

Contribution à l'étude de la dispersion et de l'agressivité chez *Dendroctonus micans* Kug. (Col. Scolytidae) en France

Autor(en): **Carle, Pierre / Granet, Anne-Marie / Perrot, Jean-Pierre**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **52 (1979)**

Heft 2-3

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-401921>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Contribution à l'étude de la dispersion et de l'agressivité chez *Dendroctonus micans* Kug. (Col. Scolytidae) en France¹

PIERRE CARLE, ANNE-MARIE GRANET et JEAN-PIERRE PERROT
Station de Zoologie Forestière, I.N.R.A., Avenue A. Vivaldi, F-84000 Avignon

Contribution to the study of dispersal and aggressivity of Dendroctonus micans KUG. in France - Dendroctonus micans KUG. is a dangerous beetle of coniferous forests in Eurasia. Its vast area of geographic distribution is still increasing. The insect presents two modalities of dispersal.

The first one occurs during the invasion of new territories and concerns the epidemic multiplication which includes three main periods: (1) the initial infestation, affecting mainly the border trees; (2) the colonization, which can occur in two ways, namely, with weak to average or very strong infestation levels; (3) the pullulation, testifying to a large and primary attack by the pest, whatever the state of health and the power of resistance of the tree may be.

The second dispersal modus, i.e. the endemic dispersal, includes a latent period with a low population level and a pullulation period, occurring in a sporadic way.

Research on *D. micans* in France has permitted to reconstruct the history of invasion of the Massif Central and to predict geographical expansion of its range towards the Pyrenees, and especially towards the West of the Bretagne-Normandie where Sitka spruce is present in many stands. Outbreaks of *D. micans* are very difficult to control. The beginning of an outbreak is probably determined by a complex of climatic, human and silvicultural factors. A good evaluation of their incidence must include evaluation of ecological parameters. In this way it might be possible to develop a method to prevent damage and to limit the present outbreaks.

Dendroctonus micans KUG., le grand Hylésine de l'épicéa, est un ravageur inféodé aux forêts de résineux d'Eurasie (KURENTOV, 1968) dont l'aire de répartition géographique, naturellement très vaste, est à l'heure actuelle toujours en cours d'extension (fig. 1).

En Europe occidentale où elle s'est répandue au cours des 18^e et 19^e siècles, l'espèce est signalée vers 1859 en Belgique (MATHIEU, in DOUROJEANNI, 1971), en 1861 au Danemark (BEIER-PETERSEN, 1952) et en 1935 en Hollande (VOUTE, 1947). En Allemagne occidentale, elle ne paraît pas attirer l'attention avant 1932 dans le Schleswig-Holstein (FRANCKE-GROSSMANN, 1950, 1954): en France, sa première observation est effectuée près de Metz, en 1897 (in Collection Museum Histoire Naturelle, Paris); ultérieurement, l'insecte est retrouvé dans les Vosges, le Jura et les Alpes (BALACHOWSKY, 1949).

En Europe méridionale, *D. micans* a été introduit avant 1956 en République Soviétique de Géorgie (KOBACHIDZE, 1967) d'où il a récemment envahi la Turquie (SHAVLIASHVILI, 1976, comm. pers.). En Amérique du Nord, enfin, où le genre *Dendroctonus* est particulièrement bien représenté, une hypothèse basée sur une forte ressemblance taxonomique entre *D. micans* et *D. punctatus* (WOOD, 1963) étendrait encore le territoire du «micans» de l'Alaska jusqu'aux grands lacs et à l'Océan Atlantique.

¹Contribution présentée à la Conférence «Dispersal of forest insects: evaluation, theory, and management implications», organisée par l'Union Internationale des Instituts de Recherches Forestières (IUFRO) à l'Institut d'Entomologie de l'Ecole Polytechnique Fédérale, Zürich et Zuoz, Suisse, du 4 au 9 septembre 1978.

D. micans vit au dépens des conifères des genres *Picea*, *Pinus* et moins fréquemment *Abies* et *Larix*. C'est un ravageur extrêmement nuisible qui a déjà engendré de véritables catastrophes forestières au Danemark, en Allemagne, en Belgique et en Hollande et qui sans doute, provoque de nos jours en Géorgie, Sibérie, Turquie et France ses plus lourds dommages jamais enregistrés.

En France où dans le passé quelques dégâts de *D. micans* ont été observés en 1928 près de Luxeuil (SCHAEFFER, 1975, comm. pers.) et en 1959 dans le Morvan (CHARARAS, 1960) de nombreux et souvent très graves foyers de dépérissement ont éclaté depuis 1973 sur plusieurs centaines d'hectares, dans certaines pessières d'altitude du Sud-Est du Massif Central (CARLE, 1975).

DISPERSION EPIDEMIQUE DE *D. micans* A PARTIR DE 1959

La découverte en France d'importants foyers de multiplication et de dégâts de ce Scolyte nous a incité d'une part à rechercher d'où pouvait provenir le ravageur jusqu'alors non signalé dans le Massif Central, d'autre part à déterminer l'origine des dommages observés: invasion récente avec développement épidémique de l'espèce ou multiplication temporaire de populations endémiques. De 1975 à 1978 nous avons parcouru les pessières du Morvan, des Alpes et du Massif Central et noté, à raison de 50 à 200 arbres observés par forêt ou secteur de forêt, la présence du ravageur, son ancienneté d'invasion, sa fréquence, ses modalités et son intensité d'attaque. L'analyse des données ainsi recueillies permet de distinguer différents états et types de populations, de dispersion et de sensibilité des milieux forestiers.

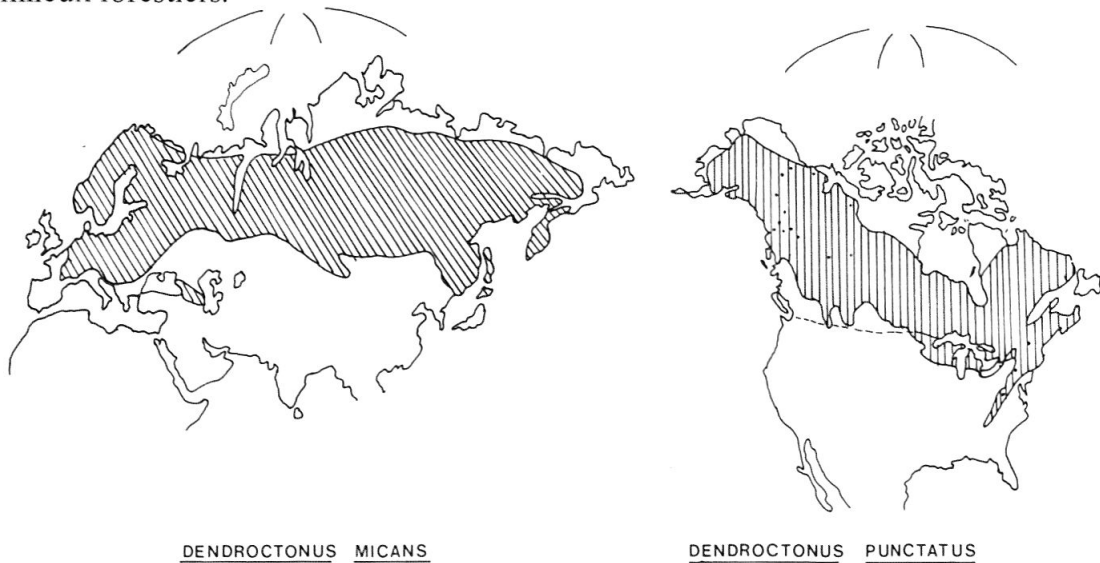


Fig. 1: Aires de répartition géographique de *Dendroctonus micans* en Eurasie et *D. punctatus* (d'après Wood, 1961, en Amérique du Nord).

Suivant la fréquence relative des arbres attaqués nous différencions quatre classes d'infestation globale des peuplements:

- 0: *Absence*: aucune trace récente ou ancienne d'activité de *D. micans*.
- 1: *Présence*: moins d'un arbre sur 20 présente des attaques récentes ou ancienne.
- 2: *Forte infestation*: de 1 à 7 arbres sur 20 présentent des attaques récentes.
- 3: *Pullulation*: au moins 1 arbre sur 3 présente des attaques récentes.

L'époque approximative d'invasion d'une forêt est estimée d'après l'examen des arbres les plus anciennement attaqués (répartition, aspect et extension des pénétrations, nombre de cernes annuels dans les bourrelets cicatriciels limitant les attaques, etc.), par l'observation des souches de sujets abattus et grâce aux informations recueillies auprès des forestiers compétents. Ces anciennetés d'invasion sont classées en quatre catégories:

- a: invasion datant de plus de 20 ans
- b: invasion datant de 10 à 20 ans
- c: invasion datant de 5 à 10 ans
- d: invasion datant de moins de 5 ans

Simultanément, nous relevons la position des pénétrations de l'insecte sur l'arbre selon trois niveaux:

- niveau 1: racine et collet
- niveau 2: tronc de 0 à 2 m de hauteur
- niveau 3: tronc au dessus de 2 m de hauteur

Cartographiés sous forme synthétique (fig. 2) ces résultats permettent de reconstituer l'historique de la propagation géographique en France de *D. micans* au cours des vingt dernières années. Ainsi, la contamination du Massif Central semble s'être opérée non à partir des Alpes ou du Jura où l'insecte est sans doute présent depuis longtemps à l'état endémique mais plutôt à partir du Morvan,

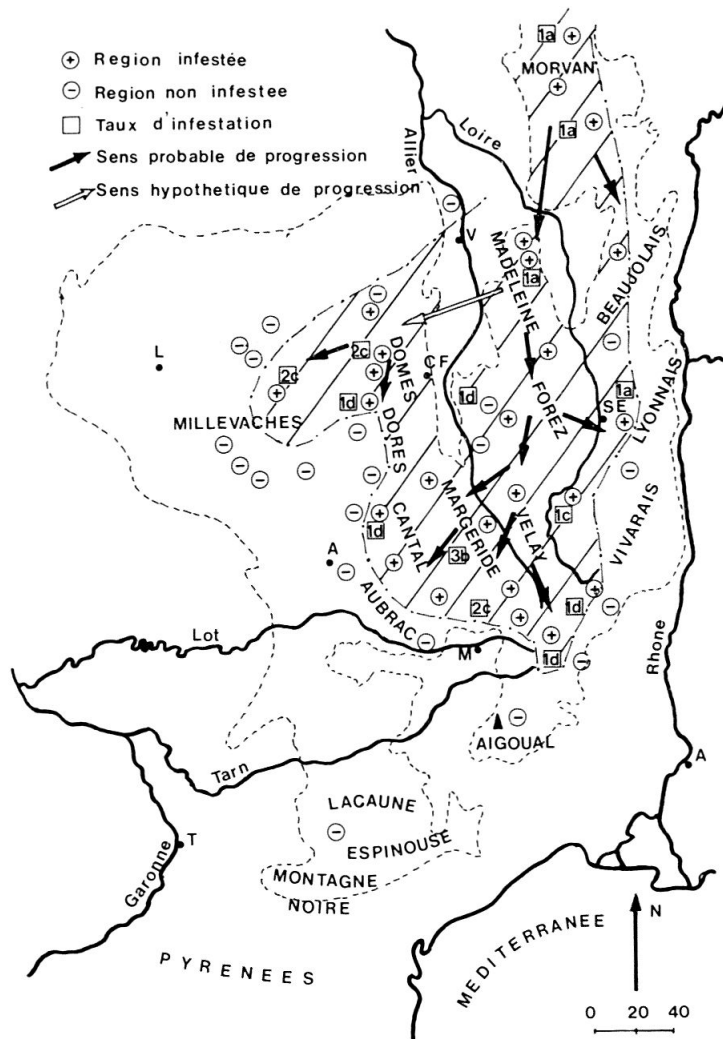


Fig. 2: Progression de *Dendroctonus micans* dans le Massif Central.

massif forestier le plus proche des premières forêts du Massif Central envahies (Monts de la Madeleine) dans lequel on sait que le ravageur possédait dès 1959 (CHARARAS) des niveaux de population relativement élevés. La répartition actuelle de *D. micans* dans le Massif Central témoigne en outre de deux formes de dispersion: l'une qui concerne exclusivement les forêts en cours d'envahissement ou envahies depuis peu (Livradois, Velay, Margeride, Vivarais, Aubrac, Cantal, Dorès, Dômes, Millevaches, etc.) et dont la colonisation paraît s'effectuer avec une dynamique de population de type épidémique, l'autre qui n'existe guère pour l'instant que dans les forêts les plus anciennement colonisées (Morvan, Alpes, Madeleine, Beaujolais) dans lesquelles le ravageur, uniformément répandu, peut être considéré à l'état endémique.

La propagation géographique de *D. micans* procède théoriquement de deux modes différents: un mode actif qui met en jeu ses facultés spécifiques de déplacement et un mode passif qui tire profit de transports de nature diverse liés aux activités humaines. La dispersion active de l'insecte s'effectue souvent avec une dynamique de population de caractère épidémique; elle a pour conséquence l'envahissement de nouveaux territoires, ce qui provoque une rapide extension de l'aire géographique de l'espèce. En général, ce type de dispersion s'accompagne de dommages graves; c'est actuellement le cas chez nous mais aussi en Géorgie comme ce fut le cas dans le passé, au Schleswig-Holstein et en Hollande. A terme, une évolution épidémique conduit nécessairement à un envahissement progressif de tous les boisements sensibles. En France, la situation actuelle tirée de la répartition géographique observée permet de préciser cette évolution à trois niveaux différents: à l'échelle de la région, et par extension à l'ensemble du territoire mais aussi au niveau des boisements et même au sein du boisement, ce dernier point fera d'ailleurs l'objet des paragraphes suivants.

A l'échelle de la région, trois axes principaux de propagation se dégagent:

(1) une contamination rapide vers l'Ouest, risque de se produire prochainement pour l'ensemble des boisements du plateau de Millevaches en continuité avec ceux où *D. micans* est maintenant infiltré (région de Millevaches-Meymac) soit sur près de 27000 ha de forêts de production et de boqueteaux à épicéa prépondérant que comptent selon l'Inventaire Forestier National (1966-1972), le plateau de Millevaches, la chataigneraie Limousine, le plateau Limousin et la Xaintrie.

(2) vers le Sud, l'infestation sera certainement plus lente compte tenu de la discontinuité et de l'éloignement respectif des peuplements de même nature qui constituent l'essentiel des forêts de résineux de la Montagne Noire, de Lézou et des Monts de Lacaune et de l'Espinouze (25000 ha).

(3) vers l'Est enfin, une infiltration se produit déjà dans les pessières proches du Mont Aigoual et des Monts du Vivarais, massifs représentant plus de 15000 ha de forêts à épicéa prépondérant (IFN 1966-1972).

A l'échelle du territoire français métropolitain et après l'invasion du Massif Central, l'extension géographique de *D. micans* risque de se poursuivre avec plus de difficultés vers les Pyrénées, région où les pessières sont rares et souvent encore trop jeunes pour convenir à l'insecte. En revanche, elle devra s'effectuer avec plus d'aisance vers l'Ouest où d'importants reboisements en épicéa de Sitka - espèce connue pour être particulièrement sensible au ravageur (ELTON, 1950; FRANCKE-GROSSMANN, 1954) - ont été effectués après 1950 en Bretagne et en Normandie, et ceci d'autant mieux que le «micans» a récemment été observé aux environs d'Orléans. Il est d'ailleurs à craindre que de tels peuplements, qui entrent

maintenant dans leur période critique pour l'insecte (entre 20 et 40 ans, d'après GOHRN *et al.*, 1953), ne soient brutalement anéantis tout comme le furent des boisements analogues en Hollande de 1935 à 1943 et en Schleswig-Holstein de 1944 à 1954.

A l'échelle des peuplements du Massif Central, la dispersion à distance de *D. micans*, de boisement en boisement, est relativement lente probablement en raison du cycle biologique long et capricieux de l'espèce et de la faible propension au vol des adultes mais peut-être aussi à cause des conditions climatiques peu favorables qui dans cette région règnent presque tous les ans à la sortie des adultes et qui gênent l'envol des insectes. Le faible penchant au vol de ce Scolyte est d'ailleurs unanimement reconnu et, si des vols d'individus sont parfois observés (VOUTE, 1947; HUSSON & STAUDER, 1954; KOBACHIDZE *et al.*, 1968) aucun essaimage massif n'a jamais encore été décrit. Quoiqu'il en soit, la discontinuité de la répartition actuelle des pessières contaminées en Aubrac et en Margeride, indique clairement que des transferts de populations se sont réalisés à plusieurs centaines de mètres, voire plusieurs kilomètres de distance. La dispersion à distance de l'espèce doit donc s'effectuer au moins durant les années où des conditions météorologiques favorables coïncident avec une partie de la période d'activité aérienne des adultes matures. Précisons d'ailleurs, à l'appui de cette hypothèse, que la température d'envol du ravageur, de l'ordre de 23 °C (FRANCKE-GROSSMANN, 1950) n'est que très temporairement ou très localement atteinte dans la plupart des pessières étudiées. Cependant, ses seuils d'activité et de ponte voisins de 7 °C, permettent à l'insecte de se déplacer à la marche, au sein du peuplement ou à faible distance et, le cas échéant, de pondre durant la majeure partie de l'année.

Par voie passive, le transport de grumes non écorcées peut également favoriser la dispersion à distance de l'espèce. Ce serait là, selon RUDNEV & KHRAMTSOV (1962) l'origine de la contamination récente des forêts de *Picea orientalis* de Géorgie et si l'on n'y prend garde ce pourrait aussi être en France l'une des voies rapides de contamination des pessières des régions les plus éloignées des foyers actuels du Massif Central (Pyrénées, Bretagne, Normandie). Une telle propagation est d'ailleurs d'autant plus difficile à éviter que l'animal peut se trouver en nombre à l'abri sous l'écorce de troncs d'arbre apparemment sains et qu'arrivé à destination, les femelles déjà fécondées sont aptes à se disséminer et à pondre.

DISPERSION DE *D. micans* AU SEIN D'UN BOISEMENT

Trente-quatre séries de placettes temporaires d'une surface minimum de 2500 m² ont été établies dans des forêts diversement atteintes et situées, à partir soit d'une lisière envahie soit, plus rarement, d'un foyer d'arbres très attaqués. Les placettes d'une même série étaient disposées en ligne droite perpendiculaire à la lisière la plus attaquée par l'insecte et à intervalle de 50 m.

Pour des raisons expérimentales elles furent installées dans les parties du peuplement les plus homogènes; elles présentaient une forme carrée et une surface (25x25 à 50x50m) calculée de manière à pouvoir contenir au moins cinquante arbres. Leur nombre, variable suivant les séries, était déterminé par l'importance du boisement, l'insecte devant toujours être présent dans chacune d'elles.

Durant la période de développement sous écorce du ravageur (septembre à avril) des notations ont été pratiquées en vue de déterminer les caractéristiques suivantes:

- *Fréquence absolue des attaques* (FA) ou rapport des arbres attaqués sur l'ensemble des arbres observés.
- *Fréquence relative de certains types d'attaques* (Fr) ou rapport des arbres manifestant les types d'attaques considérés (nouvelles colonisations, pénétrations réussies ou échouées, etc.) sur l'ensemble des arbres attaqués.
- *Densité moyenne des attaques* (Dm) ou moyenne des attaques réussies sur l'arbre selon trois classes d'infestation:
 - 1 - moins de 5 pénétrations
 - 2 - de 5 à 10 pénétrations
 - 3 - plus de 10 pénétrations
- *Indice d'intensité d'attaque* (Ii) d'une unité écologique (placette, série ou forêt) calculé suivant la formule:

$$I_i = \frac{(a_i \cdot b_i) 100}{3N}$$

pour laquelle «ai» est égal à 1, 2 ou 3 suivant le nombre de pénétrations observées et classées par catégories de densité moyenne d'attaques, «bi» est l'effectif de la classe «ai» considérée et «N» le nombre total d'arbres examinés. Cet indice qui varie donc de 0 à 100, est maximum lorsque tous les arbres présentent plus de 10 pénétrations réussies.

Les résultats obtenus permettent au sein même des boisements, de distinguer deux types de dispersion de l'insecte, l'un qui se produit durant sa période d'extension épidémique, l'autre au cours de son évolution endémique. Dans le premier cas, la dispersion paraît se dérouler en trois phases (contamination initiale, colonisation à deux niveaux de population différents et pullulation finale). Dans le second, l'évolution endémique comporte une phase de latence et dans certaines conditions une phase de pullulation.

DISPERSION EPIDEMIQUE DE *D. micans* AU SEIN D'UN BOISEMENT RECEMMENT ENVAHI

Nous discuterons successivement chacune des trois phases ci-dessus distinguées.

La contamination initiale

La contamination initiale d'une forêt débute dès l'arrivée de la première femelle fécondée de *D. micans*. Les premières tentatives de pénétrations de l'insecte sont pratiquées sur les seuls arbres de lisière aussi bien sur racine qu'à la base ou le long du tronc. Pendant plusieurs années elles demeurent strictement groupées sur ou au voisinage des premiers sujets atteints. Les moyennes des fréquences absolues et des indices d'intensité d'attaque (tabl. 1) sont toujours très élevées en lisière (Fa = 20,8 et Ii = 7,2) et très faibles à l'intérieur du peuplement (Fa 2,8 et Ii = 0,8).

Dès cette phase de contamination initiale d'un boisement on peut prévoir deux cas d'évolution ultérieure de la dispersion selon le taux d'échec des pénétrations observé sur les arbres de lisière c'est-à-dire selon la fréquence relative des

arbres présentant des attaques échouées par rapport au nombre total d'arbres attaqués. Une fréquence relative basse (inférieure à 20) correspond à une faible résistance du peuplement lors de l'installation de l'insecte, alors qu'une fréquence relative élevée (supérieure à 30) indique une bonne résistance du peuplement.

Les niveaux d'attaque de l'arbre les plus fréquemment observés se situent au voisinage des plaies et des constrictions, au-dessous de 2 m sur tronc et au collet. En outre, les cas de mortalité d'arbres sont extrêmement rares et portent alors sur des épicéas de Sitka toujours plus sensibles que l'épicéa commun ou le pin à crochets.

Comme tend à l'indiquer la répartition actuelle de l'insecte dans le Massif Central (fig. 2), la dispersion de boisements à boisements isolés s'effectue dès la phase initiale de contamination, à partir des toutes premières colonies fondées. Elle est par conséquent nettement plus rapide quand les peuplements sont proches ou continus car les adultes essaimants peuvent aisément trouver de nouveaux hôtes. Elle est en revanche plus difficile quand les peuplements sont plus éloignés et les essaimants moins nombreux; la propagation de l'espèce ne peut alors être réalisée qu'à partir de boisements déjà fortement contaminés. C'est ce qui explique la lenteur de l'extension géographique du ravageur dans l'Aubrac et le Cantal comparativement à la Lozère et au plateau de Millevaches.

La colonisation d'un peuplement

La colonisation d'un peuplement suit à plus ou moins longue échéance la phase de contamination. Elle est d'autant plus lente que les conditions écologiques sont plus défavorables à l'insecte (hôtes dispersés, sujets jeunes, couvert dense, conditions climatiques rigoureuses, etc.).

La colonisation s'effectue à partir des premiers arbres contaminés et se poursuit de proche en proche dans tout le peuplement. Pour un secteur déterminé elle s'achève quand l'insecte est régulièrement réparti partout et qu'il est présent au moins à l'état de tentative de pénétration sur 1 à 5% des arbres. Bien que nécessairement liée à la progression au sein du peuplement, l'évolution de l'insecte peut se poursuivre à allure épidémique même après l'achèvement théorique de la colonisation d'un secteur déterminé. Dans tous les cas, les arbres de lisière sont toujours plus attaqués qu'au sein du boisement.

Les informations recueillies dans les secteurs de forêts ou dans les forêts déjà colonisées témoignent de deux types de répartition suivant que les niveaux d'infestation, donc de population de l'insecte dans les peuplements, sont faibles à moyens ou forts à très forts. En phase épidémique d'invasion, une telle distinction revêt un intérêt particulier, car elle peut servir de base à une possible prévision d'évolution de la situation phytosanitaire et faciliter ainsi la prise de mesures de lutte appropriées.

La colonisation d'un peuplement avec des niveaux d'infestation faibles à moyens se caractérise par une fréquence absolue des attaques de lisière souvent très élevée (moyenne: 40,2), variable selon les forêts et les secteurs considérés du fait de l'hétérogénéité sylvicole naturelle et par une fréquence absolue des plaquettes toujours relativement faible (12,2) avec un indice d'intensité d'attaque correspondant toujours très réduit (4,2) (tabl. 1).

Tabl. 1: Modes et phases de la dispersion de *Dendroctonus micans* (Fa = Fréquence absolue des attaques; Ii = Indice d'intensité d'attaque).

Enchaînements des dynamiques de population	Dispersion durant l'extension épidémique				Dispersion durant évolution endémique	
	Contamination	Propagation au sein du peuplement		Pullulation	Latence	Pullulation
		avec faible infestation	avec forte infestation			
Fa : lisière	20,8 (e:7,4)	40,2 (e:24,5)	29,7 (e:12,1)	60,3 (e:13,4)	< 10	
Fa : placettes	2,8 (e:1,8)	12,2 (e:5,9)	24,7 (e:8,3)	46,4 (e:11,5)	< 10	43,3
Ii : lisière	7,2 (e:4,8)			33,0 (e:15,2)	0,8 à 2	
Ii : placettes	0,8 (e:0,5)	4,1 (e:4,0)	7,1 (e:3,4)	24,5 (e:8,6)	0,8 à 2	
<u>Niveau des attaques</u>						
- racine et base	+	+	+	+	+++	+
- tronc : < 2 m	+++	+++	+++	++	+	++
- tronc : > 2 m			+	+++		+++
<u>Mort d'arbres</u>	rare	rare	faible	forte	nulle	forte
	limitée à une ou deux pla- cettes	répartie sur toutes les placettes		limitée au foyers	répartie au sein de la forêt	

Le niveau d'attaque le plus fréquemment observé se situe à la partie inférieure du tronc et à sa base, les pénétrations de l'insecte ayant lieu le plus souvent à la périphérie des blessures récentes, d'anciennes plaies et dans les parties de l'écorce naturellement comprimées de la base des branches latérales et des fourches.

Les cas de mortalité d'arbres sont, dans ce cas, relativement rares bien que les sujets situés en lisière ou en clairière soient massivement attaqués durant plusieurs années.

La colonisation d'un peuplement qui s'achève avec des niveaux d'infestation forts à très forts se traduit par une fréquence absolue des attaques de lisière inférieure au cas précédent (29,7) complétée par une fréquence absolue des attaques sur placettes intérieures du peuplement nettement plus élevée (24,7) et un indice d'intensité d'attaque correspondant relativement fort, ce qui traduit une grande vitesse de dispersion de l'espèce au sein de la forêt (tabl. 1).

Dans le cas où les pénétrations sont relativement faibles (moins de 5) et récentes (moins de 3 ans) le niveau d'attaque le plus fréquent de l'arbre demeure la partie basse du tronc et sa base; dans le cas où les pénétrations sont nombreuses et répétées, le niveau d'attaque sur l'arbre tend à s'élever au-dessus de 2 m. Des cas de mortalité d'arbres sont ici observés, le plus souvent en lisière ou en bordure d'ouverture des peuplements.

Ces modalités différentes de colonisation traduisent nécessairement des variations de capacité de résistance globale du peuplement à son invasion; elles paraissent être selon le cas, la conséquence de facteurs climatiques sylvicoles et individuels (sècheresse ou excès d'humidité, faiblesse excessive de densité, âge critique et déficience génétique des arbres, etc.) mais sont aussi liées à des interventions humaines intempestives (abattages inconsidérés, défaut d'état sanitaire, lésions excessives provoquées lors d'exploitations mal conduites, etc.). Par ailleurs, la fréquence relative des arbres attaqués avec succès dès les premières tentatives de pénétrations par rapport au nombre total d'arbres attaqués, reflète la variation d'agressivité de l'insecte suivant les stations; néanmoins celle-ci ne semble pas en relation directe avec les deux types de colonisation considérés mais plutôt en rapport avec les caractéristiques biologiques de l'insecte, variables selon les conditions écoclimatiques locales.

La phase de pullulation

La phase de pullulation survient à l'heure actuelle dans plusieurs forêts de Lozère (Croix de Bor, Pradels, Mercoire, etc.). Elle se caractérise par une fréquence absolue de lisière extrêmement élevée (60,3) et une fréquence absolue moyenne des placettes également très forte (46,4). Les valeurs des indices d'intensité d'attaques sont les plus élevées obtenues (en lisière 33,0 et en forêt 24,5); elles dénotent une moindre différence entre la lisière et l'intérieur du peuplement et traduisent l'apparition des foyers de dépérissement au sein du boisement. De même, la fréquence relative des arbres attaqués avec succès, ici toujours extrême, atteint son maximum dans les placettes situées au centre même du foyer avec 85,3% (écart type = 7,9) témoignant de l'attaque massive et primaire du ravageur quel que soit l'état de santé et la capacité de résistance des arbres (tabl. 1).

En phase de pullulation, le niveau d'attaque de l'arbre le plus fréquent est observé sur le tronc au-dessus de 2 m de hauteur et souvent même sur la flèche avec des densités d'attaque dépassant régulièrement 10 pénétrations nouvelles par arbre. De telles concentrations du ravageur provoquent nécessairement l'affaiblissement progressif des arbres atteints puis leur mort, souvent accélérée par l'intervention d'autres Scolytides plus secondaires de l'écorce (*Ips typographus* L., *Pityogenes chalcographus* L. ou *Blastophagus piniperda* FABR.) et du bois (*Xyloterus lineatus* OLIV.).

Des cas d'évolution intermédiaire se rencontrent entre le stade de propagation au sein du peuplement avec forte infestation et celui de la pullulation. Cette dernière peut donc être considérée comme un des termes ultimes de la phase de propagation avec forte infestation. Toutefois, un tel aboutissement nécessite l'intervention ou la présence de conditions particulièrement favorables. Parmi les premières, soulignons les effets de sécheresses successives ou prolongées d'autant plus intenses que les peuplements sont installés dans des sols filtrants ou superficiels et les conséquences toujours catastrophiques d'ouvertures exagérées du boisement par suite d'éclaircies ou d'extractions inconsidérées notamment lorsqu'elles sont effectuées au cours de la propagation de l'insecte au sein de la forêt. Parmi les secondes, soulignons le rôle favorable à la multiplication du ravageur que peuvent tenir d'une part les plaies, fourches et anfractuosités du tronc lorsqu'elles sont fréquentes et d'autre part, l'âge et la densité des peuplements quand ils atteignent des valeurs critiques.

Rien ne permet d'affirmer qu'une pullulation puisse succéder à une phase de propagation avec faible infestation. Au contraire, comme paraît le démontrer l'évolution sans dommages graves de certaines forêts anciennement atteintes (Madeleine, Forez), l'évolution normale d'une propagation de l'insecte au sein du peuplement réalisée avec un faible niveau d'infestation aboutirait le plus souvent à une phase endémique relativement stable (Morvan, Mts de la Madeleine, Alpes).

LA DISPERSION ENDEMIQUE DE *D. micans*

Telle qu'elle apparaît d'après les relevés, la dispersion endémique de *D. micans* comporte essentiellement une phase de latence qui se déroule à un faible niveau de population et une phase de pullulation qui survient de façon sporadique: la phase de latence se caractérise par une fréquence absolue d'attaque extrêmement faible (moins de 10) aussi bien en lisière qu'à l'intérieur du peuplement et par une répartition homogène des attaques dans les différentes parties de la forêt. En complément, les indices d'intensité d'attaque, sont toujours très bas (0,8 à 2,0) et la fréquence relative des arbres présentant des attaques réussies n'excède jamais 30%; ces attaques ont d'ailleurs lieu très souvent sur les mêmes arbres tous les ans (tabl. 1).

Le niveau d'attaque le plus fréquemment observé du ravageur en phase endémique se situe surtout à la base de l'arbre ou sur les racines dans les anfractuosités et les lésions de natures diverses (plaies, attaques de *Fomes*, etc.). Dans ces conditions les cas de mort d'arbres sont nuls ou rarissimes.

Tout comme au cours d'une dispersion épidémique, les populations de *D. micans* à l'état endémique atteignent parfois des niveaux élevés et passent par une phase de pullulation.

N'ayant pu étudier nous-même l'évolution dynamique de cette dernière phase, nous nous fions aux observations réalisées à son propos dans les autres pays. En Belgique, GREGOIRE (1973) fournit des schémas de parcelles expérimentales fortement contaminées dans lesquelles 43,3% des épicéas communs qui les composent sont atteints, cependant que les attaques sur nouveaux arbres sont faibles (moins de 2% par an) et que le nombre d'arbres morts (si l'on en juge par les éclaircies réalisées) est relativement élevé (35,2). Ces données sont en accord avec les observations réalisées par GOHRN *et al.* (1953) au cours d'une pullulation de même nature, au Danemark sur épicéa de Sitka. Dans ce cas, les niveaux préférentiels d'attaque sur l'arbre se situent surtout sur le tronc et au-dessus de 2 m, notamment dans les peuplements clairs. En outre, l'importance de l'attaque varie en relation inverse avec la densité des peuplements, conclusion déjà émise par RÜHM (1958) en Allemagne dans des circonstances analogues.

D'après nos observations et les témoignages recueillis tant en France qu'à l'étranger, les pullulations de *D. micans* en cours d'évolution endémique relèvent des causes suivantes, souvent identiques d'ailleurs à celles déjà notées dans le cas d'une invasion de type épidémique:

(1) déficience physiologique qu'elle provienne d'une sécheresse ou d'une pauvreté du sol (BEIER-PETERSEN, 1952), d'un drainage excessif (HUSSON & STAUDER, 1954), d'une sensibilité particulière de l'arbre au cours d'une période de sa vie (BEIER-PETERSEN, 1976) ou d'une humidité excessive (KOLOMIETS & BOGDANOVA, 1976).

(2) facteurs du peuplement lui conférant une sensibilité extrême (pureté absolue, âge critique, densité réduite, excès de fourches, etc.).

(3) effets de pratiques sylvicoles inadaptées (éclaircies malencontreuses, pratiquées trop intensément à la période de maximum de sensibilité de l'épicéa commun [entre 50 et 80 ans] à l'insecte, exploitations mal conduites occasionnant des ouvertures du peuplement trop larges [favorisant les chablis et de ce fait la multiplication du ravageur] et des lésions à la base de l'arbre pratiquées au cours de débardages maladroits effectués au tracteur débardeur, etc.).

CONCLUSIONS

Nos recherches permettent de reconstituer l'histoire de l'invasion actuelle du Massif Central par *D. micans*, de prévoir son extension prochaine à l'ensemble des pessières de cette région et à terme, de supputer sa venue dans les boisements des Pyrénées et de Bretagne-Normandie. Elles mettent en évidence deux modes différents de dispersion, l'un qui se déroule lors de l'invasion de nouveaux territoires et donne lieu à une multiplication épidémique du ravageur, l'autre qui se produit dans les forêts anciennement conquises où l'insecte se trouve à l'état endémique.

Le premier mode de dispersion comprend trois phases ne se succédant pas nécessairement l'une à l'autre: la contamination initiale, la colonisation sous deux formes différentes et la pullulation. Le second mode de dispersion comporte une phase de latence, la plus fréquemment observée et une phase de pullulation. Des valeurs particulières des paramètres écologiques caractérisent ces deux modes de dispersion, et leurs diverses phases.

D. micans, dangereux ravageur des pessières euro-asiatiques, présente des pullulations catastrophiques, difficilement contrôlables, que l'insecte soit à l'état

endémique ou en cours d'invasion épidémique. Leur déclenchement est très probablement déterminé par un ensemble de facteurs parmi lesquels, outre des facteurs généraux d'ordre climatique, interviennent des facteurs humains et sylvicoles. L'estimation précise de leur incidence complétée par l'évaluation des paramètres écologiques des forêts mesurées pourrait servir de base à une prévision des dommages graves et à la limitation des dégâts actuels.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALACHOWSKI, A. 1949. *Coléoptères Scolytides*. Faune de France 50, P. Lechevalier ed. Paris, 320 pp.
- BEIER-PETERSEN, B. 1952. *Hylesinus micans Artens udbredelse og en oversigt over dens optraeden i Danmark*. Dansk. Skovf. 37: 299-322.
- BEIER-PETERSEN, B. 1976. *Dendroctonus micans Kug. in Danmark*. «The situation 25 years after a catastrophe». Z. Pflanzenk. u. Pflanzensch. 83, 1-3, 16-21.
- CARLE, P. 1975. *Dendroctonus micans Kug. (Col. Scolytidae) l'Hylésine géant ou Dendroctone de l'Épicéa*. R.F.F. 27: 115-128.
- CHARARAS, C. 1960. *Variations de la pression osmotique de Picea excelsa à la suite des attaques de D. micans Kug.* C.R.A.S. Paris 261: 1917-1919.
- DOUROJEANNI, M. 1971. *Les Scolytides en Belgique. Recherches biologiques et relations avec leur hôte des principaux Scolytidae (Coleoptera) de Picea excelsa Link. dans les Ardennes belges*. Thèse de Doctorat. Fac. des Sciences Agron. Gembloux, 197 pp.
- ELTON, E.T. 1950. *Dendroctonus micans Kug. a pest of Sitka spruce in the Netherlands*. 8th Intern. Congr. Ent., 759-764.
- FRANCKE-GROSSMAN, H. 1950. *Die Gefährdung der Sitkafichte durch Rotfäule (Fomes annonus) und Riesenbaskäfer (Dendroctonus micans Kug.) in Aufforstungsrevieren Schleswigs*. 8th Intern. Congr. Ent., 773-778.
- FRANCKE-GROSSMANN, H. 1954. *Populationsdynamische Faktoren bei der Massenvermehrung des Dendroctonus micans Kug. an der Sitkafichte in Schleswig-Holstein*. Verh. deutsch. Ges. ang. Ent. 108-177.
- GOHRN, V., HENRIKSEN, M.A. & BEIER-PETERSEN, B. 1953. *Observations of Dendroctonus micans in Danmark*. Soertryk af det forslige Forsøgsvoesen 21: 383-433.
- GREGOIRE, J.C. 1973. *Le Dendroctonus micans Kug. en Belgique et dans la forêt de Chamly (Luxembourg Belge)*. Mémoire de fin d'études. Fac. Sci. Agr. Gembloux 109 pp.
- HUSSON, R. & STAUDER, F. 1954. *A propos de Dendroctonus micans Kug., Coleoptera Ipsidae*. R.F.F. 6: 355-359.
- HUSSON, R. & STAUDER, F. 1955. *Lutte chimique contre le Scolytide de l'épicéa Dendroctonus micans Kug.* R.F.F. 7: 534-538.
- Inventaire Forestier National (IFN), 1966-1972. *Départements de Lozère, Haute Loire, Ardèche, Cantal et Aveyron*.
- KOBACHDIZE, D. 1967. *Der Riesenbaskäfer (Dendroctonus micans Kug.) in Georgien (USSR)*. Anz. Schädl. Pflanz. 40: 65-68.
- KOBACHDIZE, D.M., NISHARADZE, G., IMMADZE, S.CH. & KOBACHDIZE, T. 1968. *Dispersion de nouvelles colonies de D. micans sur Picea orientalis en Géorgie (URSS) dans les gorges de Borjomi (en russe)*. Anz. Schädl. Pflanz. 41: 116-118.
- KOLOMIETS, N.G. & BOGDANOVA, D.A. 1976. *Multiplication massive de Dendroctonus micans (en russe)*. Kug. Okhr. i Zashch. lesa 12: 71-73.
- KURENTSOV, A.I. 1968. *On the occurrence of the large spruce bark beetle in eastern Transbaikalia with reference to the problems of the relationships between forest and steppe*. Z. biol. E. Ent. 7: 171-172.
- RUDNEV, D.F. & KHRAMTSOV, N.M. 1962. *Control of Dendroctonus micans Kug. in the forest of Gruzija (Georgie)*. Zashch. Rast. Vredil. i. Solezn. 28-30.
- RÜHM, W. 1958. *Zur mechanisch-chemischen und ökologischen Bekämpfung des Riesenbaskäfers (Dendroctonus micans Kug.)*. Z. ang. Ent. 43: 286-325.
- SCHAEFFER, R. 1975. Communication par lettre du 21.9.1975. Société Forestière de France Comté, 38, Chemin des Ragots, 25000 Besançon.
- SHAVLIASHVILI, I.A. & BEROZASHVILI, T.I. 1976. *Résistance de l'épicéa oriental selon l'humidité du sol et les conditions de germination dans le district de Borjomi (en russe)*. Recueil de Travaux Tbilissi 143-146.
- VOUTE, A.D. 1947. *Apparition dans notre pays du Coléoptère de l'écorce (Dendroctonus micans) et moyens de lutte préventive (en hollandais)*. Ned. Bosb. 19: 85-87.
- WOOD, S.L. 1963. *A revision of the bark beetle genus Dendroctonus (Coleoptera Scolytidae)*. Great Basin Naturalist 23: 1-117.