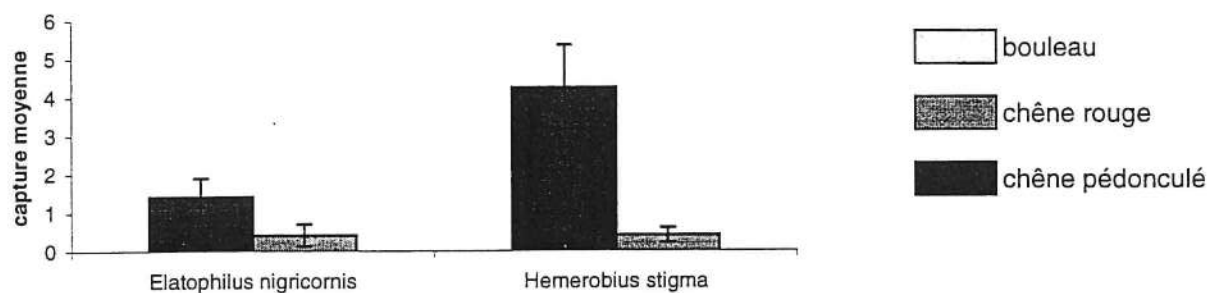


Figure 21. Comparaison des captures de prédateurs associées à trois essences feuillues par différentes méthodes de piégeage.

une parcelle donnée et seulement "visiter" la parcelle voisine, le piégeage les "fixant" à un instant donné de ces transferts. Il conviendrait donc de mieux connaître la biologie de ces espèces, en particulier leur régime alimentaire et leurs besoins en site d'abri pour comprendre la raison de leur présence dans les deux types de parcelles

Parmi les espèces piégées sous feuillus, un certain nombre ont été signalées comme potentiellement prédatrices de *D. sylvestrella*: les araignées, les fourmis, les punaises anthocorides et le coléoptère *Dromius quadrinotatus*. De même, les études de corrélations entre niveaux de population de *M. feytaudi* et niveaux de présence des prédateurs ont permis de dresser une liste d'espèces potentiellement prédatrices de la cochenille: *E. nigricornis*, *D. quadrinotatus*, l'acarien *Trombidium sp.* (fig. 14) et *H. stigma* (fig. 18). Toutes ont été retrouvées dans l'îlot de feuillus de Malakoff, excepté le trombidium pour lequel le système de piégeage était sans doute inadapté. Ces résultats semblent donc compatibles avec l'hypothèse du rôle des feuillus comme réservoir, au moins partiel ou temporaire, de certaines espèces permettant la régulation des populations de ravageurs dans les peuplements de Pin maritime voisins.

Les résultats de l'étude sont encore trop partiels pour permettre de distinguer des faunes associées à différentes essences de feuillus. Pourtant certaines données préliminaires obtenues sur des arbres de plus de trente ans semblent indiquer une faune de prédateurs plus riche sur chênes que sur bouleau, et plus abondante sur chêne pédonculé que sur chêne rouge. Des études réalisées en Grande Bretagne sur l'entomofaune signalent les mêmes différences entre *Quercus* et *Betula* et interprètent la diversité de la faune associée à l'ancienneté de la présence d'une essence dans la zone (Kennedy et Southwood, 1984). Ces observations semblent en tous cas confirmer l'intérêt d'avoir retenu trois espèces de chêne dans les plantations expérimentales de feuillus des dispositifs de Pontenx et Biscarosse et elles soulignent la nécessité de considérer l'intérêt respectif des différentes composantes des mélanges de feuillus pour optimiser leur application pratique.

4.2. Dynamique spatiale des prédateurs au voisinage des feuillus

Quatre grands types de profil de répartition des insectes prédateurs au voisinage de l'îlot de feuillus de Malakoff ont pu être déterminés (fig. 17 à 20).

Le premier montre une répartition homogène sans effet de la distance aux feuillus. Il caractérise la distribution des captures des coléoptères staphylinins et du carabe *M. purpurascens*. Il est difficilement interprétable, cette homogénéité pouvant révéler soit une "indifférence" aux espèces proies qui, elles, manifestent un gradient soit une forte mobilité rendant "illisible" leur relation avec les densités de proies.

Le deuxième type de répartition des captures, essentiellement représenté par *H. stigma* et dans une moindre mesure par *E. nigricornis*, se distingue par l'existence d'une augmentation significative avec la distance aux feuillus. Il peut être interprété comme la manifestation spatiale de la corrélation proies – prédateurs souvent rencontrée en écologie. Dans ce cas, les faibles niveaux de population de la proie et du prédateur à proximité des feuillus correspondrait à une action ancienne, continue et efficace de prédation et les forts niveaux de population observés loin des feuillus à un processus itératif d'action prédatrice moins efficace permettant de plus fortes densités de proies attirant à leur tour davantage de prédateurs. Mais il peut également résulter d'un effet identique des mêmes contraintes liées aux feuillus sur les populations de proies et de prédateurs (microclimat, super-prédation par les oiseaux...).

Le troisième type regroupe la plupart des prédateurs piégés sur bande collante, à savoir le coléoptère *D. quadrinotatus*, les araignées et les myriapodes. Il est défini par une évolution concave des captures en fonction de la distance aux feuillus correspondant peut-être à une double tendance: d'une part la diffusion selon un modèle décroissant des prédateurs depuis une réserve constituée par les feuillus et d'autre part un modèle croissant de présence des prédateurs lié à l'augmentation de la densité de proie. Ce modèle se rapprocherait donc du modèle précédent, le système des bandes collantes permettant seulement de mieux révéler le processus de dispersion.

Le quatrième mode de distribution des captures de prédateurs est uniformément décroissant depuis l'îlot central de feuillus. Il concerne la plupart des coléoptères carabiques piégés dans les pièges Barber ainsi que les fourmis et les araignées rouges. Il pourrait être interprété comme représentatif d'une dispersion centrifuge des individus depuis la réserve de feuillus, ce que la comparaison des captures dans les pièges unidirectionnels semble confirmer. Dans ce cas, un gradient croissant du nombre de proie pourrait résulter d'une moindre action régulatrice des prédateurs liée à une plus faible présence.

Ces quatre modèles de distribution spatiale des populations d'espèces potentiellement prédatrices de *D. sylvestrella* et *M. feytaudi* sont donc tous compatibles avec l'hypothèse d'une réserve de faune auxiliaire constituée par les boisements de feuillus à partir de laquelle pourraient diffuser des agents de régulation biologique. Mais les données recueillies dans l'étude ne permettent pas de confirmer de façon certaine que les gradients d'attaques par les insectes ravageurs, observés au voisinage de l'îlot de Malakoff, résultent bien de cette action régulatrice.

IV

**ROLE DE LA BIODIVERSITE VEGETALE DANS LE MAINTIEN DES EQUILIBRES BIOLOGIQUES
ENTRE ESPECES DE POURRIDIES RACINAIRES A ARMILLAIRE**

1. Objectifs

Les travaux qui se sont développés au cours des quinze dernières années sur la taxonomie des armillaires européennes ont montré qu'en Europe le genre *Armillaria* se compose de cinq espèces linnéennes. Ils ont également permis d'affiner et de diversifier les méthodes d'identification de ces différentes espèces et surtout, de préciser leur pouvoir pathogène et leur gamme d'hôtes.

Armillaria mellea est l'agent de pourridié le plus répandu et le plus grave sur la vigne et les arbres fruitiers (Pêcher, Amandier, Abricotier) mais il se manifeste presque exclusivement en saprophyte voire parasite de faiblesse sur les essences forestières feuillues (notamment le Chêne). *A. tabescens*, *A. gallica* sont généralement des saprophytes (en particulier en forêt de Chêne) mais la première espèce a parfois provoqué des attaques sur Eucalyptus et la seconde peut se comporter comme un parasite d'équilibre sur des peuplements feuillus très affaiblis. *A. cepistipes*, vicariante d'altitude d'*A. gallica*, est considérée comme ayant le même comportement qu'*A. gallica*. En échange, *A. ostoyae* est l'espèce la plus répandue en forêts résineuses et peut se comporter en saprophyte, parasite de faiblesse et parasite primaire.

A. ostoyae peut être très agressive dans les cultures forestières monospécifiques et tout particulièrement en forêt de Pin maritime du Sud-Ouest de la France. Une étude préliminaire (POINCOT 1982) analysant à un instant donné différentes situations forestières du Sud-Ouest de la France, a en effet montré que la simplification et l'artificialisation des écosystèmes forestiers pourraient s'accompagner de l'augmentation de l'impact des armillaires, en particulier par la sélection des espèces les plus agressives sur la culture ligneuse en place. Dans les peuplements purs de Pin maritime depuis deux trois générations, l'espèce *A. ostoyae* a été trouvé exclusivement comme parasite sur pin maritime et comme saprophyte et/ou en parasite de faiblesse sur la végétation du sous-bois. Une situation analogue semblait également se dessiner dans une plantation d'Eucalyptus où, malgré la présence des trois espèces d'Armillaire (*A. mellea*, *A. gallica*, *A. tabescens*), la seule espèce agressive sur l'Eucalyptus (*A. tabescens*) était la plus représentée. Cette sélection pourrait peut-être aller jusqu'au génet (groupe de compatibilité végétative) car un seul génet d'*A. ostoyae* a été identifié dans des taches de mortalité très anciennes, toujours agressif sur les arbres situés en périphérie de la zone de mortalité dans des peuplements âgés de pin maritime et ayant envahi le milieu écologique (saprophyte sur chêne, ajonc, arbousier, etc.). Mais ce phénomène pourrait être réversible par réintroduction d'une diversité végétale ou par alternance végétale. Ce cas est illustré par l'identification d'*A. ostoyae*, *A. mellea* et *A. gallica* dans un taillis de feuillus ayant recolonisé une ancienne tache de mortalité provoqué par *A. ostoyae* sur pin maritime.

La vérification de ces hypothèses, la compréhension de ces phénomènes et leur utilisation pour diminuer l'impact des pourridiés, nécessitent des études épidémiologiques (structure et dynamique des populations fongiques) plus poussées et comparatives entre les forêts monospécifiques et biodiversifiées.

La présente étude consiste donc à suivre, dans plusieurs stations forestières, l'évolution spatio-temporelle des différentes espèces d'armillaire (*A.mellea*, *A.ostoyae* et *A.gallica*) et des genets à l'intérieur de chaque espèce :

- d'une part dans deux types de peuplements âgés d'une quinzaine d'années
 - l'un, monospécifique (La Caguillouse à St Paul en Born), avec des pins maritimes installés sur un ancien taillis de feuillus (Chêne+ Châtaignier) où cohabitaient en 1982 les 3 espèces d'armillaire (*A.ostoyae* + *A.mellea* + *A.gallica*).
 - l'autre, diversifié (Tarreire à Pontenx les Forges) avec des feuillus et des résineux en mélange installés sur une ancienne mortalité de pins maritimes, provoquée exclusivement par *A.ostoyae*
- d'autre part, dans deux îlots (sur quatre) de feuillus établis sur des anciennes taches de mortalité de Pin maritime provoquées par *A.ostoyae*, dans le dispositif expérimental "biodiversité" mis en place à Pontenx les Forges par le laboratoire d'Entomologie Forestière. Une parcelle témoin "pin maritime" est également prise en compte.

2. Méthodes et Résultats

2.1. Dispositifs expérimentaux "biodiversité"

Dans ces dispositifs, un inventaire et une cartographie exhaustive des espèces et des groupes de compatibilité végétative (GCV) d'armillaire présents dans les différentes parcelles ont été réalisés avant l'introduction des feuillus en 1992 et 1994,. L'espèce *A.ostoyae* y est exclusive. Un seul GCV d'*A.ostoyae* a été identifié dans 2 stations (parcelles de l'Usine et parcelle témoin Pin maritime) et 6 GCV dans la dernière (parcelle de La Burle).

Le premier prélèvement de populations réalisé après l'installation de feuillus a eu lieu en Novembre 1997, à partir des carpophores . Cette population a été analysée en été 1998.

1. Parcelle de La Burle (4ha)

Cette parcelle a été plantée en feuillus en 1996 : 6 espèces feuillues en mélange selon un dispositif en mosaïque à raison de 24 lignes de 35 plants par essence.

Parmi les 32 isolats d'Armillaire obtenus dans la population prélevée en 1997 (65% de réussite des isolements), 24 appartiennent aux 6 GCV déjà identifiés en 1994 (4 appartiennent au GCV3, 2 au GCV6, 9 au GCV7, 1 au GCV8, 4 au GCV9 et 4 au GCV 12 et 6 (isolats 9,12, 27,32,40,42) sont incompatibles non seulement aux GCV déjà déterminés dans les années antérieures mais encore sont incompatibles entre eux. Cependant certains isolats n'ont pas pu être classés avec certitude dans l'un ou l'autre des GCV, des ambiguïtés existant dans les résultats de certaines confrontations. Par exemple les isolats 10 et 29 prélevés en 1997 sont compatibles avec certains représentants du GCV7 et incompatibles avec d'autres représentants de ce même GCV. Quoi qu'il en soit il semblerait d'ores et déjà que de nouveaux GCV ont été mis en évidence dans la population de 1997. Ils sont au moins au nombre de 6, isolés et répartis le plus souvent en bordure des zones occupées par les autres GCV.

2. Parcelle de l'usine (1ha)

Cette parcelle a été plantée en feuillus en 1996: 6 espèces feuillues en mélange selon un dispositif en mosaïque, à raison de 6 lignes de 17 plants par essence.

ARCELLE BIODIVERSITE

INTENX-Les-Forges (4ha)

INDEX

helle:

5 m

gencie

- 99 Isolat appartenant au GCV C7
- 99 Isolat appartenant au GCV C8
- 99 Isolat appartenant au GCV C9
- 99 Isolat appartenant au GCV C10
- 99 Isolat appartenant au GCV C12

99 souche de pin maritime carpophore prélevé en 1994

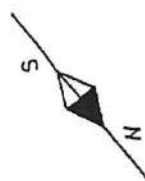
99 souche de pin maritime carpophore prélevé en 1997

99 Isolat perdu en laboratoire en cours de culture

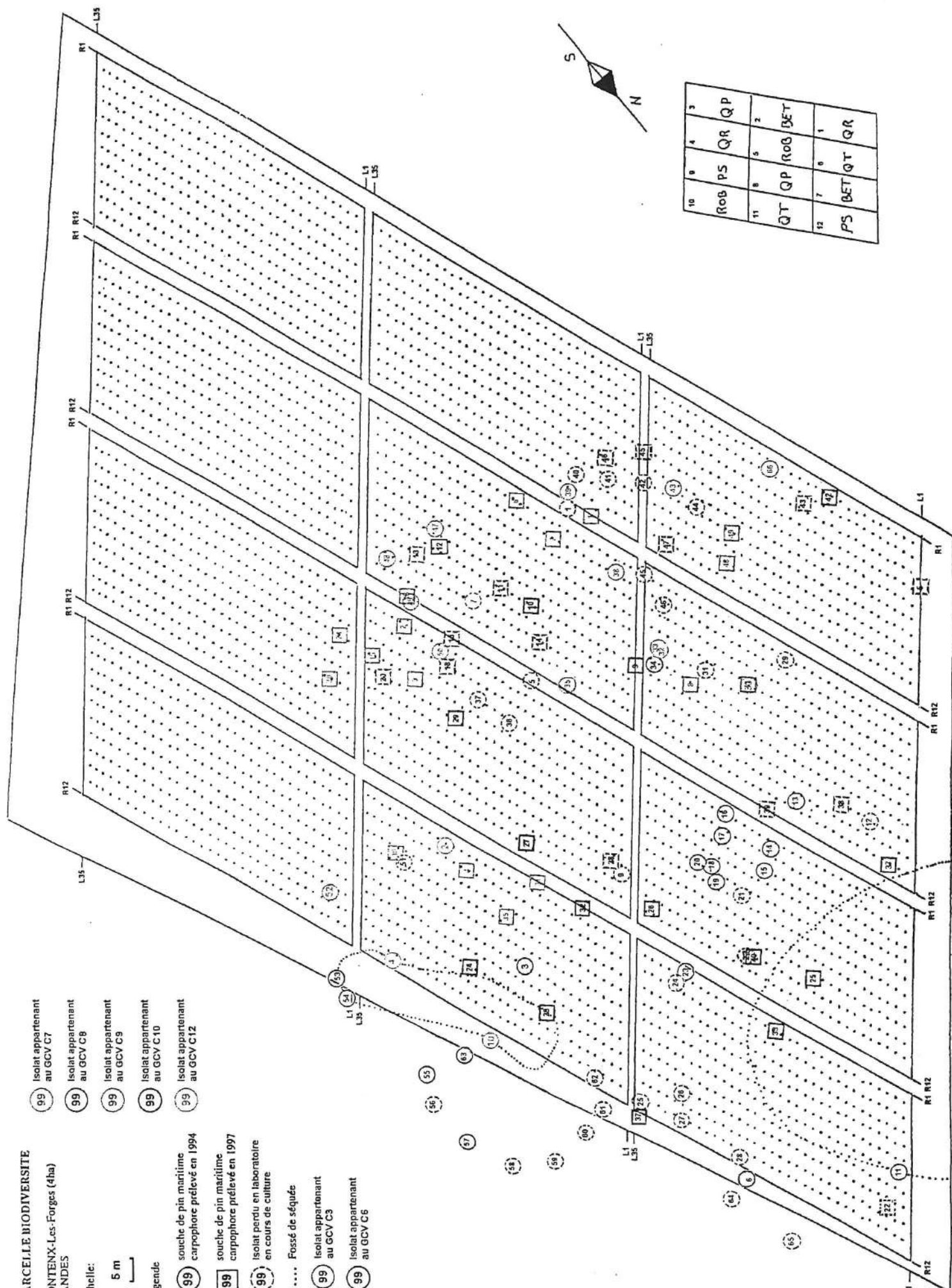
.... Fossé de séque

99 Isolat appartenant au GCV C3

99 Isolat appartenant au GCV C6



10	9	4	3
Rob	PS	QR	QP
11	8	5	2
QT	QP	Rob	BET
12	7	6	1
PS	BET	QT	QR



Parmi les 5 isolats d'Armillaire obtenus en 1997 (seulement 38% de réussite des isolements), 3 GCV ont été identifiés dont 2 n'avaient pas été mis en évidence avant l'installation des feuillus.

3. Parcelle témoin pin maritime (0.5 ha)

Cette parcelle n'a subi aucun aménagement et consiste en un peuplement de Pin maritime d'une trentaine d'années présentant un foyer actif de mortalité à Armillaire sur 0.1 ha.

Dans ce cas, les 2 isolats d'Armillaire obtenus en 1997 (seulement 22% de réussite des isolements) appartiennent au même GCV identifié en 1992 et 1994.

2.2. Dispositifs anciens établis depuis une quinzaine d'année

Dans ces deux stations, une analyse de population a été réalisée en 1992, 4 ans après l'installation de résineux dans la parcelle de la Caguillouse et 10 ans après l'installation des feuillus dans la parcelle de Tarreire.

Dans chaque parcelle, uniquement 2 GCV d'*A. ostoyae* avaient été mis en évidence à partir de 8 ou 9 isolats prélevés en 1992. Dans chaque parcelle également la présence de l'espèce *A. mellea* a été détectée :

- sur châtaignier à la Caguillouse (identification par la morphologie des carpophores mais sans réussite de l'isolement correspondant).
- dans la litière à Tarreire (identification par la méthode de la compatibilité sexuelle grâce à la réussite de l'isolement correspondant).

En 1997, des prélèvements de populations d'Armillaire à partir des carpophores n'ont pu être effectués qu'à la Caguillouse. Sur 10 isolats obtenus en culture (55 % de réussite des isolements), 2 GCV d'*A. ostoyae* ont à nouveau été mis en évidence.

Dans les différentes parcelles, les populations d'armillaire et leur indice de diversité (Indice de Shannon) sont réparties comme suit:

POPULATIONS	1992			1994			1997		
	Ni92	Ngcv	Is92	Ni94	Ngcv	Is94	Ni97	Ngcv	Is94
La Burle (4 ha)	6	4	1.33	48	6	1.70	30*	12*	2.14*
L'usine (1 ha)	6	1	0	18	1	0	5	3	1.05
Parcelle témoin PM	3	1	0	7	1	0	2	1	0

POPULATIONS	1982			1992			1997		
	Ni82	Ngcv	Is82	Ni92	Ngcv	Is92	NI97	Ngcv	Is97
Tarreire									
<i>A. ostoyae</i>	8	1	0	8	2	0.84			
<i>A. mellea</i>				1	1				
La caguillouse									
<i>A. ostoyae</i>	3	1	0.97	9	2	0.73	9	2	0.61
<i>A. mellea</i>	1	1		1	1				
<i>A. gallica</i>	3	1							

Ni= Nombre d'isolats ; Ngcv = Nombre de GCV Is = Indice de diversité de Shannon

3. Discussion- Conclusion

L'analyse des populations d'Armillaire établies à 3 reprises dans la vie de ces peuplements, à partir des prélèvements des carpophores montre

- soit le maintien du GCV d'origine (parcelle témoin Pin maritime);
- soit l'identification de nouveaux GCV à l'intérieur de l'espèce *A. ostoyae* au cours du temps (La Burle, L'usine, Tarreire, La caguillouse).
- soit l'identification de nouvelles espèces au cours du temps (*A. mellea* à Tarreire)
- soit la non identification d'espèces anciennement rencontrées (*A. gallica* à La Caguillouse).

Dans le cas des parcelles où l'introduction de feuillus a été réalisée, l'évolution des populations d'Armillaire va dans le sens d'une diversification intraspécifique pour les parcelles récemment installées (La Burle, L'Usine) et d'une diversification interspécifique pour les parcelles plus anciennement installées (Tarreire). Ceci se traduit par une augmentation des indices de Shannon d'année en année (exemple: Is augmente de 1.33 en 1992 à 2.14 en 1997 à La Burle ou de 0 en 1982 à 0.84 en 1992 à Tarreire).

En revanche, dans le cas du maintien (parcelle témoin) ou de la réintroduction (La Caguillouse) de résineux les populations d'Armillaire semblent ne pas se diversifier (1 seul GCV dans la parcelle témoin $I_s=0$) ou régresser (disparition de l'espèce *A. gallica* à la Caguillouse; Is diminue de 0.97 en 1982 à 0.61 en 1997.).

V CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

1. Rôle de la biodiversité dans la résistance d'un écosystème forestier aux insectes ravageurs

Au terme de ces deux années d'études, les résultats acquis paraissent encourageants car ils confirment la pertinence de certains choix concernant les dispositifs expérimentaux de long terme et ne remettent pas en cause les hypothèses écologiques sous-jacentes. Ils sont cependant encore trop partiels pour permettre d'affirmer l'existence systématique d'un effet bénéfique des boisements complexes de feuillus sur les niveaux d'infestation des parcelles voisines de Pin maritime par leurs insectes ravageurs et surtout pour attribuer cette fonction régulatrice à une faune auxiliaire trouvant refuge dans ces îlots de biodiversité. Pour ce faire, de nombreuses interrogations doivent encore être levées.

La première étape de l'étude concernant le rôle fonctionnel des îlots de biodiversité dans la résistance des monocultures de pin aux insectes ravageurs a consisté à établir la structure spatiale des niveaux d'infestation au voisinage de trois boisements de feuillus en mélange. La mise en évidence de gradients continus a semblé un bon indicateur de l'effet de régulation possible exercé par ces îlots. Il conviendrait maintenant de compléter ces dispositifs, notamment en renforçant la comparaison avec un traitement témoin. En effet, pour confirmer l'effet de voisinage des boisements de feuillus il serait intéressant de pouvoir comparer les niveaux d'infestation moyens dans des paires de parcelles de Pin maritime de même âge et densité, l'une se situant à proximité d'un boisement de feuillus et l'autre d'un peuplement de pin maritime d'âge équivalent. L'analyse des gradients d'infestation pourrait être maintenue dans les parcelles voisines des feuillus. Ces études, effectuées sur au moins 5 paires de parcelles, concerneraient toujours *D. sylvestrella* et *M. feytaudi* mais devraient être étendues à la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pytiocampa*) et à la tordeuse des pousses (*Evetria buoliana*) pour lesquelles des méthodes d'estimation rapide des niveaux d'infestation existent (notamment à l'aide de pièges à phéromones).

La deuxième partie du programme de recherche a été focalisée sur l'identification des espèces prédatrices des deux insectes ravageurs étudiés. Elle a permis de confirmer l'existence en Aquitaine de prédateurs connus de la cochenille du Pin maritime. Pour le reste, elle n'a donné lieu qu'à des hypothèses de prédation potentielle sur *D. sylvestrella* ou *M. feytaudi*, essentiellement sur la base de corrélation statistique entre densité de proies et densité de prédateurs. Il serait donc nécessaire de mieux préciser le statut réel de ces espèces potentielles et de poursuivre l'inventaire des ennemis naturels de ravageurs étudiés. Pour cela, deux approches doivent être envisagées.

La première approche, à plus court terme, serait d'améliorer la précision du piégeage:

- en augmentant l'efficacité des pièges passifs ayant donné des résultats prometteurs (bandes collantes)
- en mettant au point d'autres techniques pour capturer un plus large spectre d'ennemis naturels (battage, frappe, pièges à entonnoir polonais...)
- en resserrant les lieux et temps de piégeage aux zones et périodes de présence des stades sensibles à la prédation, de façon à s'assurer que la capture d'un prédateur n'est pas le fait du hasard.

La seconde approche, à moyen terme, serait de vérifier que les œufs ou larves de *D. sylvestrella* et/ou *M. feytaudi* appartiennent bien au régime alimentaire des espèces

déterminées comme potentiellement prédatrices par le piégeage. Pour cela, trois méthodes devraient être déployées:

- analyse bibliographique sur la biologie des espèces prédatrices
- élevage au laboratoire de certaines d'entre elles pour vérifier leur capacité à se développer sur les stades sensibles des insectes ravageurs étudiés
- utilisation de l'outil bio-moléculaire pour retrouver, à l'aide de PCR dirigées, les traces de la proie dans le contenu digestif du prédateur. Ces analyses devraient être facilitées par le fait que l'ADN mitochondrial de *M. feytaudi* a été séquencé par notre laboratoire, permettant de définir des amorces spécifiques.

La troisième partie du programme de recherche a concerné l'analyse de la répartition spatiale des espèces potentiellement prédatrices au voisinage des îlots de feuillus. Elle a pu confirmer la présence de nombreuses espèces de ce type à l'intérieur des boisements de feuillus existant au sein de l'écosystème de Pin maritime et révélé des modes de distribution spatiale qui ne contredisaient pas l'hypothèse d'une diffusion centrifuge des prédateurs à partir de ces boisements. Il reste cependant à confirmer que les îlots de feuillus constituent effectivement des réserves de faune auxiliaire plus efficaces ou "avantageuses" que les peuplements de Pin maritime. Il serait donc prioritaire de cibler les études sur une comparaison de paires de parcelles, l'une de feuillus et l'autre de pin maritime d'âge équivalent, sur lesquelles toutes les formes de quiescence des espèces prédatrices seraient recherchées et quantifiées ainsi que les ressources alimentaires de complément (nectar, pollen) ou les hôtes de substitution (phytophages) identifiés. Il conviendrait également de reconstituer, notamment à l'aide piégeages séquentiels, les transferts de prédateurs entre zones de refuge et zones d'activité, aussi bien à l'échelle de la journée que de l'année, pour confirmer le statut de réserve de faune.

2. Rôle de la biodiversité végétale dans le maintien des équilibres biologiques entre espèces de pourridiés racinaires

Là encore les résultats semblent prometteurs mais il convient de rester prudent sur leur interprétation car ils ont parfois été établis sur des populations présentant des effectifs très faibles, notamment en raison des difficultés rencontrées au moment des prélèvements de carpophores. En effet, l'obtention de populations d'Armillaire à partir des carpophores récoltés *in natura* présente de nombreuses difficultés car elle est tributaire des conditions météorologiques au moment de la récolte des carpophores (Novembre) et de l'abondance et de la situation géographique des carpophores, cette dernière ne permettant pas de faire un échantillonnage spatial systématique.

De ce fait, en Novembre 1997, des pièges à Armillaire (tiges de Châtaignier de 2 ans de 15 cm de long et 3-4cm de diamètre) ont été installés sur ces mêmes parcelles, afin de pouvoir utiliser un échantillonnage spatial systématique en réseau. Dans les parcelles où les pièges ont été installés en Novembre 1997, un premier prélèvement est en cours (Novembre 1998) à raison d'un piège sur trois.

Ces nouvelles populations d'Armillaire 1998, récoltées selon une maille régulière permettront, de vérifier les résultats établis avec les populations récoltées en 1997 à partir des carpophores. En 1999 il sera donc nécessaire d'analyser ces populations récoltées en 1998 à partir des pièges de Noisetier, ces récoltes devant également se poursuivre par tiers en 1999, 2000 et 2001 (dans ce dernier cas, dans la parcelle de Tarreire).