

Impacts du changement climatique sur les insectes ravageurs des forêts méditerranéennes

par Jean-Noël CANDAU

Outre les effets directs du changement climatique sur les peuplements forestiers, on peut dès à présent constater des effets indirects dus aux modifications des dégâts occasionnés par les insectes phytophages. Quels sont les impacts de ces derniers sur les peuplements ? Quels en seront les conséquences ? L'auteur nous présente ici l'état des connaissances à ce jour sur cette question.

Introduction

Les scénarios de changement climatique prédisent que les régions méditerranéennes connaîtront dans les prochaines décennies, des températures estivales plus élevées, des précipitations moindres ainsi que des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus intenses (CHRISTENSEN *et al.* 2007). Ces changements affecteront très probablement directement les écosystèmes forestiers méditerranéens déjà soumis à des conditions écologiques (climat, sols, fréquence des feux) peu propices. Ils agiront aussi et, peut-être surtout, indirectement à travers des modifications de l'intensité et de la fréquence des dégâts causés par les insectes phytophages. La forêt méditerranéenne est en effet soumise aux attaques de nombreux insectes ravageurs : défoliateurs (chenilles de lépidoptères), suceurs de sève (pucerons, cochenilles), xylophages (scolytes, longicornes, charançons), ravageurs des fruits et des graines. Les dommages causés par leurs pullulations peuvent prendre des formes variées : pertes de production de bois ou de semences, défaut de croissance dépréciant la valeur marchande des grumes, suppression de la fructification entraînant une réduction de la capacité à régénérer naturellement. Ces dégâts, lorsqu'ils se produisent seuls, conduisent rarement à des dépérissements massifs. Le cas de la Cochenille *Matsucoccus feytaudi*, responsable du dépérissement du pin maritime dans les massifs des Maures et de l'Estérel représente, en ce sens, un évènement exceptionnel (SCHVESTER 1981). Cependant, les arbres affaiblis par les dommages causés par les insectes deviennent moins résistants aux stress climatiques et à l'établissement d'autres insectes ravageurs, dits « secondaires », lesquels ont fréquemment des impacts beaucoup plus importants sur la mortalité.

Par leur cycle de vie court, leur taux de reproduction élevé et leur capacité de dispersion, les insectes ont la faculté de réagir rapidement au changement climatique et d'affecter ainsi considérablement les capacités d'acclimatation et d'adaptation des écosystèmes forestiers. Actuellement, les hypothèses de réponse de leurs populations au changement climatique sont essentiellement basées sur des inférences à partir de connaissances acquises sur les effets de la température sur ces organismes. Ces connaissances proviennent de plusieurs sources : manipulations de température en laboratoire, utilisation de gradients environnementaux comme analogues du changement climatique, étude de la synchronie entre hôte et parasite, étude de corrélations entre la distribution géographique d'une espèce et les variables climatiques, dévelop-

ement de modèles climatiques. La vaste majorité de ces études prédisent que le changement climatique aura des impacts importants sur les populations d'insectes. Le nombre croissant d'observations de modifications récentes de traits d'histoire de vie, de dynamiques des populations, et de distributions géographiques de nombreuses espèces d'insectes ravageurs semble confirmer ces prédictions et indiquer que ces espèces réagissent déjà à des changements environnementaux.

Dans cet article, nous évoquerons essentiellement les impacts potentiels des modifications des régimes de température liés au changement climatique. La température est la variable pour laquelle les prédictions sont les plus fiables et dont l'impact sur les insectes a été le plus étudié. Il est cependant important de reconnaître que des modifications dans le régime d'autres facteurs climatiques tels que les précipitations, les chutes de neige, l'humidité, le vent et l'ensoleillement, de même que dans la composition chimique de l'atmosphère (comme la concentration en CO₂), pourront avoir des conséquences importantes pour les insectes. Par ailleurs, même si ces variables restent dans leurs limites historiques, leurs interactions pourront être modifiées et créer des conditions environnementales inédites. En général, les populations d'insectes seront affectées par le changement climatique à la fois directement à travers des modifications des différents processus vitaux intrinsèques à chaque espèce, et indirectement à travers leurs interactions avec d'autres composantes biotiques et abiotiques de leur environnement.

Photo 1 (ci-contre) :

Nid d'hiver de *T. pityocampa*. La survie hivernale des larves est liée à la température.



Photo 2 (ci-dessous) :

Chez la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, on constate une croissance plus rapide des premiers stades larvaires sous l'effet d'une augmentation des températures.

Ici, jeunes chenilles venant d'éclore

Photos Guy Démolin



Effets directs du changement climatique sur les insectes ravageurs

Le changement climatique a des effets potentiels sur l'ensemble des paramètres individuels et populationnels des insectes. Ces effets pourront varier en fonction de l'espèce et de son habitat. On estime généralement qu'ils seront plus prononcés dans les régions polaires que dans les régions tempérées ou tropicales, pour les insectes vivant au dessus du sol que ceux vivant dans le sol,

et pour ceux qui passent l'hiver dans une phase active plutôt qu'à l'état d'œuf ou de larve diapausante. En général, dans les endroits où les insectes sont en dessous de leur optimum climatique, une augmentation de la température se traduira par une croissance plus rapide, une meilleure survie, une fécondité plus importante et une augmentation de l'activité et du mouvement.

Développement

La vitesse à laquelle les insectes se développent et passent d'un stade de leur cycle de vie au suivant est largement dépendante de la température de leur micro-environnement. A chaque stade, le développement est soumis à des températures limites minimale et maximale. Cette relation entre la vitesse de développement et la température, caractéristique des animaux à « sang froid », est un des mécanismes les plus sensibles par lequel le changement climatique pourra agir sur ces organismes. Généralement, les espèces dont le développement répond rapidement à une augmentation de la température seront favorisées. Un changement dans la vitesse de développement pourra à son tour avoir des effets sur divers traits d'histoire de vie tels que la phénologie, la survie ou la fécondité. Chez la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, une croissance plus rapide des premiers stades larvaires sous l'effet d'une augmentation des températures, permet d'atteindre un stade de développement plus avancé avant la période hivernale et d'accroître ainsi la survie durant cette période (BATTISTI *et al.* 2005). Par ailleurs, la survie hivernale des larves est liée à la température, celle-ci ayant un effet direct sur la fréquence des phases d'alimentation et les risques d'exposition aux températures létales. Ainsi, dans les Alpes italiennes, l'augmentation des températures moyennes hivernales durant les dernières décennies a permis d'accroître la survie des larves dans les zones d'expansion de cet insecte et donc l'installation durable des populations migrantes (BATTISTI *et al.* 2005). L'augmentation des températures peut aussi avoir des effets négatifs, les espèces adaptées à des environnements froids et les espèces dont la vitesse de développement est peu sensible à la température pourront être soumises à des températures trop élevées durant la phase la plus sensible de leur cycle de vie et subir ainsi des effets adverses, en

particulier en bordure méridionale de leur aire de distribution. Par ailleurs, l'accroissement de la durée et de la sévérité des sécheresses estivales prédit par les scénarios de changement climatique pourrait aussi avoir des effets négatifs sur les populations d'insectes. Ceux-ci ont souvent, durant cette période, une phase de latence qui leur permet d'éviter à la fois les trop fortes chaleurs et le manque de nourriture. Cependant, cette phase de latence est souvent soumise à une forte pression de prédation et de parasitisme. L'allongement de cette période pourrait donc avoir des effets notables sur la mortalité.

Voltinisme

Le changement climatique affectera probablement différemment les espèces univoltines (une seule génération possible par an) et plurivoltines (plusieurs générations possibles par an). Chez les espèces plurivoltines, l'accélération du développement pourra se traduire par une augmentation du nombre de générations. L'apparition d'une ou plusieurs générations supplémentaires pourra alors avoir des conséquences importantes sur la dynamique des populations puisqu'elle permet une augmentation exponentielle des effectifs (même si la complexité des interactions trophiques ne permet pas de prédire avec certitude que les populations augmenteront nécessairement à la même vitesse). Durant la vague de chaleur de 2003, il a été observé que les scolytes tels que le typographe, *Ips typographus*, et le curvidenté, *Pityokteines curvidens*, ont réalisé une génération supplémentaire conduisant à des dégâts importants (NAGELEISEN 2004 ; OFEFP 2005). D'autres espèces nécessitent plusieurs années pour accomplir leur cycle de vie. C'est le cas d'un défoliateur de l'épicéa, *Cephalcia avensis*, qui semble être



Photo 3 :
Deux insectes adultes de Sténographe (*Ips sexdentatus*)
espèce sous-corticale
des pins
(longueur : 8 mm)
Photo DSF Sud-Est

passé d'un cycle de développement pluri-annuel à un cycle annuel entre 1985 et 1992, période durant laquelle le climat anormalement chaud et sec a accéléré le développement et augmenté la survie des larves. Le passage à un cycle annuel s'est, là aussi, traduit par des pullulations et des dégâts importants (BATTISTI *et al.* 2000).

Phénologie

Les cycles de vie de la vaste majorité des organismes terrestres sont influencés à des degrés variables par les températures. Il n'est donc pas étonnant que des signes de modification de la phénologie de nombreuses espèces de plantes et d'animaux soient observés à travers le monde à la suite du réchauffement des dernières décennies (PARMESAN & YOHE 2003). En Espagne, la phénologie de nombreuses espèces d'insectes et leurs plantes hôtes a été suivie régulièrement depuis le milieu du XX^e siècle. Ces observations montrent un avancement progressif des dates d'apparition printanière de plusieurs espèces de papillons depuis les années 1970 (GORDO & SANZ 2005 ; PENUELAS *et al.* 2002 ; STEFANESCU *et al.* 2003). Suivant les espèces, le décalage phénologique atteint de 1 à 5 semaines. Les individus sont aussi plus actifs et la période de vol est plus longue. Durant la même période, l'Espagne a connu une augmentation de la température moyenne annuelle de 1°C ; les températures qui étaient enregistrées au 1^{er} avril sont maintenant enregistrées au 1^{er} mars (PENUELAS *et al.* 2002).

Dispersion

Chez la vaste majorité des espèces d'insectes, le mouvement, qu'il soit à courte ou à longue distance est affecté par les températures. L'activité de vol en particulier est généralement limitée par des températures minimales et maximales. Le changement climatique pourrait avancer, en début de saison, la date à laquelle les températures dépassent les températures minimales et avancer ainsi les dates de migration. En revanche, durant la période la plus chaude de l'année, les températures pourraient être plus souvent au dessus des limites maximales et ainsi limiter les déplacements. Chez la processionnaire du pin, l'activité de vol, essentiellement nocturne, ne peut s'effectuer

qu'au dessus d'une température minimale estimée à 14°C. La dispersion des insectes au cours d'une saison est donc fortement liée au nombre de nuit pendant lesquelles la température atteint ou dépasse cette limite. Au cours des dernières décennies, le nombre de nuits favorables au vol des insectes au cours de l'été a augmenté, permettant la progression de la distribution de cet insecte en altitude et en latitude (BATTISTI *et al.* 2005). Par ailleurs, durant la vague de chaleur de 2003, des conditions de température nocturnes particulièrement favorables à la dispersion de la processionnaire ont conduit à une expansion rapide des populations (BATTISTI *et al.* 2006). En revanche, la même année, les températures estivales exceptionnellement élevées ont pu limiter le vol des scolytes (ROUAULT *et al.* 2006).

Effets indirects

Les effets directs de l'élévation des températures sur la dynamique des populations d'insectes seront très probablement largement modulés par des effets indirects liés à des modifications des interactions avec d'autres espèces à l'intérieur d'un même niveau ou entre niveaux trophiques.

Relations plante-insecte

Pour beaucoup d'espèces d'insectes phytophages, le changement climatique pourrait avoir des effets majeurs à travers des modifications de la synchronie entre le ravageur et son hôte. En effet, chez la plupart des espèces de ravageur, le développement doit être synchronisé avec la phénologie de l'hôte pour permettre l'accès à une alimentation, un refuge ou un lieu d'oviposition qui assurera un développement, une survie ou une reproduction optimale. Les signaux qui gouvernent la phénologie de l'insecte et de son hôte sont souvent liés à des combinaisons complexes d'alternances de périodes de hautes et basses températures et de modifications de la photopériode. Ces combinaisons, propres à chaque espèce, se sont développées en parallèle au cours de l'évolution. Cependant, la vitesse du changement climatique prédicté par les modèles est telle que l'évolution des phénologies pourrait ne pas se poursuivre en parallèle. On assisterait alors

à leur découplage progressif. Il existe à ce jour relativement peu d'études qui permettent de tester cette hypothèse. Certaines semblent cependant indiquer une tendance dans ce sens. Ainsi, en Espagne, les suivis de phénologie d'insectes et de leurs plantes hôtes réalisés depuis le milieu du XX^e siècle montrent que l'avancement progressif de la phénologie des insectes depuis les années 1970 a été plus rapide que celle des plantes (GORDO & SANZ 2005). Dans la majorité des cas, une asynchronie entre le ravageur et son hôte aura des effets négatifs sur celui-ci. Chez la tordeuse grise du mélèze, les populations ont chuté dramatiquement dans les Alpes depuis 1989, probablement du fait d'une moins bonne synchronisation entre le développement de l'insecte et celui de son hôte après plusieurs années successives durant lesquelles les températures ont été anormalement élevées (BATTISTI 2004). Certaines espèces de ravageurs seront moins sensibles à un risque de découplage avec la phénologie de leur hôte parce qu'ils pourront mieux suivre son évolution ou exploiter plusieurs stades phénologiques de leur hôte. C'est le cas de la processionnaire du pin dont les larves peuvent se nourrir sur des aiguilles âgées si les jeunes aiguilles ne sont pas encore développées (BATTISTI *et al.* 2005).

Les interactions plantes-insectes pourront aussi être affectées par l'augmentation de la concentration du CO₂ atmosphérique. Le doublement de la concentration en CO₂ prédictive par les scénarios de changement climatique ne devrait pas avoir d'effet direct notable sur les insectes, car ceux-ci sont connus pour tolérer des concentrations en CO₂ bien supérieures. Les effets sur la végétation pourront, par contre, être variés et entraîner des modifications importantes des caractéristiques nutritionnelles des plantes. L'augmentation du CO₂ pourra accroître la photosynthèse (à condition qu'elle ne soit pas limitée par d'autres facteurs tels que la température et la disponibilité en eau) et augmenter le rapport carbone/azote dans les tissus des végétaux. Pour les insectes, la diminution relative de la concentration d'azote dans leur alimentation pourra se traduire par un ralentissement de la croissance larvaire, une diminution de la fécondité et une augmentation de la mortalité. Certains insectes pourront compenser la dégradation de la qualité nutritionnelle de leur alimentation en augmentant leur consommation. Ceci pourrait entraîner plus de dégâts, mais

l'accélération de la photosynthèse pourra aussi accroître le potentiel de production de métabolites secondaires souvent reconnus comme des mécanismes de défense des végétaux. Globalement, les effets de l'augmentation du CO₂ sur les populations d'insectes ravageurs sont encore difficiles à prédire, car ils dépendent de nombreux facteurs liés à chaque espèce d'hôte et à des interactions complexes avec d'autres facteurs environnementaux.

Relations hôte-parasite

Le changement climatique pourrait aussi agir sur les interactions entre les insectes ravageurs et leurs parasites (pathogènes, parasitoïdes et prédateurs). En particulier, l'effet différentiel d'une hausse des températures sur la phénologie, le comportement, ou la mortalité du ravageur et de son parasite pourrait avoir des conséquences majeures sur la dynamique de leurs populations. Compte tenu de l'importance des ennemis naturels dans la régulation des populations de ravageurs, le découplage d'une interaction par désynchronisation phénologique, disparition de l'espèce parasite ou migration du ravageur, pourrait alors soustraire le ravageur du contrôle de son parasite et augmenter ainsi la fréquence et la sévérité des pullulations. Les interactions hôte/parasite pourraient être affectées non seulement par des modifications des moyennes climatiques, mais aussi par l'augmentation des variations



Photo 4 :
Chenilles
de processionnaire
(*T. processionae*)
en cours d'alimentation.
Photo Guy Démolin

autour de ces moyennes. Ainsi, la comparaison des interactions chenilles/parasitoïdes sur un gradient de variabilité climatique suggère que la variabilité du climat semble limiter la capacité des parasitoïdes à suivre les fluctuations des populations d'hôtes (STIREMAN *et al.* 2005).

Impacts des événements extrêmes

On insiste généralement sur l'évolution des valeurs moyennes des différentes variables climatiques, mais il est fort probable que les événements extrêmes auront aussi un rôle important dans l'évolution des écosystèmes. Dans les régions méditerranéennes, les scénarios de changement climatique prévoient une augmentation de la fréquence et de la sévérité des sécheresses et des vagues de chaleur (SHEFFIELD & WOOD 2008). L'impact des ces événements sur les populations d'insectes ravageurs est difficile à prédire. Cependant, les observations faites à la suite de la sécheresse et de la canicule exceptionnelles qu'a connues l'Europe occidentale et centrale en 2003, permettent de dresser quelques hypothèses (ROUAULT *et al.* 2006). L'impact du stress hydrique et des fortes chaleurs semble avoir été différent selon la guilde considérée. Les xylophages tels que le typographe, *Ips typographus*, et le curvidenté, *Pityokteines curvidens*, ont été généralement favorisés et les dégâts causés par ces insectes ont atteint des records dans plusieurs pays européens. Chez ces insectes, les températures printanières anormalement élevées ont permis le développement d'une génération supplémentaire et le stress hydrique prolongé a diminué la résistance des hôtes. Les impacts sur les espèces défoliaires ont été plus contrastés : alors que les populations de processionnaire du pin ont généralement enregistré un accroissement de la mortalité des œufs et des larves, celles du bombyx disparate (*Lymantria dispar*) ne semblent pas avoir été affectées, tandis que la tordeuse verte (*Tortrix viridana*) semble avoir bénéficié des températures élevées au début du printemps. L'événement climatique de 2003 a aussi mis en évidence l'importance des interactions entre perturbations, la sécheresse apparaissant comme révélatrice et amplificatrice des effets des ravageurs en diminuant la résistance de leurs hôtes.

Photos 5 et 6 :
Chenille de *Lymantria dispar* sur chêne vert
et son prédateur,
(en bas) le coléoptère
Calosoma sycophanta
Photos Guy Démolin

Impacts potentiels à l'échelle des écosystèmes forestiers

Directement ou indirectement, les impacts du changement climatique sur les insectes ravageurs pourront affecter de nombreuses interactions inter-spécifiques et avoir des répercussions à l'échelle des écosystèmes. Il est donc aussi utile de considérer les impacts potentiels à cette échelle. L'hypothèse la plus simple serait que les zones climatiques actuelles commencerait à migrer et les écosystèmes suivraient la migration des conditions environnementales auxquelles ils sont adaptés tout en maintenant leur structure. Suivant cette hypothèse, la répartition géographique des insectes ravageurs pourrait se déplacer, mais leur impact ne devrait pas être modifié de façon dramatique, car ils seraient toujours intégrés dans les mêmes réseaux d'interactions. Dans l'hypothèse alternative, les écosystèmes ne migreraient pas en conservant leur unité mais, au contraire, chaque élément (e.g. espèces, guildes, classes d'âge) évoluerait indépendamment des autres. Les mécanismes qui pourraient permettre une migration individuelle des composants d'un écosystème incluent : (1) l'existence d'hôtes alternatifs dans des régions précédemment hostiles, mais qui deviendraient favorables grâce au changement climatique, (2) les différences de capacité de migration entre les différentes



composants d'un écosystème (en particulier entre arbres et insectes), (3) l'introduction d'espèces invasives, (4) l'existence, à haute latitude ou altitude, de populations reliques d'espèces présentes à des latitudes ou altitudes plus basses qui pourraient se trouver avantageées par le changement des conditions environnementales. Chacune de ces hypothèses a été observée dans des études palé-écologiques (COOPE 1995 ; DAVIS 1981). La difficulté de l'hypothèse de migration indépendante est qu'il est actuellement impossible de prédire comment les espèces seront nouvellement assemblées, quelles seront leurs densités et les nouvelles relations trophiques qu'elles formeront. C'est la raison pour laquelle la majorité des prédictions d'évolution des populations d'insectes sont basées sur une hypothèse de migration « intégrée ».

Migration des aires de distribution

Une des conséquences attendue de l'augmentation des températures moyennes est une extension de l'aire de distribution des insectes phytophages, en latitude et en altitude (HARRINGTON *et al.* 2001 ; PARMESAN *et al.* 1999). Une augmentation de 2°C de la température moyenne durant le prochain siècle serait équivalente à une élévation des conditions actuelles d'environ 300 m ou un déplacement de 600 km vers le nord. Ces valeurs représentent un déplacement moyen des isothermes de 3 m par an en altitude et 6 km par an en latitude, mais il faut s'attendre à une grande variabilité autour de ces moyennes. Beaucoup d'insectes ont des capacités de dispersion qui leur permettraient de suivre la progression des conditions climatiques. De fait, à ces échelles, les événements de dispersion sont probablement assez courants, mais ils ne se traduisent pas par l'installation pérenne d'une nouvelle population (et donc l'extension de l'aire de distribution). Durant la dernière décennie, le nombre d'observations de changement d'aire de distribution d'insectes n'a cessé de croître (PARMESAN 1996 ; PARMESAN *et al.* 1999 ; PARMESAN & YOHE 2003). En région méditerranéenne, le cas le plus remarquable est celui de la processionnaire du pin dont la limite altitudinale s'est étendue dans les Alpes italiennes (BATTISTI *et al.* 2005) et en Espagne dans la Sierra Nevada (HODAR & ZAMORA 2004) durant les dernières décen-

ties. Cette progression en altitude dans les Alpes italiennes (accompagnée d'une progression en latitude dans la Bassin Parisien) coïncide avec une augmentation des températures minimales hivernales de 1,5°C pendant la période 1973-2003 comparée aux trente années précédentes. L'expansion de l'aire de distribution de la processionnaire du pin est sous la dépendance de deux processus contrôlés par la température : l'activité de vol des adultes durant l'été et la survie des chenilles durant l'hiver. L'augmentation des températures prévue pour les prochaines décennies devrait favoriser la poursuite de l'expansion de la processionnaire du pin sous réserve qu'elle ne soit pas limitée par la distribution de ses hôtes.

Extinctions

En comparaison des nombreux cas d'expansion des aires de distribution observés chez de nombreuses espèces, les cas de rétraction des limites méridionales ou de basse altitude sont relativement rares. Or ce phénomène pourrait toucher particulièrement les régions méditerranéennes qui recouvrent les limites méridionales de nombreuses espèces et pour lesquelles les conditions climatiques (en particulier thermiques) pourraient excéder les limites maximales de tolérance. A ce jour, il n'existe pas à notre connaissance de cas publié de rétraction d'aire de distribution d'insecte ravageur des forêts en région méditerranéenne. Cependant, des études menées dans la Sierra de Guadarrama (Espagne) montrent que les limites basses des aires de distribution de plusieurs espèces de papillons sont remontées en altitude de plus de 200 m en moyenne en une trentaine d'années (MERRILL *et al.* 2008). La remontée des limites de distribution est attribuée à l'augmentation des températures moyennes observée dans la région durant la même période (+1,3°C soit une remontée des isothermes de 225 m). Cette remontée ne s'étant pas accompagnée d'un décalage équivalent des limites altitudinales hautes, les aires de distribution de ces espèces se sont contractées de 30% en moyenne. La sévérité de la réduction des aires de distribution de ces espèces à la suite d'un réchauffement de 1,3°C suggère que l'augmentation de plus de 3°C prédictive pour les prochaines décennies entraînerait l'extinction de plusieurs espèces de papillons dans cette région.

Nouvelles relations inter-spécifiques

Les modifications de distribution et de phénologie provoquées par le changement climatique pourront contribuer à séparer dans le temps ou dans l'espace des espèces qui cohabitaient auparavant, ou au contraire, à mettre en présence des espèces précédemment disjointes. Ceci pourra donner lieu à des interactions inédites et difficiles de prévoir. Ainsi, dans la Sierra Nevada (Sud-Est de l'Espagne), l'élévation de la limite supérieure de la processionnaire du pin suite à des températures hivernales particulièrement clémentes, menace des peuplements reliques de pins sylvestres jusque là épargnés par le fait qu'ils étaient situés au-delà de la limite altitudinale de la processionnaire (HODAR & ZAMORA 2004). En général, les espèces dont la distribution actuelle recouvre une large gamme de conditions bioclimatiques seront plus à même d'établir de nouvelles interactions que les espèces spécialistes. Ces nouvelles interactions pourront affecter la structure et le fonctionnement des communautés (PENUELAS *et al.* 2002).

Biodiversité et résilience

Les études paléo-écologiques montrent que, même en l'absence de l'influence de l'Homme, les écosystèmes et les espèces qui les constituent se sont continuellement adaptés (certains mieux que d'autres) à des conditions toujours changeantes. On peut ainsi considérer que le changement et l'adaptation au changement sont des états « naturels » des écosystèmes et de leurs espèces. En ce sens, le changement climatique est une nouvelle force de sélection, imposée par l'Homme, qui s'ajoute à l'évolution naturelle des écosystèmes et qui pourrait orienter ceux-ci dans des trajectoires imprévisibles et/ou indésirables. Il serait donc judicieux de mettre en place des protocoles de suivis pour pouvoir discerner dans l'évolution future des écosystèmes et de leur biodiversité, les effets du changement climatique de ceux des adaptations « naturelles ». Sous l'effet du changement climatique, les écosystèmes pourraient commencer à perdre leurs composants les plus sensibles (e.g., espèces, races, classes d'âge). Il pourrait être impossible de préserver ces composants dans une zone donnée, même en ayant recours à des interventions substantielles. Cependant, si les connais-

sances sur les processus régissant ces écosystèmes sont suffisantes, il est possible d'identifier et de protéger les espèces dont la résilience de l'écosystème dépend le plus. Bien que plusieurs espèces puissent encore disparaître localement, il sera possible de préserver les fonctions, la productivité, et la résilience de l'assemblage des espèces restantes. Préserver les attributs des écosystèmes est probablement plus utile que de se focaliser sur des espèces particulières (HOLLING *et al.* 1995).

Conclusion

Les modifications de phénologie, de distribution et de dynamique des populations récemment observées chez les insectes forestiers et non-forestiers méditerranéens confirment que des changements écologiques importants sont en cours. Ces modifications s'opèrent à des vitesses et dans des directions qui s'accordent très largement avec les prédictions basées sur le changement climatique. Considérant le fait que le réchauffement des dernières décennies a été relativement modeste comparé à celui prévu pour les décennies à venir, il semble raisonnable de prévoir que des modifications encore plus importantes sont à venir. Il n'est cependant pas possible, dans l'état actuel des connaissances, de prévoir avec la même certitude l'évolution des populations d'insectes et leur impact futur sur les écosystèmes forestiers. Les effets directs déjà observés (i.e. meilleure survie hivernale, élévation des aires de distribution, modification de la phénologie) seront probablement accentués. Cependant, la complexité engendrée par les interactions entre les différents facteurs qui influencent la performance des insectes et la dynamique des populations rend difficile toute prévision de l'évolution de ces populations.

Plusieurs propositions de stratégie de recherche ont été développées par d'autres auteurs pour mieux appréhender comment les écosystèmes forestiers méditerranéens pourront réagir au changement climatique (LAVOREL *et al.* 1998 ; SCARASCIA-MUGNOZZA *et al.* 2000). En ce qui concerne les insectes forestiers, nous suggérons qu'il serait nécessaire de : (1) mieux quantifier les relations entre le climat et certains processus clefs de la dynamique des populations tels que la vitesse de développement individuel, la phé-

nologie, le voltinisme et le taux de croissance des populations, car le manque d'information sur les effets du climat sur ces processus est un des freins les plus importants à une meilleure prédition de l'évolution à long terme des populations d'insectes ; (2) prendre en compte la variabilité phénotypique et génotypique dans la quantification de ces relations ; (3) développer une meilleure connaissance des processus impliqués dans la dynamique des populations d'insectes, en tentant en particulier de séparer les effets des processus densité-dépendants des autres processus ; (4) poursuivre et développer les programmes de suivis de la santé des forêts. Les suivis qualitatifs devraient être accompagnés d'estimations quantitatives des niveaux de populations d'insectes utilisant des protocoles d'échantillonnage appropriés.

J.-N.C.

Bibliographie

- Battisti, A. 2004. Forests and climate change - lessons from insects. *Forest* 1(1):17-24.
- Battisti, A., A. Boato, and L. Masutti. 2000. Influence of silvicultural practices and population genetics on management of the spruce sawfly, *Cephalcia arvensis*. *Forest Ecology and Management* 128(3):159-166.
- Battisti, A., M. Stastny, E. Buffo, and S. Larsson. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology* 12(4):662-671.
- Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques, and S. Larsson. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15(6):2084-2096.
- Christensen, J.H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R.K. Kolli, W.T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C.G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr, and P. Whetton. 2007. Regional climate projections. in Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor, and H.L. Miller (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, New York, USA.
- Coope, G.R. 1995. The effects of Quaternary climate changes on insect populations: lessons from the past. P. 29-48 in Insects in a changing environment, Harrington, R., and N.E. Stork (eds.). Academic Press, London.
- Davis, M. 1981. Quaternary history and stability of forest communities. P. 132-153 in Forest succes-
- sion: concepts and applications, West, D.C., H.H. Shugart, and D.B. Botkin (eds.). Springer, New-York.
- Gordo, O., and J.J. Sanz. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia* 146(3):484-495.
- Harrington, R., R.A. Fleming, and I.P. Woiwod. 2001. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted ? *Agricultural and Forest Entomology* 3(4):233-240.
- Hodar, J.A., and R. Zamora. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* 13(3):493-500.
- Holling, C.S., D.W. Schindler, B.W. Walker, and J. Roughgarden. 1995. Biodiversity in the functioning of ecosystems: an ecological synthesis. P. pp. 44-83 in Biodiversity Loss: Economic and Ecological Issues, Perrings, C., K. Maler, C. Folke, C.S. Holling, and B. Jansson (eds.). Cambridge Univ. Press, Cambridge U.K.
- Lavorel, S., J. Canadell, S. Rambal, and J. Terradas. 1998. Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7(3):157-166.
- Merrill, R.M., D. Gutierrez, O.T. Lewis, J. Gutierrez, S.B. Diez, and R.J. Wilson. 2008. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect. *Journal of Animal Ecology* 77(1):145-155.
- Nageleisen, L.M. 2004. Recrudescence des insectes sous-corticaux à la suite des extrêmes climatiques de 2003. Rur., M.A.A.P.A. (ed.), Paris.
- OFEFP. 2005. Faits et chiffres sur l'état de la forêt suisse. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage.
- Parmesan, C. 1996. Climate and species' range. *Nature* 382(6594):765-766.
- Parmesan, C., N. Ryhrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammari, W.J. Tennent, J.A. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399(6736):579-583.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421(6918):37-42.
- Penuelas, J., I. Filella, and P. Comas. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8(6):531-544.
- Rouault, G., J.N. Candau, F. Lieutier, L.M. Nageleisen, J.C. Martin, and N. Warzee. 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* 63(6):613-624.
- Scarscia-Mugnozza, G., H. Oswald, P. Piussi, and K. Radoglou. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132(1): 97-109.
- Schvester, D. 1981. Pin maritime et *Matsucoccus feytaudi* Duc. État actuel de la question. *Forêt Méditerranéenne* 3:149-154.
- Sheffield, J., and E.F. Wood. 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario,

Jean-Noël CANDAU
Unité d'écologie
forestière méditerranéenne
Institut national
de la recherche
agronomique
Actuellement au
Service canadien des
forêts (Ressources
naturelles Canada)
Mél :
jcandau@NRCan.gc.ca

- IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* 31(1):79-105.
- Stefanescu, C., J. Penuelas, and I. Filella. 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology* 9(10):1494-1506.
- Stireman, J.O., L.A. Dyer, D.H. Janzen, M.S. Singer, J.T. Li, R.J. Marquis, R.E. Ricklefs, G.L. Gentry, W. Hallwachs, P.D. Coley, J.A. Barone, H.F. Greeney, H. Connahs, P. Barbosa, H.C. Morais, and I.R. Diniz. 2005. Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(48):17384-17387.

Résumé

Il est probable que le changement climatique affectera les écosystèmes forestiers directement mais aussi, et peut-être surtout, indirectement à travers des modifications de l'intensité, de la fréquence et de l'étendue des dégâts causés par les insectes phytophages. Ceux-ci jouent en effet un rôle majeur dans le fonctionnement de ces écosystèmes. De nombreux processus biologiques impliqués dans la croissance individuelle et la dynamique des populations de ces organismes sont fortement liés au climat. Les modifications du climat prédictes dans les régions méditerranéennes pourront, par conséquent, avoir des impacts importants sur le développement et la distribution des insectes. L'augmentation des températures pourra avoir des effets directs sur le développement, le voltinisme, la phénologie et la dispersion. Ainsi, dans les endroits où ces organismes sont en dessous de leur optimum climatique, une augmentation de la température se traduira par une accélération de la croissance, une augmentation de l'activité et du mouvement, un accroissement du taux de reproduction, une diminution de la mortalité liée au climat et dans certains cas une augmentation du nombre de générations par an. Le changement climatique pourra aussi avoir des effets indirects à travers des modifications des relations trophiques, qu'il s'agisse des relations plante-insecte ou hôte-parasite. A l'échelle des écosystèmes forestiers les modifications des paramètres individuels et populationnels de l'entomofaune pourront se traduire par la migration des aires de distribution, l'extinction locale d'espèces d'insectes ou de leurs hôtes, l'apparition de nouvelles interactions trophiques et, plus globalement, des modifications possibles de la biodiversité et de la résilience de ces écosystèmes. Les observations récentes tendent à montrer que les populations d'insectes forestiers méditerranéens commencent déjà à répondre aux changements climatiques. Cependant les prédictions d'évolution de ces populations sont encore difficiles à établir. Un certain nombre de domaines de recherche prioritaires peuvent être identifiés pour mieux appréhender les effets futurs du changement climatique sur ces insectes.

Summary

Impact of climate change on insect pests in Mediterranean forests

It is likely that climate change will affect forest ecosystems directly but also, and perhaps above all, indirectly through changes in the intensity, frequency and extent of damage due to plant-eating insects. Such insects do indeed play a major role in the functioning of these ecosystems. Numerous of the biological processes involved in the individual growth and population dynamics of these organisms are closely linked to climate. Consequently, the modifications to climate predicted for the Mediterranean regions will have considerable impact on the development and distribution of insects. A rise in temperature will have a direct effect on their development, phenology, dispersion and annual number of generations. Thus, in places where a species numbers less than the optimum permitted by the climate, a rise in temperature will lead to an increase in rates of growth, in activity and mobility, in the rate of reproduction, a fall in any mortality linked to climate and, in some cases, an increase in the number of generations per year. Changes in climate will also have indirect impact through modifications to trophic relationships, be they plant-insect or host-parasite. At the level of forest ecosystems, changes to parameters for individual insects or their whole populations will result in the relocation of distribution areas, local extinction of species or their hosts, the emergence of new trophic relationships and, more globally, possible modifications to biodiversity and the resilience of ecosystems. Recent observations tend to show that the insect populations of Mediterranean woodlands are already responding to climate change. However, forecasting the evolution of these species is still difficult to achieve. Pinpointing a number of fields of research as priority will better enable us to assess the future impact of climate change on these insects.