

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

par Daniel SCHVESTER[†] et Jean-Pierre FABRE

L'objet de cette synthèse concerne les connaissances acquises de 1964 à 1990 sur le dépérissement des forêts de Pin maritime dans les Maures et l'Estérel, par une équipe d'entomologistes de l'Institut national de la recherche agronomique d'Avignon, sous la direction de Daniel Schvester. La première partie de ce travail, parue dans le précédent numéro de notre revue, faisait le point sur l'historique du développement du dépérissement et sur le rôle des différents insectes. Voici la deuxième et dernière partie de cette synthèse, consacrée à la dynamique des populations de la Cochenille.

Introduction

Le dépérissement des forêts de Pin maritime *Pinus pinaster* Soland in Ait, dans les Maures et l'Estérel, s'est développé à partir de 1957 et sur plus de 120 000 ha avec pour origine l'introduction accidentelle d'une Cochenille spécifique *Matsucoccus feytaudi* largement répandue à l'ouest de la zone circum méditerranéenne (Cf. photo 1).

Dans le premier article (SCHVESTER & FABRE, 2001), après un rappel historique du développement du dépérissement et des hypothèses qui ont été formulées sur son origine, nous avons fait le point sur la Cochenille *M. feytaudi*. Nous avons ensuite passé en revue le rôle des différents insectes dans le dépérissement y compris celui des ennemis naturels de la Cochenille, en particulier la punaise *Elatophilus nigricornis* Zetterstedt.

Dans ce deuxième article, nous faisons le point sur la dynamique des populations de la Cochenille *M. feytaudi*. Cette étude a été conduite non seulement dans les Maures, mais également dans les Landes et dans les Cévennes où l'insecte vit à l'état endémique sur le Pin maritime sans causer de dégâts. Elle a permis de mettre en évidence certains facteurs explicatifs de la dynamique de ses populations (facteurs climatiques, relation Pin maritime - Cochenille, ennemis naturels de *M. feytaudi*) dont certains (utilisation de provenances de Pin maritime tolérantes à la Cochenille) ont été mis en œuvre pour améliorer la reconstitution des peuplements détruits et faciliter le passage à l'endémisme.

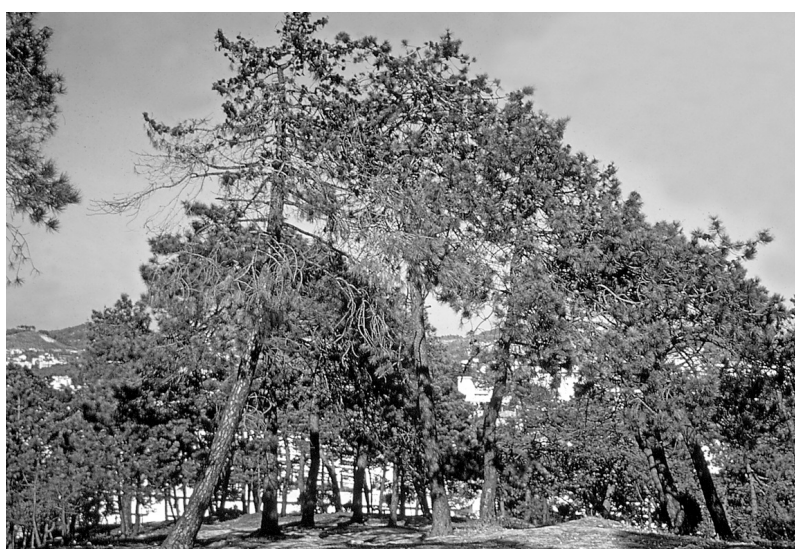
La dynamique des populations de *M. feytaudi* et ses facteurs

La dynamique des populations de *M. feytaudi*, essentiellement la multiplication sur les troncs, a été étudiée de façon approfondie dans les Maures et dans les Landes. Quelques données ont été aussi obtenues dans les Cévennes (RIOM et al., 1971 ; RIOM, 1977 ; RIOM, 1979 ; RIOM, 1980).

La dispersion de *Matsucoccus* est absolument passive. Et en ce qui concerne l'analyse des facteurs de la dynamique des populations, c'est l'individu-arbre et non le peuplement dans son ensemble qu'il faut considérer comme le "territoire" de l'espèce. Un peuplement constitue en fait une juxtaposition d'arbres dont chacun constitue le territoire d'une population pouvant présenter par rapport aux arbres voisins d'importantes différences démographiques (RIOM, 1977 ; 1979 ; 1980).

Les "tables de survie" de l'insecte qui résultent de l'étude font effectivement ressortir ces différences, non seulement d'arbre à arbre (RIOM, 1979), mais aussi selon les régions (RIOM, 1980). Les facteurs qui les conditionnent sont de divers ordres et, très probablement, interagissent dans de nombreux cas.

Photo 1 :
Dépérissement d'un peuplement âgé de Pin maritime provoqué par *Matsucoccus feytaudi* Duc., en 1971, près de Cannes (06). Avant de mourir, les arbres présentent une abondante fructification.
Photo INRA Avignon



Sont à considérer :

- les facteurs climatiques (RIOM et al., 1971 ; RIOM & GERBINOT, 1977 ; RIOM & FABRE, 1977 ; RIOM, 1977 ; RIOM, 1979 ; RIOM, 1980),

- l'arbre lui-même, en tant que végétal-hôte, selon que, plus ou moins réceptif à l'insecte il assure à celui-ci, toutes choses égales par ailleurs, des possibilités de multiplication plus ou moins importantes (RIOM et al., 1971 ; RIOM, 1977 ; RIOM, 1979 ; RIOM, 1980 ; UGHETTO, 1981, SCHVESTER, 1982 ; SCHVESTER & UGHETTO, 1986 ; SCHVESTER, 1987),

- le rôle des ennemis naturels, en particulier d'*Elatophilus nigricornis* (RIOM et al., 1971 ; FABRE et al., 2000).

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

Dans les Maures

Les études de Riom, en période d'expansion de la Cochenille, mettent en évidence une très faible mortalité des larves des premiers stades au moment de l'éclosion et en revanche une mortalité très importante (de l'ordre de 90 % ou souvent plus) au cours de la phase ambulatoire.

La fécondité de l'espèce étant très élevée, les survivants restent cependant assez nombreux pour assurer la colonisation de l'arbre, surtout dans les premières années qui suivent le début de l'infestation.

La mortalité aux stades larvaires, lors de la fixation proprement dite puis après celle-ci, peut présenter des taux variables, elle est directement liée à l'état du végétal et donc, en majeure partie, à l'ancienneté de l'infestation. Elle varie ainsi de 12 à plus de 50 % et même jusqu'à 80 % des larves effectivement fixées. La mortalité en cours de second stade larvaire varie également selon l'état du végétal, mais est nettement moins élevée (de 1 à 8 %).

Ces variations de la mortalité selon l'état du végétal sont dues au fait que, comme déjà dit plus haut, les tissus lésés par une première implantation ne permettent plus, les années suivantes, l'implantation d'autres larves. L'infestation progressant, les possibilités d'implantation des larves vont ainsi diminuant et l'arbre, s'il n'est pas attaqué entre temps par les xylophages secondaires, se trouvera en mesure de survivre. Ce pro-

cessus est qualifié par RIOM "d'autorégulation". Il se traduit d'ailleurs par une inversion de la proportion de la population hébergée sur le fût de l'arbre d'une part et sur son houppier d'autre part : les populations sur le houppier sont peu importantes par rapport à celles du fût au début de la colonisation. En fin de colonisation, elles peuvent représenter jusqu'à 95 % de la population totale de l'arbre, étant entendu cependant que cette population totale est alors nettement moindre (jusqu'à 10 000 fois moins) que dans les premières années de colonisation.

DUDA, dès 1961, avait d'ailleurs fait une observation de même nature sur *M. resinosa* écrivant : "*plus sont détruites de surfaces de tissus, plus est réduit le nombre de sites favorables à l'alimentation. Ceci induit une compétition pour l'espace et l'aliment avec pour conséquences le déclin soudain de la population*". Quelques années plus tard, McCLURE (1977), met en évidence sur *M. resinosa* les conséquences des écoulements de résine qui provoquent : un allongement de la durée de développement, une baisse de la fécondité des femelles, une augmentation de la mortalité hivernale des jeunes stades et une modification du comportement des jeunes larves à la génération suivante qui au lieu de rester sur place se déplacent à la recherche d'un endroit plus propice pour se fixer.

Sur la base des résultats des comptages, RIOM a dressé une "table de survie" concernant les populations en début ou en cours de multiplication et en "autorégulation". La

fécondité est quelque peu moindre pour les populations en cours de multiplication et pour celles qui sont en autorégulation. De plus, dans ce dernier cas il considère deux variantes pour le niveau de mortalité des larves de 1^{er} stade après leur fixation. Le tableau I, colonnes 1, 2, 3 et 3 bis restitue l'évolution numérique de la descendance d'une ponte dans ces quatre cas, dans l'hypothèse d'une mortalité de 95 % des larves en cours de phase ambulatoire.

Ces chiffres peuvent varier proportionnellement au taux de mortalité des larves en cours de phase ambulatoire. Ils seraient par exemple divisés par deux dans le cas où cette mortalité serait de 97,5 %.

Il est évident d'autre part qu'ils ne représentent qu'un exemple "moyen", que des différences en plus ou en moins peuvent se manifester selon les stations ou selon le climat de l'année en cause, conditions qui interviennent d'ailleurs dans le taux de fécondation des femelles, du fait des décalages qui peuvent se produire entre les éclosions des deux sexes.

Il reste cependant que selon les stations et les années, les taux de multiplication tels qu'évalués par RIOM vont de 2,9 à 6,8 et dans certains cas davantage, pour les populations en début ou en cours de multiplication, taux très suffisant pour assurer les progrès de l'infestation de l'arbre et, aussi compte tenu de la fécondité de l'espèce, ceux des dégâts, si l'on considère par ailleurs que toute larve fixée, même morte avant l'âge adulte a pu contribuer à ceux-ci.

	Maures				Landes		Cévennes	
	(1)	(2)	(3)	(3bis)	(4)	(4bis)	(5)	(5bis)
Fécondité	360	320	282	282	350	350	360	360
Larves L1 mobiles	324	288	254	254	157	31,5	324	324
Larves L1 fixées	16,2	14,4	12,7	12,7	7,85	1,57	16,2	16,2
Larves L1 fixées viables	14,5	11,2	7,6	7,6	6,44	1,29	11,5	11,5
Larves L1 enfin de stade	12,8	9,0	3,5	1,5	3,22	0,64	3,8	1,3
Larves L2	12,7	8,9	3,2	1,32	2,74	0,54	3,7	1,2
Femelles	7,62	5,34	1,92	0,79	1,51	0,32	2.25	0,75

(1) : Évolution en début de multiplication sur un arbre.

(2) : Évolution en cours de multiplication sur un arbre.

(3) : Évolution en "autorégulation" avec mortalité de 53 % de larves au cours du 1er stade L1 après fixation.

(3bis) : Évolution en "autorégulation" avec mortalité de 80 % de larves au cours du 1er stade L1 après fixation.

(4) : Évolution avec mortalité de 50 % de larves en repos postnatal.

(4bis) : Évolution avec mortalité de 90 % de larves en repos postnatal.

(5) : Évolution avec mortalité de 67 % de larves au cours du 1er stade après fixation

(5bis) : Évolution avec mortalité de 89 % de larves au cours du 1er stade après fixation

* Dans l'hypothèse (qualifiée "d'optimiste") d'une perte de larves de 95 % au cours de la phase mobile.

Tab. I :

Évolution numérique comparée de la descendance d'une femelle de *Matsucoccus feytaudi* dans les Maures, les Landes et les Cévennes (d'après RIOM, 1979 ; 1980) *

Dans les Landes

La dynamique des populations dans les Landes revêt des aspects très différents.

RIOM constate d'abord que, à fécondité pourtant équivalente, le niveau général moyen des populations de tous les stades est très inférieur à ce qu'il est dans les Maures sur les arbres en cours de colonisation, et sensiblement analogue à celui des arbres des Maures en "autorégulation", ceci en dépit de variations selon les stations et selon les années, et avec une tendance nettement marquée, pour une part importante de la population, à se trouver dans le huppier.

Dans les conditions naturelles des Landes se produit une importante mortalité (50 à 90 % selon les années) de larves néonées qui ne peuvent, la raison en est expliquée plus loin, se dépêtrer des filaments cireux de l'ovisac. Ce phénomène, qui ne se produit pas dans les Maures, ne suffit pas cependant à lui seul à constituer une explication des niveaux bas des populations. S'y ajoute, comme dans les Maures, une mortalité en cours de phase ambulatoire d'au moins 95 % (hypothèse basse) et surtout, ce qui ne se produit pas dans les Maures, une mortalité d'au moins 18 % (très sous-estimée selon RIOM) lors de la fixation, puis une mortalité de l'ordre de 50 % des survivants durant le premier stade larvaire, suivie d'une mortalité de l'ordre de 15 % durant le second stade, mortalités donc très supérieures à celles enregistrées aux stades semblables dans les Maures.

La table de survie dressée par RIOM sur ces bases, figure au tableau I, colonnes 4 et 4 bis, dans l'hypothèse de mortalités de 50 % (col. 4) et de 90 % (col. 4bis) au stade de jeunes larves, dues à leur incapacité à sortir de l'ovisac.

Dans ce cas encore, il s'agit de chiffres "moyens", d'après des études sur plusieurs années en plusieurs sites. En fait, la variation des niveaux de population telle qu'elle a pu être estimée par le piégeage des mâles peut atteindre d'une année à l'autre un rapport de 1 à 7,5 (1970 et 1971 par exemple), sans cependant que ces niveaux atteignent jamais ceux enregistrés dans les Maures sur arbres en cours de colonisation, où il peuvent être jusqu'à 60 fois plus élevés. D'autre part, des expériences d'infestation forcée au moyen de pontes récoltées dans les Landes, et effectuées comparativement dans les Maures et dans les Landes, ont montré par comptages l'automne suivant qu'une infesta-

tion de même niveau était environ 45 fois plus "efficace" dans les Maures. De même, les densités de larves de second stade observées dans les Maures atteignent jusqu'à 10 au cm² de tronc, soit 50 fois les densités maximales qui ont pu être observées dans les Landes.

Dans les Cévennes

L'analyse dans les Cévennes a été beaucoup plus limitée. Elle n'a porté que sur deux années et deux stations.

A l'inverse de ce qui se produit dans les Landes, il n'est pas observé de mortalité en période de repos postnatal. La mortalité des larves en cours de phase ambulatoire reste très élevée (95 % au moins). La mortalité à la fixation ou immédiatement après atteint 29 % contre 12 à 18 % dans les Maures sur arbres en cours de colonisation. La mortalité en cours de 1^{er} stade est très importante : en moyenne 67 % et jusqu'à 89 % des larves fixées viables.

Le tableau I, colonnes 5 et 5 bis donne, sur ces bases, l'évolution numérique de la descendance d'une femelle pour une mortalité en phase ambulatoire de 95 % et pour deux niveaux de mortalité en cours de 1^{er} stade : 67 % (col. 5) et 89 % (col. 5bis).

Ces données témoignent d'un processus de régulation des populations assez différent de ce qui a lieu dans les Landes, mais assez voisin de ce qui se passe dans les Maures sur les arbres en cours d'autorégulation. Le caractère limité de cette partie de l'étude n'a pas permis d'en élucider vraiment les mécanismes.

Facteurs de la dynamique des populations

Les facteurs climatiques

Selon Riom, les températures n'interviennent pas directement comme facteurs de la dynamique des populations, sauf peut-être dans la mesure où, étant donné les différences dans les seuils thermiques d'activité du mâle et de la femelle, elles peuvent plus ou moins limiter les possibilités de rencontre des sexes (RIOM & FABRE, 1979).

En effet les pronymphes de mâles, insinuées relativement en surface dans les grosses anfractuosités du rhytidome, sont davantage soumises aux conditions de l'air ambiant et du rayonnement solaire que les

larves femelles de second stade, insinuées tout au fond des fissures où les variations de température sont plus amorties.

Il peut en résulter :

- au moins par journées ensoleillées, un décalage dans le rythme d'éclosion des mâles et des femelles. Les sorties de ces dernières s'échelonnent à peu près régulièrement tout au long de la journée alors que le maximum des sorties de mâles se produit alors entre 10 h et 16 h,

- selon les variations climatiques journalières, la possibilité d'importantes différences dans le rythme des sorties de chaque sexe, considéré sur la durée totale des éclosions, il existe peut-être un éventuel "effet de lavage" sur les mâles par les pluies lorsqu'elles sont abondantes. Cela détermine ce que RiOM a appelé le "sex-ratio écologique" qui est le rapport des sexes réellement en présence en un point et à un moment donnés. Il conditionne le taux de fécondation des femelles par les mâles, étant donné surtout la brièveté de vie (12 à 15 heures au maximum) de ces derniers. Et même si les femelles restent fécondables (en posture d'appel) environ 48 heures, elles meurent ensuite stériles.

Dans les Maures et l'Estérel, la probabilité de fécondation des femelles peut varier dans de larges limites selon les années et, pour une même année, selon les stations (RIOM & FABRE, 1979). Ainsi, cette probabilité a-t-elle été évaluée à 55 % en 1970 au Rouet, station côtière contre 74,5 % en 1969, et à 89,6 % en 1970 contre 88,5 % en 1969 à Malpasset, station plus intérieure et plus fraîche, où les différences climatiques journalières et en cours de saison peuvent être plus amorties.

Un phénomène de même ordre intervient dans les Landes, aggravé par une mortalité importante dans la lignée mâle aux stades de pronymphe et de nymphe : 30 à 50 % contre 5 % dans les Maures, mortalité dont les causes n'ont cependant pas pu être exactement définies. Il en résulte en tous cas que les probabilités pour les femelles d'être fécondées seraient d'après RIOM, de 52 + 10 %, selon les années et les stations. RIOM fait état sur 5 années d'une relation entre le taux de femelles fécondées et une augmentation de la population l'année suivante.

Dans les Landes encore, l'importante mortalité de larves de premier stade, observée en période de repos postnatal, est à attribuer aux effets de l'humidité atmosphérique : lorsqu'elle est élevée, cas fréquent au printemps dans la région, et que l'amplitude thermique est importante, les troncs, plus froids en rai-

son de leur inertie thermique, peuvent être le siège par condensation, de ruissellements "équivalents à celui d'une pluie ou d'un orage". Le point de rosée est atteint au fond des fissures, et l'imbibition des soies de l'ovisac a pour effet que les larves ne peuvent que difficilement s'en dépêtrer et meurent sur place, ne pouvant aller à la recherche d'un lieu de fixation qu'elles doivent, pour survivre, trouver dans un délai d'au plus 48 heures après le repos postnatal. RIOM a bien démontré, expérimentalement, cet aspect de l'intervention du climat dans les Landes, facteur qui n'intervient pas dans les Maures (RIOM, 1980).

Comme déjà évoqué plus haut, les pluies abondantes, coïncidant avec les périodes d'activité des stades mobiles, peuvent être cause d'une certaine mortalité, non seulement pour les adultes, mais aussi probablement pour les jeunes larves. Cette notion "d'effet de lavage" est classique, non seulement en ce qui concerne les Cochenilles, mais aussi les Pucerons ou certains Acariens phytophages. Le taux de mortalité qui en découle n'est pratiquement pas évaluable mais RiOM a bien observé dans les Landes une relation entre un climat sec durant la première quinzaine de mai et une augmentation de la population l'année suivante. Également dans les Maures, à l'échelle des peuplements de régénération naturelle, on a constaté une certaine rémission dans les progrès de l'expression des dommages certaines années à pluviosité printanière importante comme en 1980.

Mais, l'expérience des Maures et de l'Estérel démontre bien que si les facteurs climatiques peuvent induire certaines fluctuations, ils ne sauraient cependant être déterminants.

De même, dans les Landes, leur intervention ne suffit pas à expliquer la non-pullulation de *Matsucoccus* si l'on considère que les 10 à 50 % restants de jeunes larves peuvent (si l'on se rapporte à ce qui a lieu dans les Maures) assurer une importante multiplication de la population pourvu qu'elles trouvent à se fixer et à se développer. En fait, aux stades ultérieurs interviennent d'autres causes de mortalité. Le tableau I est, à cet égard, éloquent et RIOM, en termes assez généraux attribue cette mortalité aux "caractéristiques du végétal", invoquant par ailleurs la possibilité de "barrières mécaniques" empêchant une bonne fixation des larves de premier stade. Nous reviendrons plus loin sur cet aspect.

Il serait également possible que les températures interviennent indirectement par l'intermédiaire de leurs effets, d'une part sur le départ de la végétation, de la croissance radiale notamment et d'autre part sur la période d'émergence des larves mobiles. Il est certain que l'un et l'autre dépendent de la température (Cf. photo 2). On observe bien un décalage d'environ 30 jours dans le début de l'émergence des larves entre la zone côtière des Maures et les stations d'altitude comme Notre-Dame-des-Anges située à plus de 600 m d'altitude. L'influence des températures sur le végétal et sur l'insecte n'est pas nécessairement de même amplitude. Il pourrait s'en suivre un certain décalage entre l'apparition des larves et l'aptitude du végétal à assurer leur fixation dans des conditions optimales (décalage "phénologique"), ceci soit pour des raisons "mécaniques", soit pour des causes physiologiques.

Il ne s'agit que d'une hypothèse dont fait état RIOM, et qui n'a pu être vraiment vérifiée, sa vérification en est d'ailleurs ardue.

Observons cependant, qu'il a été constaté dans toutes les stations des Maures une coïncidence assez remarquable à quelques jours près, entre le début de l'éclosion des larves et le début de l'émission de pollen par les fleurs mâles du Pin maritime.

Relations végétal - insecte

L'un des facteurs déterminant dans les différences de réaction des arbres à l'infestation par *Matsucoccus feytaudi* semble bien résider dans la structure des écorces, dans les caractères notamment de l'exfoliation du rhytidome selon qu'elle assure aux larves plus ou moins de possibilités de s'implanter.

La survie de l'insecte, suceur de sève, est en effet subordonnée à l'implantation de ses pièces buccales dans des tissus libériens vivants. De fait, sur les troncs, les larves se fixent et sont concentrées seulement le long des "lignes" de décollement des écailles du rhytidome, au niveau où se produit le clivage entre liber et écorce, autrement dit au niveau de l'assise subéro-phellodermique où phellogène qui produit vers l'extérieur le suber dont la partie morte constitue le rhytidome et vers l'intérieur le phelloderme.

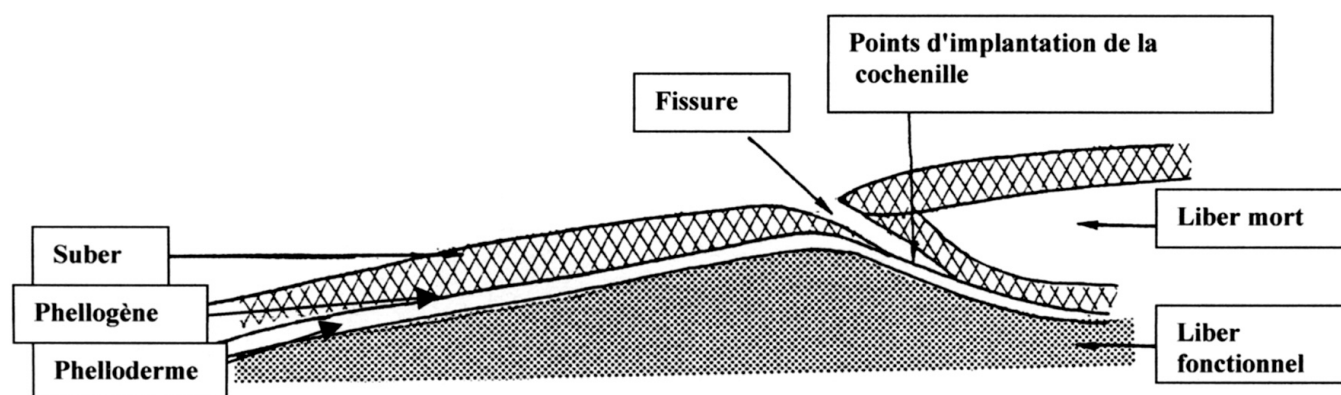
Dans la région des Maures, l'exfoliation du rhytidome des Pins maritimes (au moins des Pins indigènes) est telle que l'écaille entraîne toutes les couches de suber lors du décollement et une mince frange de liber se trouve directement à portée des stylets (Cf. photo 3). Il est aisé d'observer ce mode de décollement en tentant de faire sauter les écailles du rhytidome au couteau ou à l'aide d'un ciseau à bois (Cf. photo 4), ceci du moins lorsque la colonisation par *Matsucoccus* n'a pas encore abouti à un colmatage des fissures.

Photo 2 :

Cages climatisées permettant d'étudier l'action de la température sur le développement de *Matsucoccus feytaudi* Duc.
Photo J. RIOM/INRA

Fig 1 :

Représentation semi-schématique du décollement du rhytidome au niveau d'une écaille (coupe microscopique transversale) d'après UGHETTO, 1981.



Les coupes microscopiques au niveau du décollement des écailles montrent que la couche subéreuse épaisse est tout entière enlevée avec l'écaille. Le décollement a lieu au niveau du phellogène et du phelloderme. Le liber n'est plus protégé que par une portion de phelloderme peu épais et plus ou moins déchiré. En bordure de l'écaille qui se décolle, le suber est interrompu au niveau de la fissure. La Cochenille peut atteindre facilement le liber en se glissant sous l'écaille du rhytidome (Cf. Fig. 1). Il n'en est pas de même dans tous les cas, cela varie selon les lieux et selon la provenance des Pins.

Les études comparatives ont été effectuées dans les plantations suivantes :

- dans les Maures, en forêt de Lambert (maintenant regroupée avec d'autres forêts domaniales dont celle du Dom sous le nom de forêt domaniale des Maures), à 550 m d'altitude, en exposition plein sud mais à pente faible de 2 % en moyenne ; 7 provenances de Pin maritime furent installées en 1965, à partir de plants issus de graines fournies par la Station d'amélioration des arbres forestiers de Bordeaux Pierroton (I.N.R.A.).

- dans les Landes, en forêt des Malgaches à Mimizan,

- en Espagne, en région cantabrique à Cuntis.

Sur la plantation de Lambert, il fut constaté (UGHETTO, 1981 ; SCHVESTER, 1982 ; SCHVESTER & UGHETTO, 1986 ; SCHVESTER, 1987) que si toutes les provenances testées hébergeaient bien la Cochenille, leur comportement était en fait très variable : la provenance marocaine Tamjoute se montrait pratiquement indemne de symptômes, ainsi que la provenance espagnole Cuenca, à un degré à peine moindre ; les autres — Maures, Gênes (Italie), Marghèse (Corse), Leiria (Portugal) et Mimizan (Landes) — affichaient des symptômes plus ou moins importants, avec par la suite, la mort d'arbres en proportions variables selon la provenance.

Les arbres des provenances Tamjoute et Cuenca, âgés d'environ 25-26 ans, restent indemnes, les dernières observations datant de 1990. Le fait paraît donc acquis que, au moins dans les conditions de l'expérience de Lambert, le comportement des Pins à l'égard de l'infestation peut différer selon la provenance.

Se pose la question des causes de cette différence "géographique". En ce qui concerne le Pin des Maures dans les Landes, l'incidence

directe des facteurs climatiques ne paraît pas constituer une explication suffisante à elle seule. Semble bien intervenir, selon une hypothèse émise par RIOM (in SCHVESTER et al., 1980), la constitution morphologique des arbres selon que, par le caractère et l'intensité de la fissuration de leurs écorces ils offrent aux larves des possibilités d'implantation plus ou moins importantes ; RIOM constate bien, d'ailleurs, que la structure des écorces des arbres en provenance des Maures à Mimizan est différente de ce qu'elle est dans les Maures (rhytidome plus adhérent, avec une moindre tendance au décollement ou au "clivage" des écailles). Une constatation de même ordre est faite à Cuntis par CADAHIA & MONTOYA (1968) : *"Les blocs de provenance "Maures" n'y subissent qu'une faible attaque de Matsucoccus... et les caractères de leurs écorces sont très différents à Cuntis. L'écorce est plus épaisse et offre moins de possibilités d'installation que dans LES MAURES"*.

Photo 3 :

Larves de 2^e stade fixées (les feuillettes externes de l'écaille ont été enlevés).

Photo F. Ughetto/INRA

Photo 4 :

Plages de liber mises à nu après décollement des écailles du rhytidome.

Photo F. Ughetto/INRA



Il s'agirait donc ici d'un caractère phénotypique induisant une défense "mécanique". Caractère probablement gouverné, en partie au moins, par les conditions du milieu (climatiques, édaphiques ?), dans la mesure où elles peuvent exercer une influence sur certains caractères du génotype.

Or, sur la plantation comparative de Lambert, les fûts des arbres de provenance Tamjoute et Cuenca présentent aussi une structure compacte comparable à celle décrite par CADAHIA & MONTROYA pour les Pins des Maures de Cuntis. Les écailles du rhytidome se détachent mal et n'entraînent que rarement la dernière couche subéreuse lors du décollement ; de ce fait, les tissus libériens restent protégés par la dernière couche péridermique formée qui, par son épaisseur, empêche l'implantation des stylets de la larve dans le liber.

Les mesures de la longueur des "franges colonisables" par *Matsucoccus* qui ont pu être faites, bien que la méthode soit assez grossière, témoignent d'importantes différences dans les possibilités d'installation de la Cochenille. Pour 5 arbres d'âge identique et d'à peu près même diamètre, les moyennes de longueur des franges considérées comme colonisables au m² de surface (mesurées sous écorce) ont été les suivantes :

- Tamjoute, 84,5 cm/m² ;
- Cuenca, 169,7 cm/m² ;
- Maures, 630,8 cm/m².

Une part au moins de la résistance des provenances Tamjoute et Cuenca, telle que constatée à Lambert, procéderait donc de ce caractère, lequel pourrait être génotypique. Toutefois ce facteur "mécanique" à lui seul pourrait ne pas être suffisant pour expliquer cette résistance.

Pour ne revenir qu'aux différences "géographiques", il faut mentionner que CARLE (1973) a lui aussi constaté des différences dans le mode d'exfoliation du rhytidome entre les Pins des Maures et ceux des Cévennes (il est vrai de provenance différente puisque landaise). En Cévennes, lors du décollement, le phelloderme reste adhérent aux tissus sous-jacents (donc au liber) et les "protège entièrement". Il ajoute que, dans le Var, "ce mode d'exfoliation se rencontre (aussi) d'autant plus fréquemment que l'on s'éloigne de la zone littorale" ce qui pourrait constituer une explication - au moins partielle - des différences constatées dans les réactions des peuplements à l'infestation selon le site.

Dans les peuplements du Nord-Vaucluse (Uchaux, Bedoin et environs, Roussillon, Rustrel...), de provenance d'ailleurs non déterminée, les tentatives d'enlèvement des écailles du rhytidome au couteau ou au ciseau laissent aussi, dans tous les cas observés, une couche de suber de plusieurs assises, adhérente au phelloderme. Il en est de même à Gréoux. Les fissures colonisables par *Matsucoccus* sont ainsi beaucoup moins nombreuses et moins importantes. Comme déjà indiqué, les observations de 1989-1990, ont montré que la colonisation des Pins par la Cochenille y est déjà très générale et que la primo-infestation remonterait donc à plusieurs années, 5 à 6 ans au moins, sinon plus. Cependant les arbres n'affichent aucun symptôme grave. La relation semble très nette entre cette observation et le caractère des écorces, lequel semble bien ne pas permettre à *Matsucoccus* une multiplication de nature à être cause de dépérissement comme celui observé dans le Var. On retrouve d'ailleurs ce caractère aussi sur les Pins des Corbières.

Les arbres de la région Maures-Estérel qui ont pu surmonter l'infestation et qui sont en voie de rétablissement offrent des caractères assez différents de l'exfoliation de leur rhytidome. L'adhérence sur le phelloderme des tissus subérifiés qui procèdent des tissus précédemment lésés est extrêmement forte et ceci concourt certainement au processus "d'autorégulation".

Mais, en ce qui concerne plus spécialement les différences observées entre provenances, à Lambert le facteur "mécanique" ne serait pas le seul facteur pour expliquer la résistance des provenances Tamjoute et Cuenca puisque chez ces arbres, les Cochenilles sont en fait loin d'occuper la totalité des fissures colonisables (au moins apparemment). Sur les arbres indigènes des Maures, il est fréquent d'observer des fissures entièrement colonisées par des insectes nombreux implantés côte à côte. Les densités d'occupation évaluées au second stade larvaire, variables selon les arbres et selon l'époque du comptage par rapport à la première infestation, atteignent couramment 5 larves au cm² de tronc, et souvent plus (jusqu'à 10). Les évaluations faites ont donné une moyenne d'environ 0,0005 larves au cm² de tronc sur Tamjoute et de 0,0009 sur Cuenca, ces larves étant presque toujours isolées les unes des autres.

Il apparaît donc que, "toutes autres conditions égales", ces provenances sont moins

réceptives à *Matsucoccus* qui ne peut que difficilement y parfaire son développement.

Il s'agirait alors d'une véritable "anti-biose", au sens de PAINTER (1958), autrement dit le végétal exercerait une action défavorable sur la biologie de l'insecte aboutissant à son élimination. Les causes qui y président sont inconnues. Elles ne paraissent pas résider dans la constitution anatomique des tissus. Des coupes microscopiques, soit de rameaux au niveau terminal à la jonction de la dernière pousse avec celle de l'année précédente, soit de fragments de rhytidome dans la zone de contact du liber et du périoderme au niveau des fissures au fond desquelles s'implante la Cochenille, ne laissent apparaître chez aucune provenance de particularités anatomiques (par exemple, épaisseur plus importante de suber, anneaux ou îlots de sclérenchyme entre suber et liber) susceptibles de constituer un obstacle à l'implantation des stylets de l'insecte (SCHVESTER & UGHETTO, 1986).

Reste l'hypothèse de réactions d'origine physiologique des tissus végétaux à l'injection des sécrétions salivaires de l'insecte.

A l'appui de cette hypothèse, les résultats d'examens au microscope des tissus (examens histologiques) après infestations provoquées par implantations de pontes sur des arbres encore jeunes (1970-1971) de la plantation de Lambert (CARLE, 1973) : ces examens n'ont été effectués qu'au niveau des rameaux à l'articulation du bourgeon de l'année et de la pousse de l'année précédente. Mais ils montrent bien au moins que la réaction des tissus végétaux peut varier selon les provenances : sur la provenance Tamjoute, une rapide différenciation d'assise subérophellodermique permet souvent le rejet des tissus lésés par la piqûre de l'insecte (et par là, celui de l'insecte lui-même) ; sur la provenance Cuenca apparaissent de très fortes réactions provoquées par la présence de l'insecte, qualifiées de "cécidogénétiques" par CARLE, autrement dit comparables aux galles végétales chez les plantes attaquées par les insectes appartenant à la famille des *Cecidomyidae*. Elles sont moins vives chez les provenances Mimizan et Leiria alors que les provenances Maures, Gênes et Marghèse manifestent une importante extension des lésions primaires et une évolution nécrotique des lésions secondaires vers le cambium.

Il ne semble guère possible d'attribuer à ces différences une autre origine que génétique.

Ennemis naturels, *E. nigricornis*

E. nigricornis est censé être le principal prédateur de *M. feytaudi* dans le Sud-Est de la France (Cf. photo 5). Les résultats qui suivent ont été établis entre 1967 et 1980 (FABRE *et al.*, 2000).

Dans les Maures et l'Estérel les peuplements de Pin maritime étaient sans doute aussi, comme on a pu le vérifier en Corse (Mission Fabre, juin 1976), tous totalement indemnes d'*E. nigricornis* avant l'introduction de *M. feytaudi*. Dès son introduction, les populations de Cochenille se sont développées et les mortalités des pins sont apparues à partir de 1957. Cependant, entre 1964 et 1967, les observations conduites sur les peuplements déperissants montraient qu'ils étaient apparemment encore indemnes d'*E. nigricornis* et l'on pensait à cette époque qu'il fallait l'introduire à partir du massif landais (RIOM & GERBINOT, communication personnelle). On suppose que l'arrivée d'*E. nigricornis* dans les peuplements de Pin maritime déperissants a pu se faire à partir des populations naturelles de punaises associées à *M. pini* dans les peuplements de Pin sylvestre situés assez loin dans l'arrière-pays. Quelques années ont donc été nécessaires avant de constater la présence d'*E. nigricornis* dans les peuplements de Pin maritime. Il y fut observé pour la première fois à Notre-Dame-des-Anges, dans les Maures en 1967.

Photo 5 :
Elatophilus nigricornis
Zett. adulte,
prédateur de
Matsucoccus feytaudi
Duc.
Photo J. P. Fabre/INRA



À partir de cette date, on n'a plus observé de problème de coïncidence spatio-temporelle entre le prédateur et son hôte. Depuis cette étude, on sait que cette coïncidence est assurée par la phéromone sexuelle de la Cochenille. Elle permet l'attraction de certains prédateurs et en particulier *d'E. nigricornis* (JACTEL & MENASSIEU, communication personnelle). En Corse, le Pin noir, hébergeant *E. nigricornis* grâce à la présence de *M. pini*, est très souvent situé à proximité ou en mélange avec le Pin maritime. Dans ce cas, la découverte très récente de *M. feytaudi* (JACTEL et al., 1996) a permis effectivement de vérifier la présence simultanée *d'E. nigricornis* dans les peuplements de Pin maritime contaminés (ANONYME, 1998 ; JACTEL & MENASSIEU, communication personnelle).

Dans les Maures et l'Estérel, pendant l'invasion de la Cochenille, *E. nigricornis* s'est multiplié et a joué un rôle certain en limitant les populations de son hôte. Cependant, son action passa inaperçue et fut, principalement dans les Maures, insuffisante à elle seule pour enrayer les mortalités alors très sévères des Pins. En revanche, au delà de l'Estérel, dans le Parc départemental de Vaugrenier dans un peuplement où les arbres attaqués disparaissaient massivement à cause de l'action destructrice des xylophages, nous avons démontré que la mortalité était ralentie par le prédateur *E. nigricornis*. En effet, dans ce cas il existait une relation positive entre l'importance des populations *d'E. nigricornis* et les possibilités de survie des arbres.

Par ailleurs, à la Bouverie dans l'Estérel, dans un peuplement en cours de destruction

nous avons constaté une certaine tendance à l'augmentation du nombre *d'E. nigricornis* sur les arbres les plus dépérissants sans pouvoir conclure. Dans les analyses, il aurait fallu tenir compte des xylophages qui contribuent très largement au dépérissement et à la mort des arbres. En effet, en augmentant artificiellement et localement sur le tronc la population de *M. feytaudi* par la pose, à la mi-décembre, de bandes cannelées offrant des abris supplémentaires destinés à capturer les stades mobiles, on a multiplié par 8 la population de prédateurs.

Sur une plus longue période, dans un peuplement situé à Bagnols-en-Forêt dans l'Estérel, où plus de la moitié des arbres ont survécu, on a constaté en 6 ans que le taux de captures hebdomadaires *d'E. nigricornis* a été multiplié par 26.

Sur les arbres de régénération qui ont remplacé les anciens peuplements détruits ou coupés, les niveaux de populations du prédateur ont été trois fois plus importants et il n'y a plus de mortalité d'arbres. Dans ce cas, on a mis en évidence une bonne corrélation entre le nombre de prédateurs et le nombre de Cochenilles.

Il est fort probable que l'augmentation du nombre de prédateurs sur les arbres soit la conséquence de la multiplication de la Cochenille-hôte et le maintien de sa population à un niveau suffisamment élevé. En tout état de cause, sur les arbres ayant échappé aux xylophages et sur les régénérations, l'abondance relative des prédateurs n'est pas sans conséquence sur l'abondance des populations de son hôte. En définitive, l'action *d'E. nigricornis* s'ajoute à celle d'autres facteurs naturels qui se sont développés depuis l'introduction de la Cochenille et qui ont contribué à la réduction des populations de *M. feytaudi* au-dessous du seuil de nuisibilité : multiplication des autres prédateurs de la Cochenille considérés peut-être à tort comme secondaires, autorégulation des populations de *M. feytaudi* sur les arbres ayant survécu et sur les régénérations, apparition progressive de la fissuration sur les régénérations, arbres plus résistants... Ensemble, sans qu'il soit possible de préciser la part de chacun, ces facteurs contribuent à la survie des arbres et à l'établissement d'une nouvelle situation écologique où la Cochenille est à l'état endémique.

Une première tentative de lutte biologique a été un essai d'importation *d'E. inimicus* Drake & Harris, prédateur de *M. resinosae*

Photo 6 :

Méthode de piégeage permettant de récolter le prédateur *Elatophilus nigricornis* Zett.
Photo J. P. Fabre/INRA



Bean & Godwin récolté sur *P. resinosae* Ait. aux USA dans le Connecticut. Installés en 1966 aux Campaux (Maures), les prédateurs n'ont jamais pu être retrouvés et ce fut un échec (BILLIOTTI & RIOM communication personnelle).

Les essais d'élevage au laboratoire d'*E. nigricornis* (FABRE et al., 2000) ne permirent pas de disposer de population suffisamment importante pour effectuer des lâchers et expérimenter les effets d'une augmentation localisée du niveau de ses populations dans les conditions naturelles.

Cependant, une technique de récolte a été mise au point pour déplacer *E. nigricornis* facilement et dans de bonnes conditions, dans des milieux où il serait absent (FABRE et al., 2000). Elle consiste àagrafer sur le tronc des bandes de papier ondulé à double face de 5 cm de largeur (Cf. photo 6), les mêmes que celles utilisées pour la capture des femelles de *M. feytaudi* (CARLE, 1968). Les larves et les adultes d'*E. nigricornis*, thygmotactiques, autrement dit à la recherche des anfractuosités, s'installent dans les cannelures. Au cours de leur transport, les prédateurs sont alimentés sur une proie de substitution. On utilise pour ce faire des œufs d'*Anagasta kuehniella* Z. (Lepidoptera, Pyralidae), cet insecte étant facile à élever au laboratoire (DAUMAL, 1968).

Dans les Maures, avant 1967, *E. nigricornis* aurait pu être ainsi récolté à partir des populations naturelles qui existaient dans les peuplements de Pin sylvestre situés dans l'arrière-pays et transporté dans les peuplements de Pin maritime contaminés par la Cochenille.

Cette même technique a permis d'installer 79 *E. nigricornis* dans un peuplement de *P. resinosae* dans le Connecticut aux U.S.A. en octobre 1978 (FABRE, non publié, ANDERSON, communication personnelle). On ignore à ce jour si cette tentative d'importation a réussi.

Par ailleurs, d'autres tentatives de lutte biologique par importation pourraient être effectuées sur d'autres prédateurs très intéressants liés à *M. feytaudi* : *Hemerobius* sp. (Hemerobiidae) et *Rhyzobius chrysomeloides* (Coleoptera, Coccinellidae) (FABRE et al., 1982 ; TOCCAFONDI et al., 1991). Par exemple, une coccinelle, *Harmonia axyridis* Pallas sur *M. matsumurae* au Japon, a été introduite avec succès aux USA sur *P. resinosae* pour contrôler *M. resinosae* dans le Connecticut (McCLURE, 1986 ; McCLURE, 1987).

Conclusion : la situation actuelle

Le dépérissement du Pin maritime s'est développé à partir de 1957 dans les Maures et l'Estérel. Il s'est poursuivi ensuite en Italie à partir de 1975. Il est aujourd'hui à nouveau d'actualité, *M. feytaudi* ayant été détecté récemment en Corse (JACTEL et al., 1996). Les premiers symptômes et les insectes associés au dépérissement ont fait leur réapparition (JACTEL et al., 1998). Une nouvelle équipe I.N.R.A. basée à Bordeaux, sous la direction de H. JACTEL, poursuit les recherches effectuées jadis en Avignon.

Pendant ce temps, dans les Maures et l'Estérel, une nouvelle forêt de régénération naturelle a remplacé partiellement l'ancienne forêt détruite par le dépérissement et les coupes-à-blanc effectuées par les forestiers pendant la période critique de forte mortalité après l'invasion de la Cochenille. Dans l'Estérel, les coupes furent moins sévères et de ce fait, de nombreux arbres âgés ayant subi de plein fouet l'invasion de *M. feytaudi* sont encore sur pied.

Une première enquête a été réalisée à partir de 1972 (SCHVESTER, non publié) sur un réseau de 135 placettes installées dans les Maures en diverses conditions stationnelles d'altitude, d'exposition, et de distance à la mer. Chaque placette, d'au moins 4 ares, comprenait 100 arbres numérotés. Des relevés étaient effectués chaque année sur chaque arbre selon une échelle de notation symptomatologique directement liée à la Cochenille (SCHVESTER & FABRE, 2001). Une brutale aggravation de l'état sanitaire de certains jeunes peuplements s'est manifestée au cours des saisons 1981-1982 et 1982-1983. Les peuplements concernés étaient situés dans la zone d'introduction de *M. feytaudi* la plus ancienne, sur des régénérations naturelles après coupes à blanc ou incendies, autrement dit qui ne comportaient aucun individus provenant de graines d'arbres ayant survécu à la primo-infestation (absence de sélection naturelle). Par la suite, les relevés ayant été maintenus jusqu'en 1990, on notait la présence de symptômes permanents sur les arbres, mais avec une intensité qui n'avait aucune commune mesure avec celle observée lors de l'invasion de la Cochenille. Il devenait évident que la survie du Pin maritime dans les Maures était assurée déjà naturellement, même si son extension était plus réduite que celle que

Photo 7 :
Dépérissement
d'un peuplement de Pin
maritime dans l'Estérel,
près de Bagnols-en-Forêt,
dû à l'introduction
de *Matsucoccus feytaudi*
Duc. en 1973.
Photo J. P. Fabre/INRA

Photo 7 bis (en bas) :
Le même peuplement de
Pin maritime
dans l'Estérel,
près de Bagnols-en-Forêt,
où *Matsucoccus feytaudi*
Duc. vit à l'état
endémique, en 2001
sans dépérissement.
Photo J. P. Fabre/INRA

l'on observait avant l'introduction de *M. feytaudi*. Une enquête plus récente (VENNETIER & RIPERT, 2000) sur une zone beaucoup plus large confirme ces données prédictives, sur le maintien du Pin maritime en Provence, dans la mesure où il ne fait pas apparaître une recrudescence des mortalités. L'absence de peuplements sains n'est pas alarmant et s'explique du fait de la présence généralisée de la Cochenille. Toutefois, les observateurs notent une tendance à l'aggravation des symptômes sur un certain nombre de placettes entre 1994 et 1998, mais l'échelle de notation symptomatologique qui a été utilisée recouvre l'action d'autres agents prédateurs et d'autres facteurs stressants que ceux provoqués par la seule Cochenille *M. feytaudi*.

Nous avons fait le point sur l'action des facteurs climatiques, sur l'influence de l'hôte sur le développement de la Cochenille et sur le rôle des ennemis naturels. À ce jour, le

maintien des arbres ayant survécu dans tout l'Estérel mais aussi dans les Maures et la relative bonne tenue des régénérations naturelles peuvent être attribué à l'action conjuguée d'au moins trois facteurs favorables allant dans le même sens et qui sont apparus au fil du temps :

- la diminution des populations du *M. feytaudi* par les écoulements de résine provenant de la fixation des larves... et par la fissuration qui apparaît progressivement sur les jeunes arbres ;
- l'augmentation des niveaux des populations d'*E. nigricornis* et des autres prédateurs secondaires ;
- la présence de jeunes arbres issus de graines produites par les arbres ayant subi une pression sélective extrêmement sévère et naturellement moins favorables au développement de *M. feytaudi*.

Ainsi, cinquante années environ après l'introduction de *M. feytaudi* dans le Sud-Est de la France, l'action cumulée de facteurs favorables a contribué, naturellement, en dehors de toute intervention humaine, au maintien du Pin maritime dans les Maures et l'Estérel et à l'établissement d'une nouvelle situation écologique où *M. feytaudi* devient endémique. Cette situation, caractérisée par l'absence de fortes mortalités, n'est plus catastrophique pour les peuplements (Cf. photos 7 et 7 bis ; 8 et 8 bis). Elle se rapproche petit à petit de celle qui existe au sud-ouest et à l'ouest du bassin méditerranéen. Néanmoins, le niveau moyen des symptômes actuels "liés à *M. feytaudi*" dans les Maures et l'Estérel reste encore relativement plus important, ne serait-ce qu'à cause des différences climatiques plus défavorables dans les Landes à *M. feytaudi*.

De plus, dans les Maures et l'Estérel, cet endémisme est très récent. À l'ouest et au sud-ouest du bassin méditerranéen où il est plus ancien, cela s'est très probablement traduit par une plus grande tolérance des Pins maritimes au développement des populations de *M. feytaudi*, comme nous l'avons constaté sur certaines provenances espagnoles et marocaines, ce qui ne signifie pas pour autant que ces provenances soient par ailleurs plus adaptées aux conditions particulières du nord-est du bassin méditerranéen.

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

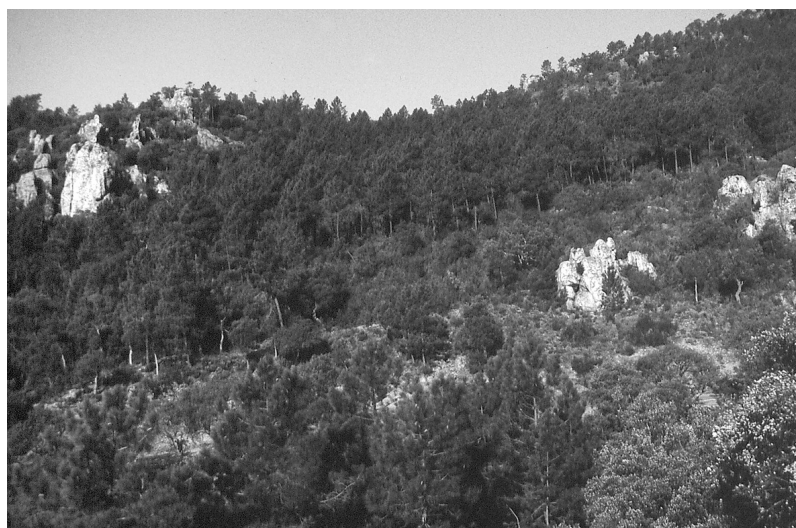
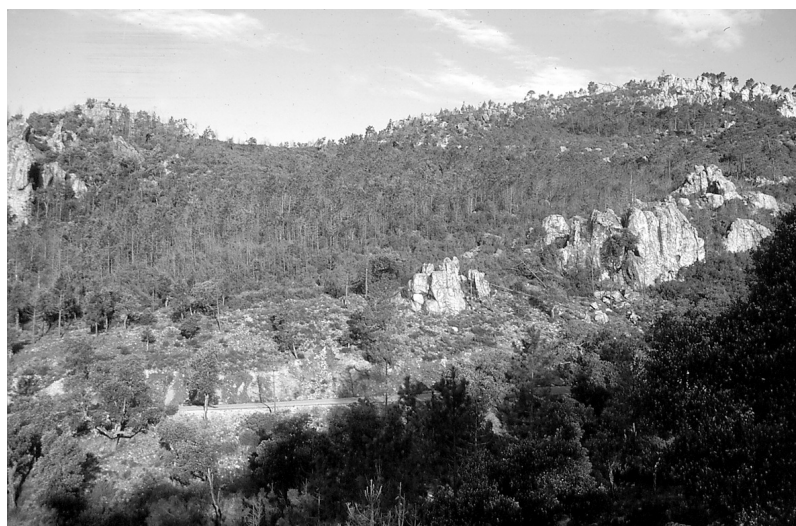




Photo 8 (à gauche) :

Dépérissement d'un peuplement de Pin maritime dans l'Estérel, près de Bagnols-en-Forêt, dû à l'introduction de *Matsucoccus feytaudi* Duc. en 1973.

Photo J.P. Fabre/INRA

Photo 8 bis (à droite) :

Le même peuplement de pin maritime dans l'Estérel, près de Bagnols-en-Forêt, où *Matsucoccus feytaudi* Duc. vit à l'état endémique, en 2001 sans dépérissement.

Photo J. P. Fabre/INRA



Bibliographie

ANONYME, 1998. La Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*. Ministère de l'agriculture, département santé des forêts, 8p.

CADAHIA D., MONTOYA R., 1968. Prospeccion de *Matsucoccus feytaudi*, Duc., y *Matsucoccus Pini*, Green (*Homoptera*, *Margarodidae*) en la mitad Norte de España. Boletino del Servicio de Plagas forestales, 22, 133-134.

CARLE P., 1968. Méthode d'obtention massive des pontes de *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Coccoidea*, *Margarodidae*) par piégeage des femelles. Annales des Sciences forestières, 25, 57-68.

CARLE P., 1973. Le dépérissement du Pin méso-géen en Provence: Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* Duc (*Coccoidea*, *Margarodidae*). Thèse doc. Etat es Sciences, Université Bordeaux, France, France, 174 p.

DAUMAL J., 1968. Méthode d'élevage de *Cardiasthetus nazarenus* Reuter (*Hemipt.*, *Anthocoridae*) aux dépens des œufs d'*Anagasta kuehniella* Z. (*Lepidopt.* *Pyrilidae*), Annales Epiphyties 19, 721-726.

DUDA E. J., 1961. Some aspects of the biology and ecology of the red Pine scale, *Matsucoccus resinosae* B. and G. Doctoral dissertation, University of Massachusset.

FABRE J.- P., DEVERGNE J. C., RIOM J., 1982. Étude des possibilités d'alimentation d'*Elatophilus nigricornis* (Hem., *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.

JACTEL H., MENASSIEU P., BURBAN C., 1996. Découverte en Corse de *Matsucoccus feytaudi* Duc (*Homoptera*, *Margarodidae*), Cochenille du Pin maritime. Annales des Sciences Forestières 53, 145-152.

JACTEL H., MENASSIEU P., CERIA A., BURBAN C., REGAD J., NORMAND S., CARCREFF E., 1998. Une pullulation de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi* provoque un début de dépérissement du Pin maritime en Corse. Revue Forestière Française 50, 33-43.

MCCLURE M. S., 1977. Population dynamics of the red Pine scale, *Matsucoccus resinosae* (*Homoptera*, *Margarodidae*) : the influence of

Daniel SCHVESTER †
Jean-Pierre FABRE
I.N.R.A.,
Unité de recherches
forestières
méditerranéennes,
av. Vivaldi, 84000
Avignon, France

- resinosis. *Environnemental Entomology* 6, 789-795.
- MCCLURE M. S., 1986. Importing ladybird beetles to control red Pine scale. *Frontiers Plant. Sciences* 39, 5-7.
- MCCLURE M. S., 1987. Potential of the Asian predator, *Harmonia axyridis* Pallas (*Coleoptera, Coccinellidae*), to control *Matsucoccus resinosa* Bean and Godwin (*Homoptera, Margarodidae*) in the United States. *Environmental Entomology* 16, 224-230.
- PAINTER H., 1958. Resistance of Plants to insects. *Annals Review of Entomology* 3, 267-290.
- 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., 1977. Étude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xyllococcinae*) dans le Sud-Est de la France. III. Structure des populations sur l'arbre. *Annales Zoologie Écologie animale* 4, 709-732.
- RIOM J., FABRE J.- P., 1977. Étude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xyllococcinae*) 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., 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., GERBINOT B., 1977. Étude biologique et écologique de la Cochenille du Pin maritime *Matsucoccus feytaudi*, Ducasse, 1942 (*Coccoidea, Margarodidae, Xyllococcinae*) 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, Xyllococcinae*) dans le Sud-Est de la France. IV. Potentiel biotique et dynamique des populations. *Annales Zoologie Écologie animale* 3, 397-456.
- 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 Bordeaux, France, 263 p.
- SCHVESTER D., 1982. Incidence de *Matsucoccus feytaudi* DUC. Sur Pins maritimes de diverses provenances (*Pinus pinaster* Ait.) en région méditerranéenne. *Comptes Rendus Académie d'Agriculture de France* 9, 1324-1333.
- SCHVESTER D., UGHETTO F., 1986. Différences de sensibilité à *Matsucoccus feytaudi* Duc. (*Homoptera, Margarodidae*) selon les provenances de Pin maritime (*Pinus pinaster* AIT.). *Annales des Sciences forestières* 4, 459-474.
- SCHVESTER D., 1986. Problèmes entomologiques forestiers en zone méditerranéenne française. *EPPO Bulletin* 4, 603-611.
- SCHVESTER D., FABRE J.-P., 2001. Le dépérissement du Pin maritime des Maures et de l'Esterel provoqué par *Matsucoccus feytaudi*, connaissances acquises de 1964 à 1990 I.- Historique et rôle des insectes. *Forêt méditerranéenne* 3, 213-234.
- TOCCAFONDI P., COVASSI M., PENNACCHIO F., 1991. Studi sugli entomofagi predatori di cocciniglie del Gen. *Matsucoccus* Cock. in Italia. II Note bio-etologiche su *Rhyzobius chrysomoloides* Herbst in Pinete della Liguria (*Coleoptera, Coccinellidae*) *Redia* 2, 599-620.
- UGHETTO F., 1981. Observations sur l'incidence en région méditerranéenne de *Matsucoccus feytaudi* Duc. 1942 (*Coccoidea, Margarodidae*) sur Pins maritimes de diverses provenances. Mémoire de troisième année, école Nationale des ingénieurs des travaux des Eaux et Forêts, 74 p.
- VENNETIER M., RIPERT C., 2000. Recherche de relations entre stations et état sanitaire du Pin maritime en Provence. Document interne édité par le Cemagref, Le Tholonet, BP 31, 13612 Aix-en-Provence Cedex, mai 2000, 23 p.
- 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.

Résumé

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) 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 (INRA) d'Avignon dirigée par Daniel Schvester.

Dans ce deuxième article, nous faisons le point sur la dynamique des populations de la Cochenille *M. feytaudi*. Cette étude a été conduite non seulement dans les Maures, mais également dans les Landes et dans les Cévennes, où l'insecte vit à l'état endémique sur le Pin maritime sans causer de dégâts. Elle a permis de mettre en évidence certains facteurs explicatifs de la dynamique de ses populations (facteurs climatiques, relation Pin maritime-Cochenille, ennemis naturels de *M. feytaudi*) dont certains (utilisation de provenances de Pin maritime tolérantes à la Cochenille) ont été mis en œuvre pour améliorer la reconstitution des peuplements détruits et faciliter le passage à l'endémisme.

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

2 - Populations dynamics of the Cochineal pest (*M. feytaudi*) and conditioning factors

The decline since 1957 of at least 120,000 hectares of maritime pine, *Pinus pinaster* Soland in Ait, in the Maures and Esterel regions of south-eastern France has happened as a result of the accidental introduction there of the *Matsucoccus feytaudi* (Matsucoccidae), a pest specific to this pine which is widespread in the west of the circum-Mediterranean area, especially in the Landes region of South-West France where it is endemic.

The aim of this synthesis is to report on the knowledge gained between 1964 and 1990, mainly in the Maures and the Esterel regions, through the work of a team of entomologists from the INRA (French national agricultural research body) laboratory at Avignon, led by Daniel Schvester.

This second article gives an update on the population dynamics of *M. feytaudi*. The research was carried out not only in the Maures but also in the Landes region as well as in the Cévennes Mountains (south-central France) where the insect exists endemically, living off the maritime pine without causing any harm. The study has highlighted certain factors which explain the dynamics of the insect's population (climatic factors, the relationship between maritime pine-cochineal species, the natural enemies of *M. feytaudi*) and some of these factors (use of provenances of the maritime pine known to be tolerant of this pest) have been taken into account to enhance the reconstitution of damaged maritime pine stands and, also, to facilitate the passage to endemic status.

Riassunto

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

2 - Dinamica delle popolazioni della cocciniglia e dei suoi fattori.

Il deperimento di almeno 120 000 ha di foreste di Pino marittimo *Pinus pinaster* Soland in Ait nei Mauri e nell'Estérel, 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'Estérel, da una squadra di entomologi dell'Istituto nazionale della ricerca agronomica (I.N.R.A.) di Avignone diretta da Daniel Schvester.

In questo secondo articolo, facciamo il punto sulla dinamica delle popolazioni della cocciniglia *M. feytaudi*. Questo studio è stato condotto non solo nei Mauri ma anche nelle Landes e nelle Cévennes dove l'insetto vive allo stato endemico sul pino marittimo senza cagionare danni. Ha permesso di mettere in evidenza alcuni fattori spiegativi della dinamica di queste popolazioni (fattori climatici, relazione pino marittimo-cocciniglia, nemici naturali di *M. feytaudi*) di cui alcuni (utilizzo di provenienze di pino marittimo tollerante alla cocciniglia) sono stati messi in opera per migliorare la ricostituzione dei popolamenti distrutti e facilitare il passaggio all'indemismo.