



Office National des Forêts

RenDez-Vous techniques

N° 65-66 - HIVER-PRINTEMPS 2020

DOSSIER

Pullulation de hannetons en forêt :
comment faire face ?

MÉTHODES

**SUIVI
DES AMENDEMENTS
CALCO-MAGNÉSIENS
EN FORÊT PUBLIQUE**



Directeur de publication

Albert Maillet

Rédactrice en chef

Christine Micheneau

Comité éditorial

Claudine Richter, Patrice Mengin-Lecreulx, Dominique de Villebonne (et autres correspondants)

Conception graphique

Agence LINÉAL

Crédit photographique**Page de couverture :**

couverture : Jérémie Cours / ONF
(en médaillon : CFBL – Coopérative forestière)

Périodicité

4 numéros ordinaires par an
(possibilité d'éditions resserrées en numéros doubles)

Accès en ligne

<http://www.onf.fr>

Renseignements

ONF - documentation technique et générale,
boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau
Contact : documentalistes@onf.fr
ou par fax : 01 64 22 49 73

Dépôt légal : Octobre 2020

2 ÉDITO

3 [MÉTHODES]

LES AMENDEMENTS CALCO-MAGNÉSIENS EN FORÊT PUBLIQUE :
FACE AUX ENJEUX, UN RECENSEMENT POUR DES RETOURS D'EXPÉRIENCE
AU LONG COURS

Par Albane Matricon, Claude Nys, Arnaud Legout, Claudine Richter, Noémie Pousse,
Manuel Nicolas

11 DOSSIER

[ZOOM]

PULLULATION DE HANNETON EN FORÊT : COMMENT FAIRE FACE ?

46 [CONNAISSANCES]

LA PROCESSIONNAIRE DU CHÊNE, INSECTE RAVAGEUR FORESTIER

Par Hubert Schmuck

53 [CONNAISSANCES]

INTERACTIONS ENTRE LES CHÊNES ET LA CHENILLE PROCESSIONNAIRE
DU CHÊNE : DE L'ARBRE À LA FORÊT

Par Thomas Damestoy, Hervé Jactel, Hubert Schmuck, Christophe Plomion,
Bastien Castagneyrol

Hanneton, chenille processionnaire...

Il n'y a pas que des scolytes en forêt



© Sylvain Couraud / ONF

Albert MAILLET
Directeur Forêts
et Risques Naturels

La crise des scolytes sur épicéa qui sévit depuis 2018 et a donné lieu à une intense mobilisation, ne doit pas faire oublier les autres périls sanitaires auxquels sont confrontées les forêts françaises et la filière forêt-bois. Il y a d'autres dépérissements directement liés à l'aggravation des sécheresses, comme la recrudescence en diverses régions du dépérissement des hêtres ou bien celle des chênes dans l'Allier. Et puis il y a les pullulations plus classiques d'insectes qui, combinées aux conditions pédoclimatiques stressantes, exposent les forêts à des lendemains préoccupants.

C'est au hanneton et à la chenille processionnaire du chêne que nous nous intéressons plus particulièrement dans ce numéro des RenDez-Vous techniques. Deux ravageurs connus de longue date pour leurs dégâts plus ou moins cycliques mais dont les gradations récentes sont devenues vraiment problématiques. Ici, pas de dépérissement brutal et massif, pas de logistique exceptionnelle de mobilisation et commercialisation des bois, mais la fragilisation rampante des peuplements concernés, la mortalité différée peut-être, les difficultés de renouvellement... Sans compter les très graves urtications qu'inflige la processionnaire du chêne aux forestiers, promeneurs ou riverains.

À défaut de pouvoir lutter efficacement contre les insectes eux-mêmes, du moins à l'échelle des massifs concernés, il est nécessaire en premier lieu d'adopter une stratégie de gestion adaptative des interventions sylvicoles dans les forêts infestées, comme on l'a fait pour le cas du hanneton après mûr examen de la situation en France et en Europe (voir le dernier article du dossier). À plus long terme, l'idée est d'adapter la gestion pour rendre les peuplements moins vulnérables, c'est-à-dire moins attractifs pour le ravageur et moins propices à son développement. Et pour concevoir les ajustements sylvicoles, pour imaginer des moyens de lutte intégrée, nous avons besoin de mieux connaître l'écologie de l'insecte concerné dans toute sa complexité. Le chantier est ambitieux, on en trouvera ici quelques aperçus.

Toujours à propos de santé des forêts et de résilience, mais dans un tout autre ordre d'idées, nous revenons dans ce numéro sur l'amendement calco-magnésien. Amendement qui est un moyen reconnu de restaurer la vitalité des écosystèmes forestiers fragilisés sur sols acides, et qui est à ce titre intégré outre-Rhin aux indicateurs de gestion forestière durable, mais qui reste peu utilisé en France, aussi bien en forêt publique qu'en forêt privée. Question de coût peut-être, mais sans doute aussi réticence éventuelle envers ce qui reste perçu comme une artificialisation du milieu ? Quoi qu'il en soit, le recours à l'amendement est une possibilité à ne pas dédaigner, et dont nous devons conserver la mémoire pour pouvoir en tracer les effets attendus à long terme.

Ne baissions pas la garde !

LES AMENDEMENTS CALCO-MAGNÉSIENS EN FORÊT PUBLIQUE : FACE AUX ENJEUX, UN RECENSEMENT POUR DES RETOURS D'EXPÉRIENCE AU LONG COURS

**Albane Matricon^{(1) (2)},
Claude Nys⁽³⁾, Arnaud Legout⁽³⁾,
Claudine Richter⁽²⁾,
Noémie Pousse⁽⁴⁾, Manuel Nicolas⁽²⁾**

(1) Bordeaux Sciences Agro

(2) ONF, département RDI-Recherche, développement et innovation

(3) INRAE Nancy, BEF-Biogéochimie des écosystèmes forestiers

(4) ONF, Pôle RDI d'Avignon

L'amendement calco-magnésien est un moyen reconnu de restaurer la santé des écosystèmes forestiers fragilisés sur sols acides. Et l'enjeu est d'importance, vu ce que les forêts vont devoir affronter dans les prochaines décennies avec les changements globaux. D'où la nécessité d'un état des lieux des amendements réalisés (en forêt publique) pour en suivre les enseignements de long terme.

Les pluies acides des années 1970 ont révélé la sensibilité des sols forestiers chimiquement pauvres et acides à la dégradation engendrée par les dépôts atmosphériques. Certains de ces sols, déjà fragilisés par les effets d'une surexploitation passée, n'ont que partiellement tamponné les effets délétères de ces dépôts et des dépérissements de peuplements ont alors été observés (Landmann 1992).

La prise de conscience de la responsabilité des activités anthropiques dans ces dépôts acidifiants a permis d'opérer une diminution marquée des pollutions atmosphériques soufrées et azotées au cours des 30 dernières années (moins pour l'azote du fait de l'augmentation de la part d'émissions liée aux transports) (European Environment Agency 2018; IGN et Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt 2015). Cependant, la restauration naturelle des écosystèmes forestiers à faible fertilité minérale est lente voire nulle (Saint-André 2019). L'amendement calco-magnésien, par son apport combiné de bases et d'éléments nutritifs, a été identifié dans les années 80 comme une solution de restauration des fonctions des sols acidifiés et par conséquent des écosystèmes forestiers (voir encadré 1, Fig. 1, Fig. 2 page suivante). L'état sanitaire des peuplements s'étant amélioré après la crise des années 70-80, cette solution a très peu été mise en œuvre en France. Les sols forestiers français restent néanmoins vulnérables.

Des dispositifs expérimentaux et de suivi ont été mis en place dans de nombreux pays européens et notamment en France, où d'anciens essais expérimentaux sont désormais regroupés au sein d'un « réseau Amendement » (Legout *et al.* 2016). L'objectif de ce réseau est d'améliorer la compréhension du fonctionnement des sols, d'évaluer leur vulnérabilité et leur résilience naturelle et d'étudier la restauration assistée de leur fonctionnement physique, chimique et biologique. Ces enjeux sont particulièrement importants dans un contexte de changements globaux qui font se multiplier les menaces mais aussi les sollicitations envers les forêts.



Épandage d'amendement en forêt domaniale de Breuil Chenue.

L'objectif de cet article est de dresser un état des lieux des amendements calco-magnésiens dans les forêts publiques françaises, en regroupant dans une base unique les amendements expérimentaux réalisés pour la recherche, ainsi que ceux opérationnels pratiqués par les gestionnaires. Car, au-delà des dispositifs expérimentaux du réseau Amendement (voir RenDez-Vous techniques n° 51-52 : Legout *et al.* 2016), le recensement homogène de l'ensemble des opérations réalisées doit permettre un retour d'expérience permettant de conforter l'interprétation des effets de l'amendement à long terme. Cet article est aussi, et pour commencer, une occasion d'actualiser l'état des connaissances suite aux dernières publications d'études sur ce thème.

1 - Rappel sur l'acidification des sols forestiers et sur le principe de l'amendement calcomagnésien

ACIDIFICATION

L'acidification est un processus naturel expliquant l'origine même des sols et permettant le renouvellement d'éléments nutritifs par altération des minéraux du sol. Cependant, elle peut être dramatiquement renforcée par les effets directs ou indirects de l'anthropisation (pollution, sylviculture...). L'acidité correspond à la concentration en protons H^+ dans le sol. L'évolution de l'acidité d'un milieu peut tendre soit vers une amélioration de cet état (alcalinisation) soit vers une aggravation, par augmentation de la concentration en protons mais aussi une désaturation du complexe d'échange associé (c'est-à-dire une perte des cations alcalins et alcalino-terreux stockés de manière temporaire dans le sol et qui ont un rôle nutritif pour la végétation). On parlera alors d'acidification.

Les « pluies acides », la mauvaise dégradation des litières, les prélèvements de cations nutritifs par les racines, les changements d'essences sont les principaux processus pouvant apporter des anions (par exemple les nitrates NO_3^-) ou des acides (H^+) qui vont entraîner les cations dans les eaux de drainage (lixiviation), provoquant une acidification du sol.

Le prélèvement de cations nutritifs par les racines, associé à l'export des minéraux contenus dans la biomasse forestière (notamment menus bois et feuillage), et l'excès d'eau en période hivernale (sous climat tempéré) emportent des cations hors de l'écosystème et peuvent en même temps provoquer une acidification du sol. Cette acidification peut être compensée par les apports de cations alcalins et alcalino-terreux (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+) via les dépôts atmosphériques, l'altération du matériau parental, les retours au sol de feuillage et menus bois et éventuellement un amendement (Fig. 1).

AMENDEMENT

L'amendement en forêt est un apport de calcium (Ca) sous la forme de carbonate de calcium ($CaCO_3$) et/ou de magnésium (Mg) sous la forme de carbonate de magnésium ($MgCO_3$), éventuellement complété par de faibles quantités de potassium (K) et phosphore (P). Son action repose sur la capacité d'échange cationique du sol. La Capacité d'Échange Cationique (CEC), ou complexe adsorbant, est la quantité de cations (charge positive) qui peut être retenue par les charges négatives du sol (développées par les argiles, la matière organique...) dans des conditions de pH bien définies. Les cations retenus sont susceptibles d'être échangés de façon réversible ; échange entre la solution du sol et les particules solides du sol. Le taux de saturation est la proportion de la CEC occupée par les cations alcalins et alcalino-terreux Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ . Une CEC et un taux de saturation élevés suggèrent une richesse chimique élevée du sol. Le complexe adsorbant d'un sol acidifié contient une forte proportion d'ions H^+ et un taux de saturation faible. En apportant du $CaCO_3$ et du $MgCO_3$ (amendement), les anions CO_3^{2-} libérés vont réagir avec les ions H^+ fixés sur la CEC et les enlever. Le calcium et magnésium pourront alors prendre la place des ions H^+ sur la CEC (Fig. 2). Cela diminue la quantité de protons (H^+) présents dans le sol et augmente la quantité d'éléments nutritifs stockés sur le complexe adsorbant.

L'amendement permet ainsi la restauration de la fertilité minérale des sols en favorisant leur fonctionnement dynamique, nécessaire pour contrer les carences nutritives ou pertes de feuillage pouvant être induites par l'acidification (Brêthes 2012). Cette pratique est à différencier de la fertilisation (azote, phosphore, potassium : N, P, K) qui a pour but d'augmenter la production de biomasse à court terme (Legout et al. 2016). L'amendement doit être raisonné au cas par cas après un diagnostic de sol et des besoins du peuplement sur le long terme : l'apport excessif de certains éléments peut entraîner des carences pour d'autres éléments (Court et al. 2017 ; Huang et al. 2014 ; Van Der Perre, Jonard et Ponette 2014). De plus, certains sols étant naturellement acides, il serait préjudiciable d'apporter un amendement inadéquat qui pourrait modifier les communautés de faune et de flore.

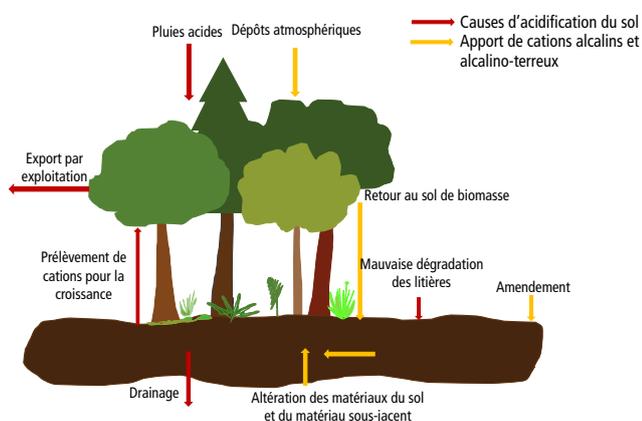
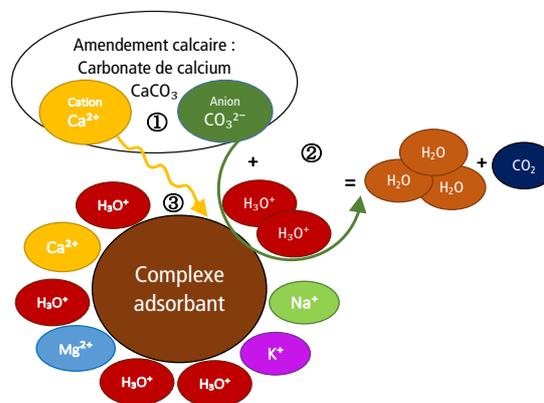


Figure 1. Causes possibles d'acidification dans un écosystème forestier et principaux flux d'apport de cations alcalins et alcalino-terreux.



- ① Le $CaCO_3$ se dissout dans l'eau en Ca^{2+} (cation) et CO_3^{2-} (anion basique).
- ② La réaction entre les ions H_3O^+ (fixés sur le complexe adsorbant) et CO_3^{2-} donne H_2O et CO_2 .
- ③ Ainsi, H_3O^+ libère une place sur le complexe adsorbant que Ca^{2+} récupère.

Figure 2. Fonctionnement de l'amendement.

Résultats des études des effets de l'amendement à travers le monde

En France, le réseau amendement regroupe des sites expérimentaux poursuivant divers objectifs mais qui ont en commun d'avoir été amendés (entre autres modalités) il y a plus de 40 ans pour les plus anciens. Nous disposons donc de résultats montrant les effets des amendements à long terme (Legout *et al.* 2016). Nous proposons ici un état des lieux actualisé des connaissances (2012-2019) à l'échelle de plusieurs pays de régions tempérées de l'hémisphère nord à moyen terme (7 à 10 ans) et à long terme (de 16 ans à plus de 40 ans après l'amendement). Les résultats proviennent de 14 publications scientifiques recherchées dans la base de données Scopus via les mots clés *liming* et *forest* ainsi que de 4 publications techniques françaises et belges. Les études ont été menées dans des peuplements de hêtres, chênes, épicéas, pins et érable à sucre.

Les objectifs de ces études sont variés : observation des effets de l'amendement sur les paramètres du sol, la nutrition et la santé des peuplements, le couvert herbacé, les ectomycorhizes ou encore les macro-invertébrés.

Effets sur les sols

Un effet de l'amendement fait consensus dans tous les résultats d'études : une augmentation modérée du pH (Auclerc 2012 ; Huang *et al.* 2014 ; Legout *et al.* 2016 ; Li *et al.* 2016 ; 2014 ; Long *et al.* 2015 ; Reid et Watmough 2014 ; Van Der Perre, Jonard, et Ponette 2014 ; Wellbrock et Bolte 2019). La baisse de l'acidité se manifeste assez vite après l'amendement dans les horizons de surface et perdure dans le temps en se propageant progressivement dans les horizons plus profonds. Reid et Watmough (2014) observent dans leur méta-analyse, portant sur 350 essais internationaux, une augmentation moyenne de 0,36 unité de pH (avec un écart type de 0,6) dans l'horizon minéral après application de Ca par du carbonate de calcium (CaCO_3), de la dolomie ou des cendres de bois. De son côté, Auclerc (2012) observe 8 ans après l'apport de dolomie (2,5 tonnes de produit par hectare à 70% de CaCO_3 , 17 % de MgCO_3 , 10 % de CaSO_4 et 3% de KCl), une augmentation de 0,37 unité de pH sur grès et de 0,18 unité de pH sur granite, par rapport aux témoins (à $\text{pH}\approx 3,9$).

Par ailleurs, une augmentation de la CEC et du taux de saturation en cations alcalins et alcalino-terreux du sol est généralement observée (Auclerc 2012 ; Legout *et al.* 2016 ; Van Der Perre, Jonard, et Ponette 2014 ; Wellbrock et Bolte 2019), avec une augmentation des stocks de Ca^{2+} et Mg^{2+} échangeables (Court *et al.* 2017 ; Legout *et al.* 2016 ; Li *et al.* 2014 ; Long *et al.* 2015 ; Melvin, Lichstein, et Goodale 2013). L'augmentation du pH du sol et des cations alcalins et alcalino-terreux entraîne logiquement une diminution de l'aluminium Al^{3+} échangeable (Auclerc 2012 ; Huang *et al.* 2014 ; Legout *et al.* 2016 ; Li *et al.* 2014 ; Long *et al.* 2015 ; Van Der Perre, Jonard, et Ponette 2014).

Ces observations attestent une amélioration de la richesse chimique et de l'état général du sol. En effet, en conditions très acides, l'aluminium circulant est majoritairement sous forme Al^{3+} dans les sols et les eaux, qui deviennent toxiques pour les organismes vivants : il est donc important de limiter la quantité d'ions Al^{3+} dans les sols au profit d'autres formes d'aluminium et de cations alcalins et alcalino-terreux comme Ca^{2+} ou Mg^{2+} .

Les travaux menés sur l'effet de l'amendement sur les stocks et flux d'azote (N) et de carbone (C) sont moins nombreux, mais quelques éléments peuvent cependant être rapportés. Les retours d'expériences menés en Allemagne font état d'une augmentation du stock de N dans le sol minéral (Wellbrock et Bolte 2019). Pour leur part, Melvin, Lichstein, et Goodale (2013) observent des pertes de N plus faibles dans les placettes amendées 19 ans auparavant en comparaison des témoins. L'amendement permettrait ainsi de diminuer les pertes de N des sols acides et pourrait de ce fait être un moyen de lutte contre l'eutrophisation des milieux aquatiques.

Les stocks de C pourraient également augmenter et être jusqu'à deux fois plus élevés dans les placettes amendées par rapport aux témoins (Melvin, Lichstein, et Goodale 2013). Cependant, à ce jour, aucune étude n'a proposé de bilan complet de l'effet de l'amendement sur la séquestration du carbone à l'échelle du peuplement. Dans le contexte du changement climatique et des besoins d'atténuation, l'hypothèse que l'amendement permet de stocker du carbone, si elle est vérifiée, pourrait placer cette pratique au cœur des questionnements sociétaux actuels.

Effets sur la qualité des eaux

Au-delà de l'augmentation du pH de la solution du sol, l'amendement peut également participer à l'amélioration de la qualité de l'eau de surface, en réduisant notamment les concentrations en Al^{3+} dans les eaux de drainage. En France, peu de travaux ont été conduits à l'échelle du bassin versant pour étudier les effets de l'amendement sur la qualité du cours d'eau. Des amendements ont été réalisés en 2003 sur deux bassins versants dans les Vosges, l'un sur granite, l'autre sur grès. À très court terme (moins d'un an), la qualité des cours d'eau des deux sites amendés a été améliorée en comparaison des témoins (augmentation du pH, des concentrations en Ca^{2+} et Mg^{2+} , baisse de Al^{3+}), ce phénomène pouvant en grande partie être attribué à l'apport direct d'amendement au cours d'eau. Cette amélioration perdure sur le bassin granitique plus de 15 ans après l'apport, mais elle a rapidement disparu sur le bassin gréseux, probablement en lien avec des temps de transit/résidence de l'eau très long depuis le sol jusqu'au cours d'eau (plus de vingt ans). Le contexte pédologique et géologique de chaque bassin versant conditionne donc la réponse du cours d'eau à l'amendement (Legout *et al.* 2016 ; Saint-André 2019).

Effet sur les peuplements

En améliorant les propriétés du sol, la pratique de l'amendement vise également une amélioration de la nutrition et de l'état sanitaire des peuplements, qui peut se traduire par une augmentation de la production de biomasse.

De fait, de nombreuses études constatent une meilleure nutrition des arbres : les analyses de feuilles ou aiguilles vivantes montrent des concentrations plus élevées de Ca et Mg dans les peuplements amendés en comparaison des témoins, celles-ci se rapprochant parfois des teneurs optimales, et ce jusqu'à plus de 40 ans après l'amendement (Court *et al.* 2017 ; Fiala, Reininger, et Samek 2017 ; Huang *et al.* 2014 ; Legout *et al.* 2016 ; Reid et Watmough 2014 ; Van Der Perre, Jonard et Ponette 2014 ; Wellbrock et Bolte 2019).

Le déficit foliaire est réduit et les colorations anormales moins présentes dans le feuillage des peuplements amendés (Legout *et al.* 2016 ; Lin *et al.* 2015 ; Van Der Perre, Jonard et Ponette 2014). L'étude de Li *et al.* (2014) d'un peuplement de *Pinus massoniana* avec sous étage de *Schima superba* en Chine a montré que plus la dose d'amendement était élevée (de 0 à 4 tonnes/ha par pas de 1 tonne) plus le déficit foliaire des deux essences diminuait : augmentation de la taille des rameaux, de leur poids sec, du nombre d'aiguilles par rameau, de leur taille et poids sec.

Aucune des 18 études ne mentionne une baisse de croissance en hauteur ou radiale après l'apport d'amendement. Les deux études de Li *et al.* (2014 ; 2016) attestent une augmentation de la croissance en hauteur. Plusieurs autres études révèlent une augmentation de la croissance en diamètre (Court *et al.* 2017 ; Legout *et al.* 2016 ; Li *et al.* 2016 ; Van Der Perre, Jonard et Ponette 2014). Huang *et al.* (2014) ne notent aucun changement dans la croissance des *Pinus massoniana* étudiés, mais ils émettent l'hypothèse que la déficience en P a été le facteur limitant. Certaines études montrent également une augmentation de la densité de racines (Auclerc 2012 ; Li *et al.* 2014 ; 2016).

Lin *et al.* (2015) ont montré que 23 ans après l'amendement, en Allemagne, l'amélioration de la qualité de la litière a favorisé la régénération du hêtre dans les peuplements fermés mais pas dans ceux de la modalité « ouverture du couvert », où le développement de la végétation herbacée a empêché la régénération du hêtre.

Incidences économiques

Lorsque l'amendement concerne des peuplements qui souffraient de carences nutritives, Nys, Legout, et Jambois (2014) observent que la productivité augmente de 20%, voire 50% si les peuplements se trouvaient dans des contextes de carence sévère. Cette augmentation de productivité, ajoutée à l'amélioration sanitaire des peuplements, peut permettre une meilleure valorisation du bois et un gain économique.

Si l'on s'intéresse aux répercussions économiques que peuvent avoir des sols acidifiés sur les récoltes en biomasse, la restauration du sol est un recours permettant d'améliorer le potentiel économique de la forêt. Pour exemple, Beier *et al.* (2017) ont estimé la perte économique liée à une baisse des services écosystémiques d'une forêt américaine d'érables



© Arnaud Chassaigne, ONF

à sucre sur sol acidifié. En dessous d'un taux de saturation en bases du sol de 12%, cette forêt produirait environ 10 000 \$/ha de moins qu'une forêt sur sol non acidifié, soit la moitié de la valeur attribuée dans cette étude aux services écosystémiques offerts par une forêt (production de biomasse, sirop d'érable, séquestration du carbone et valeur paysagère). En dessous de 36% de saturation en bases, les auteurs considèrent que chaque diminution de 1% entraînerait une perte de valeur de 440 \$/ha, essentiellement due à une perte de la valeur économique du bois sur pied. Cette estimation des valeurs des services écosystémiques dépend du contexte de l'étude mais elle permet de montrer que les répercussions sur la valeur des peuplements forestiers peuvent être substantielles.

Effet sur la biodiversité

L'amendement a également un impact sur la biodiversité. Des modifications de flore sont parfois observées, comme l'apparition de groupes d'espèces moins tolérantes à l'acidité des sols. Thomas *et al.* (2019) ont étudié l'évolution de la couverture herbacée de 9 sites de pin sylvestre, épicéa commun, chêne pédonculé et hêtre du Sud-Ouest allemand durant 25 ans. Ils ont observé une augmentation de la présence du millet diffus, de la canche flexueuse et de la myrtille. Deux espèces de milieux plus ouverts sont apparues, mais seulement momentanément, dans les premières années suivant l'amendement. Ces résultats vont à l'encontre des arguments qui refuseraient l'amendement pour cause de modification de la flore herbacée sur le long terme. Les auteurs encouragent expressément la pratique de l'amendement raisonné dans le cadre des forêts gérées pour la production de bois, dans les peuplements présentant des symptômes de dysfonctionnement (jaunissement foliaire, accumulation importante de matière organique à la surface du sol...), pour limiter les effets délétères de l'acidification comme la lixiviation de cations nutritifs.

Monfort-Salvador, García-Montero et Grande (2015) ont pour leur part synthétisé les études sur les effets de l'amendement sur les ectomycorhizes. L'effet majeur est qu'un nombre plus restreint d'espèces ectomycorhiziennes colonise un plus grand nombre de racines de l'arbre hôte. Certaines des publications étudiées parlent également du phénomène de *rock-eating* des ectomycorhizes : création de micro-canaux par les hyphes dans certaines roches cristallines riches en Ca, Mg et K, rendant ces éléments disponibles pour les arbres. Sur les sols acidifiés développés sur certaines roches mères (e.g. riches en feldspath et hornblende), cette stratégie permettrait de pallier les faibles réserves de cations nutritifs disponibles dans les sols.

L'amendement affecte également les macro-invertébrés qui ont un rôle dans la dégradation de la matière organique, la formation et le maintien de la structure du sol. Quatre ans après l'amendement de 2 sites du massif vosgien, Auclerc (2012) a observé une augmentation de l'abondance, de la biomasse et de l'activité des vers de terre. D'après cette étude, les effets observés sur les sols (amélioration de la décomposition des litières, baisse de l'acidité et de la concentration en Al, augmentation du taux de saturation des bases) peuvent être liés directement à l'amendement mais aussi indirectement à l'augmentation de l'activité des vers de terre. Ce fait est confirmé par Wellbrock et Bolte (2019) : dans les sols amendés, avec des pH qui augmentent, l'activité microbienne et l'activité des vers de terre augmente.

La pratique de l'amendement des sols forestiers en France

Un développement plutôt timoré

Malgré les nombreuses études publiées mettant en avant des effets positifs de l'amendement sur les différents compartiments de l'écosystème forestier, très peu de surfaces ont été amendées en France et la pratique en gestion remonte seulement à 2007 pour les forêts publiques.

Pourtant la pratique de l'amendement est assez simple, moyennant un diagnostic préalable pour ajuster les apports d'éléments à chaque situation. À cette fin, l'unité BEF (biogéochimie des écosystèmes forestiers) d'INRAE a mis au point un outil informatique d'estimation des besoins nutritionnels des peuplements, REGESOL, qui prend en compte les stocks initialement disponibles dans les sols, les entrées et sorties d'éléments de l'écosystème ainsi que les besoins spécifiques de nombreuses essences forestières (Legout, Didier, et Nys 2014). Sur la base d'analyses de sol, REGESOL dresse un bilan des stocks d'éléments nutritifs disponibles dans les sols et calcule un bilan entrées-sorties pour les éléments Ca, Mg, K, P, ce qui permet d'optimiser l'apport des produits afin qu'il corresponde au mieux aux besoins de l'écosystème forestier. Depuis 2010, INRAE a expertisé avec REGESOL plus de 80 000 hectares de forêts en France métropolitaine, essentiellement en forêts publiques. Mais l'expertise REGESOL suscite bien moins de campagnes d'amendements que ce qui est conseillé. À titre d'exemple, des expertises ont été réalisées sur 30 000 ha entre 2010 et 2014, et un amendement était préconisé pour environ 50% des surfaces expertisées. Toutefois, seuls 2 000 ha avaient été amendés en 2014 (Nys, Legout et Jambois 2014).

Remarque : la problématique de l'amendement n'est évidemment pas l'apanage des forêts publiques mais, en forêts privées aussi, la pratique est rare et les essais peu nombreux (Charnet 2017). FCBA, le CNPF ou encore la CFBL ont publié des articles de vulgarisation pour expliquer les effets de l'amendement sur les sols et les peuplements, l'importance du diagnostic se basant sur des analyses du sol et analyses foliaires mais aussi sur l'observation de la décoloration des houppiers, de dépérissement, d'une flore acidiphile ou encore sur l'expérience locale. Chaumet *et al.* (2015), Charnet (2017) et Moulin et Paillot (2017) proposent des indications pratiques sur les sols et stades de vie de peuplement à amender, les types de produit et quantités à apporter, les méthodes d'épandage ainsi que les coûts.

Quels sont les freins ?

Le regard de la société peut être un frein à la pratique de l'amendement. La forêt est perçue comme un espace naturel qui doit être exempt de toute « artificialisation », donc d'amendement puisque c'est un apport de matière allochtone. Dans les Vosges par exemple, où les forêts sont fréquentées par de nombreux utilisateurs, il faut donc communiquer bien en amont sur les objectifs et les effets de l'amendement, avec les élus, les usagers, les associations de protection de la nature, etc.

Du côté des gestionnaires, l'habitude ou la conviction peuvent être un frein. Lors d'un séminaire chercheurs-gestionnaires sur l'acidification des

sols vosgiens en 1998, on percevait chez les forestiers de l'ONF, focalisés sur les aspects de conduite des peuplements (densité, composition), « une forte réticence aux amendements calco-magnésiens » en dépit des conseils pressants des chercheurs (Seveleder 1998). Depuis, le principe en a été plutôt bien accepté pour les forêts résineuses, dans le cadre de la restauration du fonctionnement de l'écosystème face à des problèmes de dépérissement des peuplements et dégradation de la qualité des eaux ; la proximité familière des équipes ou sites de recherche y est sans doute aussi pour quelque chose (Vosges, Ardennes, ou Breuil Chenue dans le Morvan ; voir encadré 2). Mais ailleurs, en contexte feuillu notamment, les réticences demeurent. Elles se sont même ravivées avec le développement du bois-énergie dans le cadre des politiques d'atténuation du changement climatique, et la question d'un éventuel amendement compensatoire en cas d'exportation de menus bois. Or c'est un autre problème et, d'ailleurs, l'ONF s'interdit cette pratique compensatoire et exclut l'exportation des menus bois pour les sols sensibles aux exportations des branches et feuillages (ONF, 2009). Une stratégie claire en matière d'amendement calco-magnésien aiderait sans doute à dissiper les malentendus.

2 - Retour d'expérience Breuil Chenue

La forêt domaniale de Breuil Chenue couvre 1106 ha. Dans les années 50-60, 80% de cette surface a été enrésinée, dont 600 ha en Sapin Pectiné. En 2011, une attaque de pissode du sapin, un charançon parasite de faiblesse, a induit une perte de croissance et des mortalités disséminées, à grande échelle ; la récolte des produits accidentels (sapins mourants) équivalait à la possibilité annuelle prévue par l'aménagement. Cependant, on ne voyait pas de cause évidente à l'affaiblissement des sapins, et notamment pas de stress hydrique particulier.

Un dispositif expérimental d'INRAE Nancy étant suivi tous les 28 jours depuis 1974 sur une parcelle du massif, l'unité BEF a évoqué comme facteur prédisposant une éventuelle carence en éléments nutritifs et a proposé une étude de sol avec diagnostic REGESOL sur l'ensemble des stations. L'étude, réalisée en 2012, a révélé une carence en Ca et Mg, ce qui n'est pas surprenant au vu du contexte géologique et de l'historique de la forêt (surexploitation en taillis pour l'approvisionnement en bois de chauffage pendant plusieurs siècles, reboisement après raclage de la « souille » au bull et mise en andains au milieu du siècle dernier).

La même année, des amendements ont été réalisés en priorité sur les parcelles les plus impactées par le Pissode, sauf quelques zones « témoins ». Aucune attaque n'a été notée en 2013, sauf dans les témoins. En suivant les préconisations à l'échelle parcellaire, les opérations d'amendements ont été réalisées sur l'ensemble de la forêt en plusieurs années, jusqu'en 2019.

Par manque de références pratiques, il a fallu mettre au point une technique pour l'épandage « terrestre » des matériaux préconisés : dolomie et calcaire broyé en proportions variables selon les besoins en MgO et CaO calculés pour chaque parcelle. Par facilité et compte tenu des caractéristiques de ces matériaux, l'amendement s'est fait en deux passages : l'un pour la dolomie, l'autre pour le calcaire.

Du point de vue de la certification, l'amendement est toléré, mais de façon raisonnée. PEFC, dans l'exigence 3.6 demande de ne pas recourir aux fertilisants sauf en cas de nécessité prouvée et de préférer des alternatives à l'utilisation de fertilisants de synthèse (PEFC France 2017). Le terme amendement n'est pas évoqué. Le critère 10.6 de FSC prescrit une utilisation minimisée des engrais dont l'efficacité doit être prouvée. Les amendements (10.6.4) sont utilisés de manière ponctuelle avec pour objectif de restaurer de façon durable une capacité de production dégradée. Si des dommages sont causés, leur emploi doit être arrêté et des actions doivent être mises en place pour réparer les dommages (Forest Stewardship Council 2016).

Quand ces réserves sont surmontées, l'aspect financier reste un frein majeur, et ce même si les retours d'expérience montrent qu'un seul amendement est suffisant pour une révolution forestière et peu coûteux en comparaison d'une plantation : de 350 à 500€ à l'hectare en fonction des doses et produits utilisés et des méthodes d'épandage. En forêts publiques, il reste difficile d'obtenir des crédits malgré des efforts déployés pour l'expertise, et malgré parfois des propositions de priorisation sur les zones les plus carencées. Il est également difficile de proposer un amendement aux communes en l'absence d'aide financière : le coût peut alors devenir rédhibitoire. Certaines opérations d'amendement passées ont pu être subventionnées par le Ministère de l'Agriculture au titre de la santé des forêts, mais ces financements étaient attribués au cas par cas. Une politique publique volontariste pourrait être une façon de développer la pratique de l'amendement (voir encadré 3).

Organiser le retour d'expérience

La pratique de l'amendement dans le cadre de la gestion a émergé dans les forêts publiques du Nord Est de la France à partir de 2007. Cependant la traçabilité au long cours n'est pas formellement organisée. Or, face aux enjeux de conservation ou restauration du fonctionnement des sols et des écosystèmes forestiers, le « réseau Amendement » doit pouvoir s'appuyer non seulement sur les expérimentations dûment suivies, mais

aussi sur des retours d'expérience correctement documentés. C'est pourquoi le Département Recherche et Développement Innovation de l'ONF a entrepris de recenser sous une forme homogène l'ensemble des opérations d'amendement réalisées en forêts publiques, avec les informations indispensables correspondantes.

Recensement des amendements réalisés et organisation des données

Le recensement a consisté à compléter les informations réunies par INRAE (BEF) à l'occasion des expertises REGESOL, d'une part, et de la constitution du « réseau Amendement », d'autre part, en s'appuyant sur une liste de contacts ONF impliqués dans ces dossiers. Ce socle a permis de créer une base de données qui a été renseignée en procédant par enquête auprès de Techniciens Forestiers Territoriaux, Responsables d'Unités Territoriales, responsables aménagement et responsables SIG.

Il a fallu organiser les données de façon à consigner une information aussi pertinente que possible à l'échelle de la parcelle, avec notamment les produits et doses appliqués, ainsi que la surface réellement amendée par unité de gestion. De plus, des échanges entre INRAE-BEF et ONF-RDI ont permis d'harmoniser les données, même si du fait des diverses sources d'informations tous les renseignements ne sont pas disponibles car structurés différemment selon les logiques locales.

La base de données est organisée en plusieurs parties, à différentes échelles : forêt, parcelle et unité amendée (infra-parcellaire ou multi-parcellaire). À cela s'ajoute un volet « contacts » qui permet de retracer l'origine des informations recueillies. La partie « forêt » permet de donner une vue d'ensemble de la surface expertisée et de la surface amendée par forêt, unité territoriale, voire agence ou direction territoriale. La partie « parcelle » est le niveau le plus détaillé, avec les informations essentielles caractérisant l'opération d'amendement (Tab. 1). Le cas échéant, elle est complétée dans la partie « unité amendée », lorsqu'une partie seulement de la parcelle a été amendée ou lorsque plusieurs (parties de) parcelles ont été groupées pour une même campagne d'amendement.

Informations à l'échelle de la forêt
Unité Territoriale
Code département
Nom et Identifiant National de la forêt
Forêt communale ou domaniale
Surface expertisée par INRAE (REGESOL) le cas échéant
Surface amendée, année et mois de l'amendement
Informations à l'échelle de la parcelle
Numéro de la parcelle (dans l'aménagement) et Identifiant National de la parcelle
Surface totale et surface amendée de la parcelle
Année de l'amendement
Amendement dépendant d'un essai ou de la gestion
Nom de l'essence principale de la parcelle
Lieu (carrière) de provenance des produits
Forme et quantité de chaque élément : MgO, CaO (si l'apport de CaO a été réalisé sous deux formes, détailler les deux formes et quantités respective), K ₂ O, P ₂ O ₅ .
Tonnage épandu par hectare (quantités additionnées de CaO, MgO, K ₂ O, P ₂ O ₅ et les « excipients »)

Tableau 1. Informations principales consignées dans la base de données « amendements en forêts publiques ».

La base de données est un outil « vivant » à mettre à jour en continu. Il n'existe pas à ce jour de procédure automatisée pour signaler les nouveaux amendements. Cette base de données pourra vivre grâce à la motivation des gestionnaires concernés à faire remonter au département RDI les informations des nouvelles campagnes d'amendement (cf. indications du tableau 1).

L'état des lieux en 2019

Dans le cadre des essais, plus de 700 hectares ont été amendés entre 1960 et 2005. De nombreuses essences sont concernées : épicéas, sapins, Douglas, hêtre, pin laricio, chêne rouge et sessile, châtaignier ; en peuplements purs ou mélangés. Les produits utilisés sont très divers. Ceci est dû au statut d'essai des parcelles et à l'échelle de temps entre les premiers essais et les plus récents. Les éléments les plus apportés sont évidemment Mg et Ca. La quantité totale appliquée est comprise entre 0,1 et 4 tonnes de produit par hectare ou est dosée en grammes/plant.

Dans le cadre de la gestion, 6670 hectares ont été amendés depuis 2007. Mg et Ca sont présents dans chaque campagne d'amendement. L'apport de Mg est assuré par de la dolomie à 19 ou 21% de MgO. L'apport de Ca est assuré par de la dolomie à 28, 30 ou 31% de CaO et/ou par du carbonate de calcium à 54 ou 60% de CaO. Outre ces deux éléments de base, sont parfois ajoutés du K, sous forme de chlorure de potassium à 60% de K₂O ou de sulfate de potassium à 50% de K₂O, et du P, sous forme de phosphate naturel à 28% de P₂O₅.

En général, les acteurs tentent de se rapprocher le plus possible des préconisations du diagnostic REGESOL pour réaliser leur plan d'épandage. Parfois, le choix est fait de n'apporter que Ca et Mg (les éléments K et P étant souvent assimilés à la fertilisation), au risque d'induire à long terme des carences secondaires. Le tonnage total des produits apportés varie entre 0,5 et 3,3 tonnes par hectare selon la composition des produits et les dosages préconisés. Les différents produits peuvent être épandus durant la même campagne d'amendement ou répartis sur plusieurs années.

La DT Grand Est regroupe la majorité des amendements réalisés en forêts publiques (5740 ha), essentiellement situés dans les agences Vosges Ouest, Vosges Montagne et Ardennes. D'autres campagnes d'amendement ont été menées dans les DT, notamment Bourgogne Franche Comté, sur le massif de Breuil Chenue.



© Arnaud Chassaing ONF

3 - Focus Allemagne

En Allemagne, environ 3 339 000 hectares de forêts ont été amendés depuis le milieu des années 1985. En moyenne en Rhénanie-Palatinat, 3 tonnes de dolomie sont apportées à l'hectare, avec des concentrations en MgO supérieures (+70%) à ce qui est conseillé en France. Garcia (2018) a fourni cette comparaison en se basant sur les doses conseillées dans 4 études françaises et une étude allemande.

Pousse et Nicolas (2016) rapportent que la conclusion du colloque de Berlin sur l'état des sols forestiers allemands était de poursuivre les politiques d'amendements calcaires, d'adapter l'intensité des récoltes de bois et de diversifier les essences. En effet, le ministère fédéral de l'alimentation et de l'agriculture subventionne les amendements calcaires (Garcia 2018). En forêt domaniale du Bade Wurtemberg, l'amendement est un des 18 indicateurs de gestion durable. Dans la dimension écologique de la gestion durable, le maintien sur le long terme des fonctionnalités des sols forestiers est mesuré à partir de la surface annuelle amendée. En 2009, l'effort annuel d'amendement calcaire était de 4 500 hectares avec un objectif de progression de 6% (Strittmatter 2011).

La politique volontariste de l'Allemagne concernant l'amendement montre l'intérêt que le pays porte à cette pratique.

Perspectives : Renseigner la base « Amendement » en continu, un capital précieux pour l'avenir

L'amendement est au cœur des préoccupations actuelles. En effet, il permet la restauration de la santé et de la vitalité des écosystèmes forestiers présentant des carences nutritionnelles en agissant sur le fonctionnement du sol, ce qui impacte positivement les peuplements, les cours d'eau, etc. La société porte aujourd'hui son attention sur la pérennité des écosystèmes naturels et sur les moyens d'atténuer les effets du changement climatique (séquestration du carbone par exemple). Ces faits incitent au dépassement des réticences vis-à-vis des amendements et à l'archivage des opérations afin de pouvoir suivre les effets de l'amendement et d'interpréter ses effets à long terme.

Le partage des informations avec l'unité BEF d'INRAE est capital car, en assurant le suivi à long terme des essais expérimentaux du « réseau Amendements », l'unité a une vision au long cours des amendements réalisés et de leurs effets. Ajouter à ces connaissances les pratiques de la gestion permettra de créer une synergie entre les différentes actions et visions afin de mieux définir les effets à long terme de l'amendement.

Bibliographie

Études de l'amendement à travers le monde : 18 publications pour l'actualisation des connaissances

Auclerc A., 2012. Impact d'amendements calco-magnésiens sur la diversité des macroinvertébrés de sols forestiers et sur certains processus fonctionnels associés. Cas du massif vosgien (nord-est, France). Thèse, Université de Lorraine. <http://www.theses.fr/2012LORR0056>

Beier C. M., Caputo J., Lawrence G. B., Sullivan T., 2017. Loss of ecosystem services due to chronic pollution of forests and surface waters in the Adirondack region (USA). *Journal of Environmental Management* vol. 191 pp. 19-27. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.069>

Court M., van der Heijden G., Didier S., Nys C., Richter C., Pousse N., Saint-André L., Legout A., 2017. Long-term effects of forest liming on mineral soil, organic layer and foliage chemistry: Insights from multiple beech experimental sites in Northern France. *Forest Ecology and Management* 409: 872-89. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.007>

Fiala P., Reiningger D., Samek T., 2017. Chemistry of soil environment and Norway spruce needles (*Picea Abies/L./Karst.*) On limed and control forest sites in the ore mountains (Czech Republic). *Zpravy Lesnickeho Vyzkumu* vol. 62 pp. 23-32

Huang Y.M., Ronghua K., Xiaoxiao M., Qi Y., Mulder J., Duan L., 2014. Effects of calcite and magnesite application to a declining Masson pine forest on strongly acidified soil in Southwestern China. *The Science of the Total Environment* vol. 481: pp. 469-78 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.090>

Legout A., Nys C., Didier S., Richter C., 2016. Le réseau Amendement pour le suivi sur le long terme de la restauration ou du maintien de la fertilité en forêt. *RDV techniques de l'ONF* n° 51-52 pp. 19-28

Li Z., Dai P., Wang Y., Li T., Webb A., Wang Y., Zhang B., Shi G., Kou T., Li X.-Y., 2016. Effects of liming on health and growth of young *Schima superba* trees under canopy of a *Pinus massoniana* stand damaged by soil acidification in Chongqing, China. *New Forests* vol. 47 pp. 801-13. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9545-5>

Li Z., Wang Y., Liu Y., Guo H., Li T., Li Z.-H., Shi G., 2014. Long-Term Effects of Liming on Health and Growth of a Masson Pine Stand Damaged by Soil Acidification in Chongqing, China. *PLoS One* 9 (4): e94230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094230>

Lin N., Bartsch N., Heinrichs S., Vor T., 2015. Long-term effects of canopy opening and liming on leaf litter production, and on leaf litter and fine-root decomposition in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management* vol. 338 pp. 183-90. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.029>

Long R. P., Bailey S. W., Horsley S. B., Hall T. J., Swistock B. R., Dewalle D. R., 2015. Long-term effects of forest liming on soil, soil leachate, and foliage chemistry in Northern Pennsylvania. *Soil Science Society of America Journal* vol. 79 (4) pp. 1223-36. <https://doi.org/10.2136/sssaj2014.11.0465>

Melvin A. M., Lichstein J. W., Goodale C. L., 2013. Forest liming increases forest floor carbon and nitrogen stocks in a mixed hardwood forest. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America* vol. 23 (8) pp. 1962-75

Monfort-Salvador I., García-Montero L. G., et Grande M. A., 2015. Impact of calcium associated to calcareous amendments on ectomycorrhizae in forests: A review. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* vol.15(1) pp. 217_31. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000018>

Nys C., Legout A., Jambois A., 2014. Liming against forest decline - Executive Summary. INRA : *ASIRPA-Analyse des Impacts de la Recherche Publique Agronomique*. 10 p.

Reid C., Watmough S. A., 2014. Evaluating the effects of liming and wood-ash treatment on forest ecosystems through systematic meta-analysis. *Canadian Journal of Forest Research* vol. 44 (8): pp. 867-85. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0488>

Saint-André L., 2019. Colloque 25 ans Renecofor - Session 4 - Acidification et cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. *RDV techniques de l'ONF* n° 58-59-60 p. 68-71

Thomas F. M., Zoldan J., Krug K., Schröck H.-W., 2019. Long-term effects of liming on the species composition of the herb layer in temperate Central-European forests. *Forest Ecology and Management* vol. 437 pp. 49-58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.026>

Van Der Perre R., Jonard M., Ponette Q., 2014. Des apports d'amendements pour améliorer la stabilité face aux stress hydriques. *Forêt Wallonne* n° 129 pp. 58-59

Wellbrock N., Bolte A., 2019. *Status and dynamics of forests in Germany - Results of the National Forest Inventory*. Springer Open. Vol. 237. Ecological Studies.

Autres références

Brêthes A., 2012. *Les amendements calco-magnésiens en forêt - Impact sur le fonctionnement de l'écosystème - Analyse bibliographique*. Les dossiers forestiers 22. Office National des Forêts.

Charnet F., 2017. Amendement calcique en forêt : les bases d'une pratique raisonnée. *Forêt-entreprise*, n° 235 pp. 16-17

Chaumet M., Michaud D., Cacot E., Moulin M., Gouin V., 2015. Dynamiser son sol et améliorer sa forêt avec l'amendement calcaire. FCBA, CFBL. Fiche 2p.

Environment Agency, 2018. « European Union emission inventory report 1990-2016 - Under the UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution (LRTAP) ». 6/2018. 1977-8449.

Forest Stewardship Council, 2016. Référentiel FSC® pour la Gestion Responsable des Forêts Françaises. FSC. 74 p.

García E., 2018. Amendements calco-magnésiens en forêt - Extrait en français. Trippstadt, Rhénanie-Palatinat, Allemagne : AgroParisTech-ENGREF - Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft

IGN, Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, 2015. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines / Edition 2015, 348 p.

Landmann G., 1992. DEFORPA Les conclusions - Extrait de : Les recherches en France sur dépérissement des forêts. Programme DEFORPA 2^e rapport. ENGREF 1991. *ONF - Bulletin technique* 23 (mars) pp. 45-54

Legout A., Didier S., et Nys C., 2014. REGESOL : un outil de diagnostic pour les opérations d'amendement des sols forestiers. *RFF* vol. 66(4) pp. 632-634

Moulin M., Paillot E., 2017. Amendement calco-magnésien, une expérience CFBL. *Forêt-entreprise* n°235.

ONF, 2009. Note de service n° NDS-09-T-296 - Valorisation de la biomasse et protection des sols. 4 p.

PEFC France, 2017. Règles de la gestion forestière durable – Exigences pour la France métropolitaine. PEFC. 17 p.

Pousse N., Nicolas M., 2016. Journées de restitution des résultats de suivi des sols forestiers en Allemagne (Berlin, les 18 et 19 mai 2016). Compte rendu des journées de restitution. Berlin.

Seveleder O., 1998. Acidité et acidification des sols vosgiens - Compte rendu du séminaire gestionnaires - chercheurs du 9 mars 1998. *ONF, Bulletin Technique* n°35

Strittmatter M., 2011. « Colloque interne « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité » Paris - Lundi 7 & mardi 8 mars 2011 - Les attentes de la société : l'exemple du Bade-Wurtemberg ». *Rendez-Vous Techniques* Edition exceptionnelle pp. 32-36

PULLULATION DE HANNETON EN FORÊT : COMMENT FAIRE FACE ?

© Jérémy Cours, ONF



DOSSIER

Le hanneton est un coléoptère familier, dont on sait l'appétit des adultes pour les feuilles des arbres, et celui des vers blancs pour les racines... Mais depuis une quinzaine d'années, il pullule dans certains massifs au point de compromettre le renouvellement et menacer même la survie des peuplements adultes. Une situation que d'autres pays européens connaissent déjà depuis longtemps. Chercheurs et forestiers de divers horizons, réunis en atelier à Nancy en octobre 2018, ont confronté leurs expériences et connaissances pour y faire face. L'essentiel est à lire dans ce dossier.

- 12 L'atelier européen BENCHAFOR face au problème hannetons : situation, bilan des connaissances, réflexion pour la gestion**
(Introduction de la rédaction)
- 13 Biologie des hannetons : bilan des connaissances**
Par Louis-Michel Nageleisen et Jérémy Cours
- 18 Situation des forêts européennes vis-à-vis des hannetons : impacts sur les peuplements et impasses en matière de gestion forestière**
Par Régine Touffait
- 26 Focus - Les solutions techniques existantes permettent-elle de s'affranchir des dégâts de hannetons en plantation ?**
Par Florentin Madrolles
- 32 Écologie de l'insecte – Mieux comprendre la niche du hanneton forestier : une étude ONF en 2018 dans les Vosges du Nord**
Par Jérémy Cours
- 38 Écologie de l'insecte – Arbres ou autres plantes défavorables au développement des hannetons : expérimentations en Pologne**
Par Régine Touffait
- 41 Recommandations pratiques pour les gestionnaires et perspectives**
Par Régine Touffait, Jérémy Cours et Vincent Boulanger

L'ATELIER EUROPÉEN BENCHAFOR FACE AU PROBLÈME HANNETONS : SITUATION, BILAN DES CONNAISSANCES, RÉFLEXION POUR LA GESTION

Le hanneton forestier est un Coléoptère connu pour les dommages infligés aux écosystèmes forestiers, en particulier sur sols sableux. Si les adultes provoquent des défoliations spectaculaires, les larves, en se nourrissant des racines, occasionnent des dégâts considérables dans les régénérations, et leur impact sur la survie des arbres adultes n'est peut-être pas négligeable. Alors que les pays d'Europe de l'Est sont confrontés à des infestations récurrentes depuis les années 1960, la situation en France semble être passée d'endémique à épidémique dans les 15 dernières années, avec des impacts sévères signalés dans les massifs de Picardie et du Nord Alsace, plongeant les forestiers dans un certain désarroi.

Dans ce contexte, l'ONF a animé en 2018-2019 le **projet BENCHAFOR** (BENCHmarking sur l'écologie des HAnnetons pour répondre aux enjeux de renouvellement des FORêts en crise). Ce projet, conduit en partenariat avec l'unité mixte de recherche Ecologie et Ecophysiologie Forestières (désormais intégrée à l'UMR SILVA – INRAE, AgroParisTech, Université de Lorraine) et soutenu par le Labex ARBRE, cherchait à réunir les connaissances scientifiques sur la biologie du hanneton et à partager l'expérience des pays européens confrontés aux pullulations. Au-delà, BENCHAFOR vise la constitution d'un réseau de compétences européennes.



© Luc Croisé, ONF

L'atelier européen BENCHAFOR

C'est ainsi que, du 2 au 4 octobre 2018, le site INRA de Nancy a accueilli une quarantaine d'acteurs de la forêt et de la recherche pour échanger sur la situation épidémique de hannetons dans les forêts sableuses de Picardie, des Vosges du Nord, d'Alsace et plus largement dans d'autres pays européens. Aux côtés des experts du Département de la Santé des Forêts (ministère de l'Agriculture), des collègues de recherche & développement et des gestionnaires forestiers, deux chercheuses de l'Institut Polonais de la Recherche Forestière ainsi qu'un scientifique allemand ont exposé l'état des connaissances dans leur pays ainsi que l'état des recherches liées aux facteurs pouvant influencer la dynamique des populations. Le cas des forêts hongroises a aussi été présenté. Illustrées par des visites en forêts d'Ingwiller et de la Petite Pierre, les réflexions de cet atelier ont contribué à finaliser un guide technique de gestion adaptative des coupes et des travaux à destination des gestionnaires de l'ONF.

Le présent dossier restitue l'essentiel de l'atelier BENCHAFOR, sans prétention d'exhaustivité. D'une part il synthétise les principales connaissances acquises, utiles à la conception d'une gestion adaptative des peuplements. D'autre part il retrace plus en détail les études de l'ONF dans les forêts concernées.

Remerciements

Nous remercions les intervenants dont les présentations lors de l'atelier BENCHAFOR ont largement alimenté ce dossier :

Lidia Sukovata, Forest research institute, Pologne

Marzena Niemczyk, Forest research institute, Pologne

Horst Delb, Forest Research Institute of Baden-Württemberg, Department of Forest Protection, Allemagne

Louis-Michel Nageleisen, expert entomologiste au Département de la santé des forêts du Ministère chargé des forêts, France

Marine Roussel, cheffe de projet aménagement à l'agence ONF de Picardie, France

Benoît Donze, chef du service forêt de l'agence ONF Nord-Alsace, France

Erwin Ulrich, chargé de recherche à l'ONF, France

István Babics, ZALAERDŐ Zrt. (Forestry company), Hongrie

Nathalie Bréda, Directrice de recherche, INRA, UMR Ecologie et écophysiologie forestière, France (aujourd'hui : INRAE, UMR Silva)

Vincent Boulanger, responsable du pôle ONF Recherche-développement-innovation de Fontainebleau-Compiègne, France

Régine Touffait, experte nationale travaux à l'ONF, France

Jérémy Cours, apprenti ingénieur forestier AgroParisTech/ ONF, France

BIOLOGIE DES HANNETONS : BILAN DES CONNAISSANCES

Louis-Michel Nageleisen

MAA – Département Santé des Forêts

Jérémy Cours

AgroParisTech & ONF- Direction Forêts et Risques Naturels

Avant de parler des problèmes de pullulation des hannetons en forêt, quelques rappels indispensables : de quelles espèces parle-t-on ? Quel est leur cycle biologique ? Et la dynamique des populations ?

Les hannetons adultes du genre *Melolontha* sont des coléoptères d'assez grande taille, bien connus dans l'espace rural, qu'ils soient sous forme de larves ou adultes. Ils appartiennent à la grande famille des scarabéidés (*Scaraboeidea*), laquelle comprend environ 15 000 espèces de par le monde, phytophages (*melolonthidae*, *cetoniidae*, *lucanidae*...) ou coprophages (bousiers tel que les *geotrupidae*). La famille des scarabéidés se distingue par les antennes en forme de massue, composées de feuillets s'ouvrant en éventail. Les larves sont des vers blancs qui vivent dans le sol, ou dans le terreau des cavités du tronc ou du bois en décomposition. Pour celles du sol, elles font partie des insectes qui peuvent causer des dommages importants dans les domaines agricole et forestier (Nageleisen 2013).

En milieu forestier, on rencontre deux espèces : le hanneton forestier (*Melolontha hippocastani*), plutôt en cœur de massif, et le hanneton commun (*Melolontha melolontha*), plutôt en lisière. Le cycle biologique du hanneton forestier s'étend sur 4 ans et celui du hanneton commun sur 3 ans. Ils comportent classiquement deux phases distinctes : une phase adulte aérienne très courte (3 à 6 semaines) et une phase souterraine beaucoup plus longue (3 à 4 ans). Autrement dit, l'essentiel de la vie des deux espèces se déroule sous terre. De ce fait, certains dégâts en forêt sur la régénération par exemple ne sont pas associés immédiatement à la présence du hanneton

Anatomie et physiologie

Adultes

Les hannetons adultes sont des insectes assez grands, 2 à 3 cm. Leur morphologie est caractéristique des coléoptères scarabéidés avec des antennes en forme de massue.

Le hanneton commun est en moyenne légèrement plus grand que le hanneton forestier. La coloration diffère aussi légèrement, le hanneton commun étant plus jaunâtre que le hanneton forestier qui, lui, est de couleur brune rougeâtre (mais ce caractère est très fluctuant selon les individus et reste peu fiable). Le pygidium (extrémité de l'abdomen) est l'élément le plus discriminant entre les deux espèces, celui du hanneton commun étant plus long et d'une forme différente de celui du hanneton forestier (Fig. 1 et 2).



Figure 1. Différences morphologiques entre d'une part le hanneton forestier et le hanneton commun et d'autre part entre le mâle et la femelle (Novák, 1986).

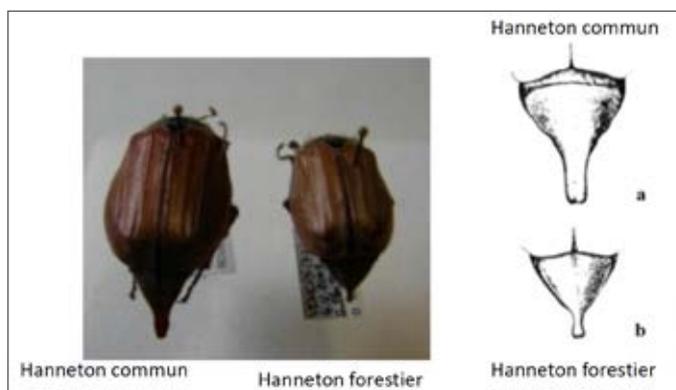


Figure 2. Comparaison de la taille du pygidium du hanneton commun et forestier (Schwenke, 1974).

On remarquera aussi la différence de taille illustrée ici entre les deux espèces, le hanneton commun étant plus imposant que le hanneton forestier.

Outre ces différences entre les deux espèces, il existe des différences au sein même des espèces. Dans les deux cas, les femelles sont plus grandes que les mâles, leurs massues antennaires sont plus courtes de même que leur pygidium, plus petit que celui des mâles (Fig. 1 et 3 ; Tab. 1 ; Nageleisen, 2013). Les antennes plus grandes des mâles leur permettent de suivre les phéromones libérées par la femelle avant l'accouplement ainsi que les composés volatils émis par les feuilles endommagées (Ruther et al. 2000).

Larves

Les larves sont des vers blancs (larves mélolonthiformes), c'est-à-dire des larves blanches, arquées, avec un abdomen renflé à l'extrémité (Fig. 4). La tête chitineuse ou capsule céphalique est bien visible et dotée de fortes mandibules permettant à la larve de broyer les tissus racinaires des végétaux consommés. Le thorax porte 3 paires de pattes articulées bien visibles. Les hannetons passent par 3 stades larvaires et la taille de la larve augmente après chaque mue : 1^{er} stade larvaire (L1) = 1 cm, 2^e stade (L2) = 2 cm et 3^e stade (L3) = 3 à 4 cm (Tab. 2). Au moment de la mue, seule la largeur de la capsule céphalique permet de différencier les stades car la longueur du corps n'est pas encore significativement différente. Il est impossible dans la pratique de différencier les 2 espèces au stade larvaire.

Par ailleurs, les larves de hanneton ne sont pas les seuls vers blancs que l'on peut rencontrer dans les écosystèmes forestiers. En effet, l'ensemble des espèces de la famille des scarabéidés donne naissance à ces vers blancs arqués en « C ». Et s'il est très difficile de distinguer les deux espèces de hanneton dont il est question ici, il est possible de distinguer le genre *Melolontha* d'autres genres de la famille des scarabéidés. Pour cela, il faut se munir d'une simple loupe et vérifier la fente anale de la larve. Les larves de genre *Melolontha* se distinguent par la présence de deux rangées de poils de part et d'autre de la fente anale. Cette dernière est visible au niveau de l'extrémité de l'abdomen de la larve (Fig. 5 et 6).

Cycles biologiques

La principale différence entre le hanneton forestier et le hanneton commun est la durée du cycle biologique de chacune des espèces. Celui du hanneton forestier se déroule sur 4 années de développement tandis que celui du hanneton commun se déroule sur 3 années. Dans le futur, le réchauffement climatique pourrait peut-être modifier la durée des cycles biologiques. La température a une très grande importance dans le développement des insectes puisque leur température corporelle varie avec celle du milieu dans lequel ils vivent (Marçais, Bouhot-Delduc, Le Tacon 2000). Ainsi, par exemple, il est rapporté en Suisse pour le hanneton commun que le cycle traditionnel de 3 ans est passé, lors de la canicule de 2003, à 2 ans pour 15 à 20% des populations (Duelli 2007).

Autre différence majeure : le lieu de développement larvaire et le choix du lieu de ponte par la femelle hanneton adulte. Le lieu de ponte est généralement prairial et donc essentiellement hors forêt pour le hanneton commun tandis qu'il est forestier pour le hanneton forestier. Le hanneton commun préfère les sites à températures tempérées et avec une certaine humidité du sol, sans excès cependant (Nageleisen 2013). Le hanneton forestier est adapté à une plus grande diversité d'habitat et il se maintient sans difficulté dans des sites à climats secs et aux sols sableux.

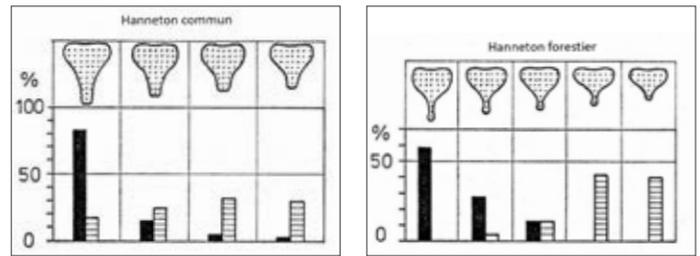


Figure 3. Différence de taille du pygidium entre le mâle (barre noire) et la femelle (barre hachurée) du hanneton commun, à gauche, et du hanneton forestier, à droite (Schwenke, 1974).

Stade	Largeur capsule céphalique		Longueur moyenne de la larve
	<i>M. hippocastani</i>	<i>M. melolontha</i>	
L1	2,6 mm	2,7 mm	10 mm
L2	4,2 mm	4,5 mm	20 mm
L3	6,5 mm	6,9 mm	30 à 40 mm

Tableau 1. Caractéristiques de différenciation morphologique des stades de développement du hanneton forestier et du hanneton commun.



Figure 4. Les trois stades larvaires des deux espèces de hanneton (Novák, 1986).

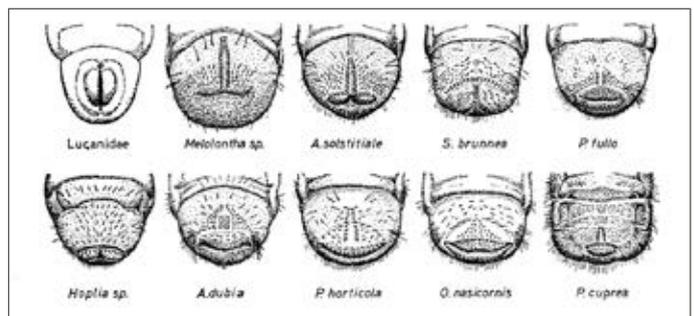


Figure 5. Fentes anales de différentes espèces de coléoptères scarabéidés (Schwenke 1974).

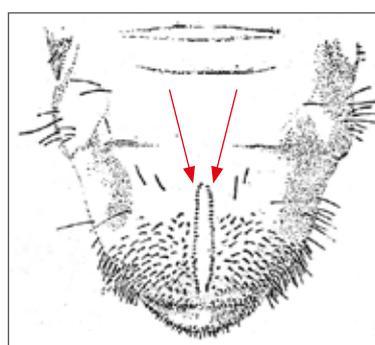


Figure 6. Fente anale d'une larve de hanneton commun (Hurpin 1962). On remarque les deux rangées de poils de chaque côté de la fente anale (flèches).

Les mâles émergent les premiers, quelques jours avant les femelles (Wagenhoff, Blum, Delb 2014). Au moment de l'accouplement, ils s'orientent grâce à des composés chimiques (*green leaf volatiles*) émis par les feuilles consommées par les insectes femelles et grâce à une phéromone sexuelle (1,4-benzoquinone) émise par ces mêmes femelles (Ruther *et al.*, 2000 ; Hegedüs *et al.*, 2006). « Les chênes (chênes sessiles, pédonculé et rouge d'Amérique) sont les plus sévèrement défoliés, suivis par le hêtre commun [...] qui est également consommé tandis que le charme commun et le bouleau verruqueux le sont de façon mineure. » (Wagenhoff, Blum, Delb 2014). S'ensuit une période d'alimentation « de deux ou trois semaines où les insectes dévorent les feuilles et les femelles forment les œufs » (Nageleisen 2013). Cette phase est importante pour les femelles car leur fertilité est liée à leur gain en poids (Wagenhoff, Blum, Delb 2014). Lorsqu'elles sont prêtes, elles effectuent en fin de journée, peu avant le coucher du soleil, le vol de ponte et s'enterrent pour pondre. Le reste du temps, les hannetons adultes restent accrochés aux feuilles des arbres qu'ils dévorent. Généralement, la ponte est à faible distance du lieu d'alimentation (Švestka 2006).

Les femelles réémergent ensuite du sol pour une seconde phase d'alimentation et de maturation qui peut s'achever par une nouvelle ponte. Quelques-unes ressortent pour un troisième épisode d'alimentation et de maturation afin de réaliser une troisième ponte. Les femelles pondent en moyenne 24 ± 14 œufs à la première ponte, nombre qui décroît aux pontes suivantes ; un tiers des femelles peut faire une 2^e ponte (16 ± 8 œufs) (Schwenke, 1974). Au total, une femelle pondra environ une trentaine d'œufs. Sous des conditions similaires, les femelles du hanneton commun pondent plus en profondeur que celles du hanneton forestier. On sait que le hanneton commun peut parcourir 3 km en vol et on peut supposer que le hanneton forestier arrive à des performances proches. En cas de manque de nourriture, cela laisse imaginer la distance que certaines cohortes peuvent parcourir pour retrouver de bonnes conditions d'alimentation. C'est par exemple ce qui a été observé en forêt domaniale d'Ingwiller (67) où, en 2015, le débourrement des chênes a été précoce. Lorsque les hannetons ont émergé de terre, les feuilles des chênes en exposition chaude étaient déjà bien formées et donc trop concentrées en tannins au goût des hannetons. De ce fait, certaines populations se sont déplacées vers des zones où le développement des chênes était plus tardif, c'est-à-dire principalement les fonds de vallons plus froids en sortie d'hiver (L.M. Nageleisen, comm. pers.).

Après la ponte, le développement des œufs jusqu'à l'éclosion dépend de la température et de l'humidité du sol, et dure généralement 40 à 50 jours (Švestka 2007). Le premier stade larvaire (stade L1) dure ensuite 10 mois, la larve se nourrit principalement dans l'humus de racines fines (Sukovata *et al.* 2015a). Sous l'effet cumulatif des ennemis naturels et des conditions défavorables, c'est durant les deux premières années que la population perd la plus grande part de l'effectif de larves : Švestka parle en 2006, en se basant sur Kratochvíl *et al.* (1953), de 90 à 93% de perte pour les seuls stades L1 et L2 ; seulement 2 à 3% des larves issues des pontes atteindront leur développement complet (Švestka 2006). L'arrêt du développement se produit vers la mi-octobre. Les vers blancs s'enfoncent en profondeur (50-60 cm, parfois jusqu'à 150 cm) au stade L1 et demeurent inactifs jusqu'à la mi-avril. Ils remontent alors vers les couches superficielles du sol (5 à 20 cm ; Švestka, 2007). La mue au deuxième stade (L2) se produit en début d'été. Les larves « s'enfoncent à nouveau dans le sol pour hiberner à l'approche des rigueurs de l'hiver » (Nageleisen 2013).

Troisième et quatrième années

Les larves L2 remontent au printemps suivant et la mue de L2 en L3 a lieu en juin. C'est aux stades L2 et L3 que les larves causent le plus de dégâts, qu'elles sont les plus voraces (surtout L3) : elles se nourrissent des racines fines et des racines plus grosses des arbres (Švestka 2007). La larve de stade L3 se nourrit ainsi jusqu'à avoir accumulé à l'automne assez de réserves pour passer l'hiver et se préparer à la nymphose qui aura lieu l'année suivante (Nageleisen 2013). De même que les hannetons adultes mâles perçoivent des composés volatils émis par les feuilles consommées, il a été démontré que les larves répondent, grâce à leurs antennes, à des composés organiques volatils (COV) produits par les racines endommagées (de chêne, dans l'expérience), essentiellement de l'eucalyptol et de l'anisole (Weissteiner *et al.* 2012). Les vers s'enfouissent de nouveau en profondeur en octobre et hibernent jusqu'au printemps suivant (mi-avril) ; ils remontent alors pour une période d'activité assez courte (2 mois) avec un appétit restreint. À ce stade, les larves sont parvenues « à leur complet développement » et s'enfouissent pour aménager « une loge où s'accomplit la métamorphose. » Cette dernière phase « dure deux mois : le hanneton est formé dans le courant d'août, mais il reste dans sa loge nymphale » (Nageleisen 2013). Il ne ressortira qu'au printemps suivant pour le vol préalimentaire lors des premières chaleurs.

Dynamique de population

Outre les cycles biologiques de 3 ou 4 ans, les hannetons commun et forestier semblent liés à des cycles démographiques plus longs. Ces cycles, de 30 à 40 ans (Billamboz 2014), sont liés au développement des populations de hanneton suivant une stratégie dite « *r* » (MacArthur et Wilson 1967). Les espèces adoptant la stratégie *r* (ou stratégie reproductive) cherchent à compenser la forte probabilité de mortalité de chaque individu – c'est le cas des hannetons – par une très forte reproduction. Plus généralement, cette stratégie de développement démographique mène à une forte augmentation du nombre d'individus puis à un déclin de la population par quelque mécanique de régulation suite à l'augmentation de la densité de prédateurs, de parasites ou suite à la surexploitation du milieu (Otto 1998) expliquant ces cycles de 30 à 40 ans. Néanmoins, dans la vallée du Rhin, en Allemagne, une pullulation de hanneton forestier est observée depuis une quarantaine d'années et reste aujourd'hui d'actualité (H. Delb, atelier BENCHAFOR ; Fig. 8). Concernant l'exemple de la forêt de Bienwald (Allemagne – Rhénanie-Palatinat), on est frappé par ailleurs de la vitesse d'expansion des zones infestées à partir des années 2000. Dans cette même forêt, le FVA (l'institut de recherche et d'expérimentation forestière allemand) a mesuré des distances de dispersion des populations de hanneton forestier allant jusqu'à 1 100 mètres entre 2 cycles de développement (4 ans) avec des records entre 2 100 et 2 500 mètres (H. Delb, atelier BENCHAFOR).

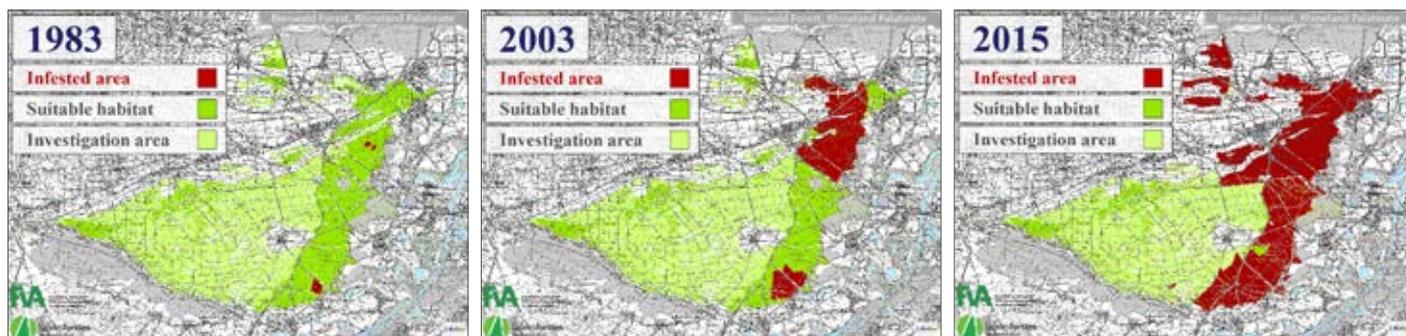


Figure 8. Dynamique d'infestation de la forêt de Bienwald (Allemagne – Rhénanie-Palatinat) en 1983, 2003 et 2015.

En rouge : la zone infestée ; en vert plus foncé : les habitats favorables au hanneton ; en vert clair : la zone de surveillance. Figure issue de la présentation de H. Delb à l'atelier BENCHAFOR.

Références

- Billamboz A., 2014. Dendroarchaeology and cockchafers north of the Alps: Regional patterns of a middle frequency signal in oak tree-ring series. *Environmental Archaeology* vol. 19, pp. 114-123
- Duelli P., 2007. Certains l'aiment chaud : Insectes en augmentation. *Hotspot* vol. 16, pp. 12-13
- Hegedüs R., Horváth Á., Horváth G., 2006. Why do dusk-active cockchafers detect polarization in the green? The polarization vision in *Melolontha melolontha* is tuned to the high polarized intensity of downwelling light under canopies during sunset. *Journal of Theoretical Biology* vol. 238, pp. 230-244
- Hurpin B., 1962. Super-famille des Scaraboidea, in: *Entomologie Appliquée à l'agriculture. Tome I - Coléoptère*. Masson Ed, Paris, pp. 24-204
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Marçais B., Bouhot-Delduc L., Le Tacon F., 2000. Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et les insectes ravageurs des forêts. *Revue Forestière Française* 52 (Numéro spécial), pp. 99-118
- Nageleisen L.-M., 2013. Note technique - Les hannetons en forêt. Ministère de l'agriculture et de l'alimentation – Département santé des forêts
- Novák V., Hrozinka F., Starý B., 1986. *Atlas schädlicher Forstinsekten*. Ferdinand Enke Verlag.
- Otto H.-J., 1998. *Écologie forestière*. IDF-Institut pour le développement forestier
- Ruther J., Reinecke A., Thiemann K., Tolasch T., Francke W., Hilker M., 2000. Mate finding in the forest cockchafer, *Melolontha hippocastani*, mediated by volatiles from plants and females. *Physiological Entomology* vol. 25, pp. 172-179
- Schwenke W., 1974. *Die forstschädlinge Europas, Zweiter Band : Käfer*. Verlag Paul Parey, Hamburg et Berlin
- Sukovata L., Jaworski T., Karolewski P., Kolk A., 2015a. The performance of *Melolontha* grubs on the roots of various plant species. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* vol. 39, pp. 107-116
- Švestka M., 2006. Distribution of tribes of cockchafers of the genus *Melolontha* in forests of the Czech Republic and the dependence of their swarming on temperature. *Journal of Forest Science* vol. 52 (11), pp. 520-530
- Švestka M., 2007. Ecological conditions influencing the localization of egg-laying by females of the cockchafer (*Melolontha hippocastani* F.). *Journal of Forest Science* vol. 53 (Special Issue) pp. 16-24
- Wagenhoff E., Blum R., Delb H., 2014. Spring phenology of cockchafers, *Melolontha* spp. (Coleoptera : Scarabaeidae), in forests of south-western Germany : results of a 3-year survey on adult emergence, swarming flights, and oogenesis from 2009 to 2011. *Journal of Forest Science* vol. 60, pp. 154-165
- Weissteiner S., Huetteroth W., Kollmann M., Weißbecker B., Romani R., Schachtner J., Schütz S., 2012. Cockchafer Larvae Smell Host Root Scents in Soil. *PLOS ONE* vol. 7 (10), pp. 1-12

SITUATION DES FORÊTS EUROPÉENNES VIS-À-VIS DES HANNETONS : IMPACTS SUR LES PEUPELEMENTS ET IMPASSES EN MATIÈRE DE GESTION FORESTIÈRE

Régine Touffait

ONF, Direction Forêts et Risques Naturels

Nous ne présentons pas ici un panorama homogène des forêts européennes confrontées aux dégâts de hannetons, mais une sorte de pêle-mêle. On y trouve la présentation des deux principaux foyers français et les tableaux plutôt sombres qu'ont brossés les chercheurs et forestiers de pays très concernés, qui tentent de lutter depuis longtemps : l'Allemagne, la Pologne et la Hongrie.

Les hannetons (forestier et commun) sont des coléoptères connus pour les dommages infligés aux écosystèmes forestiers européens. Les adultes provoquent des défoliations spectaculaires ; les larves, en se nourrissant des racines des arbres, occasionnent des dégâts importants dans les régénérations et entraînent probablement aussi un dépérissement chez les arbres adultes, en combinaison avec d'autres facteurs.

Alors que les pays d'Europe de l'Est sont confrontés à des infestations récurrentes depuis les années 1960, en France la situation semble être passée d'endémique à épidémique dans les 15 dernières années, avec des impacts sévères signalés dans les forêts publiques de Picardie (25 000 ha), des Vosges du Nord (26 000 ha) et de Haguenau (7 000 ha). Une situation de crise sanitaire a été déclenchée par les services locaux de l'ONF en 2014 (Alsace) et en 2016 (Picardie).

Cet article en forme de patchwork agrège en les résumant les diverses présentations de l'atelier BENCHAFOR sur la situation des forêts vis-à-vis des hannetons. Marine Roussel et Benoît Donze ont présenté la situation en forêt de Compiègne et dans l'Est de la France. Les situations en Pologne et en Allemagne ont été commentées respectivement par Lidia Sukovata et Horst Delb. Erwin Ulrich a fait état de la situation en Hongrie après des échanges avec István Babics.

En France

Nord-Est de la France : les forêts des Vosges du Nord et de la plaine du Rhin

Dans l'est de la France (forêts des Vosges du Nord et forêt indivise de Haguenau), les sols sableux issus du grès rose des Vosges sont aussi favorables aux larves de *Melolontha*. Les peuplements y sont composés majoritairement d'un mélange de hêtre, de chêne et de pin sylvestre, et le renouvellement se fait essentiellement par régénération naturelle. Cependant, les semis disparaissent au fur et à mesure de leur apparition ou de leur croissance, leur système racinaire étant dévoré par les larves (Fig. 1).

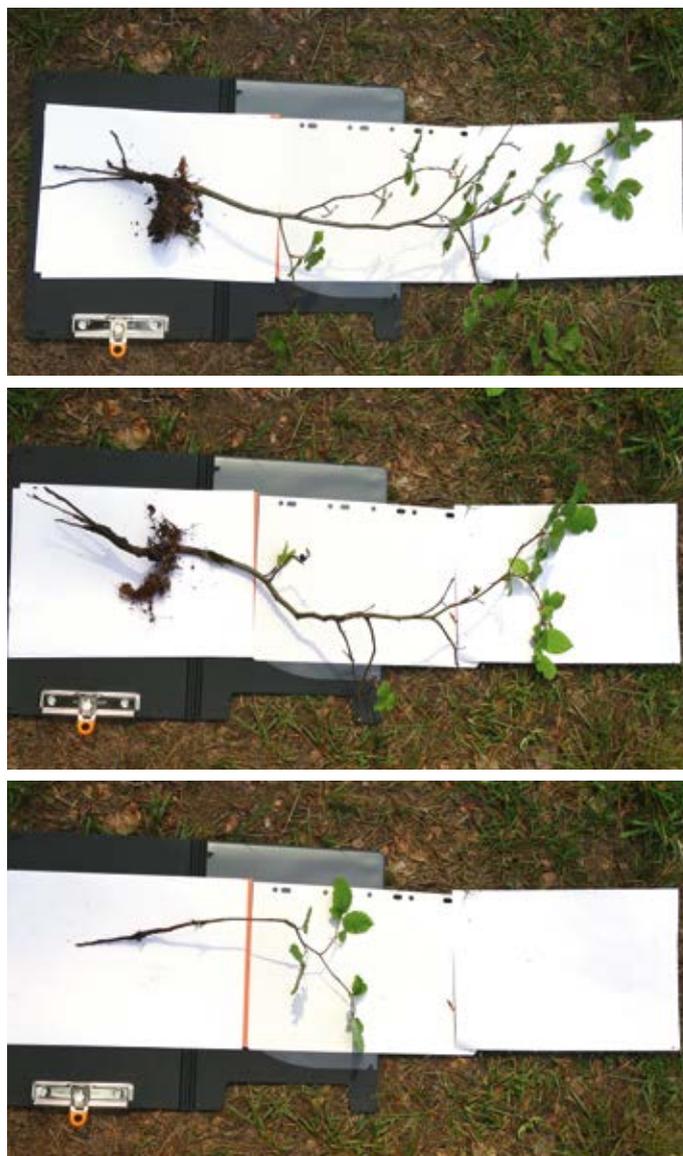


Figure 1. Exemples de consommation racinaire sur des semis de tailles différentes dans les Vosges du Nord en 2018.

© Jérémie Cours, ONF

Dans les Vosges du Nord, la présence du coléoptère est ancienne et des défoliations importantes ont été notées en 1933 (en forêt de Baerenthal) ou encore en 1980. Cependant les dégâts sur semis et fourrés sont mentionnés depuis 2000 et semblent marquer le début de la phase épidémique observée aujourd'hui.

Dans la forêt indivise d'Haguenau, l'INRA constatait une « pullulation de vers blancs » en 1953 et un vol en 1954. L'abondance exceptionnelle était décrite comme ayant lieu dans les parcelles sableuses non hydromorphes du massif forestier. Une carte de présence des insectes adultes avait alors été réalisée (Couturier et Robert, 1956 ; Fig. 2).

Suite aux premières alertes en 2000 et à l'installation avérée d'une phase épidémique en 2007, une carte similaire a été réalisée dans les forêts des Vosges du Nord à la différence qu'elle représente les zones de présence des larves de hanneton forestier au 3^e stade (L3). Elle est issue d'un important travail de prospection réalisé en 2014 puis poursuivi en 2018 afin d'évaluer l'extension de l'espèce à la suite du vol d'émergence de 2016 (Fig. 3).

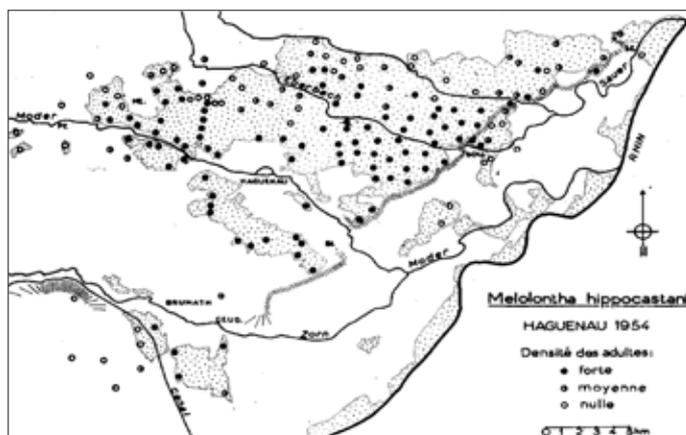


Figure 2. Carte de présence (avec échelle d'abondance) des hannetons adultes en forêt indivise de Haguenau et alentours (Couturier et Robert, 1956).

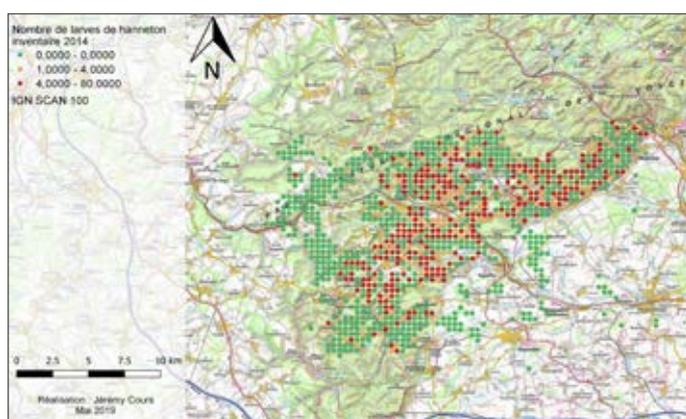


Figure 3. Carte de présence des larves de hanneton au stade L3 dans les forêts du massif des Vosges du Nord en 2014.

Par ailleurs, dans les mêmes forêts du nord des Vosges, 10 placettes ont été mises en place à l'initiative du DSF et de l'INRA Champenoux, pour observer les différences dans l'évolution des peuplements selon que le milieu est infesté ou non : 5 placettes en zone infestée par le hanneton et 5 autres dans la zone non-infestée, dans des peuplements et stations similaires (Serre, 2017). Une équipe de l'INRA a évalué l'impact des

larves sur la biomasse de racines fines des arbres adultes entre mai et juin 2017. Les résultats, cohérents avec la littérature, montrent que la quantité de biomasse racinaire en zone infestée par les larves est très inférieure à celle de la zone non infestée (perte d'au moins 60% ; Serre, 2017). De plus, les arbres de la zone infestée montrent une dégradation marquée de l'état sanitaire de leurs houppiers, alors que ceux de la zone non-infestée ne se dégradent pas (L.M. Nageleisen, comm. pers.).

En Picardie

La forêt domaniale de Compiègne (14 357 ha) est la plus grande forêt au Nord de Paris. C'est une forêt de plaine productive, malgré des sols sableux pour la moitié de sa surface, composée pour l'essentiel de feuillus indigènes (hêtre 40%, chênes 27%, charme 10%), avec quelques peuplements de résineux « acclimatés » (10%).

L'aménagement pour la période 2012-2031 prévoit de renouveler 15% des peuplements au rythme de 110 ha/an, dont 50 ha par plantation de chêne sessile, l'avenir du hêtre étant compromis par le changement climatique. Cependant les forestiers doivent composer avec des facteurs très contraignants : sécheresse printanière ou estivale sur sable, engorgement hivernal, végétations concurrentes bloquantes (graminées, fougère-aigle, *Prunus serotina*). Une difficulté supplémentaire est apparue (ou réapparue ?) en 2015 avec la découverte de nombreuses larves de hannetons dans le sol alors que le taux d'échec des plantations de chênes était important. Précédemment, les premiers signalements de hanneton adultes en Picardie, dans la base de données du DSF datent de 2004 (Gaudry *et al.*, 2017).

En 2017, un bilan des plantations réalisées entre 1999 et 2015 (37 ha diagnostiqués) a révélé que 50% des plantations de chêne sessile présentaient un taux de reprise inférieur à 40%. Les causes sont multifactorielles. Certaines stations, limites dans le passé, s'avèrent désormais inadaptées (même pour le chêne sessile) compte tenu du réchauffement climatique. Et la consommation des racines des plants par les larves aggrave la vulnérabilité face aux sécheresses estivales. Les gestionnaires se heurtent alors à de telles difficultés techniques pour acquiescer les régénérations que les objectifs de renouvellement deviennent intenables. Outre ce bilan des plantations, différentes études de terrain ont été menées en 2016 et 2017. L'objectif était de mieux caractériser les phénomènes auxquels on était confronté et d'expérimenter différentes modalités de plantation dans l'espoir de trouver des solutions favorables à une moindre exposition des plants au « risque hanneton ».

La première étude, conduite entre 2016 et 2017, visait à décrire le dépérissement en forêt de Compiègne en s'appuyant au protocole DEPEFEU (établi par le DSF- Département Santé des Forêts du Ministère chargé des forêts). Elle a montré que 9% de la surface était en dépérissement « modéré » et 22% en dépérissement « fort » (Fig. 1) et fait apparaître différents facteurs tels que la prépondérance du chêne pédonculé ou encore l'âge avancé des peuplements. Il se trouve aussi que les zones où le dépérissement est le plus important correspondent aux zones de forte présence du chêne. Les gestionnaires ont conclu à la nécessité de suivre l'évolution du phénomène et de régénérer autant que possible les peuplements dépérissants avant disparition des arbres semenciers. Mais la présence du hanneton est manifestement un facteur aggravant du dépérissement, et qui complique la concrétisation de l'objectif de renouvellement.

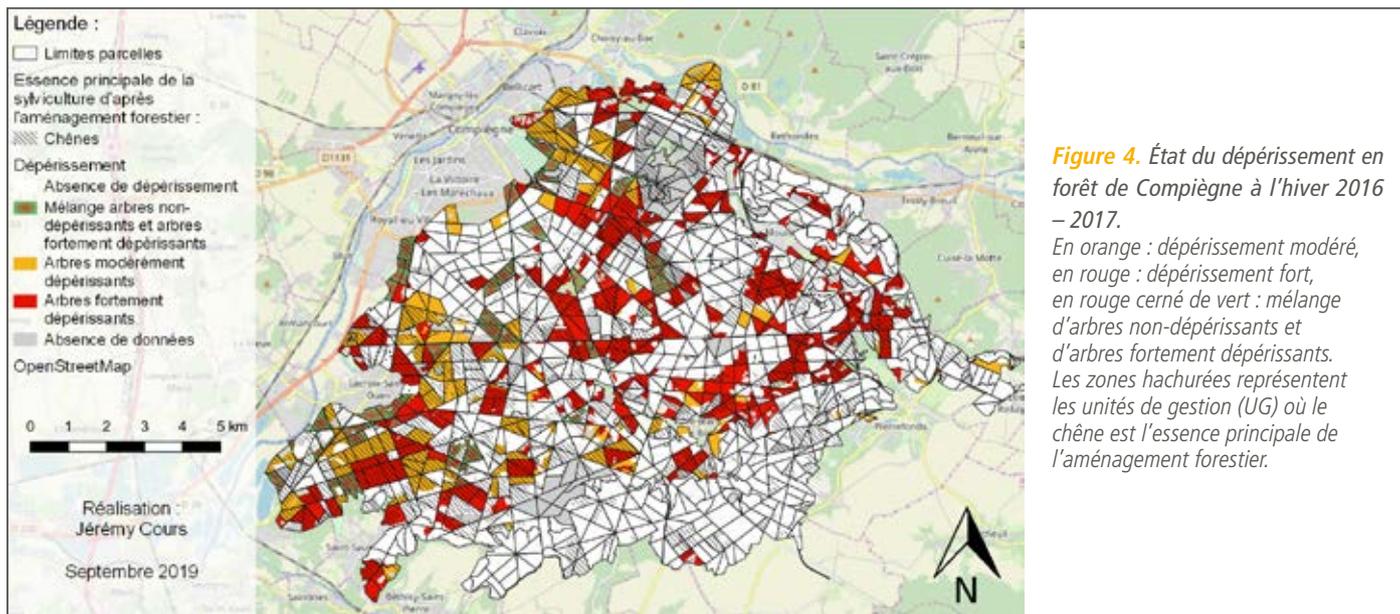


Figure 4. État du dépérissement en forêt de Compiègne à l’hiver 2016 – 2017. En orange : dépérissement modéré, en rouge : dépérissement fort, en rouge cerné de vert : mélange d’arbres non-dépérissants et d’arbres fortement dépérissants. Les zones hachurées représentent les unités de gestion (UG) où le chêne est l’essence principale de l’aménagement forestier.

Par ailleurs, au moment du vol d’émergence du hanneton en 2016 à Compiègne, une campagne d’observation a été menée en partenariat avec plusieurs associations locales pour appréhender les zones privilégiées par les femelles adultes pour la ponte. Deux fois par semaine, sur une période de 23 jours, les observateurs ont constaté l’acte de ponte des femelles sur 57 placettes de 1 are, implantées en forêts domaniales de Compiègne et Laigue dans des parcelles en régénération caractérisées par des types de végétation différents. Les observations se faisaient pendant deux heures et simultanément sur l’ensemble de ces milieux, chaque placette étant « couverte » par un groupe de personnes chargées de constater l’entrée des insectes dans le sol. Une placette était abandonnée dès qu’à l’issue d’une séance on avait cumulé plus de 10 entrées dans le sol, le site étant alors considéré comme infesté. Inversement, tant que les constatations cumulées n’avaient pas atteint 10 pontes, les observateurs revenaient sur la placette à la séance suivante. L’un des résultats est le faible nombre de pontes dans le recrû forestier (principalement de la régénération de chêne, charme commun et de hêtre commun). Au contraire, les pontes étaient très nombreuses dans les zones les plus accessibles (Fig. 5).

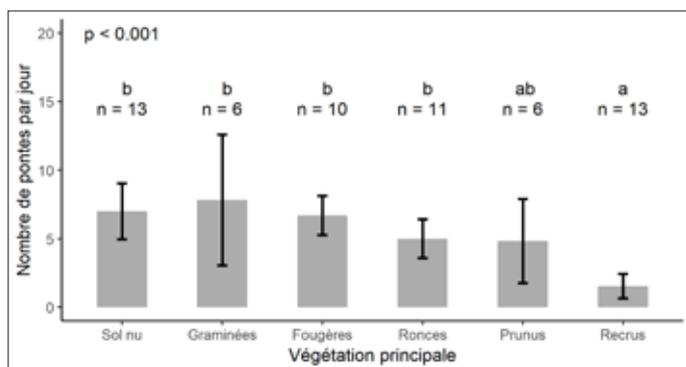


Figure 5. Nombre moyen de pontes par jour d’observation effective dans les placettes de chaque type de végétation principale durant le vol de Compiègne en 2016. Les barres d’erreur représentent l’erreur standard. « n » représente le nombre de placettes pour chaque classe de recouvrement. Les lettres « a » et « b » symbolisent les groupes significativement différents pour $p < 0.001$ d’après un test de comparaison multiple de Tukey.

En parallèle, une étude du niveau de défoliation, basée sur l’observation de 10 arbres sur 500 placettes, a également été réalisée en partenariat avec des associations locales. Elle a montré que deux tiers du massif de Compiègne étaient impactés par des défoliations « moyennes » et « fortes » (Fig. 6). Enfin, en 2018, soit en stade larvaire L3, une cartographie de la présence des larves de hanneton a été entreprise sur l’ensemble des forêts domaniales de Compiègne et Laigue. La méthode consiste à quadriller le massif à la maille de 500 x 500 mètres, puis à rechercher et arracher des semis pendant 5 minutes à chaque nœud de la grille : dès constatation sur au moins 1 semis ou plant d’indices de présence (consommation racinaire), le point est noté positif (Brault et Schmuck, 2019). Il en ressort que, de manière générale, les zones de défoliation de 2016 correspondent aux zones de présence des larves en 2018 (Fig. 6 et 7).

Dans un autre registre, une plantation expérimentale a été faite en parcelle 1302, pour rechercher des solutions techniques permettant de nuire aux larves et d’avantager les plants sur sol sableux sec (voir F. Madrolles, ce dossier). Il en ressort que le travail du sol ou la vigueur des plants, notamment la longueur du pivot, n’apporte pas de solution pour réussir une plantation de chêne dans le contexte épidémique de hannetons.

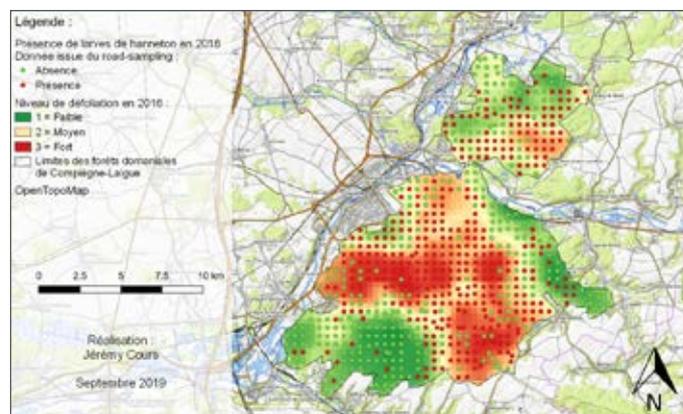


Figure 6. Carte de présence des larves (L3) de hanneton forestier en forêts domaniales de Compiègne et Laigue en 2018. En fond, sévérité des défoliations par les hannetons adultes lors du vol d’émergence en 2016 (spatialisée d’après les notations de 500 points d’observation en 3 classes).

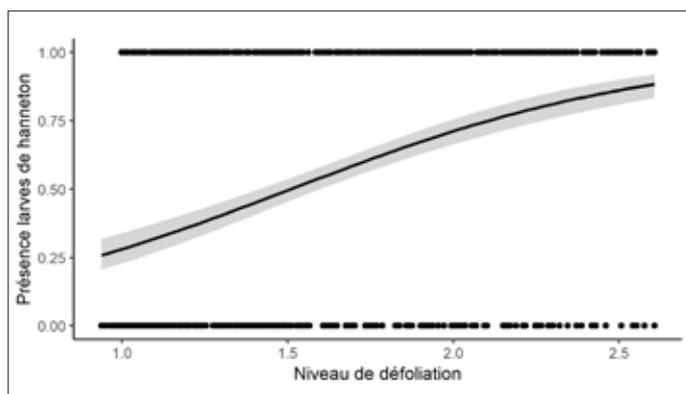


Figure 7. Probabilité de présence de larves de hanneton (0 à 1) en 2018 selon le niveau de défoliation au moment du vol d'émergence en 2016. Probabilité calculée d'après la modélisation qui sous-tend la carte de la figure 6.

Globalement pour la France

En France, les pertes économiques engendrées par les dégâts de hannetons sur les 58 000 ha concernés (4% de la surface de sylviculture en forêt domaniale) ne sont pas précisément connues et sont en cours d'évaluation. Elles concernent notamment le coût des régénérations naturelles et des plantations en échec et la perte des recettes bois liée au retard dans les récoltes des gros bois dans les parcelles en régénération (environ 25 000 m³/ an non récoltés dans l'agence ONF Nord-Alsace), bloquées par l'absence de régénération. De plus, il est probable que les consommations racinaires par les larves de hanneton induisent une baisse de la production des forêts. Ce phénomène est particulièrement visible lorsqu'une coupe d'éclaircie est pratiquée dans ces parcelles fortement infestées : d'après les gestionnaires, les arbres ne semblent plus « répondre » à la coupe, comme si la croissance avait été arrêtée.

En Pologne

Pour la Pologne, Lydia Sukovata a d'abord présenté l'historique de présence du genre *Melolontha* en forêt. Depuis les années 1950, les gestionnaires et chercheurs polonais notent la présence des larves de hanneton et les dégâts. L'historique reconstitué des surfaces concernées (Fig. 8) n'est pas exact, en l'absence de réseau de placettes permanentes, mais il donne un aperçu intéressant. Le suivi des surfaces touchées par les hannetons adultes est plus précis : on remarque une augmentation de la surface impactée à chaque vol depuis les années 1990, malgré les actions de contrôle toujours plus étendues en surface (Fig. 8, courbe rouge).

Aujourd'hui, le hanneton (commun et forestier) est présent sur la presque totalité du pays (Fig. 9), et il est classé comme le ravageur le plus dangereux dans les zones à vocation de boisement, et la menace la plus sérieuse pour la régénération des peuplements (Szmidla *et al.*, 2019). Les dégâts de hannetons, et principalement des larves, ont des conséquences économiques importantes. Par exemple, en 2006, la perte économique due aux dégâts dans les plantations de pins et de hêtres avait atteint environ 9 millions d'euros.

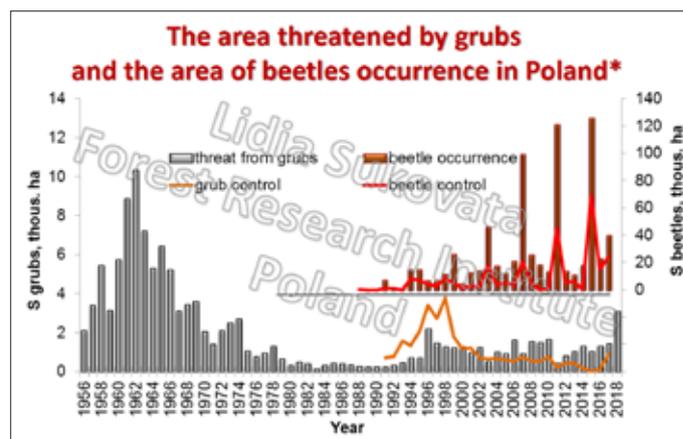


Figure 8. Notation de la présence de larves de hanneton dans les forêts polonaises depuis 1956 et surfaces impactées par les hannetons adultes depuis 1990.

Grub = larve ; beetle = coléoptère (ici comprendre « hannetons adultes »). Figure issue de la présentation de L. Sukovata.

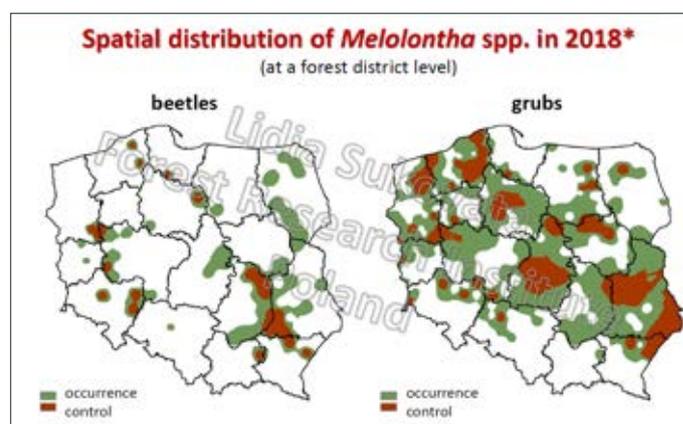


Figure 9. Distribution spatiale des hannetons en Pologne en 2018, à l'échelle des districts forestiers : adultes à gauche et larves à droite. En rouge, les zones où sont mises en œuvre des actions de contrôle des populations. Figure issue de la présentation de L. Sukovata.

Les chercheurs polonais se sont interrogés sur les causes potentielles d'évolution des surfaces infestées par le hanneton, notamment celles pouvant être liées à un changement de sylviculture. Depuis les années 2 000, il a été mis fin aux coupes rases sur plus de 4 ha et les coupes progressives ont été développées. Par ailleurs, des feuillus, notamment chênes et hêtres, ont été introduits en sous-étage de pins sylvestres. Ces changements conduisent de fait à augmenter en forêt le potentiel alimentaire pour les adultes et les larves ; ils sembleraient aussi avoir amélioré l'habitat de l'insecte en créant par exemple des ouvertures abritées, apparemment préférées pour la ponte et où les larves sont exposées à des conditions moins extrêmes.

Par ailleurs, le recours aux insecticides s'est beaucoup réduit. Pour contrôler les pullulations, des traitements chimiques ont été pratiqués depuis la fin des années 1950 : HCH, gamma HCH (lindane), puis organo-phosphates, carbamates, et plus récemment Dursban (en local au niveau des plants contre les larves), Mospilan (par voie aérienne pour éliminer les insectes adultes). Ces traitements se heurtent aujourd'hui à deux contraintes principales : les hannetons adultes qui se nourrissent sur les feuillus en sous-étage de peuplement de pins ne sont pas atteints par le produit

épandu par voie aérienne (protection par la strate supérieure) ; de plus, les traitements sont proscrits dans les forêts certifiées ou soumises à un enjeu de protection environnementale.

En Allemagne

En Allemagne, les forêts concernées sont essentiellement situées dans le Sud-Ouest du pays : en vallée du Rhin supérieur, dans le Baden-Württemberg et en Rhénanie-Palatinat. Horst Delb explique que le hanneton n'est pas nouveau en forêt. Une carte postale de 1916 montre des paysans secouer un arbre en forêt du Bienwald pour en faire tomber les hannetons. Ceci étant, les forestiers allemands assistent depuis 30 ans à une dynamique des populations soutenue : extension spatiale et augmentation de l'abondance.

Par exemple, en forêt du Bienwald (Rhénanie-Palatinat), ils observent depuis 1983 l'extension de l'infestation à l'ensemble des milieux favorables au hanneton forestier (Fig. 10). En outre, ils constatent une augmentation de l'abondance de larves dans le sol au fil des cycles biologiques. Le nombre de larves L3 est passé d'environ 4 larves au m² en 2005 à plus de 10 larves par m² en 2013 (Fig. 11). Ce sont d'ailleurs des **densités largement supérieures au seuil empirique de 2 larves L3 par m² à partir duquel les dégâts sont jugés importants.**

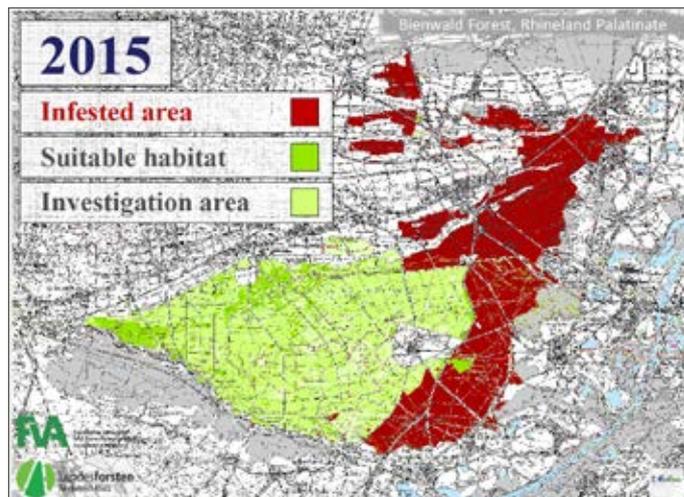
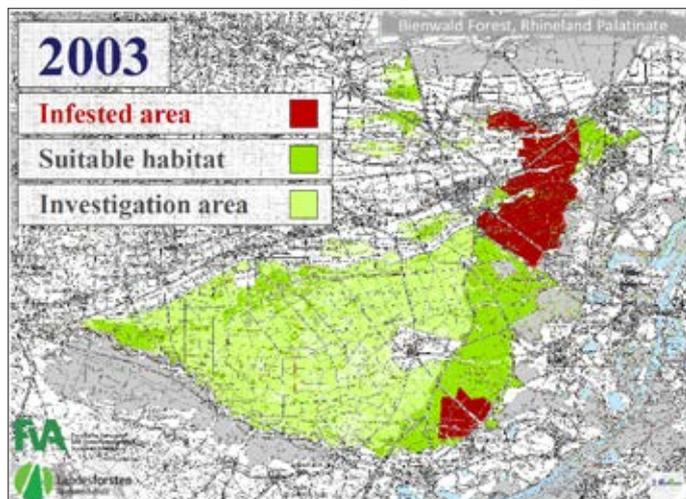
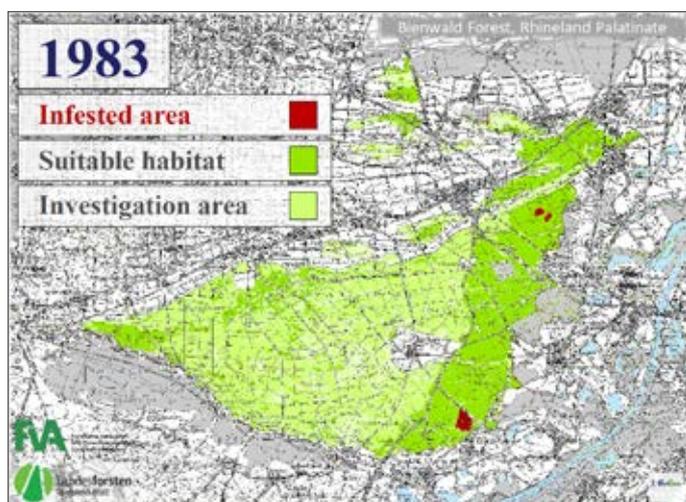


Figure 10. Dynamique d'infestation de la forêt du Bienwald (Allemagne – Rhénanie-Palatinat) entre 1983 et 2015.

En rouge : la zone infestée ; en vert plus foncé : les habitats favorables au hanneton ; en vert clair : la zone de surveillance. Figure issue de la présentation de H. Delb.

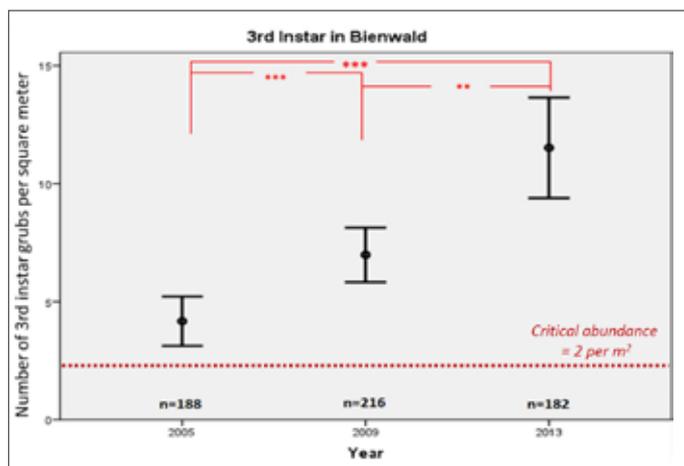


Figure 11. Densité moyenne de larves L3 à chaque cycle de 2005 à 2013 en forêt du Bienwald (Rhénanie-Palatinat).

* = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$. Figure issue de la présentation de H. Delb.

Comme ailleurs, cette pullulation de hannetons entraîne en Allemagne des échecs de régénération et impacte les peuplements adultes qui deviennent moins résilients vis-à-vis des sécheresses ou des attaques de parasites et autres ravageurs.

D'autre part, ces pullulations réduisent fortement le sous-étage de hêtre dans les peuplements de pin sylvestre. Historiquement, ce sous-étage de hêtre avait été introduit afin de combattre la pullulation d'une autre espèce d'insecte : la noctuelle du pin (*Panolis flammea*) qui a causé d'importants dégâts sur les peuplements purs de pin sylvestre au milieu du siècle dernier. Le hêtre maintient un ombrage au sol (augmentant l'humidité relative) défavorable à la survie des nymphes de cette espèce de papillon dans le sol. Cette strate disparaissant à cause des consommations racinaires, les chercheurs allemands sont inquiets quant à un possible retour de cet autre ravageur.

Force est de constater aujourd'hui, en Allemagne, que seule la réponse apportée par les produits phytopharmaceutiques s'est révélée efficace. À

partir du milieu du siècle dernier, un important effort de lutte chimique a été déployé jusqu'en 1975 dans l'objectif de faire baisser les populations de hanneton commun et forestier. Par la suite, de nouveaux essais de traitement ont été faits en 1987 puis ils ont été systématisés de 1997 à 2009, année marquant l'arrêt des traitements phytopharmaceutiques contre le hanneton forestier (Fig. 12). Différentes molécules ont été utilisées (Diflubenzuron, Phosalone, Azadirachtin, Diméthoate). Couplée à un bon suivi d'émergence des adultes, cette méthode de lutte était efficace, comme l'illustre la figure 13. Mais elle est de moins en moins acceptée par le public. En outre, de plus en plus de zones sont soumises à réglementation environnementale incompatible avec l'utilisation de produits phytopharmaceutiques.

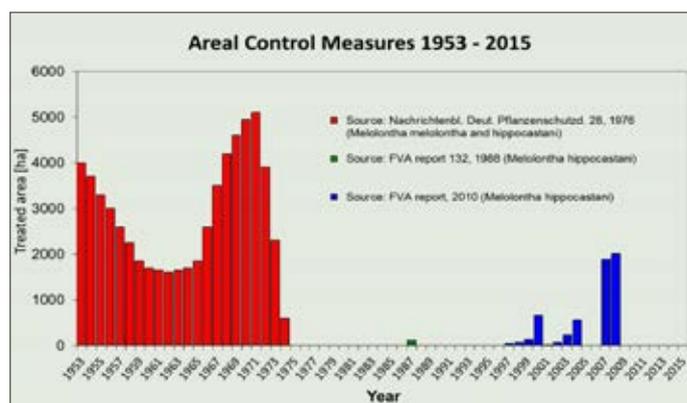


Figure 12. Surfaces traitées en Allemagne contre le hanneton commun (rouge) et le hanneton forestier (rouge, vert et bleu) de 1953 à 2015. Figure issue de la présentation de H. Delb.

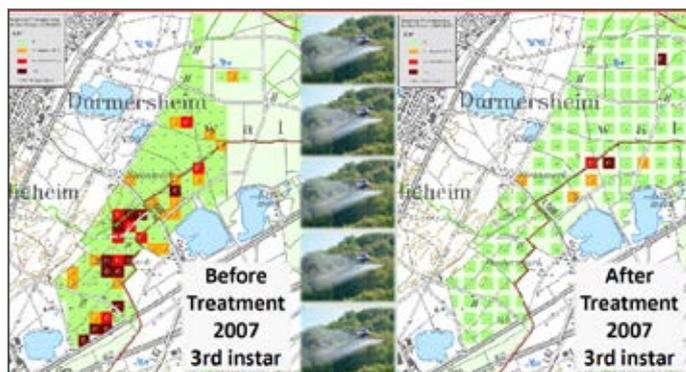


Figure 13. Exemple de la forêt de Rastatt-Bietigheim traitée au Diméthoate par voie aérienne au moment du vol d'émergence en 2007 : au cycle suivant, la population a été largement réduite. Figure issue de la présentation de H. Delb.

En 2018, 87% des forêts concernées sont classées Natura 2000. Plus globalement, 55,2% des forêts cumulent 1 à 2 « restrictions » (certifications PEFC ou FSC, statuts de protection, etc.), 21,6% cumulent 3 à 4 restrictions et 14,5% cumulent plus de 5 restrictions. Finalement, 8% seulement des forêts concernées ne connaissent aucune restriction. De fait, la méthode de lutte phytopharmaceutique est une solution du passé.

Les chercheurs et gestionnaires allemands sont devenus plutôt fatalistes face à cette épidémie. Le hanneton fait partie de l'écosystème forestier et il est devenu très difficile d'assurer la gestion forestière en sa présence. Ils ont adopté des mesures peu interventionnistes en matière de sylviculture,

visant à réduire la récolte des bois, favoriser le sous-étage de hêtre, rechercher l'obtention d'une régénération naturelle dense (pin, voire chêne) dans l'espoir qu'un nombre suffisant de semis s'en sortent pour constituer un peuplement. Par ailleurs, des essais d'essences alternatives sont en cours, avec l'if commun, les noyers, le robinier faux-acacia...

En Hongrie

Au moins un tiers des sols hongrois sont sableux à limoneux et de qualité agricole, situation originale en Europe où les forêts se trouvent plutôt sur les terrains les plus pauvres (jugés impropres à l'agriculture). Quoi qu'il en soit, ces sols sont susceptibles d'infestations par le hanneton. Ou plutôt par les hannetons car on a identifié dans ce pays 11 espèces de « hanneton » (ou assimilées) causant des dégâts en forêt (Janik et al. 2008), le hanneton forestier et surtout le hanneton commun étant très largement prédominants.

En 1867, le journal de la foresterie hongroise mentionnait déjà des problèmes sanitaires causés par le hanneton. À l'époque contemporaine, les forestiers hongrois affirment qu'il s'agit du principal problème phytosanitaire depuis plusieurs décennies. Pour autant, il n'y a pas de suivi particulier des dynamiques de populations car le problème est jugé chronique. Mais le suivi ordinaire des dégâts forestiers donne par exemple les chiffres suivants pour les hannetons commun et forestier :

- 2005 : dégâts d'adultes sur une surface de 12 729 ha (c'est-à-dire 0,6% de la surface forestière nationale), et de larves sur 2 027 ha (0,1% de la surface forestière nationale) ;
- 2006 : dégâts d'adultes sur 7 864 ha, de larves sur 1 487 ha ;
- 2008 : dégâts d'adultes sur 17 604 ha, larves sur 1 204 ha ;
- 2015 : (données manquantes pour les adultes) dégâts de larves sur 1 823 ha.

En outre, les autres « hannetons » dans leur ensemble causent chaque année des dégâts sur 400 à 600 ha.

Les différences annuelles sont importantes, compte tenu des fortes variations des extrêmes de la météo hivernale (dommages dus aux gels, inondations ou encore sécheresses). De même, l'intensité du phénomène et l'abondance des larves varient d'une région à l'autre en fonction des conditions climatiques et de la présence d'eau dans le sol. Dans l'Alföld, par exemple, les inondations provoquées par le Danube et la Tisza tuent plusieurs générations de larves d'un coup.

Le maintien de la production forestière dans les régions très sujettes aux pullulations de hanneton a suscité des mesures énergiques. Il faut savoir qu'en Hongrie les forêts de l'État sont gérées par 22 sociétés privées régionales. La société Zalaerdö gère ainsi 56 000 ha de forêt essentiellement feuillue (33% de chênes, 22% de hêtre, 15% de pin sylvestre, 11% de charme, 5% de robinier...), dont 6 000 sont fortement touchés par les hannetons. L'effort annuel de renouvellement par plantation ou semis est de 520 ha. Zalaerdö a déployé d'importants moyens de recherche pour tenter de trouver une solution permettant la réussite des plantations.

Entre 1980 et 1990, des méthodes mécaniques de préparation du sol (Fig. 14) ont été testées sans résultat probants. L'objectif était de tuer les larves de deux façons : en retirant les souches (sinon les larves peuvent



Figure 14. Exemple, en Hongrie dans les années 1980, d'un outil de travail du sol et du résultat (photo du centre).
Figure issue de la présentation de E. Ulrich.

se protéger du froid hivernal dans leurs racines) et en remontant le plus possible de larves vers la surface, par un labour profond particulier. Mais, climat continental oblige, les larves s'enterrent en hiver à une profondeur que n'atteignent pas les machines, d'autre part les andains de dessouchage leur ont fait d'excellents refuges et enfin, même si le travail du sol est réalisé sur de grandes surfaces, il ne touche pas 100% du sol infesté. Les infestations continuent donc au fil des vols suivants. En outre, ces pratiques sont très coûteuses.

De 1990 à 1997, Zalaerdö a procédé à des traitements insecticides du sol au lindane (par aspersion) en complément de préparations mécanisées. Cette solution était efficace : pénétration du produit au-delà de 20 cm de profondeur et persistance de l'effet au moins pendant 3 ans... Mais il a fallu l'abandonner pour raison sanitaire (insecticide puissant, très rémanent et très toxique pour les organismes aquatiques, entre autres).

Entre 1997 et 2018, la stratégie a consisté à préparer le sol comme précédemment et à traiter au moment de la plantation en ligne, puis 3 à 4 fois par an et pendant 6 ans, avec un insecticide systémique (Imidaclopride), le but étant d'« assainir » chaque parcelle. Pour cela, des tubes PVC sont intercalés sur la ligne entre les plants et enfoncés jusqu'à une profondeur d'environ 30 cm (Fig. 15). Les traitements ne se font alors qu'à l'intérieur de ces tubes limitant la surface d'épandage du produit (Fig. 16). Comme les femelles hanneton reviennent pondre près du lieu d'émergence, une parcelle « assainie » de larve par ce traitement chimique a peu de probabilité d'être réinfestée. Ce retour de la femelle au

moment du vol de ponte a par exemple été documenté en France pour le hanneton commun (Hurpin, 1962). Le pari a fonctionné, Zalaerdö a ainsi réussi à reboiser 400 ha depuis 1997 (10 à 20 ha/an, 0,7 % de la surface gérée) et à réduire très fortement les populations de hannetons. Cependant, outre le fait que depuis 2018 le produit utilisé ne bénéficie plus d'autorisation au niveau UE (protection des pollinisateurs), cette méthode aurait été beaucoup trop onéreuse en France (43 000 €/ha pour 6 ans !).



Figure 15. Système pour le traitement insecticide local en Hongrie dans les années 2000 : un tube PVC enfoncé à côté de chaque plant.



Figure 16. Application du traitement insecticide dans chaque tube.

Conclusion

Ces témoignages ont montré que les gestionnaires forestiers européens sont confrontés à une forte dynamique des populations de *Melolontha* mais qu'ils n'ont guère de solutions techniques permettant de renouveler les peuplements forestiers. Par ailleurs le hanneton apparait, par la consommation racinaire, comme un facteur supplémentaire de dépérissement des arbres adultes.

Les préparations mécanisées avant plantations réalisées par les gestionnaires hongrois se sont révélées inefficaces, de même que celles qui ont été testées récemment en forêt de Compiègne (Madrolles, ce dossier). Malgré des travaux coûteux, et qui peuvent être très lourds pour les écosystèmes, le hanneton reste présent et parfois en très grand nombre.

Seuls les traitements insecticides (essentiellement contre les adultes) réalisés d'une manière ou d'une autre dans les dernières décennies en Allemagne, Pologne ou Hongrie se sont avérés efficaces. Mais ce type de méthode n'est plus envisageable aujourd'hui et il est donc nécessaire de **travailler sur l'écologie du hanneton pour imaginer des moyens de lutte intégrée.**

Références

Brault S., Schmuck H., 2019. Hanneton et gestion forestière. Fiche n°3. Protocole de road sampling basé sur l'observation du système racinaire des semis et plants – cartographie d'infestation du sol par les larves (9200-19-GUI-SAM-081 Version A). Office national des forêts DFRN

Couturier A., Robert P., 1956. Observations sur *Melolontha hippocastani* F. *Annales des Epiphyties*. Vol. 3, pp.431-450

Gaudry J., Brault S., Duez F., 2017. La problématique hanneton en forêt : synthèse des connaissances 2013-2016 – Forêts publiques de l'Oise. Ministère de l'agriculture et de l'alimentation – Département santé des forêts

Hurpin B., 1962. Super-famille des Scaraboidea, in: *Entomologie Appliquée à l'agriculture. Tome I - Coléoptère*. Masson Ed, Paris, pp. 24-204

Janik G., Toth J., Csoka G., Szaboky C., Hirka A., Koltay A., 2008. Az erdészeti jelentőségű cserebogarak életmódja. Az Erdészeti kutatások digitális, ünnepi különszáma az OEE 139. Vándorgyűlésének tiszteletére. Cikkgyűjtemény: pp. 350-380

Serre T. 2017. *Caractérisation écologique et stratégie d'évaluation de la biomasse de racines fines sur l'observatoire Hanneton, massif forestier des Vosges gréseuses - Objectif n°2 : stratégie d'évaluation de la biomasse de racines fines sur l'observatoire Hanneton, massif forestier des Vosges gréseuses*. Rapport de stage Master 1. AgroParisTech - Université de Lorraine - INRA

Szmidla H., Małecka M., Tkaczyk M., Tarwacki G., Sierota Z., 2019. The Spring Assessing Method of the Threat of *Melolontha* spp. grubs for Scots Pine Plantations. *Forests* 10 (5), 399.

FOCUS - LES SOLUTIONS TECHNIQUES EXISTANTES PERMETTENT-ELLE DE S'AFFRANCHIR DES DÉGÂTS DE HANNETONS EN PLANTATION ?

Florentin Madrolles

ONF, pôle Recherche-développement-innovation de Fontainebleau-Compiègne

Nous saisissons l'opportunité de ce dossier pour présenter en détail une expérimentation conduite en forêt de Compiègne sur le renouvellement du chêne par plantation face aux dégâts de hanneton. Expérimentation installée à partir de l'été 2017 et prévue pour un suivi sur plusieurs années mais dont les résultats définitifs (hélas !) se sont confirmés au moment de l'atelier BENCHAFOR, en octobre 2018.

Dans un contexte où la régénération naturelle est privilégiée comme stratégie de renouvellement, la plantation est souvent un recours en cas d'échec. Ainsi les plantations interviennent souvent dans des contextes contraignants, notamment de végétation concurrentielle (qu'elle soit la conséquence ou la cause d'un échec de régénération naturelle). Dans la perspective des interdictions d'usage des phytocides (intervenues depuis 2017), l'ONF a mis en place avec l'INRA, à partir de 2010, des expérimentations de techniques de travail du sol visant à remplacer l'usage des produits chimiques dans le traitement de cette végétation concurrentielle (Molinie et/ou Fougère aigle) : ce sont les réseaux Alter et Pilote (Duez, 2014 ; Harnist et Duez, 2017). En 2016, les personnels de l'Agence ONF de Picardie alertent sur les dégâts causés par les hannetons forestiers aux régénérations naturelles, et l'impossibilité de reconstituer ces peuplements par voie de plantation.

Le département RDI de l'ONF, propose alors d'appliquer au cas du hanneton une stratégie expérimentale analogue à celle déjà mise en œuvre pour la végétation concurrente. L'objectif est d'évaluer s'il est possible, avec différentes options techniques innovantes, d'assurer la réussite d'une plantation de chêne dans un contexte de pullulation de hannetons. Cet objectif est décliné en deux stratégies : d'une part, éviter les dégâts de hannetons en perturbant le sol et, d'autre part, miser sur la vigueur des plants pour résister aux dégâts des larves de hannetons.

Alter-Compiègne : choix du site et des modalités expérimentales

Outre les critères habituels de choix de parcelle expérimentale (surface minimale pour implanter et répéter les modalités, homogénéité stationnelle) et d'une station propice à l'installation d'un peuplement de chêne sessile, le cahier des charges était composé de deux volets. Le premier, comme pour le reste du réseau Alter, reposait sur un échec de régénération, en contexte de végétation possiblement bloquante. Le second, originalité liée au contexte, était que la parcelle soit contaminée par les hannetons ;

ce qui suppose a priori des sols filtrants non hydromorphes. La parcelle 1302 de la forêt domaniale de Compiègne, ayant connu la disparition brutale d'un gaulis de Hêtre en 2013 puis l'échec d'une plantation de chêne sessile entre 2013 et 2017, remplissait l'ensemble de ces critères. De plus, cette parcelle de 7ha était déjà clôturée, disposition impérative qui permet de se soustraire au facteur « dégâts de gibier », et hébergeait une placette DSF de suivi biologique des populations de hanneton (voir encadré).

La stratégie expérimentale vise trois facteurs pour affranchir les plants des contraintes liées à la végétation concurrentielle présente (cerisier tardif-Prunus serotina, fougère aigle, graminées) et au hanneton (Tab. 1). Il s'agissait d'identifier les leviers permettant d'assurer une bonne reprise, notamment par un enracinement rapide et vigoureux des plants, afin que les racines atteignent rapidement des horizons où le hanneton n'est plus présent (au-delà de 60 cm de profondeur). Le premier facteur testé est le travail du sol, et cible à la fois la destruction des larves de hannetons et la réduction de la concurrence de la végétation (Dassot *et al.*, 2016 ; Auzuret *et al.*, E014). Le deuxième facteur est le type de plants, et notamment le niveau de développement de leur système racinaire, afin d'évaluer dans quelle mesure un système racinaire plus développé pourrait permettre une meilleure implantation et résistance aux dégâts de hannetons, (Fig. 1). Enfin, le troisième facteur est la « fertilisation », au sens de la restauration de l'équilibre chimique du sol : l'objectif était de voir si l'apport de Ca, Mg, P et K (dosé en fonction du diagnostic REGESOL mis au point par l'INRA) faciliterait le développement racinaire des plants et favoriserait leur résistance aux dégâts de hannetons.

Au total, ce sont 18 traitements (3 x 3 x 2 modalités pour les 3 facteurs considérés) qui composent le plan expérimental complet. Auxquels il faut ajouter un seul témoin, ce qui permet de limiter le nombre total de traitements à 19. Chaque traitement est répété trois fois, le dispositif expérimental contient donc 57 unités expérimentales réparties en 3 blocs (Fig. 2 page 28). Chaque unité expérimentale étant constituée de 60 plants, ce sont au total 3420 plants qui ont été suivis.

Facteur	Modalités testées	Témoin
1 : Itinéraire de préparation du terrain (travail du sol)	1 : Sous solage tracté sur 2 passages décentrés	Sans travail du sol
	2 : Suppression de la végétation et décompaction du sol sur ligne au sous-soleur multifonction	
	3 : Décapage de la végétation accompagnatrice au Razherb, puis sous solage tracté sur 2 passages décentrés	
2 : Type de plant (provenance = CHS QPE 102)	1 : Plants en racines nues 1S2 du commerce	Plants en racines nues 1S1 du commerce (CHS QPE 102)
	2 : Godet anti chignon WM de 20 cm de longueur (élevage PNRGF Cadarache*)	
	3 : Godet WM de 35 cm de longueur (élevage PNRGF Cadarache*)	
3 : Fertilisation	1 : Sans (témoin)	Sans
	2 : Avec fertilisation complète autour du plant	

*PNRGF = pôle national des ressources génétiques forestières ; ensemble de 3 pépinières expérimentales d'intérêt national, dont celle de Cadarache (13).



Photo : Florentin Macrolles, ONF

Tableau 1. Récapitulatif des facteurs et modalités testés.

Figure 1. Plants de chêne sessile de 6 mois élevés dans des godets WM par la pépinière PNRGF de Cadarache. Ce type de godet induit un développement racinaire bien vertical et sans « chignon ». Le plant de gauche est en godet de 35 cm de longueur et celui de droite, en godet de 20 de longueur.

Vous avez dit « placette de suivi biologique des populations de Hannetons » ?

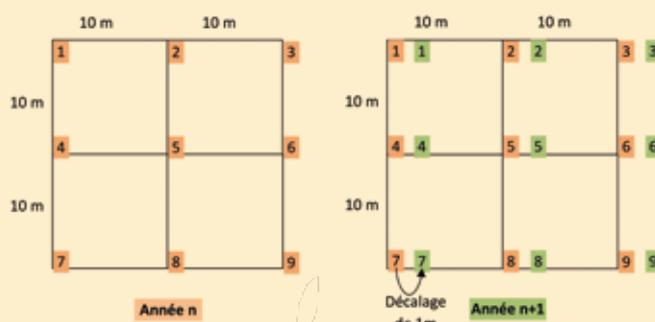
Ce type de dispositif est à l'initiative du DSF (Département de la santé des forêts, au ministère de l'Agriculture). Il a pour objectif de suivre et d'estimer l'évolution naturelle des populations de hannetons dans le sol.

Tout d'abord cette technique permet de positionner la cohorte principale (stade L1, L2 ou L3) ainsi que les éventuelles cohortes secondaires dans le cycle de développement du hanneton. Elle permet également de quantifier sur de petites surfaces les hannetons présents. Enfin, une fois mis en réseau, ce dispositif permet de comparer et de suivre précisément l'évolution des populations de hannetons sur plusieurs massifs forestiers.

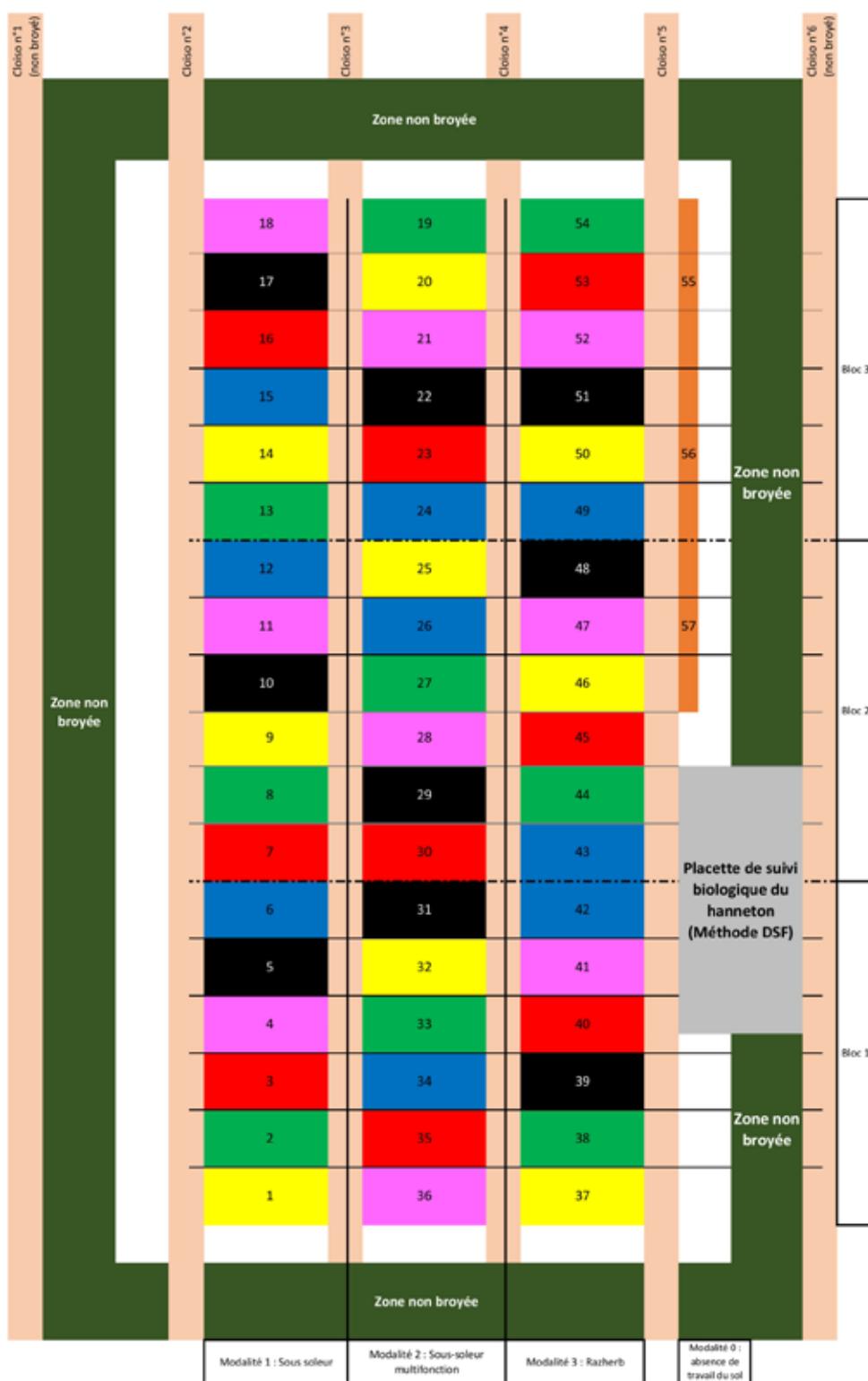
Une placette de suivi biologique est constituée d'une série de 9 points de sondage, espacés de 10 m et disposés en carré (carré de 20m x 20m). Ils sont géolocalisés et repérés sur le terrain par un piquet. Le sondage consiste en une fosse creusée à la main, de forme cubique avec 50 cm de côté, soit une surface au sol de 0,25 m². Le volume de terre extrait de la fosse (0,125 m³) est tamisé pour procéder au comptage des larves, nymphes et adultes présents dans le sol. Quelques larves de différents stades sont conservées dans l'alcool à 70°C pour confirmer leur identification (hanneton forestier ou commun).

La placette de suivi biologique est suivie annuellement à la mi-septembre. D'une année sur l'autre les 9 fosses sont décalées d'un mètre toujours dans la même direction, la mesure étant très perturbatrice voire destructrice pour les hannetons.

En 2019 seules 4 placettes de suivis biologiques pilotées par le DSF étaient actives (2 en Alsace et 2 en Picardie). Néanmoins, ce type de dispositif tend à se développer pour permettre le suivi simultané d'un nombre plus important de massifs forestiers.



Disposition des 9 fosses pour une placette avec le dispositif de base et évolution de la répartition des fosses en fonction du temps.



Couleur	Type de plant	Fertilisation	Bloc1			Bloc2			Bloc3		
			M1	M2	M3	M1	M2	M3	M1	M2	M3
Bleu	Racine nue	Sans	6	34	42	12	26	43	15	24	49
Jaune	Godets WM20	Sans	1	32	37	9	25	46	14	20	50
Vert foncé	Godets WM35	Sans	2	33	38	8	27	44	13	19	54
Rouge	Racine nue	Avec	3	35	40	7	30	45	16	23	53
Noir	Godets WM20	Avec	5	31	39	10	29	48	17	22	51
Fuschia	Godets WM35	Avec	4	36	41	11	28	47	18	21	52
Témoin orange	Racine nue	Sans				57			55	56	

Figure 2. Plan du dispositif. Le travail du sol a été effectué par bande entière (entre 2 cloisonnements) ; dans une bande, chaque couleur correspond à un traitement (type de plant x fertilisation), répété 3 fois.

Installation et suivi de l'expérimentation

L'installation du dispositif expérimental a débuté à l'été 2017 par le broyage intégral de la zone expérimentale et de la zone tampon, soit environ 2ha. Le travail du sol a été effectué à l'automne, puis le piquetage avec des jalonnets de couleurs différentes pour repérer l'emplacement des différents traitements, en vue de la plantation (2375 plants/ha) qui a été réalisée au louchet en décembre 2017. La fertilisation localisée a été appliquée manuellement au printemps 2018.

Dans le but d'identifier rapidement les causes possibles des mortalités des arbres ou des effets sur leur croissance, nous avons mis en œuvre un suivi des variables dendrométriques classiques à savoir évaluation de l'état sanitaire de la partie aérienne, des mesures de hauteur et de diamètre au collet des plants. À l'échelle de la parcelle, nous avons réalisé une description stationnelle (précisée par des analyses de sol) et installé une station météo pour mesurer les variables climatiques en continu. Nous avons mis en place un suivi des populations de larves de hanneton sur 27 points de sondage (dont les 9 points de la placette DSF et 18 autres répartis sur les modalités de plantation) et engagé, dès le printemps 2018, une notation de la phénologie des plants et des défoliations qu'occasionneraient les adultes.

Des résultats sans équivoque après six mois

Malgré quelques déboires dans le fonctionnement de la station météo au cours de l'été 2018, les données collectées ont permis de détecter deux phénomènes. D'abord, trois épisodes de gelées tardives en mai 2018 (le 2, 4 et 11 mai) ont engendré des dégâts légers et bénins sur les jeunes feuilles pour environ 40% des plants. Ensuite, il y a eu au moment du débourrement (fin avril) et dans les semaines qui ont suivi (du 6 au 25 mai) deux périodes de sécheresse édaphique, estimées à partir du modèle de bilan hydrique BILJOU (Granier *et al.*, 1999. Simulations en ligne : <https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/>).

En dépit de cette météo contraignante, la plantation est bien venante au printemps 2018, quasiment sans mortalité. Mais fin juin 2018, les suivis d'état sanitaire des plants font état de 61% de plants sains, 32% de dépérissants et 7% de plants morts. Au cours de l'été, les dégâts s'aggravent encore et fin septembre, une autre évaluation de l'état sanitaire rapporte 8% de plants sains, 7% de dépérissants et une mortalité de 85% ! L'ensemble des traitements testés est touché par cette mortalité de masse. Par conséquent, aucun des traitements testés ne permet d'obtenir un taux de reprise satisfaisant à l'issue de la première saison de végétation.

Pour comprendre les causes de cette mortalité, nous avons décidé d'arracher tous les plants pour faire un diagnostic racinaire en complément de l'évaluation de l'état sanitaire de l'appareil aérien (Fig. 3). Le résultat de cette campagne d'arrachage est sans appel : 98% des plants ont leurs racines consommées en totalité (87%) ou partiellement (11%).



Figure 3. Consommation racinaire totale d'un plant de chêne. Le pivot a été intégralement rongé alors qu'au niveau aérien le plant était encore bien vert sans signes de dépérissements.

© Florentin Madrolles, ONF

Seuls 1,3% des plants n'ont pas de marque de consommations par les hannetons. Le reste, soit 0,7%, correspond à des plants qui ont disparu ou dont le diagnostic racinaire est douteux (incident d'arrachage, dégâts non caractéristiques...). En analysant chaque facteur, on constate que toutes les modalités présentent un taux de plants consommés supérieur à 70% et toujours moins de 4% de plants non consommés. Ces résultats démontrent qu'aucun itinéraire testé ne permet d'assurer la viabilité de la plantation.

Cycle biologique et effectifs de hannetons sur le site

Parallèlement aux suivis météorologiques, sanitaires et dendrométriques, les 27 fosses de suivi du hanneton inventoriées en septembre 2017 ont permis d'identifier 386 individus du genre *Melolontha*, soit plus de 57 individus/m² en moyenne. Toutes les fosses observées contenaient des hannetons (majoritairement au stade L2), mais en quantités très inégales : de 4 larves /m² pour la moins infestée jusqu'à 132 larves/m² dans le pire des cas. En 2018, seules les 9 fosses du suivi biologique DSF ont été réalisées. Elles ont permis d'identifier au total 88 individus du genre *Melolontha*, soit en moyenne plus de 39 individus/m². Chaque fosse contenait au moins une larve de hanneton, mais les effectifs étaient très fluctuants de l'une à l'autre, variant de 4 à 96 larves/m².

Tous les individus observés ont été classifiés en fonction de leur stade larvaire (L1, L2 ou L3). En 2017, la cohorte principale est celle des larves de stade L2, qui constitue à elle seule plus de 95 % de l'effectif. Ces larves passent au stade larvaire L3 au cours de l'été 2018. Ainsi, à l'automne 2018, la cohorte principale se trouve au stade L3. Ces observations sont en totale cohérence avec le cycle connu du hanneton forestier en forêt domaniale de Compiègne qui prévoit l'émergence des adultes en 2020. En parallèle de la cohorte principale, on remarque qu'il y a eu au printemps 2017 et 2018 deux petits vols de hannetons qui ont donné environ 3,5% de larves au stade L1 à l'automne.

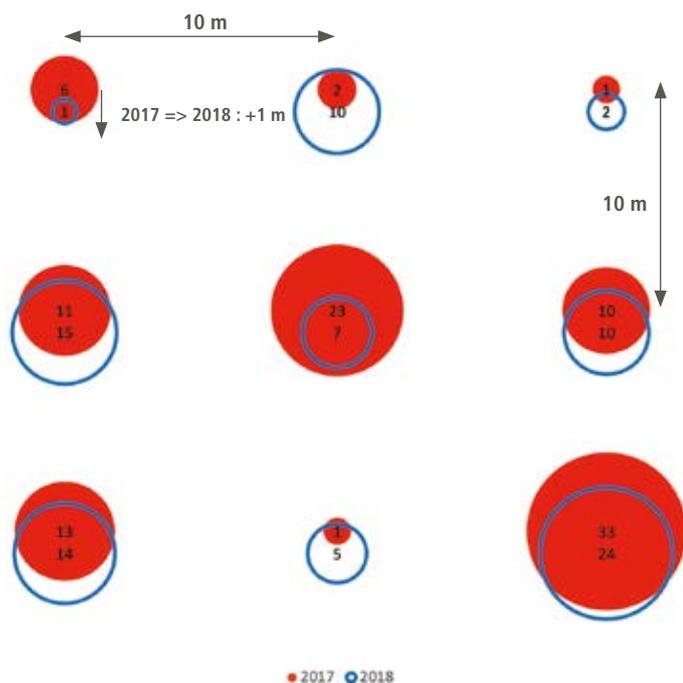


Figure 4. Distribution spatiale des effectifs de hanneton sur le dispositif de suivi du DSF et évolution des effectifs entre 2017 et 2018.

Les variations spatiales des densités de hannetons ont été étudiées à deux échelles : sur l'ensemble de la zone expérimentale en 2017 puis limité sur les 9 points de la placette de suivi biologique DSF en 2018. Sur l'ensemble de la parcelle et avant la mise en place de l'expérimentation, l'hétérogénéité était très forte en 2017, des fosses avec très peu de larves se trouvaient à proximité immédiate de fosses avec des densités très fortes (> 20 larves). Ces densités sont aussi très variables au sein des fosses de suivi biologique de la placette DSF. Globalement, l'effectif de larves a baissé (les périls de la mue du stade L2 au stade L3 y sont pour quelque chose), mais on remarque surtout, outre l'hétérogénéité entre les points de sondage, la forte variabilité entre deux années successives (Fig. 4) : la densité de larves baisse sur 3 points, elle augmente sur 5 points. L'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'une forte variabilité spatiale des pontes, doublée d'une faible mobilité horizontale des larves. Par ailleurs, d'une année à l'autre, les larves s'enfoncent plus ou moins profondément en fonction des conditions météorologiques (des témoignages dans les pays de l'Est font état de larves à plus de 80 cm les années de grands froid) et sont donc variablement détectables dans des fosses de 50 cm de profondeur (cf. encadré).

Conclusion : une lutte inégale !

Cette expérimentation mise en place fin 2017 a dû être clôturée dès l'automne 2018 : la mortalité massive des plants est la conclusion centrale, et présente un caractère irréversible. Ce choix a permis de procéder à l'arrachage intégral des plants afin de faire un diagnostic de leur état racinaire, et révéler le taux de plants consommés par les hannetons. Si la météo contraignante a pu occasionner des dégâts aux plantations, l'état des racines et le fait que certains plants sains en apparence ne soient en fait que des morts en sursis (après examen de leur appareil racinaire) donne à penser que les sécheresses printanière et estivales ne sont pas la cause de cette mortalité. En outre, il existe à proximité de ce site d'autres plantations de chêne installées à la même période et selon les mêmes modalités (plants, technique de plantation et travail du sol) sur des stations semblables mais sans hannetons dans le sol ; c'est notamment le cas de la parcelle 2222, où le taux de survie à l'automne 2018 était supérieur à 90%. Nous pouvons donc conclure que l'échec de la plantation expérimentale a été causé par les hannetons et, par extension, il est vraisemblable que bien des échecs de plantations en FD de Compiègne puissent être causés par les hannetons.

Un autre enseignement de cette expérimentation est qu'**aucune des stratégies testées pour affranchir les plants des dégâts de hannetons ne s'est révélée plus efficace que le témoin**. La stratégie adoptée, à savoir de jouer sur la vigueur des plants pour résister aux dégâts de hannetons n'est donc pas efficace. Que ce soit la taille des plants (et l'importance de leur système racinaire lors de l'implantation) ou la fertilisation, aucune méthode ne se démarque. Pas plus que le travail du sol n'a eu d'effet sur les populations et les attaques qu'elles ont causé aux racines.

Par ailleurs, les suivis de populations de hannetons ont mis en évidence l'existence d'une cohorte principale qui émergera à l'état adulte en 2020, ce qui est conforme aux avis d'experts sur le cycle du hanneton en forêt de Compiègne. Néanmoins, les suivis dénombrent aussi des cohortes minoritaires, qui correspondent aux émergences qu'on peut remarquer entre deux « grands vols ». De plus, ce suivi a aussi permis de mettre en avant la variabilité spatiale et interannuelle très importante, renforçant d'autant plus les difficultés d'estimation des populations dans le sol.

Ainsi, cette expérimentation s'achève moins d'un an après la plantation, et laisse place à un questionnement sur deux axes. Le premier porte sur la temporalité de la plantation par rapport aux cycles du hanneton pour en limiter les impacts aux jeunes arbres : les larves L1 moins voraces provoquent-elles moins de dégâts ? Le second est relatif à l'utilisation d'essences naturellement résistantes, peu consommées voire répulsives. C'est dans cette voie que le pôle RDI de Fontainebleau-Compiègne a décidé de s'orienter pour poursuivre la stratégie expérimentale quant au renouvellement des peuplements en situation de dégâts de hannetons. Nous envisageons donc la mise en place, en 2020, d'une plantation expérimentale composée d'essences diverses sur la parcelle 1302, afin d'évaluer leur résistance aux dégâts de hannetons.



© Jean-Pierre Galerne, ONF

L'équipe RDI de Compiègne examinant les larves de hanneton inventoriées.

Références

Duez F., 2014. Le projet ALTER. Plaquette de présentation. <en ligne : <https://www6.inrae.fr/renfor/Reseaux-d-experimentation/ALTER>

Harnist S., Duez F., 2017. Le projet PILOTE. Plaquette de présentation. <en ligne : <https://www6.inrae.fr/renfor/Reseaux-d-experimentation/PILOTE>

Dassot M., Collet C., Girard Q., Gibaud G., Piat J., Wehrlen L., Richter C., Fraysse J.-Y., 2016. Méthodes alternatives de contrôle de la molinie et de préparation du sol pour réussir les plantations. Rendez-vous techniques de l'ONF n° 50, pp. 3-10

Auzuret X., Gibaud G., Piat J., Collet C., Wehrlen L., Richter C., Girard Q., Fraysse J.-Y., 2014. Contrôler la fougère aigle sans asulame : quelles méthodes alternatives pour réussir les plantations ? . Rendez-vous techniques de l'ONF n° 43, pp. 22-32

Granier A., Bréda N., Biron P., Viville S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling* vol. 116, pp.269-283

ÉCOLOGIE DE L'INSECTE - MIEUX COMPRENDRE LA NICHE DU HANNETON FORESTIER : UNE ÉTUDE ONF EN 2018 DANS LES VOSGES DU NORD

Jérémy Cours

AgroParisTech & ONF- Direction Forêts et Risques Naturels

Face aux pullulations de hanneton, pas de remède simple pour protéger les forêts. La lutte phytopharmaceutique, en particulier, est une méthode appartenant au passé. Il faut donc travailler plus avant sur l'écologie du hanneton pour imaginer des moyens de lutte intégrée. Voici l'exemple d'une étude sur les forêts infestées des Vosges du Nord, pour tâcher de percevoir les caractéristiques de peuplement plus ou moins propices au développement de l'insecte et d'orienter la sylviculture en conséquence.

Depuis une bonne décennie, plusieurs forêts françaises sont impactées par des phases de pullulation du hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabr.). De grands massifs forestiers picards (Compiègne-Laigue, Chantilly), franciliens (Fontainebleau) et vosgiens (Ingwiller, Mouterhouse, Hanau I et II...), souffrent de ces pullulations qui causent d'importants dégâts dans les régénérations et affaiblissent les arbres adultes.

Le phénomène n'est cependant pas récent. Pendant longtemps, la lutte contre le hanneton commun (*Melolontha melolontha*) ou forestier (*Melolontha hippocastani*) s'est faite au travers de vastes campagnes de ramassage des adultes (le hannetonnage ; Fig. 1) ou par le ramassage des vers blancs derrière le passage de charrue.

Durant la deuxième moitié du XX^e siècle, les pullulations d'insectes étaient traitées chimiquement. En Pologne, au milieu du siècle dernier, on trempait par exemple les racines des plants de pin sylvestre dans une solution d'eau, d'humus et de lindane (Woreta 2016), un puissant insecticide que l'on utilisait aussi pour lutter contre les poux...

Aujourd'hui, à l'échelle européenne, les possibilités de recours aux intrants chimiques se réduisent considérablement (Directive 2009/128/CE du Parlement Européen et du Conseil). Aucun produit n'est actuellement homologué en France contre les vers blancs en forêt.



Figure 1. Le hannetonnage par des enfants. Gravure de 1937 (Lambert 1999).

Dans ce contexte, l'écologie forestière est une discipline scientifique des plus nécessaires. C'est par une meilleure connaissance des formes de vie au sein de l'écosystème forestier et de leurs interactions - entre elles, avec leur environnement propre (échelle métrique) ou avec l'environnement plus global (échelle kilométrique) - que nous serons en mesure d'adapter la gestion forestière pour réduire la vulnérabilité des peuplements aux pullulations de ravageurs.

C'est dans ce cadre que s'inscrit l'étude présentée ici, menée en 2018 sur plusieurs forêts des Vosges du Nord. **L'objectif était de mieux comprendre les interactions entre le hanneton forestier et les écosystèmes dans lesquels il vit.**

Les forêts du massif des Vosges du Nord comme terrain d'étude

Notre étude s'inscrit dans la suite d'un premier travail exploratoire mené en 2014 dans le massif forestier des Vosges du Nord (voir encadré 1), composé pour l'essentiel de chêne, hêtre et pin sylvestre plus ou moins mélangés. Cette première étude concluait sur une plus forte densité de larves dans les peuplements mûrs à dominante gros bois (diamètre > 47,5 cm) et présentant un mélange feuillus – résineux à majorité feuillus (chêne – hêtre et pin sylvestre). Par ailleurs, elle a soulevé des interrogations concernant l'effet de la surface terrière des peuplements.

À la suite de ces résultats, il a été jugé opportun de chercher à **préciser les phénomènes à l'œuvre dans ces peuplements mûrs et mélangés** de feuillus (chêne, hêtre) et résineux (pin sylvestre). Nous avons alors réfléchi à un échantillonnage structuré autour de ce type de peuplements et de ces questionnements.

Résumé d'une première étude exploratoire en 2014

Une étude de grande ampleur a été menée en 2014 dans les forêts des Vosges du Nord, (Nageleisen *et al.*, 2015) pour cartographier la zone de présence du hanneton forestier (Fig. 2) et mieux comprendre son habitat. Coordonnée par Louis-Michel Nageleisen, elle visait à délimiter et caractériser la zone de présence du hanneton en s'appuyant sur une grille d'échantillonnage systématique (400 x 400 m), parcourue par les descripteurs en partant du cœur de l'infestation vers l'extérieur de la zone présumée. Le nombre de larves a été comptabilisé pour chaque placette par le creusage d'une fosse de 50 x 50 x 50 cm. La consigne était de cesser le parcours au bout de 3 placettes consécutives sans larves.

Selon ce principe, environ 1000 placettes ont été décrites en relevant un grand nombre de variables. Des variables de peuplement forestier, d'une part : mesures dendrométriques et notation du recouvrement des semis, furrés, gaulis par essences. Des données stationnelles, d'autre part : type de station, description pédologique, topographie. Le dénombrement des larves a permis d'étudier les habitats qui leur étaient plus ou moins favorables au sein de la zone de présence.

Il en ressort que les sols à texture sableuse accueillent en général un plus grand nombre de larves que les textures plus limoneuses voire argileuses. Pour le peuplement forestier, il apparaît une corrélation positive entre le nombre de larves et la surface terrière feuillue. Par ailleurs, la densité de larves apparaissait plus élevée dans les peuplements mélangés (feuillus – résineux) et mûrs (à dominance gros bois (diamètre > 47,5 cm)).

Échantillonnage et mesures

Nous avons donc recherché des peuplements mûrs et mélangés feuillus – pin sylvestre comme indiqué, dans une gamme de surface terrière aussi ample que possible. Avec un impératif : limiter l'influence des facteurs stationnels. Les parcelles sélectionnées présentent donc des sols sableux avec une pente de moins de 10%. Neuf parcelles des forêts domaniales d'Ingwiller et de La Petite Pierre Sud, sélectionnées selon un gradient de surface terrière, ont été retenues (Tab. 1). Elles ont été volontairement choisies dans la zone infestée. Notre objectif étant de préciser l'habitat du hanneton, il était nécessaire de l'étudier au sein de sa zone de présence : dans ce périmètre, les milieux où il est absent lui sont certainement défavorables. De plus, nous avons profité de ce que les larves étaient au stade L3 en 2018 dans les Vosges du Nord. Cela nous a permis de cumuler deux informations : le choix du lieu de ponte par l'adulte femelle, puisque le déplacement latéral des larves est faible (1,5 à 5,5 mètres ; Weissteiner *et al.*, 2012), et la survie des larves.

Nous avons installé au sein de chacune de ces parcelles, un transect composé de 20 points d'échantillonnage espacés de 40 mètres. Ces transects, en forme de U pour permettre d'intercepter l'ensemble de l'hétérogénéité des peuplements de chaque parcelle, ont été implantés de sorte qu'ils soient éloignés d'au moins 30 mètres de tout chemin ou route.

Forêt	N° parcelle	Composition strate arborée		Surface terrière (moyenne ± écart-type)
		% de surface terrière résineuse	% de surface terrière feuillue	
Ingwiller	100	52%	48%	31 ± 7
Ingwiller	106	5%	95%	26 ± 6
Ingwiller	117_a	76%	24%	34 ± 7
Ingwiller	117_b	67%	33%	27 ± 10
Ingwiller	141	46%	54%	31 ± 8
Ingwiller	155	13%	87%	20 ± 8
Ingwiller	201	73%	27%	36 ± 11
Ingwiller	203	45%	55%	24 ± 9
La Petite Pierre Sud	13	38%	62%	22 ± 11

Tableau 1. Caractéristiques des peuplements présents au sein des 9 parcelles retenues pour l'étude.

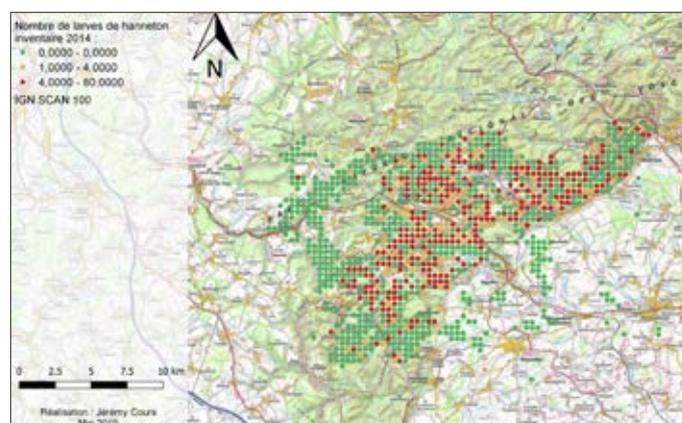


Figure 2. Carte de situation de la zone infestée par le hanneton forestier dans le massif des Vosges du Nord.

Sur chaque point d'échantillonnage du transect, nous avons relevé les caractéristiques des différentes strates forestières : la strate herbacée (hauteur inférieure à 30 cm), la strate arbustive basse (de 30 cm à 2 mètres), la strate arbustive haute (de 2 à 7 mètres) et enfin la strate arborescente, en distinguant le statut social : tiges dominantes, dominées et sous-étage (Duplat 1992). Les strates de végétation ont été décrites sur des placettes circulaires emboîtées et centrées sur le point d'échantillonnage : placette de 1 mètre pour la strate herbacée, de 4 mètres pour la strate arbustive et de 10 mètres pour la strate arborescente. Pour les strates herbacée et arbustive (basse et haute), nous avons estimé le recouvrement selon un modèle adapté des classes d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (Tab. 2) ; la classe 0 représentant l'absence de la strate en question et la classe 5 représentant un recouvrement total. Pour la strate arborescente, nous avons fait un inventaire dendrométrique avec mesure de la circonférence et indication de l'essence et du statut social de chaque tige. Notre objectif était de décrire au mieux l'environnement forestier du point d'échantillonnage. Enfin, 2 fosses cubiques de 50x50x50 cm ont été creusées à 1 mètre de part et d'autre du centre de la placette afin de compter les larves de hanneton. Elles ont été creusées entre mai et juin, période d'activité des larves L3 avant la nymphose en juillet. Plus généralement, l'étude a été mise en œuvre de fin avril à début juillet 2018. Pour les fosses et les inventaires, nous avons reçu l'aide d'ouvriers de l'agence travaux ONF Nord Alsace ; qu'ils en soient ici remerciés.

Analyse

Enfin, l'analyse des données s'est faite au moyen de plusieurs modèles statistiques, qui avaient en commun de pouvoir être utilisés pour une variable de comptage (nombre de larves) et pour une distribution des données asymétrique (la distribution du nombre de larves est asymétrique vers les faibles valeurs). Ainsi, nous avons mis en œuvre des modèles de type poissonien. De cette analyse (Cours, 2019), il ressort deux facteurs principaux expliquant le niveau d'abondance des larves au sein des peuplements forestiers mûrs et mélangés. Le premier est le recouvrement par la strate arbustive basse, négativement corrélé avec le nombre de larves. Le second est la proportion de surface terrière de pin sylvestre, elle aussi négativement corrélée à la densité de larves. Plus la proportion de pin sylvestre et/ou le recouvrement du sol par des arbustes sont forts et moins il y a de larves L3 dans le sol.

Résultats

Un nombre moyen de larves élevé

Globalement, avec une densité moyenne de 11,4 larves L3 par m², on peut dire que la totalité des parcelles du dispositif est hautement infestée par les larves de hanneton. Rappelons que le seuil empirique critique évoqué par Horst Delb est de 2 larves L3 par m² (cf. R. Touffait « Situation des forêts européennes... », ce dossier). Nous sommes bien au-delà de ce seuil et les dégâts constatés sur la régénération de ces parcelles témoignent du haut niveau d'infestation. De plus, sur les 180 placettes échantillonnées, 15 seulement (soit 8,3%) n'abritaient pas de larves de hanneton. Le maximum est de 48 larves par m² et 98 placettes (soit 54%) ont une densité de larves égale ou supérieure à 10 individus/m².

Influence de la strate arbustive basse sur l'abondance de larves dans le sol

Selon les observations issues du terrain et de la littérature, le nombre de larves serait plus faible sous fort couvert arbustif. En particulier, Niemczyk *et al.* (2017) ont rapporté pour le stade L2, une plus faible présence de larves dans un contexte de fourré, stade de régénération correspondant à une strate arbustive basse très fermée, que dans les autres faciès forestiers étudiés. C'est le postulat que nous vérifions ici.

Nous avons effectivement mis en évidence un effet négatif du recouvrement par la strate arbustive basse sur le nombre de larves de hanneton dans le sol. Ainsi, les zones à fort couvert arbustif se caractérisent par une moindre densité de larves dans le sol (Fig. 3).

Pour l'expliquer, Niemczyk *et al.* (2017) émettent l'hypothèse d'un environnement plus favorable pour les organismes entomopathogènes, en faisant référence à une étude de Švestka et Drapela (2009) qui, ayant constaté une infestation exceptionnellement dense au stade L1 dans un contexte de fourré (de pin sylvestre), montrait que 10% seulement de ces larves avaient finalement survécu. Plus généralement, Švestka et Drapela (2009) ont observé une mortalité relative plus forte dans les milieux les plus fortement ombragés (77% de mortalité) par comparaison avec des milieux plus ouverts (59% de mortalité). Comme évoqué par Niemczyk *et al.* (2017), il est possible que ces milieux fortement recouverts favorisent l'implantation et le maintien de parasites entomopathogènes, à l'exemple d'un champignon du genre *Beauveria*, déjà utilisé en agriculture biologique pour lutter contre les insectes ravageurs des cultures (Ferron 1975). D'après différentes études, sa présence est largement conditionnée par une forte hygrométrie (Ferron 1965).

Une seconde hypothèse est que la végétation aurait un « effet barrière » contre les adultes femelles, au moment du vol de ponte. Rappelons qu'au XVII^e siècle, l'expression « être étourdi comme un hanneton » se référait au vol maladroit de l'insecte qui se heurte à tous les obstacles, comme s'il ne faisait pas attention. Il est possible aussi que ces deux hypothèses se combinent.

Cependant, même dans les zones « fermées » par la strate arbustive basse (en vert sur la figure 3 : ≥ 50% de couvert), la densité de larves reste élevée. On y compte encore en moyenne 5 larves L3 par m², ce qui reste bien supérieur au seuil critique de dégâts de 2 larves L3 par m². On peut donc difficilement interpréter « l'effet barrière » d'un fourré comme une méthode efficace de « lutte biologique », si elle n'est pas associée à d'autres recommandations.

Influence du pin sylvestre sur l'abondance de larves dans le sol

Lors de l'atelier BENCHAFOR, Marzena Niemczyk a aussi rappelé un autre résultat de l'étude qu'elle a réalisée dans plusieurs forêts polonaises, des forêts feuillues pures ou mélangées feuillues-résineux : le nombre de larves est plus faible lorsqu'il y a présence de pin sylvestre dans la placette de mesure (rayon de 5,65 mètres) (Niemczyk *et al.*, 2017).

Nous avons également relevé un effet négatif de la proportion de pin sylvestre en surface terrière sur le nombre de larves : il y a significativement

moins de larves dans les placettes majoritairement composées de pin sylvestre (dans un rayon de 10 mètres ; Fig. 4). L'hypothèse principale serait liée à l'alimentation des adultes qui ne consomment pas les aiguilles de pin sylvestre et qui seraient donc moins nombreux dans les milieux où cette espèce est abondante. Cependant, en parallèle, le nombre de larves apparaît moins élevé dans les placettes où le pin sylvestre est absent. La densité de larves la plus élevée est donc observée dans les peuplements où le pin sylvestre est présent mais seulement en minorité (de 1 à 49% de la surface terrière totale). Cela pose la question de l'attractivité des peuplements mélangés (mélange feuillus – résineux avec une majorité de feuillus) pour les hannetons forestiers, autant au moment du vol (choix du lieu de ponte) que durant sa vie larvaire (survie des individus).

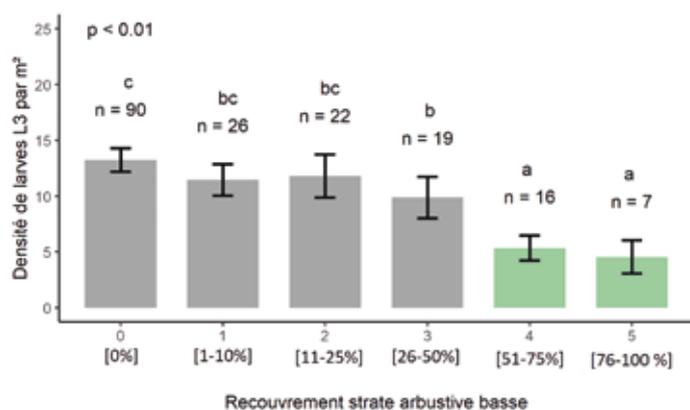


Figure 3. Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de recouvrement de la strate arbustive basse. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. « n » représente le nombre de placette pour chaque classe de recouvrement. Les lettres « a », « b » et « c » symbolisent les groupes significativement différents pour $p < 0.01$ d'après un test de comparaison multiple de Tukey. Le groupe « bc » est seulement différent du groupe « a ».

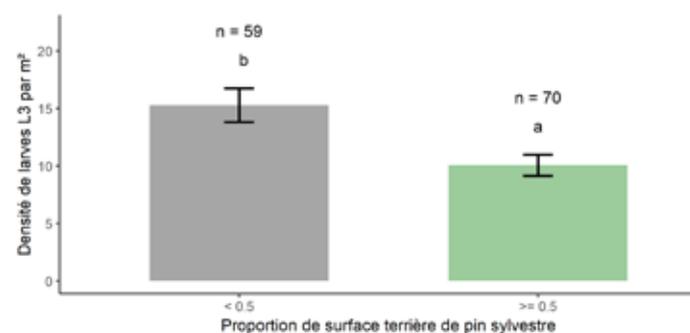


Figure 4. Densité moyenne de larves L3 pour chaque classe de proportion de surface terrière de pin sylvestre. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard. « n » représente le nombre de placette pour chaque groupe de proportion. Les lettres « a », et « b » symbolisent les groupes significativement différents pour $p < 0.01$ d'après un test de comparaison des moyennes ANOVA.

Sur la base de ces résultats, comment réduire le risque de pullulation du hanneton en forêt ?

Pour réduire le risque de prolifération du hanneton, la stratégie pourrait être d'installer par la sylviculture un milieu forestier qui lui soit plutôt défavorable.

D'après nos résultats, le peuplement forestier qui serait plutôt défavorable à la dynamique des populations de hanneton serait composé de 2 strates de végétation : une strate arborescente relativement ouverte (permettant l'installation d'un recrû ligneux) et composée d'une importante proportion de pin sylvestre et une strate arbustive basse très recouvrante. Rappelons que ce peuplement s'inscrit dans notre stratégie d'échantillonnage, qui a ciblé des peuplements mûrs (majorité de gros bois) et composés d'un mélange feuillus – résineux (pin sylvestre essentiellement).

Pour expliciter la variabilité du nombre de larves selon différentes variables explicatives, nous avons mis en œuvre un arbre de régression (Fig. 5). Cette méthode statistique permet de sélectionner des variables pertinentes dans la séparation de notre échantillon en sous-groupes. La moyenne de la densité de larve dans chaque sous-groupe est alors jugée significativement différente de la moyenne d'un autre sous-groupe. Comme les variables décrivent le milieu forestier, chacune des branches de notre arbre représente un type de peuplement. Il est alors possible de lier des types de peuplement à un nombre moyen plus ou moins élevé de larves.

La première séparation (le premier « nœud ») correspond à la couverture de la strate arbustive basse. Si le recouvrement est supérieur à 50% (classe ≥ 4), la moyenne est de 5 larves par m^2 . Si le couvert est plus faible ($< 50\%$), une nouvelle variable significative intervient : la surface terrière de pin sylvestre. Si cette dernière est supérieure ou égale à $22 m^2/ha$, alors il y a 7,4 larves par m^2 en moyenne. Le nombre de larves est ainsi présenté selon une succession de « règles de décision ».

Il en résulte qu'au sein de la zone infestée les types de peuplements les moins favorables au hanneton sont caractérisés soit par un fort couvert de la strate arbustive basse, soit par une forte surface terrière de pin sylvestre. À l'opposé, les peuplements qui semblent les plus favorables à une grande abondance de larves sont mélangés, avec une majorité de feuillus, et la strate arbustive basse y est éparse ou absente.

Dans le contexte des Vosges du Nord, les éléments de vulnérabilité du peuplement forestier augmentant le risque de prolifération du hanneton sont ainsi l'absence ou le faible couvert d'une strate arbustive basse, une faible surface terrière de pin sylvestre et une forte proportion d'essences feuillues (majoritairement chêne – hêtre) (Fig. 5 et 6).

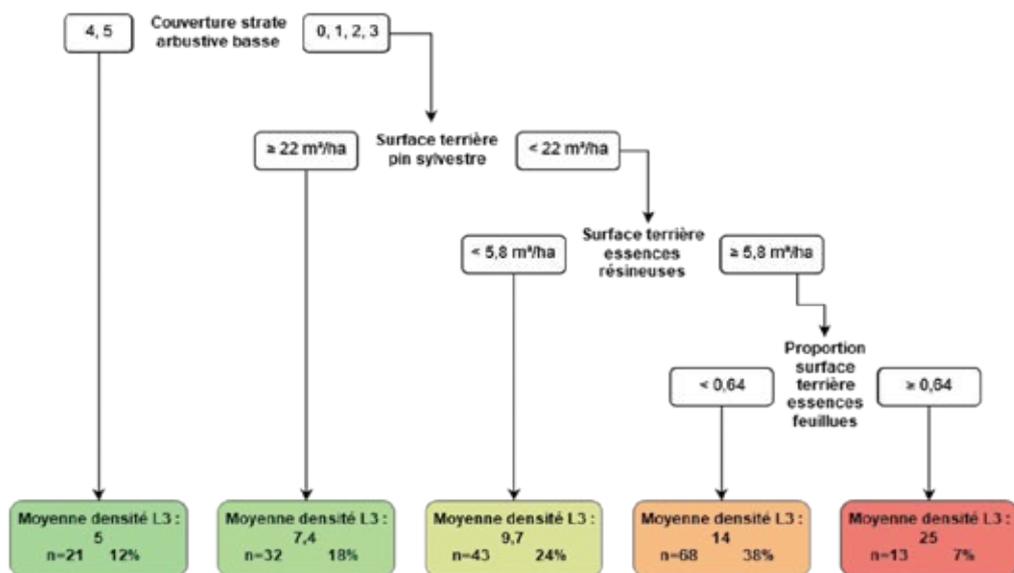


Figure 5. Arbre de régression prédisant le nombre de larves de hanneton dans le sol des peuplements mûrs des Vosges du Nord.

Approche pédologique

Au-delà de l'approche « peuplement », il paraît également important de présenter les informations collectées dans la bibliographie concernant les préférences pédologiques du hanneton forestier, en ce qui concerne le sol.

En 2014, dans l'étude coordonnée par Louis-Michel Nageleisen, la texture du sol est apparue comme l'une des variables les plus significatives : les textures sableuses contenaient un nombre significativement plus important de larves que les textures plus limoneuses voire argileuses (Nageleisen *et al.*, 2015). L'ensemble de la bibliographie s'accorde sur le fait que le hanneton forestier comme le hanneton commun manifestent une nette préférence pour les sols sablonneux, et cette préférence est documentée depuis longtemps. À propos du hanneton forestier Couturier et Robert observaient déjà en 1956 que « [la larve] a besoin de sols légers, sablonneux, bien drainés ». Et un siècle plus tôt, un traité sur le hanneton commun indiquait que « la femelle les place [les œufs] de préférence dans les lieux découverts et parmi les terrains libres, un peu meubles et secs. Souvent elle choisit ceux qui se trouvent exposés au soleil et que l'on a récemment travaillés » (Pouchet 1853).

Plus précisément, Schmidt et Hurling (2014) ont constaté une corrélation négative entre la présence d'un horizon argileux dans le sol et le nombre de larves de hanneton forestier. Ils ont en outre constaté la réduction du nombre de larves en cas de présence d'une nappe d'eau dans le sol à l'automne, cette nappe d'eau empêchant les larves de s'enfouir dans le sol pour l'hiver. La présence d'une couche d'argile rend le sol théoriquement plus dense et moins prospectable pour les larves ; elle lui confère aussi une propension accrue à retenir l'eau, facteur propice à la présence de certaines espèces de champignons entomopathogènes du genre *Beauveria* (Ferron 1965). En parallèle, les chercheuses polonaises participant à l'atelier BENCHAFOR ont révélé que les champignons entomopathogènes du genre *Beauveria spp.* sont sensibles au pH et préfèrent des sols neutres à alcalins (pH optimal entre 8 et 8,5 ; Niemczyk *et al.*, 2019). Cependant elles ont fait le lien entre le pH du sol et sa texture. L'hypothèse proposée pour expliquer la faible abondance de champignons dans les forêts échantillonnées est la plus forte lixiviation

des spores de champignons vivant dans les sols sableux (généralement à faible pH), tandis que les sols plus argileux (à pH plus élevé) retiennent les spores grâce au phénomène d'adsorption sur les particules d'argile (Niemczyk *et al.* 2019). Ça serait de fait la texture qui est représentée à travers la notion de pH ; inutile dès lors de faire de l'amendement calcaire pour améliorer les populations naturelles de *Beauveria*. En résumé, les populations de *Beauveria* étant moins denses dans les sols sableux secs, les larves de hanneton encourent un moindre risque de contamination.

Par ailleurs, les sols sableux sont propices au transport de composés organiques volatils (COV) exsudés par les racines dans le sol. Les larves perçoivent ces composés chimiques (via les antennes) et en suivent la trace vers les racines (Weissteiner *et al.* 2012). Eilers *et al.* (2016) ont cependant constaté une moins bonne réponse des larves aux messages chimiques émis par les racines des plantes lorsque celles-ci étaient placées dans un sol argileux. L'argile semble jouer un rôle masquant par adsorption des messages chimiques, compliquant l'accès des larves à leurs hôtes favoris. En facilitant le transport des composés chimiques issus des racines, les sols sableux facilitent indirectement l'alimentation des larves.

La préférence des hannetons pour des sols sableux a donc plusieurs causes possibles : c'est un milieu défavorable à l'activité des organismes entomopathogènes s'attaquant aux larves ; ces sols offrent aux larves une plus grande facilité de déplacement ; ils sont enfin propices à la diffusion des composés chimiques exsudés par les racines dans le sol et facilitent ainsi l'alimentation des larves.

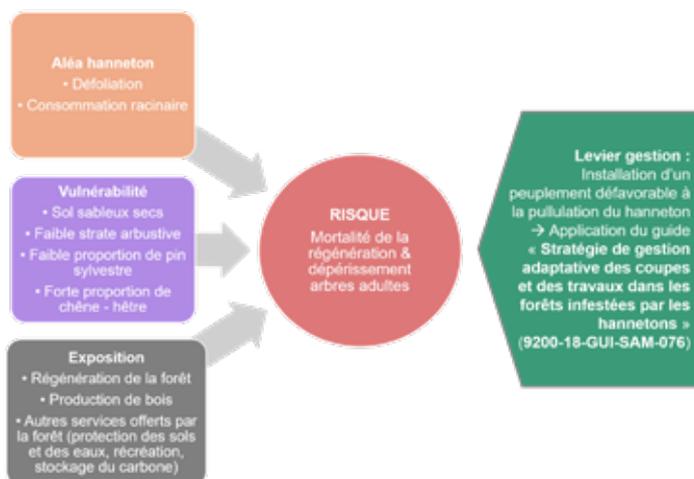


Figure 6. Schéma de risque de dommages par l'aléa "prolifération de hanneton" pour les peuplements mûrs des Vosges du Nord.

Perspectives

Nous n'en sommes encore qu'à la construction des concepts en ce qui concerne l'écologie du hanneton forestier. Il serait donc nécessaire de poursuivre les efforts de recherche dans ce domaine.

Par exemple, afin de confirmer et préciser les éléments de connaissance du milieu de vie de la larve souterraine, un stage Master 2 a permis de mettre en œuvre une étude pédologique en forêts domaniales de Compiègne-Laigue (Désaubry, 2019). Cette étude visait à définir les probabilités de présence de larves de hanneton selon des variables de description du sol telles que la texture (mesurée en laboratoire), le pH, la profondeur d'apparition d'un horizon hydromorphe, etc.

De même, en 2019, nous avons cherché à préciser les éléments déterminant le choix du lieu de ponte par la femelle hanneton forestier et principalement selon la présence d'une strate arbustive basse très abondante et selon la composition du peuplement (Cours, 2019).

Références

Cours J., 2019. *Étude de la niche écologique du hanneton forestier (Melolontha hippocastani Fabr. 1801) dans les forêts des Vosges du Nord*. Mémoire d'ingénieur. AgroParisTech, Office national des forêts DFRN.

Couturier A., Robert, P., 1956. Observations sur *Melolontha hippocastani* F. *Annales des Epiphyties*. Vol. 3, pp. 431-450

Désaubry G., 2019. *Le Hanneton forestier (Melolontha hippocastani) en Forêt Domaniale de Compiègne-Laigue : Précision de son écologie dans un contexte de lutte et d'adaptation à sa dynamique de population*. Mémoire de stage Master 2. Université de Picardie Jules Verne, Office national des forêts.

Duplat P., 1992. La conduite des jeunes peuplements naturels de chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) - Pratiques actuelles - Recherches à entreprendre. *Bulletin Technique de l'ONF* n° 23, pp. 3-36

Eilers E.J., Veit D., Rillig M.C., Hansson B.S., Hilker M., Reinecke A., 2016. Soil substrates affect responses of root feeding larvae to their hosts at multiple levels: Orientation, locomotion and feeding. *Basic and Applied Ecology* vol. 17, pp. 115-124

Ferron P., 1965. Etude en laboratoire des facteurs déterminants la mycose à *Beauveria tenella* (Delacr.) Siem. chez les larves de *Melolontha melolontha* L. *Annales de la Société entomologique de France* N.S. 1, pp.619-625.

Ferron P., 1975. Les champignons entomopathogènes : Évolution des recherches au cours des dix dernières années. Mémoire. Paris : Organisation internationale de lutte biologique contre les animaux et les plantes nuisibles, Section régionale ouest paléarctique. 354 p.

Lambert S., 1999. Quand l'écologie et la biologie s'appelaient histoire ou sciences naturelles. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA* n° 38, pp. 23-40.

Nageleisen L.-M., Bélouard T., Meyer J., 2015. Le hanneton forestier (*Melolontha hippocastani* Fabricius 1801) en phase épidémique dans le nord de l'Alsace. *Revue Forestière Française* vol. 67 (4), pp. 353-366

Niemczyk M., Karwański M., Grzybowska U., 2017. Effect of environmental factors on occurrence of cockchafer (*Melolontha* spp.) in forest stands. *Baltic Forestry* vol. 23, pp. 334-341

Niemczyk M., Sierpińska A., Tereba A., Sokolowski K., Przybylski P., 2019. Natural occurrence of *Beauveria* spp. in outbreak areas of cockchafers (*Melolontha* spp.) in forest soils from Poland. *BioControl* vol. 64, pp. 159-172

Pouchet F.-A., 1853. *Histoire Naturelle et Agricole du Hanneton et de sa Larve ou Traité de Leurs Mœurs, de Leurs Dégâts, et des Moyens de Borner Leurs Ravages*. Rouen : Imprimerie de H. Rivoire. 71 p.

Schmidt M., Hurling R., 2014. A spatially-explicit count data regression for modeling the density of forest cockchafer (*Melolontha hippocastani*) larvae in the Hessian Ried (Germany). *Forest Ecosystems* 1, 19.

Švestka M., Drapela K., 2009. The effect of environmental conditions on the abundance of grubs of the cockchafer (*Melolontha hippocastani* F.). *Journal of Forest Science* vol. 55 (7), pp. 330-338

Weissteiner S., Huetteroth W., Kollmann M., Weißbecker B., Romani R., Schachtner J., Schütz S., 2012. Cockchafer Larvae Smell Host Root Scents in Soil. *PLOS ONE* vol. 7 (10), pp. 1-12

Woreta D., 2016. Reduction of population numbers of *Melolontha* spp. adults – a review of methods. *Folia Forestalia Polonica* vol; 58 (2), pp. 87-95

ÉCOLOGIE DE L'INSECTE - ARBRES OU AUTRES PLANTES DÉFAVORABLES AU DÉVELOPPEMENT DES HANNETONS : EXPÉRIMENTATIONS EN POLOGNE

Régine Touffait

ONF, Direction Forêts et Risques Naturels

Les dégâts de hanneton sont d'origine alimentaire : consommation des feuilles par les adultes et des racines par les larves. D'où les études exploratoires engagées en Pologne sur l'écologie « nutritionnelle » de l'insecte, en testant l'effet de différentes essences forestières et espèces herbacées. Effet qui joue pour les adultes sur l'attractivité, la durée de vie et la fécondité et, pour les larves, sur la survie. Pourrait-on imaginer une gestion sylvicole de la malnutrition pour endiguer les pullulations ?

Nous avons vu que les méthodes chimiques mises en œuvre ces dernières décennies en Allemagne, Pologne ou Hongrie, bien qu'elles se soient révélées plutôt efficaces, sont une solution du passé.

L'étude menée dans les Vosges du Nord en 2018 pour mieux caractériser l'habitat du hanneton forestier (J. Cours, ce dossier) montre comment la sylviculture, par le renforcement du pin sylvestre et l'obtention d'une strate arbustive basse, pourrait permettre de rendre les peuplements forestiers moins attrayants pour le hanneton. Il s'agit là d'une étude écologique, étudiant la place du hanneton au sein d'un écosystème.

En Pologne, des chercheurs ont mené ces dernières années des études de tout autre nature dans le but de comprendre les liens entre la survie, le poids des larves ou la fécondité des adultes femelles avec leur alimentation. Ces études concernent le hanneton forestier et le hanneton commun.

Lidia Sukovata a présenté les résultats d'expérimentations testant les effets de différentes espèces d'arbres, d'arbustes ou de plantes agricoles sur les larves (taux de survie/ évolution du poids) et sur les adultes (durée de vie, fécondité). Ont été testés aussi les effets de la consommation par les larves de produits issus de plantes (graines et granulés de *Brassicaceae*). Ces expérimentations ont été réalisées en laboratoire, en conditions semi-naturelles ou en plein champ.

Alimentation des larves

Tout d'abord, les larves du stade L1 sont les plus sensibles à la qualité de la nourriture. Ce sont elles aussi qui accusent la plus forte mortalité (seulement 11,4% de survie en moyenne ; Woreta et Sukovata, 2014). Globalement, les deux espèces de chêne testées (*Quercus petraea* et *Q. robur*) sont les plus favorables aux larves sur le plan de la survie, à tous les stades de développement. Au contraire, l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) et le bouleau verruqueux (*Betula pendula*) sont les espèces les moins favorables à la survie des larves pour l'ensemble des stades de développement (Fig. 1 ; Woreta et Sukovata, 2014). Plus généralement, malgré cette préférence pour le genre *Quercus*, ces études permettent de rendre compte du caractère polyphage des larves, qui peuvent consommer par ailleurs des racines de pin sylvestre ou encore de hêtre commun.

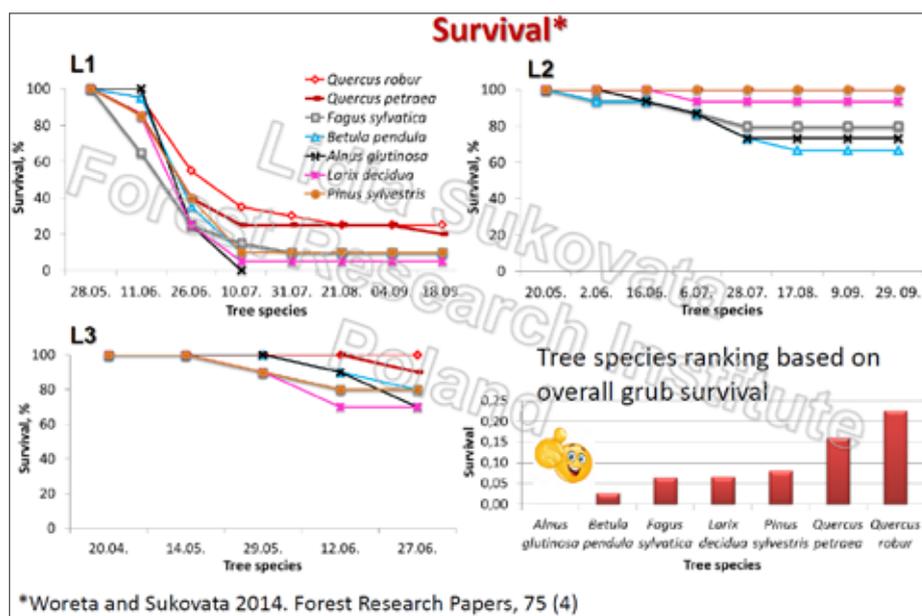


Figure 1. Page de la présentation de Lidia Sukovata mettant en évidence l'importance des essences forestières dans l'alimentation racinaire des larves.

En haut à gauche = stade L1 ; en haut à droite = stade L2 ; en bas à gauche = L3 ; en bas à gauche = taux de survie moyen de la totalité des stades de développement.

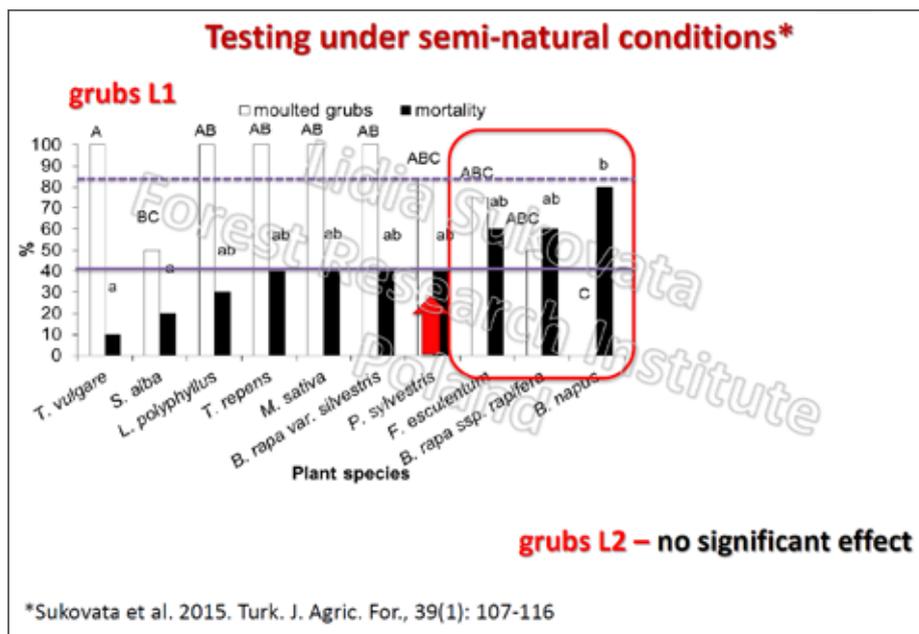


Figure 2. Effet de l'alimentation à base de racines de différentes plantes sur le taux de mortalité des larves L1. Figure issue de la présentation de L. Sukovata.

moulted grubs = larves ayant mué (passage L1 à L2 réussi) ; mortality = mortalité.

On remarque que *B. napus* (colza) est associée à la plus forte mortalité et au plus faible niveau de mue.

Tanacetum vulgare = tanaisie ; *Sinapis alba* = moutarde blanche ; *Lupinus polyphyllus* = lupin des jardins ; *Trifolium repens* = trèfle banc (ou rampant) ; *Medicago sativa* = luzerne cultivée ; *Brassica rapa* var. *silvestris* = navette ; *Pinus sylvestris* = pin sylvestre ; *Fagopyrum esculentum* = sarrasin ; *Brassica rapa* ssp. *rapifera* = navet potager ; *Brassica napus* = colza

Afin de mieux comprendre les éléments déterminant la survie des larves, une seconde étude a été réalisée en laboratoire, relative à l'effet de l'alimentation, c'est-à-dire les systèmes racinaires de différentes espèces végétales, sur le taux de mortalité des larves L1 (Sukovata et al., 2015a). Il est montré que les espèces suivantes peuvent être efficaces contre les larves de hanneton : le colza (*Brassica napus*), le navet (*Brassica rapa* subsp. *rapifera*) et le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*) (Fig. 2).

Les plantes de la famille des *Brassicaceae* contiennent de hauts niveaux de glucosinolates dans leurs tissus. Cette molécule, mise en contact avec une enzyme (la myrosinase), libère des composés toxiques pour les herbivores (Sukovata et al., 2015b).

Dans un contexte d'arrêt progressif de l'utilisation des produits pharmaceutiques, la recherche s'appuie actuellement sur ces molécules et les plantes qui les synthétisent, pour trouver des solutions de lutte contre les ravageurs. Une expérimentation à la fois en laboratoire (pots) et en conditions semi-naturelles (pépinière) a permis d'épandre des granulés de graines de moutarde brune (*Brassica juncea*) sur un substrat contenant des larves. En laboratoire, différentes concentrations de granulés ont été apportées. À travers ces granulés, c'est une molécule particulière qui a été testée : la sinigrine. La sinigrine est un glucosinolate qui, lorsqu'il entre en contact avec l'enzyme myrosinase (présente dans la cellule végétale mais normalement séparée du glucosinolate), donne le goût piquant de la moutarde. Il apparaît que plus la concentration en sinigrine est élevée, plus grande est la mortalité des larves (Sukovata et al., 2015b ; Fig. 3).

Ainsi, concernant ces tests de molécules issues de végétaux, les chercheurs ont pu constater des effets négatifs sur les larves lorsqu'elles sont mises en contact avec de la poudre de graine ou des granulés de moutarde brune. Cependant, la méthode de lutte adaptée aux conditions forestières qui pourrait découler de ces résultats n'est pas encore trouvée : l'épandage de type irrigation est difficilement envisageable en forêt et des questions peuvent se poser concernant l'impact potentiel sur d'autres espèces vivant dans le sol.

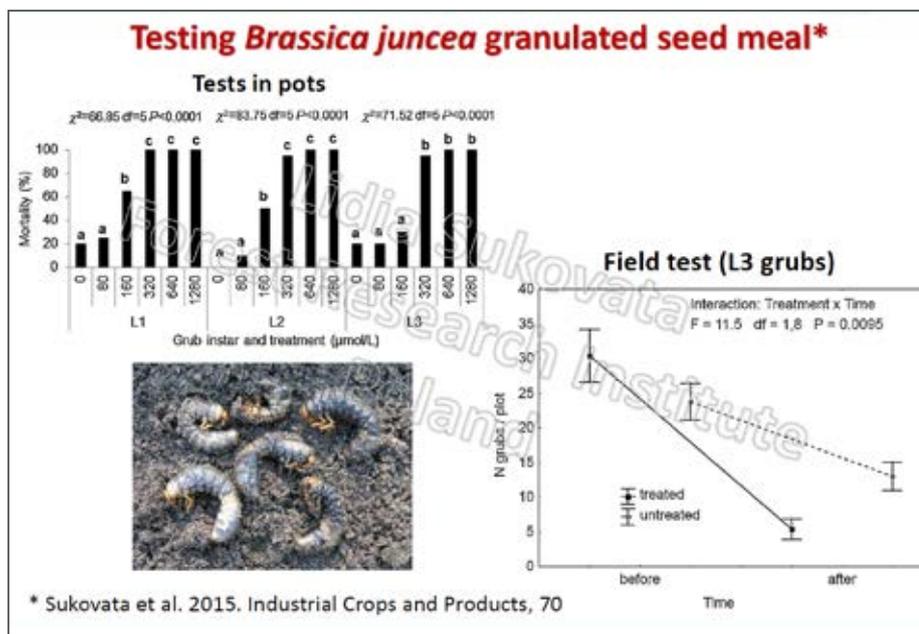


Figure 3. Effets de la sinigrine sur la survie des larves de chaque stade de développement (en haut à gauche ; expérience en laboratoire) et plus généralement sur la survie des larves en champs (en bas à droite). Figure issue de la présentation de L. Sukovata.

Alimentation des adultes

En plus des expériences sur le stade larvaire, un certain nombre d'études ont été menées au stade adulte. Ces expérimentations ont été réalisées en laboratoire, dans des bocaux avec adulte de *Melolontha* et des feuilles de différentes essences. Différentes variables ont été mesurées : durée de vie, taux de fécondité et préférence alimentaire.

Globalement, le genre *Quercus* (chênes rouge et pédonculé – manque de données concernant le sessile) est le genre le plus favorable à la fécondité des femelles tout en permettant une durée de vie relativement importante. Inversement, le sureau noir (*Sambucus nigra*), l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) et le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*) sont, parmi les espèces testées, celles qui sont le moins favorables à la fois à la durée de vie des adultes de *Melolontha hippocastani* et à leur niveau de fécondité. Viennent ensuite le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le cerisier tardif (*Prunus serotina*), le bouleau verruqueux (*Betula pendula*), le tilleul à petite feuille (*Tilia cordata*) et le charme commun (*Carpinus betulus*) (Fig. 4).

Concernant la préférence alimentaire des adultes de *Melolontha hippocastani*, il a été mis en évidence que les femelles préfèrent les feuilles de hêtre commun (*Fagus sylvatica*) et en second lieu celles de chêne pédonculé (*Quercus robur*). A contrario, les feuilles de bouleau verruqueux (*Betula pendula*) et les inflorescences mâles de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sont délaissées.

Pour conclure

Appliqués au contexte des forêts françaises touchées par les hannetons forestiers, ces résultats militent en faveur du maintien au maximum du bouleau dans les peuplements. L'introduction d'aulne glutineux n'est pas envisageable car les stations sableuses ne lui sont pas adaptées. Le pin sylvestre semble être une essence à renforcer dans les massifs, dans la perspective d'influer négativement sur la dynamique des populations, cette essence n'étant pas consommée par les adultes (à part l'inflorescence) et ayant un impact négatif sur la fécondité, contrairement aux chênes. Il apparaît clairement, pour les deux stades du cycle biologique du hanneton, que le genre *Quercus* est le plus favorable à la croissance et la durée de vie des individus.

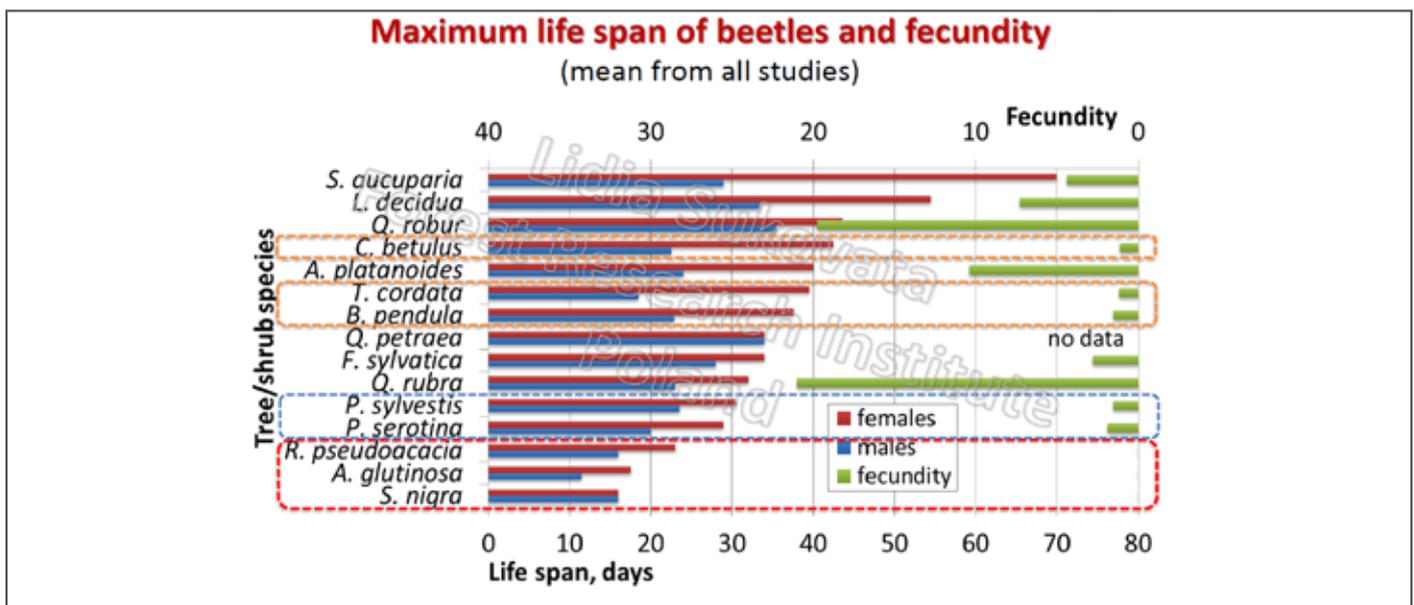


Figure 4. Durée de vie (life span) des mâles et femelles adultes et fécondité (fecundity) des femelles selon différentes espèces d'arbres. Figure issue de la présentation de L. Sukovata.

Pointillés rouges : les essences les moins favorables ; pointillés bleus : essences plutôt défavorables ; pointillés orange : essences permettant une durée de vie importante mais une faible fécondité.

Références

Sukovata, L., Jaworski, T., Karolewski, P., Kolk, A., 2015a. The performance of *Melolontha* grubs on the roots of various plant species. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 39, 107-116.

Sukovata, L., Jaworski, T., Kolk, A., 2015b. Efficacy of Brassica juncea granulated seed meal against *Melolontha* grubs. *Industrial Crops and Products* 70, 260-265.

Woreta, D. et Sukovata, L., 2014. Survival and growth of the *Melolontha* spp. grubs on the roots of the main forest tree species. *Forest Research Papers* 75 (4), 375-383.

RECOMMANDATIONS PRATIQUES POUR LES GESTIONNAIRES ET PERSPECTIVES

Jérémy Cours

AgroParisTech & ONF - Direction Forêts et Risques Naturels

Régine Touffait

ONF, Direction Forêts et Risques Naturels

Vincent Boulanger,

ONF, pôle Recherche-développement-innovation de Fontainebleau-Compiègne

Face à l'amplification récente des pullulations de hanneton forestier dans le nord de la France, l'ONF a mis en place en 2016 un comité de coordination nationale « Hanneton » piloté par la DFRN – Direction Forêts et Risques Naturels. Ce comité a permis de compiler et discuter les observations faites sur le terrain et les résultats de la bibliographie. Il a aussi suscité l'organisation, en 2018, de l'atelier de travail BENCHAFOR qui a permis de confronter les connaissances et retours d'expériences issus de différents pays européens impactés depuis plus longtemps par les pullulations de hanneton forestier.

L'idée était, à l'issue de cet atelier, de mieux appréhender la situation et pouvoir jeter les bases d'une gestion adaptative des peuplements touchés. Hélas, il n'existe pas actuellement de solutions de lutte simples et efficaces à court ou moyen terme. C'est justement pourquoi ce travail débouche sur des recommandations spécifiques, à commencer par les éléments qui doivent alerter les forestiers.

Éléments de diagnostic des pullulations de hannetons forestiers

Hormis la défoliation de certains arbres feuillus, tous les 4 ans, au moment du vol d'émergence, d'autres indices peuvent permettre au gestionnaire de détecter une présence importante de hanneton forestier dans les parcelles, pendant la phase souterraine larvaire. Pendant 36 mois environ, les larves se nourrissent de racines, et cette consommation racinaire a des effets directs sur l'alimentation en eau des végétaux. La surface d'absorption racinaire étant diminuée, les arbres présentent les symptômes d'un stress hydrique : microphyllie (Fig. 1), dessèchement, descente de cime et mortalité de branches (Fig. 2). Ces symptômes apparaissent principalement sur les arbres feuillus et en premier lieu sur les très jeunes arbres (semis, fourrés, gaulis) dont le système racinaire est rapidement consommé, ne laissant souvent que la racine pivot, trop grosse pour être entièrement rongée. On observe alors dans les semis des mortalités par taches. Ensuite, ce sont les arbres adultes qui présentent des signes de dépérissement (manque de ramification, mortalité de branche...) et on voit l'état sanitaire général du peuplement se dégrader au fil des années.



Figure 1. Comparaison entre un rameau de hêtre pleinement développé (à gauche) et un rameau présentant un phénomène de microphyllie (à droite).



Figure 2. Exemple de dépérissement de chênes (descentes de cimes et mortalité), dans la zone impactée par le hanneton en forêt indivise de Haguenau.

L'élément de diagnostic le plus simple est celui de la mortalité des semis. Il suffit d'en arracher quelques-uns : si le système racinaire est absent, en tout ou partie (Fig. 3), il est probable (dans le cas d'une parcelle en station sableuse et proche d'une zone de défoliation par les hannetons adultes) qu'il y ait des larves dans le sol. Pour finaliser le diagnostic, il faut alors creuser au voisinage quelques fosses de 50x50x50 cm pour détecter la présence de larves et évaluer la densité. En période d'activité (fin printemps – été – début automne), les larves sont majoritairement présentes dans les 30 premiers centimètres du sol.



Figure 3. Dans une tache de mortalité, exemple d'un jeune chêne « mort-vivant » dont le système racinaire vient d'être consommé par les larves (remarquer les attaques sur le pivot) à Compiègne en 2017.

Un guide d'aide à la gestion adaptative des coupes et des travaux

Les enseignements de l'atelier BENCHAFOR ont permis de finaliser un guide, destiné à aider les gestionnaires de l'ONF à mettre en place des stratégies de gestion adaptative des coupes et des travaux. Ce guide (Touffait *et al.*, 2018) embrasse la problématique et les questions auxquelles les gestionnaires sont confrontés au quotidien en Picardie et en Alsace, où une crise sanitaire a été déclarée respectivement en 2016 et 2014 (Fig. 4). Mais il concerne potentiellement d'autres massifs, comme la forêt de Fontainebleau, où le hanneton est bien présent et où il convient d'être vigilant.

Les préconisations du guide engagent les gestionnaires à :

- détecter, caractériser et suivre le « phénomène hanneton », par la mise à disposition de protocoles de diagnostics ;
- limiter les pertes économiques, en considérant que cette crise a déjà coûté beaucoup, notamment du point de vue des régénérations en échec ;
- arrêter les acharnements en travaux ;
- maintenir un objectif de renouvellement des peuplements, le rythme des récoltes des bois et la nature des travaux étant à adapter en fonction de diagnostics en continu « ciblés hannetons ».

Sept recommandations techniques plus une

Plus précisément, les préconisations de gestion développées dans le guide se résument en 7 recommandations principales, comme suit.

1 - Instaurer un équilibre forêt-ongulés en s'appuyant sur les contrats cynégétiques et sylvicoles. En effet, le déséquilibre forêt-ongulés qui affecte l'ensemble des massifs impactés par les hannetons participe à l'absence de strate arbustive basse qui permettrait de « diluer » les dégâts et qui pourrait avoir un « effet barrière » vis-à-vis des femelles au moment de la ponte tout en favorisant le développement de champignons parasites des larves.

2 - Diagnostiquer en continu afin de suivre la dynamique de population de hanneton en intensité et en étendue géographique et les dégâts causés, notamment pour ajuster la stratégie de gestion. Une dynamique descendante annoncera une fin de crise et la possibilité de retour à la gestion courante (Gauquelin *et al.*, 2010).

3 - Récolter les bois avant qu'ils se déprécient et perdent de la valeur ; terminer rapidement la récolte des peuplements très dépérissants ouverts en régénération, quitte à ralentir voire suspendre au besoin les coupes de régénération en peuplements non dépérissants (moins de 20% de tiges dépérissantes) en zone infestée ou sensible (sols sableux avec peu de remontée de nappe d'eau).

4 - Favoriser la régénération naturelle (dense) de pins sylvestres. Dans un peuplement mélangé feuillus/résineux en régénération, récolter en priorité les feuillus, de façon à réduire la nourriture feuillue au moment du vol et favoriser la régénération naturelle résineuse.



5 - Adapter ou suspendre les travaux sylvicoles, prioriser les travaux dans les parcelles sans « risque hanneton ». Le principe général est de ne pas investir en plantation ou regarnis dans les parcelles envahies par les larves, quelle qu'en soit la densité (détection en stades L2 ou L3), à l'exception des travaux spécifiques pour tenter d'acquiescer une régénération naturelle dense de pin sylvestre. Après coupe définitive dans une parcelle envahie par les larves ou sensible au « risque hanneton », on attendra l'apparition d'un recrû ligneux, l'idée étant de créer grâce à cette matrice une barrière empêchant les femelles d'aller pondre. Si besoin, une plantation pourra être envisagée ultérieurement si on constate l'absence de larves 2 ou 3 ans après un grand vol (stade L2, L3). Dans les parcelles régénérées naturellement (cf. diagnostic *Régénat*) sur stations sableuses potentiellement accueillantes aux pontes (en référence à une carte de « sensibilité hanneton » établie par les chercheurs), on adaptera au cycle du hanneton la programmation des travaux liés aux cloisonnements sylvicoles et aux dégagements : l'idée est d'avoir au moment du grand vol une végétation ligneuse la plus couvrante possible. Il s'agit donc de ne pas réaliser de travaux défavorables (broyages, dégagements manuels et mécaniques...) pendant les deux saisons de végétation qui précèdent l'année du grand vol. Ces travaux pourront être réalisés à partir de juin après le vol.

6 - Augmenter lors des plantations la part des résineux (pins sylvestres, maritimes, autres en fonction du changement climatique) et réduire les plantations de chênes. Planter du chêne, dont les feuilles sont la nourriture préférée des hannetons, n'apparaît pas comme une bonne solution, à cause de l'effet d'aimant : les adultes viendront s'alimenter sur les chênes plantés et pondront en dessous. La stratégie consiste à réduire cette nourriture dans l'objectif d'une régression démographique. De plus, sur les stations séchardes concernées (Compiègne), souvent sans recrû, le chêne sessile n'est pas en station optimale d'autant que les épisodes de sécheresse et de canicule augmentent ; les pins (notamment sylvestre et maritime) seraient mieux adaptés. Par ailleurs, des observations récentes en forêt domaniale de La Petite Pierre Sud (Jérémy Cours, comm. pers.) ont montré qu'une régénération naturelle de pin a pu remplacer avec

succès une régénération naturelle de hêtre qui avait disparu du fait des morsures des larves. Il est possible que, dans un premier temps, les pins résistent mieux à la sécheresse. En outre, les aiguilles ne sont pas appétentes pour les hannetons adultes. Enfin, le pin maritime, essence à croissance rapide, constitue une réponse au « trou de production » potentiel lié aux difficultés de régénération des feuillus, d'autant que c'est un bon candidat vis-à-vis de l'adaptation au changement climatique ; cependant il faut rester vigilant quant à l'évolution de la présence du nématode du pin (*Bursaphelenchus xylophilus*). Il ne s'agit pas d'arrêter toute plantation de chêne sessile, mais il convient d'augmenter à court terme, particulièrement en Picardie, les plantations en enrichissement (placeaux) de résineux (pin sylvestre, pin maritime...) notamment dans une matrice de *Prunus serotina* ou autre recrû ligneux.

7 - Formuler le choix d'un itinéraire de non-investissement et d'une révolution BIBE (bois industrie et bois énergie) pour certaines parcelles, notamment celles envahies par *Prunus serotina*. Les feuilles de *Prunus serotina* ont un effet délétère sur les hannetons adultes. Lorsqu'il est présent (on ne l'introduit pas !), il pourrait donc fournir une solution pour faire baisser les populations de hannetons et diversifier les itinéraires de renouvellement : itinéraire de non-intervention en travaux et récolte BIBE de *Prunus serotina*, ou bien enrichissement en pins (voire chêne sessile) dans une matrice de *Prunus serotina* pour redonner, à court terme, un objectif de production de bois d'œuvre à la parcelle.

À ces 7 recommandations du guide pourrait s'en ajouter une huitième, directement inspirée des récents résultats des chercheurs polonais sur l'alimentation des adultes (Woreta *et al.*, 2016 ; Woreta *et al.*, 2018), ainsi que de quelques observations terrain.

8 - Maintenir au maximum les bouleaux dans les peuplements. La consommation de feuilles de bouleau par des hannetons adultes a un impact négatif sur leur fécondité, d'où la consigne de maintenir au maximum les bouleaux dans les peuplements. En outre, le bouleau est une espèce moins favorable à la survie des larves.

Et un impératif : communiquer

Au-delà des aspects sylvicoles, le guide fait une recommandation plus générale, mais non moins fondamentale : **communiquer avec le public et les acteurs locaux.**

Les pullulations de hannetons rendent difficile la gestion forestière durable puisqu'il est laborieux de renouveler les peuplements dans un objectif de production de bois d'œuvre. Les échecs répétés des plantations et les regarnis consécutifs, réalisés en vain, ont un coût de plus en plus difficile à assumer.

Pour autant l'ONF n'abandonne pas l'objectif de gestion durable et définit des stratégies adaptatives basées sur des diagnostics en continu.

Les forêts concernées cumulent plusieurs facteurs impactant les peuplements et leur renouvellement, il convient d'expliquer aux partenaires externes comment interviennent ces différentes problématiques et quelles sont les solutions techniques ou partenariales à mettre en œuvre pour retrouver des conditions favorables au renouvellement. Il est recommandé de s'appuyer sur les structures de concertation existantes (comité consultatif, comité de pilotage forêt d'exception...) ou de mettre en place un comité de suivi spécifique pour bâtir un plan de communication au sein du territoire.

Perspectives

Le guide des Stratégies de gestion adaptative dans les forêts infestées par les hannetons propose des options « sans regret » correspondant à l'état actuel des connaissances. Ce qui ne dispense pas, bien au contraire, de poursuivre activement les travaux de recherche et développement. De ce point de vue, les perspectives peuvent se classer en deux familles : la lutte contre les populations, et la gestion de l'habitat.



Communiquer, expliquer les problématiques multiples qui compromettent le renouvellement, les stratégies adaptatives...

Lutter contre les populations

Par suite de l'interdiction d'utilisation des insecticides, la lutte biologique s'impose comme une nouvelle arme contre les ravageurs des cultures en milieu agricole. Les mécanismes consistent à agir sur les ravageurs soit individuellement (augmenter leur mortalité) soit collectivement (diminuer la fécondité). Le cas du hanneton pose deux enjeux majeurs. Pour atteindre les larves, le traitement doit pouvoir se diffuser dans le sol, milieu solide mais hétérogène. Et pour agir envers les adultes, les forestiers doivent faire preuve d'une grande réactivité au moment de l'émergence (quelques semaines, une fois tous les 4 ans). D'un côté, le champignon entomopathogène *Beauveria spp.* est une cause naturelle reconnue de moindres populations mais n'a jamais fait l'objet de tests au champ afin d'en dériver une technique de lutte opérationnelle. De l'autre, les *Bacillus thuringiensis* (Bt) sont connus pour leurs propriétés insecticides mais nécessiteraient un travail de développement biotechnologique pour augmenter la spécificité au hanneton et limiter les impacts sur le reste de la faune.

Par ailleurs la recherche de substances allélopathiques, abordée par L. Sukovata (voir R. Touffait, ce dossier), pourrait s'élargir à une plus grande diversité de végétaux et de possibles propriétés encore inconnues. Les travaux récents sur le bouleau (*Betula sp.*), et plus particulièrement sur le rôle du salicylate de méthyle présent dans l'huile essentielle, mettent en évidence des effets de répulsion directe ou comme inducteur de défenses contre les herbivores (Stutz *et al.*, 2017). Ceci invite à plus ample investigation quant aux effets d'un recrû de bouleau sur les hannetons et à la manière de conduire les renouvellements forestiers en dosant la présence du bouleau afin que l'essence objectif puisse en tirer profit sans souffrir de concurrence.

Gérer l'habitat

La gestion de l'habitat est une autre stratégie de lutte, que l'on pourrait rapprocher d'une stratégie d'adaptation des peuplements pour limiter les risques et les dégâts. La première piste évoquée a été de diminuer la « pontabilité » (néologisme nécessaire pour cette situation inédite !) en densifiant les strates de végétation basse. Les travaux en Alsace ont toutefois montré un effet limité de ce paramètre : même avec un fort couvert arbustif, les sols hébergent des densités fortes de larves dans un paysage de pullulation. Mais l'effet de ce type de mesure peut aussi se révéler sur des termes plus longs, à la faveur d'une succession de plusieurs cycles de développement/vol/ponte ; il est en tout cas à envisager en tant que stratégie à l'échelle d'un ensemble de peuplements ou d'un massif forestier.

Bien entendu, ce type de dynamique de végétation est fortement contrôlé par les populations de grands herbivores (Boulanger *et al.*, 2018). Les synchronies spatiales et temporelles entre pullulation de hannetons et déséquilibre forêt-gibier posent ainsi la question du lien de cause à effet qui pourrait exister entre ces deux phénomènes : des études complémentaires s'avèrent nécessaires pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

Une autre stratégie d'adaptation consiste à identifier des essences résistantes ou non consommées par les larves de hannetons. Si les racines des aulnes semblent être épargnées par les larves, les exigences édaphiques de notre aulne glutineux sont incompatibles avec les sols sableux où se concentre l'essentiel de la crise. Inversement, parmi les essences sensibles connues du forestier on trouve les chênes, le hêtre, mais aussi dans une moindre mesure le pin sylvestre (racines), soit les essences objectif standard des sols sableux. Dès l'automne 2020, le pôle RDI de Fontainebleau-Compiègne mettra en place une expérimentation visant à tester la résistance d'une trentaine d'essences, plus ou moins originales, à la présence des larves de hanneton dans le sol.

Et explorer d'autres approches ?

D'autres approches pourraient s'inspirer des stratégies développées en milieu agricole, telles que la technique du *push and pull* (Cook *et al.*, 2007). Elle consiste à pousser les ravageurs hors de la parcelle de culture en diminuant l'attractivité de la ressource (répulsif, espèces auxiliaires), tout en les attirant hors de la parcelle de culture avec un leurre, pour ensuite les éliminer. Cette technique nécessite d'identifier les méthodes pour repousser les hannetons de la parcelle et les attirer, ce qui n'est possible qu'au moment du vol des adultes. Le travail de développement d'une telle méthode requiert donc de nombreuses étapes et la coordination par une structure de recherche compétente dans le domaine.

Finalement, l'ensemble des leviers à disposition pour lutter contre le hanneton, conjugués aux attentes multiples des différents publics milite en faveur d'une lutte intégrée contre ce ravageur : limiter les populations de hannetons et leurs dégâts pour garantir le renouvellement des peuplements, tout en respectant les standards environnementaux en vigueur et les attentes de la société vis-à-vis d'une gestion durable des forêts.



© Luc Croisé, ONF



© Régime Touffait, ONF

Références

Boulanger V., Dupouey J.-L., Archaux F., Badeau V., Baltzinger, C., Chevalier R., Corcket E., Dumas Y., Forgeard F., Mârell A., Montpied P., Paillet Y., Picard J.-F., Saïd S., Ulrich E., 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology*, vol. 24(2), e485–e495. <https://doi.org/10.1111/gcb.13899>

Cook S. M., Khan Z. R., Pickett J. A., 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annual Review of Entomology*, vol. 52, pp. 375–400. Scopus. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091407>

Gauquelin X., Bréda N., Legay M., Nageleisen L.-M., Picard O., *et al.*, 2010. Guide de gestion des forêts en crise sanitaire. Paris : ONF, IDF. 96 p.

Stutz R. S., Croak B. M., Leimar O., Bergvall U. A., 2017. Borrowed plant defences: Detering browsers using a forestry by-product. *Forest Ecology and Management*, vol. 390, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.013>

Touffait R., Cours J., Roussel M., Sardin T. *et al.*, 2018. *Stratégie de gestion adaptative des coupes et des travaux dans les forêts infestées par les hannetons - Guide de gestion 9200-18-GUI-SAM-076*. Paris : ONF- DFRN Direction forêts et risques naturels.

Woreta D., Lipiński S., Wolski R., 2016. Effects of food source quality on the adults of *Melolontha melolontha* and *M. hippocastani*. *Forest Research Papers* vol. 77(1) pp.14-23.

Woreta D., Wolski R., Lipiński S., Milosz T., 2018. Effects of food quality on *Melolontha* spp. adults. *Folia Forestalia Polonica* vol. 60 (2), pp. 108-121.

LA PROCESSIONNAIRE DU CHÊNE, INSECTE RAVAGEUR FORESTIER

Hubert Schmuck

ONF, Agence de Sarrebourg

La chenille processionnaire du chêne était, jusqu'il y a peu, beaucoup moins connue que la processionnaire du pin. Sa notoriété a explosé récemment à mesure de son expansion, car elle est plus dangereuse encore. Mais on s'y intéresse ici en tant que ravageur forestier dont les dégâts sur les chênaies, souvent déjà éprouvées par ailleurs, deviennent préoccupants. Cet article de présentation générale introduit, en quelque sorte, les travaux de recherche exposés dans l'article suivant.

Plus discrète que sa cousine processionnaire du pin dont les nids et les processions vers le sol pour la nymphose sont spectaculaires, la processionnaire du chêne n'en est pas moins problématique. Elle l'est pour les peuplements de chêne où elle peut provoquer des défoliations mettant en cause la survie des peuplements si elles sont répétées, et surtout pour les intervenants en forêt et les utilisateurs voire les riverains des massifs forestiers, à cause des urtications sévères qu'elle suscite.

La processionnaire du chêne est présente dans quasiment toute l'Europe (sauf en Scandinavie) et en Asie Mineure (Turquie, Proche Orient) (Fig. 1).

En France elle est présente dans la majorité du pays et fait partie intégrante de l'entomofaune des forêts feuillues où le chêne est présent. C'est néanmoins dans les forêts de la partie nord du pays qu'elle est le plus fréquemment signalée (Fig. 2). On la retrouve aussi bien dans les massifs forestiers que sur des chênes isolés (parcs) ou d'alignement, en territoire rural ou dans les agglomérations. En massif forestier, les arbres de lisières ou les arbres bien détourés (coupes de régénération) semblent plus colonisés que ceux des peuplements fermés.

Elle y connaît des pullulations de durée et d'intensité variable, pouvant provoquer des défoliations plus ou moins fortes, ou même totales dans certains cas en fin de gradation. Les phases épidémiques s'étalent sur des périodes de 4 à 6 ans, entrecoupées de phases endémiques plus ou moins longues.

Elle a pullulé ces dernières années, compromettant la santé des peuplements, entravant la gestion forestière par ses urtications et soulevant mille questions sur la façon d'endiguer ce fléau. L'article fait un rapide bilan de ce qu'on sait... et de ce qu'on cherche à savoir, en particulier par quels moyens limiter ses impacts, tant sur la santé des peuplements forestiers que sur celle des intervenants forestiers.

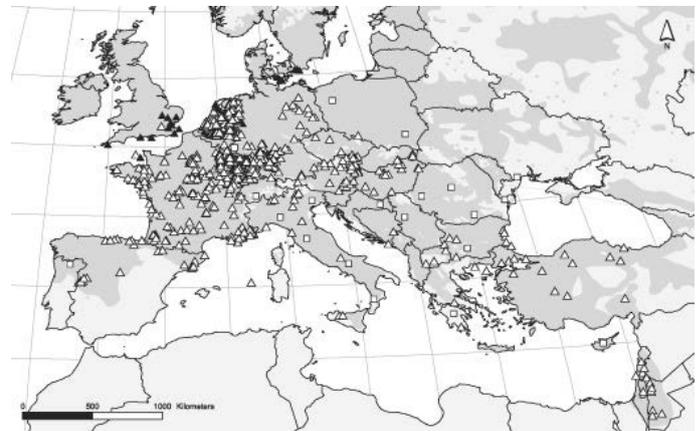


Figure 1. Distribution de la processionnaire du chêne entre 1750 et 2008 (Groenen et Meurisse, 2012).

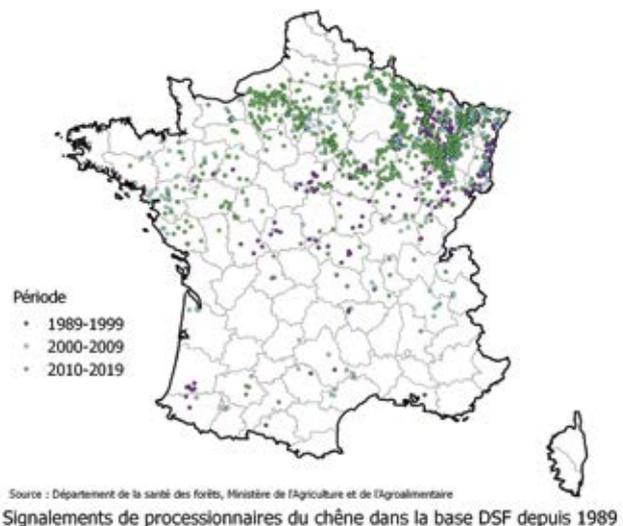


Figure 2. Carte de présence de la chenille processionnaire : extraction base DSF des signalements (MAA DSF 2020).

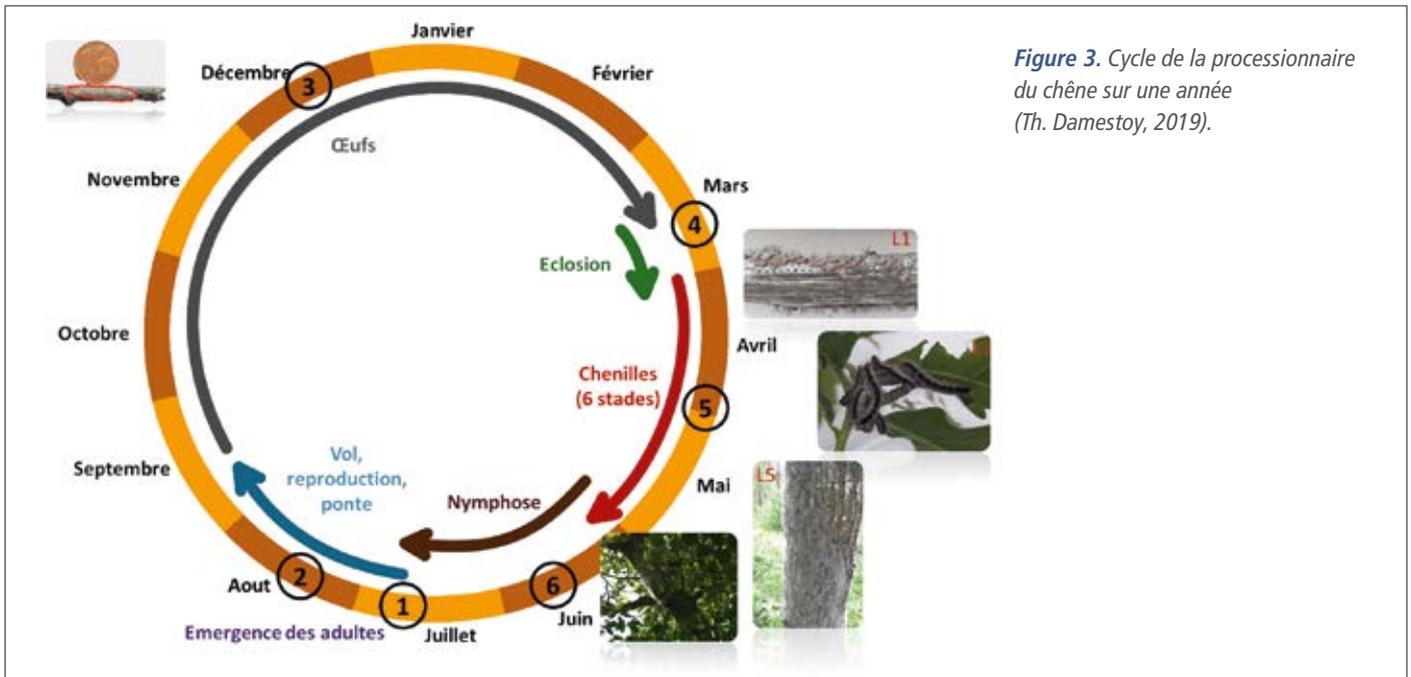


Figure 3. Cycle de la processionnaire du chêne sur une année (Th. Damestoy, 2019).

Biologie et cycle

La processionnaire du chêne est un papillon nocturne de petite taille, de couleur brun-grisâtre (photo 1), au dimorphisme sexuel marqué par la taille et l'extrémité abdominale : 35 à 40 mm d'envergure pour la femelle avec une extrémité abdominale arrondie ; 25 à 30 mm pour le mâle avec une extrémité abdominale pointue. Elle est inféodée aux chênes (sessile, pédonculé, pubescent et chevelu), mais en cas de fortes pullulations les larves peuvent s'alimenter sur des espèces voisines (charmes, hêtre, merisier), sans toutefois pouvoir y achever leur cycle. L'espèce est monovoltine (une seule génération par an) (Fig. 3).



Photo 1. Papillon adulte.

De l'émergence des papillons à l'éclosion des œufs : une phase plutôt discrète

Les adultes (imagos) émergent généralement fin juillet début août, tardivement en soirée voire de nuit. Ils sont dépourvus de système buccal et digestif et ne s'alimentent pas. Leur vie est donc très courte (quelques jours au maximum) et consacrée exclusivement à la reproduction.

Les femelles émettent une phéromone sexuelle destinée à attirer les mâles. Après l'accouplement, elles s'envolent pour aller pondre au sommet des chênes bien dégagés. Les femelles choisiraient l'arbre hôte pour les performances alimentaires des chenilles : des suivis de terrain ont pu mettre en évidence que l'ovoposition (la ponte) se fait préférentiellement au sommet des houppiers des chênes où l'organogénèse est forte avec une mobilisation importante des teneurs en azote des feuilles (Pellieux 2009).

Les pontes (200 œufs en moyenne) sont déposées en 6 à 8 bandes parallèles sur les rameaux fins (3 à 10 mm de diamètre en moyenne) sur les branches terminales des chênes. En cas de pullulation on peut toutefois trouver des pontes sur des branches de diamètre nettement plus important, mais aussi sur des jeunes tiges (stade fourré), voire sur des semis (obs. personnelles). Les œufs sont recouverts d'une pellicule d'écaillés protectrices provenant de l'extrémité abdominale de la femelle (photo 2).



Photo 2. Ponte de processionnaire du chêne ; ici la ponte est abîmée, les œufs blancs sont parasités.

Les larves (premier stade) se forment à l'intérieur des œufs dès l'automne, puis entrent en diapause hivernale, ce qui leur confère une forte résistance aux froids hivernaux. Meurisse *et al.* (2012) ont montré qu'à partir de -18°C la moitié des œufs gelaient et qu'un point de surfusion était atteint à -28°C où la plupart des œufs ont gelé.

L'éclosion est fortement dépendante de la température et se fait au printemps, généralement fin avril, juste avant le débourrement des chênes. Une forte synchronisation entre éclosion et débourrement a été observée dans plusieurs études. Des éclosions trop précoces peuvent engendrer des mortalités dues à la famine. Cependant les chenilles néonates (et non alimentées) sont capables de survivre à une famine deux à trois semaines (Wagenhoff and Veit 2011, Meurisse *et al.* 2012, Wagenhoff *et al.* 2013). Inversement, une éclosion trop tardive (feuilles de chêne déjà bien débourrées) force les chenilles à faire face à une diminution rapide de la qualité nutritive des feuilles (Forkner *et al.* 2004, van Asch and Visser 2007).

Les famines provoquées par une gelée printanière tardive, alors que les larves ont débuté leur alimentation, sont surmontables pendant des durées pouvant aller jusqu'à 9 à 14 jours selon les conditions. Les chenilles peuvent affronter des températures négatives jusqu'à -14°C (Meurisse *et al.* 2012).

Développement des chenilles jusqu'à la nymphose : le temps des dégâts

Les chenilles ont un comportement grégaire et se déplacent en procession, laissant derrière elles un réseau de fils (parfois visible sur les branches jusqu'en hiver).

Leur activité est principalement crépusculaire voire nocturne : elles se nourrissent alors des feuilles des chênes et se rassemblent le jour dans des nids faits de poils soyeux, de fèces et d'exuvies tissés sur les rameaux. Ces nids, au tissage léger, sont abandonnés après chaque mue.

Elles passent par 6 stades larvaires en tout. Au premier stade larvaire les chenilles sont brun-rougeâtres avec une tête noire et mesurent 2 mm (photo 3). Elles s'éclaircissent ensuite, devenant grises avec une bande noire et de longues soies sur le dos. Au 6^e stade larvaire elles mesurent environ 30 mm de long (photo 4).

Les durées de passage entre les différents stades larvaires sont variables selon les conditions de l'année. Schwenke (1974) indique que le développement des chenilles dure au total de 66 à 87 jours. Sur un site de suivi à Champenoux (54) la durée totale observée en 2018 et 2019 est de 74 et 75 jours respectivement, mais avec des durées très variables d'une année à l'autre selon les stades (Bailly 2019 communication personnelle).

À partir du 3^e stade larvaire les chenilles produisent des soies microscopiques au niveau des plaques dorsales de leur abdomen, appelées miroirs. Ces soies qui contiennent une molécule urticante, la thaumatopéine, ont une forme de harpon et sont projetées par les chenilles en cas de danger. Elles s'accrochent sur l'épiderme ou les muqueuses des personnes ou des animaux trop proches et provoquent des urtications semblables à des brûlures.

Aux 5^e et 6^e stades larvaires les nids sont plus gros (pouvant atteindre jusqu'à 2 m de long) et plus résistants, et sont situés sous les branches maitresses ou même sur les troncs des chênes. C'est à ces stades qu'en cas de pullulation forte on peut observer des colonies se déplaçant au sol à la recherche d'arbres non encore défoliés.

À l'issue du 6^e stade larvaire, contrairement à de nombreuses autres espèces du genre *Thaumetopoea* qui se nymphosent dans le sol, les chenilles processionnaires du chêne restent dans le nid pour former un tissage individuel (cocon) qui contient la chrysalide. Au bout de 30 à 40 jours les adultes émergent des cocons.

Les nids vides persistent sur les arbres pendant plusieurs mois voire années. Ils continuent de contenir et de disperser les poils urticants qui subsistent sur les exuvies, en particulier par temps sec et venteux, mais également à l'occasion des exploitations forestières. Il peut aussi arriver qu'ils soient emportés par le vent ou, alourdis par les pluies, qu'ils finissent par tomber au sol. Le risque urticant n'en disparaît pas pour autant.

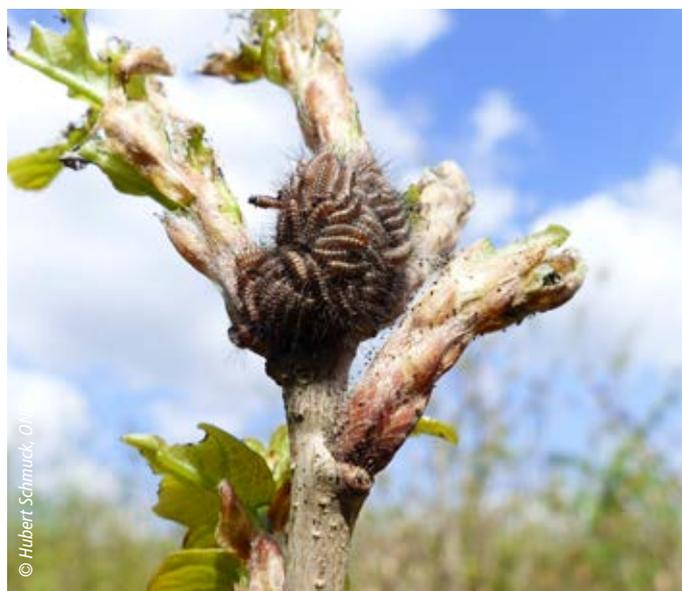


Photo 3. Chenilles au stade L1 regroupées sur des bourgeons.



Photo 4. Chenilles – stade L 5 ou L 6.

Impacts observés

Sur les peuplements forestiers

Les chenilles se nourrissent des feuilles des chênes, de manière plus ou moins importante selon le degré de gradation en cours (photos 5 et 6). Seuls subsistent les rachis et les nervures principales des feuilles. Les défoliations peuvent être quasi totales.

Ces défoliations, par la limitation de la capacité photosynthétique qu'elles engendrent, provoquent un affaiblissement des chênes, et en particulier de leur capacité à reconstituer leurs réserves carbonées.

Lorsque le deuxième cycle de feuillaison des chênes consommés (pousses de la Saint Jean) est de surcroît contaminé par l'oïdium, ce qui est fréquent dans le Nord-Est de la France, et surtout si ces cycles (consommation – oïdium) se répètent sur plusieurs années consécutives, la survie des chênes est souvent compromise. Si, en outre, ces défoliations sont combinées à des perturbations du régime hydrique (déficit ou engorgement intense), les peuplements concernés sont généralement atteints de dépérissements et de mortalités importants.

Ainsi le programme de recherche DRYADE (ANR - 2007-2011 – coordination N. Breda, INRAE) a permis de mettre en évidence le rôle majeur des défoliations répétées causées par les processionnaires des chênes dans la crise sanitaire affectant une partie de la chênaie du Plateau lorrain dans les années 2004 à 2008.

Sur la santé humaine

L'objet de cet article n'est pas de traiter des aspects de santé humaine induits par l'exposition aux poils urticants et allergisants des chenilles processionnaires. Néanmoins, il est indispensable de les évoquer, eu égard à la sévérité des effets :

- brûlures cutanées ou oculaires par contact,
 - lésions internes (en particulier des muqueuses et du système respiratoire voire digestif) par inhalation,
- qui peuvent provoquer des chocs anaphylactiques ou des œdèmes de Quincke.

Les forestiers (ouvriers, bûcherons, gestionnaires...) sont bien entendu les premiers concernés. Mais les usagers de la forêt à titre de loisir et surtout les habitants riverains des massifs subissent aussi les nuisances des pullulations de ces chenilles.

De même, les animaux domestiques (de compagnie ou d'élevage) ou sauvages peuvent, en cas de contact prolongé voire d'ingestion, être victimes de réactions brutales. Des cas mortels (cheval, chiens...) ont été signalés.



© Hubert Schmuck, ONF

Photo 5. Feuilles de chêne consommées par les chenilles processionnaires.



© Jean-claude Sztuka, DSF

Photo 6. Forêt syndicale d'Amel-Foameix-Ornel (55) – Juin 2017.



© Hubert Schmuck, ONF

Observations en chênaie infestée : un travail dangereux.



Photo 7. *Calosoma sycophante* en train de se nourrir de chenilles (pullulant au point de couvrir le tronc jusqu'au sol ; les petits grains sont des déjections de chenilles !)

Régulation naturelle

La processionnaire du chêne connaît de nombreux prédateurs, parasites et parasitoïdes présents dans les écosystèmes où elle vit. La prédation des larves par les oiseaux (mésanges, coucou gris, fauvette...) est possible (et effective), mais elle ne peut être qu'anecdotique, au vu de la masse totale de chenilles présentes dans un peuplement de chênes en période de pullulation.

Au niveau des insectes, on peut citer deux carabidés, le calosome sycophante (*Calosoma sycophanta*) (photo 7) et le calosome inquisiteur (*Calosoma inquisitor*), ainsi que le sylphe à quatre points (*Dendroxena quadrimaculata*), qui se nourrissent de larves. Les observations de ces espèces sont fortement corrélées à l'intensité de présence des chenilles processionnaires.

Plus importants et efficaces sont les parasitoïdes, dont en particulier certaines tachinaires (diptères) et des ichneumonidés (hyménoptères) qui en pondant leurs œufs dans les larves les parasitent et les empêchent de se développer. Les taux de parasitisme sont variables selon les sites et les années (selon Meurisse (2009), 14% des chenilles observées en 2008 en Lorraine étaient infestées ; 80% en 2009 dans la région bruxelloise), et les taux les plus importants sont observés en limite de zones de pullulation. Ils sont plus réduits dans les zones de pullulations récurrentes à fortes densités en chênes (Meurisse 2009).

Il existe aussi sans doute un important cortège de virus ou de bactéries capables de réduire les populations mais, hormis le célèbre *Bacillus thuringiensis*, ils sont encore quasiment inconnus.

Les conditions naturelles (gels printaniers) peuvent contribuer à des chutes brutales des populations, mais lors des très fortes pullulations il semblerait que le manque de disponibilité alimentaire (accentué par la monophagie de l'espèce et les faibles capacités de déplacement des chenilles), soit le principal facteur d'effondrement des populations (obs. personnelles).

Comment endiguer les pullulations ?

Des traitements insecticides biologiques à grande échelle (et par diffusion aérienne) à base de *Bacillus thuringiensis* (sérotype Kurstaki) ont été mis en œuvre par le passé, mais l'évolution de la réglementation dans ce domaine les rend quasiment impossibles à envisager autrement que de manière marginale et très localisée. Ce point ne sera donc pas développé.

De nouvelles méthodes de lutte, alternatives à l'utilisation d'insecticides, sont en cours d'identification et d'évaluation par des équipes d'INRAE, mais leur développement et leur mise à disposition opérationnelle nécessitera encore certains délais.

C'est notamment le cas pour l'utilisation de parasites oophages (lutte biologique) et bien sûr pour la mise en œuvre de phéromones, envisagée selon deux possibilités :

- la confusion sexuelle, en diffusant largement dans l'atmosphère une reproduction synthétique de la phéromone d'agrégation émise par les femelles au moment du vol pour leurrer les mâles et ne pas leur laisser le temps de s'accoupler ;
- la fragilisation, en utilisant une reproduction synthétique de la phéromone de traces émise par les chenilles lors de leur vie larvaire pour disperser les colonies et diminuer ainsi leur effet protecteur (en les rendant plus sensibles à la fois aux aléas climatiques - pluie, froid...- et aux prédateurs).

Mais au-delà de la lutte directe, d'autres questions se posent pour imaginer des actions (et une gestion ?) appropriées ; questions, sur la dynamique démographique et spatiale des populations, sur les facteurs de résistance des chênes à la processionnaire, individuellement ou en peuplement, etc.

Santé des forêts : l'importance de la processionnaire du chêne en quelques chiffres

Les modalités de référencement des données dans la base du DSF ayant changé en 2007, les chiffres donnés ici ne concernent que la période 2007-2019.

Les fiches de veille sanitaire concernant la processionnaire du chêne représentent 1,7% des fiches enregistrées dans la base sur cette période (extrêmes : 0,6% en 2015 ; 4,1% en 2019). Elles représentent 6% des fiches consacrées aux insectes (1,5% en 2013 et 12,1% en 2019) et, pour ce qui est des signalements de problèmes sur chênes (sp), ce sont 15,1% des fiches qui portent la mention « processionnaire du chêne » (3,9% en 2013 30,3% en 2019). (source MAA DSF – communication personnelle).

Connaître et comprendre pour agir à bon escient

Expansion spatiale

Les suivis de présence réalisés par les gestionnaires forestiers, et en particulier depuis 1989 par les correspondants-observateurs du Département Santé des Forêts permettent de mieux connaître les évolutions de présence des populations de ce papillon, tant d'un point de vue spatial que quantitatif (voir aussi encadré).

Il est généralement observé que les foyers s'étendent géographiquement à partir d'un point de départ localisé souvent difficile à repérer en période endémique. Meurisse (2009) indique que la dispersion est rarement supérieure à 10 km pour les femelles. Néanmoins des « sauts » de distances parfois plus grands peuvent être observés. Dans ces cas le rôle des transports reste à préciser, de même que celui des chênes isolés dans le milieu agricole qui constituent généralement de bons indicateurs pour détecter la colonisation d'un nouveau secteur et/ou le départ d'une pullulation.

D'un point de vue historique, dans le Nord-Est de la France (Moselle), la processionnaire du chêne est signalée, de même que les perturbations qu'elle inflige aux paysans, dans les cahiers de doléances préalables à la convocation des États généraux et à la Révolution de 1789. Ailleurs en France ces éléments restent à étudier.

L'impression de rapprochement des pics épidémiques depuis une vingtaine d'années généralement exprimée par les forestiers se doit d'être vérifiée par des éléments factuels et des études rétrospectives poussées à partir de données formellement enregistrées et analysables. Les éléments enregistrés dans la base de données du DSF peuvent constituer un très bon point de départ.

En ce qui concerne la structuration des populations, Roques *et al.* (comm. pers., 2015) ont fait pour 15 populations de chenilles (12 françaises et 3 allemandes) des analyses génétiques portant sur une partie du génome mitochondrial (fragment du gène cytochrome b – 400 paires de bases) et ils ont pu identifier 4 haplotypes différents. Les populations de l'Est de la France et du sud de l'Allemagne sont homogènes pour le fragment de gène étudié (haplotype HP2), et distinctes de celles de la parisienne où l'haplotype HP1 domine mais avec un peu de diversité (HP2, HP3). Elles sont toutes différentes de la population typée HP4 du nord-est de l'Allemagne (Fig. 4).

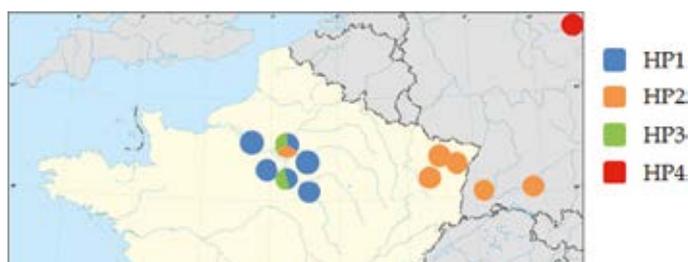


Figure 4. Distribution géographique des haplotypes identifiés (Roques *et al.* 2015).

Ces travaux (à compléter) esquissent une structuration à grande échelle et pourraient permettre de tracer les mouvements des populations de ce papillon et permettre de faire la part des choses entre les mouvements naturels et les colonisations issues du transport par l'homme (introduction en Grande Bretagne en particulier) (Roques *et al.* 2015).

Dynamique et suivi des populations

La dynamique des populations de processionnaire du chêne, comme celle de nombreux lépidoptères forestiers, est conditionnée par des facteurs divers (environnement, facteurs abiotiques et biotiques) et changeants mais souvent encore mal connus.

Les températures, en affectant l'éclosion et le développement des chenilles d'une part, et le débourrement des chênes d'autre part (notamment en cas de retard), semblent jouer un rôle important (Damestoy 2019, Wagenhoff and Vait 2011).

Le comportement des femelles au moment de la ponte (choix des arbres porteurs des pontes en particulier) devrait aussi être étudié car il influence fortement l'impact sur les arbres hôtes au démarrage du cycle larvaire suivant.

En matière de suivi des populations, le DSF a développé quelques outils faciles à mettre en œuvre. En particulier les comptages de pontes (réalisables pendant toute la période du stade œuf) qui, sans pouvoir donner de réel ordre de grandeur de l'importance des populations, permettent néanmoins d'évaluer leur évolution d'une année à l'autre (rapport entre les pontes fermées et les pontes ouvertes une année donnée et comparaison interannuelle des résultats à l'échelle d'un massif homogène). Cependant ces comptages sont fortement dépendants des exploitations qui permettent le recueil des rameaux à examiner, dans la partie sommitale des chênes.

En période d'activité des chenilles, les notations de défoliation et les comptages de nids, permettent aussi, par comparaison interannuelle, de juger de l'évolution des populations. La construction d'un lien robuste entre les pontes fermées observées par les comptages et l'intensité de défoliation à venir l'été suivant est toujours en cours et nécessite un nombre maximal d'observations. Cela permettrait par exemple d'anticiper la programmation des interventions dans les massifs infestés.

Élucider les interactions entre la processionnaire du chêne et ses hôtes

D'autres facteurs, notamment les interactions entre les chênes et les chenilles, et en particulier les mécanismes de défense des arbres face au parasite de même que la composition des peuplements forestiers susceptibles d'abriter ces papillons et l'influence que peut avoir le mélange des essences (y compris des chênes) restent à explorer.

Le travail est considérable. Une première réponse est apportée par la thèse de Thomas Damestoy (2019). Elle sera bien entendu à compléter par d'autres travaux.



Pour en savoir plus...

Damestoy T., 2019. Interactions entre les chênes et la chenille processionnaire du chêne, *Thaumetopoea processionea* L. : de l'arbre à la forêt. Thèse de doctorat de l'université de Bordeaux

Forkner R.E., Marquis R.J., Lill J.T., 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* vol. 29, pp. 174-187

Greenen F., Meurisse N., 2012. Historical distribution of the oak processionary moth *Thaumetopoea processionea* in Europe suggests recolonization instead of expansion. *Agricultural and forest entomology*, vol. 14(2) pp. 147-155

Meurisse N., 2009 – Processionnaire du chêne : Expériences de terrain réalisées en Moselle en 2009. Compte-rendu. Université libre de Bruxelles, document à usage restreint

Meurisse N., Hoch G., A Schopf, Battisti A., Grégoire J.-C., 2012. Low temperature tolerance and starvation ability of the oak processionary moth: implications in a context of increasing epidemics. *Agricultural and forest entomology*, vol. 14(3) pp. 239-250

Nageleisen LM., Schmuck H. ; Legay M., Bréda N., 2013 Dépérissement du chêne pédonculé en Lorraine, des crises qui se succèdent. MAAF – DSF. <en ligne : https://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/documents/pdf/depelor_2012_cle0e69f6.pdf >

Nageleisen LM., Piou D., 2018 Evolution du paysage sylvositaire au cours des trente dernières années – *Rev. For. Fr.* vol. LXX-6 pp. 579-594

Pellieux A., 2008/2009. Mécanisme d'exploitation de l'hôte par la processionnaire du chêne, *Thaumetopoea processionea*. Mémoire de Master 2 Université d'Orléans

Roques A (ed), 2015. *Processionary moths and climate change: an update*. Berlin : Editions Springer, Versailles : Editions Quae. 427 p.

van Asch M., Visser M.E., 2007. Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. *Annual Review of Entomology*, vol. 52 pp. 37-55

Wagenhoff E., Veit H., 2011. Five Years of Continuous *Thaumetopoea processionea* Monitoring: Tracing Population Dynamics in an Arable Landscape of South-Western Germany. *Gesunde Pflanzen* 63, 51–61 (2011). <https://doi.org/10.1007/s10343-011-0244-z>

Wagenhoff E., Blum R., Engel K. Veit H., Delb H., 2013 Temporal synchrony of *Thaumetopoea processionea* egg hatch and *Quercus robur* budburst. *J Pest Sci* 86, 193–202. <https://doi.org/10.1007/s10340-012-0457-7>

INTERACTIONS ENTRE LES CHÊNES ET LA CHENILLE PROCESSIONNAIRE DU CHÊNE : DE L'ARBRE À LA FORÊT

Thomas Damestoy⁽¹⁾, Hervé Jactel⁽¹⁾,
Hubert Schmuck⁽²⁾, Christophe
Plomion⁽¹⁾, Bastien Castagneyrol⁽¹⁾

(1) INRAE, Univ. Bordeaux, UMR 1202-BIOGECO

(2) ONF, agence de Sarrebourg

En dehors de situations ponctuelles, les méthodes de lutte directe contre la processionnaire du chêne ne sont pas à la hauteur de l'enjeu. Il est donc nécessaire de se pencher sérieusement sur son écologie, assez mal connue, et en particulier sur l'ensemble complexe des interactions entre l'insecte et son hôte de prédilection. Les travaux conduits par Thomas Damestoy dans le cadre de sa thèse (soutenue par l'ONF) ont donné des résultats intéressants... et déconcertants.

Résumé

La chenille processionnaire du chêne (*Thaumetopoea processionea* L) est un ravageur des chênes décidus en Europe, en plus des graves urtications qu'elle cause chez les professionnels et usagers de la forêt. Nos travaux menés à plusieurs niveaux d'étude (de l'arbre à la forêt) montrent que (1) le chêne sessile est plus sensible que le chêne pédonculé et favorise le développement de ce ravageur ; (2) les niveaux d'attaques sont inférieurs dans les forêts mélangées ; (3) il existe une base génétique à la résistance des chênes à la chenille processionnaire. Ces résultats ouvrent des pistes de réflexion pour la gestion et l'adaptation des forêts face à ce ravageur.

La chenille processionnaire du chêne (CPC), *Thaumetopoea processionea*, est un insecte défoliateur des forêts Européennes. Dans son aire de répartition, en Europe centrale et au Moyen Orient, elle est l'un des principaux ravageurs du genre *Quercus*. En France, les départements du Nord Est enregistrent les plus fortes pullulations du pays. Outre qu'elle compromet la croissance des chênes qu'elle défolie, la CPC occasionne de fortes réactions allergiques chez les usagers des forêts par la libération de soies urticantes. Le contrôle de ce ravageur est donc un enjeu important, non seulement pour la santé des forêts, mais également pour celle des usagers et des professionnels du secteur.

Dans ce contexte, nous nous sommes attachés à caractériser la résistance des chênes aux attaques de la CPC et à comprendre les mécanismes physiologiques et écologiques mis en jeu. Cet article résume et discute les principaux résultats des travaux conduits sur ce thème dans le cadre de la thèse de Thomas Damestoy (2019) (financement ONF-INRAE-DSF). Mais pour commencer, il faut dresser le paysage des interactions dans lequel s'inscrivent ces travaux.

Les interactions arbres-insectes : du peuplement forestier au génotype de l'arbre hôte

Plusieurs conditions doivent être remplies avant qu'un défoliateur cause des dégâts appréciables sur un arbre : l'insecte doit reconnaître et coloniser un hôte potentiel, s'alimenter durablement en limitant l'effet des défenses des feuilles, le tout en échappant à ses propres prédateurs. La réalisation de ces conditions fait intervenir une interaction complexe d'une part entre les signaux physiques et chimiques émis par l'arbre hôte et ses voisins et les capacités sensorielles des défoliateurs, et d'autre part entre la qualité du feuillage comme source de nourriture et les capacités métaboliques des défoliateurs.

Une bonne compréhension de la résistance des arbres aux insectes défoliateurs nécessite donc d'appréhender simultanément ces différents aspects, du point de vue de l'arbre comme du point de vue de l'insecte, tant au niveau de l'individu que de la communauté.

Les insectes ont développé un système sensoriel permettant de reconnaître rapidement les signaux physiques et chimiques émis par les espèces de plantes sur lesquelles ils se nourrissent et/ou se reproduisent, c'est-à-dire leurs plantes hôtes (Martin *et al.* 2011). Pour l'herbivore, la qualité nutritive des plantes est déterminée non seulement par la teneur en nutriments disponibles (carbohydrates, acides aminés etc.) mais aussi par la concentration en composés de défense chimique qui, chez les arbres, sont souvent un élément important dans la résistance aux insectes (War *et al.* 2012). Parmi ces composés, les composés phénoliques sont communément considérés comme des défenses efficaces contre de nombreux herbivores, notamment du fait de leur toxicité et de leur capacité à réduire la digestibilité des tissus consommés, entraînant une réduction des dégâts causés par les insectes.

À une plus grande échelle, la composition spécifique des peuplements forestiers joue un rôle essentiel dans les interactions entre les insectes et leur arbre hôte. Les peuplements mélangés sont généralement plus résistants aux attaques d'insectes herbivores que les peuplements purs,

un phénomène qualifié de « résistance par association » (Jactel and Brockerhoff 2007). La résistance par association peut s'expliquer par (i) une plus grande diversité des ennemis naturels des insectes herbivores (comme les oiseaux insectivores ou les chauves-souris) entraînant un contrôle biologique plus efficace, (ii) une diminution de la probabilité de détection des arbres hôtes par les insectes lorsque ceux-ci sont entourés d'arbres non hôtes, et (iii) une expression différentes des traits foliaires (comme la concentration en composés toxiques) selon l'identité de l'arbre voisin, pouvant se répercuter sur les performances des herbivores (Castagneyrol *et al.* 2018).

Principalement rapportés par les études sur la diversité spécifique, les effets d'association ont plus récemment été décrits en intra-spécifique en considérant la diversité génétique des plantes hôtes (Koricheva and Hayes 2018). La variation phénotypique des plantes hôtes peut avoir un effet sur les interactions plantes-insectes, certaines conduisant à des processus de co-évolution. De fait, la diversité génétique au sein des populations de plantes influence la composition des communautés d'insectes (Crutsinger *et al.* 2006). Le contrôle génétique de la résistance des plantes aux herbivores et la variabilité phénotypique de ces traits dans les populations naturelles sont le matériau de base de la sélection naturelle et artificielle et devraient donc être considérés dans la gestion forestière. L'identification de gènes liés à la résistance des arbres apparaît comme indispensable pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents.

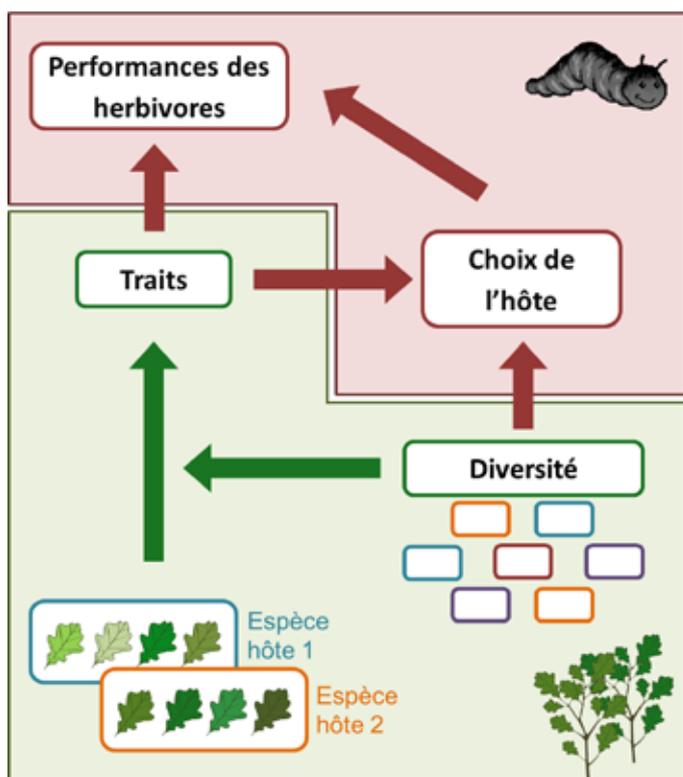


Figure 1. Schéma récapitulatif des processus affectant les préférences et performances des insectes herbivores.

Les insectes herbivores forestiers doivent donc surmonter plusieurs barrières générées par la diversité intra- et inter-spécifique des arbres pour (i) localiser, atteindre et sélectionner l'arbre hôte, (ii) se nourrir à ses dépens, (iii) se développer et (iv) se reproduire (Fig. 1). Les objectifs de la thèse de Thomas Damestoy (2019), dont nous présentons ici les principaux résultats, étaient de tester la résistance des forêts de chênes à la CPC, par des séries d'observations et d'expérimentations sur le terrain et en laboratoire. Au travers d'expériences menées à plusieurs niveaux d'intégration (depuis le génotype de l'arbre jusqu'au peuplement forestier), nous nous sommes intéressés à la réponse de la CPC à différents facteurs écologiques intervenant dans la résistance des chênes : (i) la composition spécifique du peuplement, (ii) l'espèce de chêne, (iii) les effets de voisinage entre arbres et les traits foliaires potentiellement impliqués dans la défense et (iv) le génotype de l'essence hôte.

Le mélange d'essences : une barrière contre la processionnaire du chêne ?

Dans une étude de terrain menée dans les forêts de chênes du Nord Est de la France, nous avons testé l'effet de la composition du peuplement sur le pourcentage de défoliation par la CPC (Damestoy *et al.* 2020a). Pour cela nous avons compté le nombre de nids de CPC et évalué le niveau de défoliation de 300 chênes sélectionnés dans des peuplements purs de chêne sessile ou de chêne pédonculé, et des peuplements mélangés associant le chêne pédonculé ou le chêne sessile à d'autres essences feuillues (hêtre ou charme). Plus de 65 % des chênes étaient occupés par au moins un nid de CPC ; leur niveau de défoliation par la CPC était en moyenne (\pm erreur standard) de 23.36 ± 1.79 % et il était deux fois plus élevé dans les peuplements purs (31.21 ± 3.83 %) que dans les peuplements mélangés avec un autre feuillu (15.00 ± 1.85 %) (Fig. 2).

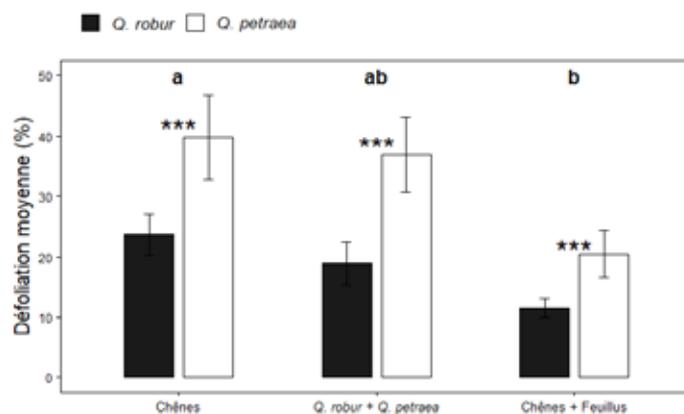


Figure 2. Effets de l'identité de l'espèce et de la composition du peuplement sur la défoliation par la CPC (moyenne \pm erreur standard). Les astérisques indiquent des différences significatives dans la défoliation entre les deux espèces de chêne. Les lettres indiquent des différences significatives dans les défoliations entre les 3 types de compositions. Chênes = peuplements purs ; Q. robur + Q. petraea = mélange de Q. robur et Q. petraea ; Chênes + Feuillus = Mélange d'une des deux espèces de chêne avec une autre essence feuillue non hôte.

Ce résultat indique bien une résistance par association, conférée par la diversité des essences, vis-à-vis de la CPC. En conséquence, la gestion de la composition spécifique des peuplements forestiers apparaît comme un levier potentiel pour augmenter la résistance des chênes à la CPC. Il confirme que la conduite des peuplements en mélange est un moyen de réduire l'impact de la CPC sur les chênes. Cependant l'augmentation de la diversité des arbres se fait au détriment de la densité de chaque espèce. Toute stratégie de gestion visant à promouvoir la diversité des essences en forêt pour réduire l'impact des herbivores se heurte donc à d'autres objectifs de gestion comme la production de telle ou telle essence. De plus, les chênes hébergent une grande diversité d'insectes herbivores et de pathogènes dont tous ne répondent pas nécessairement de la même manière à la composition spécifique du peuplement. Or, les herbivores ou les pathogènes s'attaquant simultanément ou séquentiellement à un même arbre sont en interaction (Kaplan and Denno 2007, Fernandez-Conradi *et al.* 2018). Par conséquent, tout effort de gestion orienté vers un ravageur peut avoir des répercussions sur l'ensemble des agresseurs de l'arbre. Il faudrait donc prolonger ces travaux en adoptant une approche systémique évaluant l'effet de la diversité des essences sur la résistance des chênes à d'autres insectes ravageurs et champignons pathogènes, comme le bombyx disparate ou l'oïdium du chêne par exemple (Field *et al.* 2020).

Chêne pédonculé ou sessile : lequel est le plus à risque ?

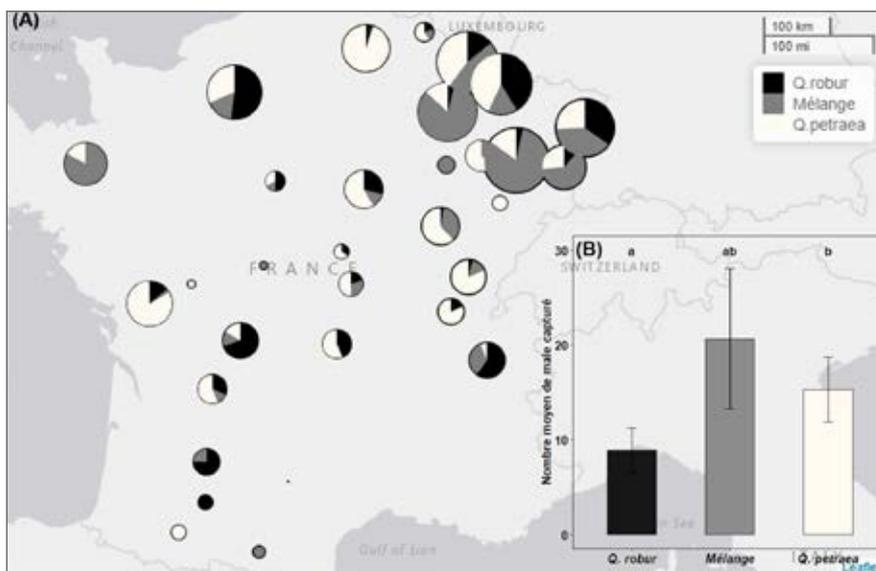
Plusieurs arguments indiquent que le chêne sessile est plus sensible à la CPC que le chêne pédonculé et qu'il favorise le développement du ravageur (Damestoy *et al.* 2020b, 2020a).

Premièrement, dans l'étude réalisée dans les forêts matures du Nord Est, nous avons montré que les niveaux de défoliation par la CPC étaient en moyenne deux fois plus élevés chez le chêne sessile ($31.78 \pm 3.37 \%$) que chez le chêne pédonculé ($16.78 \pm 1.62 \%$) (Fig. 2).

Ensuite, en collaboration avec les agents de l'ONF et du DSF de 30 départements, nous avons réalisé un piégeage phéromonal des papillons mâles de la CPC dans 33 triplets associant systématiquement dans la même zone géographique : un peuplement pur de chênes pédonculés un peuplement pur de chênes sessiles et un mélange des deux essences (99 peuplements). Nous avons capturé 2 756 papillons au total, majoritairement dans le Nord Est de la France (Fig. 3A), et ces papillons capturés étaient, en moyenne, 1.7 fois plus nombreux dans les peuplements purs de chêne sessile (15.28 ± 3.44) que dans les peuplements purs de chêne pédonculé (8.87 ± 2.36) (Fig. 3B).

Enfin, nous avons réalisé des tests d'alimentation au laboratoire, sur des plants de chênes pédonculé et sessile de 3 ans (50 individus de chaque). Avant le débourrement, nous avons installé une ponte de CPC sur chaque plant. Nous avons mesuré le taux de survie et de croissance de la CPC sur chacun des 100 plants et sur une durée de 26 jours après l'éclosion. La mortalité des chenilles était en moyenne deux fois plus élevée et leur croissance deux fois plus faible sur chêne pédonculé que sur chêne sessile (Fig. 4AB), indiquant que les CPC sont plus susceptibles de causer des dégâts et de développer des niveaux de population problématiques lorsqu'elles s'alimentent sur chêne sessile.

Du point de vue des orientations possibles de la gestion des forêts pour la résistance à la CPC, ces nouveaux éléments de connaissance invitent à privilégier le choix du chêne pédonculé. Rappelons cependant qu'il a une demande en eau et en nutriments plus importante que le chêne sessile, et qu'il tolère des ennoissements périodiques tandis que le



© Thomas Damestoy

Figure 3AB. (A) Distribution géographique et nombre de mâles CPC capturés dans 33 chênaies réparties sur 30 départements et (B) effet de la composition du peuplement sur le nombre de mâles CPC capturés (moyenne ± erreur standard).

(A) La taille des diagrammes est proportionnelle au nombre total de captures dans chaque triplet associant peuplements purs de chênes pédonculé et sessile et peuplements mélangés. (B) Les lettres minuscules indiquent des différences significatives dans le nombre de captures entre les trois compositions de peuplement. Q. robur = peuplement pur de Q. robur ; Mélange = peuplement mélangeant Q. petraea et Q. robur ; Q. petraea = peuplement pur de Q. petraea.

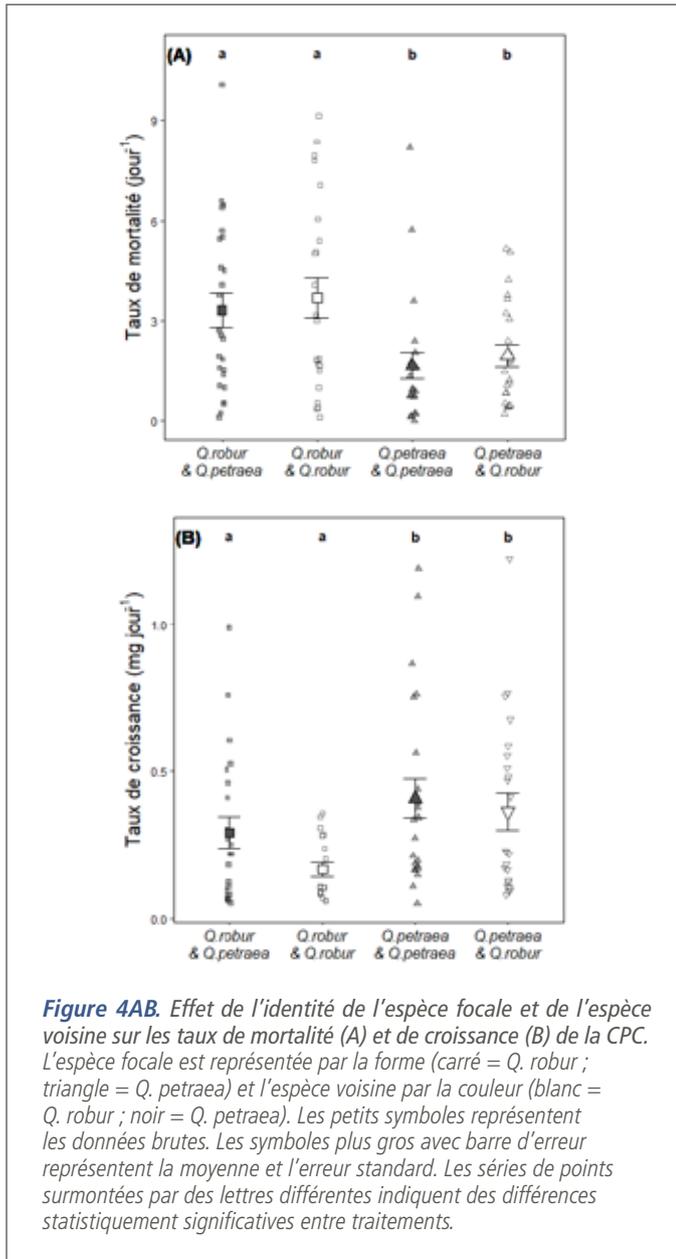


Figure 4AB. Effet de l'identité de l'espèce focale et de l'espèce voisine sur les taux de mortalité (A) et de croissance (B) de la CPC. L'espèce focale est représentée par la forme (carré = *Q. robur* ; triangle = *Q. petraea*) et l'espèce voisine par la couleur (blanc = *Q. robur* ; noir = *Q. petraea*). Les petits symboles représentent les données brutes. Les symboles plus gros avec barre d'erreur représentent la moyenne et l'erreur standard. Les séries de points surmontées par des lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives entre traitements.



© Thomas Damestoy

Observation de l'alimentation en laboratoire.

chêne sessile est plus tolérant aux événements de sécheresse et pousse préférentiellement sur des sols bien drainés (Eaton *et al.* 2016). Des analyses dendro-chronologiques ont montré que, pendant les années sèches, le chêne sessile maintenait une plus forte croissance que le chêne pédonculé (Friedrichs *et al.* 2009). Au vu de l'écologie des deux espèces et de leur niveau de tolérance aux événements de sécheresse, nous pouvons prévoir un déclin progressif du chêne pédonculé dans les forêts tempérées au profit du chêne sessile, plus résistant au déficit hydrique (Lévy *et al.* 1994, Arend *et al.* 2013).

Nos travaux ravivent donc une question importante à laquelle la recherche devra répondre : comment prendre en compte la problématique des insectes ravageurs, comme la CPC, dans les stratégies de gestion des forêts face à des perturbations multiples en interaction ? Cette problématique devra être appréhendée dans un contexte changeant où les contraintes abiotiques (stress hydrique, vagues de chaleur) ont aussi des effets directs et indirects bien documentés sur les performances des insectes (Castagneyrol *et al.* 2018, Netherer *et al.* 2019).

L'implication des traits foliaires dans la résistance des chênes à la CPC

Les plantes produisent une grande diversité de composés chimiques qui jouent un rôle dans la défense des tissus contre les insectes herbivores. C'est notamment le cas des composés phénoliques tels que les tanins ou les flavonoïdes qui sont connus pour réduire la digestibilité des plantes et altérer les tissus du tube digestif des herbivores (War *et al.* 2012). Or, outre leurs différences écologiques, les chênes sessile et pédonculé se distinguent par les caractéristiques chimiques de leurs tissus. Plusieurs études ont montré que, comparé au bois du chêne pédonculé, celui du chêne sessile se caractérise par des concentrations plus élevées en composés chimiques volatils mais aussi par une quantité plus faible de certains tanins (Prida *et al.* 2006, 2007). Sous réserve que ces observations sur les tissus ligneux soient extrapolables aux feuilles, il est possible que la différence des niveaux d'attaque respectifs des chênes sessile et pédonculé s'explique par la chimie de leurs feuilles, comme cela a été montré pour d'autres défoliateurs (Foss and Rieske 2003, Milanović *et al.* 2014). Par ailleurs, il a été montré que l'identité des arbres voisins peut avoir un effet indirect sur les performances des herbivores via la modification des traits de défenses de l'arbre hôte, en réponse à différents processus comme par exemple la compétition pour la ressource en lumière ou en eau, ou l'émission de composés volatils (Ballaré 2014, Kos *et al.* 2015, Castagneyrol *et al.* 2017). Par conséquent la question des traits des chênes impliqués dans leur résistance à la CPC ne doit pas être examinée indépendamment de la question des associations d'essences.

Nous avons quantifié les composés phénoliques, le rapport C:N qui est un indicateur de qualité nutritionnelle et le stade de débourrement des bourgeons sur des plants de chêne sessile et de chêne pédonculé plantés par deux (2 chênes sessiles, 2 chênes pédonculés ou 1 chêne sessile et 1 chêne pédonculé) et maintenus sous serre au laboratoire BIOGECO (INRAE Cestas) (Damestoy *et al.* 2020b). Nous avons greffé des pontes de CPC sur un arbre par pot avant le débourrement et nous avons mis en relation la phénologie de l'hôte, la chimie de ses feuilles, et les performances des chenilles (ici : survie et croissance). Nous avons

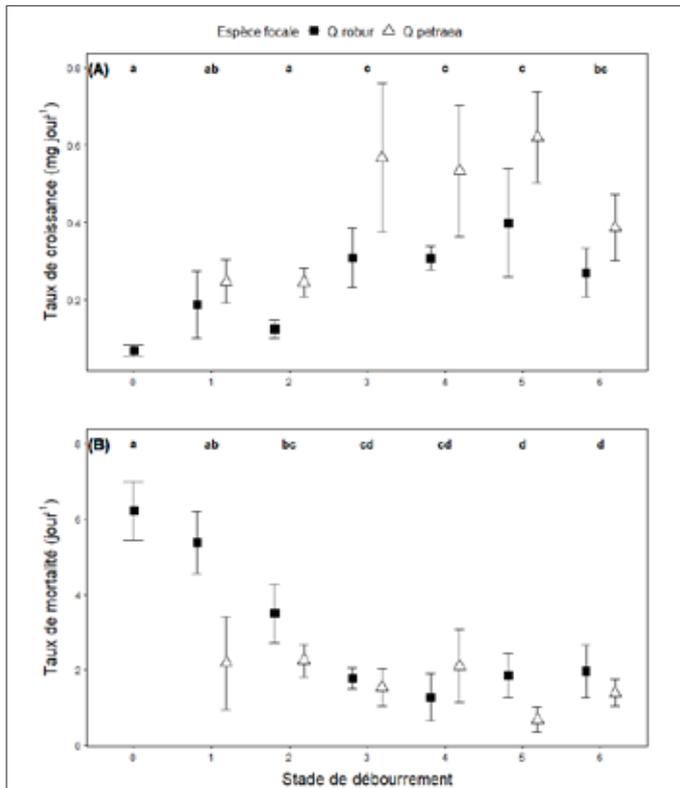


Figure 5AB. Effet du stade de débournement au moment de l'éclosion des chenilles sur les taux de croissance (A) et de mortalité (B). Le stade de débournement est mesuré avec une échelle ordinale à sept niveaux de 0 (bourgeon apical fermé) à 6 (feuilles complètement déployées) Les symboles et barres d'erreur représentent les moyennes \pm erreur standard. \square : *Q. robur*; \triangle : *Q. petraea*. Les lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives entre stades de débournement.

montré que les chenilles survivaient et grandissaient mieux lorsqu'elles avaient commencé leur développement sur des bourgeons ouverts (à partir du 3^e stade du débournement) indépendamment de l'essence sur laquelle elles se nourrissaient (Fig. 5AB). En revanche, bien que nous ayons montré que les concentrations en flavonoïdes et en tanins hydrolysables différaient entre les deux essences (Fig. 6), nous n'avons établi aucune relation entre ces composés chimiques et les performances de la CPC dans cette expérience.

Cette expérience a également mis en évidence une différence de concentration en polyphénols et du rapport C:N des feuilles d'une espèce au voisinage d'un chêne de l'autre espèce. La concentration en flavonoïdes était plus élevée dans les feuilles de chêne pédonculé lorsque le voisin était un chêne sessile, alors que le C:N des feuilles était plus faible (indiquant une meilleure qualité nutritive) dans les feuilles de chêne sessile lorsque le voisin était un chêne pédonculé (Fig. 6). En dépit de l'absence d'effet du voisinage sur les performances de la CPC, ces résultats tendent à montrer que le voisinage pourrait jouer un rôle dans le choix de l'arbre hôte par l'insecte et dans les performances de ce dernier en agissant sur les traits physiques et chimiques des feuilles.

La résistance des chênes à la CPC est-elle contrôlée génétiquement ?

Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ont mis en évidence un contrôle des interactions plantes-herbivores par le génotype de la plante et une relation positive entre diversité génétique des populations de plantes et diversité des insectes associés. Nous avons cherché à quantifier la part de variabilité dans les performances de la CPC expliquée par le génotype

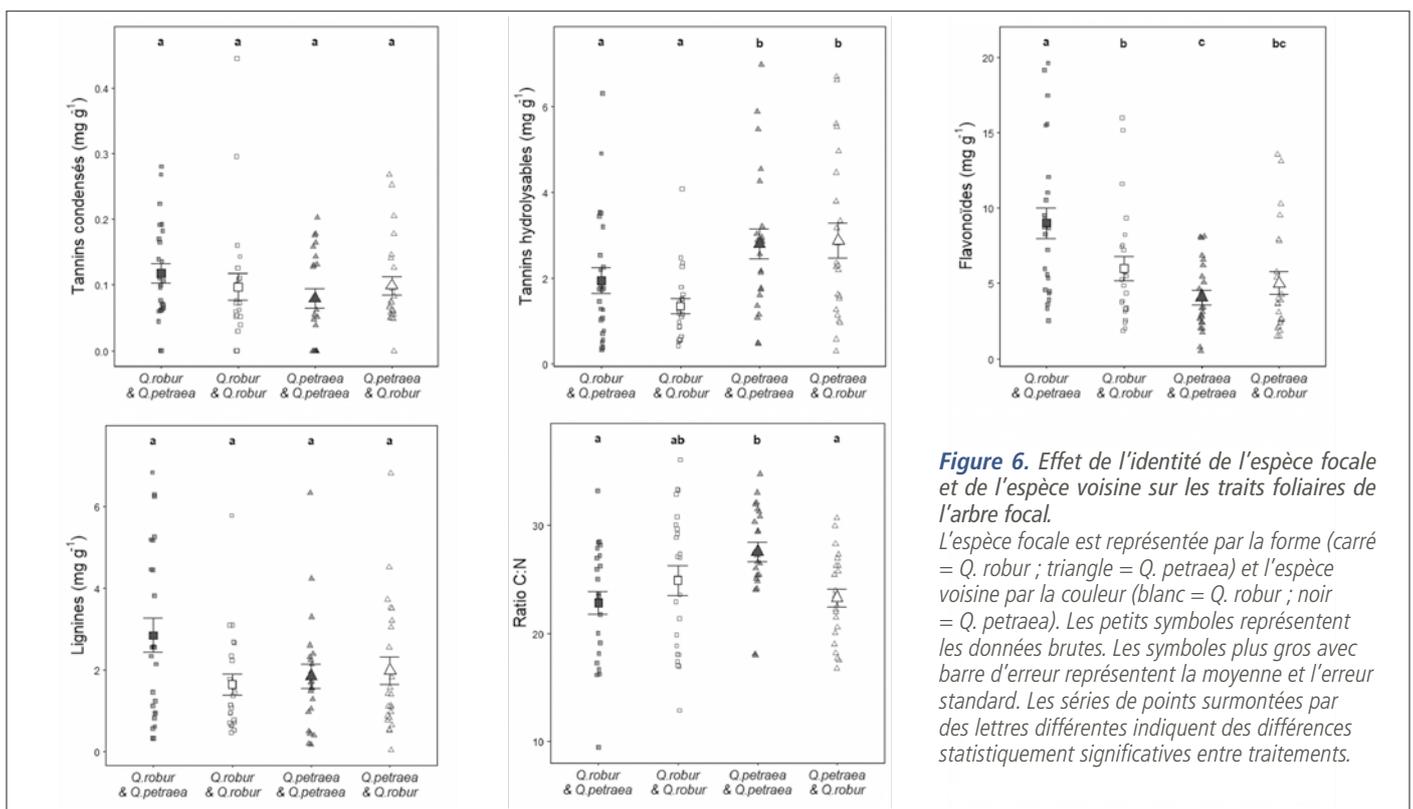


Figure 6. Effet de l'identité de l'espèce focale et de l'espèce voisine sur les traits foliaires de l'arbre focal. L'espèce focale est représentée par la forme (carré = *Q. robur*; triangle = *Q. petraea*) et l'espèce voisine par la couleur (blanc = *Q. robur*; noir = *Q. petraea*). Les petits symboles représentent les données brutes. Les symboles plus gros avec barre d'erreur représentent la moyenne et l'erreur standard. Les séries de points surmontées par des lettres différentes indiquent des différences statistiquement significatives entre traitements.

de l'arbre hôte, directement et indirectement au travers de l'expression différentielle des défenses chimiques (Damestoy *et al.* 2019). Sur 120 jeunes chênes pédonculés correspondant à quatre clones de 30 génotypes issus d'un même croisement contrôlé entre deux parents (Bodénès *et al.* 2016), nous avons mesuré les concentrations des feuilles en composés phénoliques (tanins hydrolysables et condensés, lignines et flavonoïdes)

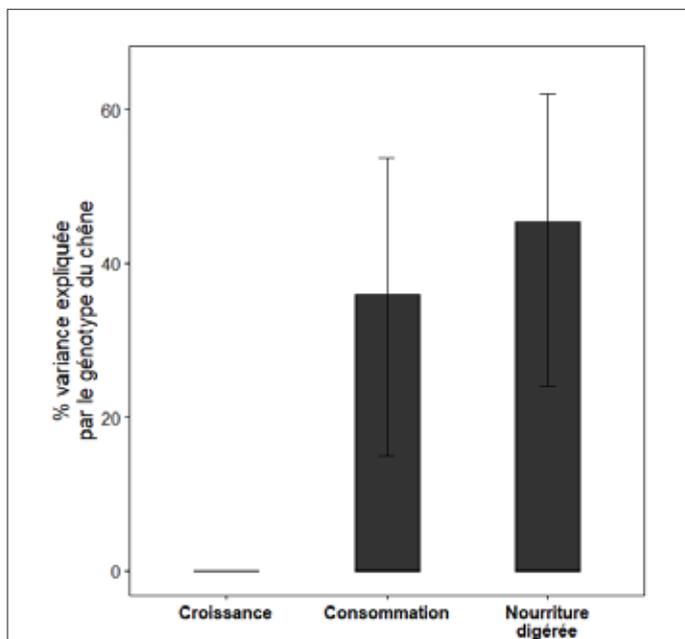


Figure 7. Pourcentage de variance des performances des chenilles expliqué par le génotype du chêne. Les histogrammes représentent le pourcentage de variance expliqué par le génotype du chêne pour chaque trait. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95 %.

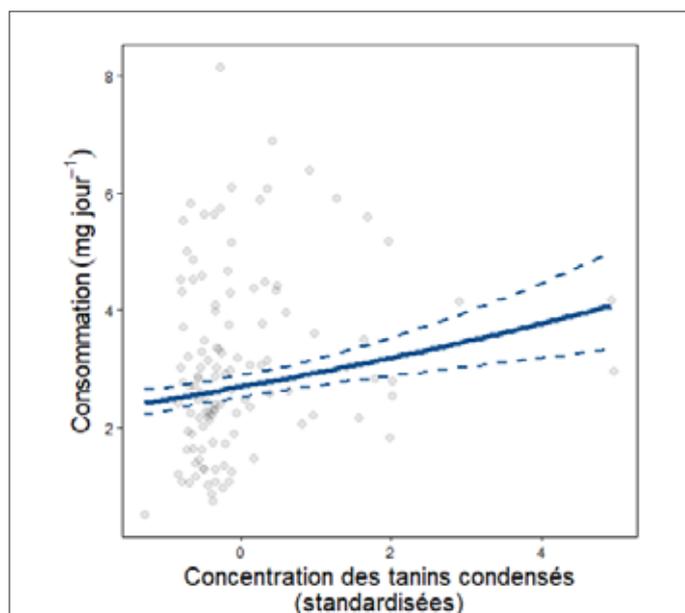


Figure 8. Effet de la concentration en tanins condensés (axe x) sur le taux de consommation de la processionnaire. La figure représente les prédictions du modèle (courbe pleine) et l'erreur standard correspondante (lignes pointillées). Les points représentent les données brutes (120 arbres).

et les performances des CPC nourries sur chacun des 120 arbres au 3^e stade larvaire (croissance, consommation des feuilles et digestion). Nous avons montré que le génotype du chêne expliquait une part importante de la variabilité dans la consommation des feuilles par la CPC, mais pas dans la croissance des larves (Fig. 7), suggérant un découplage entre ces deux réponses. Le génotype des chênes n'avait par ailleurs pas d'effet notable sur les concentrations des différents polyphénols. En revanche, nous avons montré que le taux de consommation des feuilles par la CPC augmentait avec la concentration en tanins condensés dans les feuilles (Fig. 8), mais sans effet visible sur leur croissance ou digestion. Ces résultats suggèrent que les CPC augmentent leur consommation pour maintenir leur croissance sur des feuilles de moins bonne qualité nutritive. Ceci soulève un paradoxe, car les arbres présentant a priori de meilleures défenses chimiques subiraient ainsi plus de dégâts foliaires.

Ces différents résultats en demi-teinte ne sont pas très surprenants, car les effets des composés chimiques sur le développement des insectes herbivores sont complexes (Mithöfer and Boland 2012). La durée de nos expériences n'ayant pas couvert la totalité du cycle de la CPC, nous ne pouvons pas exclure, par exemple, que les défenses des chênes auraient pu avoir des effets retardés, notamment en réduisant le poids final ou la fécondité de la CPC. D'autre part, notre analyse se focalisait sur l'aspect quantitatif de la biochimie, en testant l'effet des concentrations des composés phénoliques sur les performances de la CPC. Mais d'autres pistes restent à explorer pour caractériser les traits foliaires qui expliqueraient les différences entre les deux essences de chêne, comme par exemple la présence de certains composés de défense spécifiques (aspect qualitatif de la biochimie) ou les traits physiques comme la dureté ou l'épaisseur des feuilles, qui jouent un rôle important dans les préférences et performances des herbivores (Clissold *et al.* 2009, Carmona *et al.* 2011, Malishev and Sanson 2015).

En effet, la littérature scientifique révèle que la résistance des plantes aux insectes ravageurs et aux agents pathogènes implique des régions du génomes regroupant plusieurs gènes (Stoekli *et al.* 2008, Vosman *et al.* 2019). Il n'y a pas un gène unique qui a lui seul expliquerait la résistance d'une plante à un herbivore. Par exemple, la synthèse d'un seul composé polyphénolique fait intervenir une série d'enzymes (donc de gènes). Il en va de même pour les défenses physiques. Ainsi Gailing (2008) et Saintagne *et al.* (2004) ont mis en évidence que certains traits morphologiques des feuilles différenciant les chênes pédonculé et sessile, et potentiellement impliqués dans la résistance à l'herbivorie (e.g. nombre de nervures des feuilles ; Malishev and Sanson 2015), font intervenir une série de gènes. La résistance des chênes à la CPC semble donc sous contrôle polygénique.

En agronomie, l'utilisation de plantes « résistantes » constitue un moyen possible de lutte contre les ravageurs et un substitut aux insecticides. Mais, sauf exception, on en est très loin en milieu forestier, notamment parce qu'il est difficile de sélectionner des arbres résistants aux multiples insectes ravageurs et champignons pathogènes susceptibles de les attaquer. Rappelons par ailleurs que les ressources de la plante ne sont pas illimitées et que leur allocation est nécessairement affaire de compromis entre croissance et moyens de défense (Ghirardo *et al.* 2012).



Conclusion

L'ensemble des résultats de la thèse a permis d'avancer dans la compréhension des processus impliqués dans les interactions entre les chênes et la CPC, en prenant en compte différentes échelles spatiales et niveaux d'intégration (de la forêt à l'arbre). Ils donnent des pistes pour la gestion des peuplements de chênes vers une meilleure résistance aux attaques de la CPC : favoriser les peuplements mélangés permettrait de réduire les dégâts sur chênes, et il semblerait préférable de privilégier le chêne pédonculé pour sa moindre attractivité vis-à-vis des papillons adultes et sa plus grande résistance aux défoliations par les chenilles. Malheureusement cette proposition contredit les préconisations en faveur du chêne sessile pour adapter les chênaies au risque de déficit hydrique et ajoute un élément de complexité à la gestion de la résistance des forêts face à des perturbations multiples en interaction comme les stress biotiques et abiotiques. Des travaux sont en cours à l'UMR BIOGECO pour mieux caractériser le rôle des défenses chimiques dans la résistance des chênes aux stress biotiques et abiotiques.

Références

- Arend M., Brem A., Kuster T. M., Günthardt-Goerg M. S., 2013. Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature. *Plant Biology* vol. 15 pp.169–176
- Ballaré C. L., 2014. Light Regulation of Plant Defense. *Annual Review of Plant Biology* vol. 65 pp.335–363
- Bodénès C., Chancerel E., Ehrenmann F., Kremer A., Plomion C., 2016. High-density linkage mapping and distribution of segregation distortion regions in the oak genome. *DNA Research* vol. 23 pp.115–124
- Carmona D., Lajeunesse M. J., Johnson M. T. J., 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* vol. 25 pp.358–367
- Castagneyrol B., Bonal D., Damien M., Jactel H., Meredieu C., Muiruri E. W., Barbaro L., 2017. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution* vol. 7 pp.3520–3531
- Castagneyrol B., Jactel H., Moreira X., 2018. Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. *Journal of Ecology* vol. 106 pp.2043–2057
- Clissold F. J., Sanson G. D., Read J., Simpson S. J., 2009. Gross vs. net income: How plant toughness affects performance of an insect herbivore. *Ecology* vol. 90 pp.3393–3405
- Crutsinger G. M., Collins M. D., Fordyce J. A., Gompert Z., Nice C. C., Sanders N. J., 2006. Plant Genotypic Diversity Predicts Community Structure and Governs an Ecosystem Process. *Science* vol. 313 pp.966–969
- Damestoy T., 2019. Interactions entre les chênes et la chenille processionnaire du chêne, *Thaumetopoea processionea* L. : de l'arbre à la forêt. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux.
- Damestoy T., Brachi B., Moreira X., Jactel H., Plomion C., Castagneyrol B., 2019. Oak genotype and phenolic compounds differently affect the performance of two insect herbivores with contrasting diet breadth. *Tree Physiology* vol. 39(4) pp.615–627

- Damestoy T., Jactel H., Belouard T., Schmuck H., Plomion C., Castagneyrol B., 2020a. Tree species identity and forest composition affect the number of oak processionary moth captured in pheromone traps and the intensity of larval defoliation. *Agricultural and Forest Entomology* vol. 22(2) pp. 169-177
- Damestoy T., Moreira X., Jactel H., Valdes-Correcher E., Plomion C., Castagneyrol B., 2020b. Growth and mortality of the oak processionary moth, *Thaumetopoea processionea* L., on two oak species: direct and trait-mediated effects of host and neighbour species identity. *Entomologia Generalis*. *In press*
- Eaton E., Caudullo G., Oliveira S., de Rigo D., 2016. *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: *European Atlas of Forest Tree Species* pp. 160–163
- Fernandez-Conradi P., Jactel H., Robin, Tack A. J. M., Castagneyrol B., 2018. Fungi reduce preference and performance of insect herbivores on challenged plants. *Ecology* vol. 99 pp.300–311
- Field E., Castagneyrol B., Gibbs M., Jactel H., Barsoum N., Schönrogge K., Hector A., 2020. Associational resistance to both insect and pathogen damage in mixed forests is modulated by tree neighbour identity and drought. *Journal of Ecology* vol. 108(4) pp. 1511-1522
- Foss L. K., Rieske L. K., 2003. Species-specific differences in oak foliage affect preference and performance of gypsy moth caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata* vol. 108 pp.87–93
- Friedrichs D. A., Bntgen U., Frank D. C., Esper J., Neuwirth B., Löffler J., 2009. Complex climate controls on 20th century oak growth in Central-West Germany. *Tree Physiology* vol. 29 pp. 39–51
- Gailing O. 2008. QTL analysis of leaf morphological characters in a *Quercus robur* full-sib family (*Q. robur* x *Q. robur* ssp. *slavonica*). *Plant Biology* vol. 10 pp. 624–634
- Ghirardo A., Heller W., Fladung M., Schnitzler J. P., Schroeder H., 2012. Function of defensive volatiles in pedunculate oak (*Quercus robur*) is tricked by the moth *Tortrix viridana*. *Plant, Cell and Environment* vol. 35 pp. 2192–2207
- Jactel H., Brockerhoff E. G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* vol. 10 pp. 835–848
- Kaplan I., Denno R. F., 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: A quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* vol. 10 pp. 977–994
- Koricheva J., Hayes D., 2018. The relative importance of plant intraspecific diversity in structuring arthropod communities: A meta-analysis. *Functional Ecology* vol. 32 pp.1704–1717
- Kos M., Tuijl M. A. B., de Roo J., Mulder P. P. J., Bezemer T. M., 2015. Plant-soil feedback effects on plant quality and performance of an aboveground herbivore interact with fertilisation. *Oikos* vol. 124 pp. 658–667
- Lévy G., Delantour C., Becker M., 1994. Le dépérissement du chêne des années 1980 dans le centre de la France, point de départ d'une meilleure compréhension de l'équilibre et de la productivité de la chênaie. *Revue Forestière Française* vol. 46(5) pp. 495–503
- Malishev M., Sanson G. D., 2015. Leaf mechanics and herbivory defence: How tough tissue along the leaf body deters growing insect herbivores. *Austral Ecology* vol. 40 pp. 300–308
- Martin J. P., Beyerlein A., Dacks A. M., Reisenman C. E., Riffell J. A., Lei H., Hildebrand J. G., 2011. The neurobiology of insect olfaction: Sensory processing in a comparative context. *Progress in Neurobiology* vol. 95 pp.427–447
- Milanović S., Lazarević J., Popović Z., Miletić Z., Kostić M., Radulović Z., Karadžić D., Vuleta A., 2014. Preference and performance of the larvae of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) on three species of European oaks. *European Journal of Entomology* vol. 111 pp.371–378
- Mithöfer A., Boland W., 2012. Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Annual Review of Plant Biology* vol. 63 pp. 431–450
- Netherer S., Panassiti B., Pennerstorfer J., Matthews B., 2019. Acute Drought Is an Important Driver of Bark Beetle Infestation in Austrian Norway Spruce Stands. *Frontiers in Forests and Global Change* 2. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00039>
- Prida A., Boulet J.-C., Ducouso A., Nepveu G., Puech J.-L., 2006. Effect of species and ecological conditions on ellagitannin content in oak wood from an even-aged and mixed stand of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl. *Annals of Forest Science* vol. 63 pp.415–424
- Prida A., Ducouso A., Petit R. J., Nepveu G., Puech J.-L., 2007. Variation in wood volatile compounds in a mixed oak stand: strong species and spatial differentiation in whisky-lactone content. *Annals of Forest Science* vol. 64 pp.313–320
- Saintagne C., Bodénès C., Barreneche T., Pot D., Plomion C., Kremer A., 2004. Distribution of genomic regions differentiating oak species assessed by QTL detection. *Heredity* vol. 92 pp.20–30
- Stoeckli S., Mody K., Gessler C., Patocchi A., Jermine M., Dorn S., 2008. QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple. *Tree Genetics and Genomes* vol. 4(4) pp. 833–847
- Vosman B., Kashaninia A., van't Westende W., Meijer-Dekens F., van Eekelen H., Visser R. G. F., de Vos R. C. H., Voorrips R. E., 2019. QTL mapping of insect resistance components of *Solanum galapagense*. *Theoretical and Applied Genetics* vol. 132 pp.531–541
- War A. R., Paulraj M. G., Ahmad T., Buhroo A. A., Hussain B., Ignacimuthu S., Sharma H. C., 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling and Behavior* vol. 7(10) pp.1306–1320

■ Prochain numéro :

Il sera surtout question des sols forestiers, avec notamment une synthèse sur les nouvelles connaissances et outils d'évaluation concernant leur sensibilité (tassement, export de biomasse...). Et aussi un petit dossier sur le travail du sol pour faciliter le renouvellement par trouées en montagne.

■ Retrouvez RenDez-Vous techniques en ligne

Sur Intraforêt (personnels ONF) : depuis toutes les pages d'Intraforêt, cliquer sur le lien « Portail biblio » du pavé « Ressources » en colonne de gauche (ou noter, dans la barre d'adresse : <http://biblio.onf.fr>) pour arriver sur la page d'accueil du portail ; en choisissant (pavé de gauche) de faire une recherche « dans une collection ONF », puis en choisissant « Rendez-vous techniques » dans la nouvelle fenêtre, on accède à tous les articles et dossiers au format pdf.

Sur internet : <http://www.onf.fr/> (en pied de page : Ressources/Publications)
accès direct à la collection pendant la refonte du site :
<https://www.onf.fr/onf/ressources---special-rendez-vous-techniques>

La revue **RenDez-Vous techniques** est destinée au personnel technique de l'ONF, quoique ouverte à d'autres lecteurs (étudiants, établissements de recherche forestière, etc.). Revue R&D et de progrès technique, elle vise à étoffer la culture technique au-delà des outils ordinaires que sont les guides et autres instructions de gestion. Son esprit est celui de la gestion durable et multifonctionnelle qui, face aux défis des changements globaux, a abouti à l'accord conclu en 2007 avec France nature environnement « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité ». Son contenu : état de l'art et résultats de la recherche dans les domaines de R&D prioritaires, mais aussi porté à connaissance de méthodes et savoir-faire, émergents ou éprouvés, clairement situés vis-à-vis des enjeux de l'établissement ; le progrès technique concerne toutes les activités de l'ONF en milieu naturel et forestier, en relation avec le cadre juridique.

Sous l'autorité du directeur de publication assisté d'un comité directeur ad hoc, la rédaction commande des articles, suscite des projets, collecte les propositions, organise la sélection des textes et assure la relation avec les auteurs. N.B. : certaines propositions, parfaitement légitimes en soi, ne se justifient pas forcément dans RDV techniques et méritent d'être orientées vers d'autres revues forestières. Enfin le comité éditorial, siégeant une fois par an, est informé de cette activité et émet ses avis, critiques ou suggestions.



■ Si vous désirez nous soumettre des articles

prenez contact avec :

ONF - Département recherche, développement et innovation
Christine Micheneau



onf.fr     