

L'impact des insectes parasites des graines sur les capacités de régénération naturelle des peuplements de cèdre de l'Atlas et de sapin pectiné en Languedoc-Roussillon

par Jean-Noël CANDAU, Thomas BOIVIN et Alain CHALON

La régénération naturelle des peuplements forestiers est soumise à diverses contraintes environnementales, parmi lesquelles, les insectes ravageurs des cônes et des graines jouent un rôle majeur. Depuis 2004, une étude a été menée sur des cédraies et sapinières de la région Languedoc-Roussillon. Les résultats montrent que ces insectes peuvent causer des pertes importantes de graines et, localement, l'impact peut être important. Certaines mesures sanitaires et le maintien du suivi des populations de ravageurs sont préconisées pour mieux anticiper et limiter l'impact de ces insectes sur la régénération naturelle des peuplements.

Introduction

La superficie boisée de la région Languedoc-Roussillon a plus que doublé depuis le début du XX^e siècle (AGENCE MÉDITERRANÉENNE DE L'ENVIRONNEMENT 2002). Aujourd'hui, cette région possède un taux de boisement de 34%, bien plus élevé que la moyenne nationale. Depuis quelques années cependant, on observe un ralentissement des reboisements dû en partie à la baisse des aides de l'Etat, à l'apparition de nouveaux enjeux environnementaux et à l'augmentation des coûts de production de bois. Dans ce nouveau contexte, la régénération « naturelle » tend progressivement à être préférée au reboisement « artificiel ». Au-delà de l'impact que ce changement pourrait avoir sur la gestion de ces peuplements, sur leur valeur génétique et leur diversité, on peut se poser la question de la capacité même de cette régénération naturelle à assurer un renouvellement des peuplements.

En effet, de nombreux facteurs climatiques, édaphiques, et biotiques peuvent affecter la régénération des peuplements forestiers en intervenant à tous les stades du cycle de reproduction des arbres, depuis la

formation des fleurs à la germination des plantules. Chez les conifères, les facteurs biotiques détruisant les graines durant la phase de pré-dispersion, sont essentiellement représentés par des insectes ravageurs des graines et des cônes (ROQUES 1983). L'impact de ces insectes sur la dynamique des peuplements, en particulier la régénération, est souvent mal connu, car les dégâts qu'ils causent sont peu visibles. On a cependant estimé qu'une de ces espèces introduite depuis l'Amérique du Nord (*Megastigmus spermotrophus*) détruisait en moyenne 400 000 graines de Sapin de Douglas par an dans un des vergers à graines français où sont produites des graines forestières améliorées à haute valeur ajoutée (1000 euros le kg). Le manque à gagner a ainsi été évalué par les gestionnaires à environ 60 000 euros sur cinq ans.

Ces insectes, qui comptent environ 400 espèces à l'échelle mondiale, peuvent être classés en trois catégories suivant leur degré d'exploitation des cônes et des graines : les « conophages » se nourrissent des tissus des cônes et des bractées sans généralement endommager les graines, les « conospermatophages » consomment les tissus des cônes et des graines souvent en forant des galeries à travers les cônes, les « spermatophages » ne consomment que les graines (TURGEON, ROQUES *et al.* 1994). Cette dernière catégorie compte principalement des hyménoptères du genre *Megastigmus*.

Les insectes ravageurs des graines du genre *Megastigmus*

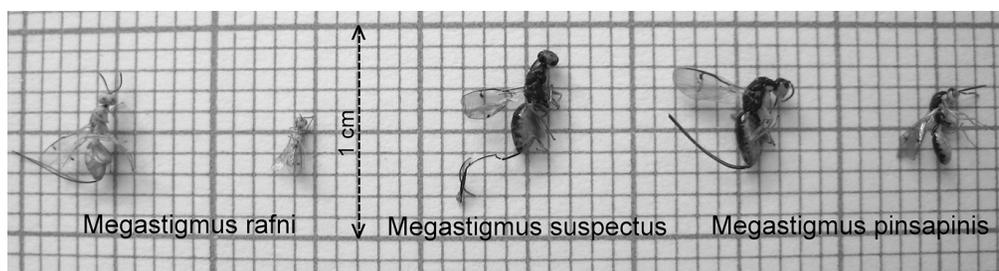
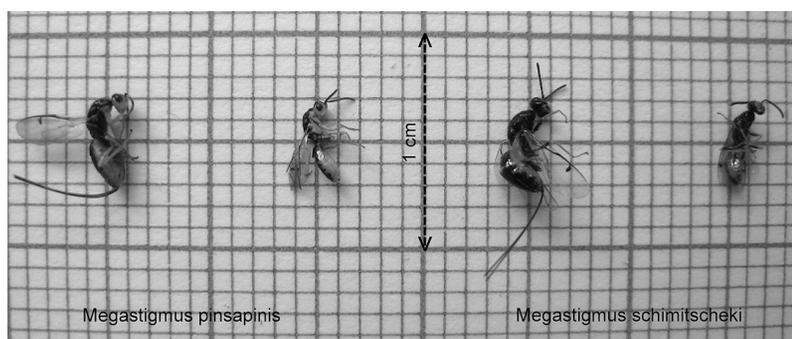
Chaque espèce de *Megastigmus* est généralement associée à un seul genre d'hôte. Cependant, lorsqu'ils sont introduits dans de nouveaux écosystèmes, la plupart de ces insectes semblent capables de s'adapter aux essences forestières autochtones dès lors que celles-ci sont taxonomiquement proches de leur hôte d'origine. Ainsi, en France, les graines de cèdre peuvent être infestées par *M. pinsapinis*, une espèce originaire d'Afrique du Nord et *M. schimitscheki* originaire du Proche-Orient (Cf. Photo 1). Dans son aire d'origine, chaque espèce est présente sur une seule espèce d'hôte : le cèdre du Liban au Proche-Orient et le cèdre de l'Atlas en Afrique du Nord (FABRE & CHALON 2001). En France, les deux espèces de *Megastigmus* attaquent indifféremment les deux espèces de cèdre. Sur le sapin, on rencontre dans nos régions essentiellement deux espèces de ravageurs des graines : *M. suspectus*, une espèce native présente partout en Europe, et *M. rafni*, une espèce originaire d'Amérique du Nord (Cf. Photo 2). D'autres espèces telles que *M. pinus*, *M. millerii*, et *M. atedius* attaquent les graines de sapin dans d'autres régions du monde (ROQUES 1983).

Les *Megastigmus* passent l'essentiel de leur cycle de vie à l'état de larve à l'intérieur des graines. Les adultes, qui émergent des graines de fin avril à début juin, ont une durée de vie qui dépasse rarement une dizaine de jours. Durant la période de vol, les femelles se déplacent d'arbre en arbre à la recherche des cônes. Lorsqu'elles atteignent l'un d'eux, elles pondent, grâce à un ovipositeur qu'elles enfoncent à travers les tissus végétaux pour déposer leurs œufs, directement à l'intérieur des graines (Cf. Photo 3). Une seule larve se développe par graine en consommant l'intérieur de celle-ci. Au bout de quelques semaines, les larves rentrent en diapause, un stade d'arrêt du développement dans lequel elles resteront au minimum un hiver (deux hivers sur cèdre)

sans jamais quitter leurs graines (Cf. Photo 4). Durant cette phase, les cônes se désarticulent et les graines tombent au sol. Des insectes adultes émergeront au cours du printemps suivant. Le cycle de vie est donc, au minimum de 1 an pour les

Photo 1 :
Les *Megastigmus*
ravageurs du cèdre
en Languedoc-Roussillon

Photo 2 :
Les *Megastigmus*
ravageurs du sapin
en Languedoc-Roussillon



Megastigmus du sapin (*M. suspectus* et *M. rafni*) et, de 2 ans pour ceux du cèdre (*M. pinsapinis* et *M. schimitscheki*). Cette durée peut cependant s'étendre jusqu'à 5 ans si la larve entre dans un état de diapause prolongée. Du fait de leur cycle de vie, ces insectes sont peu visibles pour un observateur non averti. En effet, on ne peut les voir voler autour de leurs arbres hôtes que pendant les quelques semaines que dure leur phase adulte. Ils sont par ailleurs de petite taille (3 à 4 mm) et généralement d'une couleur qui se confond avec la végétation. Le reste de leur cycle biologique se passe à l'état d'œuf ou de larve dans les graines. Les dégâts qu'ils causent sont aussi peu visibles, car la ponte ne laisse pas de trace sur les conelets et les graines infestées ont une apparence normale. Seul l'examen de l'intérieur de celles-ci, par dissection ou par radiographie aux rayons X, permet de détecter l'insecte (Cf. Photo 4).

Impacts de *Megastigmus* dans les peuplements de sapin et de cèdre du Languedoc-Roussillon

Depuis 2004, l'équipe d'Ecologie et dynamique des populations d'insectes forestiers (EDYPOP, www.tinyurl.com/edypop) de l'INRA d'Avignon étudie la dynamique des populations d'insectes ravageurs des graines du genre *Megastigmus* dans les peuplements de sapins et de cèdre de la région Languedoc-Roussillon et leur impact sur la régénération naturelle (CANDAU & FADY 2004 ; CANDAU, COURBET *et al.* 2008). Chaque année, 11 peuplements de cèdre et 11 peuplements de sapin répartis dans les 5 départements de la région ont été échantillonnés en suivant un protocole standardisé (CHALON 2006). Cet échantillonnage permet d'estimer différents paramètres de la production de graines (fructification, proportion de graines viables) ainsi que les taux d'infestation par les ravageurs.

La production annuelle de graines viables (graines disponibles pour la régénération) dépend de différents facteurs. La fructification (i.e. la production de cônes) est bien sûr l'un des plus importants. Celle-ci a été estimée chaque année en utilisant un protocole dérivé de ceux utilisés dans les vergers à graines forestiers. Ce protocole utilise une échelle semi-quantitative qui varie de 0



Photo 3 :
Megastigmus schimitscheki (à gauche) et *M. pinsapinis* (à droite) sur un conelet de cèdre

(aucun cône sur aucun arbre) à 7 (beaucoup de cônes sur pratiquement tous les arbres) et permet de prendre en compte la variabilité spatiale de la fructification intra et inter-arbre. Depuis 2004, la fructification des cèdres a été faible à très faible (moins de 3 en moyenne) alors que celle des sapins (estimée depuis 2007) a été meilleure (égale à 3 en 2007 et supérieure à 3 en 2008). La fructification dépend de nombreux facteurs tels que l'âge du peuplement, sa densité, sa composition génétique, et les conditions climatiques. Par ailleurs, quatre années de mesure (2004-2008) ne sont pas suffisantes pour confirmer que la fructification du cèdre montre d'importantes variations interannuelles avec une année de forte production suivie de deux années de faible production comme il a été montré lors d'un suivi de huit ans au Mont Ventoux (TOTH 2005).

Cependant, une bonne fructification ne garantit pas une bonne régénération. En effet, les cônes matures ne contiennent pas uniquement des graines viables, mais aussi des graines infestées et deux types de graines vides : des graines de petite taille qui ont avorté très tôt dans la phase de développement et des graines de taille identique aux graines viables, mais qui ne renferment ni endosperme ni embryon. L'avortement des

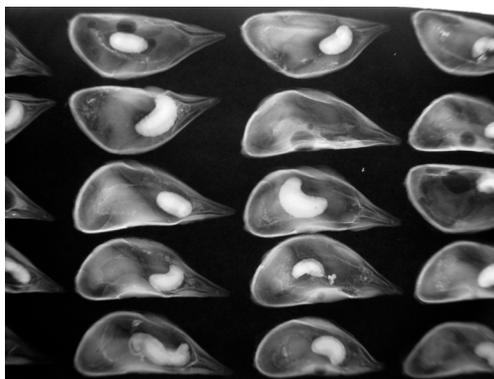


Photo 4 :
Radiographie X de graines de cèdre montrant des graines infestées par des larves de *Megastigmus*

1 - Les moyennes générales sont calculées sur tous les peuplements et toutes les années. Les intervalles qui accompagnent ces moyennes correspondent aux valeurs minimales et maximales des moyennes par peuplement et par année d'observation.

graines peut être dû à un défaut de pollinisation ou de fertilisation, ou à l'autofécondation, la part relative de chaque facteur étant souvent inconnue. Chez le sapin, il faut ajouter aux graines non viables, celles endommagées par la pyrale des cônes (*Dioryctria abietella*), un lépidoptère conspermatophage dont la larve creuse des galeries dans le cône. Le pourcentage relatif de chaque catégorie de graines a été estimé chaque année dans chaque peuplement. Les cônes sont collectés de la fin du mois d'août (sapin) à la fin du mois d'octobre (cèdre), ils sont désarticulés manuellement et les graines sont extraites, triées, comptées et radiographiées aux rayons X pour détecter la présence des larves de *Megastigmus* (CHALON 2006). Le sexe et l'espèce ne pouvant pas être déterminés à partir de l'examen des larves, les graines infestées sont mises en élevage jusqu'à l'émergence des insectes adultes.

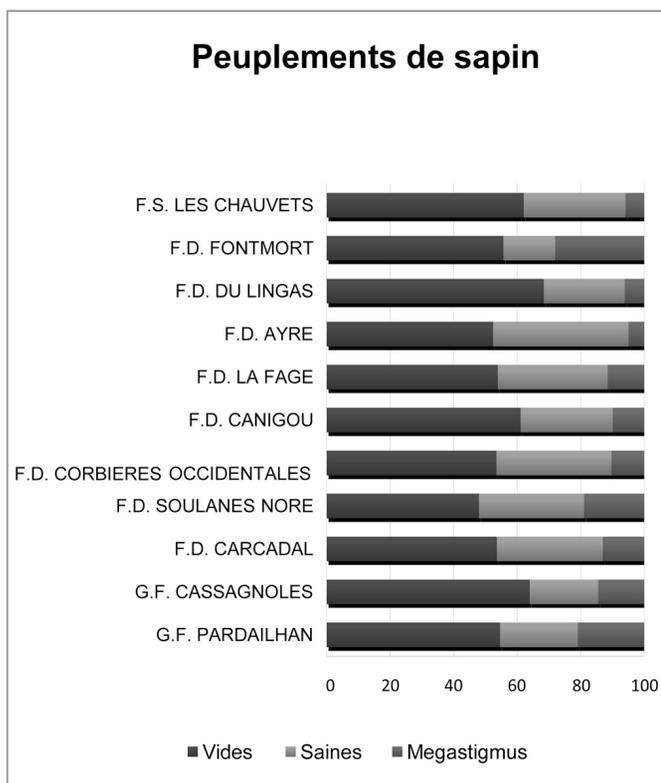
Dans les peuplements échantillonnés, les cônes de sapin contiennent en moyenne 236 graines ($203 < n < 284^1$). Dans ces cônes, on compte en moyenne 80,4% ($58\% < m < 95\%^1$) de graines de taille normale dont : 55% en moyenne sont vides, 32% ($7\% < m < 70\%$) sont saines et 13% ($0,4\% < m < 34\%$) sont infestées par des ravageurs des graines (Cf. Fig. 1). Il faut noter que les taux d'infestation observés depuis 2004 sont en forte augmentation par rapport aux taux observés dans la deuxième moitié des années 90,

puisque ceux-ci ne dépassaient pas alors 2,5% (FABRE, AUGER-ROZENBERG *et al.* 2004). Le peuplement le plus infesté est la forêt domaniale de Fontmort (Lozère) dans laquelle plus de 34% des graines sont parasitées. On a observé par ailleurs que le pourcentage de graines infestées, par arbre, peut atteindre 85%, ce qui représente l'élimination quasi complète du potentiel de régénération de cet arbre l'année de l'infestation. Les dégâts sont causés par trois espèces de *Megastigmus* qui sont par ordre décroissant d'importance : *M. rafni*, *M. suspectus* et *M. pinsapinis*. L'espèce *M. pinsapinis* est surtout connue comme ravageur des graines de cèdre. Elle a été trouvée dans les graines de sapin dans trois peuplements (Pardailhan, Cassagnoles et Espinouse) dans lesquels les sapins et les cèdres sont en mélange ou dans des parcelles voisines, ce qui aurait pu favoriser le transfert du ravageur d'une espèce d'hôte à l'autre.

Les cônes de cèdre contiennent, en général, moins de graines que les cônes de sapin. La moyenne observée dans les peuplements du Languedoc-Roussillon est 135 graines ($113 < n < 152$). Les graines de grande taille représentent en moyenne 55% ($20\% < m < 86\%$) du nombre total de graines. Les pourcentages de graines de grande taille sont généralement homogènes entre peuplements pour une même année. Parmi ces graines, en moyenne : 16% sont vides, 75% ($46\% < m < 92\%$) sont saines, et 9% ($0\% < m < 39\%$) sont infestées (Cf. Fig. 2). La forêt domaniale de la Vis (Gard) présente le plus fort taux annuel d'infestation : 39% en 2006. Sur les trois années d'étude, la forêt domaniale des Soulanes-de-Nore (Aude) a un taux moyen d'infestation de plus de 20%. En Languedoc-Roussillon, la quasi-totalité des infestations de graines de cèdre est due à *M. pinsapinis*. En effet, alors que *M. schimitscheki*, une espèce introduite de Turquie dans les années 90, s'est propagée dans plusieurs peuplements de cèdre de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA), il semble qu'il soit encore rare dans les peuplements du Languedoc-Roussillon (BOIVIN, ROUAULT *et al.* 2008). Lors de nos échantillonnages, *M. schimitscheki* n'a été trouvé que dans la forêt de Mende (Lozère) en 2006 (présence non confirmée en 2007). En région PACA, l'arrivée de *M. schimitscheki* s'est généralement accompagnée d'une augmentation des taux d'infestation. Ainsi, en 2004, alors que le taux moyen d'infestation était de 9% en Languedoc-Roussillon, il était déjà de plus de 20% en PACA.

Fig. 1 :

Moyennes des pourcentages de graines de taille normale vides, saines et infestées par *Megastigmus* dans les peuplements de sapin du Languedoc-Roussillon durant la période 2004-2008.



Le degré de mélange des essences dans les peuplements semble avoir un effet sur le taux d'infestation. Ainsi, chez le sapin, les taux sont statistiquement plus élevés dans les peuplements en mélange que dans les peuplements purs. Chez le cèdre, les taux d'infestation semblent aussi plus élevés dans les peuplements en mélange, mais la différence n'est pas statistiquement significative. Les dégâts supplémentaires causés sur sapin par *M. pinsapinis* à partir des cèdres environnants pourraient expliquer les taux d'infestation plus importants dans les peuplements de cette essence. Dans le cas du cèdre, le transfert des ravageurs du sapin sur cette essence n'a pas été détecté, la différence des taux d'infestation (non significative) ne peut donc pas être expliquée par un transfert d'hôte. Une hypothèse à vérifier serait qu'un environnement hétérogène (comme des peuplements mélangés) pourrait favoriser les ravageurs en réduisant l'efficacité de leurs prédateurs et de leurs parasites. Cependant, les données sur les taux de parasitisme et de prédation de ces insectes ne sont pas suffisantes pour confirmer cette hypothèse.

Conclusion

Les échantillonnages réalisés à ce jour permettent donc de dresser un premier tableau de l'impact des insectes ravageurs des graines sur la reproduction des cédraies et des sapinières du Languedoc-Roussillon. Localement, la perte de graines liée à ces insectes peut être importante puisqu'elle est de 13% en moyenne et peut atteindre 34% de la production d'une année dans les peuplements de sapin et, de 9% jusqu'à 39% dans les peuplements de cèdre. Par ailleurs, les taux d'infestation de graines de sapin ont été multipliés par 5 entre la moitié des années 90 et 2008. Les résultats montrent aussi de plus forts taux d'attaque dans les peuplements en mélange que dans les peuplements purs. Le transfert d'un ravageur du cèdre sur sapin pourrait, au moins en partie, expliquer ces différences. Si ce transfert se généralisait, son impact sur les taux d'infestation des graines de sapin pourrait être important. Il serait alors prudent de prendre des précautions de gestion pour éviter le mélange de ces essences. Enfin, il semble qu'à ce jour, le ravageur invasif *M. schimitscheki* se soit peu répandu dans les peuplements de cèdre de la région. La dispersion de cette espèce dans les

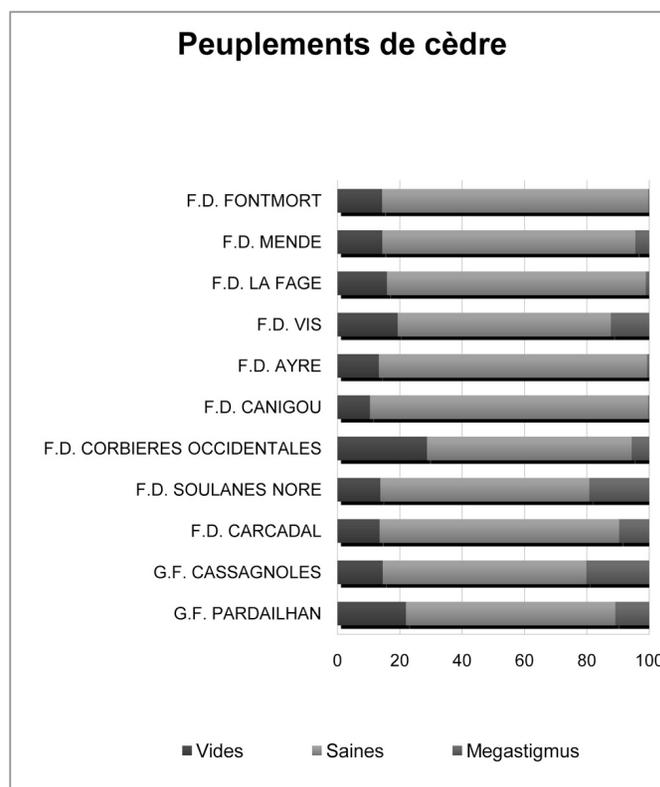
peuplements de PACA a fortement augmenté les taux d'attaque. Plusieurs mesures sanitaires peuvent être préconisées pour ralentir la progression de cet insecte et limiter l'introduction de nouvelles espèces. Ainsi, la récolte, la distribution et l'entreposage des graines devraient prendre en compte les risques liés aux insectes des graines. Ceci s'applique à l'importation de graines forestières exotiques, mais aussi aux mouvements de graines à de plus courtes distances, à l'intérieur d'une région ou entre régions. Par ailleurs, comme il a été préconisé depuis plusieurs années, les semis en conditions naturelles, directs ou en pépinière, devraient utiliser des graines triées ou pré-germées dans un local fermé. Dans les deux cas, le rebus devrait être rapidement détruit par incinération. En l'absence de précautions sanitaires, il est probable que le nombre d'espèces introduites augmentera et que les espèces actuellement invasives progresseront plus rapidement.

J.-N.C., T.B., A.C.

Jean-Noël CANDAU
Thomas BOIVIN*
Alain CHALON
INRA, URFM
Unité écologie
des forêts
méditerranéennes,
(UR629)
Domaine Saint-Paul
Site Agroparc
84914 Avignon
Cedex 9

*auteur
correspondant :
Tél : 04 32 72 29 44
Fax : 04 32 72 29 02
Mél : Thomas.Boivin@
avignon.inra.fr

Fig. 2 (ci-dessous) :
Moyennes
des pourcentages de
graines de taille normale
vides, saines et infestées
par *Megastigmus*
dans les peuplements
de cèdres du Languedoc-
Roussillon durant
la période 2004-2008.



Remerciements

Cette étude a été financée par la Direction régionale de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt de Languedoc-Roussillon (DRAAF-LR), Service régional de l'économie agricole, de la forêt et de l'environnement. Les auteurs tiennent particulièrement à remercier Jack Royer, Unité Forêt Bois de la DRAAF-LR. Les photographies de *Megastigmus* ont été réalisées par Sandrine Jacquelin.

Références

- Agence Méditerranéenne de l'Environnement (2002). "La forêt en Languedoc-Roussillon, hier, aujourd'hui, demain..." *La lettre de l'environnement en Languedoc-Roussillon* 37: 4-12.
- Boivin, T., G. Rouault, *et al.* (2008). "Differences in life history strategies between an invasive and a competing resident seed predator." *Biological Invasions* 10(7): 1013-1025.
- Candau, J. N., F. Courbet, *et al.* (2008). Qualité des boisements en Languedoc-Roussillon - Rapport du programme 2007-2008. Montpellier, Direction régionale de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt de Languedoc-Roussillon: 30.
- Candau, J. N. and B. Fady (2004). La reproduction des sapinières et des cédraies du Languedoc-Roussillon est-elle menacée ? Approches entomologiques et génétiques. Montpellier, Direction régionale de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt de Languedoc-Roussillon : 13.
- Chalon, A. (2006). Méthodes d'estimation des dégâts causés par les insectes ravageurs des graines de conifères. *Cahier des Techniques de l'INRA Bulletin de Liaison Interne Numéro spécial* 2006. M. Bariteau and M. Huyez-Levrat : 129-134.
- Fabre, J. P., M. A. Auger-Rozenberg *et al.* (2004). "Competition between exotic and native insects for seed resources in trees of a Mediterranean forest ecosystem." *Biological Invasions* 6(1): 11-22.
- Fabre, J. P. and A. Chalon (2001). Extension en France d'un nouveau chalcidien *Megastigmus schimitscheki* Novitzky (Hymenoptera : Torymidae) ravageur des graines de cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* Manetti. *Sylviculture du chêne-liège et du cèdre* ; 2001/10/22-25 M. E. INIA. Rabat (MAR): 73-81.
- Roques, A. (1983). *Insectes ravageurs de cônes et graines de conifères en France*. Paris, INRA.
- Toth, J. (2005). *Le cèdre en France : étude approfondie de l'espèce*, L'Harmattan.
- Turgeon, J. J., A. Roques, *et al.* (1994). "Insect Fauna of Coniferous Seed Cones - Diversity, Host-Plant Interactions, and Management." *Annual Review of Entomology* 39 : 179-212.

Résumé

La régénération naturelle des peuplements forestiers est soumise à diverses contraintes environnementales. Parmi ces contraintes, les insectes ravageurs des cônes et des graines sont considérés comme les facteurs biotiques les plus importants durant la phase de pré-dispersion des graines. Depuis 2004, nous avons estimé l'impact de ces ravageurs dans 11 cédraies et 11 sapinières de la région Languedoc-Roussillon. Les résultats montrent que ces insectes peuvent causer des pertes importantes de graines qui participeraient sans cela à la régénération des peuplements. Ainsi, les ravageurs des graines du genre *Megastigmus* sont responsables de la perte de 13% des graines en moyenne dans les peuplements de sapin et de 9% de perte dans les peuplements de cèdre. Localement l'impact de ces insectes peut être important puisqu'il peut atteindre 34% de la production d'une année dans les peuplements de sapin et 39% dans les peuplements de cèdre. A l'échelle de l'arbre, jusqu'à 85% des graines peuvent être infestées ce qui représente la perte quasi complète du potentiel de régénération de cet arbre l'année de l'infestation. Les peuplements en mélange semblent plus infestés que les peuplements purs. Cette étude a aussi permis de mettre en évidence le transfert d'un ravageur du cèdre sur le sapin. Ce transfert, ainsi que la possibilité d'invasion des peuplements de cèdre du Languedoc-Roussillon par un ravageur introduit récemment dans la région voisine, illustrent un système dynamique dont l'évolution est encore difficile à prédire. Certaines mesures sanitaires et le maintien du suivi des populations de ravageurs sont préconisées pour mieux anticiper et limiter l'impact de ces insectes sur la régénération naturelle des peuplements.

Summary

Impact of seed-eating insects on the ability of Atlas cedar and fir stands to self-seed in the Languedoc-Roussillon region (S. France)

Natural regeneration of forest stands is subject to various environmental constraints. Among these, cone and seed insects are often considered the main biotic factor during the pre-dispersal phase. Since 2004, we have estimated the impact of these pests in 11 Atlas cedar and 11 fir stands in the *Languedoc-Roussillon* region. The results show that these insects can cause a significant loss of seeds that would otherwise contribute to stand regeneration. Indeed, seed pests of the genus *Megastigmus* were responsible for the loss of 13% and 9% of the seeds in fir and Atlas cedar stands, respectively. Locally, the impact of these insects can be substantial, reaching 34% of the yearly seed production in some fir stands and 39% in Atlas cedar stands. Considering individual trees, up to 85% of the seeds can be infested, which equates to a nearly complete loss of regenerative potential for a given tree in the year of the infestation. Mixed stands appear to be more infested than pure stands. This study has also demonstrated the host transfer capacity of a seed insect from true cedar to fir. This transfer, along with the possibility of the invasion of Languedoc-Roussillon true cedar stands by a seed insect recently introduced in the neighboring region, illustrates a dynamic system whose evolution is hard to predict. Some pest management measures and the maintenance of population surveys are suggested to better anticipate and limit the impact of these insects on stand regeneration.