

Le déprérissement du Pin maritime des Maures et de l'Estérel provoqué par *Matsucoccus feytaudi* Ducasse (Homoptera, Matsucoccidae), connaissances acquises de 1964 à 1990

I. - Historique et rôle des insectes

Par Daniel SCHVESTER [†] et Jean-Pierre FABRE ^{*}

SOMMAIRE (1^{ère} partie)

1 - INTRODUCTION

2 - HISTORIQUE – GÉNÉRALITÉS

3 - LE RÔLE DES INSECTES DANS LE DÉPRÉRISSEMENT EN RÉGION MÉDITERRANÉENNE FRANÇAISE

3.1 - La Cochenille *Matsucoccus feytaudi* et ses ennemis naturels

3.1.1- Bioécologie et cycle

3.1.1.1 Les méthodes d'étude du cycle

3.1.1.2 Déroulement du cycle

3.1.2- Les symptômes de l'infestation par *Matsucoccus*

3.1.3- Mise en évidence du rôle de *M. feytaudi*

3.1.3.1 Essais de traitements chimiques

3.1.3.2 Infestations forcées

3.1.4- Ennemis naturels de *M. feytaudi*

3.2 - Les prédateurs "secondaires"

3.2.1 - Pissodes notatus *F.* (*Coleoptera, Curculionidae*).

3.2.2 - Tomicus (= Blastophagus) piniperda *L* (*Coleoptera, Scolytidae*).

3.2.3 - Orthotomicus erosus *Woll.* (*Coleoptera, Scolytidae*)

3.2.4 - Criocephalus syriacus *Reit.* (*Coleoptera, Cerambycidae*)

3.2.5 - Phaenops cyanea *F.* (*Coleoptera, Buprestidae*)

3.2.6 - Dioryctria sylvestrella *Ratz.* (*Lepidoptera, Pyralidae*),

4 - BIBLIOGRAPHIE

L'objet de cette synthèse est de faire le point sur les connaissances qui ont été acquises, principalement dans les Maures et l'Estérel, par une équipe d'entomologistes de l'Institut national de la recherche agronomique (I.N.R.A.) d'Avignon dirigée par Daniel SCHVESTER. On tentera de rapporter les résultats des travaux de recherches qui ont été conduits entre 1964 et 1990, en insistant plus particulièrement sur ceux qui n'ont pas fait l'objet de publications.

Dans ce premier article, après un bref historique sur le développement du déprérissement du Pin maritime dans les Maures, nous rappellerons les premières hypothèses et la découverte de l'agent primaire la Cochenille *M. feytaudi*. Nous ferons ensuite le point sur la répartition géographique de cette Cochenille, son rôle, celui de ses prédateurs, en particulier la punaise Anthocoridae *Elatophilus nigricornis*. Nous envisagerons aussi le rôle des autres insectes déprédateurs secondaires xylophages qui interviennent dans le déprérissement.

* I.N.R.A., Unité de recherches forestières méditerranéennes, av. Vivaldi, 84000 Avignon, France

Introduction

Le dépérissement d'au moins 120 000 ha de forêts de Pin maritime *Pinus pinaster* Soland in Ait dans les Maures et l'Estérel, à compter de 1957, a pour origine l'introduction accidentelle d'une Cochenille spécifique *Matsucoccus feytaudi* (Matsucoccidae) décrite pour la première fois par DUCASSE en 1942 dans les Landes et largement répandue à l'ouest de la zone circum méditerranéenne où elle est endémique. Ses dégâts se sont ensuite poursuivis au nord de l'Italie (FABRE, 1980).

Parmi les 26 espèces de *Matsucoccus* recensées dans le monde, six se sont montrées nuisibles : *M. feytaudi* sur *P. pinaster* au nord-est du bassin méditerranéen, *M. josephi* Bodenheimer & Harpaz sur *P. halepensis* Mill. (BODENHEIMER & NEUMARK, 1955) à l'est du bassin méditerranéen, *M. matsumurae* Kuwana sur *P. massoniana* Lambert et *P. tabulaeformis* Carrière dans l'est de la Chine (CHENG & MING, 1979), *M. resinosae* Bean & Godwin sur *P. resinosa* Ait. aux U.S.A. dans le Connecticut (ANDERSON et al., 1976), *M. thunbergiana* Miller & Park sur *P. thunbergiana* Franco en Corée (PARK, 1991). Cependant, les trois dernières appartiendraient toutes à la même espèce *M. matsumurae* originaire du Japon (MCCLURE, 1983 ; MILLER & PARK, 1987). Dans tous les cas, la nuisibilité est consécutive à l'introduction accidentelle de la Cochenille dans un nouveau milieu (Cf. Photo 1).



Photo 1 : Dépérissement d'un peuplement de *Pinus resinosa* Ait. en 1967 dans le Connecticut (USA) dû à l'introduction de *Matsucoccus resinosae* Bean & Godwin

Photo D. Schvester/INRA

archives du Service forestier permettent d'en juger, ravage depuis 1957-1958 les peuplements de Pin maritime des Maures". Le phénomène fut qualifié ultérieurement par P. GRISON (non publié) "d'une des plus grandes catastrophes forestières que la France ait connu du fait d'un insecte" (Cf. photos 2, 3 et 3 bis).

L'I.N.R.A. prend en charge les études sur le problème à partir de 1964, avec la mise en place d'une équipe progressivement étoffée et en coopération avec les Services forestiers (Office national des forêts et Direction régionale de l'agriculture et de la forêt) et le Service de la protection des végétaux entre autres.

Mais dès 1960, divers observateurs s'étaient penchés sur la question. VEYRET (1961), dans les peuplements côtiers du Var, inventorie les principaux prédateurs des Pins en voie de dépérissement, pour conclure à une nette prédominance du Scolyte *Blastophagus (=Tomicus) piniperda* (Coleoptera, Scolytidae). Il considère que l'affaiblissement des arbres, dû au grand gel de février 1956, aurait permis à cette espèce le départ d'une multiplication très importante, entretenue par la suite par l'état de décrépitude de nombreux sujets.

CHARARAS étudie le problème, surtout dans le parc privé de Beauvalon, près de Sainte-Maxime. En 1961, 1962 puis 1964, il se trouve d'accord avec VEYRET sur le rôle de *T. piniperda* écrivant : "cette espèce primaire est bien à l'origine de tous les dégâts", soulignant cependant un rôle important de *Pissodes notatus* (Coleoptera, Curculionidae). Et s'appuyant sur un avis de GUINIER selon lequel "le Pin mésogén aurait colonisé certains milieux qui ne lui conviennent qu'imparfaitement" il développe la thèse de son inadaptation aux conditions naturelles des Maures : "Cette essence, souffrant d'une déficience physiologique latente, une légère perturbation (grands froids de 1956, sécheresses estivales répétées) suffit pour provoquer une désorganisation complète des fonctions vitales et autoriser l'installation généralisée des insectes parasites (*Blastophagus piniperda L.*, *Pissodes notatus F.*, Cochenilles) et même des insectes xylophages second-

1 - Le nom générique de *Tomicus* est désormais à substituer à celui de *Blastophagus* en raison d'une décision de la Commission internationale de nomenclature prise en vertu des règles de priorité.

Historique Généralités

Les premières manifestations importantes de ce qui fut appelé "Dépérissement du Pin maritime de Provence" furent signalées sur la côte varoise en 1957, en deux foyers : l'un aux environs de Bormes, l'autre dans Gassin-Saint-Tropez. L'extension vers l'intérieur des massifs forestiers fut rapide. R. DUGELAY (1963) écrivait : "une invasion parasitaire sans précédent, autant que les plus anciennes



Photo 2 : Dépérissage généralisé dans un peuplement de pin maritime dans l'Estérel (Saint-Cassien) en 1973 dû à l'introduction de *Matsucoccus feytaudi* Duc

Photo J. P. Fabre/INRA

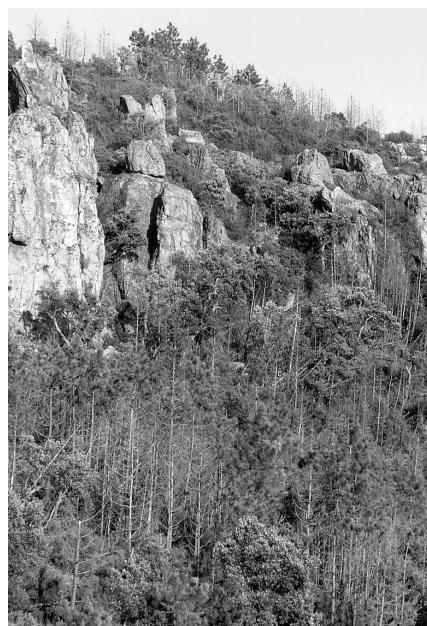


Photo 3 : Dépérissage généralisé dans un peuplement de pin maritime dans l'Estérel (la Bouverie) en 1973 dû à l'introduction de *Matsucoccus feytaudi* Duc.

Photo J. P. Fabre/INRA

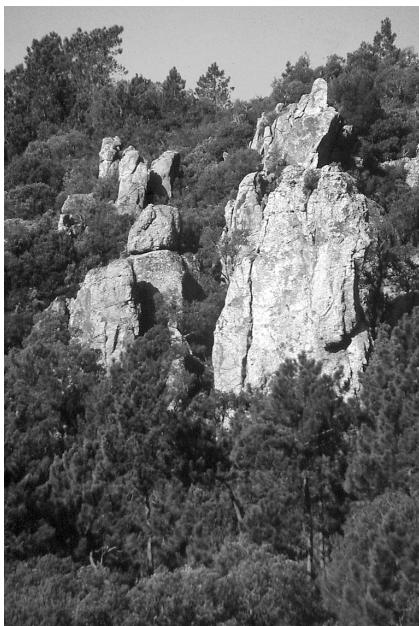


Photo 3 bis : Le même peuplement de pin maritime dans l'Estérel (la Bouverie) en 2001 où *Matsucoccus feytaudi* Duc. est à l'état endémique comme dans les Landes

Photo J. P. Fabre/INRA

daires". A l'appui de cette thèse, CHARARAS argue du contraste entre le mauvais état des peuplements côtiers et celui, très satisfaisant alors, des peuplements d'altitude et de l'intérieur, tels ceux des environs de la Chartreuse de la Verne (CHARARAS, 1962 ; 1964). Or ces peuplements furent par la suite, à leur tour, attaqués et pratiquement détruits.

Ce point de vue de CHARARAS se trouve d'ailleurs controversé par DUGELAY (1963) qui dénombre treize périodes de grand gel dans les Maures entre 1700 et 1956, certaines aussi tardives en saison que celle de 1956. Tout en admettant que "des phénomènes imputables à la persistance du gel, latents mais demeurés non apparents, ont dû intervenir par la suite", il considère qu'il est incontestable que le Pin maritime se trouve écologiquement à sa place dans les Maures : "la vigueur de sa végétation, l'exubérante abondance de sa régénération naturelle ne tendent qu'à le prouver".

On peut aussi observer, même si l'on admet que le Pin maritime, grand "colonisateur" comme tous ses congénères, avait probablement pu s'implanter en des points, des zones, des terrains moins favorables que d'autres, qu'il arrivait parfaitement à y survivre, à s'y développer – fut-ce plus ou moins – pratiquement sans incidents, avant l'irruption du phénomène de "dépérissement".

Cette divergence d'opinions sur l'adaptation ou non du Pin maritime à la région, rejoint d'ailleurs celle concernant son indigénat ou non, cette "non-adaptation" étant liée, selon certains, à une introduction récente de l'essence dans la région. Les recherches de CHAUTRAND & ROUX (1964) dans les archives tendent bien à montrer que le Pin maritime de Provence y est indigène, qu'il y occupait dès la fin du XVII^e siècle une "aire comparable à l'aire actuelle". ETIENNE (1956) mentionne que "Pierre BELON, naturaliste né au Mans, décrivait sa présence dans les Maures et l'Estérel, au cours d'un voyage effectué en 1553-1558". Et selon M. LATOUR (in litt mars 1972), ingénieur agronome et président du Syndicat des exploitants forestiers du Var, le Pin maritime y serait au moins "deux fois millénaire" puisque l'on

retrouve à Pignans, "à l'occasion de fouilles, des dalles de tombeaux romains gravées de la pomme de Pin à longues écailles" !

On pourrait observer aussi que les théories développées par FIESCHI et GAUSSEN (1932), sur la base notamment de différences anatomiques de la feuille (FIESCHI, 1932) et selon lesquelles le Pin maritime de Provence serait à ériger au rang d'espèce (*Pinus mesogeensis*) différente de *Pinus pinaster*, s'accordent mal avec celle selon laquelle le Pin maritime serait d'introduction récente en Provence. En effet, on ne peut que difficilement concevoir comment une "espèce" ou une "race" aurait pu s'individualiser et acquérir des caractères particuliers (lesquels existent, quelle que soit la signification qu'on leur attribue) en quelques générations. De plus, BARADAT et MARPAUX-BEZARD (1988 p. 263) considèrent que "l'absence de la loi générale commune aux deux groupes de peuplements (type atlantique et type méditerranéen) est un argument en faveur d'une grande ancienneté de leur individualisation".

En fait, il faut sans doute admettre que jusqu'au milieu du XIX^e siècle, au plus tôt, les peuplements naturels divers de Pin maritime - Atlantique, Catalogne, Provence, Corse, Tunisie, Maroc - constituaient des isolats d'une même espèce, sans intercommunication entre eux et que, précisément, cet isolement a induit au long des siècles et des générations, des caractères particuliers à chaque isolat, sans pour autant que ces caractères puissent être érigés au rang de différences spécifiques. D'où, d'ailleurs, la notion de "race" développée par certains auteurs (ROL 1933, RESCH 1974 entre autres).

Dans son écrit de 1963, DUGELAY avait d'autre part émis quelques réserves sur le rôle possible de *Matsucoccus feytaudi* qui avait été détecté entre temps sur les Pins maritimes du Var. C'est en effet dès octobre 1961 que DONSKOFF avait son attention attirée par de "petites Cochenilles globuleuses brunes" (JOLY in litt. 15.01.62) dans les anfractuosités des écorces de Pins dépérisants. Il s'agissait du *Matsucoccus* alors au deuxième stade larvaire, mais qui ne fut identifié pour tel, par BALACHOWSKY, que quelques mois plus tard, l'identification ne pouvant

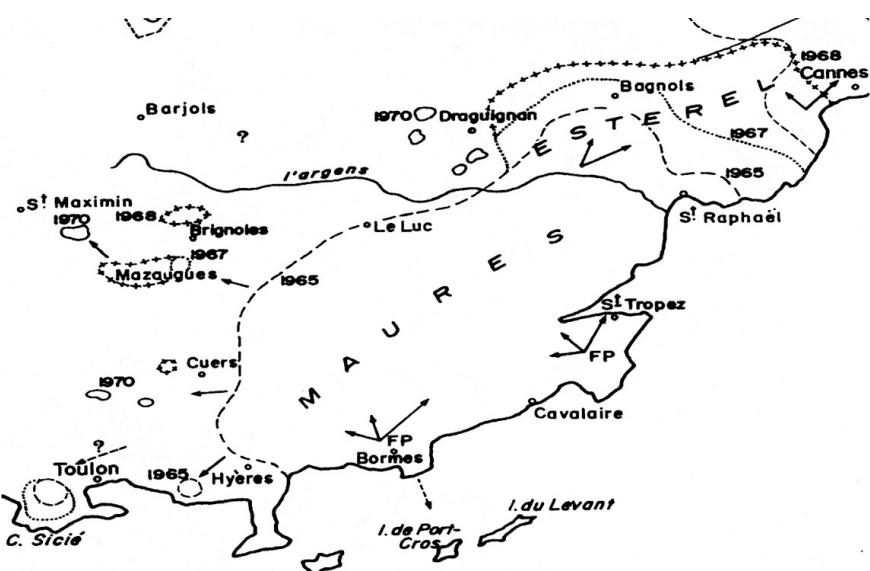


Fig. 1 : Extension de *Matsucoccus feytaudi* Duc. dans les Maures et l'Estérel (CARLE, 1973)

être faite que d'après examen d'adultes. Dès lors se trouvait prise en compte, notamment par JOLY (1963), l'hypothèse que la Cochenille pouvait constituer une cause première des dépérissements observés, hypothèse reconnue ensuite comme valide par HERVÉ (1965). Peu après l'observation de DONSKOFF, vers la fin de 1962, CHARARAS relevait aussi la présence du *Matsucoccus* à Beauvalon, lui déniant d'ailleurs, alors, la possibilité d'un rôle et d'un effet importants. Il écrivait toutefois, plus tard : "... il est du devoir de chaque spécialiste de réaliser des recherches poussées pour déterminer les causes profondes d'un phénomène et l'expliquer d'une façon satisfaisante. Souhaitons donc que le grand problème actuellement posé par *Matsucoccus* soit bientôt résolu par des études très sérieuses" (CHARARAS, 1964 p. 95).

Les surfaces affectées par le dépérissement ne cessaient cependant de progresser. De 1963 à 1973, les Services forestiers, le Service de la protection des végétaux et l'I.N.R.A., en étroite coopération, procédèrent chaque année à des observations aux fins de délimiter les zones atteintes et leur progression. Sans revenir ici sur le détail de leurs résultats, il fut bien constaté que, progressivement, tout le département du Var, puis celui des Alpes-Maritimes furent envahis (Cf. Figure 1).

Ces prospections amenèrent à constater qu'en avant d'un "front" de dégâts visibles, s'étendait une frange de profondeur variable où *Matsucoccus*, bien que déjà présent, ne commettait pas encore de dégâts (zone "d'infiltration"). En avant de la dite zone, *Matsucoccus* n'était plus décelable. D'année en année, la zone "infiltrée" et le "front" de dégâts visibles progressaient, sur des distances variables selon les lieux (évaluées de 2 à 5-7 km). On pouvait en conclure que, très probablement, et même au-delà de tout doute raisonnable, la Cochenille avait été introduite, plus ou moins accidentellement, dans la région des Maures, où elle ne préexistait pas. Le fait qu'elle n'avait pas été observée ni en Corse ni en Tunisie venait appuyer cette assertion.

La date et les modalités de cette introduction sont restées inconnues. L'hypothèse fut émise que l'armée d'occupation allemande, en 1942-1944, ayant besoin de poteaux pour ses fortifications de campagne, aurait fait venir des Landes des troncs de Pin maritime porteurs de *Matsucoccus*. Cette hypothèse ne peut être vérifiée mais semble plausible. Le long délai, de plus de 10 ans entre ces importations supposées et l'observation de premières manifestations graves (1957) correspondrait au temps nécessaire au développement des populations de *M. feytaudi* dans le(s) point(s)

d'introduction. Dans l'Estérel, 6 à 7 ans (en moyenne) se sont écoulés entre la détection de la présence de la Cochenille et le déperissement des Pins. Ce délai doit être allongé car les méthodes de captures utilisées à l'époque étaient grossières. À l'heure actuelle, les méthodes qui utilisent la phéromone sexuelle de la Cochenille sont beaucoup plus fiables. Quoi qu'il en soit, une étude plus récente montre que la Cochenille des Maures et de l'Estérel à la même origine génétique que celle des Landes (BURBAN et al., 1999 ; JACTEL, communication personnelle).

On doit considérer qu'en région côtière méditerranéenne, l'infestation partie de Bormes et de Saint-Tropez a gagné tous les peuplements de Pin maritime du Var et des Alpes-Maritimes, même les plus au Nord et les plus en altitude. En effet, c'est à partir de 1976-1977 que les premiers symptômes se manifestaient en vallée de la Roya. *Matsucoccus* fut ensuite observé en Italie sur la côte Ligure à partir de 1979-1980 (FABRE, 1980 ; ARZONE & VIDANO, 1981) l'introduction remontant à plusieurs années.

Dans le Var, des coupes d'épuration sanitaire furent entreprises dès les débuts, elles devinrent de plus en plus importantes et par là, de réalisation de plus en plus difficile, au point que les Services forestiers, vers 1964-1965, décidèrent de faire effectuer des coupes rases des peuplements atteints, en vue de sauvegarder au moins le produit (BOISSIN, Communication personnelle). La superficie des peuplements détruits ou ainsi exploités d'urgence fut, vers 1976-1978, estimée à environ 120 000 ha pour l'ensemble de la région. Entre temps, on s'était rendu compte que l'on avait sous-estimé les possibilités de survie des arbres et l'intensité des coupes à-blanc fut réduite notablement, en particulier dans l'Estérel.

Cette invasion, grave de conséquences pour la Provence cristalline, Maures et Estérel, puis Alpes-Maritimes, le fut beaucoup moins pour les peuplements situés aux environs de Brignoles, Bras, Mazaugues, Flassans-sur-Issole et plus au nord sur certains affleurements sur calcaires dolomiques, sols tolérés par le Pin maritime en raison de leur faible teneur en calcaire actif, même si parfois quelques

arbres affichent des symptômes nets de chlorose. Le Pin maritime s'y trouve d'ailleurs souvent en mélange avec le Pin d'Alep, voire avec le Pin sylvestre.

Dans tous ces peuplements, la primo-infestation vers 1968-1970 a pu se traduire tout d'abord par l'apparition de symptômes "foliaires", parfois assez importants, et ensuite par la mort d'arbres, pour la plupart dominés. Cependant, actuellement tous ces peuplements apparaissent "rétablis" et n'affichent pratiquement plus de symptômes.

Ailleurs en France, *M. feytaudi* est présent dans tout le Sud-Ouest atlantique. Il avait été observé dès 1935 par DUCASSE à Dax (Landes) puis en divers points des Landes et de la Gironde (DUCASSE, 1942). En 1965-1966, des prospections méthodiques ont décelé sa présence au sud de Bayonne (Pyrénées-Atlantiques) dans la forêt de la Coubre au nord (Charente-Maritime), et de la pointe du Médoc à l'ouest (Gironde) jusqu'aux confins est de l'aire aquitaine du Pin maritime (environs de Casteljaloux et de Lavardac (Lot-et-Garonne) et de Cazaubon et Eauze (Gers). Dans les Landes, certaines années, des arbres en petit nombre peuvent extérioriser quelques symptômes qui ne se répètent pas les années suivantes (RIOM, 1980). Il semble que cette manifestation de symptômes soit liée à certains déficits pluviométriques printaniers. Le processus est probablement semblable pour les sites de Vendée et de Loire-Atlantique où quelques symptômes se sont manifestés certaines années, en particulier en 1967 en Vendée, dans les forêts dunaires de Saint-Jean-de-Monts et ultérieurement en 1983 en Loire-Atlantique, dans la région de La Baule et de Saint-Brevin. En 1985-1986 une prospection rapide a aussi décelé la présence de *M. feytaudi* en plusieurs forêts côtières de Loire-Atlantique (MAHIEU, 1986), mais sans dégâts.

Également présent, selon des prospections remontant à 1967-1969 (RIOM et al., 1971), dans la région du Mans, en revanche *M. feytaudi* n'a été observé ni en Sologne ni en Bretagne que ce soit dans le Finistère, le Morbihan ou en Côtes-d'Armor.

À la même époque, les peuplements (artificiels) de la forêt de Bouconne

près de Toulouse étaient reconnus indemnes, de même que par la suite les peuplements des Corbières (Fontfroide et Durban) dans l'Aude. Ceci d'ailleurs rejoint le fait que *M. feytaudi* n'avait pas été observé en Catalogne espagnole. Depuis, les peuplements des Corbières ont énormément souffert des incendies et une nouvelle prospection en 1990 n'a pu s'intéresser qu'à un nombre restreint d'arbres aux environs de Fontfroide et de Montséret (Aude), cet examen fut négatif.

Cependant, la Cochenille existe dans toute l'aire du Pin maritime des Cévennes gardoises (50 000 à 60 000 ha) et cette présence généralisée témoigne d'une existence déjà ancienne. Le Pin maritime y aurait été introduit des Landes afin d'assurer une production locale de poteaux de mine. Mais aussi longtemps qu'y ont été poursuivies les observations, il ne s'y est pas manifesté de dégâts visibles, à l'exception, en certains points et certaines années, de légères exsudations de résine. Dans le Gard, on l'observe aussi en plaine, dans certains peuplements isolés comme au bois de Marcoule, près de Chusclan, où elle fut observée dès 1970-1971. Plus au nord, en Ardèche dans la région de la Corniche de l'Eyrieux, existent quelques peuplements - introduits aussi (?) - notamment le long de la route D.21 et étagés d'environ 150 à 350 m d'altitude entre Saint-Laurent-du-Pape et le col de Serre-Mure ; une prospection soigneuse en 1990 n'a pas permis d'y observer *Matsucoccus*.

De même plusieurs prospections, tant à vue directe que par piégeages, effectuées en Corse s'étaient révélées négatives, la dernière remontait à 1980. Mais une "alerte" en 1991 a motivé une nouvelle série de piégeages début 1992, à la diligence du Département Santé des Forêts, et sur trois sites (Ghisonaccia, Figari, Sari-Solenzara), les piégeages se sont révélés négatifs. L'alerte en question avait été donnée en raison de la présence de *T. piniperda* dont les attaques sur rameaux terminaux a des conséquences analogues à celles dues à *M. feytaudi*. Depuis cette étude, une enquête sur 24 peuplements forestiers a été réalisée en 1994, cette fois à l'aide de pièges sexuels, une population de Cochenilles a été découverte

en Haute-Corse dans la forêt de Pineto (JACTEL et al., 1996 a).

Vers 1965-1970, selon les observations faites alors, *Matsucoccus* paraissait absolument absent sur la rive gauche du Rhône, notamment à Bédoin, Saint-Pantaléon, Roussillon, Saint-Trinit, Uchaux et Mornas (84), à l'exception bien entendu de la région des Maures et de l'Estérel ; mais dès 1975, il fut détecté plus au nord, aux environs de Saint-Paul-Trois-Châteaux dans la Drôme (FABRE, non publié).

Une nouvelle prospection générale au printemps 1990 dans les peuplements nord - provençaux (assez dispersés) permettait de noter sa présence :

- dans les environs d'Uchaux et de Mornas (Vaucluse), où le Pin maritime se trouve plus ou moins mélangé au Pin d'Alep dans des peuplements actuellement presque entièrement lotis et construits ;

- à Saint-Pantaléon et aux environs de Roussillon et de Gargas (Vaucluse), où le Pin maritime croît sur les ocres ainsi que dans les petits peuplements, également sur ocres, des environs de Rustrel (Vaucluse) ;

- à l'est de Gréoux-les-Bains (Alpes-de-Haute-Provence, aux confins du Var) sur quelques bouquets de Pins maritimes, dans une forêt à dominante de Chêne pubescent et de Pin d'Alep, près des bords de la retenue du barrage sur le Verdon.

Dans ces peuplements l'insecte se trouvait déjà bien répandu et l'on peut de ce fait estimer que la primo-infestation remontait à plusieurs années (6 ou 7 au moins ?). Il ne semblait pourtant pas en mesure de s'y multiplier de façon catastrophique (ce qui sera commenté dans la seconde partie de cette publication). Il n'y apparaissait pas de symptômes foliaires sauf à Roussillon et Gargas, sur quelques rares arbres de sous-étage très dominés avec quelques exsudations localisées de résine apparemment déjà anciennes lors de l'observation.

Il ne fut pas observé aux environs de Bédoin, ni à Saint-Estève, ni sur deux autres peuplements, l'un à Sainte-Colombe, l'autre le long de la route départementale 213 menant à Flassan (Vaucluse).

Il ne fut pas observé non plus au lieu-dit La Cavillote, entre Sault et Saint-Trinit (Vaucluse), où le Pin

maritime se trouve en mélange avec le Pin sylvestre et le Chêne pubescent, et entre Villes-sur-Auzon et Mazan, à hauteur de Mormoiron, où d'assez importants peuplements se développent sur les ocres.

Toutes ces observations témoignent bien des possibilités d'expansion de la Cochenille. Même s'il existe encore des "vides", du fait probablement du caractère souvent discontinu des peuplements en certaines régions, il faut admettre que la totalité des peuplements de Pin maritime en France continentale est, ou sera à plus ou moins bref délai colonisé par *M. feytaudi*, sans avoir, pour autant, des conséquences aussi désastreuses que celles de l'infestation du Var.

En divers pays du pourtour méditerranéen, où *M. feytaudi* n'avait jusqu'alors jamais été signalé, l'inquiétude suscitée par les conséquences catastrophiques de l'infestation des Maures a motivé toute une série de prospections.

Celles par RIOM, et par CADAHIA et MONTOYA (1967 et 1968) ont détecté la Cochenille dans la plupart des peuplements espagnols sauf en Catalogne (régions de Tarage et de Gérone). Elle fut également observée sur des bois en provenance du Portugal.

Au Maroc, RIOM et FABRE en 1969, puis en 1971, la retrouvent dans la quasi-totalité des peuplements du Rif et du Moyen-Atlas, y compris dans des forêts très isolées comme celle de Tamjoute, mais pas dans les peuplements artificiels récents de la Forêt de la Mamora. Une nouvelle visite en 1987 en Mamora (SCHVESTER, non publié) n'a pas permis non plus de l'y observer.

Dans ces trois pays, *M. feytaudi* est donc présent, au moins dans les peuplements naturels, à l'état endémique, caractérisé, comme dans les Landes françaises, par une large distribution dans les peuplements, tous les arbres de tout âge l'hébergeant, mais en densité faible, sauf rares exceptions. Cet endémisme, ainsi que la coïncidence presque parfaite de l'aire de *Matsucoccus* ainsi délimitée, avec l'aire naturelle atlantique du Pin maritime (même si celle-ci a été par la suite étendue) laisse à penser que la Cochenille y est présente depuis fort longtemps.

M. feytaudi était absent en Italie, en

1967 d'après les prospections alors effectuées, notamment sur la côte Ligure. Il est maintenant introduit par extension de l'infestation de la côte française. Les quelques peuplements des îles méditerranéennes (Sardaigne, Pantellaria) n'ont pas été prospectés, mais rien n'y est signalé jusqu'à présent.

Il ne fut pas non plus observé en Tunisie lors de ces premières prospections (BILIOTTI, non publié). Une nouvelle observation en 1978 en plusieurs points de la forêt de Tabarka et ses environs fut aussi négative (SCHVESTER, non publié) et autant que l'on sache à ce jour, il n'y a jamais été signalé.

En l'état actuel des connaissances, *M. feytaudi* est d'ailleurs à considérer comme tout à fait spécifique de *Pinus pinaster*. Des essais d'infestation forcée par dépôt direct de pontes sur les arbres ont eu lieu sur *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill., *P. brutia* Ten., *P. sylvestris* L., *P. nigra* Arn. *clusiana* Clem., *P. nigra nigricans* Host., *P. nigra laricio* Poiret, *P. nigra pallasianna* Lamb., *P. radiata* D. Don, *P. ponderosa* Laws. Quelques jeunes larves arrivent bien à se fixer sur certains arbres, mais meurent au plus tard un mois après la fixation. D'autres espèces, *P. eldarica* Medw., *P. montezumae* Lamb., *P. pseudostrobus* Lindl., *P. michoacana* Martinez en arboretum en pleine zone de dépréisement (forêt du Dom) n'ont jamais extériorisé aucun symptôme et ont été constatées indemnes de *Matsucoccus*. De plus, dans les peuplements mélangés avec le Pin maritime, aucun symptôme de dégâts dus à *Matsucoccus* n'a jamais été observé sur *P. pinea*, *P. halepensis*, *P. sylvestris*. La spécificité des *Matsucoccus* est d'ailleurs un fait assez général même si certains, tel *M. pini* Green ou *M. bisetosus* Morisson, se développent sur plusieurs espèces de Pin, il s'agit d'espèces botaniquement proches, appartenant à la même section (RIEUX, 1976).

Il reste qu'il ne serait pas absolument impossible que *M. feytaudi* puisse infester d'autres Pins. Cependant, sur 30 espèces ou sous-espèces testées en arboretum pour leurs aptitudes au reboisement en région méditerranéenne (ALLEMAND, 1989) ne seraient à retenir, outre *pinaster*, que huit autres (*brutia*, *eldarica*, *halepensis*, *nigra*, *clusiana*, *nigra laricio*, *nigra pallasianna*,

*na, pinea, pithyusa) lesquelles, à l'exception de la dernière nommée ont précisément bien démontré leur inaptitude au développement de *M. feytaudi*. Toutefois aucune espèce d'origine*

asiatique (Chine, Japon) n'a été impliquée dans les tests et un certain risque les concernant, devrait rester présent à l'esprit en cas de tentative d'introduction.

Le rôle des insectes dans le dépérissement en région méditerranéenne française

3.1 La Cochenille *Matsucoccus feytaudi* et ses ennemis naturels

3.1.1 - Bioécologie et cycle

3.1.1.1 Les méthodes d'étude du cycle

Le cycle évolutif de *M. feytaudi*, fort simple, peut être appréhendé par l'observation directe. Cependant, des dénombrements et des piégeages permettent de préciser son déroulement (phénologie), mais aussi ses niveaux de population.

Les dénombrements sont effectués en laboratoire, sur des échantillons de troncs ou éventuellement de houppier, moyennant décortication minutieuse à l'œil ou sous une loupe binoculaire. Ils ne peuvent concerner que les stades larvaires (1^{er} et 2^e) fixés. L'évaluation des populations des stades mobiles (jeunes larves avant fixation, adultes, et prénymphes des mâles) a lieu au moyen de piégeages. Dans ce dernier cas, les résultats ne peuvent avoir qu'une valeur d'évaluation comparative les uns par rapport aux autres, selon l'individu arbre, le lieu, l'année, toutes choses égales par ailleurs, et ne peuvent que refléter un niveau absolu de population sur l'ensemble du peuplement.

Les piégeages de jeunes larves (RIOM & FABRE, 1977 ; RIOM, 1980) sont effectués au moyen de bandes de plastique PVC adhésives (type "Rubafix") de largeur 5 cm, ceinturant le tronc, la face adhésive vers l'extérieur, le tronc étant, éventuellement, au niveau de la pose, préalablement rendu uni sur une certaine hauteur et sur toute la circonférence par enlèvement à la plane des rugosités du rhytidome. L'adhésif reste efficace environ deux semaines. Les larves, de compor-

tement géotropique négatif, sont piégées surtout sur le bord inférieur de la bande. Elles seront dénombrées, ou, si la population piégée est très importante, évaluées en terme de nombre de larves piégées par cm² de bande.

Le même matériel est utilisé pour les piégeages des mâles (RIOM & FABRE, 1977 ; RIOM, 1980). Par ailleurs, cette technique a été utilisée pour le dénombrement indirect des populations du prédateur de la Cochenille, la punaise *Elatophilus nigricornis* (Hemiptera, Anthocoridae), mais dans ce cas, la face adhésive était tournée vers l'intérieur, la bande faisant deux tours superposés autour du tronc (FABRE et al., 2000).

Pour les femelles (CARLE, 1968a ; RIOM, 1979), le piégeage consiste, après éventuellement lissage du tronc, à le ceinturer avec des bandes de papier ondulé à double face de 5 cm

de largeur, celles-là mêmes utilisées dans le commerce dans les emballages de biscuits. Elles sont fixées avec une agrafeuse de tapissier. Les femelles s'insinuent dans les cannelures et y demeurent pour pondre. Deux ceintures par arbre sont généralement posées à environ 50 cm l'une de l'autre et à hauteur variable selon l'importance du diamètre du tronc. Les mêmes bandes servent aussi au piégeage des prénymphes mâles qui s'y réfugient pour procéder au tissage de leur cocon pour la nymphose. Par ailleurs elles peuvent être utilisées pour capturer les prédateurs de la Cochenille, en particulier la punaise *Elatophilus nigricornis* (FABRE et al., 2000). Le dénombrement est fait par transparence, moyennant exposition des bandes sur une table lumineuse à éclairage diascopique.

Le piégeage des femelles permet aussi de se procurer des pontes en nombre important pour les expériences d'infestation forcée ou pour le dénombrement des œufs (CARLE, 1968 a). Par ailleurs, le piégeage des punaises *E. nigricornis* permet aussi de les transporter pour les planter dans un autre milieu (FABRE et al., 2000).

Ces pièges, papier ondulé ou bandes adhésives, sont mis en place dès les débuts de l'apparition des stades concernés c'est-à-dire début décembre pour les prénymphes mâles, fin janvier

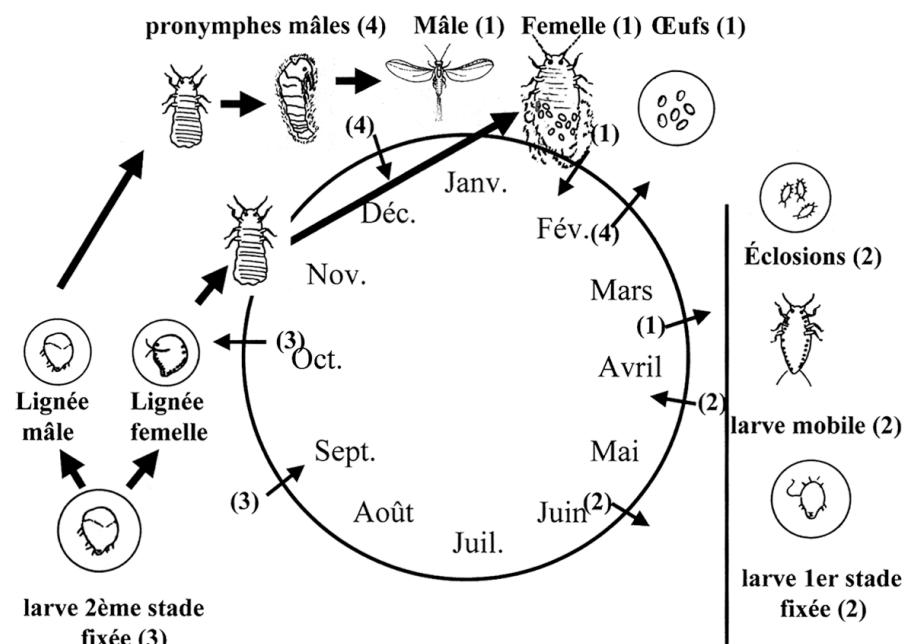


Fig. 2 : Schéma du cycle évolutif de *Matsucoccus feytaudi* dans les Maures et l'Estérel

pour les femelles, fin mars-début avril pour les larves. Ils sont renouvelés environ toutes les semaines, voire plus fréquemment si les populations sont très importantes, afin de couvrir toute la période des sorties tout en évitant leur saturation.

3.1.1.2 Déroulement du cycle

Le cycle (SCHVESTER, 1967 ; SCHVESTER, 1971 ; RIOM & GERBINOT, 1977 ; RIOM & FABRE, 1977) de *M. feytaudi* ne comporte que deux stades larvaires, alors que G. DUCASSE (1942) pensait en avoir caractérisé trois. Le premier stade est hexapode, de forme allongée mesurant 400 à 450 µ de long et 150 µ de large environ. Après un repos postnatal de 24 à 48 h, la larve se déplace à la recherche d'un point où se fixer. Ce déplacement est très généralement ascendant, par géotropisme négatif. Il peut atteindre 200 cm et plus dans le sens ascendant et n'excède pas 50 cm dans le sens descendant pour une faible proportion de la population. Les larves se fixent en insérant leurs stylets dans le phloème, au fond des anfractuosités du rhytidome, là où le clivage de celui-ci met à leur portée directe des franges de phloème non protégé. La fixation doit, pour assurer leur survie, avoir lieu rapidement, 48 à 72 h au plus tard après le début de la période ambulatoire. Fondamentalement, *M. feytaudi* est à considérer comme une espèce fixée sur les troncs ou les grosses branches, ceci à l'inverse de certaines autres, tel *M. josephi* sur Pin d'Alep, qui vit surtout sur les parties hautes et les rameaux (BODENHEIMER & NEUMARK, 1955). Cependant, lorsqu'il s'est abondamment multiplié sur troncs, les larves de *M. feytaudi* ont tendance à se porter de plus en plus haut, vers le houppier, sur les rameaux, ou même sur les aiguilles.

Une fois fixées, les larves se nourrissent et se développent. Elles prennent une allure piriforme, leurs pattes et leurs antennes devenues non fonctionnelles se disposent souvent de manière asymétrique par rapport à l'axe du corps, surtout lorsque les larves sont nombreuses et très jointives sur le tronc le long d'une même frange de phloème. Leur développement provoque, par compression mutuelle, des déformations de leur corps ainsi qu'une certaine mortalité, le phénomène étant plus accentué au second stade. En effet, la croissance des larves de premier stade se poursuit en ralentissant progressivement jusque fin août-début septembre, époque à partir de laquelle intervient la mue du second stade. Les larves de second stade, apodes, insèrent leurs stylets à côté du point d'insertion de celui des larves de premier stade dont elles sont issues (Cf. Photo 4).

Deux lignées, selon le sexe, se différencient à partir de début décembre. La lignée femelle poursuit sur place sa croissance, jusqu'à l'écllosion des adultes pourvus de pattes et mobiles, à partir de fin janvier (Cf. Photo 5). La lignée mâle donne dès décembre des pronymphes, elles aussi pourvues de pattes. Dotées d'un géotropisme positif, elles vont, vers le bas de l'arbre dans les anfractuosités des écorces ou même dans la litière, se nymphoser dans un léger cocon (Cf. Photo 6) pour donner ultérieurement des adultes mâles ailés, plus ou moins en coïncidence avec l'écllosion des femelles.

En fin de croissance (début décembre) les larves mâles sont de taille légèrement plus réduite (1300 à 1600 µ de long sur 900 à 1300 µ de large) que les larves femelles (1800 à 2200 µ sur 1300 à 1600 µ) ce qui permet d'établir le rapport numérique des sexes.



Photo 4 : Matsucoccus feytaudi Duc., larves de deuxième stade L2

Photo J. P. Fabre/INRA



Photo 5 : Matsucoccus feytaudi Duc., adulte femelle en posture d'appel

Photo J. Riom/INRA



Photo 6 : Matsucoccus feytaudi Duc., pronymph mâle dans son cocon

Photo J. P. Fabre/INRA



Photo 7 : Matsucoccus feytaudi Duc., adulte mâle en posture d'appel

Photo J. Riom/INRA

Les mâles (Cf. Photo 7) peuvent voler d'un arbre à l'autre, avec éventuellement l'aide du vent. Ils cheminent le long du tronc en direction le plus souvent ascendante à la recherche des femelles qui, par géotropisme positif, ont tendance à descendre.

Le rapport originel des sexes (femelles sur mâles) estimé par RIOM (avec de sa part quelques réserves en raison d'aléas et de difficultés méthodologiques), serait d'environ 1,2. Mais chaque mâle n'est en mesure pratiquement d'assurer qu'un seul accouplement et leur survie est courte (14 h au plus). Pour la femelle, l'accouplement doit avoir lieu au plus tard dans les 48 h après l'éclosion, après quoi elle commence à sécréter les soies qui normalement englobent la ponte, ce qui rend impossible la copulation et dans ce cas la femelle meurt stérile. Comme d'autre part peuvent se produire, selon les conditions, certains décalages dans l'éclosion des deux sexes, le rapport des sexes réellement en présence, que RIOM appelle "sex ratio écologique" peut être assez variable. Il en résulte certaines incidences sur la dynamique des populations (RIOM & FABRE, 1979 ; RIOM, 1980).

Une attraction d'origine phéromonale à courte distance préside à la rencontre des sexes. DOANNE (1966) a mis en évidence un attractif sexuel émis par la femelle vierge de *M. resinosae* et RIEUX (1973) a observé et décrit chez *M. pini* une "posture d'appel" de la femelle vierge, observée aussi chez *M. feytaudi* (RIOM, 1980 ; Cf. Photo 5). Par la suite, EINHORHN et al. (1990) ont identifié la composition de la phéromone sexuelle de *M. feytaudi*. Par ailleurs, d'autres phéromones sexuelles ont été caractérisées chez les autres Cochenilles nuisibles du même genre : *M. resinosae*, *M. matsumurae* et *M. thunbergiana* (PARK et al., 1986), *M. josephi* (MENDEL et al., 1990).

Après accouplement, les femelles de *M. feytaudi* se réfugient au fond des anfractuosités de l'écorce ou entre deux

lamelles du rhytidome. La ponte, dans un ovisac de soie, débute de quelques heures à 3 jours après l'accouplement, après quoi, au bout de 36 à 48 h, la femelle meurt sur place et on la retrouve desséchée près de sa ponte. La fécondité est de 250 à 300 œufs en moyenne. Ils sont jaune clair, mesurant environ 50 µ de long. L'éclosion commence, selon les conditions climatiques, environ 4 à 6 semaines après la ponte.

Pour la région des Maures-Estérel les principales dates d'un "cycle biologique moyen", sont les suivantes (RIOM & GERBINOT, 1977) :

- éclosion des larves de 1^{er} stade : du 10 avril au 20 mai, maximum vers le 1^{er} mai ;
- mue au second stade larvaire : du 1^{er} septembre au 10 octobre, maximum entre le 10 et le 25 septembre ;
- apparition des pronymphes mâles : du 10-15 décembre au 1-10 février, maximum entre le 1^{er} et le 15 janvier ;
- éclosion des adultes (mâles et femelles) : du 20-25 janvier au 10-15 mars, maximum entre le 5 et le 10 mars.

Les apparitions de chacun des stades s'échelonnent donc sur 40 à 45 jours environ pour l'ensemble de la région, avec cependant, dans les dates limites comme dans la durée, quelques variations selon les conditions climatiques de l'année ou du lieu. Ainsi, des éclosions de larves peuvent commencer dès fin mars en zone côtière (25 mars au Val d'Esquièvre en 1965, 29 mars à Vaugrenier, commune de Villeneuve-Loubet en 1974) et à partir de fin avril seulement en altitude (par exemple Notre-Dame-des-Anges, altitude 600 m, en 1965), ou même plus tard encore dans l'intérieur (par exemple 18 mai à Mazaugues en 1971). Il a été observé dans le Var que l'éclosion des premières larves dans les divers sites, coïncide sensiblement avec le début de la pollinisation du Pin maritime. Un "rattrapage" se produit par la suite, et l'écart entre les dates de début de passage au second stade dans les différents sites peut se trouver réduit à une dizaine de jours seulement, ou moins. Pour plus amples détails, sur la phénologie de la Cochenille on se reportera à l'étude de RIOM et GERBINOT (1977) réalisée entre 1966 et 1974.

Dans les Landes, la phénologie des divers stades a été étudiée de 1969 à 1974. Le "cycle biologique moyen" est presque superposable à celui observé dans le Var ; le décalage lié aux conditions climatiques est souvent inférieur à une semaine (RIOM, 1980). Il semble en être de même en Cévennes, où les observations ont été plus succinctes, avec cependant un retard d'environ une semaine dans le début d'éclosion des larves, par rapport au cycle "moyen" des Maures (RIOM, 1980).

M. feytaudi est apparemment univoltin, (une génération par an), quelles que soient les conditions climatiques. Les expériences de modification artificielle du climat du tronc, tentées par RIOM (RIOM & FABRE, 1977) le confirment aussi jusqu'à présent. Au contraire, *M. pini*, sur le Pin noir d'Autriche *P. nigra* Arnold *nigricans* Host., sur le Pin à crochets *P. uncinata* Ramond ou sur le Pin sylvestre *P. sylvestris* L., a dans le Mont Ventoux, deux générations annuelles en zones basses et une seulement en altitude à partir de 600 m environ (RIEX, 1973). Les autres *Matsucoccus* nuisibles, *M. matsumurae*, *M. josephi*, ont aussi de 2 et jusqu'à 6 générations par an (CHENG & MING, 1979 ; BODENHEIMEIR & NEUMARK, 1955).

3.1.2 - Les symptômes de l'infestation par *Matsucoccus*

M. feytaudi se comporte fondamentalement en hôte des troncs, mais la propagation à distance est comme la plupart des Cochenilles, essentiellement le fait des vents qui véhiculent les larves mobiles de premier stade. L'intervention d'autres vecteurs est possible : oiseaux, transports automobiles, etc. Mais, en conséquence, dans un peuplement indemne, l'infestation concerne surtout les régions hautes des premiers arbres colonisés. Les femelles issues des premières larves infestantes se portent ensuite vers la base de l'arbre pour pondre. L'implantation des premiers infestants, peu nombreux, ne donnent lieu pour un temps à aucun symptôme. Les piqûres des larves isolées induisent dans les tissus la formation de lésions non évolutives du liber et du parenchyme. Cependant, après une période d'au moins deux à trois ans de multiplication de la Cochenille sur les troncs apparaissent les premiers symptômes. Ceci s'accorde bien avec les constatations faites lors des expériences de contamination forcée avec un nombre peu important de pontes.

Par la suite, les larves extrêmement nombreuses s'installent très près les unes des autres sur le tronc le long des fissures colonisables. Elles provoquent des lésions du phloème qui se traduisent d'abord par des exsudations, puis par des écoulements de résine plus abondants (Cf. Photo 8). De ce fait et par géotropisme négatif, elles ont tendance à se porter de plus en plus haut vers la cime de l'arbre, jusqu'aux articulations des bourgeons de l'année et de la pousse antérieure. Elles peuvent d'ailleurs se porter aussi sur les aiguilles, mais, sauf au niveau des gaines, elles ne pourront y parfaire leur développement.

Pendant l'élosion des larves de 1er stade, le bourgeon en gonflement mais non encore déburré constitue un "butoir". Il se produit donc au niveau de l'articulation, l'accumulation et la fixation de 6 à 10 larves, lesquelles provoquent, par altération des tissus sous-jacents, une annellation. Celle-ci se traduit ultérieurement, par un raccourcissement de croissance de la pousse issue du bourgeon et des

Symptômes	Note
Aucun symptôme	0
Symptômes peu nets et douteux sur un ou deux rameaux terminaux, au plus	1
Quelques exsudations de résine sur le tronc et (ou) quelques rameaux terminaux atteints	2
Quelques écoulements de résine et moins du tiers des rameaux terminaux atteints ou détruits	3
Écoulements de résine importants et un tiers à la moitié des rameaux atteints ou détruits	4
Écoulements de résine importants et plus de la moitié des rameaux atteints ou détruits	5
Presque totalité de la frondaison détruite	6
Arbre mort	7

Tab. I

aiguilles qui finissent par jaunir. On constate la chute des pousses ainsi fragilisées, sous l'effet le plus souvent des vents. Cet ensemble de symptômes est dénommé "*flagging*" par les auteurs de langue anglaise. Un phénomène apparemment semblable se produit après une infestation par *Tomicus piniperda*, ce qui a contribué, dans les débuts du développement du dépérissement, à l'imputer systématiquement à ce seul insecte. Cependant, dans ce dernier cas, un examen attentif montre que les rameaux sont tombés au sol à cause de la prise de nourriture de maturation sexuelle des jeunes adultes après leur émergence au printemps.

Ces symptômes foliaires peuvent, au début, n'affecter que quelques rameaux, mais s'étendent par la suite plus ou moins rapidement en même temps que s'accentuent les écoulements de résine sur le tronc, jusqu'à ce qu'à l'extrême, l'arbre attaqué par les prédateurs secondaires, meurt.

D'après les observations fut établie une échelle de notation de gravité des symptômes, elle a servi aux observations épidémiologiques.

(Cf. Tab. I)

L'infestation et la multiplication de *Matsucoccus* n'a pas pour conséquence inéluctable la mort de tous les arbres. La grande majorité des arbres tués le sont en fait par les ravageurs "secondaires" qui s'implantent à la faveur, entre autres, de l'affaiblissement que cause la multiplication de la

Cochenille. Si, pour une raison quelconque, ces ravageurs ne s'implantent pas, l'individu-arbre peut arriver à surmonter la crise.

Dans ce cas, différents symptômes peuvent être observés :

- une fructification exagérément abondante,
- le port flexueux que prennent souvent les branches, contrastant avec la rectitude normale visible notamment sur les jeunes arbres,

- un accroissement radial nettement moindre pendant 4 à 5 ans suivi, après la période de multiplication de la Cochenille, sur les individus survivants, d'une reprise d'accroissement radial plus normal.

Quoi qu'il en soit, l'implantation de la Cochenille a pour conséquence des lésions du phloème qui peuvent se traduire, au niveau des tissus lésés, par des réactions d'intensité variable selon les sujets (CARLE, 1973).

Ainsi, dans les cas les plus favorables, une assise génératrice néoformée apparaît dans les tissus libériens, à la limite des parties lésées. Elle est constituée d'assises de cellules en nombre variable. Très vite les cellules des assises sub-phellogéniques se chargent en composés résiniques et constituent alors de véritables barrières. Plusieurs assises successives peuvent être ainsi élaborées la même année, chacune englobant la précédente et les tissus lésés ayant échappé à son encerclement. Une subérisation



Photo 8 : Exsudations de résine dues à *Matsucoccus feytaudi* Duc.

Photo J. P. Fabre/INRA

des tissus lésés intervient peu après et finalement, une reprise normale d'activité cambiale régularise les anciens traumatismes.

Les réactions les plus faibles se traduisent par une production réduite de composés résiniques dans les cellules entourant les lésions secondaires. Aucune assise génératrice nouvelle ne se différencie mais une néoorganisation transverse des canaux résinifères d'origine traumatique commence à se constituer. Les produits résiniques formés sont soit évacués à la surface de l'écorce (exsudations puis écoulements) ou dans les lacunes intercellulaires plus ou moins importantes (poches de résine), soit conservés dans les cellules vivantes. Celles-ci constituent alors un tissu d'encerclement des lésions précédentes.

Entre ces deux extrêmes, la réaction revêt des aspects intermédiaires variables. Suivant les cas, elle aboutit, plus ou moins tôt, au rétablissement local ou au contraire, après l'épuisement cambial de l'hôte, elle se révèle insuffisante pour endiguer la progression des lésions.

Ces réactions, et notamment la subérisation des tissus lésés, ont pour conséquence l'impossibilité pour la Cochenille de s'installer. Il s'ensuit que, plus ou moins progressivement,

son taux de multiplication diminue nettement par rapport à ce qu'il est au début de son implantation sur un arbre donné. Si l'arbre en cause n'a pas été, entre temps, attaqué par les "tueurs" secondaires, Pissoide ou autres, il devient alors en mesure de survivre. Et pourtant *Matsucoccus* se maintient sur lui, mais surtout dans les parties hautes (houppier), là où son impact et ses possibilités de multiplication sont beaucoup moins importants. Ces constatations ont été démontrées par les dénombrements effectués par RIOM qui a donné à ce processus le nom "d'autorégulation" (RIOM, 1979 ; 1980).

Concrètement, quatre types de comportements individuels des arbres ont pu être distingués (CARLE 1973 ; CARLE et SCHVESTER, 1976) :

a - L'évolution est très rapide : dès que les populations de Cochenilles atteignent un niveau de nocivité, les Pissoides "pionniers", dont la survie est excellente, s'installent. Cette implantation est immédiatement suivie de l'attaque massive d'autres xylophages. Le sujet meurt très vite après l'exteriorisation de quelques symptômes.

b - Après la manifestation des premiers symptômes, l'arbre survit pendant deux ou trois ans au cours desquels l'implantation et la survie de Pissoides "pionniers" est impossible ou malaisée. Cependant le sujet décline progressivement par la perte chaque année d'une part importante de sa frondaison (chutes de rameaux provoqués par *Matsucoccus*) et le Pissoide finit par réussir son implantation. Le fût est ensuite envahi par les xylophages et l'arbre meurt.

c - L'arbre survit plus longtemps après l'exteriorisation des premiers symptômes d'attaque par la Cochenille. Les pertes foliaires par chutes de rameaux sont compensées par des repousses issues des brachyblastes de rameaux amputés et par l'elongation annuelle normale. Des réactions locales de défense se manifestent au niveau du fût : sous les lésions profondes du liber dues à *Matsucoccus* plusieurs formations successives d'assises subérophellodermiques circonscrivent les tissus atteints et, même si quelques larves "pionnières" de Pissoides parviennent à s'installer sur les lésions les plus étendues ou les plus récentes, la plupart

d'entre elles ne débordent guère la zone lésée et très peu arrivent à la nymphose. En même temps, l'écorce se craquelle selon des plans de clivage particuliers et les fissures sont colmatées par les écoulements de résine. Il s'agit toutefois pour l'arbre d'une période critique qui dure de l'ordre de 5 à 6 années, au cours desquelles le végétal demeure extrêmement sensible à l'attaque des ravageurs de faiblesse, soit que ceux-ci pullulent dans son environnement, soit par suite d'un affaiblissement supplémentaire pour causes diverses : climatiques (forte sécheresse par exemple), sylvicoles (éclaircie trop brutale), etc. Par la suite, la survie paraît moins aléatoire : l'arbre ayant récupéré ses pertes, paraît atteindre un état d'équilibre, du fait d'une part, de l'abaissement du niveau des populations de divers ravageurs et d'autre part, d'une amélioration de ses propres conditions de croissance par suite de l'élimination d'une partie de l'effectif initial du peuplement.

d - Le houppier de l'arbre, faiblement amoindri, se reconstitue en peu de temps. Dès l'attaque, les réactions très abondantes de résinogénèse sur le fût assurent l'oblitération des fissures, réduisent considérablement les possibilités de fixation de *Matsucoccus* et détruisent les jeunes larves "pionnières" de Pissoide qui auraient pu s'installer. La survie est très vite assurée, d'autant plus que les réactions tissulaires signalées plus haut interviennent très tôt et s'accompagnent de transformations profondes paraissant se traduire par des modifications morphologiques et physiologiques des écorces peu favorables alors à la fixation des Cochenilles.

C'est aussi le cas fréquent des arbres survivants attaqués par *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lepidoptera, Pyralidae), cet insecte ayant, par les écoulements de résine qu'il provoque, contribué à leur survie.

Ces observations amenèrent tous les chercheurs de l'équipe à considérer que, si *Matsucoccus* était seul en cause, probablement peu d'arbres, ou peut-être pas du tout, périraient de son seul fait. Ceci rejoint une opinion de BALACHOWSKY, spécialiste mondial des Cochenilles (communication personnelle de JOLY, 1963).

Il reste aussi que certains individus-arbres ont survécu à la primo-infesta-

tion, sans jamais extérioriser aucun symptôme d'attaque par *Matsucoccus*. L'un d'eux se trouve en lisière de la forêt du Dom de Bormes, au col de Gratteloup, près du croisement au dit col de la R.N. 98 avec les routes qui mènent, vers le sud, à Bormes, et vers le nord à Collobrières (Cf. Photo 9). Dès 1965, sur cet arbre alors âgé d'environ 25 ans, donc vulnérable, avait été décelée la présence de larves mobiles de *Matsucoccus*. Observé chaque année depuis, il n'a jamais manifesté aucun symptôme. On peut aussi observer, ça et là, d'autres arbres demeurés indemnes, notamment à Cogolin le long de la route descendant du col de Fourche. Si l'exploitation des peuplements avait été moins intensive, notamment dans les Maures, il est certain que de nombreux arbres auraient survécu et seraient présents encore aujourd'hui.

Actuellement encore, dans des peuplements qui ont maintenant 30 à 35 ans, issus de régénérations naturelles après destruction par la Cochenille et/ou exploitation par les forestiers, on peut observer des arbres demeurés absolument indemnes. De plus, ces peuplements de régénération (équennes), qu'elles que soient leurs conditions stationnelles n'ont extériorisé aucun symptôme (notamment foliaire) d'attaque par *Matsucoccus* avant l'âge de 10 ou 12 ans. En effet, jusqu'à ces âges, les écorces ne sont encore que peu ou pas fissurées, n'offrant ainsi à la Cochenille que très peu de possibilités d'implantation. L'insecte n'est pas en mesure encore de se multiplier de façon à provoquer ces symptômes. Ceux-ci ne se manifestent que lorsque, vers la base des jeunes arbres, la fissuration des écorces laisse apparaître des franges de phloème colonisables.

3.1.3 - Mise en évidence du rôle de *M. feytaudi*

Le rôle de *Matsucoccus* comme cause première du dépérissement en Provence fut confirmé par des essais de traitements chimiques et par des expériences d'infestation.

3.1.3.1 Essais de traitements chimiques

Plusieurs expériences de traitements par injections de produits "systémiques" divers avaient été tentées en 1962 puis 1963 (VEYRET avait préconisé ce mode d'intervention). Les résultats fort vagues et peu interprétables n'ont pas été diffusés. Cette voie fut abandonnée, notamment face aux résultats apparemment positifs d'une première expérience de traitement par pulvérisation aux oléoparathions (avril 1963) réalisée par TEOCCHI, sous les auspices de R. MAURY et R. JOLY, dans la propriété de Mme OWEN à Cogolin (non publié). Par la suite, furent réalisées par l'I.N.R.A. et le Service de la protection des végétaux (BLANCK & GAYRAUD, 1969) d'autres expériences avec des produits à base de matières actives diverses, expériences assorties d'un suivi, tant de l'évolution sur deux ou trois ans des symptômes exposés par les arbres, que de l'effet sur les populations de *Matsucoccus* évalué par piégeages.

Ces essais furent, comme d'ailleurs celui de 1963, dirigés d'abord contre les jeunes larves, donc du début à la fin avril selon les lieux, par pulvérisation et moyennant un important mouillage des troncs. Ultérieurement d'autres essais furent dirigés contre les adultes, c'est-à-dire plus tôt en saison (fin janvier-février) ce qui pouvait présenter l'intérêt d'une

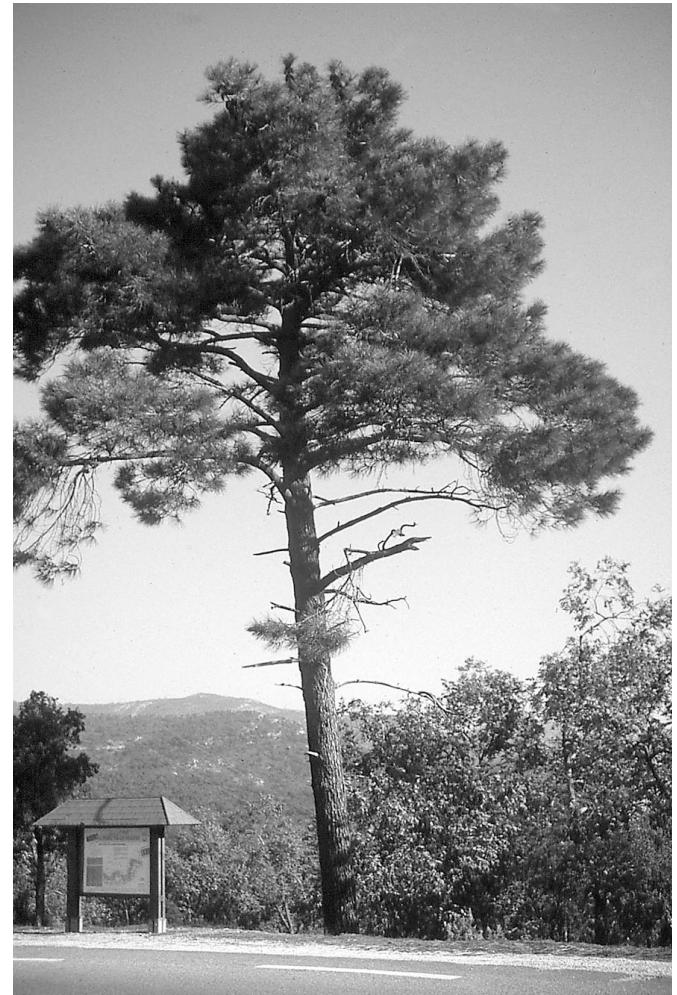


Photo 9 : Arbre ayant survécu à la primo infestation de *Matsucoccus feytaudi* Duc., situé au col de Gratteloup dans les Maures

Photo J. P. Fabre/INRA en 2001

moindre nuisance pour l'environnement et celui de permettre plus de souplesse dans la détermination des dates d'intervention.

Dans les essais contre les larves, plusieurs produits (oléoparathion, parathion, gusathion, diéthion) manifestèrent une efficacité certaine. Les relevés de symptômes ont bien montré que sur les arbres des lots témoins, les symptômes de dépérissement évoluaient de façon "normale" alors que ceux des lots traités n'exposaient de symptômes nouveaux qu'après deux, voire trois années. Étant précisé cependant que ces essais eurent lieu sur des lots d'arbres ne manifestant encore que des symptômes légers, donc que le traitement fut à caractère relativement préventif. Il fut en effet avéré qu'il était peu possible de sauvegarder des arbres présentant déjà des symptômes avancés (note 5 ou 6), en partie d'ailleurs

parce qu'ils pouvaient se trouver déjà colonisés par le Pissode.

Il en a été de même avec les traitements dirigés contre les adultes. L'efficacité de ces traitements, qu'il s'agisse d'oléoparathion ou de diéthion, a pu être évaluée par les piégeages à 98-99 % (CARLE, RIOM, SCHVESTER, 1970 a), effet beaucoup plus important que ce qui pouvait a priori être attendu d'un film toxique d'une persistance d'environ deux semaines agissant par seul contact sur des populations à sorties échelonnées sur 4 à 5 semaines.

En fait, à l'effet propre sur les stades visés se superposent :

- s'agissant des traitements dirigés contre les adultes, un effet important contre les mâles dont le résultat est que de nombreuses femelles non fécondées (jusqu'à 90 % de celles capturées sur arbres traités contre 3 % sur les témoins) meurent sans pondre. S'y ajoute un effet ovicide important (98-99 %) intervenant éventuellement sur les pontes de femelles écloses antérieurement au traitement.

- s'agissant des traitements contre les larves, ce même effet ovicide à l'égard de pontes non encore écloses, auquel s'ajoute même un certain effet à l'égard de larves déjà fixées.

Ces essais avaient abouti à recommander surtout le diéthion (à 100 g de matière active par hl), pour sa moindre toxicité à l'égard des usagers (DL 50 : 208 mg/kg) et pour son innocuité à l'égard des abeilles, point important dans la mesure où la floraison, notamment des bruyères, *Erica arborea* L., très recherchées par les butineuses, coïncide avec l'époque du traitement contre les larves. En effet, cette région des Maures et de l'Estérel est souvent retenue par les apiculteurs pour l'hivernage de leurs colonies. Par ailleurs, d'après les résultats, tant des observations symptomatiques que des piégeages après traitements, une intervention tous les deux ans seulement est apparue très suffisante. Ultérieurement, de nouvelles expériences avec la deltaméthrine (à 5 g de matière active par hl) ont démontré une efficacité de même ordre qu'avec le diéthion, assortie d'une persistance d'action d'au moins de 30 jours (CARLE & DELAGES, 1986).

Les traitements ne sont cependant pas sans certains inconvénients à

l'égard de la faune auxiliaire, notamment *Elatophilus nigricornis*. Selon des relevés par piégeages effectués en 1974 après traitement au diéthion (FABRE 1976, non publié) :

- Sur des arbres ayant subi un traitement dirigé contre les larves de *Matsucoccus* (début avril) aucun *Elatophilus* n'était capturé 8 mois après. Mais après un an et demi, quelques individus avaient recolonisé les Pins.

- Sur des arbres ayant subi un traitement dirigé contre les adultes (20 février), aucun prédateur n'était capturé après 2 mois. Cependant, si après 8 mois la population d'*Elatophilus* était encore assez faible, elle était reconstituée à 50 % après un an et demi.

Il reste évident que, pour des raisons tant économiques et logistiques que d'environnement, ces traitements ne sont guère applicables à d'importants ensembles forestiers. Ils ont en fait été limités, sous les auspices du Service de la protection des végétaux et des Groupements de défense, à la protection d'espaces verts publics ou privés (BLANCK & GAYRAUD, 1969).

3.1.3.2 Infestations forcées

La première expérience fut conduite à partir d'avril 1967. Des pontes obtenues par piégeages de femelles (CARLE, 1968a) furent déposées sur des arbres de 19 à 30 ans et de 7 à 8 m de haut reconnus exempts de *Matsucoccus* par piégeages préalables. Ces contaminations furent effectuées selon les intensités suivantes : 10, 100, 1 000, 2 000, 5 000, 10 000 et 20 000 pontes par arbre, à raison de 5 à 30 sujets par série. Les notations symptomatologiques furent poursuivies durant 4 ans.

Pour toutes les séries contaminées, que ce soit à 20 000, 10 000, 1 000, 100 ou 10 pontes, la reproduction intégrale des symptômes de dépérissement a été obtenue sans aucune équivoque possible. De plus, leur évolution est conforme à celle observée dans les conditions naturelles.

Une analyse plus détaillée des résultats a d'ailleurs fait ressortir une nette corrélation entre l'intensité de la colonisation initiale par la Cochenille et la rapidité d'apparition et d'évolution des symptômes. Ainsi, les sujets infestés à 20 000 ou 10 000 pontes subissent l'at-

taque des xylophages 1'année même de leur contamination puis meurent au cours de l'hiver. En revanche, ceux des séries infestées par 2 000 ou 1 000 pontes présentent plus tard des symptômes plus faibles qui s'accentuent progressivement les années suivantes. Enfin, les infestations par 100 ou 10 pontes ne sont à l'origine de graves dégâts qu'après une multiplication de l'insecte pendant 2 à 3 ans. La manifestation des symptômes est d'autant plus rapide que la contamination initiale a été plus importante (CARLE, 1973).

Conjointement donc avec les résultats des expériences de traitements chimiques, ceux des contaminations forcées (en quelque sorte contre-expériences des premières) ont bien démontré le rôle de *M. feytaudi* comme cause initiale du phénomène de dépérissement du Pin maritime du Var.

3.1.4 - Ennemis naturels de *M. feytaudi*

Les ennemis naturels de *M. feytaudi* sont uniquement des prédateurs. Aucun parasitoïde n'a jamais été observé, et ceci dans le monde entier sur l'ensemble des espèces de *Matsucoccus* connues.

L'observation directe de la faune corticole, vivant au fin fond des anfractuosités des écorces, ont montré la présence des Chrysopidés, des Coccinelles des genres *Scymnus* et *Rhizobius*. On découvrit aussi une petite punaise, tout d'abord dans les Landes girondines puis ensuite dans les Maures où elle fut observée pour la première fois en 1967 (Notre-Dame-des-Anges). Ce prédateur fut alors identifié par J. CARAYON comme étant *Elatophilus nigricornis* Zetterstedt (Homoptère, Anthocoridae).

Par la suite, une méthode de récolte et d'échantillonnage de la faune corticole (BILLOTTI & RIOM, 1967) et l'utilisation de techniques immunochimiques telles que l'immunodiffusion (Cf. Photo 10) et l'immunoélectrophorèse permirent d'identifier avec certitude plus de 13 espèces d'insectes ou d'arachnides comme prédatrices de la Cochenille dans les Maures et l'Estérel (FABRE et al., 1982).

Insectes : *Scymnus* sp., *Rhizobius depressus* Seid. (Coccinellidae), *Raphidia* sp. (Rhaphidiidae), *Chrysopa* sp. (Chrysopidae), *Hemerobius coccinus* Steph., *Micromus* sp. (Hemerobiidae), *Dufouriellus ater* Dufour et surtout *Elatophilus nigricornis* (Anthocoridae) (1).

Arachnides : *Rhacochelifer maculatus* (L. Koch) (Cheliferidae)(2), plusieurs espèces de Salticidae, *Drassodes* sp. et *Calilepsis nocturna* L. (Drassidae) (3), *Clubiona leucaspis* E. Simon (Clubionidae) (3), *Lathys* sp. (Dictynidae) (3) et plusieurs espèces d'Acariens (Trombidiformes).

(1) : Déterminations de J. CARAYON, Muséum Paris.

(2) : Déterminations de M. HEURTAULT, Muséum Paris.

(3) : Déterminations de J.F. CORNIC, I.N.R.A. Avignon.

Par ailleurs, plus tard, après la poursuite de l'invasion de *M. feytaudi* en Ligurie, d'autres auteurs (COVASSI & POGGESI, 1986 ; COVASSI et al., 1991 ; TOCCAFONDI et al., 1991) ont recensé les insectes prédateurs de *M. feytaudi* suivants : *Rhyzobius chrysomeloides* Herbst, *Scymnus suturalis* Thünberg, *S. interruptus* Göze, *Oenopia conglobata* L., *O. lyncea* Rosenh. (Coccinellidae), *Hemerobius simulus* Walker, *H. stigma* Stephens (Hemerobiidae), *Inocellia bicolor* Costa (Inocellidae), *Dufouriellus ater*, *Elatophilus nigricornis*, *E. crassicornis* Reuter, *E. pini* Bärrensprung (Anthocoridae). Ainsi, en Italie, les espèces diffèrent souvent. Conjointement avec *E. nigricornis* existeraient deux espèces très voisines : *E. pini*, jusqu'alors connue surtout en Europe Centrale sur Pin sylvestre donc associée à *M. pini*, et *E. crassicornis*, espèce qui jusque là était rare et localisée à la partie occidentale du bassin méditerranéen (PÉRICART, 1972). De nombreux spécimens originaires de plusieurs localités des Maures et de l'Estérel, pourtant proches de l'Italie, examinés plus tard par J. PÉRICART (communication personnelle, 1990) ne nous ont pas permis de retrouver ces deux dernières espèces.

La punaise *Elatophilus nigricornis*

La punaise *E. nigricornis* (Cf. Photo 11) s'est avérée, par sa présence constante et par l'importance de ses populations, être le principal prédateur de la Cochenille en Provence, comme dans les Landes de Gascogne où *M. feytaudi* existait à l'état endémique (RIOM et al., 1971) et aussi dans le Gard (Bessèges et Bouzigues), en Ardèche (Les Vans), en Espagne dans la Sierra de Guadarama (Mission RIOM, 25 10 1968), au Maroc (Mission RIOM & FABRE) dans le Moyen-Atlas (forêt de Tamrata le 18 novembre 71) et dans le Rif (forêts de Tétouane et Talassemtane le 20 novembre 1971), en Italie du Nord à proximité de San Rémo (FABRE, 1980). Par ailleurs, elle a été observée sur *Pinus sylvestris* L. en Grande-Bretagne (SANDS, 1957), à Fontainebleau (PÉRICART, 1967) et même sur *Pinus pinea* L. (PÉRICART, 1972) et sur *Pinus halepensis* Mill en Israël (PÉRICART & HALPERIN, 1989). Elle est aussi prédatrice de *Matsucoccus pini* Green sur *Pinus nigra* Arnold au Ventoux (RIEUX, 1973), sur la ssp. *austriaca* (Höss), en Corse (Mission FABRE, juin 1976) dans les forêts d'Aitone, de Bavella et de Valdo Niello sur la ssp. *laricio* Poiret, en Italie (COVASSI et al., 1991) dans les peuplements de Toscane sur la ssp. *laricio* et des Abruzzes sur la ssp. *Italica* Hochstetter.



Photo 10 : Lame avec arcs de précipitation obtenus en mettant en présence des immunsérum anti *Matsucoccus feytaudi* et des extraits de son prédateur *Elatophilus nigricornis* Zett. (immunodiffusion)

Photo J. P. Fabre/INRA



Photo 11 : *Elatophilus nigricornis* Zett., adulte se nourrissant d'œufs de *Matsucoccus feytaudi* Duc.

Photo J. P. Fabre/INRA



Photo 12 : *Elatophilus nigricornis* Zett., adultes accouplés dans les fissures du rhytidome du tronc de pin maritime

Photo J. P. Fabre/INRA

SANDS en 1957 avait décrit les 5 stades nymphaux, l'œuf, l'oviposition et la ponte sur le Pin sylvestre en Grande-Bretagne. PÉRICART dans sa faune des Anthocoridae (1972) et COVASSI en Ligurie (COVASSI et al., 1991) ont précisé sa répartition géographique et quelques unes de ses caractéristiques biologiques.

Dans les Maures et l'Estérel, à partir de 1967, une étude bioécologique lui fut spécialement consacrée (RIOM et al., 1971 ; FABRE et al., 2000). *E. nigricornis* présente, en moyenne, 3 générations par an. La première, à partir de début mars, coïncide avec l'apparition des adultes et la ponte de la Cochenille qui s'échelonnent de fin février-début mars à mi-avril - fin mai, selon les stations. Les populations d'*Elatophilus* commencent à décliner au début de l'éclosion des œufs de *Matsucoccus*. Elles sont alors constituées surtout des derniers stades nymphaux et d'adultes. La deuxième génération du prédateur est située entre juin et mi-août, coïncidant avec la présence de larves de premier stade de *Matsucoccus*. La troisième génération du prédateur, à partir de fin août - début septembre, nettement plus importante, coïncide avec l'époque de passage de *Matsucoccus* du 1^{er} au 2^e stade larvaire, qui a lieu sur place au fond des fissures des écorces. Il fut démontré, par des techniques immunochimiques, qu'*Elatophilus* se nourrissait aussi bien des œufs que des larves ou des adultes (FABRE et al., 1982) ; mais son impact sur la population de l'hôte est bien entendu différent selon qu'il attaque les œufs ou une femelle avant la ponte, juste avant la période de multiplication de son hôte. De plus *E. nigricornis*, qui produit au moins 3 générations par an, dispose d'un atout non négligeable pour suivre la multiplication de son hôte qui ne se multiplie qu'à raison d'une seule génération annuelle. En effet, les autres *Matsucoccus* nuisibles ont de 2 à 6 générations par an (CHENG & MING, 1979 ; BODENHEIMEIR & NEUMARK, 1955).

Les femelles d'*E. nigricornis* déposent leurs œufs isolément dans les aiguilles. Leur répartition sur le houppier se fait selon un gradient à partir du tronc. Ces résultats permettent d'émettre une hypothèse sur le comportement des femelles pondeuses. Ces dernières, fécondées dans les fissures profondes du tronc (Cf. Photo 12), pour pondre, gagneraient les aiguilles par l'intermédiaire des branches. La probabilité pour une aiguille de recevoir une ponte dépend alors de sa position par rapport au trajet de la femelle. La ponte des femelles sur les aiguilles aurait pour conséquence leur disparition apparente des troncs. Enfin, le fait de ne pas trouver d'œufs sur les aiguilles de l'année, situées aux extrémités des branches exclut en grande partie le fait que la femelle gagnerait en volant les extrémités des branches du houppier pour y déposer ses œufs.

La répartition des populations d'*E. nigricornis* dans les fissures des écorces dépend de l'ancienneté de l'introduction de *M. feytaudi*. Sur les arbres de la forêt en place, au cours de l'introduction de la Cochenille, la quasi totalité de ses populations est cantonnée sur le tronc. En revanche, lorsque la Cochenille devient endémique, la majorité des prédateurs se trouvent alors sur les branches. Cette inversion de la répartition tronc/branches d'*E. nigricornis* doit être considérée comme la conséquence de celle de son hôte *M. feytaudi*. Ainsi, sur les troncs des arbres survivants, ou sur les régénérations, les zones de libar lessées par les piqûres de la Cochenille deviennent improches à l'implantation d'autres

individus. Il en résulte une nette diminution des populations de *M. feytaudi* qui se développent majoritairement (jusqu'à 90 %) sur les parties plus lisses du tronc et surtout sur les branches. Précédemment, nous avons vu que ce phénomène a été qualifié « *d'autorégulation des populations de la Cochenille* » (RIOM, 1979).

Au laboratoire, les possibilités d'élevage d'*E. nigricornis* en vue d'effectuer des lâchers dans les conditions naturelles (lutte biologique) ont été précisées. Les meilleurs rendements des élevages d'*E. nigricornis* ont été obtenus sur des œufs de *M. feytaudi*, dans des enceintes contenant un rameau de Pin maritime ou un plant élevé en pot, dans des conditions climatiques simulant le printemps ou l'automne ; autrement dit, en se rapprochant le plus possible des conditions où l'on observe une bonne multiplication dans les conditions naturelles. On pourrait ainsi obtenir 5 à 6 générations par an. Cependant, plusieurs raisons ne permettent pas d'envisager de le multiplier en masse au laboratoire : on ne dispose pas d'un bon hôte de remplacement, il supporte mal d'être manipulé à la pince souple, la mortalité enregistrée au cours du développement embryonnaire augmente sur les aiguilles de Pin maritime isolées qui se dessèchent rapidement, la mortalité des jeunes stades nymphaux est toujours très importante et est liée au fait de ne pas avoir trouvé de support de ponte de remplacement convenable.

3.2 Les prédateurs "secondaires"

Dans une proportion souvent très élevée, les arbres infestés par *Matsucoccus* sont ensuite colonisés par des insectes, Coléoptères pour la plupart et xylophages sous-corticaux, généralement qualifiés de "secondaires" ou d'opportunistes", dont l'installation et la multiplication amènent la mort des arbres.

Plus de 25 espèces de xylophages en association avec le dépérissement ont pu être recensées. Parmi elles, beaucoup n'ont pullulé en nombre que sporadiquement et/ou localement. Leur bioécologie a cependant été étudiée dans certains cas. Ainsi *Hylurgus ligniperda* Fabricius (Scolytidae), espèce généralement reconnue comme tout à fait "secondaire" mais particulièrement insidieuse car s'attaquant et se développant sur les racines des arbres à partir du collet (FABRE & CARLE, 1975) (Cf. Photo 13). Ainsi encore *Rhagium inquisitor* L. (Cerambycidae) qui se montra particulièrement abon-

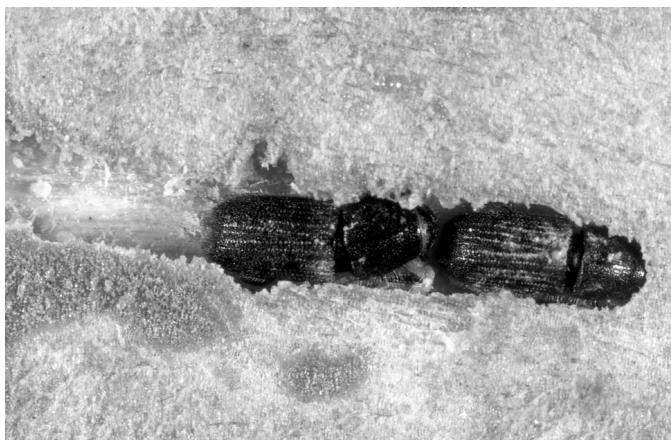


Photo 13 : *Hylurgus ligniperda* F., femelle suivie par le mâle dans leur galerie
Photo J. P. FABRE/INRA

dant surtout dans certains peuplements "périphériques" comme Mazaugues (RAOUL DE PONTIVY, 1978 ; 1979).

Les "associations" peuvent donc différer selon les lieux et aussi selon l'état d'évolution du dépérissement dans un peuplement donné. Mais cinq espèces se sont montrées, à des degrés d'ailleurs divers, plus particulièrement abondantes et constantes. Ce sont :

- *Pissodes notatus* Fabricius (Curculionidae),
- *Tomicus (Blastophagus) piniperda* Linné (Scolytidae),
- *Orthotomicus erosus* Wollaston (Scolytidae),
- *Criocephalus syriacus* Reitter (Cerambycidae),
- *Phaenops cyanea* Fabricius (Buprestidae).

Il faut y ajouter la Pyrale des troncs *Dioryctria sylvestrella* Ratzburg (Lepidoptera, Pyralidae) également abondante, mais les conséquences de ses infestations sont différentes de celles dues aux Coléoptères (Cf. Photo 14).

Les cycles biologiques et la bioécologie des Coléoptères ont été précisés par les études de CARLE (1973) et de RAOUL DE PONTIVY (1978). Depuis ces études, les conditions d'attaque du Pin maritime par *Dioryctria sylvestrella* ont été précisées dans les Landes (JACTEL et al., 1994 ; 1996 b ; 1996 c). Il n'y sera que peu revenu ici.

3.2.1 - *Pissodes notatus* F. (Coleoptera, Curculionidae)

Le Pissode (Cf. Photo 15) s'est trouvé, et de loin, l'espèce la plus constante, très abondante et largement dominante.

Il est doté d'une large plasticité biologique. Se reproduisant dans le Nord de l'Europe à raison d'une seule génération par an, il en a deux dans le sud de la France, la seconde issue des pontes les plus précoces de l'année n'étant que partielle. Dans le Var, la reprise d'activité après l'hiver peut être très précoce, au moins dans les zones de faible altitude : la ponte des adultes ayant hiverné (souvent nombreux) peut commencer en ces sites au cours du mois de février (CARLE, 1973), contre fin mars seulement en région landaise (BOULBRIA, 1976) ou en région toulousaine (forêt de Bouconne ; ALAUZET, 1972 ; 1977 ; 1984 ; 1986), où ces pontes précoces ne proviennent que d'un très faible effectif d'insectes hivernant à l'état adulte.

Le potentiel de fécondité de l'espèce est extrêmement élevé : jusqu'à plus de 600 œufs par femelle (ALAUZET, 1984) et même, selon les conditions, jusqu'à 900 (CARLE 1973). Le Pin maritime constitue l'essence la plus propice pour exprimer le potentiel de fécondité.

Ces diverses caractéristiques confèrent certainement et notamment en zone méditerranéenne, à *P. notatus*, des possibilités de multiplication à caractère "explosif" dès lors que les arbres se trouvent être réceptifs pour une raison quelconque.

Sur les arbres environnant l'arbre natal, les jeunes émergeants de Pissode commencent à se nourrir aux fins de maturation sexuelle, procédant à des morsures caverniformes dans le liber, d'abord sur les rameaux puis sur les branchettes ou les troncs des jeunes arbres de plus fort diamètre.

Puis les femelles, "attirées" vers les arbres déjà affaiblis par suite de l'infestation par *Matsucoccus*, se portent sur ceux-ci et procèdent à leur ponte, en premier lieu dans les lésions sub corticales induites par la multiplication de la Cochenille. Le développement de ces individus "pionniers" du Curculionidae accentue l'affaiblissement de l'arbre et ouvre la voie à une infestation généralisée du fût par le Pissode lui-même et éventuellement par d'autres espèces de xylophages (CARLE, 1968 b). Par contre, pour ALAUZET (1984), sur la base de résultats d'expériences olfactométriques, l'adulte se déplace au hasard, il est "incapable de repérer à distance l'hôte propice à son alimentation et à sa ponte". Toutefois, ceci n'exclut pas la possibilité d'une attraction sélective, à courte distance, du Pissode pour les lésions du phloème provoquées par *Matsucoccus* telle que l'a mise en évidence CARLE (1968 b). De plus, A. et M. BLANC (1975) constatent que si l'essence de térebinthine, le β-pinène et le camphène sont répulsifs pour le Pissode, certains composés leucoanthocyaniques et flavonoïques du phloème du Pin maritime induisent fortement la prise de nourriture lorsque le substrat possède une texture et une humidité convenables. Et ceci serait peut-être à rapprocher des résultats (CARLE et al., 1970 b ; CARLE, 1973) selon lesquels, entre autres modifications histologiques et histochimiques, les cellules anormales situées au voisinage immédiat des points de piqûre (par *Matsucoccus*) présentent d'abord une accumulation importante, bien que fugace, de composés leucoanthocyaniques.

Dans le cadre du dépérissement du Pin maritime, même si le Pissode adulte ne trouve d'arbres propices à la ponte qu'à la faveur d'une dispersion au hasard, sa proliférabilité d'une part, l'abondance d'arbres réceptifs d'autre part, assurent une compensation à l'importante mortalité d'adultes nécessairement liée à ce mode de dispersion.

Avant le dépérissement du Pin maritime, la plupart des observateurs (HOFFMAN, 1954 ; JOLY, 1963) s'accordaient à reconnaître que le Pissode s'attaquait plutôt à des arbres d'assez faibles calibres, donc relativement jeunes. En forêt de Bouconne, en l'absence de *Matsucoccus*, les arbres attaqués étaient âgés de 6 à 11 ans (de 6 à 12 cm de diamètre). Dans ce cas (ALAUZET, 1973) l'épaisseur de la couche corticale conditionne les possibilités de ponte et le développement du ravageur. Celle-ci doit être comprise entre 0,4 et 1,2 cm d'épaisseur, quelle que soit sa situation sur l'arbre ; autrement dit, quel que soit l'âge de l'arbre. Par contre, dans le Var, et au moins à partir de 1958 lors de la période de primo-infestation par *Matsucoccus*, le Pissode pouvait s'installer sur des arbres beaucoup plus âgés, sur des portions de fût de diamètre beaucoup plus élevé (jusqu'à 25-30 cm de diamètre avec des épaisseurs d'écorce atteignant 6 à 18 cm) (SCHVESTER, 1967 ; CARLE, 1973).

Ceci pourrait procéder de l'attractivité de l'insecte pour des lésions provoquées par *Matsucoccus*. Une conséquence de cette particularité fut probablement une accélération considérable du processus de dépérissement à cette époque, le Pissode "débordant" alors l'infestation par la Cochenille, tuant les arbres (et par là les Cochenilles qu'ils hébergeaient), annihilant les possibilités « d'autorégulation » que certains d'entre eux au moins auraient pu manifester.



Photo 14 : Tronc de pin maritime avec des écoulements de résines correspondant à des attaques de *Dioryctria sylvestrella* Ratz.

Photo J. P. Fabre/INRA

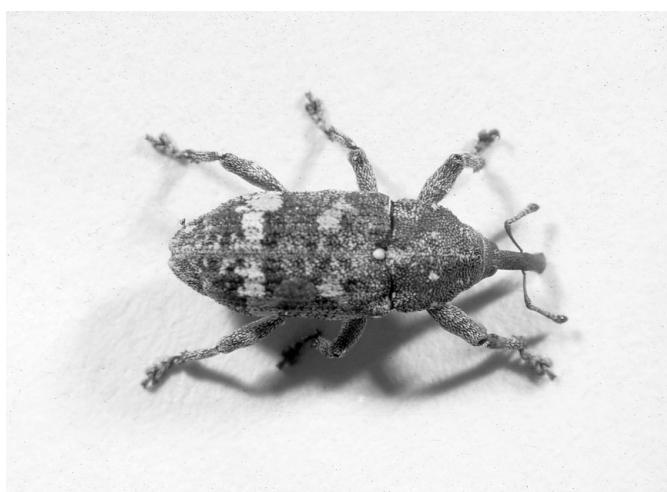


Photo 15 : Pissodes notatus (F.), adulte

Photo P. Carle/INRA

Par ailleurs, même si l'insecte ne s'installe pas immédiatement, le Pissode lorsqu'il prolifère peut par ses seules piqûres nutriciales constituer un facteur affaiblissant les arbres qui deviennent propices à l'installation des générations ultérieures. Ce mécanisme a pu provoquer la destruction très rapide de certains peuplements jeunes, étant donné que les arbres les plus "favorables" à l'infestation par l'insecte ont un âge compris entre 10 et 15 ans. Une telle conjoncture fut souvent observée, notamment dès 1969-1970, au Col du Rouet sur un peuplement de régénération sur incendie alors âgé d'environ 10-12 ans, et surtout à partir de 1980, sur plusieurs peuplements côtiers de régénération après le grand incendie de 1965 : Le Lavandou, Bormes-les-Mimosas, Cap-Benat, etc. Ainsi, sur ces arbres âgés de 15 à 16 ans, il fut constaté un effet "foudroyant" du Pissode, près de 100 % d'arbres attaqués étant détruits, alors même que 18 à 20 % d'entre eux n'affichaient peu ou pas de symptômes nets d'infestation par la Cochenille. Dans ce cas, les peuplements en cause étant très homogènes et très réceptifs du fait de leur calibre, il est certain que les Pissodes installés sur les premiers arbres ont pu, sans encombre, se porter en masse sur les arbres voisins et s'y sont multipliés. De plus en 1980 et 1981 les conditions climatiques (printemps très précoce, chaleur et sécheresse) ont particulièrement favorisé leur multiplication.

3.2.2 - *Tomicus (= Blastophagus) piniperda* L (Coleoptera, Scolytidae).

Une certaine équivoque existe quant à l'identité exacte de l'espèce en cause : CARLE a rendu compte des études qu'il a poursuivies sur elle, en l'identifiant à *Blastophagus destruens* Woll., arguant de ce que plusieurs caractères (coloration des massues antennaires, armure génitale des mâles, emplacement des soies) la distinguent de l'espèce *piniperda*. Ce sont ces mêmes caractères qui avaient amené LEKANDER (1971) à considérer la nécessité de séparer les deux espèces, *destruens* ayant d'ailleurs initialement été décrite (sous le nom de genre *Hylurgus*) par WOLLASTON et, par la suite, confondue avec *piniperda*.

Toutefois, considérant les résultats de certaines de ses expériences (croisements, permutations d'habitat), CARLE (1973) conclut qu'il y a lieu de revenir sur une distinction en tant qu'espèces de ces deux formes, et de les considérer plutôt comme deux écotypes d'une même espèce *piniperda*.

Quoi qu'il en soit, outre les différences morphologiques, le déroulement du cycle des deux formes diffère, *destruens* est à essaimages beaucoup plus précoces, ce qui est attribuable aux différences de conditions climatiques.

Les observations, sur la base à la fois des critères taxinomiques de LEKANDER et des caractères biologiques, ont amené CARLE à délimiter l'aire de la forme *destruens* aux régions littorales d'Europe méditerranéenne, à l'Espagne méridionale, au Portugal et à l'Afrique du Nord. Elle est seule présente, à l'exclusion de *piniperda*, en Provence calcaire (Mazaugues, Grasse) et cristalline (Maures et Estérel), comme dans la basse vallée du Rhône (Bagnols-sur-Cèze) et sur le littoral languedocien (Argelès, Prat-de-Cest). Sur le Mont-Ventoux et en Corse, *destruens* est retrouvé dans les



Photo 16 : Orthotomicus erosus Woll., adulte,
Photo P. Carle/INRA

sites de faible altitude jusqu'à 450 m, piniperda s'y substitue aux altitudes plus élevées, plus froides.

Avant la découverte et la mise en cause de *M. feytaudi*, CHARARAS (1962 ; 1964) et VEYRET (1961) avaient imputé le dépérissement à l'infestation par le *Tomicus*.

Outre la présence effective de celui-ci, une certaine analogie de symptômes a pu contribuer à la confusion : les adultes du Scolytidae se portent à partir de la fin de l'été aux extrémités des rameaux sur lesquels ils procèdent à une nutrition de maturation, provoquant par la suite la chute au sol des rameaux attaqués, effet apparemment semblable à celui de "flagging" provoqué par *Matsucoccus*. Mais les rameaux attaqués par *Tomicus* présentent, dans presque tous les cas, une galerie médullaire, ou une amorce de cette galerie, forée par l'insecte (d'où d'ailleurs les noms génériques de *Blastophagus* ou de *Myelophilus* qui lui avaient été donnés par certains auteurs). Cette galerie n'existe évidemment pas sur les rameaux attaqués par *Matsucoccus*.

Il fut avéré ultérieurement (CARLE, 1973) que *Tomicus* était très nettement moins fréquent et moins abondant que le Pissoide. Parfois *Tomicus* s'est trouvé être le ravageur secondaire dominant et relativement constant dans certains peuplements littoraux comme la forêt de Janas, où cependant il finit par être, en partie au moins, supplanté par le Pissoide. Dans les peuplements plus intérieurs, même si *Tomicus* a pu se trouver présent au cours des premières années du processus de dépérissement, il a été rapidement dominé par le Pissoide. Concrètement il n'a été que très rarement observé de 1972 à 1987, excepté sur deux jeunes peuplements de régénération et avec un très faible effectif.

Cette suprématie du Pissoide sur le Scolytidae procède de causes complexes :

- *Tomicus* s'attaque de préférence aux troncs ou organes de calibre moyen (12 à 36 cm de diamètre). Comme indiqué

plus haut, le Pissoide, en raison d'un comportement de ponte particulier lié aux lésions dues à *Matsucoccus*, peut aussi s'attaquer à des troncs de même calibre, d'où possibilité de compétition avec *Tomicus*.

- De plus, les périodes de ponte des deux espèces ne coïncident pas : le Pissoide pond dès le printemps jusqu'au début de l'été, puis en fin d'été et début d'automne, alors que *Tomicus* pond surtout de l'automne à la fin de l'hiver. Il s'ensuit, compte tenu des conditions de température et des caractères de développement des deux espèces que *Tomicus* est plutôt favorisé par les conditions de situations littorales très méditerranéennes, et désavantage dans les situations plus continentales et d'altitude où le Pissoide prend aisément le dessus. Or précisément, parmi les premiers observateurs sur les causes du dépérissement, CHARARAS et VEYRET ont travaillé en zone côtière, alors que HERVÉ travaillait surtout à l'intérieur du massif, imputant le dépérissement à Pissoides notatus, ceci explique leurs divergences d'opinion. Mais même en zone côtière, la concurrence entre les deux espèces peut, au bout d'un certain temps, tourner à l'avantage du Pissoide, comme ce fut observé en forêt de Janas (CARLE, 1973).

3.2.3 - *Orthotomicus erosus* Woll. (Coleoptera, Scolytidae)

De petite taille (Cf. Photo 16), ce Scolytidae se limite généralement aux organes de faible calibre, pouvant cependant, en cas de forte pullulation s'attaquer à des troncs jusqu'à 15 cm environ de diamètre. Il a été observé partout, mais n'est que rarement dominant, sauf en zones assez basses, et encore seulement, au cours de la phase "résiduelle" du dépérissement.

3.2.4 - *Criocephalus syriacus* Reit. (Coleoptera, Cerambycidae)

L'espèce est assez abondante seulement durant les phases de "noyautage" et de "généralisation". Elle est présente en toutes situations sur les portions de fût de plus fort calibre (plus de 20 cm) et d'écorce forte. Elle déborde largement ces limites dans les peuplements en phase résiduelle et peut, en cas de dominance, s'attaquer à des tiges de plus faible calibre.

3.2.5 - *Phaenops cyanea* F. (Coleoptera, Buprestidae)

Ce Buprestidae, pourtant abondant dans toutes les forêts de Pins sur les sujets dépérisants de forts calibres, a présenté dans le contexte du dépérissement du Pin mésogénien, des niveaux de population toujours irréguliers. Certes, sa présence est constante dans toutes les situations et, certaines années, ses populations sont même très importantes dès la phase de "noyautage" des peuplements. En phase de "généralisation", il manifeste des possibilités de dominance sur certaines portions de fût correspondant à ses préférences. D'autres années, ses populations sont presque inexistantes.

3.2.6 - Dioryctria sylvestrel-la Ratz. (Lepidoptera, Pyralidae)

Cette espèce est considérée à juste titre comme un "parasite de blessures". De ce fait, pondant au niveau des lésions libériennes dues à la Cochenille, quel que soit le calibre du tronc, elle a trouvé à se multiplier de façon inhabituellement importante. Le développement subcortical de la chenille se traduit extérieurement par l'émission d'un glomérule de résine plus ou moins mélangé de déjections et par d'abondants écoulements (Cf. Photo 14). On a pu dénombrer jusqu'à 20 à 25 attaques une même année sur un même arbre, attaques souvent échelonnées du printemps à l'automne. Mais, sauf risques de cassure au vent, ces attaques ne mettent guère en cause la survie de l'arbre. Au contraire, les abondantes coulées de résine, colmant les fissures où s'installe *Matsucoccus*, font obstacle à la multiplication de celui-ci, pouvant contribuer ainsi à la survie de l'arbre, dont le bois reste cependant taré.

D.S., J.-P.F.

Bibliographie (1^{re} partie)

- ALAUZET C., 1972. Mise en évidence d'un stade de repos facultatif dans le développement de *Pissodes notatus* (F.) (Coléoptère, Curculionidae) dans la nature. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse 108, 514-519.
- ALAUZET C., 1973. Étude de la zone préférentielle de ponte de *Pissodes notatus* (F.) (Coléoptère, Curculionidae) sur *Pinus maritima* en l'absence de tout autre parasite. Bulletin d'écologie, 2, 144-150.
- ALAUZET C., 1977. Cycle biologique de *Pissodes notatus* (F.) (Coleoptera, Curculionidae) dans la région Toulousaine (France). Canadian Entomologist 109, 597-603.
- ALAUZET C., 1984. Bioécologie de *Pissodes notatus* (Coleoptera, Curculionidae). thèse doc. État es Sciences , Université Paul Sabatier Toulouse, France, 231 p.
- ALAUZET C., 1986. Développement sous-cortical d'un ravageur des Pins : *Pissodes notatus* F. (Col., Curculionidae). II Mise en évidence d'une diapause facultative. Zeitschrift für angewandte Entomologie 2, 134-140.
- ALLEMAND P., 1989. Espèces exotiques utilisables pour la reconstitution du couvert végétal en région méditerranéenne. Bilan des arboretums forestiers d'élimination. Éditions I.N.R.A., Techniques et Pratiques, ISBN : 2-7380-0177-7, 146 p.
- ANDERSON J. F., FORD R. D., KEGG J. D., RISLEY J. H., 1976. The red Pine scale in North America. Connecticut Agricultural Experimental Station Bulletin 765, 1-6.
- ARZONE A., VIDANO C., 1981. *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera, Margarodidae) fitomizo letale a *Pinus pinaster* Ait. in Italia. Informatore fitopathologico, tome 31,10, 3-10.
- BARADAT P., MARPAUX-BEZARD A., 1988. Le Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. Biologie et Génétique des terpènes pour la connaissance de l'amélioration de l'espèce. Thèse doc. État es Sciences , Université Bordeaux, France, 484 p.
- BILIOTTI E. RIOM J., 1967, Faune corticole du pin maritime : *Elatophilus nigricornis* Zett. (Hem., Anthocoridae). Annales Société Entomologique de France 3, 1103-1108.
- BLANC A., M., 1975, Étude du rôle des substances extraites du pin maritime sur l'orientation et la prise de nourriture chez *Pissodes notatus* F. (Coleoptera, Curculionidae). Annales de Zoologie et d'Écologie animale 4, 525-533.
- BLANCK A., GAYRAUD Y., 1969. Le dépérissement du Pin maritime dans le sud-est de la France par l'action de la cochenille *Matsucoccus feytaudi*. Phytoma 207, 15-24.
- BODENHEIMEIR F. S., NEUMARK S., 1955. The Israeli Pine *Matsucoccus*. Kiryat Sepher, Jerusalem, 122 p.
- BOULBRIA A., 1976. Étude du Coléoptère Curculionidae : *Pissodes notatus* F. et de deux de ses Hyménoptères parasites *Ephialtes terebrans* Ratz. et *Habrobracon palpebrator* Ratz. dans la Forêt de pins des Landes de Gascogne. thèse doc. 3^e cycle Biologie animale N°1296, Université Bordeaux I, France, soutenue le 26.06.76, 84 p.
- BURBAN C., PETIT R., CARCREFF E., JACTEL H., 1999. Rangewide variation of the maritime Pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera, Matsucoccidae) in relation to the genetic structure of its host. Molecular Ecology 8, 1593-1602.
- CADAHIA D., MONTOYA R., 1967. *Matsucoccus feytaudi* Duc., un peligroso enemigo para *Pinus pinaster* sol. en Espana. Boletin del Servicio de Plagas Forestales 20, 95-102.
- CADAHIA D., MONTOYA R., 1968. Prospección de *Matsucoccus feytaudi*, Duc., y *Matsucoccus pini*, Green (Homoptera, Margarodidae) en la mitad Norte de Espana. Boletino del Servicio de Plagas forestales 22, 133-134.
- CARLE P., 1968 a. Méthode d'obtention massive des pontes de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccoïdea, Margarodidae) par piégeage des femelles. Annales des Sciences forestières 25, 57-68.
- CARLE P., 1968 b. Attractivité des lésions provoquées par *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Hom. Coccoïdea) sur Pin maritime à l'égard de *Pissodes notatus* (Col., Curculionidae). Annales des Sciences forestières 1, 25-33.
- CARLE P., RIOM J., SCHVESTER D., 1970 a. Fondements biologiques pour la lutte contre *Matsucoccus feytaudi* Duc. sur Pin maritime. VII^e Congrès International pour la Protection des plantes Paris 21-25 septembre 1970.
- CARLE P., RIOM J., SCHVESTER D., 1970 b. Le dépérissement du pin maritime dans le Var. État actuel du problème « *Matsucoccus feytaudi* ». Revue Forestière Française, N° spécial, 240-246.
- CARLE P., 1973. Le dépérissement du Pin mésogén en Provence : rôle des insectes dans les modifications d'équi-

- libre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* Duc (Coccoïde, Margarodidae), thèse doc. État es Sciences, Université Bordeaux, France, 174 p.
- CARLE P., SCHVESTER D., 1976. Perspectives d'avenir du Pin maritime en Provence. Revue Forestière Française 5, 339-350.
- CARLE P., DELAGES H., 1986. Utilisation de la deltaméthrine contre *Matsucoccus feytaudi* Duc., la Cochenille du Pin maritime. Revue Forestière Française 1, 41-45.
- CHARARAS C., 1962. Causes et conditions du déclin du Pin maritime dans le Var. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 255, 2826-2828.
- CHARARAS C., 1964. Le Pin maritime, déclin général dans le Var. Étude du rôle des insectes, des conditions climatiques, des facteurs biologiques. Encyclopédie Entomologique, Éditions Paul Lechevalier Paris, 126 p.
- CHAUTRAND L., ROUX L., 1964. Controverses sur l'ancienneté du Pin maritime dans les Maures. Revue Forestière française 6, 506-510.
- CHENG H. Y., MING W. J., 1979. (Population dynamics and biological control of *Matsucoccus matsumurae* Kuwana (Homoptera, Margarodidae), en Chinois, Acta Entomologica Sinica 22, 149-155.
- COVASSI M., POGGESI G., 1986. Notizie sulla presenza e l'ecologia di *Elatophilus pini* Bär. in Italia (Heteroptera, Anthocoridae). Redia 69, 1-10.
- COVASSI M., BINAZZI A., TOCCAFONDI P., 1991. Studi sugli entomofagi predatori di cocciniglie del Gen. *Matsucoccus* Cock. in Italia. I Note faunistico-ecologiche su specie osservate in Pinete della Liguria e della Toscana. Redia 74 2 575-598.
- DOANNE C. C., 1966. Evidence for a sex attractant in females of the red Pine scale. Journal of Economic Entomology 59, 1539-1540.
- DUCASSE G., 1942. Notes sur *Matsucoccus feytaudi* sp. (Homopt., Coccid.). Revue Française d'Entomologie, vol 8, 217-225.
- DUGELAY R., 1963. Hypothèses sur le déclin du Pin maritime des Maures. Revue Forestière Française 7, 613-625.
- EINHORN J., MENASSIEU P., MALOSSE C., DUCROT P. H., 1990. Identification of the sex pheromone of the maritime Pine scale *Matsucoccus feytaudi*. Tetrahedron Letters 31, 6633-6636.
- ETIENNE , 1956. Rapports sur le Pin maritime et le Pin pinier dans le Var. F.A.O. Division des forêts. Comptes Rendus d'un voyage d'études en France dans la région provençale (27 mai - 3 juin 1956). Edt. E.N.G.R.E.F. Nancy, 1957, 56-67.
- FABRE J. P., CARLE P., 1975. Contribution à l'étude biologique d'*Hylurgus ligniperda* F. Coleoptera Scolytidae dans le sud-est de la France. Annales des Sciences Forestières 1, 55-71.
- FABRE J. P., 1980. Mortalité dans les peuplements de Pin maritime à la suite de l'introduction de *Matsucoccus feytaudi* Duc. en Italie. L'Italia Forestale e Montana 1, 39-41.
- FABRE J. P., DEVERGNE J. C., RIOM J., 1982. Étude des possibilités d'alimentation d'*Elatophilus nigricornis* (Hemiptera, Anthocoridae) sur les larves de *Matsucoccus feytaudi* (Coccoidea, Margarodidae) au moyen de techniques immunochimiques. Annales de la Société Entomologique de France 1, 31-42.
- FABRE J. P., MENASSIEU P., FOING J. J., CHALON A., 2000. Biology and Ecology of *Elatophilus nigricornis* Zetterstedt (Hemiptera, Anthocoridae) predator of *Matsucoccus feytaudi* Ducasse (Homoptera, Matsucoccidae) in the south-east of France. Annals of Forest Science 8, 763-778.
- FIESCHI V., 1932. Anatomie de la feuille chez les Pins maritimes. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, tome 64, XVIII, 18p.
- FIESCHI V., GAUSSEN H., 1932. La classification des Pins maritimes. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, tome 64, XIX, 10 p.
- HERVÉ P., 1965. Le déclin des Pins maritimes des Maures (Var). Note Bibliographique. Entomops, Nice 3, 98-101.
- JACTEL H., MENASSIEU P., RAISE G., 1994. Infestation dynamics of *Dioryctria sylvestrella* (Ratz.) (Lepidoptera, Pyralidae) in pruned maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait.). Forest Ecology & Management 1-3, 11-22.
- JACTEL H., MENASSIEU P., BURBAN C., 1996 a. Découverte en Corse de *Matsucoccus feytaudi* Duc (Homoptera, Margarodidae), Cochenille du Pin maritime. Annales des Sciences Forestières 53, 145-152.
- JACTEL H., KLEINHENTZ M., MARPEAU-BEZARD A., MARION-POLL F., MENASSIEU P., BURBAN C., 1996 b. Terpene variations in maritime Pine constitutive oleoresin related to host tree selection by *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lepidoptera, Pyralidae). Journal of Chemical Ecology 22, 5, 1037-1050.
- JACTEL H., MENASSIEU P., RAISE G., BURBAN C., 1996 c. Sensitivity of pruned maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait) to *Dioryctria sylvestrella* Ratz. (Lep., Pyralidae) in relation to tree vigour and date of pruning. Journal of Applied Entomology 3, 153-157.
- LEKANDER B., 1971. On *Blastophagus destruens* and a description of its larva (Coleoptera, Scolytidae). Ent. Tidskr. 3-4, 271-276.
- JOLY R., 1963. *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccidae, Margarodidae). Nouvelles stations en France son importance forestière. Revue Forestière Française 3, 203-207.
- MAHIEU N., 1986. La santé des forêts de Pins côtières de Loire-Atlantique. Phytoma (379), 43-44.
- MCLURE M. S., 1983. Temperature and host availability affect the distribution of *Matsucoccus matsumurae* (Kuwana) (Homoptera, Margarodidae) in Asia and North America. Annals of the Entomological Society of America 76, 762-765.
- MENDEL Z., DUNKELBLUM E., ROBISON D., 1990. Sexual behaviour of *Matsucoccus josephi* (Homoptera, Margarodidae) : Asynchronous adult emergence and sex pheromone release. Journal of Chemical Ecology 16, 2341-2351.
- MILLER D. R., PARK S. C., 1987. A new species of *Matsucoccus* (Homoptera, Margarodidae) from Korea. Korea Journal Plant protection 26, 49-62.
- PARK S. C., WEST J. R., ABRAHAMSON L. P., LANIER G. N., SILVERSTEIN R. M., 1986. Cross-attraction between two species of *Matsucoccus* : extraction, bioassay, and isolation of the sex pheromone. Journal Chemical Ecology 12, 609-617.
- PARK S. C., 1991. Geographic distribution, biology, and research for the control of *Matsucoccus* Pine bast scales (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). Journal Korean Forestry Society 80, 326-349.
- PÉRICART J., 1967. Note taxonomique au sujet du genre *Elatophilus* Reuter, Description d'une espèce nouvelle et observations diverses (Hem., Anthocoridae). Bulletin de la Société entomologique de France 72, 52-60.
- PÉRICART J., 1972. Hemiptères Anthocoridae, Cimicidae, Microphysidae de l'ouest paléarctique. Masson et Cie Paris, 402 p.
- PÉRICART J., HALPERIN J., 1989. The Anthocoridae of Israel. Phytoparasitica 17, 91-98.

- RAOUL DE PONTIVY G., 1978. Contribution à l'étude de l'évolution dans les peuplements méditerranéens de Pin maritime du dépérissement à *Matsucoccus feytaudi* Duc. et des biocénoses associées de ravageurs subcorticaux. thèse doc. Université Marseille St-Jérôme France, 190 p.
- RAOUL DE PONTIVY G., 1979. Données biologiques sur *Ragium inquisitor* L. (Coleoptera, Cerambycidae). Annales de Zoologie et d'Écologie animale 11, 195-208.
- RESCH T., 1974. Essai de distinction morphologique des races majeures de *Pinus pinaster*. Annales de la Recherche Forestière du Maroc, Tome 14, 91-102.
- RIEUX R., 1973. Contribution à la connaissance de la biologie et de l'écologie de *Matsucoccus pini* Green 1925 (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). thèse doc. État, Université de Provence, France, 97 p.
- RIEUX R., 1976. *Matsucoccus pini* Green (1925) (Homoptera, Margarodidae) dans le sud-est de la France. Variations intraspecifiques. Comparaison avec les espèces les plus proches. Annales Zoologie et d'Écologie animale 2, 231-263.
- RIOM J., GERBINOT G., BOULBRIA A., FABRE J. P., 1971. Éléments de la bioécologie de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccoidea, Margarodidae) et de ses prédateurs dans le sud-est et le sud-ouest de la France, in Colloque sur la lutte biologique en Forêt, Pont-à-Mousson 12-14 nov. 1969. Annales Zoologie Écologie animale n°H.S., (1969), 153-176.
- RIOM J., FABRE J. P., 1977. Étude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) dans le sud-est de la France. II.- Régulation du cycle annuel, comportement des stades mobiles. Annales Zoologie Écologie animale 2, 181-209.
- RIOM J., GERBINOT B., 1977. Étude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) dans le sud-est de la France. I.- Biologie générale et phénologie. Annales Zoologie Écologie animale 1, 11-50.
- RIOM J., 1979. Étude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (Coccoidea, Margarodidae, Xylococcinae) dans le sud-est de la France. IV. Potentiel biotique et dynamique des populations. Annales Zoologie Écologie animale 3, 397-456.
- RIOM J., FABRE J. P., 1979. Décalage phénologique des éclosions des deux sexes chez *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera, Coccoidea, Margarodidae). Comptes Rendus Académie des Sciences Paris Série D, 288, 89-92.
- RIOM J., 1980. Biologie et écologie des populations de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Coccoidea, Margarodidae). thèse doc. État es Sciences, Université de Bordeaux, France, 263 p.
- ROL R., 1933. Les races françaises de Pin maritime. Revue des Eaux et Forêts 1, 19-23.
- SANDS W. A., 1957. The immature stages of some British Anthocoridae (Hemiptera), Trans. R. Ent. Soc. Lond. 109, 295-310.
- SCHVESTER D., 1967. Observations générales sur le dépérissement du Pin maritime dans les Maures. Revue Forestière Française 6, 374-384.
- SCHVESTER D., 1971. *Matsucoccus feytaudi* Duc et le "dépérissement" du Pin maritime, in Colloque sur la lutte biologique en Forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 nov. 1969, Annales Zoologie Écologie Animale n° H.S., (1969) 139-151.
- TOCCAFONDI P., COVASSI M., PENNACCHIO F., 1991. Studi sugli entomofagi predatori di cocciniglie del Gen. *Matsucoccus* Cock. in Italia. II Note bio-ecologiche su *Rhyzobius chrysomolooides* Herbst in Pinete della Liguria (Coleoptera, Coccinellidae). Redia 2 599-620.
- VEYRET P., 1961. La destruction du Pin maritime par les xylophages sur la côte des Maures (Var). Origine.- Amplitudes des dégâts.- Essais de traitement.- Résultats obtenus. Annales de la Société des Sciences Naturelles et d'Archéologie de Toulon et du Var, 131-140.

La 2^e partie de cet article paraîtra dans le prochain numéro de la revue, en voici le sommaire :

Le Dépérissement du Pin maritime des Maures et de l'Estérel provoqué par *Matsucoccus feytaudi* Ducasse (Homoptera, Matsucoccidae), connaissances acquises de 1964 à 1990

II. - Dynamique des populations de la Cochenille et ses facteurs

1 - INTRODUCTION

2 - LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE *M. FEYTAUDI* ET SES FACTEURS

2.1 Dynamique comparée des populations dans les Maures, les Landes et les Cévennes.

2.1.1 - Dans les Maures

2.1.2 - Dans les Landes

2.1.3 - Dans les Cévennes

2.2 Facteurs de la dynamique des populations

2.2.1 - Les facteurs climatiques

2.2.2 - Relations végétal - insecte

2.2.3 - Ennemis naturels, *E. nigricornis*

3 - CONCLUSION : SITUATION ACTUELLE

4 - BIBLIOGRAPHIE

Résumé

Le déclin de Pin maritime (*Pinus pinaster Soland in Ait*, dans les Maures et l'Estérel, à compter de 1957, a pour origine l'introduction accidentelle d'une Cochenille spécifique *Matsucoccus feytaudi* (*Matsucoccidae*) largement répandue à l'ouest de la zone circum méditerranéenne en particulier dans les Landes où elle est endémique.

L'objet de cette synthèse est de faire le point sur les connaissances qui ont été acquises entre 1964 et 1990, principalement dans les Maures et l'Estérel, par une équipe d'entomologistes de l'Institut national de la recherche agronomique (I.N.R.A.) d'Avignon dirigée par Daniel Schvester.

Dans ce premier article, après un bref historique sur le développement du déclin du Pin maritime dans les Maures, nous rappellerons les premières hypothèses et la découverte de l'agent primaire la Cochenille *M. feytaudi*. Nous ferons ensuite le point sur la répartition géographique de cette Cochenille, son rôle, celui de ses prédateurs, en particulier la punaise *Anthocoridae Elatophilus nigricornis*. Nous envisagerons aussi le rôle des autres insectes déprédateurs secondaires xylophages qui interviennent dans le déclin.

Summary

Decline and mortality of Maritime Pine in the Maures and Estérel regions (south-eastern France) due to *Matsucoccus feytaudi* Ducasse (Homoptera, Matsucoccidae) : knowledge acquired between 1964-1990

I.- Background and role of the insects

The decline and mortality since 1957 of at least 120 000 hectares of maritime pine, *Pinus pinaster Soland in Ait*, in the Maures and Estérel regions (south-eastern France) is the result of the accidental introduction of *Matsucoccus feytaudi* (*Matsucoccidae*), a cochineal species specific to this pine and which is widespread in the western part of the circum-Mediterranean zone, particularly in the Landes area (southwest France) where the insect is endemic.

The aim of this overview is to describe the present state of knowledge after research carried out over the period 1964-1990, mainly in the Maures and Estérel mountains, by a team of entomologists from the INRA (French national agricultural research institute) branch at Avignon, led by Daniel Schvester.

In this first article, which begins with a brief account of the decline of the maritime pine in the Maures, we review the first hypotheses and the discovery of the main agent, the cochineal *M. feytaudi*. Then follow details of the geographical distribution of the insect, its role as well as the role of its predators, especially the bug *Anthocoridae Elatophilus nigricornis*. We will also consider the role of other secondary wood-eating pests which contribute to the decline and mortality of this pine.

Riassunto

Il deperimento del pino marittimo dei Mauri e dell'Esterel provocato dal *Matsucoccus feytaudi* Ducasse (Homoptera, Matsucoccidae), conoscenze acquisite dal 1964 al 1990

I. - Cronistoria e parte degli insetti.

Il deperimento di almeno 120 000 ha di foreste di Pino marittimo *Pinus pinaster Soland in Ait*, nei Mauri e nell'Esterel, a partire dal 1957 ha per origine l'introduzione accidentale di una Cocciniglia specifica *Matsucoccus feytaudi* (*Matsucoccidae*) largamente diffusa all'ovest dell'area circum mediterranea in particolare nelle Lande dove è endemica.

L'oggetto di questa sintesi è di fare il punto sulle conoscenze che sono state acquisite tra il 1964 e il 1990, principalmente nei Mauri e nell'Esterel, da una squadra di entomologi dell'Istituto nazionale della ricerca agronomica (I.N.R.A.) di Avignone diretta da Daniel Schvester.

In questo primo articolo, dopo una breve cronistoria sullo sviluppo del deperimento del Pino marittimo nei Mauri, riamanteremo le prime ipotesi e la scoperta dell'agente primario la Cocciniglia *M. feytaudi*. Dopo faremo il punto sulla ripartizione geografica di questa Cocciniglia, la sua influenza, quella dei suoi predatori, in particolare la cimice *Anthocoridae Elatophilus nigricornis*. Esamineremo anche la parte degli altri insetti depredatori secondari xilofagi che intervengono nel deperimento.