

CONVENTION DE RECHERCHE ECOFOR n° 2010.23

Contribution au programme d'étude et de recherche :  
BIOMADI « Utilisation accrue de la biomasse forestière et biodiversité :  
opportunités et risques, recherche, action et participation

# Bois morts, peuplements riches en bois morts, et risques phytosanitaires en forêt – synthèse des connaissances disponibles -

Rapport final

Version provisoire du 31/03/2011

Bouget, C.\*  
Nageleisen, L.M.\*\*  
Piou, D.\*\*\*  
Paillet, Y.\*

\* Unité de Recherche Écosystèmes Forestiers, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson  
Tél : 02.38.95.05.42 / Fax : 02.38.95.03.44 christophe.bouget@cemagref.fr

\*\* Département de la Santé des Forêts, Antenne Spécialisée, Centre INRA de Nancy F-54280  
Champenux

\*\*\* Département de la Santé des Forêts, INRA - UMR Biogeco, 69, route d'Arcachon, F-33612  
Cestas Cedex

## Sommaire

1. Dans quelles situations le bois mort peut-il constituer une source de ravageurs ou de pathogènes ?.....	3
1.1. Types de dégâts .....	4
1.2. Les niveaux de population des insectes xylophages ravageurs sont-ils reliés à la configuration du stock de bois mort ? .....	5
Question 1 = Les niveaux de population des insectes xylophages ravageurs sont-ils associés au volume total de bois mort ? .....	5
Question 2 = Les niveaux de population des insectes et champignons lignivores sont-ils associés à la présence et au volume de certains types de bois mort ? .....	5
Question 3 = Y a-t-il des risques de contagion en bordures de zones de concentration de bois mort (comme les réserves intégrales ou les trouées de chablis) ?.....	7
1.3. Y a-t-il des facteurs facilitant l'émergence de hauts niveaux de population de ravageurs ? .....	9
2. Bois mort, interactions biotiques et régulation des populations de ravageurs ou pathogènes ?.....	10
2.1. La compétition intra-gilde entre lignicoles peut-elle réduire le niveau de population des ravageurs ou pathogènes ? .....	11
2.1.1. Diversité des espèces de xylophages et compétition avec les ravageurs ? .....	11
2.1.2. Diversité des espèces de champignons lignicoles/lignivores et compétition avec les pathogènes ? .....	12
2.2. Les ennemis naturels peuvent-ils réduire le niveau de population des ravageurs ou pathogènes ?... ..	12
2.2.1. Quelle est la pression des ennemis naturels sur les populations de ravageurs (=capacité de régulation)? Cette pression est-elle liée à la diversité des assemblages d'ennemis naturels? .....	12
2.2.1.1. Prédateurs invertébrés .....	13
2.2.1.2. Vertébrés insectivores .....	15
2.2.1.3. Parasitoïdes .....	15
2.2.2. Les niveaux de population des ennemis naturels sont-ils reliés à la configuration du stock de bois mort ? Y a-t-il accroissement des populations d'ennemis naturels dans les peuplements à forte accumulation de bois mort ? .....	16
2.2.2.1. Prédateurs invertébrés .....	16
2.2.2.2. Vertébrés insectivores .....	17
2.2.2.3. Parasitoïdes .....	18
2.2.3. La diversité des communautés d'ennemis naturels est-elle reliée à la configuration du stock de bois mort ? .....	18
3. Conclusion .....	19
Bibliographie provisoire .....	20

L'objectif de ce rapport est de dresser une synthèse des connaissances sur les relations entretenues par le compartiment « bois mort » de l'écosystème forestier ou les peuplements riches en bois mort du paysage forestier avec la santé des forêts.<sup>1</sup>

Le bois mort, parfois qualifié de « maillon faible » de la sylviculture, car en déficit généralisé dans les forêts exploitées, fait en effet aujourd'hui l'objet d'attentions sylvicoles particulières. A la suite des scandinaves, des pratiques de « restauration forestière » sont appliquées pour recréer de plus grandes quantités de bois mort, dans des zones protégées ou dans les parcelles exploitées. De telles pratiques posent la question des risques induits de dégâts de xylophages ou de pathogènes (Joensuu et al., 2008).

Une série de questions fondamentales sont posées autour du rapport entre les coûts (bois mort=source d'inoculum et de propagules de ravageurs et de parasites) et les bénéfiques (bois mort=source d'auxiliaires) de la rétention de bois mort vis-à-vis du risque phytosanitaire en forêt.

Les niveaux de population des insectes xylophages ravageurs sont-ils reliés à la configuration du stock de bois mort ? Dans quelles situations ? Certains types de bois mort courant (rémanents, souches, chablis abandonnés) peuvent-ils constituer des sources de ravageurs ou de pathogènes ? Y a-t-il des risques de contagion en bordures de zones de concentration de bois mort (comme les réserves intégrales, les futurs îlots de sénescence ou les trouées de chablis) ? Y a-t-il des facteurs facilitant l'émergence de hauts niveaux de population de ravageurs ?

Quel est le rôle des interactions biotiques au sein du bois mort dans la régulation « naturelle » des populations de ravageurs ou pathogènes ? La compétition intra-gilde entre lignicoles peut-elle réduire le niveau de population des ravageurs ou pathogènes ? Quelle est la capacité de régulation des ennemis naturels sur les populations de ravageurs ? Y a-t-il accroissement des populations d'ennemis naturels dans les peuplements à forte accumulation de bois mort ?

### ***1. Dans quelles situations le bois mort peut-il constituer une source de ravageurs ou de pathogènes ?***

Le tableau suivant dresse l'inventaire des configurations induisant des échanges à risque entre bois mort (souches, rémanents, bois stockés, chablis) et arbres vivants ou bois stockés. Les risques effectifs dépendent toutefois d'éléments de contexte (cf 1.3.).

Source	Ravageur/pathogène	Essences	Contexte favorable	Type de dégâts (cf 1.1.)
souches	Hylobe	Tous résineux	après coupe	contagion phytophages aux arbres vivants (sur jeunes plants)
souches	Fomes	Tous résineux	après coupe	contagion aux arbres vivants
souches	Armillaire	Tous résineux	après coupe	contagion aux arbres vivants
chablis et bois stockés	Typographe	Epicéas	après tempête, après coupe, après sécheresse	contagion aux arbres vivants
chablis et bois stockés	Curvidenté, pissode	Sapins	après tempête, après coupe, après sécheresse	contagion aux arbres vivants
chablis et bois stockés	Sténographe, hylésine	Pins	après tempête, après coupe, après sécheresse	contagion aux arbres vivants
rémanents, chablis, bois stockés	Chalcographe	Epicéas	après tempête, après coupe, après sécheresse	contagion aux arbres vivants
rémanents, chablis, bois stockés	Spinidenté, cryphales	Sapins	après tempête, après coupe, après sécheresse	contagion aux arbres vivants

<sup>1</sup> Malgré nos efforts bibliographiques, cette synthèse sur ravageurs et pathogènes demeure déséquilibrée au détriment des seconds.

rémanents, chablis, bois stockés	Acuminé, érodé, pissodes	Pins	après tempête, après coupe, après sécheresse	contagion aux arbres vivants
rémanents, chablis, bois stockés	Liseré	Sapins, épicéas	après tempête et après coupe	contagion bois stockés (piqûre)
chablis et bois stockés	Sténographe, hylésine	Pins	après tempête et après coupe	contagion bois stockés (bleuissement)
rémanents, chablis, bois stockés	Platype	Chênes	après coupe	contagion bois stockés (piqûre)
rémanents, chablis, bois stockés	Xyloterus spp.	Hêtre	après coupe	contagion bois stockés (piqûre)
rémanents, chablis, bois stockés	Xylébores	Feuillus	après coupe	contagion aux arbres vivants (plantations)

Seules quelques espèces de coléoptères ravageurs sont éventuellement capables, souvent lors de pullulation et dans des contextes extrêmes, de s'attaquer à des bois sains. Ces espèces se rencontrent au sein des xylophages pionniers, spécialisés dans la consommation du contenu cellulaire des couches situées sous l'écorce (scolytes ou charançons), et posent des problèmes dans les peuplements mono-spécifiques de résineux (souvent artificiels).

### 1.1. Types de dégâts

Avec une vision anthropocentrée, les dégâts de lignicoles à l'interface avec le bois mort sont de trois types :

1. Transfert depuis les bois morts sur les arbres vivants voisins (contagion)
  - a. des xylophages
  - b. des xylophages à adultes phytophages
2. Transfert de xylophages sur les produits ligneux stockés en forêt et voués à la commercialisation

1. En cas de pullulation de scolytes cambioxylophages liée à un stock important de bois mort frais après tempête par exemple, la pression de population et la dessiccation des substrats contraint les scolytes à s'attaquer aux arbres affaiblis dans le voisinage. En raison d'une phase de vol et de maturation obligatoire dans leur cycle, les insectes forment un « essaim » pour s'attaquer à des arbres « vulnérables » à distance du foyer initial. Toutefois, la phase de vol des scolytes émergeant d'une attaque épidémique est limitée à quelques centaines de mètres (Wichmann et Ravn, 2001), si bien qu'une autocorrélation spatiale est souvent constatée entre zones de chablis et zones d'attaques (Lindelöw and Schroeder, 1998). Pour les champignons pathogènes du tronc, l'inoculum issu des bois morts peut-être important, mais le risque de contamination aux arbres sur pied est mal connu. Les dégâts se matérialisent par une accentuation des pertes de croissance, ou l'induction de mortalités précoces.

2. La contagion d'adultes phytophages d'espèces à larves xylophages sur les arbres vivants voisins correspond surtout à l'exemple des plantations résineuses (épicéa, pin) sur des zones riches en souches fraîches. En effet, plusieurs coléoptères adultes, dont les larves se sont développées dans les souches, réalisent un repas de maturation aux dépens des pousses d'arbres vivants (*Hylobius abietis* et *Hylastes cunicularius* sur souches d'épicéa). Les dommages sur les jeunes plants sont observés en cas de plantation, mais pas de régénération naturelle. La plantation est souvent décalée d'au moins 2 ans pour éviter cette contagion. La situation est la même pour *Tomicus* spp. qui se développe dans les piles de bois de pin, et dont les repas de maturation des adultes causent des dommages sur les arbres vivants à des distances importantes des tas de bois (Bilanski, 2006). Soulignons que les coléoptères peuvent, à l'occasion de ce repas de maturation, inoculer des pathogènes (graphiose de l'orme, oak wilt, nématode du pin...).

Comme dans le cas précédent, les dégâts sont des pertes de croissance ou des mortalités précoces.

3. Les dommages sur les produits ligneux stockés en forêt (pièces de bois coupées ou renversées par la tempête et vouées à la commercialisation) et dépréciant la qualité des grumes, sont des piqûres dues aux xylémophages (sirex, longicornes, platypes, *Xyloterus* sp...), ou le bleuissement par les champignons transportés par les scolytes cambioxylophages et xylémophages. Sur les feuillus, les xylophages pionniers colonisent surtout les assises cambiales externes et occasionnent une faible dégradation du bois (Winter, 1993). Les Sirex ne constituent pas un problème en France, peut-être parce que leurs populations sont efficacement régulées par les parasitoïdes.

Winter (1993) avait pointé la densité de piqûres de platypes sur les chablis de chêne, par effet d'attraction de masse après la tempête de 1987 en Grande-Bretagne.

Les grumes stockées à proximité de zones de concentration de bois mort sont-elles davantage piquées que les grumes isolées ? Nous ne connaissons pas de résultats sur cette problématique.

La prévention du bleuissement et des piqûres passe par une bonne gestion de l'évacuation et du stockage (en évitant notamment les périodes chaudes).

## **1.2. Les niveaux de population des insectes xylophages ravageurs sont-ils reliés à la configuration du stock de bois mort ?**

### **Question 1 = Les niveaux de population des insectes xylophages ravageurs sont-ils associés au volume total de bois mort ?**

L'accumulation de bois mort dans les réserves et les autres secteurs forestiers protégés bénéficie aux organismes dépendant du bois mort, y compris des xylophages secondaires potentiellement ravageurs (Peltonen et al. 1998).

Hors situation après tempête, il n'existe pas systématiquement de corrélation positive entre le volume local de bois mort frais et l'abondance des xylophages secondaires (comme l'ont montré nos mesures en chênaie de Rambouillet ; Bouget et al., 2009), avec des effets paysagers et historiques probables. Les quelques travaux disponibles ne démontrent en effet pas de corrélation entre l'abondance des scolytes et le volume de bois mort maintenu dans les coupes d'épicéa (Toivanen et al., 2009), ou le volume de bois à l'échelle du peuplement de forêts intensives ou extensives (Martikainen et al., 1996)

D'autre part, il n'y a pas de différence d'abondance du typographe entre forêts gérées et réserves (Hilszczański et al., 2007), ni de différence d'abondance ou de richesse des scolytes entre forêts gérées de façon intensive ou extensive en conditions non-épidémiques (Martikainen et al., 1996).

Après chablis majeurs, les résultats sont contrastés. On mesure parfois une corrélation négative entre le volume de chablis et la proportion de chablis colonisés par le typographe (Eriksson et al., 2006). Cette plus faible probabilité de colonisation initiale des chablis d'épicéa dans les grandes trouées semble expliquée par un surplus de substrat disponible et un effet de dilution pour les colonisateurs potentiels. La corrélation entre le volume de chablis et le nombre absolu de chablis colonisés par La corrélation entre le volume de chablis et la proportion de chablis colonisés par les scolytes est parfois non significative (Eriksson et al., 2005, Schroeder, 2010). Cette observation résulte probablement d'une compensation entre l'effet de dilution dans les grandes trouées et une plus faible probabilité de colonisation dans les petites trouées (induite par la faible probabilité d'une population locale préexistante avant la tempête, ou la faible capacité d'attraction par moindre effet de masse) (Schoeder, 2010). D'après Schroeder (2007), l'accroissement rapide des populations de typographe après tempête est dû à la relaxation de la compétition intra-spécifique en raison du surplus de substrat disponible, mais aussi à l'échappement des ennemis naturels (cf 2.2.2.).

Ces résultats sont soumis à un effet temporel (la proportion de colonisation devenant forte lors du second été également dans les grandes trouées), et sont espèce-dépendants : le chalcographe colonise ainsi rapidement une très forte proportion des chablis d'épicéa (Eriksson et al., 2006). De façon générale, la proportion de chablis colonisés par le typographe dans une trouée est déterminée par la densité de chablis dans le paysage (à 2000m), corrélée négativement avec la probabilité d'immigration et la densité de colonisation par effet de dilution (Schroeder, 2010), et par le diamètre moyen des chablis locaux et la surface terrière locale d'épicéas morts sur pied (Eriksson et al., 2005).

La probabilité de colonisation est également positivement liée au volume cumulé d'épicéa vivant dans un rayon de 2000m (Schroeder, 2010) ou au nombre de patches de conifères dans un rayon de 5000m (Gilbert et al., 2005), où se maintiennent des populations sources de colonisateurs.

Dans les trouées de chablis feuillues après la tempête de 1999 en France, le développement des populations de scolytes n'a pas été important (Bouget et Noblecourt, 2005). En 2001, seulement 1/3 des chênes déracinés ou cassés étaient colonisés sur plus de la moitié de leur surface par les xylophages pionniers (*Xyloterus*, *Xyleborus*, *Platypus*) (Nageleisen, 2002).

### **Question 2 = Les niveaux de population des insectes et champignons lignivores sont-ils associés à la présence et au volume de certains types de bois mort ?**

La plupart des espèces de scolytes montrent des préférences de type de substrats au-delà d'une distinction des essences. Sur épicéa, le typographe colonise davantage les arbres morts sur pied que les chablis (Komonen et al., 2010) et les souches basses (Wermelinger, 2004), les gros que les petits billons (Wermelinger, 2004). En

revanche, sa fécondité est plus faible dans les arbres morts sur pied que dans les chablis (Komonen et al., 2010). Les attaques de chalcographe diminuent avec le diamètre (Göthlin et al., 2000). Les souches hautes sont moins attaquées par typographe et chalcographe que les houppiers au sol ou les arbres cassés (Göthlin et al., 2000). Sur pin, *Tomicus piniperda* est plus fréquent sur les billons que dans les houppiers non démembrés (Luitjes, 1976), dont le démembrement doit ainsi être déconseillé. A l'inverse, *Pityogenes bidentatus* colonise plutôt les petits diamètres, en particulier les branches des troncs couchés. Ces différences résultent probablement en partie d'une ségrégation de niche pour réduire la compétition inter-spécifique (cf 2.1.1.). Toutefois, les espèces arborent une valence écologique large. Les rémanents, même s'ils ne constituent pas le substrat préférentiel, peuvent entretenir des populations sources de scolytes qui colonisent ensuite les tiges vivantes voisines, surtout si ces dernières sont affaiblies. Le DSF a ainsi enregistré des exemples de dégâts consécutifs au dépressage à bois perdu : colonisation des rémanents de dépressage par les scolytes puis report sur les tiges vivantes : *Xyleborus* dispar sur hêtre, sténographe sur pin dans les Landes, chalcographe sur épicéa...

De même, il existe des exemples de billons ou grumes stockés en forêt sur une durée qui permet le cycle de développement complet et engendrant une pullulation locale se reportant sur les tiges vivantes à l'aplomb des lieux de stockage. C'est le cas des scolytes du pin sylvestre en forêt d'Orléans après la sécheresse de 1976 (Vallet, 1981), ou des scolytes du pin maritime dans les Landes après la tempête de 1999. C'est également la situation décrite par Klimetzek (1984), où une augmentation des populations de *Trypodendron lineatum* était en partie liée à un changement dans les méthodes d'exploitation : moindre récolte des rémanents, stockage plus long des grumes en forêt.

Un peu à l'image de ces scolytes, pour limiter la propagation de l'oak wilt, on recommande l'enlèvement du bois mort frais des chênes malades, avant la sporulation de *C. fagacearum* (Koch et al, 2010) indiquant ainsi que le bois mort "frais" pourrait constituer un risque.

Les souches peuvent intervenir dans la propagation des pourridiés racinaires de faiblesse (armillaires et fomès sur pins et épicéas). Ces saprophytes facultatifs à faible spécificité d'hôte réalisent une partie de leur cycle sur du bois mort (souches et racines), les spores du fomès germant uniquement sur des souches ou racines de chablis frais, et contaminent ensuite les arbres vivants de proche en proche par contact racinaire.

D'après Vasaitis et al (2008), le dessouchage augmente dans certains cas la croissance des arbres et la productivité des peuplements et pas seulement à cause de la réduction de l'infection liée aux pourridiés. Walmsley et Godbold (2010) font cependant état de multiples autres effets environnementaux pas forcément pris en compte. Une évaluation coûts / bénéfices complète serait opportune.

Faut-il éliminer les arbres à cavité de peur que d'autres arbres soient atteints ?

Le maintien d'arbres à cavités pour leur contribution riche et spécifique à la biodiversité est devenu une pratique courante. Hatsch et al. (1999), poursuivant les travaux initiés par Dubreuil en forêt d'Hémilly (Moselle), soulignent que l'installation du champignon *Phellinus robustus*, principal agent des cavités sur les chênes, s'installant à la faveur d'une blessure ou dans les cicatrices de branches tombées, est favorisée sur les arbres les plus sensibles aux événements climatiques, ou situés en conditions stationnelles défavorables, pour le chêne, essence à bois dur avec présence de tanin antifongique. Pour les bois blancs ou le hêtre, une colonisation dans le houppier par un lignivore actif peut déboucher sur la carie totale interne du tronc de façon rapide.

?????????Faut-il suggérer l'abattage sanitaire des arbres porteurs de sporophores pour réduire la pression de l'inoculum ?

### **Bois mort frais, arbres dépérissants et risques**

Les insectes ravageurs forestiers sont biologiquement inféodés aux seuls arbres vivants. Ils peuvent être classés en ravageurs primaires et ravageurs secondaires selon leur capacité à coloniser respectivement un arbre vigoureux ou un arbre affaibli, c'est-à-dire selon leur capacité à surpasser les réactions de l'arbre vivant. Ces insectes se nourrissent de tissus vivants et laissent la place à d'autres cortèges, les insectes saproxylophages, lorsque leur hôte meurt. Les insectes saproxylophages qui se succèdent depuis l'arbre récemment mort à l'arbre réduit à l'état de matière organique décomposée sont tous incapables d'investir des tissus vivants. Seuls les arbres en train de mourir ou récemment mort, qui peuvent pendant un court laps de temps héberger encore des ravageurs secondaires, présentent éventuellement un danger à évaluer selon l'essence, les insectes et leur niveau de population (Nageleisen, 2002). Le maintien de grandes densités d'arbres très affaiblis, moribonds ou de grandes quantités de bois mort frais peut donc poser problème pour un nombre réduit de xylophages primaires et secondaires (Bouget et al., 2005) (parasites de faiblesse). En raison de la cinétique de la

décomposition et de la succession des groupes écologiques dans le cortège saproxylique, les risques d'échanges entre bois dépérissant ou mort et bois vivants correspondent à un délai limité. Dans la plupart des cas, l'arbre mort depuis plus d'un an, dont les assises génératrices sont sèches ou qui a déjà perdu au moins partiellement son écorce ne représente aucun danger pour le peuplement environnant.

Sur chêne, la succession de l'arbre vivant à l'arbre mort, des parasites au cortège saproxylique, est résumée dans le tableau suivant :

Stade de l'arbre	Exemples d'espèces	Commentaires
Arbre vivant et vigoureux	Cossus gâte bois	Parasites indifférents, très rarement des xylémophages
Arbre vivant et malade, blessé, amoindri, moribond...	<i>Xyloterus sp.</i> , <i>Xyleborus sp.</i> , <i>Agrilus sp.</i> , <i>Cerambyx cerdo</i>	Parasites de faiblesse, nombreux cambiofages ou xylémophages
Arbre mort peu décomposé	Longicornes (nombreuses espèces), lymexylon, vrillettes,	Saproxylophages
Arbre mort décomposé (ou cavité sur un arbre vivant)	Nombreuses familles de coléoptères (Lucanes, cétoines, taupins...)	Saproxylophages si le bois n'est pas trop décomposé, humivores ou détritvires si le bois est totalement décomposé, mycetophages pour les espèces se développant dans les champignons lignivores.
Faune associée présente dans les arbres morts	Cléridés ( <i>Pseudoclerops mutilarius</i> ) Ichneumons (très nombreuses espèces)	Prédateurs et parasitoïdes

Sur épicéa, le bois mort reste attractif pour typographe et chalcographe de 1 à 3 ans après la chute, selon les conditions météorologiques, l'altitude et la latitude (Wermelinger, 2002). Après tempête, Wermelinger et al. (1999) ont mesuré que le pic d'abondance des scolytes survenait en 2<sup>e</sup> année après la chute, puis que la richesse spécifique des scolytes demeurerait haute voire augmentait avec l'essor des xylophages secondaires dès la 3<sup>e</sup> année.

Pour les pathogènes, le risque s'applique essentiellement aux espèces susceptibles de "passer" de bois morts à des arbres sains. Plusieurs voies de transmission à des arbres vivants sont possibles :

- de proche en proche via des contacts racinaires entre les souches contaminées et un arbre sain (graphiose de l'orme, chancre du platane, fomès), ou via des organes spécialisés dans la conservation et la propagation comme les rhyzomorphes des Armillaires,
- plus fréquemment après la fructification sur du bois mort, par la libération de spores susceptibles ensuite d'infecter des arbres vivants,
- enfin grâce à des vecteurs, le plus souvent des insectes, comme dans le cas de la graphiose de l'orme, ou de l'oak wilt des chênes, assurent une diffusion à "courte distance" du pathogène sur quelques km tout au plus.

L'homme est un vecteur particulier susceptible de propager une maladie à longue distance en transportant du bois mort (bois de chauffage). La propagation de l'oak wilt à longue distance dans l'est des USA est imputée en partie au transport de bois de chauffage (Juzwik et al, 2008).

Le risque suppose une capacité du pathogène à se développer au moins pour une partie de son cycle sur des arbres morts. Cela concerne donc par définition des pathogènes nécrotrophes. Les biotrophes de l'écorce (par ex. les rouilles corticales comme *Cronartium ribicola*) ne sont a priori pas concernés par les risques liés à la rétention de bois mort. Un rapide survol des méthodes de lutte contre la rouille vésiculeuse des pins à 5 aiguilles en Amérique du Nord n'a pas permis de repérer un seul paragraphe traitant de ce risque. De même, en Europe, l'agent de la dorger (*Melampsorella caryophyllacearum*) ne fructifie jamais sur les branches ou les troncs. Pour les agents de chancre et de l'écorce (pathogènes nécrotrophes), aucune référence ne signale une augmentation des risques liée à un stock de bois mort. Parmi les raisons, il est probable que la quantité de spores liée à la présence de fructifications sur du bois mort est faible comparée à d'autres sources de spores (dans le cas de *Sphaeropsis sapinea* par exemple, ce sont les fructifications sur les cônes de pins qui assurent la principale source d'inoculum).

**Question 3 = Y a-t-il des risques de contagion en bordures de zones de concentration de bois mort (comme les réserves intégrales ou les trouées de chablis) ?**

Le développement spatial des épidémies est difficile à prédire et les résultats contrastés.

Après évènements de mortalité massive (comme les tempêtes), certaines portions forestières sont concentrées en bois mort frais et en arbres morts, mourants (chablis) ou fragilisés. Une relation quasiment linéaire entre volume de chablis et arbres voisins scolytés est souvent observée (Wainhouse, 2005). La conjonction de la concentration de substrats et des faiblesses ligneuses convertit certains xylophages secondaires (le typographe surtout en Europe) en xylophages primaires. On estime une production moyenne de 30 000 typographes par m<sup>3</sup> de chablis d'épicéa colonisé (Nageleisen et Roussel 2004) ; d'autre part, 5000 à 7000 insectes suffisent à tuer un arbre. On peut donc estimer qu'un m<sup>3</sup> colonisé engendre la mortalité de 5 à 7 arbres à la génération suivante. L'exemple du Parc National de Bavière montre que les dégâts additionnels de scolytes dans les arbres vivants voisins dépendent d'un effet cumulatif. S'il n'y a pas retour à l'endémie entre 2 tempêtes majeures, il peut y avoir réactivation et emballement de la dynamique des scolytes. Après la tempête de 1982, les chablis d'épicéa étaient limités, et l'écosystème a arboré une bonne résilience. En revanche, après les tempêtes de 1990 et leurs gros volumes de chablis, les dommages de scolytes se sont emballés pendant 10 ans, détruisant plus de 20 km<sup>2</sup> de pessière. En effet, plusieurs tempêtes successives ont réactivé l'épidémie de typographe.

Dans la réserve intégrale de la Harz (Basse Saxe), après la tempête de 1990, la lutte contre le typographe suspendue en 1991 a finalement été reprise en 1992 pour juguler les dégâts. Pourtant, 4 ans après le début de l'épidémie, les galeries maternelles étaient plus courtes et la survie hivernale plus faible dans les zones sans contrôle que dans les zones gérées (Niemeyer et al., 1995 in Wermelinger, 2004).

En cas de lutte contre le typographe, l'accroissement des dégâts atteint seulement 15 à 30 % du volume de chablis (Nageleisen et Roussel, 2004), alors qu'un doublement des dommages a été mesurée dans les zones sans extraction des chablis (Wainhouse 2005, Schroeder et Lindelow, 2002).

Les tempêtes sont le moteur principal des épidémies de scolytes en Europe, loin devant les sécheresses, puis les bris de neige ou de verglas. En Europe seul ce triplet épicéa-typographe-tempête fournit des exemples d'épidémie durable, avec dégâts collatéraux importants dans les forêts voisines des chablis (Wermelinger, 2004). Le typographe est un parasite de faiblesse agressif pouvant coloniser des arbres « sains ou peu affaiblis » en population épidémique, distinct des parasites de faiblesse peu agressifs (scolytes du sapin, hylésine du pin, chalcographe...) qui ne peuvent coloniser un arbre sain, même avec un haut niveau de population, sauf si il a été affaibli par ailleurs (par sécheresse notamment) (Nageleisen, 2010).

Schröter et al. (1998) soulignent que l'épidémie de typographe après la tempête Viviane de 1990 en Europe centrale a duré jusqu'en 1996 dans les zones les plus durement touchées, où les pics ont été mesurés en 1992 en plaine et en 1993 en montagne (Wermelinger et al., 2002). Dans les régions à climat plus froid, et dans les petites trouées de chablis, la mortalité annuelle pendant l'épidémie est plus faible, mais l'épidémie dure plus longtemps. En cas de catastrophe majeure empêchant la récolte de tous les chablis à temps par les forestiers, les petites trouées doivent être traitées en priorité, car le bois mort frais des grandes trouées ensoleillées devient plus rapidement non attractif (Forster, 1993).

Un élément important contribuant au ralentissement de l'épidémie est la forte réduction de fécondité du typographe lorsqu'il passe des chablis aux arbres debout (Komonen et al., 2010).

Une stratégie durable pour réduire le risque de typographe est de réduire la proportion d'épicéa dans les pessières en les convertissant en peuplements mixtes (cf ci-dessous), ou d'instaurer des zones tampons de 100 à 1500m autour des réserves à chablis non gérés.

D'après Lindelöw et Schroeder (1998), seulement 7% des attaques observées en forêt étaient causées par des typographes provenant de réserves riches en chablis non gérés. D'autre part, la corrélation entre la distance à la plus proche réserve non gérée et le nombre d'arbres attaqués n'était pas significative, suggérant une dispersion très localisée. D'après Hedgren et al. (2003), les arbres en lisière des zones attaquées sont massivement agressés par le chalcographe, sans mortalité importante.

Dans le même sens, plusieurs études ont montré qu'à proximité des réserves ou des zones de restauration forestière (érigées en Scandinavie pour restaurer des écosystèmes plus « naturels »), la mortalité induite par le typographe ou le chalcographe demeurait à un niveau très faible (Eriksson et al., 2006 ; Toivanen et al., 2009), au moins en situation endémique. Il semble toutefois que les typographes attirés par de forts volumes de bois mort frais, mais plutôt de petit diamètre (petits chablis ou rémanents d'exploitation, se reportent plus facilement vers les arbres vivants voisins.

En situation d'endémie, les densités de typographes sont similaires voire plus faibles dans les réserves que dans les parcelles gérées (Schlyter et Lundgren, 1993). Mais, sans contrôle, elles sont susceptibles de s'élever au grade épidémique après tempête. Les dégâts au voisinage des réserves, souvent jusqu'à un rayon de 500m (Wichmann et Ravn, 2001), sont liées à l'émigration de typographes des réserves comme au développement de populations propres aux zones gérées et à l'affaiblissement des arbres par la tempête (Wermelinger, 2004).



### 1.3. Y a-t-il des facteurs facilitant l'émergence de hauts niveaux de population de ravageurs ?

Plusieurs éléments de contexte, d'ordre écologique et sylvicole, modulent l'émergence potentielle d'une épidémie de ravageurs.

#### Peuplements monospécifiques et autres aspects sylvicoles

Comme décrit dans les paragraphes précédents, il faut distinguer les essences feuillues des résineux. Il n'existe pas de menaces majeures en feuillus à l'interface bois mort/peuplement (Winter, 1993). Dans les résineux (surtout les pins avec le sténographe et l'épicéa avec le typographe et le chalcographe), les concentrations de bois dépérissant ou le bois mort très récent (1 ou 2 ans) peuvent présenter un danger de pullulation de certains xylophages devenus primaires (typographe, chalcographe) capables de s'attaquer ensuite aux arbres vivants mais affaiblis du voisinage. Les autres scolytes et saproxyliques sont confinés au bois mort.

Les xylophages parasites sont plutôt oligophages, et l'hôte préférentiel est souvent spécifique. Parmi les champignons parasites, certaines espèces ont cependant un spectre très large (armillaire, fomes, phytophthora...).

Les risques sont accrus dans les peuplements monospécifiques résineux, dans les pessières et dans les peuplements en limite stationnelle (pessière de plaine, sapinière de basse altitude). De façon générale, l'adéquation essence-station influence la vigueur de l'hôte, et donc leur résistance aux ravageurs.

Le contexte bioclimatique est également d'importance (Peltonen et Heliövaara, 1999), dans la mesure où le bois mort frais subit une dessiccation plus rapide dans les forêts méditerranéennes que dans les forêts fraîches de montagne, où il reste plus longtemps favorable aux xylophages secondaires.

Toutefois, les épidémies de typographes après tempête se produisent surtout lorsque les étés consécutifs sont exceptionnellement chauds et secs (Annala and Petäistö 1978). Non seulement ces conditions stimulent la dynamique des populations de typographes, mais elles sont un facteur supplémentaire de stress physiologique et d'affaiblissement des arbres-hôtes. A l'inverse, les xylomycophages comme *Trypodendron lineatum*, qui sont associés à un champignon lignivore, peuvent souffrir d'une saison trop chaude. D'après Luitjes (1976), l'absence d'épidémie de liseré en Hollande après la tempête de 1972 est due à l'aridité exceptionnelle de 1973 défavorable au champignon associé.

Ce contexte bioclimatique détermine aussi l'efficacité des éclaircies conçues comme outil de gestion pour réduire les populations de scolytes en améliorant la vigueur des arbres par réduction de la compétition ligneuse. Plusieurs études ont en effet mesuré des attaques de scolytes plus nombreuses dans les peuplements de pins éclaircis que non éclaircis (Mendel et al., 1992 ; Hindmarch et Reid, 2001 ; Safranyik et al., 1999). A l'inverse, sous des latitudes plus chaudes, la fécondité des scolytes peut être diminuée dans les peuplements éclaircis, probablement en raison de contraintes thermiques sur le substrat (Villa-Castillo and Wagner 1996).

L'influence du contexte micro-climatique associé aux effets de lisière et d'exposition est à relier à des phénomènes de volatilité des composés attractifs des substrats ligneux, et aux préférences abiotiques des espèces de scolytes. Il existe des xylophages secondaires plutôt sciaphiles (*Hylurgops palliatus*, *Xylechinus pilosus*, *Cryphalus saltuarius*...en Scandinavie ; Peltonen et al., 1997). Mais les principaux ravageurs sont plutôt thermophiles. Le chalcographe et le typographe attaquent les chablis d'épicéa plus fréquemment dans les trouées qu'en lisière, mais davantage en lisière que dans les peuplements fermés voisins (Peltonen et Heliövaara, 1999 ; Göthlin et al., 2000 ; Schroeder et Lindelöw, 2002). Le taux d'attaque du typographe diminue avec la fermeture du peuplement (Schröter et al., 1998). Ainsi les mesures de restauration de bois mort en bandes de rétention étroites étudiées par Joensuu et al. (2008) ont démontré que le développement du typographe n'était pas favorisé par le micro-climat défavorable dans ces bandes.

Le caractère monospécifique des peuplements ou le mélange des essences est aussi un facteur crucial pour le développement des populations de xylophages (Jactel et al., 2008). Dans le cas de ravageurs oligophages, le risque est dilué en peuplement mélangé. Les arguments en faveur du mélange d'essences reposent en partie sur la théorie de l'assurance (meilleure résistance et résilience des peuplements mélangés). Le mélange complique l'accès d'un parasite spécifique à son hôte et renforcerait l'impact des ennemis naturels des parasites : meilleur maintien des champignons antagonistes susceptibles de ralentir la propagation de champignons pathogènes comme le fomes, meilleure nidification des oiseaux insectivores (cf 2.2.2.2.), meilleur approvisionnement en aliments complémentaires pour les invertébrés prédateurs et parasitoïdes de xylophages (cf 2.2.2.1.)... Warzée et al. (2006) ont démontré par exemple que l'abondance du *Thanasimus*, prédateur régulateur de typographe, était favorisée par la présence de pin dans les pessières. Plusieurs mécanismes entrent en action : barrière chimique, barrière visuelle, contact racinaire...

D'autres aspects sylvicoles doivent être intégrés. Certaines pratiques pourraient favoriser les agents de pourridiés : des éclaircies trop fréquentes en multipliant les souches et les plaies au tronc des arbres sur pied, un lourd travail du sol en modifiant les équilibres entre pathogènes et autres organismes du sol. La futaie sur souche du chêne en forêt d'Orléans a pu contribuer au maintien des pathogènes par racine (inonote, fistuline, polypore soufré).

La gestion de la durée de rétention des piles de bois stocké en forêt doit être optimisée à la fois pour éviter des foyers de scolytes contaminant les arbres voisins (cf 1.2.), et pour éviter de piéger et d'exporter les ennemis naturels (Hedin et al., 2008). Les traitements insecticides sur les piles affectent parfois davantage les ennemis naturels des scolytes que les scolytes eux-mêmes (Werner et al., 1983).

### **Influence de la date de mortalité ligneuse**

La date de mortalité ligneuse a une influence considérable sur le niveau de la colonisation par les insectes, en fonction de leur phénologie et de leur durée de développement. Les tempêtes d'automne ou d'hiver ont des effets généralement plus sévères en Europe centrale et Europe de l'Ouest. Le taux de dessiccation faible au cours de ces saisons ne diminue que faiblement l'attractivité des troncs, qui peuvent être colonisés au printemps par les scolytes essaimant de leurs sites d'hivernage (Abgrall, 2001). Mais les arbres tombés en hiver émettent moins de produits en décomposition, comme l'éthanol et l'acétaldéhyde, que les arbres abattus à l'automne (Schroeder et al., 1999). Wichmann et Ravn (2001) ont observé que la densité des attaques de typographe autour des chablis était corrélée avec la saison de récolte. Un enlèvement des chablis avant le premier printemps, ou après le vol de printemps initial, mais avant l'émergence de la nouvelle génération, peut faire obstacle aux infestations locales. En d'autres termes, les chablis peuvent être utilisés comme arbres-appâts pour les insectes hivernants émergents. D'après Joensuu et al. (2008), un épicéa abattu ou tombé au cours de l'automne est plus susceptible d'être attaqué par *Trypodendron lineatum* au printemps suivant qu'un arbre abattu à l'été.

Il faut toutefois bien faire la différence entre un arbre réellement mort et un arbre mort en devenir. Un chablis est un arbre mort en devenir ; en fonction des connexions racinaires résiduelles, un chablis peut rester vivant plus d'un an (observations du DSF après la tempête de 1999). De même, un arbre abattu pour éclaircie, une jeune tige pour dépressage ou une branche par élagage restent vivants un temps assez long, dépendant notamment du couvert ; une grume stockée en plein soleil se dessèche rapidement, des branches élaguées dans une plantation dense restent « vertes » plus longtemps... Les parasites peuvent coloniser les « arbres morts en devenir » mais pas les arbres morts. Seuls certains xylémophages à cycle long colonisent des arbres vivants ou morts en devenir et terminent leur développement dans un arbre mort, et émergent donc d'un arbre mort (*Cerambyx cerdo*, sired). Chez les champignons, certaines espèces (armillaire, fomes) peuvent alterner phase parasite et phase saprophyte.

### **Influence du niveau préexistant des populations locales de ravageurs**

Le déclenchement d'une épidémie de scolyte dépend d'un autre paramètre : le niveau local des populations préexistantes (Eriksson et al., 2005). En cas de faible population initiale de typographe, une augmentation temporaire du volume de substrat ne déclenchera pas une épidémie. En revanche, si la population préexistante dépasse une valeur seuil, l'accroissement de population sera plus rapide. Dans les Vosges, le DSF a ainsi observé en 2001 des dégâts plus importants dans les zones touchées par des chablis en juin 1999, 6 mois avant les tempêtes de décembre. D'autre part, après les tempêtes de décembre 1999, des dommages plus faibles ont été mesurés en Limousin et en Auvergne par rapport aux Vosges alors que les volumes de chablis étaient équivalents. L'hypothèse d'un effet « Allee », i.e. de l'existence ou non d'un réservoir-essaim alimenté à l'échelle des massifs forestiers à partir d'un foyer initial, pourrait expliquer cette différence (Grégoire, com.pers.).

## ***2. Bois mort, interactions biotiques et régulation des populations de ravageurs ou pathogènes ?***

L'abondance et l'occurrence des espèces lignicoles dépend de la qualité et de la quantité de substrats, mais résulte aussi des interactions avec les autres espèces antagonistes (compétiteurs, prédateurs ou parasitoïdes).

## 2.1. La compétition intra-gilde entre lignicoles peut-elle réduire le niveau de population des ravageurs ou pathogènes ?

### 2.1.1. Diversité des espèces de xylophages et compétition avec les ravageurs ?

#### Question 1.

La compétition inter-spécifique à l'intérieur de la gilde des xylophages secondaires joue-t-elle un rôle dans la régulation des effectifs des populations de certains xylophages ravageurs ?

En fait, la littérature concernant la compétition entre espèces de scolytes (partage des ressources, les mécanismes trophiques et comportementaux de ségrégation de niche pour l'évitement de compétition) n'est pas très fournie ; le poids de l'interaction compétitive dans la structuration des assemblages de scolytes n'a pas été évalué.

Quelques travaux ont été conduits sur la coexistence dans l'épicéa du chalcographe, du typographe et d'*Hylurgops palliatus*, et démontrent une forte séparation de niche chez ces scolytes (Grünwald, 1986), fondée sur quelques facteurs seulement : épaisseur d'écorce (une écorce fine suffit pour le chalcographe, alors que le typographe a besoin d'une écorce épaisse, supérieure à 2.5 mm d'après Grünwald, 1986), micro-climat, hauteur (préférence pour les cimes du typographe d'après Naumann et Etienne, 1978).

D'après Naumann et Etienne (1978), la compétition entre chalcographe et typographe a pu être observée, mais semble avoir peu d'influence sur leurs dynamiques de population respectives. De même, Faccoli et Bernardinelli (2011) estiment que l'effet de la compétition inter-spécifique sur les performances reproductives du typographe est négligeable, à la différence de la compétition intra-spécifique déterminante. Ils suggèrent que la compétition intra-spécifique dans la première génération et les précipitations printanières gouvernent la seconde génération.

Byers (1993) a démontré de façon expérimentale que le typographe et le chalcographe préfèrent coloniser des substrats vierges plutôt que pré-infestés par ces espèces pour éviter à la fois la compétition inter- et intra-spécifique. Les mécanismes en jeu impliquent probablement la perception de signaux phéromonaux. Ainsi, la phéromone d'agrégation du chalcographe inhibe l'attraction du typographe par sa phéromone d'agrégation.

D'après Joensuu et al. (2008), *Hylurgops palliatus*, *Trypodendron lineatum*, *Dryocoetes autographus* coexistent souvent dans les épicéas morts frais en Finlande, et par effet de priorité, limitent la colonisation par le typographe dont les vols sont plus tardifs pendant l'été

D'autres travaux ont été menés sur la compétition entre scolytes sur les pins. D'après Amezaga et Rodriguez (1998), la largeur de niche de *Tomicus piniperda*, *Ips sexdentatus*, *Orthotomicus erosus* et *Pityogenes bidentatus* et leur superposition dépendent de la quantité de ressources disponibles et de la séquence d'arrivée en Espagne. En général, *T. piniperda* est la première espèce essaimante et présente la niche la plus large. Le plus grand recouvrement de niches survient sur les sites où la ressource est la moins limitante.

En Amérique du Nord, *Ips pini*, *I. perroti* et *I. grandicollis* sont des phloémophages sympatriques sur pin (y compris sur les mêmes arbres), dont le chevauchement de niches est réduit par des différences de phénologie, de voltinisme, de patron spatial de colonisation du bois (Ayres et al., 2001). Toutefois, ces espèces partagent les mêmes prédateurs (*Thanasimus dubius* (Cleridae) et *Platysoma cylindrica* (Histeridae)), et ne sont pas systématiquement repoussées par un signal inter-spécifique. Elles semblent même profiter de leur coexistence en raison de (i) la réduction de la prédation, (ii) l'augmentation du succès d'attaque conjointe des arbres vivants et (iii) la localisation du bois mort frais par détection de signaux inter-spécifiques émis depuis les substrats favorables. De fait, les mâles qui colonisent les arbres-hôtes les premiers avant de les signaler aux femelles tendent à être davantage attirés par les signaux inter-spécifiques que les femelles. Ainsi, le partage de ressources, de prédateurs, et la communication inter-spécifique contribuent aux interactions intra-gilde, mais il reste difficile de prévoir si le retrait d'une espèce augmentera ou réduira l'abondance des autres.

D'autre part, les interactions compétitives s'intègrent dans des réseaux trophiques complexes, avec des processus d'interférence entre compétiteur et prédateur.

D'après Schroeder (1996), la présence dans des billons de pin frais de larves d'*Acanthocinus aedilis*, cérambycide xylophage compétiteur du scolyte *Tomicus piniperda*, induit une réduction de fécondité de 78% chez le scolyte. D'autre part, la présence d'*A. aedilis* a une influence négative sur la reproduction du prédateur de scolyte *Thanasimus formicarius* et vice versa. Quand les deux espèces coexistent avec *T. piniperda*, la fécondité d'*A. aedilis* est réduite de 74% et celle de *T. formicarius* de 42% par rapport aux valeurs observées lorsque chaque espèce est présente seule avec le scolyte. Certains auteurs affirment que les larves xylophages

de Cérambycides, compétitrices des scolytes, sont en fait des prédateurs facultatifs des larves des autres phloémophages (Dodds et al., 2001).

### Question 2.

Cette compétition inter-spécifique est-elle associée à la diversité spécifique de la guildes ?

L'hypothèse sous-jacente postule qu'une guildes diversifiée de xylophages est moins susceptible d'être dominée par des espèces ravageuses à dynamique de population très active. Nous n'avons trouvé aucun résultat publié pour soutenir ou invalider cette hypothèse.

#### 2.1.2. Diversité des espèces de champignons lignicoles/lignivores et compétition avec les pathogènes ?

Chez les champignons lignicoles, un effet de compétition bien connu sur un pathogène est celui de *Phlebiopsis gigantea* (= *Peniophora gigantea*), qui occupe la même niche que le Fomes (*Heterobasidion annosum*) et qui peut l'empêcher de coloniser les souches de pin s'il arrive avant (Pratt et al., 1999). Cette espèce est aujourd'hui utilisée en lutte biologique contre le Fomes (*Heterobasidion annosum*) par application précoce sur les souches fraîches. Il existe une très bonne corrélation positive entre la vitesse de croissance dans le bois de différentes souches naturelles de *P. gigantea* et leur capacité compétitive face à *H. annosum* (Sun et al, 2009). De même, des essais d'inoculation de compétiteurs ont été entrepris contre les agents de bleuissement du bois (*Sphaeropsis sapinea*, *Ophiostoma spp.*) à l'aide de souches albinos de ces mêmes champignons ou de saprophytes du genre *Trichoderma* (Behrendt et al, 1995 ; Gradinger et al, 2009). A la différence de *P. gigantea*, il n'existe pas encore d'utilisation en routine *in natura* de ces champignons.

## 2.2. Les ennemis naturels peuvent-ils réduire le niveau de population des ravageurs ou pathogènes ?

Ce paragraphe est orienté vers une perspective entomologique. Nous rappelons cependant ici le cas du chancre du châtaignier (*Cryphonectria parasitica*), pour lequel Prospero et al. (2006) ont récemment suggéré que son développement sur du bois mort faciliterait la dispersion du virus d'hypovirulence de ce champignon. La présence de bois mort frais de châtaignier favoriserait ainsi la régression par contrôle biologique de la maladie dans certaines régions d'Italie, de Suisse et de France.

### 2.2.1. Quelle est la pression des ennemis naturels sur les populations de ravageurs (=capacité de régulation)? Cette pression est-elle liée à la diversité des assemblages d'ennemis naturels?

D'après la synthèse entreprise par Kenis et al. (2004), le rôle des ennemis naturels dans la régulation des populations de scolytes est controversé, sans que les positions soient défendues par des données robustes.

Les ennemis naturels, attirés par les émissions volatiles des arbres blessés et par les phéromones des scolytes, sont diversifiés. Ils incluent des araignées et des insectes prédateurs (Coléoptères Carabidae, Histeridae, Staphylinidae, Cleridae, Cucujidae, Trogoxetidae, Rhizophagidae, Héteroïptères, Hyménoptères fourmis, Raphidioptères et larves de Diptères Xylophagidae, Dolichopodidae, Lonchaeidae), des oiseaux et des mammifères insectivores et des Hyménoptères parasitoïdes (Pteromalidae, Braconidae...) (Wermelinger, 2002). Les connaissances autécologiques sur le spectre effectif de proies ou d'hôtes des prédateurs, des parasitoïdes ou des parasites, sur la spécialisation des prédateurs, plus ou moins généralistes pour s'attaquer à différentes proies, sont très largement insuffisantes.

Les prédateurs sont-ils des régulateurs naturels plus importants que les parasitoïdes ? Les ennemis naturels sont-ils très spécifiques ? Y a-t-il des espèces généralistes dont les proies/hôtes sont à la fois des saproxylophages et des ravageurs ? Y a-t-il plutôt des espèces spécialisées sur les ravageurs ?

D'autre part, peut-on favoriser un réservoir d'ennemis naturels dans les forêts de production, en maintenant un stock de bois mort par ex. ? Faut-il plutôt maintenir des populations de ravageurs au stade endémique ? Quelle est le rôle régulateur des prédateurs et des parasitoïdes dans les forêts à dynamique naturelle ? Les ennemis naturels d'une zone de concentration de bois mort essaient-ils dans le voisinage de cette zone source ?

A cette liste d'antagonistes, nous ajoutons des pathogènes (protozoaires, virus, bactéries, et champignons entomopathogènes ; Wegensteiner, 2004). Nous ne connaissons pas de résultats sur la relation entre les stocks de bois mort et la prévalence des pathogènes dans l'organisme des ravageurs. D'après Takekawa et al. (1982), les oiseaux insectivores sont connus pour être de très bons disperseurs de pathogènes des insectes et les pics (eux-mêmes associés aux stocks de bois mort) pourraient ainsi contribuer significativement à la propagation de

viroses, de mycoses ou de bactérioses au sein des populations de scolytes. Mais le rôle épidémiologique effectif de ce mécanisme n'a pas été proprement mesuré.

### **2.2.1.1. Prédateurs invertébrés**

#### **Quel taux de prédation ?**

Les prédateurs comme les parasitoïdes localisent leurs proies par les médiateurs chimiques, soit par les phéromones des scolytes soit par les kairomones émises par les arbres, mais les prédateurs arrivent avant les parasitoïdes (Kenis et al., 2004). Les mécanismes de régulation contrôlés par la densité d'hôtes varient entre prédateurs et parasitoïdes (Kenis et al., 2004). Selon une étude de Beaver (1966-67 in Kenis et al., 2004), les prédateurs montrent une réponse densité-dépendante à faible densité de proies, mais devient inversement densité-dépendante à haute densité de proies. A l'inverse, les parasitoïdes ont une réponse densité-dépendante seulement au dessus d'un certain seuil de densité d'hôtes. Cela suggère que les prédateurs ont un pouvoir régulateur à faible densité de proies, alors que les parasitoïdes compensent à haute densité de proies, avec d'autres facteurs telle que la compétition intra-spécifique.

Les observations montrent un taux de prédation variable de 0 à 100%, mais peu de travaux permettent de désigner les facteurs démographiques en cause (sauf expériences d'exclusion des ennemis naturels).

Plusieurs travaux suédois sur le cortège des ennemis naturels du scolyte *Tomicus* sur le pin ont montré des impacts significatifs. La faible fécondité de *Tomicus piniperda* dans des billons de pin rendus attractifs aux prédateurs par émission d'éthanol et de pinène (Schroeder et Weslien, 1994), a pu être attribuée largement à la prédation par les adultes de *Rhizophagus* et d'*Epuraea* et par les larves de *Thanasimus* et d'*Acanthocinus*. Lors d'une expérience avec des billons de pin en Suède (Schroeder et Weslien, 1994), la fécondité de *T. piniperda* a été réduite de 41% lorsqu'élevé avec *Rhizophagus depressus*, de 81% lorsqu'élevé avec *Thanasimus formicarius*, et de 89% lorsque les trois espèces ont été élevées ensemble. L'interaction entre *Thanasimus* et *Rhizophagus* a été mutuellement antagoniste. De même (Schroeder, 1996), la fécondité de *T. piniperda* a été réduite de 92% lorsqu'élevé avec *Thanasimus formicarius*, de 78% lorsqu'élevé avec *Acanthocinus aedilis* (un xylophage compétiteur et prédateur facultatif), et de 94% lorsque les trois espèces ont été élevées ensemble. Notons toutefois que certaines études ont signalé des phénomènes d'interférence négative entre prédateurs (Kenis et al., 2004).

#### **Quels facteurs limitant la prédation ?**

La dynamique des relations prédateurs-proies est sous le jeu d'un ensemble de facteurs, parmi lesquels les capacités de détection des proies, les facultés de dispersion et la fécondité respective des proies et des prédateurs, le synchronisme des cycles d'activité, les capacités d'évitement des prédateurs par les scolytes, la spécificité de proies des prédateurs...

Les xylophages associés au bois mort frais sont réputés être de bons disperseurs, car ils dépendent d'une ressource dont la distribution naturelle est fragmentée sur le plan spatial et temporel. Pour plusieurs espèces de scolytes, ces capacités de dispersion ont été évaluées à plusieurs kilomètres (Solbreck, 1980; Nilssen, 1984). Les facultés de dispersion de quelques prédateurs de scolytes ont été évaluées. *Rhizophagus grandis* est capable de voler à des distances de plusieurs kilomètres, notamment en quittant l'environnement forestier à la recherche de proies (Fielding et al., 1991).

Par capture-marquage-recapture, Cronin et al. (2000) ont démontré qu'un prédateur Cleridae de scolyte du pin américain a une capacité de dispersion longue-distance supérieure à celle de sa proie. Le rayon contenant 95% des individus dispersifs du prédateur a été évalué à 5.1km, tandis que celui du scolyte était restreint à 2.3km. Conjointement à une période de vol plus étendue chez les prédateurs, ces résultats suggèrent que la capacité de dispersion de certains prédateurs est plus importante que celle de leurs scolytes proies (Schroeder, 1999, 2003).

Toutefois, deux éléments contrecarrent la pression de prédation. Le premier concerne le synchronisme des périodes d'activité du ravageur cible et d'un prédateur généraliste. Kenis et al. (2004) rappellent que les prédateurs sont souvent plus actifs que leurs proies à la fin de l'hiver. En Suède, Weslien et Schroeder (1999) ont montré que *Thanasimus formicarius* initie ses vols tôt au printemps, environ un mois avant *Ips typographus*, soit à une période où la principale proie disponible est *Tomicus piniperda*. Ainsi de nombreux individus de *Thanasimus* issus de la première génération de prédateurs sur les scolytes d'une zone de chablis quittent les peuplements d'épicéa pour rejoindre des peuplements de pin sylvestre. D'autre part, le temps de génération est de 2 ans pour *Thanasimus*, mais seulement d'un an pour le typographe en Suède (Schroeder,

1999). Ces deux points modèrent la capacité des clérides à réguler les populations de typographe. Pourtant, le nombre de larves de clérides par billon avait un effet significatif sur la production de typographe (Weslien et Schroeder, 1999).

#### **L'hypothèse de l'échappement des ennemis dans la dynamique prédateurs-proies**

L'hypothèse de l'échappement spatial des ennemis (Schroeder, 2007) a été proposée comme mécanisme contribuant à l'essor rapide des scolytes dans les trouées de chablis. Elle repose sur l'idée que le typographe est plus efficace dans la colonisation et l'établissement de populations locales que ses prédateurs quand la ressource est fortement agrégée dans l'espace et dans le temps. La réponse des prédateurs à la création soudaine de patches de chablis isolés est peu connue. Certaines études empiriques ont démontré une réduction de l'impact des ennemis naturels avec l'accroissement de l'isolement des taches d'habitat (Kruess et Tschardt, 2000). Dans l'étude d'un système scolyte-prédateur, Ryall et Fahrig (2005) ont observé de plus faibles densités de prédateurs dans les peuplements isolés que dans les peuplements moins isolés. Les mécanismes potentiels sous-jacents sont des différences de capacités de dispersion (mais cf ci-dessus), de capacités à établir une population locale et de durée de développement.

Avec ses fortes distances de dispersion (Forsse et Solbreck, 1985), le typographe est adapté à l'agrégation de sa ressource. En Suède, Göthlin et al. (2000) ont mesuré que le typographe avait colonisé 29% des chablis d'épicéa durant le premier été, en dépit du fait que 2 des 5 peuplements étudiés étaient dépourvus de populations locales de typographe et que 3 avaient des populations de niveau faible (Schroeder et Lindelöw, 2002). D'après Schroeder (2007), la densité de *Thanasimus* et des parasitoïdes était plus forte et leur impact deux fois plus important dans les peuplements gérés (chablis nettoyés) que dans les peuplements non gérés (chablis présents) durant le second été après tempête, mais plus au troisième été, en accord avec l'hypothèse de départ.

Durant les années 1980, les épidémies de *Dendroctonus frontalis* dans les forêts de pin du sud des USA ont d'abord été attribuées à des facteurs exogènes indépendants de la densité, comme les fluctuations du climat (Turchin et al., 1999). En fait, l'analyse des séries temporelles des fluctuations du scolyte a suggéré que la dynamique était pilotée par un processus écologique densité-dépendant agissant avec délai. Grâce à une expérience d'exclusion à long terme des prédateurs, il a été montré que les oscillations du scolyte étaient largement expliquées par la prédation. La mortalité associée à la prédation s'avère négligeable dans la phase d'accroissement des populations, augmente pendant l'année du pic des populations de scolyte et atteint un maximum durant le déclin du scolyte.

#### **Saturation des prédateurs et dilution de la prédation**

Après les tempêtes et l'accumulation de substrats pour les scolytes, l'impact des ennemis naturels sera plus faible en raison de la saturation des prédateurs (Aukema et Raffa 2004; Schroeder 2007; Komonen et al., 2010). À une échelle spatiale plus locale, Aukema et Raffa (2004), à travers un test expérimental impliquant un scolyte du pin et 2 prédateurs, ont suggéré que l'agrégation médiée par les phéromones sur les arbres attaqués (densité croissante de colonisation) était profitable aux scolytes en diluant la prédation. Les effets sont apparemment ténus et impliquent vraisemblablement des relations beaucoup plus complexes que celles testées expérimentalement (compétition/prédation intraguilde, par et sur les larves, effets des phéromones)

Un élément comparable à la saturation démographique des populations de prédateurs concerne la limitation de la capacité alimentaire (donc de la réponse fonctionnelle) des individus prédateurs. Wigger (1994) a ainsi montré que les adultes de *Nemozoma elongatum* n'augmentent pas leur consommation de scolytes proies avec l'accroissement de la quantité de proies disponibles.

Weslien et Schröter (1997) ont signalé un foyer qui a tué 16% des épicéas au cours des sept années suivant un chablis dans une zone de 105 ha. Cette épidémie s'est effondrée en 5-6 ans pour retourner à l'endémie en raison d'une forte mortalité du typographe induite par les ennemis naturels, sans aucune intervention humaine. Weslien et Schroeder (1999) ont observé davantage de prédateurs du typographe dans des sites sans gestion des chablis et des niveaux de scolytes équivalents dans les deux modalités (gérée vs non gérée) [cf ci-dessous]. Wermelinger (2002) a insisté sur les effets délétères d'une gestion rapide des bois scolytés qui élimine précocement les ennemis avant qu'ils aient pu jouer un rôle régulateur.

Une autre limitation de la prédation repose sur la spécialisation des prédateurs vis-à-vis des proies. De fortes abondances d'espèces xylophages non ravageuses associées à un stock de bois mort important pourraient être favorables à la foresterie, car l'abondance élevée des proies pourrait aider à maintenir des populations de

prédateurs suffisamment élevées pour prévenir les foyers de scolytes potentiellement nuisibles (Martikainen et al. 1999). Cependant, les prédateurs s'attaquant aux xylophages secondaires inoffensifs ou aux saproxylophages ne se nourrissent pas nécessairement également de scolytes ravageurs. L'effet positif de la rétention du bois mort sur les ennemis naturels des espèces de ravageurs potentiels ne concerne donc que les prédateurs spécialistes pionniers ou les prédateurs généralistes.

### **2.2.1.2. Vertébrés insectivores**

#### **Quel taux de prédation ?**

Quels vertébrés insectivores sont des prédateurs actifs de scolytes ? Un certain nombre d'oiseaux et de Mammifères sont des prédateurs occasionnels de xylophages, mais les agents de contrôle biologique les plus significatifs sont les pics (Kenis et al., 2004 ; Fayt et al., 2005). En raison de leur grande mobilité, les pics peuvent rejoindre les zones de pullulation des scolytes.

D'après les méta-analyses de Mäntylä et al. (2011) et Schmitz et al. (2000), les prédateurs Vertébrés ont un impact plus fort que les Invertébrés sur les populations d'insectes phytophages (tous milieux et tous insectes confondus).

La pression de prédation exercée par les pics sur les scolytes a été évaluée lors d'expériences d'exclusion des pics. D'après la synthèse de Fayt et al. (2005), les pics peuvent jouer un rôle crucial dans la régulation des populations de scolytes dans les forêts résineuses, en particulier lors de l'alimentation hivernale (Kroll et Fleet, 1979) en accroissant le taux de survie hivernale des oiseaux. A -12°C, on estime que les besoins caloriques quotidiens moyens par pic peuvent être couverts par la consommation de 3200 larves de scolytes (Koplin, 1967 in Fayt et al., 2005). La compilation conduite par Kenis et al. (2004) stipule que la mortalité des scolytes induite par les pics varie de 5 à 70% (pour une majorité de travaux menés en Amérique du Nord). En Europe, le pic tridactyle est considéré comme un prédateur important de scolytes de résineux (Fayt et al., 2005).

Les pics semblent plus efficaces dans les peuplements ouverts ou semi-ouverts que dans les peuplements fermés. Shook and Baldwin (1970 in Fayt et al., 2005) ont ainsi observé des réductions de population respectives de 72% dans les milieux semi-ouverts et de 52% dans les milieux denses.

Des analyses des contenus stomacaux des pics ont montré une augmentation de la proportion de scolytes dans le régime des oiseaux lors de l'essor des populations de xylophages. Cette influence de la densité de proies se traduit par une pression de prédation plus faible en situation endémique qu'en épidémie localisée ou après épidémie (Steeger et al., 1998), notamment dans les phases post-perturbations majeures. Lorsque les niveaux de population des ravageurs sont moyens à forts, les pics peuvent détruire 24 à 98% des scolytes (Otvos, 1979 in Fayt et al., 2005). L'influence majeure reconnue à la prédation des pics est d'accélérer le déclin après le pic de l'épidémie, et donc la durée totale de cette phase.

Cette influence varie en fonction de la saison avec un impact accru en hiver et au printemps (Kenis et al., 2004). L'épaisseur de l'écorce semble avoir un effet sur le taux de survie des proies (plus protégées sous écorce épaisse). La prédation est ainsi plus forte en haut des arbres (Kenis et al., 2004). Des effets conjoints des parasites et insectes prédateurs des scolytes sont également observés, mais ils sont divers. Par leur activité de destruction des substrats, les pics contribuent à faciliter la prédation ou le parasitisme par les insectes (Martin et al. 2006). D'autre part, les pics détectent les insectes parasités et se nourrissent plutôt d'individus sains (Takekawa et al., 1982), augmentant ainsi indirectement l'effet des parasites dans les populations de scolytes.

L'impact des pics a également été mesuré sur les xylophages autres que les scolytes. Ainsi, Gorius (1956 in Kenis et Hilszczanski, 2004) a estimé que les pics consommaient 10 à 20% des larves et pupes du longicorne *Tetropium gabrieli*. Il semble également que les pics préfèrent les proies plus grandes que les scolytes, en cas de choix et si les scolytes ne sont pas très nombreux et faciles à consommer (Nuorteva and Saari, 1980).

La densité des populations de pics, leur fécondité (la saison de reproduction survient lors du pic des populations de scolytes) et leur survie hivernale sont positivement influencées par les épidémies de scolytes (Kenis et al., 2004).

Toutefois, les faibles défenses chimiques connues chez les scolytes témoignent peut-être d'une faible pression des prédateurs en termes évolutifs.

### **2.2.1.3. Parasitoïdes**

#### **Quel taux de parasitisme ?**

Les études conduites sur les scolytes en Amérique du Nord et en Europe ont démontré une faible mortalité imputable aux parasitoïdes (Amman 1984, Weslien and Schroeder 1999, Hougardy and Gregoire 2001, Feicht 2006), suggérant que cette pression est probablement insuffisante pour réguler les populations de xylophages.

D'après Boone et al. (2008) par ex., beaucoup plus d'individus de prédateurs que de parasitoïdes ont été capturés au cours de l'analyse des populations d'*Ips pini* en Amérique, quelles que soient la région ou la méthode d'échantillonnage.

D'après Markovic et Stojanovic (2003) étudiant les populations du scolyte *Scolytus intricatus*, vecteur du pathogène responsable du dépérissement du chêne en Serbie, le taux de parasitisme du scolyte est en moyenne de 15% pour 20 espèces de parasitoïdes.

Les taux de parasitisme observés pour *Ips typographus* sont variables : de 4% à 20-25% pour le Ptéromalide *Rhopalicus tutela*, jusqu'à 50% voire 95% pour le Braconide *Coeloides bostrychorum*, de 6% à 76% d'une année sur l'autre dans le parc national de Bavière (Feicht, 2004), de 5% à 55% d'une année sur l'autre en pessière suisse post-tempête (Wermelinger, 2002). Eck (1990) a rapporté une mortalité induite de 0 à 70%, mais inférieure à 5% sur la moitié des arbres échantillonnés. Lors d'une étude des communautés de scolytes et de leurs parasitoïdes suite aux tempêtes de 90, Wermelinger (2002) a montré un accroissement significatif des parasitoïdes antagonistes lors de l'essor des scolytes après tempête par ex. De même, après 2 ans et une forte augmentation des effectifs de typographes dans des pessières du nord-est de la France après la tempête de décembre 1999, les populations de parasitoïdes (6 espèces sympatriques) ont augmenté mais restent à un niveau relativement faible, entre 0% et 40%, 60% des arbres ayant un taux de parasites inférieur à 5% (Hougardy et Grégoire, 2001). Des générations supplémentaires seraient requises pour réduire significativement les populations d'hôtes.

Pour les autres xylophages, le rôle des parasitoïdes reste à éclaircir (Kenis, Wegensteiner, Griffin, 2004)

Quels facteurs limitants ?

Nous connaissons assez mal comment les différences de spécialisation, de capacités de détection, de dispersion et de compétition déterminent le partage des ressources hôtes entre parasitoïdes (Hougardy et Grégoire, 2001). Certains parasitoïdes, comme certains prédateurs, seraient attirés par les composés volatiles relâchés par les symbiontes fongiques des xylophages (Boone et al., 2008).

Même s'il n'existe pas d'études strictement dédiées aux distances de dispersion chez les parasitoïdes de scolytes, les résultats concernant d'autres systèmes hôtes-parasitoïdes ont démontré à la fois des capacités de dispersion plus faibles et plus fortes que les hôtes (Nouhuys et Hanski, 2002).

Plusieurs facteurs influencent l'abondance des parasitoïdes de scolytes : la densité de scolytes, la densité de prédateurs et la présence d'hôtes alternatifs (Feicht, 2004). D'après Faccoli (2002) dans les Alpes du sud, les parasitoïdes subissent la même mortalité hivernale importante que leur hôte typographe (environ 50%).

Les parasites préfèrent les hôtes aux stades larvaires finaux et au stade pupal, si bien qu'un plus fort taux de parasitisme est attendu dans les billons exposés plus longtemps. Pour le typographe, la pression de prédation est importante pour les premiers stades larvaires, tandis que les parasites deviennent importants plus tard, quand les dommages aux arbres sont déjà avancés. Cela diminue l'importance des parasitoïdes pour la première génération de scolytes, mais suggère un parasitisme plus fort en seconde génération, comme démontré par Feicht (2004) dans le parc national de Bavière, ou par Wermelinger (2002) dans les pessières suisses après la tempête de 1990.

La différence de réactivité entre prédateurs et parasitoïdes repose en partie sur le contraste du degré de spécialisation. Les prédateurs sont en effet souvent capables de s'alimenter sur différentes proies, et demeurent dans l'écosystème à des densités plus fortes en cas de faible densité des scolytes ravageurs, réagissant rapidement à l'essor de ces derniers. A l'inverse, le gradient d'hôtes des parasitoïdes est plus étroit, ce qui diffère le temps pour eux d'atteindre des densités efficaces (Wermelinger, 2002).

**2.2.2. Les niveaux de population des ennemis naturels sont-ils reliés à la configuration du stock de bois mort ? Y a-t-il accroissement des populations d'ennemis naturels dans les peuplements à forte accumulation de bois mort ?**

### **2.2.2.1. Prédateurs invertébrés**

Les prédateurs sont-ils influencés par types de bois mort et les conditions de peuplement, ou plutôt directement par la distribution et la densité de leurs proies.

D'après Johansson et al. (2007), l'abondance des proies semble un prédicteur bien plus performant que la disponibilité du bois mort pour estimer l'abondance des prédateurs.

Pourtant, plusieurs résultats illustrent la préférence de certains prédateurs pour certaines conditions d'insolation ou certains types de bois mort, gisant ou debout (Hedgren et Schroeder, 2004 ; Fossetøl et Sverdrup-Thygeson, 2009).



Comme rappelé en 2.2.1.2., les épidémies de scolytes déclenchent une augmentation de leurs ennemis naturels.

La dynamique spatiale et temporelle des ennemis naturels est liée au régime de perturbation.

D'après Weslien et Schroeder (1999), les prédateurs de xylophages sont probablement plus sensibles à la sylviculture que leurs proies.

Les forêts vieilles, où de petits groupes d'arbres meurent chaque année, présentent une offre plus constante et diversifiée d'arbres mourants que les forêts gérées. Un approvisionnement continu en bois pourrait assurer la survie de nombreuses populations d'ennemis naturels.

Weslien et Schroeder (1999) ont montré que plusieurs prédateurs de scolytes arrivent plus vite sur des billons-pièges rendus attractifs dans des peuplements non gérés avec typographe endémique que dans des forêts gérées sans attaque récente. Les deux types de milieux ne présentaient pas de différence de densité de typographes, mais la densité de 4 prédateurs majeurs du typographe était 2 à 3 fois plus forte dans les peuplements non gérés. En Suède, le rapport *Thanasimus*/typographe était dix fois plus élevé dans un site épidémique non géré que dans une région gérée sans épidémie (Weslien, 1994)

Martikainen et al. (1999) et Similä et al. (2002) ont constaté que l'abondance des xylophages secondaires et de leurs ennemis naturels est corrélée positivement avec la quantité et la diversité de bois mort. Or, plusieurs prédateurs et parasitoïdes attaquent à la fois les xylophages primaires et secondaires. Schlyter et Lundgren (1993), toutefois, font observer que les réserves forestières d'épicéas où les chablis ne sont pas nettoyés n'hébergent pas une plus grande abondance du prédateur de scolytes *Thanasimus formicarius* (Cleridae), que les peuplements gérés. Hilszczański et al. (2007) ont également observé que larves et adultes de *Thanasimus* étaient plus abondants dans les peuplements gérés que dans les réserves, et rappellent que ces prédateurs généralistes ne se focalisent probablement pas sur les xylophages potentiellement explosifs en dehors des phases d'épidémie. Compilant des données d'Europe centrale, Hilszczański et al. (2007) livrent des réponses contrastées des prédateurs à la non-gestion des réserves forestières : des abondances de prédateurs plus faibles (Balazy, 1966 in Hilszczański et al., 2007) ou équivalentes (Mazur et al., 1996 in Hilszczański et al., 2007) dans les peuplements gérés par rapport aux réserves. De même, Gibb et al. (2006) ont mesuré que seules 16 espèces de prédateurs de xylophages sur 36 étaient plus abondantes dans les vieux peuplements que dans les coupes.

En outre, les données proviennent souvent de forêts gérées sous conditions endémiques ou de zones gérées après chablis. Ce qui manque, ce sont des données sur la dynamique prédateurs-scolytes après chablis dans les peuplements non gérés. Peltonen (1999) a montré que le nombre d'épicéas sur pied attaqués par *I. typographus* ne dépend pas du nombre des chablis sur le même site.

Dans les trouées de chablis d'épicéa, Kopf (2000) a étudié la régulation du chalcographe par *Nemosoma elongatum* (Trogossitidae). La population de prédateurs a atteint un pic moins de 2 ans après la tempête et la taille de la population de scolytes a été réduite à 20% après 3 ans. La régulation a été plus efficace dans les trouées non exploitées. Nicolai (1996) a montré la même dynamique de régulation du scolyte du hêtre *Taphrorychus bicolor* sous l'effet du prédateur *Pityophagus ferrugineus* (Nitidulidae) associé à deux diptères.

Le délai de régulation d'une pullulation de xylophages dépend d'un seuil de taille de la population. Quand la population de xylophages dépasse ce seuil, les mécanismes de régulation deviennent efficaces après un délai plus long (Schowalter, 1985).

### **2.2.2.2. Vertébrés insectivores**

Par quelles variables sont déterminées les populations d'oiseaux cavicoles insectivores ?

Des variables d'habitat ? La densité de cavités ou d'arbres supports est-elle un facteur limitant ? En d'autres termes, dans les peuplements à plus forte densité d'arbres à cavités et/ou de supports pour creuser des cavités (arbres sénescents et chandelles), y a-t-il augmentation de la densité de pics et de leur capacité de régulation des populations d'insectes ? notamment en réduisant la compétition inter-spécifique pour les cavités avec des cavicoles non insectivores ?

Les exemples développés ici s'appliquent bien évidemment aux insectivores des scolytes. D'une manière plus générale, des études sur d'autres oiseaux insectivores ont montré qu'une population se maintient localement non seulement si elle trouve des conditions de nidification favorables, mais aussi une nourriture abondante. Dans les Landes, sur la huppe fasciée, un oiseau insectivore qui se nourrit plutôt de chenilles processionnaires que de scolytes, Barbaro et al (2006) ont démontré que le succès de nidification était corrélé au niveau de population de la proie principale.

Plusieurs études montrent une relation positive et significative entre la densité de vieux peuplements (Virkkala et al., 1994) ou la surface terrière de chandelles (Bütler et al., 2004) et la densité en pics ou la probabilité

d'occurrence de certaines espèces (Fayt et al., 2005). Néanmoins, les pics étant territoriaux, l'augmentation potentielle des densités est plafonnée (Archaux, com. pers.).

En France, les principaux pics se nourrissant de scolytes sont le pic épeiche (le plus commun et ubiquiste), le pic mar, le pic épeichette et le pic noir. Or chaque espèce a des exigences d'essence et de stade de décomposition du bois pour nicher et se nourrir (par ex. des bois morts tendres pour le pic épeichette, du chêne pour le pic mar). Pour augmenter le nombre d'espèces de la guildes des pics insectivores régulateurs, ces éléments militent donc en faveur d'une diversité d'arbres supports. De plus, des espèces multi-habitats, qui nichent dans les supports feuillus et se nourrissent de proies sur résineux requièrent une complémentarité spatiale de ressources diversifiées.

D'autres facteurs sont évidemment opérants pour réguler les populations de pics. Nous pouvons évoquer la densité de proies, le dérangement auquel les grandes espèces sont sensibles, la compétition pour l'espace liée à la territorialité (la taille des territoires est assez élevée chez les Pics en particulier). Fayt et al. (2005) suggèrent que la fragmentation des habitats de pics conduit à des pullulations locales de scolytes plus fréquentes et plus intenses.

Beaucoup de résultats illustrent que la densité de pics dans les chablis est largement supérieure à celle rencontrée dans les forêts voisines, même non exploitées, en réponse numérique à l'accroissement de la densité de proies disponibles (Fayt et al., 2005). Mais cette phase est transitoire et ne dure qu'environ 2 ans après la perturbation avant un déclin rapide. L'analyse démographique du Pic tridactyle montre que la taille de ses populations est principalement limitée par la disponibilité en scolytes proies (Fayt et al., 2005).

### **2.2.2.3. Parasitoïdes**

Plusieurs études démontrent un effet faible voire non significatif du type de peuplement forestier sur l'abondance et la richesse spécifique des parasitoïdes, mais fort sur la composition des assemblages (Hilszczanski et al., 2005 ; Feicht, 2004, 2006). Certaines espèces d'Hyménoptères semblent associées aux coupes, d'autres aux vieux peuplements (Hilszczanski et al., 2005). Dans les pessières du parc national de Bavière, l'hypothèse d'un meilleur contrôle des populations de typographe par les parasitoïdes dans les forêts à dynamique naturelle que dans les parcelles gérées n'a pas été corroborée par les données de Feicht (2004, 2006), qui a observé de forts taux de parasitisme dans les zones exploitées où les chablis sont nettoyés. Toutefois, Wermelinger (2002) rappelle que les parasitoïdes émergent des bois morts 2 mois après les scolytes, et conseille de maintenir les bois morts récents sur pied quelques mois supplémentaires pour permettre l'émergence de ces auxiliaires. Dans les pessières, une mauvaise gestion des bois scolytés, comme la coupe d'arbres rouges en été, risque de détruire les antagonistes des scolytes alors que les scolytes ont déjà essaimé.

Stephen et al. (1997) ont mesuré expérimentalement que la longévité et la fécondité des parasitoïdes de scolytes pouvaient être améliorées en associant d'autres ressources trophiques forestières aux populations d'hôtes (nectar floral, pollen, miellat des pucerons de résineux). La plupart des Hyménoptères parasitoïdes de scolytes sont en effet synovigéniques, i.e. les femelles émergent avec un petit nombre de gros ovocytes mais peuvent en produire d'autres si les ressources sont disponibles. Dans les pineraies du sud-est des USA, le faible taux de parasitisme de *Dendroctonus frontalis* (5-6% en moyenne) semble dû à la faible diversité florale des forêts intensivement gérées, qui fournissent une faible ressource complémentaire aux parasitoïdes (Stephen et al., 1997). Les résultats de Hougardy et Grégoire (2000) dans les pessières belges ne permettent d'extrapoler cette hypothèse à ce contexte. Malgré l'intensivité des pessières équiennes, il semble que les parasitoïdes trouvent suffisamment de ressources florales ou de miellat. Cet effet de complémentarité n'est donc pas tangible ici.

### **2.2.3. La diversité des communautés d'ennemis naturels est-elle reliée à la configuration du stock de bois mort ?**

Cette question reflète en fait deux sous-questions : (i) les assemblages d'ennemis naturels sont-ils plus diversifiés dans les zones de concentration de bois mort, (ii) la pression de prédation ou de parasitisme sur les populations de ravageurs est-elle associée à la diversité des ennemis naturels ? Cette seconde interrogation repose sur l'hypothèse suivante : une communauté d'ennemis naturels plus diversifiée a une meilleure capacité de réponse à l'accroissement des populations de différents xylophages. Faute de résultats publiés, elle demeure au stade de l'hypothèse de travail !

Le premier volet est quant à lui corroboré par quelques rares résultats scandinaves (Martikainen et al., 1999 ; Similä et al., 2002), qui attestent que le nombre d'espèces d'ennemis naturels est positivement corrélé au volume de bois mort.

### 3. Conclusion

**Globalement**, le rapport entre les coûts (source de ravageurs et de parasites) et les bénéfiques (source d'auxiliaires) de la rétention de bois mort vis-à-vis du risque phytosanitaire en forêt est loin d'être suffisamment étayé à l'heure actuelle. Des expérimentations complémentaires seraient ainsi nécessaires pour mieux comprendre le fonctionnement des réseaux prédateurs-proies dans le bois mort. Trop peu d'études abordent les effets relatifs de la densité de proies ou de la quantité de bois mort dans le contrôle de l'abondance des prédateurs invertébrés et vertébrés. Le rôle attribué aux prédateurs/parasitoïdes dans la régulation des populations d'insectes demeure controversé, même s'ils semblent avoir un impact significatif sur les densités de ravageurs dans certaines conditions.

**Globalement**, la gestion raisonnée du bois mort doit être réfléchi en fonction (i) de l'oligophagie de nombreux xylophages pionniers, (ii) de la différence entre feuillus et résineux, (iii) du lien étroit entre les espèces xylophages et le stade de décomposition du bois, (iv) du faible nombre d'insectes capables de lutter contre les mécanismes de défense ligneuse. En Europe, les grands dommages dus aux scolytes illustrent l'importance du triplet tempête-typographe-épicéa. D'autre part, les dégâts en pessière artificielle et hors station (en plaine) ou en sapinière de basse altitude, matérialisent la sanction écologique d'une erreur forestière !

**Globalement**, les risques phytosanitaires ne menacent pas la pertinence des pratiques actuelles de restauration écosystémique. Tout au plus peut-on suggérer en pessière d'établir des réserves intégrales dotées de zones tampons.

Cette synthèse fait la part belle aux ravageurs xylophages, mais a probablement trop négligé le rôle des xylophages comme vecteurs de parasites (nématode du pin transporté et inoculé par les longicornes *Monochamus* spp., pathogènes fongiques), pour dresser un tableau complet du lien entre bois mort et état sanitaire des forêts.

Le changement climatique va évidemment perturber l'échiquier, avec des effets favorables et défavorables sur les parasites, parmi lesquels l'accélération du cycle de développement, l'augmentation du nombre de générations, l'altération du cycle de reproduction, des désynchronisations, l'insuffisance des pluies estivales pour les pathogènes, la réduction de la mortalité hivernale, le déplacement d'aires de répartition...

La dynamique des populations du typographe sera probablement affectée (Jönsson et al., 2007), et le DSF a déjà observé des dommages dans les pessières naturelles du Jura après la canicule de 2003 (Nageleisen 2004).

Dans l'ouest de l'Amérique du Nord, l'extension des dégâts de *Dendroctonus ponderosae* semble liée au réchauffement climatique favorable au développement de l'insecte, mais aussi à l'accumulation des vieux bois suite au contrôle des incendies (Kurz et al., 2008).

Au-delà du changement du climat, le changement global a fait (*Anoplophora* sur érable déjà en France, *Heterobostrychus inaequalis*, scolytes américains sur Douglas ?) ou fera apparaître dans un avenir proche en France de nouvelles espèces de xylophages (*Agilus planipennis* sur frêne en Russie, *Platypus mutatus* sur peuplier en Italie...), dont les relations avec le bois mort et les vieux arbres seront à examiner.

## ***Bibliographie provisoire***

- Abgrall, J.F., 2001. La tornade de décembre 1999: risques phytosanitaires et stratégies de gestion. GIP Ecofor, Paris. 28 p.
- Amezaga, I., Rodriguez, M.A., 1998. Resource partitioning of four sympatric bark Beetles depending on swarming dates and tree species. *Forest Ecol. Manage.* 10, 127–135
- Annala, E. et Petäistö, R.-L. 1978. Insect attack of windthrown trees after the December 1975 storm in western Finland. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 94(2). 24 p.
- Aukema, B. and Raffa, K., 2004, Does aggregation benefit bark beetles by diluting predation? Links between a group-colonisation strategy and the absence of emergent multiple predator effects. *Ecological Entomology* 29, 129-138.
- Ayres, B.D., Ayres, M.P., Abrahamson, M.D., Teale, S.A., 2001. Resource partitioning and overlap in three sympatric species of *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Oecologia* 128, 443–453
- Barbaro L.; Couzi L.; Bretagnolle V., Nezan J., Vetillard F.- 2008 - Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodivers. Conserv.* 17, pp:1073–1087
- Behrendt, C.J., Blanchette R.A., Farrell R.L. – 1995 – Biological control of blue-stain fungi in wood. *Phytopathology* 85, pp: 92-97
- Bilanski, P -2006 - The range of crown damage caused by the pine shoot beetles *Tomicus* spp. (Col. scolytidae) in Scots pine stands situated in the neighborhood of stacked wood yards in southeastern Poland. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* 9 (4) pp: art 16
- Boone, C.K., Six, D.L., Zheng, Y., Raffa, K.F., 2008. Parasitoids and Dipteran Predators Exploit Volatiles from Microbial Symbionts to Locate Bark Beetles. *Environmental Entomology*, 37(1):150-161.
- Bouget, C. and Duelli, P., 2004, The effects of windthrow on forest insect communities : a literature review. *Biological Conservation* 118, 281-299.
- Bouget, C. and Noblecourt, T. 2005. Short-term development of ambrosia and bark beetle assemblages following a windstorm in French broadleaved temperate forests. *J. Appl. Entomol.* 129:300–310.
- Bouget, C.; Brin, A.; Moreau, P. Bois mort et biodiversité saproxylique à différentes échelles spatiales. *Rendez-Vous Techniques* 2009, 26-33
- Byers, J.A. 1993. Avoidance of competition by spruce bark beetles *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*. *Experientia*. Basel. 49 (3). 272-275.
- Cronin, J.T., Reeve, J., Wilkens, R. and Turchin, P., 2000, The pattern and range of movement of a checkered-beetle predator relative to its bark-beetle prey.. *Oikos* 90, 127-138.
- Dodds, K. J., Graber, C., and Stephen, F. M. 2001. Facultative and intraguild predation by larval Cerambycidae (Coleoptera) on bark beetle larvae (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 30:17–22
- Eriksson, M., Lilja, S., Roininen, H., 2006. Dead wood creation and restoration burning: implications for bark beetles and beetle induced tree deaths. *Forest Ecol. Manage.* 231, 205–213
- Eriksson, M., Pouttu, A. et Roininen, H. 2005. The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.). *Forest Ecology and Management* 216: 105–116
- Faccoli M (2002) Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. *J Pest Sci* 75:62-68
- Faccoli, M., Bernardinelli, I., 2011. Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern Alps. *Journal of Pest Science*, 84, 1: 15-23
- Fayt, P., Machmer, M. M. et Steeger, C. (2005). Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers - A literature review. *Forest Ecology and Management* 206, 1-14.
- Feicht, E. (2004). Parasitoids of *Ips typographus* (Col., Scolytidae), their frequency and composition in uncontrolled and controlled infested spruce forest in Bavaria. *J Pest Sci* (2004) 77: 165–172
- Feicht, E. 2006. Frequency, species composition and efficiency of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) parasitoids in infested spruce forests in the National Park "Bavarian Forest" over three consecutive years. *J. Pest Sci.* 79: 35Ð39
- Forster, B., 1993. Entwicklung der Borkenkäfersituation in den Schweizer Sturmschadengebieten. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 144, 767-776.
- Fossestøl, K.O. and Sverdrup-Thygeson, A. (2009) 'Saproxylic beetles in high stumps and residual downed wood on clear-cuts and in forest edges', *Scandinavian Journal of Forest*, Volume 24, Issue 5 October 2009 , pages 403 - 416
- Gibb, H., R. B. Pettersson, et al. (2006). "Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates." *Biological Conservation* 129(4): 437-450.
- Göthlin, E., Schroeder, L.F. and Lindelöw, A., 2000. Attacks by *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* on windthrown spruces (*Picea abies*) during the two years following a storm felling. *Scand. J. For. Res.* 15, 542-549.
- Gradinger C.; Boisselet T.; Stratev D., Ters T., Messner K., Fackler K.- 2009 - Biological control of sapstain fungi: From laboratory experiments to field trials. *Holzforschung* 63 pp: 751-759
- Grünwald, M., 1986. Ecological segregation of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) of spruce. *Journal of Applied Entomology* 101, pp. 176–187
- Hatsch, E., Dupouey, J.L., Dubreuil, B., Guillaud, J. 1999. Impact du champignon parasite *Phellinus robustus* et des cavités nidifiables sur la croissance des chênes sessile et pédonculé. *Revue forestière française*, 51(4) : 511-521

- Hedgren, P., Weslien, J. et Schroeder, L.M. 2003b. Risk of attack by the bark beetle *Pityogenes chalcographus* (L.) on living trees close to colonised felled spruce trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18: 39–44.
- Hedgren, P. et Schroeder, L.M. 2004. Reproductive success of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparison between standing beetle-killed trees and cut trees. *Forest Ecology and Management* 203: 241–250.
- Hedin, J., Isacson, G., Jonsell, M., Komonen, A., 2008. Forest fuel piles as ecological traps for saproxylic beetles in oak. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23, 348-357
- Hilszczański J., Gibb H., Bystrowski C.: Insect natural enemies of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytinae) in managed and unmanaged stands of mixed lowland forest in Poland. *J. Pest Sci.*, 2007, 80: 99-107.
- Hilszczanski, J., H. Gibb, et al. (2005). "Parasitoids (Hymenoptera, Ichneumonoidea) of Saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest." *Biological Conservation* 126(4): 456-464.
- Hindmarch, T.D. and Reid, M.L., 2001, Thinning of mature lodgepole pine stands increases scolytid bark beetle abundance and diversity. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere* 31, 1502-1512
- Hougaard, E.; Grégoire, J. Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. *Entomol. Exp. Appl.* 2000, 96, 253-263
- Hougaard, E.; Grégoire, J.-C. Bark-beetle parasitoids population surveys following storm damage in spruce stands in the Vosges region (France). *Integrated Pest Management Reviews* 2001, 6, 163-168
- Jactel, H., Brockerhoff, E. et Piou, D., 2008. Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Revue Forestière Française* 60(2), pp:168-180
- Joensuu, J., Heliövaara, K. and Savolainen, E., 2008, Risk of bark beetle (Coleoptera, Scolytidae) damage in a spruce forest restoration area in central Finland. *Silva Fennica* 42, 233-245.
- Johansson T., Gibb H., Hjältén J., Pettersson R., Hilszczański J., Alinvi O., Ball J. P., Danell K.: The effect of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *For. Ecol. Manager*, 2007, 242: 518-529.
- Jönsson AM, Harding S, Barring L, Ravn HP (2007) Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agr Forest Meteorol* 146:70–81
- Juzwik, J.; Harrington, T.C.; MacDonald, W.L. ; Appel, D.N. - 2008 - The origin of *Ceratocystis fagacearum*, the oak wilt fungus, *Annual Review of Phytopathology* 46, pp. 13–26
- Kenis, M., Hilszczański, J. (2004). Natural enemies of cerambycidae and buprestidae infesting living trees. — In: Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.-C. et Evans, H. (2004). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. Springer-Verlag.
- Kenis, M., Wegensteiner, R., Griffin, C.T. (2004) Parasitoids, predators, nematodes and pathogens associated with bark weevil pests. — In: Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.-C. et Evans, H. (2004). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. Springer-Verlag.
- Kenis, M., Wermelinger, B. and Grégoire, J. C. (2004) Research on parasitoids and predators of Scolytidae—A review.— In: Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.-C. et Evans, H. (2004). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. Springer-Verlag.
- Klimetzek, D. (1984): Grundlagen einer Überwachung und Bekämpfung der Nutzholzborkenkäfer (*Trypodendron spec.*) mit Lock- und Ablenkstoffen. *Freiburger Waldschutz-Abhandlungen Band 5; Forstzoologisches Institut der Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i.Br.:* 227 pp (in German)
- Koch, K. A., Quiram, G. L., Venette, R. C. – 2010 - A review of oak wilt management: a summary of treatment options and their efficacy. *Urban Forestry et Urban Greening* 9 (1) pp. 1-8.
- Komonen A., L. M. Schroeder et J. Weslien (2010) *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden *Journal of Applied Entomology* Volume 135, Issue 1-2, pages 132–141,
- Kopf, A., 2000. Untersuchungen zur Sukzession von Arthropodengesellschaften (insb. Coleoptera) auf Fichten - Sturmwurfflächen in Baden-Württemberg [Research about succession in arthropod communities (namely Coleoptera) on spruce windthrow areas in Baden-Württemberg]. PhD Thesis. Univ. Ulm, Abteilung Ökologie und Morphologie der Tiere, Ulm-Söflingen. 159 p.
- Kroll, J.C. and R.R. Fleet. 1979. The impact of woodpecker predation on over-wintering within-tree populations of the southern pine beetle (*Dendroctonus frontalis*). In *The role of insectivorous birds in forest ecosystems*. J.G. Dickson, R.N. Conner, R.R. Fleet, J.A. Jackson, and J.C. Kroll (editors). Academic Press, New York, N.Y. pp. 269–281.
- Kurz, W. A. Dymond, C. C. Stinson, G. Rampley, G. J. Neilson, E. T. Carroll, A. L. Ebata T. et Safranyik, L., 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change, *Nature*, 452, 987-990
- Lindelöw, Å. and Schroeder, L.M., 1998. Spruce bark beetle (*Ips typographus*) attack within and outside protected areas after stormfelling in November 1995. *Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe*, Proc. from IUFRO WP 7.03.10, Workshop, Poland. pp. 177-80.
- Luitjes, J., 1976. Die Entwicklung von Insekten in Sturmholz von 1972-73 in den Niederlanden. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 83, 87-95.
- Mäntylä, E., Klemola, T., Laaksonen, T., 2011, Birds help plants: A meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators, *Oecologia*, 165, 143-151.
- Markovic C, Stojanovic A (2003) Significance of parasitoids in the reduction of oak bark beetle *Scolytus intricatus* Ratzeburg (Col., Scolytidae) in Serbia. *J Appl Entomol* 127:23–28

- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L. and Punttila, P., 1996, Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions : a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Journal of Applied Entomology* 120, 257-264.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P. and Rauh, J., 1999, Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 116, 233-245.
- Martin, K., A. Norris, and M. Drever. 2006. Effects of bark beetle outbreaks on avian biodiversity in the British Columbia interior: Implications for critical habitat management. *BC Journal of Ecosystems and Management* 7(3):10–24.
- Mendel, Z., Boneh, O., and Riov, J. 1992. Some foundations for the application of aggregation pheromone to control pine bark beetles in Israel. *J. Appl. Entomol.* 114: 217–227
- Nageleisen L.-M. (2004). Recrudescence des insectes sous-corticaux à la suite des extrêmes climatiques de 2003. La santé des forêts [France] en 2003, Min. Agri. Alim. Pêche et Aff. Rur.(DGFAR), Paris, France, 4p. <http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/>
- Nageleisen L.-M.(2002). Colonisation par les insectes des bois sinistrés lors des tempêtes de décembre 1999 : résultats du dispositif national de suivi. Les Cahiers du DSF, 1-2002, (La santé des forêts [France] en 2000 et 2001) Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (DERF), Paris, France, pp. 45-50.
- Nageleisen L.-M., Roussel T. (2004). Les dispositifs de suivi intensif des scolytes de l'épicéa mis en place dans le Nord-Est de la France suite aux tempêtes de 1999 : principaux résultats de l'étude DSF-Engref. Les Cahiers du DSF, 1-2003/2004, (La santé des forêts [France] en 2002) Min. Agri. Alim. Pêche et Aff. Rur.(DGFAR), Paris, France, pp. 69-72.
- Naumann, et Etienne, K. 1978. The influence of forest structure and the availability of trees equipped with traps on the flying behavior of some species of beetles in storm damaged conifer woods. *Z. Angew. Zool.* 65 (4). 397-414.
- Nicolai, V., 1996. Bark beetles and their natural enemies at lowland stands of beech forests and spruce forests. *Zoologische Beiträge* 37, 135-156.
- Nicolai, V., 1996. Bark beetles and their natural enemies at lowland stands of beech forests and spruce forests. *Zoologische Beiträge* 37, 135-156.
- Peltonen, M. and Heliövaara, K., 1999, Attack density and breeding success of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) at different distances from forest clearcut edge. *Agricultural and forest entomology* 1, 237-242.
- Peltonen, M., 1999. Windthrows and dead standing trees as bark beetle breeding material at forest clearcut edge. *Scandinavian Journal of Forest research* 14, 505-511.
- Peltonen, M., Heliövaara, K. and Vaisanen, R., 1997. Forest insects and environmental variation in stand edges. *Silva Fennica* 31, 129-141.
- Peltonen, M., Heliövaara, K., Vaisanen, R., and Keronen, J. 1998. Bark beetle diversity at different spatial scales. *Ecography*, 21: 510–517.
- Pratt JE, Gibbs JN, Webber JF (1999) Registration of *Phlebiopsis gigantea* as a forest biocontrol agent in the UK: recent experience. *Biocontrol Sci Tech* 9:113–118
- Prospero, S., Conedera, M., Heiniger, U., and Rigling, D. 2006. Saprophytic activity and sporulation of *Cryphonectria parasitica* on dead chestnut wood in forests with naturally established hypovirulence. *Phytopathology* 96, pp:1337-1344.
- Ryall, K.L. et Fahrig, L. (2005) Habitat loss decreases predator-prey ratios in a pine-bark beetle system. *Oikos*, 110, 265–270
- Safranyik, L., Shore, T.L., and Linton, D.A. 1999. Attack by bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) following spacing of mature lodgepole pine (Pinaceae) stands. *Can. Entomol.* 131: 671–685
- Schlyter, F. and Lundgren, U., 1993, Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves : no increase of hazard near reserves. *Scand. J. For. Res.* 246-256.
- Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *Am Nat* 155:141–153
- Schowalter, T., 1985. Adaptations of insects to disturbance. In: Pickett, S. and White, P. (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, pp. 235-252.
- Schroeder L.M. and Weslien, J. Reduced offspring production in bark beetle *Tomicus piniperda* in pine bolts baited with ethanol and alpha-pinene, which attract antagonistic insects, *J. Chem. Ecol.* 20 (1994), pp. 1429–1444
- Schroeder LM, 2007. Escape in space from enemies: a comparison between stands with and without enhanced densities of the spruce bark beetle. *Agr. Forest Entomol.* 9, 85–91
- Schroeder LM, 2010. Colonisation of storm gaps by the spruce bark beetle – influence of gap and landscape characteristics. *Agr. Forest Entomol.* 12, 29–39.
- Schroeder M., Lindelow A. (2002) Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (col. Scolytidae) following a storm felling: a comparaison between with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology* (2002) 4, 47-56.
- Schroeder, L. M. 1996. Interactions between the predators *Thanasimus formicarius* (Col., Cleridae) and *Rhizophagus depressus* (Col., Rhizophagidae), and the bark beetle *Tomicus piniperda* (Col., Scolytidae). *Entomophaga* 41:63–75
- Schroeder, L. M. and J. Weslien. Interactions between the phloem-feeding *Tomicus piniperda* (Col.: Scolytidae) and *Acanthocinus aedilis* (Col.: Cerambycidae), and the predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) with special reference to brood production. *Entomophaga* 149–157. 39.1994.

- Schroeder, L.M., Weslien, J., Lindelöw, Å. and Lindhe, A., 1999. Attacks by bark- and wood-boring Coleoptera on mechanically created high stumps of Norway spruce in the two years following cutting. *For. Ecol. Management* 123, 21-30.
- Schröter, H., Becker, T., Schelshorn, H., 1998b. The importance of treefall gaps as bark beetles sources for adjacent managed stands. In: Fischer, A. (Eds.), *The development of biotic communities after windthrow*. Ecomed, Landsberg, pp. 292-314.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P. and Uotila, A., 2002. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation* 106, 19-27.
- Steeger, C., M.M. Machmer, and B. Gowans. 1998. Impact of insectivorous birds on bark beetles: A literature review. Pandion Ecological Research Ltd., Ymir, B.C.
- Stephen, F. M., M. P. Lih et L. E. Brown, 1997. Augmentation of *Dendroctonus frontalis* parasitoid effectiveness by artificial diet. In: J.-C. Grégoire, A. M. Liebhold, F. M. Stephen, K. R. Day et S. M. Salom (eds), *Proceedings: Integrating Cultural Tactics into the Management of Bark Beetle and Reforestation pests*. USDA Forest Service General Technical Report NE-236, pp. 15–22.
- Sun H., Korhonen K., Hantula J., Kasanen R. – 2009 - Variation in properties of *Phlebiopsis gigantea* related to biocontrol against infection by *Heterobasidion* spp. in Norway spruce stumps. *For. Path.* 39, pp:133–144
- Takekawa, J. Y.; Garton, E. O.; Langelier, L. A. 1982. Biological control of forest insect outbreaks: the use of avian predators. *Transactions of North American Wildlife and Natural Resources Conference*, March 1982, Portland, OR. Washington, DC: Wildlife Management Institute: 47: 393–402
- Toivanen, T., Liikanen, V. et Kotiaho, J. (2009). Effects of forest restoration treatments on the abundance of bark beetles in Norway spruce forests of southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 257, 117-125
- Turchin, P.; Taylor, A.D.; Reeve, J.D., 1999. Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science* 285: 1068-1071
- Vallet (E.) . — Etude du dépérissement du Pin sylvestre en région Centre et des principaux ravageurs Scolytides associés = *Tomicus piniperda*, *Ips sexdentatus* et *Ips acuminatus* (Col . Scolytidae) . — Thèse Université d'Orléans, 1981, 143p.
- Vasaitis, R., Stenlid, J., Thomsen, I. M., Barklund, P. et Dahlberg, A. 2008. Stump removal to control root rot in forest stands. A literature study. *Silva Fennica* 42(3): 457–483.
- Villa-Castillo, J., and Wagner, M.R. 1996. Effect of overstory density of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae) performance in ponderosa pine slash. *J. Econ. Entomol.* 89: 1537–1545
- Virkkala, R., Rajasärkkä, A., Väisänen, R.A., Vickholm, M., Virolainen, E., 1994. Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland? *Ann. Zool. Fennici* 31, 173–186
- Wainhouse D. (2005). *Ecological Methods in Forest Pest Management*. Oxford Biology, Oxford University Press, 228 p.
- Walmsley, J. D., Godbold, D. L. – 2010 - Stump harvesting for bioenergy - a review of the environmental impacts. *Forestry* (Oxford) 83(1) pp.: 17-38
- Warzée, N. ; Gilbert, M. ; Grégoire, J.C., 2006. Predator/prey ratios: a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms *Ann. For. Sci.* 63 301- 308
- Wegensteiner, R. (2004) Pathogens in bark beetles. — In: Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.-C. et Evans, H. (2004). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. Springer-Verlag: 291-313
- Wermelinger, B. (2002). Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. *J. Appl. Ent.* 126, 521-527.
- Wermelinger, B., 2004, Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - A review of recent research, *Forest Ecology and Management*, 202, 67-82.
- Wermelinger, B., Duelli, P. and Obrist, M., 2002. Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. *Forest Snow and Landscape Research* 77, 133-148.
- Wermelinger, B., Obrist, M.K., Duelli, P. and Forster, B., 1999. Development of the bark beetle (Scolytidae) in windthrow areas in Switzerland. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 72, 209-220.
- Werner, R., Hastings, F. and Averill, R., 1983. Laboratory and field evaluation of insecticides against the spruce beetles (Coleoptera, Scolytidae) and parasites and predators in Alaska. *Journal of Economic Entomology* 76, 1144-1147.
- Weslien, J. and Schroeder, L.M., 1999, Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest ecology and management* 115, 267-275.
- Weslien, J. and Schröter, H., 1997. Spruce bark beetle damage within an unmanaged spruce forest during seven years following windfelling. *IBFRA Assn*, pp. 139-44.
- Wichmann, L. and Ravn, H.P., 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark analysed with GIS. *Forest ecology and management* 148, 31-39.
- Wigger, H. 1994. Response of adult feeding capacity of the bark beetle predator *Nemosoma elongatum* L. (Col., Coleoptera Ostomidae) to different prey quantities in artificial galleries. *Anzeiger. Fuer. Schaedlingskunde. Pflanzenschutz. Umweltschutz.* 67 (1). 8-13
- Winter, T., 1993, Dead Wood - is it a threat to commercial forestry?, in: *Dead wood matters*, Kirby and rake (eds.) ( English Nature,) pp. 74-80.