

# Populations d'insectes ravageurs et changement climatique dans les forêts du Bassin méditerranéen

par Andrea BATTISTI et Hervé JACTEL

## Introduction

Les arbres forestiers constituent une composante importante de la flore méditerranéenne. Le nombre d'essences d'arbres y est plus important qu'en Europe Centrale (respectivement 100 et 30). Le genre *Quercus* regroupe à lui seul plus de 20 espèces dans la région (SCARASCIA-MUGNOZZA *et al.*, 2000). Le biome de la forêt méditerranéenne — environ 81 millions d'hectares — cumule 1,5% des forêts terrestres (FABBIO *et al.*, 2003). De plus, 80 à 90 % de ces types uniques de forêt sont concentrés dans la région méditerranéenne, le reste étant dispersé sur de petites surfaces en Australie, Afrique du Sud, Californie et Chili.

La zone est caractérisée par un climat méditerranéen rude et imprévisible, associé à des perturbations récurrentes liées aux incendies et au pâturage intensif, facteurs principaux de la transformation vers des zones boisées ouvertes. Plus récemment, le changement climatique constitue une perturbation à grande échelle, accroissant les phénomènes climatiques extrêmes, tels que des sécheresses estivales prolongées, des températures élevées et une grande variabilité des précipitations (SOLOMON *et al.*, 2007).

## Effets du changement climatique sur les insectes ravageurs

Le changement climatique a été utilisé pour modéliser l'avenir des forêts dans le monde (ALFARO *et al.*, 2010). Différents types de conséquences peuvent être envisagées pour les populations végétales dont, en milieu méditerranéen, une diminution du nombre de taxons forestiers, car les conditions plus chaudes pourront causer l'extinction de certains d'entre eux, associés à une simplification des écosystèmes

forestiers. Des sécheresses plus fréquentes pourraient freiner la croissance des arbres, modifier leur physiologie, et éventuellement mener à d'amples phénomènes de mortalité (ALLEN *et al.*, 2010).

## **Effets directs du changement climatique sur les espèces d'insectes**

Les effets du réchauffement global sur les organismes vivants sont désormais reconnus, du niveau des espèces comme au niveau des communautés, plus particulièrement sous la forme d'évolution de l'aire de répartition liée aux températures (WALTHER *et al.*, 2002 ; ROOT *et al.*, 2003). Etant donné que le nombre d'insectes par unité de surface est inversement proportionnel à la latitude et à l'altitude (SPEIGHT *et al.*, 2008), on pourrait considérer que des hausses de températures permettront la propagation d'espèces d'insectes vers le nord et en altitude, spécialement pour les espèces qui ont des aires de répartition larges comme c'est le cas de beaucoup de ravageurs des forêts. PARMESAN & YOHE (2003) ont fourni une estimation quantitative des impacts biologiques du changement climatique, à partir de données provenant de plusieurs types d'organismes, incluant les insectes. Cette analyse s'appuyait sur des données spatiales (évolution de l'aire de répartition), et phénologiques (avancement des événements printaniers), gagnant en moyenne respectivement 6,1 km et 2,3 jours par décennie. 80 % des espèces étudiées ( $n = 434$ ) présentaient un changement significatif de leur aire de répartition et 87 % présentaient un avancement des événements printaniers tels que la floraison ou la migration. Ces insectes qui n'ont pas de diapause hivernale et qui restent donc actifs pendant cette saison et protégés des températures basses, sont les meilleurs candidats pour une expansion de leur aire de répartition si les températures hivernales poursuivent leur tendance actuelle à la hausse (SINCLAR *et al.*, 2003). Un bon exemple est celui de la chenille processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa*, qui a considérablement étendu son aire de répartition en Europe méridionale à des latitudes et altitudes plus élevées au cours des trois dernières décennies, conséquence de la hausse des températures hivernales (BATTISTI *et al.*, 2005). Cette expansion a été détectée à l'aide de marqueurs génétiques sur les populations

dans toute la région méditerranéenne (KERDELHUÉ *et al.*, 2009 ; ROUSSELET *et al.*, 2010).

Il semble également raisonnable de considérer qu'une hausse des températures, dans les limites vitales des espèces, impliquera une accélération de leur développement (WILLIAMS & LIEBOLD, 1995 ; AYRES & LOMBARDERO, 2000 ; HARRINGTON *et al.*, 2001 ; BALE *et al.*, 2002). Cependant, la réponse des insectes au changement climatique n'est pas toujours linéaire (BALE *et al.*, 2002 ; GASTON, 2003). Par exemple, les étapes de développement des insectes peuvent être différemment affectées par le changement climatique, c'est-à-dire que la croissance peut être accélérée, mais dans le même temps, la période de diapause peut être allongée.

On en sait peu sur l'effet direct de la sécheresse sur la physiologie et le développement des insectes phytophages. On suppose qu'une faible humidité dans l'air peut accroître la mortalité des insectes par déshydratation (ROUAULT *et al.*, 2006). En revanche, pendant des périodes de pluies intenses, de petits insectes vivant sur les tiges, l'écorce ou la surface des feuilles, tels que les pucerons ou les cochenilles, peuvent être emportés par l'eau ; par conséquent, ils bénéficieront davantage d'une période sèche prolongée (WAINHOUSE, 2005). Une humidité réduite des sols peut aussi favoriser la survie de plusieurs insectes défoliateurs qui déposent leurs chrysalides dans la couche superficielle du sol, tels que la chenille processionnaire (JACTEL *et al.*, 2009), la Phalène brumeuse (*Operophtera brumata*) ou certaines mouches à scie/symphytes telles que *Pristiphora abietina* (WAINHOUSE, 2005).

## **Effets indirects liés aux variations de la qualité et de la résistance des arbres**

### **Changements liés au stress hydrique**

La sécheresse peut affecter la qualité nutritionnelle des arbres pour les insectes phytophages qu'ils hébergent via la concentration en eau et en carbohydrates, et via la teneur en azote.

Sur des arbres sévèrement atteints par le stress hydrique, la diminution de la teneur en eau endurcit le feuillage, occasionnant une moindre consommation par les insectes

phytophages mastiqueurs tels que les lépidoptères défoliateurs ou les hyménoptères (ROUAULT *et al.*, 2006 ; NETHERER & SCHOPF, 2010). La consommation de sève par les pucerons forestiers est également affaiblie sur les arbres victimes de stress hydrique, du fait d'une moindre pression de turgescence qui limite l'extraction d'azote de la sève élaborée (HUBERTY & DENNO, 2004 ; ROUAULT *et al.*, 2006). L'apport hydrique est crucial pour le métabolisme primaire des plantes, influençant fortement la synthèse de carbohydrates et par là même la provision de sucre pour les insectes herbivores. Comme conséquence de la sécheresse, une concentration réduite en carbohydrates dans les tissus des écorces de conifères pourrait réduire le développement des scolytes et des champignons qu'elles hébergent dans leurs galeries (WAINHOUSE, 2005).

Au contraire, durant la période sèche, une teneur réduite en eau peut provoquer une concentration accrue en azote pouvant stimuler l'alimentation des insectes (MATTSON & HAACK, 1987). Comme l'azote est généralement le facteur limitant pour beaucoup d'insectes, une disponibilité accrue d'azote durant la période de stress hydrique pourrait se traduire par une amélioration de la croissance et de la reproduction des insectes phytophages, et par conséquent favoriser les phénomènes de pullulation. Par exemple, la performance des défoliateurs est supérieure sur les arbres soumis à un stress hydrique modéré du fait d'une plus grande concentration en azote soluble dans le feuillage (LARSSON, 1989 ; LARSSON & BJÖRCKMAN, 1993 ; MATTSON & HAACK, 1987 ; WHITE, 1984). Les insectes suceurs de sève peuvent également bénéficier d'une concentration accrue en azote.

Les métabolites secondaires (par exemple les tannins — FORKNER *et al.*, 2004, in ROUAULT *et al.*, 2006), impliqués dans la résistance des arbres sont souvent en concentration supérieure dans le feuillage des arbres soumis à un stress hydrique. Il a été prouvé qu'ils affectaient la performance des larves de lépidoptères tels que *O. brumata* sur *Quercus robur* (BUSE & GOOD 1996, in ROUAULT *et al.*, 2006). Les mangeurs de feuilles, comme les lépidoptères, les mouches à scie, les coléoptères et certains insectes à galle seraient davantage vulnérables à une augmentation des mécanismes de défense dans les tissus foliaires des arbres soumis au stress hydrique que ne le seraient les



**Photo 1 :** Un des exemples de ravageurs forestiers étendant son aire de répartition en réponse au changement climatique est la chenille processionnaire du Pin (*Thaumetopoea pityocampa*) en Europe méridionale (sur la photo, on observe un groupe d'oeufs sur une ramille de *Pinus sylvestris* dans une zone d'infestation, à 1450 m, Mont Avic, Aoste, Italie). Ce ravageur a étendu de façon significative son aire de répartition (à la fois vers le nord et vers les altitudes plus élevées) durant les dix dernières années, avec un fort taux d'attaques dans les espaces nouvellement affectés (Battisti *et al.* 2005 et 2006, Stastny *et al.* 2006). On a attribué le phénomène à des hivers plus doux qui ont permis une survie plus importante de larves hivernantes, et des nuits d'été plus chaudes au-delà du seuil de température permettant leur envol et la dispersion nocturne des femelles (Battisti *et al.*, 2006). Si l'évolution des aires de répartition et les phénomènes de survie comme celui-ci deviennent une tendance générale, cela risque d'avoir des conséquences sérieuses sur la sylviculture mondiale.

insectes suceurs de sève (par exemple les pucerons) et les ravageurs du phloème et du cambium. Cela est dû au fait que les tissus vasculaires contiennent moins de substances allélochimiques (MATTSON & HAACK, 1987 ; HUBERTY & DENNO, 2004 ; LARSSON, 1989 ; AWMACK & LEATHER, 2002, dans ROUAULT *et al.*, 2006). Cependant, un apport hydrique réduit n'affecte pas seulement le flux de sève, mais aussi la production et la pression des oléorésines. Cela se traduit par une moindre résistance structurelle aux premières attaques des scolytes (LIEUTIER, 2004 ; ROUAULT *et al.*, 2006).

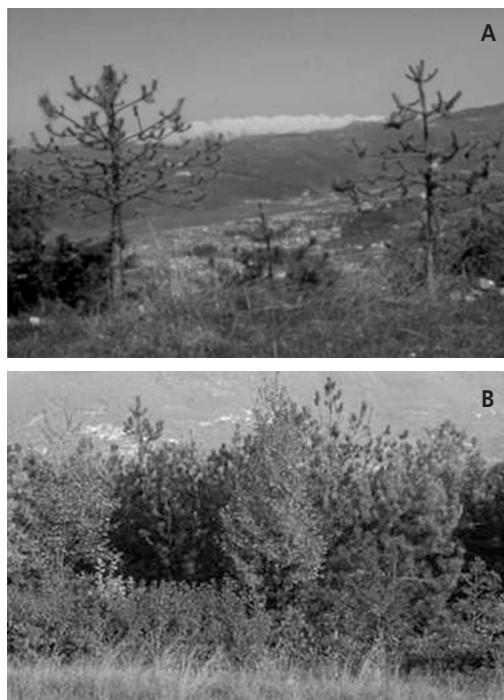
### Changements induit par un taux élevé de CO<sub>2</sub>

Par un mécanisme indirect lié au changement climatique, une concentration élevée en CO<sub>2</sub> pourrait affecter les performances des insectes phytophages par la modification

des propriétés nutritionnelles de la plante-hôte (JONES *et al.*, 1998 ; HUNTER, 2001). Comme le CO<sub>2</sub> est la principale source de carbone pour la photosynthèse, cela pourrait affecter l'équilibre carbone/nutriments des plantes, augmentant le ratio C/N, et ainsi provoquer la dilution de l'azote dans les tissus.

La principale réaction attendue de la part des phytophages à cette augmentation du ratio C/N est une consommation additionnelle, c'est-à-dire qu'ils vont manger plus afin d'accumuler suffisamment d'azote pour leur développement. Par conséquent, les dommages causés aux plantes pourraient augmenter, mais les dégâts relatifs pourraient rester stables s'il s'avérait que les plantes exposées à un haut niveau de CO<sub>2</sub> croissent plus vite. Dans l'expérience d'enrichissement en carbone atmosphérique FACE (*Free Air Carbon Enrichment*) conduite dans le Wisconsin (PERCY *et al.*, 2002), l'activité de toutes les communautés d'herbivores résultant d'une hausse de la teneur en ozone a pu contrecarrer les effets bénéfiques d'une

atmosphère enrichie en CO<sub>2</sub> sur la croissance de *Populus tremuloides*. La réponse des insectes herbivores peut aussi différer suivant les groupes alimentaires, comme cela a été suggéré par BEZMER et JONES (1998). En général, les défoliateurs sont supposés augmenter leur consommation de feuilles d'environ 30 %, mais les insectes mineurs devraient présenter un taux beaucoup plus faible. Les suceurs de phloèmes semblent recevoir le plus grand avantage d'une augmentation du taux de CO<sub>2</sub>, puisqu'ils deviennent plus grands et dans un laps de temps plus court. Les effets d'une atmosphère modifiée sur les insectes phytophages pourraient aussi toucher le troisième niveau trophique, c'est-à-dire leurs parasites et leurs prédateurs. De même que nous nous attendons à un allongement de la période de développement des insectes phytophages après exposition à un haut niveau de CO<sub>2</sub> (FAJER *et al.*, 1989 ; LINDROTH *et al.*, 1993 ; SMITH & JONES, 1998), la probabilité de parasitisme et de prédation devraient également augmenter.



**Photos 2 et 3 :** Défoliation causée par la chenille processionnaire du pin

*Thaumetopoea pityocampa* dans les Alpes du Sud et changement de la composition forestière. Les plantations pures de *Pinus nigra* sont complètement défoliées à 2-3 reprises, d'un âge allant de 15 à 30 ans (A). Des essences natives de feuillus (*Quercus pubescens*, *Ostrya carpinifolia*, *Fraxinus ornus*) comblent alors les espaces ouverts successifs à la défoliation (B). La défoliation est alors moins importante et intense sur les pins les plus grands. Il s'agit d'une illustration de la capacité d'un insecte défoliateur à modifier la composition d'un peuplement forestier, avec un feed-back négatif sur l'insecte lui-même. Les forestiers peuvent accélérer ce processus et réduire les dommages de défoliation en favorisant les espèces feuillues dans les plantations.

## Orientations pour la gestion future des ravageurs forestiers

### **Méthodes de lutte pour la gestion des ravageurs**

Quand nous cherchons à contrôler les populations d'insectes ravageurs, la première chose qui nous vient à l'esprit est l'application d'insecticides. Cependant, l'utilisation de pesticides en forêt à des inconvénients notables tels que le manque d'efficacité, le développement de résistances par effet de sélection, ou encore les coûts et les effets négatifs sur les espèces non ciblées. D'autres méthodes curatives ont donc été mises au point pour maintenir les populations de ravageurs en deçà d'un seuil critique (WAINHOUSE, 2005). Elles incluent des techniques mécaniques, biologiques et biochimiques :

– la méthode de contrôle mécanique consiste principalement à tailler les branches attaquées ou à couper et brûler les individus touchés au cours d'une coupe d'assainissement. Elle s'applique notamment pour le contrôle des scolytes sur les conifères ;

– la lutte biologique consiste à manipuler les ennemis naturels des ravageurs (préda-

teurs, parasitoïdes ou pathogènes) afin d'améliorer la régulation naturelle des populations de ravageurs. Cependant, peu de méthodes de lutte biologique ont été développées avec succès dans les forêts européennes, et elles sont presque exclusivement utilisées contre des espèces invasives ou exotiques d'insectes ravageurs. Par exemple, la dissémination de prédateurs spécifiques en vue d'augmenter leur densité dans des zones nouvellement infestées a été efficace pour ralentir la propagation du Dendroctone de l'épicéa (*Dendroctonus micans*). L'introduction de parasites spécifiques issus de la région d'origine d'une espèce importée de ravageurs pourrait aussi contribuer à maintenir le ravageur à un niveau de densité faible tel que cela a été observé avec le Puceron du cèdre en forêt méditerranéenne française ;

— une solution de spores de *Bacillus thuringiensis kurstaki* (Btk) peut être répandue, à la manière d'un épandage d'insecticide, pour contrôler les lépidoptères forestiers. Les avantages de cette méthode biochimique résident dans son haut niveau d'efficacité lorsqu'elle est appliquée au bon moment, dans sa facilité de production en masse, et dans le fait que certaines souches ont un spectre étroit, limitant les dommages collatéraux sur les espèces non ciblées. En Europe méridionale, Btk est largement utilisé chaque année sur plus de 100 000 ha pour contrôler la Chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) dans les pinèdes et le Bombyx disparate (*Lymantria dispar*) dans les chênaies. Plusieurs tentatives d'utilisation des phéromones sexuelles ont été menées pour contrôler les populations de ravageurs forestiers. Tandis que la technique de piégeage de masse à base de phéromones semble inefficace, la technique de la confusion sexuelle semble davantage prometteuse. Elle consiste à introduire de nombreuses sources artificielles de phéromones dans la forêt afin de contrarier la reproduction du ravageur ciblé en parasitant la communication entre les deux sexes. Cette méthode a été utilisée avec succès pour contrôler les populations de Bombyx disparate, à de faibles niveaux, dans des chênaies isolées aux Etats-Unis. Plus récemment, l'utilisation de phéromones antiagrégantes et de répulsifs, tels que la verbénone, ont été utilisés pour protéger les pins pendant la période critique de pullulation des scolytes.

Toutes ces méthodes de gestion des ravageurs sont respectueuses de l'environnement,

mais elles demeurent difficiles à mettre en œuvre du fait de la grande taille des arbres adultes et de la répétition des traitements, ce qui en augmente leur coût. Leur utilisation est donc restreinte aux peuplements de grande valeur ou aux arbres présentant un fort risque de mortalité ou de réduction de la croissance.

### **Méthodes préventives associées à une gestion des peuplements**

La prévention de la pullulation des ravageurs présente un intérêt bien supérieur car elle opère avant que de graves dommages ne soient constatés. Concrètement, il s'agit d'une stratégie de gestion des ravageurs qui repose sur la capacité des écosystèmes forestiers à se défendre eux-mêmes. Elle est basée sur l'hypothèse que l'usage de bonnes pratiques sylvicoles réduira à la fois les probabilités d'attaques d'insectes et la vulnérabilité des arbres à ces infestations. Une récente révision de la littérature scientifique a montré que chaque opération sylvicole aurait un impact significatif sur la vulnérabilité des peuplements forestiers vis-à-vis des insectes ravageurs (JACTEL *et al.*, 2009). La première décision à prendre avant de commencer un boisement est de faire coïncider les espèces d'arbres avec les conditions du site. Ensuite la préparation du sol, incluant le sous-solage, la gestion des souches et de l'herbe peuvent diminuer le substrat de reproduction pour des ravageurs importants comme les scolytes et les charançons (*Hylobius abietis*), tandis que la fertilisation pourrait aussi bien bénéficier à certains ravageurs, comme les puces des conifères, qu'accroître la résistance des arbres à d'autres ravageurs tels que les défoliateurs et les insectes se nourrissant d'écorce. La qualité des semis utilisés et la densité initiale de peuplement sont deux facteurs déterminants des dommages causés par les ravageurs durant les premières années du cycle forestier. La gestion de la végétation du sous-bois peut permettre de réduire la compétition pour la lumière et l'eau mais d'un autre côté, les plantes-hôtes et les buissons peuvent protéger les jeunes arbres contre les insectes phytophages en fournissant un habitat aux ennemis naturels de ces derniers. En améliorant la vigueur individuelle des arbres, les éclaircies peuvent réduire leur vulnérabilité à de nombreux ravageurs, y compris les scolytes, mais

en revanche, cela peut favoriser certains ravageurs primaires tels que les défoliateurs. Etant donné que les arbres trop matures présentent une vitalité réduite, il pourrait être recommandable d'abaisser l'âge de révolution afin de réduire le risque de dommages. Cependant, des précautions devraient être prises pendant la récolte. Des opérations de débardage avec des machines imposantes pourraient occasionner une compaction des sols et des blessures au niveau de l'écorce des arbres qui pourraient à leur tour aggraver l'infection par les ravageurs.

Les arbres abattus, les résidus d'exploitation ou les souches peuvent aussi servir de substrat de reproduction pour les charançons (*H. abietis*), et beaucoup de scolytes dans les forêts de conifères (par exemple *Ips sexdentatus*) et caducifoliées. Il a aussi été globalement recommandé que les arbres morts soient évacués afin d'éviter la reproduction d'insectes qui pourraient, par la suite, attaquer les arbres en croissance (WAINHOUSE, 2005).

### **Méthodes préventives basées sur la conservation de la biodiversité**

Une révision de la littérature scientifique (JACTEL *et al.*, 2005 ; JACTEL & BROCKERHOFF, 2007, JACTEL *et al.*, 2008) internationale montre, d'une manière générale, que les forêts mixtes sont plus résistantes aux insectes que les forêts pures. Par exemple, la cochenille *Matsucoccus feytaudi*, qui est spécifique du pin maritime (*Pinus pinaster*), a montré un degré d'infestation significativement supérieur dans des peuplements purs par rapport aux peuplements mélangés avec le pin de Corse (*Pinus nigra laricio*) (JACTEL *et al.*, 2006). La Chenille processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa*, qui se nourrit principalement sur les genres *Pinus* et *Cedrus*, a occasionné une défoliation moindre sur le pin de Corse quand celui-ci était mélangé au hêtre *Fagus sylvatica* (GERI, 1980). Récemment, il a été montré que des haies de feuillus peuvent réduire le niveau d'infestation par les Chenilles processionnaires dans les peuplements situés derrière ces barrières physiques (DULAURENT *et al.*, 2010), et que les odeurs émises par les bouleaux peuvent aussi limiter les dommages sur les peuplements de pins environnants (JACTEL *et al.*, 2010).

La première raison qui explique que les forêts mixtes soient moins sensibles aux ravageurs et aux agents pathogènes est la diminution de l'accessibilité aux essences-hôtes du fait que le mélange avec d'autres espèces produit diverses barrières physiques ou chimiques qui peuvent contraindre la localisation et la colonisation par les insectes ravageurs (JACTEL *et al.*, 2005). La seconde principale raison est que les forêts mixtes favorisent le contrôle des ravageurs grâce aux ennemis naturels (ROOT, 1973 ; JACTEL *et al.*, 2005). Les prédateurs généralistes et les parasites bénéficieront en effet de davantage de proies successives ou d'hôtes dans des communautés diverses d'arbres, tandis que les seconds (les peuplements purs) fournissent un habitat pour des espèces davantage phytophages (SIEMANN *et al.*, 1998).

Cependant, l'effet de la diversité des espèces d'arbres varie en fonction du degré de spécificité (d'hôtes) des insectes ravageurs. Dans le cas d'insectes oligophages, qui se nourrissent avec un seul genre ou famille d'arbres, la consommation était presque toujours réduite dans des peuplements mixtes (dans 93 % des cas, JACTEL & BROCKERHOFF 2007). En revanche, l'effet de la diversité des essences sur la consommation d'insectes polyphages, qui se nourrissent de plusieurs familles d'arbres, était plus variable avec une diminution des dommages dans les peuplements mélangés dans seulement 60 % des cas. Dans une communauté d'arbres diversifiée, les insectes herbivores polyphages peuvent avoir différentes réponses appelées effet de "diversion" et de "contagion". L'effet de diversion correspond à l'association avec une espèce plus appétente qui sera infestée en premier, limitant ainsi les dommages sur l'espèce principale. Comme il a été montré pour les communautés herbacées (COUPE et CAHILL, 2003), l'avantage de faire pousser des peuplements mixtes dépendra si l'on s'intéresse à l'écosystème dans son ensemble ou à la production d'espèces particulières. Si l'effet de diversion est présent, il faudrait débattre sur le fait que la préservation de la production de l'hôte principal sera compensée par des dégâts sur un hôte secondaire.

L'effet de contagion correspond à la concentration de plusieurs espèces-hôtes se traduisant ainsi par une augmentation des dommages des ravageurs forestiers dans des mélanges d'essences. On l'appelle aussi vulnérabilité associationnelle (WHITE & WHITHAM, 2000). Les exemples typiques sont

ceux du Bombyx disparate et de la Nonne (*Lymantria dispar* et *L. monacha*) lorsque leurs premiers stades larvaires se développent sur de la nourriture de haute qualité (respectivement sur de jeunes feuilles d'arbres à feuilles caduques et de cônes mâles de conifères) et leurs derniers stades larvaires se nourrissent d'aiguilles de conifères de mauvaise qualité (GOTTSCHALK & TWERY, 1989 ; JENSEN, 1991). En définitive, ce qui détermine le degré d'exposition des forêts mixtes au risque de maladie serait la composition quantitative et qualitative du mélange d'espèces forestières, plutôt que leur richesse en termes d'espèces.

## Conclusions

Le matériel présenté dans cet article permet de conduire à deux conclusions principales :

1. Un petit doute subsiste sur le fait que le changement climatique affecte l'aire de répartition et la performance des insectes, mais l'objectif principal est de comprendre la direction du changement. Si les effets directs de la température ou de la sécheresse sur les insectes peuvent être intégrés à des modèles prédictifs, leurs effets indirects dus aux modifications de la qualité de la plante-hôte sont plus difficiles à identifier et à prévoir. Une complication supplémentaire est apportée par l'interaction de la température avec la qualité de la plante-hôte, et par la réponse du troisième niveau trophique (c'est-à-dire des ennemis naturels) aux changements se produisant chez les insectes phytophages et leurs plantes-hôtes.

2. La durabilité de la forêt et la conversion des forêts pures vers des forêts mixtes semblent être compatibles avec la réduction du risque d'attaques d'insectes, du moins pour les espèces mono/oligophages qui sont justement les plus importantes. Cela pourrait conduire à des conséquences mesurables en matière de rendement d'une espèce donnée, même si au niveau de l'écosystème, le ralentissement de la croissance d'une des espèces pourra être compensé par une croissance plus rapide des autres espèces non affectées. Cependant, des études récentes ont montré que la diversité d'espèces d'arbres pouvait aussi conduire à une plus grande productivité du peuplement forestier (PIOTTO, 2008, POTVIN & GOTTELLI 2008, PAQUETTE & MESSIER, 2010), en particulier dans les forêts méditerranéennes (VILA *et al.*, 2007).

## Références

- Alfaro R.J, Hantula J., Carroll A., Battisti A., Fleming R., Woods A., Hennon P.E., Lanfranco D., Ramos M., Müller M., Lilja A., Francis D. (2010). Forest Health in a changing environment. Pages 113 to 134 in G. Mery, P. Katila, G. Galloway, R.I. Alfaro, M. Kanninen, M. Lobovikov and J. Varjo, editors. *Forests and Society – Responding to Global Drivers of Change*. International Union of Forest Research Organizations (IUFRO), Vienna, Austria.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Ayres, M.P., & Lombardero M.J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the Total Environment*, 262, 263-286.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodgkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., et al. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1-16.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A. and Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15, 2084-2096.
- Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E. and Larsson S. (2006). A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12, 662-671.
- Bezemer, T.M., & Jones, T.H. (1998). Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, 82, 212-222.
- Coupe, M.D., & Cahill, J.F. Jr (2003). Effects of insects on primary production in temperate herbaceous communities: a meta-analysis. *Ecological Entomology*, 28, 511-521.
- Dulaurent A.-M., Porté A.J., van Halder I., Véillard F., Menassieu P. & Jactel H. 2010. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of non-host trees. *Agricultural and Forest Entomology* (in press)
- Fabbio, G., Merlo, M., & Tosi, V. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—the Mediterranean region. *Journal of Environmental Management*, 67, 67-76.
- Fajer, E.P., Bowers, M.D., & Bazzaz, F.A. (1989). The effects of enriched carbon dioxide atmospheres on plant-insect herbivore interactions. *Science*, 243, 1198-1200.
- Gaston, K.J. (2003). *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Géri C., 1980. Application des méthodes d'études démographiques aux insectes défoliateurs forestiers: cas de *Diprion pini* et dynamique des populations de la processionnaire du pin en Corse, Thesis, Université de Paris-Sud.
- Gottschalk, K.W., & Twery, M.J. (1989). Gypsy moth in pine-hardwood mixtures. In T.A. Waldrop (Ed.) *Pine-hardwood mixtures: a symposium on management and ecology of the type*. (pp 50-58). USDA Forest Service General Technical Report SE 58.
- Harrington, R., Fleming, R.A., & Woiwod, I.P. (2001). Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 233-240.
- Hodar, J.A., Castro, J. and Zamora, R. (2003). Pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* as a new threat for relict Mediterranean Scots pine forests under climatic warming. *Biological Conservation*, 110, 123-129.

Andrea BATTISTI  
Universita di Padova  
DAAPV-Entomologia  
Agripolis - Viale  
dell'Università 16  
35020 Legnaro PD  
Italia  
Tél. : 0039049 8272804  
Fax : 0039049 8272810  
E-mail :  
andrea.battisti@  
unipd.it

Hervé JACTEL  
UMR Biodiversité  
Gènes et Ecosystèmes  
Equipe Entomologie  
Forestière  
INRA  
69 route d'Arcachon  
33612 Cestas Cedex  
France  
Tél. : 05 57 12 28 59  
Fax : 05 57 12 28 81  
E-mail :  
herve.jactel@  
pierrotin.inra.fr

## Remerciements

Les travaux menant à ces résultats ont été conduits dans le cadre du projet BAC-CARA qui a reçu des fonds du 7<sup>e</sup> Programme Cadre de l'Union Européenne (7PC / 2007-2013) à travers la subvention n°226299.

- Hunter, M.D. (2001). Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 153-159.
- Kerdelhué C, Zane L, Simonato M, Salvato P, Rousselet J, Roques A, Battisti A. (2009). Quaternary history and contemporary patterns in a currently expanding species. *BMC Evolutionary Biology*, 9, 220, doi:10.1186/1471-2148-9-220
- Jactel, H., Brockerhoff, E., & Duelli, P. (2005). A test of the biodiversity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In M. Scherer-Lorenzen, C. Körner, E.D., & Schulze, (Eds.), *The functional significance of forest diversity*. (pp. 235-262), Berlin: Springer.
- Jactel, H., Brockerhoff, E. (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10, 835-848.
- Jactel, H.; Brockerhoff, E.; Piou, D. (2008). Disease risk in mixed forests. *Revue Forestière Française*, 60, 168-180
- Jactel, H., Menassieu P., Vétillard,F., Gaulier A., Samalens J.C. and Brockerhoff E.G., 2006. Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bast scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 314-323.
- Jactel, H., Nicoll, B., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J.R., Grodzki, W., Langström, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Sa,tos, H., Schelhaas, M.J., Tojic, K., Vodde, F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66, 701.
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., and Schlyter, F. (2010). Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia* (in press).
- Jensen, T.S. (1991). Integrated pest management of the nun moth, *Lymantria monacha* (Lepidoptera: Lymantriidae) in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 39, 29-34.
- Jones, T.H., Thompson, L.J., Lawton, J.H., Bezemer, T.M., Bardgett, R.D., Blackburn, T.M., et al. (1998). Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 280, 441-443.
- Lieutier, F. (2004) Host resistance to bark beetles and its variations. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lindroth, R.L., Kinney, K.K., & Platz, C.L. (1993). Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: productivity, phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 74, 763-777.
- Paquette, A. & Messier, C. (2010). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Percy, K.E., Awmack, C.S., Lindroth, R.L., Kubiske, M.E., Kopper, B.J., Isebrands, J.G., et al. (2002). Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>. *Nature*, 420, 403-407.
- Piotti, D. (2008). A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255, 781-786
- Potvin, C. & Gotelli, N.J. (2008) Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters*, 11: 217-223.
- Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards, *Brassica oleracea*. *Ecological Monographs*, 43, 95-124.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., & Pounds, J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.
- Rouault G., Candau J.N., Lieutier F., Nageleisen L.M., Martin J.C., Warzée N. (2006) Effects of drought and heat on forest insects populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Sciences*, 63, 613-624.
- Rousselet J, Zhao R, Argal D, Simonato M, Battisti A, Roques A, Kerdelhué C (2010). The role of topography in structuring the demographic history of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Lepidoptera Notodontidae). *Journal of Biogeography*, 37, 1478-1490.
- Scarscia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., & Radoglou, K. (2000). Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132, 97-109.
- Siemann E., Tilman D., Haarstad J. and Ritchie M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist*, 152, 738-750.
- Sinclair, B.J., Vernon, P., Klok, C.J., & Chown, S.L. (2003). Insects at low temperatures: an ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 257-262.
- Smith, P.H.D., & Jones, T.H. (1998). Effects of elevated CO<sub>2</sub> on the chrysanthemum leafminer, *Chromatomyia syngenesiae*: a green-house study. *Global Change Biology*, 4, 287-291.
- Solomon S. et al. (2007). Technical Summary. 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., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L., eds). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Speight, M.R., Hunter, M.D., & Watt, A.D. (2008). Ecology of insects: concepts and applications. 2<sup>nd</sup> edition. Oxford UK: Blackwell.
- Stastny, M., Battisti, A., Petrucco-Toffolo, E., Schlyter, F., Larsson, S. (2006). Host-plant use in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Ecological Entomology* 31: 481-490.
- Vila, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibanez, J.J., Mata, T., Obon, B. (2007). Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, 10: 241-250.
- Wainhouse, D. (2005). *Ecological methods in forest pest management*. Oxford, UK.
- Walther, G-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- White, J.A., & Whitham, T.G. (2000). Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology*, 81, 1795-1803.
- White T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63, 90-105.
- Williams, D.W., & Liebhold, A.M. (1995). Herbivorous insects and global change - potential changes in the spatial-distribution of forest defoliator outbreaks. *Journal of Biogeography*, 22, 665-671.

## Résumé

---

Cet article présente les conséquences du changement climatique sur les forêts du bassin méditerranéen, en relation avec l'écologie et la gestion des populations d'insectes phytophages. Le réchauffement du climat pourrait avoir des conséquences sur la composition des essences forestières, modifiant la structure des écosystèmes et donc leur vulnérabilité aux herbivores monophages/polyphages, ainsi que sur la qualité des arbres, affectant indirectement la performance des populations d'insectes. Plusieurs options sont proposées pour la gestion future des ravageurs dans les forêts méditerranéennes.