

# TRAITS D'HISTOIRE DE VIE, EFFET ALLEE ET RISQUES D'INTRODUCTION DE SCOLYTES EXOTIQUES

JEAN-CLAUDE GRÉGOIRE

## Propagation mondialisée des ravageurs et maladies des plantes

Ces mouvements ont commencé dès l'apparition de l'agriculture et l'extension de l'aire des plantes cultivées au-delà de leurs foyers de domestication, et se sont largement amplifiés avec le développement des échanges internationaux, notamment dès la découverte de l'Amérique au XV<sup>e</sup> siècle. Au XIX<sup>e</sup> siècle, le passage d'Amérique en Europe du phylloxéra (Carton *et al.*, 2007) et du mildiou de la pomme de terre (Semal, 1995) et l'introduction aux États-Unis du bombyx disparate, eurasiatique (Villemant et Fraval, 1998) en sont des exemples.

Ce processus se poursuit. Le nématode du Pin, *Bursaphelenchus xylophilus* est signalé au Portugal en 1999 (Mota *et al.*, 1999). La bactérie *Xylella fastidiosa* est découverte en Italie (Pouilles) en 2013 (EFSA, 2015). L'agent pathogène exotique *Phytophthora ramorum*, initialement inféodé au chêne et au rhododendron, tue actuellement des mélèzes de façon massive en Grande-Bretagne et vient d'être signalé sur mélèze en France (DSF, 2017a)...

## Commerce international, processus d'invasion et réglementations phytosanitaires

La propagation massive d'ennemis de la forêt s'appuie sur diverses composantes du commerce international, en particulier le commerce des plants de pépinière et du bois, et le bois d'emballage pour des produits de toute nature. En outre, certaines espèces « auto-stoppeuses » entrent dans les containers et les cales de bateaux et celles des avions, ou encore pondent ou se nymphosent sur les véhicules. L'existence de porte-containers à vaste capacité (plus de 18 000 containers), la possibilité technique de prélever, transporter et replanter des arbres adultes avec sol (photo 1, p. 598) accroissent encore les risques. Les volumes transportés sont considérables.

Une des missions des organisations de protection des végétaux *nationales*<sup>(1)</sup>, *communautaires* (la Commission européenne) ou *régionales* (l'Organisation européenne et méditerranéenne de protection des plantes - OEPP), est d'analyser les risques d'arrivée, d'installation et de dissémination de nouveaux organismes nuisibles, et d'évaluer leurs dégâts potentiels. Une composante importante de ces analyses consiste à hiérarchiser les risques représentés par différentes espèces. Les leçons du passé nous permettent de dessiner des profils particuliers, physiologiques, écologiques, comportementaux, caractérisant des espèces particulièrement dangereuses. Dans les exemples qui suivront, nous nous concentrerons sur une catégorie de ravageurs forestiers, réduite mais assez

(1) En Belgique, la Direction générale « Animaux, Végétaux et Alimentation » du Service public fédéral « Santé publique, Sécurité de la chaîne alimentaire et Environnement » ; en France, le « Bureau de la santé des végétaux » rattaché à la Direction générale de l'Alimentation du ministère chargé de l'Agriculture.

exemplaire : les scolytes. À travers l'histoire des introductions, nous tenterons d'identifier des traits d'histoire de vie particulièrement propices aux espèces envahisseuses.



Photo 1 Arbres exotiques récemment importés de Floride par un pépiniériste belge. La contenance des pots dépasse largement le mètre cube.

Photo J.-C. Grégoire

## Les scolytes

Les 6 000 espèces de ce groupe constituent la sous-famille des *Scolytinae*, rattachée à la famille des *Curculionidae* (les charançons). On y distingue les *cambiophages* qui vivent dans le phloème et le cambium, et les *xylomycétophages*, qui vivent dans l'aubier. Chacune de ces deux catégories comporte des espèces *primaires*, capables d'attaquer des arbres vivants et apparemment sains, et des espèces plus ou moins *secondaires*, qui s'en prennent à des arbres dépérissants ou morts. De même, beaucoup d'espèces sont *oligophages* (n'attaquent que peu d'hôtes différents,

par exemple uniquement un genre), tandis que d'autres (souvent des xylomycétophages) sont plus *polyphages*, capables parfois d'attaquer des centaines d'espèces. Beaucoup de ces insectes sont en outre associés à des champignons dont ils assurent le transport, et qui jouent eux-mêmes différents rôles cruciaux (réduction des défenses de l'hôte, prédigestion de la cellulose, fixation d'azote, etc.). Tous les stades immatures vivent dans les arbres ; les adultes sont, eux, capables pour la plupart de voler d'arbre en arbre. La plupart des espèces sont *exogames* ; cependant, chez de nombreux xylomycétophages et quelques cambioptères, les femelles sont *endogames* : fécondées par un frère, elles sont capables de fonder seules une nouvelle colonie.

### L'effet Allee

Défini pour la première fois en 1931 par l'écologue américain W.C. Allee, l'effet Allee caractérise l'impact de la taille d'une population sur sa capacité de croissance. En dessous d'un certain effectif (« *seuil Allee* »), la population décroît et finit par disparaître (Courchamp *et al.*, 2008). Ceci peut être notamment lié à une chance réduite pour chaque individu de trouver un partenaire sexuel, à des risques accrus de reproduction endogame assortie d'une dépression de consanguinité, à une plus faible capacité à découvrir un hôte ou à surmonter ses défenses, ou encore à une plus grande vulnérabilité vis-à-vis des ennemis naturels. Cet effet Allee influence considérablement les chances d'installation et de dissémination d'organismes exotiques (voir par exemple Liebhold et Tobin, 2008).

## HISTOIRE DES INTRODUCTIONS DE SCOLYTES EXOTIQUES DANS DE NOUVEAUX TERRITOIRES

### Introductions sur de nouveaux continents

Haack (2001) dresse une liste de 51 espèces de *Scolytinae* exotiques, dont 50 sont établies aux États-Unis et au Canada et une est établie au Canada uniquement (décompte arrêté en 2005). Haack (2006) complète cette première liste avec quatre nouvelles espèces exotiques établies aux États-Unis. Brockerhoff *et al.* (2006) publient un recensement des espèces interceptées ou établies en Nouvelle-Zélande entre 1950 et 2000 (11 espèces établies). Enfin, Kirkendall et Faccoli (2010) décomptent 18 espèces établies en Europe depuis 1837. Quatre nouvelles espèces établies en Europe sont ajoutées ultérieurement à cette liste (Garonna *et al.*, 2012 ; Montecchio et Faccoli, 2014 ; Faccoli *et al.*, 2016 ; GEF, 2017).

Sur les 78 espèces ainsi recensées (certaines se sont installées dans plusieurs régions), 52 (66,7 %) sont endogames, une proportion largement supérieure à la proportion des espèces endogames dans le monde — environ 22-25 % d'après un rapide calcul établi par Haack (2001) à partir des données fournies par Wood (1982). Sur ces 52 espèces endogames, 31 sont polyphages (elles attaquent plusieurs genres, voire plusieurs familles). Outre ces 31 espèces endogames et polyphages, on trouve parmi les 78 espèces recensées dix espèces polyphages non endogames. Enfin, sur les 16 espèces qui ne sont ni polyphages ni endogames, au moins 3 (*Scolytus multistriatus*, *S. schevyrewi* et *Pityophthorus juglandis*) sont des vecteurs de virulents agents pathogènes qu'ils peuvent transmettre par des galeries de maturation dans des pousses terminales ou des morsures superficielles de l'écorce, action d'autant plus dangereuse qu'elle est indépendante de l'état physiologique de l'hôte (comportement primaire) alors que ces espèces de scolytes sont des parasites secondaires qui se développent par la suite uniquement sur des arbres affaiblis.

Une première conclusion suggérée par cette analyse est donc que trois facteurs, isolément ou en combinaison, favorisent l'installation de *scolytinae* exotiques : l'endogamie, la polyphagie et l'association avec des champignons pathogènes. Chacun de ces trois facteurs augmente les chances

qu'un petit groupe, voire un individu isolé dans le cas des endogames, fonde une nouvelle colonie. Les espèces appartenant à ces catégories sont donc caractérisées par des "seuils Allee" bas, évidemment variables selon les caractéristiques de chaque espèce (longévité, capacité de dispersion, tolérances climatiques). Une étude de Jordal *et al.* (2001) portant sur 45 îles tropicales corrobore ces conclusions : les espèces de scolytes exotiques endogames qui se sont installées sur ces îles se maintiennent et se dispersent mieux que les exogames. Peer et Taborsky (2005) montrent en outre que *Xylosandrus germanus* connaît une dépression d'hétérogamie, alors que la consanguinité lui permet une plus grande fécondité.

### **Une illustration plus locale de l'effet de seuils Allee différents : progression contrastée du dendroctone et du typographe en France et en Belgique**

Divers scolytes inféodés à l'épicéa ont suivi leur hôte après que celui-ci a été planté sur une large part du territoire, parfois très loin de son aire naturelle. Venu de Sibérie, le dendroctone de l'épicéa (*Dendroctonus micans*) a presque envahi toute la Bretagne (Santé des Forêts Bretagne, 2017), achevant ainsi sa colonisation des pessières françaises avec des pullulations tout au long de sa trajectoire (Pauly et Meurisse, 2007). Le typographe, *Ips typographus* est quant à lui toujours en train de progresser sur le territoire français, avec des populations restreintes et des dégâts toujours minimes dans le Nord-Ouest. Au 7 décembre 2017, la base de données du Département de la santé des forêts (DSF, 2017b) recensait quatre signalements en Ille-et-Vilaine et un dans les Côtes d'Armor entre 1991 et 2010, tandis que j'observais moi-même un petit foyer en 2014 dans les Côtes d'Armor, mais sur des arbres infectés par *Armillaria cepistipes* (identification : Sophie Schmitz, Centre de recherches agronomiques wallon, Gembloux, Belgique). À titre de comparaison, mais sans harmoniser les données en fonction de la superficie enrésinée, on dénombrait 65 signalements dans les cinq départements de Normandie et 1 497 signalements dans les Vosges entre 1989 et 2017 (DSF, 2017b).

En Belgique, le dendroctone a causé des dégâts bien plus tôt que le typographe (figures 1 et 2, p. 601). Les premières pullulations d'*Ips typographus*, présent depuis longtemps sur chablis, n'ont été observées qu'à la fin des années 1970, après l'été notoirement chaud et sec de 1976.

Enfin, en dépit d'innombrables interceptions, le typographe ne s'est jamais établi en Grande-Bretagne, tandis que le dendroctone s'y est installé au début des années 1980 (Bevan et King, 1983)<sup>(2)</sup>.

Ces différences importantes, qui s'expriment de manière constante, peuvent s'expliquer de plusieurs façons :

- le dendroctone (*D. micans*) est endogame. Par ailleurs, l'insecte attaque des arbres vivants en bonne santé apparente, ce qui élargit considérablement la gamme des hôtes disponibles (Grégoire, 1988). Ces caractéristiques, qui déterminent un seuil Allee très bas (une unique femelle peut fonder une colonie), expliquent à la fois la propagation rapide de l'espèce en l'absence de barrières géographiques et sa capacité à les franchir lorsqu'elles existent ;

- le typographe (*I. typographus*) se disperse considérablement à l'émergence (Franklin et Grégoire, 1999) et attaque *a priori* des chablis ou des grumes, bien moins fréquents que les arbres sains. Cette large dispersion rend plus difficile la rencontre d'un partenaire sexuel et la découverte d'un hôte favorable. Les attaques d'arbres vivants ne sont possibles que lorsque les populations ont atteint un niveau suffisant permettant à plusieurs milliers d'individus de s'agréger sur un même hôte (seuil Allee élevé).

(2) Après soumission de cet article, la Forestry Commission britannique a signalé, fin 2018, la découverte d'un petit foyer d'attaques d'*Ips typographus* sur des épicéas debout, dans le Kent, pas très loin de la côte (<https://www.gov.uk/guidance/eight-toothed-european-spruce-bark-beetle-ips-typographus>). Les facteurs qui ont amené à l'installation de cette population sont encore inconnus.

FIGURE 1

DÉNOMBREMENT DES LOCALITÉS DE PRÉSENCE D'*IPS TYPOGRAPHUS* ET *DENDROCTONUS MICANS* DANS LES COLLECTIONS BELGES

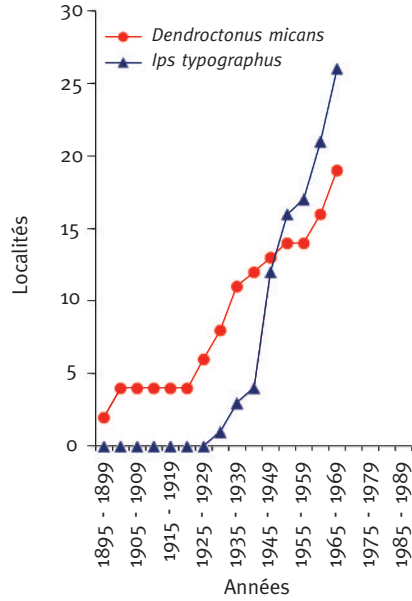
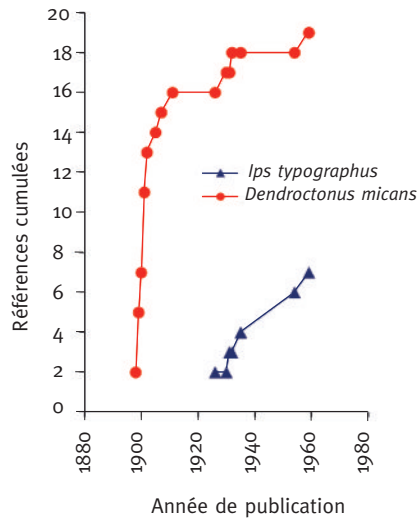


FIGURE 2

NOMBRE DE PUBLICATIONS CITANT *IPS TYPOGRAPHUS* ET *DENDROCTONUS MICANS* DANS LA LITTÉRATURE FORESTIÈRE ET ENTOMOLOGIQUE BELGE



De même, l'énorme dispersion à l'émergence compromet le succès d'inoculum qui auraient franchi une barrière géographique (en l'occurrence ici la mer), puisqu'il faut à la fois trouver un partenaire sexuel et un hôte vulnérable, souvent peu fréquent dans un peuplement. L'apparente contradiction apportée à ce qui précède par la récente installation locale du typographe en Grande-Bretagne demande encore une explication.

## PERSPECTIVES : CATÉGORISATION DES RISQUES D'INVASION

Ces exemples montrent comment certains traits marquants d'histoire de vie permettent de catégoriser les risques d'invasion liés aux scolytes exotiques, ou simplement les risques de propagation d'espèces déjà établies. Dans ce dernier cas, ces critères pourraient permettre d'établir des priorités en termes de surveillance et d'enrayement. Dans le cas d'organismes non encore introduits, les conditions sont plus complexes, vu le grand nombre d'espèces qui peuvent voyager *via* les mêmes filières.

De façon générale, les scolytes cambio-phages sont rarement endogames, tandis que les espèces xylomycétophages le sont souvent et sont plus fréquemment polyphages.

Des réglementations de quarantaine portant sur les *filiales* (plants de pépinière, bois d'emballage, bois) plutôt que sur des *espèces en particulier*, devraient plutôt être favorisées. Les risques relatifs aux espèces cambio-phages, qui ne vivent que dans l'écorce ou au contact de l'aubier, sont largement réduits par l'obligation d'écorcer. Par contre, l'écorçage ne limite que très marginalement (assèchement plus rapide du bois) les risques relatifs aux xylomycétophages, qui sont facilement transportés dans du matériel ligneux écorcé, transformé : bois rond, bois scié, voire meubles. Le bois d'emballage et de calage, par contre, est théoriquement protégé par les traitements prescrits par la Norme internationale pour les mesures phytosanitaires (NIMP) 15.

Jean-Claude GRÉGOIRE  
Spatial Epidemiology Lab (SpELL), CP 160/12  
Université libre de Bruxelles  
50 avenue FD Roosevelt  
B-1050 BRUXELLES  
BELGIQUE  
(jgregoi@ulb.ac.be)

## BIBLIOGRAPHIE

- BEVAN D., KING C.J., 1983. *Dendroctonus micans* Kug. – a new pest of spruce in the U.K. *Commonwealth Forestry Review*, 62, pp. 41-51.
- BROCKERHOFF E.G., BAIN J., KIMBERLEY M., KNÍŽEK M., 2006. Interception frequency of exotic bark and ambrosia beetles (*Coleoptera: Scolytinae*) and relationship with establishment in New Zealand and worldwide. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2), pp. 289-298.
- CARTON Y., SORENSEN C., SMITH J., SMITH E., 2007. Une coopération exemplaire entre entomologistes français et américains pendant la crise du Phylloxera en France (1868-1895). *Ann. Soc. entomol. Fr.* (n.s.), 43(1), pp. 103-125.
- COURCHAMP F., BEREC L., GASCOIGNE J., 2008. *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford: Oxford University Press. 256 p.

- DSF, 2017a. Première observation de *Phytophthora ramorum* sur Mélèze en France. [En ligne] disponible sur : <http://agriculture.gouv.fr/premiere-observation-de-phytophthora-ramorum-sur-meleze-en-france>. Consulté le 25/11/2017.
- DSF, 2017b. Base de données du Département de la santé des Forêts. Consulté le 7/12/2017.
- EFSA, 2015. (EFSA Panel on Plant Health). Scientific Opinion on the risks to plant health posed by *Xylella fastidiosa* in the EU territory, with the identification and evaluation of risk reduction options. *EFSA Journal*, 13(1), pp. 3989-4251, doi:10.2903/j.efsa.2015.3989
- FACCOLI M., CAMPO G., PERROTA G., RASSATI D., 2016. Two newly introduced tropical bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) damaging figs (*Ficus carica*) in southern Italy. *Zootaxa*, 4138(1), pp. 189-194.
- FRANKLIN A., GRÉGOIRE J.-C., 1999. Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones - *Annales des Sciences Forestières*, 56(7), pp. 591-598.
- GARONNA A.P., DOLE S.A., SARACINO A., MAZZOLENI S., CRISTINZIO G., 2012. First record of the black twig borer *Xylosandrus compactus* (Eichhoff)(Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) from Europe. *Zootaxa*, 3251, pp. 64-68.
- GEFF, 2017. Le Groupe des Entomologistes Forestiers Francophones en Savoie. [En ligne] disponible sur : <http://agriculture.gouv.fr/le-groupe-des-entomologistes-forestiers-francophones-en-savoie>. Consulté le 16/12/2017.
- GRÉGOIRE J.-C., 1988. The Greater European Spruce Beetle, *Dendroctonus micans* (Kug.). pp. 455-478 In : A.A. Berryman (Ed.). *Population Dynamics of Forest Insects*. New-York : Plenum. 604 p.
- HAACK R.A., 2001. Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at U.S. ports of entry: 1985–2000. *Integrated Pest Management Reviews*, 6, pp. 253-282.
- HAACK R.A., 2006. Exotic bark-and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2), pp. 269-288.
- JORDAL B.H., BEAVER R.A., KIRKENDALL L.R., 2001. Breaking taboos in the tropics: incest promotes colonization by wood-boring beetles. *Global Ecology and Biogeography*, 10(4), pp. 345-357.
- KIRKENDALL L.R., FACCOLI M., 2010. Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. *Zookeys*, 56, pp. 227-251.
- LIEBHOLD A.M., TOBIN P.C., 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, pp. 387-408.
- MONTECCHIO L., FACCOLI M., 2014. First record of thousand cankers disease *Geosmithia morbida* and walnut twig beetle *Pityophthorus juglandis* on *Juglans nigra* in Europe. *Plant Disease*, 98(5), p. 696.
- MOTA M.M., BRAASCH H., BRAVO M.A., PENAS A.C., BURGERMEISTER W., METGE K., SOUSA E., 1999. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. *Nematology*, 1(7) pp. 727-734.
- PAULY H., MEURISSE N., 2007. Le Dendroctone de l'Épicéa en France : situation et mesures de lutte en cours. *Revue forestière française*, LIX (6), pp. 595-608.
- PEER K., TABORSKY M., 2005. Outbreeding depression, but no inbreeding depression in haplodiploid ambrosia beetles with regular sibling mating. *Evolution*, 59, pp. 317-323.
- SANTÉ DES FORÊTS BRETAGNE, 2017. Contribution pour le Programme Régional Forêt Bois 2017. [En ligne] disponible sur : <http://agriculture.gouv.fr/telecharger/83549?token=d1c74fa10f9bbca7e24112d33f52f03f>. Consulté le 25/11/2017.
- SEMAL J., 1995. L'Épopée du mildiou de la pomme de terre (1845-1995). *Cahiers Agricultures*, 4(4), pp. 287-298.
- VILLEMANT C., FRAVAL A., 1998. *Lymantria dispar* en Europe et en Afrique du Nord. OPIE-Insectes. [En ligne] disponible sur : <http://www7.inra.fr/opie-insectes/ld-eafn1.htm>. Consulté le 25/11/2017.
- WOOD S.L., 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 6, pp. 1-1359.

**TRAITS D'HISTOIRE DE VIE, EFFET ALLEE ET RISQUES D'INTRODUCTION DE SCOLYTES EXOTIQUES (Résumé)**

Ravageurs animaux et maladies des plantes parcourent le monde. Le phylloxéra, venu d'Amérique, envahit l'Europe dès 1863 ; le bombyx disparate, eurasiatique, se répand aux États-Unis d'Amérique dès 1869. Plus récemment, le nématode du pin est découvert au Portugal en 1999 et *Xylella fastidiosa* en Italie en 2013. Les filières d'introduction les plus actives actuellement sont le commerce des plantes vivantes et le bois d'emballage. À contexte (flux commerciaux, etc.) égal, les caractéristiques biologiques qui favorisent le succès d'un envahisseur permettent certaines prédictions. Les scolytes sont exemplaires à cet égard. L'analyse des succès d'installation d'espèces exotiques nous indique au moins trois caractéristiques non exclusives d'un « envahisseur efficace » : mode de reproduction endogame, polyphagie et association avec un pathogène. Ces caractéristiques favorisent l'installation et la propagation de petits inoculums ; elles confèrent aux espèces qui en jouissent un « seuil Allee » bas.

**LIFE HISTORY TRAITS, ALLEE EFFECT AND RISKS OF ALIEN SCOLYTINE BEETLE INTRODUCTION (Abstract)**

Since the discovery of America, many domesticated animals and plants have been traded between the Old and the New World. They were often accompanied by damaging pests. Phylloxera invaded Europe in 1863, and the Gypsy moth became established in the USA in 1869. The most active pathways for forest pests are currently the trade in planting stock and wood packaging material. Under comparable circumstances (commercial flows etc.), the biological traits that favour an invader's success are to some extent predictive. Scolytine beetles provide an excellent example. Analysis of establishment successes by alien species uncovers at least three non-exclusive features of an « efficient invader »: sib-mating, polyphagia and association with a virulent pathogen. These features allow the successfully establishment and spread of small inoculums; they give a low « Allee threshold » to these species.

---