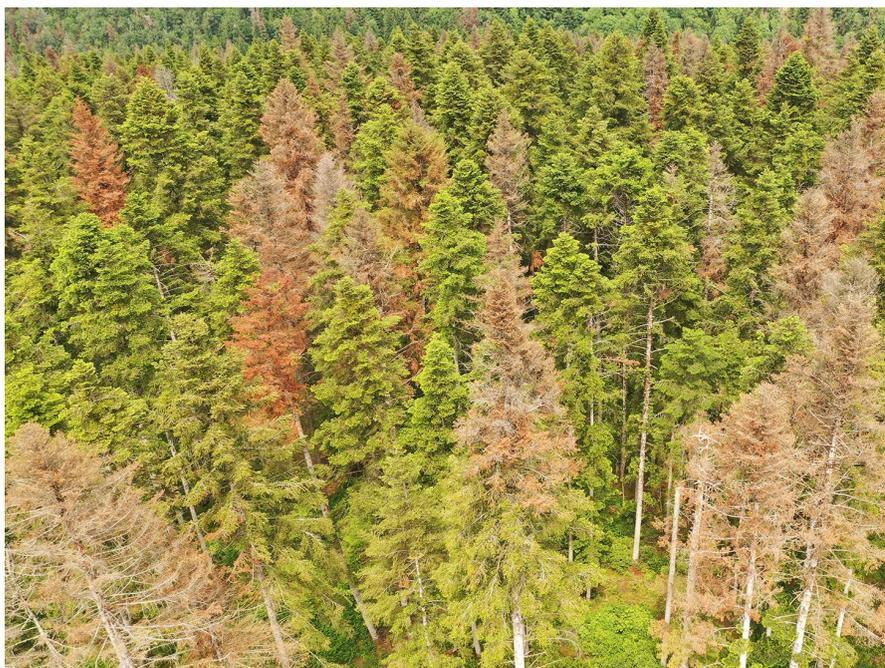


INVASION ET EXPANSION D'INSECTES BIOAGRESSEURS FORESTIERS

Quels risques pour la forêt française
dans le contexte des changements globaux ?

C. Robinet, F.-X. Saintonge, X. Tassus, S. Brault, coord.



Invasion et expansion d'insectes bioagresseurs forestiers

Quels risques pour la forêt française
dans le contexte des changements globaux ?

Christelle Robinet, François-Xavier Saintonge,
Xavier Tassus, Stéphane Brault, coordinateurs

Collection Synthèses

*Agriculture et changement climatique
Impacts, adaptation et atténuation*

Debaeke P., Graveline N., Lacor B.,
Pellerin S., Renaudeau D.,
Sauquet É, coord.
2025, 398 p.

Les mycotoxines

*Connaissances actuelles
et futurs enjeux*

Oswald I., Forget F., Puel O., coord.
2024, 272 p.

*Towards pesticide-free agriculture
Research and innovations
in a future crop protection paradigm*

Jacquet F., Jeuffroy M.-H., Jouan J.,
Latruffe L., Le Cadre E., Malausa T.,
Reboud X., Huygue C., coord.
2024, 224 p.

Épigénétique

*Mécanismes moléculaires,
biologie du développement
et réponses à l'environnement*

Jammes H., Boudry P., Maury S., coord.
2024, 194 p.

Pour citer cet ouvrage :

Robinet C., Saintonge F.-X., Tassus X., Brault S., coord., 2025. *Invasion et expansion d'insectes bioagresseurs forestiers. Quels risques pour la forêt française dans le contexte des changements globaux ?*, Versailles, éditions Quæ, 312 p., <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-4048-7>

L'édition de cet ouvrage a bénéficié du soutien financier du Département de la santé des forêts (DSF) du ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, de la Direction pour la science ouverte (DipSO), des départements ECODIV et SPE, et du métaprogramme XRisques d'INRAE, ainsi que du laboratoire de Physiologie, écologie et environnement de l'université d'Orléans et du RTR EntomoCentre.

Les versions numériques de cet ouvrage sont diffusées sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Éditions Quæ
RD 10, 78026 Versailles Cedex
www.quae.com – www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2025

ISBN papier : 978-2-7592-4047-0
ISBN epub : 978-2-7592-4049-4

ISBN PDF : 978-2-7592-4048-7
ISSN : 1777-4624

Sommaire

Préface	7
<i>Catherine Bastien</i>	
Préface	9
<i>Maud Faipoux</i>	
Introduction	11
<i>Christelle Robinet, François-Xavier Saintonge, Xavier Tassus, Stéphane Brault</i>	
De quelles espèces parlons-nous?	12
De quoi parlons-nous plus précisément?.....	12
À quel territoire nous intéressons-nous?	13

PARTIE I

INVASIONS ET EXPANSIONS : CONTEXTE, FACTEURS IMPLIQUÉS ET IMPACTS

Chapitre 1. Invasions et expansions : contexte	16
<i>Stéphane Brault, François-Xavier Saintonge, Philippe Ponel</i>	
La forêt en France.....	16
Des changements observés lors du dernier cycle climatique	20
Chapitre 2. Invasions et expansions : facteurs impliqués et impacts	27
<i>Xavier Tassus, Thomas Boivin, Nathalie Derrière, Marie Grosdidier, Jean-Marc Henin, Claude Husson, Jean Jouzel, Jérôme Jullien, Serge Planton David Renault, Anna Turbelin</i>	
Climat de la France : évolution récente et projection dans le futur.....	27
Évolution des flux de marchandises en bois.....	34
Changement dans les compositions et les structures forestières.....	40
Rôle de la connectivité dans la circulation des insectes ravageurs	46
Les insectes, contributeurs de l'invasion d'agents pathogènes forestiers.....	51
Impacts des bioagresseurs forestiers exotiques	55

PARTIE II

CAS D'ÉTUDE D'EXPANSIONS LIÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Chapitre 3. Déplacement de la processionnaire du pin, <i>Thaumetopoea pityocampa</i>	62
<i>Christelle Robinet, Andrea Battisti, Mohamed Habib Ben Jamâa, Asma Bourougaoui, Bernard Boutte, Emmanuel Gachet, Émeline Hily, Mathieu Laparie, Jérôme Rousselet, Sandra Sinno-Tellier</i>	
La processionnaire du pin.....	62
Déplacement de l'aire de distribution et changement climatique.....	65
Analyse du risque sanitaire.....	69

Chapitre 4. Pullulations de coléoptères xylophages	74
<i>Jean-Claude Grégoire, Stéphane Brault, Aurélien Sallé</i>	
Les coléoptères xylophages	74
Pullulations de scolytes	75
Agriles et xylomycétophages du chêne	78
Exemple de gestion d'une crise sanitaire en forêt publique	82
Chapitre 5. Déplacements dans l'arc alpin de la tordeuse grise du mélèze	87
<i>Alain Roques</i>	
Un modèle quasi parfait de dégâts cycliques durant les siècles précédents	87
La coïncidence entre éclosion des œufs et débourrement végétatif du mélèze, un facteur clé	91
L'effondrement des pullulations dans l'étage subalpin depuis le début des années 1980	92
Une meilleure coïncidence phénologique éclosion-débourrement à plus haute altitude	93

PARTIE III

CAS D'ÉTUDE D'INVASIONS

EN LIEN AVEC L'INTENSIFICATION DES ÉCHANGES COMMERCIAUX

Chapitre 6. La pyrale du buis : un ravageur envahissant passant du jardin à la forêt	96
<i>Audrey Bras, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Marc Kenis, Élisabeth Tabone</i>	
Une invasion fulgurante	96
Une menace pour le buis	100
Biocontrôle de la pyrale du buis	102
Chapitre 7. L'association entre le nématode du pin invasif et un insecte local menace les forêts françaises	108
<i>Xavier Tassus, Marie Grosdidier, Hoël Hotte, Hervé Jactel, Emmanuel Kersaudy, Nicolas Mariette, Christelle Robinet, Géraldine Roux</i>	
<i>Monochamus galloprovincialis</i> : insecte vecteur du nématode du pin en Europe	108
Estimation de l'invasion potentielle du nématode du pin en France	113
Surveillance et gestion du nématode du pin en France	118
Chapitre 8. L'agrile asiatique du frêne aux portes de l'Europe	125
<i>Jean-Claude Streito, Raphaëlle Mouttet, Pascal Rousse, Jean-Pierre Rossi</i>	
Origine, distribution et biologie	125
Le frêne en France	127
Risque d'entrée en France	128
Risque d'établissement en France	129
Risque de dissémination	131
Dégâts et autres impacts en cas d'établissement	132
Conclusion	133

PARTIE IV

RÔLE DU CHANGEMENT D'ESSENCES

DANS LE DÉPLACEMENT D'INSECTES BIOAGRESSEURS FORESTIERS

Chapitre 9. Évolution de la gamme d'essences exotiques forestières et ses répercussions ...	136
<i>François-Xavier Saintonge, Philippe Riou-Nivert, Alain Roques</i>	
Les introductions d'essences exotiques en forêt française	136
Les arbres exotiques favorisent-ils l'arrivée d'insectes invasifs?	140
Conclusions et perspectives	144

Chapitre 10. Puceron lanigère du peuplier	145
<i>Aurélien Sallé, Éric Paillassa</i>	
Le puceron lanigère : un ravageur atypique.....	145
Des dégâts émergents liés aux changements climatiques et à la gestion sylvicole	147
La gestion de la crise : au début, plutôt du curatif.....	148
... Puis passage au préventif.....	149
Impact économique de la crise du puceron lanigère	150
Chapitre 11. Retour d'expérience du Douglas	152
<i>François-Xavier Saintonge, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Bernard Boutte, Béatrice Courtial, Jérôme Gaudry, Morgane Goudet, Philippe Riou-Nivert</i>	
Historique de l'introduction du Douglas en France	152
Les problèmes entomologiques du Douglas en France	156
La cécidomyie du Douglas en France.....	158
Les autres insectes bioagresseurs dans l'aire du Douglas	164
Chapitre 12. Ravageurs sur eucalyptus	167
<i>François-Xavier Saintonge, Alain Bailly, Mohamed Habib Ben Jamâa, Manuela Branco, Samir Dhahri, Alain Roques</i>	
Les eucalyptus en France métropolitaine	167
Ravageurs invasifs de l'eucalyptus au Portugal.....	169
Ravageurs invasifs de l'eucalyptus en Tunisie.....	172
Ravageurs invasifs de l'eucalyptus déjà présents en France	175
PARTIE V	
APPROCHES GÉNÉRIQUES POUR LA SURVEILLANCE, L'ÉVALUATION DES RISQUES ET LA GESTION	
Chapitre 13. Comment quantifier et expliquer les aires de distribution et leurs expansions ?	182
<i>Christelle Robinet, Thierry Belouard, Anne-Sophie Brinquin, Morgane Goudet, Frédéric Huard, Hervé Jactel, Raphael Leblois, Jérôme Rousselet</i>	
Méthodes de cartographie	182
Évaluer les capacités de vol des insectes forestiers.....	195
Caractériser la dispersion à partir de données génétiques.....	198
Mesurer la température.....	200
Chapitre 14. Surveillance des espèces exotiques envahissantes et contrôle aux frontières	203
<i>Morgane Goudet, Alain Roques</i>	
Espèces exotiques envahissantes et surveillance officielle en forêt.....	203
Les étapes d'un dispositif de détection des xylophages exotiques dans les ports d'entrée en France	212
Chapitre 15. Approches en développement : prospectives sur la détection précoce	220
<i>Alain Roques, Christophe Bouget, Maxime Galan, Raphaëlle Mouttet, Guilhem Parmain, Jean-Claude Streito</i>	
Les plantations sentinelles, un outil pour identifier les envahisseurs potentiels préalablement à leur arrivée	220
Metabarcoding	226
L'intelligence artificielle pour l'identification sur photo	230

Chapitre 16. Modélisation des capacités d'invasion et d'expansion de bioagresseurs forestiers	234
<i>Christelle Robinet, Clément Bourgade, Samuel Soubeyrand, Christelle Suppo</i>	
Modèle décrivant la probabilité d'arrivée d'un bioagresseur forestier	234
Modèles de distribution d'espèces et modèles de dispersion.....	237
Modèle d'expansion d'un bioagresseur forestier en lien avec le changement climatique.....	239
Approche prospective : la phénologie pour moduler l'expansion dans les modèles	241
Chapitre 17. Méthodes génériques de lutte	245
<i>Aurélien Sallé, Anne-Sophie Brinquin, Jean-Claude Grégoire, Hervé Jactel, Marc Kenis</i>	
Résistance des arbres	245
Biodiversité et résistance des forêts aux insectes ravageurs	248
Coupes sanitaires : réglementation, risques et pertinence ?.....	250
Lutte biologique en forêt.....	253
D'autres méthodes de biocontrôle en forêt	256

PARTIE VI
CONCLUSIONS

Chapitre 18. Vers des études multirisques incluant les bioagresseurs	262
<i>Marielle Brunette, Hervé Jactel, Éric Rigolot</i>	
Cadre conceptuel des invasions et des extensions des insectes bioagresseurs	262
Multirisque et bioagresseurs forestiers	263
Multirisque dans le contexte des invasions	266
Lutte contre les insectes forestiers exotiques ou émergents dans le contexte du multirisque	267
Conclusion.....	268
Chapitre 19. Synthèse de l'ouvrage	269
<i>Christelle Robinet, François-Xavier Saintonge, Xavier Tassus, Stéphane Brault</i>	
Les insectes forestiers dans le contexte de l'évolution de la forêt en France métropolitaine	269
Les insectes forestiers ravageurs et les facteurs impliqués dans leur déplacement.....	270
Un éventail de méthodes de surveillance, de gestion et de lutte sans cesse en développement.....	270
Une approche intégrée pour mieux contrôler les insectes forestiers ravageurs	271
Conclusion.....	273
Références bibliographiques	275
Liste des auteurs	307

Préface

Les forêts en France métropolitaine, à l'instar de nombreuses forêts tempérées mondiales, sont exposées à différents aléas abiotiques tels que les incendies, les sécheresses et les tempêtes, mais aussi à des bioagresseurs tels que les pathogènes et les insectes ravageurs. Sur les trente dernières années, ces perturbations augmentent en fréquence et en intensité. Malgré la perception d'une certaine stabilité, ces forêts sont en évolution, notamment dans le contexte de leur réponse et de leur adaptation au changement climatique, et de manière plus générale aux changements globaux. Préserver la santé des forêts est donc crucial pour garantir le maintien des différents services offerts, qu'ils concernent la production de bois, le stockage de carbone ou le maintien de la biodiversité.

Répondre aux enjeux environnementaux et accompagner les transitions sont au cœur des missions d'INRAE (Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement). Le département scientifique ECODIV (Écologie et Biodiversité) s'intéresse aux milieux semi-naturels sous gestion, parmi lesquels les forêts, dans le but de produire des connaissances sur la structure, le fonctionnement et l'évolution de ces écosystèmes. Les travaux de recherche conduits sur les forêts permettent de proposer et de construire, avec les acteurs publics et privés, des stratégies de gestion visant à augmenter la résilience des forêts et à favoriser leur adaptation aux changements globaux. La gestion des risques est ainsi devenue une composante majeure de la gestion adaptative des forêts françaises.

La dynamique des populations d'insectes forestiers ravageurs est étudiée à INRAE, et auparavant à l'Inra, de très longue date. Nous produisons des connaissances spécifiques aux ravageurs à fort impact économique, mais aussi des connaissances génériques qui peuvent *in fine* soutenir l'aide à la décision auprès des gestionnaires. À cette fin, il nous est important de conduire des recherches bien en amont de l'apparition des premiers symptômes ou impacts, de caractériser les processus biologiques et écologiques à l'origine de l'expansion des populations de ravageurs et d'identifier les leviers de gestion forestière permettant de freiner et de limiter spatialement ces expansions.

Le changement climatique, les changements d'essences et l'intensification du commerce international sont les principales causes du déplacement d'insectes ravageurs déjà présents sur notre territoire, mais aussi de l'arrivée suivie de l'établissement et de la propagation d'espèces exotiques dont le potentiel de dégâts est encore mal connu. Ces expansions et ces invasions d'insectes forestiers ravageurs fragilisent la santé des arbres et peuvent mettre en péril le devenir de certains peuplements et écosystèmes forestiers.

Fondé sur des cas d'études bien documentés, cet ouvrage de synthèse met en lumière différentes facettes de ces mécanismes d'invasion et d'expansion d'insectes forestiers

ravageurs : expansion géographique de ravageurs, déplacement des aires de pullulations et invasions biologiques d'insectes exotiques. Il montre qu'un travail collaboratif mobilisant l'expertise de différents partenaires permet d'identifier des solutions à combiner pour protéger au mieux la santé des forêts. Il offre aussi des perspectives originales en matière de surveillance et de gestion. Il souligne notamment l'intérêt de nouvelles approches telles que les plantations sentinelles, la mobilisation de la télédétection dans la surveillance des dégâts en forêt ou l'usage de l'intelligence artificielle dans l'identification des insectes. C'est en couplant plusieurs méthodes de surveillance et de gestion, tout en anticipant au maximum ces déplacements d'insectes, que l'on pourra protéger plus efficacement les arbres des attaques d'insectes ravageurs actuels ou à venir. Dans ce monde changeant, cet ouvrage permet de communiquer les avancées scientifiques et méthodologiques à un large public francophone, et donne ainsi un élan d'espoir aux prochaines générations. Il n'aurait pas vu le jour sans l'expertise et l'engagement de l'ensemble de ses contributeurs, à qui j'adresse mes plus sincères remerciements.

Catherine Bastien
Cheffe du département ECODIV d'INRAE

Préface

De manière désormais flagrante, la compréhension et la gestion des changements globaux constituent le défi majeur auquel les forestiers français vont devoir faire face au cours du XXI^e siècle.

Si, avec les sécheresses et les canicules de ces dernières années, le volet climatique de ces bouleversements est devenu central pour la gestion forestière, avec un large relais dans les médias, il ne faut pas pour autant négliger l'autre grande menace, portée par la globalisation : l'introduction accidentelle, l'acclimatation et la prolifération de nouveaux bioagresseurs. Parmi ceux-ci, les insectes ont déjà montré leur dangerosité : la cochenille du pin maritime au sud-est de la France, dans les années 1960, ou la pyrale du buis, dans les années 2010, ont, en l'espace de quelques années, fait quasiment disparaître de certains paysages leurs essences hôtes.

Nous sommes dorénavant dans un contexte d'introductions croissantes d'organismes exotiques dont la dynamique est étroitement liée à l'amplification des échanges commerciaux internationaux, et en particulier ceux des végétaux de production ou d'ornement.

Les évolutions du climat, outre leurs conséquences directes sur les forêts, sont également susceptibles de stimuler le développement d'insectes déjà présents dans certaines de nos régions vers de nouveaux territoires où ils restaient inconnus : la progression de la processionnaire du pin dans les plaines du nord de la France ou de la tordeuse grise du mélèze vers les sommets alpins témoigne de ces nouvelles dynamiques.

Face à la multiplication de ces risques, l'Union européenne s'est dotée d'un cadre réglementaire rénové en 2016, le règlement «santé des végétaux», qui structure la surveillance et les mesures de prévention et de lutte dans tous les États membres et aux frontières. L'adoption de cette réglementation a constitué une étape importante dans le renforcement des mesures phytosanitaires, notamment sur les végétaux ou les produits bois à haut risque, et la responsabilisation des opérateurs professionnels, avec la généralisation du passeport phytosanitaire pour tous les végétaux destinés à la plantation et pour certaines semences. Pour aller plus loin encore, des méthodes innovantes de détection et d'identification des organismes émergents et des analyses de risque permettent de se préparer à agir avant même qu'ils ne soient listés et réglementés.

Mais, à mesure que les menaces se multiplient, nos outils et méthodes se renforcent également. Au sein de la Direction générale de l'alimentation du ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, le Département de la santé des forêts assure le lien entre gestionnaires forestiers et scientifiques dans un continuum forêt-arboriculture-espaces arborés en ville. Fort de ses experts et de son réseau de correspondants-observateurs répartis sur tout le territoire, le Département de la santé des forêts veille, évalue, mesure, compare, en interrogeant la science.

Car c'est grâce à l'acquisition de connaissances sur les organismes nuisibles que nous nous prémunirons au mieux des dangers qu'ils représentent : cet ouvrage y contribue par une approche synthétique pluridisciplinaire et par l'étude de cas concrets.

Je tiens à remercier tout particulièrement les auteurs des chapitres, les relecteurs et, bien sûr, les coordinateurs, qui ont su mener cette tâche avec un grand professionnalisme et une approche multipartenariale efficace, dont la grande qualité de cet ouvrage témoigne.

Maud Faipoux
Directrice générale de l'alimentation
Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire

Introduction

*Christelle Robinet, François-Xavier Saintonge,
Xavier Tassus, Stéphane Brault*

Cet ouvrage constitue une synthèse des connaissances actuelles sur le déplacement (arrivée et/ou propagation spatiale) d'insectes ravageurs forestiers en France métropolitaine. Il a vocation à être un ouvrage scientifique et technique de référence à destination de l'enseignement supérieur, des scientifiques, des ingénieurs et des gestionnaires forestiers. Cet ouvrage vise à apporter différents éclairages sur la problématique des insectes forestiers ravageurs et sur les options de gestion qui peuvent être employées. Après une partie introductive replaçant les déplacements d'insectes dans un contexte plus général et expliquant certains des processus mis en jeu, l'ouvrage présente des cas d'étude en lien avec le changement climatique (partie II), l'intensification des échanges commerciaux (partie III) et le changement des essences (partie IV) (figure I.1). Puis des approches génériques pour la surveillance, l'évaluation des risques et la gestion sont présentées dans la partie V, en couvrant des méthodes anciennes ou innovantes (figure I.2). Cet ouvrage se termine par un élargissement de la problématique aux risques multiples en santé des forêts et par une brève synthèse de l'ouvrage (partie VI).

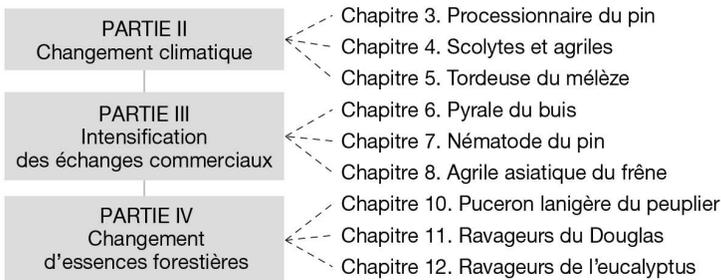


Figure I.1. Ravageurs forestiers présentés dans cet ouvrage pour lesquels l'aire de distribution se déplace en lien avec l'un des trois grands changements.

Il y aurait beaucoup à dire sur les insectes forestiers et la santé des forêts d'un point de vue général. Nous avons fait le choix ici de limiter cet ouvrage à certains cas d'étude. Il permettra à un public francophone d'accéder à des informations la plupart du temps déjà publiées, et principalement diffusées jusqu'à présent en langue anglaise.

Soixante experts francophones dans le domaine ont ainsi été sollicités pour contribuer à la rédaction de cet ouvrage. Ces experts proviennent de différents horizons (scientifiques, gestionnaires, etc.), ce qui permet d'aborder les problématiques sous des angles complémentaires.

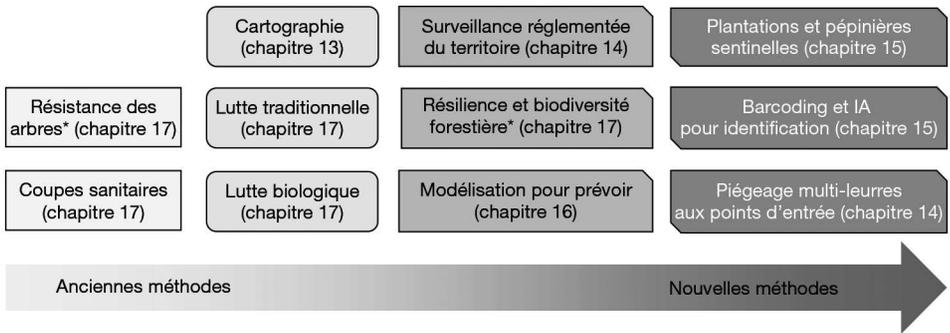


Figure I.2. Éventail des méthodes présentées dans la partie V, selon leur ancienneté, concernant la surveillance, la gestion et la lutte contre les insectes forestiers ravageurs.

* C'est plus précisément l'utilisation de la résistance des arbres, ainsi que la mise à profit des capacités de résilience et l'utilisation de la biodiversité forestière qui sont des méthodes de lutte.

» De quelles espèces parlons-nous ?

Nous avons choisi de traiter des insectes forestiers bioagresseurs indigènes de la France métropolitaine en expansion ou exotiques envahissants, même si les agents pathogènes forestiers ainsi que les incendies, les tempêtes et les sécheresses représentent aussi des menaces importantes sur la santé des forêts, et peuvent agir en synergie pour peser encore plus lourdement sur la santé des arbres. Par ailleurs, nous avons voulu inclure le nématode du pin exotique (chapitre 7), car il est transmis par un insecte et représente une menace très importante pour les pins en France.

Les différents cas d'étude ont pour objectif de proposer un éventail représentatif des problématiques rencontrées en forêt, tout en s'appuyant sur les cas les plus documentés. Si beaucoup d'espèces voient leur aire de distribution évoluer dans le contexte d'un monde changeant, il n'existe que peu d'études permettant de véritablement démontrer un lien de cause à effet entre changements globaux et déplacement des espèces. Nous présentons ici les cas avérés, fondés tout autant sur des études récentes que sur des études plus anciennes. Par exemple, le rôle du changement climatique sur l'expansion de la chenille processionnaire du pin (chapitre 3) est connu depuis près de vingt ans, et cet exemple reste un cas d'étude de référence dans le domaine.

» De quoi parlons-nous plus précisément ?

Le développement des insectes forestiers est fortement lié à trois facteurs : leurs arbres hôtes, leurs ennemis naturels et l'environnement. Les interactions au sein de ce système sont relativement complexes (figure I.3) et peuvent être déséquilibrées en cas de changement. Nous nous intéressons ici au processus de déplacement (arrivée et/ou expansion géographique) des espèces mentionnées dans le point précédent. On traitera

en particulier des capacités de dispersion, de survie et de développement des populations d'insectes, en insistant sur les éléments les plus importants pour comprendre le processus d'expansion ou d'invasion. Les chapitres consacrés à la lutte (chapitre 17) et à la modélisation (chapitre 16) ont pour objectif de présenter les approches possibles pour un public relativement large. La génétique des populations peut nous aider à comprendre la dispersion (par exemple pour savoir quels sont les couloirs de dispersion des populations) et explorer des méthodes de gestion (par exemple pour savoir d'où viennent les espèces exotiques et quels sont leurs ennemis naturels dans les pays d'origine capables de les contrôler). Des approches génétiques sont décrites au sein de certains chapitres, par exemple pour la pyrale du buis (chapitre 6), l'insecte vecteur du nématode du pin (chapitre 7) ou la cécidomyie du Douglas (chapitre 11). Elles sont également présentées d'un point de vue plus générique dans le chapitre 13.

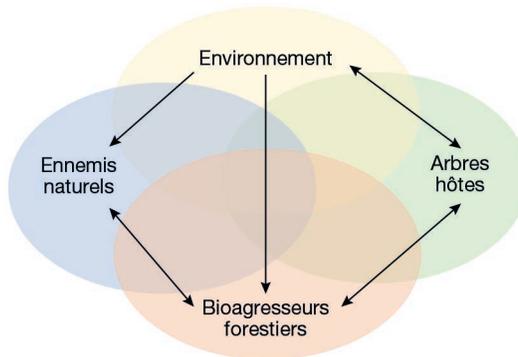


Figure I.3. Les interactions en jeu pour comprendre la santé des forêts.

» À quel territoire nous intéressons-nous ?

Le contexte géographique des cas d'étude retenus est la France métropolitaine. Pour les espèces exotiques envahissantes, nous traitons à la fois d'espèces déjà présentes, comme la pyrale du buis (chapitre 6), et d'espèces pas encore présentes mais dont le risque d'invasion est préoccupant, voire imminent, comme le nématode du pin (chapitre 7) et l'agrile asiatique du frêne (chapitre 8). La plantation d'essences exotiques, comme les eucalyptus, nous amène aussi ponctuellement à rapporter la situation dans des pays méditerranéens pour anticiper l'arrivée de ravageurs potentiels (chapitre 12). D'autres exemples d'insectes forestiers bioagresseurs dont l'aire de distribution s'étend sont bien sûr aussi documentés en outre-mer et au-delà de nos frontières, en particulier en Amérique du Nord, en Asie et en Australasie, mais nous ne les aborderons pas ici.

Partie I

Invasions et expansions : contexte, facteurs impliqués et impacts

Cette première partie présente des éléments de contexte généraux et pose les bases des liens de cause à effet entre différents changements observés et les invasions/expansions d'insectes forestiers bioagresseurs.

Après avoir fait un état des lieux de la forêt française et montré que d'importants changements avaient déjà eu lieu chez les insectes au cours du dernier cycle climatique, les principaux facteurs impliqués actuellement dans le déplacement des aires de distribution d'insectes forestiers indigènes ou exotiques seront présentés. Les facteurs impliqués dans les processus d'installation et d'expansion sont désormais assez bien identifiés, et leur rôle de mieux en mieux quantifié. Ils sont nombreux : le changement climatique, l'augmentation exponentielle du flux intercontinental de marchandises, la composition de la forêt française, de même que la connectivité entre les milieux anthropisés et naturels. Au-delà de cette évolution du cortège entomologique, ces changements ont également une répercussion sur les agents pathogènes potentiellement disséminés par ces insectes lors de leur déplacement.

Enfin, les impacts des insectes bioagresseurs forestiers envahissants seront présentés et confirmeront l'importance et la préoccupation croissante du sujet.

Chapitre 1

Invasions et expansions : contexte

Stéphane Brault, François-Xavier Saintonge, Philippe Ponel

►► La forêt en France

François-Xavier Saintonge, Stéphane Brault

Les climats, les sols, l'histoire et les hommes ont façonné et dessiné au cours du temps la forêt française, ce qui explique qu'elle est si diversifiée aujourd'hui.

Les essences et la hauteur des arbres sont par exemple très différentes dans des forêts sous climat méditerranéen ou montagnard. À l'ouest sous climat atlantique, le bien nommé pin maritime domine, alors qu'à l'est c'est plutôt le pin sylvestre pur ou en mélange dans les hêtraies qui domine. L'eau, principal facteur du fonctionnement des arbres, conditionne toute l'organisation des paysages forestiers. Dans certaines zones du territoire, elle est si rare qu'elle limite drastiquement la liste des essences qui peuvent s'y développer.

La diversité des sols impacte également beaucoup les arbres qui y trouvent support, nourriture et capacité de réserve en eau. Acide, calcaire, filtrant, hydromorphe, superficiel, profond, autant de situations qui vont engendrer des formations forestières diverses.

Enfin, l'homme – et l'histoire forestière qu'il a écrite – marque fortement les forêts qui couvrent le territoire. Peu de forêts françaises métropolitaines sont naturelles, l'homme y est intervenu pratiquement partout au cours du temps. La marque de l'homme est plus modeste en montagne, ou dans les maquis ou garrigues méditerranéens mais, *a contrario* sur certains territoires, c'est l'homme qui a créé de toutes pièces d'immenses massifs, comme le massif landais. Les grands bâtisseurs de forêt marquent toujours la physionomie du paysage forestier : pour ne citer que les principaux, Colbert, grâce à son ordonnance de 1669, est à l'origine des grandes futaies de chêne et d'une grande partie du fonctionnement des forêts publiques actuelles; Napoléon III, assisté de Brémontier, a boisé le massif landais et de Sologne; Leloup et son Fonds forestier national a, dès la fin de la Seconde Guerre mondiale, permis le boisement ou le reboisement de 2,3 millions d'hectares (Mha) en cinquante ans; Sérot et Monichon, en 1959, ont promulgué une loi améliorant les droits et les conditions de mutations, sous réserve d'une gestion plus durable de la forêt.

Comme le montre le chapitre 2, cette diversité de la forêt a beaucoup évolué au cours du temps, en lien avec les besoins sociétaux et les politiques forestières qui en ont découlé.

Désormais, forte de 17 Mha en 2023, la forêt métropolitaine française couvre 31 % de la surface de l'Hexagone et est composée d'environ 70 espèces d'arbres¹. Les principales essences feuillues sont les chênes pédonculé (11 % de la surface forestière), sessile (11 %) et pubescent (4 %), mais aussi le hêtre (11 %), le châtaignier (5 %) et le charme (4 %). Chez les résineux, les pins (maritime 5 %, sylvestre 6 %), l'épicéa commun (8 %), le sapin pectiné (8 %) et le Douglas (4 %) dominent. Formations particulières à plus d'un titre, les peupleraies (sylviculture de clones, sans éclaircie, rotation très courte) occupent les fonds de vallée et couvrent 1 % du territoire.

La forêt des départements et des régions d'outre-mer (qui n'est pas traitée dans cet ouvrage) couvre 8 Mha, 98 % étant domaniaux en Guyane française. Très riche en biodiversité avec de gros enjeux de conservation des espèces et des territoires, elle est quasiment vierge de gestion sur une grande part de sa surface.

La forêt appartient à plusieurs types de propriétaires : trois quarts de la surface appartiennent à des propriétaires privés. Ils sont plus de 3,5 millions ; mais seuls 50 000 d'entre eux possèdent des forêts de plus de 20 ha. C'est au-delà de ce seuil que le propriétaire est tenu d'organiser une gestion durable, validée par un plan simple de gestion (PSG), gage d'un certain équilibre entre récolte, renouvellement et biodiversité. Elles représentent un tiers de la surface de forêt privée. Pour les surfaces inférieures, le niveau de gestion est très variable et souvent faible.

Le quart de la surface restante – environ 4 Mha – appartient à l'État et aux collectivités publiques. La loi, et notamment son Code forestier, impose une gestion de ces forêts par l'Office national des forêts (ONF). En métropole, l'État possède environ 1,5 Mha de forêt. On y trouve les anciennes grandes forêts royales, abbatiales ou seigneuriales : Orléans, Fontainebleau, Compiègne, Rambouillet, Tronçais, pour ne citer que les principales. Les 2,5 Mha restants se partagent entre 11 000 communes (soit environ un tiers des 33 000 communes françaises) et les départements et les régions. Ces forêts sont concentrées dans l'est de la France (figure 1.1).

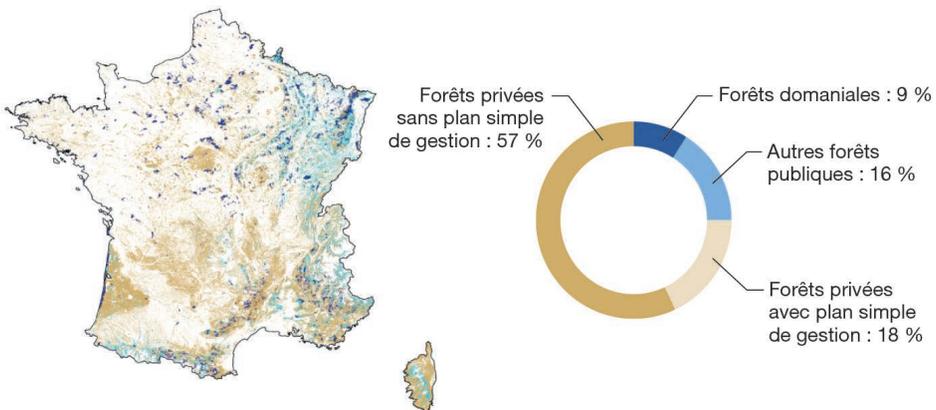


Figure 1.1. Répartition de la forêt en France métropolitaine (source : <https://inventaire-forestier.ign.fr/>).

1. Observatoire des forêts françaises : <https://observatoire.foret.gouv.fr>

En Europe, la forêt occupe 1 000 Mha, soit un quart de la surface mondiale de forêt. À l'instar de la France, cette surface a augmenté depuis le milieu du xx^e siècle. La France occupe le 4^e rang en matière de surface forestière, derrière la Suède (28 Mha), la Finlande (22 Mha) et l'Espagne (18,5 Mha). L'Union européenne n'a pas actuellement de politique forestière spécifique, mais son influence sur la forêt française, notamment au travers de sa politique environnementale, s'accroît régulièrement.

Le Code forestier actuel, dont l'origine remonte à 1827, impose un statut législatif et réglementaire qui s'applique à toutes les forêts, et notamment aux forêts publiques et forêts privées de plus de 25 ha (20 ha récemment) (respectivement 4 et 3 Mha). Ainsi, les forêts doivent être couvertes par un document de gestion durable (aménagement en forêt domaniale ou des collectivités; PSG en forêt privée). Rédigé par un « homme de l'art » (technicien, ingénieur de l'ONF ou de coopérative forestière, expert forestier, etc.) pour une durée de dix à vingt ans, ce document de description et de planification s'appuie sur un cadrage réglementaire et technique adapté à chaque grande région forestière. Cela permet à la quasi-moitié de la forêt française de profiter d'une gestion durable et multifonctionnelle en lien avec son contexte géographique, social et environnemental. Le taux de couverture de la forêt privée par un PSG, en lien avec la surface moyenne des propriétés, est fort dans le nord et le centre, faible dans le sud de la France.

Le Code forestier protège fortement l'intégrité de la surface de la forêt : la forêt domaniale est inaliénable, les forêts privées ne peuvent être défrichées qu'avec une autorisation du préfet de département. Les ventes de forêts sont assez rares, environ 1 % de la forêt privée change de propriétaire tous les ans. Le prix des forêts augmente fortement actuellement : il a plus que doublé au cours des vingt dernières années pour atteindre plus de 5 000 €/ha en moyenne (en 2022). Toutefois, derrière cette moyenne se cachent d'importantes variations en lien avec la région, la valeur bois qui s'y trouve et la surface concernée.

Dans son article L. 121-1, le Code forestier traduit clairement la grande orientation de la politique forestière de l'État : « La politique forestière a pour objet d'assurer la gestion durable et la vocation multifonctionnelle, à la fois écologique, sociale et économique, des bois et forêts. »

Comme vu précédemment, la diversité des forêts en France est importante et, même si la multifonctionnalité est recherchée sur l'ensemble de la superficie forestière, les différentes fonctions de la forêt auront un poids différent suivant les régions. Les forêts urbaines et périurbaines joueront un rôle majeur dans l'accueil du public, les forêts de montagne ou méditerranéennes, un rôle primordial de protection des écosystèmes (érosion, incendie, faune, flore, etc.), alors que le rôle de production est dominant dans les forêts de plaine et de moyenne altitude.

Fonctions économiques, environnementales et sociales constituent donc les trois piliers de la multifonctionnalité des forêts et sont décrits dans les paragraphes suivants (MASA, 2020).

Fonctions économiques

Près de 3 milliards de m³ de bois sont présents dans les forêts françaises. Grâce à des conditions de croissance naturelles favorables, la production biologique de la forêt

française est d'environ 90 Mm³/an, soit plus de 5 m³/ha/an. En cohérence avec les surfaces occupées par les grands groupes d'essences, cette production se répartit entre 60% de feuillus et 40% de résineux.

Les usages du bois sont très nombreux : chauffage, papier, carton, trituration pour produire différents types de panneaux de particules, charpente, menuiserie, ébénisterie, tranchage, merrain, pour ne citer que les principaux. Les sciages sont largement dominés par les résineux : pour 7,3 Mm³ de sciage résineux produits annuellement, il est produit 1,3 Mm³ de sciage feuillu. Le bois ainsi transformé stocke le carbone qu'il a capté lors de la vie de l'arbre ; ainsi, ce sont plus de 30 Mt CO₂ que la forêt stocke annuellement, soit environ 7,5% des émissions nationales.

L'industrie du bois génère une forte valeur ajoutée et est pourvoyeuse de plusieurs centaines de milliers d'emplois, notamment en zone rurale. L'ensemble de la filière bois couvre 400 000 emplois entre récolte et transformation, et une valeur ajoutée de 25 milliards d'euros annuellement (Couturier et Panonacle, 2023).

Fonctions environnementales

La forêt est un milieu très riche en biodiversité, y compris si les massifs sont monospécifiques et gérés intensivement. Par exemple, sur les 40 000 espèces d'insectes décrites en France, trois quarts sont présentes en forêt !

Sont classés Natura 2000 20% des forêts métropolitaines françaises, si bien que 44% de la surface couverte par ce réseau en France se trouve en forêt.

Sur une grande partie du territoire, les densités de grands ongulés dépassent les capacités d'accueil du milieu, et les dégâts, notamment sur les jeunes arbres de la forêt, fragilisent beaucoup trop fortement le renouvellement et la diversité spécifique naturelle.

Certaines forêts peuvent avoir un rôle majeur spécifique :

- forêts en bordure maritime, ayant notamment comme objectif de contrôler la progression des dunes ;
- forêts de montagne, qui ont comme principale vocation de limiter les crues et les torrents de boue qu'elles peuvent entraîner ;
- forêts méditerranéennes reboisées, surveillées et desservies spécifiquement pour permettre la lutte contre les incendies.

Par exemple, les mortalités massives de buis à cause de la pyrale ont déstabilisé des sols sur des reliefs accidentés et augmenté la quantité de bois sec inflammable.

En captant (du fait de sa fonction de séquestration) et en stockant du carbone, la forêt atténue les effets du changement climatique. Lorsque le bois est utilisé en lieu et place des énergies fossiles, la forêt joue son rôle de substitution ; la combustion du bois peut être rapidement compensée par la croissance des arbres vivants, alors qu'*a contrario* le cycle des énergies fossiles est beaucoup plus long, sans aucune commune mesure avec le pas de temps humain.

Fonctions sociales

La forêt est un des lieux préférés des Français pour se divertir ; ainsi, 500 millions de visiteurs fréquentent annuellement les forêts françaises. Aussi, les forêts publiques proches des zones urbaines voient leur fonction sociale particulièrement mise en avant.

La gestion, les aménagements y sont particulièrement adaptés pour accueillir les visiteurs : ils peuvent simplement s'y promener ou cueillir des champignons, mais ils peuvent également y exercer un grand nombre de sports nature (course à pied, VTT, balade équestre, etc.). La forêt est aussi un lieu privilégié pour l'exercice de la chasse.

Pour conclure, la forêt subit des agressions majeures : les introductions de bioagresseurs y sont de plus en plus souvent observées. Par ailleurs, les effets du changement climatique y sont d'ores et déjà bien visibles depuis une quinzaine d'années. Ces deux facteurs entraînent : une augmentation du déficit foliaire, une baisse de la croissance des arbres et une augmentation des mortalités.

Devant cette situation inédite, le monde forestier se mobilise pour adapter la forêt aux changements (notamment) climatiques, avec des aides financières substantielles. L'objectif est de diversifier les pratiques, les provenances et les essences pour diluer et anticiper le risque, tout en améliorant nos connaissances et en composant des massifs potentiellement plus résilients et mieux adaptés aux changements attendus.

C'est dans ce contexte que les invasions et les expansions d'insectes forestiers trouvent toute leur importance dans « l'écosystème » forestier du moment.

►► Des changements observés lors du dernier cycle climatique

Philippe Ponel

La tourbière de La Grande Pile, en Haute-Saône (25 ha, alt. 325 m), occupe une dépression fermée située sur un plateau interfluvial au-dessus de la vallée de l'Ognon, sur le piémont vosgien méridional. Elle est isolée du réseau hydrographique de surface et aucun affluent ne l'alimente. Elle se situe entre les limites d'extension vers l'ouest des moraines rissienne et würmienne. Cette tourbière recèle des archives paléoécologiques exceptionnelles qui illustrent les bouleversements qui ont affecté les communautés de coléoptères au cours des cent quarante mille dernières années. Ce site présente en effet un enregistrement sédimentaire continu, d'une épaisseur d'environ 20 m, couvrant le dernier cycle climatique depuis la fin de l'avant-dernière glaciation jusqu'à l'Holocène. Depuis la découverte de ce site, exceptionnel en Europe, et la mise en évidence de son intérêt paléoécologique, La Grande Pile a suscité de nombreuses recherches. Les dernières investigations paléontologiques réalisées (Ponel, 1995) constituent la première tentative visant à retracer l'évolution de l'environnement et du climat à partir de l'analyse d'une succession d'assemblages de coléoptères subfossiles sur une aussi longue période. Les opérations de carottage ont été effectuées à l'aide d'un carottier, et le sous-échantillonnage a produit 44 « tranches » de 8 à 9 kg chacune. Les échantillons ont été traités au moyen de la méthode de traitement de Coope (1986). Au total, 394 taxons de coléoptères ont été identifiés, plus de la moitié au niveau spécifique, avec 15 à 260 individus par échantillon.

Succession des communautés de coléoptères au cours des cent quarante derniers millénaires

Les assemblages de coléoptères ont été regroupés en 7 unités biostratigraphiques (GP-A1 à GP-A7). Ces unités ont été établies en prenant en compte les changements observés dans les principales catégories écologiques. Nous proposons une tentative de

corrélation de ces unités biostratigraphiques avec les chronozones polliniques établies par de Beaulieu et Reille (1992) et avec les stades isotopiques de l'oxygène (SIO) selon Lisiecki et Raymo (2005). Les dates de début des différents stades climatiques sont exprimées en milliers d'années (ka) avant le présent (figure 1.2).

Tableau 1.1. Chronologie des unités fauniques.

Unité faunique	GP-A1	GP-A2	GP-A3	GP-A4	GP-A5	GP-A6	Non représenté	GP-A7	
		a b							
Stade isotopique de l'oxygène (SIO)	6	5e	5d	5c	5b	5a	4	3	2
Tendance Température	↓	↑	↓	↑	↓	↑	↓	↓	↓
Biostratigraphie pollinique	Riss (Linexert)	Inter-glaciaire éémien	Mélisey I	Saint-Germain I	Mélisey II	Saint-Germain II	Pléniglaciaire		
							Inférieur	Moyen	Final
Chronologie (ka BP)	191	123	109	96	87	82	71	57	29

Unité GP-A1, la fin de la glaciation de Riss

Plusieurs coléoptères liés aux climats très froids sont présents dans cette unité : *Diacheila polita*, *Bembidion dauricum*, *Amara quenseli*, *Eucnecosum brachypterum*, *Hippodamia arctica*, *Helophorus glacialis*. *D. polita* est répandu dans les toundras du nord-ouest de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie. Il fréquente les sols tourbeux de la toundra, le bord des mares à *Carex*, et parfois les lieux plus secs avec *Betula nana*. *B. dauricum* présente une distribution actuelle presque circumpolaire. Il est limité en Amérique du Nord à l'ouest de la baie d'Hudson et aux montagnes Rocheuses. En Scandinavie, il n'est connu que de quelques rares localités. Il se rencontre sous les pierres, surtout sur sols plutôt secs avec végétation éparse. *A. quenseli* est aussi une espèce circumpolaire, boréoalpine en Europe, présente également en Islande et en Écosse. Plutôt xérophile, elle fréquente les milieux ouverts, sur sols sableux ou graveleux à végétation rare, et est caractéristique des prairies et des landes des zones alpines et subalpines. *E. brachypterum* présente une répartition actuelle beaucoup plus large : îles Britanniques, nord de la Scandinavie, Europe centrale de l'Allemagne à la Russie, Alpes, Transylvanie, Bulgarie, Caucase, Sibérie, Mongolie septentrionale, Amérique du Nord, surtout aux étages subalpin et alpin. Le boréo-alpin *H. glacialis* est répandu en Scandinavie et dans les hautes montagnes du sud et du centre de l'Europe. Il est confiné aux eaux très froides des bords des névés, dans les petites flaques peu profondes laissées par la fonte de la neige. Dans les montagnes du sud de son aire de répartition, l'espèce est typique de la zone des glaciers. La coccinelle *H. arctica*, très septentrionale, ne dépasse pas en Scandinavie la latitude 65°N vers le sud. Elle a été signalée sur *Salix*, *Betula*, *Empetrum* et *Arctostaphylos*. À ce moment, l'environnement peut être décrit comme un milieu ouvert et extrêmement froid, similaire à une toundra arctique, à végétation essentiellement herbacée. La fin de l'unité GP-A1 montre une diversification de la faune liée aux saules, avec les chrysomèles *Plagioderia versicolora*

et *Gonioctena viminalis*, et le charançon *Rhynchaenus saliceti*. L'existence de petits cours d'eau est attestée par le ripicole *Perileptus areolatus* et par l'aquatique *Limnius volckmari*. *P. areolatus* et *Bembidion iricolor* traduisent une élévation de température en fin d'unité GP-A1.

Unité GP-A2a, la première phase de l'interglaciaire éémien

Elle se caractérise par l'abondance des coléoptères liés aux feuillus, mais aussi par l'absence totale de tout coléoptère lié aux conifères. *Curculio venosus*, *C. glandium*, *Rhynchaenus quercus* sont propres aux chênes, de même que *C. pyrrhoceras* qui se développe dans les galles de *Cynips quercusfolii*, parasite exclusif des chênes. La présence du frêne est attestée par les occurrences de *Hylesinus oleiperda* et de *Leperesinus fraxini*, tandis que celle d'*Acer* est indiquée par *Deporaus tristis/seminiger*. Les coléoptères liés aux saules, aux bouleaux et aux peupliers sont nombreux, avec *Phratora laticollis*, *Plagioderia versicolora*, *Chalcoides fulvicornis*, *Byctiscus populi*, *Rhynchaenus rusci*, *Rhamphus pulicarius*, etc. Les scolytes sont représentés par plusieurs espèces, dont *Scolytus multistriatus* et *S. scolytus*, qui parasitent surtout les ormes. Si certains Elateridae sont inféodés aux racines à l'état larvaire, comme *Adelocera murina* et *Ctenicera pectinicornis*, d'autres sont plutôt sylvoicoles, comme *Denticollis linearis* et *Prosternon tessellatum*. Une ambiance très forestière est suggérée par des espèces telles que *Pycnomerus terebrans*, *Colydium elongatum*, *Dryophthorus corticalis*, qui fréquentent les vieux arbres, ou encore *Anthribus nebulosus*, parasite des cochenilles Lecaninae. Les taxons frondicoles sont peu nombreux, avec *Aplocnemus*, *Rhagonycha* et les charançons *Phyllobius/Polydrusus*. La faune de la strate herbacée est mal représentée, avec *Altica*, ou les bruches propres aux Fabaceae, les apions, dont *Apion cerdo* propre aux *Vicia*. Si les coléoptères des bords d'eau ne sont représentés que par *Stenus*, *Lathrobium* et plusieurs espèces de *Donacia*, les aquatiques vrais sont nombreux, très largement dominés par les taxons rhéophiles appartenant aux genres *Dryops*, *Elmis*, *Esolus*, *Oulimnius*, *Limnius*, *Normandia* et *Riolus*. Ainsi, l'environnement du site à cette période serait un milieu forestier avec des essences variées, une strate herbacée peu développée (peut-être limitée par le dense couvert de feuillus) et une présence d'eau courante à proximité.

Unité GP-A2b, la deuxième phase de l'interglaciaire éémien

Les coléoptères liés aux feuillus sont toujours abondants, avec de nombreux taxons déjà rencontrés dans l'unité précédente, mais avec en plus *Agelastica alni* (aulnes), *Platypus cylindrus* (chênes), *Anoplus plantaris* (bouleaux). L'événement est l'apparition d'un très riche cortège de coléoptères xylophages liés aux conifères : *Hylastes ater*, *Hylurgops palliatus*, *Ips sexdentatus*, *Polygraphus poligraphus*, *Pityophthorus pityographus*, *Pityogenes chalcographus*, *P. bidentatus*, *P. trepanatus*, *Pityokteines spinidens*, *P. curvidens*, *P. vorontzovi*, *Xyleborus dryographus*, *X. saxeseni*, *Rhyncolus elongatus*, *Magdalis nitida*. D'autres sont plutôt corticoles, comme *Rhizophagus*, *Colydium filiforme*, *Paromalus flavicornis*, *Plegaderus vulneratus*. *Calosoma sycophanta* est aussi un forestier qui se nourrit de chenilles arboricoles. *Rhysodes sulcatus* occupe des localités isolées depuis l'Europe jusqu'en Asie mineure, et en France surtout les zones boisées des Pyrénées occidentales. Dans les Pyrénées, il vivrait dans les troncs décomposés de sapins. *Ceruchus chrysomelinus* recherche les forêts humides de la plupart des montagnes d'Europe, et en France il est connu du Jura, des Alpes et des Pyrénées.

Il se développe surtout dans les souches pourries de sapin et d'épicéa. *Platypus oxyurus* est beaucoup plus localisé que le banal *P. cylindrus*. Limité en France au nord de la région pyrénéenne (Pyrénées-Atlantiques, Corbières de l'Aude), il est plutôt présent en altitude. Son aire de répartition européenne est discontinue, puisqu'il est signalé en Corse, en Calabre, en Grèce et en Turquie. Il nidifie exclusivement sur le sapin, dans le tronc duquel il creuse de profondes galeries ramifiées. La rétraction actuelle de son aire de répartition est certainement due à des facteurs climatiques. *P. oxyurus* a été découvert également en Angleterre, au cours de l'avant-dernier interglaciaire. La présence de *R. sulcatus*, *C. chrysomelinus* et *P. oxyurus* dans cette unité évoque des précipitations assez abondantes, car les localités actuelles paraissent caractérisées par un taux élevé d'humidité. L'apparition de ce cortège de coléoptères évoque à cette période une ambiance très forestière, à fort degré hygrométrique, et des conditions climatiques relativement tempérées.

Unité GP-A3, un épisode froid : le Mélisey I

Cette unité correspond à une phase d'effondrement quasi total de la faune liée aux arbres, qui n'est représentée que par un seul spécimen de *Platypus oxyurus* et de *Rhyncolus elongatus*. Compte tenu du caractère non forestier du reste de l'assemblage, ces insectes sont probablement en fait à rattacher à l'unité inférieure ou à l'unité supérieure. Pour *Platypus oxyurus*, il s'agit certainement de l'unité plus ancienne GP-A2b, où ce xylophage connaît une remarquable et brève expansion. En dépit de l'effacement si marqué des xylophages et donc du couvert forestier, attribués à une courte phase de refroidissement, aucun taxon vraiment cryophile n'apparaît, peut-être parce que l'épisode a été trop bref, ou pas assez froid pour permettre à une faune de coléoptères nordiques de s'installer. Le reste de l'assemblage est surtout composé de ripicoles et d'aquatiques, les rhéophiles s'effaçant au profit des paludicoles. On a ainsi un environnement proche d'une steppe froide, toutefois sans rapport avec une toundra arctique.

Unité GP-A4, un intervalle tempéré, le Saint-Germain I

On assiste ici au retour d'un assemblage de coléoptères d'un type très voisin de GP-A2b, avec une riche faune de xylophages où se mêlent les espèces liées aux conifères et les espèces liées aux feuillus. Certaines n'avaient pas encore été rencontrées en GP-A2, comme le longicorne *Alosterna tabacicolor*, dont la larve se développe dans le bois mort de nombreux feuillus, les scolytes *Orthotomicus laricis* et *O. suturalis*, qui parasitent plusieurs genres de résineux, et *Xyloterus domesticus*, qui nidifie exclusivement dans les essences feuillues. *Kissophagus hederæ*, autre espèce de scolyte, se développe dans les grosses tiges et les rameaux dépérissants de lierre. *Nemosoma elongatum* n'est pas xylophage, mais il est indirectement lié aux arbres par l'intermédiaire des scolytes, dont il dévore les exuvies larvaires et les excréments. Les charançons non encore notés dans les sédiments plus anciens sont *Pissodes pini*, qui creuse à l'état larvaire des galeries sous l'écorce des pins, et *Brachonyx pineti*, qui vit sur *Pinus silvestris*.

Quelques espèces corticoles apparaissent, comme *Bitoma crenata*, prédateur de nombreuses espèces de scolytes, *Pediacus dermestoides*, corticole inféodé aux feuillus (*Quercus*, *Fagus*, *Acer*), et *Laemophloeus bimaculatus*, qui fréquenterait les écorces de chêne et de hêtre à la recherche des galeries du scolyte *Dryocoetes villosus*. La plupart des taxons frondicoles ont déjà été signalés, à l'exception des charançons mineurs de feuilles *Rhynchites nanus* (*Salix*, *Betula* et *Alnus*), *R. tomentosus* (*Salix*, *Populus*)

et *Rhynchaenus avellanae* (*Quercus*). La persistance d'un couvert végétal herbacé est attestée par *Phyllotreta*, *Apion*, *Bruchidius*, et un certain degré d'ouverture du milieu est indiqué par les carabiques *Bradycellus ruficollis* et *Amara lunicollis*, qui recherchent les landes et les clairières. Un environnement de marais est attesté par les terricoles *Lathrobium terminatum* et *Stenus*, et par les phytophages *Eubrychius velutus*, *Limnobaris* et *Donacia*. *Phalacrus caricis*, mycétophage lié aux *Carex*, est lui aussi répandu dans les milieux marécageux. Les aquatiques sont surtout représentés par les rhéophiles, avec de très nombreux individus d'*Elmis*, *Esolus*, *Oulimnius*, *Limnius*, *Normandia*. Les genres paludicoles sont les *Agabus*, *Enochrus*, *Anacaena*, *Coelostoma* et *Helophorus*.

Unité GP-A5, un épisode froid : le Mélisey II

Cette unité est analogue à GP-A3. L'effondrement net du nombre de taxons liés aux arbres traduit une rétraction du couvert forestier. Les taxons liés aux arbres ne disparaissent toutefois pas complètement, puisque sont présents *Dircaea*, *Polygraphus poligraphus* (conifères), *Deporaus betulae* et *Anoplus plantaris* (bouleau), *Balanobius pyrrhoceras* (chêne). *Dircaea* pourrait aussi être indicateur de la présence du bouleau, car plusieurs exemplaires de *D. quadriguttata* ont été découverts à La Grande Pile pendant les opérations de sondage sur des troncs de bouleaux morts sur pied et porteurs de polypores. Les espèces « froides » sont représentées par *Potamonectes assimilis* et *P. griseostriatus*. Ce dernier est cité en Europe septentrionale, dans les montagnes d'Europe centrale et méridionale, dans l'Atlas marocain. Il est aussi connu d'Asie septentrionale et d'Amérique boréale. Dans les Alpes et les Pyrénées, il vit surtout dans les lacs élevés (1 800-2 400 m). Quelques taxons suggèrent aussi un milieu ouvert, comme les phytophages associés aux plantes herbacées *Chaetocnema*, *Bruchidius*, *Apion*, et le carabique terricole *Synuchus vivalis*, qui affectionne les lieux secs et sablonneux.

Unité GP-A6, un intervalle tempéré : le Saint-Germain II

On assiste au grand retour des coléoptères typiquement forestiers : *Acrulia inflata*, *Paromalus flavicornis*, *Laemophloeus bimaculatus*, *Colydium filiforme*, *Ceruchus chrysomelinus*, *Polygraphus poligraphus*, *Hylurgops palliatus*, *Scolytus intricatus*, *S. ratzeburgi*, *Strophosoma capitatum*, *Balanobius pyrrhoceras*, *Dryophthorus corticalis*, *Brachonyx pineti*, *Magdalis nitida*, etc., traduisant la réapparition d'une véritable ambiance forestière. Seul le charançon nordique et paludicole *Notaris aethiops*, connu en France de seulement deux localités du Puy-de-Dôme, évoque un climat froid. Il affectionne les bords des tourbières, des marais et des lacs de montagne, et se développerait sur *Sparganium ramosum*, *Iris pseudacorus* et diverses Poaceae. Les aquatiques rhéophiles des genres *Normandia*, *Esolus*, *Limnius*, *Oulimnius*, *Normandia* et *Elmis* dominant largement sur les aquatiques paludicoles.

Unité GP-A7, la dernière glaciation : le Würm

Cette longue unité assez homogène est caractérisée par la disparition presque totale des taxons liés aux arbres, à l'exception de *Rhynchaenus foliorum*, déjà présent dans l'unité « froide » GP-A1 et dont la larve mine les feuilles de divers saules, et d'*Anoplus plantaris*, qui se développe sur les bouleaux. Les espèces phytophages liées aux plantes basses sont rares, comme *Micrelus ericae*, qui vit sur *Calluna vulgaris* et *Erica tetralix*.

L'événement le plus remarquable est l'apparition de nombreuses espèces très cryophiles, actuellement répandues dans l'Europe septentrionale, la Scandinavie et les régions arctiques de la Russie. Il s'agit surtout de coléoptères carabiques et de coléoptères aquatiques. *Elaphrus lapponicus* est actuellement connu d'Angleterre, d'Écosse et de Scandinavie. Il vit dans les petits marécages à *Carex*, *Eriophorum*, mousses, parfois trouvé associé à *Diacheila arctica*, probablement parce que ces deux coléoptères possèdent les mêmes exigences écologiques. *D. arctica* occupe la Scandinavie, la péninsule de Kola, le nord de la Russie. Elle vit au bord des lacs et des dépressions boueuses, son habitat de prédilection semble être les marécages à *Carex*, *Eriophorum*, *Scirpus*, *Juncus* et mousses.

Les aquatiques des régions boréales sont représentés par plusieurs espèces. *Agabus arcticus* fréquente les tourbières à sphaignes et les berges moussues des lacs dans le nord des îles Britanniques et de la Fennoscandie. *Colymbetes dolabratus* est un circumpolaire connu du nord de la Fennoscandie, du nord de la Russie, de la Sibérie, d'Amérique du Nord, du Groenland et d'Islande. Il recherche les eaux stagnantes ou à courant lent. *Helophorus sibiricus* peuple la région paléarctique depuis le nord de la Fennoscandie jusqu'à la Mongolie et à la Chine, il est cité aussi en Alaska et au Canada. Il vit sur les bords de rivières, dans les mares herbeuses peu profondes. *Helophorus oblongus* est connu d'Amérique du Nord et de Sibérie. *Helophorus glacialis* réapparaît dans presque tous les niveaux de cette unité. Parmi les représentants de la faune terrestre, le Silphidae *Pteroloma forstroemi* est un peu moins nordique, puisqu'il occupe la Scandinavie et les hautes montagnes d'Europe centrale. Il vit au bord des ruisseaux et des torrents, sous les mousses humides, les graviers et les galets, où il chasse les gastéropodes.

Les staphylins sont bien représentés, avec *Eucnecosum brachypterum* et trois autres « classiques » dans ce genre de communauté : *Pycnoglypta lurida* (Europe septentrionale, au sud jusqu'au Danemark et au nord de l'Allemagne, Sibérie, Amérique du Nord, dans les zones humides et les marécages), *Boreaphilus henningianus* (Scandinavie, nord de la Russie, Harz, sous les débris végétaux, dans les mousses humides, les marais herbeux) et *B. nordenskioeldi* (nord de l'Amérique du Nord et de l'Asie, écologie semblable à celle de l'espèce précédente). Un autre staphylin, le coprophile *Anotylus gibbulus*, est connu aujourd'hui uniquement du Caucase et peut-être de Sibérie orientale. *Simplocaria metallica* est inféodé aux mousses en Scandinavie ainsi qu'en Europe centrale. *Aphodius holdereri*, espèce à répartition actuelle asiatique (endémique du Tibet, depuis la région du lac Koukou Nor au nord jusqu'aux pentes nord de l'Himalaya au sud), apparaît uniquement dans trois niveaux.

Les coléoptères aquatiques des eaux oxygénées s'effacent progressivement puis disparaissent au bénéfice des paludicoles. On peut ainsi distinguer une unité GP-A7a (SIO 3), qui correspond à une première détérioration du climat, avec disparition presque totale des phanérogames ligneuses, apparition discrète des coléoptères les plus cryophiles, persistance des aquatiques rhéophiles et d'assez nombreux taxons plutôt ubiquistes, et une unité GP-A7b (SIO 2), qui correspond à une phase d'intensification du froid, avec expansion des coléoptères arctico-alpins, disparition complète des aquatiques rhéophiles et appauvrissement du groupe des coléoptères ubiquistes. Il s'agit d'un milieu caractérisé par des conditions climatiques d'une extrême rudesse, comparable à une toundra arctique ou à un environnement de très haute montagne, induit par une avancée glaciaire importante à proximité du site.

Conclusion

Cet enregistrement continu fournit une image détaillée des bouleversements subis par les communautés de coléoptères au cours du dernier cycle climatique (cent quarante mille dernières années). Ces changements reflètent les événements climatiques majeurs qui ont eu lieu dans cette partie du monde. Le réchauffement rapide à la transition Riss-Éémien a entraîné le remplacement d'une faune adaptée au froid et d'un environnement de type toundra par une faune d'insectes liés aux arbres, composée d'espèces liées aux feuillus dans la première partie de l'interglaciaire éémien. Dans la seconde partie de cet interglaciaire, cette faune forestière est dominée par des taxons dépendant des conifères, au détriment des espèces liées aux feuillus. Un refroidissement progressif aboutit à un changement environnemental correspondant au Mélisey I, lorsque les espèces liées aux arbres disparaissent, sans être remplacées par des taxons très adaptés au froid. Le retour d'un environnement forestier est indiqué par le développement d'une riche faune liée aux arbres au Saint-Germain I. Cette faune présente des similitudes avec celle de la 2^e partie de l'Éémien. Après un autre épisode froid, le Mélisey II (qui apparaît comme une sorte de réplique de Mélisey I), le Saint-Germain II voit la brève réapparition de la faune forestière. Cet épisode s'achève brutalement avec la disparition presque totale des coléoptères liés aux ligneux au début de la dernière glaciation würmienne, puis l'installation progressive d'une faune de coléoptères très adaptée au froid, évoquant un paysage de toundra, qui marque le passage au Pléniglaciaire würmien.

Chapitre 2

Invasions et expansions : facteurs impliqués et impacts

*Xavier Tassus, Thomas Boivin, Nathalie Derrière, Marie Grosdidier,
Jean-Marc Henin, Claude Husson, Jean Jouzel, Jérôme Jullien,
Serge Planton David Renault, Anna Turbelin*

► Climat de la France : évolution récente et projection dans le futur

Jean Jouzel, Serge Planton

Les conclusions du dernier rapport du Groupe intergouvernemental d'experts sur l'évolution du climat (Giec) sont claires. De façon certaine, les activités humaines sont la cause du réchauffement climatique observé depuis la période préindustrielle. De nouvelles émissions de gaz à effet de serre entraîneront la poursuite du réchauffement, des changements affectant toutes les composantes du système climatique et des impacts qui risquent d'être importants dans la seconde partie de ce siècle. Au-delà de ces effets globaux, qu'en est-il pour la France? Nous apportons des éléments de réponse à cette question à partir du rapport Drias 2020 sur « les nouvelles projections climatiques de référence pour la métropole » et d'études illustrant de quelle façon notre pays sera affecté dans différents secteurs.

Précédé d'une première série de rapports² consacrés à l'évolution du climat de la France publiée de 2011 à 2015, ce document, Drias 2020³, a été élaboré avec l'appui scientifique du Centre national de recherches météorologiques (CNRM), du Centre européen de recherche et de formation avancée en calcul scientifique (Cerfacs) et de l'Institut Pierre-Simon-Laplace (IPSL). Avant d'en présenter les principaux résultats, nous allons nous intéresser à l'évolution de notre climat à l'échelle globale en nous appuyant sur le 6^e rapport du Giec, dont la publication a été finalisée en 2023. Nous nous focaliserons ensuite sur la France en présentant une série d'indicateurs suivis par l'Observatoire national sur les effets du réchauffement climatique (Onerc), puis en analysant les projections d'évolution du climat en France métropolitaine et les impacts qui pourraient en résulter dans différents secteurs.

2. Publiés de 2011 à 2015, ces cinq rapports sur « Le climat de la France au 21^e siècle » sont disponibles sur le site : <https://www.vie-publique.fr/>

3. <http://www.drias-climat.fr/document/rapport-DRIAS-2020-red3-2.pdf>

Le réchauffement climatique est une réalité et il va se poursuivre

Ce 6^e rapport nous redit la réalité du réchauffement climatique à l'échelle planétaire. La dernière décennie a été de 1,09°C plus chaude que la période préindustrielle. Ce réchauffement est attribué sans équivoque à l'augmentation de l'effet de serre liée aux activités humaines. Sa contribution est estimée à 1,07°C, soit l'ensemble de ce qui est observé, et il s'est poursuivi depuis le début de notre décennie, les dix dernières années (2015-2024) ayant été les plus chaudes des cent cinquante dernières années. Cette attribution a pu aussi être démontrée par les scientifiques en ce qui concerne l'élévation du niveau de la mer, dont le rythme a pratiquement doublé entre la période 1971-2006 (1,9 mm/an) et la période 2006-2018 (3,7 mm/an). De façon quasi certaine, l'intensification des vagues de chaleur dans de nombreuses régions du globe, en particulier sur l'Europe de l'Ouest et le pourtour méditerranéen, est aussi liée à cette augmentation de l'effet de serre d'origine humaine.

Les projections d'évolution du climat du dernier rapport du Giec dépendent des émissions futures de gaz à effet de serre, dont cinq scénarios principaux ont été retenus : deux très émetteurs, deux sobres et un intermédiaire. Le degré de confiance accordé à ces projections est renforcé par le constat selon lequel les évolutions observées du rythme de réchauffement, de l'accélération de l'élévation du niveau de la mer, ou encore de l'intensification d'événements extrêmes ont été correctement anticipées dans les rapports successifs du Giec publiés depuis le début des années 1990.

En cas d'inaction, les scénarios les plus émetteurs conduiront à un réchauffement moyen de 4°C à 5°C à la fin du siècle par rapport à l'ère préindustrielle. Il sera difficile de faire face aux conséquences qui accompagnent ce réchauffement : élévation du niveau de la mer de l'ordre d'un mètre et possiblement jusqu'à près de 2 m, intensification des événements météorologiques extrêmes, perte majeure de biodiversité dans la plupart des récifs coralliens, mis à mal dès 2°C de réchauffement, acidification de l'océan, sans oublier la fonte du permafrost de l'Arctique et la libération de méthane et de dioxyde de carbone qui y sera associée. Les impacts du réchauffement toucheraient aussi les populations. Parmi les conséquences les plus sévères, la difficulté grandissante de l'accès à l'eau dans certaines régions affectées par des sécheresses et des canicules à répétition. La perte de biodiversité marine et terrestre, déjà bien réelle, serait exacerbée en raison de l'incapacité d'adaptation de certains écosystèmes à un changement aussi rapide. Ce pourrait être le cas notamment des écosystèmes de forêt tropicale humide en Amazonie, en Indonésie et au Congo, qui pourraient s'effondrer à l'horizon 2050 (Trisos *et al.*, 2020). Les rendements agricoles seront diversement affectés selon les régions du monde et le type de culture, rendant encore plus délicat l'objectif de nourrir notre humanité, marquée par une expansion démographique se poursuivant au moins d'ici à 2050. Bien entendu, ces impacts ne sont pas également répartis, et certains pays en voie de développement parmi les plus vulnérables y seront plus sensibles.

Ne rien faire n'est à l'évidence pas une option. Les décideurs politiques ont – tout au moins dans les déclarations et les textes – intégré ce constat, comme en atteste la signature de l'Accord de Paris en 2015. Les objectifs de cet accord sont de limiter le réchauffement bien en deçà de 2°C et de poursuivre l'action pour le limiter à 1,5°C, objectifs qui correspondent plus ou moins aux deux scénarios sobres. En 2018, dans un rapport spécial sur le réchauffement à 1,5°C, le Giec montre qu'il serait certainement moins difficile de s'adapter à ce réchauffement, et qu'un demi-degré compte lorsqu'on

le compare à un réchauffement de 2°C. Désormais, c'est cet objectif de 1,5°C, et donc la nécessité d'une neutralité carbone dès 2050, qui est mis en avant par la plupart des décideurs politiques. De nombreux pays, dont la France et l'Europe, l'ont ainsi adopté ; la Chine l'envisage pour 2060 et l'Inde pour 2070. Or il y a un énorme fossé entre cet affichage et la réalité.

Ces décisions se sont déjà traduites par certaines mesures de réduction des émissions. Il en résulte une augmentation moins rapide des émissions mondiales depuis 2010 comparée à la décennie précédente. Cependant, ces mesures sont très loin d'être suffisantes, puisque les engagements qui les sous-tendent correspondent à des émissions beaucoup trop importantes en 2030 pour avoir des chances de respecter l'objectif à 1,5°C. En effet, ils nous emmènent vers un réchauffement voisin de 3°C à la fin de ce siècle, auquel il sera extrêmement difficile de s'adapter, voire impossible dans certaines régions. D'après le Giec, pourtant, il reste possible de réduire de moitié les émissions d'ici 2030, et le message est clair : le changement climatique est une menace pour notre humanité et, au-delà, pour l'ensemble du vivant. Il faut donc agir sans attendre pour respecter ces objectifs.

Des changements déjà perceptibles dans notre pays

En France, 2022 a été l'année la plus chaude depuis le début des données instrumentales, avec 1,5°C de plus que la période de référence de trente ans, 1991-2020, utilisée par Météo-France, et 2,5°C par rapport à la période 1961-1990 (figure 2.1). À noter que dans notre pays, entre les deux périodes de dix ans, 1961-1969 et 2010-2019, le réchauffement a été voisin de 1,5°C. Un changement tout à fait perceptible pour les plus de 60 ans. Un tel réchauffement, pour des régions connaissant le même type de climat, par exemple océanique, correspond à un déplacement vers le nord d'environ 270 km, soit approximativement la distance à vol d'oiseau entre Bordeaux et Nantes.

Le réchauffement depuis le début du xx^e siècle est d'environ 1,9°C (figure 2.1). Il est donc d'environ 50% supérieur à celui de la moyenne planétaire, en conformité avec un réchauffement plus rapide sur les régions continentales. Ce réchauffement a été analysé par Ribes *et al.* (2022) à l'aide d'une nouvelle méthode statistique bayésienne d'attribution des causes du réchauffement climatique, qui combine des résultats de simulations avec les observations (Ribes *et al.*, 2021). La conclusion est qu'un réchauffement de 1,66°C en 2020 (par rapport à la période 1900-1930) est explicable par un forçage du système climatique, presque entièrement d'origine humaine. D'après cette étude, la tendance récente à l'accélération de ce réchauffement (0,36°C sur la décennie 2010-2019) s'explique en partie par la diminution des concentrations de particules de pollution atmosphérique (aérosols sulfatés et carbonés), à l'origine d'une augmentation du rayonnement solaire en surface, que l'on observe bien par ailleurs en Europe depuis une quarantaine d'années (Moseid *et al.*, 2022).

Ce réchauffement est accompagné d'une augmentation de la fréquence, de la durée et de l'intensité des épisodes de fortes chaleurs. Parmi les indicateurs de ces changements, l'Onerc a retenu le nombre de journées dites « estivales » au cours desquelles la température maximale a dépassé 25°C. Sur la période 1959-2021, la hausse des journées estivales recensées par Météo-France est souvent comprise entre 5 et 6 jours supplémentaires par décennie, avec un minimum d'environ 2 jours sur le littoral atlantique et un maximum de près de 8 jours sur les régions méridionales.

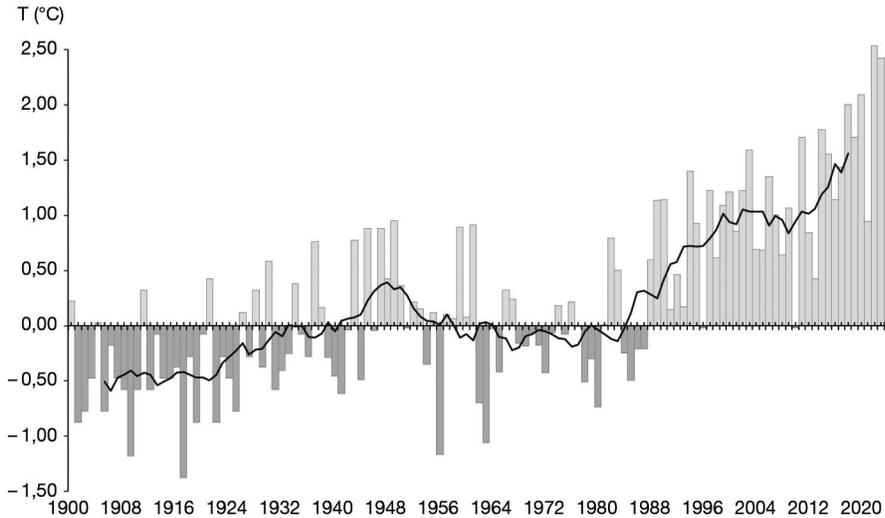


Figure 2.1. Évolution de l'écart de la température moyenne en France métropolitaine de 1900 à 2023, par rapport à la moyenne de la période 1961-1990, exprimé en °C (source : Météo-France).

Les épisodes de canicule se sont aussi multipliés, avec notamment les épisodes singuliers de 2003 et de 2019, dont il a été démontré qu'ils avaient été intensifiés par les émissions de gaz à effet de serre anthropiques. L'estimation est ainsi de 1,5°C à 3°C supplémentaires pour les canicules de juin et juillet 2019 (Robin et Ribes, 2020; Vautard *et al.*, 2020; Robin *et al.*, 2021).

À l'inverse, le nombre de jours de gel a diminué dans la plupart des régions de 2 à 4 jours par décennie sur la période 1959-2021. Il est plus faible dans les régions côtières et plus fort dans le Nord-Est, avec 6 jours par décennie à Nancy. Malgré cette diminution, les effets du gel sur l'agriculture et la forêt peuvent être amplifiés; les émissions de gaz à effet de serre sont responsables d'une augmentation de 50% environ de la probabilité d'occurrence d'un événement de gel tardif du type de celui d'avril 2021. Celui-ci avait conduit à d'importants dommages sur des vignes dont le débourrement précoce était dû à des températures anormalement chaudes au mois de mars (Vautard *et al.*, 2023).

Sur la période 1961-2012, les précipitations ne montrent pas, en revanche, de tendances très marquées (limitées à quelques pour cent par décennie), même si elles indiquent généralement une légère augmentation des précipitations annuelles sur la moitié nord du pays, et une légère diminution sur les régions méridionales (Dubuisson *et al.*, 2020). Ce contraste est plus marqué en hiver. En été, la diminution concerne essentiellement les régions du pourtour méditerranéen. Il n'y a pas d'évolution marquée au printemps et, en automne, l'augmentation concerne les seules régions du nord-est du pays et de la vallée du Rhône.

Les précipitations les plus intenses ne montrent pas non plus de tendances très marquées, mais une étude récente révèle que l'intensité des pluies extrêmes quotidiennes sur le pourtour méditerranéen (le maximum annuel) a augmenté de plus de 20% sur la période 1961-2015 (Ribes *et al.*, 2019). Cela va dans le sens d'une intensification des pluies les plus extrêmes avec le réchauffement, comme le suggère le dernier rapport du Giec (en moyenne de l'ordre de 7% par degré de réchauffement global).

Par ailleurs, bien qu'il n'y ait pas de tendances marquées pour les sécheresses météorologiques, l'extension des sécheresses des sols superficiels (dites « agricoles ») est très nette depuis les années 1990 (Soubeyrou *et al.*, 2012), car le réchauffement accentue l'évaporation des sols et la transpiration des plantes.

Enfin, en France métropolitaine, le nombre ou l'intensité des tempêtes varient d'une année à l'autre et d'une décennie à l'autre, mais ne montrent aucune tendance nette à l'augmentation ou à la diminution depuis les années 1950. On peut donc conclure à l'absence de tendances marquées sur les vents forts liés aux tempêtes en France métropolitaine sur les soixante-dix dernières années.

Les changements climatiques en France métropolitaine à l'horizon 2050 et au-delà

Le rapport Drias (2020) présente des résultats de simulations du climat futur en France réalisées à partir de modèles climatiques dits « régionaux » mis en œuvre par une douzaine de groupes de recherche européens. Ces modèles reproduisent le climat de l'Europe avec une résolution plus fine (typiquement sur des mailles d'une douzaine de kilomètres de côté) que celle des modèles climatiques globaux utilisés pour les simulations du dernier rapport du Giec. Les résultats des simulations sur la France métropolitaine sont présentés dans ce rapport pour trois des quatre scénarios d'émissions du Giec (RCP2.6, RCP4.5 et RCP8.5), et sont aussi mis à disposition sur le portail de service climatique national Drias⁴. Nous en présentons ici une très brève synthèse.

Le tableau 2.1 reproduit les changements futurs de températures moyennes annuelles en France à un horizon proche (autour de 2035), pour le milieu (autour de 2055) et pour la fin (autour de 2085) de ce siècle. Bien que ce tableau ne porte que sur des moyennes de trente ans, une variabilité interannuelle d'origine naturelle peut exacerber ou atténuer ces changements futurs pour une année particulière. Mais le premier constat issu de l'analyse des projections, qui est aussi valable à l'échelle planétaire, est que la France va connaître un réchauffement climatique moyen, qui est sensiblement le même pour tous les scénarios au cours de la prochaine vingtaine d'années. Il s'agit d'une conséquence d'une variabilité interannuelle d'origine naturelle, de l'inertie thermique et de l'inertie du cycle du carbone (IPCC, 2023) entraînant la nécessité d'une adaptation à des changements inévitables.

Tableau 2.1. Évolution de la température moyenne annuelle en France métropolitaine pour 2021-2050, 2041-2070 et 2071-2100 par rapport à la période de référence 1976-2005 (en °C).

Température	2021-2050	2041-2070	2071-2100
RCP2.6	+1,0°C [+0,7; +1,4]	+1,2°C [+0,8; +1,5]	+1,0°C [+0,6; +1,4]
RCP4.5	+1,2°C [+0,7; +1,6]	+1,7°C [+0,9; +2,3]	+2,1°C [+1,6; +2,7]
RCP8.5	+1,3°C [+0,9; +1,9]	+2,2°C [+1,8; +2,9]	+3,9°C [+3,2; +4,9]

Les valeurs correspondent à la médiane des ensembles de simulations (la moitié des valeurs de l'ensemble sont supérieures et l'autre moitié inférieures) et, entre crochets, les centiles 5 et 95 (séparant respectivement les 5% des valeurs les plus faibles et les 5% les plus fortes).

4. <https://www.drias-climat.fr/>

À échéance 2021-2050, le réchauffement médian annuel par rapport à la période de référence 1976-2005 serait supérieur pour les trois scénarios au réchauffement observé entre 1901-1930 et 1976-2005 (0,9°C), bien que la période de calcul soit plus courte (quarante-cinq ans au lieu de soixante-cinq ans). Nous faisons donc le constat d'une accélération du réchauffement en ce début de XXI^e siècle. Dès le milieu de ce siècle, le scénario à plus fortes émissions, mais aussi le scénario médian, qui semble proche de celui sur lequel nous sommes actuellement, s'écartent de 0,5°C à 1°C du scénario le plus sobre, pour lequel l'augmentation de température se stabilise. Par ailleurs, le réchauffement sera aussi plus important en été qu'en hiver et plus marqué dans le sud-est de la France.

Ces tendances sont confirmées par les estimations récemment calculées par Ribes *et al.* (2022) à partir de la méthode bayésienne déjà mentionnée et des nouvelles projections globales utilisées pour le 6^e rapport du Giec. Cette méthode statistique permet de contraindre les projections futures avec les observations du réchauffement sur le siècle dernier (température globale et moyenne de la température en France), réduisant ainsi les incertitudes de ces projections. Si les moyennes du réchauffement sont donc très comparables à l'horizon proche, elles indiquent toutefois un réchauffement plus important pour un horizon plus lointain que les projections retenues dans le rapport Drias à scénario comparable d'émissions de gaz à effet de serre. À la fin du siècle, celles-ci atteindraient 3,8°C (2,9 à 4,8°C) avec le scénario intermédiaire, et jusqu'à 6,7 [entre 5,2 et 8,2]°C pour le scénario très émetteur. Elles indiquent aussi un cycle saisonnier plus important, avec un réchauffement réduit de 10% en hiver par rapport à la moyenne annuelle, mais augmenté d'environ 30% en été.

Tableau 2.2. Évolution des précipitations en moyenne annuelle, l'été et l'hiver en France métropolitaine pour 2041-2070 par rapport à la période de référence 1976-2005 (en %).

Précipitations 2041-2070	Année	Hiver	Été
RCP2.6	+ 6,2% [+ 1,1; + 8,5]	+ 11,3% [+ 6,8; + 15,7]	+ 2,5% [- 0,7; + 8,4]
RCP4.5	+ 1,6% [- 3,3; + 7,8]	+ 11,7% [+ 4,8; + 20,0]	- 5,3% [- 26,3; + 8,4]
RCP8.5	+ 3,4% [- 2,0; + 10,2]	+ 15,8% [+ 10,9; + 33,4]	- 11% [- 27,7; + 7,2]

Idem tableau 2.1 pour les valeurs par scénario pour l'hiver et l'été.

À l'horizon du milieu de ce siècle, les précipitations moyennes ne s'écartent que faiblement de la valeur moyenne du climat de référence (tableau 2.2). On note cependant un contraste saisonnier, avec une augmentation en hiver et une diminution en été pour les scénarios à plus fortes émissions. Par ailleurs, ces projections ne reflètent qu'en partie les effets moyens du changement climatique sur le cycle hydrologique, car le réchauffement a aussi un effet direct sur l'assèchement des sols du fait de l'augmentation de l'évapotranspiration en surface. Les résultats obtenus dans le cadre du projet Explore 2070⁵ montrent ainsi une diminution significative des débits moyens des rivières à l'échelle du territoire à l'horizon du milieu du siècle (2046-2065), qui pourraient être de l'ordre de 10% à 40% par rapport à une référence 1961-1990.

5. https://www.gesteau.fr/sites/default/files/gesteau/content_files/document/explore2070-hydrologie-surface.pdf

Les changements climatiques moyens que nous venons de résumer s'accompagneront aussi d'une évolution des événements extrêmes, en particulier des vagues de chaleur et des sécheresses, ayant un effet potentiel très important sur la végétation et donc sur la forêt. Quel que soit l'horizon temporel, les vagues de chaleur estivales deviendront à la fois plus fréquentes, plus longues et plus intenses. Les études déjà citées (Robin et Ribes, 2020; Vautard *et al.*, 2020; Robin *et al.*, 2021) montrent ainsi qu'en 2040, des températures aussi élevées que celles de l'été 2019 seront observées environ cinq fois plus souvent, et que des événements de même probabilité seront plus chauds d'environ 1,2°C. Dès le milieu du siècle, l'évolution du nombre et de l'intensité des événements climatiques extrêmes est dépendante de la trajectoire des émissions de gaz à effet de serre suivie au cours de ce siècle (Drias, 2020). À l'inverse, les changements climatiques s'accompagneront d'une moindre sévérité des extrêmes froids, et le nombre de jours de gel va continuer à décroître.

Une autre évolution importante à l'échelle de notre pays concerne les sécheresses agricoles, qui devraient être plus longues et plus intenses. À l'horizon du milieu de ce siècle et indépendamment du scénario d'émission de gaz à effet de serre, une sécheresse comme celle de l'année 1990 devrait être dépassée (Soubeyroux *et al.*, 2012). Autre exemple, les résultats du projet Explore 2070 déjà cité montrent une diminution du minimum mensuel calculé sur cinq années des débits d'étiage, pouvant parfois atteindre 70% pour la Seine et le Rhône. La principale raison en est l'augmentation de l'évapotranspiration en surface liée au réchauffement et, dans une bien moindre mesure, l'augmentation de la fréquence des sécheresses météorologiques.

Il est plus difficile d'évaluer l'évolution future des précipitations extrêmes à l'échelle des régions françaises. Cependant, du fait de l'augmentation de la quantité de vapeur d'eau dans l'atmosphère liée au réchauffement, la quantité de pluies tombant au cours des épisodes extrêmes va augmenter. C'est en particulier le cas sur le pourtour méditerranéen, comme le montrent certaines études récentes (Caillaud *et al.*, 2023), avec pour conséquence une augmentation du risque de crues éclair dans ces régions.

Enfin, comme nous pouvons en faire le constat à partir des observations des dernières décennies, les tempêtes ne montrent pas de tendance de long terme à la hausse ou à la baisse, qu'il s'agisse de leur fréquence ou de leur intensité. De plus, les projections climatiques ne sont pas en l'état assez précises pour qu'on puisse tirer des conclusions définitives concernant les phénomènes météorologiques peu étendus, non nécessairement extrêmes mais à forts impacts locaux (orages de grêle, mini-tornades, etc.).

De multiples conséquences

Le réchauffement aura des répercussions dans les massifs montagneux, avec une élévation notable de la ligne d'équilibre des glaciers et une diminution de la durée d'enneigement, de l'ordre de 40 jours pour un réchauffement voisin de 2°C dans les Alpes. L'élévation du niveau de la mer affectera les régions côtières; voisine actuellement de 4 mm/an, elle se poursuivra du fait de la fonte des glaciers et des calottes polaires et du fait de l'augmentation du volume d'un océan qui se réchauffe. D'après le 6^e rapport du Giec, en 2100 et par rapport à la période 1995-2014, l'élévation probable du niveau moyen mondial de la mer serait comprise entre 28 et 55 cm pour le scénario le moins émetteur, et entre 63 et 101 cm pour le scénario le plus émetteur. Pour ce dernier, la contribution de la fonte des calottes du Groenland et de l'Antarctique reste très incertaine, et des élévations proches de 2 m en 2100 ne sont pas à exclure.

Les conséquences du changement climatique sur notre pays, métropole et outre-mer, sont pour la plupart aussi identifiées à l'échelle globale. C'est le cas pour la modification des écosystèmes naturels avec une perte de biodiversité, pour la diminution des rendements agricoles de nombreuses cultures, comme la viticulture dans certaines régions du sud de la métropole, pour les forêts de plus en plus exposées à des feux destructeurs, pour l'acidification de l'océan affectant la productivité océanique et les récifs coralliens. S'y ajoutent des conséquences pour les populations, pour leur santé, mais aussi pour faire face aux risques d'accroissement des inégalités et des flux migratoires.

Ce sont pratiquement tous les secteurs de notre économie qui sont concernés. Santé, gestion de l'eau, agriculture et foresterie, pêche et aquaculture, énergie et industrie, transport, urbanisme, tourisme, secteur financier, etc. Tous ces secteurs qui contribuent aux émissions de gaz à effet de serre sont et seront plus ou moins affectés par le changement climatique. Ils doivent d'ores et déjà envisager et mettre en œuvre des mesures d'adaptation appropriées à un réchauffement qui, dans la seconde partie de ce siècle, pourrait atteindre, voire dépasser 4°C en métropole. C'est cette hypothèse qui est prise en compte dans le 3^e Plan national d'adaptation au changement climatique. Ces secteurs doivent aussi contribuer activement à la naissance d'une société «sobre en carbone».

Parmi les impacts observés et attendus des changements climatiques figurent aussi bien sûr ceux qui affectent l'invasion et l'expansion d'insectes bioagresseurs forestiers. Ces impacts sont détaillés dans la suite de cet ouvrage.

» Évolution des flux de marchandises en bois

Marie Grosdidier, Xavier Tassus, Jean-Marc Henin

Depuis la fin de la Seconde Guerre mondiale, l'intensification des échanges commerciaux observée au niveau international est prodigieuse. Du bois et des produits en bois sous différentes formes et à des degrés divers de transformation (grumes, sciages, plaquettes, etc.), ainsi que des végétaux tels que des bonsaïs ou des plants destinés à la plantation, circulent abondamment entre les continents et les pays. De plus, une grande quantité de marchandises voyage au moyen d'emballages en bois. *Via* ces divers produits ligneux, des insectes peuvent être véhiculés à la surface ou à l'intérieur du bois. Ces marchandises peuvent donc constituer une filière pour l'introduction d'insectes et ainsi représenter un risque phytosanitaire pour les forêts et autres écosystèmes arborés.

Types de marchandises en bois

Le commerce international de marchandises répond à des règles définies par l'Organisation mondiale du commerce (OMC). Dans l'Union européenne (UE), les services douaniers appliquent le tarif douanier commun. Cette réglementation utilise des codes de classification des marchandises, la nomenclature combinée (NC), elle-même fondée sur le système de nomenclature international harmonisé : Système harmonisé, ou code HS. En 2023, les codes HS regroupent 21 sections comprenant 98 chapitres et sont disponibles sur le portail européen des douanes⁶.

6. <https://www.tarifdouanier.eu/2023>

Au fil des années, ces codes ont évolué pour s'adapter aux marchés internationaux, en vue notamment de refléter la diversification des marchandises, y compris des produits à base de bois. Un outil a été développé par l'OMC et par l'Organisation mondiale des douanes (OMD) afin de faciliter le suivi de l'évolution de ces codes : HS Tracker⁷.

Les marchandises de la filière forêt-bois transitant dans le monde sont ainsi classées selon ces codes HS et NC. Le tableau 2.3 présente un ensemble de codes HS et NC contenant divers produits de la filière forêt-bois et contribuant au risque d'introduction d'organismes nuisibles.

Tableau 2.3. Marchandises de la filière forêt-bois présentant un risque d'introduction d'organismes nuisibles, tels que décrits dans la classification 2023 du Code douanier selon la nomenclature HS et NC.

Code HS/NC	Description
4401XX	Bois de chauffage en rondins, bûches, ramilles, fagots ou sous formes similaires; bois en plaquettes ou en particules; sciures, déchets et débris de bois, même agglomérés sous forme de bûches, briquettes, granulés ou sous formes similaires
4403XX	Bois bruts, même écorcés, désaubiés ou équarris (à l'exclusion des bois simplement dégrossis ou arrondis pour cannes, parapluies, manches d'outils ou similaires, des traverses en bois pour voies ferrées ou similaires, ainsi que des bois sciés en planches, poutres, madriers, chevrons, etc.)
440611	Traverses en bois pour voies ferrées ou similaires, non imprégnées, de conifères
440612	Traverses en bois pour voies ferrées ou similaires, non imprégnées, autres que de conifères
4407XX	Bois sciés ou dédossés longitudinalement, tranchés ou déroulés, même rabotés, poncés ou collés par assemblage en bout, d'une épaisseur > 6 mm
4409XX	Bois (y compris lames et frises pour parquets, non assemblées), profilés (languetés, rainés, bouvetés, feuillurés, chanfreinés, joints en V, moulurés, arrondis ou similaires) tout au long d'une ou de plusieurs rives, faces ou bouts, même rabotés, poncés ou collés par assemblage en bout (à l'exclusion des baguettes et des moulures pour cadres pour tableaux, photographies, miroirs ou objets similaires)
4415XX	Bois d'emballage sous forme de palettes, palettes-caisses et autres plateaux de chargement, caisses, caissettes, cageots, cylindres et emballages similaires, tambours (tourets) pour câbles; rehausses de palettes (à l'exclusion des cadres et des conteneurs spécialement conçus et équipés pour un ou plusieurs modes de transport)
06029041	Arbres, arbustes et arbrisseaux forestiers

On remarquera que les codes HS reposent sur une logique commerciale ou sur la nature des marchandises : sans que cela soit systématique, ils peuvent intégrer des critères tantôt d'utilisation, tantôt de transformation des produits, mais ils ne prennent pas en compte le risque phytosanitaire. En conséquence, cette classification induit le regroupement (au niveau du chapitre, de la position ou de la sous-position) de marchandises constituant des risques très différents, ou au contraire la dissociation d'autres qui représentent des risques équivalents. Ainsi, les codes HS 4409XX regroupent les sciages profilés, tandis que les codes HS 440611 et 440612 correspondent aux traverses

7. <https://hstracker.wto.org/>

de chemin de fer (respectivement pour les conifères et les autres essences ligneuses) n'ayant pas reçu de traitement de préservation. Sur le plan phytosanitaire, ces trois codes constituent des risques identiques à celui posé par les sciages des codes HS 4407XX. L'équivalence du risque posé par ces différents produits se comprend aisément si l'on considère qu'ils résultent de transformations identiques de bois rond. On notera également que certains types de produits en bois sont classés dans d'autres codes HS (ex. : HS 940610, constructions préfabriquées en bois), tandis que d'autres peuvent être commercialisés sous différents codes HS (ex. : les écorces peuvent se voir attribuer les codes HS 140490 ou HS 440149).

Évolution des importations de marchandises de la filière forêt-bois en France depuis 1988

L'essor de l'industrie à une échelle mondiale a contribué à l'augmentation des échanges internationaux (Hulme, 2009; Perrings *et al.*, 2005). Grâce aux règles internationales du commerce et à la nomenclature combinée, les marchandises transitant à travers le monde peuvent être tracées et comptabilisées par les services douaniers. Eurostat⁸ (Office statistique de l'UE) recense et met à disposition du grand public des statistiques relatives à la production et au commerce des marchandises codifiées par le Code douanier⁹. La figure 2.2 présente l'évolution, durant les dernières décennies, des importations en France (en provenance du monde entier) de marchandises de la filière forêt-bois présentant un risque d'introduction d'organismes nuisibles et décrites dans le tableau 2.3. Abstraction faite de certaines baisses ponctuelles, la tendance générale observée durant les dernières décennies est une augmentation des importations pour la majorité des produits en bois considérés. Cette tendance est particulièrement marquée pour le bois énergie (codes HS 4401XX), vraisemblablement en raison de l'accroissement de la production d'électricité à partir de biomasse (MASA, 2024). Bien que les quantités soient moins importantes, l'augmentation relative des importations d'emballages en bois est également considérable (+ 50 % entre 2012 et 2022).

Ainsi présenté sur la figure 2.2B, les arbres, arbustes et arbrisseaux forestiers (code NC 06029041) ont vu leurs importations alternativement augmenter, puis régresser entre 1993 et 2010, pour ensuite diminuer de façon quasi constante jusqu'en 2022. En dépit de cette tendance et du fait que la majeure partie des plants importés en France proviennent du commerce intracommunautaire, on notera que les végétaux destinés à la plantation représentent le plus haut niveau de risque phytosanitaire (parmi ceux définis dans la norme internationale pour les mesures phytosanitaires 32, NIMP 32).

En conclusion, les différentes évolutions observées démontrent la nécessité de mettre en œuvre des mesures de prévention (réglementations, traitements phytosanitaires, etc.) ainsi que des outils de détection précoce des organismes émergents en vue de prévenir les invasions biologiques liées aux importations de marchandises issues de la filière forêt-bois.

8. <https://ec.europa.eu/eurostat/fr/data/database>

9. Il est à noter que certaines données doivent être prises avec précaution. Ainsi, l'effondrement apparent des importations de sciages (codes HS 4407XX) entre 2006 et 2009 n'a pu être expliqué, et semble ne pas refléter les informations établies sur la base d'autres sources. Il a néanmoins été décidé de présenter les données d'Eurostat en raison notamment du suivi à long terme qu'elles permettent d'élaborer, ainsi que de leur caractère public.

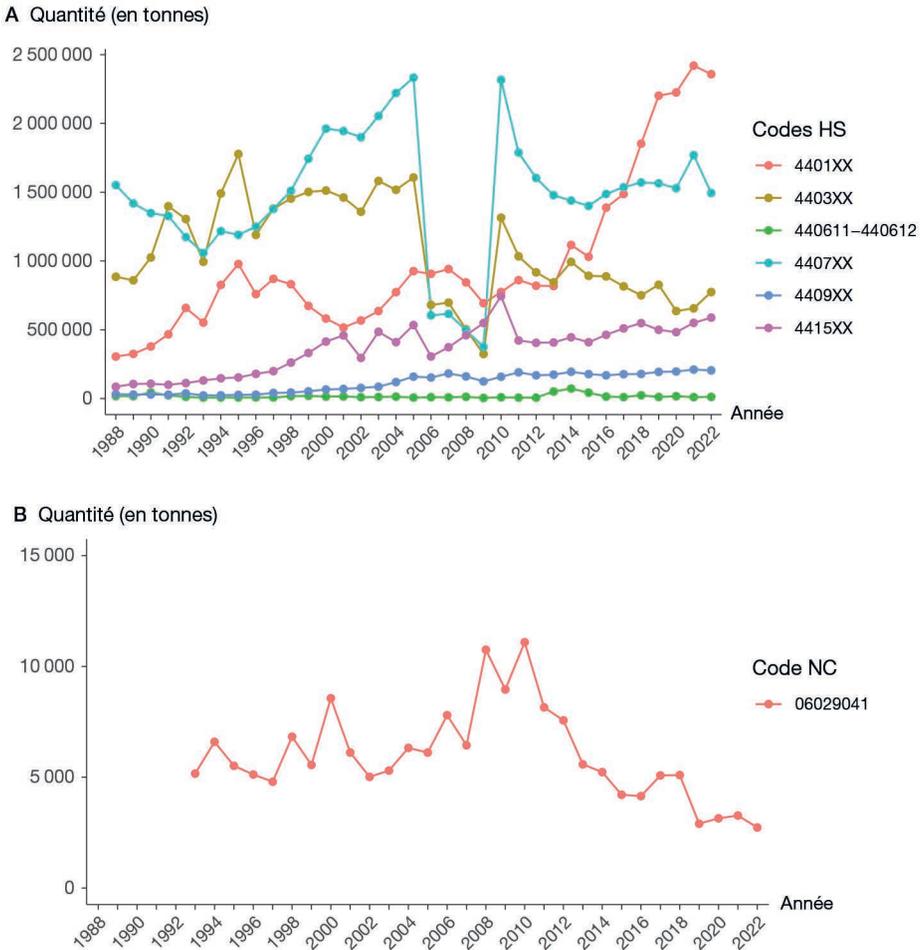


Figure 2.2. (A) Évolution des importations en France de divers produits en bois depuis 1988 et (B) de plants ligneux depuis 1993 (source : Eurostat ds-045409, mise à jour le 15 février 2024).

Matériaux en bois : insectes interceptés depuis 2000

Une fois introduits dans nos forêts, des insectes exotiques peuvent être nuisibles du fait de leur action propre (ex. : défoliatrice ou xylophage) ou en tant que vecteurs de micro-organismes infectieux (champignons cryptogamiques, vers nématodes, etc.). Par exemple, *Anoplophora chinensis* (capricorne asiatique des agrumes) est un insecte xylophage polyphage s'attaquant à de nombreuses essences feuillues. Il peut notamment être transporté à l'intérieur de bonsaïs en provenance de zones infestées (Hérard *et al.*, 2006; Branco *et al.*, 2022). Générant des nuisances d'une autre nature, *Monochamus galloprovincialis*, indigène de la France métropolitaine, est connu pour être un vecteur du nématode du pin (*Bursaphelenchus xylophilus*), organisme de quarantaine prioritaire de l'UE. *M. galloprovincialis* peut être transporté à l'état de larve ou de nymphe à l'intérieur de bois sous diverses formes (ex. : bois ronds, bois d'emballage ou encore plaquettes de bois), possiblement contaminés par le nématode du pin.

Le projet européen Daisie a montré que des insectes forestiers exotiques interceptés en Europe de 1995 à 2004 étaient associés à l'importation de bonsaïs pour 35% et de bois d'emballage pour plus de 37% (Roques, 2007). La grande majorité de ces produits contaminés provenait d'Asie. Bien que l'on y retrouve également une minorité de Cerambycidae (coléoptères xylophages), les interceptions d'insectes dans des bonsaïs concernent principalement des insectes piqueurs-suceurs (Aphididae, Pseudococcidae, etc.). Dans les bois d'emballage, ce sont les Cerambycidae et les Scolytinae (ex-famille des Scolytidae) qui ont le plus souvent été détectés.

En France, les services douaniers et le service d'inspection vétérinaire et phytosanitaire aux frontières (Sivep) du ministère en charge de l'Agriculture réalisent des inspections sur les produits végétaux qui arrivent dans les points d'entrée communautaires. Ces marchandises regroupées en lots font l'objet de prélèvements pour des analyses officielles et sont consignées jusqu'à l'obtention des résultats du laboratoire. Le service des douanes (voir la section suivante sur la réglementation) met à disposition de la Commission européenne les données issues de ces inspections et de ces prélèvements¹⁰. À partir de ces données, on peut voir que le nombre de lots contenant des produits en bois ou des plants interceptés par le Sivep en France entre 2000 et 2020 en raison de la présence d'insectes nuisibles pour les arbres est très variable selon les années et le type de marchandises (figure 2.3). Les bois d'emballage consignés pour ce motif ont été plus nombreux ces dernières années en France, confirmant leur rôle en tant que voie de dispersion d'insectes ravageurs des forêts. Entre 2000 et 2020, trois lots (bois d'emballage et bonsaïs) ont été consignés en France suite à la présence d'*Anoplophora* sp.; tous provenaient de Chine. Deux lots (bois d'emballage et bois bruts ou sciés) originaires des États-Unis et de Mongolie ont été consignés suite à la présence de *Monochamus* sp. Deux lots (bois d'emballage) originaires de Chine ont également été consignés suite à la présence de *Xyleborinus* sp. Les autres lots ont été consignés en raison de la présence d'insectes non discriminés jusqu'au genre (aleurodes, mouches ou lépidoptères).

Une interception n'aboutit pas nécessairement à un établissement de l'insecte sur le territoire. En effet, des mesures sont mises en place dès l'interception pour limiter le risque d'entrée et d'établissement (c'est-à-dire d'introduction). La consignation des lots jusqu'à éradication des organismes détectés est une mesure très efficace (Branco *et al.*, 2023). Au contraire, lorsque l'organisme n'est pas détecté à son arrivée sur le territoire, les risques d'introduction sont grands et l'éradication beaucoup plus difficile, dépendant notamment de la surface infestée lors de la mise en place des mesures de lutte (Branco *et al.*, 2023). Pour limiter ces risques d'entrée, d'établissement et de dissémination d'un organisme nuisible sur un territoire, des mesures réglementaires et des normes phytosanitaires ont dès lors été mises en place à l'échelle internationale.

Réglementation sur le risque phytosanitaire et le commerce de produits en bois

La Convention internationale pour la protection des végétaux (CIPV), aujourd'hui ratifiée par 185 parties contractantes sous l'autorité de la FAO, est un traité intergouvernemental dont un des objectifs est de prévenir, à l'échelle mondiale, les invasions biologiques liées aux activités de transport et de commerce de produits végétaux.

10. https://food.ec.europa.eu/plants/plant-health-and-biosecurity/europhyt/interceptions_en

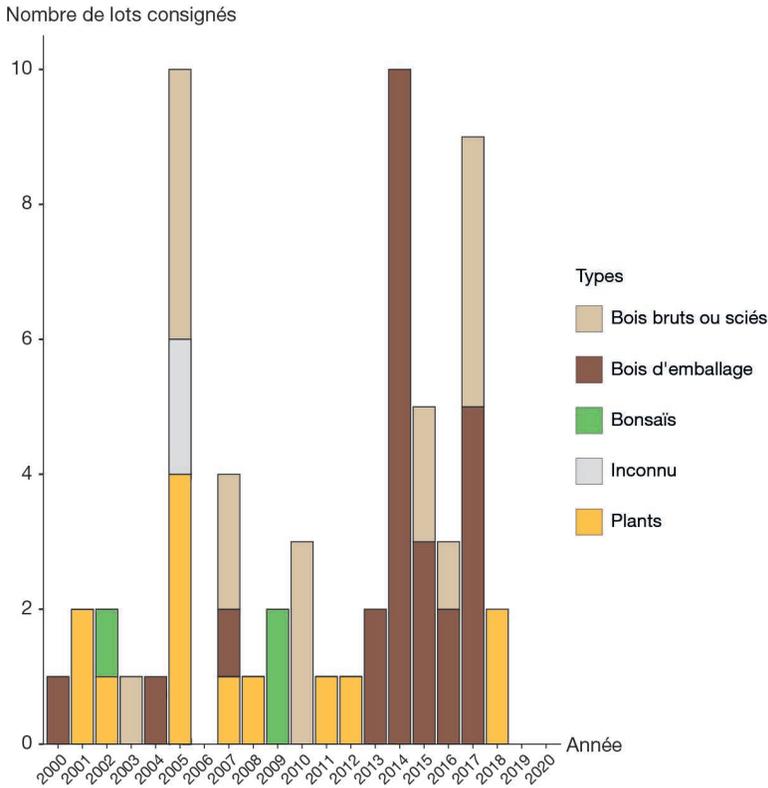


Figure 2.3. Nombre de lots consignés en France entre 2000 et 2020 pour la présence d'insectes nuisibles pour la forêt selon le type de marchandises (source : Traces).

Pour ce faire, la CIPV développe, adopte et promeut l'application de NIMP. Grâce à l'appui des organisations régionales et nationales de la protection des végétaux (ORPV et ONPV), les grandes régions du monde et chaque pays élaborent une législation, des lignes directrices et des mesures nationales pour surveiller et lutter contre les organismes nuisibles aux végétaux, en s'appuyant sur lesdites normes élaborées sur des bases scientifiques. En ce qui concerne l'Europe et la France, c'est l'Organisation européenne et méditerranéenne pour la protection des plantes (OEPP) qui conseille les instances gouvernementales sur l'organisation de la surveillance et la lutte contre les organismes réglementés et émergents, avec l'objectif de garantir la sécurité phytosanitaire du territoire. La Direction générale de l'alimentation (DGAL) du ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire établit la législation pour la santé des végétaux en s'appuyant sur la législation européenne définie par la Commission européenne, en concertation avec l'OEPP et l'Agence européenne de sécurité sanitaire des aliments (EFSA), ainsi que sur les travaux de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail (Anses) et de la Plateforme d'épidémiologie en santé végétale (ESV). C'est dans ce cadre que sont mis en application les règlements et les NIMP.

Parmi ces derniers, le règlement (UE) 2016/2031 porte sur les mesures de protection contre les organismes nuisibles aux végétaux et donne la définition d'un organisme de quarantaine pour l'UE. Le règlement (UE) 2019/2072 en complète le cadre légal et

visé à harmoniser les actions au sein de l'UE et à protéger la santé des cultures et des écosystèmes, tout en facilitant les échanges commerciaux sécurisés. Par ailleurs, pour lutter contre certains organismes nuisibles déjà présents dans l'UE, des mesures sont définies dans des législations séparées. Par exemple, la décision 2012/535/UE précise les mesures d'urgence destinées à prévenir la propagation du nématode du pin au sein de l'UE (définition des zones infestées et tampons, réglementation de la circulation des matériaux en bois dans ces zones, mesures de lutte, etc.).

Par ailleurs, la circulation des matériaux d'emballage de plus de 6 mm d'épaisseur réalisés à partir de bois brut (codes HS 4415XX) est réglementée par la NIMP 15, dont la première édition est parue en 2002. Ces derniers constituent en effet une filière avérée d'introduction et de dissémination d'organismes nuisibles, notamment de scolytes et d'insectes xylophages (Haack *et al.*, 2014). Dans ce contexte, la NIMP 15 décrit les différents traitements thermiques (classique en étuve ou diélectrique) et par fumigation qui peuvent être appliqués à ces bois en vue de permettre leur circulation entre les pays ayant ratifié la norme. Notons que, mis à part de rares exceptions (ex. : essences sensibles en provenance du Portugal où est présent le nématode du pin), les bois d'emballage peuvent circuler librement entre les pays membres de l'UE sans obligation de respecter la NIMP 15. À côté de la NIMP 15, la NIMP 39 (« Déplacements internationaux de bois ») décrit également une série de mesures et de traitements phytosanitaires susceptibles de limiter le risque phytosanitaire associé à différents produits ligneux tels que les bois ronds (grumes et billes), les sciages ou les plaquettes. Cette norme a notamment pour vocation d'épauler les ONPV dans leur mission de gestion du risque mais, contrairement à la NIMP 15, elle n'a pas pour objet de fixer précisément des modalités de traitement qui doivent s'appliquer à un type de produit ligneux déterminé.

Ainsi, pour importer des produits en bois en France, des preuves certifiant que le matériel est exempt d'organismes nuisibles (certificat phytosanitaire si le règlement UE 2019/2072 l'impose ou tampon de la NIMP 15) sont nécessaires, et le passage par un poste de contrôle frontalier, où les produits seront inspectés, est parfois obligatoire.

►► Changement dans les compositions et les structures forestières

Nathalie Derrière

Les insectes forestiers sont très liés aux arbres sur lesquels ils vivent. Au cours du temps, leur coévolution a fait l'objet d'ajustements fins, qui ont conduit notamment à une spécialisation des groupes d'insectes par essence – ou genre botanique –, par type d'arbre – jeune ou vieux –, et surtout par catégorie de vitalité, positionnant les insectes dans la guildes des insectes de vigueur, des insectes indifférents, ou primaires, des insectes de stress, ou secondaires, des insectes saproxylophages secondaires et des insectes saproxylophages. Aussi, un état des lieux de la composition de la forêt française et de son évolution constitue un incontournable avant d'aborder les questions liées aux insectes proprement dits, sans évoquer les diverses causes de ces changements.

Évolution de la surface forestière

La superficie forestière s'accroît fortement depuis la deuxième moitié du XIX^e siècle en France métropolitaine. Elle était comprise entre 8,9 et 9,5 Mha en 1830 (Cinotti, 1996).

Quatre-vingts ans plus tard, en 1908¹¹, elle est estimée à 10,3 Mha. L'Inventaire forestier national en recense 14,1 Mha vers 1985¹² et 17,3 Mha actuellement¹³, soit 31 % du territoire métropolitain (figure 2.4).

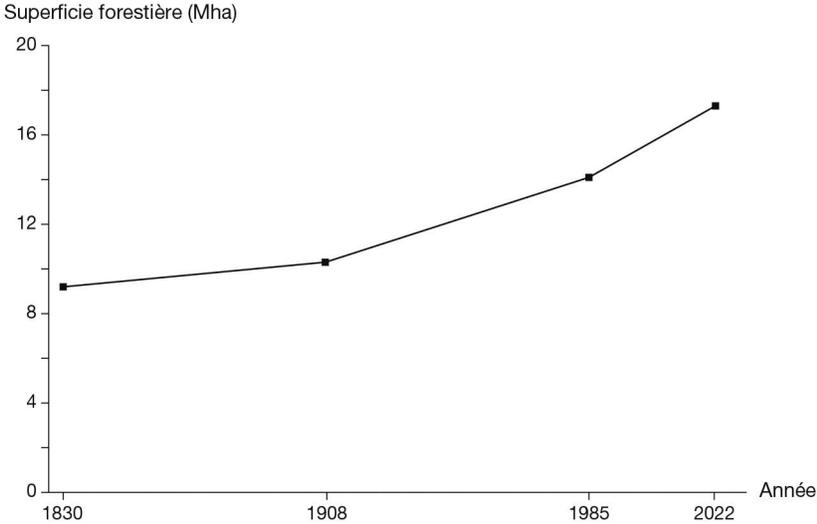


Figure 2.4. Évolution de la superficie forestière en France métropolitaine (source : IGN).

En près de deux siècles, la forêt a donc colonisé 8 Mha, ce qui représente une augmentation de surface de l'ordre de + 90 % (figure 2.5).

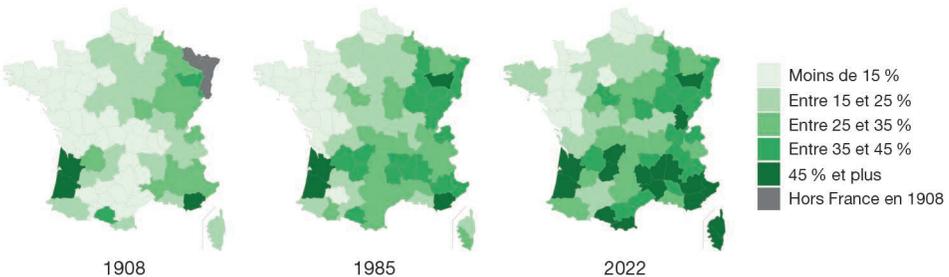


Figure 2.5. Évolution du taux de boisement en France métropolitaine (source : IGN).

11. *Statistique et atlas des forêts de France*, par Lucien Daubrée, 1912. Cet ouvrage constitue le premier inventaire forestier national classé par département, dit « inventaire Daubrée » (<https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?article976#FA-daubree>). L'inventaire Daubrée comptabilise 9,9 Mha, auxquels il faut ajouter la superficie forestière de trois départements alors allemands (57, 67 et 68). Si on estime une superficie forestière à partir des résultats et évolution entre 1985 et 2022, la superficie forestière de ces trois départements pourrait alors être d'environ 400 000 ha, ce qui porte la surface forestière de 1908 de nos frontières actuelles à environ 10,3 Mha.

12. Résultats issus des inventaires départementaux menés entre 1978 et 1994, soit 1985 en année moyenne.

13. Résultats issus des cinq dernières campagnes annuelles d'inventaire forestier disponibles (2018 à 2022), correspondant à une année moyenne 2020, ici appelée « 2022 ». De façon globale, les résultats postérieurs à 2005 sont issus de cinq campagnes annuelles et appelés par la plus récente.

Au XIX^e siècle, des arbres ont été plantés pour assécher les marais des Landes de Gascogne (pin maritime) et de la Sologne (pins maritime et sylvestre), ainsi qu'en montagne pour stabiliser et restaurer les terrains (restauration des terrains en montagne, RTM). Mais la progression est particulièrement soutenue depuis la fin de la Seconde Guerre mondiale. L'augmentation est d'abord visible dans le Massif central, ainsi qu'en Bretagne, et plus récemment dans le Sud-Est et les Pyrénées. Cela est lié pour partie à l'abandon des terres agricoles, qui ont pu se boiser naturellement ou être plantées, notamment en résineux avec le financement du Fonds forestier national (FFN) jusqu'à la fin des années 1990.

Évolution des structures forestières¹⁴

La sylviculture a évolué, privilégiant les arbres à tige unique (futaie) aux arbres issus de rejets de souche (taillis). En un siècle¹⁵, la superficie en taillis simple a perdu plus de 600 000 ha, passant de 2,3 à 1,7 Mha (et de 25 % de la superficie forestière à 11 %). Le mélange d'arbres de futaie et de taillis, qui était le type dominant au début du XX^e siècle, a augmenté de 800 000 ha (+ 20 %), mais ne représente plus que 31 % de la superficie forestière. Les peuplements d'arbres de futaie sont désormais les plus répandus, en surface (8,5 Mha) et en proportion (58 % de la superficie forestière). Leur superficie a plus que doublé en un siècle (figure 2.6).

Évolution de la composition des forêts

La forêt française est majoritairement une forêt de feuillus. Les peuplements purement feuillus¹⁶ représentent 67 % (10,2 Mha) de la superficie forestière actuelle. Cette part n'a que très légèrement augmenté entre 1985 (63 %) et aujourd'hui, mais l'évolution en surface est importante, puisqu'ils couvraient 8,3 Mha en 1985¹⁷ (figure 2.7). En moins de quarante ans, six départements ont au moins doublé leur surface de peuplements feuillus : le Morbihan, la Haute-Corse, les Côtes-d'Armor, la Corse-du-Sud, le Finistère et la Loire-Atlantique. Au sein des peuplements feuillus, la peupleraie voit sa superficie diminuer : elle couvrait plus de 200 000 ha en 1985 et en couvre désormais 160 000 ha.

La surface des peuplements purement résineux est quant à elle en diminution, passant de 3,7 Mha en 1985 (soit 28 % de la superficie forestière de 1985) à 3,1 Mha aujourd'hui (soit 20 % de la superficie forestière actuelle). Les variations au niveau départemental sont modérées, à l'exception des départements des Landes (- 140 000 ha) et de la Gironde (- 80 000 ha), affectés par les tempêtes de 1999 et 2009, et des dix départements de la région Grand Est (- 160 000 ha, dont - 40 000 dans le seul département des Vosges), affectés par les sécheresses à partir de 2018 et causant des dégâts notamment aux épicéas.

14. La structure des peuplements forestiers utilisée ici reflète une structure apparente qui s'appuie sur l'origine des arbres (rejet ou graine) et la proportion de surface couverte. Le classement peut être différent du mode de gestion sylvicole.

15. Suite à un changement de classification des structures, leur comparaison n'est pas possible avec les résultats récents de l'inventaire forestier. La comparaison se fait donc entre 1908 et 2008-2012 (appelée « 2012 »).

16. Un peuplement purement feuillu a un taux de couvert libre des feuillus au moins égal à 75 %. Un peuplement purement conifère a un taux de couvert libre des conifères au moins égal à 75 %. Un peuplement mixte est un peuplement où ni le taux de couvert libre des conifères, ni le taux de couvert libre des feuillus ne sont supérieurs à 75 %.

17. En 1985, la composition n'était appréciée que sur l'étage de la futaie dans les peuplements de type « mélange de futaie et taillis ». De ce fait, la superficie des différentes compositions peut légèrement varier dans ces peuplements par rapport à la définition actuelle.

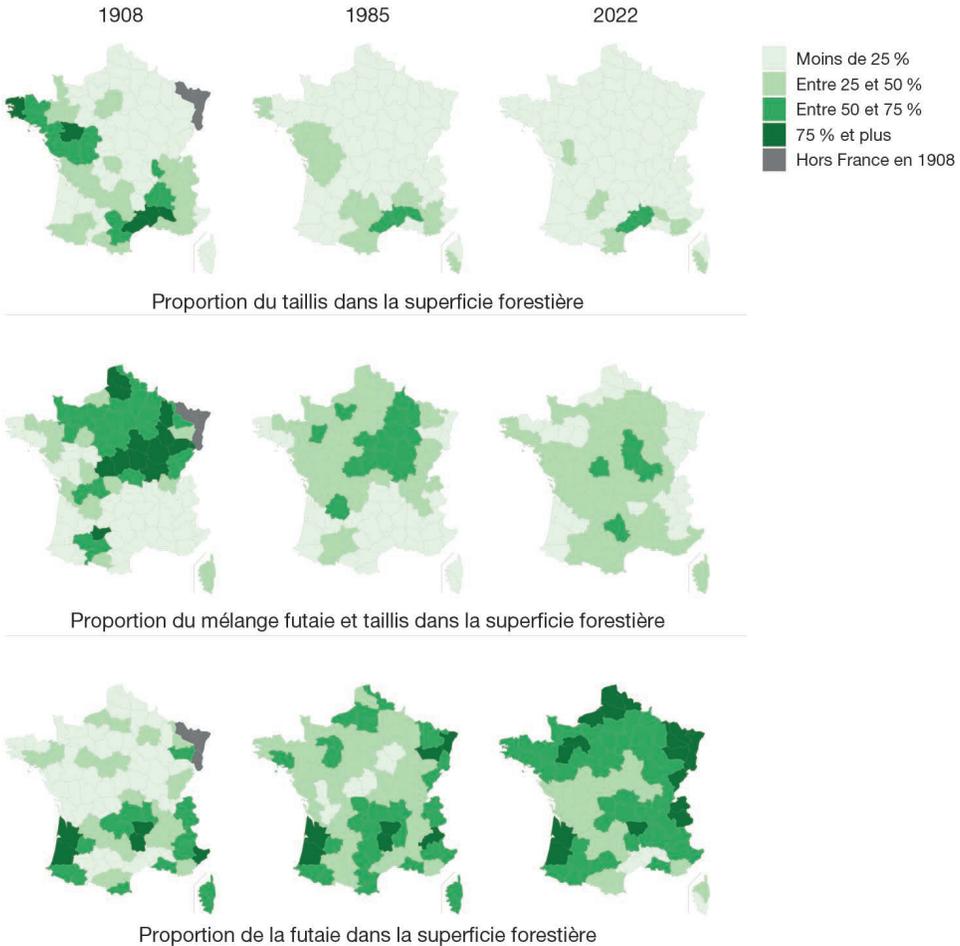


Figure 2.6. Évolution de la proportion de taillis et futaies dans la superficie forestière en France métropolitaine (source : IGN).

Les peuplements mixtes ont évolué de 1,1 Mha (soit 9 %) en 1985 à 1,9 Mha (soit 13 %) aujourd’hui (figure 2.7).

Description de la diversité des forêts

Au sens de l’Inventaire forestier national, les peuplements purs, aussi appelés « peuplements monospécifiques » ou « à une essence », sont des peuplements pour lesquels une essence d’arbre occupe plus de 75 % du couvert dans l’étage dominant. Ils couvraient 7,3 Mha en 2012 et couvrent désormais 7,1 Mha ; ils sont donc devenus minoritaires (figure 2.8). Les peuplements de chêne pubescent, de chêne sessile, de chêne pédonculé, de chêne vert, de hêtre, de pin maritime et de pin sylvestre constituent près des deux tiers de ces peuplements (9 essences feuillues et 8 essences de conifères forment plus de 90 % de la superficie des peuplements purs). Les peuplements purs d’épicéa commun, de châtaignier et de peuplier sont significativement en baisse sur les dix dernières années (figure 2.9).

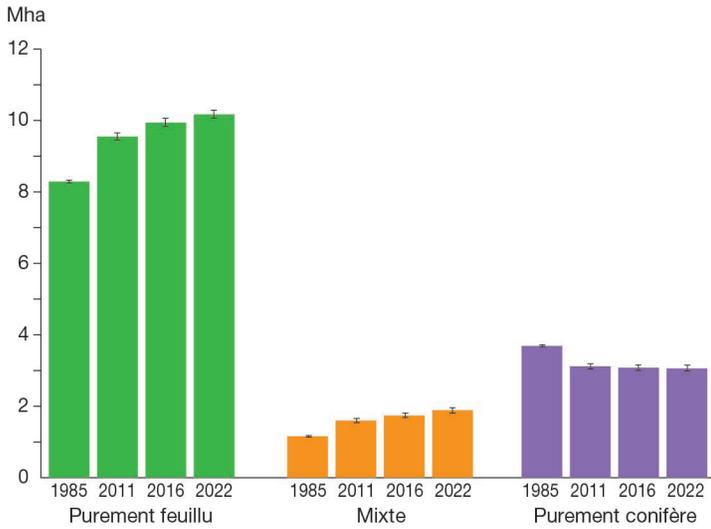


Figure 2.7. Évolution de la composition des forêts de France métropolitaine (source : IGN).

Les peuplements mélangés (à plusieurs essences) couvraient quant à eux 7,1 Mha et couvrent désormais 8,0 Mha; ils sont donc devenus majoritaires (figure 2.8). Un tiers de la forêt française est couvert de peuplements à deux essences, tandis que ceux à trois essences ou plus en représentent 19%. Dans plus de deux tiers des cas, ces mélanges sont composés de feuillus. Les chênes y sont très souvent présents, formant hêtraie-chênaie, chênaie-charmaie, chênaie-frênaie, chênaie-châtaigneraie ou chênaies de divers chênes. Le frêne est également souvent présent à l'état de frênaie-érablaie ou de frênaie-hêtraie. Les mélanges mixtes (feuillus-résineux) sont souvent composés de pin sylvestre, de pin maritime ou de pin d'Alep, notamment avec du chêne, ou de hêtre avec du sapin et/ou de l'épicéa. Les mélanges de conifères sont assez rares (500 000 ha, souvent de pin sylvestre et autres conifères ou de sapin et d'épicéa) et plutôt confinés aux montagnes.

Les peuplements sont plus diversifiés dans le nord-est du pays et très peu diversifiés dans le massif landais.

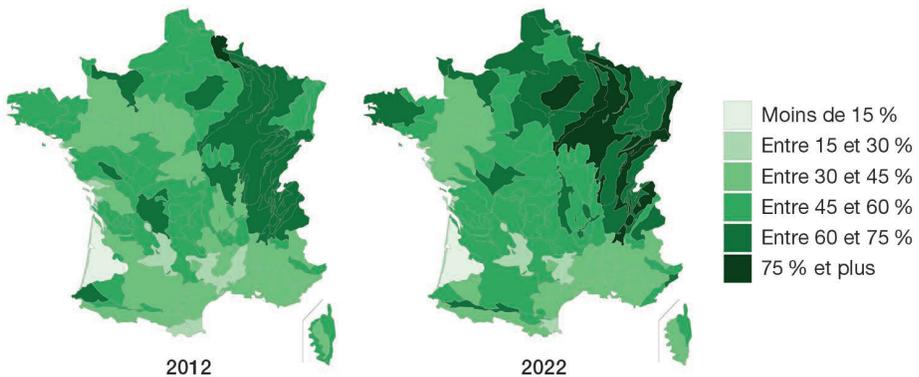


Figure 2.8. Proportion des peuplements mélangés dans la superficie forestière de France métropolitaine (source : IGN).

Évolution des surfaces par essence principale

Les peuplements peuvent également être qualifiés selon leur essence principale, c'est-à-dire celle des essences d'arbres dont les individus réunis ont le plus fort taux de couvert libre relatif¹⁸. Du fait de l'augmentation de la surface forestière, la plupart des essences couvrent plus de surface. La surface a ainsi doublé en quarante ans pour le chêne vert et le frêne en tant qu'essences principales du peuplement. Elle a également augmenté pour le chêne pubescent et le Douglas. À l'inverse, le pin maritime, le pin sylvestre, l'épicéa commun et le peuplier cultivé sont aujourd'hui moins souvent l'essence principale. Cette baisse peut être liée à des événements majeurs (tempête ou sécheresse) ou sylvicoles (diversification des peuplements, diminution des plantations ou régénérations) (figure 2.9).

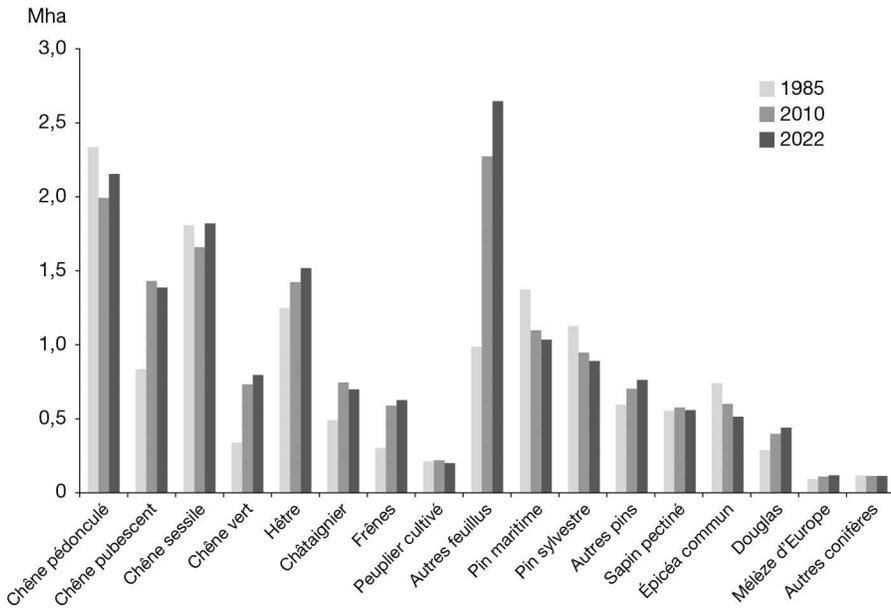


Figure 2.9. Surface par essence principale en France métropolitaine (source : IGN).

Évolution des volumes par essence

Le stock de bois vivant connaît une très forte progression, passant de 1,8 milliard de m³ en 1985 à 2,8 milliards de m³ en 2022. Il s'agit d'une croissance de plus de 50 % en une trentaine d'années ! Cet accroissement du stock, de l'ordre d'un milliard de m³, est plus fort pour les feuillus (+ 63 % du stock, soit près de 700 Mm³) que pour les conifères (+ 39 %, soit près de 280 Mm³) (figure 2.10).

Les conifères représentent 35 % du stock de bois vivant. L'épicéa commun et le sapin pectiné constituent à eux deux 41 % du volume des conifères.

18. En 1985, l'essence principale n'était appréciée que dans l'étage de la futaie dans les peuplements de type « mélange de futaie et taillis ». De ce fait, la superficie par essence principale peut légèrement varier dans ces peuplements par rapport à la définition actuelle.

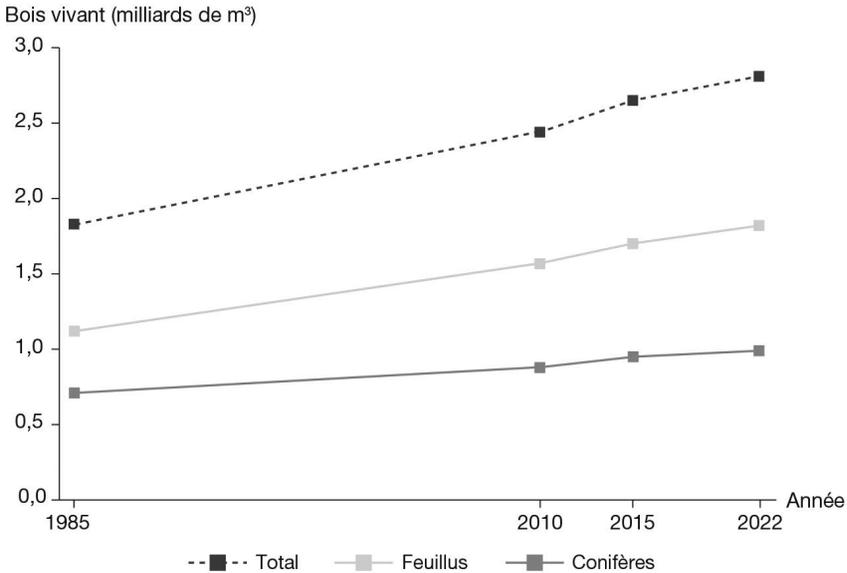


Figure 2.10. Évolution du stock de bois vivant (source : IGN).

Les feuillus représentent 65% du stock de bois vivant. Avec 44% du volume des feuillus, les chênes (sessile, pédonculé, pubescent et vert) sont les essences feuillues les plus représentées sur le territoire métropolitain.

En trois décennies, le stock de bois vivant est passé de 137 m³ à 173 m³/ha en moyenne. Durant la même période, le nombre de tiges/ha a légèrement diminué, les arbres étant plus gros et/ou plus grands (le volume unitaire moyen d'un arbre est passé de 0,19 m³ à 0,25 m³). Ceci indique un certain « mûrissement » de la forêt française.

► Rôle de la connectivité dans la circulation des insectes ravageurs

Jérôme Jullien

Dans le contexte actuel de la mondialisation des échanges et du dérèglement climatique, on observe depuis le début des années 2000 un renforcement des connexions, plutôt unilatérales et défavorables, entre les cultures ornementales et les peuplements forestiers sur le plan phytosanitaire.

Connectivité, mondialisation et changement climatique

En premier lieu, rappelons qu'un paysage désigne une étendue de territoire perçue visuellement, souvent en relation avec son aspect naturel ou aménagé par l'homme. Ce vaste ensemble n'est pas aussi segmenté qu'on peut le penser de prime abord, en témoigne l'observation de certains insectes ravageurs capables de migrer d'un milieu à l'autre sans réelle difficulté d'adaptation. À la lumière de ces colonisations, force est de constater l'importance de la connectivité des habitats dans le processus de dissémination d'une partie de l'entomofaune, dont des espèces nuisibles aux plantations.

Une fois les ravageurs émergents introduits dans de nouveaux territoires *via* du matériel végétal originaire de pays tiers ou d'États membres de l'UE (malgré les réglementations et les inspections phytosanitaires existantes), les conditions climatiques actuelles, associées à des températures moyennes plus élevées, sont en mesure de favoriser l'adaptation et le développement de nouvelles espèces, de plus en plus souvent d'origine exotique, dès lors que les plantes hôtes des territoires colonisés sont en mesure de leur offrir un habitat ou une niche écologique appropriée. Ce phénomène, observé notamment entre les végétaux ligneux d'ornement et les plantes forestières, dépend aussi de la mobilité et de la polyphagie de chaque insecte phytophage, ainsi que des facteurs de régulation locaux.

Si ce processus joue un rôle majeur dans la dissémination des insectes phytophages en France hexagonale, il doit être relativisé au cas par cas, selon la capacité de chaque espèce à coloniser de nouveaux écosystèmes. Il arrive que des insectes ravageurs passent de milieux anthropisés (surtout des cultures d'arbres et d'arbustes d'ornement sous abri ou hors-sol) vers des espaces semi-naturels (haies champêtres, bosquets, bois, forêts), c'est-à-dire des situations où les variations environnementales peuvent être importantes entre le biotope de départ et d'arrivée. Le plus fort potentiel d'adaptabilité concerne donc des insectes phytophages, dont les traits de vie leur permettent une acclimatation rapide à de nouveaux milieux. Dans d'autres cas, il peut s'agir de situations plus semblables à des peuplements forestiers, par exemple des pépinières de pleine terre ou encore des plantations ligneuses, ornementales ou à vocation utilitaire (ombrage, fixation de talus, etc.) des parcs, jardins et espaces verts paysagers, situées à proximité de zones arborées forestières.

Occupation du sol et connectivités végétales

La connectivité territoriale qui existe entre les milieux agricoles – productions horticoles (dont pépinières d'ornement, fruitières, forestières ou générales), vergers, vignes, bocages, arbres champêtres, agroforesterie – et les zones non agricoles – jardins, espaces verts, infrastructures (JEVI), bois, forêts – favorise la dissémination de nombreux insectes à des vitesses et des distances variables. Dans un habitat donné, une espèce phytophage peut trouver une niche optimale pour satisfaire ses besoins nutritifs sur des plantes hôtes et se reproduire, tandis que d'autres espèces vont essaimer sur une zone plus étendue pour atteindre ces objectifs. Cela peut être le cas lorsque le niveau de population d'une espèce est très élevé (pullulation) et que la ressource alimentaire s'amenuise. Il est alors vital pour les insectes de coloniser de nouveaux territoires. La dispersion en milieu ouvert est alors d'autant plus facile à réaliser que les facteurs d'habitat s'y prêtent, notamment en matière de nourriture disponible (plantes hôtes de prédilection à des stades phénologiques et dans un état physiologique appropriés à la colonisation) et de climat propice (températures, durée d'ensoleillement, hygrométrie, abondance et fréquence des précipitations, vent, etc.). Cette connectivité territoriale explique un certain nombre d'infestations observées entre les cultures ornementales et les forêts, parfois *via* les zones rurales. Actuellement, les terres agricoles recouvrent un peu plus de 50 % du territoire métropolitain, surtout dans le quart nord-ouest métropolitain (Ballet, 2021). Dans les paysages bocagers (petites régions de polyculture-élevage), l'arbre champêtre, qu'il soit dans les haies ou au milieu des prés, peut occuper jusqu'à 10 % de la surface agricole (Pointereau et Meiffren, 2002). Les espaces naturels, eux, couvrent moins de 40 % du sol de l'Hexagone.

Ils sont constitués à près de 90% de forêts et d'autres sols boisés (bosquets, haies), les 10% restants se partageant entre landes et zones sous les eaux. Quant aux sols artificialisés, ils occupent près de 10% de l'ensemble du territoire français, répartis à parts égales entre surfaces imperméables et perméables, dont les principales sont végétalisées en périphérie du bâti (parcs, jardins, pelouses, terrains de sport). Les départements urbanisés et ceux du littoral sont les plus artificialisés. Ce constat est plus marqué dans le sud-est métropolitain que dans les autres régions. Aucun département ou presque n'échappe au recul des terres agricoles. La superficie des espaces naturels est conservée grâce à la progression de la forêt (Ballet, 2021). On comprend le potentiel de dissémination et de colonisation de nouveaux espaces par les insectes phytophages les plus mobiles grâce à cette connectivité végétale.

La notion de trame verte, en particulier, est très importante, car elle facilite la migration sur le territoire de nombreux animaux, dont les insectes. Mise en avant dans la Stratégie nationale pour la biodiversité (SNB), elle constitue un réseau de continuités écologiques terrestres identifiées au niveau territorial et créant un maillage de réservoirs de biodiversité, reliés par des corridors écologiques. Ces derniers offrent aux différentes espèces des conditions favorables à leur déplacement et à l'accomplissement de leur cycle de vie. Des politiques publiques sont d'ailleurs mises en œuvre pour renforcer la connectivité entre les habitats favorables à certains groupes d'espèces, comme les pollinisateurs sauvages. Mais, outre les auxiliaires des plantes, ces trames vertes favorisent aussi la dispersion de ravageurs. Dans les villes et les villages, les arbres jouent un rôle majeur dans la trame verte, y compris dans les espaces verts paysagers et les jardins de particuliers. Cette strate arborescente assure de nombreux objectifs de préservation de l'environnement : eau, sol, air, carbone, climat, énergie, qualité des paysages, cadre de vie, etc. Les végétaux ligneux qui composent la palette végétale ont beaucoup évolué ces dernières années de façon à adapter parcs et jardins au changement climatique. Il en résulte la plantation d'espèces provenant de trois catégories complémentaires : locales ; d'origine exotique ; issues de l'innovation horticole (Jullien et Jullien, 2021). On peut ainsi constater que 99% des communes françaises ont plus de 10% d'infrastructures agroécologiques (Dubois, 2012). Parmi ces habitats semi-naturels, souvent gérés de manière extensive, on trouve des arbres isolés, des haies, des bandes boisées ou des bosquets.

Passage des vergers à des arbres forestiers et ornementaux

Lorsque des insectes phytophages colonisent bois, forêts et parcs et jardins *via* des zones agricoles, notamment des vergers, leur occupation du territoire peut devenir quasi généralisée. C'est le cas du cynips du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*), originaire d'Asie. D'abord détecté dans les Alpes-Maritimes en 2005, cet hyménoptère s'est installé peu à peu dans toutes les régions de châtaigneraies du sud-est de la France à partir de 2009, avant de s'étendre à l'ensemble du territoire national, avec des répercussions en vergers, en pépinières et en espaces verts, avant que la lutte biologique ne devienne efficace grâce aux lâchers inondatifs de l'hyménoptère *Torymus sinensis*, hyperparasite des larves du ravageur (Jullien et Jullien, 2014). L'utilisation de cet auxiliaire à grande échelle par les producteurs de châtaignes et les apiculteurs a permis sa dissémination rapide dans les milieux forestiers où il n'y a pas eu de lâchers. On voit ici que la connectivité entre les zones arborées a joué un rôle majeur dans le processus d'invasion du cynips, mais également de régulation grâce à la dissémination de l'agent de biocontrôle.

Passage des arbres ornementaux à la forêt

Pour les invasions de ravageurs d'origine exotique, le mouvement le plus fréquent est le passage des arbres ornementaux à celui des milieux forestiers. L'un des plus étudiés est celui de la pyrale du buis (*Cydalima perspectalis*), originaire d'Asie. Détecté pour la première fois en France en 2008 en Alsace, ce ravageur invasif a depuis confirmé sa forte nuisibilité dans les parcs et jardins, notamment ceux situés à proximité de buxaies. Au sein de ces forêts où prédomine le buis comme dans les zones paysagères environnantes, la fréquence et l'intensité des infestations ont conduit à de fortes défoliations, à des écorçages et à des dépérissements massifs (Jullien et Jullien, 2014). Les études épidémiologiques ont révélé que l'invasion fulgurante de la France par ce lépidoptère provenait de l'importation et de la diffusion de plants de buis asiatiques par des grossistes en végétaux d'ornement situés aux Pays-Bas, plaque tournante du marché horticole européen (voir chapitre 6). La responsabilité de ces revendeurs est flagrante, car ils n'ont pas été suffisamment vigilants sur la qualité sanitaire du matériel végétal, même si cet insecte nuisible non réglementé a figuré de 2007 à 2011 sur une liste d'alerte de l'OEPP. Plus largement, cet exemple montre que la mondialisation des échanges commerciaux a une part de responsabilité importante dans le processus de dissémination des bioagresseurs. Ainsi, le papillon a réussi à entrer sur le territoire communautaire et à le coloniser très rapidement. En Asie, la pyrale est passée de la forêt aux buis ornementaux, et, après son introduction en Europe, elle a suivi le chemin inverse en passant des buis ornementaux aux buis forestiers.

Un autre exemple est celui de la cochenille-tortue des pins (*Toumeyella parvicornis*). Ce ravageur émergent originaire d'Amérique du Nord a été introduit accidentellement en Italie en 2014, puis en France en 2021 (secteur de Saint-Tropez et de Ramatuelle, dans le Var). Selon toute vraisemblance, l'hémiptère aurait été introduit dans l'Hexagone au sein d'une jardinerie par l'intermédiaire de pins parasols à vocation ornementale originaires d'Italie.

Une sensibilité spécifique des pins a été établie en Europe, dans l'ordre décroissant suivant : *Pinus pinea*, *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. sylvestris*. Très prolifique, cette cochenille forme des écroulements de boucliers cireux sur les pousses, les rameaux et les branches. Elle sécrète un abondant miellat qui favorise la fumagine. Son potentiel de dissémination par le vent est estimé à 5 km à l'état de larve mobile, dans un laps de temps variable selon la fréquence et la force du vent. Soumis à des mesures de lutte obligatoire en France par un arrêté ministériel depuis le 11 mars 2022, cet insecte semble impossible à éradiquer et devrait continuer de progresser sur le territoire en colonisant les pins d'ornement comme les essences forestières.

Rôle de la connectivité dans la propagation des insectes en recrudescence

Dès les années 1980-1990, certains insectes phytophages affichaient déjà une évolution de leur distribution géographique progressive du sud vers le nord de la France au sein des pépinières ligneuses, des JEVI ainsi que des bois et forêts, comme la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*). Cette chenille grégaire défoliatrice et urticante, d'origine méditerranéenne (voir chapitre 3), est l'un des cas les plus emblématiques de remontée territoriale du sud vers le nord de la France. Si le

réchauffement climatique est le moteur principal de ce déplacement, d'autres facteurs peuvent moduler la dynamique spatiale de déplacement, comme les îlots de chaleur en ville ou les plantations de pins et de cèdres dans les espaces verts paysagers et les infrastructures, notamment avec des espèces sensibles comme le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* subsp. *nigra*). Au fil des années, ces facteurs d'adaptation ont permis la colonisation de plantations ornementales et forestières au sein de nouveaux territoires, parfois sous forme de foyers isolés après une introduction accidentelle, comme ceux des communes de Chamouille dans l'Aisne et d'Obernai dans le Bas-Rhin, très détachés du front de colonisation principal dans le Nord-Est. La distribution géographique du ravageur s'étend désormais à une grande partie de la France métropolitaine (voir chapitre 3). Le cas de la processionnaire du pin traduit bien le rôle de la connectivité entre les cultures ornementales et les zones boisées dans la circulation des insectes, jouant un véritable rôle de voie de dissémination.

Ce phénomène s'est accentué depuis une vingtaine d'années. Les remontées des populations d'arthropodes se font à plusieurs vitesses et de façons différentes, sous forme soit de larges fronts, soit de foyers délimités. Aux phases initiales de la dissémination et de la colonisation succèdent l'acclimatation et l'établissement dans de nouvelles zones géographiques. Deux principaux facteurs permettent de l'expliquer. D'une part, les particuliers et les paysagistes plantent davantage d'arbres adaptés à des climats doux, dont des espèces d'origine exotique (climats continental, tropical, subtropical et tropical), pour leur résistance à la chaleur et à la sécheresse. D'autre part, le changement climatique peut favoriser le développement de certains insectes phytophages, y compris d'espèces originaires de pays lointains. Certains d'entre eux, autrefois non viables sur le territoire français métropolitain, sont aujourd'hui capables de survivre en plein air, même l'hiver. Chaque année, trois à quatre nouvelles espèces d'insectes sont détectées en France, et plus de vingt espèces en Europe.

En matière de connectivité entre les cultures ornementales et les forêts, certains insectes émergents font aujourd'hui l'objet d'une vigilance accrue. Par exemple, la punaise réticulée du chêne (*Corythucha arcuata*), originaire d'Amérique du Nord, détectée pour la première fois en France en juin 2017 en région toulousaine, colonise progressivement le Sud-Ouest et d'autres territoires. Cette punaise est particulièrement nuisible pour de jeunes plantations de chênes à feuillage caduque : *Quercus cerris*, *Q. frainetto*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*. Elle peut produire jusqu'à trois générations annuelles.

D'autres, tels les insectes sous-corticaux, xylophages, sont aussi sous surveillance. Si la plupart des espèces creusent des galeries dans les sujets affaiblis sur pied ou fraîchement abattus, voire se retrouvent dans les bois ouverts, dont l'humidité est inférieure à 35 %, certains très nuisibles sont capables de s'attaquer à des arbres poussants et debouts.

L'intensité des événements climatiques altère la vitalité des arbres sensibles et favorise l'essaimage des scolytes, des buprestes ou des capricornes. Ces coléoptères, principalement endémiques, omniprésents en forêts après les tempêtes de 1999 et 2009, mais aussi de façon marquée depuis la canicule de 2003, ont entraîné des infestations dans de nombreux parcs et jardins arborés. Cependant, des espèces exotiques peuvent aussi profiter de telles situations pour s'installer, voire se développer. Les scolytes sont les plus fréquents et nombreux. Une majorité attaque les arbres moribonds, parfois les jeunes plantations, par exemple *Xylosandrus crassiusculus*, originaire d'Asie tropicale, arrivé

en France *via* l'Italie et capable d'infester gravement de nombreux arbres et arbustes. D'abord détecté sur des caroubiers à Nice en 2014 dans une zone Natura 2000, il a été observé en 2018 sur la Côte d'Azur (Menton, Cannes), puis a migré sur le territoire d'est en ouest jusqu'à être détecté en 2023 sur des lilas des Indes (*Lagerstroemia indica*) dans les Landes, un cheminement souvent constaté pour les insectes ravageurs émergents en France provenant du sud de l'Europe (Italie, Espagne, Portugal).

La hausse globale des températures entraîne une émergence et une dissémination précoces des adultes au printemps et/ou à l'automne, avec des dégâts importants dans les milieux arborés, d'autant plus que la fécondité de ces insectes (quelle que soit leur origine) est souvent élevée et peut conduire à des pullulations. Dans le cas de *X. crassiusculus*, la connectivité locale entre les zones boisées naturelles et les espaces paysagers était marquée, avec des risques sanitaires accrus pour les deux milieux. À plus grande échelle, ce cas montre qu'il existe des corridors naturels (bioclimatiques) de dissémination d'insectes ravageurs entre différents pays limitrophes, ici entre l'Italie et la France, constitués de forêts, de zones agricoles et de plantations ornementales dans les parcs et jardins. Il convient de préciser que d'autres facteurs de dissémination sont parfois en cause, en particulier les moyens de transport, sur lesquels se fixent les insectes en « auto-stoppeurs ». C'est probablement ainsi que le cynips du châtaignier s'est disséminé en France après avoir été introduit dans les Alpes-Maritimes, à la frontière avec l'Italie, soit par colonisation naturelle, soit par commercialisation de matériel végétal infesté.

Connectivité des intercultures sous surveillance

Dans le contexte actuel de la mondialisation des échanges et de dérèglement climatique, il est particulièrement important de prendre en compte la connectivité entre les cultures ornementales, les zones rurales et les milieux forestiers pour mieux appréhender la circulation des insectes ravageurs. Cette considération doit se traduire par un renforcement des dispositifs de surveillance biologique du territoire. Déjà, des actions conjointes sont menées entre les acteurs professionnels des JEVI et ceux du Département de la santé des forêts (DSF), notamment dans le cadre de la surveillance officielle des organismes nuisibles réglementés (SORE).

À titre d'exemple, un réseau de piégeage phéromonal et alimentaire à large spectre a été mis en place depuis 2021, avec l'appui scientifique d'INRAE et technique de l'ONF, pour détecter au plus tôt les émergences de coléoptères phytophages, en particulier dans les points d'entrée communautaires (ports, aéroports, marchés d'intérêt nationaux), et pour suivre leur évolution en zones non agricoles (voir chapitre 14). Ce programme national interfilières a pour but de limiter, si possible, l'introduction, la dissémination et l'impact en France métropolitaine de nouveaux insectes exotiques.

► Les insectes, contributeurs de l'invasion d'agents pathogènes forestiers

Claude Husson

Les insectes présentent des interactions privilégiées avec les micro-organismes tels que champignons, bactéries, nématodes ou virus. Quand le bénéfice est réciproque entre les deux partenaires, on parle de symbiose. C'est le cas pour certains scolytes qui véhiculent sur un organe de leur corps des champignons appartenant au groupe des

Ambrosia, comprenant entre autres les genres *Ambrosiella*, *Raffaelea* ou *Dryadomyces*. Ces champignons ont besoin des insectes vecteurs pour se disséminer, pour pénétrer dans le bois, le coloniser et le consommer. Inversement, les scolytes se nourrissent du mycélium du champignon pour se développer (Six, 2012). Le couple interagit donc nécessairement avec l'arbre hôte. Dans certains cas, l'insecte et le champignon peuvent devenir nuisibles lorsqu'ils n'ont jamais cohabité avec leur hôte. Un déséquilibre se crée entre les trois partenaires. Les arbres ne disposent alors pas des mécanismes de défense biochimiques ou physiques pour contenir l'expansion des galeries forées par l'insecte et/ou la dégradation du bois par le champignon. L'arbre devient vulnérable aux attaques du champignon au comportement pathogène et de son vecteur, ce qui occasionne des maladies.

La vulnérabilité de l'hôte dépend donc de plusieurs critères, parmi lesquels on peut citer l'attractivité de l'arbre envers l'insecte vecteur, la capacité d'y forer des galeries pour pondre et développer un stade larvaire, l'infectiosité de l'agent pathogène et son aptitude à survivre, se multiplier et fructifier dans l'écorce ou le bois (Hulcr et Dunn, 2011). Dans ces cas de figure, et selon le couple insecte-pathogène, deux types de symptômes sont observés : une multitude de galeries et de nécroses sous-corticales coalescentes, qui détruisent le cambium et provoquent un jaunissement du feuillage et une mortalité de branches, ou alors un flétrissement généralisé de l'arbre, provoqué par la multiplication de l'agent pathogène dans les vaisseaux du bois qui perturbe la circulation de la sève. On parle alors de maladie vasculaire. De fait, le transport d'insectes est une voie d'introduction possible de champignons et donc de maladies d'une région à l'autre, d'un continent à l'autre, qui peuvent menacer à distance la santé des essences forestières. Le risque d'établissement d'une maladie, sous-corticale ou vasculaire, sur un nouvel hôte et dans une nouvelle région est souvent imprévu, mais bien réel. Dans un deuxième temps, la maladie peut devenir invasive si la fréquence et la densité d'hôtes vulnérable sont importantes et si les conditions climatiques se prêtent au développement de l'insecte et du champignon.

Malgré toutes ces barrières physiques, climatiques ou physiologiques, on constate que les invasions d'insectes et de champignons sont de plus en plus fréquentes en raison de l'intensification du commerce international de produits végétaux (bois brut ou transformé, plantes, fruits, semences) (Santini *et al.*, 2013; Seebens *et al.*, 2017). De nombreux exemples illustrent l'invasion de maladies *via* les insectes. Décrire les voies d'introduction et les étapes qui ont conduit à ces invasions est primordial, car cela nous permet de mettre en place des stratégies pour prévenir le risque. Les stratégies préventives fondées sur la désignation de provenances et de produits à risque, la restriction à l'import de produit végétaux, leur traitement thermique ou chimique et le contrôle dans les points d'entrée sont en effet les plus efficaces pour éviter les introductions (voir section « Évolution des flux de marchandises en bois »; Allen *et al.*, 2017). En cas d'entrée d'un bioagresseur, la surveillance du territoire avec pour objectif sa détection précoce dans de petites zones géographiques est un prérequis essentiel pour éviter une invasion (Branco *et al.*, 2023). Ceci est particulièrement vrai pour le milieu naturel, et notamment la forêt, où la diversité des espèces hôtes et leur répartition dans le paysage rendent difficiles la lutte curative, consistant à abattre les hôtes infectés ou potentiellement infectés et à restreindre les flux provenant des zones atteintes.

L'hypothèse de l'entrée de bioagresseurs exotiques par des pratiques humaines malveillantes n'est pas irrationnelle. C'est un sujet débattu dont le risque a été évalué (Suffert *et al.*, 2008). Par exemple, cela consisterait à prélever des insectes porteurs de spores dans le pays d'origine et à les libérer dans une nouvelle aire où des hôtes sensibles sont présents, ou alors à inoculer artificiellement des arbres avec l'agent pathogène exotique, qui serait ensuite véhiculé par les insectes indigènes. Dans les propos qui suivent, nous évoquerons les introductions de bioagresseurs par des actes non intentionnels, essentiellement liés au commerce et au transport de produits végétaux.

Des insectes indigènes vecteurs d'agents pathogènes exotiques

La graphiose de l'orme est une des maladies les plus dévastatrices des ligneux en Europe, en forêt ou hors forêt. Fait rarissime, l'orme a été touché par une première épidémie causée par le champignon *Ophiostoma ulmi* au début du xx^e siècle, puis par une seconde à partir des années 1970, causée par une autre espèce d'*Ophiostoma*, *O. novo-ulmi* (Brasier, 1991). Alors que le champignon est d'origine asiatique, ce sont des scolytes indigènes en Europe, *Scolytus multistriatus* et *S. scolytus*, qui sont vecteurs de l'agent pathogène. C'est lors de leur repas de maturation sexuelle que les insectes, porteurs de spores fongiques, inoculent les arbres à l'aisselle des jeunes rameaux. Le champignon se propage dans les vaisseaux jusqu'aux racines de l'arbre. Les scolytes, devenus adultes après ce repas, s'envolent, se reproduisent et pondent dans le tronc et les branches d'ormes dépérissants, souvent eux-mêmes infectés par la graphiose. Les larves se développent et le champignon fructifie dans l'écorce interne. L'insecte adulte émerge au printemps suivant avec des spores sur son exosquelette. Bien que le couple insecte-agent pathogène responsable du flétrissement du pin soit complètement différent, avec le cérambycide *Monochamus galloprovincialis* et le nématode *Bursaphelenchus xylophilus*, on retrouve beaucoup de similitude avec la graphiose de l'orme dans cette maladie, qui dévaste les pins maritimes au Portugal (Sousa *et al.*, 2011) et menace ceux de la France, et tout particulièrement la forêt landaise. Il s'agit dans les deux cas d'une maladie vasculaire disséminée lors des repas de maturation de l'insecte, qui pond ensuite dans les arbres dépérissants. Et surtout, c'est un insecte vecteur indigène qui véhicule l'agent pathogène exotique.

Introduction d'insectes exotiques avec leur champignon pathogène

Certaines maladies émergent avec l'introduction simultanée de l'insecte vecteur et du champignon pathogène associé. C'est le cas de la maladie des mille chancres, causée par *Geosmithia morbida* et le scolyte *Pityophthorus juglandis*, seul vecteur connu. Ce couple est originaire du sud-ouest des États-Unis et du Mexique où l'hôte, le noyer noir d'Arizona (*Juglans major*), les héberge sous son écorce sans produire de nuisance sanitaire. En revanche, d'importants dégâts se sont développés dans l'est des États-Unis d'où est originaire le noyer noir (*J. nigra*), un hôte très vulnérable. La maladie a aussi été introduite en Italie et plus récemment en France (Bracalini *et al.*, 2023; Saurat *et al.*, 2023). Dans ces nouvelles régions atteintes, l'agent pathogène est toujours associé à son insecte vecteur originel, *P. juglandis*, et n'a donc pas rencontré de vecteur indigène efficace pour inoculer les arbres.

Plusieurs modes d'entrée et d'établissement de maladies exotiques

Dès lors se pose la question du mode d'entrée dans une nouvelle aire géographique d'agents pathogènes totalement inféodés à des insectes vecteurs pour être transmis d'arbre en arbre (Liebhold *et al.*, 2012). Le mode le plus efficace est celui où les marchandises (plants ou produits bois) sont importées avec l'insecte et son agent pathogène, tous deux vivants. À l'état larvaire, et à un degré moindre à l'état adulte, l'insecte peut survivre quelques jours à quelques semaines dans un support végétal non sec, et idéalement non écorcé. De même, les champignons présentent des formes de conservation viables durant plusieurs semaines (spores, amas mycélien, fructifications). La durée de transport de marchandises d'un pays à l'autre n'est donc pas une étape rédhibitoire au succès d'introduction, d'autant plus que cette durée s'est réduite au cours du xx^e siècle avec le développement du transport aérien, ferroviaire et maritime. Sur le lieu d'importation, l'insecte s'envole vers un hôte sensible à proximité pour effectuer son repas de maturation et inoculer l'agent pathogène. C'est la voie d'introduction la plus plausible pour expliquer l'installation de la maladie des mille chancres en Europe, puisque les deux organismes impliqués, insecte et agent pathogène, sont exotiques. De même, il est suggéré que l'agent de la graphiose lors de la seconde épidémie a été introduit en Europe *via* le scolyte *Scolytus multistriatus*, présent dans des grumes d'orme importées dans le sud de l'Angleterre en provenance d'Amérique du Nord (Brasier et Gibbs, 1973). Ce scolyte est en effet présent dans tout l'hémisphère nord.

Le deuxième mode se produit lorsque seul le champignon pathogène survit sur le produit végétal importé. Attirés par des composés attractifs et volatils émis par le produit végétal ou par les fructifications du champignon, des insectes indigènes viennent y pondre (De Beer *et al.*, 2017). Larves, nymphes et adultes se développent en se chargeant en spores du champignon, avant leur envol vers des hôtes sensibles à proximité.

Enfin, le troisième mode s'affranchit de l'insecte pour infecter un premier hôte dans la région importatrice. Par contact direct, l'agent pathogène pénètre dans un hôte *via* une blessure pour l'infecter et s'y développer. L'hôte contaminé devient alors attractif pour qu'un insecte vecteur indigène vienne y pondre et entrer en contact avec l'agent pathogène : le cycle biologique normal est alors rétabli et la maladie peut s'installer durablement. Ce mode de transmission a été évalué pour le flétrissement du pin causé par *Bursaphelenchus xylophilus*, dans le cas de paillage d'écorces et de copeaux de bois de pin, porteurs de nématodes et étendus au pied de pins sensibles présentant des blessures racinaires (Anses, 2019). Ce risque a toutefois été évalué comme très faible, compte tenu des nombreuses barrières physiques et biologiques à franchir pour mener jusqu'à l'infection d'arbres adultes et l'établissement de la maladie.

Migration naturelle des insectes porteurs d'agents pathogènes *via* le changement climatique

Hormis l'intervention humaine et le transport de marchandises pour déplacer les insectes, le changement climatique participe à leur migration vers des zones climatiques devenues propices au fil du temps à leur développement. Des températures plus chaudes peuvent en effet favoriser leur survie hivernale, accélérer leur développement et engendrer un plus grand nombre de générations par an (Pureswaran *et al.*, 2018).

Tout cela conduit à un changement des aires de répartition de certains insectes, qui migrent progressivement vers des altitudes et des latitudes plus élevées (voir partie II). Si ce type de migration s'applique à des insectes vecteurs d'agents pathogènes, alors il est envisageable que des maladies s'établissent dans ces nouvelles régions conquises par le biais du réchauffement climatique.

Des insectes porteurs de champignons pathogènes à leur insu

La nécessité de détecter précocement et à haut débit des agents pathogènes inconnus sur un territoire a conduit à mettre en place des outils et des méthodes pour capter les spores de champignons dans l'air, en se dispensant ainsi de l'observation visuelle et du repérage d'arbres symptomatiques. En les comparant avec des capteurs de spores de type passif (bande adhésive exposée à l'air libre) ou actif (avec un système d'aspiration de débit d'air), il a été montré que les insectes sont d'excellents capteurs (Bérubé *et al.*, 2022). En combinant des extractions d'ADN de lots d'insectes piégés ou de solutions de lessivage avec des méthodes de *metabarcoding*¹⁹, il est possible de détecter une grande communauté de champignons présents sur les insectes. On y retrouve des champignons connus pour être associés aux insectes au cours de leur cycle de vie (ex. : le genre *Ophiostoma*) ou non, comme des agents pathogènes foliaires du genre *Phyllactinia* ou *Rhizospharea*. Même si cela n'a pas été formellement démontré, il est donc possible que des spores viables de champignons pathogènes soient introduites d'une région à l'autre *via* des insectes non associés à leur cycle de vie.

Entomologistes et pathologistes pour une même cause

Comme préconisé par Jactel *et al.* (2020), renforcer le rapprochement entre entomologistes et pathologistes est nécessaire pour mieux comprendre les étapes menant à des invasions et limiter le risque d'établissement d'organismes nuisibles exotiques. Cela passe par une meilleure connaissance des communautés fongiques et entomologiques, une meilleure description des interactions entre les insectes et les micro-organismes, ainsi que par le développement de méthodes innovantes de détection à la fois précoce, fine (jusqu'à l'espèce) et à haut débit (Aguayo *et al.*, 2018).

► Impacts des bioagresseurs forestiers exotiques

David Renault, Anna Turbelin, Thomas Boivin

Les modalités de transport des insectes non natifs évoqués dans la section « Évolution des flux de marchandises en bois » tendent à déterminer les taxons qui vont être préférentiellement transportés, et les impacts qu'ils vont générer dans les communautés receveuses (Renault *et al.*, 2018; Daly *et al.*, 2023). En Europe, plus de 400 espèces d'insectes phytophages non natifs sont rencontrées sur les plantes ligneuses, dont 200 dans les forêts (Roques *et al.*, 2009). Parmi les insectes forestiers non natifs, quatre groupes phytophages sont à l'origine des dégâts les plus importants dans les écosystèmes forestiers : les insectes cambioxylophages et les insectes xylophages, qui se nourrissent respectivement du phloème ou du xylème des arbres, les insectes défoliateurs, qui se nourrissent du feuillage ou de l'intérieur des pousses et des bourgeons, et les insectes

19. *Metabarcoding* : séquençage à haut débit d'un fragment d'ADN appelé « barcode » de manière à permettre l'identification simultanée de nombreux taxons au sein d'un même échantillon.

qui se nourrissent de sève ou qui sont consommateurs de graines. La grande majorité des insectes forestiers non natifs a un impact mineur dans les écosystèmes forestiers receveurs. Une fraction d'entre eux est toutefois capable d'altérer la croissance, la vigueur et la reproduction des arbres, et certaines espèces peuvent avoir de sévères impacts pouvant entraîner la disparition locale des arbres hôtes (Liebhold *et al.*, 2023). Introduit accidentellement en Islande à la fin des années 1950, les pullulations du puceron vert de l'épicéa (*Elatobium abietinum*) ont compromis l'utilisation sylvicole de cette essence utilisée pour l'afforestation au sud de l'île (Halldórsson *et al.*, 2003) dans le cadre d'un plan d'action pour le climat.

Impacts sur les arbres et la forêt

Les insectes forestiers envahissants présentent un large éventail d'impacts dans les populations et les communautés forestières (Renault *et al.*, 2022a; Ricciardi *et al.*, 2013), avec des répercussions écosystémiques dans les massifs forestiers et urbains (figure 2.11). Les invasions d'insectes forestiers peuvent en effet être associées à des changements à grande échelle de la composition spécifique des forêts, mais aussi à des successions végétales (Morin et Liebhold, 2016). Il existe également des conséquences indirectes de ces mortalités massives d'arbres qui se traduisent par des modifications de la composition des communautés de plantes forestières, et par une plus forte vulnérabilité au vent des espèces d'arbres restants et qui composent la canopée (Kenis *et al.*, 2009).

Les insectes phytophages, qu'ils soient en expansion ou non natifs, peuvent causer des dommages sévères aux populations de leurs hôtes, allant jusqu'à provoquer leur mortalité. Ces impacts peuvent perturber le fonctionnement des communautés et les cycles biogéochimiques des écosystèmes forestiers (figure 2.11). La défoliation massive des arbres peut modifier l'exposition au rayonnement solaire, la transpiration des arbres et le potentiel hydrique des sols, la séquestration du carbone et son stockage, et les flux de carbone et d'azote au niveau de la litière et des cours d'eau (Lovett *et al.*, 2006; Kenis *et al.*, 2009). Le lépidoptère défoliateur *Lymantria dispar* est une espèce introduite en Amérique du Nord au cours du XIX^e siècle et dont les populations européennes sont en expansion et colonisent de nouveaux écosystèmes à la faveur du changement climatique et de transports involontaires (Boukouvala *et al.*, 2022). Ses pullulations peuvent conduire à des pertes de croissance et à des mortalités sévères de populations de chênes. Les défoliations de chênaies induites par *L. dispar* conduisent à des réductions du niveau d'échange net de CO₂ avec l'atmosphère qui peuvent atteindre 55 %, avec des conséquences localement fortes au niveau du cycle du carbone (Clark *et al.*, 2010). Ces défoliations peuvent également réduire temporairement la richesse spécifique des communautés d'oiseaux associées aux canopées fermées (Gale *et al.*, 2001).

L'établissement d'insectes non natifs peut générer de nouvelles associations symbiotiques avec des champignons natifs, ce qui contribue à accroître l'agressivité et l'impact de ces insectes dans les forêts receveuses (Wingfield *et al.*, 2017). Certains scolytes (Scolytinae) vivent en association mutualiste avec des champignons à ambrosia, qu'ils introduisent et consomment dans des arbres affaiblis ou mourants dans leurs aires natives. Leurs populations introduites sont également capables d'acquérir de nouveaux champignons, qui leur permettent de coloniser des arbres en bonne santé dans les écosystèmes receveurs (Sun *et al.*, 2013). Ces associations symbiotiques avec des champignons mutualistes bénéficient donc aux scolytes à ambrosia non natifs

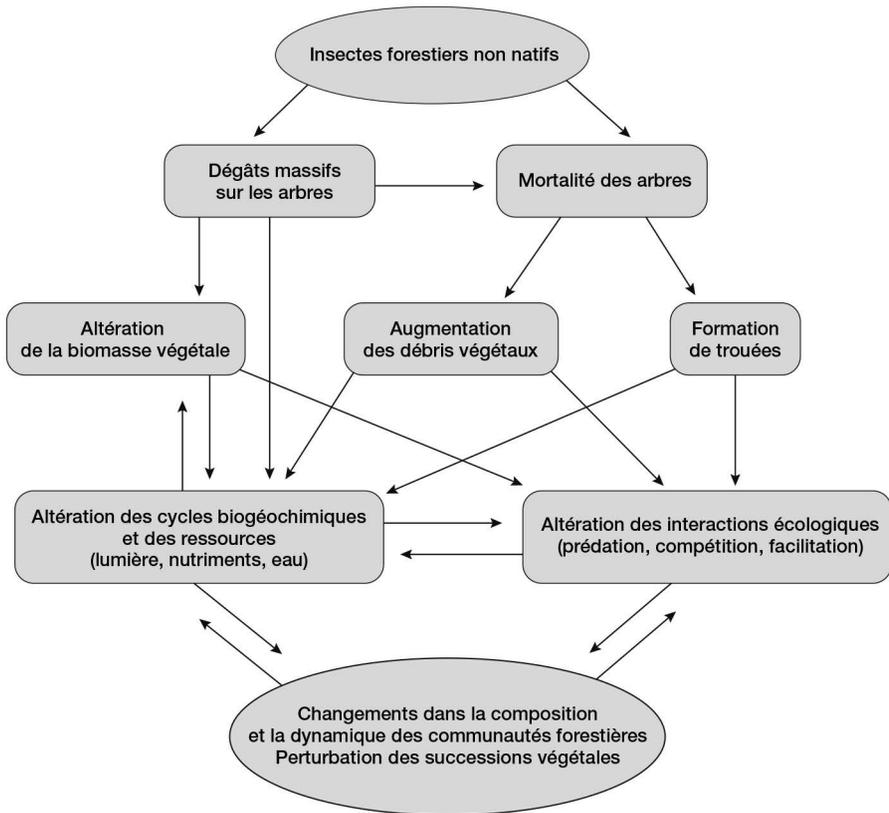


Figure 2.11. Effets en cascade directs et indirects des insectes forestiers phytophages non natifs sur les processus écologiques influençant la composition et la dynamique des communautés d'espèces forestières (d'après Gandhi et Herms, 2010).

pour la colonisation de nouveaux hôtes indigènes. Cette indépendance trophique accrue des scolytes non natifs vis-à-vis de l'arbre élargit considérablement la gamme d'hôtes possibles, et renforce par voie de conséquence leur potentiel d'impact dans les peuplements forestiers receveurs (Dzurenko et Hulcr, 2022).

Le transport et la facilitation d'organismes pathogènes, symbiotiques ou non, par les insectes non natifs sont également une source de dégâts importants dans les massifs forestiers. Spécialiste des graines de pin, qu'elle consomme en les piquant de son rostre robuste, la punaise d'origine américaine *Leptoglossus occidentalis* serait en dehors de son aire native un vecteur supplémentaire de *Diplodia pinea*, un champignon indigène qui provoque une brûlure de la cime des pins (Luchi *et al.*, 2012). La prise en compte des déplacements d'insectes comme potentiels vecteurs d'agents pathogènes est abordée dans le chapitre 2, section « Les insectes, contributeurs de l'invasion d'agents pathogènes forestiers ».

Les cas d'impacts sévères générés par les insectes forestiers non natifs résultent le plus souvent d'une plus faible résistance des arbres à ces bioagresseurs dans les écosystèmes receveurs. Celle-ci résulte généralement d'une absence d'histoire évolutive commune qui ne permet pas chez les arbres la mise en place de mécanismes

de défense capables de limiter la croissance des populations de ces insectes introduits (Gandhi et Herms, 2010; Daly *et al.*, 2023). La combinaison des facteurs climatiques et biotiques constitue aujourd'hui une source majeure de perturbation des processus écologiques dans les peuplements forestiers ainsi que des services écosystémiques qui leur sont associés. Par exemple, les changements climatiques affectent la distribution et les cycles de développement des espèces d'insectes et la vulnérabilité des arbres aux perturbations environnementales, avec des effets en cascade sur les impacts des insectes bioagresseurs, qu'ils soient natifs ou non natifs.

Impacts sur l'entomofaune forestière

Dans les écosystèmes forestiers, les espèces d'insectes xylophages non natifs qui affectent la survie des arbres peuvent avoir un impact indirect sur les espèces d'insectes natifs, en diminuant ou en augmentant la distribution et l'abondance de certaines espèces de plantes. Ces modifications d'assemblages de communautés végétales et d'arbres ont des conséquences sur la structure des habitats et affectent la disponibilité des ressources pour les autres espèces. Les insectes non natifs moins agressifs, qui ne s'attaquent qu'aux arbres morts ou mourants, peuvent également modifier les habitats d'autres espèces natives. Par exemple, leur établissement peut générer, de manière plus ou moins brutale, des trouées dans la canopée qui sont différentes des trouées causées habituellement par un déclin progressif de l'état de santé des arbres, plus favorable aux insectes forestiers indigènes (Gandhi et Herms, 2010).

Lorsqu'une espèce non native partage les mêmes ressources qu'une espèce native, les interactions interspécifiques qui en résultent peuvent conduire à leur coexistence, au déplacement ou à l'extinction de l'une ou l'autre espèce (Reitz et Trumble, 2002). Des mécanismes directs et indirects de compétition interspécifique en faveur d'espèces non natives sont impliqués dans le déclin d'espèces natives. Le niveau de spécialisation écologique constitue généralement un bon prédicteur de l'intensité de la compétition au sein de communautés envahies; la spécialisation écologique tend à accroître l'intensité des impacts induits par les espèces non natives, en raison du chevauchement des niches exploitées par les espèces natives, et de l'absence d'alternatives pour le bon déroulement de leur cycle de vie. La spécialisation tendrait ainsi à augmenter l'intensité des interactions compétitrices en raison du nombre restreint de refuges employés par ces espèces (Renault *et al.*, 2022a). Le caractère inédit des communautés d'espèces d'insectes n'ayant pas coévolué ne permet souvent pas l'intervention de facteurs écologiques réduisant l'intensité de la compétition. Il ne permet pas non plus de restreindre les opportunités de coexistence telles que l'antagonisme, le mutualisme et les effets de la plante hôte (Ness et Bronstein, 2004). Dans les cédraines (*Cedrus atlantica*) du sud de la France, l'expansion de *Megastigmus schimitscheki*, un hyménoptère exotique spécialiste des graines, induit l'exclusion d'un compétiteur local (*M. pinsapinis*) avec lequel il n'a pas coévolué. Sa phénologie plus précoce lui permet un accès privilégié aux fructifications de son hôte, dont la disponibilité sera considérablement réduite pour son concurrent plus tardif (Gidoïn *et al.*, 2015).

Impacts économiques

Les impacts économiques induits par les invasions d'insectes, en particulier les insectes forestiers, sont difficiles à traduire en valeur monétaire (Renault *et al.*, 2022b).

Récemment, le projet InvaCost²⁰, une initiative française, a contribué à construire et à mettre à la disposition de la communauté scientifique une base de données des coûts économiques des invasions biologiques à l'échelle mondiale. Cette base de données a permis, pour la première fois, d'analyser les coûts des insectes bioagresseurs forestiers en fonction des taxons, des secteurs d'activités concernés, de la nature des coûts (dommages ou gestion) et au cours du temps (figure 2.12). Ces espèces d'insectes ont occasionné un coût total d'au moins 350 milliards de dollars dans le monde sur la période 1960-2022. En ne retenant que les coûts ayant un haut niveau de fiabilité, les impacts économiques causés par les insectes non natifs s'élèvent à 222,7 milliards (figure 2.12). Toutes ces valeurs sont probablement largement sous-estimées, en raison du faible nombre d'espèces d'insectes non natifs forestiers pour lesquels des données de coûts sont disponibles.

Les coûts recensés dans la base de données InvaCost sont induits par une trentaine d'espèces forestières appartenant à l'ordre des coléoptères, des hémiptères, des hyménoptères et des lépidoptères. Les espèces qui génèrent les impacts économiques les plus importants sont des coléoptères : le typographe (*Ips typographus*), le capricorne asiatique (*Anoplophora glabripennis*) et l'agrile du frêne (*Agrilus planipennis*) (figure 2.12). Envahissant en Amérique du Nord, le typographe est originaire d'Eurasie et notamment connu comme l'un des ravageurs les plus importants des forêts d'épicéa en Europe. Considéré comme un insecte mineur dans son aire d'origine asiatique, l'agrile constitue une menace pour les peuplements de frêne qui ont survécu à la chalarose en Europe de l'Est. Le capricorne asiatique, bien que cantonné aux villes, peut s'attaquer aux arbres feuillus au bois tendre (érables, peupliers, saules, marronniers, pommiers et hêtres) et au frêne en Amérique du Nord et en Europe centrale et de l'Est.

Les impacts économiques renseignés dans ce chapitre représentent une faible proportion des coûts réels induits par les insectes bioagresseurs forestiers en Europe, et plus généralement dans le monde. La caractérisation des impacts économiques des invasions biologiques s'avère en effet complexe. Il existe ainsi de très nombreux pays, voire continents tels que l'Afrique, pour lesquels les données de coûts sont totalement absentes. Il est également nécessaire de souligner que l'écologie et les impacts des espèces d'insectes exotiques des écosystèmes forestiers sont étudiés pour une faible proportion d'entre elles, et l'absence de coûts estimés de certaines espèces étonne. C'est le cas du puceron lanigère de la pruche *Adelges tsugae*, qui a été introduit dans les années 1950 en Amérique du Nord et dont les pullulations déciment les peuplements de *Tsuga*, ou du lépidoptère défoliateur *Lymantria dispar*, dont les impacts écologiques majeurs sont insuffisamment quantifiés au niveau économique.

20. <http://www.invacost.fr>

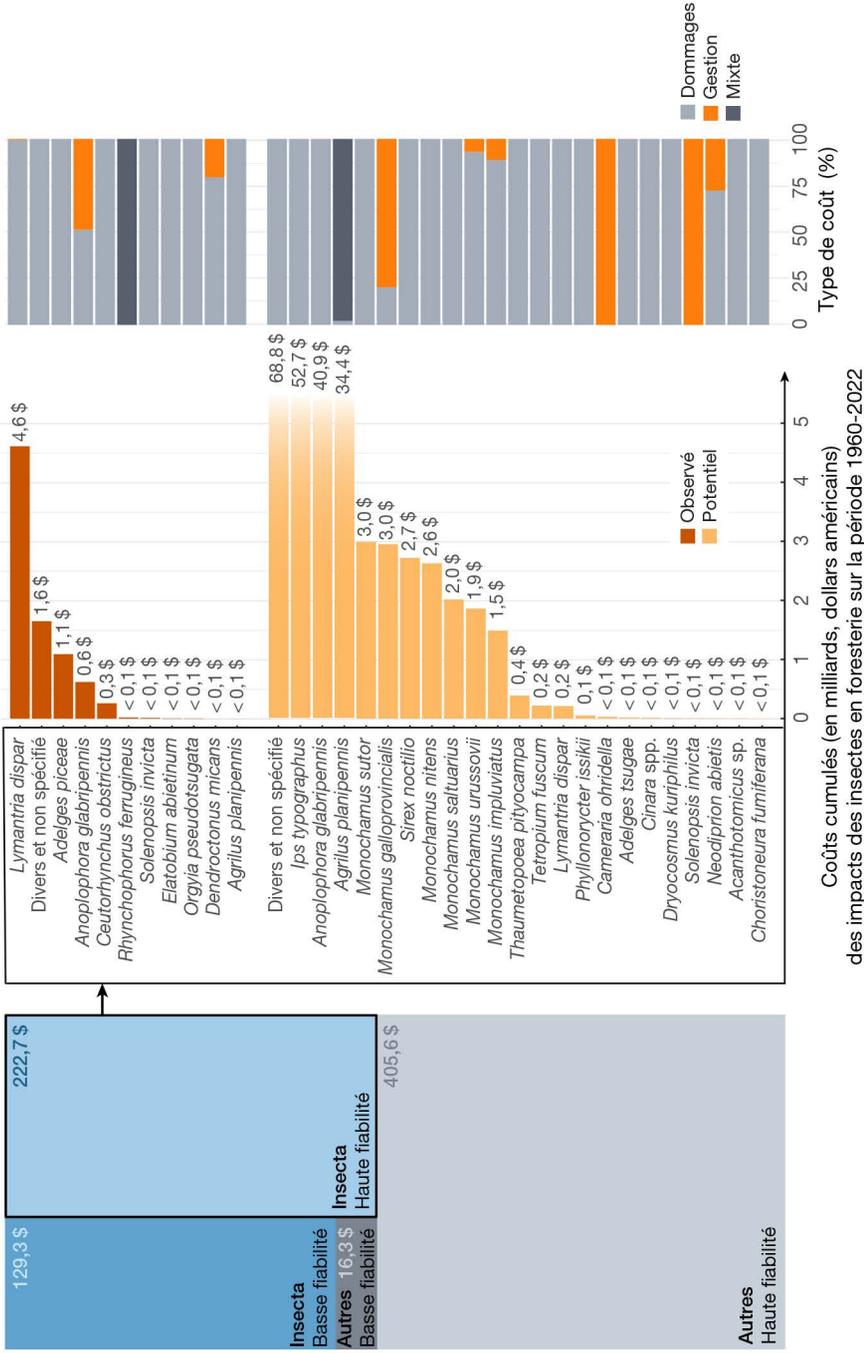


Figure 2.12. Impacts économiques induits par les insectes (Insecta) et les autres espèces (Autres) de bioagresseurs forestiers dans le monde sur la période 1960-2022. Les données sont issues de la base de données publique InvaCost (voir Diagne *et al.*, 2021, pour de plus amples informations sur les descripteurs de la base de données).

Partie II

Cas d'étude d'expansions liées au changement climatique

Le changement climatique est désormais devenu une préoccupation majeure dans notre société. Cependant, il est encore difficile de véritablement mesurer son impact à lui seul sur les écosystèmes, en particulier forestiers. En effet, de multiples facteurs peuvent intervenir sur l'aire de distribution d'un insecte, et une simple corrélation entre son déplacement et le changement climatique ne permet pas de déterminer une relation de cause à effet. Par ailleurs, si le changement climatique est l'un des facteurs importants du déclin des insectes, pourquoi pourrait-il favoriser des insectes nuisibles ? L'impact du changement climatique est relativement complexe à évaluer ; selon les cas, il peut être soit favorable soit défavorable aux différentes populations d'insectes.

Trois cas d'étude avérés d'impact du changement climatique sur la répartition géographique d'insectes forestiers sont présentés dans cette partie II. La processionnaire du pin est une espèce emblématique de l'impact du changement climatique. Alors qu'elle progresse vers le nord et l'est en France grâce aux hivers plus doux, elle se rétracte à sa limite sud en Tunisie en raison de températures automnales trop élevées. Pour les deux autres cas d'étude (coléoptères xylophages sous-corticaux et tordeuse grise du mélèze), c'est l'impact du changement climatique sur leur pullulation qui est présenté. En effet, le climat influence aussi la densité des insectes, rendant leurs dégâts plus dommageables pour la forêt.

Alors que l'effort est désormais mis sur l'atténuation du changement climatique et ses impacts, la caractérisation des effets du changement climatique sur les insectes forestiers et les écosystèmes forestiers d'un point de vue général reste à affiner.

Chapitre 3

Déplacement de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*

*Christelle Robinet, Andrea Battisti, Mohamed Habib Ben Jamâa,
Asma Bourougaaoui, Bernard Boutte, Emmanuel Gachet, Émeline Hily,
Mathieu Laparie, Jérôme Rousselet, Sandra Sinno-Tellier*

►► La processionnaire du pin

Bernard Boutte

Description de l'espèce et des dégâts

Ce lépidoptère, *Thaumetopoea pityocampa*, de la famille des Notodontidae (sous-famille des Thaumetopoeinae), est une des trois espèces du genre *Thaumetopoea* présentes sur le territoire national. Les hôtes habituels sont les pins, avec une gamme de dégâts variable en fonction de la taille et de l'épaisseur de l'aiguille : les pins noirs, le pin sylvestre, le pin maritime et le pin de Monterey sont les espèces de *Pinus* les plus sensibles à l'insecte en France. Les autres essences hôtes possibles, notamment lors d'une gradation sur les pins à proximité, sont, entre autres, les cèdres, le Douglas, le cyprès de Lambert, les sapins de Low et du Colorado. Au-delà de l'essence hôte, les peuplements ouverts, les lisières sud et les clairières dans les peuplements fermés et les arbres isolés en crête sont des facteurs favorisant la présence de l'insecte.

Biologie

La processionnaire du pin effectue au plus une génération par an. Elle présente une alternance de phases de pullulations, qui durent quelques années et se répètent en moyenne tous les sept ans, et de phases de régression des populations (Li *et al.*, 2015).

Le papillon vole généralement en été (de fin juin à août). « La femelle pond des œufs groupés sous forme d'un manchon de ponte de 4 à 5 cm entourant deux ou plusieurs aiguilles de pin. L'éclosion se produit environ un mois après le vol. Les jeunes chenilles grégaires se nourrissent la nuit au détriment des aiguilles. Elles s'abritent dans des pré-nids d'aspect soyeux (figure 3.1A) qu'elles abandonnent lors de leurs déplacements successifs. En automne, elles tissent sur la partie la plus ensoleillée de l'arbre, généralement en hauteur, un nid définitif, ou nid d'hiver. Le développement se poursuit généralement jusqu'à la fin de l'hiver. Les chenilles passent par cinq stades larvaires.

Les chenilles au dernier stade quittent le nid en procession, généralement de fin janvier à fin mai suivant les régions, pour s'enfouir dans le sol (procession de nymphose) (figure 3.1B). Une période de diapause, qui peut se prolonger sur une ou plusieurs années, bloque l'évolution au stade nymphe. Elle est responsable de l'émergence, une année donnée en un même lieu, de plusieurs générations dont le développement respectif peut être décalé (parfois de plus d'un mois).»²¹



Figure 3.1. A) Chenilles dans un pré-nid (© B. Boutte). B) Procession de chenilles se terminant par leur enfouissement (© P. Girard).

Symptômes et diagnostic

La présence de chenilles grégaires est un premier indice : longues de 3 mm et jaune-vert au premier stade, elles atteignent au dernier stade près de 5 cm et sont alors roussâtres avec des soies latérales blanches. En automne, des groupes d'aiguilles consommées partiellement par les jeunes chenilles ont un aspect frisé brun paille (figure 3.1A). À la fin de l'automne, les nids d'hiver à tissage soyeux, dense et blanc, s'individualisent dans les parties bien en lumière des arbres. En hiver, la consommation des aiguilles peut aller jusqu'à la défoliation totale.

Dégâts

La consommation des aiguilles par les chenilles s'accroît en suivant leur stade de développement. Elle est responsable de défoliations hivernales et de début de printemps qui entraînent des pertes de croissance des pins (Jacquet *et al.*, 2013).

Les arbres affaiblis (climat, station, etc.) ou susceptibles de subir des défoliations répétées (cas des jeunes plantations) peuvent souffrir plus durablement de ces atteintes, et devenir moins résistants à des attaques de bioagresseurs de faiblesse tels que les scolytes ou le pissode. Les mortalités, exceptionnellement observées, se produisent à la suite de tels enchaînements.

Les urtications provoquées par les poils des chenilles à partir du troisième stade peuvent fortement gêner les travailleurs forestiers, être préjudiciables à la fréquentation des zones touristiques, et devenir une nuisance importante en zones urbaine

21. <http://ephytia.inra.fr/fr/C/19306/Forets-Processionnaire-du-pin>

et périurbaine. La présence des nids et des chenilles doit attirer l'attention et faire prendre toutes les mesures de précaution nécessaires vis-à-vis des personnes sensibles aux urtications et des animaux.

Principaux indicateurs de suivi de l'espèce

La présence des nids d'hiver et le niveau de défoliation des arbres atteints sont les principaux indicateurs de suivi de l'espèce. Le nombre de papillons, piégés à l'aide de phéromones sexuelles, est également un indicateur de prévalence de l'espèce; ce piégeage est mis en place lors de travaux de recherche ou de suivis spécifiques. Trois grands types de suivis sont décrits :

- dans les années 1970, un réseau de placettes permanentes initié par le Centre technique du génie rural des eaux et forêts (CTGREF) de Grenoble a été mis en place sur une partie du territoire. Il perdure toujours à travers le réseau du suivi de la processionnaire du pin du Département de la santé des forêts (DSF), qui présente, après une refonte en 2020, 330 placettes au niveau national. Ce réseau de placettes permet, à partir de deux indicateurs (nombre de nids par arbre et nombre de pins attaqués), de suivre les cycles de pullulation de la chenille (alternance de périodes de gradation et de périodes de latence de la population) à l'échelle de grandes régions écologiques (Greco de l'IGN; figure 3.2);

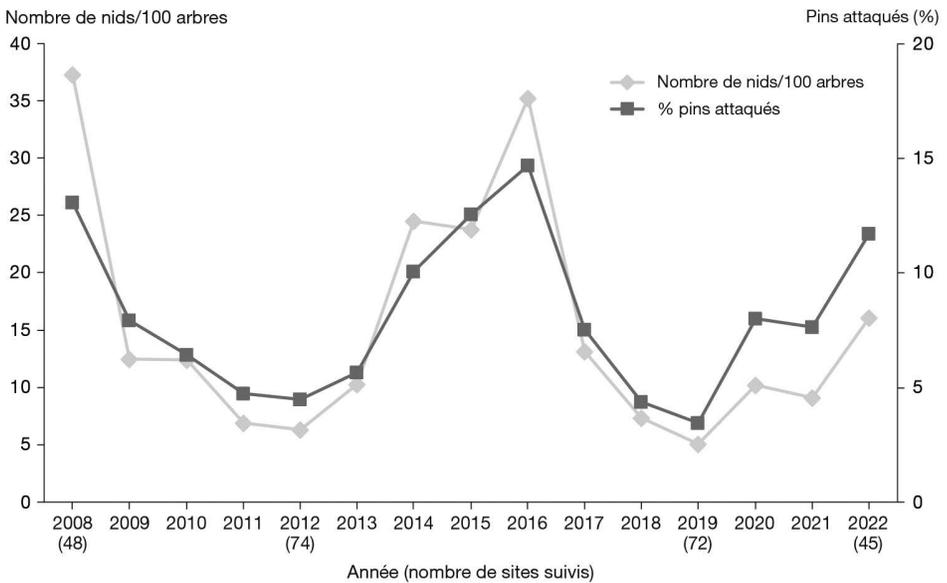
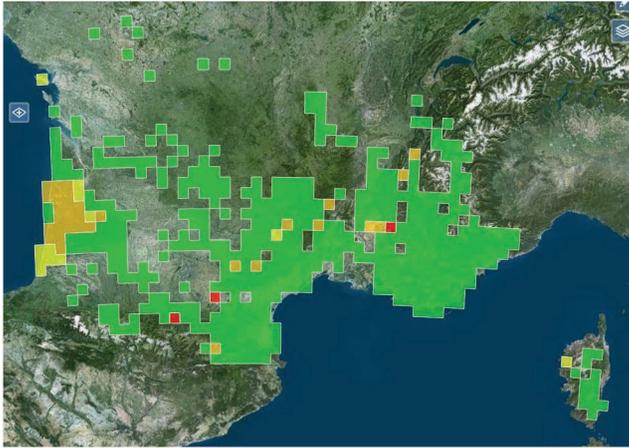


Figure 3.2. Exemple de suivi de la processionnaire du pin par le DSF : évolution 2008-2022 du pourcentage de pins attaqués et du nombre de nids/100 arbres sur les placettes dans la Greco Méditerranée (45 placettes en 2022).

- un second indicateur de suivi est l'importance des fortes défoliations, qui peuvent être à l'origine d'une perte de croissance et/ou d'un affaiblissement favorable à la colonisation par des bioagresseurs secondaires (scolytes, pissodes, etc.). Cet indicateur est mis en place dans la partie méridionale du territoire, à travers la notation du pourcentage de fortes défoliations sur les lisières visibles, à l'échelle de quadrats de 16 km × 16 km (figure 3.3);



- Pas de défoliation des lisières à plus de 50 % sur le quadrat de 16 km × 16 km
- De 1 à 5 % des lisières défoliées à plus de 50 % sur le quadrat
- De 6 à 20 % des lisières défoliées à plus de 50 % sur le quadrat
- De 21 à 50 % des lisières défoliées à plus de 50 % sur le quadrat
- De 51 à 80 % des lisières défoliées à plus de 50 % sur le quadrat

Figure 3.3. Exemple de suivi de la processionnaire du pin par le DSF : cartographie des fortes défoliations des lisières sur des quadrats de 16km×16km dans la partie méridionale du territoire (hiver 2021-2022).

– la présence de nids et de défoliations permet également de suivre la progression géographique de l’aire de répartition de l’insecte vers le nord ainsi qu’en altitude dans les principaux massifs (Alpes, Pyrénées, Massif central). Ce suivi est réalisé par le DSF et par INRAE (unité de recherche de Zoologie forestière à Orléans, voir ci-après).

►► Déplacement de l’aire de distribution et changement climatique

Christelle Robinet, Jérôme Rousselet, Mathieu Laparie, Asma Bourougaaoui, Mohamed Habib Ben Jamâa, Andrea Battisti

Un lien de cause à effet entre hausse des températures et expansion en Europe

Les changements d’aire de distribution des espèces sont souvent liés au réchauffement climatique par un lien de corrélation appuyé, par exemple, par des modèles de niche (voir chapitre 16). Toutefois, ce lien statistique ne permet pas de démontrer formellement un lien de cause à effet, ni de comprendre les effets précis du changement climatique sur la physiologie, le comportement et les interactions biotiques et abiotiques d’une espèce aboutissant à la réponse observée. Dans un contexte de changements globaux, il est notamment souvent difficile de démêler le rôle de l’évolution du climat et des habitats. Dans le cas de la processionnaire du pin, des données historiques combinées à une cartographie tous les cinq ans depuis 2005 (selon un protocole standardisé, voir chapitre 13) de la distribution nord de l’espèce en France ont permis

de caractériser son expansion depuis les années 1990. Entre 1992 et 2004, elle a progressé en moyenne de 5,6 km par an en plaine (Battisti *et al.*, 2005).

Le rôle bénéfique de la hausse des températures durant la période froide sur la survie des colonies de processionnaires du pin a été démontré expérimentalement (Battisti *et al.*, 2005). En fonction de la température du nid durant le jour et de la température de l'air la nuit suivante, les larves peuvent sortir ou non du nid pour se nourrir des aiguilles de pin. Alors que par exemple chez le scolyte américain *Dendroctonus frontalis*, c'est la probabilité d'atteindre la température létale qui gouverne la limite nord de l'aire (Ungerer *et al.*, 1999), chez la processionnaire du pin, ce sont principalement les températures requises pour l'alimentation et le nombre de jours la rendant possible. Pins et cèdres étaient quant à eux déjà largement distribués partout en France métropolitaine, y compris dans les parties du territoire auparavant occupées par l'insecte. Les femelles adultes étant capables de voler plusieurs kilomètres, la disponibilité de la ressource aurait donc été suffisante pour permettre une expansion bien avant le début constaté. Jusque dans les années 1990, le principal facteur limitant de sa distribution vers le nord et en altitude était donc véritablement le climat. Des années 1960 à 1980, l'aire de la processionnaire du pin montrait ainsi des phases d'expansion-rétraction de faible ampleur latitudinale lors de la succession d'hivers favorables ou, inversement, défavorables, ne dépassant que très marginalement le 48^e parallèle (figure 3.4). Elle connaît dorénavant une expansion incessante et a d'ores et déjà franchi le 49^e parallèle. Ce lien de cause à effet est consolidé par les travaux de modélisation, qui indiquent que, sans la hausse des températures observée depuis les années 1990, la processionnaire du pin n'aurait pas pu progresser autant géographiquement (Robinet *et al.*, 2014).

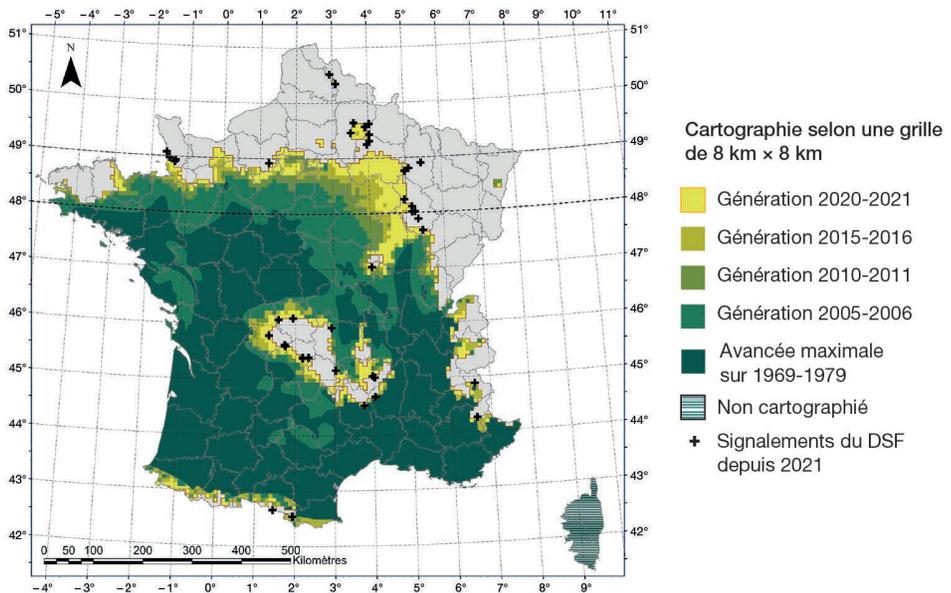


Figure 3.4. Expansion de la processionnaire du pin en France : distribution historique (1969-1979), cartographie selon une grille de 8 km x 8 km (2006-2021; Rousselet *et al.*, 2023) et signalements du DSF (2021-2024).

Pour ces raisons, la processionnaire du pin a été citée dans le 4^e rapport du Giec (Rosenzweig *et al.*, 2007) comme l'une des rares espèces pour lesquelles le rôle du changement climatique dans les changements d'aire de distribution est clairement démontré. De plus, l'Observatoire national sur les effets du réchauffement climatique (Onerc) considère depuis 2006 le front nord de la processionnaire du pin comme un bio-indicateur du changement climatique en France, au même titre que l'indice de sécheresse annuel, la date de migration de certains oiseaux ou les températures moyennes des eaux du lac Léman (Onerc, 2022).

Si la distribution des arbres hôtes n'est pas le moteur principal de cette expansion, elle peut en revanche contribuer à expliquer localement la présence/absence de l'insecte, voire son abondance, et influencer à plus large échelle spatiale sur son patron d'expansion et sur les variations régionales de sa vitesse de colonisation *via* sa dispersion active. Les arbres hôtes jouent aujourd'hui un rôle secondaire dans cette expansion, principalement gouvernée par le climat, mais peuvent néanmoins être un levier important pour limiter la circulation de la processionnaire et ses impacts.

Des foyers isolés loin de l'aire de distribution principale

L'expansion de la processionnaire du pin correspond à l'avancée d'une vague de colonisation due à la dispersion de papillons, puis à l'établissement de populations de proche en proche vers de nouveaux territoires devenus climatiquement favorables. La dispersion active par le vol a été génétiquement caractérisée comme étant de nature diffusive et non stratifiée, c'est-à-dire sans événement rare à longue distance (Roques, 2015). Pourtant, des foyers isolés sont apparus bien au-delà de l'aire de distribution principale et des capacités de vol des adultes (figure 3.4), notamment en Île-de-France, dans les Hauts-de-France et dans le Grand Est. Ces foyers, originaires de différentes parties de l'aire de la processionnaire du pin, parfois situés à plusieurs centaines de kilomètres de leur point d'introduction, apparaissent donc être le résultat de transports accidentels de l'insecte par les activités humaines, probablement lors du transfert et de la plantation d'arbres ornementaux (Robinet *et al.*, 2012). Ces dispersions assistées à longue distance ne sont sans doute pas un phénomène nouveau. Par exemple, un foyer isolé était connu près d'Alençon avant d'être rattrapé par le front. Toutefois, les propagules transportées à longue distance avaient vraisemblablement une probabilité plus faible de s'établir loin de l'aire de distribution lorsque les effets du changement climatique étaient moindres (Roques, 2015). Ces transports accidentels peuvent désormais accélérer le processus d'expansion (Robinet *et al.*, 2014), car le facteur limitant principal de la vitesse d'expansion n'est désormais plus le climat, mais la capacité de dispersion des papillons femelles. Cette dernière étant au maximum de quelques kilomètres par an, l'avancée de la processionnaire du pin prend du retard par rapport au déplacement de son enveloppe climatique, ce qui questionne la pertinence de continuer à utiliser le front nord comme indicateur du changement climatique en France. En revanche, il reste un indicateur d'impact, par exemple au travers de la proportion du territoire et des forêts concernées (IGN, 2021).

Des températures trop élevées lors des canicules et dans le sud ?

Le changement climatique a permis à la processionnaire du pin de progresser vers le nord et en altitude grâce à la hausse moyenne des températures en automne et en hiver, correspondant à la période de développement des larves âgées. Or les effets

peuvent s'avérer différents sous d'autres climats. Le changement climatique se traduit non seulement par une hausse moyenne des températures, mais aussi par un dérèglement caractérisé par des événements extrêmes de plus en plus fréquents, longs et intenses, comme des vagues de chaleur. Lors de la canicule de l'été 2003, les niveaux de population ont considérablement chuté en régions Centre et Bourgogne (Bouhot-Delduc, 2005; Robinet *et al.*, 2013). Pour comprendre le mécanisme qui a conduit à cet effondrement, il est important de connaître le stade biologique qui a été exposé aux fortes chaleurs (Robinet *et al.*, 2015). Dans les régions où les étés sont les plus chauds, l'observation montre que les papillons volent plus tardivement que dans les autres régions (Roques, 2015), et que leurs œufs comme les jeunes larves ont donc une faible probabilité d'être exposés aux températures caniculaires de l'été (Robinet *et al.*, 2015). C'est le cas en particulier sous climat méditerranéen. À l'inverse, dans des régions où l'été est classiquement moins chaud, la phénologie des adultes est dans l'ensemble plus précoce et les œufs, et surtout les jeunes larves, attendues comme plus sensibles à la chaleur, sont donc susceptibles d'être exposés à des températures anormalement élevées – au-delà de leurs seuils physiologiques – lors d'aléas climatiques estivaux. C'est ce qui semble s'être produit avec la canicule d'août 2003 en régions Centre et Bourgogne. Néanmoins, cet événement climatique aurait été tamponné par l'effet océanique dans l'ouest. Dans les Alpes italiennes, à l'inverse, il s'est traduit par une avancée jamais vue du front de colonisation (Battisti *et al.*, 2006).

La processionnaire du pin est présente en Afrique du Nord, où les températures estivales peuvent communément atteindre 40°C. Malgré un décalage phénologique permettant d'éviter cette contrainte chez les stades les plus vulnérables (vol particulièrement tardif des adultes), les jeunes larves sont malgré tout exposées à des températures de plus en plus fortes, alors qu'elles sont déjà proches de leurs limites physiologiques, entraînant une probabilité de mortalité accrue, potentiellement à des niveaux qui menacent le maintien des populations. Ainsi, dans le sud de la Tunisie, la processionnaire du pin a disparu du gouvernorat de Tataouine, où elle était encore observée en 2003 (Bourougaaoui *et al.*, 2021). De tels effets négatifs commencent à être observés en Espagne (Domingo *et al.*, 2024), et pourraient l'être dans d'autres régions du sud de l'Europe caractérisées par des climats méditerranéens à étés chauds, voire éventuellement au sud de la France dans un futur plus lointain. Il convient donc désormais de parler non plus d'expansion de la processionnaire du pin, mais de déplacement ou de modification de son aire de distribution. Pour comprendre plus précisément le mécanisme de réponse au changement climatique, ces nouveaux éléments montrent par ailleurs qu'il ne suffit plus de considérer les capacités de dispersion et les températures compatibles avec l'alimentation des larves, mais aussi la phénologie de l'espèce et les contraintes thermiques associées à chacun de ses stades, puisque les différences de cycle biologique observées entre régions bioclimatiques suggèrent des adaptations locales *via* des stratégies d'évitement phénologique des contraintes climatiques (ex. : vol tardif des adultes dans les régions les plus chaudes, alors que des températures élevées suggéreraient au contraire des temps de génération plus courts en l'absence de différenciation phénologique). Toutefois, les changements et les décalages phénologiques ne lui permettent pas à eux seuls de s'adapter à toutes les contraintes et les variations spatio-temporelles du climat. La processionnaire du pin abonde facilement dans les régions à hiver et été doux (Démolin, 1969), et se rencontre également dans celles à hiver plus froid mais à été doux (développement larvaire plus long, ponte

plus précoce), ou inversement à été plus chaud mais à hiver doux (ponte plus tardive, développement larvaire plus court) (Robinet *et al.*, 2015; Géri, 1980). On peut donc se demander si les régions sous climat continental marqué, à hiver froid et été chaud, ne cumuleraient pas trop de contraintes.

► Analyse du risque sanitaire

Emmanuel Gachet, Émeline Hily, Sandra Sinno-Tellier

Dans le contexte où la processionnaire du pin étend sa distribution géographique (voir section «Déplacement de l'aire de distribution et changement climatique»), et où sa prolifération est désormais considérée comme nuisible à la santé humaine (décret n° 2022-686 du 25 avril 2022), nous nous devons d'aborder le risque sanitaire. En effet, les chenilles de lépidoptères tels que la processionnaire du pin produisent des poils qui, par contact, provoquent de l'urtication. Si le risque d'urtication due à la processionnaire du pin n'est pas nouveau en France, sa méconnaissance dans les zones colonisées récemment renforce le problème.

Description de l'appareil urticant

Les poils urticants portés par la processionnaire du pin représentent une modification évolutive de structures sensorielles vers une structure jouant un rôle de protection de la chenille vis-à-vis de ses prédateurs : l'appareil urticant. Dans le cas de la processionnaire du pin, l'appareil urticant se présente sous forme de soies détachables qui sont libérées par stimulation mécanique. La base de chaque soie est insérée dans le tégument par l'intermédiaire d'un bulbe (Battisti *et al.*, 2011 ; Anses, 2023).

Chez la processionnaire du pin, les soies urticantes apparaissent à partir du troisième stade larvaire (le cycle de *T. pityocampa* en comprenant cinq) (Lamy, 1990). Leur quantité augmente avec les mues successives. La densité des soies de la processionnaire du pin compte jusqu'à un million de soies sur une larve du dernier stade (Petrucco-Toffolo *et al.*, 2014).

Une fois libérées, les soies peuvent se trouver en suspension dans l'air ambiant, contaminer un support physique sur lequel la chenille sera passée ou pénétrer une muqueuse ou un épiderme à la manière d'un harpon. Le venin contenu dans la soie est injecté par l'extrémité proximale de la soie.

Mécanismes d'urtication et d'allergie induits par l'exposition aux soies urticantes

La pénétration des soies dans la peau ou dans les muqueuses provoque des réactions toxiques par la libération de molécules ayant des propriétés vasodilatatrices et pro-inflammatoires. Ces réactions toxiques se manifestent :

- au niveau cutané, par une dermatite papuleuse (inflammation de la peau avec lésions cutanées se présentant sous forme d'excroissance sèche en relief) avec érythème (rougeur de la peau), œdème et prurit;
- au niveau respiratoire, par une toux, dyspnée (gêne respiratoire, essoufflement) pouvant aller jusqu'au bronchospasme (spasme bronchique qui entraîne une obstruction temporaire des voies respiratoires);

– au niveau oculaire, par une impression de corps étranger, rougeur oculaire, larmoiement et photophobie.

Certaines protéines des venins peuvent entraîner une sensibilisation par la production d'immunoglobulines E (IgE) spécifiques avec risque, lors d'une exposition ultérieure, de déclenchement d'une réaction allergique pouvant aller d'une urticaire à un choc anaphylactique.

L'analyse du venin de la chenille processionnaire du pin (*T. pityocampa*) a permis de caractériser deux protéines responsables des allergies IgE médiées : la thaumétopoéine 1 et 2. Une analyse protéomique a par ailleurs mis en évidence 353 autres protéines, dont 7 sont reconnues comme allergènes (Berardi *et al.*, 2017). En outre, l'allergénicité des protéines varie en fonction du stade larvaire, avec une importante augmentation entre les stades L4 et L5 (Rebollo *et al.*, 2002).

Contexte d'exposition et caractérisation de la vulnérabilité de certaines sous-populations

Dans une étude rétrospective réalisée à partir des données des centres antipoison français (de janvier 2012 à juillet 2019), 1 274 personnes ayant présenté des symptômes suite à un contact avec des soies de chenilles processionnaires ont été recensées (Vasseur *et al.*, 2022). L'exposition concernait la processionnaire du pin dans 59 % des cas, du chêne dans 27 % des cas ; l'espèce n'était pas connue pour les cas restants.

Les envenimations étaient observées pour 85 % d'entre elles de janvier à avril, avec un pic en mars (Vasseur *et al.*, 2022). En effet, les stades urticants de la processionnaire du pin sont essentiellement présents en hiver, mais peuvent être plus précoces et apparaître dès l'automne dans certaines régions (climats océanique et méditerranéen ; Anses, 2023). Toutefois, la période à risque (sa durée et son occurrence au cours de l'année) varie d'une année à l'autre (figure 3.5). De plus, l'amplitude du pic présente également des variations interannuelles (figure 3.5), probablement en partie due aux variations de l'abondance de l'insecte entre années (voir section « La processionnaire du pin »).

Dans les données des centres antipoison, parmi les 1 022 personnes symptomatiques exposées à des chenilles processionnaires, l'âge variait de 2 mois à 87 ans ; un quart d'entre elles était âgé de moins de 5 ans. Le mode d'exposition aux chenilles processionnaires, connu pour 78 % des cas, correspondait à un contact indirect (sans aucun contact direct avec la chenille) dans 51 % des cas, par l'intermédiaire de vêtements, d'objets, de nids de chenilles, de surfaces, d'animaux domestiques, de plantes lors du jardinage ou de soies aéroportées. L'envenimation (passive) s'était très majoritairement produite par voie cutanée (93 % des cas) ; les voies d'exposition oculaire, orale et respiratoire concernaient respectivement 7 %, 6 % et 4 % des cas (une même personne pouvait être exposée par plusieurs voies). Les enfants de moins de 5 ans étaient plus souvent exposés par voie orale que ceux de plus de 5 ans (12 % *vs* 3 %). Les conditions d'exposition spécifique des jeunes enfants (contact accidentel et/ou direct) sont également soulignées dans le rapport d'expertise de l'Anses de 2023, en lien avec les conduites exploratoires mises en œuvre par cette classe d'âge.

Les effets de santé, simples ou multiples, rapportés parmi les personnes envenimées par des chenilles processionnaires étaient très majoritairement cutanés (97 % des cas ;

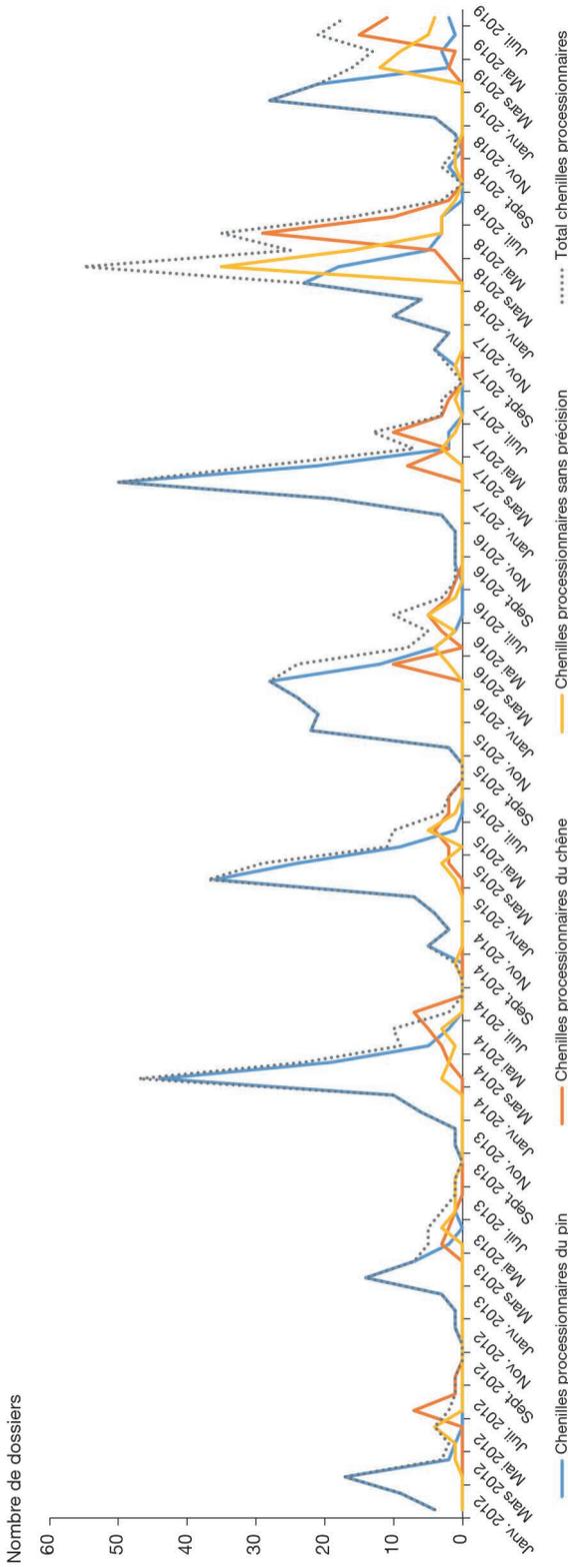


Figure 3.5. Évolution du nombre d'envenimations par des chenilles processionnaires enregistrées par les centres antipoison entre janvier 2012 et juillet 2019 (source : Sicap/Anses, 2020).

prurit, urticaire, rash/érythème, œdème localisé, et plus rarement phlyctènes, c'est-à-dire bulles, cloques, etc.). Les autres signes cliniques les plus fréquents étaient oculaires (8%; conjonctivite et plus rarement lésion de la cornée), généraux (4%; malaise, œdème bucco-facial, etc.), oto-rhino-laryngés (3%), respiratoires (3%) et digestifs (2%) (Vasseur *et al.*, 2022).

Les symptômes décrits étaient bénins dans la grande majorité des cas (96%). Les effets de santé persistants ou plus prononcés étaient minoritaires (3,5%). Enfin, deux cas ont présenté des symptômes pouvant menacer le pronostic vital. Aucun décès n'a été observé. Les données des centres antipoison, qui décrivent les intoxications de la population générale conduisant à une surveillance au domicile, ne sont pas exhaustives des intoxications nécessitant une consultation aux urgences ou une hospitalisation.

L'étude des données des centres antipoison a également mis en évidence des cas d'envenimation à des chenilles processionnaires au cours d'une activité professionnelle (paysagiste, élagueur, jardinier ou employé municipal, etc.). Le contexte professionnel était par ailleurs un facteur majorant le risque d'exposition aux chenilles processionnaires du pin dans une étude espagnole réalisée auprès d'un échantillon de 1 224 adultes résidant en zone d'endémie de la province de Valladolid (Vega *et al.*, 2011).

À partir de ce constat, une étude spécifique²² a été conduite en 2023 en France auprès de professionnels des filières forêt-bois, des jardins, espaces végétalisés et infrastructures (JEVI) et du cheval, adhérents de la Caisse centrale de la mutualité sociale agricole (CCMSA)²³. Sur 900 questionnaires, 72% des répondants ont déclaré être exposés à des chenilles processionnaires au cours de leur activité professionnelle, sans préciser l'espèce, dont 62% ont rapporté des symptômes liés à cette exposition. Les résultats de l'étude suggèrent une exposition importante des professionnels de la filière forêt-bois (81%) et de ceux des JEVIs (75%). Ces derniers étaient significativement plus exposés que les professionnels du cheval (exposés pour 38% d'entre eux).

L'exposition aux soies urticantes de la processionnaire du pin notamment peut entraîner des impacts sur la santé des animaux de compagnie et de loisir (chiens, chats, chevaux) comme des animaux de rente (bovins, ovins, caprins, porcins). Le chien est l'espèce la plus touchée (Rivière, 2011). Le comportement exploratoire de cette espèce l'expose particulièrement au risque de contact direct avec les chenilles lors de leur procession au sol. L'atteinte buccale (en particulier de la langue) est la plus fréquente. L'envenimation par des chenilles peut conduire au décès de l'animal en cas de nécrose de la langue.

Cartographie du risque d'urtication en France hexagonale et en Corse

Dans une perspective d'appui aux décideurs dans la mise en œuvre de stratégies de prévention et de gestion des risques liés à la chenille processionnaire du pin, l'expertise de l'Anses s'est attachée à cartographier le risque sanitaire lié à cette espèce en

22. https://vigilanses.anses.fr/sites/default/files/VigilAnsesN23_Juillet2024_Chenipro.pdf

23. Les catégories professionnelles exposées aux chenilles à poils urticants ont été identifiées à partir de la littérature ainsi que d'une audition réalisée auprès d'experts de la Mutualité sociale agricole (MSA) de Lorraine et de la Caisse d'assurance-accidents agricole de Moselle en octobre 2021, dans le cadre de l'expertise collective de l'Anses (Anses, 2023). L'ensemble de ces professions relevant du régime agricole, l'enquête a par conséquent été conduite auprès des assurés de la Caisse centrale de la MSA.

s'appuyant sur l'ensemble des connaissances disciplinaires mobilisées dans l'expertise. Ce travail a reposé sur une analyse multicritère pour déterminer le risque d'urtication à l'échelle de la commune sur la base d'une caractérisation, au moyen de critères, du danger (ou aléa) d'un côté et de la vulnérabilité en santé humaine de l'autre.

L'aléa qui reflète la probabilité de présence de la chenille a été caractérisé par 11 critères. Les principaux critères pris en compte sont les signalements de la processionnaire du pin sur la période 2007-2021, l'évolution des populations de la processionnaire du pin en 2021 (données de suivi, à l'échelle communale, du Département de la santé des forêts) et la superficie forestière des principales plantes hôtes de la processionnaire du pin (données de l'Inventaire forestier national renseignées à l'échelle départementale), à savoir le pin noir et le pin sylvestre. La description de la vulnérabilité de la population s'appuie sur les résultats de l'expertise en médecine humaine et la connaissance des facteurs de risque. Elle a été décrite par 6 critères restituant principalement les populations concernées par des conditions d'exposition spécifiques : la population des enfants de moins de 5 ans, les populations professionnelles les plus exposées (sylviculture, exploitation du bois, scieries, entretien des parcs et jardins) et le nombre de visites en forêt par la population de la commune.

Les 34816 communes ont ensuite été classées en cinq classes d'aléa et cinq classes de vulnérabilité, puis se sont vues attribuer l'un des cinq niveaux de risque définis sur la base d'une matrice de risque (dite de « criticité ») conçue par croisement des niveaux d'aléa et de vulnérabilité. Des recommandations de mesures de gestion génériques à mettre en œuvre ont été formulées pour chaque niveau de risque.

L'analyse des données montre que les zones à risque le plus élevé (de niveau 1) se trouvent dans le sud de la Bretagne, en Île-de-France ainsi que dans le Centre-Val de Loire (Anses, 2023).

Chapitre 4

Pullulations de coléoptères xylophages

Jean-Claude Grégoire, Stéphane Brault, Aurélien Sallé

► Les coléoptères xylophages

Jean-Claude Grégoire

Les coléoptères « xylophages » au sens large incluent trois catégories :

- les xylophages stricts, qui vivent dans le bois (essentiellement l'aubier) et digèrent la cellulose par le biais de micro-organismes symbiotiques internes ou externes;
- les phloéophages (ou cambiofages), qui vivent dans l'épaisseur de l'écorce, se nourrissant de phloème et de cambium;
- les xylomycétophages, qui se nourrissent de champignons dont ils transportent fréquemment les spores dans des structures anatomiques spécialisées, les mycangia (ou mycétanges), et qu'ils ensemencent dans leurs galeries. Les champignons consomment la cellulose et les insectes consomment les champignons.

Quatre groupes taxonomiques représentent la majeure partie des xylophages *sensu lato* :

- deux sous-familles de Curculionidae (charançons) : les Scolytinae (scolytes) et les Platypodinae (platypodes, ou platypes). Dans le monde, les scolytes regroupent environ 6400 espèces, pour la plupart soit phloéophages (les *bark beetles*), soit xylomycétophages (les *ambrosia beetles*); les platypodes en comportent 1400, toutes xylomycétophages et aussi incluses dans la catégorie *ambrosia beetles*;
- les Cerambycidae (longicornes), qui comptent 35000 espèces, xylophages pour la plupart;
- les Buprestidae (buprestes), avec plus de 15000 espèces, xylophages, dans le monde.

Beaucoup d'espèces vivent dans les arbres morts ou mourants. L'activité de ces saproxylophages contribue notamment à la dégradation du bois mort. D'autres espèces peuvent coloniser des arbres vivants, en bonne santé apparente. Les scolytes et les platypodes qui attaquent des arbres vivants sont souvent associés à des champignons phytopathogènes. Par exemple, les *Scolytus* (en particulier *S. scolytus* et *S. multistriatus*) qui transportent sur leur cuticule les spores de la graphiose de l'orme (*Ophiostoma ulmi* et *O. novo-ulmi*) inoculent des arbres sains lors de leurs morsures de maturation sur de fins rameaux et, après le dépérissement de l'arbre dû à la colonisation de l'arbre par le champignon, creusent leurs galeries dans l'écorce. D'après Kirisits (2004), le typographe, *Ips typographus*, est associé à au moins 23 espèces de

champignons ophiostomatoïdes (*Ophiostoma* spp., *Ceratocystis* spp., *Graphium* spp., *Leptographium* spp., etc.). L'impact de certains agents pathogènes a été étudié expérimentalement : Christiansen (1985) montre par exemple que 150 à 200 inoculations de *C. polonica*, fréquemment associé à *I. typographus*, à des épicéas sains entraînent une décoloration marquée du bois (*blue staining*) et une forte mortalité. Un nouveau venu en Europe, le scolyte du noyer *Pityophthorus juglandis*, est associé à *Geosmithia morbida*, qui cause la maladie des mille chancres du noyer, due aux multiples réactions de l'hôte sous attaque. Comme chez le typographe, cette attaque simultanée des insectes et de l'agent pathogène entraîne fréquemment la mort de l'arbre (Tisserat *et al.*, 2009). L'association de Cerambycidae ou de Buprestidae avec des micro-organismes pathogènes semble moins fréquente. L'agrile du chêne (*Agrilus biguttatus*) est cependant associé avec les bactéries *Brenneria goodwinii*, *Gibbsiella quercinecans*, *Lonsdalea britannica* et *Rahnella victoriana*, et ce pathobiome est soupçonné de causer le « déclin aigu du chêne » (*acute oak decline*, AOD) (Doonan *et al.*, 2020), bien que ce phénomène fasse débat (voir section « Pullulations de scolytes »).

De nombreux scolytes qui attaquent des arbres affaiblis ou morts les localisent par le biais de médiateurs chimiques, l'éthanol et, chez les résineux, les monoterpènes volatils dégagés par l'hôte, notamment l' α -pinène. Ces signaux permettent la localisation directe de l'hôte ou, plus généralement, des peuplements qui les émettent. Des essais et erreurs successifs (atterrissages probablement en grande partie aléatoires sur les arbres) permettent alors aux insectes de localiser un arbre adéquat (Saint-Germain *et al.*, 2007). Chez de nombreuses espèces de scolytes et de platypodes, des phéromones agrégatives permettent en outre à chaque individu de bénéficier des efforts de prospection de ses congénères lors de la recherche d'un nouvel hôte et, sur les arbres sains, ces phéromones suscitent des attaques de masse qui permettent aux insectes de déborder les défenses de l'hôte (Wood, 1982).

► Pullulations de scolytes

Jean-Claude Grégoire

Des pullulations de scolytes, indigènes ou introduits, favorisées par l'expansion des forêts depuis les glaciations, notamment sous l'action humaine (plantations), et par des accidents climatiques (tempête, canicule, sécheresse), sont régulièrement observées par les entomologistes et les forestiers. Les changements climatiques et la sylviculture intensive ont en particulier favorisé des gradations spectaculaires de *Dendroctonus ponderosae* dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord (en particulier dans les provinces canadiennes de Colombie-Britannique et d'Alberta), et d'*Ips typographus* en Europe. Hicke *et al.* (2016), Grégoire *et al.* (2015) et Schelhaas *et al.* (2003) comptabilisent 148 Mm³ d'épicéas tués par le typographe entre 1950 et 2000 en Europe; Hlásny *et al.* (2021a) évaluent le volume total d'épicéas sur pied en Europe à 7 milliards de m³ et estiment que plus d'un quart de ce stock est très vulnérable aux attaques du ravageur. La France et les pays voisins ont aussi été spectaculairement touchés, notamment après les tempêtes de l'hiver 1999 (Biro *et al.*, 2009), et suite aux saisons chaudes et sèches de 2018 et des années suivantes (Sénécal *et al.*, 2020; Saintonge *et al.*, 2022). Une série chronologique complète depuis 1998 est disponible pour la Suisse (Institut fédéral de recherches WSL, 2023) et montre bien les pics de pullulation qui correspondent à ces événements climatiques. Outre ces ravageurs endémiques, de nouveaux arrivants, profitant du commerce international,

ont également développé des pullulations très dommageables. Les exemples sont très nombreux. Le scolyte xylomycétophage *Xyleborus glabratus*, d'origine asiatique et vecteur du champignon pathogène *Raffaelea lauricola*, s'est installé en Amérique du Nord vers 2002 (Rabaglia *et al.*, 2006), et l'association scolyte-agent pathogène a causé la mort de plus de 300 millions d'avocatiers (*Persea americana*, *P. borbonia*). Des changements d'hôtes peuvent entraîner le passage d'un statut inoffensif à celui de ravageur. *Pityophthorus juglandis* était initialement inféodé à *Juglans major* et restreint à l'Arizona et au Nouveau-Mexique, où il était considéré comme un ravageur mineur (EPPO, 2015). Son passage sur *J. nigra* et *J. regia* s'est accompagné de dégâts importants ainsi que d'une expansion géographique considérable, jusqu'à l'Europe (Italie : Montecchio et Faccoli, 2013; France : Saurat *et al.*, 2023).

***Ips typographus* en Europe continentale et en Angleterre**

Ips typographus est considéré comme le principal ravageur forestier en Europe (Hlásny *et al.*, 2021b). Sa biologie et son écologie ont fait l'objet de plusieurs synthèses (Wermelinger, 2004; Nageleisen et Grégoire, 2022). Il est inféodé à l'épicéa et occupe un vaste territoire, du Japon à l'ouest de l'Europe (Mayer *et al.*, 2015; EFSA, 2017a). À l'état endémique, il colonise des arbres affaiblis ou abattus, qui possèdent peu de moyens de défense. En phase de pullulation, il attaque en masse et tue des arbres sains. Comme chez tous les scolytes polygames, ce sont les mâles qui mènent l'assaut. Chaque individu creuse une chambre d'accouplement, dans laquelle il attire une à quatre femelles (en moyenne trois), qui vont chacune creuser dans l'écorce une galerie de ponte parallèle aux fibres du bois. Les œufs (jusqu'à une soixantaine par femelle) sont déposés individuellement, chacun dans une petite niche colmatée ensuite avec de la sciure. Les galeries larvaires se développent perpendiculairement à la galerie maternelle; leur largeur augmente pendant la progression de la larve, en fonction de sa croissance en épaisseur. La nymphose a lieu au bout de la galerie larvaire. Les adultes parents ont la possibilité de réémerger : ils sortent de la galerie et s'envolent chacun à la recherche d'un nouvel hôte. Le typographe peut développer jusqu'à trois générations par an, en fonction des températures locales. Il est multivoltin (plusieurs générations par an) en Europe de l'Ouest, mais univoltin quand les étés sont brefs, dans les pays du Nord et en altitude. L'hivernation a lieu principalement au stade jeune adulte, sous l'écorce de l'arbre natal ou éventuellement d'un autre arbre, ou dans la litière. Dans les populations univoltines, les adultes sortent délibérément de l'écorce à la fin de leur cycle immature et descendent au sol. Chez les insectes multivoltins, les jeunes adultes restent par défaut sous l'écorce, mais, lorsque l'écorce qui les héberge tombe au sol, ils pénètrent dans la litière, où ils hivernent.

En France et en Belgique notamment, *I. typographus* a suivi les plantations de ses hôtes, *Picea abies* et *P. sitchensis*, y compris en plaine à basse altitude (zone peu favorable à *P. abies*, une essence de montagne). Cette expansion est encore en cours en France, où les premières attaques d'arbres sur pied en Bretagne se situent aux environs de 2014 (*P. sitchensis*, Merdrignac). En Belgique, l'épicéa était absent jusqu'en 1810, mais des boisements à grande échelle commencèrent vers 1894 (Claessens, 2001; Scheepers *et al.*, 1997). Actuellement, *P. abies* est le conifère le plus abondant en Belgique, avec notamment 126 000 ha en Wallonie (Lejeune *et al.*, 2022). L'entrée du typographe dans le pays, à partir de l'est, fait l'objet d'une première mention en 1859, mais le premier spécimen dans les collections belges date de 1933 (Dourojeanni, 1971). À partir de

cette date, l'insecte s'est graduellement propagé dans le pays, mais à des niveaux de population trop faibles pour attaquer des arbres vivants. L'année 1976, caractérisée par le printemps et l'été les plus chauds du siècle (IRM, 2024), coïncidant avec l'arrivée à un âge vulnérable de nombreux peuplements plantés au début du siècle, marque le début d'une période de pullulations sur arbres sur pied, exacerbées par une succession de tempêtes. Parallèlement à la croissance de ses populations, l'insecte colonise plus complètement le pays. En 1999-2000, il est capturé dans la quasi-totalité des 45 à 63 pièges déployés à Bruxelles, à plus de 50 km des zones plantées d'épicéas, plus au sud (Piel *et al.*, 2005). Actuellement, suite aux canicules et sécheresses des années comprises entre 2018 et 2020, le typographe a tué la majorité des épicéas hors station, à Bruxelles et dans le nord du pays jusqu'à la côte (Gilles *et al.*, 2024).

Cette expansion d'*I. typographus* s'observe partout ailleurs en Europe (Hlásny *et al.*, 2021b). Depuis 2018, alors que le ravageur ne s'était jamais établi sur l'île jusqu'ici, de petites populations se développent localement dans le sud de l'Angleterre, en dépit de nombreuses interceptions (piégeages et inspections) dans les points d'entrée (Inward *et al.*, 2024). L'étude de ce phénomène a permis de progresser dans notre connaissance des mouvements à longue distance de l'insecte. L'établissement de transects de pièges en 2021 et 2022, d'une part sur le continent entre la Champagne-Ardenne et la Côte d'Opale en France et entre l'Ardenne et la côte en Belgique, d'autre part le long de la côte sud de l'Angleterre, a permis de capturer des insectes en nombre décroissant, depuis les foyers de pullulation, en Champagne-Ardenne et en Ardenne, jusqu'à l'intérieur du Kent. Un modèle établi sur ces bases suggère des capacités de déplacement jusqu'à 427 km du point d'origine des transects (intervalles de confiance à 95 % : 321 et 735 km) (Inward *et al.*, 2024). Cette récente étude indique que les capacités de vol d'*I. typographus* (et probablement aussi de nombreux autres scolytes) ont été largement sous-estimées jusqu'ici. Ces résultats rejoignent ceux d'une étude en Colombie-Britannique sur *Dendroctonus ponderosae* (Jackson *et al.*, 2008), impliquant un radar météorologique et les passages à haute altitude d'un avion remorquant un filet, qui avait mis en évidence la présence d'insectes jusqu'à 800 m d'altitude, se déplaçant de 30 à 110 km par jour, avec une densité moyenne de 4950 insectes/ha (maximum : 18699 insectes/ha).

Les importations de marchandises hébergeant des typographes n'ont jamais abouti à des établissements, en dépit de très nombreuses interceptions partout dans le monde (Turner *et al.*, 2021). L'extrême propension du typographe à se disperser à l'émergence pourrait expliquer son incapacité à s'établir au-delà de barrières géographiques, à partir de marchandises introduites : la dilution instantanée de la masse des arrivants empêcherait leur établissement. En revanche, lors d'une expansion territoriale répétée, comme l'Europe continue à en connaître, des congénères arrivant graduellement, pendant une longue période de temps, et susceptibles de répondre aux attractifs émis par un ou plusieurs individus déjà installés, augmenteraient les chances de succès d'une tête de pont.

Dendroctonus micans

L'espèce est phylogénétiquement très proche de *D. punctatus*, établi dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord (Mayer *et al.*, 2015). *D. micans* est originaire de l'extrême est sibérien et dérive probablement de *D. punctatus* qui aurait traversé le détroit de Béring lors d'un épisode glaciaire. Il a graduellement colonisé l'ensemble de l'Eurasie (Grégoire, 1988; Pauly et Meurisse, 2007; Mayer, 2014; Mayer *et al.*, 2015). Son expansion vers

l'ouest sur le continent européen s'est complétée par l'occupation du Finistère à partir de 2006 (Pauly et Meurisse, 2007). Le ravageur s'est établi en Grande-Bretagne, très probablement à la faveur d'importations de bois (Bevan et King, 1983).

D. micans est une espèce très particulière parmi les Scolytinae (Grégoire, 1988). Seuls les arbres vivants sont attaqués par des femelles solitaires qui ont été fécondées par un frère dans leur galerie natale. Tous les stades de l'insecte sont très tolérants aux défenses constitutives et induites de leur hôte, en particulier à l'impact mécanique de la résine et à la toxicité des monoterpènes qu'elle dégage (Everaerts *et al.*, 1988). Il n'y a pas d'attaque de masse, les adultes de la nouvelle génération essaient tous ou presque tous vers d'autres arbres (Gilbert *et al.*, 2001), et les arbres (des épicéas ou, en Russie et en Estonie notamment, des pins sylvestres) survivent généralement à plusieurs générations successives. Les œufs sont pondus en groupes (100 à 150 œufs, parfois jusqu'à 300), et les larves se nourrissent collectivement, tassant la vermoulure derrière elles, puis s'isolent dans des logettes individuelles creusées dans cette vermoulure. Le sex-ratio des jeunes adultes est biaisé (jusqu'à 20 femelles pour un mâle). Contrairement à celles d'autres scolytes, les attaques de *D. micans* ne décolorent pas le bois (EFSA, 2017b).

Au cours de sa progression vers l'ouest, *D. micans* a causé d'importants dégâts. *Picea sitchensis* est particulièrement susceptible et succombe plus facilement aux attaques, comme observé notamment en France dans l'Aveyron, en Normandie et en Bretagne. Outre l'Europe centrale et occidentale colonisée graduellement depuis le XVIII^e siècle (Grégoire, 1988; Mayer, 2014), le ravageur a envahi la Géorgie en 1956, probablement avec du bois importé de Russie, et y a attaqué des dizaines de milliers d'hectares de *P. orientalis* (Kobakhidze, 1967). Dans la Turquie voisine, 7 Mm³ durent être mis à blanc (Akinci *et al.*, 2009).

Un élément important de l'épidémiologie de *D. micans* est la diminution des dégâts, qui a suivi partout les pics de pullulation à son arrivée. Un prédateur monospécifique, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Monotomidae), qui suit le scolyte dans sa progression géographique, a rapidement été reconnu comme responsable de ce contrôle biologique spontané qui maintient *D. micans* à des niveaux de population extrêmement bas en zone d'endémisme (Weber, 1900; Bergmiller, 1903; Grégoire, 1988). Les prédateurs adultes repèrent les galeries de la proie à l'odeur avec une grande précision (Meurisse *et al.*, 2008), y pénètrent et y pondent. Les adultes et leurs larves se nourrissent de tous les stades développementaux de la proie. Sur ces bases, des programmes d'élevage massif et de lâchers de *R. grandis* ont été développés en Géorgie, en France, en Grande-Bretagne et en Turquie (Kobakhidze *et al.*, 1968; Grégoire *et al.*, 1985; 1986; Fielding et Evans, 1997; Yüksel, 1996). Six à huit ans après l'installation des prédateurs, sauf si des épisodes climatiques (sécheresse) réduisent la défense des arbres, *R. grandis* maintient *D. micans* à des niveaux de population extrêmement bas.

► Agriles et xyломycétophages du chêne

Aurélien Sallé

À chacun son tissu

Tout comme les conifères, les chênes sont la cible d'insectes cambioxyphages, colonisant le liber, et de xylophages, colonisant l'aubier, voire le duramen. Des scolytes, comme celui du chêne (*Scolytus intricatus*), peuvent coloniser le liber d'arbres affaiblis,

mais les principaux bioagresseurs cambioxyphages du chêne sont des buprestes, au premier rang desquels on trouve les agriles et les corèbes. En France, neuf espèces d'agriles et deux de Corèbes sont associées au chêne, la majorité colonisant plutôt des branches ou des rameaux. Les espèces colonisant le tronc, notamment l'agrile du chêne (*Agrilus biguttatus*) et le ver du liège (*Coraeus undatus*), sont toutefois considérées comme étant les principaux agents aggravants du dépérissement des chênes en France (Sallé *et al.*, 2014; 2021).

Les femelles pondent dans les fissures de l'écorce des troncs et/ou des branches d'arbres affaiblis. Les jeunes larves sont déjà orientées dans l'œuf, la tête vers l'écorce, qu'elles perforent immédiatement après l'éclosion. La larve blanchâtre, aveugle et apode, a la forme caractéristique des buprestes dite « en marteau » (élargissement du prothorax) (Sallé *et al.*, 2021). Les galeries larvaires sont caractéristiques : de section ovale et remplies de sciure et de déjections larvaires (un ensemble appelé « frass »), elles sont généralement en zigzag et entaillent à la fois le liber et l'aubier. Leur longueur peut dépasser 150 cm chez *A. biguttatus*. Le cycle de vie dure d'un à deux ans lorsque les œufs sont pondus sur des arbres relativement vigoureux, ou encore déposés à la fin de l'été ou dans des régions aux étés frais et courts. La nymphose a lieu au printemps et au début de l'été, et l'adulte sort au bout de quelques jours. Le trou de sortie visible sur l'écorce de l'extérieur est en forme de D, comme dans un demi-cercle, et est typique des buprestes. Les jeunes adultes s'envolent vers la cime des arbres et s'y nourrissent de jeunes feuilles pendant plusieurs jours. Cette alimentation, limitée et sans impact pour les arbres, est nécessaire pour l'acquisition de la maturité sexuelle, et c'est sur le feuillage qu'a lieu l'accouplement.

Le développement des larves a souvent des impacts sévères pour l'arbre, entraînant une réduction, voire une interruption de la circulation de sève, portant ainsi un coup fatal à des arbres en souffrance (Flower *et al.*, 2013). Il est aussi possible que les insectes interagissent avec des micro-organismes pathogènes qui contribueraient à affaiblir, voire à tuer l'arbre, et seraient impliqués dans la formation des suintements noirâtres de sève fermentée visibles chez certains arbres colonisés. Cette hypothèse est notamment avancée pour expliquer les phénomènes de dépérissements sévères de chênes observés en Grande-Bretagne, qualifiés d'*acute oak decline* (Denman *et al.*, 2014), mais elle fait encore débat au sein de la communauté scientifique. Les chênes, s'ils ont la vigueur nécessaire, peuvent développer des cals qui écrasent les larves dans leur galerie, dont il restera des cicatrices en T, visibles sur des sections transversales des arbres abattus. À cela s'ajoute probablement l'action de protéines et de composés de défense de la plante, notamment des composés phénoliques. Les dégâts affectant des tissus conducteurs des arbres, et pouvant annuler la conduction de sève, leur sévérité est par conséquent très élevée. Toutefois, ces insectes sont des bioagresseurs de faiblesse, ne colonisant que des arbres préalablement affaiblis par d'autres facteurs comme des sécheresses ou des défoliations répétées (ex. : Sallé *et al.*, 2014; Haack et Petrice, 2019).

Un autre groupe d'insectes s'attaquant au chêne est devenu récemment un sujet de préoccupation majeure pour la filière chêne en France. Il s'agit des insectes responsables de la piqûre noire, aussi appelés « xylomycétophages ». Ces insectes forment un groupe rassemblant majoritairement des scolytes et des platypes, soit plusieurs milliers d'espèces dans le monde, mais seules une dizaine d'espèces appartenant principalement

aux genres *Xyleborus*, *Xyleborinus*, *Xyloterus*, *Anisandrus* et *Platypus* colonisent le chêne en France. Cette communauté évolue toutefois au gré des introductions involontaires d'espèces exotiques, malheureusement assez fréquentes du fait de leur mode de vie cryptique dans les grumes commercialisées (Barnouin *et al.*, 2020). Ce groupe est en fait une guildes écologique. Les adultes colonisent généralement, sauf dans le cas d'invasions biologiques, des hôtes affaiblis. Ils ne se développent pas dans le liber, mais creusent un réseau de galeries dans les tissus ligneux, aubier ou duramen. Au passage, les insectes inoculent à l'arbre hôte leurs symbiotes fongiques, transportés dans des organes spécialisés appelés « mycétanges », qui vont coloniser les tissus ligneux et en quelques jours tapisser les parois des galeries (Kirkendall *et al.*, 2015). Les adultes déposent leurs œufs dans ces galeries. Après éclosion, les larves blanchâtres et apodes se développent durant plusieurs semaines, voire plusieurs mois. Plusieurs stades de développement peuvent alors cohabiter dans le réseau de galeries. Adultes et larves coopèrent pour l'entretien du réseau de galeries et de son tapis de mycélium fongique. Ils se nourrissent principalement des fructifications des symbiotes sur les parois des galeries parentales, parfois de bois colonisé par le champignon (Kirkendall *et al.*, 2015). Les larves peuvent ainsi contribuer à étendre le réseau de galeries. La métamorphose a lieu dans les galeries et, avant de sortir de leur hôte larvaire, les jeunes adultes récupèrent des spores de leur symbiote. Les adultes peuvent être actifs et se disperser ou coloniser des hôtes durant une grande partie de l'année, plus ou moins précocement ou tardivement selon les espèces (Franjević *et al.*, 2016). Une à deux générations par an sont possibles selon les espèces et les conditions climatiques (Franjević *et al.*, 2016).

Le creusement et l'entretien des galeries génèrent du frass, qui est régulièrement évacué par le trou d'entrée des insectes. Cela entraîne la formation de petits tas de sciure, de couleur crème, visibles extérieurement sur l'écorce et caractéristiques de ce que les forestiers appellent la « piqûre » du bois. Les termes de « piqûre blanche » ou de « piqûre noire » peuvent être employés. Le premier fait référence à la couleur du frass éjecté, plutôt claire par rapport à un frass d'espèce cambioophage. Le second terme fait référence à la couleur noire que prennent les galeries lorsque le mycélium fongique noircit dans les galeries. Le fait que le réseau de galeries puisse descendre dans le duramen chez certaines espèces comme le platype (*Platypus cylindrus*) ou le monographe (*Xyleborus monographus*) engendre des dégâts mécaniques compromettant l'utilisation du bois pour certains usages, comme la tonnellerie, et entraîne un déclassement de la valeur économique des bois commercialisés. Le réseau de galeries, l'extension du mycélium et les mécanismes de résistance de l'arbre lui-même, cherchant à isoler les bioagresseurs, contribuent à entraver la circulation de la sève des arbres encore vivants. Une infestation d'insectes xylomycétophages peut ainsi contribuer à des mortalités de branches, voire à des mortalités progressives d'arbres. En Afrique du Nord et en Europe, le platype est considéré comme un agent aggravant de dépérissement, notamment des chênes sempervirents (chênes lièges et chênes verts) (Evans *et al.*, 2004; Bellahirech *et al.*, 2019; Muñoz-Adalia *et al.*, 2022), mais aussi des chênes pédonculés (Sallé *et al.*, 2014).

Un changement climatique *a priori* favorable, mais aux effets variables

Comme tous les buprestes, les agriles sont thermophiles et leurs larves peuvent tolérer une exposition à des températures ambiantes élevées (ex. : 60°C pendant

30 min pour l'agrile du frêne). Par conséquent, ils profitent généralement du réchauffement climatique. Il en résulte des progressions d'aire de distribution d'espèces vers le nord. Ainsi, la répartition de l'agrile du chêne s'est récemment agrandie dans les îles Britanniques (Reed *et al.*, 2018) et, en France, plusieurs espèces traditionnellement méditerranéennes, comme *Agrilus hastulifer* ou *A. graminis*, sont désormais fréquemment observées dans le Centre-Val de Loire et l'Île-de-France (Sallé *et al.*, 2020; Le Souchu *et al.*, 2024). Outre ces effets directs, l'accroissement récent de la fréquence et de l'intensité des stress hydriques a enclenché localement des dépérissements de chênes plus fréquents et plus aigus (Saintonge et Goudet, 2020), et pourrait ainsi offrir aux agriles une quantité d'hôtes favorables bien supérieure à l'ordinaire du passé. Néanmoins, en dépit d'un contexte favorable, les signalements d'attaques d'agriles dans les bases de données du DSF restent limités en France et ont peu évolué récemment (Sallé *et al.*, 2021). Les conditions climatiques du printemps 2017 en Europe (c'est-à-dire un début de printemps anormalement chaud, suivi de gelées tardives) pourraient avoir fortement affecté les populations d'agriles et limité leur prolifération récente (Le Souchu *et al.*, 2024). Ces insectes semblent toutefois impliqués dans les phénomènes de dépérissements sévères observés en Grande-Bretagne ces dernières années (Brown *et al.*, 2015; 2017), et des signalements récents en Allemagne font état de colonisations massives de chênes affaiblis dans les Länder de Hesse et de Saxe-Anhalt (Hurling *et al.*, 2023).

Bien qu'occasionnellement associées à des dépérissements de chêne, les problématiques dues aux insectes xylomycétophages étaient jusqu'à récemment considérées comme secondaires dans les chênaies tempérées, et les dégâts de piqûre cantonnés à des grumes laissées trop longtemps en bord de route. Depuis quelques années, une recrudescence nette de dégâts de piqûre a été observée dans plusieurs chênaies du bassin ligérien. Fait assez nouveau, les attaques ont lieu sur des arbres sur pied, certains ne présentant pas au moment de l'observation de symptômes de dépérissement avancé au niveau du houppier. L'abattage, puis la mise sous nasse de chênes piqués dans la forêt de Chantilly ont mis en évidence une colonisation des arbres par un cortège classique d'*ambrosia beetles*, dominé par des xylébores (*Xyleborus monographus*, *X. dryographus*, *Xyleborinus saxesenii*) et des platypes (*P. cylindrus*), suggérant que les dégâts observés ne sont pas attribuables à une espèce exotique récemment introduite. Il est probable que la dégradation de l'état sanitaire des chênaies suite aux sécheresses répétées de la fin des années 2010 et du début des années 2020 ait contribué à l'aggravation de ces dégâts. Des modifications microclimatiques pourraient aussi favoriser le développement d'au moins une partie des espèces de la communauté des insectes xylomycétophages. Les facteurs microclimatiques favorables sont cependant mal connus. Plusieurs études suggèrent un effet positif de la température sur le développement et/ou l'activité des *ambrosia beetles* (Bellahirech *et al.*, 2019; Gossner *et al.*, 2019; Muñoz-Adalia *et al.*, 2022), et d'autres suggèrent que des conditions plus humides seraient favorables au développement des symbiotes fongiques (Holuša *et al.*, 2021). Des travaux s'intéressant aux facteurs stationnels modulant les communautés d'insectes xylomycétophages et influant sur la survenue de piqûres permettraient probablement de déterminer la contribution relative des changements (micro)climatiques et de l'état sanitaire sur la recrudescence actuelle des dégâts de piqûre.

► Exemple de gestion d'une crise sanitaire en forêt publique

Stéphane Brault

Une pullulation de typographe de l'épicéa n'est pas le seul problème sanitaire auquel les forestiers, la filière-forêt bois et la société en général aient à faire face. Mais le phénomène a sévi avec une telle virulence entre 2018 et 2022 qu'il a constitué un cas inédit de gestion de crise.

Bien connu des forestiers, le typographe est un insecte ravageur qui s'attaque aux épicéas et les tue en creusant des galeries sous leurs écorces. On estime que 30 000 typographes peuvent émerger d'un seul mètre cube de bois pour coloniser d'autres épicéas. En phase endémique, il s'attaque aux arbres affaiblis et aux grumes stockées en forêt. Une course contre le temps s'engage pour le forestier pour repérer les arbres attaqués, les sortir rapidement de la forêt et éviter l'émergence d'une nouvelle génération d'insecte : la sortie des arbres contaminés est la seule méthode de lutte efficace contre la propagation des dégâts. En conditions favorables pour l'insecte, six semaines peuvent suffire au scolyte pour réaliser son cycle, multiplier sa population par 25 et coloniser de nouveaux arbres, entraînant un cas de gestion de crise qui va être présenté ici.

La sécheresse exceptionnelle de l'été 2018 a déclenché une pullulation de typographes extrêmement importante qui a surtout affecté un grand quart nord-est de la France. Cette zone concentrait de vastes plantations d'épicéas en basse altitude en peuplements purs (figure 4.1), arrivés à maturité dans un contexte de successions d'étés globalement secs depuis 2015 et de remontée des populations de scolytes (Delpont *et al.*, 2021).



Figure 4.1. Coupe sanitaire d'épicéas scolytés dans les Ardennes, août 2019
(© ONF/Corentin Deart).

Déclenchement d'une crise sanitaire

L'état de crise (Brunier *et al.*, 2020) se définit à partir du taux de volume de produits accidentels récoltés par rapport à une année normale. Le seuil doit être supérieur à 20% en plaine et 50% en montagne.

Pour qualifier cette crise, ce sont tous les techniciens de l'ONF qui ont notifié chaque type de coupe pour différencier les produits scolytés des autres dits «normaux», exploités dans le cadre de la sylviculture courante. Ainsi, chaque tige coupée est qualifiée pour identifier les volumes «déclassés» (bois sec, scolyté, malade, chablis, etc.). L'augmentation brutale des volumes morts ou déperissants en forêt publique depuis 2017 a généralisé cette nouvelle prise de données pour connaître le niveau de dégradation des forêts. Ces données ainsi renseignées ont permis de spatialiser et de caractériser l'intensité de cette crise (Pilard-Landreau *et al.*, 2021). Aussi, entre 2017 et 2020, les volumes d'épicéas exploités ont doublé. Cette évolution était majoritairement le fait de la proportion de bois déclassé, qui est passée de 16% en 2017 à 81% en 2020 (figure 4.2).

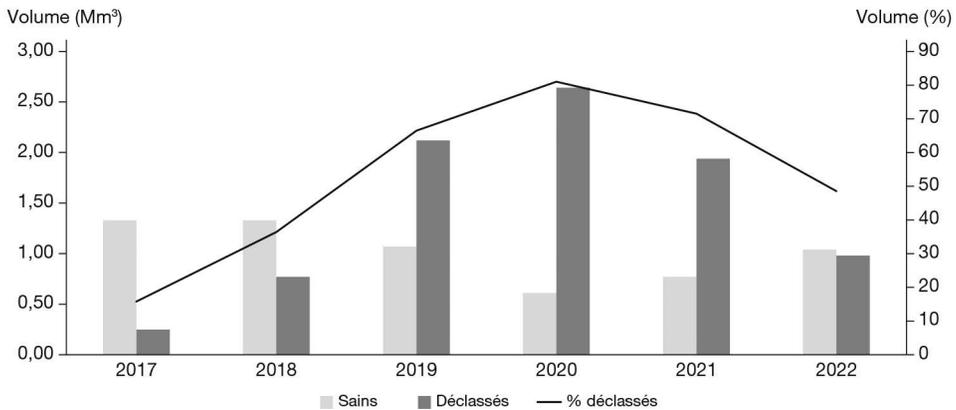


Figure 4.2. Volume d'épicéas sains et déclassés en forêt publique entre 2017 et 2022 (source : ONF).

Parallèlement à la récolte des bois, ce sont les outils de télédétection (web carto de l'ONF, espace collaboratif de l'IGN, méthode ForDead d'INRAE) qui ont été mis en œuvre pour cartographier les dégâts. En effet, il est devenu courant d'identifier l'état de la végétation grâce aux pixels des images satellites. Après un apprentissage informatique, un traitement de l'historique permet de quantifier et de cartographier les anomalies, puis de les attribuer aux attaques de scolytes, chaque pixel passant de l'état «sain» à «atteint», puis «coupé». Pour l'ONF, c'est l'ensemble de la zone atteinte qui a ainsi pu être cartographié mensuellement à partir de 2021 et aussi rétrospectivement depuis 2018.

Mobiliser et commercialiser les bois scolytés

Pour commercialiser en urgence ces gros volumes d'épicéa, c'est toute une stratégie de récolte et de débouchés qu'il a fallu créer pour les forêts publiques. Pour appliquer la lutte et ralentir l'épidémie, chaque épicéa scolyté devait être évacué au plus vite. Face à l'ampleur des volumes à exploiter, chaque service débordé a très vite demandé une coordination nationale pour travailler efficacement et ne pas entrer involontairement

en concurrence avec ses homologues des autres régions. Par exemple, il fallait réduire l'apport de bois résineux frais dans les zones indemnes de dégâts (l'ouest de la France) pour ne pas submerger les différents transformateurs de ce type de bois à l'est.

La coordination s'est mise en place fin 2018, avec un suivi hebdomadaire entre les régions et une cellule de crise centrale (Albert et Bigot, 2021). La première action était de suspendre les prévisions de récolte des bois frais sains, et dans un même temps de revoir toute la volumétrie des démarches commerciales engagées auprès des acheteurs habituels. Par exemple, certains négociants capables d'évacuer des produits vers Marseille et l'export ont vu leurs volumétries augmenter. Il a fallu fixer des volumes à fournir auprès des fabricants de palettes et de la trituration dans l'Ouest, indemne, qui avaient très vite apporté leur soutien et proposé de grosses capacités d'absorption de bois scolytés.

En mars 2019, face à une situation bientôt saturée, toute la filière, c'est-à-dire l'ensemble des propriétaires, leurs représentants et les industriels, ont alerté l'État sur la nécessité de proposer un dispositif d'aide pour équilibrer les flux de matière première au niveau national. L'impact économique et son ampleur ont conduit le ministère de l'Agriculture, après plusieurs mois de concertations, à mettre en place des aides exceptionnelles pour la mobilisation des bois scolytés (6 M€) et pour le renouvellement des peuplements scolytés (10 M€) pour l'ensemble des propriétaires forestiers. En effet, dans les Landes de Gascogne et en Bretagne, le bois manquait, alors qu'à l'Est les débouchés étaient engorgés, avec des risques d'abandon d'exploitations, donc de perte de bois, et une augmentation des reproductions des insectes. Cette aide a permis de consolider l'organisation nationale et aidé les interlocuteurs de chaque secteur à négocier plus facilement avec chaque client. En pratique, les commerciaux du Sud et de l'Ouest se sont mis au service de la commercialisation des bois de leurs collègues de l'Est qui, eux, devaient concentrer leur énergie sur la récolte.

Une nouvelle phase logistique s'engageait. Pour organiser ces flux de bois, différentes solutions ont été apportées aux clients lointains :

- pour ceux disposant d'un réseau de transporteurs routiers, l'ONF mettait des stocks de bois à disposition sur des lieux de dépôts;
- pour ceux qui n'avaient pas la capacité de gérer le transport entre la forêt et l'usine, c'est l'ONF qui prenait en charge cette opération, avec un prix du bois adapté « livraison incluse » et un calendrier des livraisons cadencé mensuellement. Cela a aussi permis à l'ONF de coordonner différentes régions et les lieux de stockage (parfois surchargés, parfois de plus petite taille);
- pour les industries de la trituration déjà équipées pour accueillir des trains ou des bateaux, ce sont des flux « route-rail » (figure 4.3) et « route-eau » qui se sont organisés pour de grosses usines. Ainsi, des trains spécifiques partaient du Grand Est ou de Franche-Comté pour alimenter des usines des Landes et de Gironde, mais aussi une ligne régulière de bateaux sur la Saône et le Rhône pour une usine dans les Bouches-du-Rhône. Pour ce type de transport, il fallait préparer des volumes bien définis correspondant aux capacités du moyen de transport et organiser des temps de chargement très courts.

Toute cette logistique consistait à synchroniser les états des stocks et les besoins des clients, et à en organiser le transport avec des bois susceptibles de vite se dégrader. En effet, si les scolytes n'altèrent pas la qualité physico-mécanique du bois, ils sont vecteurs d'un champignon colorant le bois (« bois bleu ») et doivent donc être sciés



Figure 4.3. Chargement de train en gare de Verdun à destination du Sud-Ouest
(© ONF/B. Gibout).

et séchés avant le développement de celui-ci. Certains acheteurs dont les produits sont contraints par la couleur se sont retrouvés bloqués, et d'autres ont spécialisé des débouchés avec des bois colorés. De même, il est tentant de se constituer un stock « prêt à l'envoi » en bord de route, mais en condition météo chaude et sèche le bois peut très vite se déprécier. Cela crée autant de limites pour ne pas se constituer un stock d'avance.

Cette nouvelle organisation à l'échelle nationale a bouleversé tous les processus de récolte : dès le marquage des bois (prise en compte de l'état sanitaire) jusqu'à la livraison au client, avec plus d'échanges et de logistiques entre les régions. La mutualisation des moyens et une nouvelle culture du partage, de la planification et de la définition des tâches de chacun sont devenues la nouvelle norme de travail. En 2021, l'ONF crée une filiale, ONF-Logistique, dédiée à un service d'acheminement des bois vers ses acheteurs.

Évaluation des surfaces à reconstituer

Après la récolte, les arbres scolytés exploités ont entraîné des trouées dans les peuplements forestiers, mais le plus souvent la perte totale du boisement sur de très grandes surfaces. Dès la fin 2019, au vu des demandes de reconstitution des gestionnaires et de l'ampleur des zones sinistrées, plusieurs questions sont apparues : quelle est l'importance des surfaces à reconstituer ? Quels itinéraires techniques sur d'aussi grandes surfaces (Pilard-Landreau *et al.*, 2021) ?

En plus de l'épicéa, cette période n'a pas épargné les autres territoires et d'autres essences pour des causes différentes des scolytes (chalarose du frêne, sécheresse, etc.). Pour pallier le besoin de rapidité de diagnostic, un prototype de cartographie en ligne (web-cartographie) a été développé visant à recenser rapidement les zones sinistrées à l'aide d'informations simples : localisation, surface, cause du sinistre, essence touchée, pourcentage d'atteinte, proposition d'itinéraire et d'essence de remplacement et type de protection contre le gibier. Cette base a fourni rapidement une synthèse et permis de dimensionner les techniques à mettre en œuvre, tant sur le plan des volumes de graines et des plants à prévoir que sur les macro-itinéraires techniques envisagés.

C'est devenu l'outil incontournable de toute la planification technique et financière de ces travaux d'une ampleur inédite. Ce sont 50 000 ha de forêts publiques à reconstituer dans cette période qui ont été décrits, dont 23 000 ha pour le renouvellement des épicéas scolytés.

Fin 2022, les deux régions les plus affectées ont été recensées, avec 15 100 ha dans le Grand Est et 5 000 ha en Bourgogne-Franche-Comté à reconstituer du fait des dégâts de scolytes. Malgré un renouvellement de peuplement résineux à prévoir, les essences proposées sont à 50 % résineuses et à 50 % en feuillus autochtones (majoritairement en chêne). Les pistes envisagées vont dans le sens de l'abandon de l'épicéa en plaine au bénéfice de plus de feuillus chaque fois que possible. Le mode de reconstitution est majoritairement la plantation en plein (44 %) ou par placeaux (29 %). La régénération naturelle avec ou sans enrichissement représente 16 % des modes de reconstitution. Le reliquat sera laissé en libre évolution sans intervention. C'est aussi l'urgence du renouvellement qui est prise en compte : par exemple, un terrain en pente ne doit pas rester longtemps à nu afin d'éviter les phénomènes d'érosion. À l'inverse, une colonisation naturelle du milieu peut être plus favorable à la diversité et à l'installation d'un complément de régénération plusieurs années plus tard.

Fin 2023, ce sont 5 000 ha qui sont replantés dans toutes les forêts publiques. L'effort de reconstitution va nécessiter un processus très complet entre les premières étapes de planification, l'approvisionnement en graines et en plants forestiers, la préparation du sol et de la végétation, puis la mise en terre des plants. Toutes ces phases supposent des moyens financiers importants et un cadencement des moyens techniques afin d'offrir des réponses très diversifiées pour de nouvelles forêts qui devront se révéler plus résilientes et tolérantes aux agressions (Chevalier et Sardin, 2021).

Chapitre 5

Déplacements dans l'arc alpin de la tordeuse grise du mélèze

Alain Roques

► Un modèle quasi parfait de dégâts cycliques durant les siècles précédents

La dynamique cyclique quasi parfaite des fluctuations annuelles des populations de la tordeuse grise du mélèze (*Zeiraphera griseana* = *Z. diniana*; lépidoptère Tortricidae), matérialisée par des roussissements généralisés tous les huit à dix ans causés par ses chenilles dans les mélézins de l'étage subalpin, a longtemps été présentée comme modèle dans les manuels d'entomologie forestière (ex. : Dajoz, 1980). Des archives retrouvées de l'Administration des forêts datant de 1888 signalent ainsi des roussissements massifs des mélézins du Briançonnais, espacés dans le temps entre 1877 et 1885 (figure 5.1). Plus largement, comme une défeuillaison importante se traduit par une croissance annuelle moindre, voire nulle, du bois de cette essence à feuillage caduc, l'utilisation des techniques dendrochronologiques a permis de dater rétrospectivement les pullulations en Suisse (Weber, 1997; Esper *et al.*, 2007), en France (Rolland *et al.*, 2001; Saulnier *et al.*, 2017) et en Italie (Cerrato *et al.*, 2019). Des cycles de huit-dix ans ont ainsi été observés en Engadine suisse depuis au moins l'an 800 (Esper *et al.*, 2007).

Les fondements d'une telle dynamique n'ont été élucidés que dans les années 1960-1980, à partir de dénombrements annuels de chenilles menés d'abord en Suisse (Auer, 1961), puis sur l'ensemble de l'arc alpin depuis les Alpes-Maritimes françaises jusqu'au Tyrol autrichien (Auer, 1977; Baltensweiler *et al.*, 1977). Une méthodologie standardisée a été employée consistant en l'échantillonnage de 250 arbres tirés au hasard à différentes altitudes dans les principaux mélézins des Alpes (Briançonnais pour la France). Sur chaque arbre, 2 kg de rameaux ont été prélevés à l'aveugle, de mi-juin à mi-juillet selon l'altitude, à raison de 1 kg dans le houppier et de 1 kg à la base de l'arbre (soit environ 42 à 44 m de rameaux selon la latitude; Roques et Goussard, 1982), et l'ensemble des chenilles de tordeuse présentes, dénombrées. Ces travaux ont permis de montrer que la dynamique cyclique procède principalement d'une rétroaction négative de l'arbre sur les conditions nutritionnelles offertes aux chenilles, cette rétroaction s'amplifiant à mesure que les défoliations augmentent. L'action des ennemis naturels se combine progressivement à cette réaction de l'arbre pour aboutir à un effondrement des populations de chenilles. L'encadré 5.1 et la figure 5.3 présentent le déroulé de ce

ADMINISTRATION
DES FORÊTS

35^e CONSERVATION

DÉPARTEMENT

des Hautes-Alpes.

INSPECTION

DE BRIANÇON

N^o 211.

Réponse au n^o 27 cas 58,
du 6 mars 1888.

OBJET

*Corticis
pini-colana.*

Briançon, le 21 mars 1888.

Monsieur le Conservateur,

J'ai l'honneur de vous adresser ci-joint
les renseignements que j'ai pu recueillir sur une
chenille qui a causé certains ravages dans les pen-
plumets de mélèze de l'Inspection, en 1877, 1883,
1884 et 1885. Elle semble indiquer que cette
chenille est bien celle de *Corticis pini-colana*,
insecte qui fut l'objet de la lettre de Monsieur le
Conservateur de Niort en date du 27 février dernier.

Les renseignements qui concernent l'invasion
de 1877 ne sont pas aussi précis pour être affirmés
comme parfaitement certains et se bornent au
souvenir de la couleur jaune-rougeâtre que prient
pendant l'été les penplumets de mélèze de la
vallée de la Guisane.

Un mois de juin 1883 Les forêts de mélèze

A Monsieur le Conservateur ci-dessus.

l'inspecteur

Figure 5.1. Fac-similé d'une lettre en date du 21 mars 1888 envoyée par l'inspecteur de Briançon de l'Administration des forêts.

cycle et ses fondements. Cependant, ce cycle de huit-dix ans n'était vraiment observé à l'époque que dans la zone altitudinale 1 850-2 000 m, et pas à plus basse altitude, comme sur le Plateau suisse (Baltensweiler et Fischlin, 1988). Un cycle similaire a été observé sur pin cembro dans la même zone subalpine, mais avec des pullulations plus limitées et décalées d'une année par rapport à celles sur mélèze (Dormont *et al.*, 2006). De plus, les pullulations sur mélèze précisément documentées spatialement pour les années 1960 à 1983 ne sont jamais intervenues de manière simultanée sur l'ensemble des Alpes, mais avec des décalages temporels successifs entre les différentes parties de cette chaîne de montagnes (Baltensweiler *et al.*, 1977). L'hypothèse a été avancée d'épicentres situés en Engadine suisse et dans le Briançonnais, à partir desquels se propageraient les pullulations sous la forme d'ondes progressives allant de l'ouest vers l'est (*travelling waves*; Bjørnstad *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006). Ainsi, quand une pullulation a été observée

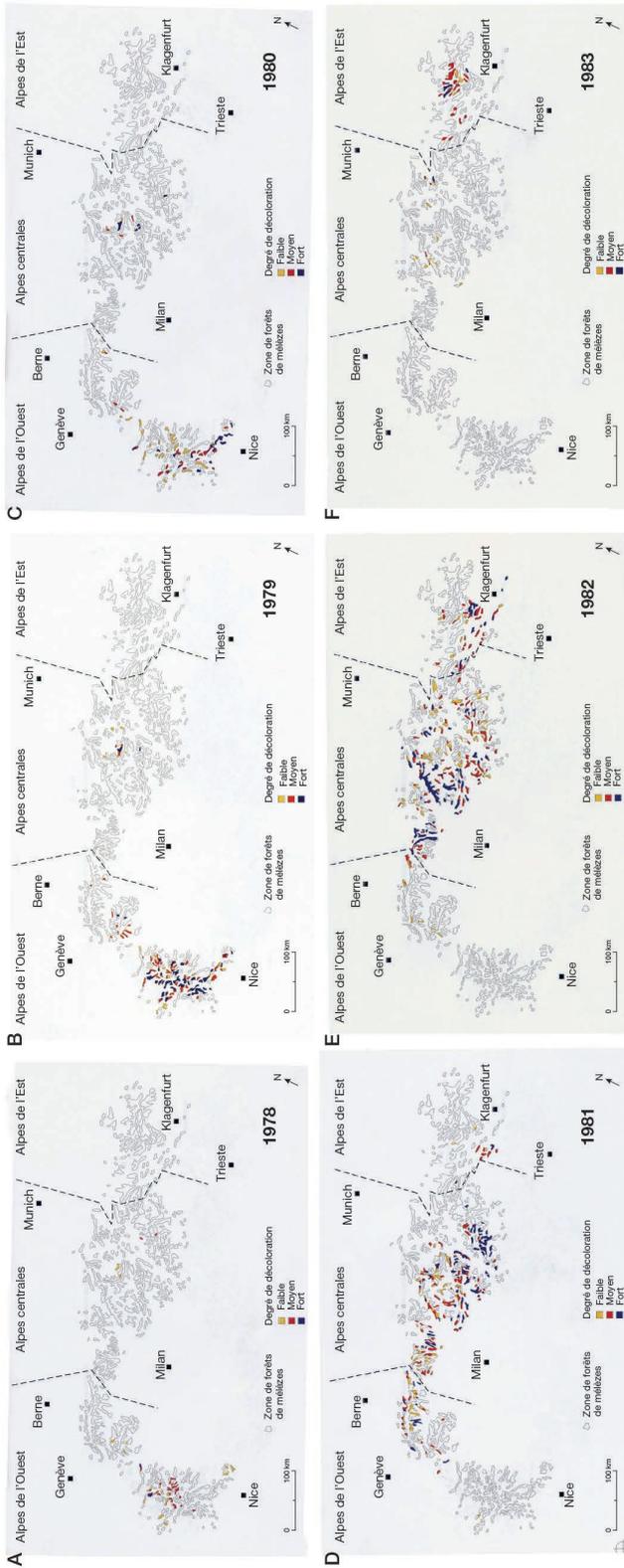


Figure 5.2. Intensité des défoliations de la tordeuse grise du mélèze dans l'arc alpin de 1978 à 1983 (figure compilée à partir des rapports annuels du Groupe de travail pour l'étude de la dynamique des populations de la tordeuse grise du mélèze de l'Institut d'entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale de Zurich; source : W. Baltensweiler).

en 1961 dans le Briançonnais, les autres parties des Alpes étaient indemnes. Les dégâts se sont étendus l'année suivante vers les Alpes-Maritimes et le Valais suisse. Une année plus tard (1963), ils ont fortement diminué dans le Briançonnais, tandis qu'ils se sont généralisés dans le Valais et ont débuté en Engadine. Puis, en 1964, plus aucun dégât n'a été observé dans le Briançonnais, tandis qu'ils se sont généralisés en Engadine, et ont débuté dans les Alpes italiennes. En 1965, les pullulations ont touché la partie la plus orientale des Alpes (Tyrol autrichien), tandis que les populations de tordeuses sont revenues à leur plus faible niveau dans la partie occidentale (Alpes françaises et Valais). En 1967, aucun dégât n'est plus observé sur l'ensemble des Alpes. Le même déroulé temporel et spatial va se reproduire, avec une nouvelle pullulation débutant en 1970 dans le Briançonnais (soit neuf ans après) qui se conclura en 1976 au Tyrol, puis à nouveau entre 1978 et 1983 (figure 5.2).

Encadré 5.1. Le cycle pluriannuel tel qu'observé dans les années 1960-1980

Durant une première phase dite «de latence», les chenilles sont présentes en nombre extrêmement limité sur les arbres (0,002-0,008 chenille/kg de rameau, soit une moyenne de 0,1/arbre). À 1850 m d'altitude, les œufs éclosent, en coïncidence parfaite avec le débourrement des bouquets d'aiguilles, et disposent d'un feuillage à haute qualité nutritionnelle. La fécondité des femelles est importante, de 150 œufs en moyenne. Les parasitoïdes n'ont que peu d'impact. Ces conditions optimales de développement conduisent à une phase de progradation, où la population augmente progressivement sur trois années consécutives pour atteindre le seuil de 100 chenilles/kg de rameau (figure 5.3).

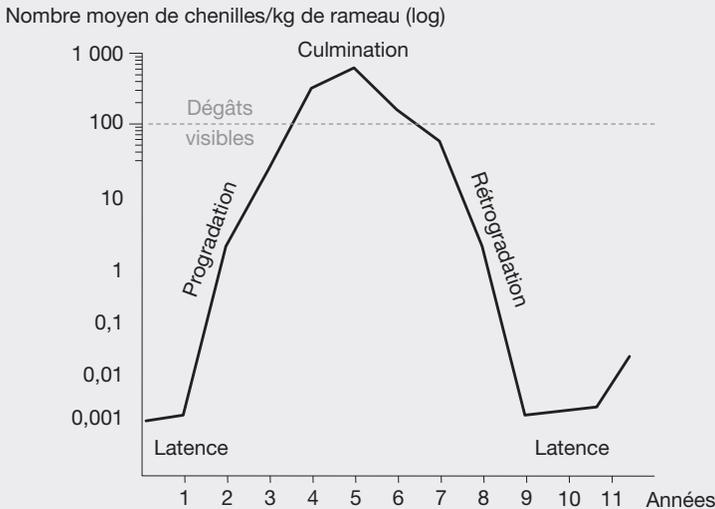


Figure 5.3. Cycle pluriannuel typique (d'après Baltenweiler et Fischlin, 1988).

Ce seuil correspond à l'apparition de dégâts visibles à distance, la consommation partielle des aiguilles se traduisant par un brunissement de la partie non dévorée. À ce moment, l'impact des chenilles, qui affecte la photosynthèse, commence à induire une rétroaction de l'arbre. L'année suivante, le débourrement est retardé

et le feuillage significativement plus court et plus fibreux, conduisant à une baisse de la fécondité de la tordeuse. Le taux de croissance de la population devient moindre, mais n'empêche pas l'entrée dans une phase de culmination avec 200 à 400 chenilles/kg de rameau (de l'ordre de 20 000 à 50 000/arbre). Cette pression considérable des insectes affecte très fortement les capacités photosynthétiques de l'arbre, dont la quasi-totalité du feuillage roussit, et le plus souvent induit l'apparition d'un nouveau feuillage en été (dit « pousses d'août »). L'arbre ayant dû puiser dans ses réserves pour générer ce feuillage, les conditions défavorables aux chenilles se trouvent renforcées l'année suivante, avec une rupture de la synchronisation éclosion-débourrement, un feuillage très peu nutritif et une diminution de moitié de la fécondité (80 œufs/femelle en moyenne). En parallèle, la concentration de dizaines de milliers de chenilles sur un même arbre offre de larges ressources à des parasitoïdes tels que les chalcidiens, mais aussi aux virus comme la granulose. Au bout de deux à trois années de culmination, cette conjonction de conditions défavorables liées à l'arbre et de l'action des ennemis naturels entraîne une chute rapide de la population de tordeuse. Cette phase de rétrogradation dure de deux à quatre ans, et la population se retrouve finalement au niveau de la phase de latence d'une à deux années, avec aucun impact sur l'arbre, qui retrouve ses conditions normales de développement foliaire. Le cycle peut ainsi recommencer.

► La coïncidence entre éclosion des œufs et débourrement végétatif du mélèze, un facteur clé

Le cycle biologique annuel de la tordeuse est relativement classique. Les papillons adultes sont actifs de la fin de l'été à l'automne selon l'altitude. Les femelles fécondées déposent leurs œufs sous des lichens se développant sur les rameaux de mélèze. L'œuf y hiverne, avec une diapause hivernale levée par l'accumulation des températures froides. Le mélèze étant un arbre à feuillage caduc, l'éclosion de l'œuf doit se faire en coïncidence avec le débourrement des bouquets d'aiguilles, la chenille néonate pouvant ainsi pénétrer à l'intérieur d'un bouquet pour se protéger et s'y alimenter, la longueur optimale des aiguilles étant de 6 à 18 mm (Baltensweiler et Fischlin, 1988). Au cours des 3 stades larvaires suivants, la chenille va se déplacer pour coloniser d'autres bouquets en reliant les aiguilles entre elles par de la soie, d'abord de manière lâche, puis au 4^e stade elle constitue un fourreau caractéristique à l'apex biseauté horizontalement (figure 5.4). Au 5^e et dernier stade, elle se laisse tomber à terre pour se nymphoser dans le sol en début d'été (juin-juillet).

La coïncidence entre l'apparition des jeunes chenilles et la présence de bouquets d'aiguilles mesurant *a minima* 6 mm est donc essentielle, tout débourrement tardif étant susceptible d'entraîner la mort par famine des chenilles les plus précoces. Les études menées dans les années 1960 avaient ainsi montré que cette coïncidence était parfaite en période de latence dans l'étage subalpin (1 850-2 000 m), mais dégradée à plus basse altitude pour devenir quasi inexistante sur le Plateau suisse (900 m), où la majorité des chenilles émergeaient avant que les aiguilles n'atteignent 6 mm, et où aucune pullulation n'a jamais été observée (Bovey, 1966).



Figure 5.4. Fourreaux typiques de la chenille de 4^e stade de la tordeuse grise du mélèze (© Alain Roques).

» L'effondrement des pullulations dans l'étage subalpin depuis le début des années 1980

La figure 5.5 présente l'évolution de la dynamique des populations depuis les années 1960 sur un site des Alpes du Sud situé à 1850 m d'altitude, et annuellement échantillonné depuis plus de soixante ans par INRAE à l'aide d'une méthode simplifiée de dénombrement des chenilles (Roques et Goussard, 1982). Même si un cycle grossier est conservé, les densités de population au moment de la culmination se sont effondrées depuis celle de 1978-1979, leur magnitude étant 3 à 5 fois moindre que celle des années 1960-1980. Des phénomènes similaires ont été observés dans les autres régions alpines (Büntgen *et al.*, 2020).

L'hypothèse d'un lessivage des jeunes chenilles par des pluies abondantes de la fin du printemps avait été avancée (Baltensweiler, 1993) pour expliquer l'effondrement des années 1980, mais elle ne permet pas d'expliquer la diminution constante observée les décennies suivantes. Bien qu'effectuées de manière irrégulière entre années depuis 1960, les mesures de longueurs d'aiguilles dans le Briançonnais permettent d'avancer une autre hypothèse. Dans la zone subalpine, le réchauffement hivernal et printanier semble induire une avancée plus rapide des éclosions de chenilles par rapport au débourrement du mélèze. Si le débourrement avance en moyenne de 10 jours entre les années 1960-1970 et les années 2010-2020, durant la même période, l'apparition des jeunes chenilles avance en moyenne de 20 jours, soit 10 jours d'avance. Même s'il existe des variations interannuelles, cette désynchronisation est à même d'induire une forte mortalité en zone subalpine.

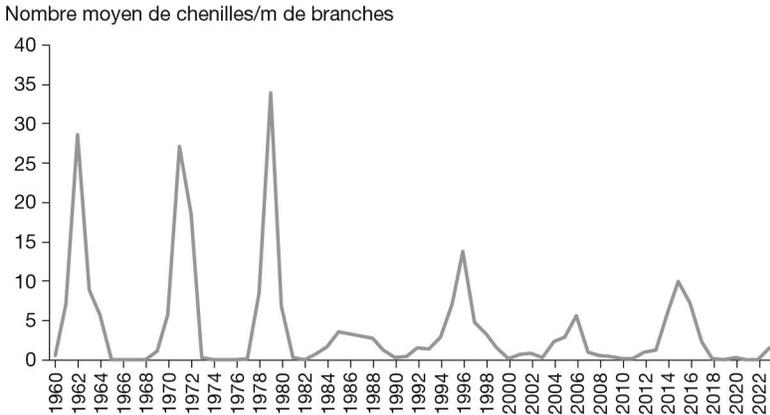


Figure 5.5. Évolution temporelle sur 63 ans de la densité de population de chenilles de tordeuse du mélèze dans la forêt des Combes (Briançonnais) à 1850 m d'altitude.

Relevés réalisés selon la méthode de Roques et Goussard (1982) par dénombrement du nombre de chenilles présentes sur 5 rameaux de 40 cm de long par arbre, sur 10 arbres pris au hasard entre le 10 et le 20 juin de l'année indiquée.

► Une meilleure coïncidence phénologique éclosion-débourrement à plus haute altitude

Sur la base de modèles, Johnson *et al.* (2010) ont émis l'hypothèse que les pullulations allaient se déporter vers des mélèzes colonisant des altitudes plus élevées que le subalpin. Aux altitudes supérieures à 2 000 m, où le développement des insectes comme du mélèze est ralenti car soumis à des températures plus froides, le réchauffement hivernal et printanier paraît en effet avoir un impact plus limité sur la synchronisation phénologique chenille-feuillage. L'analyse de l'histoire récente des pullulations de tordeuse le long d'un gradient altitudinal dans un massif du Briançonnais fondée sur des mesures de cernes et de densité du bois a révélé un déport récent de ces pullulations vers de plus hautes altitudes (Rozenberg *et al.*, 2020). Plus largement, une surveillance comparative, menée à cinquante ans d'intervalle sur les mêmes sites du Briançonnais, des densités de populations de tordeuse à phase gradationnelle équivalente entre le cycle des années 1973-1981 et celui des années 2010-2020 a aussi mis en évidence un déplacement des densités maximales de chenilles de la zone 1 800-2 000 m vers 2 000-2 200 m, tant pour les phases de progradation que de culmination. Cependant, la mise en place d'un dispositif de couplage visuel par caméra des éclosions avec la mesure continue du débourrement végétatif entre 1 800 et 2 200 m reste encore nécessaire pour confirmer tous ces résultats.

En conclusion, dans un contexte de changement climatique accéléré, les modifications observées dans la dynamique spatiale et temporelle de la tordeuse du mélèze soulignent l'intérêt de développer des suivis à long terme, et dans des protocoles standardisés, des populations d'insectes forestiers.

Partie III

Cas d'étude d'invasions en lien avec l'intensification des échanges commerciaux

Parallèlement aux changements climatiques, désormais bien entrés dans les consciences et dans les agendas politiques européens, l'intensification des échanges commerciaux constitue une autre cause majeure de la dégradation rapide des écosystèmes forestiers. Le sujet est cependant beaucoup moins médiatisé, y compris chez les professionnels de la forêt, pourtant d'ores et déjà confrontés à des bioagresseurs majeurs, remettant en cause la place d'essences majeures telles que l'orme, le frêne ou encore le buis.

À travers des exemples d'invasion, dont un déjà observé (la pyrale du buis) et deux potentiels (le nématode du pin et l'agrile asiatique du frêne), il est montré que chaque cas est différent et que les analyses présentées montrent la gamme possible des processus d'invasion. Le rôle déterminant des plantes ornementales dans le transport des insectes est désormais connu. Toutefois, les insectes inféodés au bois peuvent aussi être introduits *via* des palettes et du bois brut ou transformé. D'autres insectes peuvent être transportés de manière fortuite sur tout type de marchandise.

Une réglementation européenne récente vise à limiter l'introduction de certaines espèces, dont deux cas sont présentés dans cette partie III : le nématode du pin et l'agrile du frêne. Ils font l'objet d'une surveillance imposée par l'Union européenne. Malgré la mise en place de ces mesures, les cas de réussite d'éradication de bioagresseurs introduits dans les milieux forestiers sont très rares, car la lutte y est difficile et peu efficace. Les populations d'insectes sont plus facilement éradiquées au tout début de la phase d'invasion. Plus on découvre l'invasion tardivement, plus les chances d'éradication sont faibles. La protection des forêts nécessite donc un effort de surveillance permettant la détection précoce de nouveaux invasifs. Enfin, n'oublions pas qu'il est encore difficile de prévoir les futurs invasifs car, avant d'être considérés comme invasifs, ils ne font généralement pas ou peu de dégâts dans leur pays d'origine. Une surveillance aussi large que possible s'impose donc !

Chapitre 6

La pyrale du buis : un ravageur envahissant passant du jardin à la forêt

Audrey Bras, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Marc Kenis, Élisabeth Tabone

Le secteur des plantes d'ornement est depuis quelques décennies la voie majeure d'introduction involontaire d'un grand nombre d'insectes en Europe, tandis que, depuis les années 1990, on observe un certain nombre d'insectes introduits se propager beaucoup plus vite que précédemment. Les changements structurels politico-économiques, comme la libéralisation du commerce à l'échelle de l'Union européenne, semblent avoir favorisé à la fois leur transport et leur dispersion.

La majorité des insectes introduits *via* ce secteur ornemental vient actuellement d'Asie, comme c'est le cas de la pyrale du buis. Cet insecte défoliateur du buis a été observé pour la première fois en Europe en 2007. En l'espace de quinze ans, le ravageur a colonisé la quasi-totalité du continent, avec près de 40 pays envahis, et menace autant le patrimoine culturel que naturel. Cette espèce envahissante est représentative du rôle, devenu majeur, du commerce de plantes d'ornement dans les introductions involontaires récentes d'insectes. Par la vitesse de son expansion, elle est également emblématique des propagations fulgurantes d'insectes exotiques envahissants émergents observées depuis les années 1990. Enfin, la popularité du buis en tant que plante d'ornement et sa distribution dans les forêts du sud de l'Europe font de l'invasion de la pyrale du buis un exemple caractéristique de la connectivité entre milieux forestiers et urbains et de la porosité des compartiments concernés, avec le passage des insectes depuis le milieu forestier vers les milieux (péri)urbains, et réciproquement. Ce chapitre a pour but d'illustrer cette invasion fulgurante, l'impact environnemental que la pyrale du buis représente et les moyens de lutte développés pour limiter le dépérissement du buis.

►► Une invasion fulgurante²⁴

Audrey Bras, Marie-Anne Auger-Rozenberg

Un nouveau ravageur venu d'Asie

La pyrale du buis, ou *Cydalima perspectalis*, est un lépidoptère asiatique de la famille des Crambidae qui s'attaque aux espèces du genre *Buxus*. Trois autres espèces de ligneux sempervirents ont été signalées comme hôtes potentiels : *Ilex purpurea*,

24. Cette partie du chapitre est largement inspirée de la thèse du Dr Audrey Bras. Audrey Bras est financée par Novo Nordisk Challenge Programme (numéro de projet : NNF200C0060118).

Euonymus japonicus et *E. alatus* en Asie (Casteels *et al.*, 2011; Maruyama, 1993; Wan *et al.*, 2014). Cependant, les signalements d'attaques sur ces trois espèces sont anecdotiques et ne concernent que la zone native. La pyrale du buis est présente naturellement en Chine, en Corée du Nord et du Sud, au Japon et en Inde (Maruyama et Shinkaji, 1987; Nacambo *et al.*, 2014; Park, 2008; Xiao *et al.*, 2011). Bien qu'il existe de nombreuses données sur la répartition des hôtes potentiels de l'insecte (Fang *et al.*, 2011; Kohler et Brückner, 1989), sa distribution en Asie, notamment en milieu naturel, est peu, voire quasiment pas connue, et quelques données seulement sont disponibles sur ses prédateurs et ses parasitoïdes (Chen *et al.*, 2005; Wan *et al.*, 2014).

Signalée pour la première fois en Allemagne en avril 2007 dans l'agglomération de Weil am Rhein, à la frontière entre la Suisse et la France (Krüger, 2008), la pyrale du buis a ensuite été observée à environ 120 km au nord dans la ville allemande de Kehl. Toutefois, quelques pépiniéristes de la région ont rapporté avoir eu des problèmes avec des chenilles sur des buis dès 2006 (Brua, 2014; Van der Straten et Muus, 2010). La même année, l'insecte a été observé en Suisse, dans la région de Bâle (Leuthardt *et al.*, 2010), et aux Pays-Bas, dans les régions de Giessen et Boskoop, zones importantes de pépinières (Van der Straten et Muus, 2010). Depuis 2018, la pyrale du buis est présente sur le continent nord-américain au Canada, et a été interceptée à de multiples reprises aux États-Unis (Coyle *et al.*, 2022). Dans les zones d'introduction, cette espèce multivoltine peut faire de deux à quatre générations par an (Nacambo *et al.*, 2014) et présente une forte fécondité, avec une femelle pouvant pondre jusqu'à 800 œufs (Tabone *et al.*, 2015a). Il est à noter que la fécondité de l'insecte semble moindre dans sa zone d'origine (Wan *et al.*, 2014).

Introduction et dispersion en Europe : le rôle du commerce d'ornement

La propagation de la pyrale du buis en Europe a été très rapide. Son aire d'invasion s'étend aujourd'hui de l'Europe à l'Asie mineure, et l'on recense à l'heure actuelle 40 pays où l'insecte est établi (EPPO, 2024). La vitesse de son invasion sur l'ensemble de l'Europe et le signalement simultané des premières populations envahissantes dans différents pays ou dans des sites éloignés d'un même pays ont suggéré que l'insecte ne s'est probablement pas propagé uniquement par ses propres moyens.

Son hôte principal en Europe, le buis commun, *B. sempervirens*, présente un fort intérêt par son feuillage sempervirent en tant que plante ornementale, qui se traduit par d'importants échanges commerciaux inter et intracontinentaux (Kenis *et al.*, 2018). Les premières observations de *C. perspectalis* au début de son invasion ont souvent eu lieu dans des pépinières ou dans des régions riches en pépinières, que ce soit aux Pays-Bas, en Belgique ou en Angleterre (Casteels *et al.*, 2011; Salisbury *et al.*, 2012; Van der Straten et Muus, 2010). Ce fut également le cas en Russie, où l'insecte a été observé pour la première fois dans une pépinière dans la région de Sotchi. Les buis infestés auraient été importés depuis les pays européens lors de la mise en place du complexe olympique pour les jeux d'hiver de Sotchi de 2014 (Gninenko *et al.*, 2014).

L'utilisation d'outils de génétique moléculaire (ADN mitochondrial et microsatellites) a permis de clarifier et de tracer les voies d'invasion de la pyrale du buis en Europe, et de cibler la Chine de l'Est, notamment la partie côtière, comme zone d'origine probable des populations envahissantes en Europe (Bras *et al.*, 2019; 2022). À la suite de plusieurs événements indépendants d'introductions depuis la Chine, les premières populations

envahissantes en Europe ont ensuite servi de populations sources (phénomène de tête de pont) pour l'invasion des différents pays européens grâce aux transports intra-continentaux. Ce processus complexe a multiplié les chances de l'insecte d'être dispersé rapidement sur de longues distances, et souligne le rôle important des activités humaines dans sa dispersion à l'échelle de l'Europe et de l'Asie mineure.

Introduction et dispersion en France : une responsabilité partagée

À l'échelle de la France, on a également pu observer ce phénomène d'invasion fulgurante, avec une colonisation du territoire français en quelques années. Les premiers foyers français, datant de 2008, se situaient au niveau des villes frontalières des premiers foyers allemands (Feldtrauer *et al.*, 2009). En 2009, un nouveau foyer a été observé en région parisienne et, deux ans après, *C. perspectalis* était détectée dans trois nouveaux départements géographiquement très distants : la Charente-Maritime, l'Allier et les Alpes-Maritimes (Brua, 2014). La propagation de la pyrale du buis en France a ensuite été rapide, puisqu'en l'espace de cinq ans des attaques ont été recensées dans plus de 80 départements français (Brua, 2014, données SaveBuxus). Aujourd'hui, l'insecte est présent sur la quasi-totalité du territoire.

L'analyse génétique de populations françaises, incluant les primo-foyers, suggère un mélange d'introductions indépendantes d'individus provenant de populations envahissantes et de dispersion naturelle à l'échelle locale. Le suivi annuel de l'expansion des premières populations envahissantes en Allemagne a permis d'estimer leurs capacités de dispersion à 5 à 10 km par an (Casteels *et al.*, 2011 ; Van der Straten et Muus, 2010). L'estimation des capacités de vol d'une population envahissante de la région Centre-Val de Loire a montré que les adultes étaient capables de parcourir en moyenne 18 km au cours de leur vie, avec une fraction des individus pouvant effectuer de longs vols. Ces estimations des capacités naturelles de dispersion permettent d'expliquer en partie l'expansion observée à l'échelle régionale en France ainsi que la propagation rapide observée au sein d'autres pays européens comme la Croatie (Matošević *et al.*, 2017), l'Italie (Bella, 2013) ou encore la Slovaquie (Bakay et Kollár, 2018).

Rôle du changement d'habitats dans le succès de l'invasion

Comme dans le cas d'autres insectes forestiers (Orlova-Bienkowskaja et Volkovitsh, 2018 ; Valade *et al.*, 2009), on a observé dans la zone d'origine de la pyrale un changement de compartiment, avec un passage du milieu forestier à urbain. Dans la zone native, le buis est depuis longtemps cultivé comme bonsaï (Huang *et al.*, 2008) et planté dans les vieux jardins. Depuis plus de dix ans, différentes espèces de buis ont commencé à être aussi utilisées comme plantes ornementales dans les villes chinoises (Nacambo *et al.*, 2014). On retrouve principalement dans les parcs et les jardins l'espèce *Buxus microphylla*, très présente en Chine et plus largement en Asie, et l'espèce *B. sinica* (Casteels *et al.*, 2011). Dans les climats subtropicaux du sud de la Chine, le buis est présent dans les grands jardins botaniques, comme celui de Guangzhou (province du Guangdong), dans les églises catholiques ou encore dans les territoires ayant été occupés par les Européens, comme ce fut le cas de Hong Kong, mais peu de spécimens sont retrouvés dans les parcs et les jardins publics. À l'inverse, dans les villes du nord de la Chine et dans les zones montagneuses, le buis est plus facilement planté comme ornement, car son feuillage sempervirent lui confère un attrait dans ces climats plus

tempérés (Niinemets et Peñuelas, 2008). Il est vraisemblable que des sujets de buis collectés en milieu forestier aient été à l'origine des premières introductions et plantations en ville (Huang *et al.*, 2008). Il est ainsi possible que la pyrale du buis ait été transportée avec sa plante hôte, ou que l'insecte se soit dispersé de lui-même depuis le milieu forestier vers des milieux urbains proches, comme cela a pu être observé pour la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, en Europe (Robinet *et al.*, 2012; Rossi *et al.*, 2015). Ce passage forêt-ville dans la zone d'origine a pu non seulement brouiller la compréhension de l'histoire évolutive de l'insecte, mais est également représentatif du rôle des activités humaines dans le transport de populations d'insectes au sein de leur aire native.

Dans son aire d'introduction, la pyrale du buis a d'abord été observée en milieu urbain sur des buis ornementaux (Krüger, 2008), fréquemment utilisés au sein des parcs et des jardins publics et privés, des cimetières ou encore des jardins historiques. Rossi et Rousselet (2016) ont montré que l'utilisation d'arbres forestiers en tant que plantes d'ornement dans les zones urbaines et périurbaines peut créer une continuité écologique avec le milieu forestier et favoriser le passage des insectes vers la forêt. Ce phénomène a été observé lors de l'invasion de la pyrale du buis en Europe, puisqu'elle s'est propagée par la suite dans des buxaias avoisinantes. L'insecte a été observé en sous-bois pour la première fois dans la région du Jura suisse entre 2009 et 2010, peu de temps après son arrivée dans la réserve naturelle allemande de Grenzach-Wyhlen (Länd du Bade-Wurtemberg) (Kenis *et al.*, 2013), et dans la forêt alsacienne de Buxberg en France, ces deux sites étant proches des premiers foyers d'introduction urbains (Feldtrauer *et al.*, 2009; Tabone *et al.*, 2015a). Au cours de son invasion fulgurante, la pyrale du buis a attaqué à plusieurs reprises des forêts naturelles de buis, causant des dépérissements. En France, le buis est naturellement présent dans le Jura, le Massif central, les Pyrénées et les Préalpes. À partir de 2015, la pyrale du buis a colonisé une grande partie de ces milieux forestiers, causant de fortes défoliations dans la vallée de la Drôme, sur le Larzac, en Ardèche ou encore dans certaines buxaias des Pyrénées. Sa propagation dans les espaces naturels forestiers où le buis domine le sous-bois a entraîné un développement exponentiel des populations, allant jusqu'à devenir une nuisance pour les riverains en raison des fortes densités de papillons. Néanmoins, une étude de modélisation de la dynamique de populations du ravageur en milieu forestier suggère qu'à la suite des fortes diminutions du couvert de buis liées aux défoliations de l'insecte, la pyrale du buis et sa plante hôte peuvent se maintenir à long terme dans un système cyclique de fortes attaques suivies par un effondrement des populations de pyrales (Ledru *et al.*, 2022).

L'établissement très rapide (probablement en l'espace de deux ans) de la pyrale du buis en milieu urbain en Europe suggère soit une adaptation très rapide au nouvel environnement, soit l'existence d'une préadaptation des populations introduites. Les données mitochondriales ont montré que la diversité génétique observée au sein des populations de la zone envahie correspondait à celle présente au moins dans les milieux urbains en Chine, aucun échantillon n'ayant pu être obtenu des forêts naturelles de buis en Asie (Bras *et al.*, 2019). Il est ainsi très probable que les populations envahissantes d'Europe proviennent de milieux anthropiques chinois. En effet, le passage forêt-ville dans la zone native a pu favoriser l'adaptation de certains individus ou populations à des milieux perturbés, menant à des populations plus aptes à devenir envahissantes.

► Une menace pour le buis

Marc Kenis

Impact économique et sociétal

Depuis son arrivée en Europe, la pyrale du buis a causé d'importants dégâts en milieu urbain, provoquant la mort de la plupart des buis ornementaux (Bras *et al.*, 2019). Dans certaines régions, le buis a été également fortement affecté par le champignon envahissant *Cylindrocladium buxicola*, causant le dépérissement des feuilles et des rameaux. Dans les jardins privés, une grande partie des buis ont disparu, remplacés par d'autres arbustes à feuilles persistantes, tels que le houx crénelé, *Ilex crenata*, une espèce asiatique qui a des propriétés assez semblables à celles du buis. Les propriétaires et les municipalités désireux de garder leurs buis doivent régulièrement les traiter avec des pesticides biologiques ou chimiques, même si la raréfaction des buis non traités en milieu urbain conduit à une forte baisse des populations de pyrale. Ces deux espèces envahissantes affectent aussi le patrimoine culturel et historique. De nombreux châteaux et jardins historiques doivent préserver leurs haies et topiaires en traitant régulièrement contre la pyrale. La lutte contre le champignon avec des fongicides n'est pas très efficace et, dans de nombreux cas, les arbustes doivent être remplacés par d'autres espèces (Henricot et Wedgwood, 2013).

En Europe, la disparition progressive du buis a un impact plutôt sociétal et culturel qu'économique. Le secteur horticole a été peu affecté par la chute de la production et du commerce des plants de buis, parce que ceux-ci ont été remplacés par d'autres essences. Ceci a fait dire à Mitchell *et al.* (2018) que les coûts économiques de l'invasion de la pyrale du buis et du champignon *C. buxicola* ne sont pas supportés par l'industrie horticole responsable de leur introduction, mais plutôt par les municipalités et les propriétaires privés, qui doivent payer pour les mesures de lutte ou les plantations d'essences alternatives.

Le buis a aussi, depuis très longtemps, une signification culturelle et religieuse bien à part, décrite en détail par Mitchell *et al.* (2018). Le bois de buis est très dur et possède des propriétés particulières. Il est traditionnellement encore utilisé pour la fabrication de cochonnets, de pièces et de plateaux d'échecs, mais aussi depuis des siècles pour des pièces d'ornement, d'ustensiles de cuisine ou de certains instruments de mesure ou de musique, comme les hautbois et les violons. Cette industrie de niche est clairement affectée par la disparition du buis, même s'il y a peu de données à ce sujet. Le bois de buis a eu des fonctions historiques remarquables. Par exemple, le plus ancien tableau d'écriture jamais retrouvé, au XIV^e siècle av. J.-C., était en bois de buis. Il a été très utilisé aux XVIII^e et XIX^e siècles dans l'imprimerie pour l'impression d'illustrations de haute qualité.

L'utilisation du buis est également intimement liée à la religion. De nombreux bas-reliefs dans les églises sont en bois de buis, qui était également sculpté pour fabriquer des croix, des calices, des patènes, des icônes et des chapelets. Dans beaucoup de régions, y compris en France, les branches de buis sont encore traditionnellement utilisées lors du dimanche des rameaux. C'est pourquoi on retrouve souvent du buis planté autour des églises et autres édifices religieux. Depuis l'arrivée de la pyrale du buis, les branches de buis sont malheureusement de plus en plus remplacées par celles d'autres essences, souvent importées, comme l'olivier.

Impact environnemental en forêt

En Europe, le buis commun, *Buxus sempervirens*, est une composante importante de plusieurs formations forestières. Il est surtout présent en peuplements denses dans les sous-bois des hêtraies et chênaies du sud et de l'est de la France et du nord de l'Espagne. Il peut être également une espèce dominante dans les garrigues. On le retrouve moins fréquemment en Suisse, en Italie et en Grèce, et rarement dans plusieurs autres pays européens (Di Domenico *et al.*, 2012). *B. sempervirens* est aussi abondant à l'état sauvage en Asie mineure, dans le Caucase et au bord de la mer Caspienne. Dans ces deux dernières régions, il est généralement nommé respectivement *B. colchica* et *B. hyrcana*, mais la plupart des botanistes s'accordent à dire qu'il s'agit de la même espèce. Une autre espèce, *B. balearica*, est endémique et rare dans les îles Baléares et quelques localités isolées autour de la Méditerranée (Di Domenico *et al.*, 2012).

Dans toutes les régions envahies, la pyrale du buis a d'abord été observée en zone urbaine avant d'atteindre, le cas échéant, les buxaias sauvages aux alentours. L'insecte a par la suite envahi quasiment tous les peuplements naturels de buis. Dans le Caucase et en Asie mineure, en particulier, les forêts de buis endémiques ont subi de fortes défoliations à partir de 2014, inquiétant les autorités locales quant à la survie de leur patrimoine culturel (Mitchell *et al.*, 2018). En France, les populations naturelles de buis en Auvergne-Rhône-Alpes ont été fortement attaquées à partir de 2016, pour ensuite atteindre les peuplements en Provence-Alpes-Côte d'Azur et en Occitanie (Baubet *et al.*, 2020). En France et en Europe, il n'existe presque plus de forêts de *B. sempervirens* indemnes de la pyrale du buis. Le papillon a également été observé dans les peuplements menacés de *B. balearica* à Majorque (Mascaró *et al.*, 2023).

Les niveaux de dégâts dans les buxaias naturelles sont variables mais souvent importants, surtout lorsque les chenilles consomment les écorces après avoir totalement défolié l'arbuste. Dans beaucoup de buxaias, on a observé des défoliations complètes, suivies d'une forte baisse des populations de pyrales et de repousses partielles du buis, au moins la première année, laissant penser que les arbres et le milieu sont capables de résister à ces attaques. Différents modèles suggèrent d'ailleurs que, en Europe, *C. perspectalis* et le buis pourront coexister, au moins dans certaines régions (Canelles *et al.*, 2022; Ledru *et al.*, 2022). Cependant, sur une grande partie des arbres totalement défeuillés, les repousses finissent par sécher ou par être mangées par les générations suivantes (Baubet *et al.*, 2020). De plus, on observe, dans les régions les plus anciennement envahies, que les défoliations sévères reviennent tous les quatre à sept ans, tuant à chaque fois une partie importante des buis. La première buxaie française infestée, à Tagolsheim et Illfurth, a désormais totalement disparu. En Bourgogne-Franche-Comté, en août 2023, le taux de mortalité moyen du buis sauvage était de près de 75 % (DSE, 2023). En Turquie, on estime que la pyrale du buis a causé la mort de 85 % des buis sauvages (Sari *et al.*, 2022). Le même niveau de dommages est également observé dans le Caucase.

Il est probable que, dans quelques années, à moins d'une adaptation subite d'ennemis naturels indigènes ou d'un programme de lutte biologique par acclimatation d'un ennemi naturel exotique augmentant de façon significative la mortalité naturelle des pyrales, les formations forestières de buis auront en grande partie disparu d'Europe. La disparition de ces écosystèmes aura des répercussions écologiques diverses (Mitchell *et al.*, 2018). Outre la quasi-disparition d'espèces ligneuses indigènes (*B. balearica* pourrait même tout simplement disparaître), de nombreux organismes vivant exclusivement ou

en partie du buis pourraient également fortement décliner. Mitchell *et al.* (2018) ont compté 43 champignons, 3 chromistes et 18 invertébrés n'ayant été répertoriés que sur les buis. Bien plus d'espèces se nourrissent partiellement de buis ou profitent de ces écosystèmes sans s'en nourrir directement.

La disparition du buis entraîne naturellement une restructuration totale des communautés végétales locales. Dans le Caucase russe, après la destruction des buxaies, on assiste à une prolifération de plantes exotiques envahissantes particulièrement compétitives (Pshegusov et Chadaeva, 2021). Dans cette même région, la disparition du buis engendre des modifications dans la structure des sols, du fait de l'augmentation de l'intensité lumineuse et des changements dans la communauté végétale (Gorobtsova *et al.*, 2022).

Il y a peu d'information sur les services écosystémiques et les fonctions écologiques fournis par les buxaies sauvages. Mais, dans les régions où il abonde, le buis joue sans aucun doute un rôle de protection des bassins versants. La destruction des buxaies peut affecter la stabilité des sols, accentuer l'érosion et la chute de blocs de pierre. En effet, *B. sempervirens* peut pousser sur un sol meuble, sec et friable, sur des pentes abruptes où d'autres arbres plus grands deviennent instables et tombent rapidement. Les problèmes d'érosion des sols sont souvent liés à une baisse de la qualité de l'eau (augmentation de la charge sédimentaire) et à une augmentation des inondations (manque de capacité de rétention d'eau dans le sol). Ainsi, la perte du buis peut indirectement entraîner une diminution de la qualité de l'eau et une augmentation des inondations (Mitchell *et al.*, 2018). Enfin, il est important de mentionner que les buis morts sont, pendant plusieurs années, particulièrement inflammables, augmentant considérablement les risques d'incendie de forêt.

►► Biocontrôle de la pyrale du buis

Élisabeth Tabone

Recherche d'auxiliaires pour lutter contre la pyrale du buis

Pour lutter contre la pyrale du buis, *Cydalima perspectalis*, des méthodes de lutte chimique alors utilisées sont à présent réglementées (loi Labbé). Plusieurs méthodes de lutte biologique ont été proposées, et certaines sont aujourd'hui appliquées, mais elles présentent des inconvénients. Pour exemple, l'utilisation de la bactérie *Bacillus thuringiensis* seule nécessite trois à quatre traitements par an, avec un fort risque de résistance du ravageur à terme, et des délais de rentrée de quelques heures après traitement à respecter pour les sites ouverts au public.

La recherche d'autres méthodes complémentaires de lutte qui visent les différents stades de la pyrale du buis est donc primordiale.

Le projet SaveBuxus (2014-2021) a ainsi été créé, en partenariat avec Plante & Cité, Astredhor et INRAE, dans le but d'améliorer les connaissances sur la pyrale du buis et de proposer de nouvelles méthodes de lutte efficaces, respectueuses de l'environnement et de la santé humaine (Guérin *et al.*, 2016).

La biologie de ce ravageur n'étant pas connue, son élevage au laboratoire a été mis au point afin de déterminer son cycle de développement et permettre de mener à bien les expérimentations sur l'insecte (Tabone *et al.*, 2015a; Defferier *et al.*, 2018; figure 6.1; encadré 6.1).

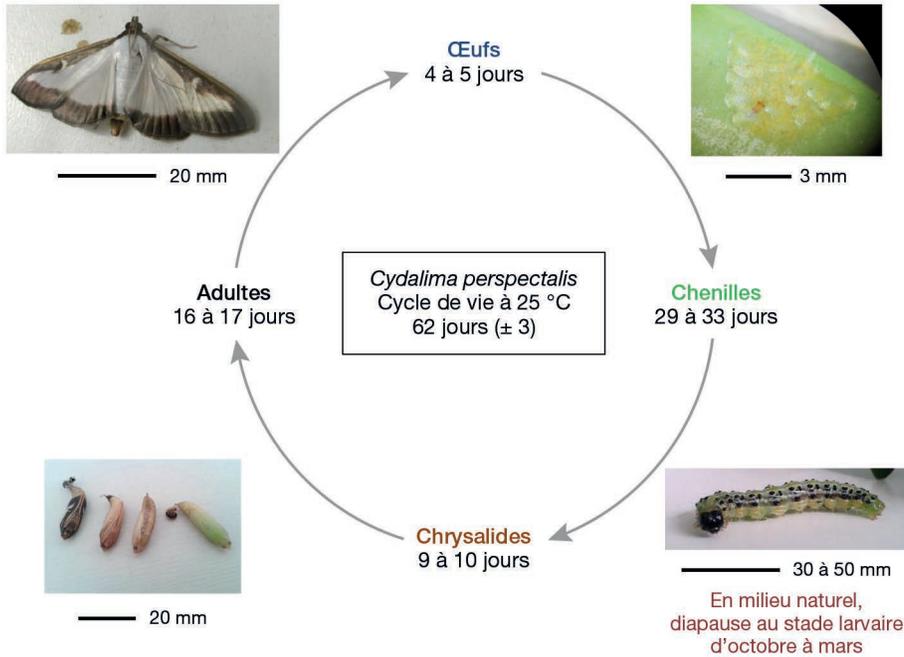


Figure 6.1. Cycle de développement de la pyrale du buis en laboratoire (© INRAE/Laboratoire Biocontrôle).

Dans un premier temps, ce sont les parasitoïdes d'œufs qui ont été étudiés, ceci afin de contrôler le ravageur avant l'apparition des dégâts, puisque ce sont les larves qui sont phytophages. Trois souches de trichogrammes ont montré une efficacité en laboratoire et *in situ*. Cependant, l'utilisation de trichogrammes seuls n'est pas suffisante pour contrôler la pyrale du buis, et son action est limitée au stade œuf du ravageur (Tabone *et al.*, 2015b; Venard *et al.*, 2019a).

Une étude des composés chimiques du buis retrouvés dans le corps des différents stades de développement de la pyrale a été effectuée, afin de comprendre les interactions buis-pyrale-parasitoïde et de déterminer l'impact de la toxicité des alcaloïdes présents en grande quantité dans le buis sur l'efficacité du parasitisme (Defferier *et al.*, 2016).

Dans le but de rechercher d'autres espèces de parasitoïdes et de prédateurs naturels qui se seraient spontanément installés sur la pyrale du buis, nous avons effectué des collectes dans des buxaias naturelles sur différents sites en France (projet Biopyr, 2017-2018) (Tabone *et al.*, 2018; Venard *et al.*, 2019b).

Concernant les parasitoïdes, des échantillons de larves, d'œufs et de chrysalides de pyrale du buis ont été collectés dans six départements des régions Auvergne-Rhône-Alpes et Provence-Alpes-Côte d'Azur entre mai et septembre. Tous les insectes présents dans les boîtes de collecte et qui ont émergé de la pyrale ont été récupérés, puis déterminés grâce à l'appui d'entomologistes spécialisés. Enfin, l'élevage des parasitoïdes potentiels a été amorcé en vue d'évaluer leur efficacité comme agent de lutte biologique. Cinq espèces d'hyménoptères et un diptère de la famille des Tachinidae ont été inventoriés sur œufs, larves et chrysalides de la pyrale du buis. Malgré la toxicité

de la pyrale du buis, due à l'accumulation des alcaloïdes dans les larves, des espèces indigènes se sont donc adaptées à ce nouvel hôte et sont capables de réaliser un cycle de développement complet aux dépens du ravageur.

Ainsi, peu d'espèces de parasitoïdes (oophages et larvaires) ont été trouvées lors de ces collectes. En plus de leur faible densité, leur potentiel comme agent de biocontrôle est limité du fait de leur biologie peu compatible avec celle de la pyrale du buis (qui comprend une phase de diapause qui perturbe le rôle éventuel des parasitoïdes) ainsi que des possibles risques non intentionnels (ex. : la tachinaire, un diptère parasitoïde très généraliste). Cette voie d'étude a été abandonnée au bénéfice de la recherche de prédateurs (Morel *et al.*, 2021).

Onze espèces de prédateurs ont été collectées en buxaias naturelles (araignées, syrphes, carabes, chrysopes, fourmis, coccinelles, etc.), et des chauves-souris, des mésanges et une guêpe poliste ont été observées. Les prédateurs récupérés *in situ* ont été disséqués et le contenu de leur tube digestif a été analysé par PCR (*polymerase chain reaction*), ceci afin d'y rechercher des traces d'ADN de pyrale pour permettre d'identifier les individus ayant naturellement consommé de la pyrale du buis (Venard *et al.*, 2020).

Lutte biologique en parcs et jardins

Parallèlement, le potentiel de prédation de plusieurs espèces d'insectes déjà commercialisées contre d'autres ravageurs (*Anthocoris nemoralis*, *Chrysoperla carnea*, *C. lucasina*, *Macrolophus pygmaeus*, *Orius majusculus*, *O. laevigatus*) a été étudié.

La consommation sur la pyrale du buis de l'ensemble de ces prédateurs indigènes et commercialisés a été étudiée, respectivement sur œufs et larves de pyrale, ainsi qu'en tests de choix. Leur évaluation comparée a permis de faire ressortir la chrysope *Chrysoperla lucasina* (Neuroptera : Chrysopidae) comme le candidat le plus efficace (Morel *et al.*, 2022). En effet, la larve de cet auxiliaire cible plusieurs stades de la pyrale du buis (œufs et jeunes chenilles, L1 et L2), se déplace bien dans les buis et au-delà du point de lâcher, enfin elle est efficace à forte température (35°C), ce qui permet son utilisation au cœur de l'été (présence de pyrale) (INRAE, 2022). De plus, les descendants directs des chrysopes lâchées sont aptes à prédater la pyrale, prolongeant ainsi l'efficacité du lâcher dans le temps (figure 6.2).



Figure 6.2. Larves de *C. lucasina* prédatant des larves de pyrale sur buis (© INRAE/Laboratoire Biocontrôle).

La stratégie de lâcher de *C. lucasina* a été mise au point *in situ* (doses, nombre de lâchers, modalités de lâcher) sur buis de bordure et buis isolé.

Pour les grands jardins, les pics de vol de la pyrale peuvent être déterminés grâce à la pose anticipée de pièges avec la phéromone la plus efficace actuellement, « Ginko Buxus » (Martin *et al.*, 2015).

Encadré 6.1. Stratégie de lutte biologique contre la pyrale du buis

Pour une meilleure efficacité et une réduction des coûts d'utilisation, la stratégie de biocontrôle intègre une utilisation combinée de *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (BtK) et de lâchers de *Chrysoperla lucasina* (contrôle de la pyrale à plus de 80 %) (figure 6.3). Le protocole proposé est de :

- réaliser un traitement à l'aide d'une spécialité autorisée à base de BtK en sortie de diapause des chenilles de pyrale du buis (mars-avril). Les chenilles de pyrale sortant de diapause sont en majorité au stade 3. Les stades de chenilles étant homogènes, l'efficacité du BtK sera ainsi bien ciblée. À noter que, le BtK ayant une action ciblée sur les lépidoptères et n'étant jamais utilisé en même temps que *C. lucasina*, les risques environnementaux sont peu probables ;
- potentiellement, faire un deuxième traitement BtK sur les chenilles à la fin du 1^{er} pic de vol de la pyrale (juin). Ce deuxième traitement au BtK ne sera nécessaire qu'en cas de densité encore élevée de la pyrale ou en cas de recolonisation à partir d'un autre site ;
- lâcher 1 500 chrysope/0,5 m³ de buis sur les œufs et les chenilles du 2^e pic de vol de la pyrale (juillet-août).

Durant ce 2^e pic, tous les stades de la pyrale seront présents (œufs et jeunes larves) en même temps. C'est pourquoi le lâcher de chrysope y sera mieux adapté et plus efficace que le BtK du fait de leur fenêtre d'action plus large. Elles supportent également mieux les hautes températures estivales. De plus, les descendants de la chrysope pourront prédateur les pontes du 3^e vol.

Le nombre de traitements annuels au BtK est ainsi nettement réduit.

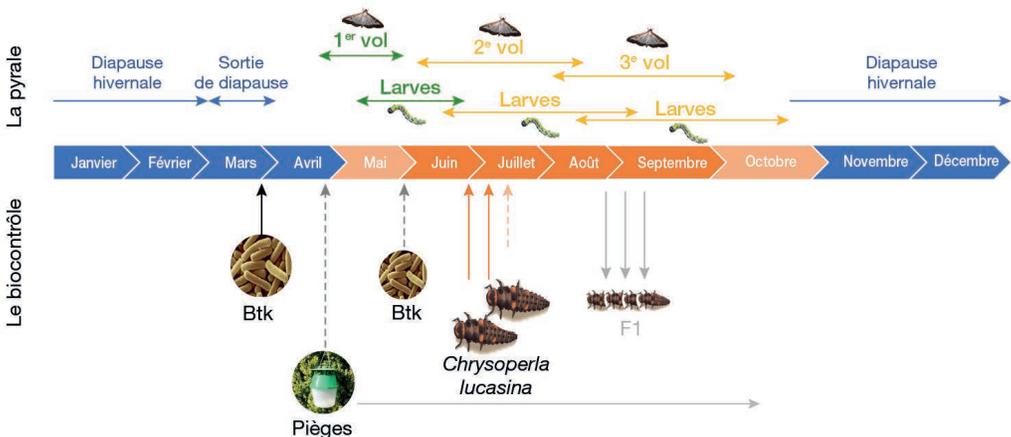


Figure 6.3. Stratégie de biocontrôle de la pyrale du buis à l'aide de *C. lucasina* et de *B. thuringiensis* BtK en parcs et jardins (© INRAE/Laboratoire Biocontrôle).

L'anticipation des vols pourra se faire également par l'observation des chrysalides dans les buis (plus elles vivent au noir, plus l'émergence des adultes est proche).

Deux méthodes de lâcher sont retenues suivant la forme du buis : par saupoudrage pour les buis linéaires de bordure, par utilisation de boîtes biodégradables Biobox pour les buis isolés et les topiaires.

Stratégie globale de biocontrôle contre la pyrale du buis

La stratégie de biocontrôle de ce prédateur peut être combinée à l'aide d'autres méthodes de lutte complémentaires – prédation par les oiseaux (Martin *et al.*, 2018) et/ou les chauves-souris (Capelli *et al.*, 2022), pièges à phéromones, utilisation de fleurs mellifères (achillée, bleuet, bourrache et nielle – ainsi que de gîtes à insectes qui favorisent le maintien de *C. lucasina* sur place (figure 6.4). Tout ceci dans le but de réguler durablement les populations de pyrale du buis en parcs et jardins (Tabone *et al.*, 2023).

Ainsi, tous les stades du ravageur sont contrôlés (tableau 6.1).



Figure 6.4. *C. lucasina* adulte en train de pondre sur brin de buis (© INRAE/Laboratoire Biocontrôle).

Tableau 6.1. Stratégie globale de lutte biologique contre la pyrale du buis.

Méthode de lutte	Application	Stades visés
<p><i>Chrysoperla lucasina</i></p> 	<p>2 à 3 lâchers en juillet (1/semaine) 1500 individus par lâcher</p>	<p>Œufs et jeunes larves</p>
<p><i>Bacillus thuringiensis</i> K</p> 	<p>1 pulvérisation fin mars 1 pulvérisation fin mai</p>	<p>Larves</p>
<p>Pièges à pyrales</p> 	<p>Pose des pièges avec phéromones de mi-avril jusqu'à fin septembre</p>	<p>Papillons adultes</p>
<p>Nichoirs à mésanges</p> 	<p>À laisser tout le temps sur place À nettoyer en hiver</p>	<p>Larves</p>
<p>Gîtes de chauves-souris</p> 	<p>À laisser tout le temps sur place À nettoyer en hiver</p>	<p>Papillons adultes</p>
<p>Maisons à chrysopes</p> 	<p>À laisser tout le temps sur place À nettoyer au printemps</p>	<p>Hivernage des adultes</p>
<p>Bandes fleuries</p> 	<p>À semer au printemps À renouveler tous les ans</p>	<p>Maintien et reproduction sur place des adultes</p>

Cette stratégie plus globale pour contrôler *C. lucasina* est efficace, économique, simple d'utilisation pour les professionnels et les amateurs, sans apparition de phénomènes de résistance et respectueuse de l'environnement.

Depuis 2023, la société privée IFTech (sous licence INRAE, dont la responsable scientifique est É. Tabone) commercialise le prédateur *C. lucasina* contre la pyrale du buis. Ce sujet a été promu lauréat du concours Innovert au Salon du végétal 2022 à Angers.

Chapitre 7

L'association entre le nématode du pin invasif et un insecte local menace les forêts françaises

Xavier Tassus, Marie Grosdidier, Hoël Hotte, Hervé Jactel, Emmanuel Kersaudy, Nicolas Mariette, Christelle Robinet, Géraldine Roux

► ***Monochamus galloprovincialis* : insecte vecteur du nématode du pin en Europe**

Géraldine Roux

L'histoire de l'invasion du nématode du pin

Depuis de nombreuses années, le nématode du pin *Bursaphelenchus xylophilus*, un ver de taille microscopique, est l'auteur de dégâts considérables dans les forêts de pins en Asie et, depuis 1999, en Europe (figure 7.1). Dans sa zone d'origine en Amérique du Nord, où il est largement répandu, cet organisme phytopathogène responsable de la maladie du flétrissement du pin n'affecte apparemment pas l'activité végétale des arbres infestés dans sa gamme d'hôtes d'origine. Ceci est certainement dû à une longue coévolution entre les différents partenaires. En revanche, dans les zones d'introduction, ce nématode est responsable de la mort à grande échelle d'arbres hôtes matures et sans autres facteurs de mortalité au Japon, en Chine, en Corée et aujourd'hui en Europe.

C'est en 1999, dans les peuplements de pin maritime au sud de Lisbonne, au Portugal, que le nématode a été détecté pour la première fois en Europe (Mota *et al.*, 1999), la zone infectée atteignant une superficie de plus de 1 Mha en 2006 (Naves *et al.*, 2007) (figure 7.2). Malgré une surveillance accrue et d'importantes mesures d'éradication, un second foyer est détecté dès 2008 à Coimbra, dans le centre du Portugal (Rodrigues, 2008), puis sur l'île de Madère en 2009 (Fonseca *et al.*, 2012). Tout le territoire est considéré comme zone potentiellement infectée aujourd'hui. En Espagne, ce sont des régions limitrophes qui sont touchées. Des arbres infestés sont régulièrement détectés depuis 2008 en Estrémadure à Castille-et-León (Abelleira *et al.*, 2011) et en Galice depuis 2010 (Robertson *et al.*, 2011).

Même si c'est en Europe du Sud que les conditions climatiques semblent être les plus favorables, ce nématode pourrait coloniser l'Europe du Nord sans que la maladie s'y développe (voir section « Estimation de l'invasion potentielle du nématode du pin



Figure 7.1. Symptômes causés par le nématode du pin au Portugal (© G. Roux).

en France»), aboutissant à la mise sous embargo du commerce du bois depuis ces pays. La France occupe une position géographique stratégique pour la dissémination naturelle du nématode depuis l'Espagne au reste de l'Europe, notamment par l'intermédiaire des insectes vecteurs déjà largement présents, la dissémination à plus grande distance étant liée aux activités humaines par le transport du bois.

L'association *Monochamus*-nématode : moteur d'une invasion biologique mondiale

Le nématode du pin a établi une relation étroite avec des insectes xylophages qui se développent dans les pins. À l'émergence, ces insectes transportent le nématode dans leurs trachées (réseaux de tubes respiratoires) et permettent la dissémination du nématode d'un arbre à l'autre. Cette association, qualifiée de « phorésie », a certainement contribué au succès du nématode dans sa zone native, et détermine l'invasion (la dissémination) dans d'autres régions du monde lorsque l'insecte vecteur est présent.

L'historique des invasions montre que, quels que soient le pays introduit et l'essence attaquée, les vecteurs appartiennent tous au genre *Monochamus*, des coléoptères de la famille des Cerambycidae et de la sous-famille des Lamiinae, tribu des Monochamini (LeConte 1873). Cinq espèces de *Monochamus* sont présentes en Europe : *M. galloprovincialis*, *M. sutor* (Linnæus 1758), *M. sartor* (Fabricius 1787), *M. urussovi* (Fischer 1806) et *M. saltuarius* (Gebler 1830). La biologie et les traits de vie de ces espèces (taux de survie, dynamique de l'émergence) sont d'une extraordinaire similarité (Akbulut et

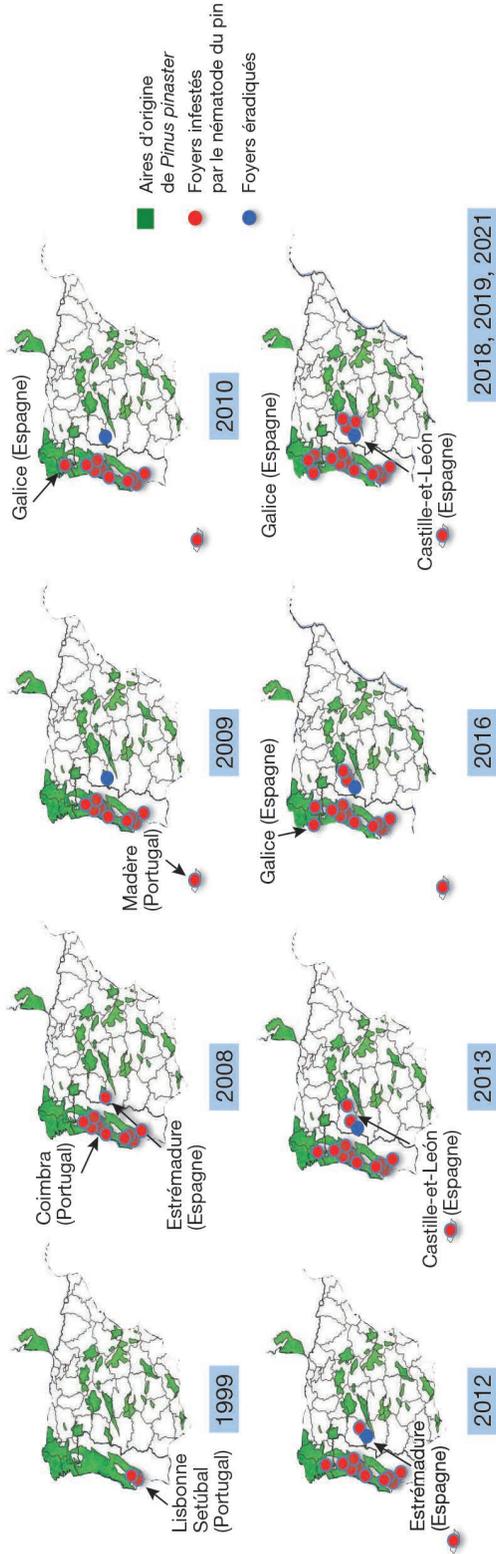


Figure 7.2. Évolution de la présence du nématode du pin dans la péninsule Ibérique de 1999 à 2021, et distribution du pin maritime (d'après www.euforgen.org).

Stamps, 2012). Ce sont tous des ravageurs de faiblesse, inféodés à différentes espèces de Pinaceae, mais ils se distinguent selon leur mode d'utilisation de l'arbre hôte (site de ponte sur le tronc ou les branches) ou par leurs exigences écologiques.

Au Portugal et en Espagne, le nématode est disséminé et inoculé aux pins par *M. galloprovincialis* (Sousa et Mota, 2001), une des espèces de plaine et de moyenne altitude les plus répandues en Europe, y compris en France. Cette espèce partage des zones de sympatrie sur les pins en moyenne altitude avec son espèce sœur, *M. sutor* (Koutroumpa *et al.*, 2013). Même si *M. galloprovincialis* est reconnu aujourd'hui comme le seul vecteur en Europe, on ne peut donc pas exclure la possibilité d'une dissémination par un autre vecteur, sorte de « passage relais » par l'intermédiaire de l'arbre hôte. Par ailleurs, sa propagation est amplifiée par la mondialisation et le commerce international du bois, entraînant ainsi d'importantes pertes financières pour l'industrie du bois. Cela conduit également à l'imposition de restrictions sur le mouvement du bois de conifères dans le commerce international (OEPP, 1986).

Insecte et nématode : des cycles de vie parfaitement adaptés

Le cycle de vie de l'insecte vecteur comporte deux phases distinctes, une phase interne de développement larvaire dans l'arbre hôte et une phase externe d'accouplement des adultes et de vol vers de nouveaux arbres hôtes (figure 7.3).

Les marques de ponte laissées par la femelle sur le tronc et les branches sont de bons indicateurs de la présence de l'insecte dans l'arbre hôte. La phase interne débute dès l'éclosion des œufs, lorsque les larves se nourrissent et creusent des galeries dans le bois en décomposition ou récemment mort. Le développement larvaire, qui comprend quatre stades, peut s'étaler sur une ou deux années, selon les conditions de température et la date de la ponte (Tomminen, 1993). Les premiers stades larvaires se développent sous l'écorce pendant l'été, avant de s'enfoncer plus profondément dans le bois pour établir une chambre nymphale et passer l'hiver. La sciure régulièrement rejetée par la larve lors de sa progression dans le bois, un autre indicateur de présence, comble les galeries et isole l'intérieur des variations de température extérieures.

La seconde phase externe, plus courte, est dédiée à la reproduction et à la dispersion de l'insecte vecteur. Un élément clé du cycle de vie du nématode, qui détermine initialement son impact final sur les arbres hôtes potentiels vivants, est l'alimentation de maturation des insectes adultes, fraîchement émergés d'un arbre hôte infesté. En effet, à la fin du printemps ou au début de l'été, les jeunes adultes forent à travers l'écorce un trou de sortie caractéristique de forme circulaire. Ces insectes immatures doivent obligatoirement effectuer une première nutrition de maturation en s'alimentant sur de jeunes pousses de pin, généralement dans les cimes des arbres vivants (Naves *et al.*, 2006). S'ils émergent d'un arbre déjà infesté, ils peuvent transporter des nématodes, qui vont ensuite pénétrer dans des arbres sains par les blessures de nutrition. Ce mode de transmission, appelé « transmission primaire », semble prédominer. Les mâles émergent en général avant les femelles, les émergences ont lieu tout l'été, avec un pic entre juin et juillet sous nos latitudes (Naves et Sousa, 2009). Les adultes atteignent leur maturité sexuelle après environ quinze jours. Ils peuvent alors se reproduire et chercher un arbre dépérissant ou fraîchement coupé pour pondre leurs œufs. Une femelle peut pondre jusqu'à 140 œufs au cours de sa vie adulte, bien que plus de 60 % des œufs soient généralement pondus au cours de la première moitié de la période

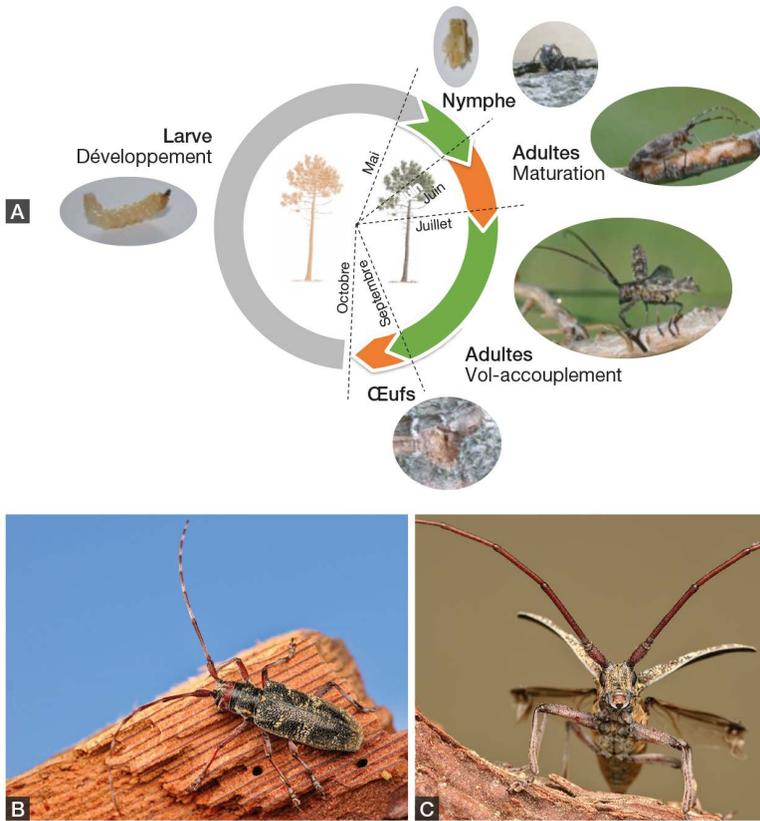


Figure 7.3. A) Cycle biologique de *M. galloprovincialis* sur pin maritime en Aquitaine. B) et C) Photos de l'adulte de *M. galloprovincialis* (© G. San Martin/CRA-W Wallonie) (source : David, 2014).

de ponte (Koutroumpa *et al.*, 2008). La transmission du nématode peut se produire lors de la ponte (Linit, 1988), et, bien qu'apparemment minoritaire, cette transmission secondaire pourrait favoriser le vol sur de plus longues distances. En effet, dans des conditions normales, alors qu'il est relativement facile pour l'insecte vecteur de trouver un pin sain pour se nourrir, il est plus ardu de trouver un arbre en décomposition pour la ponte, ces derniers étant généralement dispersés au sein des peuplements.

Ainsi, la ponte ne se produit pas sur la branche où les adultes se sont alimentés, mais nécessite la recherche d'arbres hôtes propices, ce qui contribue à la dispersion de l'espèce (Futai, 2013). Par ailleurs, la transmission primaire lors de la nutrition de maturation sexuelle modifie l'état physiologique des arbres en les affaiblissant, et contribue à l'augmentation des substrats favorables pour pondre et accroître la population de vecteurs potentiels.

Génétique des populations de *Monochamus galloprovincialis* : une espèce structurée à l'échelle de l'Europe

M. galloprovincialis présente une large distribution paléarctique et une gamme d'hôtes étendue dans le genre *Pinus* (Evans *et al.*, 1996). L'étude de la structure génétique sur

son aire native a révélé une différenciation géographique marquée des populations, et a permis d'identifier deux lignées évolutives distinctes en Europe (Haran *et al.*, 2017a; figure 7.4A). La distribution de l'essence de pin hôte ne semble pas jouer un rôle dans la structuration des populations du vecteur. En revanche, les zones d'altitude, comme la chaîne pyrénéenne (figure 7.4B), agissent comme un filtre à la dispersion de ce coléoptère. Outre le relief, les fortes densités forestières, qui représentent une ressource abondante pour le vecteur, peuvent également agir comme une barrière à sa dispersion (Haran *et al.*, 2017b). Cette étude suggère néanmoins d'importants mouvements des individus sur une échelle régionale, *M. galloprovincialis* étant par ailleurs considéré comme un bon volier (16 km en moyenne sur la durée de vie; David *et al.*, 2014), caractéristique qui semble favorable à l'expansion naturelle du nématode du pin.

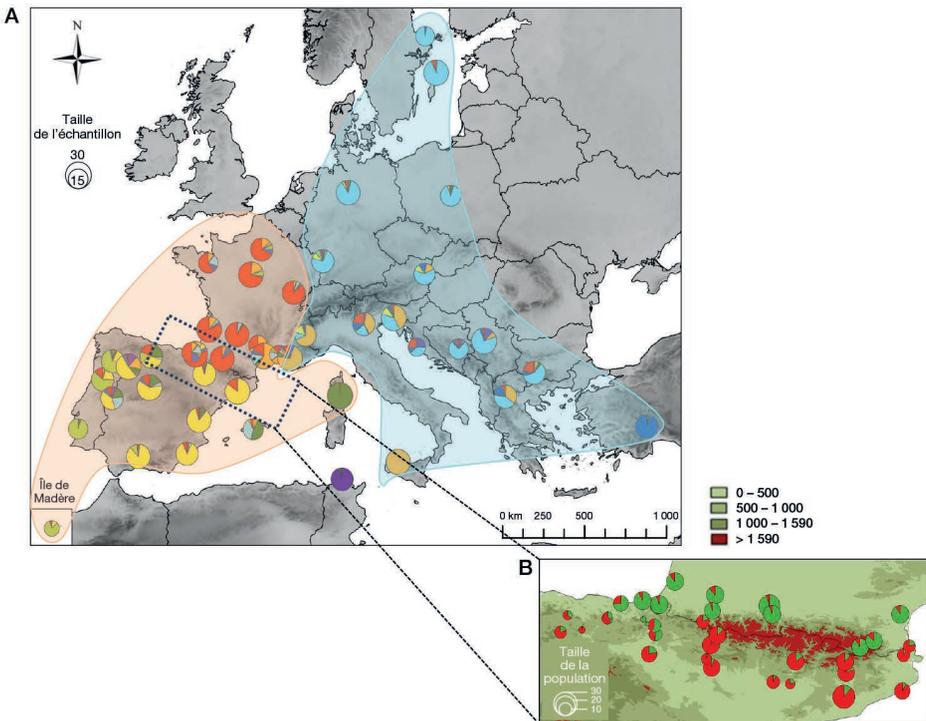


Figure 7.4. A) Structure phylogéographique des populations européennes de *M. galloprovincialis* (d'après Haran *et al.*, 2017a). B) La chaîne pyrénéenne, une zone stratégique pour la propagation naturelle du nématode en France, constitue une barrière naturelle qui limite les rencontres entre les populations espagnoles (en rouge) et françaises (en vert), sauf aux extrémités est et ouest, à l'altitude moins élevée (d'après Haran *et al.*, 2015).

► Estimation de l'invasion potentielle du nématode du pin en France

Christelle Robinet, Nicolas Mariette, Hoël Hotte, Hervé Jactel, Marie Grosdidier

Les zones d'invasion potentielle du nématode du pin sont la résultante des facteurs d'introduction (entrée et établissement) de cet organisme, d'expression de la maladie

et d'expansion. La modélisation permet de caractériser ces différentes zones. Nous présentons ici les résultats de la recherche ainsi que ceux de la Plateforme d'épidémiologie en santé végétale (ESV) (groupe de travail Surveillance du nématode du pin, GT SNP). Ces différents travaux sont souvent conduits de manière indépendante, mais leur combinaison permet de mieux caractériser l'invasion potentielle du nématode du pin dans son ensemble.

Zones d'entrée potentielle

L'entrée d'un agent pathogène correspond à son arrivée dans une aire d'où il était auparavant absent, ou bien déjà présent mais trop peu abondant pour avoir été officiellement détecté. Dans le cas du nématode du pin, une arrivée sur le territoire français pourrait se faire de trois manières : naturellement *via* le vol de son insecte vecteur infesté, par les activités humaines *via* le comportement auto-stop de l'insecte vecteur adulte infesté, et/ou *via* le transport de bois contenant la larve de l'insecte vecteur et le nématode du pin. L'hypothèse d'une arrivée du nématode en France *via* la dispersion d'insectes contaminés volant depuis des zones infestées est cependant peu probable, au moins dans un futur proche (de la Fuente *et al.*, 2018). En effet, les premières zones infestées par le nématode sont situées dans la péninsule Ibérique, soit à plus de 400 km de la France, et séparées par la chaîne pyrénéenne. L'entrée potentielle du nématode du pin en France repose donc principalement sur une dispersion à longue distance *via* l'activité anthropique, que ce soit par le comportement auto-stop ou par l'importation de bois.

Pour estimer les zones d'entrée potentielle du nématode du pin en France, le GT SNP de la Plateforme ESV a réalisé une analyse multicritère Promethee avec élicitation des dires d'experts. Celle-ci prend en compte les flux de marchandises arrivant en France (voies aériennes, maritimes, ferroviaires et routières), les quantités de bois de conifères approvisionnant les scieries françaises, les surfaces des zones géographiques comportant des entreprises stockant ou utilisant du bois ainsi que la distance au foyer le plus proche (Espagne). Les résultats de cette analyse montrent que le Nord, le Pas-de-Calais et la Gironde sont les départements où l'entrée potentielle est la plus élevée par rapport aux autres départements de France métropolitaine (figure 7.5A).

Zones d'établissement potentiel

Le nématode du pin est un organisme qui peut s'établir dans des conditions climatiques relativement froides. Wang *et al.* (2023) signalent en effet la présence de l'organisme en Chine dans des zones où la température moyenne annuelle est inférieure à 10°C. La température n'est donc pas un facteur retenu pour quantifier l'établissement potentiel du nématode en France métropolitaine. En outre, pour estimer cet établissement potentiel, plusieurs éléments doivent être pris en compte, notamment la présence/abondance d'arbres hôtes et d'insectes vecteurs. L'un de ses principaux vecteurs, *M. galloprovincialis*, est présent dans toutes les régions françaises (Mariette *et al.*, 2023) et ne présente donc pas un facteur limitant important pour l'établissement du nématode. En conséquence, c'est essentiellement la surface de pins sensibles au nématode (pin maritime, pin sylvestre, pin laricio ou pin noir et pin d'Alep) qui permet d'estimer son établissement potentiel, qui apparaît ainsi le plus élevé dans le Sud-Ouest (figure 7.5B).

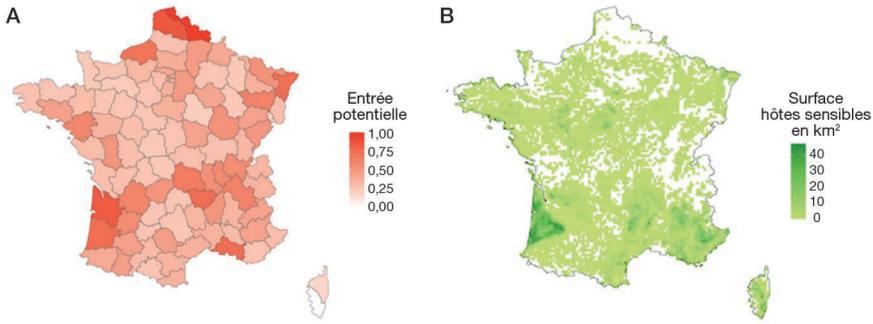


Figure 7.5. A) Hiérarchisation des départements selon l'entrée potentielle du nématode du pin en France métropolitaine selon l'analyse multicritère Promethee (version de novembre 2023 ; https://plateforme-esv.fr/sites/default/files/2023-11/Dashboard_PWN_Nov2023.html). B) Surfaces de forêts en km² dans chaque maille 8 km × 8 km présentant du pin maritime, du pin sylvestre, du pin laricio ou du pin noir, et du pin d'Alep en France selon la BD Forêt V2 de l'IGN.

Zones d'introduction potentielle

L'introduction d'un agent pathogène correspond à son établissement sur un territoire suite à son entrée. Les zones d'introduction potentielle résultent donc de la combinaison de ces deux facteurs (entrée et établissement). Un modèle, développé par Douma *et al.* (2017), a permis d'estimer le nombre relatif de nématodes du pin potentiellement introduits dans l'Union européenne entre 2000 et 2012 (entrée et passage sur un arbre hôte) à partir de bois de conifères importés de Chine (voir chapitre 16). D'après ces estimations, parmi les treize pays de l'Union européenne où des symptômes pourraient être observés, la France serait en 4^e position en nombre relatif de nématodes potentiellement introduits, et c'est en Nouvelle-Aquitaine que ce nombre serait le plus élevé. Toutefois, pour être plus complet, ce modèle devrait, d'une part, prendre en compte tous les pays infestés par le nématode du pin à travers le monde – et pas uniquement la Chine – comme sources d'introduction possibles, ainsi que les autres moyens d'entrée. D'autre part, il devra être actualisé régulièrement avec des données récentes d'importation et de l'état sanitaire des pays considérés.

Zones d'expression potentielle de la maladie

La présence seule du nématode du pin dans un arbre hôte n'entraîne pas toujours un dépérissement, car l'expression de la maladie dépend également des conditions environnementales. Toutefois, les arbres contaminés non symptomatiques sont des porteurs sains. Le fait que les dépérissements ne soient pas systématiques et que des arbres contaminés demeurent asymptomatiques est donc important, à la fois pour la santé des arbres, pour la dynamique des populations du nématode du pin et de son insecte vecteur, et pour la surveillance (voir section « Surveillance et gestion du nématode du pin »). Les arbres dépérissants, quant à eux, représentent des substrats de reproduction pour les insectes vecteurs induisant un effet boule de neige sur la dynamique d'invasion du nématode du pin.

Il a souvent été considéré que les symptômes de dépérissement n'avaient lieu que dans les zones dans lesquelles la température estivale moyenne dépassait les 20 °C

(Rutherford et Webster, 1987). Or, plus récemment, un modèle d'évapotranspiration de l'arbre infesté par le nématode du pin a été développé par Gruffudd *et al.* (2016), et deux modèles simplifiés ont été proposés. Ces modèles permettent de déterminer le niveau attendu d'expression de la maladie provoquant le dépérissement en un lieu donné, à savoir : apparition de symptômes sans latence, avec un dépérissement attendu dans l'année de l'infection ; dépérissement attendu avec une latence d'au moins une année ; et aucune expression des symptômes. Ce modèle a été appliqué à la France métropolitaine en prenant en compte les températures de deux périodes de trente ans : une période de « passé récent » (1991-2020) et une période de « présent-futur proche » (2021-2050) (figure 7.6). Pour cette dernière période, deux scénarios d'évolution des températures en lien avec les concentrations de gaz à effet de serre, définis par le Giec, ont été considérés : le scénario RCP2.6, le plus optimiste du point de vue du changement climatique, et le scénario RCP8.5, le plus pessimiste.

Les cartes issues de ces modélisations montrent une augmentation des zones favorables au dépérissement au cours du temps (figure 7.6). Pour la période « passé récent », les zones favorables au dépérissement (avec ou sans latence) représenteraient près de 40 % du territoire français. Toutes les régions dans la moitié sud du pays seraient ainsi concernées (ex. : Nouvelle-Aquitaine et Occitanie), mais également plusieurs régions situées dans la moitié nord (ex. : Pays de la Loire et Grand Est). Le climat attendu en France dans un futur proche pourrait devenir encore plus favorable au dépérissement, comme en témoignent les cartes modélisées à partir des deux scénarios climatiques. Dans le cas le plus optimiste (scénario RCP2.6), près de 60 % du territoire français seraient ainsi concernés, et ce serait près de 70 % dans le cas le plus pessimiste (scénario RCP8.5). Pour ces deux scénarios, les zones asymptomatiques seraient principalement limitées aux régions montagneuses et aux régions du nord du pays jouissant d'un climat océanique. Par ailleurs, une latence d'au moins un an entre l'infection et l'apparition des symptômes est attendue dans la majeure partie des zones favorables au dépérissement, et ce quelle que soit la période prise en compte. Néanmoins, la surface des zones symptomatiques sans latence augmenterait au cours des deux périodes, passant de 4,7 % pour la période « passé récent » à 13,9 % ou 18,8 % selon le scénario climatique considéré.

Chaque type de zone doit être considéré différemment en matière de surveillance et de gestion du nématode. Les zones favorables au dépérissement sans latence représentent un risque majeur pour les forêts en cas d'arrivée du nématode, car les arbres infectés meurent rapidement et le nématode peut se disséminer aussi rapidement (transmissions primaire et secondaire, voir section « L'association *Monochamus*-nématode : moteur d'une invasion biologique mondiale). Dans les zones favorables au dépérissement avec une latence d'au moins un an, il est plus difficile de repérer précocement une nouvelle introduction du nématode. Enfin, les zones asymptomatiques peuvent constituer des réservoirs pour le nématode et devenir symptomatiques en fonction des conditions climatiques. En effet, nos cartes montrent des tendances sur des pas de temps de trente ans, mais il existe bien sûr des variabilités entre années (Mariette *et al.*, 2023). Par exemple, lors d'années avec des étés particulièrement chauds comme en 2003, une grande partie du pays serait classée en tant que zone symptomatique.

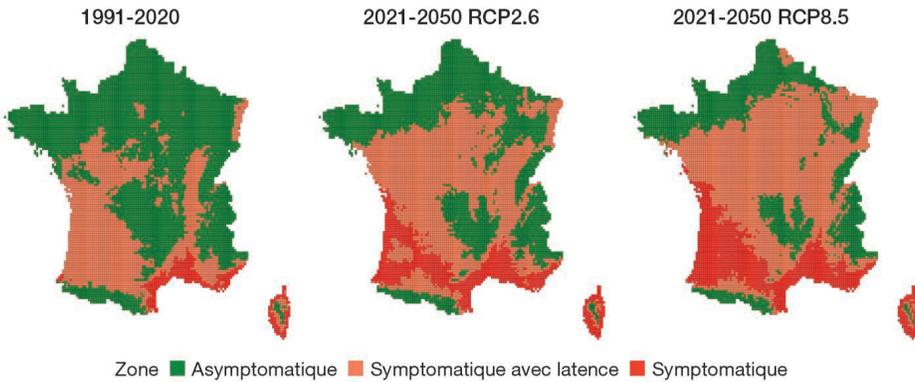


Figure 7.6. Niveaux attendus d'expression de la maladie provoquant le dépérissement des pins en France métropolitaine pour les périodes de temps 1991-2020 et 2021-2050 (d'après le modèle de Gruffud *et al.*, 2016).

Pour la période 2021-2050, deux scénarios climatiques ont été considérés. Les cartes sont obtenues sur une grille de 8km×8km en utilisant les données Drias (<https://www.drias-climat.fr/>) des 19 modèles climatiques sélectionnés pour les deux périodes.

Expansion potentielle du nématode du pin et de la maladie

Pour déterminer l'expansion potentielle de la maladie, il faut prendre en compte la dynamique spatio-temporelle du nématode et de son insecte vecteur, c'est-à-dire la variation de la densité de population dans l'espace (sur le territoire) et dans le temps (année après année). Un modèle d'expansion combinant différents sous-modèles a été développé pour décrire cette dynamique de population à l'échelle de l'Europe (Evans, 2015). Ces sous-modèles décrivent les processus suivants : le taux de croissance des insectes vecteurs, la courbe d'émergence des insectes vecteurs (avec un cycle sur un ou deux ans), leur dispersion et le transport accidentel de bois infesté, la transmission du nématode de l'insecte à l'arbre et la transmission du nématode de l'arbre à l'insecte (lors du repas de maturation et lors de la ponte), le développement ou non de la maladie, et l'effet des mesures de contrôle (coupes rases sanitaires). Ce modèle permet de prédire dans le temps et dans l'espace la densité d'insectes vecteurs ainsi que la densité d'arbres hôtes infestés par le nématode du pin (symptomatiques ou non). Il est fondé sur un grand nombre de paramètres, dont les principaux sont :

- la longévité des *Monochamus galloprovincialis* adultes ;
- la distance de dispersion journalière moyenne des *M. galloprovincialis* et la probabilité journalière de vol (Robinet *et al.*, 2019) ;
- la transmission du nématode du pin de *M. galloprovincialis* à l'arbre hôte (lors de l'alimentation et de la ponte), et la probabilité qu'un *M. galloprovincialis* émergeant d'un arbre infesté porte le nématode ;
- la période de ponte des *M. galloprovincialis* femelles, la fécondité, l'efficacité de la ponte et la surface moyenne d'écorce par arbre, propice à la ponte, et le sex-ratio ;
- le nombre d'inoculations de nématodes du pin pour qu'un arbre soit considéré comme infesté ;
- la probabilité qu'un arbre infesté (dépérissant ou non dépérissant) soit testé et que le nématode soit détecté ;

- le taux de mortalité annuel des arbres (pour une autre cause que le nématode) et la proportion de rémanents après la coupe d'un arbre ;
- l'altitude maximale de présence de *M. galloprovincialis* ;
- le rayon de la coupe rase sanitaire.

Ce modèle permet de fournir une première estimation de l'expansion potentielle (figure 7.7). L'expansion de la maladie pourrait être très rapide en France, en particulier dans le cas d'une introduction dans le Sud-Ouest. Malgré les mesures de gestion (coupe rase sanitaire d'un rayon de 500 m autour des arbres détectés infestés, voir la section suivante « Surveillance et gestion du nématode du pin »), le nématode pourrait se propager en cinq ans à quasiment toute la forêt des Landes de Gascogne, avec un fort niveau d'infestation des arbres hôtes. Ces cartes montrent par ailleurs que le climat dans le Sud-Ouest est déjà largement favorable. Toutefois, certains paramètres doivent être mieux estimés de manière à confirmer ces résultats préliminaires du modèle.

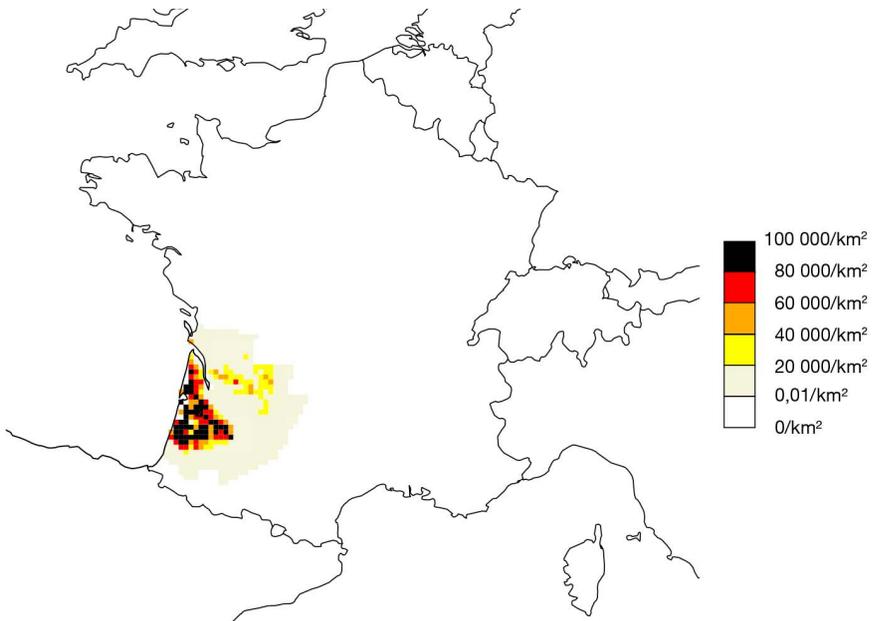


Figure 7.7. Expansion potentielle de la maladie causée par le nématode du pin en 2028 s'il était introduit dans le sud-ouest de la France en 2023, d'après le modèle d'expansion (sous le climat des années 2000).

Les couleurs représentent la densité de pins symptomatiques infectés par le nématode.

► Surveillance et gestion du nématode du pin en France

Hoël Hotte, Nicolas Mariette, Marie Grosdidier, Emmanuel Kersaudy, Xavier Tassus

La nécessité d'agir et la réglementation de l'Union européenne

Bursaphelenchus xylophilus est l'un des ravageurs forestiers les plus redoutés à travers le monde, en raison de son impact sur les pins et de son haut potentiel invasif. Détecté au Portugal en 1999, le pays a été déclaré totalement contaminé en 2008.

Un tiers de la surface couverte par les pins maritimes a disparu entre 1995 et 2015 en partie à cause du nématode du pin, et les pins ont souvent été remplacés par des eucalyptus (ICNE, 1995; 2015). Malgré les mesures d'éradication et d'enrayement, le nématode du pin couvrait plus de 64% des forêts de pins maritimes en 2022 au Portugal. L'arrivée du nématode dans un autre pays européen pourrait donc avoir de graves conséquences économiques et écologiques, particulièrement en France, où le risque lié au nématode du pin est très élevé (voir section « Estimation de l'invasion potentielle du nématode du pin en France »). Afin d'éviter sa dissémination, *B. xylophilus* est réglementé depuis 2012 comme organisme de quarantaine dans l'Union européenne (UE), obligeant les États membres à appliquer des plans de surveillance et à mettre en place des mesures de lutte en cas de détection. Le plan de surveillance appliqué en France sera décrit ci-après. De plus, depuis 2019, *B. xylophilus* est classé dans l'UE comme organisme de quarantaine prioritaire, un statut particulier qui impose aux États membres de rédiger un plan national d'intervention sanitaire d'urgence (PNISU), qui sera abordé à la suite (règlement (UE) 2016/2031, règlement (UE) 2019/2072 et décision 2012/535/UE). Toutes ces mesures ont pour objectif d'éviter et de prévenir la propagation du ravageur sur le territoire de l'UE.

Surveillance du nématode du pin

Le premier plan de surveillance du nématode du pin en France métropolitaine a été mis en place en 2000, et il est depuis régulièrement mis à jour en fonction de l'évolution de la réglementation européenne et des nouvelles connaissances scientifiques. Ce plan peut être divisé en trois parties (figure 7.8). La première partie concerne la surveillance des produits à base de bois entrant ou circulant en France. En effet, ces bois sont susceptibles d'être inspectés pour détecter la présence du nématode du pin ou de son insecte vecteur du genre *Monochamus*. La deuxième partie du plan se concentre sur la surveillance des arbres natifs (arbres s'étant développés sur le territoire métropolitain), par la recherche du nématode dans les peuplements de résineux ou de conifères isolés. Depuis 2013, le nématode du pin est également surveillé par la capture des insectes du genre *Monochamus* à l'aide de pièges installés pendant sa période de vol (d'avril à octobre). Ceci constitue la troisième partie du plan de surveillance. À noter que la surveillance du nématode du pin est priorisée sur les sites où son introduction potentielle est élevée (voir section « Estimation de l'invasion potentielle du nématode du pin en France »).

La surveillance en France de *B. xylophilus* implique de nombreux acteurs dont les rôles sont définis réglementairement (figure 7.8). La surveillance est assurée par la Direction générale de l'alimentation (DGAL) du ministère en charge de l'Agriculture, qui est l'autorité compétente désignée en France pour la santé des végétaux. Les inspections et les échantillonnages sont effectués lors d'inspections officielles réalisées par les services locaux travaillant pour le ministère (Service régional de l'alimentation, SRAL; Service d'inspection vétérinaire et phytosanitaire aux frontières, Sivep) et leurs délégués (y compris les fédérations régionales de défense contre les organismes nuisibles, Fredon, et les correspondants-observateurs du Département de la santé des forêts, DSF). Les échantillons collectés dans le cadre du plan de surveillance (matériel végétal et insectes vecteurs) sont envoyés dans l'un des laboratoires agréés pour la mise en œuvre d'analyses officielles de détection du nématode du pin. Ce réseau de laboratoires agréés par la DGAL est animé par le Laboratoire national de référence (LNR) des nématodes phytoparasites de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation,

de l'environnement et de la santé (Anses). En cas de détection de la présence d'ADN du nématode du pin dans l'échantillon, celui-ci ou un échantillon doublon identique est envoyé au LNR pour une analyse de confirmation, avec une observation morphologique des nématodes couplée à une analyse moléculaire sur des individus isolés.

Pour la période comprise entre les années 2000 et 2019, qui couvre les vingt premières années de la surveillance du nématode du pin en France, plus de 6 000 échantillons de produits à base de bois entrant ou circulant sur le territoire français, près de 12 000 échantillons d'arbres natifs ainsi que plus de 66 000 *Monochamus* spp. ont été collectés et analysés (Mariette *et al.*, 2023). Pour les prélèvements sur bois, les chiffres comptabilisent uniquement les échantillonnages et ne prennent pas en compte les nombreuses inspections visuelles réalisées sur le terrain. Des disparités existent entre les régions, avec un effort d'échantillonnage généralement plus important pour la moitié sud du pays en raison des conditions d'établissement et de dissémination du nématode du pin, qui y sont plus favorables (voir section « Estimation de l'invasion potentielle du nématode du pin en France »). De plus, le plan de surveillance est monté en puissance depuis sa mise en place, par exemple en ce qui concerne les échantillons de bois collectés dans le cadre de la surveillance des arbres natifs : moins de 400 échantillons analysés par an entre les années 2000 et 2009, alors que plus de 800 échantillons sont analysés chaque année depuis 2013. Ce plan de surveillance a permis de mettre en évidence la présence de *B. xylophilus* dans quelques produits à base de bois importés entrant ou circulant sur le territoire français, mais aucun transfert du nématode à partir de ces produits vers les forêts françaises n'a été observé. À noter également qu'aucun vecteur n'a été contrôlé positif au nématode du pin depuis le début de la surveillance.

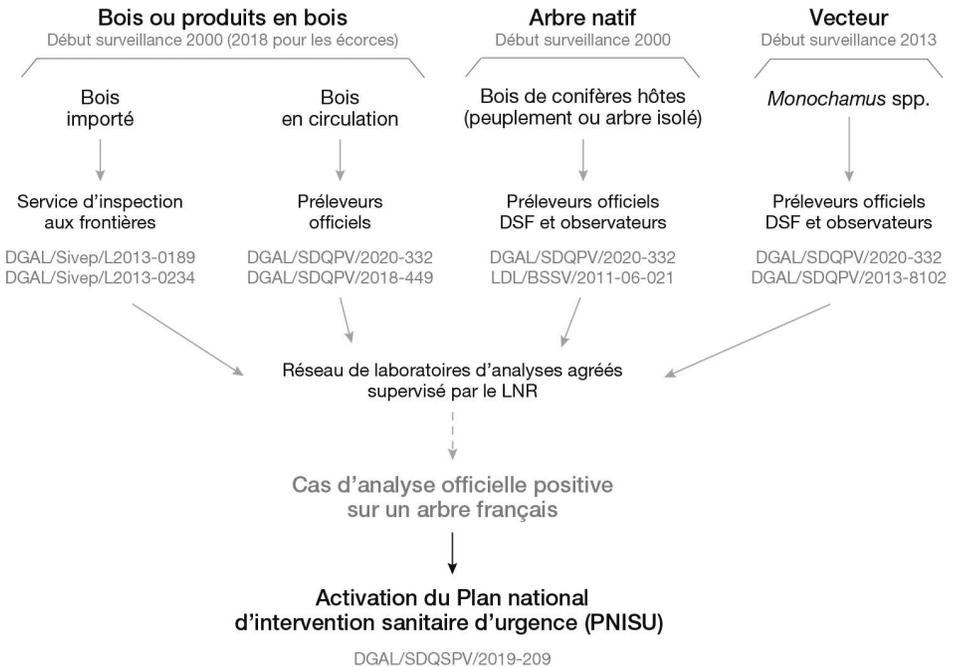


Figure 7.8. Organisation de la surveillance du nématode du pin en France métropolitaine (d'après Mariette *et al.*, 2023).

Par conséquent, il n'a jusque-là pas été nécessaire d'appliquer les mesures de gestion requises par le PNISU contre cet organisme de quarantaine prioritaire dans l'UE.

Le plan de surveillance du nématode du pin évolue en lien avec les dernières données scientifiques disponibles dans un but d'optimisation continue, tout en respectant la réglementation européenne. Ainsi, les stratégies de surveillance sont adaptées et calibrées en fonction de différents objectifs, comme surveiller les zones d'entrées potentielles par le piégeage du vecteur, ou surveiller les peuplements en réalisant des prélèvements sur des pins dépérissants ou par le piégeage du vecteur. Des pistes d'amélioration sont envisagées, comme mieux cibler les sites où l'introduction potentielle du nématode est élevée, et mieux calibrer les moyens mis en œuvre dans la surveillance, tout en associant les différentes techniques disponibles. Enfin, depuis 2019, la DGAL a constitué un groupe de travail au sein de la Plateforme d'épidémiosurveillance en santé végétale (ESV) pour mener des réflexions sur la thématique « préparer des outils pour la surveillance post-foyer ». L'objectif est d'améliorer le plan d'urgence et d'orienter les actions à mettre en œuvre en cas de foyer détecté sur le territoire.

Gestion de foyer du nématode du pin

En cas de détection du nématode du pin en France, le PNISU sera mis en œuvre. Celui-ci décrit les mesures de gestion à mettre en œuvre pour éradiquer les foyers de l'agent pathogène (instruction technique DGAL/SDQSPV/2019-209).

Délimitation de la zone infestée et de la zone tampon

En cas de détection du nématode du pin, une zone infestée d'une taille de 500 m et une zone tampon d'une taille minimale de 20 km sont mises en place autour de l'arbre infecté, conformément à la réglementation européenne (figure 7.9). Afin de faciliter la mise en œuvre des mesures d'éradication et le contrôle du transport du bois, le rayon de la zone tampon peut être augmenté ou diminué sur la base de résultats d'une analyse de risque. Par ailleurs, ces zones infestées et tampons sont élargies en cas de détection d'autres arbres infectés par le nématode du pin en dehors de ces zones.

Mesures mises en place dans la zone infestée

Dans les plus brefs délais suivant la découverte du foyer (idéalement 48 h, comme indiqué dans le PNISU), tous les végétaux sensibles contaminés, morts ou dépérissants (ainsi que ceux ayant subi un incendie ou une tempête) présents dans la zone infestée sont abattus et broyés (voir section « Gestion des produits de coupe » ci-dessous). Par la suite, une coupe rase sanitaire est appliquée à tous les végétaux sensibles présents dans cette zone pendant au moins quatre ans. Cette coupe rase doit être réalisée hors de la période de vol de l'insecte vecteur (soit de novembre à mars). Si, dans le cas général, le rayon de la zone infestée est fixé à 500 m, celui-ci peut aussi être diminué à 100 m lorsque l'application de coupes rasées sanitaires est inacceptable d'un point de vue environnemental ou sociétal. Dans certains cas dérogatoires, la coupe rase sanitaire peut aussi être remplacée par une coupe sélective dans le cadre d'une gestion dite « arbre centré ». Par exemple, la coupe rase sanitaire n'est pas indiquée dans une forêt continue de pins (Anses, 2015) et n'est pas adaptée à des parcs avec des arbres remarquables. Dans le cas d'une coupe sélective, seuls les arbres identifiés comme étant infectés et les arbres symptomatiques sont abattus.

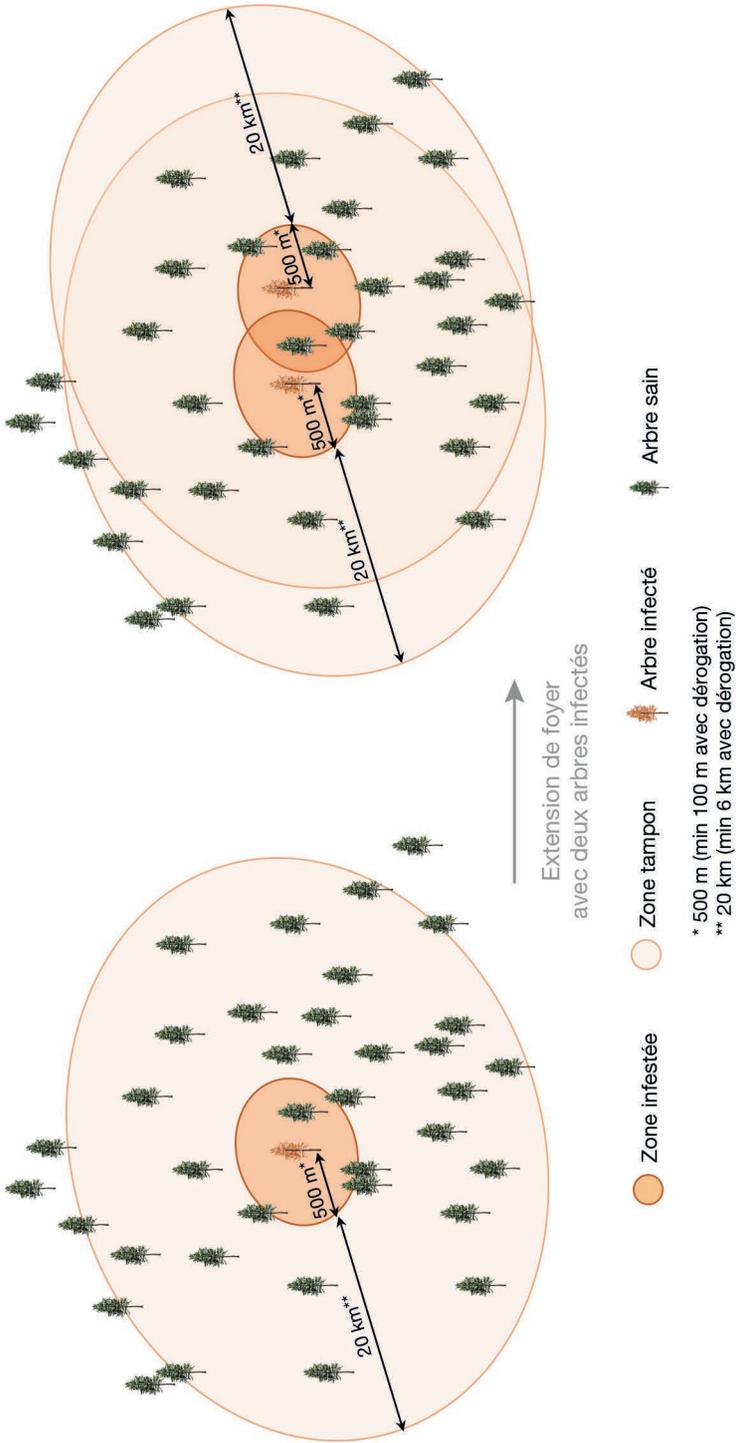


Figure 7.9. Mesures de délimitation de zones dans le cadre de la décision d'exécution 2012/535/UE.

En zone infestée, tous les travaux de coupe, d'élagage ou de taille d'arbres sensibles asymptomatiques sont interdits pendant la période de vol de l'insecte vecteur (d'avril à octobre) afin d'éviter la dissémination des insectes porteurs du nématode. En dehors de cette période, les travaux d'abattage en zone infestée sont soumis à une autorisation administrative.

Mesures dans la zone tampon

La zone tampon, entourant la zone infestée, a pour objectif de protéger les zones indemnes de nématode du pin de la zone infestée par un contrôle des mouvements de matériel sensible et une surveillance intensive de la présence du nématode du pin et de son insecte vecteur. En zone tampon, l'abattage porte uniquement sur les arbres identifiés qui sont des végétaux sensibles (arbres morts, dépérissants, dont les arbres parcourus par une tempête ou un incendie) pouvant être contaminés en nématodes du pin lors de la ponte de son vecteur. Hors période de vol de l'insecte vecteur, les travaux d'abattage en zone tampon sont soumis à une autorisation administrative.

Gestion des produits de coupe

Les produits de coupe issus de la zone infestée et de la zone tampon doivent être broyés sous forme de copeaux d'une taille maximale de 3 cm de large. Cette taille permet d'empêcher le développement de la larve de *M. galloprovincialis* jusqu'au stade adulte de l'insecte. Ainsi, l'insecte adulte ne peut pas émerger du copeau et contribuer à la dissémination du nématode du pin. Les arbres contaminés par le nématode du pin, broyés en copeaux, sont transportés de manière sécurisée jusqu'à un site habilité pour y être détruits.

Efficacité de la coupe rase sanitaire

Dans le cadre de la lutte contre le nématode du pin en forêt, la réglementation européenne (décision d'exécution 2012/535/UE) impose aux États membres de réaliser une coupe rase de 500 m autour des arbres infectés (figure 7.9). Les expériences acquises au Portugal et en Espagne ont mis en évidence que des coupes trop importantes nécessitent de mobiliser beaucoup de bois, ce qui peut favoriser la dissémination de l'insecte vecteur. Dans son rapport de 2015, l'Anses a réexaminé la stratégie de lutte fondée sur les coupes rases sanitaires telle que préconisée par la réglementation européenne, afin de déterminer si ces mesures sont toujours adaptées à l'éradication d'éventuels foyers de nématode du pin. Le travail s'est appuyé à la fois sur une analyse bibliographique approfondie (tenant compte en particulier des données les plus récentes concernant la distance de vol de l'insecte vecteur en Europe) et sur la production de données originales (modélisation permettant de simuler la dispersion de l'insecte vecteur, la transmission du nématode du pin et enfin la coupe des arbres sur une surface de rayon croissant).

Pour estimer l'efficacité de cette mesure, un modèle de simulation a été développé et calibré à l'aide de données expérimentales précisant les capacités de dispersion de l'insecte vecteur *M. galloprovincialis*. Ces données ont été obtenues au laboratoire (en manège de vol) et *in natura* (expériences de marquage-lâcher-recapture) dans le contexte de la forêt des Landes de Gascogne, zone forestière parmi les plus exposées à un établissement potentiel du nématode du pin en France. Les simulations ensuite

réalisées sous différents scénarios (préventifs ou curatifs) montrent que les coupes rases sanitaires préconisées actuellement dans les réglementations européenne et française ne seraient pas efficaces dans une configuration de paysage de plantations continues de pin maritime. En effet, avec le rayon de 500m recommandé par la directive européenne, la coupe rase empêcherait au mieux 11 % des transmissions. De plus, pour obtenir une efficacité supérieure à 99,9%, il faudrait mettre en place des coupes rases sanitaires d'un rayon compris entre 15 et 38km, ce qui n'est pas envisageable en pratique (Anses, 2015). Ces simulations, réalisées dans le contexte d'une forêt continue, restent cependant à compléter dans le cas de forêts de pin très fragmentées.

Depuis 2015, les nouvelles données et connaissances acquises par l'expérience espagnole dans la gestion de foyers sporadiques (hors front de progression) permettent aujourd'hui d'enrichir l'avis de l'Anses et d'envisager une lutte soit à l'arbre centré, soit par des coupes rases avec un diamètre adapté au contexte du nouveau foyer. La réussite d'une telle opération nécessite de bien maîtriser la période de coupe (hors période de vol du *Monochamus*) et la gestion des bois, dont les résidus de coupe. La rigueur dans la gestion des bois, en zones délimitées pour la lutte contre le nématode du pin, est la condition *sine qua non* pour envisager de réussir une éradication.

Chapitre 8

L'agrile asiatique du frêne aux portes de l'Europe

Jean-Claude Streito, Raphaëlle Mouttet, Pascal Rousse, Jean-Pierre Rossi

► Origine, distribution et biologie

Avec plus de 3400 espèces décrites dans le monde, le genre *Agrilus* constitue très probablement le genre actuel le plus diversifié du règne animal (Jendek, 2021). Plusieurs espèces d'*Agrilus* ont une importance économique en forêt, en arboriculture ou en espaces verts, même si ce sont généralement, dans leur aire de distribution d'origine, des parasites de faiblesse qui révèlent le stress subi par des hôtes affaiblis (Bouget et Sallé, 2020). C'est le cas de l'agrile asiatique du frêne, *A. planipennis* Fairmaire, 1888 (figure 8.1A-B), ravageur secondaire dans son aire d'origine. Cette espèce était relativement peu connue jusqu'à son introduction aux États-Unis, où elle provoque d'importants dégâts (figure 8.1C-E). Compte tenu du risque phytosanitaire redouté, l'espèce est désormais listée parmi les organismes de quarantaine prioritaires pour l'Union européenne (UE).

A. planipennis est une espèce originaire d'Asie orientale qui a été accidentellement introduite en Amérique du Nord et dans l'est de l'Europe. Son aire d'origine comprend la Chine, l'Extrême-Orient russe, la péninsule coréenne et le Japon. Détecté aux États-Unis en 2002 dans l'État du Michigan, l'agrile du frêne s'est rapidement répandu dans l'est et le centre de l'Amérique du Nord. Il est actuellement présent dans 5 provinces canadiennes et dans 37 États américains, et a atteint récemment la côte ouest des États-Unis. En Europe, l'agrile du frêne a été signalé dès 2003 à Moscou. Sa distribution européenne se limite actuellement à 20 oblasts de la Russie occidentale et 3 oblasts ukrainiens, sa localisation la plus à l'ouest se situant au niveau de la ville de Kiev. Étant donné son statut d'organisme de quarantaine prioritaire pour l'UE, les États membres sont tenus de réaliser des campagnes annuelles de surveillance officielle afin de détecter rapidement sa présence s'il venait à être introduit. À ce jour, il n'est pas présent sur le territoire de l'UE, mais sa progression vers l'ouest et le sud laisse craindre une introduction dans un avenir proche (Meshkova *et al.*, 2023; Orlova-Bienkowskaja et Bieńkowski, 2022).

A. planipennis est étroitement inféodé aux frênes (*Fraxinus* spp.), mais des hôtes de substitution de la famille des Oleaceae (la famille des frênes) ont été signalés dans de rares cas, comme *Chionanthus virginicus* aux États-Unis (Peterson et Cipollini, 2017).

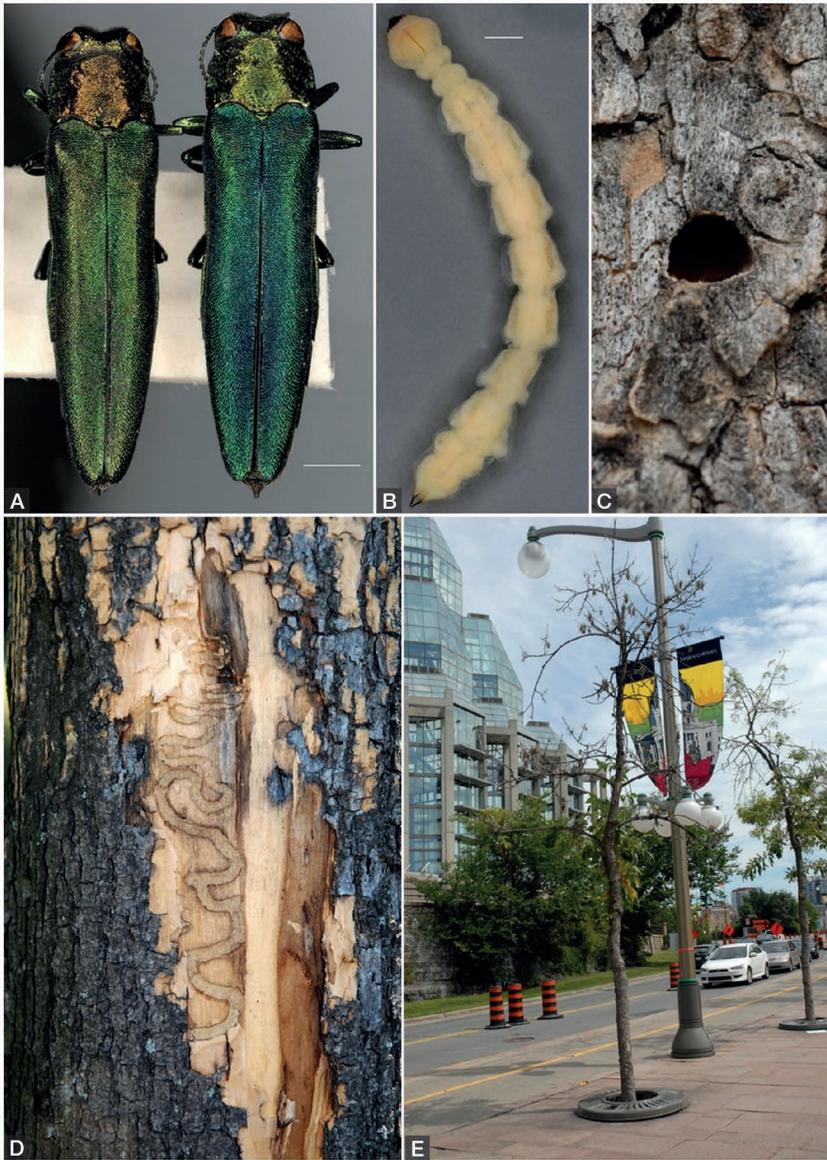


Figure 8.1. A. *planipennis* : A) habitus mâle et femelle; B) larve; C) trou de sortie en D; D) trace de galerie larvaire sous-corticale; E) dégâts sur arbres d'alignement à Ottawa (A-B : © Anses/P. Rousse; C-E : © INRAE/J.-C. Streito).

Plusieurs particularités du cycle biologique de cet insecte sont importantes pour estimer le risque d'entrée, d'établissement, puis de dissémination en France et plus généralement en Europe, ainsi que pour optimiser les mesures de surveillance. Les femelles fécondées pondent dans les fissures des écorces des arbres hôtes. Les œufs éclosent dans les deux semaines suivant la ponte, et les larves du premier stade pénètrent dans l'écorce et se nourrissent du phloème et du cambium, muant trois fois jusqu'à ce qu'elles atteignent le quatrième stade, puis creusent 1 à 2 cm plus

profondément dans le bois ou les écorces (figure 8.1B et D). L'insecte passe l'hiver sous forme de pré-nymphé, se nymphose au printemps, les adultes émergent au printemps ou en fin d'été. Le piégeage de surveillance peut donc être mis en place à partir de la fin du printemps et durant tout l'été.

Le cycle habituel dure un an, mais peut se prolonger deux années dans les climats froids ou sur des hôtes peu favorables. La capacité de cet agrile à allonger son cycle en cas de conditions défavorables est un avantage adaptatif certain qui peut favoriser son établissement dans des régions où les conditions climatiques sont difficiles. Le fait que les stades pré-imaginaux soient cachés sous l'écorce et jusqu'à 2 cm de profondeur les protège de nombreux régulateurs naturels généralistes et complique la surveillance sur le terrain. Pour la même raison, l'écorçage seul est insuffisant : l'OEPP (2013) considère ainsi qu'il faudrait enlever l'écorce et 2,5 cm de bois pour réduire significativement le risque de transport de cette espèce avec les produits ligneux.

►► Le frêne en France

Le genre *Fraxinus* regroupe 165 espèces (Cano *et al.*, 2021). Il est apparu il y a environ 45 millions d'années dans ce qui est aujourd'hui l'Amérique du Nord. Il s'est ensuite étendu à l'Asie puis à l'Europe, et 3 espèces issues de cette diversification asiatique sont naturellement présentes en France et en Europe de l'Ouest : *F. excelsior* (le frêne commun, blanc ou élevé), *F. angustifolia* (le frêne oxyphylle, à feuilles étroites ou du Midi), et *F. ornus* (le frêne à fleurs, à orne ou encore à manne) (figure 8.2).

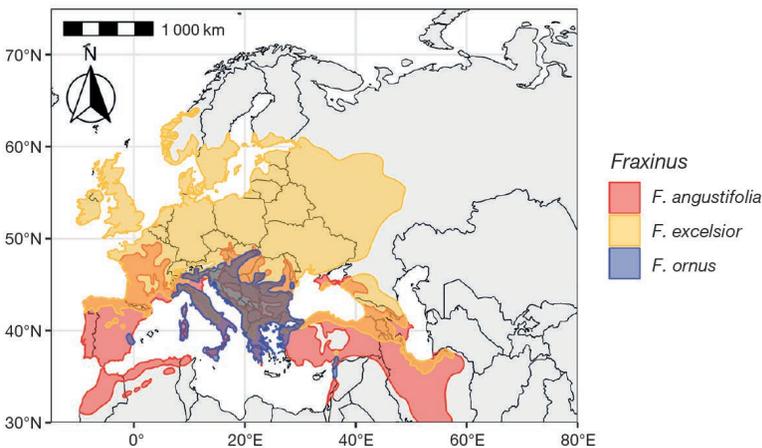


Figure 8.2. Aire de distribution géographique de trois espèces du genre *Fraxinus* présentes en Europe (données de Caudullo *et al.*, 2017).

F. excelsior est le plus répandu en Europe (figure 8.2). Son aire de répartition s'étend de l'Atlantique à la Volga et de la Norvège jusqu'aux rives nord de la Méditerranée. Dans le nord de cette aire, il occupe principalement les plaines, mais plus au sud on peut le retrouver en altitude : s'il grimpe au maximum à 450 m d'altitude en Angleterre, on le retrouve en revanche à plus de 2000 m en Iran. En France, il est présent sur tout le territoire et constitue la quasi-totalité du volume exploité par la sylviculture. *F. angustifolia* a une répartition plus méridionale. On le retrouve du Portugal à l'Iran,

entre les latitudes de l'Atlas et du Caucase. En France, sa limite septentrionale correspond peu ou prou à l'embouchure de la Loire. Enfin, *F. ornus* est une espèce centrée sur l'Italie et les Balkans, qu'on ne trouve en France qu'en Corse et sur la Côte d'Azur. À ces trois espèces indigènes, on doit cependant ajouter de nombreuses espèces exotiques introduites en France à des fins ornementales. Les frênes sont en particulier largement utilisés pour l'ornementation urbaine.

Toutes espèces confondues, le frêne occupait en 2021 en France une surface de près de 700 000 ha, soit environ 5 % des surfaces boisées du pays. Ce chiffre évolue cependant constamment, en lien notamment avec l'expansion de la chalarose, une maladie du frêne, et il n'existe aujourd'hui pas de donnée précise et stable. Pour 2022, l'outil OCRE, outil de calcul des résultats d'inventaire forestier de l'IGN, donne ainsi une valeur de 546 000 (+/- 86 000) ha. Le frêne se place sur cette échelle au 7^e rang des espèces forestières, au coude à coude avec le chêne vert et le châtaignier. À plus de 80 %, ces surfaces correspondent à des forêts privées. Très peu présents sur la façade atlantique, les frênes se rencontrent principalement dans les Hauts-de-France, le Grand Est, la Bourgogne-Franche-Comté et les Pyrénées. Y pousse un volume approximatif de 100 Mm³ « sur pied » : environ 4 % du volume total de bois disponible et, là encore, au 7^e rang des essences exploitables.

En termes économiques, le frêne est classé dans les « feuillus précieux », à savoir des essences à répartition secondaire et à fort potentiel économique. On trouve également dans cette catégorie les érables, les châtaigniers, les noyers alisiers et les merisiers. Pris dans leur ensemble, ces feuillus précieux représentaient, en 2021, 242 000 m³ de bois récoltés, soit 4,3 % du total des feuillus. Bien plus que l'usage ornemental, le frêne est en effet une essence largement exploitée en sylviculture. C'est en tant que bois d'œuvre que le frêne est le plus communément exploité en France. En termes de volumes exploités, ses qualités le placent juste derrière le chêne, le hêtre et le châtaignier. Sa valorisation se fait en bois massif, en placage pour l'ameublement, en menuiserie intérieure, ou plus secondairement en ébénisterie, voire même pour la fabrication d'articles de sport.

►► Risque d'entrée en France

Avec la découverte d'un foyer d'*A. planipennis* en Ukraine en 2019 et sa progression de 300 km depuis le point d'entrée en deux ans (Meshkova *et al.*, 2023), le risque de dissémination naturelle de l'insecte à partir d'un foyer non maîtrisé augmente. Cependant, il concerne surtout à ce jour les pays européens frontaliers de l'Ukraine et de la Russie. En France, une telle entrée « naturelle » semble peu probable à court terme. Le risque d'introduction actuel est donc principalement lié aux activités humaines.

Ce risque a été évalué au niveau européen depuis de nombreuses années. Les principales filières d'introduction identifiées en 2024 sont : le commerce du bois, les emballages en bois massif, les copeaux de bois et les plants de frênes destinés à la plantation, en provenance de pays où le ravageur est présent (OEPP, 2013). La réglementation européenne prend en compte ces risques et régule le commerce de ces produits à risque au travers du règlement (UE) 2016/2021 (Parlement européen, 2016). Ces mesures se sont montrées jusqu'à présent efficaces, comme en témoigne l'absence d'interception de cet agrile au sein de l'UE, mais, avec sa dissémination à travers le monde, le nombre de régions contaminées augmente ainsi que le risque d'introduction

accidentelle. L'actualité est un facteur aggravant : la guerre qui frappe l'Ukraine depuis 2022 déstabilise le pays, tout en augmentant les mouvements humains en provenance de Russie et de marchandises en provenance d'Amérique du Nord.

► Risque d'établissement en France

Le risque d'établissement est en premier lieu conditionné par la présence de plantes hôtes. Dans le cas d'*A. planipennis*, il s'agit de frênes, et nous avons vu qu'il ne s'agit pas d'un facteur limitant, car plusieurs espèces hôtes sont présentes en France et dans de nombreux pays européens (figure 8.2). Les conditions climatiques sont également très importantes en termes d'établissement, et nous présentons ci-dessous les résultats d'un modèle d'aire de distribution potentielle selon les conditions climatiques actuelles et différents scénarios d'évolution du climat (figure 8.3A-E) (Rossi *et al.*, 2024).

Les données d'occurrence disponibles dans l'aire native ainsi que dans les zones d'expansion en Amérique du Nord et en Europe ont été utilisées pour construire un modèle d'aire de distribution. De tels modèles de niche établissent un lien statistique entre la distribution géographique d'une espèce et les conditions environnementales (souvent climatiques) dans les zones où l'espèce est présente (Rossi *et al.*, 2024; voir chapitre 16). Ils peuvent être utilisés pour évaluer l'effet du changement climatique sur l'aire de distribution potentielle de l'espèce, et ainsi anticiper l'évolution probable du risque phytosanitaire (Rossi, 2023). Nous avons utilisé trois modèles : BART (*Bayesian additive regression trees*, Carlson 2020); BRT (*Boosted regression trees*, Elith *et al.*, 2008) et RF (*Random forest*, Breiman, 2001) avec les occurrences disponibles dans la base de données GBIF (GBIF.org, 2023) et les publications d'Orlova-Bienkowskaja et Volkovitch (2018) et Dang *et al.* (2021). Les données climatiques utilisées proviennent de la base de données WorldClim2 (Fick et Hijmans, 2017). Chaque modèle produit une estimation de la favorabilité du climat, qui peut être recodée de façon à prendre des valeurs binaires de type présence/absence. Pour chaque cellule de la zone cartographiée, on calcule la proportion de modèles indiquant des conditions favorables à la présence de l'espèce, ce qui permet d'identifier les régions à risque d'établissement ainsi que celles pour lesquelles les modèles renvoient des valeurs différentes, et sont donc en désaccord. Les résultats obtenus dans de telles zones d'incertitude doivent être interprétés avec prudence.

Le climat est favorable à l'agrile du frêne dans la majorité des pays d'Europe de l'Ouest ainsi qu'en Russie et en Ukraine, où l'insecte s'est établi ces dernières années (figure 8.3A). On observe des régions défavorables à l'insecte en Scandinavie et dans le nord du Royaume-Uni, où le climat est trop froid, tandis que dans le sud de la péninsule Ibérique, les températures sont trop élevées. L'incertitude augmente dans la zone correspondant à la marge nord et nord-est de la distribution (sud de la Suède et de la Finlande, Russie). L'interprétation des résultats dans ces régions doit donc être prudente mais, pour l'essentiel de l'Europe de l'Ouest, nos résultats indiquent que le climat n'est actuellement pas un facteur limitant l'établissement d'*A. planipennis*.

Pour savoir comment cette situation pourrait changer à l'avenir, il est possible d'utiliser les modèles établis en utilisant les données climatiques actuelles avec les prévisions issues des différents scénarios de changements climatiques disponibles dans la littérature. Le Giec a produit plusieurs scénarios d'évolution du climat sur la base de différentes trajectoires socio-économiques de référence (ou *shared socioeconomic pathways*, SSP, tableau 8.1) (Rossi et Rasplus, 2023; voir chapitre 2). Pour chaque SSP

considéré, nous avons utilisé les estimations des conditions climatiques générées par 11 modèles de circulation globale disponibles pour la période 2041-2060 dans la base de données WorldClim2⁽²⁵⁾ (Fick et Hijmans, 2017).

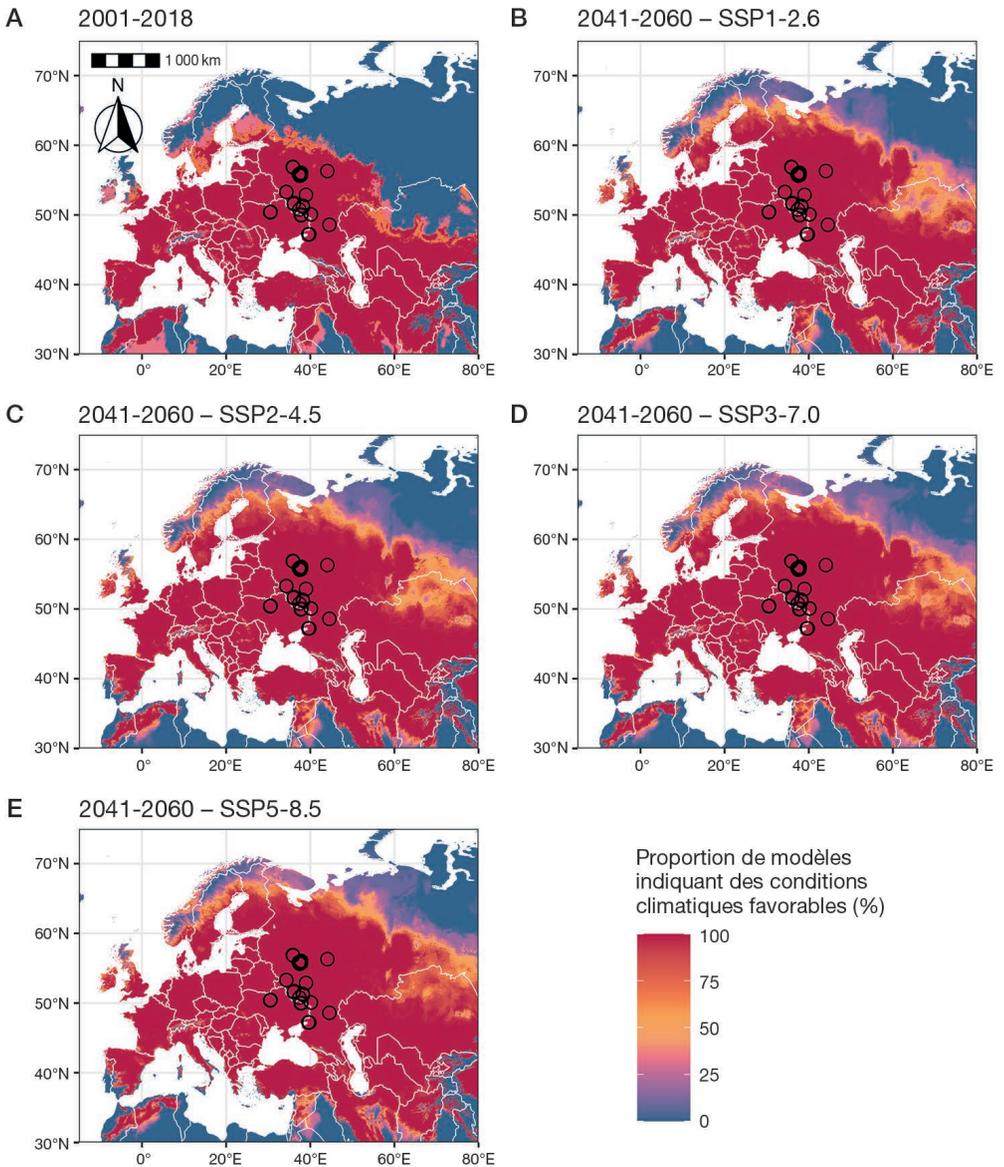


Figure 8.3. Distribution potentielle d'*A. planipennis* en Europe dans les conditions climatiques actuelles et selon différents scénarios de changement climatique pour la période 2041-2060.

Proportion de modèles indiquant des conditions favorables pour la période 2001-2018 (A) ; pour la période 2041-2060 et le scénario SSP1-2.6 (B) ; pour la période 2041-2060 et le scénario SSP2-4.5 (C) ; pour la période 2041-2060 et le scénario SSP3-7.0 (D) ; pour la période 2041-2060 et le scénario SSP5-8.5 (E). Les cercles noirs représentent les signalements d'*A. plannipennis*.

25. https://worldclim.org/data/cmip6/cmip6_clim2.5m.html

Tableau 8.1. Scénarios du Giec utilisés pour la modélisation de l'aire de distribution potentielle d'*A. planipennis* en Europe.

Scénario	Émissions de gaz à effet de serre	Augmentation de la température de surface
SSP1-2.6	Émissions réduites à zéro d'ici 2075	De 1,3 à 2,4°C
SSP2-4.5	Réduction des émissions mais sans atteindre zéro en 2100	De 2,1 à 3,5°C
SSP3-7.0	Augmentation des émissions qui doublent d'ici 2100	De 2,8 à 4,6°C
SSP5-8.5	Augmentation des émissions qui triplent d'ici 2075	De 3,3 à 5,7°C

Chaque scénario représente l'évolution possible des émissions de gaz à effet de serre, et correspond à une augmentation des températures moyennes à la fin du *xxi*^e siècle par rapport à la période de référence 1850-1900.

Les projections des modèles pour la période 2041-2060 selon ces quatre scénarios sont représentées dans la figure 8.3B-E. Dans les différents cas, l'essentiel de l'Europe reste climatiquement favorable à *A. planipennis* pour la période 2041-2060. On remarque une expansion très nette des zones propices à *A. planipennis* vers le nord, et en particulier en Scandinavie, ainsi qu'en Russie et au Kazakhstan. Les modèles indiquent également une dégradation des conditions favorables à l'agrile du frêne dans le pourtour méditerranéen, notamment au sud de l'Espagne et du Portugal ainsi qu'en Sicile, en Sardaigne et en Afrique du Nord. Ces tendances sont d'autant plus marquées que l'on considère les résultats associés à des scénarios prévoyant une plus forte augmentation des températures.

Sachant que trois espèces du genre *Fraxinus* sont largement distribuées en Europe (figure 8.2), et que les conditions climatiques lui sont favorables, le risque d'établissement d'*A. planipennis* apparaît très élevé aussi bien à l'heure actuelle que dans les années à venir. D'autres facteurs, parfois délicats à évaluer et souvent secondaires par rapport à la présence de plantes hôtes et d'un climat favorable, peuvent entraver son établissement. Il s'agit par exemple de la concurrence par des espèces occupant localement les milieux favorables à *A. planipennis* comme d'autres espèces d'insectes xylophages, ou l'existence d'organismes susceptibles de réguler les populations (parasitoïdes, prédateurs, agents entomopathogènes). Ces données sont peu connues pour la France, mais si on considère l'histoire des invasions récentes en Russie ou en Ukraine, il est peu probable que les services de régulations puissent limiter significativement l'établissement de cet insecte. Nous évoquerons plus loin le cas de la chalarose, qui interagira sans aucun doute avec *A. planipennis* si celui-ci s'établit.

► Risque de dissémination

Une fois établie, une population de ravageur se disperse généralement par voie naturelle. On sait ainsi que, même si 90% des femelles pondent dans un rayon de 100 m autour de leur arbre, certaines peuvent aller au-delà de 2 000 m (Mercader *et al.*, 2009; 2016). Cette dispersion est parfois favorisée par les activités humaines (transport passif le plus souvent). Dans les pays nouvellement envahis, *A. planipennis* est déplacé localement *via* le transport de bois de frênes infestés tels que le bois de chauffage, le bois de construction, les matériaux d'emballage en bois et les plantes en pot. Aux États-Unis, le bois de chauffage transporté par les campeurs joue un rôle significatif dans la dissémination (Muirhead *et al.*, 2006).

Dans le cas d'*A. planipennis*, nous pouvons évaluer cette vitesse dans les régions où l'insecte a été introduit. En Russie, la progression est de 13 à 41 km/an. Aux États-Unis, la progression des foyers est très variable, allant de 2,5 km à 80 km/an. Dans le Michigan, où elle a été plus finement étudiée, la progression est d'abord lente (0,4-0,7 km/an dans les nouveaux foyers), puis augmente avec l'accroissement de la population (1,2-1,7 km/an sur des sites plus anciens). Ces chiffres très variables reflètent les deux modes de dispersion de l'insecte. Dans le cas d'une dispersion naturelle, la progression est relativement limitée. Mais, comme évoqué plus haut, la dispersion est très souvent facilitée par les activités humaines : *A. planipennis* est un « auto-stoppeur » reconnu, et dans ces conditions sa progression peut être fulgurante.

L'EFSA *et al.* (2020) donnent l'estimation suivante pour l'Europe : la distance maximale de progression annuelle devrait être inférieure à 1 500 m/an dans 50 % des cas, moins de 3 000 m/an dans 75 % des cas et moins de 10 000 m/an dans 98 % des cas. Ces estimations nous semblent cependant assez optimistes comparées aux chiffres rapportés dans les pays précédemment cités. La France est un pays peuplé, et l'insecte sera probablement introduit dans une zone de forte activité économique. Dans ces conditions, les activités humaines joueront probablement un rôle important en accélérant la dissémination. Quoi qu'il en soit, une progression de plusieurs kilomètres par an est à prévoir en cas d'établissement. La chalarose, qui provoque de fortes mortalités de frêne actuellement, aura sans doute une influence sur la progression d'*A. planipennis*, mais elle est difficile à anticiper : les mortalités d'arbres réduiront sans doute la progression de l'insecte, mais rendront plus difficiles sa détection et la mise en place de mesures prophylactiques.

► Dégâts et autres impacts en cas d'établissement

Dans son aire d'origine, *A. planipennis* ne cause que des dégâts secondaires dans les forêts naturelles dominées par la présence de frênes natifs résistants. À l'inverse, il présente un comportement de ravageur primaire sur les frênes originaires de régions où il n'y a pas eu de coévolution. Ceci est particulièrement vrai en Amérique du Nord, où *A. planipennis* cause des dommages considérables sur toutes les espèces de frênes américains, tant en zones urbaines qu'en forêt (Sun *et al.*, 2023). Depuis son introduction en Amérique du Nord au début des années 2000, des centaines de millions de frênes ont été tués ou abattus, ce qui a entraîné des dépenses dépassant la dizaine de milliards de dollars pour la protection, l'enlèvement et le remplacement des arbres. *A. planipennis* est ainsi considéré comme le ravageur forestier invasif le plus destructeur et coûteux des États-Unis (OEPP, 2021).

Les foyers initiaux d'*A. planipennis* près de Moscou ont été détectés sur l'essence nord-américaine *F. pennsylvanica*, que l'on trouve couramment en ornement dans les villes du nord-est de l'Europe et qui est largement plantée dans les plaines inondables. Par la suite, la propagation de l'insecte en Russie et en Ukraine semble être associée à la présence de ces frênes nord-américains, fréquemment plantés le long des routes. Le frêne européen *F. excelsior* a également été infesté, mais il est relativement rare dans cette partie de l'Europe (Orlova-Bienkowskaja et Bienkowski, 2022). Toutefois, Meshkova *et al.* (2023) signalent des centaines d'*F. excelsior* tués en Ukraine entre 2019 et 2021. Ainsi, il est encore difficile de connaître avec précision le niveau de sensibilité à l'agrile des espèces de frênes présentes en France, et donc d'avancer des chiffres sur l'impact économique qu'aurait l'établissement d'*A. planipennis* en France.

Les dégâts occasionnés par *A. planipennis* viendront affecter une filière déjà largement fragilisée depuis 2008 par la chalarose, causée par le champignon phytopathogène *Hymenoscyphus fraxineus*. Cette maladie, désormais présente partout en France, est rapidement devenue le principal problème sanitaire du frêne. En sus des pertes économiques directes liées à la mortalité des arbres, il convient d'ajouter les impacts économiques indirects ou encore les conséquences environnementales et écologiques. On peut par exemple citer le problème du renouvellement des peuplements de frêne, l'engorgement des marchés du fait des coupes sanitaires, le tassement des sols lié à des exploitations massives, l'isolement des autres essences présentes dans les peuplements, la disparition d'habitats d'intérêt écologique majeur ou encore la déstructuration des paysages. L'irruption d'*A. planipennis* dans ce paysage sanitaire résonne ainsi comme un risque majeur d'un point de vue économique comme écologique, l'insecte venant détruire les rares frênes ayant survécu – et donc potentiellement résistants – à la chalarose.

► Conclusion

Le risque d'entrée d'*A. planipennis* en Europe de l'Ouest est élevé du fait de la dynamique des foyers à l'est de l'Europe. Le risque d'établissement est également très élevé, dans la mesure où plusieurs espèces hôtes sont présentes et où les conditions climatiques actuelles sont favorables, et le resteront vraisemblablement dans les décennies à venir. L'impact socio-économique sera sans doute important, notamment s'il est cumulé à l'action délétère de la chalarose. Une inconnue demeure cependant sur l'ampleur des dégâts occasionnés. Comme nous l'avons vu, sa dissémination actuellement observée en Russie et en Ukraine se fait principalement aux dépens de l'espèce nord-américaine *F. pennsylvatica*, très utilisée dans ces régions en alignement le long des routes. Il reste donc de nombreux points d'interrogation quant à son impact réel sur les peuplements forestiers de *Fraxinus* européens.

Quoi qu'il en soit, il est important de mettre en place des mesures pour faire face à l'invasion probable d'*A. planipennis* en France, et limiter au maximum son impact sur l'environnement et l'économie. Les mesures phytosanitaires retardent l'arrivée de l'insecte, mais n'empêchent pas son invasion à long terme. La lutte biologique est une des pistes à explorer : aux États-Unis, des lâchers à grande échelle de quatre espèces de parasitoïdes d'origine asiatique (*Oobius agrili*, *Spathius agrili*, *S. galinae* et *Tetrastichus planipennis*) ont montré une certaine efficacité dans la réduction des populations d'agriles (Duan *et al.*, 2023). De tels programmes dans les régions européennes où l'agrile est présent pourraient freiner la progression de l'insecte vers l'ouest du continent. Anticiper cette introduction quasi inévitable est aujourd'hui indispensable.

Partie IV

Rôle du changement d'essences dans le déplacement d'insectes bioagresseurs forestiers

Malgré son image de stabilité, la forêt française change. Parmi les principaux facteurs de changement, la gamme des essences présentes en forêt a changé, et cette évolution s'accélère ces dernières années.

Les causes de ces évolutions sont assez bien connues et peuvent se résumer ainsi :

- les grands voyageurs depuis le xv^e siècle ont découvert des essences exotiques aux propriétés suscitant l'envie de les introduire en France ;
- un besoin grandissant de bois à partir des années 1960 a été à l'origine du Fonds forestier national, avec une incitation à planter de grandes surfaces de résineux ; parallèlement, des programmes d'amélioration génétique ont porté sur ces essences, augmentant leur intérêt pour les sylviculteurs en raison de leur croissance plus rapide et de leur meilleure résistance à certains bioagresseurs ;
- la remise en cause de certaines essences à cause leur sensibilité à des bioagresseurs ou à des crises climatiques (tempêtes, sécheresses, etc.) a nécessité des reboisements de grande ampleur ;
- depuis peu, l'anticipation des effets probables du changement climatique invite à revisiter la gamme des essences capables de supporter le changement de climat des décennies à venir.

Dans cette partie IV, après un premier chapitre général sur les répercussions de ces évolutions sur les insectes exotiques envahissants, des retours d'expérience sur la situation passée, mais aussi une approche prospective de la situation à venir sont présentés en particulier pour trois essences : le peuplier, le Douglas et l'eucalyptus. Ces expériences sont en effet riches d'enseignements pour dégager des grands principes relatifs à la gestion des risques biotiques inhérents au monde forestier et à ses cycles de vie, *a minima* d'une durée de plusieurs décennies.

Évolution de la gamme d'essences exotiques forestières et ses répercussions

François-Xavier Saintonge, Philippe Riou-Nivert, Alain Roques

► Les introductions d'essences exotiques en forêt française

Philippe Riou-Nivert

On qualifie d'exotique (opposée à indigène) « une espèce qui a été introduite volontairement ou accidentellement en dehors de son aire de répartition naturelle » (Thévenot, 2013). Mais cette définition interroge. En effet, les aires naturelles ont beaucoup fluctué dans le temps depuis la fin des dernières glaciations (– 10 000 ans), et ces variations se sont cumulées avec des déplacements d'espèces réalisés par l'homme depuis le Néolithique. On distingue donc souvent, parmi les exotiques, les archéophytes, introduites et naturalisées depuis longtemps (noyer, cyprès, olivier, etc.) et les néophytes, introduites depuis 1500 par les savants voyageurs à l'ère des grandes découvertes (robinier, Douglas, cèdres, etc.).

Les essences exotiques en France : une surface faible mais une importance économique forte

Selon l'IGN, toute espèce indigène sur une partie du territoire est considérée comme indigène partout en France. Cela permet de simplifier les classifications en évacuant le problème complexe de la délimitation d'une aire naturelle sur le territoire, et donc d'éviter de qualifier d'exotique une essence qui a été étendue d'une région à l'autre (épicéa en plaine, pin maritime en Bretagne, pin laricio en Sologne, etc.).

Les « vraies » essences exotiques (néophytes absentes du territoire français avant 1500) s'avèrent ainsi n'occuper, contrairement à ce que l'on pense souvent, que 7 % de la surface forestière. On trouve quatre essences principales : le Douglas (3 %), le pin noir d'Autriche, le robinier et les peupliers cultivés (1 % chacun) (figure 9.1).

Au niveau de leur utilisation cependant, ces quatre essences représentent un poids économique non négligeable, fournissant 22 % du bois d'œuvre commercialisé en France. Elles alimentent donc une industrie conséquente, notamment pour la construction, l'emballage ou le panneau. Ainsi, en 2018, le Douglas représentait à lui seul 20 % du bois d'œuvre résineux, et le peuplier 27 % du bois d'œuvre feuillu.

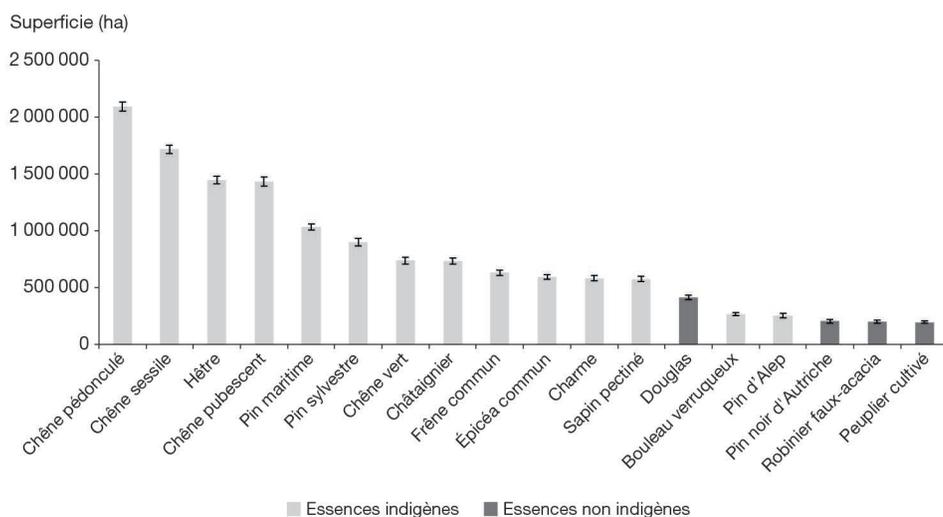


Figure 9.1. Surfaces occupées par les principales essences forestières françaises (source : Inventaire forestier de l'IGN, campagnes 2009-2020).

À la partie supérieure des colonnes figurent les intervalles de confiance.

Ne pas confondre essences exotiques et invasives

Si les essences exotiques ont commencé à être importées à partir de la Renaissance (le robinier par exemple vers 1600), les introductions se sont accélérées au XIX^e siècle, notamment à partir de la côte ouest de l'Amérique du Nord (Douglas, tsuga, thuya, sapin de Vancouver, etc.). Elles sont restées cantonnées longtemps comme essences d'ornement dans les parcs, jusqu'à ce que leur croissance parfois exceptionnelle éveille l'intérêt des forestiers, qui les ont utilisées en forêt après la Seconde Guerre mondiale.

Une essence exotique doit passer par deux phases d'adaptation après son introduction : l'acclimatation si elle supporte les conditions climatico-édaphico-sanitaires de son pays d'accueil, et la naturalisation lorsqu'elle peut se reproduire naturellement sans l'aide de l'homme. Le Douglas et le cèdre de l'Atlas, par exemple, ont franchi ces deux étapes et sont considérés comme naturalisés. Une petite proportion (environ un millième des introductions, toutes espèces confondues) peut éventuellement devenir envahissante et se propager exagérément dans le milieu en menaçant les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes, avec des conséquences écologiques, économiques ou sanitaires négatives (Lévêque, 2008).

Dans d'autres domaines que la forêt, des espèces exotiques ont été introduites et naturalisées de tout temps et forment l'essentiel de notre alimentation : tomate, pomme de terre, riz, carotte ou maïs ne sont pas devenus invasifs et ont contribué à éliminer les famines en Europe. Elles n'ont pas non plus, dans la grande majorité des cas, introduit avec elles de parasites invasifs. Les vraies espèces envahissantes sont souvent des plantes adventices non ligneuses (berce du Caucase, renouée du Japon, etc.) ou aquatiques (jussie, jacinthe d'eau, caulerpe, etc.) ou bien des insectes comme le moustique tigre.

En forêt, très peu d'essences exotiques sont devenues invasives. La liste de l'Union européenne comprend 66 espèces, dont 36 végétaux (en 2020) considérés officiellement

comme exotiques envahissants préoccupants. Parmi eux, un seul arbre, l'ailante glanduleux (sans intérêt forestier). Cependant, 6 autres espèces sont souvent citées par différentes personnalités ou associations comme envahissantes : le robinier faux-acacia, le chêne rouge d'Amérique, le noyer noir, le cerisier tardif, l'érable negundo et le mimosa. Deux seulement, le robinier et le chêne rouge, occupent une place notable en forêt, où elles doivent faire l'objet d'une gestion particulière fondée sur le dosage de la lumière pour limiter leur dispersion, en échange de l'intérêt particulier qu'elles présentent notamment pour la qualité de leur bois. Force est de constater que les autres, introduites pour certaines depuis plus de quatre cents ans, ne se sont pas répandues sur tout le territoire et représentent pour l'IGN des surfaces non significatives. Cela n'exclut pas quelques points chauds, avec localement le développement massif de cerisier tardif par exemple. De même, le robinier, qui peut faire l'objet d'une sylviculture réfléchie en forêt, devient vite difficile à contrôler sur les sols remaniés où il a peu de concurrence (terrils, remblais de voies ferrées, etc.).

Une confusion est souvent faite entre espèces exotiques, considérées ou non comme invasives, et espèces pouvant amener des parasites exotiques invasifs. Ce n'est pas le cas des espèces citées plus haut, ni de la plupart des autres espèces exotiques utilisées en forêt.

Le nombre d'essences exotiques augmente-t-il en forêt ?

Contrairement à d'autres domaines comme l'agriculture, les plantes ornementales ou les animaux de compagnie, la forêt n'a pas fait l'objet d'introductions massives d'essences exotiques. Elles occupent, nous l'avons vu, 7 % de la surface métropolitaine. Les plus anciennes déjà citées, comme le noyer, l'olivier, le châtaignier, le cyprès ou le pin pignon, se sont fondues dans les écosystèmes, sont même devenues emblématiques de certaines régions et sont considérées comme indigènes. Parmi les néophytes, peu ont remporté un franc succès et ont trouvé leur créneau, hormis le Douglas pour la construction, le robinier pour les piquets agricoles et le parquet, le peuplier pour l'emballage ou le pin noir, utilisé pour la restauration des terrains en montagne dans des conditions drastiques que peu d'essences peuvent supporter.

Certaines ont suscité des espoirs, se sont implantées dans certaines régions, mais ne se sont guère étendues, comme le chêne rouge, l'épicéa de Sitka ou le cèdre. D'autres ont presque disparu sous l'effet de maladies indigènes (pin Weymouth), de la sécheresse (sapin de Vancouver, mélèze du Japon) ou du froid (eucalyptus en 1985). La nature a fait le tri. D'autres enfin, pourtant potentiellement intéressantes, sont encore restées dans les cartons (les parcs) et n'ont pas décollé, comme les séquoias, le cryptomère, le tulipier, le nothofagus et bien d'autres.

Toujours est-il que l'IGN n'enregistre pas d'augmentation de la proportion d'essences exotiques depuis quarante ans. Si la surface forestière a beaucoup progressé pendant cette période, c'est dû à 88 % aux essences indigènes.

La nouvelle donne climatique

Nous abordons cependant une nouvelle période marquée par les effets rapides du changement climatique. La pérennité des essences françaises, indigènes comme exotiques, risque d'être remise en cause, au moins partiellement. Les signaux alarmants s'accroissent et les dépérissements s'accroissent. La mortalité a augmenté de 80 % en forêt

dans la dernière décennie (IGN, 2023). Pour la première fois, des essences indigènes emblématiques sont ébranlées en bordure, mais aussi au cœur de leur aire naturelle : épicéa, sapin, chêne pédonculé ou pubescent, châtaignier, hêtre, etc. Leur avenir est incertain, et les avis divergent entre capacité d'adaptation pour certains et risque de quasi-disparition pour d'autres.

La question est posée : l'homme doit-il aider la nature à s'adapter ? Doit-on favoriser la migration d'essences ou de provenances plus résistantes à la sécheresse, par exemple du sud vers le nord ? Doit-on faire à nouveau appel aux essences exotiques, déjà introduites ou encore lointaines, pour boucher les trous et maintenir l'état boisé ? Dans l'ère d'incertitude qui s'annonce, devant la rapidité non prévue des évolutions et face au temps long de la forêt, il semble prudent de ne négliger aucune option et de diversifier autant que possible la gamme des essences.

C'est ainsi que les principaux organismes forestiers, regroupés au sein du réseau mixte technologique Aforce (adaptation des forêts au changement climatique), ont décidé de mettre en place une stratégie préventive. Des travaux ont été développés pour identifier les potentialités des essences, indigènes comme exotiques, selon différentes hypothèses de climat futur (plateforme ClimEssences²⁶), ou pour apprécier sur le terrain leur vulnérabilité aux divers aléas (programme BioClimSol). Des projets sont montés pour explorer la croissance d'essences rares disséminées sur le territoire (programme Refer), d'autres visent l'installation d'expérimentations de comparaison d'essences ou de provenances en *arboreta* d'élimination (programme Reinforce; figure 9.2). Le réseau multipartenaire Esperense est ainsi en train d'installer des essais de comparaison (sur dix ans), de comportement (sur plus de vingt ans) et des îlots d'avenir. Ces derniers visent à planter une essence atypique dans une région, en peuplement pur de quelques hectares, pour observer son comportement. Plusieurs centaines seront bientôt en place.

Contrairement aux introductions historiques, ces essais sont codifiés et répondent à la phase d'acclimatation : il s'agit d'observer la croissance et la mortalité de ces essences souvent mal connues (mais toujours comparées à des essences indigènes). Quel sera leur comportement dans diverses conditions édaphiques et climatiques, leur résistance aux aléas et aux parasites indigènes ? De grandes précautions sont apportées à leur introduction (origine des graines et des plants, passeport phytosanitaire), et leur éventuel caractère invasif est observé pour les éradiquer au moindre risque.

Il est évident que ce mouvement, qui n'en est qu'à la phase préliminaire, ne vise pas à couvrir le territoire français d'exotiques, comme certains le craignent. L'opposition aux essences étrangères a toujours été très forte en forêt, notamment de la part des associations environnementalistes et des naturalistes. L'appréhension est compréhensible lorsqu'il y a menace de modification des paysages ou des écosystèmes ancestraux. La troisième phase de l'intégration des essences exotiques, après l'acclimatation et la naturalisation, est l'acceptation sociale. Des exemples d'intégration réussie existent, comme le pin maritime en Bretagne ou le cèdre dans le sud du Massif central, mais tout dépend de la sylviculture qui sera mise en place. Il est sûr que les peuplements réguliers monospécifiques sur grandes surfaces provoqueront toujours un mouvement de recul, et que le mélange d'espèces, l'enrichissement ou les mosaïques d'îlots

26. <https://climessences.fr>



Figure 9.2. Vue d'une partie de l'arboretum Reinfforce d'Exideuil (Charente) à dix ans : pin maritime, cèdre de l'Atlas, eucalyptus 'gundal' (© CNPF/É. Paillassa).

de quelques hectares seront mieux acceptés. Il existe aussi une peur viscérale que les essences exotiques transportent avec elles des parasites invasifs. Pour l'instant, cela s'est peu produit, et ce sont plutôt les essences exotiques qui ont été victimes de parasites indigènes. Mais le risque existe et est connu. Il fera l'objet de la section suivante.

► Les arbres exotiques favorisent-ils l'arrivée d'insectes invasifs ?

Alain Roques, François-Xavier Saintonge

La forêt a très longtemps été gérée en contexte de stabilité. Le forestier réfléchissait et pilotait sur le temps long grâce à des documents de planification de dix à vingt ans dont l'application ne posait généralement problème qu'à la marge ; les tempêtes en étaient les principales causes de perturbation. L'accélération des échanges intercontinentaux et l'apparition du changement climatique bouleversent aujourd'hui profondément le cadre de la gestion. La mondialisation entraîne l'émergence de bioagresseurs exotiques nouveaux, dont le nombre et l'impact croissent de manière exponentielle, sans aucun signe de saturation (Seebens *et al.*, 2017). En même temps, les bouleversements climatiques induisent des mortalités parfois massives de peuplements forestiers qui affectent les prévisions de récolte (IGN, 2023). L'ensemble de ces phénomènes et leur impact constituent un risque pour la forêt.

Ce contexte invite naturellement le gestionnaire forestier à diversifier la gamme des essences utilisées dans le but de diluer le risque, d'augmenter la capacité des forêts à supporter le climat futur et à affronter le cortège des bioagresseurs à venir.

Aussi, il est légitime de s'interroger, à partir de l'analyse de la « mémoire sylvo-sanitaire », sur la sensibilité des essences exotiques aux ravageurs forestiers par rapport à celle des essences autochtones. Nous tenterons ensuite de décrire une vision d'un futur possible.

Sur le plan quantitatif, le nombre de signalements récents de cas graves, portant sur une quinzaine d'années, dans la base de cas du Département de la santé des forêts (DSF), montre que les essences introduites n'ont pas été plus affectées par des bioagresseurs que les essences autochtones durant cette période (figure 9.3).

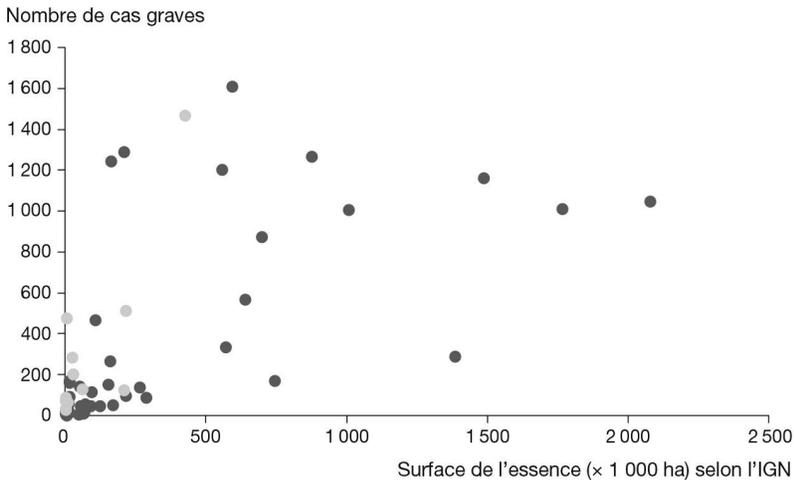


Figure 9.3. Nombre de cas graves de problèmes phytosanitaires par essence signalés de 2007 à 2021 dans la base de cas du DSF pour les principales essences autochtones (39 points gris foncé) et celles introduites (12 points gris clair).

Ainsi, si l'on considère seulement les ravageurs majeurs en termes d'impact (mortalité) dans les forêts françaises depuis un siècle, il est difficile de conclure à un risque plus important sur les essences exotiques que sur les autochtones.

Des mortalités conséquentes ont été observées sur des essences autochtones dues à des ravageurs indigènes, comme le scolyte typographe sur épicéa et d'autres scolytes natifs sur pins sylvestre et noir, mais aussi à des insectes d'origine exotique, comme la pyrale sur le buis.

Certaines plantations d'espèces exotiques en France ont cependant connu des mortalités importantes causées par des insectes indigènes, entre autres sur pin Weymouth (chermès du tronc), sapin de Vancouver (scolytes suite aux sécheresses) et épicéa de Sitka (dendroctone). Néanmoins, l'impact sur ces essences introduites doit être pondéré par le fait qu'elles occupaient avant crise, et fort heureusement, des surfaces plus faibles que celles des essences autochtones touchées. On doit aussi noter que les essences exotiques n'ayant pas de congénère autochtone ont jusqu'alors été peu affectées par les agents biotiques autochtones, le meilleur exemple jusqu'alors en France comme en Europe étant celui du Douglas (voir chapitre 11).

Cependant, les ravageurs exotiques envahissants tendent de plus en plus à devenir des préoccupations phytosanitaires majeures, comme le montrent sur le plan international

les exemples de l'agrile du frêne ou du nématode du pin. C'est donc le couple essence (autochtone vs exotique) × bioagresseur (autochtone vs exotique envahissant) qu'il convient d'examiner.

L'introduction de ces ravageurs exotiques a majoritairement posé problème quand l'organisme provenait d'une zone géographique où il se développait sur un végétal phylogénétiquement²⁷ proche d'une essence autochtone en Europe, et en particulier quand il s'attaquait au même genre botanique. C'est le cas par exemple d'espèces déjà introduites en France, comme la pyrale du buis, associée à l'origine aux buis chinois (Bras *et al.*, 2022). Cependant, près de la moitié des ravageurs exotiques introduits sont restés jusqu'à présent fixés sur leur hôte exotique d'origine. C'est le cas notamment de la plupart des insectes introduits associés aux eucalyptus, aux cèdres, au Douglas, au robinier ou aux légumineuses exotiques arborées (acacias, albizzias, etc.) (Roques *et al.*, 2020).

Impact à venir des bioagresseurs sur les ligneux exotiques introduits en Europe

Actuellement, le règlement européen sur la santé des végétaux prévoit une interdiction générale d'importer des plants de l'extérieur de l'Union européenne pour la plupart des essences forestières. Il s'agit de toutes les essences résineuses et, parmi les feuillus, des genres *Betula* sp., *Diospyros* sp., *Eucalyptus* sp., *Fraxinus* sp., *Juglans* sp., *Prunus* sp., *Quercus* sp., *Robinia* sp., *Tilia* sp.

Comme indiqué plus haut, deux cas peuvent être considérés selon la présence ou non d'essences autochtones congénériques²⁸ à l'hôte d'origine du bioagresseur introduit (figure 9.4).

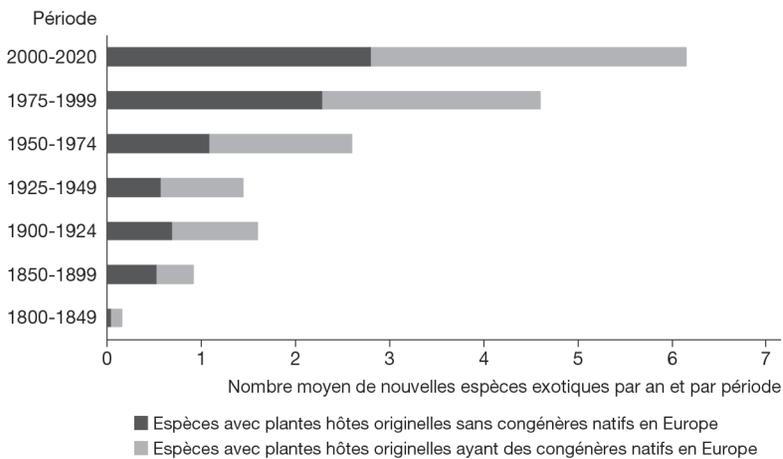


Figure 9.4. Évolution temporelle de l'établissement en Europe d'insectes ravageurs exotiques, en lien avec la présence ou non d'essences congénériques à leur hôte exotique originel (d'après Roques *et al.*, 2020).

27. La phylogénie est l'étude des liens existant entre espèces apparentées. Grâce à elle, on peut retracer les principales étapes de l'évolution des organismes depuis un ancêtre commun, et ainsi classifier les relations de parenté entre les êtres vivants.

28. En biologie, une espèce est congénérique lorsqu'elle appartient au même genre taxinomique qu'une autre.

Présence de congénères autochtones

De nombreuses études ont révélé que la présence de congénères sur le continent où la plante est introduite favorise la colonisation des essences exotiques par les ravageurs autochtones. Déjà dans les années 1970, la surveillance de plantations comparatives de pins exotiques établies par l'Inra avait montré que les pins d'origine nord-américaine et asiatique étaient nettement plus affectés que les pins européens par la processionnaire du pin, même si des différences de sensibilité apparaissaient selon les sections botaniques du genre *Pinus*. Cela avait conduit à déconseiller la plantation de certaines essences de pin jugées trop sensibles, comme *P. ponderosa* ou *P. radiata*. Cet impact accentué sur des essences introduites apparaît lié à l'absence de coévolution entre l'essence exotique et les ravageurs associés au congénère autochtone. Cela se traduit par des mécanismes de défense moins ajustés pour garantir l'équilibre plante-ravageur qui est observé dans les peuplements forestiers autochtones.

Ces mécanismes s'appliquent à des degrés divers aux essences exotiques de pins (Roques *et al.*, 2006), épicéas, sapins, chênes, peupliers, etc. Mais la prise en compte de la phylogénie de chaque genre et de ses sections botaniques est indispensable pour faire un pronostic plus précis de l'impact possible des ravageurs potentiels.

La même absence de coévolution est aussi responsable de l'impact considérable d'espèces ravageuses d'origine exotique quand elles sont introduites dans un environnement où existent des essences autochtones du même genre que celui de leur hôte habituel dans leur pays d'origine. Cet impact, le plus souvent amplifié par l'incapacité (au moins à court terme) d'ennemis naturels autochtones à limiter les populations du ravageur exotique, est bien visible par exemple sur frêne avec l'agrile, alors qu'il n'a qu'un effet réduit sur les frênes dans leur zone d'origine, l'Extrême-Orient. Il en est de même pour les mortalités actuelles de mûriers dans les régions de Sète et de Bordeaux (*Morus* spp.), faisant suite à l'invasion récente du capricorne d'origine chinoise, *Xylotrechus chinensis* (Martel *et al.*, 2023).

Absence de congénères autochtones

Les processus évolutifs nécessitent une longue durée pour permettre l'adaptation de ravageurs autochtones à une essence exotique. On constate ainsi qu'aucun ravageur autochtone n'a pu pour l'instant réellement s'adapter au Douglas, après pourtant une centaine d'années de plantation en Europe. Il en est de même pour le cèdre de l'Atlas, le robinier ou encore les *Chamaecyparis*. En revanche, la niche laissée ainsi vide représente un danger essentiel, car elle peut être encore plus rapidement occupée par l'arrivée de ravageurs exotiques associés à ces essences dans leur région d'origine. Ainsi, l'introduction de scolytes *Dendroctonus* en provenance d'Amérique du Nord pourrait vite remettre en cause la viabilité des plantations de Douglas.

L'explosion du marché mondial des plantes ornementales a effectivement accru le nombre de ravageurs associés à des essences jusqu'alors peu attaquées. En témoignent l'arrivée récente de la cécidomyie *Contarinia pseudotsugae* défoliatrice sur Douglas (voir chapitre 11) ainsi que celle de la cécidomyie *Obolodiplosis robiniae* du robinier (Skuhřavá *et al.*, 2007), toutes deux originaires d'Amérique du Nord. Cette dernière espèce, minuscule et à faible capacité de dispersion naturelle, s'est répandue dans la majeure partie de l'Europe en une dizaine d'années (Roques *et al.*, 2016), vraisemblablement

comme « passager clandestin » entrant accidentellement dans les camions transportant les plants de robiniers entre pays, voire utilisant simplement véhicules et conteneurs comme abris, ainsi que cela a été montré pour la mineuse des feuilles du marronnier d'Inde, *Cameraria ohridella* (Augustin *et al.*, 2010). La combinaison entre ce commerce des plantes et le réchauffement climatique est aussi à prendre en compte, car elle lève progressivement les barrières climatiques empêchant certains bioagresseurs exotiques des régions chaudes de s'établir, notamment sur des ligneux d'origine subtropicale. Les eucalyptus comme les palmiers ont ainsi vu arriver de nombreux nouveaux défoliateurs exotiques ces dernières années (Roques *et al.*, 2020).

► Conclusions et perspectives

Bien que les dégâts sur ligneux exotiques de ravageurs, indigènes comme exotiques introduits, ne semblent actuellement pas plus fréquents, et même dans un certain nombre de cas moindres que sur essences autochtones, cette situation est susceptible d'évoluer dans le futur, avec l'accentuation prévisible des invasions biologiques et leur association avec le réchauffement climatique.

La définition et la mise en pratique rapide de mesures de surveillance adaptées s'avèrent indispensables pour faire face à l'arrivée de ravageurs, le plus souvent inconnus car ne causant pas de dégâts dans leur région d'origine. La mise en place à large échelle de « plantations sentinelles » en France et dans d'autres continents, mêlant plants européens et exotiques, peut permettre non seulement d'identifier les ravageurs exotiques potentiellement susceptibles de causer des dégâts aux arbres européens, mais aussi de tester les capacités des ravageurs autochtones à coloniser les essences exotiques (voir chapitre 15).

Cependant, même si on réussit à les identifier en amont, l'intensification du commerce rend inéluctable l'arrivée de certains de ces ravageurs exotiques. Leur détection la plus précoce possible est un enjeu, particulièrement pour le devenir des essences exotiques comme le Douglas et le cèdre, qui n'ont pas ou que peu de ravageurs déjà connus sur le territoire français.

Chapitre 10

Puceron lanigère du peuplier

Aurélien Sallé, Éric Paillassa

Bien qu'elles représentent une proportion minime de la surface forestière française (2%), les peupleraies occupent la deuxième place dans la production de bois de feuillus, derrière le chêne. Les peupliers sont des arbres faciles à multiplier, à croissance particulièrement rapide. Avec près de 200 000 ha de peupleraies, la France est le premier producteur européen de peuplier, loin derrière la Chine toutefois avec ses 9 Mha de peupliers plantés. Les peupleraies servent principalement à la production de bois d'œuvre utilisé en sciage (construction, lambris et palettes) ou en déroulage (emballage léger et contreplaqué).

La plupart des peupleraies sont conduites en peuplements plantés de manière régulière, équiennes et monoclonales, avec des opérations sylvicoles plus ou moins importantes afin de maximiser la production et la qualité des bois. Les clones – ou cultivars – peuvent provenir de différents types de croisements inter- et intraspécifiques, mais les clones euraméricains (*P. × canadensis* Moench.; *Populus nigra* L. × *Populus deltoides* W. Bartram ex. Marshall) dominent le paysage populinicole français. Actuellement, 10 clones représentent plus de 80% de la production de plants. Ces plantations forestières ont une faible diversité génétique, tant à l'échelle des peuplements qu'à celle du paysage, ce qui peut les exposer davantage aux risques biotiques que les peuplements subnaturels. Les peupleraies sont exposées à des attaques d'agents pathogènes, notamment de rouilles foliaires et de chancre, et d'insectes ravageurs, au premier rang desquels figure le puceron lanigère du peuplier, considéré comme un ravageur majeur des peupleraies du sud de l'Europe (Charles *et al.*, 2014; Sallé *et al.*, 2017).

► Le puceron lanigère : un ravageur atypique

Le puceron lanigère du peuplier, *Phloeomyzus passerinii*, est une espèce native d'Europe et d'Asie, introduite en Amérique du Nord et du Sud. Ce puceron ne se développe que sur les troncs et les branches de peuplier. Les pullulations qui sont à l'origine des dégâts surviennent principalement dans des plantations matures, voire quasiment exploitables, ce qui rend l'attaque d'autant plus cruellement dommageable. Lors de ces pullulations, les troncs peuvent être couverts de colonies de pucerons, et présentent alors une coloration grisâtre caractéristique due à la présence de sécrétions cireuses blanches du puceron et de fumagine noire qui se développe sur le miellat. Les colonies disparaissent en hiver et les principaux symptômes sont

observés au printemps suivant. Sur les troncs, des craquellements superficiels, qualifiés de «peau de lézard», apparaissent, ainsi que des nécroses plus ou moins étendues et des suintements noirâtres. Le symptôme le plus frappant reste l'absence partielle, voire totale, de débourement au niveau des houppiers. Cela entraîne par la suite des pertes de croissance, voire des mortalités massives (Sallé *et al.*, 2017; 2018). Dans certains cas, des mortalités allant jusqu'à 70 % de peuplements matures ont été observées. Les arbres tués sont des arbres vigoureux, sans signe particulier de dépérissement. Ce puceron est par conséquent considéré comme un ravageur primaire des plantations de peuplier.

Plusieurs approches, biochimiques, histologiques, anatomiques et comportementales, ont été menées simultanément afin de comprendre le processus pouvant mener à la mort rapide des arbres infestés, phénomène exceptionnel dans le cadre des interactions arbres-pucerons. Dans un premier temps, le mode de nutrition de l'insecte a été étudié afin de déterminer la nature des interactions entre le puceron et son arbre hôte. Il en ressort que *P. passerinii* ne suce pas de sève, ses stylets étant trop courts pour atteindre le phloème, situé plus profondément dans les tissus corticaux du peuplier. Il se nourrit dans le parenchyme cortical, un tissu mince situé entre l'écorce externe et le phloème (Pointeau *et al.*, 2012). Dans ce tissu, le puceron induit la formation d'un tissu de réaction particulier caractérisé par des multiplications cellulaires intenses et l'apparition de cellules géantes (Dardeau *et al.*, 2014a). Il en résulte un léger gonflement en forme de couronne, perceptible à l'œil sur des boutures à écorce fine mais pas sur des arbres matures. Dans ce tissu modifié, l'amidon et les composés phénoliques disparaissent, alors que les acides aminés s'accumulent (Dardeau *et al.*, 2015). Les pucerons lanigères ont un développement plus court et un taux d'accroissement plus élevé sur ces tissus modifiés, ainsi qu'un comportement d'alimentation modifié, plus efficace (Dardeau *et al.*, 2014b). Ce tissu modifié s'apparente à une galle ouverte, ou pseudogalle. Les changements anatomiques et métaboliques qui s'y déroulent sont bénéfiques aux pucerons, et résultent donc d'une manipulation de l'arbre hôte, médiée par des effecteurs moléculaires contenus dans la salive des insectes (Sallé *et al.*, 2017; Portillo Lemus *et al.*, 2020).

Chaque puceron s'alimentant génère ce tissu réactionnel. Lorsque les troncs sont recouverts d'insectes, c'est donc en grande partie le parenchyme cortical de l'arbre qui est modifié. Ces tissus transformés affectent probablement les réserves carbonées et azotées de l'arbre (Sallé *et al.*, 2017). Des suivis de réserves azotées et carbonées ont été réalisés dans l'écorce de peupliers d'un même clone sensible (I-214), en comparant dans chaque peuplement des arbres infestés et des arbres exempts d'infestation. L'infestation a effectivement réduit de manière significative les teneurs corticales en amidon et en protéines, mesurées en automne, lors de l'infestation (Sallé *et al.*, 2018). La réduction était d'autant plus forte que la durée d'infestation des arbres était longue. Ces teneurs en amidon étaient corrélées positivement avec la proportion de houppier présentant un débourement au printemps, et avec l'accroissement radial mesuré à l'automne de l'année suivante. De plus, les arbres avec les plus faibles teneurs en amidon n'ont pas survécu à l'infestation. Une hypothèse envisageable pour expliquer la mort des arbres suite à une infestation est celle d'un détournement massif, voire d'un épuisement, des réserves carbonées et/ou azotées des arbres par les tissus manipulés agissant comme des puits métaboliques. Durant les pullulations de *P. passerinii*, lorsque troncs et branches sont couverts de colonies, les puits métaboliques générés

pourraient détourner de manière significative les réserves carbonées et azotées destinées au débourrement printanier des peupliers, et ainsi empêcher l'arbre de mettre en place son feuillage au printemps suivant (Sallé *et al.*, 2017 ; 2018).

► Des dégâts émergents liés aux changements climatiques et à la gestion sylvicole

Bien que la première description de l'espèce en France remonte à 1875, les premiers signalements de dommages sont beaucoup plus récents. Les premières pullulations ont été signalées en 1934 en Italie, en 1940 en Espagne et en 1980 en Iran. En France, les premiers signalements remontent à 1996, dans le Sud-Ouest. Depuis, toutes les zones de production ont été touchées, avec une progression graduelle des signalements de pullulations de puceron lanigère vers le nord, jusqu'à des premiers signalements en Belgique en 2011. Cette progression assez régulière en France depuis le milieu des années 1990 laisse supposer une influence du réchauffement climatique sur le taux d'accroissement de l'insecte, favorisant sa bascule vers des niveaux de population épidémiques (Pointeau *et al.*, 2021).

La détermination des besoins thermiques de l'insecte, la construction d'un modèle démographique et l'utilisation de données historiques fournies par le Département de la santé des forêts (DSF) ont permis de tester l'hypothèse d'une influence du réchauffement climatique sur l'émergence de ce ravageur. Le modèle a prédit que, dans la partie nord de la France, le réchauffement climatique aurait en effet permis un dépassement de plus en plus net et étendu spatialement du seuil épidémique minimal, seuil d'accroissement des populations au-delà duquel le risque de pullulation s'accroît de manière significative (Pointeau *et al.*, 2021). Le modèle a prédit notamment des dépassements nets du seuil durant les années particulièrement chaudes de la période considérée (2003, 2006 et 2011), ce qui concorde avec les observations de terrain, indiquant des progressions de signalements aux mêmes périodes dans le nord de la France. Toutefois, d'après le modèle, le seuil minimal était franchi depuis longtemps dans la partie centrale et sud du pays, et le franchissement du seuil ne concorde pas avec la dynamique d'apparition des pullulations. Cela laisse supposer que la propagation des pullulations dans la partie sud et centrale de la France était probablement sous la dépendance d'autres facteurs (Pointeau *et al.*, 2021). L'hypothèse la plus probable est que la composition des peupleraies a été un facteur particulièrement important de prédisposition aux pullulations. En effet, les peupliers interaméricains gravement touchés par la rouille dans les années 1990 ont été remplacés par des clones moins sensibles à la rouille, mais plus sensibles au puceron lanigère.

Plusieurs espèces et hybrides de peuplier peuvent être colonisés par le puceron lanigère du peuplier, mais les hybrides euraméricains sont considérés comme étant les plus sensibles. Sur la base de protocoles développés en Italie, un nouveau test de sensibilité sur boutures a été mis au point en France (Pointeau *et al.*, 2011 ; Sallé *et al.*, 2015). L'évaluation de la sensibilité à partir de boutures a permis de fournir des éléments d'information précoces, avant la plantation, à la filière populicole. Ces tests étaient idéalement couplés à des observations en champ pour les clones déjà plantés, ce qui a permis généralement de valider les prédictions du test. Ces tests ont permis de mettre en évidence que la résistance des clones de peuplier s'exprime au travers de

deux caractères (Pointeau *et al.*, 2011; Sallé *et al.*, 2015). Le premier est la capacité à prévenir l'installation des pucerons sur l'arbre. Suite à la ponte de larves, aucune à très peu d'entre elles parviennent à se maintenir sur clones non sensibles. Le deuxième caractère est la capacité à affecter le développement larvaire. Sur ces clones moyennement sensibles, les larves ayant pu se maintenir présentent un développement significativement ralenti. Sur les clones sensibles, les pucerons parviennent à s'installer et à se développer de manière optimale. Ces deux caractères de résistance seraient en fait liés à la capacité du puceron à manipuler les tissus de sa plante hôte. Sur les clones non sensibles, la manipulation ne fonctionne pas et les dépôts de lignine dans la zone de piqûre empêchent toute différenciation de tissu réactionnel (Dardeau *et al.*, 2014a). Sur les clones moyennement sensibles, le tissu réactionnel se différencie, mais les dépôts de lignine affectent la formation du tissu réactionnel, qui est malformé, et l'accumulation des acides aminés n'est pas significative. Le développement d'un test de sensibilité sur boutures, combiné aux observations de dégâts en peupleraie, a permis de catégoriser la sensibilité des clones disponibles sur le marché en France. La plupart des clones subventionnés étaient soit non sensibles, soit moyennement sensibles. Seuls quelques-uns se sont avérés sensibles.

Au moment où les premières pullulations ont commencé à apparaître, la proportion de clones sensibles commercialisés a progressivement augmenté. La surface des peupleraies en France a augmenté annuellement de 0,9% entre 1982 et 1989, et la production de bois de peuplier a doublé sur la même période. Toutefois, durant cette période, la proportion de clones non sensibles, comme le Robusta ou les hybrides interaméricains, dépassait 50% des ventes de plants, le clone sensible I-214 représentant, lui, 20% des ventes (Terrasson et Valadon, 1998; Baubet et Carouille, 2009). Mais après 1996, la situation s'est inversée, et une poignée de clones euraméricains a commencé à dominer les peupleraies françaises (Naudin, 2016). Dans le Sud, deux clones sensibles (I-214 et Dorskamp, dont le comportement est variable : sensible dans la zone ouest de la France et non sensible à l'est) et un moyennement sensible (I-45/51) ont dominé le paysage populiicole de 1996 à 2000 (Naudin, 2016). Dans le Centre, ces trois clones étaient aussi présents, mais moins fréquents, et le clone non sensible Beaupré était encore largement présent jusque dans les années 2000 dans le Centre et le Nord (Baubet et Carouille, 2009; Naudin, 2016). Une plus forte diversité de clones et la forte présence de Beaupré pourraient avoir contribué à retarder l'apparition de pullulations dans cette partie du pays.

►► La gestion de la crise : au début, plutôt du curatif...

Entre 1996 et 2007, les attaques de puceron lanigère ont peu affecté la filière populiicole au niveau national, seules quelques régions comme le Sud-Ouest et la Bourgogne, où les peupleraies de clones sensibles comme le I-214 étaient les plus représentées, étaient concernées. La position des populteurs touchés était alors pour certains de commencer à réduire l'utilisation du I-214 en replantation. En revanche, la demande industrielle en bois de I-214 étant forte et les prix du mètre cube élevés pour ce seul clone, d'autres se sont engagés dans une stratégie curative, avec la réalisation de traitements avec pulvérisation d'insecticide. Des propriétaires ont ainsi investi dans des équipements de traitement, ou bien ont fait intervenir des prestataires pour réaliser les traitements. Les coûts affichés à l'époque étaient de 150 à 300 €/ha pour un traitement.

Finalement, les surfaces traitées ont été limitées, et un seul traitement permettait généralement à une peupleraie de finir normalement son cycle de production et d'atteindre un volume suffisant pour être normalement valorisée.

La gestion des peuplements existants avec les trois clones sensibles (I-214, Triplo et Dorskamp) a alors consisté en une surveillance accrue des parcelles plantées avec ces clones, en particulier les parcelles de plus de 8 ans ou ayant atteint la circonférence de 80 cm, critères ayant été définis comme le début du risque. Le principe était d'effectuer un traitement insecticide dès qu'une attaque en cours avait été repérée, afin d'interrompre le cycle de reproduction du ravageur. Cette approche présentait deux difficultés : être capable d'identifier les attaques, ce qui n'était pas évident pour des gestionnaires non formés, mais aussi de faire des passages très réguliers dans les peupleraies (toutes les deux à trois semaines pendant la période de végétation). Du fait de ces difficultés, la surveillance a rapidement montré ses limites : les attaques étaient le plus souvent identifiées trop tard, ce qui rendait inutile le traitement insecticide.

La mise en place pratique du traitement insecticide a, elle aussi, rapidement montré ses limites. Tout d'abord, le matériel de pulvérisation nécessaire pour une pulvérisation en hauteur (plus de 10 m) était peu disponible, voire inexistant dans certains secteurs populicoles. Ensuite, l'accès aux parcelles, rendu impossible par la présence d'un sous-étage, a été un élément ne permettant pas de traiter dans certaines régions. Enfin, la gestion de l'eau a aussi été un problème, étant donné que les volumes d'eau nécessaires au traitement étaient importants. La stratégie par traitement curatif s'est donc montrée finalement difficilement applicable.

Pour le gestionnaire, la solution du traitement écartée, seule restait la solution de la surveillance, avec une gestion des dégâts suite aux attaques. À partir de l'intensité des dégâts observés (arbres morts ou dépérissants), le gestionnaire décidait d'exploiter ou pas la parcelle entière ou une partie de la parcelle. Le renouvellement se faisait alors avec un clone non sensible.

►► ... Puis passage au préventif

À partir de 2007, de fortes attaques sur les trois clones les plus sensibles ont été signalées dans de nouvelles régions, et, en 2008, le nombre de parcelles touchées est devenu important. Un recensement des surfaces exploitées en urgence réalisé auprès de huit exploitants a indiqué que plus de 700 ha ont fait l'objet d'une récolte sanitaire suite à des attaques de puceron lanigère (Paillassa, 2009). La récolte rapide des peuplements touchés a permis de limiter l'impact sur la qualité des bois, et donc sur la valeur des bois touchés. En revanche, le puceron attaquant des peuplements non matures, l'impact sur le volume récolté était souvent significatif.

À partir de cette période de fortes attaques, et afin de limiter les risques sur la production de bois de peuplier, le ministère en charge de la Forêt a décidé de ne plus préconiser en plantation (*via* la liste régionalisée des variétés éligibles aux aides de l'État) les trois clones les plus sensibles. Les années suivantes, le message est largement passé auprès des pépiniéristes et des populiculteurs. Cette mesure a eu un effet net sur la plantation de ces trois clones : en 2004, ils représentaient 52 % des plants plantés, en 2010, ce n'était plus que 24 %, et en 2022, ce n'est plus que 2 % (figure 10.1).

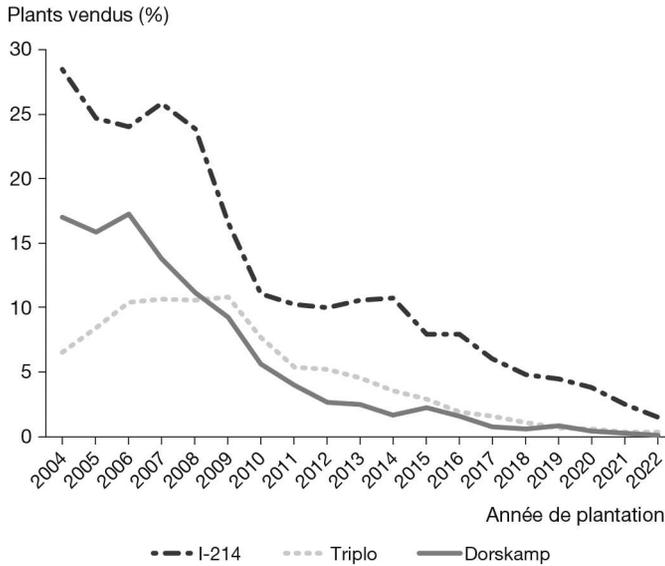


Figure 10.1. Évolution de la part des ventes de plants des trois clones les plus sensibles au puceron lanigère du peuplier de 2004 à 2022 (source : données du ministère de l'Agriculture).

Parallèlement à cette décision d'arrêt de subventions sur ces trois clones largement plantés au début des années 2000, le nombre de clones préconisés par le ministère en charge des Forêts est passé de 30 clones en 2005 à 44 en 2022 grâce aux efforts d'amélioration. Il s'agissait bien évidemment de clones non ou moyennement sensibles au puceron lanigère, issus des recherches récentes en amélioration génétique. Ainsi, en vingt ans, et suite au risque que représente le puceron lanigère, mais aussi la rouille du peuplier, le choix d'exclure les clones à risque a été compensé par une diversification accrue en clones plus sûrs, issus de la recherche européenne.

Pour conclure, si la stratégie de lutte curative à base d'insecticide est apparue au début comme la solution, elle a rapidement montré ses limites à tous les points de vue : pratique, logistique, économique et environnemental. En revanche, la stratégie préventive, fondée sur l'amélioration génétique avec une diversité de clones non ou moyennement sensibles au puceron lanigère, a bien fonctionné et fonctionne toujours aujourd'hui, même si le risque perdure.

►► Impact économique de la crise du puceron lanigère

Du point de vue économique, les attaques de puceron lanigère ont eu un effet limité sur la filière peuplier. Les pertes économiques ont été la conséquence des exploitations anticipées, alors que les peupleraies n'avaient pas atteint le volume nécessaire à l'obtention d'une rentabilité optimale de la production. Ces pertes sur un moindre volume à l'hectare de bois commercialisé ont été essentiellement supportées par les propriétaires concernés. Pour certains, cela a abouti à une opération de production « blanche » qui a permis uniquement d'obtenir un minimum de recettes leur permettant de réinvestir dans une nouvelle plantation. S'agissant des traitements insecticides réalisés, ils ont finalement été peu nombreux et ont induit des surcoûts affectant la rentabilité finale.

Les utilisateurs de peuplier (entreprises du contreplaqué ou de l'emballage léger) ont, quant à eux, toujours pu trouver les approvisionnements en bois dont ils avaient besoin dans les parcelles non touchées ou dans les parcelles de clones non sensibles. Cependant, pour les industriels demandeurs spécifiquement d'une ressource en bois de I-214 pour sa « blancheur » et sa légèreté, la situation a été différente, car la ressource qu'ils utilisaient s'est fortement amoindrie, mais avec un étalement dans le temps important. Pour eux, l'impact économique des attaques de puceron lanigère a été réel, car ils ont été obligés de revoir leur politique d'approvisionnement, voire d'adapter leur procédé industriel à une ressource en bois de peuplier différente.

Pour conclure, l'impact économique des attaques de puceron lanigère a été limité, car une solution viable existait avec l'existence de clones non ou moyennement sensibles, mais aussi grâce à la dynamique des populations du ravageur qui a permis d'avoir des années sans attaque, ou des attaques limitées, diluant dans le temps les pertes de ressource en bois pour cette essence à croissance rapide. Cette solution devrait perdurer avec l'arrivée de nouveaux clones tolérants au puceron, qui augmentent la diversité génétique de la peupleraie française, et, pour certains, une promesse de qualité de bois proche de celle du I-214, offrant aux utilisateurs de ce clone une alternative satisfaisante.

Chapitre 11

Retour d'expérience du Douglas

François-Xavier Saintonge, Marie-Anne Auger-Rozenberg, Bernard Boutte, Béatrice Courtial, Jérôme Gaudry, Morgane Goudet, Philippe Riou-Nivert

► Historique de l'introduction du Douglas en France

Philippe Riou-Nivert

Quoique le genre *Douglas* ait existé en France avant les grandes glaciations, ces dernières l'ont éliminé du territoire, comme beaucoup d'autres essences. Il n'a ainsi pas pu contribuer à la reconquête postglaciaire qui a progressivement permis de reconstituer la couverture boisée depuis dix mille ans. Sa réintroduction est donc le fait de l'homme, qui l'a « redécouvert » sur la côte ouest de l'Amérique du Nord et l'a introduit au milieu du XIX^e siècle en Europe. Il est donc qualifié aujourd'hui d'essence exotique.

Des débuts difficiles

Le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) fut découvert en 1792 par Archibald Menzies, botaniste attaché au voyage exploratoire du capitaine Vancouver sur la côte pacifique américaine. Il fut ensuite décrit, ramené en Angleterre et popularisé en Europe par David Douglas, jeune naturaliste écossais qui lui donna son nom courant. Il fut introduit en France en 1842, où il resta un siècle comme ornement des parcs en compagnie des séquoias ou du cèdre du Liban.

Si sa hauteur peut dépasser 100 m dans son aire naturelle, il démontra dans sa patrie d'accueil des capacités de croissance tout aussi exceptionnelles, dans un climat pourtant bien différent de celui saturé d'eau des pentes des montagnes Rocheuses. Un arbre qui atteint 40 m de haut à 50 ans et dépasse tous les arbres indigènes ne pouvait qu'impressionner les forestiers, qui lui accordèrent progressivement une place de choix. Lors de la grande vague de reboisements d'après-guerre appuyée par le Fonds forestier national, il surclassa bientôt le pin sylvestre, l'épicéa et toutes les autres essences exotiques. Il devint rapidement à partir des années 1970 la seconde essence plantée en France, place qu'il conserve aujourd'hui derrière le pin maritime (figure 11.1).

Le bois de Douglas a été un peu boudé à ses débuts, car les bois blancs (sapin, épicéa) étaient plus prisés que les bois rouges. Comme pour toutes les essences nouvelles, il fallait que les utilisateurs le testent. Il passa vite toutes les épreuves de qualification et fut intégré dans la normalisation française et européenne.

Aujourd'hui, la France est devenue le premier producteur européen de Douglas, et le massif français est le second derrière celui d'Amérique du Nord.

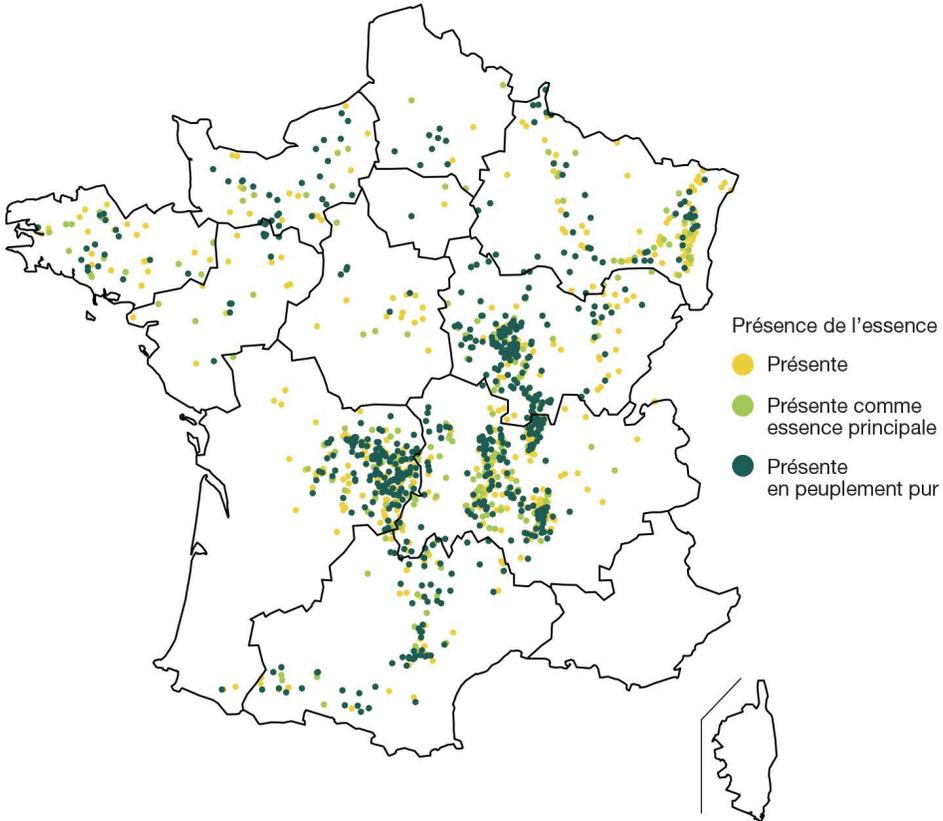


Figure 11.1. En France, le Douglas est très plastique et peut pousser dans de nombreuses régions, mais il affectionne particulièrement les bordures du Massif central : Auvergne-Rhône-Alpes, Nouvelle-Aquitaine, Bourgogne-Franche-Comté et Occitanie (source : IGN, 2023).

Une ascension irrésistible

Quels sont les atouts du Douglas ?

- C'est une essence plastique qui tolère tous les terrains, sauf trop mouilleux ou calcaires. Elle demande un climat si possible arrosé (800 mm/an), mais supporte mieux la sécheresse que d'autres.
- C'est une essence à croissance rapide et soutenue, et sa rectitude est excellente. Son accroissement moyen annuel de $15\text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$ dépasse de loin celui de tous ses concurrents.
- La qualité de son bois s'est imposée : propriétés mécaniques hors pair, même s'il a poussé rapidement, grande durabilité du duramen sans traitement. Il est susceptible de tous usages en construction (charpente, lamellé-collé, etc.), parement (bardage, lambris, etc.), menuiserie, en intérieur comme en extérieur.
- Il a fait l'objet d'un gros travail d'amélioration génétique, avec une évaluation des différentes provenances et la création de vergers à graines en renouvellement perpétuel pour

s'adapter aux évolutions climatiques. Les pépiniéristes ont développé des techniques de production de plants en racines nues ou en conteneurs qui facilitent sa reprise.

– Depuis un siècle et demi, il a été épargné par la plupart des bioagresseurs. Si les parasites indigènes comme le fomes ou les scolytes du sapin s'essaient sur lui, il reste jusqu'ici à l'abri d'épidémies de grande ampleur (voir néanmoins le cas de la cécidomyie dans la section suivante). Sa résistance au vent est plutôt meilleure que celle de son concurrent direct, l'épicéa, et dépend fortement de la sylviculture.

– Il est soutenu depuis 1993 par une interprofession particulièrement dynamique, France Douglas, qui assure une promotion sans faille de l'essence depuis l'amont vers l'aval (qualification du matériau, offre, produits, etc.).

Avec de tels atouts, comment s'étonner que le Douglas ait connu un développement explosif? Avec ses 424 000 ha en 2022, il n'occupe pourtant encore que 3% de la surface forestière française, mais sa forte productivité et ses 135 Mm³ sur pied lui permettent de représenter 5% du volume national, pratiquement à égalité avec les massifs de pin sylvestre ou de pin maritime, deux fois plus étendus (IGN, 2022). En outre, le massif de Douglas est jeune, avec un âge médian de 40 ans, et s'accroît de près de 6 Mm³/an.

La récolte est soutenue : en 2021, avec 3,3 Mm³/an, il représente 15% du bois d'œuvre total et 20% du bois d'œuvre résineux récolté en France. Au niveau des produits transformés, avec près de 1,4 Mm³ sciés, il représente 16% des sciages français et 19% des sciages résineux (Agreste, 2023).

Évidemment, le Douglas ne s'arrêtera pas là. L'évolution de la récolte depuis 1990 montre une croissance continue, et la production de sciage, estimée par France Douglas, devrait dépasser le tiers de la production nationale de sciages résineux en 2030-2040 (figure 11.2).

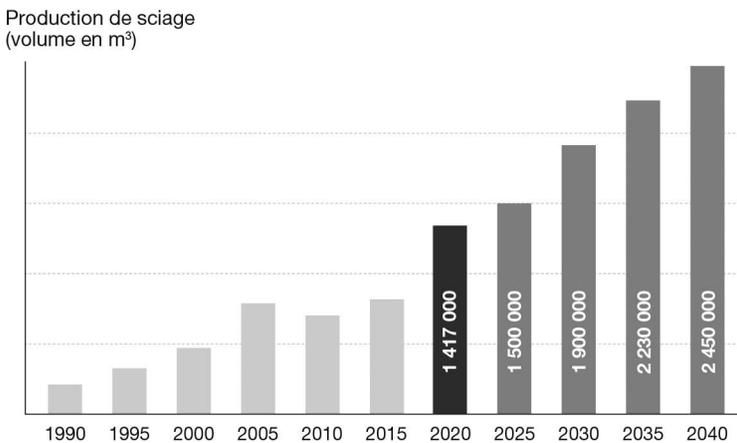


Figure 11.2. Évolution de la production de sciages avec projection jusqu'en 2040 (source : étude de ressource FCBA-France Douglas 2018, et données Agreste).

Les points de vigilance

Le panorama que nous venons de brosser peut paraître idyllique. Mais toute médaille a son revers. Il convient donc d'être attentif à un certain nombre de points qui demandent réflexion.

- Si le massif est en pleine croissance et accumule du bois sur pied par vieillissement, sa surface stagne depuis plus de dix ans, et on a pu craindre un trou de production après 2040. La reprise des plantations (11 M de plants produits en 2018-2019) suite aux plans de relance de l'État est cependant source d'espoir.
- Le Douglas a subi des revers suite aux sécheresses répétées depuis 2003, notamment au sud du Massif central ou en Bourgogne. S'il a plutôt mieux résisté que d'autres essences grâce à l'absence en Europe de bioagresseurs secondaires majeurs, l'évolution continue du changement climatique suscite des inquiétudes. Les plantations en plein découvert subissent des taux de mortalité croissants. De même, les problèmes de dégâts de gibier ou d'hylobe ne sont toujours pas résolus. L'épée de Damoclès de l'apparition ou du développement de parasites invasifs (provenant ou non de son aire naturelle), qui l'ont pour l'instant relativement épargné, n'est pas non plus à exclure.
- Le Douglas est devenu localement, depuis une dizaine d'années, le point de mire des associations environnementalistes. On lui reproche d'être un arbre exotique et de faire l'objet d'une sylviculture industrielle en peuplements réguliers, ce qui implique en général un renouvellement par coupes rases qui altèrent le paysage.

Tous ces points doivent être examinés par les sylviculteurs de Douglas comme par les utilisateurs, car ils ne sont pas près de disparaître. Il va falloir réfléchir à une évolution de la sylviculture qui permette de prendre en compte à la fois l'augmentation des risques, notamment climatiques et sanitaires, et les attentes de la société. Parmi les différentes options de diversification des itinéraires sylvicoles, une sylviculture incluant des mélanges d'essences en plein ou par parcelles sur de plus petites surfaces apparaît (figure 11.3); elle est encouragée par les plans de relance de l'État. Des tentatives de régénération naturelle ou d'irrégularisation des peuplements en milieu de cycle pourraient aussi être envisagées dans certains cas.



Figure 11.3. Vers une diversification des sylvicultures (régénération naturelle) (© CNPF/B. Borde).

Toujours est-il que le Douglas est devenu un atout majeur de la forêt française et qu'il mérite toutes les attentions dans la période d'incertitude qui s'impose désormais au forestier.

► Les problèmes entomologiques du Douglas en France

François-Xavier Saintonge

Depuis son introduction en France au milieu du XIX^e siècle, et malgré une surface couverte désormais très importante en moyenne montagne, les insectes ravageurs inféodés au Douglas vert sont peu nombreux en France et, jusqu'alors, aucun n'a généré de problème majeur (Legrand, 1998; Forster et Odermatt, 2017; Bastien *et al.*, 2019).

L'éloignement phylogénétique du Douglas des autres résineux fortement présents en France explique assez simplement pourquoi la faune des résineux européens n'a pas rapidement colonisé le Douglas. Par ailleurs, les mesures réglementaires lors des importations limitent beaucoup le risque d'introduction des espèces de la zone native du Douglas.

En commençant par les aiguilles, le chermès du Douglas (*Gilletteella cooleyi*) est un piqueur-suceur très fréquent sur l'ensemble du territoire, mais qui ne pose jamais de problème majeur sur les arbres atteints; l'espèce a été introduite avec des plants depuis leur zone d'origine. Les jeunes peuplements sont généralement les plus atteints. Ils peuvent montrer un aspect givré dû aux sécrétions cireuses blanches produites par les insectes. Ces derniers peuvent alterner au cours de leur cycle avec l'épicéa de Sitka; dans certains cas, l'alternance n'existe pas et la reproduction se fait uniquement par parthénogenèse.

Les défoliateurs sont rares sur Douglas, et les quelques attaques observées de processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*), voire exceptionnellement de bombyx disparate (*Lymantria dispar*), n'ont eu que des conséquences mineures. En jeune plantation, les consommations des charançons phyllophages des genres *Strophosomus* et *Polydrusus*, pour ne citer que les principaux, classiques sur résineux, restent également sans conséquence notable.

Introduite d'Amérique du Nord et observée depuis 2015 dans la douglasaie française, la cécidomyie des aiguilles du Douglas (*Contarinia pseudotsugae*) est probablement actuellement un des insectes les plus dommageables de l'essence. C'est pourquoi la section suivante lui est consacrée. En résumé, l'insecte pond sur les aiguilles lors du débourrement de l'arbre, et les larves vont miner les aiguilles jusqu'à l'hiver, entraînant leur déformation et un changement de couleur, traduisant une dégradation de l'activité photosynthétique. La nymphose s'opère dans le sol, et l'émergence des adultes coïncide avec le débourrement des arbres. En une dizaine d'années, la quasi-totalité de la douglasaie française a été colonisée, mais les dégâts ne sont réellement visibles qu'environ cinq ans après l'arrivée de l'insecte dans une nouvelle zone. Alors qu'il est clairement avéré que les attaques, même d'ampleur, n'entraînent pas de mortalité, la réduction de croissance est prouvée, mais n'est pas de nature à remettre en cause le choix de l'essence.

Les insectes des cônes et des graines peuvent être dommageables pour l'essence, puisque la majorité des boisements ou reboisements se font par plantation et que les

graines issues des vergers à graines constituent une denrée précieuse, surtout lorsque la demande augmente, comme c'est le cas actuellement. Le chalcidien *Megastigmus spermotrophus*, introduit au XIX^e siècle, et la punaise *Leptoglossus occidentalis*, introduite en 2006 en France, sont les deux espèces les plus dommageables sur Douglas. À noter des attaques sur pousses de la pyrale des cônes des pins (*Dioryctria mutata*) sans impact majeur.

Exception, l'hylobe du pin (*Hylobius abietis*) n'a eu aucune difficulté à s'adapter au Douglas. Largement répandu sur tout le territoire, ce gros charançon, qui se reproduit dans les souches des résineux fraîchement exploités, commet des morsures sur les jeunes plants si la plantation suit rapidement la coupe. Lorsqu'elles deviennent coalescentes, ces morsures peuvent entraîner la mort d'une part importante d'une jeune plantation de Douglas dans un délai bref, l'essence étant particulièrement attractive pour les adultes de l'insecte. Sur un échantillon de plus de 7 000 plantations d'essences résineuses, une analyse en régression logistique multiple de la mortalité due à l'hylobe a révélé que le Douglas était près de trois fois plus sensible que le pin maritime, pris comme référence (*odds ratio* corrigés des essences plantées) (Saintonge *et al.*, 2023) (figure 11.4). Cette problématique constitue la principale contrainte à l'installation du Douglas après des coupes de résineux.

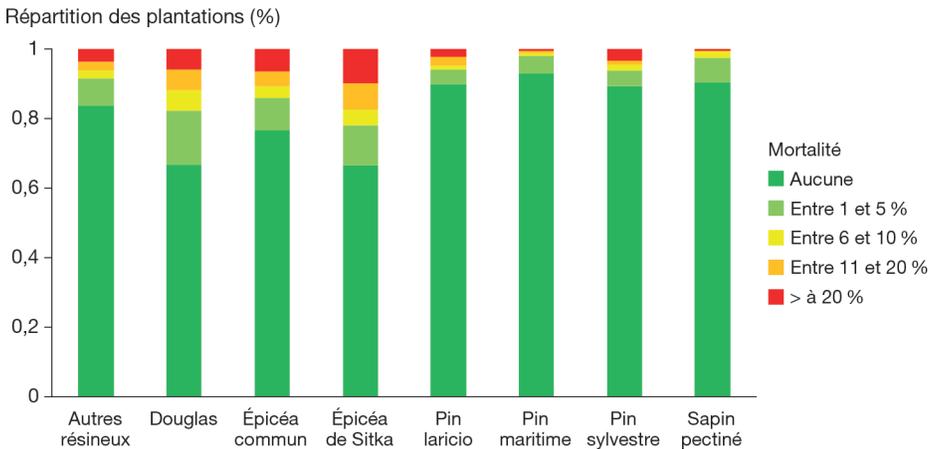


Figure 11.4. Proportion de mortalité due à l'hylobe dans des plantations (7 232 au total) selon l'espèce plantée (Saintonge *et al.*, 2023).

Beaucoup plus anecdotiques, les hylastes (*Hylastes* sp.), scolytes du collet des plants, et le charançon *Otiorhynchus coecus* peuvent commettre des dégâts proches, mais d'ampleur beaucoup plus faible.

Le Douglas n'est pas indemne des attaques des larves de hanneton (*Melolontha melolontha* et *M. hippocastani*) lorsqu'il est planté dans des conditions où les niveaux de population sont importants, si bien que les cas graves sont finalement peu fréquents.

Problème majeur chez les résineux, le Douglas n'est pas épargné par les scolytes, mais les plus dangereux, présents dans la zone d'origine de l'essence, n'ont jusqu'alors pas franchi l'Atlantique. Cependant, les scolytes des résineux européens (sapin et épicéa notamment) ont tenté de franchir la « barrière du genre » (Gillette et Saintonge, 2023).

Et ce sont les scolytes du sapin qui se sont jusqu'alors les mieux adaptés au Douglas, les seuls à boucler leur cycle complet sur ce genre botanique, différent de celui sur lequel ils ont coévolué. Dans les zones où les mortalités de sapin sont importantes, les trois espèces de *Pityokteines* (*P. curvidens*, *P. spinidens* et *P. vorontzowi*) sont fréquemment observées sur le tronc des Douglas et, comme sur sapin, c'est la portion du tronc située dans la partie basse du houppier qui est préférée. Mais, à la différence des sapinières stressées, les douglasaies soumises à des stress hydriques forts ne permettent pas aux populations de *Pityokteines* de pulluler, leurs niveaux de populations restant endémiques sur Douglas. *A contrario*, y compris dans les zones où il pullule, le typographe n'affectionne clairement pas le Douglas. Même si des attaques ponctuelles sont assez fréquemment observées, la reproduction de l'insecte ne s'observe qu'exceptionnellement. Le plus souvent, les adultes perforent l'écorce, mais le développement des galeries larvaires ne se fait pas. Les scolytes acuminé et chalcographe se retrouvent également sur Douglas, mais là aussi les dommages restent négligeables sans développement épidémique (figure 11.5).

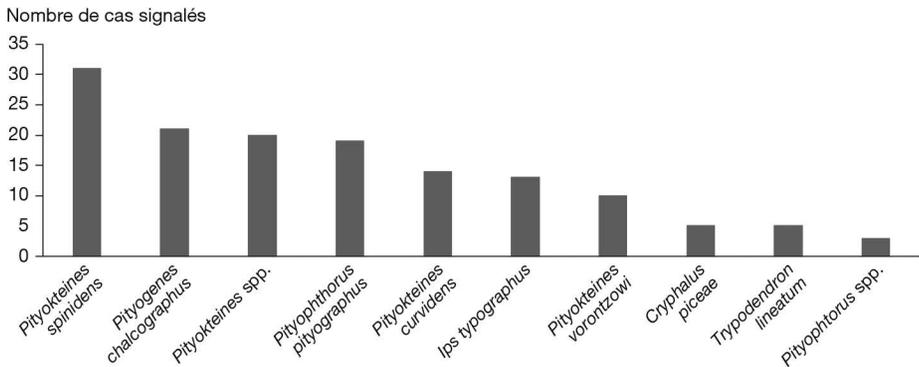


Figure 11.5. Principales espèces de scolytes observées sur Douglas et occurrence de 2007 à 2023 (base de cas de signalements spontanés du Département de la santé des forêts).

À noter l'absence de scolyte ou autre insecte secondaire dans les cas de « rouge physiologique » qui s'observe vers 5-10 ans, malgré parfois une quantité d'arbres stressés importante.

Enfin, le bois de Douglas est peu sensible aux insectes du bois, y compris lorsqu'il est exploité. De rares attaques du lymexylon *Hylecoetus dermestoides* et du scolyte généraliste *Xylosandrus germanus* sont parfois observées sans que cela pose problème aux scieurs.

► La cécidomyie du Douglas en France

Morgane Goudet, Jérôme Gaudry, Béatrice Courtial, Marie-Anne Auger-Rozenberg

La cécidomyie du Douglas, *Contarinia pseudotsugae* (Diptera: Cecidomyiidae), est une petite mouche gallicole nord-américaine dont la larve vit la majeure partie de son cycle au sein des aiguilles de Douglas, sur lesquelles elle provoque des galles. Décrite pour la première fois dans son aire d'origine par Condrashoff en 1961, avec deux autres espèces avec lesquelles elle forme un complexe (*C. constricta* et *C. cuniculator*), elle est présente dans toute l'aire de répartition de son hôte,

le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), depuis la Colombie-Britannique (Canada) jusqu'à la Californie (États-Unis). En Amérique du Nord, *C. pseudotsugae* est considérée comme l'espèce la plus abondante des trois cécidomyies du Douglas, et celle qui provoque les infestations les plus régulières et les dégâts les plus importants (Condrashoff, 1962), mais les études scientifiques restent peu documentées sur cette espèce dans sa zone d'origine.

En Europe occidentale, des individus ont été signalés pour la première fois en plusieurs endroits de Belgique et des Pays-Bas en 2015, puis en France et en Allemagne en 2016 (Leroy *et al.*, 2015; Eppo, 2019).

Compte tenu de l'importance de son hôte végétal décrit dans la section « Historique de l'introduction du Douglas en France », cette introduction a vite suscité de vives inquiétudes de la part des sylviculteurs, au moment où la part du Douglas dans les reboisements croît fortement.

Après avoir présenté la cartographie de l'expansion de l'insecte sur le territoire, cette section présentera des résultats préliminaires sur le statut taxonomique des spécimens exotiques et leur variabilité génétique en France à l'aide d'un marqueur moléculaire. De plus, des mesures de l'impact sur les arbres affectés seront présentées.

Une introduction récente, une expansion rapide, des hypothèses éclairées par la biologie moléculaire

Expansion en France

Les premières détections européennes de la cécidomyie ont eu lieu aux Pays-Bas et en Wallonie (Belgique) en 2015. Les atteintes, déjà marquées, témoignaient d'une arrivée sans doute quelques années auparavant, et des séquences ADN présentes dans la base de données mondiale BOLD (*Barcoding of life database*), qui regroupe des millions d'espèces répertoriées avec leurs codes-barres ADN, indiquent la présence de l'insecte en Rhénanie-Palatinat en Allemagne dès 2012 (Geiger *et al.*, 2016). En conséquence, les services forestiers français étaient en alerte sur l'arrivée probable de l'insecte dans les douglasaies du nord-est de la France. Cette crainte se confirma fin 2015. Depuis, l'expansion de l'insecte, tracée par le réseau de correspondants-observateurs du Département de la santé des forêts (DSF), a rapidement atteint les zones de production françaises du Douglas (figure 11.6).

Approche préliminaire de la phylogéographie de la cécidomyie du Douglas dans la zone d'introduction

Comme précisé dans l'introduction, le terme générique de cécidomyie du Douglas regroupe en réalité trois espèces cryptiques : *C. pseudotsugae*, *C. constricta* et *C. cuniculator*. Étant donné les incertitudes qui demeuraient sur le statut taxonomique des insectes introduits en Europe, l'unité de recherche de Zoologie forestière d'INRAE (URZF) a travaillé sur l'identification précise de l'espèce invasive en Europe, en utilisant le séquençage du fragment barcode de l'ADN mitochondrial extrait à partir d'individus (adultes et larves) collectés en Belgique et en France. Pour chaque individu, un fragment de 549 paires de bases du gène mitochondrial codant pour la sous-unité 1 de la cytochrome oxidase (COI) a été séquençé. Ces séquences ont été comparées avec des

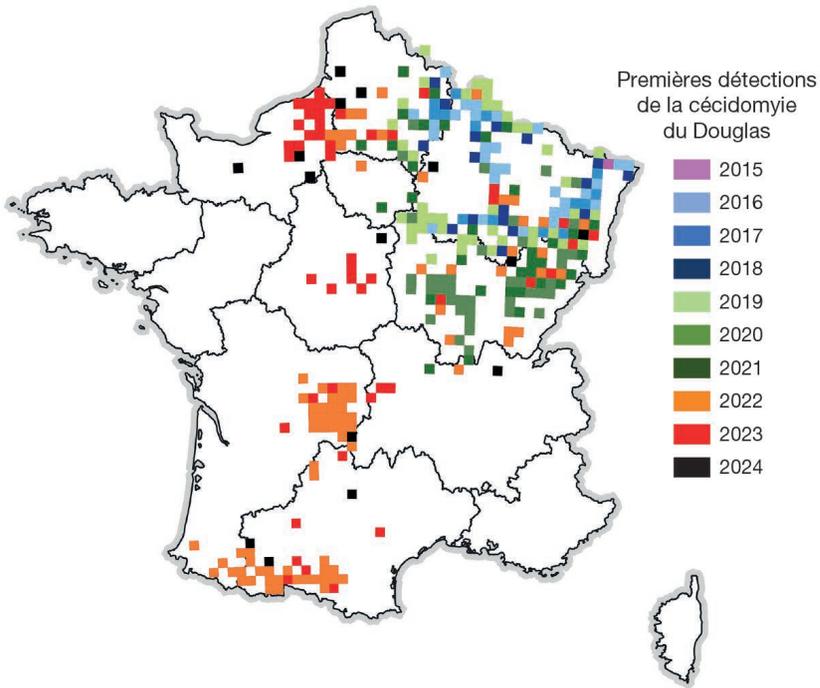


Figure 11.6. Expansion de la cécidomyie du Douglas en France de 2015 à 2024.

séquences présentes dans les bases de données BOLD²⁹ et GenBank NCBI³⁰, qui renferment des barcodes issus de spécimens collectés en Colombie-Britannique (Canada) et dans les États du nord-ouest des États-Unis, et identifiés comme *Contarinia* sp. Elles ont également été comparées avec des séquences de *C. pseudotsugae* de la zone d'origine identifiées par des entomologistes nord-américains. Les analyses ont confirmé que les spécimens présents en Europe appartenaient bien à l'espèce *C. pseudotsugae* (>99,7% de similarité avec *C. pseudotsugae sensu stricto*, et seulement <93,6% de similarité avec *C. cuniculator*).

L'URZF a ensuite étudié le processus d'invasion en regardant la distribution des haplotypes (groupe d'allèles de différents gènes habituellement transmis ensemble) et la diversité génétique spatiale des insectes. Un réseau d'haplotypes a été construit, ce qui permet de définir les liens de parenté entre les individus (les plus apparentés étant ceux présentant le moins de différences génétiques) et de mettre en évidence une structuration hiérarchique des relations de parenté entre les haplotypes observés. Pour cela, les chercheurs ont séquencé 25 individus wallons, 29 français, et récupéré 2 séquences allemandes, 7 séquences suisses et 16 séquences nord-américaines (Colombie-Britannique au Canada et État de Washington aux États-Unis) présentes dans la base de données BOLD. Les 16 séquences nord-américaines correspondant à 14 haplotypes différents mettent en évidence la très grande variabilité haplotypique existant dans la zone d'origine.

29. <http://www.boldsystems.org/>

30. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

Dans le jeu de données européen étudié (figure 11.7), on observe 5 haplotypes, nommés HT1 à HT5. Les haplotypes HT1, HT2 et HT3 sont communs à la zone d'origine et à la zone d'introduction. Les haplotypes HT1, HT3 et HT4 sont présents en Belgique, zone probable de première infestation d'après les données historiques. Tous les individus prélevés en France dans les régions du Grand Est et des Hauts-de-France entre 2016 et 2018 possèdent le même haplotype (HT1), suggérant plutôt une expansion naturelle de l'insecte depuis la zone d'introduction primaire en Wallonie. Les haplotypes HT2 et HT5, très proches de HT1, ne sont observés ni en Wallonie ni dans le nord de la France, mais sont présents respectivement dans le sud de la France et en Suisse. Ils pourraient résulter soit de nouvelles introductions depuis la zone d'origine (HT2 est présent au Canada), soit d'introductions d'haplotypes non (encore) détectés depuis la Wallonie, sans qu'on connaisse encore les modes d'introduction.

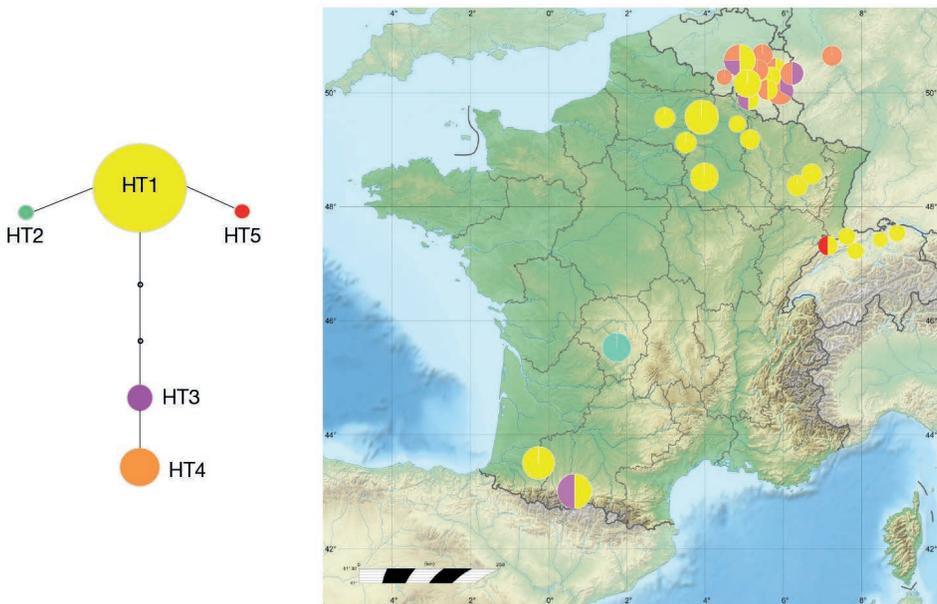


Figure 11.7. Réseau d'haplotypes et carte de distribution des haplotypes en Europe.

L'apport de la génétique, bien que préliminaire à ce stade, permet de mettre en évidence le rôle de l'homme dans les introductions inter et intracontinentales de cet insecte, auxquelles viennent vraisemblablement s'ajouter des processus de propagation naturelle des adultes de proche en proche dans les douglasiaies françaises depuis le nord-est de la France.

Éléments de biologie sur le territoire français

Les analyses moléculaires ont donc montré qu'à ce jour seule *C. pseudotsugae* a été observée en Europe.

La biologie de la cécidomyie est conforme à celle de l'insecte dans sa zone d'origine. À noter que dans ces territoires, l'insecte n'est pas considéré comme dommageable,

seuls les Douglas destinés à produire des « sapins de Noël » sont parfois protégés chimiquement contre l'insecte (Condrashoff, 1962; West *et al.*, 1991).

L'insecte est monovoltin. L'émergence de l'adulte qui a hiverné dans le sol correspond à la phase de débourrement de l'arbre; cette coïncidence phénologique semble déterminante pour la réussite de la ponte. Rapidement, la larve néonate pénètre l'aiguille par sa face inférieure pour y rester jusqu'à la fin de l'année. Se succèdent 3 stades larvaires, la larve n'affectant qu'une aiguille au cours de son développement. La présence de la larve dans l'aiguille et sa consommation interne génèrent une déformation – l'aiguille se coude – et des décolorations, allant du jaune au cours de l'été au violet en automne (figure 11.8). Au cours de l'hiver, l'aiguille affectée contenant la larve tombe au sol; la larve se nymphose dans le sol en attendant le printemps. La seconde pousse du Douglas, l'été, n'est jamais affectée, si bien que, lorsque les attaques sont fortes, les seules aiguilles de l'année présentes sur les arbres au débourrement de l'année suivant l'attaque sont celles d'été.



Figure 11.8. Jeune Douglas fortement attaqué par la cécidomyie en octobre. À noter que la seconde pousse est indemne. Les aiguilles attaquées, jaunes, vont tomber (© DSF/F.-X. Saintonge).

Les facteurs de régulation de l'insecte (parasites, prédateurs) en France ne sont pas identifiés et pourraient jusqu'alors avoir un rôle mineur sur la dynamique de population de l'insecte. Mais l'Observatoire wallon de la santé des forêts semble observer une baisse importante des niveaux d'attaque depuis 2022, sept ans après les premières observations.

Les arbres de tous âges peuvent être attaqués par l'insecte, y compris en pépinière, si bien que le transport de plants au sein de l'Europe a pu notamment accélérer la dissémination de l'insecte.

Un impact significatif mais pas catastrophique

Les chutes importantes d'aiguilles et leur répétition ont suscité une forte inquiétude chez les sylviculteurs de Douglas. Aussi, il convenait d'objectiver l'impact de l'insecte dans ses deux composantes : rôle sur la mortalité et sur la perte de croissance, dans un contexte de climat de stress hydriques répétés pour l'essence. Des suivis ont été installés pour quantifier ces deux points. Aucune mortalité directe ou indirecte n'a pu être attribuée à l'insecte, quel que soit l'âge des arbres (Stemmelen *et al.*, 2023). L'impact sur la croissance des arbres a pu être évalué en mesurant des longueurs de pousses en lien avec le niveau de présence des galles (figure 11.9).

Ces observations ont été réalisées durant quatre ans dans 32 jeunes peuplements (2 à 5 ans) en stations situées dans le nord-est de la France, zone la plus anciennement colonisée par l'insecte. Les notations de longueurs de pousses et de niveaux d'attaque sont effectuées à la fin de chaque saison de végétation, au moment où les attaques sont les plus visibles, mais avant la chute des aiguilles.

Le lien entre les deux facteurs est très clair : les attaques les plus fortes entraînent une chute de croissance en hauteur de l'ordre de 50 % (Gaudry, 2019).

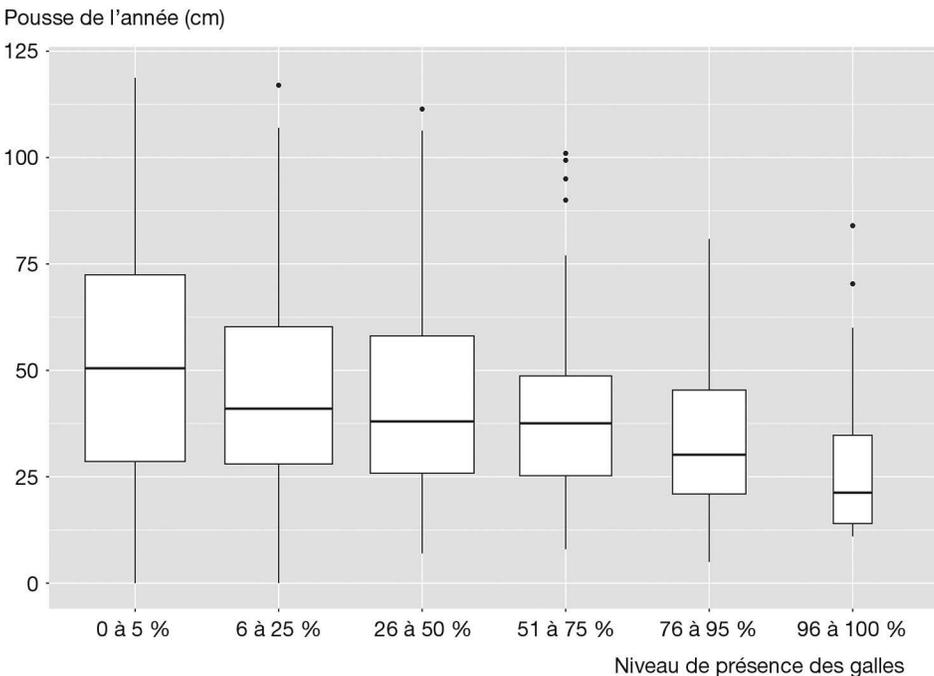


Figure 11.9. Relation entre la longueur des pousses de Douglas et le niveau de présence de galles de la cécidomyie du Douglas, présentée sous forme de « boîte à moustache » (réalisation : DSF/F. Carouille).

En conclusion, l'arrivée récente de la cécidomyie du Douglas constitue une situation nouvelle, l'arbre étant jusqu'alors relativement épargné par les bioagresseurs de sa zone d'origine (voir ci-dessus la section «Les problèmes entomologiques du Douglas en France»). Sa progression a été très rapide par le transport naturel et par celui des plants de Douglas. De ce fait, la douglasaie française est déjà majoritairement colonisée par l'insecte. Son impact est désormais assez bien précisé : *Contarinia pseudotsugae*, seule, n'entraîne pas de mortalité mais affecte la croissance, puisque les Douglas attaqués possèdent moins d'aiguilles. L'insecte ne remet donc pas en cause l'utilisation du Douglas, même s'il pourrait constituer un effet plus indirect sur la vitalité engendré par un cumul de différents problèmes (rouille, sécheresse, nécroses, etc.). Sans parasites ou prédateurs encore identifiés en Europe, la dynamique de l'insecte semble peu inquiétante : l'unique génération annuelle limite les populations, et les informations de wallonie semblent montrer une baisse importante des niveaux d'attaque après plusieurs années, suggérant une régulation de la phase épidémique, comme cela est observé dans la zone d'origine de l'insecte. La présence de la cécidomyie constitue toutefois une nouvelle prise de conscience du risque d'introduction d'insectes exotiques, aussi menaçants pour le Douglas, et promouvant encore une fois la diversification des essences à l'échelle des massifs forestiers.

► Les autres insectes bioagresseurs dans l'aire du Douglas

Bernard Boutte

Les insectes introduits en France depuis l'aire d'origine du Douglas ont eu pour l'instant un impact faible pour certains (le chermès des aiguilles par exemple), plus dommageable pour d'autres, sans être des problèmes d'importance majeure : le chalcidien *Megastigmus spermotrophus* et la punaise *Leptoglossus occidentalis* sur les cônes et les graines, et la cécidomyie *Contarinia pseudotsugae* sur les aiguilles.

Dans la partie occidentale de l'Amérique du Nord, la faune associée au Douglas comprend 9 genres et 45 familles (Roques, 2010a; Roques *et al.*, 2010). Les coléoptères et les lépidoptères sont dominants (une centaine d'espèces pour chacun de ces ordres), auxquels ils convient d'ajouter une vingtaine d'espèces d'hyménoptères et d'hémiptères. Ceux qui provoquent les dommages les plus importants sont abordés dans la présente section.

Les défoliateurs

Deux espèces peuvent être citées.

– *Orgyia pseudotsugata* (*the Douglas-fir tussock moth*) est un lépidoptère dont la chenille est reconnaissable à ses cornes et houpes sur le corps, comme beaucoup d'orgyies aux derniers stades larvaires.

Cet insecte est très présent sur *Abies concolor*, *A. grandis* et *Pseudotsuga menziesii*, le long de la côte pacifique de l'Amérique du Nord depuis la Colombie-Britannique (Canada) jusqu'au Nouveau-Mexique (États-Unis). La larve occasionne de fortes défoliations, sur des surfaces importantes, selon un cycle de neuf ans environ.

O. pseudotsugata est considérée comme l'un des plus importants défoliateurs des forêts de l'Amérique du Nord. Ses dégâts entraînent des pertes de croissance, et ses infestations répétées provoquent le dessèchement des cimes, voire la mortalité des arbres lors d'attaques simultanées d'insectes cambioxyphages.

Son introduction dans l'Union européenne, notamment en France, pourrait provoquer de graves attaques à grande échelle sur le Douglas, principalement en raison de l'absence du cortège d'ennemis naturels adaptés : l'insecte figure sur la liste A1 de l'OEPP des organismes susceptibles d'être classés de quarantaine (OEPP, 1995). Comme beaucoup d'espèces de la sous-famille des Lymantriinae, la voie préférentielle de transmission est le stade « œuf » dans les véhicules et ou les conteneurs.

– *Choristoneura occidentalis* = *C. freemani* (la tordeuse orientale de l'épinette). C'est le principal défoliateur du Douglas en Colombie-Britannique (Canada) : dans cette province, depuis les années 2000, plus de 500 000 ha de forêt sont atteints en moyenne chaque année par cette chenille. Comme pour *O. pseudotsugata*, la plupart des arbres survivent à plusieurs années de défoliation, seule leur croissance est affectée. Toutefois, des années successives de défoliation grave entraîneront la mort des arbres après quatre ou cinq années de forte défoliation, affectant principalement les arbres dominés. Contrairement aux Lymantriinae, les Tortricidae ne sont pas de « bons invasifs » parce que leurs œufs sont déposés exclusivement sur les aiguilles.

Les scolytes

À l'exception du scolyte xylomycétophage *Gnathotrichus materiarius*, détecté en France en 1933 (espèce plutôt inféodée au genre *Pinus*), aucun autre scolyte américain du Douglas n'a été introduit en Europe.

Dendroctonus pseudotsugae (le scolyte du Douglas) est l'insecte cambioophage le plus dangereux sur cette essence, il est présent dans toute l'aire de répartition des *Pseudotsuga* (Canada, États-Unis et Mexique). Comme d'autres scolytidés, il entraîne périodiquement des dégâts importants sur de vastes étendues à partir d'arbres affaiblis, de sujets renversés par le vent ou cassés par la neige. Lorsque les populations sont importantes ou en conjonction avec une sécheresse, des arbres sur pied, sains et vigoureux, peuvent être touchés.

Comme tous les scolytes non européens, l'insecte est classé sur la liste des organismes de quarantaine au niveau de l'Union européenne. Le risque est considéré comme moyen au niveau européen, car une seule plante hôte est menacée et parce que *D. pseudotsugae* attaque surtout des arbres affaiblis, abattus et occasionnellement des arbres sains. À l'échelle de la France, le risque est plus élevé, eu égard aux surfaces importantes occupées par cette essence dont une partie subit des stress abiotiques répétés depuis de nombreuses années.

Les autres scolytes préjudiciables sont : *Scolytus unispinosus* (*the Douglas-fir engraver*), *Pseudohylesinus nebulosus* (*the Douglas-fir pole beetle*) et les xylémophages *Gnathotrichus sulcatus* et *Trypodendron lineatum*.

Les autres insectes du bois

La plupart des autres insectes du bois (les cérambycides notamment) colonisent les arbres morts ou très dépérissants. Toutefois, le buprestidé *Melanophila drummondi*, présent en Oregon et dans l'État de Washington, peut attaquer des arbres apparemment sains dans le cas d'une forte population, en particulier sur les sols secs. Une préoccupation émergente est le charançon *Hylobius warreni*, dont les larves se développent au niveau racinaire sur les *Picea* et *Pinus contorta* au Canada.

Les insectes des cônes et des graines

Ces insectes affectent les organes reproducteurs; ils sont dommageables dans les régénérations naturelles, mais surtout dans les peuplements et les vergers à graines.

Vingt-six espèces ont été recensées au niveau des organes de reproduction dans l'aire naturelle du Douglas. Deux lépidoptères, *Barbara colfaxiana* (*the Douglas-fir cone gall midge*) et *Dioryctria* spp. (pyrales des cônes), deux diptères du genre *Contarinia* et le scolyte *Pityophthorus orarius* (*the Douglas-fir twig beetle*) provoquent les dégâts les plus notables dans l'aire naturelle du Douglas.

Chapitre 12

Ravageurs sur eucalyptus

*François-Xavier Saintonge, Alain Bailly, Mohamed Habib Ben Jamâa,
Manuela Branco, Samir Dhahri, Alain Roques*

► Les eucalyptus en France métropolitaine

Alain Bailly

Le genre *Eucalyptus*, originaire de l'Australie et de la Tasmanie, comprend plusieurs centaines d'espèces. Il a connu une extension d'implantation dans de nombreux pays du monde, en raison de sa capacité d'adaptation à différents milieux, de sa capacité de production de bois et de ses utilisations multiples. Sa principale limite écologique est le froid et, dans une moindre mesure, les sols calcaires.

En France, il a été introduit vers 1850 dans différents parcs et jardins dans les régions du Sud (pays méditerranéen et sud-ouest atlantique) ainsi que dans différents *arboreta*. À la même époque, il était introduit en Espagne et au Portugal, où il a connu un développement important sous l'impulsion de l'industrie papetière.

Ces multiples implantations ont permis d'apprécier le comportement de plusieurs espèces dans les conditions de milieu du sud de la France, ce qui a permis à l'Inra d'installer un réseau expérimental, à partir des années 1950, permettant de tester différentes origines d'une trentaine d'espèces d'eucalyptus.

À partir de 1972, sous l'impulsion de l'industrie papetière française, l'Association forêt-cellulose (Afofel) s'intéresse à l'eucalyptus et investit sur la mise en œuvre d'un programme de recherche appliqué devant déboucher sur l'installation d'une ressource forestière dédiée.

S'appuyant sur les résultats des travaux d'introduction de l'Inra, l'Afofel retient trois espèces :

- *Eucalyptus dalrympleana*, pour ses très bonnes capacités de croissance et la rectitude des troncs;
- *E. gunnii*, pour ses aptitudes de tolérance au froid;
- et l'hybride entre ces deux espèces, obtenu par pollinisation contrôlée (travaux conduits par l'Afofel et l'institut technologique Forêt, cellulose, bois-construction, ameublement [FCBA] dans le cadre de programmes de recherche) ou par récolte d'hybrides naturels apparus dans les parcelles d'introduction, et qui associe les qualités des deux espèces.

Fort de l'expérience de différents pays étrangers (Congo, Brésil, etc.), et à partir de 1982, le choix est fait de développer la voie clonale pour multiplier à grande échelle les individus les plus performants. Ainsi, plusieurs centaines d'hectares de plantation d'eucalyptus sont installées dans le sud de la France, sous l'impulsion, en particulier financière, des industriels de la pâte à papier.

Cependant, les gels hivernaux de 1985 et 1986 mettent un coup d'arrêt à ce développement. Des températures de l'ordre de -20°C sur plusieurs jours sont enregistrées, provoquant des dégâts extrêmement importants dans les plantations, avec la destruction totale des jeunes parcelles et le gel des tiges des peuplements plus âgés. En revanche, les souches ont rejeté par la suite.

Les programmes de recherche se réorientent pour privilégier le caractère de résistance au froid, en particulier dans le jeune âge (un à deux ans après plantation), et l'intégration du risque dans les stratégies de développement d'une ressource de biomasse.

Une récolte spécifique d'*E. gunnii* dans les zones froides de la Tasmanie est organisée en 1984, puis en 1987 (incluant *E. dalrympleana*), ce qui a permis d'installer en Haute-Garonne une collection de génotypes sélectionnés au centre des «trous à gelée» des montagnes de Tasmanie, zones dépourvues de végétation arbustive à l'exception de quelques individus d'eucalyptus ayant survécu aux différents froids dans le jeune âge. Ces collections de conservation sont aujourd'hui uniques, puisque de nombreux génotypes ont disparu dans l'aire naturelle et que les parcelles conservatoires australiennes dépérissent du fait du vieillissement des arbres et de l'absence de régénération due aux froids.

Un programme de croisement interspécifique entre les clones d'eucalyptus les plus résistants au froid et les clones d'*E. dalrympleana* a été conduit.

Les critères de sélection de ces croisements contrôlés ont porté sur trois traits :

- la capacité de multiplication par bouturage, pour éviter de sélectionner des clones qui ne peuvent être multipliés dans des conditions économiques satisfaisantes ;
- la résistance au froid, avec des tests réalisés en conditions contrôlées en chambre climatique. Le test est une évaluation relative qui, pour un programme de descente de température contrôlé et identique, permet de classer les clones à partir de mesures de dégâts codifiées, par rapport à un clone de référence le plus résistant et à un clone de référence le moins résistant ;
- la capacité de croissance, par l'installation de ces clones candidats dans un réseau d'évaluation *in situ*.

Dans un arrêté d'octobre 2012, le ministère en charge de la Forêt a élaboré un règlement technique ayant pour objet de définir les critères d'admission, après avis de la section Arbres forestiers du Comité technique permanent pour la sélection (CTPS) des plantes cultivées, des clones d'eucalyptus destinés à la production par voie végétative de matériels forestiers de reproduction en catégorie testée. Aujourd'hui, seuls trois clones d'hybride d'*E. gunnii* × *dalrympleana* sont autorisés à la commercialisation à des fins forestières en France en catégorie testée.

Par ailleurs, deux régions de provenance ont été créées pour *E. gunnii* et une région de provenance pour *E. globulus* (catégorie identifiée). Depuis 2015, il est possible d'importer des graines de Tasmanie et d'Australie, en catégorie identifiée, de trois origines d'*E. nitens* et deux origines d'*E. gunnii*.

Le développement des plantations se poursuit dans les régions Nouvelle-Aquitaine et Occitanie, mais à un rythme moindre, compte tenu des attaques « médiatiques » dont est aujourd'hui victime l'espèce, à l'instar de nombreuses espèces exotiques.

D'un point de vue environnemental, l'eucalyptus est aujourd'hui affublé de différents impacts potentiels, bien que la bibliographie et les résultats obtenus depuis son introduction n'aient mis à jour aucun risque dans son développement.

L'eucalyptus en France métropolitaine présente de nombreux intérêts, d'autant plus au moment où le changement climatique nous oblige à anticiper pour adapter la forêt, avec en particulier l'introduction de nouvelles espèces.

► Ravageurs invasifs de l'eucalyptus au Portugal

Manuela Branco

Les eucalyptus au Portugal

Les plantations d'eucalyptus au Portugal remontent au milieu du XIX^e siècle. À cette époque, *Eucalyptus globulus* a commencé à être planté comme source de bois de chauffage et de construction. Une expansion extraordinaire des plantations d'eucalyptus a été observée à partir de la seconde moitié du XX^e siècle. Au cours de cette période, la superficie des plantations est passée d'environ 100 000 ha dans les années 1960 à 845 000 ha en 2015 (ICNF, 2019). Actuellement, les eucalyptus représentent 26 % de la superficie forestière du pays (ICNF, 2019). *E. globulus* est la principale espèce plantée, notamment pour l'industrie de la pâte à papier. Cette espèce est appréciée pour sa croissance rapide, son tronc long et droit, et les propriétés de son bois. De nombreuses autres espèces, telles que *E. camaldulensis*, *E. tereticornis*, *E. rudis*, *E. rostrata*, *E. cinerea*, *E. saligna* et *E. citriodora*, sont par ailleurs utilisées comme arbres d'ornement dans les parcs urbains et comme arbres d'alignement le long des routes. La gestion des plantations d'*E. globulus* a également été intensifiée au fil des ans. Actuellement, les plantations d'eucalyptus sont majoritairement cultivées en taillis monospécifiques (tous les arbres dans la plantation ont le même âge) (Tomé *et al.*, 2021).

Évolution historique des ravageurs de l'eucalyptus

Jusqu'aux années 1970, les plantations d'eucalyptus au Portugal étaient extrêmement saines et ne présentaient aucun problème sérieux d'insectes nuisibles. Seules quelques espèces généralistes de la faune européenne ont été observées se nourrissant occasionnellement d'eucalyptus. Cette situation favorable peut s'expliquer par l'éloignement génétique des eucalyptus par rapport aux essences indigènes et par l'absence de coévolution (Branco *et al.*, 2015). Aucune de ces espèces ne représentait une menace pour les plantations d'eucalyptus. Les attaques occasionnelles de hannetons, *Melolontha* spp. et *Anoxia* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae), sur le système racinaire, causant la mortalité des plantes dans les jeunes plantations, constituaient une exception (Tomé *et al.*, 2021).

Le psylle de l'eucalyptus, *Ctenarytaina eucalypti* Mask (Hemiptera: Auchenorrhyncha, Psyllidae), a été détecté pour la première fois au Portugal en 1971. C'était le premier insecte ravageur de l'eucalyptus originaire d'Australie établi en Europe. Le psylle a d'abord été introduit accidentellement dans les îles Britanniques dans les années 1920 et en France en 1925, d'où il s'est dispersé dans la péninsule Ibérique. Le psylle a été

déteecté au Portugal en 1971, et, en un an, il est devenu un ravageur important des jeunes plantations d'eucalyptus (Azevedo et Figo, 1979). Quelques années plus tard, en 1980, on a déteecté pour la première fois la présence du xylophage *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) (Figo, 1981). Les populations de ce coléoptère se sont rapidement dispersées et, en quelques années, l'espèce était présente dans tout le pays. En se nourrissant du phloème et du xylème, il provoque une forte mortalité des arbres, causant des pertes économiques importantes, surtout dans le sud et le centre du pays (Barata, 1997). Par la suite, le nombre de nouvelles introductions a augmenté régulièrement, suivant un modèle exponentiel (figure 12.1). Le même schéma est observé au global, suivant les tendances mondiales (Hurley *et al.*, 2016). Au moins 15 espèces ont été introduites jusqu'à présent, dont 6 sont des suceurs de sève, parmi lesquelles un acarien, *Rhombacus eucalypti* (tableau 12.1). Quatre espèces sont productrices de galle, 2 sont défoliatrices et 3 sont des xylophages (tableau 12.1).

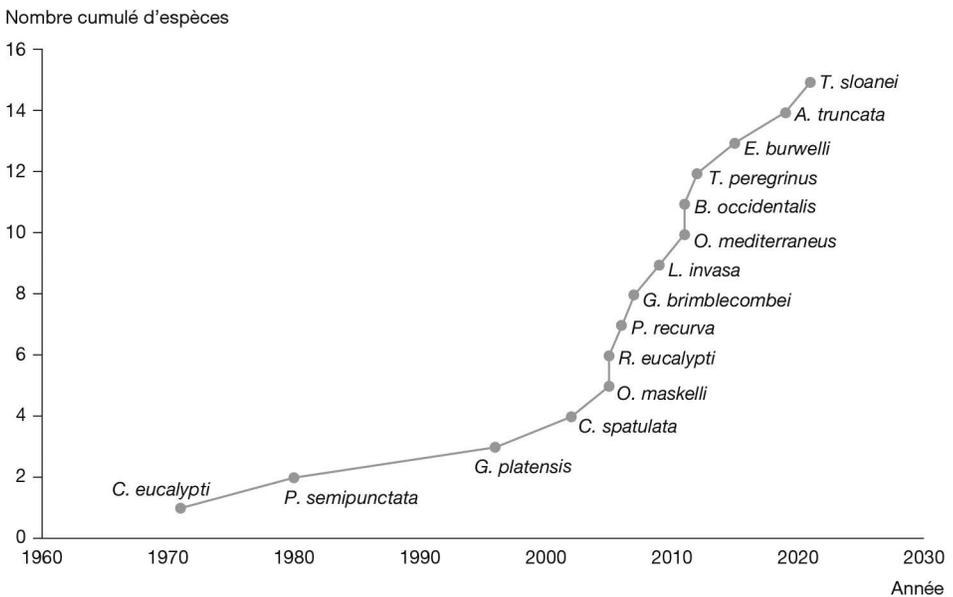


Figure 12.1. Évolution temporelle des nouvelles espèces établies au Portugal.

La plupart des espèces introduites sont associées à l'alimentation du feuillage, ce qui inclut les fabricants de galles, les suceurs de sève et deux défoliateurs. Ce résultat suggère que les principales voies d'entrée sont liées en particulier au commerce des plantes vivantes, plutôt qu'au bois ou aux matériaux d'emballage en bois. Il convient également de noter que seule la moitié environ des espèces introduites sont des ravageurs importants pour les plantations d'*E. globulus*. La gamme d'hôtes de certaines des espèces introduites est limitée à d'autres eucalyptus. Par exemple, *G. brimblecombei*, *B. occidentalis* et deux guêpes à galle, *L. invasa* et *O. maskelli*, sont trouvés au Portugal, se nourrissant principalement d'*E. camaldulensis* et d'espèces étroitement apparentées, alors que la guêpe à galle *E. burwelli* se nourrit uniquement d'*E. citriodora*. Ces espèces ne représentent pas une menace pour l'industrie des plantations, bien qu'elles puissent être un problème dans les forêts urbaines (Garcia *et al.*, 2022).

Tableau 12.1. Espèces introduites et leur guildes alimentaire, ainsi que les agents de lutte biologique établis (tous des parasitoïdes).

Espèce	Activité alimentaire	Agents de lutte biologique établis
<i>Amasa parviseta</i>	Xylophage	–
<i>Blastopsylla occidentalis</i>	Suceur de sève	–
<i>Ctenarytaina eucalypti</i>	Suceur de sève	<i>Psyllaephagus pilosus</i> *
<i>Ctenarytaina spatulata</i>	Suceur de sève	–
<i>Epichrysocharis burwelli</i>	Formation des galles	<i>Closterocerus</i> sp.*
<i>Glycaspis brimblecombei</i>	Suceur de sève	<i>Psyllaephagus bliteus</i> *
<i>Gonipterus platensis</i>	Défoliateur	<i>Anaphes nitens</i> ** , <i>A. inexpectatus</i> ** , <i>Anagonia lasiophthalma</i> **
<i>Leptocybe invasa</i>	Formation des galles	–
<i>Ophelimus maskelli</i>	Formation des galles	<i>Closterocerus chamaeleon</i> *
<i>Ophelimus mediterraneus</i>	Formation des galles	–
<i>Phoracantha recurva</i>	Xylophage	<i>Avetianela longoi</i> *
<i>Phoracantha semipunctata</i>	Xylophage	<i>Avetianela longoi</i> *
<i>Rhombacis eucalypti</i>	Suceur de sève	–
<i>Thaumastocoris peregrinus</i>	Suceur de sève	<i>Cleruchoides noackae</i> **
<i>Trachymela sloanei</i>	Défoliateur	–

* Introduit de manière non intentionnelle. ** Introduit délibérément pour la lutte biologique.

Dégâts et impact économique

Jusqu'à présent, les pertes économiques observées dans les plantations d'eucalyptus au Portugal étaient principalement attribuées à la défoliation sévère causée par le charançon *G. platensis* et à la mortalité des arbres imposée par deux xylophages (*Phoracantha* spp.). Le charançon de l'eucalyptus a été de loin l'insecte ravageur le plus destructeur. Dans une étude menée par Valente *et al.* (2018), il a été estimé que les pertes de bois dues au charançon s'élevaient à 648 M€ sur vingt ans. Ces pertes de bois étaient toutefois bien inférieures à celles auxquelles on aurait pu s'attendre en l'absence de lutte biologique. Les deux xylophages, *P. semipunctata* et *P. recurva*, sont responsables de la mortalité des arbres en conditions défavorables pour la plante hôte. Le stress des arbres dû à la sécheresse augmente fortement la sensibilité des eucalyptus aux xylophages. Ainsi, son incidence est plus élevée dans les zones méridionales plus chaudes et plus sèches du Portugal (Barata, 1997). Au cours des quatre dernières décennies, la sécheresse et les incendies de forêt ont sensiblement augmenté dans le pays, ces deux facteurs étant liés au changement climatique, ce qui déclenche des épidémies plus fréquentes de xylophages.

D'autres espèces se nourrissant d'*E. globulus* ne sont pas des ravageurs aussi importants, soit parce qu'elles sont actuellement contrôlées par des agents de lutte biologique, soit parce qu'elles ne représentent une menace que dans des situations environnementales particulières. L'espèce nuisible la plus récente, le coléoptère australien *Trachymela sloanei* (Coleoptera: Chrysomelidae), dont l'aire de répartition s'est étendue dans le pays et qui provoque une grave défoliation des arbres, suscite actuellement de vives inquiétudes.

Stratégies de lutte et perspectives d'avenir

La lutte biologique, par l'importation d'ennemis naturels natifs d'Australie, a été la principale stratégie de gestion et la plus rentable pour lutter contre les ravageurs de l'eucalyptus. À ce jour, neuf ennemis naturels natifs d'Australie se sont établis, tous étant des parasitoïdes (tableau 12.1). Toutefois, tous les parasitoïdes n'ont pas été délibérément introduits. En effet, les introductions accidentelles d'ennemis naturels arrivés avec leurs hôtes, transportés par les activités humaines ou par leurs propres moyens, représentent une grande partie des parasitoïdes établis (tableau 12.1). Certains de ces agents de lutte biologique sont très efficaces et ont ramené les insectes nuisibles ciblés à de faibles niveaux de population. Un exemple est le succès obtenu dans la lutte contre *C. eucalypti* grâce à l'importation du parasitoïde *P. pilosus* (Hymenoptera: Encyrtidae), qui a été délibérément introduit en France d'où il s'est répandu dans d'autres régions (Chauzat *et al.*, 2002).

Bien que tous ces agents de lutte biologique n'aient pas permis de maîtriser complètement les insectes nuisibles ciblés, un succès, même partiel, peut avoir un rapport avantages-coûts élevé. Un exemple est fourni par le contrôle de *G. platensis* par le parasitoïde introduit *A. nitens*. Un programme mené de 2000 à 2003 pour l'élevage et le lâcher de ce parasitoïde a permis son établissement rapide dans le pays. Cependant, l'efficacité est restée faible dans les régions du nord et de haute altitude en raison des contraintes climatiques (Reis *et al.*, 2012). Malgré ce succès partiel, le programme a apporté d'énormes avantages économiques. Il a été démontré qu'en l'absence d'*A. nitens*, les pertes de bois auraient été 3,7 à 11 fois plus élevées qu'en sa présence (Valente *et al.*, 2018).

On s'attend à ce que de nouveaux insectes ravageurs de l'eucalyptus continuent d'arriver à l'avenir, mais peut-être à un rythme moins soutenu si des investissements plus importants en matière de biosécurité au niveau européen et national permettaient d'enrayer cette tendance. Au-delà des moyens de prévention contre l'arrivée de ces ravageurs, la lutte biologique ainsi que la sélection de matériel génétique plus résistant resteront à l'avenir les principales stratégies pour faire face à ces invasions.

► Ravageurs invasifs de l'eucalyptus en Tunisie

Mohamed Habib Ben Jamâa, Samir Dhahri

Les eucalyptus en Tunisie

L'eucalyptus a été introduit, en Tunisie, vers la première décennie des années 1900 (IRT, 1971). Entre 1957 et 1969, un réseau d'*arboreta* a été installé, dans différents bioclimats, et plus de 200 espèces d'eucalyptus ont été expérimentées. En 2001, Khouja *et al.* ont dressé une liste de 43 espèces les mieux adaptées aux conditions pédoclimatiques tunisiennes. Depuis son introduction, la superficie de ses plantations n'a cessé de s'accroître. La superficie actuelle est de 41 397 ha, soit 6,1 % de la superficie forestière, principalement au nord, avec deux espèces majoritaires, *E. camaldulensis* et *E. gomphocephala* (DGF, 2005; 2010).

En Tunisie, les plantations d'eucalyptus sont restées indemnes des ravages des insectes nuisibles jusqu'aux années 1960, date de détection du redoutable ravageur xylophage *Phoracantha semipunctata*. Depuis 1999, quatre autres insectes ravageurs des

eucalyptus ont été détectés : *P. recurva*, espèce congénère de *P. semipunctata*, coléoptère foreur du bois, deux hyménoptères gallicoles au niveau du feuillage, *Leptocybe invasa* et *Ophelimus maskelli*, et un psylle suceur de sève, *Glycaspis brimblecombei*. Cette section constitue un état des lieux des connaissances sur les insectes ravageurs des eucalyptus en Tunisie et leurs relations avec le changement climatique.

Les insectes xylophages

L'eucalyptus en Tunisie est attaqué par deux espèces xylophages originaires de l'Australie : *P. semipunctata* Fab. (Coleoptera: Cerambycidae) et *P. recurva* New. (Coleoptera: Cerambycidae).

P. semipunctata a été signalé en Tunisie pour la première fois pendant les années 1960 dans les peuplements d'eucalyptus du cap Bon (Biliotti et Schoenenberger, 1962). Actuellement, l'insecte se trouve dans toutes les plantations d'eucalyptus. D'après Chararas (1969), la gravité des infestations est la résultante de causes multiples liées à la mauvaise adaptation de l'eucalyptus aux milieux dans lesquels il a été introduit et au potentiel de multiplication très élevé du ravageur en absence de ses ennemis naturels. Les dégâts occasionnés par *P. semipunctata* pendant les années 1960 ont été catastrophiques : 70 % à 80 % des arbres sont morts et portaient cet insecte.

Quarante ans après la détection de *P. semipunctata*, la présence de *P. recurva* dans les plantations d'eucalyptus de la Tunisie a été notée. En effet, cette espèce a été détectée pour la première fois en 1999 à Dar Chichou, au nord-est, et en 2001 à Tabarka, au nord-ouest (Ben Jamâa *et al.*, 2002).

Ces redoutables ravageurs se sont répandus dans toute la Tunisie, en relation avec l'état d'extrême déficience des arbres, essentiellement dû à la sécheresse, à la pauvreté des sols et à l'absence d'ennemis naturels (Biliotti et Schoenenberger, 1962; Ben Jamâa *et al.*, 2002).

Les cycles biologiques et la préférence des pontes des deux espèces de *Phoracantha* semblent être similaires dans les différentes régions du monde (Haddan et Lieutier, 2005). Mais il semble que *P. recurva* soit en train de prendre l'ascendant sur *P. semipunctata*.

En Tunisie, ces deux espèces partagent la même niche écologique et sont présentes dans toutes les plantations d'eucalyptus, mais l'effectif de la population de *P. recurva* a augmenté aux dépens de celui de *P. semipunctata*, qui est descendu à des niveaux très faibles (Dhahri *et al.*, 2016). Ce renversement de situation semble être dû aux paramètres de développement, comme l'émergence précoce des adultes, le développement rapide des œufs et la longévité de *P. recurva* (Bybee *et al.*, 2004a; 2004b), et à l'efficacité du parasitoïde oophage *Avetianella longoi* sur *P. semipunctata* (Jones *et al.*, 2015). Toutes les espèces d'eucalyptus sont attaquées par les deux espèces de *Phoracantha*, plus particulièrement *E. camaldulensis* et *E. gomphocephala*, mais quelques espèces comme *E. astringens* sont plus résistantes aux stress hydriques, et donc aux attaques de *Phoracantha*, même dans les climats arides (Chararas, 1968; 1969; Chararas *et al.*, 1969).

Les densités d'attaque sont plus élevées au niveau de la partie basse que de la partie haute de l'arbre, ce qui signifie que les paramètres de colonisation des insectes dépendent de la taille de section du tronc. Il est possible de réduire le niveau des populations de ces xylophages par des coupes sanitaires dès le début de l'attaque des

peuplements, en pratiquant des coupes et en évacuant rapidement le bois affecté en dehors des plantations. Cette technique continue à être utilisée en Tunisie. La lutte par la méthode des arbres-pièges, très usitée durant les années 1960 et 1970, a été abandonnée car elle n'est pas assez efficace.

Les insectes gallicoles

Deux espèces d'insectes gallicoles ont été détectées en Tunisie sur le feuillage des arbres d'*E. camaldulensis* : *Leptocybe invasa*, observée en 2004, et *Ophelimus maskelli*, en 2006 (Dhahri et Ben Jamâa, 2008; Dhahri *et al.*, 2010). *L. invasa* provoque des galles de 2 à 4 mm de largeur, de couleur rouge sombre sur le pétiole et rouge claire sur la nervure principale et les jeunes pousses des eucalyptus. Des infestations intenses peuvent conduire à des déformations des feuilles et des pousses et à une réduction de la croissance de l'arbre. *O. maskelli* a été noté sur le feuillage d'arbres âgés ainsi que sur le feuillage de jeunes plants dans différentes pépinières forestières. Le diamètre des galles formées varie de 0,9 à 1,2 mm, et leur densité entre 11,5 et 36 galles/cm² (Dhahri et Ben Jamâa, 2007; Protasov *et al.*, 2007). Ce gallicole développe trois générations par an. Les pics de vol sont observés au printemps, quand de nombreuses jeunes feuilles sont disponibles (Protasov *et al.*, 2007). Par ailleurs, il semble qu'*O. maskelli* émette une préférence pour *E. camaldulensis*, espèce la plus plantée en Tunisie. Les feuilles fortement attaquées se dessèchent et tombent, ce qui peut engendrer un retard de développement et une perte de la vigueur des arbres, qui pourraient alors devenir sensibles à l'attaque des insectes xylophages (*Phoracantha* sp.).

Les insectes suceurs de sève

Un seul insecte suceur de sève a envahi les plantations d'eucalyptus en Tunisie, *Glycaspis brimblecombei*, qui a été observé pour la première fois en 2010 dans les régions côtières du nord du pays, uniquement sur *E. camaldulensis* (Dhahri *et al.*, 2014), puis s'est répandu dans d'autres régions (Ben Hamida *et al.*, 2012; Ben Attia et Camerlo, 2014). La femelle dépose ses œufs sur la surface de la feuille. Après l'éclosion, la larve construit un opercule blanc sous lequel elle se développe et se nourrit à partir des liquides de la feuille. En 2010, les taux d'infestation ont été élevés dans les régions de l'Ouest (80,5 % ± 4,0), comparés à ceux des régions de l'Est (8,8 % ± 4,4) (Dhahri *et al.*, 2014).

Importance du contrôle biologique des insectes envahissants

En Australie, zone native des eucalyptus, *P. semipunctata* et *P. recurva* sont également les principaux ravageurs de l'espèce (Wang, 1995), mais n'ont qu'une importance secondaire, puisqu'elles n'attaquent que les arbres sous conditions de stress hydrique sévère ou les arbres morts (Wang, 1995; Lawson, 2003; Paine *et al.*, 2009), mais également en raison de la large gamme de parasitoïdes et de prédateurs associés (Austin *et al.*, 1994).

Le parasitoïde des œufs de *Phoracantha*, *Avetianella longoi* (Hymenoptera: Encyrtidae), a été détecté en 1994 en Tunisie (Ben Jamâa *et al.*, 2009). Le taux de parasitisme des œufs par *A. longoi* est très élevé et peut atteindre 93 %, ce qui fait de lui un agent important dans le contrôle biologique du xylophage. Ce parasitoïde des œufs s'est montré plus efficace dans le contrôle de la population de *P. semipunctata* que dans celle de

P. recurva (Jones *et al.*, 2015; Reed *et al.*, 2007). En Tunisie, d'après Dhahri *et al.* (2020), *A. longoi* met environ onze jours pour passer de l'œuf à l'adulte. Il peut, donc, développer plusieurs générations pendant la période d'activité de son hôte, et cela représente un avantage pour ce parasitoïde pour contrôler la population de son hôte. Sa fécondité est d'environ 50 œufs, et le sex-ratio est proche de 1. La longévité des adultes est influencée par l'alimentation et la présence des œufs hôtes. Les femelles accouplées et élevées sans alimentation ont une longévité d'environ $3,9 \pm 0,31$ jours, tandis que leur longévité passe à $39,3 \pm 1,68$ jours si elles sont nourries avec du miel. Si nous ajoutons des œufs de *P. semipunctata* à des femelles fécondées et nourries avec du miel, leur longévité diminue à $24 \pm 1,92$ jours. La prolongation de la longévité observée chez les femelles privées d'œufs hôtes peut s'expliquer par le fait que ces femelles se forcent à prolonger la durée de leur vie dans l'attente de trouver leurs hôtes pour remplir leur rôle primordial, la préservation de leurs progénitures.

Par ailleurs, *Psyllaephagus bliteus* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoïde de *Glycaspis brimblecombei*, a été détecté en Tunisie en 2011 (Dhahri *et al.*, 2014). Pendant les deux années qui ont suivi sa détection, son taux de parasitisme est passé d'une moyenne de 4,5 % à une moyenne de 8,5 % (Dhahri *et al.*, 2014). En 2015, ce taux est passé, entre juin et septembre, à une moyenne de 44 %, avec 20,5 % au mois de juin, 29,5 % au mois de juillet, 49,9 % au mois d'août et 76,4 % au mois de septembre.

D'après Kennedy *et al.* (2002), la biodiversité, lorsqu'elle n'est pas perturbée, est en soi un facteur de résilience et de limitation de l'invasivité de nombreuses espèces introduites. En effet, la gamme d'hôtes des herbivores dépend de la diversité et, par conséquent, peut être modulée par la pression imposée par le troisième niveau trophique. À cet effet, le nombre d'espèces végétales utilisées par les insectes herbivores devrait diminuer sous contrôle biologique efficace. En l'absence d'ennemis naturels, la gamme d'hôtes des ravageurs pourrait s'élargir pour inclure de nouvelles espèces hôtes phylogénétiquement éloignées.

Le manque d'ennemis naturels pourrait jouer un rôle dans les relations arbre-insectes en favorisant la diversification des arbres hôtes.

La population d'*O. maskelli*, détectée en Tunisie en 2006, a pris de l'ampleur entre 2008 et 2011. Pendant cette période, sur les 50 espèces d'eucalyptus examinées, 18 espèces portaient les galles de ce gallicole sur leurs feuillages. Après la détection, en 2007, du parasitoïde *Closterocerus chamaeleon*, soit quatorze mois après son introduction en Sicile (Lo Verde *et al.*, 2010), ce dernier parvient, en 2012, à baisser la population de son hôte, et seules trois espèces, *E. camaldulensis*, *E. tereticornis* et *E. rudis*, portaient des galles, ce qui signifie une diminution de 83 % de la gamme d'hôtes écologiques d'*O. maskelli* (Branco *et al.*, 2014).

► Ravageurs invasifs de l'eucalyptus déjà présents en France

François-Xavier Saintonge, Alain Roques

Les eucalyptus sont des essences à la fois récemment et faiblement introduites en France, essentiellement dans le Sud-Ouest et sur le pourtour méditerranéen, les principales étant *Eucalyptus gunnii*, *E. globulus*, *E. camaldulensis*, *E. robusta* et *E. gundal* (voir section « Les eucalyptus en France métropolitaine »). En outre, ces espèces de la famille des Myrtaceae sont fortement éloignées phylogénétiquement des autres

espèces européennes de la même famille. Pour ces raisons, la faune ravageuse associée observée à l'heure actuelle en France résulte essentiellement d'introductions récentes, et heureusement jusqu'alors assez restreintes, d'espèces originaires d'Australasie (Moultet *et al.*, 2020; Roques *et al.*, 2020). En dehors de coléoptères Scarabaeidae polyphages dont les larves s'attaquent aux racines (*Melolontha* spp., *Anoxia* spp.; Tomé *et al.*, 2021), un seul insecte natif, le coléoptère Curculionidae *Polydrusus parallelus*, a été observé présenter des dégâts conséquents sur jeunes plants en Sardaigne (Floris *et al.*, 2018).

Principaux ravageurs des eucalyptus par organe attaqué

Sur feuilles, quatre espèces d'hémiptères Psyllidae strictement inféodées aux eucalyptus sont présentes dans le sud de la France. Les deux plus importantes à l'heure actuelle sont *Glycaspis brimblecombei* et *Ctenarytaina eucalypti*. En piquant les feuilles, ces deux psylles entraînent des dessèchements d'organes pérennes qui peuvent conduire à la mort des arbres fortement colonisés. *G. brimblecombei* a été signalé en 2011 (Cocquempot *et al.*, 2012) et *C. eucalypti* en 1994 (Bertaux *et al.*, 1996), alors qu'il a été identifié dès 1971 en Espagne et au Portugal (Azevedo et Figo, 1979). À noter l'introduction volontaire en 1997 de l'hyménoptère parasite des larves du psylle de l'eucalyptus, *Psyllaephagus pilosus* (Encyrtidae), dont la réussite est avérée (Malausa et Girardet, 1997). Deux autres espèces de *Ctenarytaina* (*C. peregrinus* et *C. spatulata*) ont également été introduites en France (Costanzi *et al.*, 2003). Un dernier hémiptère, mais d'une famille différente, le Thaumastocoridae *Thaumastocoris peregrinus*, a été plus récemment observé en France (Moultet *et al.*, 2020). Ses piqûres provoquent des chloroses argentées suivies d'une couleur bronze du feuillage avant son dessèchement, les déjections maculant le limbe de taches brunâtres (Laudonia et Sasso, 2012).

Trois hyménoptères galligènes de la famille des Eulophidae s'attaquent également aux feuilles en France. *Leptocybe invasa*, introduit en 2004 en Corse puis en France continentale (Rasplus *et al.*, 2010), génère des galles rondes ou en forme de saucisse sur les nervures principales des jeunes feuilles, sur leur pétiole ainsi que sur les jeunes rameaux, pouvant aboutir à leur dessèchement. *Ophelimus maskelli* et *O. mediterraneus* (Borowiec *et al.*, 2019), introduits plus récemment, forment de multiples galles ovoïdes sur la face inférieure des feuilles. Bien que les dégâts de ces galligènes soient souvent uniquement d'ordre esthétique, lorsque les attaques sont importantes, l'insecte peut causer une chute prématurée des feuilles et compromettre l'installation des jeunes plants. Un parasite spécifique d'*O. maskelli*, *Closterocerus chamaeleon* (Eulophidae), a été retrouvé en France, résultant probablement d'introductions volontaires effectuées dans d'autres pays méditerranéens (Borowiec *et al.*, 2012).

Espèce observée à la fois sur les feuilles et les jeunes rameaux, le charançon *Gonipterus* sp., introduit à la fin des années 1970 (mais précédemment identifié à tort comme *G. scutellatus*; Mapondera *et al.*, 2012), est connu du Sud-Est et de Corse, mais ne semble pas avoir colonisé le Sud-Ouest jusqu'à présent, malgré sa présence avérée au Pays basque espagnol. Cette espèce est probablement bivoltine dans l'aire de présence actuelle de l'eucalyptus. Les larves, d'aspect limacoïde, se développent sur les nouvelles feuilles. Les adultes consomment le bord du limbe des feuilles plus âgées par des morsures circulaires profondes, leur donnant un aspect dentelé très caractéristique. À terme, c'est toute la feuille qui peut être consommée. Sur pousses,

le charançon se concentre sur l'écorce des jeunes pousses qu'il consomme. Le parasite *Aphanes nitens* (Mymaridae) a été introduit volontairement contre ce ravageur (Rasplus *et al.*, 2010). Plusieurs autres espèces de *Goniapterus* existent dans la zone native en Australasie, mais n'ont pas été décrites de France jusqu'à présent, bien que *G. platensis* soit présent au Portugal et en Espagne (Mapondera *et al.*, 2012).

Un thrips polyphage, *Thrips australis*, a également été observé sur fleurs (Reynaud, 2010).

Les insectes les plus dommageables sont cependant les capricornes xylophages de l'eucalyptus, avec deux espèces de *Phoracanta*, *P. semipunctata* (premier signalement en France en 1984) et *P. recurva* (premier signalement en France en 2003), toutes deux observées également en Corse (Cocquempot et Lindelöw, 2010). Jusqu'à présent, l'espèce dominante semble *P. semipunctata*. Ce gros longicorne rouge foncé s'attaque au tronc des eucalyptus de toutes espèces dans de nombreux pays. L'insecte peut être bivoltin si les conditions climatiques le permettent. Le comportement sous-cortical des larves entraîne des mortalités très fréquentes des arbres atteints. Les attaques se portent majoritairement sur des arbres stressés, notamment suite à des sécheresses. Il pourrait constituer un facteur limitant majeur du développement de l'eucalyptus en France.

Enfin, un scolyte se développant dans les branches, *Amasa parviseta*, a été observé en France pour la première fois en 2018 à Antibes (Barnouin *et al.*, 2020, sous le nom d'*Amasa* nr. *truncata*) et est présent désormais en Corse (Knížek et Smith, 2024). Il est potentiellement dommageable aux eucalyptus, notamment *via* les champignons qu'il peut transporter, même si ses dégâts restent à préciser.

Des xylophages aux folivores : un changement récent dans les cortèges invasifs

Au total, 20 espèces exotiques d'arthropodes, dont 18 insectes et 2 acariens, sont recensées sur eucalyptus en Europe (tableau 12.2). En toute logique, les pays du sud de la zone méditerranéenne, où ces essences ont été introduites sur des surfaces conséquentes, ont été colonisés par certaines espèces absentes de France, qui n'abrite pour l'instant que 13 espèces d'insectes. Le suivi de la situation phytosanitaire des pays où l'essence a été plantée depuis plus longtemps permet d'anticiper le risque pour les éventuelles futures plantations en France.

Le déroulé temporel des introductions révèle que les deux espèces xylophages de Cerambycidae sont arrivées en Europe durant la seconde moitié du xx^e siècle, vraisemblablement avec l'importation de grumes d'eucalyptus. Mais l'exportation de bois d'eucalyptus depuis l'Australasie est devenue limitée, et plus aucune introduction de Cerambycidae n'a été observée par la suite, même si la faune australienne inclut de nombreuses autres espèces de *Phoracantha* liées aux eucalyptus (Hurley *et al.*, 2016).

En revanche, 13 des 14 espèces arrivées depuis l'an 2000 sont associées au feuillage. On peut attribuer ce changement au développement du commerce des jeunes plants à vocation ornementale et à celui des fleurs coupées entourées de feuillage d'eucalyptus. Le commerce entre pays méditerranéens a vraisemblablement aussi permis une dissémination en très peu d'années sur tout le pourtour régional. Dès l'instant où un pays a été envahi par une de ces espèces, il sert de « tête de pont » (*bridgehead*), comme observé pour le galligène *Leptocybe invasa* (figure 12.2).

Tableau 12.2. Espèces d'insectes et d'acariens connues sur *Eucalyptus* et *Corymbia* spp. en Europe, en France, au Portugal et en Tunisie, avec date des premiers signalements (pour l'Europe : liste mise à jour de Roques *et al.*, 2020).

Organe affecté	Espèce	Ordre/famille	Europe	France	Portugal	Tunisie
Feuille	<i>Ctenarytaina eucalypti</i>	Hémiptère Psyllidae	1922	1994	1971	Absent
Fleur	<i>Thrips australis</i>	Thysanoptère Thripidae	1930	Présent	Présent	2011
Tronc	<i>Phoracantha semipunctata</i>	Coléoptère Cerambycidae	1969	1984	1980	1962
Feuille, rameau	<i>Gonipterus</i> sp. 2	Coléoptère Curculionidae	1970	1970	Absent	Absent
Feuille, rameau	<i>Gonipterus platensis</i>	Coléoptère Curculionidae	1991	Absent	1996	Absent
Tronc	<i>Phoracantha recurva</i>	Coléoptère Cerambycidae	1992	2003	2006	1999
Feuille	<i>Ophelimus maskelli</i>	Hyménoptère Eulophidae	2000	2005	2005	2006
Feuille	<i>Leptocybe invasa</i>	Hyménoptère Eulophidae	2001	2004	2003	2004
Rameau	<i>Ctenarytaina spatulata</i>	Hémiptère Psyllidae	2002	2003	2002	Absent
Feuille	<i>Rhombacus eucalypti</i>	Acarien Eryiophiidae	2005	Absent	2005	Absent
Feuille	<i>Blastopsylla occidentalis</i>	Hémiptère Psyllidae	2006	Absent	2011	Absent
Feuille	<i>Ctenarytaina peregrinus</i>	Hémiptère Psyllidae	2006	2016	Absent	Absent
Feuille	<i>Glycaspis brimblecombei</i>	Hémiptère Psyllidae	2007	2011	2007	2010
Feuille	<i>Ophelimus mediterraneus</i>	Hyménoptère Eulophidae	2010	2010	2011	Absent
Feuille	<i>Thaumastocoris peregrinus</i>	Hémiptère Thaumastocoridae	2011	2016	2012	Absent
Feuille	<i>Parosisterna selmani</i>	Coléoptère Chrysomelidae	2013	Absent	Absent	Absent
Feuille	<i>Phyllocoptes cacolyptae</i>	Acarien Eryiophiidae	2013	Absent	Absent	Absent
Feuille	<i>Trachymela sloanei</i>	Coléoptère Chrysomelidae	2014	Absent	2021	Absent
Feuille	<i>Epichrysocharis burwelli*</i>	Hyménoptère Eulophidae	2015	Absent	2015	Absent
Branche	<i>Amasa parviseta</i>	Coléoptère Curculionidae	2018	2018	2019	Absent

* Signalé uniquement sur *Corymbia* spp., Myrtaceae exotiques voisines des eucalyptus.

Mais ces insectes du feuillage ne font généralement que de faibles dégâts, et sont souvent bien contrôlés par leurs ennemis naturels, importés avec eux ou relâchés par l'homme. En revanche, les menaces des xylophages restent très élevées, et d'autant plus importantes dans le contexte du changement climatique, en particulier de sécheresses longues et sévères.

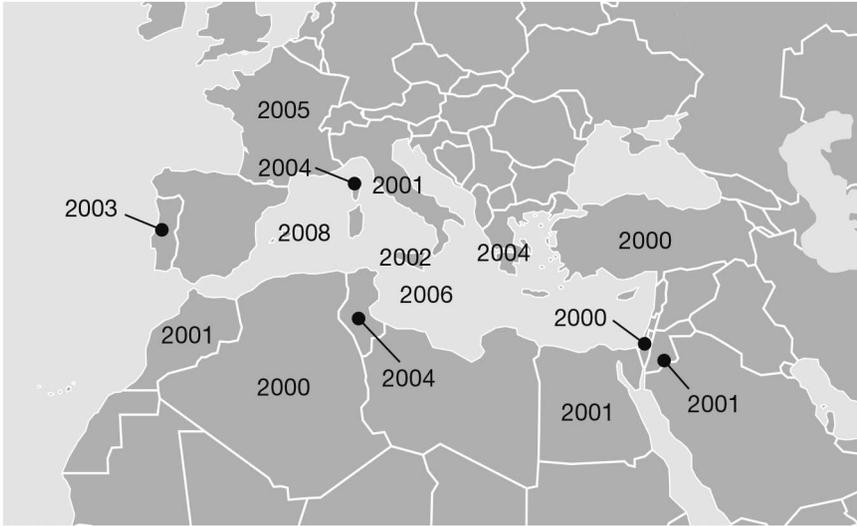


Figure 12.2. Carte des années de premières détections du galligène *Leptocybe invasa* dans les différents pays circum-méditerranéens.

Partie V

Approches génériques pour la surveillance, l'évaluation des risques et la gestion

Le gestionnaire forestier qui subit l'attaque d'un ravageur cherche toujours à préserver son patrimoine écologique, paysager et économique. Pour gérer un risque (figure P5.1), à venir ou en cours, il doit combiner la connaissance des facteurs impliqués dans les pullulations des insectes (aléas), de la sensibilité de la forêt (vulnérabilité) et de ses impacts sociaux, environnementaux et économiques (enjeux).

Les changements globaux auxquels fait face la forêt vont fortement influencer les niveaux de population des insectes et rendre plus fragiles les peuplements. À l'inverse, le mode de gestion des forêts et le type de lutte pourront atténuer l'impact de ces changements.

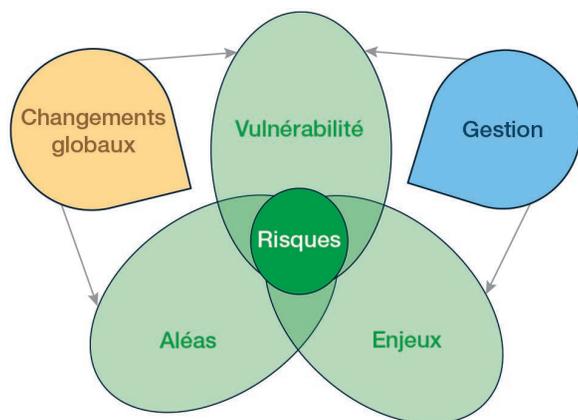


Figure P5.1. Les différentes composantes du risque en santé des forêts (d'après Ramsfield *et al.*, 2016).

Cette partie V présente tout d'abord la démarche qui permet de quantifier et d'expliquer la répartition des insectes en forêt. La surveillance actuelle pour détecter précocement les ravageurs exotiques est ensuite présentée ainsi que les approches en développement pour accélérer cette détection, voire même l'anticiper. Puis la modélisation est introduite comme un outil permettant d'intégrer différentes connaissances

afin d'estimer la probabilité d'invasion et la répartition potentielle des ravageurs forestiers sur un territoire. Enfin, cette partie se termine par un état des lieux des moyens disponibles en forêt pour lutter contre les insectes ravageurs. La décision d'engager des moyens de lutte devra être prise en fonction de leur efficacité et de la nécessité d'agir, dans le respect de la réglementation en vigueur.

Chapitre 13

Comment quantifier et expliquer les aires de distribution et leurs expansions ?

Christelle Robinet, Thierry Belouard, Anne-Sophie Brinquin, Morgane Goudet, Frédéric Huard, Hervé Jactel, Raphael Leblois, Jérôme Rousselet

Pour caractériser le déplacement des aires de distribution (invasions/expansions), il est nécessaire de cartographier leur aire de distribution à différentes années. Le phénomène d'expansion, commun aux espèces exotiques envahissantes et aux espèces natives en expansion, est le résultat de deux processus principaux : la dispersion et l'établissement. La probabilité d'établissement dépend notamment des conditions météorologiques dans le territoire où les individus sont nouvellement arrivés. C'est pour cette raison que, dans ce chapitre, nous abordons : les méthodes de cartographie des insectes forestiers ravageurs, les méthodes pour mesurer leurs capacités de dispersion, et les différentes sources possibles des variables météorologiques.

► Méthodes de cartographie

Sciences participatives et signalements spontanés

Anne-Sophie Brinquin

Une manière d'acquérir de l'information quant à l'évolution et l'expansion ou non de l'aire de répartition des ravageurs suivis est de recueillir des données de présence/absence de ces défoliateurs forestiers sur des territoires urbains. En effet, les suivis en milieu forestier, réalisés notamment par les correspondants-observateurs du Département de la santé des forêts (DSF), sont déjà bien établis et permettent d'avoir une bonne idée des territoires touchés. Il n'en reste pas moins important de connaître les îlots de présence des ravageurs en zones urbaines, du fait des flux importants qui existent entre les zones urbaines et les zones forestières. En témoigne par exemple l'expansion sur le territoire national de la pyrale du buis (voir chapitre 6) des jardins vers la forêt, où des zones ont été entièrement ravagées. Ou encore la présence, à Obernai en Alsace, de la processionnaire du pin (voir chapitre 3) hors de son aire de répartition, due à l'importation de pins associés à de la terre contenant des chrysalides. Il est donc important d'avoir des remontées d'information concernant la présence des principaux ravageurs forestiers dans cette mosaïque territoriale. Ces recueils peuvent se faire par le biais d'enquêtes destinées aux gestionnaires des communautés territoriales et réalisées à

intervalles de temps réguliers, ou par le biais d'outils numériques dédiés, tels que des applications smartphone destinées au grand public permettant aux utilisateurs de faire des signalements datés et géolocalisés de présence de ravageurs.

Dans le premier cas, les enquêtes recueillent des données de présence, mais également d'absence des ravageurs suivis, sur l'ensemble du territoire métropolitain (Brinquin *et al.*, 2020; Muller *et al.*, 2021). Ainsi, ces données mettent en lumière d'éventuels îlots de présence au-delà des aires de répartition connues, faisant évoluer nos connaissances sur la ligne de front de ces aires. Elles permettent également d'identifier l'absence des ravageurs suivis là où ils étaient présents des années auparavant, posant ainsi la question d'une disparition naturelle ou de l'efficacité des stratégies de gestion mises en place par les communautés territoriales. Cette méthode de recueil d'information connaît cependant des limites du fait de sa dépendance au panel des répondants, qui ne sont pas toujours les mêmes d'une campagne d'enquête à une autre, restreignant les suivis à long terme, et qui, par leur localisation, ne permettent pas toujours de couvrir l'ensemble du territoire.

Dans le deuxième cas, les remontées d'informations se font par le biais de la science participative, permettant au grand public de signaler la présence des ravageurs suivis à partir d'applications telles qu'Agiir, développée par INRAE³¹ (Martin, 2014). Cette méthode de recueil n'est pas limitée dans le temps et permet d'obtenir des informations sur l'ensemble de l'année. En revanche, elle a été conçue pour obtenir des signalements de présence, et ne permet donc pas d'acquérir de données d'absence sur le territoire. Cette méthode est également dépendante du panel d'utilisateurs et de leur implication et régularité.

Dans les deux cas, le niveau de compétence des répondants étant très hétérogène, un maximum de participants permet d'obtenir de meilleures données.

Veille sanitaire du Département santé des forêts

Morgane Goudet

La forêt française est quotidiennement parcourue par des forestiers de métier dont certains sont spécifiquement formés aux problématiques sanitaires. Ces derniers sont nommés « correspondants-observateurs » et font partie du réseau du DSF du ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire. Ils sont environ 270 sur le territoire, et prospectent les forêts publiques (pour les forestiers de l'ONF) comme privées (pour les forestiers du Centre national de la propriété forestière, CNPE, des directions départementales des territoires, DDT, pour les experts, les coopératives, etc.). Les correspondants-observateurs exercent des missions en santé des forêts :

- surveillance de la santé des forêts : apparition de maladies, introduction de ravageurs, dynamique de propagation, évolution des situations sanitaires, etc. ;
- diagnostic : identification des bioagresseurs et des risques sanitaires ;
- évaluation : quantification des dommages et hiérarchisation de l'importance des problèmes ;
- conseil : pour les gestionnaires et les propriétaires sur la santé des forêts.

L'exercice de ces missions s'applique à différentes catégories de problèmes à l'origine d'une stratégie nationale de surveillance déclinée en trois niveaux.

31. <https://ephytia.inrae.fr/fr/P/128/Agiir>

Le premier niveau concerne les grands problèmes majeurs de la forêt, ceux responsables de la plupart des dommages rencontrés et sur lesquels on cherche à quantifier les dommages (figure 13.1), les suivre dans le temps, ou à notifier les éventuels changements de comportements. Des suivis spécifiques, selon des protocoles adaptés, sont déployés pour chaque bioagresseur. Ils sont nombreux : niveau de défoliation annuel des défoliateurs de feuillus, évolution de l'aire de présence de la processionnaire du pin, cyclicité de la tordeuse du mélèze, etc. Les outils de quantification sont adaptés aux problèmes suivis : quadrats (surface carrée de 16 km de côté) pour les problèmes répandus, placettes pour suivre les mêmes arbres dans le temps, forêts échantillons comme échantillonnage représentatif des tendances, échantillonnage depuis le bord des routes pour évaluer l'état de santé d'une essence à l'échelle du massif, etc.

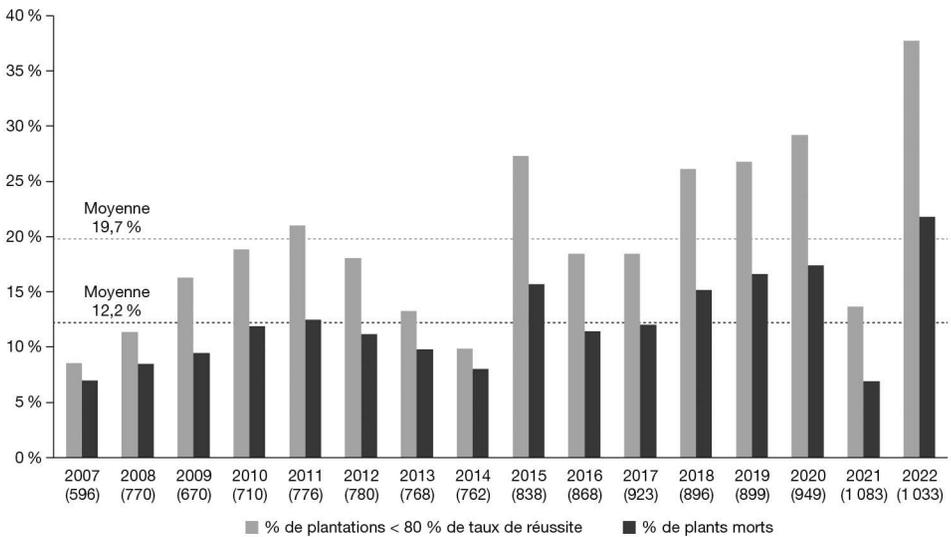


Figure 13.1. Évolution du taux de plantations de l'année non réussies et du taux de mortalité des plants (période 2007-2022). Le nombre de plantations observées chaque année est indiqué entre parenthèses (source : Département de la santé des forêts).

Le suivi plantation est un suivi spécifique qui permet d'évaluer chaque année le taux de mortalité des plants de l'année et la réussite des plantations. Les causes de dommages sont diagnostiquées par les correspondants-observateurs. L'introduction de bioagresseurs sur le territoire ou la menace de certains organismes sont directement intégrées au suivi en recherchant spécifiquement, pour les essences plantées concernées, les symptômes ou les marques de présence des organismes (*Phytophthora ramorum* sur mélèzes, cécidomyie sur Douglas, cynips sur châtaignier, etc.).

Le second niveau concerne les problèmes rares, ou même inexistantes sur le territoire, mais qui constituent une menace forte pour la santé des forêts. Ces parasites regroupent les organismes qui sont réglementés au niveau européen (développés dans le chapitre 14). L'histoire de la forêt ayant été largement marquée par l'arrivée de nouveaux organismes exotiques (figure 13.2), l'enjeu est donc d'identifier le plus tôt possible l'éventuelle introduction et installation de nouveaux ravageurs en dirigeant la surveillance dans des zones sensibles.

Le troisième et dernier niveau de la stratégie nationale de surveillance est une veille générale de tous les autres problèmes qui affectent la forêt. L'expertise des

correspondants-observateurs leur permet de relever toutes les anomalies significatives : champignons, insectes, dépérissements, dégâts de gel, de sécheresse, etc. Qu'ils soient très localisés ou répandus, spectaculaires ou émergents, ces signalements constituent la mémoire sylvosanaitaire. Les observations sont datées, localisées, l'essence affectée déterminée, et une estimation de l'importance du dommage est notée avec une sévérité de dommage et un pourcentage de tiges atteintes.

En complément, un réseau d'environ 550 placettes installées de façon systématique sur le territoire tous les 16 km offre une vision statistique de l'état de santé de la forêt française par l'estimation annuelle de l'état du houppier de 12 000 arbres, qu'ils soient malades ou non. Il s'agit du Réseau systématique de suivi des dommages forestiers (RSSDF), qui a été installé en 1989 au niveau européen.

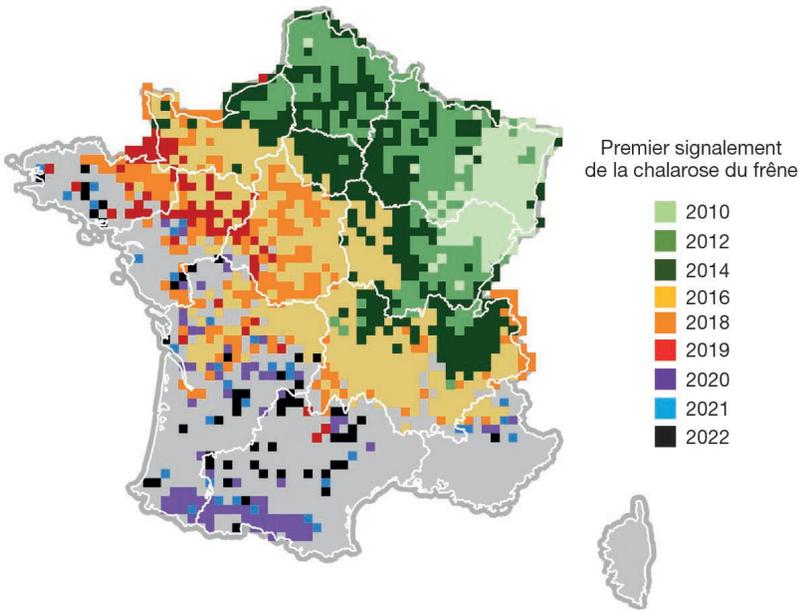


Figure 13.2. Date de premier signalement de la charlarose du frêne.

En 2007, un correspondant-observateur veille en Haute-Saône et remarque des symptômes atypiques sur des frênes. Il s'agit de la découverte de la charlarose en France. Le problème, encore rare sur le territoire, est recherché dans les zones à risque autour du foyer et dans les frênaies pures du Nord et de l'Est. Un suivi spécifique par quadrat est mis en place pour suivre l'avancée du champignon sur le territoire. Alors que le problème devient majeur, des placettes de 15 arbres sont installées en zones contaminées pour comprendre l'impact sur les arbres et mieux caractériser la maladie et ses symptômes.

Chaque année, les correspondants-observateurs réalisent environ 15 000 observations. Symptômes anormaux, évaluation des houppiers des arbres, localisation de ravageurs, relevés de pièges à insectes, envois d'échantillons en laboratoire, estimation de l'impact, quantification du dégât, etc. Ils sont les référents locaux des sujets de santé des forêts. Pour cela, ils sont encadrés, formés et animés par 6 pôles régionaux ou interrégionaux de la santé des forêts qui se trouvent dans les directions régionales de l'agriculture, de l'alimentation et de la forêt (Draaf). Des experts nationaux thématiques font également partie de l'accompagnement quotidien du réseau DSF. Ils appuient le réseau dans le

diagnostic des problèmes, la formation aux symptômes et aux bioagresseurs, et constituent un lien fort et nécessaire avec les partenaires de recherche et les laboratoires d'analyses (INRAE, plateforme ESV, universités, Anses, etc.).

Points de présence/absence : méthodologie sur grille

Jérôme Rousselet, Christelle Robinet

Si les données de présence sont un élément indispensable pour savoir où se trouve une espèce, il est en revanche crucial de déterminer la limite de son aire de distribution afin de quantifier les changements, et notamment une éventuelle dynamique d'expansion. La limite réelle ne peut pas être déterminée que sur la base des points de présence, mais elle doit aussi et surtout considérer les points d'absence. Distinguer les zones d'absence d'information des zones de vraie absence de l'espèce permet de mieux identifier les facteurs explicatifs de sa distribution spatiale. De surcroît, cartographier l'occurrence spatiale d'une espèce selon une grille découpant le territoire en unités d'échantillonnage (« cellules » ou « mailles »), occupées ou non, permet de quantifier l'effort d'échantillonnage, de standardiser la méthode pour qu'elle puisse être reproduite ultérieurement dans les mêmes conditions, et d'éviter une partie des biais d'observation. Nous allons décrire deux méthodes employées pour cartographier la limite nord de la distribution de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, à savoir une cartographie sur le terrain et une cartographie *in silico*. Toutes les deux s'appuient sur un échantillonnage depuis le bord de route (*road sampling*), ce qui est possible du fait que les larves de cette espèce sont grégaires et tissent des nids de soie restant bien visibles dans les pins de l'automne au printemps (donc plusieurs mois par an pour une seule et même génération de l'insecte). Ces méthodes peuvent être utilisées aussi bien pour caractériser une expansion qu'une rétraction et pourraient être adaptées pour d'autres insectes forestiers présentant des signes de présence identifiables à distance. Les relevés sur le terrain sont ici effectués depuis les abords des voies de circulation terrestres, mais pourraient néanmoins l'être par d'autres procédés.

Cartographie sur un maillage sur le terrain

Cette cartographie nécessite trois grandes étapes : définir la taille de la maille de la grille et la méthode d'échantillonnage par cellule ; rassembler les points de présence déjà disponibles pour réduire au maximum l'effort de prospection, en positionnant la zone d'exploration initiale au niveau des derniers points connus ; déterminer sur le terrain le statut de chaque cellule (présence de l'espèce ou absence à l'effort d'échantillonnage défini). Pour le suivi de la processionnaire du pin à l'échelle nationale, une grille de 8 km × 8 km a été définie dans un système de projection en Lambert2 étendu car, au regard des capacités de dispersion de l'insecte, les cellules sont de taille suffisamment grande pour permettre le tracé d'une ligne de front le plus souvent continue (sans trop d'îlots de présence ou d'absence), et de taille suffisamment petite pour observer une évolution du front à la périodicité de relevé retenue (ici cinq ans). La prospection est faite en voiture par des techniciens de terrain formés à l'identification de l'espèce. Pour qu'une cellule soit considérée positive, au moins un nid d'hiver doit y avoir été observé, tandis que pour être considérée négative, toutes les routes carrossables doivent avoir été parcourues sans observer de nid (ou, en milieu ouvert, après avoir pu parcourir visuellement, à l'œil nu ou aux jumelles, l'ensemble de la superficie du territoire).

Le plus gros effort porte donc sur les cellules négatives. Coordonnées géographiques (X, Y) de l'observation, date et nom de l'opérateur constituent la donnée d'occurrence. Pour les cellules négatives, ce sont les coordonnées de leur centre qui sont référencées. INRAE et le DSF ont articulé leurs stratégies d'observation. Pour sa campagne de cartographie, INRAE s'appuie sur les quatre dernières années de signalements du DSF (uniquement des « positifs »), et le DSF, quant à lui, concentre ensuite son effort de signalement sur le nouveau front et au-delà. Les cellules validées par des données DSF les plus en aval (par rapport à la direction d'ensemble de l'expansion) sont reinspectées par INRAE, qui à partir de là explore de proche en proche les cellules adjacentes (au besoin vers l'amont en cas de recul du front). Les territoires colonisés par le passé en amont de la zone prospectée une saison donnée sont considérés l'être encore.

Cette méthode permet de déterminer avec précision la limite d'une aire de distribution, mais a néanmoins quelques inconvénients. Tout d'abord, elle nécessite de détecter l'espèce étudiée par des signes de présence en premier lieu facilement observables et en second lieu caractéristiques, c'est-à-dire sans trop de risques de confusion avec d'autres, ce qui n'est pas souvent le cas chez les autres insectes forestiers. Une autre limitation importante de cette méthode est son caractère peu adapté au suivi des changements d'aire en milieu montagnard. L'aire peut en effet gagner en altitude, mais les terrains colonisés peuvent rester au sein d'une même cellule, sans donc que l'évolution de l'aire se traduise forcément par la colonisation de nouvelles cellules. Dans le cas de la processionnaire du pin, la méthode utilisée en France n'a par ailleurs pas pu être appliquée pour cartographier la limite sud en Tunisie. Les pins y sont trop rares et dispersés pour définir une ligne de front continue. En France, même en Beauce, pins et cèdres avaient une distribution suffisante pour permettre à la processionnaire du pin d'être présente dans des cellules de 8 km × 8 km contiguës. Une méthode hybride a dû être utilisée en Tunisie : la prospection a été faite depuis toutes les routes carrossables à proximité des parcelles de pins signalées par la Direction générale des forêts (Bourougaaoui *et al.*, 2021). Enfin, quelles que soient les difficultés d'application de la méthode, un point faible de ce type de *road sampling* est la nécessité de parcourir des dizaines de milliers de kilomètres en véhicules thermiques produisant du CO₂ à chaque campagne de cartographie. Avec la mise à disposition croissante d'images permettant de naviguer virtuellement sur internet, des procédés alternatifs de cartographie peuvent être envisagés.

Cartographie sur un maillage *in silico*

La méthode de cartographie est la même que la précédente. La différence est que la prospection se fait en scrutant sur ordinateur des images déjà enregistrées par d'autres le long des routes, au lieu de prospecter soi-même sur le terrain. Une telle étude a été menée sur la processionnaire du pin en utilisant Google Street View (Rousselet *et al.*, 2013). Les données ont été acquises selon deux grilles d'étendues et de maillages différents, et comparées à des données acquises sur le terrain. Si l'usage des images permet de bien caractériser la distribution à large échelle (16 km × 16 km, avec 96 % de cellules de statut correct), elle ne permet pas de le faire à fine échelle (2 km × 2 km ; avec moins de 50 % de statut correct). La mesure de l'occupation des cellules est sensible au nombre de kilomètres de routes dans une cellule, à la proportion de celles-ci qui est couverte par des observations, à la saison de passage de la voiture Google par rapport à la saison de présence de l'insecte, à la météorologie et au sens du passage en fonction

de l'heure, qui influencent la qualité de la lumière et la possibilité de discerner un nid. En outre, toutes les routes ne sont pas couvertes chaque année, et l'image n'est pas de résolution suffisante pour discerner un nid et des défoliations trop distants de la route avec suffisamment de confiance. Cependant, alors que la cartographie du front de colonisation à une échelle continentale n'a été réalisée qu'une seule fois en 2011 sur des cellules de 16 km × 16 km (Roques, 2015), cette méthode pourrait être intéressante pour la renouveler régulièrement, par exemple à un pas de temps de dix ans, en particulier si l'analyse des images et la détection des nids étaient automatisées à l'aide d'intelligence artificielle. Cette méthode est sans doute mieux adaptée encore pour suivre la distribution de plantes (Kotowska *et al.*, 2021), plus visibles que les insectes forestiers, en particulier de plantes invasives associées à des milieux artificialisés comme les abords des voies de communication. Une autre source de données d'imagerie, sans doute plus prometteuse encore, est l'usage d'images prises à partir de drones, d'avions ou de satellites.

Suivi des insectes ravageurs et de leurs dégâts en forêt à l'aide de la télédétection

Thierry Belouard

Avec la disponibilité et la facilité d'accès de plus en plus grandes à des images aériennes et satellitaires ainsi qu'à des outils de traitement d'image, la télédétection constitue de plus en plus une méthode pertinente pour suivre des insectes ravageurs en forêt. En fait, plus que les insectes eux-mêmes, ce sont les dégâts qu'ils occasionnent que la télédétection permet de caractériser.

Les suivis à l'aide de la télédétection portent principalement sur deux grands groupes d'insectes ravageurs : les scolytes et les défoliateurs. Les études portant sur les autres insectes ravageurs, comme les piqueurs-suceurs, sont plus rares (Senf *et al.*, 2017). Dans les deux cas, la télédétection permet souvent d'estimer les colorations anormales (rougissement, jaunissement, brunissement, etc.) et l'importance de la perte de feuillage.

La majorité des travaux s'appuie sur les images satellitaires optiques à des résolutions et à des fréquences d'acquisition variables. Les images Modis (*Moderate-resolution imaging spectroradiometer*), qui sont acquises tous les un ou deux jours, permettent de mettre en évidence des phénomènes fugaces, comme les défoliations suivies rapidement d'une nouvelle feuillaison. Toutefois, leur faible résolution spatiale (250 m) est surtout adaptée aux grands massifs forestiers, comme en Scandinavie, et beaucoup moins aux forêts fragmentées, comme en région méditerranéenne. Les images Landsat, d'une résolution spatiale plus fine (30 m), mais acquises uniquement tous les seize jours, sont certainement les images les plus utilisées, tout particulièrement en Amérique du Nord. Aujourd'hui, les images des satellites Sentinel-2 sont de plus en plus retenues, particulièrement en Europe, car elles présentent un excellent compromis entre résolution spatiale (10-20 m selon les bandes spectrales), fréquence d'acquisition (une image tous les cinq jours) et résolution spectrale (10 bandes spectrales utilisables). Les images aériennes, acquises depuis un avion, un ULM ou un drone, constituent une deuxième grande source de données. Leur résolution infra-métrique permet d'observer les arbres et leurs dommages (Coleman *et al.*, 2018).

Un suivi fiable des dommages à l'aide de la télédétection nécessite des données de référence pour la calibration et la validation de la méthode. Ces données sont collectées sur le terrain, voire par photo-interprétation des symptômes sur des images aériennes. C'est particulièrement vrai pour les dégâts dus aux scolytes, bien visibles sur ces images à très haute résolution. Il est parfois pertinent d'utiliser des données auxiliaires comme celles sur le climat, qui conditionnent le développement des insectes (température notamment).

Les bandes spectrales de l'infrarouge à courtes longueurs d'ondes (SWIR, *Short-wave infrared*), sensibles à la teneur en eau, sont bien adaptées pour la détection de la mortalité due aux scolytes à tous les stades (Abdullah *et al.*, 2019; Dutrieux *et al.*, 2021). Ces mêmes bandes, complétées par le proche infrarouge (NIR, *Near infrared*), sont utilisées pour mettre en évidence les défoliations tant chez les résineux que les feuillus. Pour les feuillus, l'utilisation des bandes du rayonnement visible et du NIR, dont la réflectance est liée à la quantité de végétation saine, fournissent également des résultats satisfaisants. C'est ainsi que la différence normalisée entre le NIR et le rouge, ou indice NDVI (*Normalized difference vegetation index*), est souvent utilisée pour caractériser les défoliations des feuillus (Townsend *et al.*, 2012; Rullan-Silva *et al.*, 2013).

La majorité des suivis s'appuie sur des images à plusieurs dates. Cela peut être deux (image avant vs image après), plusieurs, voire une série dense d'images, ce qui est particulièrement adapté pour le suivi des défoliations du fait de la fugacité du phénomène. L'utilisation de séries denses d'images, bien que moins fréquente, se développe (Pasquarella *et al.*, 2017; Dutrieux *et al.*, 2021; Arthur *et al.*, 2024).

Il n'existe pas de méthode universelle pour suivre les dégâts dus aux insectes. Il convient donc de choisir la meilleure parmi toute une palette. Le *sketch mapping* (cartographie instantanée) consiste à cartographier les dégâts directement à bord d'un avion ou d'un hélicoptère. Cette méthode, très utilisée aux États-Unis, nécessite des opérateurs expérimentés. Les observations en partie subjectives entraînent une certaine variabilité des résultats (Coleman *et al.*, 2018). La photo-interprétation des images est une deuxième méthode nécessitant également l'intervention manuelle d'un opérateur. Il existe ensuite des méthodes plus ou moins automatiques, comme la classification supervisée à partir de données de calibration pour les données discrètes (*machine learning*, régression logistique, etc.) ou les méthodes de régression (statistique, type *random forest*) pour les données quantitatives (sévérité). La méthode de seuillage de bandes spectrales ou d'indices de végétation est très utilisée. Sa difficulté réside alors dans la définition des seuils. Enfin, l'analyse de séries temporelles – généralement d'un indice – constitue le dernier type. Celui-ci est particulièrement bien adapté pour la détection des défoliations des feuillus, souvent fugace du fait de la formation d'un nouveau feuillage avant la fin de la saison de végétation (Pasquarella *et al.*, 2017).

La distinction entre les dégâts dus aux insectes et les autres perturbations peut être difficile, d'autant plus qu'il y a souvent des interactions entre les différents phénomènes. Par exemple, les dégâts de scolytes sont favorisés par les sécheresses et les tempêtes, et ces dégâts entraînent des récoltes sanitaires. La dynamique temporelle des perturbations peut aider à les distinguer : durée du phénomène (brutal dans le cas d'une tempête, plus lent dans le cas des insectes ravageurs), date de la perturbation.

Il en est de même des caractéristiques spatiales, comme la forme (compacte vs diffuse) et la taille des zones détectées, qui permettent souvent de distinguer les interventions sylvicoles des dégâts dus aux ravageurs. La précision globale de la détection varie le plus souvent entre 60% et 90% (Senf *et al.*, 2017). Elle est généralement plus faible que pour les autres perturbations en forêt, qui correspondent pour la plupart à des changements plus marqués (Stahl *et al.*, 2023).

Une des limites de la télédétection est la difficulté de transférer une méthode d'un problème à un autre ou d'une région à une autre. Par ailleurs, la détection en temps réel est limitée, et il existe peu de systèmes opérationnels³². Dans tous les cas, une bonne connaissance du triptyque insecte, arbre hôte et techniques de télédétection est nécessaire pour élaborer une bonne méthode de suivi de ces bioagresseurs par télédétection.

Quantifier l'abondance au cours du processus d'invasion

Morgane Goudet

Quantifier l'abondance des insectes introduits est nécessaire pour sa prise en compte dans la gestion tout au long du processus d'invasion du bioagresseur.

Zone de foyer

Lorsque l'insecte est introduit sur un nouveau territoire, le suivi de son abondance sur le foyer d'introduction permet d'observer la dynamique spatio-temporelle d'invasion du bioagresseur. Au point d'observation de présence, une notation de sévérité peut être associée à l'abondance de l'insecte observé. Pour la cochenille du cèdre, *Dynaspidiotus regnieri*, découverte en 2012 dans les Hautes-Alpes, une note de 0 à 4 a été attribuée en lien avec le nombre d'aiguilles de cèdre porteuses de cochenilles. Elle montre une augmentation des populations de cochenilles avec le temps dans le cœur du foyer. Pour la cochenille du pin maritime dans le Var, *Matsucoccus feytaudi*, l'évaluation du nombre de pronymphes présentes (petits points blancs dans les anfractuosités de l'écorce) sur des zones délimitées du tronc (carrés de 10 cm) a permis de mesurer l'évolution temporelle de l'abondance de l'insecte en fonction de la provenance des pins (figure 13.3).

Installation sur le territoire

Le piégeage est un outil utile pour suivre la progression des nouveaux parasites introduits. Il sert d'indicateur des niveaux de populations dans les premières phases d'invasion. En Corse, le piégeage de la cochenille du pin maritime permet de mesurer l'avancée de l'insecte sur le territoire. Lorsque le nombre d'insectes par piège dépasse 50, l'abondance est considérée suffisante pour qualifier l'insecte comme localement installé. Les pièges installés sur l'ensemble du territoire national dans le cadre de la surveillance du *Monochamus*, vecteur du nématode du pin, ont vu l'arrivée de *Xylotrechus stebbingi* dans les années 2010 (figure 13.4). D'abord discret, l'abondance des captures traduit aujourd'hui une installation durable en zone méditerranéenne.

32. Exemple : <https://forwarn.forestthreats.org/>

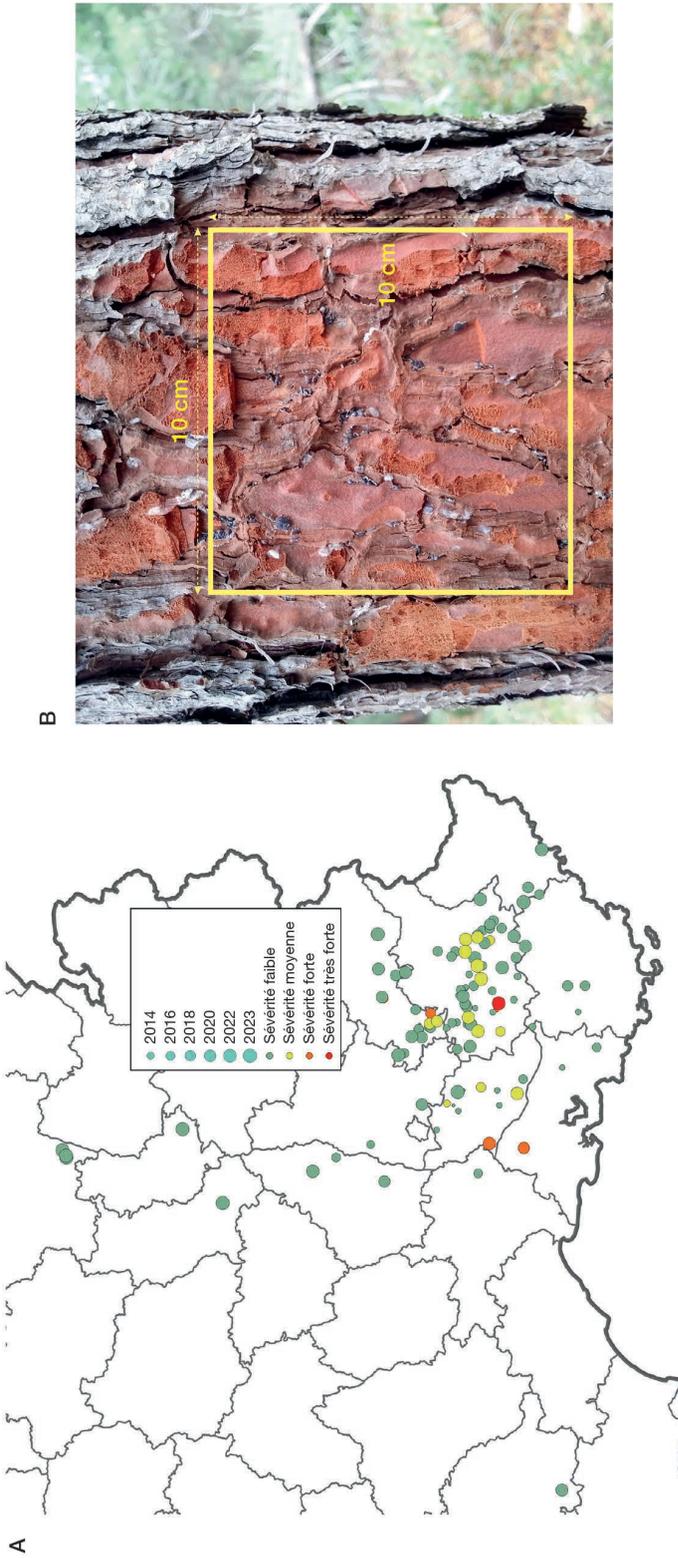


Figure 13.3. A) Signalements de veille de la cochenille du cèdre par les correspondants-observateurs du Département de la santé des forêts, sévérité en fonction de l'abondance de l'insecte sur les arbres. B) Zone de comptage du nombre de cochenilles du tronc du pin maritime dans la zone fissurée du rhytidome, favorable à l'installation des larves (© DSF).

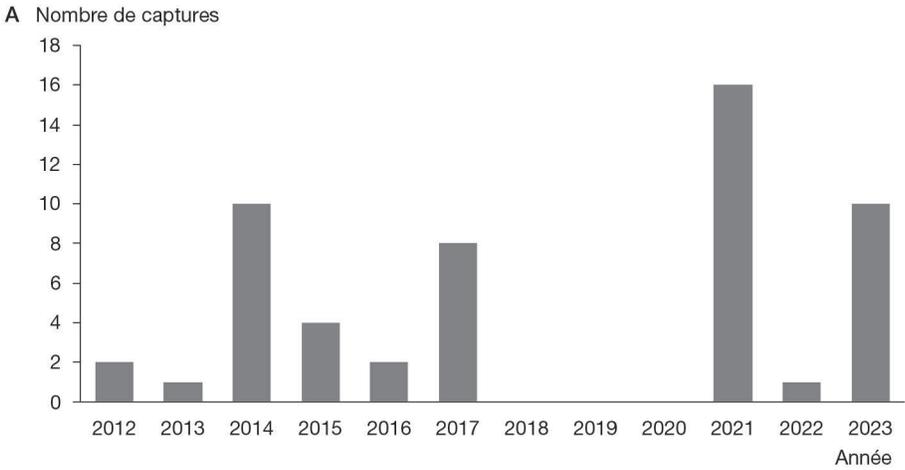


Figure 13.4. A) Captures de *X. stebbingi* dans les pièges Crosstrap de *Monochamus* (vecteur du nématode du pin). B) Un de ces pièges (© DSF/E. Kersaudy).

Expansion et phase épidémique

Lorsque les populations d'insectes sont installées, elles peuvent entrer en phase épidémique. Le piégeage rend bien compte du phénomène (figure 13.5). Dans les pièges fixes de *Xylosandrus crassiusculus* sur le mont Boron (Alpes-Maritimes), l'augmentation des insectes capturés en trois ans est très parlante : 97 insectes capturés au total en 2014 (pour 7 pièges installés), 2358 captures en 2015 (5 pièges); 5213 en 2016 (3 pièges), 23672 en 2017 (2 pièges).

Les placettes du Réseau systématique de suivi des dommages forestiers (RSSDF) illustrent également ce phénomène de multiplication et d'expansion avec le cynips du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*) (figure 13.6). Ce dernier est découvert pour la première fois en France en 2007, et l'abondance de l'insecte sur le réseau permet de suivre son installation : les premiers signalements sur le réseau, en 2012, marquent son extension généralisée à grande échelle. Par la suite, les observations permettent de qualifier le profil

d'invasion : dans un premier temps, une augmentation du nombre de châtaigniers contaminés jusqu'à un palier et, concomitamment, une augmentation du nombre d'arbres significativement attaqués, qui culmine en 2016 avant de redescendre grâce à un nouvel équilibre établi dû au parasitisme efficace de *Torymus sinensis*. Le cynips fait désormais partie du paysage sylvosanitaire, mais n'est plus problématique pour son hôte en forêt.

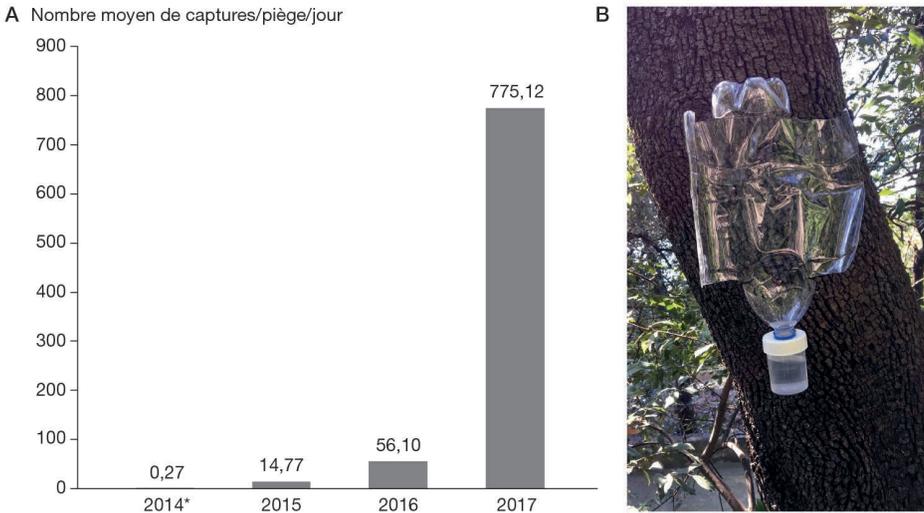


Figure 13.5. A) Augmentation de l'abondance de *X. crassiusculus* capturés sur le mont Boron (nombre moyen de captures par piège et par jour sur les quatre années de suivi). B) Un de ces pièges (© DSF/J.-B. Daubrée).

* Pose des pièges en octobre.

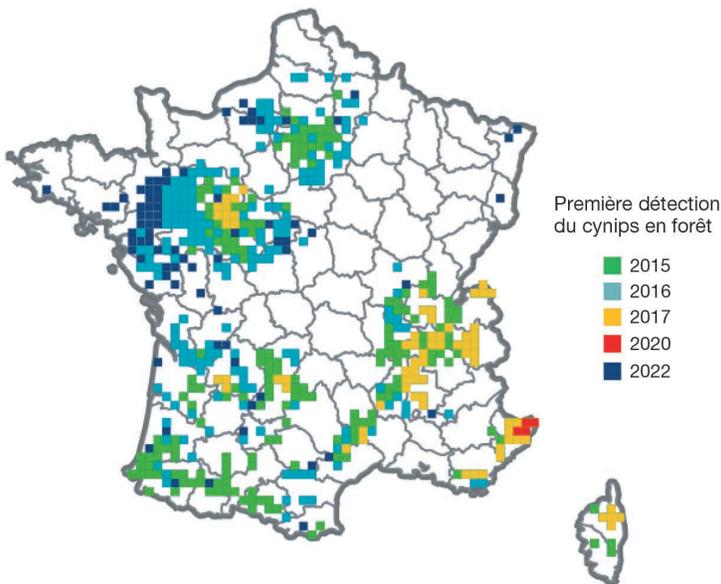


Figure 13.6A. Expansion du cynips du châtaignier sur le territoire.

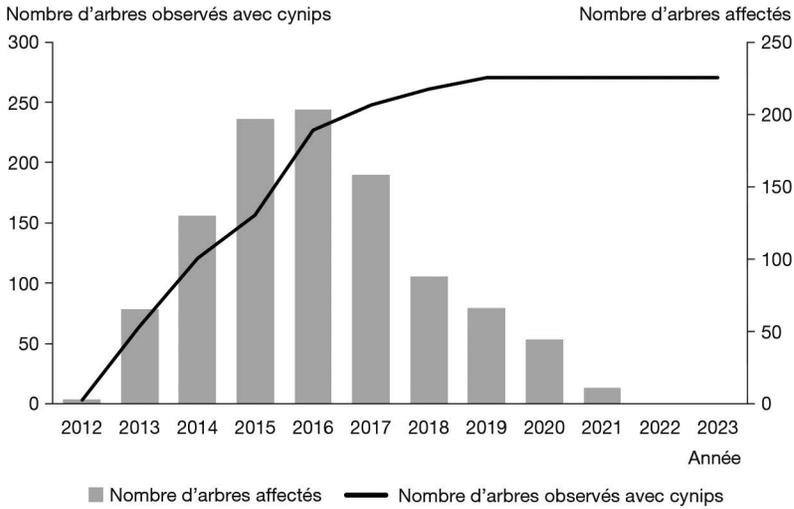


Figure 13.6B. Quantification de l'insecte sur le RSSDF.

Nouvelle aire, nouveaux dommages

Lorsque l'insecte s'est durablement établi sur le territoire, suivre les niveaux d'infestation prend tout son sens en zone contaminée. Pour la pyrale du buis, introduite en France en 2015, des placettes semi-permanentes ont permis de suivre les niveaux de présence de chenilles en lien avec les dommages sur buis, et d'en suivre les variabilités entre années. Pour un suivi statistique de grande échelle, l'IGN note sur ses placettes de relevés le niveau d'attaque par la pyrale (figure 13.7).

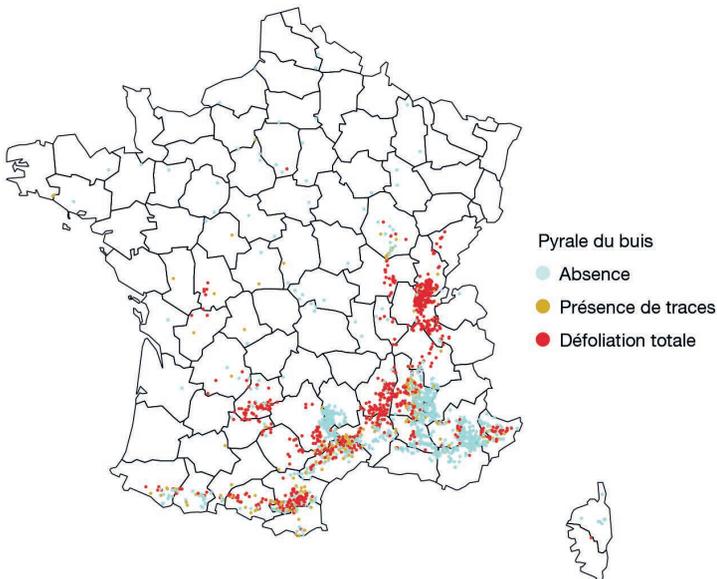


Figure 13.7. Niveau de défoliation du buis par les populations de pyrale (source : données IGN, campagnes d'inventaire forestier de 2018 à 2022).

Naturalisation, et après...

Après des années d'installation et de dissémination, l'insecte peut être considéré comme naturalisé et fait partie du cortège d'insectes des forêts. Dans ce cas, la veille sylvosanaire permet d'enregistrer les fluctuations des populations et de leurs dommages dans le temps et l'espace. En estimant une sévérité et un pourcentage de tiges atteintes, les correspondants-observateurs du DSF offrent une vision de l'abondance de l'insecte, comme c'est le cas pour le puceron lanigère du peuplier (figure 13.8), originaire d'Europe central et observé pour la première fois en France en 1939. Ces suivis sont importants, car si l'insecte a pris une place dans son nouvel environnement, les changements globaux (climatiques, paysagers, etc.) peuvent bouleverser à nouveau les populations d'insectes et jouer, dans un sens ou un autre, sur leur abondance, puis sur les dégâts engendrés en forêt.

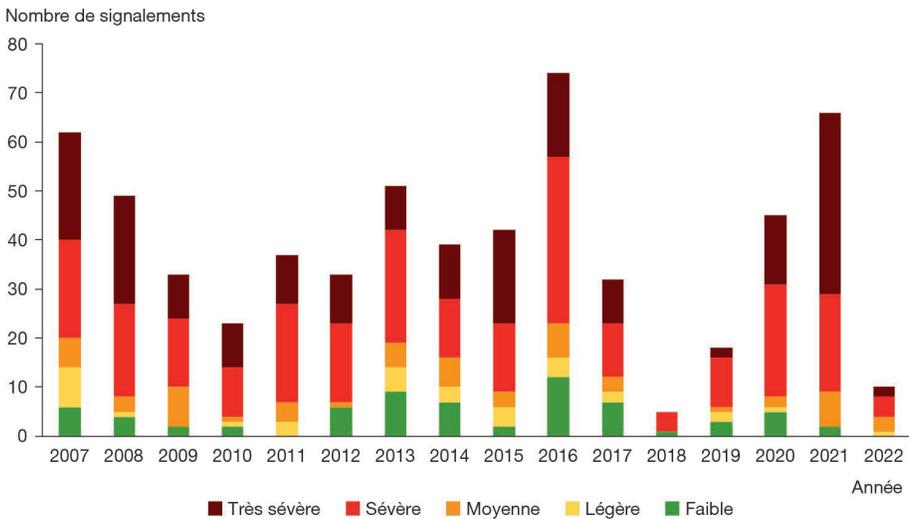


Figure 13.8. Présence dommageable du puceron lanigère calculée à partir de la sévérité des attaques et du pourcentage de tiges atteintes (nombre de signalements).

► Évaluer les capacités de vol des insectes forestiers

Hervé Jactel

Mieux connaître les capacités et le comportement de vol des espèces invasives d'insectes forestiers est important pour la gestion de leurs populations. Évaluer la gamme de variation des distances de vol permet de prédire le potentiel d'expansion géographique des populations de l'espèce envahissante (Robinet *et al.*, 2019), et donc d'informer les gestionnaires sur les zones à risque. La distance moyenne de dispersion peut être utilisée pour fixer les limites des zones où mettre en œuvre des actions d'éradication, et des zones tampons où renforcer la surveillance. L'étude du comportement de vol, en conditions naturelles, est utile pour améliorer les conditions d'application de certaines méthodes de lutte, comme la densité de pièges pour le piégeage de masse ou la surface des coupes rases sanitaires d'arbres hôtes. Trois principales méthodes existent pour mesurer les capacités de vol des insectes : les manèges de vol, les expériences de marquage-lâcher-recapture et le radiopistage.

Le manège de vol

C'est la méthode la plus courante (Naranjo, 2019). Elle consiste à coller l'insecte, par le thorax, à un bras très léger, horizontal, pouvant être équipé d'un contrepoids, et tournant autour d'un axe vertical fixe. L'absence de contact des tarses de l'insecte avec un support déclenche un réflexe d'envol, qui peut être renforcé par un soufflé d'air. Les rotations de l'insecte sont enregistrées à l'aide d'un détecteur de mouvement (ex. : cellule photoélectrique) relié à un ordinateur, afin de compter le nombre de tours et donc la distance de vol. Les avantages de cette technique tiennent à la standardisation de l'enregistrement et à la possibilité de tester un grand nombre d'individus en conditions contrôlées. Les données acquises permettent de décrire la moyenne et la variance des capacités de vol et de les comparer entre individus (mâles ou femelles, matures ou immatures, etc.) ou entre populations (ex. : région d'origine *vs* nouvellement envahie). En revanche, les capacités de vol maximales estimées sur manège de vol sont peu prédictives des performances en conditions naturelles. D'une part, les insectes testés en manège n'ont pas à supporter leur poids pendant le vol, conduisant à une surestimation des distances de vol potentielles. Mais inversement, les insectes dans la nature peuvent bénéficier de vents portants, augmentant les distances parcourues. Ils peuvent aussi se poser et éventuellement s'alimenter avant de reprendre leur envol. Une quarantaine d'études ont été publiées sur les capacités de vol des insectes forestiers estimées à l'aide de manèges de vol. Elles ont porté en majorité sur des coléoptères (scolytes, longicornes, charançons), quelques lépidoptères (défoliateurs), rarement sur des hyménoptères (syrex), mais pas sur les pucerons ou autres insectes piqueurs-suceurs, sans doute à cause de leur petite taille. Les distances de vol parcourues en 24 h varient de quelques mètres à plusieurs dizaines de kilomètres pour les moyennes et les distances maximales (Jones *et al.*, 2019), qui sont corrélées entre elles (figure 13.9A). Les distances parcourues augmentent en général avec l'envergure des ailes des espèces d'insectes testés (figure 13.9B). Une caractéristique très générale est la grande variabilité des capacités de vol entre individus, selon une distribution de type exponentiel décroissant, avec de nombreux individus effectuant des vols courts, et peu d'individus capables de vols très longs (figure 13.9C).

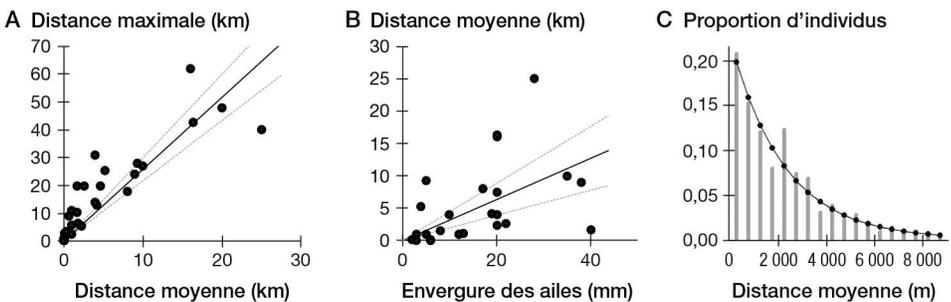


Figure 13.9. Performance de vol sur manège des insectes forestiers.

A) Corrélation entre distance moyenne et distance maximale de vol sur 24 h ($n = 29$, $r^2 = 0,85$, $P < 0,0001$).
 B) Corrélation entre distance moyenne de vol et envergure des ailes de l'espèce ($n = 25$, $r^2 = 0,55$, $P < ,0001$).
 C) Distribution exponentielle négative des distances moyennes de vol de *Monochamus galloprovincialis* (d'après Robinet *et al.*, 2019). Les graphiques (A) et (B) synthétisent les résultats de 37 articles publiés entre 1962 et 2023, portant sur 32 espèces d'insectes forestiers.

Le marquage-lâcher-recapture

L'autre principale technique d'analyse des capacités de vol des insectes forestiers est le lâcher d'insectes marqués, puis recapturés à différentes distances. Son mérite est de permettre une évaluation en conditions naturelles. Ses principales limites sont qu'elle ne peut tester qu'une gamme réduite de performances de vol, correspondant à la distance entre le site de lâcher et le piège le plus éloigné, et qu'aucune information n'est disponible sur ce qu'il se passe entre l'envol et la capture. Cette méthode repose sur différentes techniques de marquage (taches de couleur, gravure des élytres, poudre colorée) et de recapture, comme le piégeage et parfois l'observation directe sur les arbres, les dispositifs de recapture étant disposés le long de transects, sous forme de grilles ou le plus souvent en cercles concentriques. Une vingtaine d'études mobilisant cette technique ont été publiées, essentiellement sur les coléoptères forestiers (scolytes ou longicornes), et plus rarement sur les lépidoptères ou les diptères. Elles révèlent des capacités de vol de l'ordre de la centaine de mètres, parfois du kilomètre, mais bien en deçà des performances enregistrées sur manège.

Ces expérimentations sont intéressantes pour estimer le pourcentage d'individus capables de s'envoler, et pour explorer la variabilité des capacités de vol dans une population. Les résultats montrent alors le même type de distribution de fréquences, avec la majorité des insectes recapturés à faible distance et quelques individus capturés dans les pièges les plus éloignés, et donc capables de vols longs. Les temps de recapture varient entre quelques heures et quelques jours, malgré des distances de recapture de l'ordre de la centaine de mètres, suggérant l'existence de vols courts, entrecoupés de périodes de repos ou d'alimentation. Les vols sont au départ plutôt orientés avec le vent, pour bénéficier de sa portance, puis contre le vent, pour remonter la plume d'odeurs des pièges attractifs (anémotaxie; Guichard *et al.*, 2010). Dans les paysages hétérogènes, les niveaux de recapture en fonction de la distance au site de lâcher permettent d'inférer sur la perméabilité au vol des différents types d'habitats (Nunes *et al.*, 2021). Enfin, l'observation que les insectes adultes immatures étaient recapturés plus loin ou plus tard que les matures a révélé chez plusieurs espèces de scolytes l'existence d'un vol obligatoire précédant la réponse à l'attraction des phéromones d'agrégation (Meurisse et Pawson, 2017), un comportement qui incite à la migration hors de la forêt d'origine et évite ainsi la compétition intraspécifique pour les ressources. Les informations délivrées par les techniques de manège de vol et de lâcher-recapture se révèlent complémentaires et peuvent servir au développement de modèles de dispersion (Robinet *et al.*, 2019).

Le radiopistage

Quelques rares études sur le vol des insectes forestiers ont utilisé la technique du radiopistage, avec un radio émetteur très léger (0,5 g) et une antenne (5 cm) fixés sur le thorax, et un radio-receveur portable pour les expérimentateurs. Les contraintes imposées par le poids de l'appareillage expliquent que cette technique soit limitée à de gros coléoptères comme *Osmoderma eremita*, *Lucanus cervus* ou *Cerambyx cerdo* (Drag et Cizek, 2018). Cette technique permet de mieux reconstituer les trajectoires de vol ou le domaine vital, et donc le comportement d'exploration ou d'utilisation du milieu, mais reste limitée en matière d'estimation des capacités de dispersion à longue distance, notamment en forêt, où les arbres constituent d'importants obstacles à la transmission du signal.

Des méthodes complémentaires

Les résultats acquis avec ces trois techniques, qui se révèlent complémentaires, démontrent que les insectes forestiers sont généralement capables de couvrir de longues distances en vol, mais que cette dispersion active provient surtout d'une succession de vols courts entrecoupés de phases sédentaires. Les capacités de vol varient beaucoup au sein d'une même population, avec en général beaucoup d'insectes capables de voler à courte distance et peu à longue distance, suggérant l'existence de vols courts à vocation alimentaire et de vols longs pour la migration. Ce phénomène pourrait correspondre à une stratégie efficace d'exploration de l'espace à la recherche de ressources ou de partenaires pour la reproduction, une majorité des individus restant proches de leurs congénères et de la zone où la génération de leurs parents a déjà trouvé de quoi se développer, et quelques individus pionniers volant loin pour éviter la compétition intraspécifique et trouver de nouveaux habitats favorables.

►► Caractériser la dispersion à partir de données génétiques

Raphaël Leblois

Les différentes forces évolutives que sont la mutation, la recombinaison, la dérive, la migration et la sélection façonnent, au cours des générations, la diversité génétique des populations invasives, comme toutes les autres populations naturelles, et déterminent la répartition de cette diversité au sein des individus, des populations et du paysage. Les données génétiques d'un échantillon d'individus, pris au sein d'une population ou d'un ensemble de populations invasives, contiennent donc de l'information sur les processus démographiques et adaptatifs ayant agi par le passé, dont la dispersion.

L'estimation de paramètres démographiques à partir de données génétiques est un champ majeur de la génétique des populations, initié dès les années 1940 par Dobzhansky et Wright (1941). Ces inférences démographiques, dites « indirectes », sont longtemps restées cantonnées à l'utilisation de modèles populationnels mathématiquement simples fondés sur des hypothèses de grandes populations panmictiques (c'est-à-dire que les individus sont répartis de manière homogène au sein de la population et se reproduisent tous aléatoirement) reliées par de faibles taux de migration (Wakeley, 2008). Ces modèles permettent par exemple de reconstruire les routes d'invasion à partir de données correspondant à l'inférence des premières étapes des invasions, qui sont la dispersion hors de l'aire native, et à l'installation dans le nouvel habitat. Ces approches cherchent spécifiquement à déterminer la ou les origines géographiques, le niveau de mélanges génétiques (hybridation), l'importance des effets fondateurs (dérive) et les dates de ces événements d'une population invasive (Estoup et Lombaert, 2022). Elles reposent notamment sur l'utilisation de méthodes d'inférence par simulation (SBI, *Simulation-based inference*) de type calcul bayésien approché (ABC, *Approximate Bayesian computations*; Beaumont *et al.*, 2002), dont certaines relèvent du domaine de l'intelligence artificielle (ex. : l'ABC-RF, *Random forest*, Collins *et al.*, 2021), et permettent aujourd'hui de faire des inférences quantitatives efficaces, en considérant des scénarios d'invasion complexes avec des dizaines de populations (ex. : Fraimount *et al.*, 2017) afin de choisir le meilleur scénario parmi les différentes routes d'invasion possibles, et d'inférer les paramètres démographiques d'intérêt décrits précédemment.

À petites échelles géographiques, par exemple lors de la colonisation d'un nouvel habitat, il est nécessaire de considérer des modèles spatialisés, dans lesquels la dispersion est localisée dans l'espace, et les populations panmictiques, remplacées par des individus distribués spatialement sur leur habitat avec une certaine densité (ex. : les modèles d'isolement par la distance, IBD; Wright, 1943). Les modèles IBD ont largement été utilisés pour tester la dispersion limitée (par test de Mantel), et pour estimer le produit $D\sigma^2$, où D est la densité d'individus adultes dans l'habitat échantillonné, et σ^2 le carré moyen de la distance de dispersion parent-descendant en s'appuyant sur la pente de la droite de régression entre la différenciation génétique et la distance géographique (méthode de la régression; Rousset, 1997; 2000). De nombreux tests par simulation (Leblois *et al.*, 2003; 2004) et des comparaisons avec des données démographiques (capture-marquage-recapture) ont démontré la pertinence des modèles IBD et de la méthode de la régression pour estimer avec robustesse la densité et la dispersion locales et actuelles en populations naturelles à partir d'un échantillon génétique spatialisé (Leblois, 2024). Cependant, cette approche ne permet d'estimer que le produit $D\sigma^2$, paramètre peu parlant pour les empiristes, ne peut considérer que des modèles homogènes dans l'espace et dans le temps, et n'utilise que l'information des données réduite à la pente de la régression (méthode des moments).

La combinaison de méthodes statistiques SBI avec des simulateurs spatialisés, tels que l'IBD et un ensemble de statistiques performantes pour résumer les données, peut théoriquement permettre d'estimer tous les paramètres des modèles d'isolement par la distance, plus flexibles, tout en tendant vers une utilisation optimale de l'information présente dans les données génétiques géoréférencées. De telles simulations peuvent être réalisées avec des simulateurs *forward*, en retraçant l'évolution de la population entière en avançant dans le temps, tels que SLIM (Haller et Messer, 2019), ou, plus efficacement, avec des simulateurs *backward* par coalescence exacte, dite « génération par génération », tels que GSpace (Virgoulay *et al.*, 2021) ou IBDSim (Leblois *et al.*, 2009), qui ne sont pas fondés sur les approximations du n-coalescent de grandes tailles de population et de faibles taux de migration. Les premiers développements dans cette direction sont très récents (Smith *et al.*, 2023a; 2023b) ou en phase finale de développement (Leblois, 2024). Bien qu'il soit nécessaire d'attendre les résultats de tests de performance pour ces nouvelles méthodes SBI sous IBD, les tests préliminaires et les premières applications suggèrent qu'un grand pas a été franchi pour l'inférence des densités et des caractéristiques de dispersion à partir de données génétiques en populations naturelles. Il semble en effet possible d'inférer, avec plus ou moins de précision selon les caractéristiques de l'échantillon, quasiment tous les paramètres des modèles d'isolement par la distance, notamment la forme de la distribution de dispersion, et les paramètres D , m et σ^2 de manière indépendante pour les modèles en habitat continu (Leblois, 2024). C'est une petite révolution en génétique des populations, puisqu'il était jusqu'alors impossible d'estimer séparément les paramètres de tailles de population ou de taux de migration sans information indépendante sur le taux de mutation. Enfin, grâce à la flexibilité des simulations démo-génétiques spatialisées, ces approches SBI, pour l'instant limitées à des modèles simples homogènes dans le temps et dans l'espace, ouvrent la voie à l'inférence de la dispersion sous des modèles plus complexes, par exemple lors d'expansions spatiales sur des habitats hétérogènes.

La caractérisation de la dispersion à partir de données génétiques offre donc une opportunité unique pour étudier les processus invasifs, et les avancées méthodologiques

récentes, en particulier dans le domaine de l'inférence fondée sur la simulation, promettent d'accroître considérablement notre capacité à comprendre et à prédire les dynamiques des populations invasives.

► Mesurer la température

Frédéric Huard

La connaissance de la sensibilité des insectes au climat, et plus particulièrement à la température, a progressé ces dernières années. Le réchauffement climatique a également mis en évidence des impacts en matière d'activité, d'abondance, d'évolution des aires de répartition ou encore de saisonnalité. La progression vers le nord et en altitude de la chenille processionnaire du pin et des tiques en est une illustration, tout comme la prolifération d'insectes ravageurs tels que pyrales, pucerons, punaises et autres coléoptères.

En conséquence, il est indispensable de s'appuyer sur des données de températures précises et fiables, aussi bien pour l'élaboration de modèles mécanistes ou statistiques que pour leur exploitation en matière d'analyse spatiale (aires de répartition) et temporelle (impact du changement climatique à différentes échéances) et de cartographie du risque de propagation. Les seuils de températures associés à différents processus (ex. : température du nid supérieure à 9°C durant le jour et celle de l'air supérieure à 0°C la nuit suivante pour permettre aux larves de la processionnaire du pin de sortir s'alimenter) sont précis, et leur variabilité dans le temps et l'espace conditionne l'écosystème des espèces.

La mesure, ou la donnée, de la température, si elle correspond à une réalité environnementale, doit toutefois être précisée, car elle peut caractériser des conditions différentes. À chaque échelle spatio-temporelle est ainsi associée une méthodologie de mesures telle que présentée ci-après.

La mesure normalisée

La mesure de la température en météorologie et pour les besoins de la climatologie impose qu'elle soit réalisée dans des conditions standardisées pour en garantir la bonne signification et la comparaison dans le temps et l'espace. Elle doit traduire les conditions de l'air ambiant, avec qui elle doit être en équilibre, sans influence de l'environnement immédiat. Elle ne correspond pas à la température physique ressentie notamment par les insectes.

Cela implique dans un premier temps l'utilisation d'un abri pour protéger le capteur du rayonnement solaire et terrestre (risque d'échauffement), mais également des précipitations (un capteur mouillé va se refroidir en raison de l'énergie absorbée par l'évaporation). Pour ce faire, l'abri doit lui-même respecter certaines règles de matière, de couleur et de ventilation, et être positionné entre 1,5 m et 2 m au-dessus d'un sol naturel à végétation basse.

Les capteurs électriques ont remplacé depuis quelques années les thermomètres à lecture directe ou les thermographes (bilames) positionnés dans de grands abris en bois. La mesure est dorénavant réalisée par une sonde résistive appelée « Pt100 ».

En matière de précision de l'ensemble de la chaîne de mesure (abri-sonde-centrale d'acquisition électronique), l'exigence de Météo-France est de $\pm 0,5^\circ\text{C}$ pour ses stations

synoptiques. Enfin, aussi bonnes soient les conditions de mesure, toute donnée doit faire l'objet d'un contrôle rigoureux avant traitement afin de détecter tout biais ou erreur. Au niveau métrologique, même si les sondes Pt100 ont une très bonne stabilité dans le temps, il est conseillé de procéder à leur étalonnage *a minima* tous les cinq ans.

Les mini-stations climatiques

Ces dernières années ont vu apparaître sur le marché un grand nombre de solutions pour la mesure du climat. D'un coût beaucoup plus faible que les stations « professionnelles », elles ne possèdent généralement pas les mêmes niveaux de précision de mesures en raison des types de capteurs de classe inférieure, au sens de la norme de l'Organisation mondiale de la météorologie (OMM). Elles autorisent toutefois d'appréhender les conditions météorologiques de façon adaptée pour le grand public ou certains secteurs d'activité. Les biais métrologiques peuvent être importants du fait également de maintenances matérielles ou d'étalonnages inexistantes. Toutefois, en respectant un certain nombre de bonnes pratiques et en utilisant des capteurs de précision, ces mini-stations peuvent très bien répondre aux exigences normatives. Elles sont également largement utilisées par le secteur de la recherche, avec des modèles ouverts, permettant de programmer les intervalles d'enregistrements (parfois très courts) et surtout de s'installer sans de lourdes contraintes d'infrastructures.

Les enregistreurs de températures

Également nommé sous le vocable anglais de *datalogger*, ce matériel à faible coût se présente sous la forme de petits boîtiers intégrant une sonde de température interne et/ou externe (dans ce cas, peut être de type Pt100). Les enregistreurs de températures ne sont pas considérés comme suffisamment précis au sens de la norme OMM, même si la précision annoncée est parfois de l'ordre de $\pm 0,5^\circ\text{C}$ (mais pas de façon linéaire, avec des biais importants sur les extrêmes). Là encore, sans contrôle régulier et précautions d'usage, ils ne pourront fournir que des données associées à une incertitude pouvant être importante. Toutefois, ils sont utiles pour caractériser le microclimat en s'installant facilement et en nombre sur des sites d'intérêt. Même avec une précision absolue moindre, on peut ainsi caractériser la variabilité spatiale et temporelle du microclimat du site, puis analyser son intégration à plus large échelle.

Les données combinées

Sous cette dénomination, il s'agit ici de présenter les données de réanalyses météorologiques. Les données Safran produites par Météo-France sont les plus connues sur le territoire, et sont désormais largement exploitées pour de nombreuses applications. Safran est un système d'analyse à méso-échelle qui combine des données d'observations et des profils verticaux issus de modèles météorologiques analysés à pas de 300 m d'altitude, puis sont projetés sur une grille régulière de 8 km sur la France, avec une profondeur temporelle de plus de soixante années. À l'échelle européenne, on peut citer dans le même ordre les réanalyses du Centre européen pour les prévisions météorologiques à moyen terme (ECMWF) ERA5.

Ces données maillées peuvent présenter un léger biais par rapport aux mesures des stations, en particulier dans les zones montagneuses, mais possèdent l'avantage d'être

très facilement cartographiables à l'échelle de larges territoires, sur lesquels une résolution thermique fine n'est pas nécessaire.

Les échelles spatiales du climat

Les mesures normalisées décrites précédemment ont pour objectif de définir les climats régionaux – ou mésoclimats (de quelques dizaines à quelques milliers de kilomètres carrés). Néanmoins, il peut être nécessaire de descendre à des échelles plus réduites pour analyser des climats soumis à des variations spatiales fines en raison de leur environnement (milieu forestier, réseau urbain, versants de montagne, etc.). En climatologie, deux autres niveaux sont ainsi définis :

- le microclimat, qui se développe sur quelques mètres et peut être influencé par le type de surface, le microrelief ou la végétation ;
- le topo-climat, intermédiaire entre le méso et le microclimat (quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres) et dont le principal facteur de variation est le relief.

La dimension temporelle est également fortement liée à ces niveaux. En effet, les échelles de temps seront ainsi de l'ordre de l'heure pour le mésoclimat et le topo-climat, mais de quelques minutes, voire moins, pour le microclimat.

Les mesures de températures réalisées dans ce cadre ne peuvent alors pas être comparées directement et analysées de la même façon que pour le mésoclimat. Pour autant, elles sont nécessaires pour comprendre et modéliser l'impact de ces conditions climatiques sur des processus ou des vivants. Certaines stations climatiques répondent à ces objectifs : caractériser le milieu le plus précisément possible afin de réaliser des mesures et des observations d'insectes forestiers (ex. : abondance, phénologie), d'établir des relations et de concevoir des modèles mécanistes. L'intégration de ces mesures climatiques dans des analyses à plus large échelle requiert des ajustements, généralement statistiques.

Chapitre 14

Surveillance des espèces exotiques envahissantes et contrôle aux frontières

Morgane Goudet, Alain Roques

► Espèces exotiques envahissantes et surveillance officielle en forêt

Morgane Goudet

Le transport de végétaux ou de produits végétaux dans le monde représente d'énormes quantités de marchandises capables de traverser de grandes distances en des temps record. Mais ce commerce international offre aussi de nombreuses possibilités aux « plus petits » pour voyager et s'introduire incognito sur de nouveaux territoires. Insectes, champignons, phytophthoras, etc., transitent sur les végétaux, le bois, les écorces ou même dans le sol. Si la zone d'accueil leur convient, ils peuvent engendrer de gros dommages sur les végétaux qui n'ont jamais eu la possibilité de mettre en place des systèmes de défense adaptés. Il est donc important de protéger les végétaux, les arbres, les forêts, face au risque d'introductions de bioagresseurs exotiques, et de minimiser au mieux cette menace.

Espèces exotiques en forêt

En forêt, l'introduction d'organismes invasifs revêt un caractère particulier pour diverses raisons. Le milieu est peu anthropisé et les arbres sont des végétaux de grande taille, ce qui implique des découvertes d'organismes invasifs souvent tardives, avec des populations déjà bien installées. Le traitement phytosanitaire est techniquement – voire sociologiquement – exclu, et l'élimination du bioagresseur par la coupe des arbres est compliquée : elle engendre de gros volumes de bois, les délais d'action sont trop longs par rapport à la vitesse de dispersion de certains ravageurs. Les pertes financières peuvent être considérables, compte tenu de la durée du cycle de production d'une forêt et de l'investissement fort au début du cycle. Les cas d'éradication en forêt française sont finalement extrêmement rares.

Fort heureusement, la plupart des introductions d'organismes aboutissent à un échec. Très peu de ravageurs importés depuis leur zone d'origine parviennent à s'installer durablement dans les forêts. Pour causer des dommages, l'espèce exotique doit passer un certain nombre d'étapes, estimées à 10% de réussite seulement pour

chacune d'entre elles : l'introduction (survie lors du transport), l'établissement (survie et reproduction dans la nouvelle zone géographique), l'expansion (dispersion sur le territoire) et l'impact sur les arbres hôtes (figure 14.1).

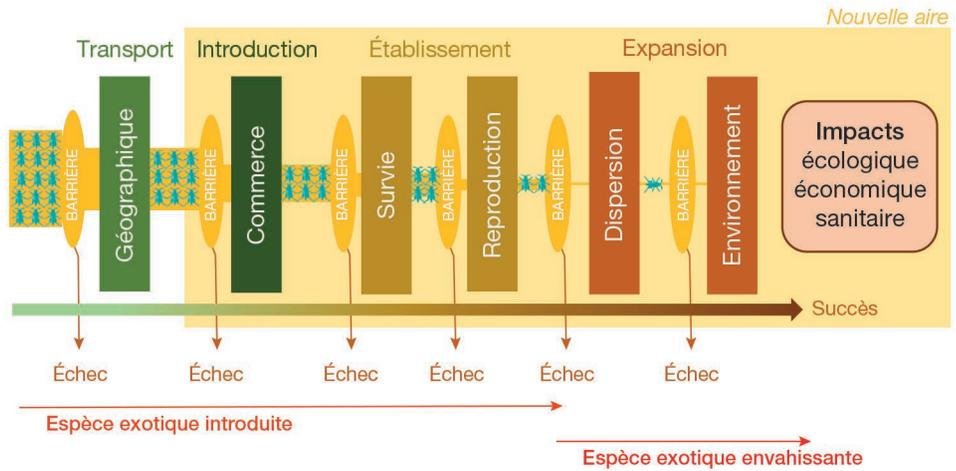


Figure 14.1. Schéma théorique des différentes étapes de l'introduction d'un bioagresseur exotique depuis sa zone d'origine (d'après Bras *et al.*, 2019).

Malgré tout, l'histoire de la forêt a été marquée par de nombreux cas de bioagresseurs introduits (figure 14.2). Parmi les plus marquants, on peut citer la chalarose du frêne, qui a totalement remis en cause la gestion du frêne commun en France depuis

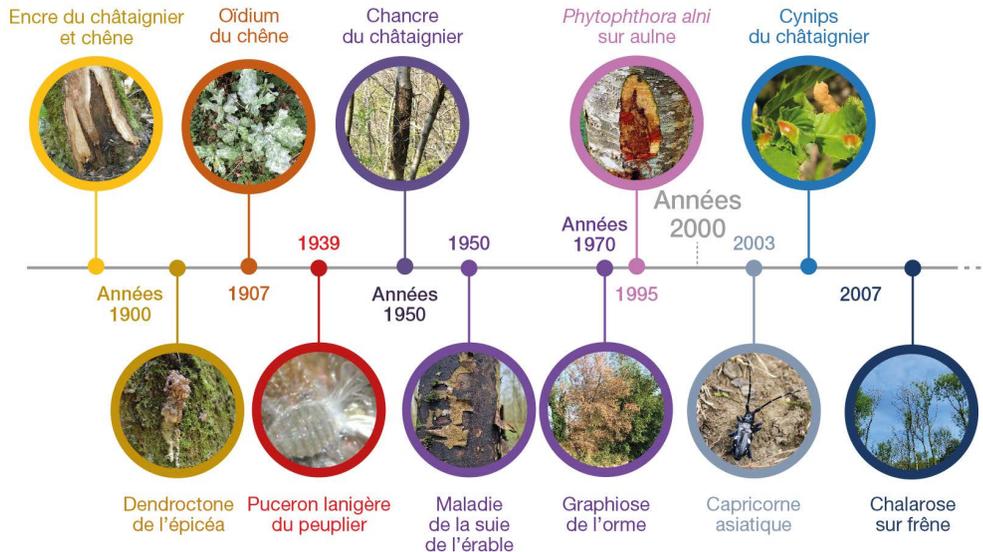


Figure 14.2. Quelques exemples de bioagresseurs exotiques introduits en France (© DSF). Les introductions sont en nette augmentation depuis les années 2000, en lien avec l'accélération du commerce international.

sa découverte en 2007. Originare d'Asie, et probablement introduit en Europe par l'importation de plants de frênes infectés, cet agent pathogène a tout d'abord sévi en Europe de l'Est avant de se propager vers l'ouest. La maladie a désormais colonisé la quasi-totalité des frênaies de France, occasionnant une mortalité très élevée dans les peuplements, en particulier dans les peuplements jeunes, purs et denses.

Chaque invasion est unique. La chalarose est un bon exemple pour illustrer le caractère inattendu et peu prédictible. Alors que le cas de la graphiose de l'orme montre une invasion en deux temps et deux intensités : une première en 1920, avec peu de dommages, puis la deuxième en 1970, beaucoup plus agressive, qui a été à l'origine de mortalités massives sur toute la France.

Quel impact ?

Difficile donc de parier sur l'avenir d'une introduction et sur l'impact d'une espèce exotique lorsqu'elle s'établit sur un nouveau territoire, d'autant plus que le changement climatique joue un rôle de perturbateur dans la lutte forêt-bioagresseur invasif (figure 14.3). L'exemple de l'oïdium du chêne montre comment les inquiétudes peuvent évoluer. La maladie, originare d'Asie, est signalée pour la première fois en 1907. L'inquiétude des forestiers est à son comble, on parle de disparition de certaines chênaies françaises. Puis, progressivement, l'oïdium est considéré comme moins dommageable, illustrant la résilience des forêts et la naturalisation d'un bioagresseur invasif. Aujourd'hui, les inquiétudes reviennent : la combinaison de l'oïdium avec d'autres facteurs pourrait remettre le champignon au rang des parasites très dommageables pour les chênaies. D'abord, les hivers doux, plus fréquents avec le changement climatique, lui sont favorables ; ensuite, son association avec les défoliateurs, comme la



processionnaire du chêne, en expansion dans le nord de la France, crée une synchronisation particulièrement dommageable entre la nouvelle pousse de feuilles très sensibles et l'abondance de l'inoculum.

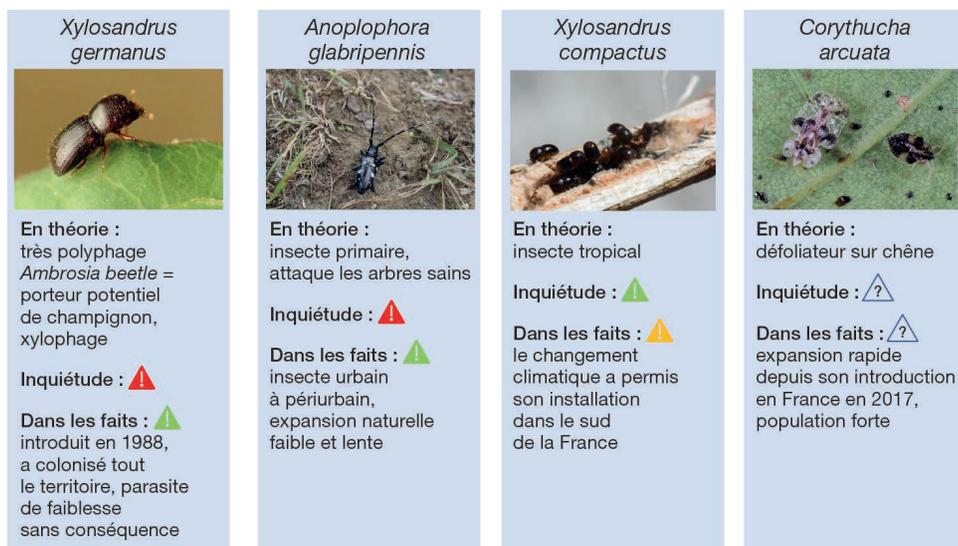


Figure 14.3. Principaux insectes introduits récemment en France, risque potentiel et réel (© K. Schulz/Flickr – CC BY 2.0; © J.-P. Henri; © DSF; © G. San Martin).

Évaluer la dangerosité pour se protéger

Anticiper l'impact est un défi qui est réalisé à l'échelle européenne. Cette échelle est en rapport avec la libre circulation des végétaux sur le territoire de l'espace Schengen. Des panels d'experts établissent des listes d'organismes considérés comme les plus dangereux pour les forêts européennes en fonction de leur risque de devenir envahissants, qui se fonde sur l'estimation de leur capacité d'introduction, d'établissement, de dissémination et de dégâts économiques et environnementaux potentiels. Pour cela, l'Autorité européenne de sécurité des aliments (EFSA) réalise des analyses de risques, en s'appuyant sur les normes établies par des comités scientifiques, au niveau international avec la Convention internationale pour la protection des végétaux (CIPV, 180 pays signataires) de la FAO, et au niveau régional (Organisation régionale de la protection des végétaux, ORPV) avec, pour l'Europe au sens large, l'Organisation européenne et méditerranéenne pour la protection des plantes (OEPP, 51 pays signataires). Il en résulte des listes d'organismes dits «de quarantaine», qui figurent dans la réglementation européenne de la santé des végétaux (règlement (UE) 2016/2031 du Parlement européen et du Conseil du 26 octobre 2016).

Trois listes d'organismes nuisibles sont établies par acte d'exécution (Saintonge *et al.*, 2020) :

– « les organismes de quarantaine (OQ) sont des bioagresseurs soit absents du territoire, soit présents mais peu disséminés, et qui pourraient avoir une incidence économique, environnementale ou sociale inacceptable pour ce territoire. Pour qu'un organisme intègre cette catégorie, il doit en outre exister des mesures réalisables et efficaces contre

son entrée, son établissement ou sa dissémination. C'est pourquoi la chalarose du frêne, par exemple, n'a jamais été réglementée. En effet, dès les premières observations de l'agent pathogène, la zone contaminée était déjà très large, l'hôte frêne très présent dans le paysage et la présence de spores installées bien en amont des zones avec symptômes, l'éradication ou l'enrayement étaient devenus impossibles. La liste des OQ comprend 200 organismes, toutes cultures confondues, dont 40 concernent la forêt (consultables à l'annexe II du Règlement d'exécution (UE) 2019/2072 de la Commission du 28 novembre 2019). Dans cette liste, 20 organismes considérés comme particulièrement dangereux sont qualifiés d'organismes de quarantaine prioritaires (OQP) (consultables à l'annexe du Règlement délégué (UE) 2019/1702 de la Commission du 1^{er} août 2019). À ce jour, 8 concernent les arbres forestiers (tableau 14.1);

– les organismes de quarantaine de zone protégée (OQZP) sont ceux qui peuvent être présents sur le territoire de l'Europe, mais pour lesquels un État membre choisit de mettre en œuvre, grâce à la réglementation européenne, des mesures contraignantes sur la production et la circulation des plants afin de préserver des zones indemnes qualifiées de “zones protégées”;

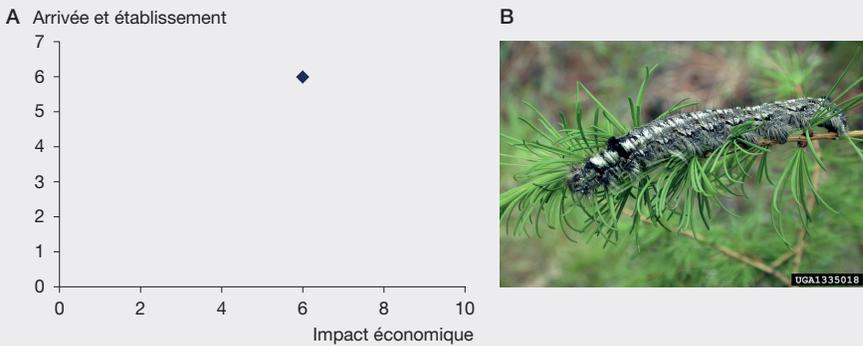
– les organismes réglementés non de quarantaine (ORNQ) sont présents dans l'Union européenne, mais leur dissémination par l'intermédiaire de certains végétaux destinés à la plantation a une incidence économique estimée inacceptable au regard de l'usage prévu de ces végétaux. Ils sont soumis à une surveillance particulière en pépinières pour éviter leur dissémination par le commerce des plants.»

Tableau 14.1. Les organismes de quarantaine prioritaires retenus en forêt (2023).

Classification	Organisme	Nom vernaculaire	Essences concernées	Classe	Symptômes
Ver	<i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	Nématode du pin	<i>Pinus</i> spp.	OQP	Flétrissement de houppier
Insecte	<i>Dendrolimus sibiricus</i>	–	Conifères	OQP	Défoliation
Insecte	<i>Agrilus anxius</i>	Agrile du bouleau	<i>Betula</i> spp.	OQP	Flétrissement de houppier, galeries sur tronc
Insecte	<i>Agrilus planipennis</i>	Agrile du frêne	<i>Fraxinus</i> spp.	OQP	Flétrissement de houppier, galeries sur tronc
Oomycète	<i>Phytophthora ramorum</i>	Mort subite du mélèze	<i>Larix</i> spp.	OQZP	Descente de cime, nécrose corticale et foliaire
Champignon	<i>Bretziella fagacearum</i>	Flétrissement américain des chênes	<i>Quercus</i> spp.	OQ	Flétrissement de houppier, nécrose foliaire
Champignon	<i>Sphaerulina musiva</i>	Chancre septorien	<i>Populus</i> spp.	OQ	Nécrose corticale et foliaire
Champignon	<i>Fusarium circinatum</i>	Chancre résineux du pin	<i>Pinus</i> spp.	OQ	Chancre suitant, fonte de semis

Encadré 14.1. Évaluer la dangerosité : l'exemple de l'analyse de risque pour *Dendrolimus sibiricus*

Dendrolimus sibiricus est le lépidoptère défoliateur de résineux le plus important dans son aire de présence (Sibérie, Chine, Mongolie et Corée du Nord), affectant les arbres affaiblis comme les sains, quel que soit leur âge. Il conduit à la mortalité d'arbres sur de très larges surfaces, soit directement, soit en affaiblissant les arbres ou en démultipliant le risque d'incendie. Les conséquences sociales autour des zones de mortalité sont très importantes. Le risque d'introduction est fort, par transport de plants et d'arbres qui sont porteurs d'œufs et de larves. Le potentiel de dissémination est élevé (grande capacité de vol de l'insecte), limitant les possibilités d'éradication lorsque l'insecte est installé. L'établissement dans les pays du nord et du centre de l'Europe est sans obstacle, en particulier dans les zones résineuses de montagne. *D. sibiricus* a ainsi été classé comme organisme réglementé de quarantaine pour les forêts d'Europe (figure 14.4).



Et ceux qui n'étaient pas dans la liste ?

Évidemment, les introductions et les installations de parasites ne s'arrêtent malheureusement pas à la liste anticipée par le règlement. Pour les bioagresseurs qui s'invitent tout de même sur un nouveau territoire, il est possible, lorsque la lutte est encore envisageable, de réglementer l'émergence du problème au niveau national. La lutte contre la cochenille-tortue (*Toumeyella parvicornis*), par exemple, introduite depuis l'Amérique en Europe en 2014 et en France en 2021, a été réglementée par arrêté ministériel, puis préfectoral en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. L'arrêté préfectoral définit des zones contaminées et limite le risque de contamination (restriction de circulation, isolement de végétaux, retrait des parties infestées des pins, etc.). Même s'ils ne sont pas listés OQ, la veille scientifique et l'expertise nationale et européenne (OEPP, EFSA, Anses, experts du Département de la santé des forêts, etc.) permettent de s'informer sur ces organismes (symptômes, biologie, etc.) pour mieux organiser la lutte.

Lutter et se protéger avec la surveillance

Les organismes définis de quarantaine sont listés au règlement européen (règlement 2016/2031), ce qui permet d'homogénéiser les règles de surveillance sur l'ensemble

du territoire européen et de mieux détecter les organismes. Les OQP sont surveillés chaque année, et les OQ tous les sept ans minimum.

Il a été montré que la détection précoce est la première action à mettre en œuvre pour lutter contre un nouveau ravageur (figure 14.5). Pour reprendre l'exemple de *D. sibiricus*, ses capacités de dispersion sont si fortes qu'il serait difficile de lutter contre l'insecte s'il venait à s'installer.

Le règlement met donc l'accent sur :

- la recherche active des organismes listés comme particulièrement nuisibles. C'est la surveillance des organismes réglementés et émergents, dite communément la «SORE» ;
- la limitation des introductions en Europe, en réduisant le transport d'organismes *via* les emballages en bois, le commerce des plants ou des produits bois au sein de l'Europe ;
- la préparation des professionnels et des services de l'État pour réagir rapidement et efficacement en cas d'invasions en élaborant des plans d'urgence et en organisant des exercices de simulation de crise ;
- les tentatives d'éradication s'ils sont découverts suffisamment tôt, ou la limitation de leur propagation lorsqu'il est admis que leur éradication est impossible.

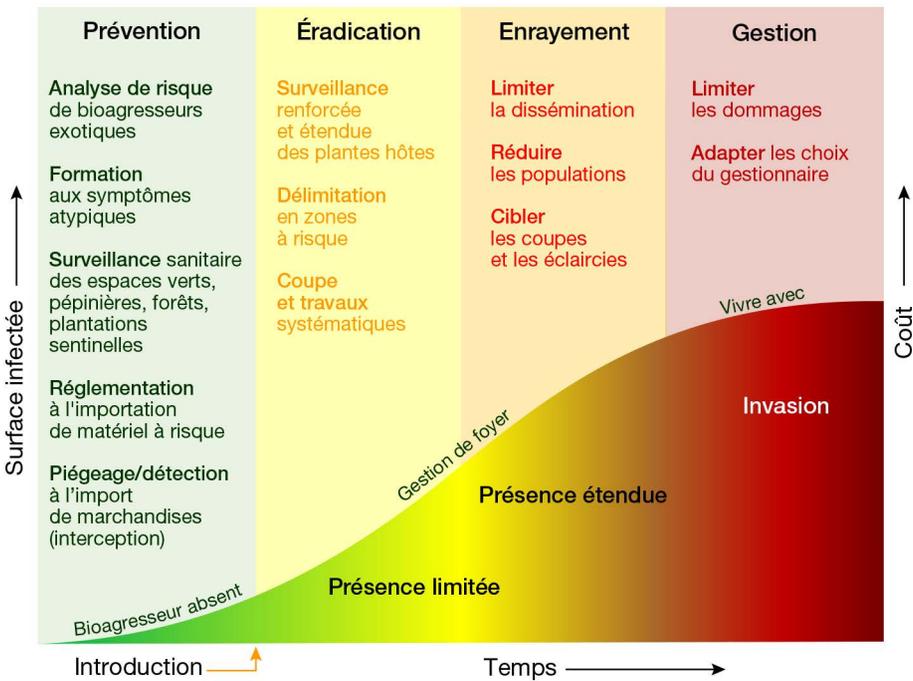


Figure 14.5. Étapes de gestion et de lutte contre les bioagresseurs invasifs (Saintonge *et al.*, 2023).

Contrôles phytosanitaires à l'importation

La surveillance du territoire est orientée vers les zones les plus à risque. Aux frontières, des contrôles phytosanitaires à l'importation sont réalisés dans les points d'entrée communautaires. En France, les agents du Service d'inspection vétérinaire et

phytosanitaire aux frontières (Sivep) effectuent des contrôles phytosanitaires et documentaires, en particulier des passeports et des certificats sanitaires qui sont exigés pour la circulation de certains végétaux ou produits végétaux.

Surveillance autour des sites d'importation

Dans ces zones d'importation, un réseau de piégeage permet la capture précoce d'insectes potentiellement invasifs des végétaux ligneux. Il est déployé dans les principaux sites d'importation français. Les pièges sont installés à la fois dans la zone d'importation et dans la forêt la plus proche pour contrôler l'installation éventuelle en milieu forestier naturel. Ces pièges sont appâtés par un cocktail original de substances attractives visant à capturer le maximum de diversité d'insectes invasifs (voir section « Les étapes de la définition d'un dispositif de détection des xylophages exotiques à l'arrivée dans les ports d'entrée en France » ci-après).

Épidémiosurveillance

Sur le reste du territoire, une surveillance active est réalisée en permanence, dans les forêts mais également dans les zones et les filières qui leur sont connectées : parcs, jardins, vergers, pépinières, scieries, etc. Et plus généralement, parce que le sujet est l'affaire de tous, le règlement précise qu'un « opérateur professionnel ou toute autre personne qui soupçonne ou constate la présence d'un organisme de quarantaine de l'Union sur des végétaux, produits végétaux ou autres objets étant ou ayant été sous sa responsabilité devrait être tenu de notifier cette suspicion ou constatation à l'autorité compétente ».

En forêt, la surveillance est réalisée par le réseau de correspondants-observateurs du Département de la santé des forêts (DSF). Ce réseau est constitué d'environ 270 forestiers de terrain de l'ONE, du Centre national de la propriété forestière (CNPf), des services forestiers des directions départementales des territoires (DDT) ainsi que de diverses structures d'appui à la forêt privée. Ils reçoivent une formation spécifique en santé des forêts qu'ils mettent à profit lors de leurs expertises sylvosanitaires et dans la surveillance du territoire. Environ 15 000 observations de problèmes sanitaires sont relevées chaque année. Elles concernent à la fois des problématiques connues ou largement étendues sur le territoire, ou bien des phénomènes plus rares ou plus localisés. La découverte de *Phytophthora ramorum* en Bretagne en 2017 est un bon exemple de l'efficacité du réseau pour détecter des signaux faibles et discriminer les symptômes spécifiques de ces organismes de quarantaine parmi d'autres symptômes d'agents biotiques ou abiotiques. L'ensemble de ces observations sont enregistrées dans une base de données permettant de les tracer et de les présenter sous forme spatiale ou temporelle. Ces données permettent également d'établir des modèles de dispersion du risque.

Encadré 14.2. Programmer la surveillance dans les zones à risque, l'exemple de *Bretziella fagacearum*

Bretziella fagacearum, ou le flétrissement américain du chêne, est un champignon qui provoque une maladie qu'on sait mortelle pour toutes les espèces de chênes blancs européens. Il est classé organisme de quarantaine et surveillé dans le cadre de la SORE. Les chênaies représentant près de 25 % de la surface forestière en France, la surveillance nécessite d'être orientée vers les zones à risque. Pour cela, un travail a

été réalisé par la Plateforme d'épidémiosurveillance en santé végétale et le ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire pour établir des cartes de risque. Elles intègrent le risque d'entrée et d'établissement de la maladie par rapport à ses caractéristiques (températures favorables, points de circulation de bois américains, etc.) (figure 14.6). La surveillance est plus ciblée, mieux adaptée au risque.

A	Type de risque	Critères
	Entrée	Quantité de marchandises reçue dans les ports
		Ports d'entrée autorisés à recevoir des grumes de chêne avec écorce
		Volume de grumes de feuillus achetés par les scieries
	Établissement	Surface de chênes sur pied
		Nombre de jours où la température est inférieure à la température maximale de croissance de <i>B. fagacearum</i>
		Nombre de jours où la température correspond à la température de sporulation de <i>B. fagacearum</i>
		Typologie du sol, en particulier proportion de sol sableux par rapport aux autres types de sols

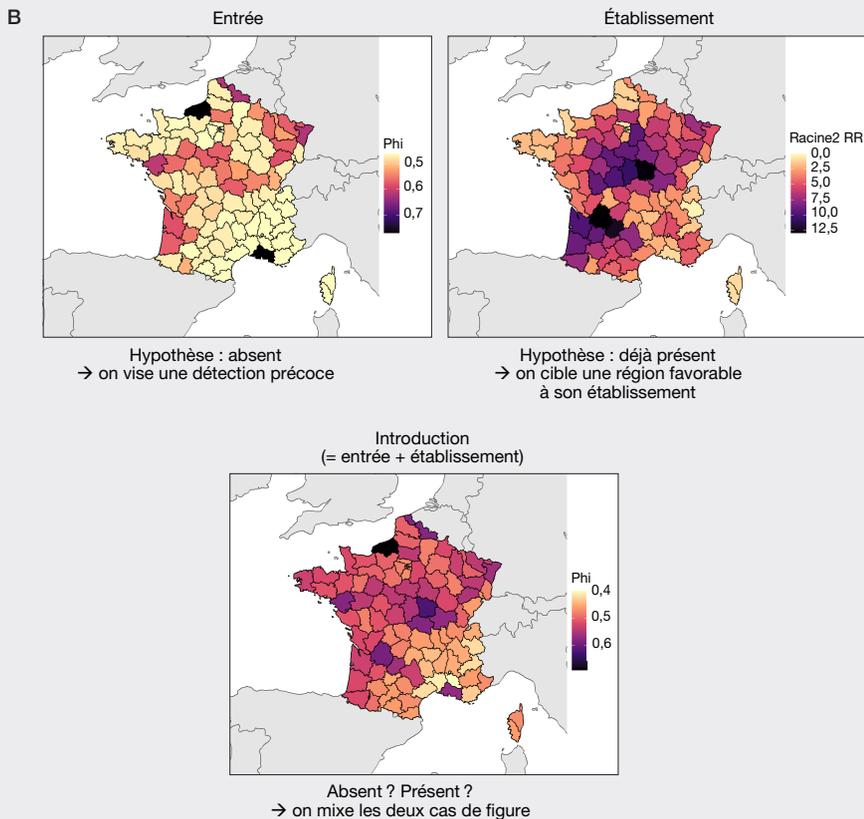


Figure 14.6. (A) Facteurs et (B) cartes de risque relatifs au flétrissement américain du chêne (d'après la Plateforme ESV).

Une surveillance multi-acteurs, multi-outils

Compte tenu des enjeux liés aux bioagresseurs exotiques, la diversité des outils et des acteurs impliqués permet de maximiser les chances de lutter à tous les stades contre le processus d'installation d'un bioagresseur invasif.

Régulièrement, des campagnes d'information sont déployées auprès des citoyens, en particulier dans les zones de transit intercontinentales. Cette sensibilisation vise à faire prendre conscience aux voyageurs du risque de transporter des parasites dans ses bagages. À l'importation, les acteurs de la filière jouent un rôle essentiel dans le risque d'introduction de nouveaux parasites. L'importation de chêne américain, par exemple, constitue un risque majeur vis-à-vis de la maladie du flétrissement des chênes, liée au champignon *Bretziella fagacearum* (encadré 14.2). Plus localement, la pépinière est une source d'introduction notable d'agents indésirables dans le milieu forestier. Les pépiniéristes, sensibilisés au risque, mettent en œuvre différentes mesures pour réduire au maximum les agents biotiques dommageables sur les plants qu'ils commercialisent.

Le rôle des pépiniéristes de plantes ornementales est également très important, comme le montre le cas de la pyrale du buis, qui a transité des forêts en Chine vers les pépiniéristes asiatiques, puis européens, avant de s'installer en milieu urbain, puis de retourner vers le milieu naturel.

Ces exemples montrent l'intérêt d'établir des liens entre les filières (pépinières, forêt, parcs et jardins, arboriculture) et de développer la communication et les échanges (partage de données, diffusion de l'information, formations en entomologie, etc.).

Dans le cadre de la surveillance, les laboratoires d'analyses et la recherche jouent un rôle essentiel (Anses, INRAE, Plateforme ESV, etc.). Près de 1 000 échantillons prélevés en forêt par les correspondants-observateurs du DSF sont envoyés chaque année à l'analyse. Le réseau de piégeage autour des sites d'importation représente environ 550 échantillons/an, soit 10 000 coléoptères. Avec la recherche, le partenariat permet de mieux comprendre les organismes, les risques, les interactions avec les arbres, et de développer de nouveaux outils de surveillance et d'identification afin de se préparer, se protéger et agir contre les bioagresseurs invasifs. Par exemple, parmi les actions innovantes de détection précoce, on peut citer la méthode de biologie moléculaire par *metabarcoding*, les tests de détection instantanée sur le terrain pour les *Phytophthora* (kit Elisa), les piégeages à large spectre pour des captures, les brigades cynophiles pour repérer les larves à l'odorat, les arbres sentinelles installés dans les zones de provenance des produits pour évaluer les effets des bioagresseurs sur nos arbres, la télédétection sur images satellites ou sur photographies aériennes pour repérer les arbres symptomatiques autour de la zone contaminée et orienter la surveillance.

► Les étapes d'un dispositif de détection des xylophages exotiques dans les ports d'entrée en France

Alain Roques

Dans un contexte où la mondialisation génère une croissance exponentielle des arrivées et des établissements d'insectes exotiques en Europe (Roques *et al.*, 2020), leur détection précoce est essentielle pour améliorer les chances d'éradication à l'arrivée, et pour obtenir une meilleure estimation des fréquences d'invasion. Cette explosion des

invasions d'insectes est principalement due au commerce des plantes, et singulièrement à celui des ligneux à vocation ornementale. L'établissement en Europe des insectes exotiques liés aux ligneux a ainsi quasiment doublé entre les périodes 1960-1979 et 2000-2019, passant de 3,4 à 6,7 espèces par an (Roques *et al.*, 2020). Un nombre grandissant de ces espèces, qui arrivent avec l'ouverture de nouvelles routes commerciales, sont qualifiées d'« émergentes » dès lors qu'elles n'ont jamais été précédemment identifiées comme envahissantes dans une région extérieure à leur aire d'origine (Seebens *et al.*, 2018). C'était, par exemple, le cas d'un coléoptère Buprestidae, l'agrile du frêne, *Agrilus planipennis*, avant qu'il n'arrive en Amérique du Nord depuis sa Mandchourie native (Herms et Mc Cullough, 2014).

Pour prédire l'arrivée de telles espèces, l'utilisation de listes de ravageurs fondées sur des dégâts observés sur d'autres continents s'avère donc délicate car, le plus souvent, elles n'induisent pas de dégâts dans leur aire native, en raison à la fois de leur coévolution avec les plantes hôtes et du contrôle assuré par leurs ennemis naturels. Ces espèces émergentes sont ainsi généralement absentes des listes de quarantaine, qui régulent les contrôles menés par les services phytosanitaires dans les ports d'entrée européens. En conséquence, plus de 80% des espèces exotiques qui se sont établies en Europe entre 1975 et 2012 ont pu franchir les frontières sans être interceptées, d'autant plus que le nombre d'inspecteurs phytosanitaires est disproportionnellement réduit par rapport aux volumes commerciaux, en constante augmentation (Eschen *et al.*, 2014). Il en est de même aux États-Unis (Haack, 2001). L'application dans certains pays de règles plus strictes telles que l'interdiction d'entrée pour tout insecte considéré comme exotique ne règle que très partiellement le problème. Ainsi, en Australie, cela n'a permis d'intercepter qu'un tiers des espèces liées aux ligneux qui se sont établies entre 2003 et 2016 (Nahrung et Carnegie, 2021).

Cette situation a poussé à proposer de nouvelles stratégies de détection précoce des espèces exotiques au moment de leur arrivée dans les ports d'entrée, au travers de dispositifs de piégeage semi-automatisés, voire automatisés (Haack, 2001; Brockerhoff *et al.*, 2006; Rassati *et al.*, 2015; Rabaglia *et al.*, 2019). Si l'on considère que le nombre d'individus impliqués dans la première phase d'une invasion biologique est généralement très faible (Liebhold et Tobin, 2008), les dispositifs de piégeage doivent être opérationnels à basse densité de population. Leur efficacité de détection va aussi dépendre fortement de l'attraction des composés utilisés comme de la forme et de la couleur des pièges. Jusqu'alors, les piégeages de surveillance utilisaient le plus souvent un ou des attractifs adaptés à une espèce donnée de quarantaine. Cependant, la détection précoce d'insectes exotiques émergents, généralement inattendus, implique de pouvoir capturer une gamme d'espèces la plus large possible, et éventuellement de différentes familles. Dans ces conditions, l'utilisation de composés spécifiques résulterait en une multiplication des pièges comme des coûts associés.

Définir des mélanges à attractivité générique pour une détection à large spectre

Afin de maximiser les possibilités de détection tout en minimisant les coûts opérationnels, la recherche s'est donc orientée vers la définition de mélanges génériques pouvant attirer simultanément le plus d'espèces possible, y compris ces inattendues. Les avancées récentes en matière d'écologie chimique d'un groupe contenant de

nombreuses espèces envahissantes, les Cerambycidae, ou longicornes, ont ouvert une telle perspective. Les phéromones d'agrégation produites par les mâles et attirant les deux sexes, ou les phéromones sexuelles produites par les femelles et attirant les mâles, sont désormais connues pour plus de 400 espèces de cette famille (Millar et Hanks, 2017). Surtout, elles sont relativement bien conservées sur le plan mondial entre espèces apparentées au niveau générique, tribu, voire sous-famille (Millar et Hanks, 2017). En d'autres termes, les phéromones des espèces européennes de certains genres de Cerambycidae peuvent attirer et donc détecter les espèces asiatiques ou américaines du même genre, et *vice versa*. Dès lors, la combinaison d'un certain nombre de ces phéromones dans un mélange unique a été proposée en vue d'obtenir un large spectre d'attraction et de capturer simultanément un grand nombre d'espèces de différentes tribus et sous-familles, sous réserve de possibles effets antagonistes entre les composés choisis.

Le programme Portrap (définition de pièges génériques multi-composés pour la détection précoce d'insectes exotiques xylophages dans les sites potentiels d'entrée sur le territoire national), financé par le ministère de l'Agriculture, a permis de tester de 2015 à 2018 l'efficacité générique d'un tel mélange. Huit phéromones, dont une sexuelle, ont été choisies (tableau 14.2) pour les taxons cibles qu'elles permettaient d'espérer capturer par des tests menés en forêts, les arrivées des Cerambycidae dans les ports étant trop aléatoires. L'attractivité de ces phéromones a d'abord été testée individuellement, puis par mélange de deux, puis de quatre phéromones (celles des espèces liées aux feuillus *vs* celles liées aux conifères), puis enfin les captures obtenues par un mélange de huit phéromones ont été comparées à la somme de celles obtenues par ces mélanges de quatre phéromones.

Tableau 14.2. Composition d'un millilitre du mélange à vocation générique de huit phéromones, dilué dans l'isopropanol (solvant), pour la détection à large spectre des Cerambycidae. Les deux dernières phéromones ont été ajoutées ultérieurement pour constituer un mélange à dix phéromones (d'après Fan *et al.*, 2019).

Mélange	Produit	Type de phéromone	Quantité (mg/ml)	Cible (non exhaustif)
8 phéromones	Fuscumol	A	50	Sous-famille Aseminae
8 phéromones	Fuscumol acétate	A	50	Sous-famille Aseminae
8 phéromones	Géranylacétone	A	25	<i>Acanthocinus</i> spp.
8 phéromones	Monochamol	A	50	<i>Monochamus</i> spp.
8 phéromones	3-hydroxyhexan-2-one	A	50	Tribu Callidini
8 phéromones	Acide prionique	S	0,5	Tribu Prionini
8 phéromones	2-méthylbutanol	A	50	Tribu Clytini
8 phéromones	2R*,3S*-hexanediol	A	50	<i>Xylotrechus</i> spp.
10 phéromones	Trichoférone	A	25	<i>Trichoferus campestris</i>
10 phéromones	(E)-2-cis-6,7-époxy-nonéol	A	50	<i>Aromia bungii</i>

A : phéromone d'agrégation ; S : phéromone sexuelle.

Fan *et al.* (2019) ont démontré la très forte attractivité générique de ce mélange à huit phéromones. Les pièges ainsi appâtés, disposés dans des forêts représentatives des

différents écosystèmes de France continentale et de Corse, leur ont permis de détecter 142 espèces indigènes représentant 57% de la faune française de Cerambycidae. Sur les 42 tribus de cette famille, la totalité des espèces ont été détectées pour 10 d'entre elles, et plus de 50% des espèces pour 15 autres tribus, tandis que 8 espèces exotiques étaient capturées. Sur la base de ces résultats, l'expérimentation a ensuite été étendue au niveau mondial à partir de 2019, avec comme hypothèse de base : « Une espèce piégée en nombre par le mélange en forêt native dans un continent a une probabilité importante de l'être par ce même mélange à l'arrivée sur un autre continent », l'objectif final étant de disposer d'une liste de toutes ces espèces. Un total de 1 257 pièges, essentiellement des pièges à entonnoir (multifunnels) de couleur noire, ont été placés dans 168 sites couvrant la plupart des pays européens, de nombreuses régions de Chine, en Sibérie, aux États-Unis, au Canada, en Australie et aux Antilles. Cela a permis de détecter 376 espèces de 8 sous-familles et 60 tribus (Roques *et al.*, 2023 ; figure 14.7). Parmi ces espèces, 16 ont été capturées à plus de 1 000 individus, 58 à plus de 100 et 84 à plus de 50 individus, montrant ainsi une forte probabilité de détection à leur arrivée à l'état adulte sur un continent autre que celui d'origine. Les captures conséquentes d'espèces dans les différents continents pour chacune des sous-familles ou tribus les plus importantes ont confirmé l'attractivité générique du mélange (figure 14.7).

L'ajout à ce mélange de doses de deux composés d'origine végétale, l'éthanol UHR (*ultra high release*) et le (-)- α -pinène, connus pour leur attractivité générique pour des Curculionidae (sous-familles Scolytinae et Platypodinae), et des Bostrychidae, a également permis de capturer simultanément de nombreuses espèces, y compris exotiques, de ces groupes. Mais l'absence actuelle de composés, sinon de mélanges, à vocation générique pour les Buprestidae reste un problème. Des tests préliminaires d'utilisation de pièges de couleur verte, appâtés avec les mêmes mélanges et composés spécifiquement pour les Cerambycidae et les Scolytinae, ont permis de capturer assez massivement des Buprestidae, en particulier des *Agrilus*, mais ont réduit dans le même temps les captures de Cerambycidae par rapport à celles observées avec les pièges de couleur noire.

Mettre en place un dispositif de piégeage dans les ports potentiels d'entrée

Cette démonstration d'une attractivité générique à large spectre a amené à proposer le déploiement de pièges appâtés avec ces mélanges de phéromones et de composés végétaux à l'intérieur des points d'entrée potentiels en France (ports maritimes et fluviaux, aéroports, points de stockage des camions aux frontières, marché d'intérêt national, etc.) et à leurs abords immédiats. Le programme SORE (Surveillance des organismes réglementés et émergents) a donc été lancé par le ministère de l'Agriculture dans le cadre d'une action transversale commune aux filières forêts, jardins, espaces verts et infrastructures (JEVI) ainsi qu'arboriculture fruitière, correspondant à une obligation européenne. Au point de départ, seuls sept ports potentiels d'entrée ont été surveillés en 2019 mais, sur la base des captures d'espèces exotiques obtenues les années suivantes, ce chiffre est rapidement monté à vingt-neuf en 2023, couvrant tout le territoire avec onze ports maritimes, deux ports fluviaux, six aéroports, une déchetterie, une frontière terrestre (parking de camions), un site logistique de conteneurs, deux marchés nationaux et cinq scieries et usines de transformation de bois (Roques *et al.*, 2024).

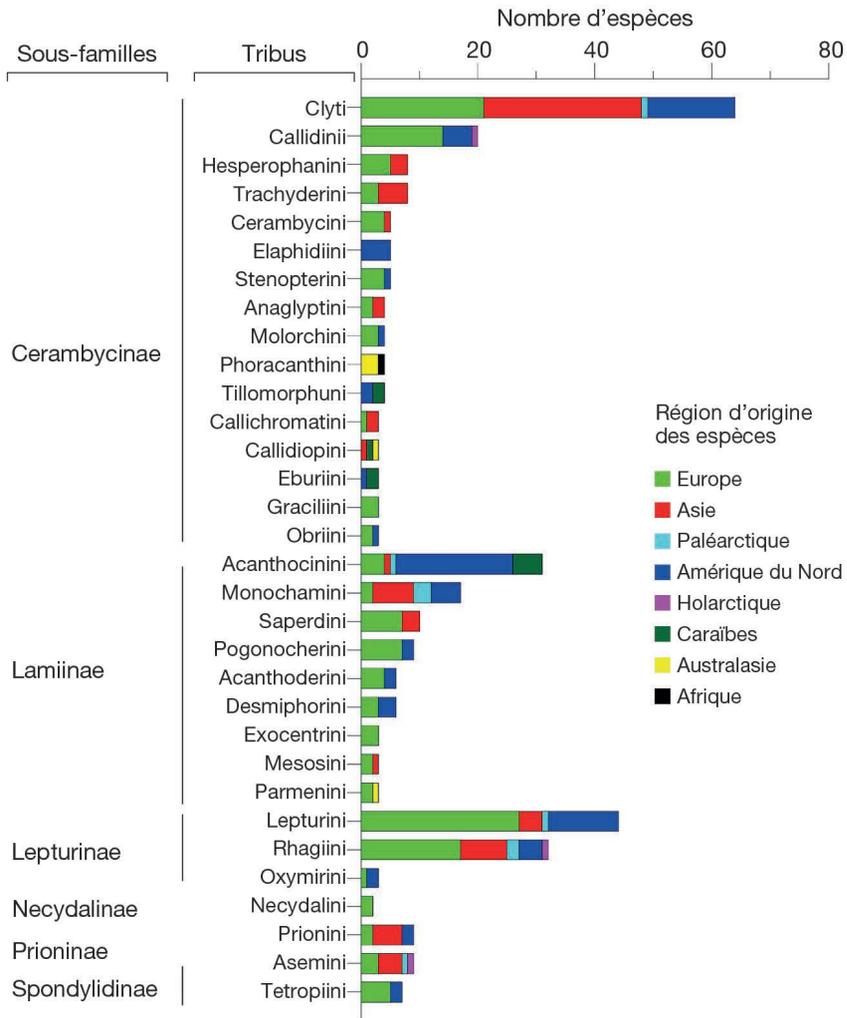


Figure 14.7. Captures de Cerambycidae par sous-familles et tribus en fonction de la région d'origine des espèces (d'après Roques *et al.*, 2023).

Un dispositif standard a été mis en place. Sur chaque site, on a déployé un jeu de 2 pièges, un noir (destiné aux Cerambycidae et aux Scolytinae) et un vert (destiné aux Buprestidae et à d'autres Scolytinae), à l'intérieur du périmètre du port en vue d'une détection dès l'arrivée, et un autre jeu de 2 pièges, également un noir et un vert, dans un espace boisé situé dans un rayon de 1 km du port, afin d'apprécier si des insectes exotiques se sont déjà dispersés après cette arrivée. La figure 14.8 présente la disposition des attractifs sur les pièges. Le mélange de phéromones est versé sur un coton dentaire afin d'assurer une diffusion stable et relativement lente, sur trois semaines. Le coton imprégné est placé au fond d'un mini-sac zip en polyéthylène, les phéromones diffusant à travers les parois du sac. Une dose d'éthanol UHR et une dose de (-)- α -pinène sont attachées séparément sur le piège. Le mélange de phéromones de Cerambycidae est passé en 2022 de 8 à 10 phéromones (tableau 14.2) pour détecter

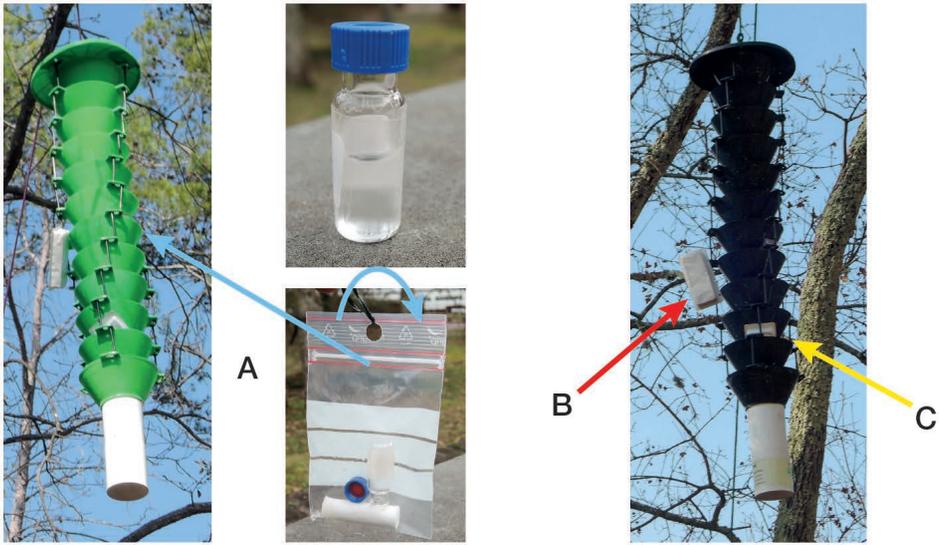


Figure 14.8. Dispositif de piégeage indiquant la place des attractifs sur les pièges (© A. Roques). A) Mélange de 10 phéromones. B) Dose d'éthanol. C) Dose de (-)- α -pinène. Partiellement visible ci-dessus, la disposition des attractifs est identique sur les pièges noirs et verts.

l'arrivée potentielle de deux espèces exotiques déjà présentes dans les pays européens limitrophes (*Aromia bungii* en Italie et *Trichoferus campestris* en Europe de l'Est).

Ce dispositif a permis de capturer un nombre conséquent d'espèces xylophages exotiques, stable pour les Cerambycidae, mais croissant d'année en année pour les Scolytinae et les Bostrychidae, avec une augmentation du nombre de sites surveillés (tableau 14.3). Aucun Buprestidae exotique n'a été capturé. En 2023, 24 des 29 sites surveillés ont vu la capture d'au moins une espèce exotique, ce nombre allant jusqu'à six pour les ports de Bastia et La Rochelle (Roques *et al.*, 2024).

Cette surveillance a permis de mettre en évidence l'arrivée récurrente d'un cérambycide africain, *Cordylomera spinicornis*, dans les ports de La Rochelle et de Sète, mais sans captures à l'extérieur du port. À l'inverse, un autre cérambycide natif de Chine, *Trichoferus campestris*, a d'abord été capturé uniquement à l'intérieur du port fluvial d'Huningue en 2019 et 2020, mais les années suivantes à l'extérieur de celui-ci, suggérant ainsi sa dispersion, sinon son établissement dans la région (Cocquempot *et al.*, 2022). Cela a aussi permis d'apprécier la dispersion rapide vers le nord de la France d'un troisième cérambycide d'origine asiatique, *Xylotrechus stebbingi*. Chaque année, l'insecte a été capturé en nombre dans les ports du sud de la France, où il était connu pour être établi, mais il a aussi été détecté dans des sites qui en sont très éloignés, comme l'aéroport de Lyon, le Marché d'intérêt national de Rungis, un port et une scierie du Grand Est, suggérant le rôle du commerce des plantes ornementales dans cette dispersion. Les piégeages ont également permis d'établir son arrivée en Corse, à Bastia (Roques *et al.*, 2024). Une autre espèce exotique d'origine chinoise du même genre, *Xylotrechus chinensis*, très nuisible aux mûriers ornementaux et observée depuis 2017 dans la ville de Sète, a été capturée à l'intérieur du port de cette même ville en 2019.

Tableau 14.3. Nombre d'espèces et d'individus exotiques d'insectes capturés par les piégeages avec les mélanges génériques dans les ports potentiels d'entrée surveillés en France entre 2019 et 2023 (Roques *et al.*, 2024).

Année	2019	2020	2021	2022	2023
Nombre de ports	7	8	13	17	29
Nombre d'espèces exotiques	5	7	11	9	22
Cerambycidae	3	4	4	4	4
Buprestidae	0	0	0	0	0
Scolytinae	2	3	6	4	10
Bostrychidae	0	0	0	0	4
Dryophthoridae	0	0	1	1	2
Autres familles	0	0	0	0	2
Nombre d'individus exotiques	47	186	510	531	2 958
Cerambycidae	41	174	245	121	307
Buprestidae	0	0	0	0	0
Scolytinae	6	22	264	410	276
Bostrychidae	0	0	0	0	2 356
Dryophthoridae	0	1	1	6	5
Autres familles	0	0	0	0	2

Des résultats similaires ont été générés pour les Scolytinae et les Platypodinae. Les platypodides exotiques *Euplatypus parallelus* et *E. hintzi* ont été capturés à de nombreuses reprises à l'intérieur des ports de La Rochelle, Sète, Le Havre et Honfleur, mais à une exception près pas à l'extérieur de ces ports (Barnouin *et al.*, 2020). Il en est de même pour un scolyte à ambrosie de distribution circumtropicale, *Xyleborus affinis*, capturé seulement à l'intérieur du port de La Rochelle (Barnouin *et al.*, 2020). En revanche, le dispositif a permis de tracer les mouvements d'autres scolytes à ambrosie déjà partiellement établis, comme *Xylosandrus crassiusculus*, avec des captures dans les aéroports d'Orly et de Roissy, très loin des zones envahies du Sud-Est et du Sud-Ouest. De ces piégeages ont aussi résulté les premières interceptions de coléoptères xylophages d'autres familles en Europe (*Dryophthorus americanus*; Dryophthoridae) et en France (*Xyloperthodes nitidipennis*; Bostrychidae) (Roques *et al.*, 2024).

Ce dispositif de surveillance des sites potentiels d'entrée des espèces exotiques s'est généralisé avec succès dans plusieurs pays d'Europe du Sud (Espagne, Italie, Portugal) et en Suisse, où plusieurs autres espèces exotiques ont pu ainsi être détectées, comme le scolyte sud-asiatique *Cyrtogenius luteus* dans les ports italiens de Venise-Mestre et de Porto Nogaro (Roques *et al.*, 2022).

Les captures d'espèces natives au sein des ports sont intéressantes, car elles peuvent soit avoir envahi le port depuis l'extérieur de celui-ci, soit avoir été transportées avec des marchandises. Mais surtout, elles sont susceptibles d'être ensuite disséminées avec les marchandises sortant du port. Ainsi, le cérambycide *Monochamus galloprovincialis*, le vecteur du nématode du pin (voir chapitre 7), a été capturé sur certains sites uniquement à l'extérieur, mais dans d'autres uniquement à l'intérieur,

suggérant que les individus provenaient de mouvements de marchandises plutôt que d'une colonisation par des populations locales voisines des ports. Tous ces individus sont systématiquement soumis à des analyses de présence éventuelle de nématode, qui pour l'instant se sont révélées négatives.

Des questions prégnantes en suspens

L'attractivité du dispositif de piégeage n'est pas forcément optimale pour cet objectif de détection à large spectre. La volatilité différentielle des composants du mélange de phéromones modifie vraisemblablement la composition de l'émission au cours du temps. La recherche de diffuseurs assurant une meilleure stabilité du produit, donc une période d'émission plus longue, apparaît essentielle. La combinaison de pièges noirs et verts permet effectivement une détection plus large qu'avec une seule couleur. Ainsi, sur quatre espèces exotiques de Cerambycidae détectées, trois l'ont été par les pièges noirs et deux par les verts, mais les deux Platypodinae exotiques ne l'ont été que par les pièges verts. Mais ces études récentes portant sur l'influence de la couleur du piège (Cavaletto *et al.*, 2020; 2021) sur les captures suggèrent que d'autres combinaisons que le couple noir-vert pourraient éventuellement assurer une meilleure attractivité. L'utilisation d'une combinaison de pièges pourpres et jaunes est ainsi en cours de test. Il en est de même pour la forme du piège, qui peut être questionnée.

Au-delà, le tri, puis l'identification spécifique des individus capturés sont essentiels pour pouvoir identifier les menaces potentielles. Or le processus prend un temps conséquent et nécessite des compétences taxonomiques, aujourd'hui assurées par l'unité de recherche de Zoologie forestière d'INRAE pour les Cerambycidae et par le Laboratoire d'entomologie de l'ONF pour les Scolytinae et apparentés. Dans les conditions actuelles, plusieurs mois s'écoulent donc entre la capture et l'identification de l'espèce, rendant ainsi illusoire une éradication immédiate. La recherche s'oriente donc sur plusieurs pistes complémentaires :

- la construction d'une base de données moléculaire (utilisant le gène « barcode » CO1) des espèces piégées dans les ports et dans les piégeages sur d'autres continents, en particulier l'Asie, pouvant permettre une identification plus rapide des espèces exotiques que l'analyse morphologique classique;
- la mise au point de techniques de *metabarcoding*, permettant une analyse immédiate du contenu entier de collectes de pièges, et la détection de la présence d'exotiques sous réserve que l'espèce soit connue et génotypée (Veillat *et al.*, 2024);
- le développement de pièges automatisés transmettant à distance et en temps réel des photos des collectes quotidiennes, couplé à l'intelligence artificielle pour l'identification des insectes capturés. Cette dernière possibilité a commencé à être explorée dans divers projets européens.

Approches en développement : prospectives sur la détection précoce

*Alain Roques, Christophe Bouget, Maxime Galan, Raphaëlle Mouttet,
Guilhem Parmain, Jean-Claude Streito*

► Les plantations sentinelles, un outil pour identifier les envahisseurs potentiels préalablement à leur arrivée

Alain Roques

Le nombre sans cesse croissant d'établissements de nouveaux ravageurs exotiques des plantes ligneuses en Europe (Roques *et al.*, 2020), comme dans d'autres régions du monde (Brockenhoff et Liebhold, 2017), coïncide avec l'augmentation rapide du volume et de la diversité du commerce intercontinental des plantes ornementales (Eschen *et al.*, 2015). En pratique, l'arrivée d'une nouvelle espèce exotique est souvent imprévue, car celle-ci est de plus en plus couramment un primo-envahisseur, n'ayant jamais été observée hors de sa région d'origine où, de plus, elle ne constitue généralement pas un ravageur reconnu (Seebens *et al.*, 2018). De telles espèces ne sont ainsi pas répertoriées dans les listes de quarantaine et ne font pas l'objet de mesures spécifiques de contrôle phytosanitaire aux frontières. Ce qui facilite leur introduction et leurs possibilités d'établissement. Être en capacité de prédire quelles espèces peuvent devenir envahissantes avant que l'invasion ne se produise constitue donc un objectif clé en matière de biosécurité.

Les plantations sentinelles sont considérées comme une approche novatrice, particulièrement adaptée aux plantes ligneuses, pouvant aider à identifier ces ravageurs potentiellement envahissants et à alerter sur leur probabilité d'introduction et d'impact (Britton *et al.*, 2010). Une récente norme de l'Organisation européenne et méditerranéenne pour la protection des plantes (OEPP) définit le but d'un programme de plantations sentinelles, comme la détection des associations pouvant s'établir entre des plantes particulièrement importantes pour un pays importateur et des organismes nuisibles avec lesquels ils n'ont pas coévolué (OEPP, 2020). Les plantations sentinelles sont ainsi situées dans des régions différentes de celles des pays importateurs, et principalement dans la région suspectée d'être source essentielle d'invasions d'organismes exotiques. Cette approche en amont de l'invasion diffère complètement de celle des « arbres sentinelles », qui correspond à un système de

détection post-invasion par la surveillance d'arbres pièges plantés, et éventuellement appâtés ou traités pour être attractifs (annélation par exemple), à proximité de sites à risque comme les ports ou les zones urbaines.

Les différents types de plantations sentinelles

Les plantations sentinelles peuvent être classées en deux types principaux correspondant à des concepts et à des objectifs différents (figure 15.1). Le premier, les plantations sentinelles *sensu stricto* (ou plantations *ex-patria* au sens d'Eschen *et al.*, 2019a), consiste en des collections d'espèces ligneuses plantées en dehors de leur aire originelle de distribution. Il peut s'agir de jeunes plants mis en terre à cet effet ou de collections existantes de plantes ligneuses dans les jardins botaniques et les *arboreta*, qui contiennent généralement de nombreuses essences exotiques (figure 15.1). La surveillance de leur colonisation par les organismes indigènes et les changements d'hôtes associés fournissent des informations sur l'impact potentiel de ces organismes s'ils étaient introduits dans le pays d'origine des plants. L'étape suivante consiste à tester leur capacité à effectuer un cycle complet de développement sur l'essence néocolonisée, puis à estimer leur potentiel de survie durant un transport vers la région d'origine des plants.

Le deuxième type correspond à des pépinières sentinelles (ou plantations *in-patria* au sens d'Eschen *et al.*, 2019a). Celles-ci sont des plantations de plantes ligneuses dans leur aire de répartition d'origine qui ne sont soumises à aucun traitement phytosanitaire (figure 15.1). Cette approche vise à identifier l'ensemble des ravageurs susceptibles d'être introduits avec le commerce de ces plantes. Cela concerne généralement les ligneux les plus exportés depuis la région considérée. La surveillance des infestations et de leur magnitude et l'identification des relations entre arbre hôte et ravageur fournissent des informations sur la probabilité d'introduction des ravageurs avec le transport des ligneux considérés. Ces deux dispositifs sentinelles ont commencé à être testés durant la dernière décennie.

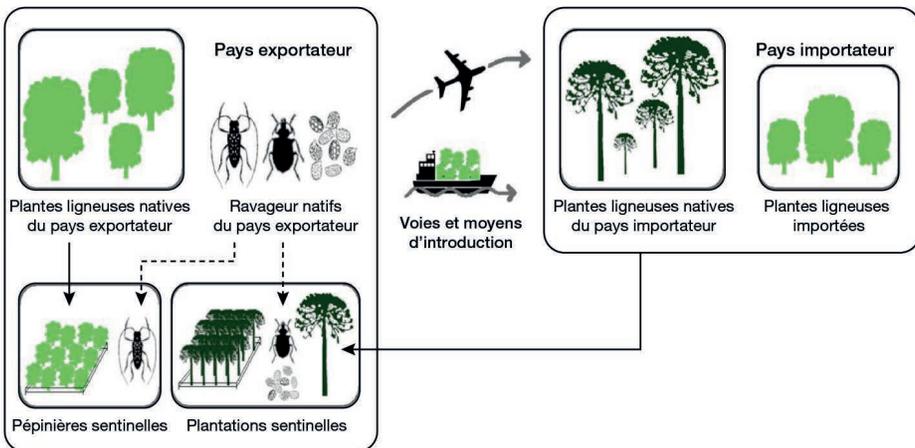


Figure 15.1. Représentation schématique des deux types de plantations sentinelles (d'après Eschen *et al.*, 2019a).

Des plantations sentinelles pour évaluer les risques d'impact sur ligneux

Avec le développement du commerce des plantes ornementales entre la Chine et l'Europe, la Chine est devenue la source de la majorité des invasions actuelles des organismes liés aux ligneux (Roques *et al.*, 2020). Afin de tenter de détecter de possibles nouveaux envahisseurs, INRAE et l'Institut de zoologie de l'Académie des sciences de Beijing ont établi et surveillé, entre 2007 et 2011, des plantations sentinelles dans deux régions chinoises sélectionnées pour leurs climats différents (Beijing, continental, et Fuyang, province de Zhejiang, subtropical) et pour la présence de nombreuses pépinières d'exportation. Chacune des plantations incluait de jeunes plants (1-1,5 m de haut) de sept espèces européennes, cinq feuillus (*Quercus petraea*, *Q. suber*, *Q. ilex*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*) et deux conifères (*Abies alba* et *Cupressus sempervirens*), transplantés en racines nues depuis la France. Ces plants étaient disposés en blocs de 100 par espèce avec une répétition. Le suivi entomologique sur trois ans a d'abord consisté à identifier des morphotypes récurrents de dégâts, puis à tenter de les relier aux larves et aux adultes d'insectes observés sur plants. Un total de 105 morpho-espèces d'insectes ont ainsi été détectées, essentiellement des hémiptères, des coléoptères et des lépidoptères appartenant à 24 familles différentes (Roques *et al.*, 2015). Compte tenu de l'âge des plants, la plupart de ces espèces étaient liées au feuillage, et seules quatre d'entre elles s'attaquaient aux racines. Trois années ont été suffisantes pour aboutir à un plateau de colonisation par ces phyllophages, mais la localisation du site est apparue un facteur déterminant (figure 15.2), avec très peu d'espèces en zone de pépinière (Beijing), contrairement au

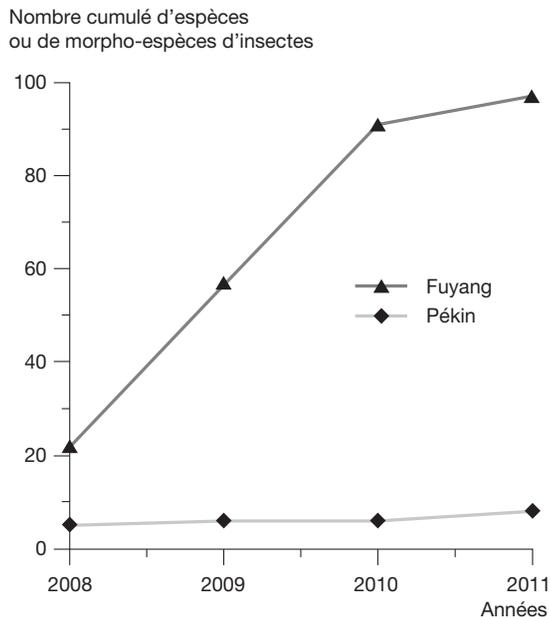


Figure 15.2. Évolution annuelle du nombre cumulé d'espèces d'insectes phyllophages observées de 2007 à 2011 sur les arbres européens plantés dans les plantations sentinelles en Chine. Dispositif Beijing déployé en 2007 et Fuyang en 2008 (d'après Roques *et al.*, 2015).

milieu agroforestier (Fuyang). De grandes différences ont aussi été observées entre essences, les insectes étant significativement plus présents et plus divers sur feuillus, et singulièrement sur *Q. petraea*, que sur conifères. Une majorité des espèces identifiées sont apparues provenir des arbres fruitiers et des cultures agricoles avoisinantes, plutôt que des arbres forestiers. Cependant, l'identification spécifique a constitué un obstacle majeur, que le séquençage systématique du gène ADN barcode (COI) n'a pas permis de lever pour plus de la moitié des morpho-espèces, les bases de données moléculaires étant encore trop limitées.

Comme on ne pouvait exclure qu'un certain nombre de ces insectes soient arrivés accidentellement, la procédure de sélection des espèces potentiellement dangereuses si introduites en Europe a été la suivante :

- garder les seules espèces ayant présenté plus de cinq événements de colonisation chaque année (liste de 38 espèces) ;
- tester *in situ*, en les encageant, leur capacité de réaliser un cycle complet jusqu'à l'adulte sur l'essence européenne (réduisant la liste à 6 espèces) ;
- estimer leur potentiel à être transportées en Europe, excluant les espèces à larves se développant en terre, pour aboutir à deux espèces ;
- et tester en France sous conditions de quarantaine leur potentiel réel d'impact sur plants sains, non éventuellement affaiblis par le transport sur un autre continent.

Une espèce nouvelle pour la science de lépidoptère Psychidae, *Pteroma nr. pendula*, s'est ainsi révélée capable de défeuiller la plupart des feuillus européens, avec plusieurs générations successives par an (Roques *et al.*, 2015). La même démarche a été appliquée à l'analyse du passage des agents pathogènes chinois sur les plants européens (Vettraino *et al.*, 2015). Cependant, l'étude a mis en évidence qu'il aurait été nécessaire d'avoir réalisé, avant le transport depuis l'Europe, une analyse par séquençage haut débit (NGS) afin de pouvoir ultérieurement différencier les endophytes d'origine européenne non alors exprimés des agents pathogènes chinois observés.

Certains dispositifs peuvent durer suffisamment longtemps pour détecter des xylophages. Un jardin commun planté aux États-Unis (Ohio) avec des espèces de bouleau européennes, asiatiques et américaines a été suivi sur vingt ans. Cela a permis de détecter seulement trois ans après sa plantation les premières colonisations des essences européennes et asiatiques par l'agrile bronze, *Agrilus anxius*. Huit ans après la plantation, l'agrile avait causé la mort de tous les bouleaux blancs européens, alors que survivaient la majorité des individus nord-américains (Nielsen *et al.*, 2011).

Cependant, pour des raisons logistiques et de financement, la majorité des plantations sentinelles ont le désavantage de ne pouvoir identifier de xylophages potentiellement dangereux, le diamètre des arbres restant trop faible pendant un certain nombre d'années, ce d'autant plus si la plantation procède de graines. En revanche, les jardins botaniques et les *arboreta* permettent de détecter la colonisation d'arbres exotiques matures par les insectes et les maladies autochtones. La surveillance des frênes américains et européens plantés dans un jardin botanique de l'Extrême-Orient russe a ainsi montré que le potentiel destructif du bupreste *Agrilus planipennis* aurait pu être connu en anticipation des dégâts intervenus après son introduction en Amérique du Nord (Kirichenko *et al.*, 2011). Les changements possibles d'hôtes pour des pucerons envahissants majeurs liés aux pins et aux épicéas ont aussi pu être détectés par la surveillance d'une collection de 62 espèces de conifères du monde entier plantés dans

un jardin botanique en Nouvelle-Zélande (Redlich *et al.*, 2019). De même, la surveillance de ligneux européens dans les jardins botaniques sibériens a mis en évidence 18 nouvelles associations avec des agents pathogènes pouvant être préjudiciables en cas d'introduction en Europe (Tomoshevich *et al.*, 2013). L'International Plant Sentinel Network (IPSN), qui regroupe les gestionnaires d'un nombre conséquent de jardins botaniques et développe des procédures standards de surveillance, constitue un outil précieux en ce sens (Barham *et al.*, 2016). Il convient cependant de noter que seuls les spécimens ayant survécu à des attaques antérieures de ravageurs peuvent être examinés, car les arbres les plus sensibles sont déjà morts (Kirichenko et Kenis, 2016). La trop faible diversité génétique des arbres plantés en jardins botaniques, comme le nombre restreint d'individus par espèce limitent aussi la portée de ces analyses. *A contrario*, les plantations sentinelles *sensu stricto* permettent de moduler la variabilité génétique des plants comme leur nombre.

Des pépinières sentinelles pour évaluer les risques d'introduction

L'utilité effective des pépinières sentinelles a été testée dans les mêmes régions chinoises que ci-dessus, et avec le même dispositif de plantation, mais en utilisant cinq espèces de ligneux ornementaux chinois couramment importés vers l'Europe (*Acer palmatum*, *Ilex cornuta*, *Buxus microphylla*, *Fraxinus chinensis* et *Zelkova schneideriana*). Le but était d'obtenir des listes de ravageurs pouvant être potentiellement transportés avec ces plants non ou mal traités, et de les comparer avec les listes issues de recherches bibliographiques. Un premier suivi sur deux ans a permis de récupérer des insectes appartenant à plus de 40 familles d'insectes, principalement des coléoptères, des lépidoptères et des hémiptères, mais surtout de révéler que, sur les 105 associations hôte-insecte observées sur les cinq essences, 90 % n'avaient jamais été signalées dans la littérature, même chinoise « grise » analysée *a posteriori* (Kenis *et al.*, 2018). Cela montre la difficulté de s'appuyer seulement sur les listes bibliographiques locales de ravageurs pour les décisions de contrôle phytosanitaire. Une évaluation des probabilités d'introduction des espèces identifiées a respectivement classé 9 %, 7 % et 84 % de ces espèces comme présentant un risque élevé, modéré et faible. En effet, la grande majorité de ces insectes étaient des phyllophages. Pour les trois essences à feuilles caduques, habituellement exportées vers l'Europe sans feuilles en hiver, ces insectes représentent probablement un faible risque, mais certains peuvent hiverner discrètement sous forme d'œufs sur tronc ou sur branches. En revanche, l'exportation des deux essences à feuillage persistant s'est révélée présenter un risque certain. Sur les deux sites, les buis étaient défeuillés à plus de 80 % par les chenilles de la pyrale *Cydalima perspectalis*. *A posteriori*, on peut considérer que le déploiement de telles pépinières sentinelles à la fin des années 1990 aurait pu permettre, *a minima*, d'alerter sur le danger d'introduction de cet insecte avant qu'il n'envahisse l'Europe, sinon de prendre des mesures de contrôle renforcé des conteneurs de plantes incluant des buis chinois. Le dispositif a permis une étude comparable concernant les agents pathogènes chinois potentiellement transportés avec les cinq essences (Vettraino *et al.*, 2017).

Une des deux pépinières sentinelles (Fuyang) a été rééchantillonnée quatre et cinq années plus tard. Cela a montré que ce laps de temps permettait pour les essences à croissance rapide (*Acer*, *Fraxinus*, *Zelkova*) de recruter un cortège de coléoptères xylophages, notamment des Cerambycidae des genres *Batocera* et *Anoplophora* et

des lépidoptères *Cossidae*, et des insectes galligènes, deux guildes absentes précédemment (figure 15.3). Cependant, à cette époque, les plantes étaient trop hautes pour être exportées (Kenis *et al.*, 2018).

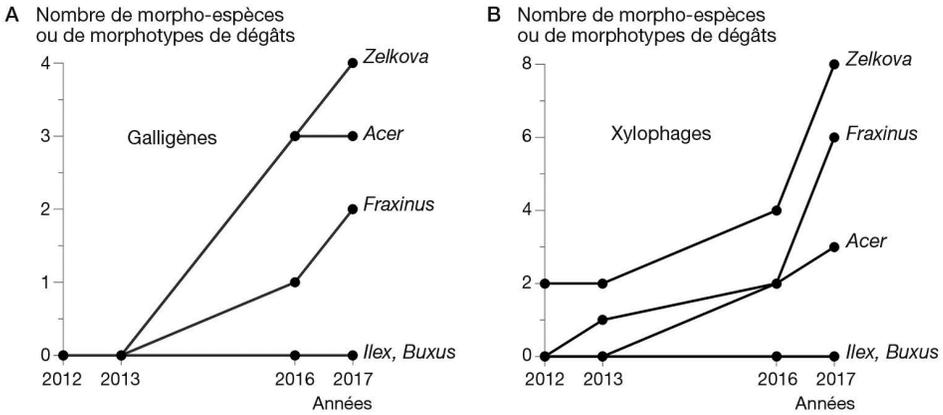


Figure 15.3. Évolution annuelle du nombre cumulé d'espèces d'insectes (A) galligènes et (B) xylophages observées sur chacune des cinq essences chinoises plantées sans traitement phytosanitaire dans la pépinière sentinelle de Fuyang, Chine. Dispositif déployé en 2012.

Vers une généralisation et une standardisation de la conduite des plantations sentinelles

Au cours des deux dernières décennies, la communauté internationale des phytopathologistes et des entomologistes a montré un intérêt croissant pour cette approche de plantations sentinelles, incluant le développement d'un cadre législatif (OEPP, 2020; Vettraino *et al.*, 2020). Un guide de terrain, fruit des efforts d'un groupe international d'entomologistes et de pathologistes réunis dans le cadre d'une action européenne Cost (Global Warning³³), a été élaboré afin d'identifier les causes les plus probables des dommages observés dans les plantations sentinelles en tous points du globe (Roques *et al.*, 2017). À partir des symptômes observés sur chacune des parties de l'arbre (tronc, branches, feuilles, bourgeons, pousses, fleurs, fruits, racines), chez les conifères comme chez les feuillus ou les fruitiers, le guide fournit aux praticiens une première identification, relativement large, des organismes potentiellement responsables des dégâts, et indique les procédures de collecte et de conservation à mettre en œuvre pour permettre leur identification définitive. Dans de nombreux cas, l'agent causal n'est plus présent ou n'est pas visible, mais il est néanmoins important de pouvoir caractériser le dégât afin d'apprécier s'il est dû à des conditions abiotiques ou à un ravageur ou une maladie.

Comme la gamme d'organismes détectés est liée à la fréquence d'échantillonnage et à la taille de l'échantillon (Eschen *et al.*, 2019b), l'optimisation des protocoles de surveillance et de leur fréquence est une question importante. Quelques principes, plus spécialement adaptés aux agents pathogènes, ont été énoncés par Morales-Rodriguez *et al.* (2019) :

- inspection de chaque organe des plantes sentinelles, en tenant compte que différents organismes peuvent affecter la même plante, les échantillons prélevés devant couvrir toute la gamme des symptômes observés;

33. <https://www.ibles.pl/cost/>

- photographies haute résolution avant le prélèvement des échantillons, de la plante entière, de la partie endommagée et, s'il est présent et visible, du ravageur lui-même ;
- prélèvement d'échantillons sur les plantes, ou parties de plante, ne présentant pas de symptômes ;
- stérilisation des instruments d'échantillonnage après chaque prélèvement pour éviter toute contamination croisée ;
- inspections et échantillonnage si possible au moins trois fois par an, au printemps, en été et automne.

Très récemment, dans le cadre d'un projet européen (Homed, *Holistic management of emerging forest pests and diseases*) consacré aux invasions d'organismes liés aux ligneux, des plantations sentinelles et des pépinières sentinelles ont été établies de manière coordonnée, et avec un principe de réciprocité, en Afrique du Sud, en Chine, en France, en Italie et en Suisse (Migliorini *et al.*, 2023). Cette mise en place à grande échelle devrait permettre de largement progresser dans la détection *a priori* des organismes potentiellement envahissants pour les différents continents impliqués.

►► **Metabarcoding**

Jean-Claude Streito, Raphaëlle Mouttet, Maxime Galan

C'est quoi, le metabarcoding ?

Parmi les techniques susceptibles d'améliorer la détection d'un organisme, notamment forestier, figure le *metabarcoding*, en plein développement depuis une dizaine d'années. Il s'agit d'un ensemble de techniques qui permettent l'identification de plusieurs espèces à la fois à partir d'un mélange de leurs ADN. En comparaison, le *barcoding* est une technique d'identification moléculaire d'un spécimen unique. Dans les deux cas, l'ADN doit être collecté, préservé, extrait, amplifié par PCR (*polymerase chain reaction*) et séquencé, pour permettre l'assignation taxinomique par comparaison à des bases de données de séquences de référence. Dans le cas du *metabarcoding*, l'ADN utilisé est celui d'un mélange de spécimens d'espèces différentes, ou bien d'un mélange d'ADN collecté dans l'environnement (de l'eau, du sol, des déjections d'animaux, etc.), et pour lequel les organismes dont les molécules proviennent ne sont plus nécessairement présents dans l'échantillon, on parle alors d'ADN environnemental (ADNe). Le *metabarcoding* s'est développé grâce à l'essor des techniques de séquençage haut débit qui permettent le séquençage simultané de millions de fragments d'ADN à des coûts abordables.

En préalable à l'utilisation du *metabarcoding*, il est nécessaire de disposer de marqueurs moléculaires (que l'on appelle couramment « barcodes ») caractérisés par une faible variabilité intraspécifique et par une grande variabilité interspécifique (Hebert *et al.*, 2003). En théorie, ces marqueurs doivent permettre de reconnaître de manière fiable chaque espèce en se fondant sur une taxinomie qui définit clairement chaque espèce. On est malheureusement loin de disposer d'une systématique stabilisée pour l'ensemble du vivant. La taxinomie intégrative (qui associe tous les caractères descriptifs disponibles : morphologiques, moléculaires, écologiques, comportementaux, etc.) a permis de clarifier le statut de plusieurs espèces, notamment de scolytes, mais il reste beaucoup à faire sur les organismes forestiers, que ce soient des insectes, des maladies cryptogamiques ou d'autres agents pathogènes.

Comment utiliser le *metabarcoding* en épidémiologie des forêts ?

Le *metabarcoding* est utilisé dans des domaines très variés de la biologie et de l'écologie : la détection d'un organisme dans le cadre de l'épidémiologie, l'analyse de la diversité microbienne, la reconstitution de réseaux trophiques à partir de contenus de tubes digestifs, en passant par l'évaluation de la biodiversité d'un milieu ou la reconstitution de paléoclimats *via* les communautés dont l'ADN est conservé dans les glaces ou les sédiments. D'autres applications plus spécifiques, comme la détection de parasitoïdes et l'évaluation de l'incidence du parasitisme, font également partie des nombreuses possibilités de cette approche.

Concernant l'épidémiologie en milieu forestier, l'application immédiate est la détection d'un organisme de quarantaine, invasif ou simplement d'intérêt dans un environnement donné. Il est utilisable aussi pour détecter des espèces rares dans un souci de conservation.

L'application la plus évidente du *metabarcoding* est l'analyse du contenu de pièges (Piper *et al.*, 2019). Le piégeage est très utilisé en milieu forestier pour surveiller les communautés d'arthropodes (voir chapitre 14), mais on peut imaginer utiliser cette technique sur des spores de champignons ou d'autres organismes. Attractifs ou simplement à interception, ces pièges permettent de surveiller notamment les zones d'introduction à fort risque, comme les ports, les aéroports ou des foyers connus d'un organisme que l'on souhaite surveiller. Classiquement, l'analyse du contenu d'un piège se fait morphologiquement sous la loupe binoculaire ou le microscope. Elle prend du temps et nécessite donc de mobiliser longtemps une expertise rare et peu disponible. C'est le principal facteur limitant pour la mise en place d'un réseau de piégeage. Dans ce contexte, pouvoir identifier par une seule analyse, menée par un laboratoire non spécialisé en taxinomie, le contenu de plusieurs pièges est évidemment d'un grand intérêt. De nombreuses équipes travaillent actuellement à la calibration et à la standardisation de l'analyse du contenu de pièges par *metabarcoding*. L'aboutissement de ces recherches ferait sauter le verrou de l'identification et permettrait la mise en place de réseaux de surveillance beaucoup plus denses, et donc une détection plus précoce des organismes recherchés. Pour le moment, il reste des biais importants (on en reparlera plus loin), la principale limite étant l'impossibilité de quantifier le nombre de spécimens sur la base de leurs séquences d'ADN.

Le *metabarcoding* permet également de détecter un organisme cible, ou des traces de cet organisme, directement dans l'environnement et donc sans le piéger, en collectant son ADN (Ruppert *et al.*, 2019). On peut rechercher une espèce donnée dans l'eau, le sol, l'air, mais aussi dans des tissus végétaux comme du bois ou des feuilles. Les applications en pathologie végétale sont nombreuses, comme la détection de spores de maladies fongiques ou bactériennes dans l'eau et l'air, de nématodes dans du bois, d'un agent pathogène dans son vecteur, etc. Une application récente du *metabarcoding* concerne l'utilisation du guano de chauves-souris insectivores pour surveiller l'apparition de ravageurs : on parle de « chirosurveillance ». Les chauves-souris étant capables d'ingérer des centaines d'insectes en une nuit, il est facile d'imaginer l'intérêt d'utiliser l'ADN présent dans leurs guanos comme un fantastique outil de piégeage de la diversité des arthropodes présents dans un environnement donné.

Bien que le *metabarcoding* soit une révolution, il doit être utilisé en prenant en compte un nombre de limites et de biais importants qui ralentissent actuellement son utilisation à large échelle (Le Borgne et Bouget, 2024).

Bien maîtriser l'échantillonnage

Une des forces de l'ADNe est de révéler la présence d'un organisme sans le collecter au travers des traces d'ADN qu'il dissémine sur son passage. Cette force induit également certaines incertitudes. Premièrement, dans la mesure où l'ADN a pu être produit dans un passé relativement lointain, il est difficile de savoir si des individus vivants sont toujours réellement présents dans le milieu. D'autre part, l'ADNe a pu être transporté depuis un autre site, par exemple par l'intermédiaire des déjections d'un prédateur, par le vent ou par le courant d'une rivière. Il est important d'avoir cela en tête lorsqu'on interprète des résultats de *metabarcoding*.

Une première série de limites et de biais : la conservation de l'ADN et son amplification

La première difficulté est l'échantillonnage qui doit garantir l'absence de contaminations. Capable de détecter des quantités infimes d'ADN, le *metabarcoding* est sensible aux contaminations. Sur le terrain, il est important de ne pas contaminer les échantillons entre eux, ce qui nécessite des protocoles de prélèvement rigoureux plus proches de la police scientifique que des études classiques d'écologie : gants, matériel stérile, désinfections, etc. Les contaminations peuvent avoir lieu également au laboratoire et, si certaines sont faciles à détecter, comme les contaminations par de l'ADN humain, d'autres sont plus délicates à repérer. Il est recommandé, outre les bonnes pratiques de laboratoire, de travailler dans des salles dédiées et de procéder à des réplicats techniques ainsi qu'à l'usage d'échantillons de contrôles positifs et négatifs pour consolider l'interprétation des résultats, et filtrer les données le cas échéant.

La conservation de l'ADN est un autre point important. Le *barcoding* nécessite des séquences suffisamment longues, notamment pour obtenir une identification spécifique. À titre d'exemple, la séquence barcode du gène COI utilisée pour les animaux présente 658 paires de bases (pb). L'ADNe, notamment issu de tubes digestifs, de déjections, mais aussi de sol ou d'eau, peut se fragmenter très rapidement, et il est souvent nécessaire de faire un compromis entre la recherche de séquences suffisamment longues pour une identification précise, mais pas trop longues pour permettre une amplification par PCR efficace, même pour des ADN de départ dégradés. C'est notamment le cas dans les études d'analyse de régimes alimentaires, pour lesquelles des « mini-barcodes » de 100 à 200 pb sont généralement utilisés. Ces marqueurs courts ne permettent pas toujours une identification spécifique, mais ils détectent des molécules d'ADN plus fragmentées par le processus de digestion.

Les solutions habituellement utilisées dans les pièges ne permettent pas non plus une conservation optimale de l'ADN. Des tests sont en cours actuellement pour développer des tampons de conservation qui préservent l'ADN après plusieurs jours de macération. La possibilité de collecter l'ADNe directement à partir des liquides de piégeage ou de conservation, tels que l'éthanol, est également à l'étude.

Toujours concernant l'amplification de l'ADN, on observe souvent des biais au niveau de la réaction de la PCR. Des inhibiteurs de PCR peuvent être présents dans le milieu et réduire l'efficacité de la réaction. Autre biais, les amorces PCR sont choisies pour être suffisamment universelles et s'accrocher sur toutes les espèces contenues dans l'échantillon, mais elles peuvent présenter plus d'affinités pour s'hybrider à certaines séquences qu'à d'autres. Il en résulte des espèces abondantes qui peuvent ne pas être détectées et, *a contrario*, des espèces rares représentées par un nombre de séquences conséquent. La différence de taille entre les espèces est un autre point à prendre en compte, les gros spécimens ayant tendance à contenir plus d'ADN que les petites, ce qui rend la détection de ces dernières plus difficile. D'autres phénomènes complexes font que toutes les espèces attendues ne sont pas toujours révélées par *metabarcoding*, et qu'il est actuellement hasardeux de simplement corrélérer l'abondance d'une espèce au nombre de séquences obtenues pour celle-ci.

Une limite importante que nous avons déjà évoquée est donc l'impossibilité de quantifier la taille des populations des organismes recherchés. En attendant de mieux comprendre ces phénomènes, et peut-être un jour de les maîtriser, l'association du *metabarcoding* à du comptage manuel ou par intelligence artificielle semble une piste prometteuse, qui permettrait à la fois d'avoir une idée de la composition des communautés et de disposer d'une identification correcte des entités qui les composent. En attendant, certaines études utilisent des fréquences d'occurrences (% de pièges positifs ou % de fèces positifs à un taxon donné), afin de quantifier des organismes en utilisant des données de *metabarcoding*.

Erreurs d'assignations liées à des bases de séquences incomplètes

L'analyse des millions de séquences obtenues par *metabarcoding* nécessite dans un premier temps l'utilisation d'outils bio-informatiques complexes destinés à éliminer les séquences incomplètes, les séquences chimériques (issues de la fusion de deux séquences d'organismes différents), les contaminations, etc. Mal utilisés, ces outils peuvent aboutir à maintenir des séquences erronées, ou au contraire à supprimer des séquences correctes, avec des conséquences sur les résultats. Il est donc primordial de standardiser les procédures d'analyses bio-informatiques afin de limiter ces risques de biais.

La dernière étape vise à comparer les séquences jugées correctes aux séquences de référence contenues dans des bases de données pour obtenir une identification taxinomique de l'échantillon. Si la séquence est de taille suffisante et si la base de données contient une séquence similaire correctement identifiée, l'assignation donne en général une identification fiable. Nous avons vu que les séquences issues du *metabarcoding* peuvent être plus courtes dans le cas de l'utilisation de mini-barcode, ce qui peut diminuer la précision de l'identification. À cette étape, la principale limite résulte toutefois dans l'incomplétude des bases de données et dans les erreurs d'identification qu'elles contiennent. Pour de nombreux groupes taxinomiques, moins de 10 % de la biodiversité connue a été séquencée au moment où nous écrivons ce chapitre. Même pour les groupes les mieux connus, comme les papillons, nous sommes loin d'avoir des bases complètes, et souvent la diversité intraspécifique est mal connue et mal documentée. Le principal écueil à l'utilisation du *barcoding* est dû aux erreurs d'identification des séquences que contiennent toutes les bases disponibles. Pour contrer ce problème, il est donc recommandé de réaliser une première assignation sur une base

bien curée, par exemple la base Arthemis³⁴. En général, ces bases contiennent moins de séquences, mais de meilleure qualité. Dans un second temps, pour compléter les affiliations taxinomiques, les séquences non identifiées par cette première base de données peuvent être comparées à une base plus étendue mais contenant davantage d'erreurs (par exemple Bold System³⁵), pour terminer par la base GenBank³⁶, qui contient des millions de séquences mais dont la curation est très sommaire et le nombre d'erreurs, très élevé.

Conclusion

En dépit des difficultés et des biais que nous venons de relever, l'utilisation du *metabarcoding* offre un panel de perspectives immense pour comprendre la santé et l'écologie des forêts. Associé à d'autres techniques en plein essor, comme les capteurs, les pièges connectés, l'intelligence artificielle, il est en train de révolutionner l'épidémiologie (Van Klint *et al.*, 2022). Les techniques évoluent très rapidement, ouvrant le champ des possibles, et la compréhension des erreurs progresse également; enfin, les bases de référence se complètent et s'améliorent rapidement, même si ce rythme n'est pas à la hauteur des besoins. Analyser des résultats de *metabarcoding* nécessite une grande technicité moléculaire, mais également taxinomique. En définitive, cet outil révèle toute sa pertinence et sa puissance dès lors que l'on maîtrise les biais et que l'on a déjà une très bonne connaissance de la diversité et des interactions biologiques que l'on étudie. Cette technique, loin de remplacer les taxinomistes et les écologues, met en évidence qu'il est plus que jamais indispensable de rééquilibrer les moyens vers la taxinomie, qui est la base de la compréhension de la biodiversité et dont nous n'avons jamais eu autant besoin.

►► L'intelligence artificielle pour l'identification sur photo

Guilhem Parmain, Christophe Bouget

La détection d'insectes est un enjeu majeur pour de nombreux secteurs d'activités économiques. Pour l'agriculture par exemple, la détection précoce de l'augmentation de populations d'insectes ravageurs est une aide précieuse. Cette détection s'appuie majoritairement sur l'utilisation massive de pièges à plaque collante, relevés régulièrement par des opérateurs de terrain. Les plaques collantes sont ensuite analysées manuellement, les insectes capturés sont identifiés puis dénombrés. Dès que les abondances observées franchissent un certain seuil, les procédures de traitements phytosanitaires sont enclenchées. Cette approche souffre cependant d'un délai de réponse dû à l'analyse et à l'identification manuelle des plaques collantes. Une extension de cette application est d'adosser des dispositifs de capture d'images (caméras) à ces pièges à plaque collante, et de transmettre les photos directement sur un serveur afin que l'opérateur puisse effectuer ces comptages en ligne. Après l'extension de l'application par la télétransmission, celle de la détection et de l'identification embarquée en est une deuxième, facilitée par le développement de l'électronique à ultra-basse consommation et l'intelligence artificielle (IA). Elle permet de suivre en direct le nombre et

34. <https://arthemisdb.supagro.inrae.fr/>

35. <http://www.boldsystems.org/index.php/databases>

36. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

l'identité des captures effectuées par les plaques collantes. De nombreuses entreprises se sont spécialisées dans le développement d'outils pour la détection et la reconnaissance automatiques de plusieurs organismes tels que thrips, pucerons et papillons ravageurs (Cardim Ferreira Lima *et al.*, 2020; Teixeira *et al.*, 2023).

L'augmentation des échanges mondiaux favorise l'arrivée de nombreux organismes non indigènes sur des territoires nouveaux. C'est en particulier le cas pour les insectes. Le rapport Daisie (2009) rappelle qu'après les plantes, les animaux (et en particulier les insectes) sont le deuxième groupe d'êtres vivants les plus importés (figure 15.4). Certaines de ces espèces peuvent avoir un impact considérable sur des écosystèmes dont elles ne sont pas originaires.

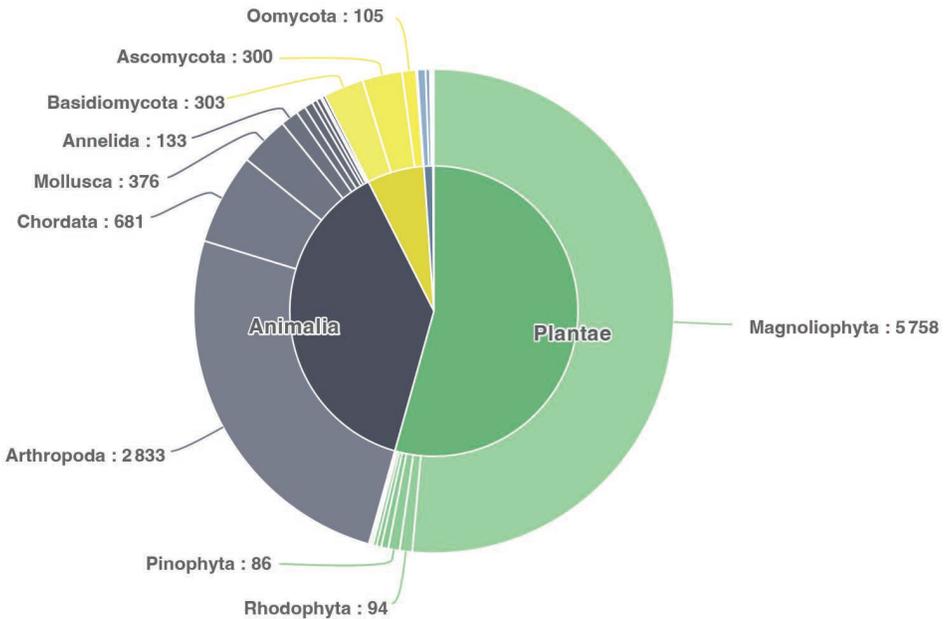


Figure 15.4. Détail de la répartition des groupes taxinomiques des organismes invasifs recensés en Europe par le projet Daisie (2009).

Nous présentons deux exemples récents d'invasions avec leurs solutions de suivi (en développement) :

- les espèces de scolytes *ambrosia*, par exemple des genres *Xyleborus* et *Xylosandrus*, figurent parmi les espèces exotiques envahissantes les plus fréquentes dans le monde. Parmi elles, plusieurs ont été interceptées en France métropolitaine durant la dernière décennie, comme *Xylosandrus crassiusculus* (Motschulsky, 1866) et *X. compactus* (Chapuis & Eichhoff, 1875), mais aussi *Xyleborus affinis* Eichhoff, *X. ferrugineus* (Fabricius), *X. bispinatus* Eichhoff et *Cyclorhipidion distinguendum* (Eggers) (Barnouin *et al.*, 2020). Pour ces espèces éminemment polyphages, les dégâts sur les essences locales sont imprévisibles. Ces détections ont résulté d'observations de dégâts, mais également d'identifications manuelles de spécimens capturés. Que des outils automatiques soient aptes à détecter des espèces nouvelles dans ce groupe représente un défi majeur ;

– l'agrile du frêne (*Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888) est un coléoptère originaire d'Asie orientale qui a été introduit en 2002 aux États-Unis. Bien que connu de plusieurs essences dans sa zone d'origine (noyer, orme, *Pterocarya*, frêne), il ne semble provoquer de dommages considérables que sur les frênes dans les pays où il est introduit. Les dégâts causés par cette espèce ont des répercussions culturelles, mais également économiques très fortes, de l'ordre de plusieurs dizaines de millions d'euros par an. Cette espèce a été introduite en Europe, un foyer est connu d'Ukraine depuis 2020. Elle semble continuer sa progression en Europe.

La détection précoce de leur arrivée sur un nouveau territoire est un enjeu majeur pour enclencher des mesures de lutte immédiate et empêcher leur établissement. Les techniques mises en place pour l'agriculture ont été appliquées à la détection précoce des espèces d'insectes invasives dans plusieurs cas.

En 2018 a débuté un projet nommé SamFix, ayant pour but la reconnaissance automatique et le dénombrement des espèces du genre *Xylosandrus* en milieu naturel. Ce projet a abouti à la création du X-Trap, un module de capture photographique – adossé à un piège à scolytes classique – couplé à un système d'identification automatique – *via* IA – des photos prises (figure 15.5). Les premiers résultats montrent que le système est capable de discriminer des espèces morphologiquement extrêmement proches avec une très grande certitude. Un autre test de laboratoire a révélé très peu de



Figure 15.5. A) Piège à coléoptères équipé du système de détection automatique SamFix. B) Alimentation autonome photovoltaïque. C) Détail du module. D) Exemple de cliché avec identification automatique des scolytes capturés (© A. Roques).

confusions entre espèces au sein du groupe des principaux scolytes des chênaies dépérissantes, avec un score moyen de 96% d'assignation correcte sur plusieurs milliers de photographies éprouvées (Bouget *et al.*, in prep.) : *Platypus cylindrus*, *Scolytus intricatus* et *Xylosandrus germanus* étaient reconnus à 100%, *Dryocoetes villosus* et *Anisandrus dispar* à 97%, *Xyleborinus saxesenii* à 96%, *Xyleborus dryographus* à 91%, mais *X. monographus* était confondu à 13% avec *X. dryographus*. De même, Sun *et al.* (2018) avaient déjà déployé un piège photographique automatique fondé sur un piège à phéromone classique agrémenté d'un capteur optique dans le collecteur, et développé une méthode de détection par apprentissage profond capable de discriminer l'espèce cible (*Dendroctonus valens* LeConte, 1860) de 5 autres espèces locales proches (3 espèces d'*Ips*, une espèce de *Polygraphus* et un autre *Dendroctonus*) et de compter les scolytes adultes. Des investigations récentes montrent que les algorithmes sont capables de discriminer les espèces dans une gamme de ravageurs forestiers plus large (Liu *et al.*, 2023).

Une approche similaire est actuellement implémentée à INRAE-EFNO à Nogent-sur-Vernisson depuis 2021 sur les spécimens du genre *Agrilus*. Un boîtier d'acquisition d'images vient se connecter à n'importe quel type de piège à insectes et effectue des clichés des individus capturés. Ce dispositif peut être non létal, permettant le relâcher des individus capturés, ce qui s'avère déontologiquement déterminant pour le suivi d'espèces protégées, auxiliaires ou patrimoniales. Dans ce cas précis, l'identification des espèces se fait *in situ* et les données sont télétransmises sur un serveur dédié. Les premiers résultats de laboratoire indiquent une fiabilité importante dans la discrimination des espèces indigènes d'*Agrilus*, pourtant très proches morphologiquement, et la détection d'*A. planipennis* par l'IA embarquée.

Dans les dispositifs évoqués ici ainsi que dans de nombreux autres (Rassati *et al.*, 2016; Droissart *et al.*, 2021), la configuration du système est similaire : un capteur optique (caméra) est connecté à un micro-ordinateur (de type Raspberry) généralement équipé d'une antenne de télétransmission. Ce dernier est alimenté par une batterie portative, pouvant être connectée à un module de chargement par panneau solaire. Les différents dispositifs présentés ont une autonomie variable en fonction de la quantité d'acquisitions effectuées par jour, de l'analyse *in situ* des images ou non, et de la télétransmission ou non des données. Cette autonomie peut aller de quelques jours à presque deux mois en fonction des situations. Les algorithmes de classification photographique automatique peuvent être embarqués avec le capteur de terrain, ou utilisés au laboratoire pour faciliter le dépouillement d'échantillons de pièges classiques. Les spécimens peuvent en effet être photographiés en série au laboratoire, et assignés à des espèces de la photothèque de référence par classification automatique (Wühlrl *et al.*, 2023).

Ces approches de détection d'espèces invasives *via* photos sont à utiliser en complément d'autres options de détection, par exemple acoustique (Sutin *et al.*, 2019). Dans ces deux cas, le suivi automatisé et standardisé des communautés d'insectes – et plus largement de la biodiversité – peut être envisagé de manière non létale (Le Borgne et Bouget, 2023).

Modélisation des capacités d'invasion et d'expansion de bioagresseurs forestiers

Christelle Robinet, Clément Bourgade, Samuel Soubeyrand, Christelle Suppo

La modélisation est un outil qui peut permettre, d'une part, de tester des hypothèses que l'on ne pourrait pas tester facilement sur le terrain dans le but de mieux comprendre le mécanisme en jeu, et, d'autre part, de faire des simulations et des prédictions. Dans le cadre des invasions biologiques, différents types de modèles ont été développés. Ils s'intéressent aux différentes étapes d'une invasion : l'arrivée d'une espèce invasive, son établissement et son expansion. Dans ce chapitre, nous présentons un modèle décrivant la probabilité d'entrée d'un bioagresseur forestier avec l'importation de bois, des modèles de distribution qui permettent d'identifier les territoires dans lesquels il pourrait s'établir, des modèles de dispersion, et des modèles d'expansion qui décrivent à la fois les capacités de dispersion, d'établissement et de croissance des populations. Enfin, nous terminons sur une approche plus prospective. En dehors de l'étape d'entrée, les autres types de modèles peuvent être appliqués aussi bien à des espèces exotiques envahissantes qu'à des espèces natives en expansion.

►► **Modèle décrivant la probabilité d'arrivée d'un bioagresseur forestier**

Christelle Robinet

Une invasion biologique est le résultat du déplacement d'une espèce exotique au-delà d'une barrière géographique (comme les montagnes ou les océans). Ce déplacement est souvent dû au transport accidentel d'individus en lien avec les activités humaines. La plupart des bioagresseurs forestiers arrivent de manière accidentelle, avec le transport de plantes, de bois ou de produits dérivés du bois (comme le bois d'emballage ou le bois scié; Roques, 2010b). Un modèle générique (c'est-à-dire applicable à toute espèce) a été développé pour estimer la probabilité d'entrée d'une espèce exotique forestière (insecte ou agent pathogène) dans l'Union européenne (UE) avec l'importation de bois rond et de bois scié. Ce modèle a été codé dans le langage R sous forme d'un script librement accessible qui peut être utilisé dans les analyses de risques phytosanitaires (R Core Team, 2023; Douma *et al.*, 2016).

Le modèle décrit le parcours de l'espèce invasive importée avec le bois, en considérant – entre autres – la proportion de bois infesté dans le pays d'origine, la probabilité de trouver l'espèce dans l'écorce, la proportion de bois importé avec de l'écorce, la probabilité

que l'espèce soit détectée à son arrivée dans l'UE lors de l'inspection, la probabilité qu'elle survive aux transformations et au traitement du bois, et la probabilité qu'elle puisse passer sur un arbre hôte dans l'UE (figure 16.1). Le modèle prend en compte les principales étapes de la filière bois, incluant la transformation et la redistribution entre pays européens. La probabilité d'entrée et de passage sur un arbre hôte est obtenue par la multiplication des probabilités suivantes : probabilité de s'échapper du bois, probabilité de se disperser et probabilité de trouver un arbre hôte. Cette probabilité est calculée pour quatre maillons clés du parcours du bois : aux points d'entrée dans l'UE (ports), lors du transport entre pays de l'UE, à proximité des sites de transformation du bois (scieries), et sur l'ensemble du territoire pour ce qui concerne l'utilisation des produits finaux. Ces probabilités sont ensuite combinées pour obtenir la probabilité qu'une espèce exotique arrive et passe sur un arbre hôte dans l'UE.

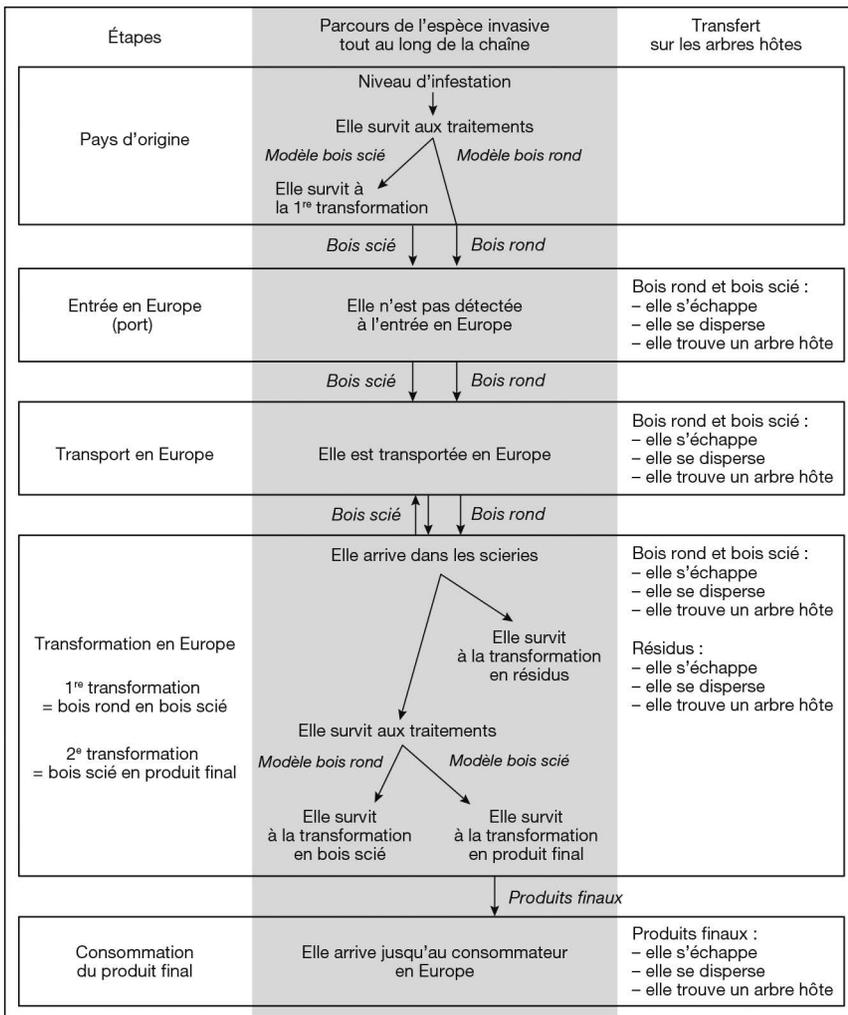


Figure 16.1. Parcours du bois et maillons clés considérés pour calculer la probabilité d'entrée et de passage sur un arbre hôte en Europe.

De nombreuses données sont nécessaires pour estimer ces probabilités. Une partie de ces données est relative à la filière bois. Les données de flux de marchandises peuvent être extraites des données d'Eurostat. Il est aussi nécessaire d'estimer la proportion de bois rond transformé en bois scié dans chaque pays européen, la proportion de bois rond terminant en résidus durant cette première transformation, la proportion de bois scié restant dans le pays où il est scié, la proportion de bois scié subissant une seconde transformation et la proportion de bois scié terminant en résidus durant cette seconde transformation. Une seconde partie de ces données est relative aux caractéristiques de l'espèce exotique étudiée, comme la probabilité de se disperser et de trouver un arbre hôte aux différentes étapes du parcours du bois. Au total, ce modèle prend en compte 21 paramètres liés à la filière bois et 24 paramètres liés à l'insecte (Robinet *et al.*, 2016). Au regard des difficultés à estimer tous ces paramètres, ce modèle est pertinent pour produire une valeur relative, et non pas une valeur absolue. Par exemple, il peut être utilisé pour comparer la probabilité d'entrée aux différents maillons ou à différents endroits géographiques. Cette approche de modélisation permet également d'identifier les données à collecter à l'avenir pour mieux estimer cette probabilité.

Grâce à ce modèle, il est possible de déterminer quels sont les paramètres les plus influents. Pour le nématode du pin (voir chapitre 7), les paramètres ayant le plus d'effet sur la probabilité d'entrée sont de deux types : les paramètres qui interviennent au tout début de cette chaîne, comme la proportion d'arbres infestés dans le pays d'origine et le volume de bois importé depuis ce pays; et les paramètres à l'autre extrémité de la chaîne, comme la probabilité de se disperser par un vecteur et la proportion d'arbres hôtes (Douma *et al.*, 2017). De plus, c'est lors de la transformation du bois dans les scieries que cette probabilité de transmettre le nématode aux arbres hôtes européens serait globalement la plus élevée. En France, la probabilité d'entrée et de passage sur un arbre hôte est la plus élevée dans le Sud-Ouest, où se trouve la plus grande forêt de plantation d'Europe, essentiellement composée de pins maritimes, essence aussi largement présente et très attaquée par le nématode du pin au Portugal.

Ce modèle peut aussi être utilisé pour évaluer l'efficacité de certaines mesures de contrôle, déjà mises en place ou hypothétiques, pour déterminer les meilleures stratégies de réduction de risque. Par exemple, cette approche de modélisation a montré que la probabilité d'introduire *Bretziella fagacearum*, l'agent pathogène responsable du flétrissement du chêne, dans l'UE serait très élevée en l'absence de réglementation. En effet, la réglementation européenne actuelle liée à l'importation de bois rond de chêne des États-Unis permettrait de diviser par plus de 30 000 ce risque d'introduction (Robinet *et al.*, 2016).

Cette approche de modélisation pourrait être couplée avec les résultats des piégeages dans les ports et les aéroports, ainsi qu'avec les résultats des plantations et des pépinières sentinelles (voir chapitres 14 et 15). En effet, ces nouvelles méthodes de surveillance permettent d'identifier les espèces qui pourraient être introduites en France ou en Europe. Ce modèle peut alors être appliqué pour estimer où se trouvent les points d'entrée les plus risqués pour chacune de ces espèces, de manière à renforcer davantage la surveillance sur ces points et à mettre en place des mesures pour diminuer de manière significative cette probabilité d'entrée (comme pour *B. fagacearum*).

► Modèles de distribution d'espèces et modèles de dispersion

Samuel Soubeyrand

Modèles de distribution d'espèces

La probabilité d'établissement d'une espèce (typiquement un insecte bioagresseur forestier) dans une région donnée peut être inférée à l'aide d'un modèle quantifiant les préférences environnementales de l'espèce en question. Un tel modèle, appelé « modèle de niche » ou « modèle de distribution d'espèce » (SDM, pour *Species distribution model*; Zurell *et al.*, 2020), a pour variable réponse l'occurrence de l'espèce considérée, et pour variables explicatives les conditions environnementales (ex. : variables climatiques, d'usage du sol, d'anthropisation, de connectivité spatiale) possiblement prises en compte à diverses échelles (ex. : présence d'une essence d'arbre donnée en un point, ou proportion de la surface couverte par cette essence dans un disque de rayon fixé). Les préférences environnementales sont déterminées à l'aide de données collectées dans les aires de répartition de l'espèce considérée, et ce, en ajustant le modèle aux données. Le modèle ainsi ajusté peut ensuite être utilisé afin de prédire la probabilité d'établissement (ou la probabilité d'occurrence) dans les aires géographiques non natives de l'espèce considérée, ou sous des scénarios de changements climatiques (Bebber, 2015; Urvois *et al.*, 2021) et autres changements dans le temps (usages des sols, biodiversité, etc.). Estimer ainsi la probabilité d'établissement dans l'espace et dans le temps permet d'anticiper les risques d'invasion et de guider la surveillance en amont, puis en aval de l'émergence (Soubeyrand *et al.*, 2024).

Le pouvoir prédictif des SDM dépend de la qualité et de la quantité des données d'occurrence auxquelles ils sont ajustés. Les données d'occurrence peuvent être issues des observations que réalisent les scientifiques, les naturalistes professionnels ou amateurs, les services en charge de la surveillance biologique missionnés par les pouvoirs publics ou par les filières forestières ou agricoles, les professionnels desdites filières eux-mêmes, ou encore des observations issues de réseaux de capteurs automatiques. Les applications smartphones communautaires dédiées à la surveillance ont même popularisé l'observation par les citoyens lambda, qui contribuent ainsi à alimenter de manière plus ou moins automatisée (et potentiellement massive) des bases de données internationales (ex. : GBIF, *Global biodiversity information facility*³⁷, et iNaturalist³⁸). Ces bases de données sont moissonnées par les analystes construisant les SDM pour disposer de jeux de données conséquents. Cependant, les prédictions des SDM peuvent s'avérer imprécises pour certains bioagresseurs, car les données d'occurrence correspondantes sont en quantité insuffisante (espèces d'intérêt limité dans les aires natives ou difficilement détectables ou reconnaissables, etc.) ou de qualité insuffisante (identification inexacte, erreur de localisation, données partielles spatialement dans les aires natives, etc.) (Soubeyrand *et al.*, 2024).

Par ailleurs, les bases de données offrent bien souvent des données de présence de l'espèce considérée, mais pas d'absence. Nombre de SDM requièrent la génération préalable de pseudo-absences pour réduire les biais d'estimation et de prédiction (Borner *et al.*, 2023). L'accès aux variables environnementales n'est en général pas

37. <https://www.gbif.org>

38. <https://www.inaturalist.org>

un facteur limitant, car de nombreux portails de données donnent accès à une grande diversité d'informations concernant notamment le climat et l'usage du sol (Copernicus³⁹, WorldClim⁴⁰, Chelsa, *Climatologies at high resolution for the Earth's land surface areas*⁴¹). Les limites que l'on peut toutefois rencontrer en la matière sont l'accès difficile aux très hautes résolutions spatiales, aux catégories fines d'usage du sol (ex. : essences d'arbres spécifiques) ou à certaines activités humaines influençant les compartiments biotiques des territoires (ex. : pratiques de mitigation des risques sanitaires sur la santé des plantes). Enfin, si les SDM peuvent être utilisés pour prédire les limites jusqu'auxquelles une espèce peut s'installer dans une zone qu'elle est en train d'envahir, il est en général déconseillé d'utiliser les données de cette aire en cours d'invasion dans l'étape d'apprentissage du SDM, mais au contraire de privilégier l'utilisation de données issues d'environnements où l'espèce est en équilibre.

L'approche par SDM peut non seulement être appliquée à une espèce, mais également à différents génotypes de l'espèce en question pour détecter une éventuelle différenciation de niches. On fait dans ce cas l'hypothèse que des lignées évolutives distinctes peuvent présenter des différences phénotypiques pouvant correspondre à des différences significatives en matière de préférences écologiques et environnementales (typiquement différences de gammes d'hôtes, compétiteurs, prédateurs, sensibilités aux variables climatiques, etc. ; Meynard *et al.*, 2017). Un autre raffinement consiste à inclure dans l'approche SDM les régulations biotiques en construisant un modèle joint des distributions des espèces appartenant à un même réseau écologique ou trophique. On peut ainsi prendre en compte de manière simultanée dans le modèle joint les interactions entre espèces et leurs préférences éco-environnementales (Caradima *et al.*, 2019). La mise en œuvre des deux raffinements évoqués dans cette section nécessite toutefois une quantité de données conséquente. Le lecteur pourra consulter le chapitre 4 de Lannou *et al.* (2023) pour un traitement plus complet des SDM.

Modèles de dispersion

Il existe de très nombreuses manières de modéliser la dispersion active ou passive d'insectes ravageurs ou de micro-organismes pathogènes, selon l'échelle spatiale, la résolution temporelle, les propriétés biophysiques et mécanistiques des entités dispersées (insecte, spore, virus, etc.) et de leurs vecteurs (vent, eau, insecte, etc.). Les équations différentielles stochastiques (EDS) par exemple permettent de modéliser les trajectoires individuelles des agents en mouvement (Roques *et al.*, 2022). Elles peuvent représenter des déplacements très simples (marche aléatoire ou mouvement brownien) et incorporer des caractéristiques complexifiant les mouvements (tendance déviant les mouvements, anisotropie, saut à longue distance, non-stationnarité dans l'espace ou dans le temps, accélération sur des composantes linéaires de l'espace comme les routes, interactions entre individus, etc.).

Les EDS peuvent être agrégées pour considérer non plus des individus un par un, mais des populations d'individus. On peut alors obtenir des équations aux dérivées partielles (EDP ; Roques, 2013) qui décrivent de manière déterministe la diffusion de la population au fil du temps, ou des noyaux de dispersion (Tufto *et al.*, 1997) qui

39. <https://www.copernicus.eu>

40. <https://worldclim.org>

41. <https://chelsa-climate.org>

donnent la densité de probabilité d'arrivée d'un individu en tout point de l'espace, sachant sa position initiale. Les EDP ou les noyaux de dispersion peuvent prendre en compte plus ou moins explicitement de très nombreuses caractéristiques associées aux mouvements des individus/populations (comme celles mentionnées à la fin du paragraphe précédent), et ce d'autant plus que ces outils mathématiques peuvent être définis sans les construire à partir d'une EDS décrivant le mouvement d'un individu (Nathan *et al.*, 2012; Lannou *et al.*, 2023, chapitre 11). À noter que si les EDP sont en elles-mêmes des modèles de propagation, les noyaux de dispersion doivent être incorporés à des modèles de dynamiques de populations pour construire un modèle de propagation. On peut par exemple incorporer un noyau de dispersion à un modèle intégral-différentiel (Saubin *et al.*, 2024) ou à un modèle stochastique markovien ou semi-markovien (Mollentze *et al.*, 2014).

Plus haut est évoquée la possibilité de prendre en compte des non-stationnarités, dans l'espace ou dans le temps, de la dispersion des individus. Dans le cadre qui nous intéresse, en l'occurrence la dispersion, il y a une non-stationnarité lorsque les propriétés du mouvement d'un individu dépendent de l'endroit où il se trouve dans l'espace et/ou du temps considéré (ex. : un insecte se trouvant soit à la lisière d'une forêt, soit au milieu d'une prairie; ou un insecte considéré soit en milieu de journée, soit la nuit venue; les propriétés du mouvement de cet insecte dépendront des conditions dans lesquelles il se trouve). Divers modèles de dispersion non stationnaire ont été proposés et, parmi eux, les modèles conditionnés par des mesures de « résistance » des différentes composantes de l'espace : on considère dans ce cas que la résistance (ou la porosité) d'un milieu pour un insecte donné dépend de la nature du milieu (ex. : forêt vs prairie; McRae, 2006).

On peut également construire des modèles de dispersion non stationnaire *via* un conditionnement par les mouvements des masses d'air : l'espèce mobile considérée suivant préférentiellement le sens du vent, de manière active ou passive, et le sens du vent variant dans le temps et l'espace. Construire des modèles de propagation conditionnés par les mouvements des masses d'air réels est possible grâce à des modèles atmosphériques tels que Hysplit (*Hybrid single-particle Lagrangian integrated trajectory*) (Stein *et al.*, 2015), à l'instar de l'étude sur le déplacement de moucheron vectant potentiellement un virus entre la Tunisie et l'Italie (Aguilar-Vega *et al.*, 2019). On peut utiliser ce type de modèles atmosphériques non pas seulement pour modéliser des événements de dispersion spécifiques, mais également pour modéliser la récurrence des mouvements de masse d'air entre sites géographiques distants. Cette approche consiste à agréger dans le temps les trajectoires des masses d'air pour construire un réseau de connectivités permettant ensuite de modéliser les probabilités non stationnaires de dispersion entre sites distants, comme cela a été fait pour le lépidoptère *Spodoptera frugiperda* (Richard *et al.*, 2023). À noter que l'on peut considérer un réseau de connectivité qui varie dans le temps, par exemple d'un mois à l'autre (Choufany *et al.*, 2021), du fait de l'alternance des régimes météorologiques.

►► **Modèle d'expansion d'un bioagresseur forestier en lien avec le changement climatique**

Christelle Robinet

L'expansion géographique d'une espèce dépend principalement de ses capacités de dispersion pour atteindre un nouveau territoire, et des capacités d'établissement et

de croissance de cette population introduite dans ce nouveau territoire. Les modèles décrivant l'expansion géographique d'une espèce ne s'intéressent souvent qu'à un seul de ces processus (Robinet *et al.*, 2020).

D'une part, les modèles de dispersion décrivent bien les risques qu'une population ou que des individus se dispersent. Les modèles de réaction-diffusion vont plus loin, et permettent de coupler les mécanismes de dispersion et de croissance des populations (Shigesada et Kawasaki, 1997). D'autres types de modèles décrivent également la dispersion et la croissance des populations (Hudgins *et al.*, 2020; Mondino *et al.*, 2022). Dans le cas d'invasions biologiques, lorsque le climat est pris en compte, il est souvent considéré comme stable dans le temps, ce qui se justifie par la rapidité de propagation de ces espèces exotiques par rapport au changement climatique. La probabilité d'établissement en fonction des conditions météorologiques (et de leur variabilité dans le temps) est donc rarement prise en compte dans tous ces modèles.

D'autre part, les modèles bioclimatiques (comme les SDM) se focalisent sur cette composante d'établissement et peuvent fournir des projections en fonction de différents scénarios climatiques sur le long terme (par exemple 2050 ou 2080), sous réserve que l'espèce puisse s'y disperser. En effet, ils prennent rarement en compte les capacités de l'espèce à se disperser, et donc à suivre son enveloppe bioclimatique. De plus, ces modèles ne considèrent généralement pas la variabilité temporelle des conditions météorologiques, et notamment les événements climatiques extrêmes, qui peuvent fortement affecter la dynamique spatio-temporelle des populations. Chacun de ces modèles a un avantage et un inconvénient. Le modèle doit être choisi en fonction de la question posée.

Pour décrire l'impact du changement climatique (incluant la variabilité temporelle des conditions climatiques) sur la distribution d'une espèce, l'enjeu est donc de développer des modèles qui puissent prendre en compte simultanément les capacités de dispersion, d'établissement et de croissance des populations en fonction des conditions climatiques. Devant cette complexité, très peu de modèles de ce type ont été développés. En effet, ces modèles mécanistes, qui décrivent la dynamique spatio-temporelle de la densité des populations, demandent beaucoup de données et de connaissances sur l'espèce étudiée. Ils sont donc généralement développés sur mesure pour une espèce donnée et difficilement extrapolables à d'autres espèces.

Modèle d'expansion de la processionnaire du pin, espèce emblématique du changement climatique en France

La processionnaire du pin est une espèce native des pays du pourtour méditerranéen dont l'aire de distribution se déplace vers le nord, et elle est devenue une espèce modèle pour l'étude de l'impact du changement climatique (voir chapitre 3). Pour comprendre plus précisément le rôle du changement climatique sur la processionnaire du pin en France, un modèle d'expansion a été développé (Robinet *et al.*, 2014). Ce modèle décrit la dynamique de la densité de population (nombre de nids) à la fois dans le temps (d'année en année) et dans l'espace (à travers la France). Ce modèle prend en compte la dispersion de la population (par un modèle de diffusion, éventuellement combiné à un second modèle qui décrit la dispersion à longue distance due au transport accidentel par les activités humaines), mais aussi la croissance des populations (par un modèle

logistique) et leur survie en fonction de la moyenne des températures minimales d'octobre à mars, qui correspond à un indicateur du nombre de jours d'alimentation des larves durant la période froide, et donc de leur survie (voir chapitre 3).

La calibration de la fonction de survie s'est faite sur des données issues d'expérimentations sur le terrain, sur des gradients de colonisation (Battisti *et al.*, 2005). Cette fonction est appliquée à une grille de température sur la période octobre-mars des années successives. La calibration de la partie dispersion s'est faite sur les données d'expansion entre les années 1990 et 2004 en région Centre-Val de Loire, et la validation complète du modèle s'est faite sur un jeu de données indépendant à l'échelle de la France : les fronts de colonisation 2005-2006 et 2010-2011 (les seuls connus jusqu'alors ; Robinet *et al.*, 2014).

Afin de comprendre le rôle du changement climatique dans l'expansion de la processionnaire du pin en France, le modèle d'expansion décrit précédemment a été utilisé pour produire des simulations en prenant en compte comme températures de référence uniquement celles des années 1969-1979. Sans la hausse des températures observée depuis le début des années 1990, la processionnaire du pin n'aurait pas pu faire cette progression. Cet exemple illustre une approche permettant de mieux comprendre le rôle du changement climatique dans le déplacement des espèces. Ce type de modèle peut être adapté pour s'appliquer à d'autres espèces en expansion.

► Approche prospective : la phénologie pour moduler l'expansion dans les modèles

Christelle Suppo, Clément Bourgade, Christelle Robinet

La phénologie, un aspect important ignoré des modèles décrivant les changements de distribution

Les espèces répondent de différentes manières au changement climatique, en particulier par un changement de l'aire de répartition (expansion, rétraction ou déplacement) et/ou par un changement de leur phénologie, c'est-à-dire un décalage dans le temps des dates d'apparition des stades biologiques successifs. Les organismes poïkilothermes, comme les insectes, sont particulièrement sensibles aux variations de température, car leur température corporelle est étroitement liée à celle de leur milieu, ce qui a des conséquences directes sur différents processus biologiques, comme leur vitesse de développement. Les variations saisonnières ainsi que les variations interannuelles du climat peuvent donc avoir des répercussions importantes sur la phénologie des insectes. Or la phénologie est l'un des principaux traits qui façonnent la distribution des organismes (Chuine, 2010). Changement de distribution et changement de phénologie sont donc étroitement liés.

Les modèles de niche prennent en compte différentes covariables, et se fondent sur des variables bioclimatiques de plus en plus complexes et à échelle spatiale de plus en plus fine. Toutefois, la phénologie et ses changements potentiels ne sont pas encore couramment pris en compte dans ces modèles. La négligence de la phénologie des espèces dans le contexte des SDM peut entraîner des biais importants (Ponti et Sannolo, 2023). La phénologie implique que les variables biotiques et abiotiques les plus pertinentes à un stade de vie spécifique peuvent ne pas l'être à un autre. Par exemple, les

espèces précoces de sauterelles en Amérique du Nord verraient leur enveloppe climatique se déplacer vers le nord, alors que la distribution des espèces tardives ne serait que peu modifiée (Lemoine, 2021). Par conséquent, il est essentiel de considérer à la fois les dimensions spatiales et temporelles des données d'occurrence pour considérer l'ensemble de la niche écologique des espèces. De plus, la plupart des insectes forestiers ont besoin d'une bonne synchronie entre leur phénologie et la phénologie de leur arbre hôte, souvent utilisé comme ressource. Il est donc d'autant plus essentiel pour eux de considérer les changements de phénologie et de comprendre comment ceux-ci peuvent modifier l'interaction avec l'arbre hôte, et donc ses capacités de persistance ou de colonisation à un endroit donné.

Des modèles phénologiques pour prédire la distribution

En termes de modélisation, une multitude de modèles phénologiques ont été développés (Rebaudo et Rabhi, 2018). Ces modèles peuvent être appliqués sur un territoire afin d'évaluer les capacités des insectes à réaliser entièrement leur cycle biologique. Ainsi, ces modèles peuvent permettre de prédire l'effet du changement climatique sur leur distribution potentielle en prenant en compte l'effet des températures sur le taux de développement des individus ainsi que les effets délétères des températures basses et élevées (comme pour la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana*; Régnière *et al.*, 2012). Ils peuvent aussi être utilisés pour prédire le risque d'établissement d'un insecte invasif sur un nouveau territoire (comme pour le bombyx disparate, *Lymantria dispar*, en Nouvelle-Zélande; Pitt *et al.*, 2007). Toutefois, ces modèles prennent rarement en compte les capacités de dispersion. Ils permettent donc plus précisément de déterminer une aire d'établissement potentielle, plutôt qu'une distribution ou un déplacement d'aire de distribution potentiels.

Combiner modèle phénologique et modèle d'expansion pour mieux décrire la dynamique spatio-temporelle : le cas de la processionnaire du pin

Chez la processionnaire du pin, l'effet du changement climatique a surtout été étudié sur son aire de distribution (voir chapitre 3). Toutefois, sa phénologie est aussi perturbée par le changement climatique (Poitou, 2021). La prise en compte de sa phénologie apparaît donc indispensable pour mieux comprendre son déplacement.

Un modèle d'expansion de la processionnaire du pin a été développé pour comprendre le rôle du changement climatique sur son expansion (voir section «Modèle d'expansion d'un bioagresseur forestier en lien avec le changement climatique»). La mortalité due à la rigueur de l'hiver est essentiellement due aux difficultés des larves pour s'alimenter lors de températures hivernales trop basses. Les conditions d'alimentation sont fonction de la température à l'intérieur du nid et de la température extérieure (Battisti *et al.*, 2005). La moyenne des températures minimales d'octobre à mars est un bon indicateur de ces capacités d'alimentation (Robinet *et al.*, 2007). La mortalité dans le modèle d'expansion prend donc en compte la moyenne des températures minimales d'octobre à mars. Cette période est supposée être représentative de la période froide à laquelle les stades L3 à L5 (qui ont un nid d'hiver) sont confrontés. Or, la phénologie étant variable d'une région bioclimatique à l'autre, les stades L3 à L5 peuvent être présents en dehors de cette période froide.

Par ailleurs, un modèle de développement des œufs jusqu'à la fin du développement larvaire (processions) a été construit en calibrant les courbes de performance sur des données issues d'expérimentations en conditions contrôlées (Poitou *et al.*, 2022). Ce modèle, initié sur les courbes de vol des adultes (papillons) et alimenté par les températures journalières, permet de prédire la présence de chaque stade, des œufs jusqu'à la fin du développement larvaire (distinguant les stades L1 à L5).

L'objectif est alors de combiner ces deux modèles, modèle d'expansion et modèle phénologique, afin de caractériser la résultante de tous les effets du changement climatique, et de déterminer comment le changement climatique peut modifier son expansion à travers un impact sur sa phénologie. Pour cela, le modèle phénologique permet de caractériser plus finement les périodes à prendre en compte pour la mortalité due à la rigueur de l'hiver. En effet, sous certaines conditions de températures, le développement des larves peut s'accélérer, et elles peuvent terminer leur développement avant le mois de mars. Considérer une période fixe, d'octobre à mars, pour l'alimentation des stades sensibles alors que les larves ne sont plus présentes pourrait représenter un biais important. La figure 16.2 illustre ce biais : les larves L3 à L5 seraient globalement exposées à des températures plus élevées que les températures enregistrées entre octobre et mars (exemple donné sur la saison 2021-2022). Le taux de survie, et donc les capacités d'expansion seraient sous-estimés cette année-là sans tenir compte de la phénologie.

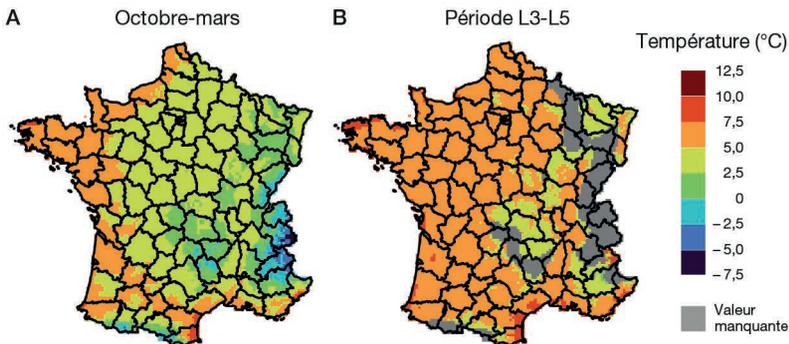


Figure 16.2. Moyenne des températures minimales journalières, (A) d'octobre à mars, et (B) sur la période de présence d'au moins 10% des individus de processionnaire du pin aux stades L3, L4 ou L5.

Les zones grisées sur la carte de droite indiquent que le développement n'a pas pu se terminer, ou bien que le vol des adultes n'a pas pu être déterminé dans la région bioclimatique en question (données météorologiques issues des données Safran de Météo-France).

Conclusion

La combinaison des modèles phénologique et d'expansion devrait permettre d'avoir à l'avenir une description et une prédiction de la dynamique spatio-temporelle plus réalistes. Un focus a été fait sur cette combinaison de modèles comme approche prospective pour mieux comprendre l'effet du changement climatique sur le déplacement des insectes forestiers. Toutefois, d'autres approches prospectives sont envisagées, comme la prise en compte de la résistance environnementale en intégrant

un taux d'invasibilité qui dépend du milieu ou de l'écosystème dans lequel se propage l'espèce. Enfin, la prise en compte des mesures de lutte et de leur efficacité est également un volet qui prend de plus en plus d'importance dans le but d'optimiser le contrôle de ces espèces.

Chapitre 17

Méthodes génériques de lutte

*Aurélien Sallé, Anne-Sophie Brinquin, Jean-Claude Grégoire,
Hervé Jactel, Marc Kenis*

Dans ce chapitre, les différentes méthodes de lutte potentiellement efficaces en phase avec les différents types de peuplement forestier sont présentées et discutées. Préalablement aux introductions, la constitution de peuplements forestiers montrant une certaine résistance, voire tolérance, est indispensable. Les processus de résistance des arbres aux insectes forestiers sont bien identifiés et de mieux en mieux compris. Le rôle de la composition spécifique des peuplements et des massifs forestiers est une des clés de la résistance aux invasions et aux expansions, mais aussi un facteur majeur de résilience des ensembles forestiers lorsque le bioagresseur arrive. De plus, les insectes exotiques qui émergent sur notre territoire sont de plus en plus nombreux, leur nombre et leur impact progressent sans cesse, ce qui oblige à mettre en œuvre des mesures de lutte à tous les stades du processus invasif. Si la résistance individuelle de l'arbre ou l'aide du mélange d'essences ne permettent pas d'endiguer l'invasion ou l'expansion d'un insecte ravageur (indigène ou exotique), il sera parfois possible de mettre en œuvre des coupes sanitaires des arbres hôtes infestés et d'utiliser des méthodes de biocontrôle. Ces dernières sont divisées en trois grands types : la lutte biologique avec des macro-organismes, la lutte avec des micro-organismes et la lutte grâce à des médiateurs chimiques.

Cependant, force est de constater que les réussites d'éradication d'insectes sont extrêmement rares dans le milieu forestier, compte tenu des surfaces en cause, de la taille des arbres, de la capacité à se disperser des espèces récemment installées, mais aussi de la faible anthropisation de ce milieu.

► Résistance des arbres

Aurélien Sallé

Parce qu'immobiles et pérennes, les arbres se doivent de posséder des mécanismes de résistance efficaces afin de contrer les multiples agressions auxquelles ils doivent faire face au cours de leur existence. Ces agressions peuvent être biotiques (insectes phyllophages, cambio-phages ou rhizophages, agents pathogènes foliaires ou racinaires) ou abiotiques (gels ou sécheresses sévères). Elles peuvent aussi affecter seulement un organe donné (feuillage, racines) ou l'arbre entier. Pour faire face à ces menaces variées, les arbres possèdent un panel très diversifié de mécanismes de résistance de

différentes natures : physiques, chimiques ou protéiques. Ils peuvent aussi être directs, et donc produits par l'arbre même, ou indirects, et l'arbre abrite ou attire alors des ennemis naturels pour contrer les phytophages. Enfin, ils peuvent être constitutifs, et être en place avant toute forme d'agression, ou induits par l'agression. Dans ce dernier cas, l'arbre peut mettre en place une réponse adaptée au type d'agression auquel il doit faire face. Ces mécanismes de résistance sont coûteux pour l'arbre, de telle sorte que, selon l'histoire évolutive des plantes et les pressions exercées par l'environnement, l'investissement dans ces mécanismes de résistance au détriment des processus de croissance et de reproduction sera plus ou moins fort.

Les systèmes physiques incluent des structures visant à limiter l'accès aux tissus. Le suber est une couche protectrice efficace contre tout type d'agresseur extérieur, les trichomes protègent des stylets de pucerons, et les feuilles cireuses sont difficiles à agripper pour des pattes d'insectes. Certaines structures visent à rendre la découpe ou la pénétration des tissus difficile, avec par exemple des fibres rigides ou des amas de cellules à parois très épaisses, que l'on peut trouver dans la partie vivante de l'écorce de plusieurs essences (Franceschi *et al.*, 2005). Enfin, les arbres peuvent posséder des fluides stockés sous pression dans des canaux spécialisés, ou *blisters*, chargés en composés toxiques et se solidifiant à l'air libre. Il s'agit de la résine des conifères ou du latex de certains arbres comme les figuiers (Franceschi *et al.*, 2005; Hagel *et al.*, 2008). Ces fluides peuvent stopper la progression des agresseurs, lorsque accidentellement ils endommagent les canaux résinifères ou les laticifères, en les repoussant physiquement, en engluant et en bloquant leurs pièces buccales comme des muselières, et en les intoxiquant.

Les métabolites spécialisés sont des molécules chimiques produites par les plantes, dont les fonctions incluent souvent, mais pas exclusivement, la défense contre les bioagresseurs. Il existe une énorme diversité de métabolites spécialisés que l'on peut séparer en différentes familles selon leur composition. Chez les arbres, deux grandes familles sont classiquement présentes : les terpènes et les composés phénoliques. Les terpènes sont généralement de petites molécules carbonées, volatiles, conférant une odeur ou un arôme caractéristique aux tissus végétaux. Ainsi l' α - et le β -pinène donnent-ils une odeur de résine, le limonène une fragrance d'agrumes, l'eucalyptol un parfum d'eucalyptus, etc. Les composés phénoliques sont de grosses molécules carbonées avec des noyaux aromatiques. Ils donnent des teintes caractéristiques au brou de noix ou au bois de cœur des chênes par exemple. Ces composés terpéniques et phénoliques peuvent avoir une action répulsive ou anti-appétante, altérant le comportement de nutrition et/ou de ponte d'un insecte (Schoonhoven *et al.*, 2005). Ils peuvent aussi avoir une action antibiotique, affectant le développement et/ou la survie des insectes. Par exemple, les composés phénoliques interagissent avec les composés azotés et peuvent inactiver les enzymes digestives des insectes, mais aussi rendre inassimilables les protéines et les acides aminés de l'arbre mis au contact de composés phénoliques lors de la destruction des cellules par les mandibules. Cette propriété est responsable de la sensation d'astringence des vins tanniques. Elle est particulièrement problématique pour les insectes phytophages, tant les nutriments azotés sont rares et dilués dans les tissus ligneux. À ces composés chimiques viennent s'ajouter des protéines de défense, avec des actions parfois proches de celles des composés phénoliques : la destruction des ressources azotées de la plante et des enzymes digestives du phytophage. Certaines protéines peuvent aussi avoir des effets toxiques directs sur les phytophages.

Certains arbres ont également recours à des gardes du corps pour se défendre contre les phytophages. Les cas les plus spectaculaires sont les acacias myrmécophiles (c'est-à-dire associés aux fourmis) en milieu tropical. Les arbres des milieux tempérés et méditerranéens, même s'ils ne disposent pas d'interactions mutualistes aussi poussées, ont souvent recours à ce type d'associations. Cela se traduit par le développement d'abris physiques sur l'envers des feuilles, appelés « domaties », hébergeant des ennemis naturels comme des acariens prédateurs (Walter, 1996). Plusieurs arbres mettent aussi en place des nectaires extra-floraux pour attirer des prédateurs comme les fourmis, susceptibles de chasser au passage les phytophages présents.

En plus des mécanismes de résistance constitutifs préexistants à tous types d'agressions présentés ci-dessus, les arbres peuvent aussi mettre en place des mécanismes de résistance induits en réponse à une agression, et plus ou moins spécifiques selon les agresseurs (Franceschi *et al.*, 2005; Eyles *et al.*, 2010). La perception de l'agression se fait classiquement au travers de signaux trahissant la présence et l'identité de l'agresseur. Il s'agit le plus souvent de sécrétions salivaires, de régurgitats ou de venins déposés par les bioagresseurs dans les tissus de la plante lorsqu'ils se nourrissent ou lors de la ponte (Hogenhout et Bos, 2011). À ces signaux s'ajoutent ceux provenant des tissus endommagés de la plante suite aux attaques d'insectes, comme des fragments de paroi ou d'épiderme. Une fois perçus, ces signaux déclenchent un ensemble de réactions moléculaires et phytohormonales chez la plante aboutissant à une reconfiguration de l'expression de ses gènes et à des surproductions, voire des néosynthèses de composés et de structures de défense.

Deux grands types de voies de signalisation peuvent être activés : la voie des salicylates d'une part, enclenchant une réponse plutôt adaptée aux micro-organismes pathogènes et aux insectes piqueurs-suceurs, et celle des jasmonates, plutôt adaptée aux phytophages brouteurs (Eyles *et al.*, 2010). Cela permet à l'arbre de mettre en place des mécanismes de résistance adaptés selon la nature de l'agresseur perçu. Il est possible de manipuler cette signalisation à des fins appliquées, en exposant des arbres à du jasmonate ou à du salicylate afin d'augmenter leur niveau de résistance en vue d'attaques à venir (Zas *et al.*, 2014). Les réactions de défense induites peuvent être particulièrement violentes. Une des réponses les plus radicales dont disposent les plantes est la réaction hypersensible. Elle est visible par exemple dans la partie vivante de l'écorce de conifères autour d'attaques avortées de scolytes ou lors d'inoculations artificielles de champignons associés à ces scolytes. Elle se présente sous la forme d'une ellipse noire dont le cœur accumule des composés phénoliques et terpéniques, est dépourvu de réserves carbonées et où les cellules sont mortes. C'est l'équivalent de la stratégie de la terre brûlée : l'arbre sacrifie ses propres tissus afin de stopper les agresseurs et de les compartimenter, à l'écart des tissus encore en vie et fonctionnels. Cette stratégie permet de repousser efficacement les attaques isolées de scolytes opportunistes, mais peut s'avérer insuffisante lors d'attaques en masse (Pineau *et al.*, 2017).

La réponse induite peut aussi impliquer des mécanismes de résistance indirects. La plante va alors produire, suite à une agression, un bouquet de composés volatils spécifiques, appelés aussi « composés organiques volatils », ou COV (Eyles *et al.*, 2010). Ces COV peuvent être attractifs pour des insectes prédateurs et parasitoïdes et leur faciliter la recherche de leurs hôtes ou proies, tout en débarrassant l'arbre de phytophages

indésirables. Ce sont ces mêmes COV qui peuvent être impliqués dans la communication aérienne plante-plante, qui vient doubler une communication similaire dans le sol *via* le continuum racinaire et mycorhizien.

Plusieurs travaux attestent de cette communication. Les plantes situées à proximité d'une plante attaquée peuvent percevoir son agression et augmenter leur propre niveau de résistance en accumulant des composés de défense (Kessler *et al.*, 2006; Hagiwara *et al.*, 2021). La distance à laquelle cette communication est effective peut toutefois être assez faible en conditions naturelles, et les situations peuvent parfois être un peu plus complexes, avec des plantes rendues plus sensibles par leur voisinage avec une plante attaquée (Marmolejo *et al.*, 2021). La nature de cette communication fait aussi débat. Et souvent, loin d'y voir une forme de coopération entre plantes, cette interaction est considérée comme une forme de parasitisme, l'augmentation du niveau de résistance d'une plante suite à la perception de l'agression de sa voisine lui conférant un avantage compétitif.

Globalement, ces mécanismes de résistance sont extrêmement efficaces et assurent un excellent contrôle des insectes phytophages. Il y a toutefois deux grands types de situations durant lesquelles ils peuvent être pris en défaut. La première situation est lorsque l'arbre est affaibli par des contraintes environnementales. Le niveau de vigueur de l'arbre ne lui permet plus alors un déploiement optimal de ses mécanismes de résistance, ce qui procure des opportunités de contournement ou de surpassement de ces mécanismes par les insectes phytophages. La deuxième situation est lorsque l'arbre n'a pas coévolué avec son agresseur. Dans ce cas, il est possible que les mécanismes de résistance soient inadaptés et inopérants face au phytophage. C'est une situation observable dans les cas d'invasions biologiques.

► Biodiversité et résistance des forêts aux insectes ravageurs

Hervé Jactel

Face à l'augmentation des dommages forestiers et de leurs graves conséquences pour l'intégrité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers, il est important de mieux contrôler les insectes ravageurs forestiers. Le défi est que ces méthodes de lutte doivent être non seulement efficaces et respectueuses de l'environnement, mais aussi suffisamment génériques pour pouvoir gérer toute nouvelle espèce d'insecte ravageur émergent ou invasif. Ces contraintes questionnent la pertinence des méthodes conventionnelles de lutte chimique ou génétique, par nature espèce-spécifique et/ou toxiques pour les espèces non-cibles. Une approche fondée sur les interactions biotiques paraît plus prometteuse, à l'instar des nombreux travaux menés sur la diversité végétale comme solution agroécologique pour la protection des cultures (Tibi *et al.*, 2022). L'observation d'une fréquence de pullulation d'insectes herbivores beaucoup plus élevée dans les monocultures d'arbres que dans les forêts tropicales hyperdiverses (Wylie et Speight, 2012) a conduit à l'hypothèse analogue que la résistance des forêts pourrait augmenter avec leur diversité en essences d'arbres. Cette hypothèse a été testée à l'aide d'une méta-analyse de plus de 600 études scientifiques (Jactel *et al.*, 2021). Elle a montré que les dégâts d'une espèce d'insecte donnée sur une espèce d'arbre particulière sont significativement plus faibles lorsque cette essence est gérée en peuplements mixtes qu'en

peuplements purs. La réduction des dégâts est d'environ 40 % pour les ravageurs spécialistes et de 15 % pour les insectes plus généralistes (Castagneyrol *et al.*, 2014). Ce phénomène est appelé « résistance par association » (d'espèces), c'est-à-dire la résistance conférée par une combinaison d'essences d'arbres hôtes et non-hôtes. Cette résistance « écologique » est observée pour la plupart des groupes trophiques d'insectes attaquant les arbres, tels que les défoliateurs, les xylophages, les piqueurs-suceurs ou les insectes galligènes, démontrant donc une grande généralité. Il a par ailleurs été démontré que la résistance par association se révélait également efficace contre les ravageurs exotiques (Guyot *et al.*, 2015).

Les mécanismes écologiques qui expliquent la meilleure résistance aux insectes ravageurs des forêts riches en essences (Jactel *et al.*, 2021) fournissent des pistes pour mieux choisir ou préserver les essences à combiner. Le premier mécanisme concerne les relations entre les espèces d'arbres hôtes et non-hôtes des ravageurs. Dans les forêts mixtes, la présence d'arbres non-hôtes rend plus difficile la localisation et la colonisation par les insectes de leurs arbres hôtes en les cachant ou en émettant des composés volatils répulsifs (Zhang et Schlyter, 2004). Ces effets sont d'autant plus forts que les arbres non-hôtes sont phylogénétiquement éloignés des arbres hôtes, ce qui est notamment obtenu dans les mélanges entre conifères et feuillus (Jactel et Brockerhoff, 2007). Ils augmentent également avec la proportion d'essences non-hôtes, ce qui suggère de concevoir des forêts mixtes avec une proportion relative d'environ deux tiers d'essences de production et d'un tiers d'essences compagnes. Ces effets de détournement ou de répulsion des insectes nuisibles peuvent être obtenus soit par un mélange intime d'espèces d'arbres, soit par la plantation de haies d'espèces d'arbres non-hôtes autour de la plantation à protéger (Dulaurent *et al.*, 2012). Un deuxième mécanisme est l'amélioration du contrôle biologique des insectes nuisibles par leurs ennemis naturels dans les forêts mixtes. Les forêts riches en essences d'arbres abritent une plus grande diversité de prédateurs généralistes (oiseaux ou chauves-souris insectivores, arthropodes prédateurs), qui sont également plus abondants et plus actifs (Stemmelen *et al.*, 2022), car ils disposent de plus de niches et de ressources pour s'abriter, s'alimenter ou se reproduire.

Il convient de noter que ces mécanismes opèrent également à l'échelle des paysages, suggérant que la résistance des massifs forestiers aux pullulations d'insectes ravageurs augmente avec leur hétérogénéité spatiale (Marini *et al.*, 2022). Les ennemis naturels tels que les oiseaux insectivores ou les chauves-souris bénéficient de la diversité des types d'habitats pour assurer la complémentation de leurs besoins en sites d'alimentation ou de reproduction (Charbonnier *et al.*, 2016). De même, l'existence d'habitats défavorables au sein du paysage peut limiter les capacités de déplacement des insectes et ralentir la propagation des invasions biologiques (Rigot *et al.*, 2014).

Augmenter la diversité des forêts pour les rendre plus résistantes aux attaques d'insectes n'est pas une méthode efficace à 100 % comme pourrait l'être un traitement insecticide, mais elle permet souvent de réduire de manière significative les dégâts forestiers et, surtout, elle agit de manière préventive et générique. Son efficacité dépend étroitement du choix des essences à associer dans les mélanges. De plus, la diversification des forêts peut avoir d'autres avantages, comme la résistance aux perturbations naturelles (Jactel *et al.*, 2017), une productivité souvent meilleure (Feng *et al.*, 2022) et une plus grande biodiversité associée (Amportter *et al.*, 2020) que les monocultures d'arbres.

Bien que plus compliquées à gérer, les plantations d'essences en mélange devraient donc être davantage mises en œuvre pour garantir une meilleure résistance, une meilleure multifonctionnalité et une meilleure fourniture de services écosystémiques (Messier *et al.*, 2022).

► Coupes sanitaires : réglementation, risques et pertinence ?

Jean-Claude Grégoire

Définitions et cadre légal

Dans cette courte section, il ne sera question que des coupes sanitaires, quelle que soit leur taille. Les coupes sanitaires s'opposent aux coupes normales, programmées, ayant pour objectif l'amélioration ou le renouvellement des peuplements. Les coupes sanitaires sont subies, elles s'imposent aux gestionnaires dans le cadre de la gestion d'un problème sanitaire. Elles sont qualifiées de « coupes sanitaires rases » lorsque tous les arbres de l'unité de gestion sont exploités en une seule fois, et donc qu'une certaine surface (non définie strictement) est concernée.

Dans les forêts françaises, les coupes sont soumises à plusieurs réglementations : Code forestier, Code de l'environnement et Code de l'urbanisme. La coupe normale – d'amélioration des peuplements – est généralement programmée dans un document de gestion durable. En cas d'événement imprévu de tout type (y compris lutte contre un ravageur ou un agent pathogène) en forêt privée soumise à plan simple de gestion, elle fait l'objet d'une dérogation sous forme de coupe extraordinaire ou d'urgence si justifiée (dans ce dernier cas, l'autorisation doit être évaluée par un centre régional de la propriété forestière dans les quinze jours). Dans les forêts domaniales, ce sont les niveaux de direction centraux qui ont la compétence de validation de ces coupes hors programme de gestion courant. Pour les autres forêts publiques, c'est le préfet de région qui a cette compétence administrative.

Intérêts et limites des coupes sanitaires

Les coupes sanitaires visent deux types de bioagresseurs :

- coupe sanitaire visant à endiguer une crise sanitaire liée à un bioagresseur indigène qui pullule localement ou momentanément ;
- coupe sanitaire destinée à éradiquer un bioagresseur exotique.

Bioagresseurs indigènes

Compte tenu des spécificités des arbres et de l'écosystème forestier, beaucoup de méthodes de lutte utilisées pour les autres cultures ne sont pas applicables en forêt. C'est pourquoi le principe de la coupe sanitaire a été déployé de longue date et reste d'actualité dans certaines situations. Ce principe est de diminuer le niveau de population du bioagresseur qui pullule en coupant les arbres porteurs, ce qui permet d'éliminer au moins en partie les ravageurs qui s'y trouvent. Alors qu'il n'y a pas d'exemple forestier réel relatif à ce cas chez les essences feuillues, celui des scolytes des résineux illustre exactement le cas où la détection des arbres porteurs d'insectes et leur exploitation (coupe et évacuation des arbres) visent à endiguer les épidémies.

La principale difficulté de cette opération réside dans le repérage des arbres porteurs avant que les scolytes aient terminé leur cycle de développement. Celui-ci est significativement raccourci depuis quelques années par l'augmentation des températures : moins de cinquante jours séparent désormais la ponte de l'émergence des adultes de la nouvelle génération chez le typographe de l'épicéa en plein cœur de l'été. Le repérage de l'émergence de la première génération s'opère dans un temps relativement court au printemps, ce qui permet un repérage en un seul passage, mais cette opération se complique au fur et à mesure que la saison avance, avec les générations successives ainsi que les générations sœurs, engendrant des vols fréquents et donc des attaques potentielles en continu tout l'été. Le repérage nécessite une observation arbre par arbre, la sciure émanant du tronc constituant l'indice le plus fiable. À noter que lorsque le houppier des arbres porteurs change de couleur, il est souvent trop tard, les scolytes ayant bouclé leur cycle (Grégoire *et al.*, 1997). L'apparition de nouveaux foyers se produit presque toujours dans un rayon assez restreint autour d'un foyer existant (500 m maximum : Wichmann et Ravn, 2001 ; Stadelmann *et al.*, 2014), et, si les arbres en bordure de coupe rase ou de trouée sont une cible privilégiée pour le typographe (Schroeder et Lindelöw, 2002), ils sont aussi les plus menacés d'un nouvel épisode de chablis. Une fois l'arbre repéré, il faudra l'exploiter – donc préalablement souvent le vendre – et soit l'écorcer, soit le sortir de la forêt dans un temps très court, l'ensemble des opérations devant tenir dans les cinquante jours, comme indiqué précédemment. Force est de constater que les contraintes de réglementation, de mise sur le marché et de logistique permettent rarement de tenir ces délais, et que cette option de lutte est en pratique peu efficace (Jactel et Marini, 2021).

Par opposition aux coupes sanitaires, la non-intervention est parfois présentée comme une méthode vertueuse. Elle s'appuie sur le rôle prépondérant des parasites et des prédateurs, dont le niveau de population augmente au cours de la gradation (augmentation des populations) du bioagresseur, et parfois sur des épisodes climatiques défavorables au ravageur. Les études montrant la pertinence de ce principe sont cependant fréquemment entachées d'un biais important : la capacité de vol et de colonisation des scolytes, très supérieure à celle des ennemis naturels, permet la réinfestation de zones indemnes (Montano *et al.*, 2016).

Bioagresseurs exotiques

Certaines introductions de bioagresseurs exotiques peuvent constituer une menace sérieuse pour des écosystèmes forestiers. Ces nouveaux bioagresseurs doivent faire l'objet de mesures d'éradication s'ils figurent sur les listes d'organismes de quarantaine de la réglementation européenne (règlement (UE) 2016/2031 du Parlement européen et du Conseil du 26 octobre 2016 relatif aux mesures de protection contre les organismes nuisibles aux végétaux), entrée en application le 14 décembre 2019 (Saintonge *et al.*, 2020).

Techniquement, l'efficacité des coupes sanitaires en milieu forestier n'est souvent pas à la hauteur des objectifs fixés, de telle sorte que l'éradication du bioagresseur visé échoue souvent. Une synthèse sur la question a été produite par Branco *et al.* (2023) dans le cadre du programme Homed. Pour les arthropodes, 100 ha sont la surface maximale infestée au-delà de laquelle la probabilité de réussite de l'éradication chute brutalement, et la forêt est citée comme un des écosystèmes où le taux de réussite de la lutte est le plus faible. D'après les données collectées par ces chercheurs, les cas de réussite à long terme des coupes sanitaires sont finalement très rares.

En France, aucune tentative d'éradication d'insecte inféodé au monde forestier n'a été couronnée de succès. À l'opposé, un cas de lutte contre un agent pathogène peut être considéré comme une réussite : il s'agit de l'action entreprise contre l'oomycète *Phytophthora ramorum* en Bretagne dans les années 2018 (Beltran *et al.*, 2014).

Administrativement, le règlement européen (UE) 2016/2031 a pour ambition de :

- « – limiter les introductions en Europe en réduisant le transport d'organismes *via* les emballages en bois, le commerce des plants ou des produits bois au sein de l'Europe ;
- rechercher activement certains organismes considérés comme particulièrement nuisibles (surveillance des organismes réglementés et émergents, dite communément la "SORE") ;
- préparer les professionnels et les services de l'État à réagir rapidement et efficacement en cas d'invasions par l'élaboration de plans d'urgence et par l'organisation d'exercices de simulation de crise ;
- tenter de les éradiquer s'ils sont découverts suffisamment tôt ou de contenir leur propagation lorsqu'il est admis que leur éradication est impossible. »

La coupe sanitaire est donc implicitement incluse dans le dernier objectif. Pour chaque organisme réglementé, des mesures spécifiques sont précisées (voir chapitre 7), mais un cadre général précise dans le règlement que l'éradication « sans tarder » est la règle, en définissant des zones délimitées qui englobent une zone infestée (un rayon autour du point où l'organisme a été observé) et une zone tampon (rayon supplémentaire de surveillance intensifiée). Pour les contextes forestiers, l'éradication se traduit majoritairement par la coupe et l'enlèvement de tous les produits des arbres porteurs du bioagresseur.

Impacts environnementaux des coupes

Les effets sur la biodiversité du passage d'*Ips typographus* dans un peuplement, lorsque les bois attaqués sont laissés en place, ont été évalués comme globalement très positifs, notamment en ce qui concerne la diversité et la densité spécifique d'espèces saproxyliques (Müller *et al.*, 2008). Une méta-analyse, réalisée par ces derniers auteurs et portant sur 24 groupes d'espèces, indique que les coupes sanitaires réduisent significativement le nombre d'espèces dans 8 groupes taxonomiques, mais aussi que le nombre d'espèces associées aux espaces ouverts augmente.

Les travaux d'abattage et de débardage, effectués par des engins souvent très lourds, entraînent une érosion et une compaction des sols (Cours *et al.*, 2023 ; Landmann *et al.*, 2023). Georgiev *et al.* (2021) ne relèvent pas d'impact des mises à blanc sur les concentrations de nitrates et de carbone organique. Cependant, Göttlein *et al.* (2023) observent, eux, dans un site suivi pendant dix-sept ans en Bavière, que des pics de nitrates s'observent immédiatement après coupe rase, mais reviennent à la normale en deux ans.

Conclusion

La coupe sanitaire, souvent associée au terme générique de coupe rase sanitaire, reste parfois le seul moyen de lutte contre un ravageur en retirant à la fois l'agresseur et son hôte, c'est-à-dire l'arbre porteur. Le contexte forestier dans lequel cette coupe est nécessaire est déterminant, mais la réflexion et la réglementation relatives au sujet

s'intéressent essentiellement à des peuplements purs monospécifiques. Le rapport bénéfice-coût entre la coupe sanitaire et le laisser faire est souvent difficile à prédire; il est également difficile à mesurer lors des retours d'expérience.

► Lutte biologique en forêt

Marc Kenis

La lutte biologique peut se définir simplement comme l'utilisation d'organismes vivants pour lutter contre d'autres organismes vivants considérés comme nuisibles. Les agents de lutte biologique sont en général des ennemis naturels des organismes nuisibles à contrôler. Les cibles de la lutte biologique sont principalement des arthropodes ravageurs ou des mauvaises herbes. Les ennemis naturels des arthropodes ravageurs sont des parasitoïdes, des prédateurs, des nématodes ou des agents entomopathogènes. La lutte biologique contre les mauvaises herbes s'effectue en général avec des arthropodes herbivores ou des phytopathogènes. Cette section est consacrée à la lutte biologique contre les ravageurs forestiers à l'aide de parasitoïdes, de prédateurs et de nématodes. La lutte biologique contre les mauvaises herbes est encore peu pratiquée en Europe. L'utilisation des agents entomopathogènes comme biopesticides en forêt est couverte dans la section suivante.

Trois stratégies de lutte biologique contre les ravageurs peuvent être distinguées (Heimpel et Mills, 2017). La lutte biologique par acclimatation, ou lutte biologique classique, consiste à introduire et à acclimater un ennemi naturel exotique pour lutter contre un ravageur, généralement exotique lui aussi, visant à un contrôle permanent du ravageur. Habituellement, on recherche les ennemis naturels parmi ceux contrôlant le ravageur dans sa région d'origine. La lutte biologique par augmentation, quant à elle, implique des lâchers réguliers d'ennemis naturels. Ces lâchers peuvent être inoculatifs, auquel cas on introduit en début de saison un petit nombre d'individus qui vont se reproduire quelques générations et contrôler le ravageur durant un temps limité. Ils peuvent être aussi inondatifs lorsqu'ils consistent en des lâchers massifs pour un contrôle unique et immédiat. Enfin, la lutte biologique par conservation est l'ensemble des méthodes culturales ou sylvicoles visant à favoriser l'action d'ennemis naturels déjà présents dans le milieu.

Lutte biologique par acclimatation

La lutte biologique par acclimatation est particulièrement bien adaptée aux milieux forestiers et aux cultures pérennes, parce qu'elle profite de la stabilité écologique de ces milieux qui favorise l'acclimatation du prédateur ou du parasitoïde introduit. La procédure habituelle d'un projet de lutte biologique par acclimatation contre un ravageur forestier envahissant est détaillée dans FAO (2019). En bref, les étapes sont les suivantes :

- la phase de préparation du projet consiste à évaluer le problème posé par le ravageur pour voir si le sujet mérite de débiter un programme pouvant durer plusieurs années; à effectuer une revue de la littérature pour se documenter sur ce qui est déjà connu sur l'invasion du ravageur, ses ennemis naturels et, potentiellement, sur les projets de lutte biologique déjà réalisés ailleurs; à établir des collaborations internationales en vue de l'importation de l'agent de lutte biologique ou à développer des recherches dans la région d'origine du ravageur et de ses ennemis naturels;

- il s'agit ensuite, si ça n'a pas encore été fait, d'effectuer un inventaire des ennemis naturels de la région d'origine du ravageur et d'étudier leurs rôles respectifs dans le contrôle naturel du ravageur ;
- la biologie et l'écologie des ennemis naturels les plus importants sont étudiées, avec, en priorité, une évaluation de la spécificité des ennemis naturels pour minimiser les risques de parasitisme ou de prédation sur les espèces non-cibles. Une évaluation des exigences climatiques est également souhaitable pour s'assurer que l'agent de lutte biologique sera capable de s'acclimater dans les zones d'introduction ;
- une fois l'espèce choisie prioritairement pour introduction, celle-ci sera produite en plus grande quantité au laboratoire et relâchée sur le plus grand nombre de sites possible. Plusieurs années de lâchers sont parfois nécessaires pour aider à la colonisation de tout le territoire affecté par le ravageur ;
- suite aux lâchers, l'établissement et l'acclimatation de l'agent de lutte biologique seront vérifiés ;
- l'évaluation finale du projet consistera à évaluer l'impact de l'agent de lutte biologique sur les populations de ravageurs et sur la santé des arbres.

Si possible, on évaluera aussi l'effet potentiel sur les espèces non ciblées. Si nécessaire, plusieurs espèces d'ennemis naturels seront lâchées pour contrôler le ravageur envahissant. Dans les cas où le ravageur ciblé a déjà été contrôlé avec succès dans une autre région par un parasitoïde ou un prédateur, le programme de lutte biologique pourra être écourté en se concentrant directement sur le même agent. Cependant, il faut aussi considérer la possibilité que, si les régions d'introduction diffèrent climatiquement ou écologiquement, l'espèce ou la population de l'espèce introduite avec succès ailleurs ne soit pas le meilleur choix pour la nouvelle région ciblée.

L'avantage principal de la lutte biologique par acclimatation par rapport aux autres types de lutte est que, une fois établis, les parasitoïdes et les prédateurs contrôlent le ravageur de façon durable, et ne nécessitent pas ou peu d'intervention une fois l'introduction réalisée (Kenis *et al.*, 2017). En conséquence, même si l'investissement peut être onéreux durant les premières années de recherche, à long terme le ratio coût-bénéfice d'un tel programme sera très bas. Ce type de lutte est considéré comme respectueux de l'environnement, à condition que l'agent introduit soit suffisamment spécifique pour éviter les effets non-cibles sur les arthropodes indigènes. C'est pour cela que, dans la plupart des pays, la pratique de la lutte biologique par acclimatation est désormais encadrée par la législation. En France, elle est réglementée par le décret n° 2012-140 du 30 janvier 2012.

En France et en Europe, de nombreux ravageurs envahissants ont été contrôlés grâce à la lutte biologique par acclimatation. En milieu forestier, un des succès récents est celui de la lutte contre le cynips du châtaignier par le parasitoïde *Torymus sinensis*, tous deux originaires d'Asie de l'Est. Le cynips ravageait une grande partie des peuplements de châtaigniers en Europe et affectait fortement la production de châtaignes quand le parasitoïde, originaire de Chine mais déjà utilisé avec succès au Japon, a été introduit en Italie et ensuite dans de nombreux pays européens, dont la France. Depuis, les populations du cynips ont fortement diminué, et la production de châtaignes a été restaurée (Avtzis *et al.*, 2019).

Un cas particulier de lutte biologique par acclimatation en Europe de l'Ouest est celui du grand scolyte de l'épicéa, *Dendroctonus micans*, un insecte originaire de Sibérie mais qui, au xx^e siècle, s'est lentement dispersé vers l'ouest. Son principal ennemi

naturel est un coléoptère prédateur, *Rhizophagus grandis*, spécifique à ce scolyte. Le prédateur ne réussissant pas à suivre sa proie dans sa migration, un programme de lutte biologique a été développé pour introduire *R. grandis* dans différents pays d'Europe de l'Ouest et en Géorgie, où le scolyte causait des dégâts importants (Van Averbeke et Grégoire, 1995; Fielding et Evans, 1997).

D'autres insectes forestiers ayant récemment envahi l'Europe seraient susceptibles d'être la cible de programmes de lutte biologique par acclimatation, par exemple la pyrale du buis, *Cydalima perspectalis* (voir chapitre 6), et le scarabée japonais, *Popillia japonica*.

Lutte biologique par augmentation

La lutte biologique par augmentation est principalement utilisée en serre ainsi qu'à l'extérieur en horticulture et en maraîchage. En milieu forestier, les agents utilisés sont majoritairement les biopesticides à base d'agents entomopathogènes, faciles à produire, comme le *Bacillus thuringiensis* (voir section «D'autres méthodes de biocontrôle en forêt»). La lutte biologique par augmentation avec des invertébrés (parasitoïdes, prédateurs et nématodes) est également applicable en forêt. Mais elle est rarement pratiquée du fait des coûts de production élevés, des grandes surfaces à traiter et de la faible valeur commerciale par unité de surface. Les exemples d'application viennent principalement d'autres continents. Des essais positifs ont été réalisés avec des trichogrammes, parasitoïdes oophages, contre différents insectes forestiers au Canada (Bai *et al.*, 1995), mais la technique n'a jamais été utilisée à large échelle par manque de rentabilité. Dans certains cas, des ennemis naturels initialement utilisés comme agents de lutte biologique par acclimatation sont relâchés de façon régulière pour maintenir leurs populations et leur impact à un niveau satisfaisant. Par exemple, dans les plantations de pin de l'hémisphère sud, le nématode *Deladenus siricidicola* a été lâché avec succès pour lutter contre la tenthrède *Sirex noctilio* mais, dans certains pays, il doit être régulièrement réinoculé dans les plantations pour maintenir un niveau de contrôle satisfaisant (Hurley *et al.*, 2011).

En Europe, la lutte biologique par augmentation en forêt avec des invertébrés est rarement employée, principalement pour une question de coûts. Elle est cependant utilisée en pépinière. Par exemple, les nématodes entomopathogènes sont utilisés contre différents insectes du sol tels que les hannetons, les tipules ou les charançons des racines. De même, les parasitoïdes et les prédateurs sont parfois utilisés contre les ravageurs d'arbres ornementaux en milieu urbain. Par exemple *Eotetranychus tiliarium*, l'acarien jaune du tilleul, peut être contrôlé par des acariens prédateurs (Arnault *et al.*, 2010), et la pyrale du buis par des trichogrammes (voir chapitre 6).

Lutte biologique par conservation

La lutte biologique par conservation est également plus fréquemment utilisée en agriculture et en horticulture qu'en sylviculture. Cependant, de nombreuses pratiques sylvicoles sont connues pour favoriser ou défavoriser les ennemis naturels des ravageurs forestiers. Par exemple, la tendance à l'interdiction des insecticides de synthèse en forêt européenne est sans aucun doute favorable à la faune entomologique, y compris les parasitoïdes et les prédateurs. De même, la réduction du nettoyage des résidus de coupe et des arbres morts, motivée par la préservation de la biodiversité

associée au bois mort, et également très favorable aux ennemis naturels des ravageurs forestiers. Enfin, il a été démontré qu'une forêt mixte abrite plus de prédateurs et de parasitoïdes qu'une forêt monospécifique (Stemmelen *et al.*, 2022).

► D'autres méthodes de biocontrôle en forêt

Anne-Sophie Brinquin

Au regard de l'évaluation du risque sur le peuplement considéré (*via* l'analyse du tryptique enjeu-aléa-vulnérabilité) et du seuil de tolérance défini par le gestionnaire, diverses techniques de lutte curative peuvent être employées afin de traiter activement la cause des dommages. Après quelques rappels de définition, nous décrirons dans cette partie les principales méthodes de biocontrôle reposant sur l'utilisation de substances actives ou de préparations contenant une ou plusieurs substances actives, synthétisées ou d'origine naturelle.

Pour rappel, on parle de produits biocides si ces substances sont destinées à prévenir l'action – ou à lutter contre – des organismes nuisibles à l'être humain ou à ses activités, comme dans le cas des chenilles processionnaires du pin, *Thaumetopoea pityocampa* (Denis et Schiffermüller, 1775) et du chêne, *T. processionea* (Linnæus, 1758), du fait du risque sanitaire engendré par leurs poils urticants. Dans ce cas, la mise sur le marché de ces produits et leur utilisation sont encadrées par le règlement (UE) n° 528/2012.

On parle de produits phytopharmaceutiques lorsque les substances sont appliquées :

- pour protéger les végétaux ou les produits végétaux contre tous les organismes nuisibles ou pour prévenir leur action;
- pour exercer une action sur les processus vitaux des végétaux (autres que les substances nutritives);
- pour assurer la conservation des produits végétaux (à l'exception des substances et des produits faisant l'objet d'une réglementation communautaire particulière relative aux agents conservateurs);
- pour détruire les végétaux indésirables;
- ou encore pour détruire des parties de végétaux, freiner ou prévenir une croissance indésirable des végétaux (*Journal officiel de l'Union européenne* du 24 novembre 2009).

Ces produits sont définis par l'article 3 du règlement (CE) n° 1107/2009, et repris à l'article L. 253-1 du Code rural et de la pêche maritime. Cette définition inclut les produits « conventionnels » issus de la synthèse chimique, mais également les produits de « biocontrôle » qui utilisent des mécanismes naturels pour lutter contre les ravageurs dans le cadre de la lutte intégrée, tels que :

- les micro-organismes (bactéries, virus, champignons et leurs extraits);
- les stimulateurs de défense des plantes et les médiateurs chimiques (phéromones, kairomones).

L'utilisation de micro-organismes

Le traitement microbiologique à base de *Bacillus thuringiensis*

Cette méthode consiste à pulvériser sur le feuillage du peuplement à traiter, par voie terrestre ou aérienne, une solution contenant une souche de *Bacillus thuringiensis* (Bt). Cette bactérie se trouve de manière naturelle dans l'environnement et est connue

depuis le début du xx^e siècle pour ses propriétés insecticides, notamment sur les larves de lépidoptères. Ainsi, une fois le traitement appliqué sur le feuillage, les chenilles défoliatrices ingèrent ces bactéries, qui vont agir directement sur leur système digestif en attaquant la paroi de l'intestin moyen *via* la libération d'une toxine. Les chenilles arrêtent de s'alimenter et meurent en quelques jours de septicémie.

L'emploi de ce bio-insecticide s'effectue généralement à partir du sol, à l'aide de canons atomiseurs, la pulvérisation aérienne de produits phytosanitaires étant interdite, conformément à l'article L. 253-8 du Code rural et de la pêche maritime. Toutefois, des expérimentations d'applications ciblées *via* l'utilisation de drones ont été menées en 2019 sur la processionnaire du chêne, sous dérogation temporaire préfectorale. Ces expérimentations ont mis en évidence l'intérêt de cette méthode d'application par rapport à la pulvérisation à partir du sol. En effet, mieux cibler les zones à traiter permet de diminuer la largeur du dépôt et la quantité d'intrants utilisés et, par ce biais, permet de limiter le gaspillage de produits dans le milieu, et potentiellement l'impact sur d'autres espèces de lépidoptères non-cibles, notamment lorsque les traitements doivent être réalisés au printemps ou en été (Martin et Bigel, 2019).

Le Bt a généralement une courte persistance dans le milieu (huit à dix jours) et, pour que le traitement soit efficace, il doit être appliqué dans des conditions climatiques adéquates : éviter la pluie et le vent, qui risquent de lessiver le feuillage et de provoquer une perte importante de produit dans le milieu, et éviter également le fort ensoleillement du fait de la sensibilité du produit aux rayons ultraviolets. De plus, les traitements sont soumis à des contraintes réglementaires et doivent être effectués à une distance minimale de 50 m de tout point d'eau sensible (cours d'eau, étangs, etc.).

L'application de virus et de champignons entomopathogènes

Certains virus et autres organismes entomopathogènes ont fait l'objet d'études dans le but de développer des méthodes de gestion, tels que le virus *Smithiavirus pityocampae*, qui infecte les chenilles processionnaires du pin, ou encore *Beauveria bassiana*, qui contamine ces mêmes chenilles au cours de leur enfouissement dans le sol pour se nymphoser (Bonnet *et al.*, 2008 ; Anses, 2013). Malgré des résultats concluants en matière d'efficacité, ces méthodes n'ont pas été développées du fait de la difficulté de leur mise en application, et sont donc restées à l'étape de recherche-développement.

L'utilisation de médiateurs chimiques

Les médiateurs chimiques sont des molécules émises par les êtres vivants dans leur environnement et qui jouent un rôle dans les interactions entre les plantes, les animaux et les micro-organismes. On parle de kairomones lorsque ces signaux chimiques sont impliqués dans la communication entre des individus issus d'espèces différentes (interspécifiques), et de phéromones lorsqu'ils sont impliqués dans la communication entre individus d'une même espèce (intraspécifiques). Ces médiateurs chimiques peuvent ainsi être utilisés en tant que méthode de biocontrôle dans le but de modifier et de perturber le comportement des insectes visés.

Les kairomones

Certaines kairomones possèdent des capacités répulsives contre des ravageurs. C'est le cas du salicylate de méthyle (MeSa), molécule volatile émise par le bouleau

(*Betula pendula*), qui présente un effet répulsif contre certains insectes (processionnaire du pin, sténographe, etc.) et un effet attractif pour les prédateurs de ces insectes (Jactel *et al.*, 2011; Anses, 2013). Son efficacité comme moyen de lutte en forêt n'a pas encore été démontrée.

Les phéromones d'agrégation

Ces phéromones sont naturellement émises et utilisées par certaines espèces d'insectes afin d'attirer les individus sur un même lieu à des fins d'alimentation. Une fois synthétisées, ces molécules peuvent être utilisées en biocontrôle dans le but d'attirer en masse des individus de l'espèce ciblée dans des pièges.

Le piégeage phéromonal

Le piégeage phéromonal consiste à attirer les papillons mâles dans un piège *via* une phéromone sexuelle de synthèse, avec pour objectif de réduire les accouplements et le nombre de pontes potentielles (Williams *et al.*, 2013). Les diffuseurs, chargés en phéromone sexuelle de synthèse, sont disposés à l'intérieur des pièges et agissent généralement pendant un à plusieurs mois selon les formulations. Dans le cadre du piégeage de masse, les pièges doivent être installés de manière à quadriller la surface à traiter, avec 6 pièges/ha par exemple dans le cas de la processionnaire du pin (Martin *et al.*, 2012), ce qui en fait une méthode assez coûteuse qui demande beaucoup de logistique et de moyens humains et financiers pour sa mise en place. De plus, la probabilité de saturation des pièges en forêt est importante et menace fortement le succès de ce type de lutte. Cette méthode est donc privilégiée en zone urbaine.

Ainsi, plutôt que d'être utilisé à des fins de lutte, le piégeage phéromonal peut être employé dans le but de surveiller la dynamique de population de l'insecte visé et d'optimiser la mise en place d'autres techniques de gestion. Au niveau réglementaire, l'utilisation des diffuseurs de phéromone ne nécessite pas d'autorisation de mise sur le marché (AMM) s'ils sont spécifiquement utilisés pour le piégeage phéromonal (de masse ou de surveillance).

Dans le choix du type de piège à installer (figure 17.1), l'efficacité du piégeage est le premier critère à prendre en considération pour optimiser la gestion du ravageur. Néanmoins, certains autres critères peuvent être aussi importants pour le gestionnaire, tels que la facilité d'usage, le critère économique (manutention, équipement, etc.) et la bonne intégration dans le paysage (Brinquin et Martin, 2023).

La confusion sexuelle

La confusion sexuelle consiste à émettre dans l'air une forte concentration de phéromone sexuelle de synthèse *via* la mise en place de diffuseurs de phéromone. Cette méthode vient ainsi perturber le comportement des papillons mâles de l'espèce visée, qui détectent difficilement les émissions phéromonales des papillons femelles, limitant ainsi leur probabilité de rencontre, et donc de fécondation. Au niveau réglementaire, contrairement au piégeage phéromonal, l'utilisation des diffuseurs de confusion sexuelle nécessite une AMM.

D'une manière générale, la confusion sexuelle gagne en efficacité sur de grandes surfaces et à des taux d'infestation peu élevés, et demande une logistique importante,

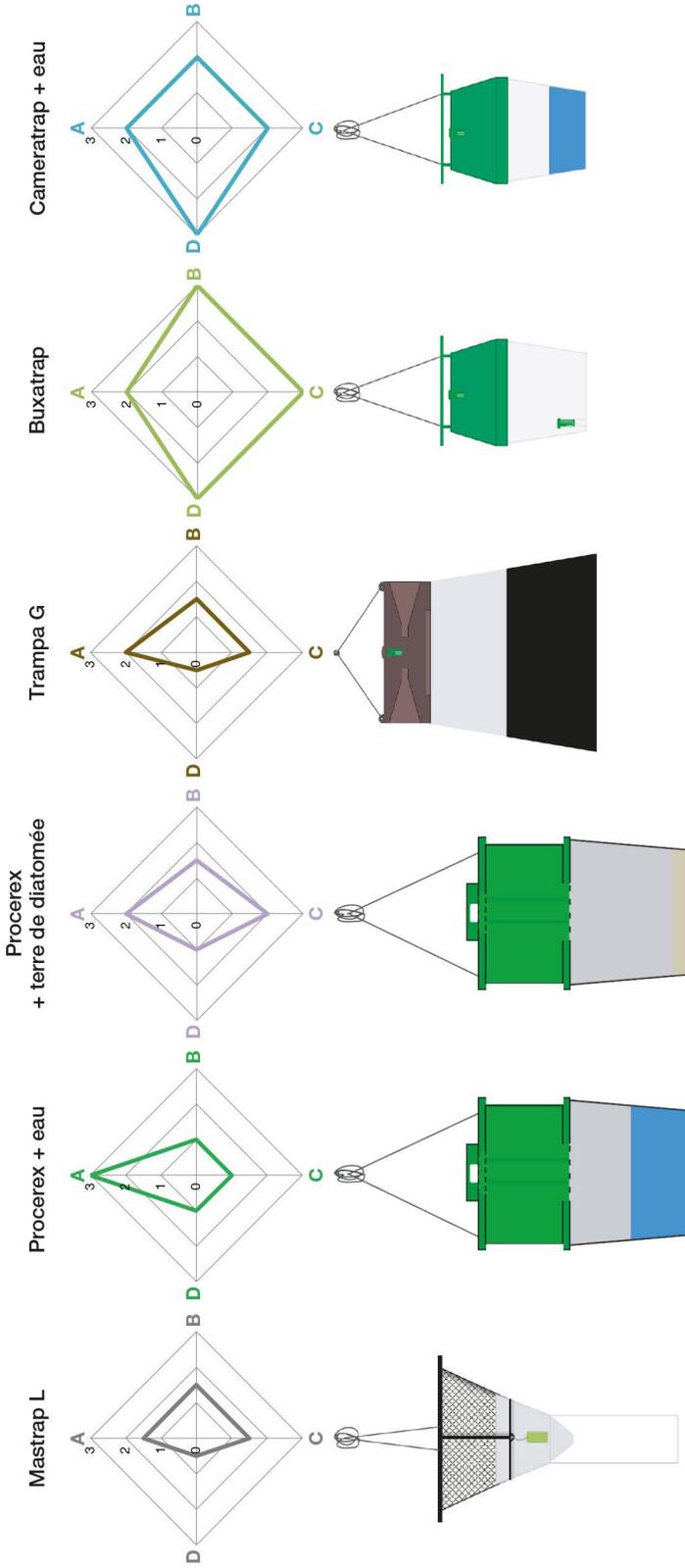


Figure 17.1. Évaluation de différents types de pièges disponibles sur le marché selon quatre critères : (A) efficacité du piégeage, (B) facilité d'usage, (C) critère économique, (D) bonne intégration dans le paysage (© INRAE).

puisqu'il faut positionner les diffuseurs de manière à bien quadriller la surface à traiter. Une expérimentation menée en 2022 sur la processionnaire du pin a permis de tester une technique innovante d'application de ces diffuseurs de confusion sexuelle (Brinquin *et al.*, 2023). Les diffuseurs, déposés à la cime des arbres à l'aide d'un drone, permettent d'optimiser la diffusion de la phéromone de synthèse au niveau des houppiers, et de réduire drastiquement les temps d'installation sur de grandes surfaces.

Partie VI

Conclusions

Chapitre 18

Vers des études multirisques incluant les bioagresseurs

Marielle Brunette, Hervé Jactel, Éric Rigolot

Les aléas qui affectent la santé des forêts sont multiples, et tous en augmentation à l'échelle continentale. Patacca *et al.* (2023) ont tenté de mesurer les impacts des perturbations naturelles qui ont frappé l'Europe entre 1950 et 2019. Ils estiment les dégâts moyens à 62,1 Mm³/an. Sur cette période, les tempêtes ont causé 46% du total des dommages, les incendies de forêt 24% et les scolytes 17%, avec des variations géographiques fortes. Cependant, depuis les années 2000, cette proportion relative a changé (Patacca *et al.*, 2023), avec une perte de biomasse annuelle en Europe de 1,8 Mt imputable aux insectes (surtout les scolytes), 0,4 Mt aux tempêtes et 0,03 Mt aux incendies (Forzieri *et al.*, 2024).

Il apparaît également de plus en plus évident que ces aléas n'agissent pas uniquement seuls, mais aussi en interaction. Ainsi, Seidl *et al.* (2017) estiment que 30% des dégâts dus aux insectes ravageurs sont liés à l'influence directe des changements climatiques (notamment l'augmentation du nombre de générations avec la hausse des températures), et 30% à ses effets indirects *via* le changement de l'état de la végétation (ex. : la sensibilité accrue des arbres subissant les stress hydriques). De même, Canelles *et al.* (2021) identifient de plus en plus d'études rapportant des effets synergiques entre incendies de forêt et insectes ravageurs, le passage des feux conduisant à stresser les arbres et à les rendre plus vulnérables aux attaques de ravageurs secondaires, les mortalités induites par ces derniers contribuant à augmenter la quantité de combustible pour alimenter les incendies.

Les quelques revues de littérature ayant analysé l'aspect multirisque (Desprez-Loustau *et al.*, 2006; Gallina *et al.*, 2016; Bastit *et al.*, 2023) aboutissent toutes à la même conclusion : chaque risque est généralement considéré séparément des autres, et, dans les rares cas où plusieurs risques sont considérés ensemble, ils sont supposés indépendants. Il n'y a par ailleurs aucune référence explicite aux multirisques, ni en termes conceptuels, ni en termes méthodologiques.

► Cadre conceptuel des invasions et des extensions des insectes bioagresseurs

Le rapport du Giec (IPCC, 2014) introduit la notion de risque lié au climat comme le croisement entre un aléa (ex. : un feu de forêt ou une pullulation d'insectes) et un enjeu

(ex. : un peuplement ou un massif forestier) qui présente une certaine vulnérabilité (l'inverse de sa résistance) à cet aléa. Ce formalisme du risque, symbolisé par la « fleur » du Giec, a été adopté par d'autres communautés, dont celles qui étudient les risques naturels (Eckert *et al.*, 2021). En parallèle, la communauté des entomologistes et des pathologistes forestiers a l'habitude d'intégrer les interactions entre agents de dégâts et sensibilité des arbres ou des forêts, sous la forme d'une spirale de Manion montrant la cascade d'événements conduisant au processus de dépérissement et à la mortalité de l'arbre (Queloz *et al.*, 2023). Nous montrons dans la figure 18.1 qu'il est possible d'identifier des équivalences entre ces deux représentations conceptuelles des interactions entre facteurs et composantes du risque, en prenant pour exemple une cascade d'effets entre aléas d'origine climatique et pullulation de scolytes.

La spirale de Manion a pour point de départ les arbres vivants, qui correspondent dans le vocabulaire du risque aux enjeux exposés à l'impact des aléas. Se succèdent ensuite des facteurs prédisposants (aux dégâts), que nous assimilons au concept de vulnérabilité. L'existence de plusieurs facteurs prédisposants rend bien compte de la multiplicité des causes de vulnérabilité, en accord avec le concept de multirisque. Les facteurs déclenchants et aggravants sont l'équivalent des aléas dans le cadre conceptuel du risque et, là encore, leur pluralité rend bien compte du multirisque. La représentation en fleur du Giec permet de considérer davantage d'enjeux que la seule santé des arbres au centre de la représentation en spirale, et de bien représenter que le risque correspond à l'interaction entre les trois composantes (aléa, vulnérabilité, impact). En revanche, la spirale montre mieux les effets en cascade, qui pourraient être symbolisés par des flèches tournantes autour des pétales de la fleur.

Il faut enfin noter que la nouvelle fleur du Giec (IPCC, 2022) comprend un quatrième type de pétale représentant les solutions qui visent à gérer les risques, mais qui peuvent aussi apporter leur lot d'effets néfastes si elles ne sont pas conçues de manière judicieuse, par exemple une mauvaise application des coupes de bois brûlés provoquant une attaque de scolytes. Cette phase de gestion du risque n'est pas prévue dans la spirale de Manion, et sa forme en spirale laisse entendre une issue inéluctable.

► Multirisque et bioagresseurs forestiers

Multirisque : genèse et typologie

La première évocation de la notion de risques multiples liés au climat et des événements extrêmes composés qui les accompagnent intervient dans le rapport spécial du Giec de 2012 (IPCC, 2012), mais le terme est pour la première fois formellement défini dans le glossaire du Giec en 2021 (IPCC, 2021) en s'inspirant de la définition qu'en font Zscheischler *et al.* (2018). Les auteurs proposent une définition pour les risques complexes. Ces derniers résultent de l'interaction d'aléas, qui peuvent être caractérisés par un événement extrême unique ou par plusieurs événements coïncidents ou séquentiels qui interagissent avec des systèmes ou des secteurs exposés. Dans les rapports du Giec, pléthore d'autres termes en lien avec les risques multiples sont utilisés sans être définis dans les glossaires, tels qu'*aggregate risk*, *amplified risk*, *cascading risk*, *interacting risk*, *interconnected risk*, *interdependent risk*, *multi-risk* ou *systemic risk*.

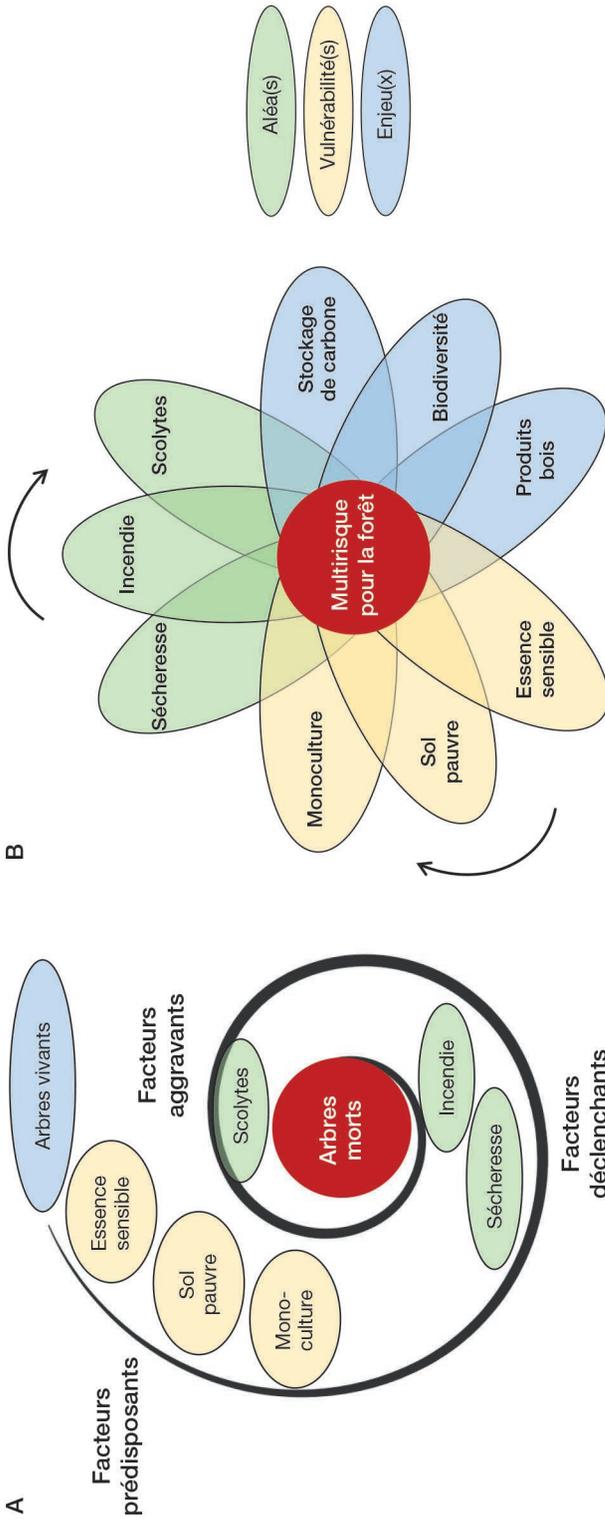


Figure 18.1. Représentations schématiques du multirisque en forêt, reprenant les concepts (A) de spirale de Manion (1981) et (B) de fleur du Giec (IPCC, 2022).

L'exemple intègre trois types d'aléas se succédant en cascade (sécheresse, incendie, pullulation de scolytes), trois composantes de vulnérabilité (sensibilité de l'essence de l'arbre, conditions stationnelles difficiles et mode de gestion en monoculture) et trois types d'enjeux socio-économiques liés à la forêt (production de bois, stockage de carbone et conservation de la biodiversité en forêt).

Partant de ce constat, Simpson *et al.* (2021) proposent une typologie des risques organisée en trois catégories de complexité croissante selon qu'elle considère un seul facteur pour chaque déterminant du risque, plusieurs facteurs en interaction au sein des déterminants du risque, et des risques en interaction. La dernière catégorie, associée au plus grand niveau de complexité, correspond alors aux différentes formes de risques multiples : risque agrégé (*aggregate risk*), risque complexe (*compound risk*) unidirectionnel ou bidirectionnel, et risque en cascade (*cascade risk*).

Le risque agrégé caractérise des événements indépendants et simultanés. Ce risque correspond par exemple à la somme des dommages causés à la forêt française sur une année par l'occurrence d'une tempête en région Grand Est, d'une saison d'incendies dans le bassin méditerranéen et d'une attaque biotique dans le Sud-Ouest.

Le risque complexe fait référence à des événements simultanés, mais avec des liens de dépendance entre les composantes du risque. Ces liens peuvent être unidirectionnels ou bidirectionnels. Par exemple, une canicule extrême et une sécheresse prolongée peuvent se conjuguer pour accroître le dépérissement de la végétation par brûlure du feuillage et manque d'eau, représentant un risque complexe unidirectionnel pour la même forêt. Les effets indirects de la canicule sur la sécheresse, en accroissant l'évapotranspiration de la végétation, illustrent un exemple de risque complexe bidirectionnel.

Enfin, le risque en cascade suppose une séquence temporelle qui, par exemple, voit se succéder des épisodes de sécheresse affaiblissant des plantations de conifères, qui deviennent alors plus sensibles aux attaques de scolytes, comme souvent observé dans le nord-est de la France et le centre de l'Europe avec les pullulations du scolyte typographe sur épicea (Hlásny *et al.*, 2021b).

Tentative de quantification des interactions entre risques en France

Le réseau systématique de suivi des dommages forestiers (RSSDF), mis en place en 1989, couvre l'ensemble du territoire métropolitain, avec plus de 500 placettes situées aux points d'intersection d'une maille carrée de 16 km. Chaque année, les correspondants-observateurs du Département de la santé des forêts (DSF) notent les dégâts infligés à un échantillon d'une vingtaine d'arbres dans chacune de ces placettes permanentes, en identifiant depuis 2011 (à partir du changement de protocole) les causes probables de ces dommages. La base de données ainsi constituée permet de suivre l'évolution au cours du temps de la cooccurrence de dégâts dus aux insectes ravageurs et de dégâts dus à d'autres causes biotiques (comme les champignons pathogènes) ou abiotiques (comme la sécheresse, les incendies, les tempêtes), et donc de mettre en évidence la dynamique temporelle des aléas multiples impliquant les insectes ravageurs en France. En se focalisant sur les six essences présentant un nombre suffisant de placettes observées chaque année et contenant au moins cinq arbres de ces essences, il est remarquable de constater que dans les placettes présentant des dégâts d'insectes, souvent d'autres aléas affectent la santé des arbres, avec une fréquence moyenne de 32% sur les douze années étudiées (figure 18.2). Ce constat varie en matière de cooccurrence en fonction de l'essence, avec une plus forte fréquence d'aléas multiples causant des dommages sur le pin sylvestre, les chênes et le châtaignier que sur le hêtre ou le pin maritime.

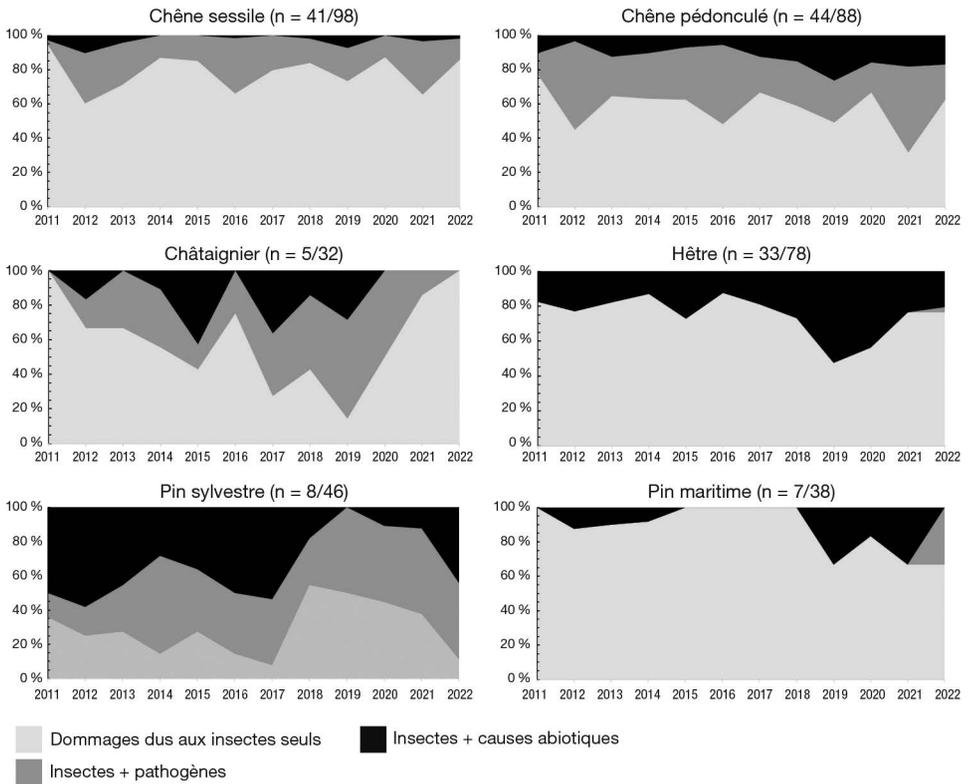


Figure 18.2. Pourcentage de placettes du réseau RSSDF avec des dégâts d'insectes ravageurs, seuls ou en combinaison avec des dégâts d'origine biotique (agents pathogènes) ou abiotique (sécheresse, incendies, tempête, etc.).

Entre parenthèses : nombre moyen de placettes observées par année avec au moins un dégât d'insectes/nombre moyen de placettes de cette essence.

► Multirisque dans le contexte des invasions

Facteurs climatiques

Les invasions d'insectes exotiques augmentent de façon exponentielle dans les forêts européennes, avec désormais six espèces nouvelles par an (Roques *et al.*, 2020). L'impact de ces espèces envahissantes est amplifié par plusieurs phénomènes liés aux changements climatiques. Tout d'abord, l'origine de ces insectes exotiques est de plus en plus située dans les pays de la zone (sub)tropicale, en raison de l'augmentation du commerce international avec l'Asie et l'Afrique. Le réchauffement du climat favorise donc la survie et le développement de ces espèces à leur arrivée en Europe. Par ailleurs, la fonte des glaces du pôle Nord ouvre de nouvelles voies de navigation, rendant par exemple le trajet entre Chine et Europe 20% plus court et rapide que par le canal de Suez, favorisant donc la survie des insectes pendant le transport (Hulme, 2021). Plus de 80% des insectes forestiers exotiques s'établissent en premier lieu dans les zones urbaines et périurbaines (Branco *et al.*, 2019), où les conditions microclimatiques sont souvent plus favorables au développement des organismes poïkilothermes, avec

notamment le phénomène d'îlots de chaleur qui risque de se généraliser avec le changement climatique. Enfin, de façon générale, les aléas abiotiques comme les tempêtes, les sécheresses ou les incendies, en augmentant le stress physiologique des arbres, les rendent plus vulnérables aux infestations d'insectes ravageurs secondaires (attaquant les arbres affaiblis) d'origine exotique, comme les espèces invasives de scolytes ou de buprestes (Ruzzier *et al.*, 2023).

Facteurs socio-économiques et géopolitiques

De nombreuses études ont mis en évidence la corrélation étroite entre le niveau d'échanges internationaux de marchandises et le risque d'invasions biologiques (Seebens *et al.*, 2018; Hulme, 2021), les insectes forestiers envahissants étant souvent transportés par exemple dans les palettes ou le bois de calage des conteneurs (Meurisse *et al.*, 2019). Le contexte économique peut donc grandement interagir avec le phénomène des invasions d'insectes. Ainsi, les deux guerres mondiales et la crise financière de 1929 se sont traduites par une forte diminution du commerce international, induisant des creux dans la courbe des invasions d'insectes (Bonnamour *et al.*, 2021). Inversement, l'instauration d'accords internationaux pour le commerce peut accélérer le risque d'introduction (Ricciardi *et al.*, 2017). Les crises géopolitiques peuvent également profondément modifier les probabilités d'invasions. La destruction des institutions d'un pays en guerre peut rendre inopérants les systèmes de surveillance des forêts, par exemple en Ukraine, où la progression de l'agrile du frêne n'est plus suivie. L'occupation armée d'un pays vaincu peut se traduire par un risque accru d'introduction de matériel contaminé, comme en attestent les introductions d'insectes exotiques au Japon après la Seconde Guerre mondiale (Ricciardi *et al.*, 2017).

► Lutte contre les insectes forestiers exotiques ou émergents dans le contexte du multirisque

Devant la multitude et la diversité des insectes ravageurs émergents ou invasifs, il devient nécessaire d'envisager des solutions de lutte générique. Le contexte forestier contraint fortement le recours aux méthodes de lutte curative, comme l'application de pesticides, qui sont onéreux, souvent peu efficaces pour atteindre les insectes protégés par l'écorce et de moins en moins acceptés par la société. Les méthodes de sélection génétique pour la résistance aux insectes ravageurs sont généralement espèce-spécifique, longues à mettre en œuvre et peuvent induire une contre-sélection pour la croissance des arbres (Henery, 2011). La lutte biologique classique, consistant à rechercher les ennemis naturels d'une espèce invasive dans son aire d'origine pour les introduire dans l'aire envahie, peut être efficace (Seehausen *et al.*, 2021), mais elle nécessite des études de plusieurs années pour vérifier leur innocuité pour la biodiversité indigène et doit être recommencée pour chaque nouvelle espèce envahissante. Restent donc comme méthodes de contrôle des populations d'insectes ravageurs à portée générique celles privilégiant la prévention, et donc fondées sur l'adaptation des modes de gestion sylvicole (Jactel *et al.*, 2009).

La reconnaissance des interactions nombreuses entre aléas biotiques et abiotiques impose cependant de veiller à ce qu'une modification de la sylviculture visant à réduire les dégâts de bioagresseurs n'augmente pas la vulnérabilité à d'autres bioagresseurs ou à des stress abiotiques. Par exemple, l'éclaircie des peuplements de conifères peut permettre

d'augmenter la vigueur des arbres et donc leur résistance aux attaques de scolytes, mais également induire sur le court terme un risque accru de chablis en cas de tempête. Parmi les solutions permettant de prévenir plusieurs types de perturbations, la plus prometteuse consiste à augmenter la diversité de composition des forêts. Les essences gérées en peuplements mélangés se révèlent en général plus résistantes aux attaques d'insectes ravageurs que lorsqu'elles sont conduites en peuplements purs (Jactel *et al.*, 2021 ; voir chapitre 17). Cette diversité peut également réduire la vulnérabilité des forêts aux aléas abiotiques comme les tempêtes, voire les incendies dans certains cas (Jactel *et al.*, 2017). Le mécanisme principal expliquant cette meilleure résistance est la fermeture plus complète du couvert arboré (*canopy packing*), résultant de la complémentarité d'architecture des houppiers de différentes essences. Il en résulte une plus grande compacité de la canopée, qui atténue les effets oscillatoires en cas de grands coups de vent et qui, pour certaines combinaisons d'essences à feuillage dense, peut limiter la biomasse du sous-bois, réduisant le combustible pour les incendies et la remontée des flammes dans les houppiers des peuplements mûres. Ces effets synergiques de la diversité des essences dépendent bien davantage de la composition en essences que de leur nombre. Il convient donc de bien identifier les assemblages d'espèces d'arbres à privilégier pour rendre les forêts mélangées moins vulnérables aux aléas multiples.

►► Conclusion

Deux changements majeurs dans l'appréhension des problèmes posés par les insectes ravageurs des forêts s'imposent pour mieux les contrôler : le premier est le passage d'une conception peu opérationnelle de « santé des forêts » à l'application du concept de risque. En plus de la prise en compte classique de l'interaction entre un bioagresseur (aléa biotique) et un arbre plus ou moins résistant (notion de vulnérabilité) qui conditionne le niveau de dommage, le risque considère les enjeux exposés à ce dommage (ex. : le puits de carbone et la valeur économique des produits de la forêt), permettant l'identification des priorités de surveillance et de lutte. Le second est la prise de conscience d'une forte intrication entre différents types d'aléas, biotiques et abiotiques, clairement induite par l'aggravation de l'état sanitaire des forêts dans un contexte de changement climatique.

Cet état de fait implique la mesure de davantage de variables biophysiques pour bâtir des modèles de prévision rendus plus complexes par les effets d'interactions ou de cascades d'événements, et une vision plus holistique de la vulnérabilité des peuplements forestiers pour garantir que les alternatives de gestion assurent une protection ou une prévention suffisamment généralistes. Des réseaux d'acquisition de données terrestres et aériennes, aidés par le développement des technologies numériques, des plateformes d'analyses et de prévision des risques, utilisant notamment la puissance de l'intelligence artificielle, apparaissent donc comme nécessaires, de même que des expérimentations-systèmes pour le développement de sylvicultures permettant de réduire ces multirisques. Surtout, il convient de décloisonner les activités de recherche-développement sur les problèmes sanitaires en forêt, en favorisant l'interdisciplinarité afin qu'entomologistes et pathologistes travaillent mieux ensemble sur les risques d'invasion biologique (Jactel *et al.*, 2020), mais aussi avec les écologues du feu, les physiciens du vent, les climatologues, et les sciences sociales pour préserver à long terme l'intégrité des écosystèmes forestiers.

Chapitre 19

Synthèse de l'ouvrage

Christelle Robinet, François-Xavier Saintonge, Xavier Tassus, Stéphane Brault

► Les insectes forestiers dans le contexte de l'évolution de la forêt en France métropolitaine

La forêt française est en expansion depuis plus d'un siècle, et elle couvre désormais plus de 30% de la France métropolitaine, dont la grande majorité est destinée à la production de bois (voir chapitre 1 ; IGN, 2023). Du fait, notamment, de l'augmentation de sa surface, cette forêt a donc stocké de plus en plus de carbone. Toutefois, ces dernières années, les sécheresses et les canicules, associées à la multiplication des attaques de ravageurs et d'agents pathogènes, augmentent fortement la mortalité des arbres et ralentissent la dynamique de puits de carbone des forêts.

Dans le contexte des politiques d'atténuation du changement climatique, le président de la République française a fixé comme objectif de renouveler 10% de la forêt française et de planter un milliard d'arbres en France d'ici à 2032. Le renouvellement des forêts s'entend par le reboisement de massifs vulnérables au changement climatique, ou de massifs ne produisant pas un bois de suffisamment bonne qualité pour être utilisé en bois d'œuvre pour la construction, affectés par les incendies ou par des insectes ravageurs par exemple. Ce reboisement pourra se faire sur la base de la régénération naturelle ou bien de la plantation d'essences adaptées au changement climatique.

Étant donné que les insectes forestiers (autochtones ou exotiques) peuvent causer d'importants dommages (Saintonge *et al.*, 2023), cette ambition de reboisement de grande ampleur doit être accompagnée d'une bonne connaissance de leur capacité à coloniser de nouveaux milieux dans le contexte des changements globaux (présentés dans le chapitre 2). On doit par ailleurs s'interroger sur l'évolution des interactions entre les populations d'insectes ravageurs et ce reboisement. Cette problématique doit être impérativement prise en compte en plus des trajectoires climatiques probables pour le futur afin de sélectionner des essences issues de la régénération naturelle ou de la plantation les plus adaptées à ces deux contraintes. Par ailleurs, il faut garder en mémoire que ces nouvelles plantations auront nécessairement aussi un impact en retour sur les populations d'insectes forestiers autochtones, qu'ils soient ou non des ravageurs. Compte tenu de l'ampleur de l'objectif fixé, l'impact d'un tel changement de la forêt doit être étudié en profondeur afin de trouver les meilleurs compromis possibles sur le choix des essences à privilégier.

► Les insectes forestiers ravageurs et les facteurs impliqués dans leur déplacement

Parmi toutes les espèces d'insectes forestiers présentes en France métropolitaine, il n'y en a qu'une petite minorité qui affecte la santé des arbres forestiers. Par ailleurs, parmi tous les insectes forestiers exotiques qui arrivent en France métropolitaine, seule une petite minorité d'entre eux parvient véritablement à s'établir, se propager et causer des dégâts. Toutefois, même en minorité, ces espèces nuisibles peuvent causer d'importants dégâts (voir chapitre 2). Les invasions, les expansions ou les déplacements de ces insectes sont donc des préoccupations majeures des gestionnaires forestiers. L'enjeu est d'identifier et de connaître ces ravageurs d'aujourd'hui et de demain, et de trouver des moyens pour s'en prémunir.

Dans cet ouvrage, nous avons passé en revue les principaux ravageurs forestiers dont l'aire de distribution se déplace en France métropolitaine en lien avec le changement climatique, mais aussi avec l'intensification des échanges commerciaux, ou avec le changement d'essences forestières. L'impact de ces différents changements est traité de manière indépendante ici, mais les espèces sont bien évidemment soumises à l'ensemble de ces changements. Ainsi, par exemple, le changement climatique et le changement des essences influencent la capacité de survie et de développement des insectes forestiers ravageurs exotiques qui arrivent en France.

Dans l'ensemble, les facteurs favorisant l'expansion géographique de ces insectes sont liés :

- à la dispersion dite « naturelle », grâce à la connectivité entre les milieux (forêts, milieux urbains et périurbains) permettant aux insectes ravageurs de circuler et d'atteindre de nouveaux territoires (voir chapitres 3 et 6) ;
- à la dispersion dite « à longue distance », par le biais des activités humaines permettant aux insectes d'être transportés de manière accidentelle et d'être introduits dans un nouveau milieu (voir chapitres 6 à 8) ;
- à une meilleure survie des populations (voir chapitre 3) ou à une meilleure synchronie entre la phénologie de l'insecte et son arbre hôte (voir chapitre 5) sur de nouveaux territoires grâce à la hausse moyenne des températures, avec toutefois des effets contrastés des différentes composantes du changement climatique (ex. : températures anormalement élevées au printemps suivies de gelées tardives, voir chapitre 4) ;
- à la disponibilité en arbres hôtes *via* la plantation d'essences sensibles aux attaques de certains insectes (voir chapitres 9 à 12).

Cet ouvrage est focalisé essentiellement sur le déplacement des insectes forestiers ravageurs, car il est essentiel de savoir où ils sont présents pour préserver au mieux la santé des forêts. Toutefois, d'autres changements peuvent aussi affecter la santé des forêts, comme l'abondance des insectes (ex. : le cycle de pullulation altéré de la tordeuse grise du mélèze, voir chapitre 5) et leur phénologie (ex. : la processionnaire du pin, voir chapitre 16). Ces changements n'étant pas l'objet de cet ouvrage, ils n'ont été que partiellement traités ici.

► Un éventail de méthodes de surveillance, de gestion et de lutte sans cesse en développement

Que ce soit au niveau des peuplements forestiers, du climat ou du transport non intentionnel d'insectes avec la mondialisation des échanges commerciaux, nous avons

présenté un panorama des problématiques liées au déplacement d'insectes forestiers ravageurs dans un contexte changeant. À l'heure où tous ces changements s'opèrent de plus en plus rapidement et où les ravageurs les plus importants de demain ne sont pas forcément ceux d'hier, il convient de mettre en place à la fois des mesures pour sauvegarder la santé des forêts des menaces actuelles, mais aussi des méthodes génériques pour anticiper et réagir le plus précocement possible lors de l'arrivée d'une nouvelle menace. En effet, plus la surface infestée est réduite et plus le temps de réponse est rapide, plus la probabilité de succès d'éradication d'une espèce invasive est élevée (Branco *et al.*, 2023). De ce fait, la surveillance et la détection précoce de nouveaux insectes ravageurs sont aujourd'hui deux éléments majeurs à prendre en compte dans la gestion des forêts.

Pour répondre à cet objectif, des méthodes de plus en plus innovantes ont été développées de manière à identifier les futurs ravageurs émergents à l'échelle d'un territoire et les détecter rapidement. Ces outils en développement seront des moyens pour aider les gestionnaires forestiers à lutter et à protéger les forêts en plus des méthodes déjà utilisées. Il n'existe pas une méthode de lutte plus efficace que les autres. L'utilisation d'une méthode de lutte ou d'une autre varie en fonction de l'espèce d'insecte considérée, et c'est souvent une combinaison de plusieurs méthodes qui est à mettre en œuvre (ex. : une coupe sanitaire couplée à d'autres mesures phytosanitaires, Branco *et al.*, 2023).

► Une approche intégrée pour mieux contrôler les insectes forestiers ravageurs

Afin de pouvoir contrôler au mieux les populations d'insectes susceptibles de causer d'importants dégâts, une approche intégrée est nécessaire (figure 19.1). En regard des capacités de dispersion et de survie identifiées en lien avec ces changements globaux (partie II), une analyse de risque (incluant l'impact potentiel) peut être conduite pour une espèce d'insecte donnée afin de déterminer si son risque d'introduction dans un milieu forestier est acceptable, et s'il est nécessaire de mettre en place des méthodes de lutte préventive. Cette lutte couvre par exemple la diversification des essences forestières, ou la plantation raisonnée d'une essence sensible à une espèce d'insecte donnée.

L'analyse de risque, longtemps fondée sur une évaluation qualitative, s'appuie de plus en plus sur des éléments quantitatifs pouvant être produits par la modélisation (voir chapitre 16). Pour les espèces exotiques, les probabilités d'entrée, d'établissement, de dissémination et d'impact peuvent ainsi être de mieux en mieux quantifiées, contribuant à mieux estimer un niveau global de risque. En fonction du risque estimé, la surveillance d'insectes exotiques dans les points d'entrée en France et dans l'Union européenne (ports et aéroports) ainsi que dans les zones de jardins, espaces végétalisés et infrastructures (JEVI) pourra ou devra être renforcée. En effet, selon la connectivité des milieux, les zones de JEVI peuvent jouer le rôle de corridor entre les points d'entrée et les forêts. Enfin, les forêts doivent bien entendu être surveillées également, mais il est préférable de détecter la présence de ces espèces exotiques aussi précocement que possible, et donc avant qu'elles atteignent et colonisent la forêt. Si, malgré tous ces efforts de surveillance et de luttes préventives, une espèce exotique nuisible était introduite, une analyse de risque plus ciblée et adaptée à la réalité du premier foyer de colonisation aura pour objectif de déterminer si le risque et l'impact évalué sont acceptables, et donc s'il faut agir. Si oui, les mesures de lutte à mettre en place devront être identifiées en tenant compte bien sûr de la réglementation en vigueur.

Hormis la surveillance aux points d'entrée, cette approche intégrée s'applique non seulement aux insectes forestiers ravageurs exotiques, mais aussi à ceux autochtones qui arrivent sur un nouveau territoire suite à leur expansion géographique, au déplacement de leur aire de distribution ou de leur aire de pullulation. Toutefois, les espèces autochtones ne font pas souvent l'objet de mesures réglementaires de surveillance et de lutte. En effet, elles ne génèrent que très rarement ou épisodiquement de lourds impacts sur la santé des arbres, en raison de leur longue coévolution avec leurs arbres hôtes à l'échelle d'un territoire. Un autre danger – que l'on peut encore difficilement estimer – pour la forêt est l'arrivée d'espèces exotiques qui ne sont pas indiquées sur les listes de quarantaine en France et dans l'Union européenne, et qui ne sont pas connues jusqu'à ce jour comme des espèces exotiques envahissantes. En effet, en s'installant en dehors de leur aire d'origine, elles peuvent s'affranchir de leurs ennemis naturels, coloniser des essences qui n'ont pas développé de résistances spécifiques contre ces espèces, et ainsi dévoiler un potentiel invasif ignoré jusqu'à présent. Les plantations et les pépinières sentinelles devraient permettre à terme de combler une partie de ces incertitudes concernant les espèces exotiques envahissantes pouvant s'attaquer aux essences plantées en France et en Europe.

Cette approche intégrée est aujourd'hui en voie de développement. Elle devra être progressivement consolidée, en tenant compte à la fois des nouvelles connaissances issues de la recherche, des nouveaux moyens technologiques à disposition pour la surveillance, l'identification et la lutte, et des retours d'expérience du terrain.

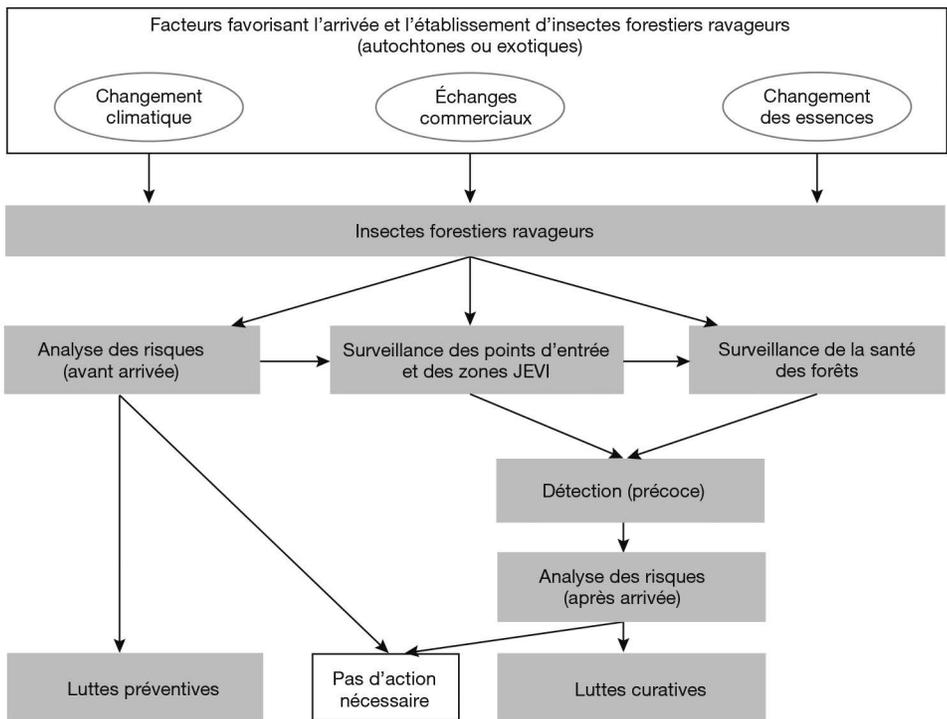


Figure 19.1. Approche intégrée permettant de contrôler les insectes ravageurs forestiers. JEVI : jardins, espaces végétalisés et infrastructures.

►► Conclusion

Cet ouvrage présente les principaux mécanismes de déplacement – connus à ce jour – des insectes forestiers ravageurs et décrit des méthodes sur lesquelles s'appuyer pour optimiser la prévention et la gestion de ces problèmes sanitaires forestiers, tant pour la prise de décision de gestions que pour les renouvellements futurs. Les problématiques des gestionnaires forestiers ne se résolvent toutefois pas en cloisonnant chaque type de problème. Les gestionnaires doivent faire face à une combinaison d'aléas. En effet, certaines parcelles peuvent être simultanément attaquées par plusieurs ravageurs, par des agents pathogènes, mais aussi être affectées directement par le changement climatique. C'est donc dans ce contexte d'aléas multiples, relativement complexe, que la surveillance, la gestion et les stratégies de reboisement doivent être mises en place.

La recherche française s'intéressant aux insectes forestiers ravageurs (notamment INRAE et plusieurs universités), les acteurs de la gestion des forêts publique et privée (DSF/DGAL, ONF, CNPF) ainsi que les instances d'évaluation du risque et d'expertise (comme l'Anses et la Plateforme d'épidémiosurveillance en santé végétale) travaillent en étroite collaboration pour trouver les solutions de demain, respectueuses de l'environnement et durables dans le temps. Enfin, la problématique des invasions et des expansions d'insectes forestiers ravageurs dépasse largement les frontières de la France métropolitaine, et la plupart des travaux de recherche et d'expertise s'appuient sur un large socle de collaborations internationales.

Références bibliographiques

- Abdullah H., Skidmore A.K., Darvishzadeh R., Heurich M., 2019. Sentinel-2 accurately maps green-attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) compared with Landsat-8. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 5 (1), 87-106.
- Abelleira A., Picoaga A., Mansilla J.P., Aguin O., 2011. Detection of *Bursaphelenchus xylophilus*, causal agent of pine wilt disease on *Pinus pinaster* in Northwestern Spain. *Plant Disease*, 95, 776.
- Agreste, 2023 : <https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web/disaron/Chd2303/detail/>
- Aguayo J., Fourrier-Jeandel C., Husson C., Loos R., 2018. Assessment of passive traps combined with high-throughput sequencing to study airborne fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 84 (11), e02637-17. <https://doi.org/10.1128/AEM.02637-17>
- Aguilar-Vega C., Fernández-Carrión E., Sánchez-Vizcaíno J.M., 2019. The possible route of introduction of bluetongue virus serotype 3 into Sicily by windborne transportation of infected *Culicoides* spp. *Transboundary and Emerging Diseases*, 66, 1665-1673. <https://doi.org/10.1111/tbed.13201>
- Akbulut S., Stamps W.T., 2012. Insect vectors of the pinewood nematode: a review of the biology and ecology of *Monochamus* species. *Forest Pathology*, 42, 89-99.
- Akinci H.A., Ozcan G.E., Eroglu M., 2009. Impacts of site effects on losses of oriental spruce during *Dendroctonus micans* (Kug.) outbreaks in Turkey. *African Journal of Biotechnology*, 8, 3934-3939.
- Albert A., Bigot M., 2021. S'organiser à l'ONF pour mobiliser et commercialiser les bois scolytés. *Rendez-vous technique de l'ONF*, 69-70, 61-63.
- Allen E., Noseworthy M., Ormsby M., 2017. Phytosanitary measures to reduce the movement of forest pests with the international trade of wood products. *Biological Invasions*, 19, 3365-3376. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1515-0>
- Anses, 2013. Rapport relatif aux « Méthodes de lutte alternatives à l'épandage aérien de produits phytosanitaires contre les processionnaires du pin et du chêne en conditions urbaines ». Saisine n° 2012-SA-0149, Anses, 66 p. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SVEG2012sa0149Ra.pdf>
- Anses, 2015. Avis de l'Anses. Rapport d'expertise collective. Évaluation des mesures d'urgence destinées à prévenir la propagation du nématode du pin dans l'Union européenne. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SVEG2014sa0103Ra.pdf>
- Anses, 2019. Avis de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail relatif « aux connaissances nécessaires à la gestion du risque des écorces sensibles au nématode du pin ». Saisine n° 2018-SA-0103, 31 p. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SANTVEG2018SA0103.pdf>
- Anses, 2020. Expositions humaines à des chenilles émettant des poils urticants. Cas enregistrés par les Centres antipoison de janvier 2012 à juillet 2019. Rapport d'étude. Maisons-Alfort, Anses, 78 p. <https://www.anses.fr/fr/system/files/Toxicovigilance2020SA0005Ra.pdf>
- Anses, 2023. Avis et rapport relatif à l'analyse des risques sanitaires liés à l'exposition aux chenilles émettrices de poils urticants et élaboration de recommandations de gestion. Maisons-Alfort, Anses, 336 p. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SANTVEG2020SA0005Ra.pdf>
- Ampoorter E., Barbaro L., Jactel H., Baeten L., Boberg J. *et al.*, 2020. Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos*, 129 (2), 133-146.
- Arnault I., Auger J., Chaudoy P., Carvallo H., 2010. Role of phytoseiids in the biological control of the tetranychid mite, *Eotetranychus tiliarium*, on lime trees in gardens of the Villandry castle. *Acta Horticulturae*, 881, 1021-1025.

- Auer C., 1961. Ergebnis Zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Population Bewegung des grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* Hübner (= *diniana* Guénéée) in Oberengadin (1949-1961). *Mitt. Schweiz Anst. Forstl. Vers.*, 37, 171-263.
- Auer C., 1977. Dynamik von Lärchenwicklerpopulationen längs des Alpenbogens. *Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Vers. Wés.*, 53, 70-105.
- Augustin S., Kenis M., Valade R., Gilbert M., Roques A. *et al.*, 2010. A stowaway species probably arriving from the Balkans, the horse chestnut leafminer, *Cameraria ohridella*. In: *Atlas of Biodiversity Risks: from Europe to the Globe, from Stories to Maps* (J. Settele *et al.*, eds), Pensoft, Sofia and Moscow, 160-161.
- Austin A.D., Quicke D.L., Marsh P. M., 1994. The hymenopterous parasitoids of eucalypt longicorn beetle, *Phoracantha* spp. (Coleoptera: Cerambycidae) in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 84, 145-174.
- Avtzis D.N., Melika G., Matošević D., Coyle D.R., 2019. The Asian chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*: a global invader and a successful case of classical biological control. *Journal of Pest Science*, 92, 107-115.
- Azevedo F., Figo M.L., 1979. *Ctenarytaina eucalypti* Mask. (Homoptera, Psyllidae). *Boletino Servicio de Plagas Forestales*, 5, 41-46.
- Bai B., Çobanoğlu S., Smith S.M., 1995. Assessment of *Trichogramma* species for biological control of forest lepidopteran defoliators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 75, 135-143.
- Bakay L., Kollár J., 2018. The spread rate of *Cydalima perspectalis* (Walker 1859) in Slovakia (2013-2015). In: *Plants and Landscape in Urban Areas* (K. Rovná, J. Kollár, eds), Slovak University of Agriculture in Nitra, Slovakia, 51-54.
- Ballet B., 2021. L'occupation des sols entre 1982 et 2018, Agreste, Les Dossiers, n° 3. https://cdn5.regie-agricole.com/ulf/data/DelphineJ/Dossiers2021-3_TERUTI-1.PDF
- Baltensweiler W., 1993. Why the larch bud-moth cycle collapsed in the subalpine larch-cembra pine forests in the year 1990 for the first time since 1850. *Oecologia*, 94, 62-66. <https://doi.org/10.1007/BF00317302>
- Baltensweiler W., Fischlin A., 1988. The larch budmoth in the Alps. In: *Dynamics of Forest Insect Populations. Patterns, Causes, Implications* (A.A. Berryman, ed.), Plenum Press, 331-351.
- Baltensweiler W., Benz G., Bovey P., Delucchi V., 1977. Dynamics of larch bud moth populations. *Annual Review of Entomology*, 22, 79-100.
- Barata E.N.P.L., 1997. Olfactory mechanisms underlying host-finding by the Eucalyptus woodborer, *Phoracantha semipunctata* Fab. (Coleoptera: Cerambycidae). PhD Universidade de Evora, Portugal.
- Barham E., Sharrock S., Lane C., Baker R., 2016. The International Plant Sentinel Network: a tool for regional and national plant protection organizations. *EPPO Bulletin*, 46, 156-162.
- Barnouin T., Soldati F., Roques A., Faccoli M., Kirkendall L.R. *et al.*, 2020. Bark beetles and pinhole borers recently or newly introduced to France (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae and Platypodinae). *Zootaxa*, 4877 (1), 51-74. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4877.1.2>
- Bastien J.-C., Philippe G., Rousselle Y., 2019. Fiche conseil d'utilisation MFR du Douglas vert, octobre 2019. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire.
- Bastit F., Brunette M., Montagné-Huck C., 2023. Pests, wind and fire: a multi-hazard risk review for natural disturbances in forests. *Ecological Economics*, 25, 107702.
- Battisti A., Holm G., Fagrell B., Larsson S., 2011. Urticating hairs in arthropods: their nature and medical significance. *Annual Review of Entomology*, 56, 203-220.
- Battisti A., Stastny M., Buffo E., Larsson S., 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12, 662-671.
- Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A. *et al.*, 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084-2096.
- Baubet O., Carouille F., 2009. Peupleraie française : entre rouille et puceron lanigère, l'inquiétude demeure. Bilan de la santé des forêts en 2008, Département de la santé des forêts, 7 p.

- Baubet O., Daubrée J.-B., Mirabel M., Goudet M., 2020. La pyrale du buis en forêt. Un ravageur exotique très impactant. Département de la santé des forêts, DGAL/SDQSPV.
- Bebber D.P., 2015. Range-expanding pests and pathogens in a warming world. *Annual Review of Phytopathology* (N.K. VanAlfen, ed.), 53, 335-356.
- Beaulieu J.-L. de, Reille M., 1992. The last climatic cycle at la Grande Pile (Vosges, France): a new pollen profile. *Quaternary Science Reviews*, 11, 431-438.
- Beaumont M.A., Zhang W., Balding D.J., 2002. Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics*, 162, 2025-2035.
- Bella S., 2013. The box tree moth *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) continues to spread in southern Europe: new records for Italy (Lepidoptera Pyraloidea Crambidae). *Redia*, 9651-55.
- Bellahirech A., Branco M., Catry F.X., Bonifácio L., Sousa E. *et al.*, 2019. Site-and tree-related factors affecting colonization of cork oaks *Quercus suber* L. by ambrosia beetles in Tunisia. *Annals of Forest Science*, 76 (2), 1-12.
- Beltran A., Laubray S., Ioos R., Husson C., Marçais B., 2024. Low persistence of *Phytophthora ramorum* (Werres, De Cock, and Man in 't Veld) in western France after implementation of eradication measures. *Annals of Forest Science*, 81 (1), 7.
- Ben Attia S., Carmelo R., 2014. First record of the red gum lerp psyllid, *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera: Psyllidae), in Tunisia. *Phytoparasitica*, 42 (4), 535-539.
- Ben Hamida T., Jaoua H., Khazri I., 2012. Premier signalement de *Glycaspis brimblecombei* en Tunisie. *Bulletin vétérinaire*, 29, 6-7.
- Ben Jamâa M.L., Dhahri S., Villemant C., 2009. First Record of *Avetianella longoi*, an egg parasitoid of *Phoracantha semipunctata* in Tunisia. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 2, 229-234.
- Ben Jamâa M.L., Villemant C., M'nara S., 2002. *Phoracantha recurva* Newman, 1840 (Coleoptera: Cerambycidae) : un nouveau ravageur des *Eucalyptus* en Tunisie. *Revue française d'entomologie*, 24, 19-21.
- Berardi L., Pivato M., Arrigoni G., Mitali E., Trentin A.R. *et al.*, 2017. Proteome analysis of urticating setae from *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera: Notodontidae). *Journal of Medical Entomology*, 54 (6), 1560-1566. <https://doi.org/10.1093/jme/tjx144>
- Bergmiller F., 1903. *Dendroctonus micans* und *Rhizophagus grandis*. *Zentralblatt für das gesamte Forstwesen*, 29, 252-256.
- Bertaux F., Phalip M., Martinez M., Schumacher J.C., 1996. Le psylle de l'eucalyptus : nouveau ravageur des eucalyptus en France. *Phytoma*, 487, 48-50.
- Bérubé J.A., Allison J.D., Van Rooyen K., Hughes C., Gagné P.N. *et al.*, 2022. Comparison of intercept trap fluids and aerial spore collectors to survey fungal spores. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 953130. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.953130>
- Bevan D, King C.J., 1983. *Dendroctonus micans* Kug., a new pest of spruce in UK. *Commonwealth Forestry Review*, 62, 41-51.
- Biliotti E., Schoenenberger A., 1962. Sur la présence en Tunisie de *Phoracantha semipunctata* FAB. (Coléoptère : Cerambycidae) ravageur de l'eucalyptus. *Annales INRA Tunisie*, 35, 97-100.
- Birot Y., Landmann G., Bonhême I., 2009. *La Forêt face aux tempêtes*, Versailles, Éditions Quæ, coll. Synthèses, 433 p.
- Bjørnstad O.N., Peltonen M., Liebhold A.M., Baltensweiler W., 2002. Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps. *Science*, 298, 1020-1023. <https://doi.org/10.1126/science.1075182>
- Bonnamour A., Gippet J.M., Bertelsmeier C., 2021. Insect and plant invasions follow two waves of globalisation. *Ecology Letters*, 24 (11), 2418-2426.
- Bonnet C., Martin J.C., Mazet R., 2008. La processionnaire du pin. *Stantari-Histoire naturelle et culturelle de la Corse*, 14, 29-33.
- Borner L., Martinetti D., Poggi S., 2023. A new chapter of the Japanese beetle invasion saga: predicting suitability from long-invaded areas to inform surveillance strategies in Europe. *Entomologia Generalis*, 43 (5).

- Borowiec N., Thaon M., Brancaccio L., Warot S., Ris N. *et al.*, 2012. L'Eucalyptus menacé par une nouvelle espèce d'*Ophelimus* en France. *Phytoma*, 656, 42-44.
- Borowiec N., La Salle J., Brancaccio L., Thaon M., Warot S. *et al.*, 2019. *Ophelimus mediterraneus* sp. n. (Hymenoptera, Eulophidae): a new Eucalyptus gall wasp in the Mediterranean region. *Bulletin of Entomological Research*, 109 (5), 678-694. <https://doi.org/10.1017/S0007485318001037>
- Bouget C., Sallé A., 2020. Les Agriles, des joyaux tueurs d'arbres : deuxième partie. *Insectes*, (198), 21-25.
- Bouget C., Parmain G. Benest B., Darras K., *in prep.* Breakthroughs in automated accurate identification of forest beetle species from laboratory camera images of field trap samples using deep learning. *PLOS Sustainability and Transformation*.
- Bouhot-Delduc L., 2005. La gradation de la chenille processionnaire du pin a culminé sur la façade atlantique lors de l'hiver 2003-2004. Bilan de la santé des forêts en 2004, Département de la santé des forêts, ministère de l'Agriculture.
- Boukouvala M.C., Kavallieratos N.G., Skourti A., Pons X., Alonso C.L. *et al.*, 2022. *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Erebididae): current status of biology, ecology, and management in Europe with notes from North America. *Insects*, 13 (9), 854.
- Bourougaoui A., Ben Jamâa M.L., Robinet C., 2021. Has North Africa turned too warm for a Mediterranean forest pest because of climate change? *Climatic Change*, 165, 46. <https://doi.org/10.1007/s10584-021-03077-1>
- Bovey P., 1966. Le problème de la Tordeuse grise du mélèze dans les forêts alpines. *Bulletin de La Murithienne*, 83, 1-33.
- Bracalini M., Benigno A., Aglietti C., Panzavolta T., Moricca S., 2023. Thousand cankers disease in walnut trees in Europe: current status and management. *Pathogens*, 12, 164. <https://doi.org/10.3390/pathogens12020164>
- Branco M., Dhahri S., Santos M., Jamaa M.L.B., 2014. Biological control reduces herbivore's host range. *Biological Control*, 69, 59-64.
- Branco M., Brockerhoff E.G., Castagneyrol B., Orazio C., Jactel H., 2015. Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and the presence of congeneric native trees. *Journal of Applied Ecology*, 52 (1), 69-77.
- Branco S., Douma J.C., Brockerhoff E.G., Gomez-Gallego M., Marcais B. *et al.*, 2023. Eradication programs against non-native pests and pathogens of woody plants in Europe: which factors influence their success or failure? *NeoBiota*, 84, 281-317. <https://doi.org/10.3897/neobiota.84.95687>
- Branco S., Faccoli M., Brockerhoff E.G., Roux G., Jactel H. *et al.*, 2022. Preventing invasions of Asian longhorn beetle and citrus longhorn beetle: are we on the right track? *Journal of Pest Science*, 95, 41-66. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01431-x>
- Branco M., Nunes P., Roques A., Fernandes M.R., Orazio C. *et al.*, 2019. Urban trees facilitate the establishment of non-native forest insects. *NeoBiota*, 52, 25-46.
- Bras A., Avtzis D.N., Kenis M., Li H., Véték G. *et al.*, 2019. A complex invasion story underlies the fast spread of the invasive box tree moth (*Cydalima perspectalis*) across Europe. *Journal of Pest Science*, 92 (3), 1187-1202.
- Bras A., Lombaert E., Kenis M., Li H.M., Bernard A. *et al.*, 2022. The fast invasion of Europe by the box tree moth: an additional example coupling multiple introduction events, bridgehead effects and admixture events. *Biological Invasions*, 24, 3865-3883. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02887-3>
- Brasier C.M., 1991. *Ophiostoma novo-ulmi* sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics. *Mycopathologia*, 115, 151-161.
- Brasier C.M., Gibbs J.N., 1973. Origin of the Dutch elm disease in Britain. *Nature*, 242, 607-609.
- Breiman L., 2001. Random forests. *Machine Learning*, 45, 5-32.
- Brinquin A.-S., Martin J.-C., 2023. *Les Clés pour lutter contre la processionnaire du pin*, INRAE Édition.
- Brinquin A.S., Muller L., Guerin M., Gutleben C., 2020. Lutte contre la processionnaire du pin : évolution des pratiques. *Phytoma, la défense des végétaux*, 735, 39-44.

- Brinquin A.-S., Bailly C., Barbier F., Barthet C., Biga S., 2023. Processionnaire du chêne : vers un nouveau moyen de lutte ? *Phytoma, la défense des végétaux*, (762), 9-12.
- Britton K.O., White P., Kramer A., Hudler G., Carolina N. *et al.*, 2010. A new approach to stopping the spread of invasive insects and pathogens: early detection and rapid response via a global network of sentinel plantings. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 40, 109-114. <https://www.fs.usda.gov/research/treesearch/41193>
- Brockhoff E.G., Liebhold A.M., 2017. Ecology of forest insect invasions. *Biological Invasions*, 19 (11), 3141-3159. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1514-1>
- Brockhoff E.G., Jones D.C., Kimberley M.O., Suckling D.M., Donaldson T., 2006. Nationwide survey for invasive wood-boring and bark beetles (Coleoptera) using traps baited with pheromones and kairomones. *Forest Ecology and Management*, 228 (1-3), 234-240. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.046>
- Brown N., Inward D.J., Jeger M., Denman S., 2015. A review of *Agrilus biguttatus* in UK forests and its relationship with acute oak decline. *Forestry: International Journal of Forest Research*, 88 (1), 53-63.
- Brown N., Jeger M., Kirk S., Williams D., Xu X. *et al.*, 2017. Acute oak decline and *Agrilus biguttatus*: the co-occurrence of stem bleeding and D-shaped emergence holes in Great Britain. *Forests*, 8 (3), 87.
- Brua C., 2014. La pyrale du buis : le point sur cette espèce envahissante. *Phytoma*, 67516-22.
- Brunier L., Delpont F., Gauquelin X., 2020. *Guide de gestion des crises sanitaires en forêt*, 2^e édition, RMT AForce, 28 p.
- Büntgen U., Liebhold A., Nievergelt D., Wermelinger B., Roques A. *et al.*, 2020. Return of the moth: rethinking the effect of climate on insect outbreaks. *Oecologia*, 192, 543-552. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04585-9>
- Bybee F.L., Millar J.G., Paine T.D., Campbell K., Hanlon C.C., 2004a. Effect of temperature on fecundity and longevity of *Phoracantha recurva* and *P. semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology*, 33, 138-146.
- Bybee F.L., Millar J.G., Paine T.D., Campbell K., Hanlon C.C., 2004b. Seasonal development of *Phoracantha recurva* and *P. semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in southern California. *Environmental Entomology*, 33, 1232-1241.
- Caillaud C., Somot S., Douville H., Alias A., Bastin S. *et al.*, 2023. Mediterranean heavy precipitation events in a warmer climate: robust versus uncertain changes with a large convection-permitting model ensemble. *ESS Open Archive*, <https://doi.org/10.22541/essoar.168987136.64498273/v1>
- Canelles Q., Aquilué N., Brotons L., 2022. Anticipating *B. sempervirens* viability in front of *C. perspectalis* outbreaks, fire, and drought disturbances. *Science of the Total Environment*, 810151331.
- Canelles Q., Aquilué N., James P.M., Lawler J., Brotons L., 2021. Global review on interactions between insect pests and other forest disturbances. *Landscape Ecology*, 36, 945-972.
- Cano B., Cousseau G., Dowkiw A., Husson C., Marçais B. *et al.*, 2021. *Le Frêne face à la chalarose*, Éditions CNPF-IDF, 410 p.
- Capelli M., Morel E., Colombel E., Tabone E., 2022. Des chauves-souris contre la Pyrale du buis. *Insectes*, (206), 13-16.
- Caradima B., Schuwirth N., Reichert P., 2019. From individual to joint species distribution models: a comparison of model complexity and predictive performance. *Journal of Biogeography*, 46 (10), 2260-2274. <https://doi.org/10.1111/jbi.13668>
- Cardim Ferreira Lima M., Damascena de Almeida Leandro M.E., Valero C., Pereira Coronel L.C., Gonçalves Bazzo C.O., 2020. Automatic detection and monitoring of insect pests: a review. *Agriculture*, 10 (5), 161. <https://doi.org/10.3390/agriculture10050161>
- Carlson C.J., 2020. Embarcadero: species distribution modelling with Bayesian additive regression trees in R. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13389>
- Castagneyrol B., Jactel H., Vacher C., Brockhoff E.G., Koricheva J., 2014. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology*, 51 (1), 134-141.

- Casteels H., Witters J., Vandierendonck S., Van Remoortere L., Goossens F., 2011. First report of *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae) in Belgium. *In: Proceedings of the 63rd International Symposium on Crop Protection*, Ghent, 76, 151-155.
- Caudullo G., Welk E., San-Miguel-Ayaz J., 2017. Chorological maps for the main European woody species. *Data in Brief*, 12, 662-666. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>
- Cavaletto G., Faccoli M., Marini L., Spaethe J., Magnani G. *et al.*, 2020. Effect of trap color on captures of bark-and wood-boring beetles (Coleoptera: Buprestidae and Scolytinae) and associated predators. *Insects*, 11 (11), 749. <https://doi.org/10.3390/insects11110749>
- Cavaletto G., Faccoli M., Marini L., Spaethe J., Giannone F. *et al.*, 2021. Exploiting trap color to improve surveys of longhorn beetles. *Journal of Pest Science*, 94 (3), 871-888. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01303-w>
- Cerrato R., Cherubini P., Büntgen U., Coppola A., Salvatore M.C. *et al.*, 2019. Tree-ring-based reconstruction of larch budmoth outbreaks in the Central Italian Alps since 1774 CE. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 12, 289-296. <https://doi.org/10.3832/ifer2533-012>
- Chararas C., 1968. Rôle de *Phoracantha semipunctata* Fab. (Coléoptère: Cerambycidae xylophage) dans le dépérissement des Eucalyptus en Tunisie et étude des phases de vitalité des différentes espèces. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences de Paris*, 267, 1293-1296.
- Chararas C., 1969. Biologie et écologie de *Phoracantha semipunctata* F. (Coléoptère: Cerambycidae xylophage) ravageur des eucalyptus, et méthodes de protection des Peuplements. *Annales INRF Tunisie*, 2, 1-37.
- Chararas C., Schoenberger A., Poupon H., 1969. Variations de la vitalité de la pression osmotique de divers Eucalyptus, en fonction des conditions écologiques et rôle de *Phoracantha semipunctata* F. (Coléoptère: Cerambycidae xylophage). *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences de Paris*, 267, 2697-2700.
- Charbonnier Y., Gäüzère P., van Halder I., Nezan J., Barnagaud J.Y. *et al.*, 2016. Deciduous trees increase bat diversity at stand and landscape scales in mosaic pine plantations. *Landscape Ecology*, 31, 291-300.
- Charles J.G., Nef L., Allegro G., Collins C.M., Delplanque A. *et al.*, 2014. Insect and other pests of poplars and willows. *In: Poplars and Willows: Trees for Society and the Environment* (J.G. Isebrands, J. Richardson, eds), CAB International, Wallingford, 459-526.
- Chauzat M.P., Purvis G., Dunne R., 2002. Release and establishment of a biological control agent, *Psyllaephagus pilosus* for eucalyptus psyllid (*Ctenarytaina eucalypti*) in Ireland. *Annals of Applied Biology*, 141 (3), 293-304.
- Chen H., Gao Z., Zhou J., Chen H., 2005. Bionomics of the box-tree pyralis, *Diaphania perspectalis*. *Jiangxi Plant Protection*, 281-4.
- Chevalier H., Sardin T., 2021. La reconstitution en climat changeant. *Rendez-vous technique de l'ONE*, 69-70, 68-71.
- Choufany M., Martinetti D., Senoussi R., Morris C.E., Soubeyrand S., 2021. Spatiotemporal large-scale networks shaped by air mass movements. *Frontiers in Applied Mathematics and Statistics*, 6, 602621. <https://doi.org/10.3389/fams.2020.602621>
- Christiansen E., 1985. Ips/Ceratocystis-infection of Norway spruce: what is a deadly dosage? 1. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 99 (1-5), 6-11.
- Chuine I., 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>
- Cinotti B., 1996. Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^e siècle. *Revue forestière française*, XLVIII (6), 547-562.
- Claessens H., 2001. Faut-il bannir l'épicéa au nom de la gestion durable? *Forêt wallonne*, 49-50, 36-44.
- Clark K.L., Skowronski N., Hom J., 2010. Invasive insects impact forest carbon dynamics. *Global Change Biology*, 16 (1), 88-101.
- Cocquempot C., Lindelöw A., 2010. Longhorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae). *In: Alien Terrestrial Arthropods of Europe* (A. Roques *et al.*, eds). *BioRisk*, 4 (1), 193-218. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.56>

- Cocquemot C., Malausa J.C., Thaon M., Brancaccio L., 2012. Le Psylle du Gommier rouge (*Glycaspis brimblecombei* Moore) introduit sur les eucalyptus de France (Hemiptera, Psyllidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 117 (3), 363-370.
- Cocquemot C., Henin J.M., Jourez B., Rapuzzi P., Roques A. *et al.*, 2022. État de l'invasion de *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) au plan international et réflexion sur sa première interception en Belgique (Coleoptera, Cerambycidae, Cerambycinae, Hesperophanini). *Belgian Journal of Entomology*, 129, 1-24.
- Coleman T.W., Graves A.D., Heath Z., Flowers R.W., Hanavan R.P. *et al.*, 2018. Accuracy of aerial detection surveys for mapping insect and disease disturbances in the United States. *Forest Ecology and Management*, 430321-336.
- Collin F.-D., Durif G., Raynal L., Lombaert E., Gautier M. *et al.*, 2021. Extending Approximate Bayesian Computation with supervised machine learning to infer demographic history from genetic polymorphisms using DIYABC Random Forest. *Molecular Ecology Resources*, 21, 2598-2613.
- Condrashoff S.F., 1961. Three new species of *Contarinia* (Diptera: Cecidomyiidae) in Douglas-fir needles. *The Canadian Entomologist*, 93 (2), 123-130, illus.
- Condrashoff S.F., 1962. Douglas-fir needle midges-pests of christmas trees in British Columbia. Canada departement of forestry, 7 p.
- Coope G.R., 1986. Coleoptera analysis. In: *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology* (B.E. Berglund, ed), John Wiley & Sons, 703-713.
- Costanzi M., Malausa J.C., Cocquemot C., 2003. Un nouveau psylle sur les Eucalyptus de la Riviera Ligure et de la Côte d'Azur. Premières observations de *Ctenarytaina spatulata* Taylor dans le Bassin méditerranéen occidental. *Phytoma*, 556, 48-51.
- Cours J., Larrieu L., Sallé A., Bouget C., 2023. Conséquences des coupes sanitaires sur la résilience des écosystèmes forestiers perturbés : une revue de la littérature. *Revue forestière française*, 74 (2), 201-221. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7595>
- Couturier S., Panonacle S., 2023. Rapport d'information sur l'adaptation au changement climatique de la politique forestière et la restauration des milieux forestiers. Rapporteuse, députées.
- Coyle D.R., Adams J., Bullas-Appleton E., Llewellyn J., Rimmer A. *et al.*, 2022. Identification and management of *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae) in North America. *Journal of Integrated Pest Management*, 13 (1), 24.
- Daisie, 2009. *Handbook of Alien Species in Europe*, Springer, Dordrecht. <https://www.gbif.org/fr/dataset/39f36f10-559b-427f-8c86-2d28afff68ca/metrics>
- Dajoz R., 1980. *Écologie des insectes forestiers*, Gauthier-Villars, Paris, 530 p.
- Daly E.Z., Chabrierie O., Massol F., Facon B., Hess M.C.M. *et al.*, 2023. A synthesis of biological invasion hypotheses associated with the introduction-naturalisation-invasion continuum. *Oikos*, e09645.
- Dang Y.-Q., Zhang Y.-L., Wang X.-Y. *et al.*, 2021. Retrospective analysis of factors affecting the distribution of an invasive wood-boring insect using native range data: the importance of host plants. *Journal of Pest Science*, 94, 981-990. <https://doi.org/10.1007/s10340-020-01308-5>
- Dardeau F., Deprost E., Laurans F., Lainé V., Lieutier F. *et al.*, 2014a. Resistant poplar genotypes inhibit pseudogall formation by the woolly poplar aphid, *Phloeomyzus passerinii* Sign. *Trees*, 28, 1007-1019.
- Dardeau F., Pointeau S., Ameline A., Pointeau S., Ameline A. *et al.*, 2014b. Host manipulation by a herbivore optimizes its feeding behaviour. *Animal Behaviour*, 95, 49-56.
- Dardeau F., Berthier A., Feinard-Duranceau M., Brignolas F., Laurans F. *et al.*, 2015. Tree genotype modulates the effects of water deficit on a plant-manipulating aphid. *Forest Ecology and Management*, 353, 118-125.
- David G., 2014. Étude des capacités de dispersion de *Monochamus galloprovincialis* vecteur du nématode du pin *Bursaphelenchus xylophilus*. Thèse de l'université de Bordeaux, 161 p.
- David G., Giffard B., Piou D., Jactel H., 2014. Dispersal capacity of *Monochamus galloprovincialis*, the European vector of the pine wood nematode, on flight mills. *Journal of Applied Entomology*, 138, 566-576.

- De Beer Z.W., Marincowitz S., Duong T.A., Wingfield M.J., 2017. *Bretziella*, a new genus to accommodate the oak wilt fungus, *Ceratocystis fagacearum* (Microascales, Ascomycota). *MycKeys*, 27, 1-19. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.27.20657>
- Defferier T., Venard M., Colombel E., Tabone E., 2018. Techniques d'élevage de la pyrale du buis. *In : Colloque scientifique sur les bioagresseurs du buis*, Végéphy, Tours, France.
- Defferier T., Enriquez T., Venard M., Cartier A., Colombel E. *et al.*, 2016. Biocontrol of *Cydalima perspectalis* (lepidopteran pest): study of the chemical compounds linked to the box tree ecosystem and impacting the relationship between pest host, plant host and parasitoid. *In: 7th Annual Meeting of the EFOR Network*, Adalep, Paris.
- de la Fuente B., Saura S., Beck P.S.A., 2018. Predicting the spread of an invasive tree pest: the pine wood nematode in Southern Europe. *Journal of Applied Ecology*, 55 (5), 2374-2385. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13177>
- Delpont F., Albert A., Ulrich E., 2021. La crise des scolytes de l'épicéa : une tempête silencieuse. *Rendez-vous technique de l'ONF*, 69-70, 3-4.
- Démolin G., 1969. Bioécologie de la Processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. Incidence des facteurs climatiques. Report, 21.
- Denman S., Brown N., Kirk S., Jeger M., Webber J., 2014. A description of the symptoms of Acute Oak Decline in Britain and a comparative review on causes of similar disorders on oak in Europe. *Forestry: International Journal of Forest Research*, 87 (4), 535-551.
- Desprez-Loustau M.L., Marçais B., Nageleisen L.M., Piou D., Vannini A., 2006. Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63, 597-612.
- DGF (Direction générale des forêts), 2005. Résultats du 2^e Inventaire forestier et pastoral national. Ministère de l'Agriculture, des ressources en Eau et de la Pêche. Tunisie, 129 p.
- DGF (Direction générale des forêts), 2010. Résultats du 2^e Inventaire forestier et pastoral national. Ministère de l'Agriculture de Tunisie, 180 p. + annexes.
- Dhahri S., Ben Jamâa M.L. 2007. *Ophelimus* sp. (Hym. Eulophidae), un nouvel ravageur des eucalyptus en Tunisie. *In : Actes des 14^{es} Journées de l'IRESA*, 6-7 décembre 2007, 798-805.
- Dhahri S., Ben Jamâa M.H., 2008. Les insectes ravageurs des Eucalyptus en Tunisie. *Annales de l'INR-GREF*, 12 (2), n° spécial, 363-372.
- Dhahri S., Ben Jamâa M.L., Lo Verde G., 2010. First Record of *Leptocybe invasa* and *Ophelimus maskelli* Eucalyptus Gall Wasps in Tunisia. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 5 (2), 231-236.
- Dhahri S., Ben Jamâa M.L., Garcia A., Boavida C., Branco M., 2014. Presence of *Glycaspis brimblecombei* and its parasitoid *Psyllaephagus bliteus* in Tunisia and Portugal. *Silva Lusitana*, 22 (1), 99-115.
- Dhahri S., Lieutier F., Charfi F., Ben Jamâa M.L., 2016. Distribution, preference and performance of *Phoracantha recurva* and *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera Cerambycidae) on various *Eucalyptus* species in Tunisia. *Redia*, XCIX, 83-95.
- Dhahri S., Romdhani A. Ezzine O., Ben Jamâa M.L., 2020. Notes sur la biologie d'*Avetianella longoi* Siscaro (Hymenoptera Encyrtidae), parasitoïde oophage de *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Coleoptera Cerambycidae) en Tunisie. *Les Annales de l'INR-GREF*, 21, 125-141.
- Diagne C., Leroy B., Vaissière A.-C., Gozlan R.E., Roiz D. *et al.*, 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592, 571-576.
- Di Domenico F., Lucchese F., Magri D., 2012. *Buxus* in Europe: Late Quaternary dynamics and modern vulnerability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14 (5), 354-362.
- Dobzhansky T., Wright S., 1941. Genetics of natural populations. V. Relations between mutation rate and accumulation of lethals in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 26, 23-51.
- Domingo D., Vicente-Serrano S.M., Gómez C., Olano J.M., Sangesa-Barreda G., 2024. Summer heat waves could counterbalance the increasing incidence of pine processionary due to warmer winters in Mediterranean pine forests. *Forest Ecology and Management*, 555, 121695.
- Doonan J.M., Broberg M., Denman S., McDonald J.E., 2020. Host-microbiota-insect interactions drive emergent virulence in a complex tree disease. *Proceedings of the Royal Society B*, 287, 20200956. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0956>

- Dormont L., Baltensweiler W., Choquet R., Roques A., 2006. Larch- and pine-feeding host races of the larch bud moth (*Zeiraphera diniana*) have cyclic and synchronous population fluctuations. *Oikos*, 115, 299-307. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.151010.x>
- Douma J.C., van Der Werf W., Hemerik L., Magnusson C., Robinet C., 2017. Development of a pathway model to assess the exposure of European pine trees to pine wood nematode via the trade of wood. *Ecological Applications*, 27 (3), 769-785. <https://doi.org/10.1002/eap.1480>
- Douma B., van der Werf W., Hemerik L., Magnusson C., Robinet C., 2016. Repository containing the pathway model developed for the paper "Development of a pathway model to assess the exposure of European pine trees to pine wood nematode via the trade of wood". *Ecological Applications*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.164857>
- Dourojeanni M.J., 1971. *Catalogue des Coléoptères de Belgique*, fasc. V, 100-101 : catalogue raisonné des Scolytidae et Platypodidae. *Société royale d'entomologie de Belgique*, Bruxelles.
- Drag L., Cizek L., 2018. Radio-tracking suggests high dispersal ability of the great capricorn beetle (*Cerambyx cerdo*). *Journal of Insect Behavior*, 31 (2), 138-143.
- Drias, 2020. Les nouvelles projections climatiques de référence DRIAS 2020 pour la métropole. <https://www.drias-climat.fr/document/rapport-DRIAS-2020-red3-2.pdf>
- Droissart V., Azandi L., Onguene E.R., Savignac M., Smith T.B. *et al.*, 2021. PICT: a low-cost, modular, open-source camera trap system to study plant-insect interactions. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 1389-1396. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13618>
- DSF, 2023. Information technique. Département de la santé des forêts, pôle Bourgogne-Franche-Comté, août 2023.
- Duan J.J., Schmude J.M., Petrice T.R., Bauer L.S., Poland T.M. *et al.*, 2023. Successful establishment, spread, and impact of the introduced parasitoid *Spathius galinae* (Hymenoptera: Braconidae) on emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae) populations in postinvasion forests in Michigan. *Journal of Economic Entomology*, 116 (5), 1518-1528. <https://doi.org/10.1093/jee/toad149>
- Dubois G., 2012. Le point sur les « infrastructures agro-écologiques » : état des lieux dans les communes françaises. Commissariat au développement durable, n° 145.
- Dubuisson B., Bernus S., Corre L., Drouin A., 2020. Évolution des précipitations en France métropolitaine au cours des dernières décennies. In : *Actes du XXXIII^e Colloque de l'Association internationale de climatologie, changement climatique et territoires* (V. Bonnardot, H. Quenol, eds), 1^{er}-4 juillet 2020, Rennes, 247-252. https://aic2020rennes.sciencesconf.org/data/pages/Actes_AIC.pdf
- Dulaurent A.M., Porté A.J., Van Halder I., Vetillard F., Menassieu P. *et al.*, 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 14 (1), 19-27.
- Dutrieux R., Féret J.-B., Ose K., 2021. Mise au point d'une méthode reproductible pour le suivi généralisé des dégâts de scolytes par télédétection satellitaire. *Rendez-Vous techniques ONF*, 69-70, spécial « Gestion de crise : l'exemple de la crise scolytes », 37-44.
- Dzurenko M., Hulcr J., 2022. Ambrosia beetles. *Current Biology*, 32, R61-R62.
- Eckert N., Rigolot E., Caquet T., Naaim M., 2021. Les risques environnementaux en 2020 : bilan et leçons d'une réflexion prospective à INRAE. hal-03278410
- EFSA (European Food Safety Authority), 2017a. Scientific opinion on the pest categorisation of *Ips typographus*. *EFSA Journal*, 15 (7), 4881, 23. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.4881>
- EFSA (European Food Safety Authority), 2017b. Scientific opinion on the pest categorisation of *Dendroctonus micans*. *EFSA Journal*, 15 (7), 4880, 25. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2017.4880>
- EFSA (European Food Safety Authority), Schans J., Schrader G., Delbianco A., Graziosi I. *et al.*, 2020. Pest survey card on *Agrilus planipennis*. *EFSA Supporting Publication 2020*, EN-1945, 43 p. <https://doi.org/10.2903/sp.efsa.2020.EN-1945>
- Elith J., Leathwick J.R., Hastie T., 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77, 802-813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- EPPO, 2015. Pest risk analysis for thousand cankers disease (*Geosmithia morbida* and *Pityophthorus juglandis*). EPPO, Paris. http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRA_intro.htm

- EPPO, 2019. Mini data sheet on *Contarinia pseudotsugae*. European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) global database. https://gd.eppo.int/download/doc/1408_minids_CONTPS.pdf
- EPPO, 2024. *Cydalima perspectalis* (DPHNPE), World distribution, EPPO Global Database. <https://gd.eppo.int/taxon/DPHNPE/distribution>
- Eschen R., Roques A., Santini A., 2015. Taxonomic dissimilarity in patterns of interception and establishment of alien arthropods, nematodes and pathogens affecting woody plants in Europe. *Diversity and Distributions*, 21 (1), 36-45. <https://doi.org/10.1111/ddi.12267>
- Eschen R., Holmes T., Smith D., Roques A., Santini S. *et al.*, 2014. Likelihood of establishment of tree pests and diseases based on their worldwide occurrence as determined by hierarchical cluster analysis. *Forest Ecology and Management*, 315, 103-111. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.021>
- Eschen R., O'Hanlon R., Santini A., Vannini A., Roques A. *et al.*, 2019a. Safeguarding global plant health: the rise of sentinels. *Journal of Pest Science*, 92 (1), 29-36. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1041-6>
- Eschen R., De Groot M., Glavendekić M., Lacković N., Matosević D. *et al.*, 2019b. Spotting the pests of tomorrow-sampling designs for detection of species associations with woody plants. *Journal of Biogeography*, 46 (10), 2159-2173. <https://doi.org/10.1111/jbi.13670>
- Esper J., Büntgen U., Frank D.C., Nievergelt D., Liebhold A., 2007. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 274, 671-679. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0191>
- Estoup A., Lombaert E., 2022. Reconstruire les routes d'invasion par des approches de génétique des populations. In: *Crises sanitaires en agriculture : les espèces invasives sous surveillance*, Versailles, Éditions Quæ, coll. Savoir-faire.
- Evans H.F., Moraal L.G., Pajares J.A., 2004. Biology, ecology and economic importance of Buprestidae and Cerambycidae. In: *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis* (F. Lieutier *et al.*, eds), Dordrecht, éditions Kluwer, 447-474.
- Evans H.F., McNamara D.G., Braasch H., Chadoeuf J., Magnusson C., 1996. Pest risk analysis (PRA) for the territories of the European Union (as PRA area) on *Bursaphelenchus xylophilus* and its vectors in the genus *Monochamus*. *Bulletin OEPP*, 26, 199-249.
- Evans H.P., 2015. Project No: 265483. Project Acronym: REPHRAME. Project Full Name: Development of improved methods for detection, control and eradication of pine wood nematode in support of EU Plant Health policy. Final Report. Rapport final. Commission européenne. http://www.rephrame.eu/uploads/rephrame_final_report_summary.pdf
- Everaerts C., Grégoire J.-C., Merlin J., 1988. The toxicity of spruce monoterpenes against bark beetles and their associates. In: *Mechanisms of Woody Plant Defenses Against Insects* (W.J. Mattson *et al.*, eds), Springer Verlag, New York, 331-340.
- Eyles A., Bonello P., Ganley R., Mohammed C., 2010. Induced resistance to pests and pathogens in trees. *New Phytologist*, 185 (4), 893-908.
- Fan J.T., Denux O., Courtin C., Bernard A., Javal M. *et al.*, 2019. Multicomponent blends for trapping native and exotic longhorn beetles at potential points-of-entry and in forests. *Journal of Pest Science*, 92, 281-297.
- Fang J., Wang Z., Tang Z. (eds), 2011. *Atlas of Woody Plants in China: Distribution and Climate*, Heidelberg, New York/Beijing, Springer, Higher Education Press, 2000 p.
- FAO, 2019. Guide to the classical biological control of insect pests in planted and natural forests, by M. Kenis, B.P. Hurley, F. Colombari, S. Lawson, J. Sun, C. Wilken, R. Weeks, S. Sathyapala. FAO Forestry Paper No. 182. Rome, Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Feldtrauer J.-F., Feltrauer J.-J., Brua C., 2009. Premiers signalements en France de la Pyrale du Buis *Diaphania perspectalis* (Walker, 1859), espèce exotique envahissante s'attaquant aux Buis. *Bulletin de la Société entomologique de Mulhouse*, 65 (4), 55-58.
- Feng Y., Schmid B., Loreau M., Forrester D.I., Fei S. *et al.*, 2022. Multispecies forest plantations outyield monocultures across a broad range of conditions. *Science*, 376 (6595), 865-868.
- Fick S.E., Hijmans R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

- Fielding N.J., Evans H.F., 1997. Biological control of *Dendroctonus micans* (Scolytidae) in Great Britain. *Biocontrol News and Information*, 18, 51-60.
- Figo M.D.L., 1981. A *Phoracantha semipunctata* Fabr. (Coleoptera-Cerambycidae). Praga dos eucaliptos. Notas Técnico-Científicas INIA, Estação Florestal Nacional.
- Floris I., Cocco A., Buffa F., Mannu R., Satta A., 2018. Insect pest of *Eucalyptus* plantations in Sardinia (Italy). *Redia*, 101, 61-71.
- Flower C.E., Knight K.S., Rebbeck J., Gonzalez-Meler M.A., 2013. The relationship between the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) and ash (*Fraxinus* spp.) tree decline: using visual canopy condition assessments and leaf isotope measurements to assess pest damage. *Forest Ecology and Management*, 303, 143-147.
- Fonseca L., Cardoso J.M.S., Lopes A., Pestana M., Abreu F. *et al.*, 2012. The pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Madeira Island. *Helminthologia*, 49, 96-103.
- Forster B., Odermatt O., 2017. Dégâts dus aux insectes, au gibier et aux petits rongeurs sur le douglas en Suisse. *La Forêt*, 70 (5), 13-15.
- Forzieri G., Jactel H., Bianchi A., Spinoni J., Somasundaram D. *et al.*, 2024. Ecosystem heterogeneity is key to limit the increasing climate-driven risks to European forests. *OneEarth*, 7, 1-17.
- Fraimout A., Debat V., Fellous S., Hufbauer R.A., Foucaud J. *et al.*, 2017. Deciphering the routes of invasion of *Drosophila suzukii* by means of ABC Random Forest. *Molecular Biology and Evolution*, 34, 980-996.
- Franceschi V.R., Krokene P., Christiansen E., Krekling T., 2005. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167 (2), 353-376.
- Franjević M., Poršinsky T., Đuka A., 2016. Integrated oak timber protection from ambrosia bark beetles: economic and ecological importance in harvesting operations. *Croatian Journal of Forest Engineering*, 37 (2), 353-364.
- Futai K., 2013. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annual Review of Phytopathology*, 51, 61-83.
- Gale G.A., DeCecco J.A., Marshall M.R., McClain W.R. Cooper R.J., 2001. Effects of gypsy moth defoliation on forest birds: an assessment using breeding birds census data. *Journal of Field Ornithology*, 72 (2), 291-304.
- Gallina V., Torresan S., Critto A., Sperotto A., Glade T. *et al.*, 2016. A review of multi-risk methodologies for natural hazards: consequences and challenges for a climate change impact assessment. *Journal of Environmental Management*, 168, 123-132.
- Gandhi K.J., Herms D.A., 2010. North American arthropods at risk due to widespread *Fraxinus* mortality caused by the alien emerald ash borer. *Biological Invasions*, 12 (6), 1839-1846.
- Garcia A., Vaz P.G., Franco J.C., Nunes P., Jactel H., Branco M., 2022. Urban tree isolation affects the abundance of its pests and their natural enemies. *Landscape and Urban Planning*, 227, 104515.
- Gaudry J., 2019. La cécidomyie du douglas, état des lieux et risques pour le douglas. MASA, 6 p. <https://agriculture.gouv.fr/la-cecidomyie-du-douglas-situation-et-connaissances-sur-cette-mouche-americaine-detectee-en-france>
- GBIF.org, 2023. Occurrence download. <https://doi.org/10.15468/dl.y6yst6>
- Geiger M., Moriniere J., Hausmann A., Haszprunar G., Wägele W. *et al.*, 2016. Testing the Global Malaise Trap Program: how well does the current barcode reference library identify flying insects in Germany? *Biodiversity Data Journal*, 4, e10671. <https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e10671>
- Georgiev K.B., Beudert B., Bässler C., Feldhaar H., Heibl C. *et al.*, 2021. Forest disturbance and salvage logging have neutral long-term effects on drinking water quality but alter biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 495, 119354.
- Géri C., 1980. Application des méthodes d'études démécologiques aux insectes défoliateurs forestiers. Cas de *Diprion pini* L. (Hymenoptère Diprionidae). Dynamique des populations de la Processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff (Lepidoptera Thaumetopoeidae) dans l'île de Corse. Thèse, université de Paris-Sud Centre d'Orsay, 249 p.

- Gidoïn C., Roques L., Boivin T., 2015. Linking niche theory to ecological impacts of successful invaders: insights from resource fluctuation-specialist herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84, 396-406.
- Gilbert M., Vouland G., Grégoire J.-C., 2001. Past attacks influence host selection by the solitary bark beetle *Dendroctonus micans*. *Ecological Entomology*, 26, 133-142.
- Gilles A., Lisein J., Cansell J., Latte N., Piedallu C., Claessens H., 2024. Spatial and remote sensing monitoring shows the end of the bark beetle outbreak on Belgian and north-eastern France Norway spruce (*Picea abies*) stands. *Environmental Monitoring and Assessment*, 196, 226. <https://doi.org/10.1007/s10661-024-12372-0>
- Gillette M., Saintonge E.-X., 2023. Scolytes sur douglas : une réelle menace ? <https://agriculture.gouv.fr/bilans-annuels-en-sante-des-forets>
- Gninenko Y.I., Shiryaeva N.V., Shurov V.I., 2014. The box tree moth: a new invasive pest in the Caucasian Forests. *Plant Health: Research and Practice*, 1 (7), 32-39.
- Gorobtsova O.N., Chadaeva V.A., Pshegusov R.K., Gedgafova F.V., Uligova T.S. *et al.*, 2022. The current state of forest ecosystems in the Khosta Yew-Boxwood Grove. *Environmental Monitoring and Assessment*, 195 (1), 183.
- Gossner M.M., Falck K., Weisser W.W., 2019. Effects of management on ambrosia beetles and their antagonists in European beech forests. *Forest Ecology and Management*, 437, 126-133.
- Göttlein A., Weis W., Ettl R., Raspe S., Rothe A., 2023. Long-term effects of clearcut and selective cut on seepage chemistry in a N-saturated spruce stand-case study Höglwald. *Forest Ecology and Management*, 533, 120831.
- Grégoire J.-C., 1988. The greater European spruce beetle. In: *Dynamics of Forest Insect Populations* (A.A. Berryman, ed.), Plenum, New York, 455-478.
- Grégoire J.-C., Raffa K.F., Lindgren B.S., 2015. Economics and politics of bark beetles. In: *Bark Beetles, Biology and Ecology of Native and Invasive Species* (F. Vega, R. Hofstetter, eds), 1st edition, Academic Press, 585-613. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00015-0>
- Grégoire J.-C., Raty L., Drumont A., De Windt N., 1997. Pheromone mass-trapping: does it protect windfalls from attack by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae)? In: *Integrating Cultural Tactics into the Management of Bark Beetle and Reforestation Pests* (J.-C. Grégoire *et al.*, eds), Proceedings of the IUFRO Conference, 1-4 September 1996, USDA, Forest Service General Technical Report NE-236, Vallombrosa, Italy, 1-8.
- Grégoire J.-C., Merlin J., Jaffuel R., Denis P., Lafont P. *et al.*, 1986. Élevage à petite et moyenne échelle du prédateur *Rhizophagus grandis* Gyll. en vue de la lutte biologique contre *Dendroctonus micans* Kug. *Revue forestière française*, XXXVIII (5), 457-464.
- Grégoire J.-C., Merlin J., Pasteels J.M., Jaffuel R., Vouland G. *et al.*, 1985. Biocontrol of *Dendroctonus micans* by *Rhizophagus grandis* in the Massif Central (France). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 99 (2), 182-190.
- Gruffudd H.R., Jenkins T.A.R., Evans H.F., 2016. Using an evapo-transpiration model (ETpN) to predict the risk and expression of symptoms of pine wilt disease (PWD) across Europe. *Biological Invasions*, 18, 2823-2840. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1173-7>
- Guérin M., Tabone E., Martin J.C., Lacordaire A.I., Gutleben C. *et al.*, 2016. Pyrale du buis : vers une stratégie de gestion durable. *Phytoma, la défense des végétaux*, (697), 26-30.
- Guichard S., Kriticos D.J., Leriche A., Worner S.P., Kean J.M. *et al.*, 2010. Evidence of active or passive downwind dispersal in mark-release-recapture of moths. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 134 (2), 160-169.
- Guyot V., Castagneyrol B., Vialatte A., Deconchat M., Selvi F. *et al.*, 2015. Tree diversity limits the impact of an invasive forest pest. *PloS ONE*, 10 (9), e0136469.
- Haack R.A., 2001. Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at US ports of entry: 1985-2000. *Integrated Pest Management Reviews*, 6, 253-282.
- Haack R.A., Petrice T., 2019. Historical population increases and related inciting factors of *Agrilus anxius*, *Agrilus bilineatus*, and *Agrilus granulatus liragus* (Coleoptera: Buprestidae) in the Lake States (Michigan, Minnesota, and Wisconsin). *The Great Lakes Entomologist*, 52, 21-33.

- Haack R.A., Britton K.O., Brockerhoff E.G., Cavey J.F., Garrett L.J. *et al.*, 2014. Effectiveness of the International Phytosanitary Standard ISPM No. 15 on Reducing Wood Borer Infestation Rates in Wood Packaging Material Entering the United States. *PLoS ONE*, 9 (5), e96611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096611>
- Haddan M., Lieutier F., 2005. Comparison of the length of the life cycle, population abundance and fecundity of *Phoracantha semipunctata* Fabricius and *P. recurva* Newman, two xylophagous pests of Eucalyptus in Morocco. In: *Entomological Research in Mediterranean Forest Ecosystems* (F. Lieutier, D. Ghaioule, eds), Inra Éditions, 209-217.
- Hagel J.M., Yeung E.C., Facchini P.J., 2008. Got milk? The secret life of laticifers. *Trends Plant Science*, 13 (12), 631-639.
- Hagiwara T., Ishihara M.I., Takabayashi J., Hiura T., Shiojiri K., 2021. Effective distance of volatile cues for plant-plant communication in beech. *Ecology and Evolution*, 11 (18), 12445-12452.
- Halldórsson G., Benediktz T., Eggertsson O., Oddsdóttir E.S., Óskarsson H., 2003. The impact of the green spruce aphid *Elatobium abietinum* (Walker) on long-term growth of Sitka spruce in Iceland. *Forest Ecology and Management*, 181, 281-287.
- Haller B.C., Messer P.W., 2019. SLiM 3: forward genetic simulations beyond the Wright-Fisher Model. *Molecular Biology and Evolution*, 36, 632-637.
- Haran J., Roques A., Bernard A., Robinet C., Roux G., 2015. Altitudinal barrier to the spread of an invasive species: could the pyrenean chain slow the natural spread of the pinewood nematode? *PLoS ONE*, 10 (7), e0134126.
- Haran J., Rousselet J., Tellez D., Roques A., Roux G., 2017a. Phylogeography of *Monochamus galloprovincialis*, the European vector of the PWN. *Journal of Pest Science*. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0878-4>
- Haran J., Rossi J.P., Pajares J.A., Bonifacio L., Naves P. *et al.*, 2017b. Multi-scale and multi-site resampling of study area in spatial genetics: implications for flying insect species. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.4135>
- Hebert P.D., Cywinska A., Ball S.L., DeWaard J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 270 (1512), 313-321.
- Heimpel G.E., Mills N.J., 2017. *Biological Control*, Cambridge University Press.
- Henery M.L., 2011. The constraints of selecting for insect resistance in plantation trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 13 (2), 111-120.
- Henricot B., Wedgwood E., 2013. Evaluation of foliar fungicide sprays for the control of Boxwood Blight, caused by the fungus *Cylindrocladium buxicola*. *Plant Health Progress*, 14 (1), 2.
- Hérard F., Ciampitti M., Maspero M., Krehan H., Benker U. *et al.*, 2006. *Anoplophora* species in Europe: infestations and management processes. *EPPO Bulletin*, 36 (3), 470-474. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2006.01046.x>
- Herms D.A., McCullough D.G., 2014. Emerald ash borer invasion of North America: history, biology, ecology, impacts, and management. *Annual Review of Entomology*, 59, 13-30.
- Hicke J.A., Meddens A.J., Kolden C.A., 2016. Recent tree mortality in the western United States from bark beetles and forest fires. *Forest Science*, 62 (2), 141-153. <https://doi.org/10.5849/forsci.15-086>
- Hlásny T., König L., Krokene P., Lindner M., Montagné-Huck C. *et al.*, 2021a. Bark beetle outbreaks in Europe: state of knowledge and ways forward for management. *Current Forestry Reports*, 7 (3), 138-165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
- Hlásny T., Zimová S., Merganičová K., Štěpánek P., Modlinger R. *et al.*, 2021b. Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: drivers, impacts, and management implications. *Forest Ecology and Management*, 490, 119075.
- Hogenhout S.A., Bos J.I., 2011. Effector proteins that modulate plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 14 (4), 422-428.
- Holuša J., Fiala T., Foit J., 2021. Ambrosia beetles prefer closed canopies: a case study in oak forests in Central Europe. *Forests*, 12 (9), 1223.
- Huang Y., Ji K., Jiang Z., Tang G., 2008. Genetic structure of *Buxus sinica* var. *parvifolia*, a rare and endangered plant. *Scientia Horticulturae*, 116 (3), 324-329.

- Hudgins E.J., Liebhold A.M., Leung B., 2020. Comparing generalized and customized spread models for nonnative forest pests. *Ecological Applications*, 30, e01988.
- Hulcr J., Dunn R.R., 2011. The sudden emergence of pathogenicity in insect-fungus symbioses threatens naive forest ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2866-2873. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1130>
- Hulme P.E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Hulme P.E., 2021. Unwelcome exchange: international trade as a direct and indirect driver of biological invasions worldwide. *One Earth*, 4 (5), 666-679.
- Hurley B.P., Croft P., Verleur M., Wingfield M.J., Slippers B., 2011. The control of the *Sirex woodwasp* in diverse environments: the South African experience. In: *The Sirex woodwasp and its Fungal Symbiont: Research and Management of a Worldwide Invasive Pest*, Dordrecht, Springer Netherlands, 247-264.
- Hurley B.P. Garnas J., Wingfield M.J., Branco M., Richardson D.M. *et al.*, 2016. Increasing numbers and intercontinental spread of invasive insects on eucalypts. *Biological Invasions*, 18, 921-933. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1081-x>
- Hurling R., Hein C., Hemmer L., Rommerskirchen A., 2023. Prachtkäferbefall an Eiche: Verlust ganzer Eichenwälder droht. *NW-FVA Waldschutzinfo*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8302114>
- ICNF, 1995. 4^e Inventário Florestal Nacional (IFN4), ICNF, Lisboa.
- ICNF, 2015. 6^e Inventário Florestal Nacional (IFN6), ICNF, Lisboa.
- ICNF, 2019. 6^e Inventário Florestal Nacional: Relatório Final. Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas Lisboa, Portugal.
- IGN, 2021. Expansion de la chenille processionnaire du pin, <https://foret.ign.fr/IGD/fr/indicateurs/2.4.3>
- IGN, 2022. *Mémento de l'inventaire forestier*, édition 2022, 68 p.
- IGN, 2023. *Mémento de l'inventaire forestier*, édition 2023, 72 p.
- INRAE, 2022. Vidéo présentant la prédation de *Chrysoperla lucasina* sur larves de *Cydalima perspectalis*. <https://playplay.com/app/share/ex-stagiaires/1rcjkticenklvfag>
- Institut fédéral de recherches WSL, 2023. Développement du typographe en Suisse. Série chronologique du suivi des scolytes. <https://www.waldwissen.net/fr/economie-forestiere/gestion-des-degats/insectes/developpement-du-typographe-en-suisse#c114856>
- Inward D.J.G., Caiti E., Barnard K., Hasbroucq S., Reed K. *et al.*, 2024. Evidence of cross-Channel dispersal into England of the forest pest *Ips typographus*. *Journal of Pest Science*, 97, 1823-1837.
- IPCC, 2012. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (C.B. Field *et al.*, eds), The Edinburgh Building, Shaftesbury Road, 582 p.
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability, Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415379>
- IPCC, 2021. *Annex VII: Glossary* (J.B.R. Matthews *et al.*, eds), Cambridge University Press, 2215-2256. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.022>
- IPCC, 2022. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (H.-O. Pörtner *et al.*, eds), Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- IPCC, 2023. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (V. Masson-Delmotte *et al.*, eds), Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- IRM, 2024. Événements météorologiques remarquables depuis 1901. Institut royal météorologique. <https://www.meteo.be/fr/climat/climat-de-la-belgique/evenements-remarquables-depuis-1901>
- IRT, 1971. Premiers enseignements des arboretums forestiers. Rapport technique 5. FO, SF/TUN 11.
- Jackson P.L., Straussfogel D., Lindgren B.S., Mitchell S., Murphy B., 2008. Radar observation and aerial capture of mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopk. (Coleoptera: Scolytidae) in flight above the forest canopy. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 (8), 2313-2327. <https://doi.org/10.1139/X08-066>

- Jacquet J.-S., Bosc A., O'Grady A.P., Jactel H., 2013. Pine growth response to processionary moth defoliation across a 40-year chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 293, 29-38.
- Jactel H., Brockerhoff E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, 10 (9), 835-848.
- Jactel H., Marini L., 2021. Libre évolution des forêts et maîtrise du risque sanitaire associé aux scolytes des conifères. *Revue forestière française*, 73 (2-3), 383-390. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5477>
- Jactel H., Moreira X., Castagneyrol B., 2021. Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms, and prospects. *Annual Review of Entomology*, 66, 277-296.
- Jactel H., Birgersson G., Andersson S., Schlyter F., 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*, 166, 703-711.
- Jactel H., Bauhus J., Boberg J., Bonal D., Castagneyrol B. *et al.*, 2017. Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. *Current Forestry Reports*, 3, 223-243.
- Jactel H., Desprez-Loustau M.L., Battisti A., Brockerhoff E., Santini A. *et al.*, 2020. Pathologists and entomologists must join forces against forest pest and pathogen invasions. *NeoBiota*, 58, 107-127. <https://doi.org/10.3897/neobiota.58.54389>
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., Gonzalez-Olabarria J.R., Grodzki W. *et al.*, 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66 (7), 701-701.
- Jendek E., 2021. One hundred and thirty-two new taxa of *Agrilus* (Coleoptera: Buprestidae) from Oriental and Palaearctic realms. *Journal of Insect Biodiversity*, 24 (1), 1-126.
- Johnson D.M., Björnstad O.N., Liebhold A.M., 2006. Landscape mosaic induces traveling waves of insect outbreaks. *Oecologia*, 148, 51-60. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0349-0>
- Johnson D.M., Buentgen U., Frank D.C., Kausrud K., Haynes K.J. *et al.*, 2010. Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 107, 20576-20581. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010270107>
- Jones K.L., Shegelski V.A., Marculis N.G., Wijerathna A.N., Evenden M.L., 2019. Factors influencing dispersal by flight in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): from genes to landscapes. *Canadian Journal of Forest Research*, 49 (9), 1024-1041.
- Jones M.E., Hanlon C.C., Paine T.D., 2015. Potential for interspecific competition between congeneric longhorned beetle species (Coleoptera: Cerambycidae) in an adventive environment. *Environmental Entomology*, 44 (4), 960-965.
- Jullien J., Jullien E., 2014. *Cultiver et soigner les arbres*, Éditions Eyrolles/Sang de la terre (plus de 1 000 photos), 670 p.
- Jullien J., Jullien E., 2021. *Adapter son jardin au changement climatique : état des lieux et solutions*, Éditions Eyrolles/Sang de la terre (comprenant un index des végétaux classés par zone bioclimatique de France), 232 p.
- Kenis M., Hurlley B., Hajek A.E., Cock M., 2017. Classical biological control of insect pests of trees: facts and figures. *Biological Invasions*, 19, 3401-3417.
- Kenis M., Nacambo S., Leuthardt F., Di Domenico F., Haye T., 2013. The box tree moth *Cydalima perspectalis*, in Europe: horticultural pest or environmental disaster? *Aliens*, 33, 38-41.
- Kenis M., Auger-Rozenberg M.A., Roques A., Timms L., Péré C. *et al.*, 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11 (1), 21-45.
- Kenis M., Li H., Fan J.T., Courtial B., Auger-Rozenberg M.A. *et al.*, 2018. Sentinel nurseries to assess the phytosanitary risks from insect pests on importations of live plants. *Scientific Reports*, 8 (1), 11217. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29551-y>
- Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M., Knops J.M.H., Tilman D. *et al.*, 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417, 636-638.
- Kessler A., Halitschke R., Diezel C., Baldwin I.T., 2006. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 148, 280-292.

- Khouja M.L., Khaldi A., Rejeb M.N., 2001. Results of the Eucalyptus introduction trials in Tunisia. *In: Proceedings of the International Conference: Eucalyptus in the Mediterranean Basin: Perspectives and New Utilization*, 163-168.
- Kirichenko N., Kenis M., 2016. Using a botanical garden to assess factors influencing the colonization of exotic woody plants by phyllophagous insects. *Oecologia*, 182 (1), 243-252. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3645-y>
- Kirichenko N.I., Gorokhova S.V., Ostrogradsky P.G., Kenis M., 2011. The colonization of alien woody plants by phyllophagous insects and the decline of alien plants in the arboretum of V.L. Komarov Mountain-taiga Station in Far Eastern Russia. *Transactions of Saint Petersburg State Forest Technical Academy*, 196, 54-61.
- Kirisits T., 2004. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the Ophiostomatoid fungi. *In: Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis* (F. Lieutier *et al.*, eds), Kluwer, Dordrecht, 181-235. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8_11
- Kirkendall L.R., Biedermann P.H., Jordal B.H., 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. *Bark Beetles*, 85-156
- Knížek M., Smith S.M., 2024. A new widely distributed invasive alien species of *Amasa* ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Xyleborini). *Zootaxa*, 5403, 385-390. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5403.3.8>
- Kobakhidze D.N., 1967. Der Riesenbastkaefer (*Dendroctonus micans* KUG.) in Georgien (UdSSR). *Anz. Schaedlingsk.*, 40 (5), 65-68.
- Kobakhidze D.N., Tvaradze M.S., Yashvili G.V., Kraveishvili I.K., 1968. Artificial rearing of *Rhizophagus grandis* Gyll. for the control of *Dendroctonus micans* KUG. in Georgia. *Soobshcheniya Akademii Nauk Gruzii*, 51, 435-440 (en russe).
- Kohler E., Brückner P., 1989. The genus *Buxus* (Buxaceae): aspects of its differentiation in space and time. *Plant Systematics and Evolution*, 162 (1), 267-283.
- Kotowska D., Pärt T., Zmihorski M., 2021. Evaluating Google Street View for tracking invasive alien plants along roads. *Ecological Indicators*, 121, 107020.
- Koutroumpa F.A., Rougon D., Bertheau C., Lieutier F., Roux-Morabito G., 2013. Evolutionary relationships within European *Monochamus* (Coleoptera: Cerambycidae) highlight the role of altitude in species delineation. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 109, 354-376.
- Koutroumpa F.A., Vincent B., Roux-Morabito G., Martin C., Lieutier F., 2008. Fecundity and larval development of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera Cerambycidae) in experimental breeding. *Annals of Forest Science*, 65, 707.
- Krüger E.O., 2008. *Glyphodes perspectalis* (Walker, 1859): new for the European fauna (Lepidoptera: Crambidae). *Entomologische Zeitschrift mit Insekten-Börse*, 118 (2), 81-83.
- Lamy M., 1990. Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (genus *Thaumetopoea*). *Journal of Applied Entomology*, 110, 425-437.
- Landmann G., Delay M., Marquet G., Bergès L., Collet C. *et al.*, 2023. Coupes rases et renouvellement des peuplements forestiers en contexte de changement climatique. Rapport scientifique de l'expertise CRREF, 782 p. <https://hal.science/hal-04246488/file/rapport-expertise-CRREF-1.pdf>
- Lannou C., Rasplus J.-Y., Soubeyrand S., Gautier M., Rossi J.-P., 2023. Importance de la systématique pour anticiper et gérer les crises sanitaires. *In: Crises sanitaires en agriculture. Les espèces invasives sous surveillance*, Versailles, Quæ. <https://www.quae.com/produit/1749/9782759234837>
- Laudonia S., Sasso R., 2012. The bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*: a new insect recorded in Italy, damaging to Eucalyptus trees. *Bulletin of Insectology*, 65 (1), 89-93.
- Lawson S.A., 2003. Susceptibility of eucalypt species to attack by longicorn beetles (*Phoracantha* spp.) in Queensland. Queensland Forestry Research Institute, Agency of food and fibre Sciences, Department of Primary Industries, Queensland, Hardwoods, Queensland Report No. 10.
- Leblais R., 2024. Inférence en génétique spatiale des populations vue par le prisme de la coalescence. HDR, université de Montpellier. <https://hal.inrae.fr/tel-04316177>

- Leblois R., Estoup A., Rousset F., 2003. Influence of mutational and sampling factors on the estimation of demographic parameters in a “continuous” population under isolation by distance. *Molecular Biology and Evolution*, 20, 491-502.
- Leblois R., Rousset F., Estoup A., 2004. Influence of spatial and temporal heterogeneities on the estimation of demographic parameters in a continuous population using individual microsatellite data. *Genetics*, 166, 1081-1092.
- Leblois R., Estoup A., Rousset F., 2009. IBDSim: a computer program to simulate genotypic data under isolation by distance. *Molecular Ecology Resources*, 9, 107-109.
- Le Borgne H., Bouget C., 2023. Suivis acoustiques de biodiversité : perspectives et défis en milieu continental terrestre. *Naturae*, 2023 (8), 129-150. <https://doi.org/10.5852/naturae2023a8>
- Le Borgne H., Bouget C., 2024. La reconnaissance des espèces basée sur l'ADN : applications, perspectives et défis en milieu continental terrestre. *Naturae*, 2024 (3), 31-67.
- Ledru L., Garnier J., Gallet C., Noûs C., Ibanez S., 2022. Spatial structure of natural boxwood and the invasive box tree moth can promote coexistence. *Ecological Modelling*, 465109844.
- Légrand P., 1998. Les principaux parasites du douglas en Amérique du Nord. *Forêt-entreprise*, 123.
- Lejeune P., Michez A., Perin J., Gilles A., Latte N. *et al.*, 2022. L'épicéa wallon : état de la ressource en 2021. *Silva Belgica*, 2, 16-23.
- Lemoine N.P., 2021. Phenology dictates the impact of climate change on geographic distributions of six co-occurring North American grasshoppers. *Ecology and Evolution*, 11, 18575-18590. <https://doi.org/10.1002/ece3.8463>
- Leroy Q., San Martin G., Schmitz S., 2015. *Contarinia pseudotsugae* : un nouvel insecte détecté sur Douglas [*Contarinia pseudotsugae*: a new insect detected on Douglas fir]. Observatoire wallon de la santé des forêts, Gembloux, Belgique, 5 p.
- Le Souchu E., Bouget C., Sallé A., 2024. Environmental drivers of local and temporal variations in the community of oak-associated borers (Coleoptera: Buprestidae). *European Journal of Forest Research*, 143, 603-616.
- Leuthardt F., Billen W., Baur B., 2010. Ausbreitung des Buchsbaumzünslers *Diaphania perspectalis* (Lepidoptera, Pyralidae) in der Region Basel-eine für die Schweiz neue Schädlingsart. *Entomo Helvetica*, 351-57.
- Lévêque C., 2008. *Faut-il avoir peur des introductions d'espèces?*, Éditions Le Pommier, coll. Les petites pommes du savoir, 64 p.
- Li S., Daudin J.J., Piou D., Robinet C., Jactel H., 2015. Periodicity and synchrony of pine processionary moth outbreaks in France. *Forest Ecology and Management*, 354, 309-317.
- Liebholt A.M., Tobin P., 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, 53 (1), 387-408. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091401>
- Liebholt A.M., Brockerhoff E.G., McCullough D.G., 2023. Forest insect invasions and their management. In: *Forest Entomology and Pathology* (J. Allison *et al.*, eds), Springer, Cham, 789-810.
- Liebholt A.M., Brockerhoff E.G., Garrett L.J., Parke J.L., Britton K.O., 2012. Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10, 135-143. <https://doi.org/10.1890/110198>
- Linit M.J., 1988. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system. *Journal of Nematology*, 20, 227-235.
- Lisiecki L.E., Raymo M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, 20, PA1003.
- Liu D., Lv F., Guo J., Zhang H., Zhu L., 2023. Detection of forestry pests based on improved YOLOv5 and transfer learning. *Forests*, 14, 1484. <https://doi.org/10.3390/f14071484>
- Lo Verde G., Dhahri S., Ben Jamâa M.L., 2010. First record in Tunisia of *Closterocerus chamaeleon* (Girault) parasitoid of the Eucalyptus gallwasp *Ophelimus maskelli* (Ashmead) (Hymenoptera Eulophidae). *Naturalista siciliano*, IV, XXXIV (1-2), 207-210.
- Lovett G.M., Canham C.D., Arthur M.A., Weathers K.C., Fitzhugh R.D., 2006. Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America. *BioScience*, 56 (5), 395-405.

- Luchi N., Mancini V., Feducci M., Santini A., Capretti P., 2012. *Leptoglossus occidentalis* and *Diplodia pinea*: a new insect-fungus association in Mediterranean forests. *Forest Pathology*, 42 (3), 246-251.
- Malausa J.C., Girardet N., 1997. Lutte biologique contre le Psylle de l'eucalyptus. Acclimatation sur la Côte d'Azur d'un auxiliaire prometteur, *Psyllaephagus pilosus*. *Phytoma*, 498, 49-51.
- Manion P.D., 1981. *Tree Disease Concepts*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Mapondera T.S, Burgess T., Matsuki M., Oberprieler R.G., 2012. Identification and molecular phylogenetics of the cryptic species of the *Gonipterus scutellatus* complex (Coleoptera: Curculionidae: Gonipterini). *Australian Journal of Entomology*, 51, 175-188.
- Mariette N., Hotte H., Chappé A.M., Grosdidier M., Anthoine G. *et al.*, 2023. Two decades of epidemiological surveillance of the pine wood nematode in France reveal its absence despite suitable conditions for its establishment. *Annals of Forest Science*, 80 (1). <https://doi.org/10.1186/s13595-023-01186-8>
- Marini L., Ayres M.P., Jactel H., 2022. Impact of stand and landscape management on forest pest damage. *Annual Review of Entomology*, 67, 181-199.
- Marmolejo L.O., Thompson M.N., Helms A.M., 2021. Defense suppression through interplant communication depends on the attacking herbivore species. *Journal of Chemical Ecology*, 47 (12), 1049-1061.
- Martel F., Strugarek M., Joncour B., 2023. Des arbres sous les griffes du longicorne tigre. *Phytoma*, 767, 24-28.
- Martin J.C., 2014. Paparazzer le frelon et la processionnaire. *Phytoma, la défense des végétaux*, 671, 5.
- Martin J.C., Bigel R., 2019. Combiner BtK et drone contre les processionnaires. *Phytoma, la défense des végétaux*, 727, 22-27.
- Martin J.C., Leblond A., Brinquin A.S., Decoin M., 2012. Processionnaire du pin, revue des méthodes alternatives : bonnes pratiques en ZNA. *Phytoma, la défense des végétaux*, 657, 13-21.
- Martin J.C., Brinquin A.S., Morel E., Tabone E., Guérin M., 2015. Vers un outil de biocontrôle innovant et performant contre la pyrale du buis. *Phytoma, la défense des végétaux*, (680), 41-44.
- Martin J.C., Buradino M., Brinquin A.S., Corréard M., Thevenet J. *et al.*, 2018. Pheromones et mélanges à l'assaut de la pyrale du buis. *Phytoma, la défense des végétaux*, (717), 14-17.
- Maruyama T., 1993. Life cycle of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae). IV. Effect of various host plants on larval growth and food utilization. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 37117-122.
- Maruyama T., Shinkaji N., 1987. Studies on the life cycle of the box-tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae). I. Seasonal adult emergence and developmental velocity. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 31226-232.
- MASA, 2020. Feuille de route pour l'adaptation des forêts au changement climatique. Agir pour des forêts résilientes et un maintien des services qu'elles rendent. Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation.
- MASA, 2024. Le marché du bois en France. Situation actuelle et perspectives à court terme. Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, CEE-ONU Commission économique pour l'Europe des Nations unies, Comité des forêts et de l'industrie forestière, 79^e session, Coffi, Rome, 22-25 novembre 2021. https://unece.org/sites/default/files/2023-02/france-country-market-statement-2021_0.pdf
- Mascaró M., Guasch S., Borrás M., Lassnig N., Gil L. *et al.*, 2023. Invasion of the box tree moth *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) in the Balearic Islands (Western Mediterranean, Spain): a matter of islands. *BioInvasions Records*, 12 (3), 667-672.
- Matošević D., Lukić I., Bras A., Lacković N., Pernek M., 2017. Spatial distribution, genetic diversity and food choice of box tree moth (*Cydalima perspectalis*) in Croatia. *South-East European Forestry*, 8 (1), 41-46.
- Mayer F., 2014. Comparative phylogeography of the bark beetles *Dendroctonus micans* and *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae). Influence of two contrasting ecological strategies. Thèse de doctorat, École interfacultaire de bioingénieurs, Université libre de Bruxelles, 234 p. <https://difusion.ulb.ac.be/vufind/Record/ULB-DIPOT:oai:dipot.ulb.ac.be:2013/209327/Holdings>
- Mayer F., Piel F.B., Cassel-Lundhagen A., Kirichenko N., Grumiau L. *et al.*, 2015. Comparative multilocus phylogeography of two Palaearctic spruce bark beetles: influence of contrasting ecological strategies on genetic variation. *Molecular Ecology*, 24 (6), 1292-1310. <https://doi.org/10.1111/mec.13104>

- McRae B.H., 2006. Isolation by resistance. *Evolution*, 60 (8), 1551-1561.
- Mercader R.J., Siegert N.W., Liebhold A.M., McCullough D.G., 2009. Dispersal of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in newly-colonized sites. *Agricultural and Forest Entomology*, 11 (4), 421-424.
- Mercader R.J., McCullough D.G., Storer A.J., Bedford J.M., Heyd R. *et al.*, 2016. Estimating local spread of recently established emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, infestations and the potential to influence it with a systemic insecticide and girdled ash trees. *Forest Ecology and Management*, 366, 87-97.
- Meshkova V., Borysenko O., Kucheryavenko T., Skrylnyk Y., Davydenko K. *et al.*, 2023. Potential westward spread of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera: Buprestidae) from Eastern Ukraine. *Forests*, 14 (4), 736. <https://doi.org/10.3390/f14040736>
- Messier C., Bauhus J., Sousa-Silva R., Auge H., Baeten L. *et al.*, 2022. For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! *Conservation Letters*, 15 (1), e12829.
- Meurisse N., Pawson S., 2017. Quantifying dispersal of a non-aggressive saprophytic bark beetle. *PLoS ONE*, 12 (4), e0174111.
- Meurisse N., Coullien D., Grégoire J.-C., 2008. Kairomones traps: a tool for monitoring the invasive spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytinae) and its specific predator, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Monotomidae). *Journal of Applied Ecology*, 45, 537-548.
- Meurisse N., Rassati D., Hurley B.P., Brockerhoff E.G., Haack R.A., 2019. Common pathways by which non-native forest insects move internationally and domestically. *Journal of Pest Science*, 92, 13-27.
- Meynard C.N., Gay P.E., Lecoq M., Foucart A., Piou C. *et al.*, 2017. Climate-driven geographic distribution of the desert locust during recession periods: subspecies' niche differentiation and relative risks under scenarios of climate change. *Global Change Biology*, 23, 4739-4749. <https://doi.org/10.1111/gcb.13739>
- Migliorini D., Auger-Rozenberg M.-A., Battisti A., Brockerhoff E., Eschen R. *et al.*, 2023. Towards a global sentinel plants research strategy to prevent new introductions of non-native pests and pathogens in forests. The experience of HOMED. *Research Ideas and Outcomes*, 9, e96744. <https://doi.org/10.3897/rio.9.e96744>
- Millar J.G., Hanks L.M., 2017. Chemical ecology of cerambycids. In: *Cerambycidae of the World: Biology and Pest Management* (Q. Wang, ed.), CRC Press/Taylor and Francis, Boca Raton, 161-208.
- Mitchell R., Chitanava S., Dbar R., Kramarets V., Lehtijärvi A. *et al.*, 2018. Identifying the ecological and societal consequences of a decline in *Buxus* forests in Europe and the Caucasus. *Biological Invasions*, 20 (12), 3605-3620.
- Mollentze N., Nel L.H., Townsend S., le Roux K., Hampson K. *et al.*, 2014. A Bayesian approach for inferring the dynamics of partially observed endemic infectious diseases from space-time-genetic data. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 20133251. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3251>
- Mondino E.B., Lessio F., Bianchi A., Ciampitti M., Cavagna B. *et al.*, 2022. Modelling the spread of *Popillia japonica* Newman (Coleoptera: Scarabaeidae) from a recently infested area. *Entomologia Generalis*, 42, 713-721.
- Montano V., Bertheau C., Doležal P., Krumböck S., Okrouhlik J. *et al.*, 2016. How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal. *Forest Ecology and Management*, 360, 195-204. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.037>
- Montecchio L., Faccoli M., 2013. First record of thousand cankers disease *Geosmithia morbida* and walnut twig beetle *Pityophthorus juglandis* on *Juglans nigra* in Europe. *Plant Disease*, 98 (10), 1445.
- Morales-Rodríguez C., Anslan S., Auger-Rozenberg M.A., Augustin S., Baranchikov Y. *et al.*, 2019. Forewarned is forearmed: harmonized approaches for early detection of potentially invasive pests and pathogens in sentinel plantings. *NeoBiota*, 47, 95-123. <https://doi.org/10.3897/neobiota.47.34276>
- Morel E., Capelli M., de Bodard M., Colombel E., Michel T. *et al.*, 2021. Research for native parasites and predators of the box tree moth *Cydalima perspectalis*, in natural boxwood forest in France. In: *International Scientific Events, 10th International Conference Agriculture and Food*, Burgas, Bulgaria.

- Morel E., Venard M., Colombel E., Capelli M., Dempsey A. *et al.*, 2022. *Chrysoperla lucasina*, prédateur de la pyrale du buis. *Phytoma, la défense des végétaux*, (755), 47-51.
- Morin R.S., Liebhold A.M., 2016. Invasive forest defoliator contributes to the impending downward trend of oak dominance in eastern North America. *Forestry*, 89, 284-289.
- Moseid K.O., Schulz M., Storelvmo T., Julsrud I.R., Olivie D. *et al.*, 2022. Bias in CMIP6 models as compared to observed regional dimming and brightening. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 20, 16023-16040. <https://doi.org/10.5194/acp-20-16023-2020>
- Mota M., Braasch H., Bravo M.A., Penas A.C., Burgermeister W. *et al.*, 1999. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. *Nematology*, 1, 727-734.
- Mouttet R., Balmès V., Pierre E., Ramel J.-M., Reynaud P. *et al.*, 2020. Insectes ravageurs introduits en France métropolitaine. *Phytoma*, 738, 18-23.
- Muirhead J.R., Leung B., van Overdijk C., Kelly D.W., Nandakumar K. *et al.*, 2006. Modelling local and long-distance dispersal of invasive emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera) in North America. *Diversity and Distributions*, 12 (1), 71-79.
- Muller L., Guerin M., Brinquin A. S., 2021. Pyrale du buis : pratiques et enjeux dans les JEV1. *Phytoma, la défense des végétaux*, 743, 9-12.
- Müller J., Bußler H., Goßner M., Rettelbach T., Duelli P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2979-3001. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9409-1>
- Muñoz-Adalia E.J., Ahmed J., Colinas C., 2022. Microclimatic conditions drive summer flight phenology of *Platypus cylindrus* in managed cork oak stands. *Journal of Applied Entomology*, 146 (8), 964-974.
- Nacambo S., Leuthardt F.L.G., Wan H., Li H., Haye T. *et al.*, 2014. Development characteristics of the box-tree moth *Cydalima perspectalis* and its potential distribution in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 138 (1-2), 14-26.
- Nageleisen L.-M., Grégoire J.-C., 2022. Une vie de typographe : point des connaissances sur la biologie d'*Ips typographus* (Linnæus 1758). *Revue forestière française*, 73 (4), 479-498. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5565>
- Nahrung H.F., Carnegie A.J., 2021. Border interceptions of forest insects established in Australia: intercepted invaders travel early and often. *NeoBiota*, 64, 69-86. <https://doi.org/10.3897/neobiota.64.60424>
- Naranjo S.E., 2019. Assessing insect flight behavior in the laboratory: a primer on flight mill methodology and what can be learned. *Annals of the Entomological Society of America*, 112 (3), 182-199.
- Nathan R., Klein E., Robledo-Arnuncio J.J., Revilla E., 2012. Dispersal kernels: review. *In: Dispersal Ecology and Evolution*, Oxford University Press, 187-210.
- Naudin E., 2016. *Sécurisation des approvisionnements en Peuplier : étude prospective de la ressource française*, Conseil national du peuplier, 67 p.
- Naves P., de Sousa E., 2009. Threshold temperatures and degree-day estimates for development of post-dormancy larvae of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Pest Science*, 82, 1-6.
- Naves P., de Sousa E., Quartau J., 2006. Feeding and oviposition preferences of *Monochamus galloprovincialis* for some conifers under laboratory conditions. *Entomologica Experimentalis et Applicata*, 120, 99-104.
- Naves P.M., Camacho S., de Sousa E., Quartau J.A., 2007. Transmission of the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* through oviposition activity of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Entomologica Fennica*, 18, 193-198.
- Ness J., Bronstein J., 2004. The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biological Invasions*, 6, 445-461.
- Nielsen D.G., Muilenburg V.L., Herms D.A., 2011. Interspecific variation in resistance of Asian, European, and North American birches (*Betula* spp.) to bronze birch borer (Coleoptera: Buprestidae). *Environmental Entomology*, 40, 648-653.
- Niinemets Ü., Peñuelas J., 2008. Gardening and urban landscaping: significant players in global change. *Trends in Plant Science*, 13 (2), 60-65.

- Nunes P., Branco M., Van Halder I., Jactel H., 2021. Modelling *Monochamus galloprovincialis* dispersal trajectories across a heterogeneous landscape to optimize monitoring by trapping networks. *Landscape Ecology*, 36, 931-941.
- OEPP/EPPO, 1986. Data sheets on quarantine organisms, n° 158, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 16, 55-60.
- OEPP, 1995. Fiche *Orgyia pseudotsugata*, Liste A1. Organisation européenne et méditerranéenne pour la protection des plantes, OEPP depuis 1995.
- OEPP, 2013. Pest risk analysis for *Agrilus planipennis*. EPPO, Paris, 68 p. http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRA_intro.htm
- OEPP, 2020. PM 3/91(1) Sentinel woody plants: concepts and application. *OEPP/EPPO Bulletin*, 50 (3), 429-436. <https://doi.org/10.1111/epp.12698>
- OEPP, 2021. *Agrilus planipennis*. EPPO datasheets on pests recommended for regulation. <https://gd.eppo.int>
- Onerc, 2022. Impacts du changement climatique : eau et biodiversité. <https://www.ecologie.gouv.fr/impacts-du-changement-climatique-eau-et-biodiversite>
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Bienkowski A.O., 2022. Southern range expansion of the Emerald Ash Borer, *Agrilus planipennis*, in Russia threatens ash and olive trees in the Middle East and Southern Europe. *Forests*, 13 (4), 541.
- Orlova-Bienkowskaja M.J., Volkovitch M.G., 2018. Are native ranges of the most destructive invasive pests well known? A case study of the native range of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae). *Biological Invasions*, 20 (5), 1275-1286. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1626-7>
- Paillassa E., 2009. Le puceron lanigère, nouvelle « peste » des peupleraies. *Forêt-entreprise*, 186, 56-58.
- Paine T.D., Dreistadt S.H., Millar J.G., 2009. Eucalyptus longhorned borers: an integrated pest management for home gardeners and landscape professionals. University of California, Agriculture and Natural Resources, 7 p.
- Parlement européen, 2016. Regulation (EU) 2016/2031 of the European Parliament of the Council of 26 October 2016 on protective measures against pests of plants, amending Regulations (EU) No 228/2013, (EU) No 652/2014 and (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council and repealing Council Directives 69/464/EEC, 74/647/EEC, 93/85/EEC, 98/57/EC, 2000/29/EC, 2006/91/EC and 2007/33/EC.
- Park I.-K., 2008. Ecological characteristic of *Glyphodes perspectalis*. *Korean Journal of Applied Entomology*, 47 (3), 299-301.
- Pasquarella V., Bradley B., Woodcock C., 2017. Near-real-time monitoring of insect defoliation using landsat time series. *Forests*, 8 (8), 275.
- Patacca M., Lindner M., Lucas-Borja M.E., Cordonnier T., Fidej G. et al., 2023. Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Global Change Biology*, 29 (5), 1359-1376.
- Pauly H., Meurisse N., 2007. Le Dendroctone de l'Épicéa en France : situation et mesures de lutte en cours. *Revue forestière française*, 59, 595-608.
- Perrings C., Dehnen-Schmutz K., Touza J., Williamson M., 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (5), 212-215. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.011>.
- Peterson D.L., Cipollini D., 2017. Distribution, predictors, and impacts of emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) (Coleoptera: Buprestidae) infestation of white fringetree (*Chionanthus virginicus*). *Environmental Entomology*, 46 (1), 50-57. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw148>
- Petrucchio-Toffolo E., Zovi D., Perin C., Paolucci P., Roques A. et al., 2014. Size and dispersion of urticating setae in three species of processionary moths. *Integrative Zoology*, 9 (3), 320-327.
- Piel F., Gilbert M., Franklin A., Grégoire J.-C., 2005. Occurrence of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) along an urbanization gradient in Brussels, Belgium. *Agricultural and Forest Entomology*, 7, 161-167.
- Pilard-Landreau B., Michon J.M., Diagne H., 2021. Épicéas scolytés : quels volumes désignés de 2018 à 2020 dans les forêts publiques. *Rendez-vous technique de l'ONF*, 69-70 (59-60), 64-67.

- Pineau X., Bourguignon M., Jactel H., Lieutier F., Sallé A., 2017. Pyrrhic victory for bark beetles: successful standing tree colonization triggers strong intraspecific competition for offspring of *Ips sexdentatus*. *Forest Ecology and Management*, 399, 188-196.
- Piper A.M., Batovska J., Cogan N.O., Weiss J., Cunningham J.P. *et al.*, 2019. Prospects and challenges of implementing DNA metabarcoding for high-throughput insect surveillance. *GigaScience*, 8 (8), giz092.
- Pitt J.P.W., Régnière J., Worner S., 2007. Risk assessment of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L), in New Zealand based on phenology modelling. *International Journal of Biometeorology*, 51, 295-305.
- Pointeau S., Sallé A., Lieutier F., Bankhead-Dronnet S., Robinet C., 2021. Deciphering the effect of climate warming on an emerging poplar pest using spatial extrapolation of population parameters. *Agricultural and Forest Entomology*, 23 (2), 121-133.
- Pointeau S., Sallé A., Lesieur V., Bankhead-Dronnet S., Bonnaffoux M. *et al.*, 2011. Estimating the effect of poplar resistance on the performance of the woolly poplar aphid, *Phloeomyzus passerinii*, in various experimental conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 1233-1241.
- Pointeau S., Ameline A., Laurans F., Sallé A., Rahbé Y. *et al.*, 2012. Exceptional plant penetration and feeding upon cortical parenchyma cells by the woolly poplar aphid. *Journal of Insect Physiology*, 58, 857-866.
- Pointereau P., Meiffren I., 2002. Arbres et biodiversité : rôle des arbres champêtres. CAUE du nord, 30 p.
- Poitou L., 2021. Modélisation de la phénologie d'une espèce emblématique du changement climatique : la processionnaire du pin. Thèse de doctorat de l'université d'Orléans. <https://www.theses.fr/2021ORLE3171>
- Poitou L., Laparie M., Pincebourde S., Rousset J., Suppo C. *et al.*, 2022. A phenology model based on life-stages thermal performance curves to assess the development of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 825875. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.825875>
- Ponel P., 1995. Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from la Grande Pile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114, 1-41.
- Ponti R., Sannolo M., 2023. The importance of including phenology when modelling species ecological niche. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.06143>
- Portillo Lemus L., Tricard J., Duclercq J., Coulette Q., Giron D. *et al.*, 2020. Salivary proteins of *Phloeomyzus passerinii*, a plant-manipulating aphid, and their impact on early gene responses of susceptible and resistant poplar genotypes. *Plant Science*, 110468.
- Protasov A., La Salle J., Blumberg D., Brand D., Saphir N. *et al.*, 2007. Biology, revised taxonomy and impact on host plants of *Ophelimus maskelli*, an invasive gall inducer on *Eucalyptus* spp. in the Mediterranean area. *Phytoparasitica*, 35b, 50-76.
- Pshegusov R.H., Chadaeva V.A., 2021. Proliferation of alien plant species in forest communities of the Khosta yew-boxwood grove of the Caucasus nature reserve after the destruction of *Buxus colchica* Pojark. *Russian Journal of Biological Invasions*, 12 (1), 102-115.
- Pureswaran D.S., Roques A., Battisti A., 2018. Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4, 35-50. <https://doi.org/10.1007/s40725-018-0075-6>
- Queloz V., Jactel H., Marçais B., Brockerhoff E.G., Pautasso M., 2023. Rôle des agents biotiques dans les crises sanitaires forestières. *Revue forestière française*, 74 (2), « Ateliers ReGeFor 2020. Forêts en crise : relevons le défi! », 133-143.
- Rabaglia R.J., Dole S.A., Cognato A.I., 2006. Review of American Xyleborina (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) occurring north of Mexico, an illustrated key. *Annals of the Entomological Society of America*, 99, 1034-1056. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[1034:ROAXCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[1034:ROAXCC]2.0.CO;2)
- Rabaglia R.J., Cognato A.I., Hoebeke E.R., Johnson C.W., LaBonte J.R. *et al.*, 2019. Early detection and rapid response: a 10-year summary of the USDA Forest Service program of surveillance for non-native bark and ambrosia beetles. *American Entomologist*, 65 (1), 29-42. <https://doi.org/10.1093/ae/tmz015>

- Ramsfield T.D., Bentz B.J., Faccoli M., Jactel H., Brockerhoff E.G., 2016. Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts. *Forestry*, 89 (3), 245-252.
- Rasplus J.-Y., Villemant C., Paiva M.R., Delvare G., Roques A., 2010. Hymenoptera. In: *Alien Terrestrial Arthropods of Europe* (A. Roques et al., eds). *BioRisk*, 4 (2), 669-776.
- Rassati D., Faccoli M., Petrucco Toffolo E., Battisti A., Marini L., 2015. Improving the early detection of alien wood-boring beetles in ports and surrounding forests. *Journal of Applied Ecology*, 52 (1), 50-58. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12347>
- Rassati D., Faccoli M., Chinellato E., Hardwic S., Suckling D.M. et al., 2016. Web-based automatic traps for early detection of alien wood-boring beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 160, 91-95. <https://doi.org/10.1111/eea.12453>
- R Core Team, 2023. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rebaudo F., Rabhi V.-B., 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 607-617.
- Rebollo S., Moneo I., Vega J.M., Herrera I., Caballero M.L., 2002. Pine processionary caterpillar allergenicity increases during larval development. *International Archives of Allergy and Immunology*, 128 (4), 310-314. <https://doi.org/10.1159/000063857>
- Redlich S., Clemens J., Bader M.K.F., Pendrigh D., Perret-Gentil A. et al., 2019. Identifying new associations between invasive aphids and Pinaceae trees using plant sentinels in botanic gardens. *Biological Invasions*, 21 (1), 217-228.
- Reed D.A., Lühring K.A., Stafford C.A., Hansen A., Millar J.G. et al., 2007. Host defensive response against an egg parasitoid involves cellular encapsulation and melanization. *Biological Control*, 41, 214-222.
- Reed K., Denman S., Leather S.R., Forster J., Inward D.J., 2018. The lifecycle of *Agrilus biguttatus*: the role of temperature in its development and distribution, and implications for Acute Oak Decline. *Agricultural and Forest Entomology*, 20 (3), 334-346.
- Régnière J., St-Amant R., Duval P., 2012. Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, 14, 1571-1586.
- Reis A.R., Ferreira L., Tomé M., Araujo C., Branco M., 2012. Efficiency of biological control of *Gonipterus platensis* (Coleoptera: Curculionidae) by *Anaphes nitens* (Hymenoptera: Mymaridae) in cold areas of the Iberian Peninsula: implications for defoliation and wood production in *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management*, 270, 216-222.
- Reitz S.R., Trumble J.T., 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology*, 47 (1), 435-465. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145227>
- Renault D., Laparie M., McCauley S.J., Bonte D., 2018. Environmental adaptations, ecological filtering and dispersal, central to insect invasions. *Annual Review of Entomology*, 63, 345-368.
- Renault D., Hess M.C.M., Braschi J., Cuthbert R., Sperandii M.G. et al., 2022a. Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity. *Science of the Total Environment*, 834, 155102.
- Renault D., Angulo E., Cuthbert R.N., Haubrock P.J., Capinha C. et al., 2022b. The magnitude, diversity, and distribution of the economic costs of invasive terrestrial invertebrates worldwide. *Science of the Total Environment*, 835, 155391.
- Reynaud P., 2010. Thrips (Thysanoptera). In: *Alien Terrestrial Arthropods of Europe* (A. Roques et al., eds). *BioRisk*, 4 (2), 767-791. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.59>
- Ribes A., Boé J., Qasmi S., Dubuisson B., Douville H. et al., 2022. An updated assessment of past and future warming over France based on a regional observational constraint. *Earth System Dynamics*, 13, 1397-1415. <https://doi.org/10.5194/esd-13-1397-2022>
- Ribes A., Thao S., Vautard R., Dubuisson B., Somot S. et al., 2019. Observed increase in extreme daily rainfall in the French Mediterranean. *Climate Dynamics*, 52, 1095-1114. <https://doi.org/10.1007/s00382-018-4179-2>

- Ricciardi A., Hoopes M., Marchetti M., Lockwood J., 2013. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs*, 83, 263-282.
- Ricciardi A., Blackburn T.M., Carlton J.T., Dick J.T., Hulme P.E. *et al.*, 2017. Invasion science: a horizon scan of emerging challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 32 (6), 464-474.
- Richard H., Martinetti D., Lercier D., Fouillat Y., Hadi B. *et al.*, 2023. Computing geographical networks generated by air-mass movement. *GeoHealth*, 7, e2023GH000885. <https://doi.org/10.1029/2023GH000885>
- Rigot T., Van Halder I., Jactel H., 2014. Landscape diversity slows the spread of an invasive forest pest species. *Ecography*, 37 (7), 648-658.
- Rivière J., 2011. Les chenilles processionnaires du pin, évaluation des enjeux de santé animale. Thèse de médecine vétérinaire, Maisons-Alfort, 206 p.
- Robertson L., Cobacho A.S., Escuer M., Santiago Merino R., Esparrago G. *et al.*, 2011. Incidence of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* Steiner & Buhner, 1934 (Nickle, 1970) in Spain. *Nematology*, 13, 755-757.
- Robin Y., Ribes A., 2020. Nonstationary extreme value analysis for event attribution combining climate models and observations. *Advances in Statistical Climatology, Meteorology and Oceanography*, 6, 205-221. <https://doi.org/10.5194/ascmo-6-205-2020>
- Robin Y., Drouin A., Soubeyroux J.-M., Ribes A., Vautard R., 2021. Comment attribuer une canicule au changement climatique. *La Météorologie*, 115, 28-36. <https://doi.org/10.37053/lameteorologie-2021-0090>
- Robinet C., David G., Jactel H., 2019. Modelling the distances travelled by flying insects based on the combination of flight mill and mark-release-recapture experiments. *Ecological Modelling*, 402, 85-92. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.04.006>
- Robinet C., Laparie M., Rousselet J., 2015. Looking beyond the large scale effects of global change: local phenologies can result in critical heterogeneity in the Pine Processionary Moth. *Frontiers in Physiology*, 6, 334.
- Robinet C., Rousselet J., Roques A., 2014. Potential spread of the pine processionary moth in France: preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, 71, 149-160.
- Robinet C., Douma J.C., Piou D., van der Werf W., 2016. Application of a wood pathway model to assess the effectiveness of options for reducing risk of entry of oak wilt into Europe. *Forestry*, 89, 456-472.
- Robinet C., van den Dool R., Collot D., Douma J.C., 2020. Modelling for risk and biosecurity related to forest health. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4, 485-495.
- Robinet C., Baier P., Pennerstorfer J., Schopf J., Roques A., 2007. Modelling the effects of climate change on the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa* L.) expansion in France. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 460-471.
- Robinet C., Rousselet J., Pineau P., Miard F., Roques A., 2013. Are heatwaves susceptible to mitigate the expansion of a species progressing with global warming? *Ecology and Evolution*, 3, 2947-2957.
- Robinet C., Imbert C.-E., Rousselet J., Sauvard D., Garcia J. *et al.*, 2012. Human-mediated long-distance jumps of the pine processionary moth in Europe. *Biological Invasions*, 14 (8), 1557-1569.
- Rodrigues J.M., 2008. National eradication programme for the pinewood nematode. In: *Pine Wilt Disease: A Worldwide Threat to Forest Ecosystems* (M. Mota, P.R. Vieira, eds), Springer, 5-14.
- Rolland C., Baltensweiler W., Petitcolas V., 2001. The potential for using *Larix decidua* ring widths in reconstructions of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreak history: dendrochronological estimates compared with insect surveys. *Trees*, 15, 414-424. <https://doi.org/10.1007/s004680100116>
- Roques A., 2007. Old and new pathways for invasion of exotic forest insects in Europe. In: *Alien Invasive Species and International Trade*, Forest Research Institute, Warsaw. <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=349c2fdf053b53906f2f2b2c831133b7000fa447#page=80>
- Roques A., 2010a. Review of present and potential insect pests affecting Douglas-fir in Europe in a context of global change. In: *Conférence "Opportunities and Risks for Douglas-fir in a changing climate"*, Freiburg, 18-20 octobre 2010. Diaporama de 36 p.

- Roques A., 2010b. Alien forest insects in a warmer world and a globalised economy: impacts of changes in trade, tourism and climate on forest biosecurity. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 40, suppl., S77-S94.
- Roques A., 2015. *Processionary Moths and Climate Change: An Update*, Springer/Éditions Quæ.
- Roques A., Goussard F., 1982. Amélioration de la technique de prévision des pullulations de la tordeuse du Mélèze, *Zeiraphera diniana* Guénéée (Lép. Tortricidae). *Acta Oecologica, Oecologia Applicata*, 3, 35-45.
- Roques A., Auger-Rozenberg M.A., Boivin S., 2006. A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 299-313. <https://doi.org/10.1139/x05-277>
- Roques A., Cleary M., Matsiakh I., Eschen R., 2017. Field guide for the identification of damage on woody sentinel plants. CABI, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9781786394415.0000>
- Roques A., Rabitsch W., Rasplus J.Y., Lopez-Vaamonde C., Nentwig W. *et al.*, 2009. Alien terrestrial invertebrates of Europe. In: *Handbook of Alien Species in Europe*, Springer, Dordrecht, 63-79.
- Roques A. *et al.*, 2010. Pests and diseases in the native and European range of Douglas-fir. In: *Douglas-fir: An Option for Europe*, The European Forest Institute (EFI), 63-72.
- Roques A., Fan J.T., Courtial B., Zhang Y.Z., Yart A. *et al.*, 2015. Planting sentinel European trees in Eastern Asia as a novel method to identify potential insect pest invaders. *PLoS ONE*, 10 (5), 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120864>
- Roques A., Auger-Rozenberg M.-A., Blackburn T.M., Garnas J.R., Pyšek P. *et al.*, 2016. Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biological Invasions*, 18 (4), 907-920. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1080-y>
- Roques A., Shi J., Auger-Rozenberg M.A., Ren L., Augustin S. *et al.*, 2020. Are invasive patterns of non-native insects related to woody plants differing between Europe and China? *Frontiers in Forests and Global Change*, 2, 91. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00091>
- Roques A., Feddern N., Garcia A., Marchioro M., Mas H. *et al.*, 2022. Early detection of exotic xylophagous species using generic lures at potential ports-of-entry in Europe. In: *IUFRO Conference Division 7: Forest Health Pathology and Entomology*, Lisbon, 6-9 septembre 2022, abstract book, 166.
- Roques A., Ren L., Rassati D., Shi J., Akulov E. *et al.*, 2023. Worldwide tests of generic attractants, a promising tool for early detection of non-native cerambycid species. *NeoBiota*, 84, 169-209. <https://doi.org/10.3897/neobiota.84.91096>
- Roques A., Mignan A., Nusillard B., Roques O., Magnoux E. *et al.*, 2024. Projet SORE 2023. Résultats des piégeages «large spectre» menés dans les principaux sites d'importation de végétaux en France. DGAL, 107 p.
- Roques L., 2013. *Modèles de réaction-diffusion pour l'écologie spatiale*, Versailles, Éditions Quæ, 176 p.
- Roques L., Allard D., Soubeyrand S., 2022. Spatial statistics and stochastic partial differential equations: a mechanistic viewpoint. *Spatial Statistics*, 50, 100591.
- Rosenzweig C., Casassa G., Karoly D.J., Imeson A., Liu C. *et al.*, 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (M.L. Parry *et al.*, eds), Cambridge University Press, 79-131.
- Rossi J.-P., 2023. Climat et invasions biologiques. In : *Crises sanitaires en agriculture : les espèces invasives sous surveillance* (C. Lannou *et al.*, coord.), Versailles, Éditions Quæ, 71-78.
- Rossi J.-P., Rasplus J.-Y., 2023. Climate change and the potential distribution of the glassy-winged sharpshooter (*Homalodisca vitripennis*), an insect vector of *Xylella fastidiosa*. *Science of the Total Environment*, 860, 160375. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160375>
- Rossi J.-P., Rousset J., 2016. The spatial distribution of trees outside forests in a large open-field region and its potential impact on habitat connectivity for forest insects. *Turkish Journal of Forestry/Türkiye Ormanlık Dergisi*, 17 (0), 62.
- Rossi J.-P., Garcia J., Roques A., Rousset J., 2015. Trees outside forests in agricultural landscapes: spatial distribution and impact on habitat connectivity for forest organisms. *Landscape Ecology*, 31243-254.

- Rossi J.-P., Mouttet R., Rouse P., Streito J.-C., 2024. Modelling the potential range of *Agrilus planipennis* in Europe according to current and future climate conditions. *Trees, Forests and People*, 16, 100559. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100559>
- Roussellet J., Imbert C.-E., Dekri A., Garcia J., Goussard F. *et al.*, 2013. Assessing species distribution using Google Street View: a pilot study with the pine processionary moth. *PLoS ONE*, 8, e74918. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074918>
- Roussellet J. *et al.*, 2023. Expansion fronts of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* from 2005 to 2021. <https://entrepot.recherche.data.gouv.fr/privateurl.xhtml?token=418804ed-d28b-4971-8717-8467d79c60e1>
- Rousset F., 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145, 1219-1228.
- Rousset F., 2000. Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 58-62.
- Rozenberg P., Pâques L., Huard F., Roques A., 2020. Direct and indirect analysis of the elevational shift of larch budmoth outbreaks along an elevation gradient. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 86. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00086>
- Rullan-Silva C.D., Olthoff A.E., Delgado De La Mata J.A., Pajares-Alonso J.A., 2013. Remote monitoring of forest insect defoliation: a review. *Forest Systems*, 22 (3), 377.
- Ruppert K.M., Kline R.J., Rahman M.S., 2019. Past, present, and future perspectives of environmental DNA (eDNA) metabarcoding: a systematic review in methods, monitoring, and applications of global eDNA. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00547.
- Rutherford T.A., Webster J.M., 1987. Distribution of pine wilt disease with respect to temperature in North America, Japan, and Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 1050-1059.
- Ruzzier E., Haack R.A., Curletti G., Roque A., Volkovitsh M.G. *et al.*, 2023. Jewels on the go: exotic buprestids around the world (Coleoptera, Buprestidae). *NeoBiota*, 84, 107-135.
- Saint-Germain M., Buddle C.M., Drapeau P., 2007. Primary attraction and random landing in host-selection by wood-feeding insects: a matter of scale? *Agricultural and Forest Entomology*, 9 (3), 227-235.
- Saintonge F.-X., Goudet M., 2020. Situation sanitaire début 2020 de 52 massifs de chênes en forêt publique. *Département de la santé des forêts*, 5.
- Saintonge F.-X., Husson C., Boutte B., 2023. Identifier les principaux pathogènes et ravageurs qui menacent le renouvellement des peuplements forestiers pour prévenir et limiter leur impact. Expertise CRREF, volet 2 : Analyse des modes de renouvellement en contexte de changement climatique, thème III : Prévention des impacts et blocages majeurs liés aux interactions biotiques.
- Saintonge F.-X., Gillette M., Blaser S., Queloz V., Leroy Q., 2022. Situation et gestion de la crise liée aux scolytes de l'Épicéa commun fin 2021 dans l'est de la France, en Suisse et en Wallonie. *Revue forestière française*, 73 (6), 619-641. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.7201>
- Saintonge F.X., Husson C., Goudet M., Auger-Rozenberg M.A., Marçais B., 2020. Les bioagresseurs invasifs dans les forêts françaises : passé, présent et avenir. *Revue forestière française*, 72 (2), 119-135.
- Saintonge F.-X., Nageleisen L.-M., Botte B., Goudet M., Husson C. *et al.*, 2023. *La Santé des forêts*, 2^e édition, Édition IDE, 639 p.
- Salisbury A., Korycinska A., Halstead A.J., 2012. The first occurrence of larvae of the box tree moth, *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae) in private gardens in the UK. *British Journal of Entomology and Natural History*, 25 (1), 1.
- Sallé A., Maison C., Baubet O., 2015. Sensibilité, tolérance et résistance des peupliers au puceron lanigère. *Forêt-entreprise*, 225, 58-63.
- Sallé A., Nageleisen L.M., Lieutier F., 2014. Bark and wood boring insects involved in oak declines in Europe: current knowledge and future prospects in a context of climate change. *Forest Ecology and Management*, 328, 79-93.
- Sallé A., Binon M., Saintonge F.-X., Bouget C., 2021. Les buprestes : entre menaces et richesses pour les forêts françaises. *Revue forestière française*, 73 (5), 541-556.

- Sallé A., Pointeau S., Bankhead-Dronnet S., Bastien C., Lieutier F., 2017. Unraveling the tripartite interactions among the woolly poplar aphid, its host tree, and their environment: a lead to improve the management of a major tree plantation pest? *Annals of Forest Science*, 74, 1-15.
- Sallé A., Jerger R., Vincent-Barbaroux C., Baubet O., Dahuron D. *et al.*, 2018. Tree-killing aphid dramatically reduces bark contents in carbohydrates and nitrogen compounds. *Forest Ecology and Management*, 407, 23-30.
- Sallé A., Parmain G., Nusillard B., Pineau X., Brousse R. *et al.*, 2020. Forest decline differentially affects trophic guilds of canopy-dwelling beetles. *Annals of Forest Science*, 77 (3), 1-21.
- Santini A., Ghelardini L., De Pace C., Desprez-Loustau M.L., Capretti P. *et al.*, 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist*, 197, 238-250. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04364.x>
- Sari Ö., Çelikel F.G., Yaşar H., 2022. Current status and the last locations of Turkey's native *Buxus* species (*Buxus sempervirens* L. and *Buxus balearica* Lam.) under threats. *Uluslararası Tarım ve Yaban Hayatı Bilimleri Dergisi*, 8 (2), 179-196.
- Saubin M., Coville J., Xhaard C., Frey P., Soubeyrand S. *et al.*, 2024. A mechanistic-statistical approach to infer dispersal and demography from invasion dynamics, applied to a plant pathogen. *Peer Community Journal*, 4, e9. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.356>
- Saulnier M., Roques A., Guibal F., Rozenberg P., Saracco G. *et al.*, 2017. Spatio-temporal heterogeneity of larch budmoth outbreaks in frontiers. *Forests and Global Change*, 3, 86.
- Saurat C., Mouttet R., Jeandel C., Prost J., Tellez D. *et al.*, 2023. First report of thousand cankers disease caused by the fungus *Geosmithia morbida* and its vector *Pityophthorus juglandis* on *Juglans regia* in France. *New Disease Reports*, 47 (1), e12151. <https://doi.org/10.1002/ndr2.12151>
- Scheepers D., Eloy M.C., Briquet M., 1997. Use of RAPD patterns for clone verification and in studying provenance relationships in Norway spruce (*Picea abies*). *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 480-485.
- Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Schuck A., 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9, 1620-1633.
- Schoonhoven L.M., Van Loon J.J., Dicke M., 2005. *Insect-Plant Biology*, Oxford University Press, 421 p.
- Schroeder L.M., Lindelöw Å., 2002. Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 4 (1), 47-56.
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E. *et al.*, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8, 1-14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E. *et al.*, 2018. Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 115 (10), 2264-2273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Seehausen M.L., Afonso C., Jactel H., Kenis M., 2021. Classical biological control against insect pests in Europe, North Africa, and the Middle East: what influences its success? *NeoBiota*, 65, 169-191.
- Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M. *et al.*, 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7 (6), 395-402.
- Sénécal S., Brice K., Sauban F., Duvachelle M., Morin A. *et al.*, 2020. La crise des scolytes (*Ips typographus*) ravageurs de l'Épicéa commun (*Picea abies*) vue de l'intérieur. Retours sur une enquête qualitative auprès d'acteurs du nord-est de la France et sa zone transfrontalière (Allemagne, Belgique) réalisée fin 2019-début 2020. *Revue forestière française*, 72 (5), 425-441. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2020.5337>
- Senf C., Seidl R., Hostert P., 2017. Remote sensing of forest insect disturbances: current state and future directions. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 6049-60.
- Shigesada N., Kawasaki K., 1997. Biological invasions: theory and practice. *Oxford Series in Ecology and Evolution*, Oxford University Press, Oxford.

- Simpson N.P., Mach K.J., Constable A., Hess J., Hogarth R. *et al.*, 2021. A framework for complex-climate change risk assessment. *One Earth*, 4, 489-501.
- Six D.L., 2012. Ecological and evolutionary determinants of bark beetle: fungus symbioses. *Insects*, 3, 339-366. <https://doi.org/10.3390/insects3010339>
- Skuhrová M., Skuhrový V., Csóka G., 2007. The invasive spread of the Gall midge *Obolodiplosis robiniae* in Europe. *Cecidology*, 22 (2), 84-90.
- Smith C.C.R., Tittes S., Ralph P.L., Kern A.D., 2023a. Dispersal inference from population genetic variation using a convolutional neural network. *Genetics*, 224, iyad068.
- Smith C.C.R., Kern A.D., 2023b. disperseNN2: a neural network for estimating dispersal distance from georeferenced polymorphism data. *BMC Bioinformatics*, 24, 385.
- Sousa E., Mota M., 2001. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. *Nematology*, 3, 89-91.
- Sousa E., Bravo M.A., Pires J., Naves P., Penas A.C. *et al.*, 2001. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. *Nematology*, 3, 89-91. <https://doi.org/10.1163/156854101300106937>
- Soubeyrand S., Estoup A., Cruaud A., Malembic-Maher S., Meynard C. *et al.*, 2024. Building integrated plant health surveillance: a proactive research agenda for anticipating and mitigating disease and pest emergence. *CABI Agriculture and Bioscience*, 5, 72. <https://doi.org/10.1186/s43170-024-00273-8>
- Soubeyroux J.-M., Kitova N., Blanchard M., Vidal J.-P., Martin E. *et al.*, 2012. Sécheresses des sols en France et changement climatique : résultats et applications du projet ClimSec. *La Météorologie*, 78, 21-30. <https://doi.org/10.4267/2042/47512>
- Stadelmann G., Meier F., Bigler C., 2014. Dynamique des pullulations du typographe en Suisse. *Forêt*, 67 (7), 24-27. <https://www.waldwissen.net/fr/economie-forestiere/gestion-des-degats/insectes/pullulations-du-typographe-en-suisse>
- Stahl A.T., Andrus R., Hicke J.A., Hudak A.T., Bright B.C. *et al.*, 2023. Automated attribution of forest disturbance types from remote sensing data: a synthesis. *Remote Sensing of Environment*, 285113416.
- Stein A., Draxler R.R., Rolph G.D., Stunder B.J., Cohen M. *et al.*, 2015. NOAA's HYSPLIT atmospheric transport and dispersion modeling system. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 96 (12), 2059-2077. <https://doi.org/10.1175/bams-d-14-00110.1>
- Stemmelen A., Jactel H., Brockerhoff E., Castagneyrol B., 2022. Meta-analysis of tree diversity effects on the abundance, diversity and activity of herbivores' enemies. *Basic and Applied Ecology*, 58, 130-138.
- Stemmelen A., Castagneyrol B., Ponette Q., Prospero S., San Martin G. *et al.*, 2023. Tree diversity reduces co-infestation of Douglas fir by two exotic pest and pathogens. *NeoBiota*, 84, 397-413. <https://doi.org/10.3897/neobiota.84.94109>
- Suffert F., Barbier M., Sache Y., Latxague E., 2008. Biosécurité des cultures et agroterrorisme. Une menace, des questions scientifiques et une opportunité : réactiver un dispositif d'épidémiologie. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, 56, 67-86.
- Sun J., Lu M., Gillette N.E., Wingfield M.J., 2013. Red turpentine beetle: innocuous native becomes invasive tree killer in China. *Annual Review of Entomology*, 58, 293-311.
- Sun J., Koski T.M., Wickham J.D., Baranchikov Y.N., Bushley K.E., 2023. Emerald ash borer management and research: decades of damage and still expanding. *Annual Review of Entomology*, 69.
- Sun Y., Liu X., Yuan M., Ren L., Wang J. *et al.*, 2018. Automatic in-trap pest detection using deep learning for pheromone-based *Dendroctonus valens* monitoring. *Biosystems engineering*, 176, 140-150.
- Sutin A., Yakubovskiy A., Salloum H.R., Flynn T.J., Sedunov N. *et al.*, 2019. Towards an automated acoustic detection algorithm for wood-boring beetle larvae (Coleoptera: Cerambycidae and Buprestidae). *Journal of Economic Entomology*, 112 (3), 1327-1336. <https://doi.org/10.1093/jee/toz016>
- Tabone E., Baubet O., Duval P., Formez N., Rocher F. *et al.*, 2018. Recherche et inventaire d'agents potentiels de régulation biologique liés à la pyrale du buis en milieu naturel. In : *Colloque scientifique sur les bioagresseurs du buis*, Tours, France, 98 p.
- Tabone E., Capelli M., Morel E., De Bodard M., Colombel E. *et al.*, 2023. An innovative and effective strategy for the biocontrol of the box tree moth. *Acta Horticulturae*, (1378), 43-50.

- Tabone E., Enriquez T., Giorgi C., Venard M., Colombel E. *et al.*, 2015a. Mieux connaître la pyrale du buis *Cydalima perspectalis*. *Phytoma, la défense des végétaux*, (685), 18-20.
- Tabone E., Enriquez T., Venard M., Colombel E., Gutleben C. *et al.*, 2015b. Development of a biocontrol program against the box tree moth *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859). *IUFRO, population dynamics and integrated control of forest defoliating and other insects*, 83.
- Teixeira A.C., Ribeiro J., Morais R., Sousa J.J., Cunha A., 2023. A systematic review on automatic insect detection using deep learning. *Agriculture*, 13, 713. <https://doi.org/10.3390/agriculture13030713>
- Terrasson D., Valadon A., 1998. Robusta, un centenaire méritant. *Revue forestière française*, 50, 105-111.
- Thévenot J., 2013. Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. Rapport du SPN (Service du Patrimoine naturel) 2013-2015, Muséum national d'histoire naturelle, 32 p.
- Tibi A., Martinet V., Vialatte A. (coord.) *et al.*, 2022. Protéger les cultures en augmentant la diversité végétale des espaces agricoles. Synthèse du rapport d'ESCo, INRAE, 86 p.
- Tisserat N., Cranshaw W., Leatherman D., Utley C., Alexander K., 2009. Black walnut mortality in Colorado caused by the walnut twig beetle and thousand cankers disease. *Plant Health Progress*, 10 (1), 10.
- Tomé M., Almeida M.H., Barreiro S., Branco M.R., Deus E. *et al.*, 2021. Opportunities and challenges of Eucalyptus plantations in Europe: the Iberian Peninsula experience. *European Journal of Forest Research*, 140 (3), 489-510.
- Tomminen J., 1993. Development of *Monochamus galloprovincialis* Olivier (Coleoptera, Cerambycidae) in cut trees of young pines (*Pinus sylvestris* L.) and log bolts in southern Finland. *Entomologica Fennica*, 4, 137-142.
- Tomoshevich M., Kirichenko N., Holmes K., Kenis M., 2013. Foliar fungal pathogens of European woody plants in Siberia: an early warning of potential threats? *Forest Pathology*, 43 (5), 345-359. <https://doi.org/10.1111/efp.12036>
- Townsend P.A., Singh A., Foster J.R., Rehberg N.J., Kingdon C.C. *et al.*, 2012. A general Landsat model to predict canopy defoliation in broadleaf deciduous forests. *Remote Sensing of Environment*, 119, 255-265.
- Trisos C.H., Merow C., Pigot A.L., 2020. The projected timing of abrupt ecological disruption from climate change. *Nature*, 580, 496-501. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2189-9>
- Tufto J., Engen S., Hindar K., 1997. Stochastic dispersal processes in plant populations. *Theoretical Population Biology*, 52, 16-26.
- Turner R.M., Brockerhoff E.G., Bertelsmeier C., Blake R.E., Caton B. *et al.*, 2021. Worldwide border interceptions provide a window into human-mediated global insect movement. *Ecological Applications*, 31 (7), e02412. <https://doi.org/10.1002/eap.2412>
- Ungerer J.M., Ayres M.P., Lombardero M.J., 1999. Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Biogeography*, 26, 1133-1145.
- Urvois T., Auger-Rozenberg M.A., Roques A., Rossi J.P., Kerdelhue C., 2021. Climate change impact on the potential geographical distribution of two invading *Xylosandrus ambrosia* beetles. *Scientific reports*, 11 (1), p.1339.
- Valade R., Kenis M., Hernandez-Lopez A., Augustin S., Mari Mena N. *et al.*, 2009. Mitochondrial and microsatellite DNA markers reveal a Balkan origin for the highly invasive horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella* (Lepidoptera, Gracillariidae). *Molecular Ecology*, 18 (16), 3458-3470.
- Valente C., Gonçalves C.I., Monteiro F., Gaspar J., Silva M. *et al.*, 2018. Economic outcome of classical biological control: a case study on the Eucalyptus snout beetle, *Gonipterus platensis*, and the parasitoid *Anaphes nitens*. *Ecological Economics*, 149, 40-47.
- Van Averbeke A., Grégoire J.C., 1995. Establishment and spread of *Rhizophagus grandis* Gyll (Coleoptera: Rhizophagidae) 6 years after release in the Forêt domaniale du Mézenc (France). *Annales des sciences forestières*, 52, 243-250.
- Van der Straten M.J., Muus T.S., 2010. The box tree pyralid, *Glyphodes perspectalis* (Lepidoptera: Crambidae), an invasive alien moth ruining box trees. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*, 21107-111.

- Van Klink R., August T., Bas Y., Bodesheim P., Bonn A. *et al.*, 2022. Emerging technologies revolutionise insect ecology and monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, 37 (10), 872-885.
- Vasseur P., Sinno-Tellier S., Rousset J., Langrand J., Roques A. *et al.*, 2022. Human exposure to larvae of processionary moths in France: study of symptomatic cases registered by the French poison control centres between 2012 and 2019. *Clinical Toxicology*, 60 (2), 231-238. <https://doi.org/10.1080/15563630.2021.1919694>
- Vautard R., van Aalst M., Boucher O., Drouin A., Hausteijn K. *et al.*, 2020. Human contribution to the record-breaking June and July 2019 heatwaves in Western Europe. *Environmental Research Letters*, 15 (9). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aba3d4>
- Vautard R., van Oldenborgh G.J., Bonnet R., Li S., Robin Y. *et al.*, 2023. Human influence on growing-period frosts like in early April 2021 in central France. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 23, 1045-1058. <https://doi.org/10.5194/nhess-23-1045-2023>
- Vega J.M., Moneo I., García-Ortiz J.C., Sanchez Palla P., Sanchis M.E. *et al.*, 2011. Prevalence of cutaneous reactions to the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) in an adult population. *Contact Dermatitis*, 64, 220-228. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0536.2011.01884.x>
- Veillat L., Boyer S., Querejeta M., Magnoux E., Roques A. *et al.*, 2024. DNA metabarcoding, an efficient way to detect nonnative cerambycid beetles in trapping collections? Arpha preprints. <https://doi.org/10.3897/arphapreprints.e117433>
- Venard M., Capelli M., Colombel E., Tabone E., 2020. Des insectes prédateurs de la pyrale du buis, *Cydalima perspectalis* Walker (Lepidoptera), nouveaux auxiliaires pour la protection des buis naturels et horticoles. In : *Adalep, Adaptation à l'environnement biotique chez les Lépidoptères*, Montpellier, France.
- Venard M., Defferier T., Capelli M., Colombel E., Enriquez T. *et al.*, 2019a. Pyrale du buis : une efficacité insuffisante des trichogrammes. *Phytoma, la défense des végétaux*, (727), 28-32.
- Venard M., Formez N., Rocher F., Colombel E., Correard M. *et al.*, 2019b. Réguler la pyrale du buis en milieu naturel. *Phytoma, la défense des végétaux*, (723), 28-33.
- Vettraino A.M., Li H.M., Eschen R., Morales-Rodriguez C., Vannini A., 2017. The sentinel tree nursery as an early warning system for pathway risk assessment: fungal pathogens associated with Chinese woody plants commonly shipped to Europe. *PLoS ONE*, 12 (11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188800>
- Vettraino A.M., Roques A., Yart A., Fan J.T., Sun J.H. *et al.*, 2015. Sentinel trees as a tool to forecast invasions of alien plant pathogens. *PLoS ONE*, 10 (3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120571>
- Vettraino A.M., Santini A., Nikolov C., Grégoire J.C., Tomov R. *et al.*, 2020. A worldwide perspective of the legislation and regulations governing sentinel plants. *Biological Invasions*, 22 (2), 353-362. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02098-3>
- Virgoulay T., Rousset F., Leblois R., 2021. GSpace: an exact coalescence simulator of recombining genomes under isolation by distance. *Bioinformatics*, 37, 3673-3675.
- Wakeley J., 2008. *Coalescent Theory: An Introduction*, Roberts and Company Publishers.
- Walter D.E., 1996. Living on leaves: mites, tomenta, and leaf domatia. *Annual Review of Entomology*, 41 (1), 101-114.
- Wan H., Haye T., Kenis M., Nacambo S., Xu H. *et al.*, 2014. Biology and natural enemies of *Cydalima perspectalis* in Asia: is there biological control potential in Europe? *Journal of Applied Entomology*, 138 (1-2), 14-26.
- Wang J., Deng J., Yan W., Zheng Y., 2023. Habitat suitability of pine wilt disease in Northeast China under climate change scenario. *Forest*, 14 (8), 1687. <https://doi.org/10.3390/f14081687>
- Wang Q., 1995. A taxonomic revision of the *Australiangenus Phoracantha* (Coleoptera: Cerambycidae). *Invertebrate Taxonomy*, 9, 865-958.
- Weber L., 1900. Zur Lebensgeschichte von *Rhizophagus grandis* Gyll. (Col.). *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie*, 5, 105.
- Weber U.M., 1997. Dendroecological reconstruction and interpretation of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreaks in two central Alpine valleys of Switzerland from 1470-1990. *Trees: Structure and Function*, 11, 277-290. <https://doi.org/10.1007>

- Wermelinger B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*: a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202, 67-82. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>
- West K.J., DeAngelis J.D., Simko B., 1991. Biology and control of Douglas-fir needle midge in Christmas trees. Oregon State University Extension Service EC1373, 4 p.
- Wichmann L., Ravn H.P., 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecology and Management*, 148, 31-39. [http://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00477-1](http://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00477-1)
- Williams D.T., Straw N., Townsend M., Wilkinson A.S., Mullins A., 2013. Monitoring oak processionary moth *Thaumetopoea processionea* L. using pheromone traps: the influence of pheromone lure source, trap design and height above the ground on capture rates. *Agricultural and Forest Entomology*, 15 (2), 126-134.
- Wingfield M.J., Barnes I., de Beer Z.W., Roux J., Wingfield B.D. *et al.*, 2017. Novel associations between ophiostomatoid fungi, insects and tree hosts: current status-future prospects. *Biological Invasions*, 19, 3215-3228.
- Wood D.L., 1982. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27, 411-446.
- Wright S., 1943. Isolation by distance. *Genetics*, 28, 114-138.
- Wühlrl L., Rettenberger L., Meier R., Hartop E., Graf J. *et al.*, 2023. Entomoscope: an open-source photomicroscope for biodiversity discovery. *TechRxiv*, 8 septembre.
- Wylie F.R., Speight M.R., 2012. *Insect Pests in Tropical Forestry*, CABI.
- Xiao H.-J., Xin H.-Q., Zhu X.-F., Xue F.-S., 2011. Photoperiod and temperature of diapause induction in *Diaphania perspectalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48 (1), 116-120.
- Yüksel B., 1996. Mass-rearing of *Rhizophagus grandis* (Gyll.) for the biological control of *Dendroctonus micans* (Kug.), Güz Yarıyılı Seminerleri, KTÜ. *Orman Fakültesi Seminer Serisi*, 1, Trabzon, 133-141 (en turc).
- Zas R., Björklund N., Nordlander G., Cendán C., Hellqvist C. *et al.*, 2014. Exploiting jasmonate-induced responses for field protection of conifer seedlings against a major forest pest, *Hylobius abietis*. *Forest Ecology and Management*, 313, 212-223.
- Zhang Q.H., Schlyter F., 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 6 (1), 1-20.
- Zscheischler J., Westra S., Van Den Hurk B.J.J.M., Seneviratne S.I., Ward P.J. *et al.*, 2018. Future climate risk from compound events. *Nature Climate Change*, 8 (6), 469-477. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0156-3>
- Zurell D., Franklin J., König C., Bouchet P.J., Dormann C.F. *et al.*, 2020. A standard protocol for reporting species distribution models. *Ecography*, 43, 1261-1277. <https://doi.org/10.1111/ecog.04960>

Liste des auteurs

Marie-Anne AUGER-ROZENBERG, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Alain BAILLY, Institut technologique FCBA, 33612 Cestas cedex, France

Andrea BATTISTI, Department of Agronomy, Food, Natural Resources, Animals and Environment, University of Padova, 35020 Legnaro, Italie

Thierry BELOUARD, ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, DGAL, Département de la santé des forêts, INRAE, université de Bordeaux, Biogeco, 33612 Cestas, France

Mohamed Habib BEN JAMÂA, université de Carthage, INRGREF, 2080 Ariana, Tunisie

Thomas BOIVIN, INRAE, URFM, 84914 Avignon, France

Christophe BOUGET, INRAE, EFNO, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

Clément BOURGADE, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Asma BOUROUGAAOUI, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Bernard BOUTTE, ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, Département de la santé des forêts, INRAE, URFM, 84914 Avignon, France

Manuela BRANCO, Forest Research Centre, Associate Laboratory TERRA, School of Agriculture, University of Lisbon, Portugal

Audrey BRAS, Centre for Ecological Genetics, Research Centre for Ecological Change, université d'Helsinki, Helsinki Institute of Life Science (HiLIFE), 00790 Helsinki, Finland

Stéphane BRAULT, ONE, Pôle de recherche, développement et innovation de Fontainebleau, antenne de Compiègne, 60200 Compiègne, France

Anne-Sophie BRINQUIN, INRAE, URFM, 84914 Avignon, France

Marielle BRUNETTE, université de Lorraine, université de Strasbourg, AgroParisTech, CNRS, INRAE, BETA, 54000 Nancy, France, et chercheur associé Chaire économie du climat (CEC), Paris

Béatrice COURTIAL, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Nathalie DERRIERE, Service de l'information forestière, Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

Samir DHAHRI, université de Carthage, INRGREF, Lab GVRF, 2080 Ariana, Tunisie

Emmanuel GACHET, Anses, Laboratoire de la santé des végétaux, unité Expertise sur les risques biologiques, 49044 Angers, France

Maxime GALAN, INRAE, CBGP, 34980 Montferrier-sur-Lez, France

Jérôme GAUDRY, Pôle santé des forêts Auvergne-Rhône-Alpes (service régional de l'alimentation AURA), 63370 Lempdes, France

Morgane GOUDET, ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, DGAL Département de la santé des forêts, 75732 Paris cedex 15, France

Jean-Claude GRÉGOIRE, Spatial Epidemiology Lab (SpELL), Université libre de Bruxelles, Belgique

Marie GROSIDIER, INRAE, BioSP, 84914 Avignon, France, et Plateforme ESV

Jean-Marc HENIN, Laboratoire de technologie du bois, unité de valorisation des produits, de la biomasse et du bois, Centre wallon de recherches agronomiques, 5030 Gembloux, Belgique

Émeline HILY, direction Sciences sociales, économie et société, Anses, France

Hoël HOTTE, Anses, Laboratoire de la santé des végétaux, unité de nématologie, 35653 Le Rheu, France

Frédéric HUARD, INRAE, direction Responsabilité sociétale et environnementale, 75338 Paris, France

Claude HUSSON, ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, Département de la santé des forêts, INRAE, IAM, 54280 Champenoux, France

Hervé JACTEL, INRAE, université de Bordeaux, Biogeco, 33612 Cestas, France

Jean JOUZEL, LSCE/IPSL CEA-CNRS-UVSQ, 91190 Gif-sur-Yvette, France

Jérôme JULLIEN, expert national en surveillance biologique du territoire, productions horticoles, jardins, espaces végétalisés et infrastructures, DGAL, sous-direction de la santé et de la protection des végétaux, DRAAF-SRAL des Pays de la Loire, 49044 Angers, France

Marc KENIS, CABI Europe-Suisse (Centre for Agrosience and Bioscience International), CH-2800 Delémont, Suisse

Emmanuel KERSAUDY, DRAAF Nouvelle-Aquitaine, Service régional de l'alimentation, Pôle santé des forêts, 33077 Bordeaux cedex, France

Mathieu LAPARIE, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Raphaël LEBLOIS, INRAE, CBGP, 34980 Montferrier-sur-Lez, France

Nicolas MARIETTE, Anses, Laboratoire de la santé des végétaux, unité de nématologie, 35653 Le Rheu, France

Raphaëlle MOUTTET, Anses, Laboratoire de la santé des végétaux, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France

Éric PAILLASSA, CNPF-IDF, 33075 Bordeaux, France

Guilhem PARMAIN, INRAE, EFNO, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

Serge PLANTON, association Météo et Climat, Société française de la météorologie et du climat, 94165 Saint-Mandé, France

Philippe PONEL, Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (IMBE), université d'Aix-Marseille, université d'Avignon, CNRS, IRD, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

David RENAULT, université de Rennes, UMR CNRS 6653 EcoBio, 35042 Rennes cedex, France

Éric RIGOLOTT, INRAE, URFM, 84914 Avignon, France

Philippe RIOU-NIVERT, Centre national de la propriété forestière-Institut pour le développement forestier, 75116 Paris, France

Christelle ROBINET, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Alain ROQUES, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Jean-Pierre ROSSI, INRAE, CBGP, 34988 Montferrier-sur-Lez, France

Pascal ROUSSE, Anses, Laboratoire de la santé des végétaux, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France

Jérôme ROUSSELET, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Géraldine ROUX, laboratoire de Physiologie, écologie et environnement (P2E), USC INRAE, 1328, 45067 Orléans, et INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

François-Xavier SAINTONGE, ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté alimentaire, DGAL, Département de la santé des forêts, INRAE, URZF, 45075 Orléans, France

Aurélien SALLÉ, université d'Orléans, laboratoire de Physiologie, écologie et environnement (P2E), 45067 Orléans cedex 2, France

Sandra SINNO-TELLIER, Direction des alertes et des vigilances sanitaires, Anses, France

Samuel SOUBEYRAND, INRAE, BioSP, 84914 Avignon, France

Jean-Claude STREITO, INRAE, CBGP, 34988 Montferrier-sur-Lez, France

Christelle SUPPO, Institut de recherche sur la biologie de l'insecte, université de Tours-CNRS, Faculté des sciences, 37200 Tours, France

Élisabeth TABONE, INRAE, Laboratoire
Biocontrôle, unité expérimentale Villa Thuret,
06160 Antibes, France

Xavier TASSUS, Anses, Laboratoire de la santé
des végétaux, unité Expertise sur les risques
biologiques, 49100 Angers, France

Anna TURBELIN, Service canadien des forêts,
Centre de foresterie des Grands Lacs,
Ressources naturelles Canada, gouvernement
du Canada, P6A 2E5 ON, Canada

Photographie de couverture : L. Vanhule © DSF-ONF

Édition : Juliette Blanchet

Mise en pages et infographie : Hélène Bonnet, Studio9

Occupant près d'un tiers du territoire de la France métropolitaine, les forêts représentent un enjeu important pour la production de bois et la préservation des écosystèmes faiblement anthropisés. Elles sont devenues un levier fort dans les politiques publiques pour stocker le carbone et atténuer les effets du changement climatique. Leur santé est donc un élément majeur à prendre en compte à l'heure où les forêts subissent des conditions climatiques difficiles propices aux insectes bioagresseurs indigènes et exotiques.

Cet ouvrage présente les différents facteurs impliqués dans les déplacements de ces insectes, et illustre l'impact du changement climatique, de l'intensification des échanges commerciaux et des changements des essences avec des cas d'étude bien documentés. Il décrit les approches génériques et innovantes pour la surveillance, l'évaluation des risques et la gestion, et s'élargit aux risques multiples auxquels les forêts font face.

Soixante auteurs de différentes disciplines nous aident ainsi à comprendre la dynamique spatio-temporelle des insectes bioagresseurs et à mieux connaître les moyens de surveillance et de gestion. L'ouvrage est destiné principalement à l'enseignement supérieur, aux scientifiques, aux ingénieurs et aux gestionnaires forestiers.

Christelle Robinet est titulaire d'un doctorat et d'une habilitation à diriger des recherches. Elle est directrice de recherche à INRAE, et actuellement directrice adjointe de l'unité de recherche de Zoologie forestière.

François-Xavier Saintonge est ingénieur forestier, expert auprès du ministère de l'Agriculture sur les questions de santé des forêts.

Xavier Tassus est titulaire d'un master en sciences agronomiques et en ingénierie biologique. Il est actuellement coordinateur adjoint de la Plateforme d'épidémiologie en santé du végétal et coordinateur scientifique au sein de l'unité Expertise sur les risques biologiques du Laboratoire de la santé des végétaux de l'Anses.

Stéphane Brault est technicien forestier, assistant de recherche développement et innovation à l'ONF. Il est correspondant-observateur au sein du Département de la santé des forêts et coordinateur national du groupe « Crise sanitaire hanneton ».



30 €

ISBN : 978-2-7592-4047-0

éditions
Quæ

Éditions Cirad, Ifremer, INRAE
www.quae.com

INRAE



9 782759 240470

ISSN : 1777-4624
Réf. : 02992