



HAL
open science

Histoire et conséquences d'une invasion d'insectes spécialistes des graines de cèdre de l'Atlas au mont Ventoux

Thomas Boivin, Alain Chalon, Violette Doublet, Marion Parizat

► **To cite this version:**

Thomas Boivin, Alain Chalon, Violette Doublet, Marion Parizat. Histoire et conséquences d'une invasion d'insectes spécialistes des graines de cèdre de l'Atlas au mont Ventoux. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2020, 63-64, pp.33-36. hal-03727831

HAL Id: hal-03727831

<https://hal.inrae.fr/hal-03727831>

Submitted on 31 Jan 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

6. HISTOIRE ET CONSÉQUENCES D'UNE INVASION D'INSECTES SPÉCIALISTES DES GRAINES DE CÈDRE DE L'ATLAS AU MONT VENTOUX

**Thomas Boivin, Alain Chalon,
Violette Doublet, Marion
Parizat**

INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts
Méditerranéennes (URFM)



© Patrick Delapierre, ONF

Cèdres au Mont Ventoux

L'intensification du commerce international, des échanges et du transport de matériaux forestiers soumet de plus en plus les arbres ornementaux, les plantations et les écosystèmes forestiers naturels au risque d'invasion d'organismes exotiques, en particulier les insectes. Les invasions d'insectes spécialistes des graines (insectes séminiphages) sont largement favorisées par la quasi-absence de régulation phytosanitaire du commerce des graines dans l'Union Européenne et par certaines des caractéristiques biologiques de ces insectes qui leur permettent de voyager et de survivre en dehors de leur aire d'origine. Le cas des invasions de séminiphages dans les forêts méditerranéennes et en particulier dans les cédraies du mont Ventoux en donne un très bon exemple. Les invasions de ce groupe d'insectes peuvent affecter directement les populations d'arbres par l'émergence de nouvelles interactions arbres-insectes liées à une consommation accrue des graines, qui ont des effets indirects complexes associés à la perte de graines disponibles pour les processus de régénération naturelle.

Au cours du XX^e siècle, le mont Ventoux a été le théâtre de deux vagues d'invasions impliquant deux espèces d'insectes séminiphages du genre *Megastigmus* (Hymenoptera : Torymidae) (Fig. 6.1). La première vague concerne *M. pinsapinis*, introduite probablement avant les années 50 (première identification française en 1952) et dont l'aire native

correspond à la distribution du cèdre de l'Atlas en Afrique du Nord. La seconde concerne *M. schimitscheki*, une espèce inféodée au cèdre du Liban et de Chypre dans son aire native du Moyen-Orient et introduite au début des années 90 dans le secteur du mont Ventoux (première détection en 1994 au Collet de Rolland). La pression parasitaire exercée par *M. pinsapinis* sur les cèdres du mont Ventoux avant les années 90 était plutôt modérée (5 à 20% des graines consommées). L'introduction et l'expansion démographique de *M. schimitscheki* a progressivement conduit à des pertes en graines cumulées pouvant atteindre 80 à 90 % (Fig. 6.2), ce qui suggère une intensification de l'impact de ces séminiphages dans les cédraies. En une quinzaine d'années, *M. schimitscheki* a colonisé la quasi-totalité des cédraies de la région PACA et colonise progressivement celles de l'Occitanie, où *M. pinsapinis* est déjà une espèce omniprésente.

Nous avons cherché à retracer les voies d'invasion de *M. schimitscheki* au mont Ventoux depuis le Moyen-Orient, à caractériser les facteurs biologiques et écologiques ayant favorisé le succès de cette invasion, à étudier les conséquences écologiques de l'invasion sur les populations de *M. pinsapinis* déjà présentes, et enfin nous cherchons actuellement à préciser le rôle que pourrait jouer cet accroissement des pertes de fécondité des cèdres sur leur dynamique de régénération naturelle.

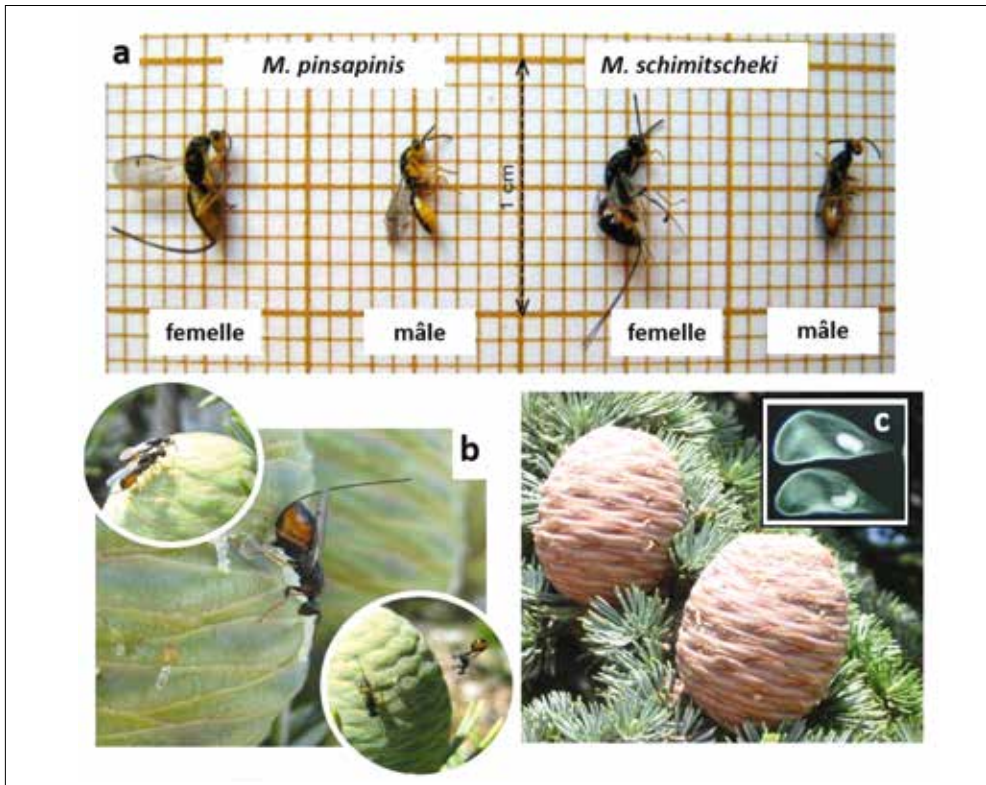


Figure 6.1. Les deux Hyménoptères (Torymidae) *Megastigmus pinsapinis* et *M. schimitscheki*, seuls insectes spécialistes des graines du cèdre de l'Atlas en France.

(a) Les femelles ont un long ovipositeur à l'extrémité de l'abdomen ; (b) cela leur permet de pondre directement dans les ovules de leur hôte à travers les écailles du jeune cône en développement au printemps. (c) Larves visibles par radiographie à rayons X à l'intérieur d'une graine attaquée : la larve qui éclot se nourrit exclusivement du contenu de la graine, qu'elle consomme dans sa totalité en ne laissant que son enveloppe.

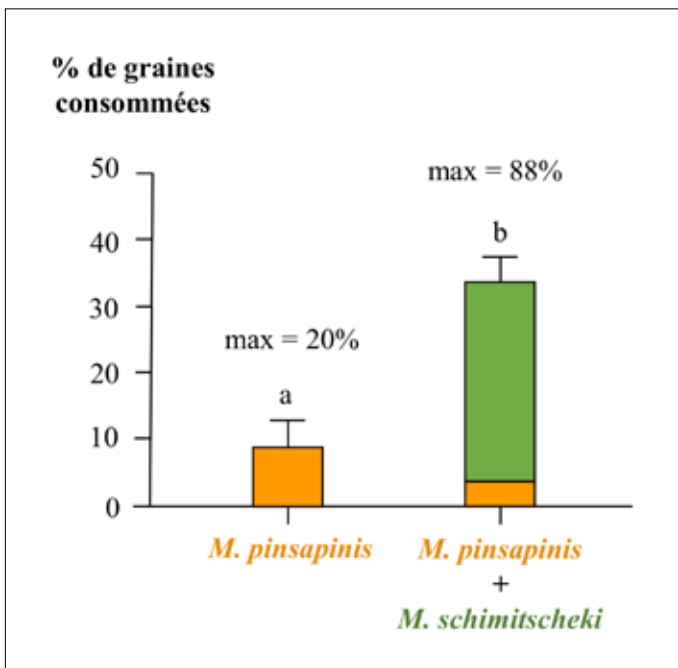


Figure 6.2. Impact quantitatif de la consommation des graines de cèdre de l'Atlas par les Hyménoptères exotiques séminiphages *Megastigmus pinsapinis* et *M. schimitscheki* en région PACA, estimé sur 27 peuplements dont le mont Ventoux.

Le cumul d'espèces consommatrices des graines se traduit par un accroissement conséquent du pourcentage de pertes de graines pour la régénération (graines consommées impropres à la germination), avec des valeurs très élevées localement (60-88%). Les conséquences de ces pertes sur la démographie et la génétique du cèdre restent encore à préciser, notamment par des modèles théoriques en cours de développement à l'INRA.

Les routes d'invasion de *Megastigmus schimitscheki*

En analysant statistiquement des données génétiques de populations de *M. schimitscheki* collectées dans son aire native et au mont Ventoux et sa périphérie, nous avons pu définir les différents liens génétiques entre les populations de l'aire d'origine de *M. schimitscheki* au Moyen-Orient, et identifier Chypre comme la source la plus probable de son introduction en France, alors que les données historiques désignaient préférentiellement la Turquie, seule origine de graines de *Cedrus libani* autorisée à l'époque. Cela suggère une introduction accidentelle via des transports de graines non référencés ou déclarés, et que les insectes issus de ces graines de cèdre de Chypre (*C. brevifolia*) ont pu exploiter le cèdre de l'Atlas en France. La population d'insectes introduite au mont Ventoux a subi un goulot d'étranglement génétique particulièrement sévère lié à l'introduction d'un faible nombre d'individus (moins de 100). La possibilité pour l'insecte d'exploiter des graines de *C. libani* et *C. brevifolia* dans son aire d'origine et de *C. atlantica* en France est certainement liée à la proximité phylogénétique de ces trois espèces d'arbres hôtes.

Les facteurs de succès d'invasion

Depuis son introduction à proximité du mont Ventoux, l'expansion secondaire de *M. schimitscheki* s'est déroulée majoritairement selon un axe Nord-Ouest – Sud-Est, marquant une rapide colonisation de la région Provence - Alpes - Côte d'Azur (PACA). La combinaison de modèles de dispersion de particules et d'analyses de données génétiques montre que des événements répétés de dispersion passive à longue distance depuis le mont Ventoux constituent le scénario le plus probable de colonisation de la quasi-totalité des cédraies fragmentées de la région PACA.

Le Mistral, vent régional dominant de Nord-Ouest, serait le vecteur de cette expansion. L'omniprésence de *M. pinsapinis* sur le mont Ventoux et le fait que les deux espèces partagent la même niche écologique aurait pu constituer un frein à l'établissement de *M. schimitscheki* par des mécanismes de compétition interspécifique pour la ressource graine. Or, c'est l'inverse qui se produit : l'établissement de *M. schimitscheki* au mont Ventoux conduit à la disparition progressive de *M. pinsapinis* dans les cédraies (Fig. 6.3). Ceci atteste le caractère limitant de la ressource en graines pour ces insectes et d'une compétition interspécifique en faveur de l'envahissante et au détriment de l'espèce la plus ancienne sur le site (et globalement en région PACA). Par des expérimentations *in natura* et des approches théoriques de modélisation, nous avons pu montrer que c'est une phénologie plus précoce de *M. schimitscheki* par rapport à *M. pinsapinis* qui lui permet d'accéder aux graines en premier et d'en déposséder sa concurrente jusqu'à conduire à un effondrement de ses populations par manque de ressources disponibles.

Enfin, un autre facteur susceptible d'expliquer le succès de l'établissement en France de *M. schimitscheki* est sa propension à la diapause prolongée, une forme de dormance larvaire pouvant durer 3 à 5 années consécutives. La diapause prolongée est un mécanisme d'émergence différée favorisant l'évitement de conditions défavorables imprévisibles d'une année sur l'autre, comme les fortes variations interannuelles de productions de graines chez le cèdre.

Nous avons étudié l'influence de cette stratégie sur la structure génétique d'une population de *M. schimitscheki* du mont Ventoux (Collet de Roland). La diapause prolongée d'une proportion non négligeable des individus (15 à 30%) peut effectivement constituer un refuge temporel démographique et génétique pour des cohortes soumises à des variations interannuelles extrêmes de disponibilité en ressources. Suite à une introduction, puis au cours d'un processus d'expansion, un tel refuge temporel peut favoriser la survie et l'établissement de nouvelles populations malgré des conditions environnementales locales fluctuantes et contraignantes au niveau des ressources disponibles annuellement.

Interaction entre insectes séminiphages et dynamique du cèdre

Dans une approche théorique d'interaction arbres-insectes basée sur des processus de dispersion d'insectes, nous avons pu montrer que les insectes se concentrent sur les arbres qui se situent au niveau du front d'expansion d'un peuplement et ils y altèrent la démographie de leurs hôtes par une consommation accrue des graines. Cela peut accroître la contribution des arbres situés à l'arrière de ce front au pool génétique global de la population.

Ce phénomène a pour conséquence de freiner l'érosion de la diversité génétique d'une population d'arbres au cours de son expansion spatiale. Cette approche a suggéré que les insectes séminiphages pourraient avoir un effet qui ne serait pas forcément négatif pour la démo-génétique de populations d'hôtes en expansion. Cela pourrait concerner le cèdre de l'Atlas, pour lequel nous avons constaté que les arbres en moindre densité (par exemple sur les fronts d'expansion) sont davantage attaqués par les insectes que ceux qui sont en forte densité (plutôt en cœur de peuplement).

Nous développons actuellement de nouvelles approches pour analyser l'évolution de la diversité génétique de populations d'arbres selon différents scénarios d'expansion et patrons spatiaux de la consommation des graines. Les insectes séminiphages restent en effet ignorés dans les modèles de dynamique forestière, alors qu'ils pourraient avoir des implications démographiques et/ou génétiques importantes dans la dynamique d'expansion des peuplements forestiers, en interférant directement avec la fécondité de leur hôte.

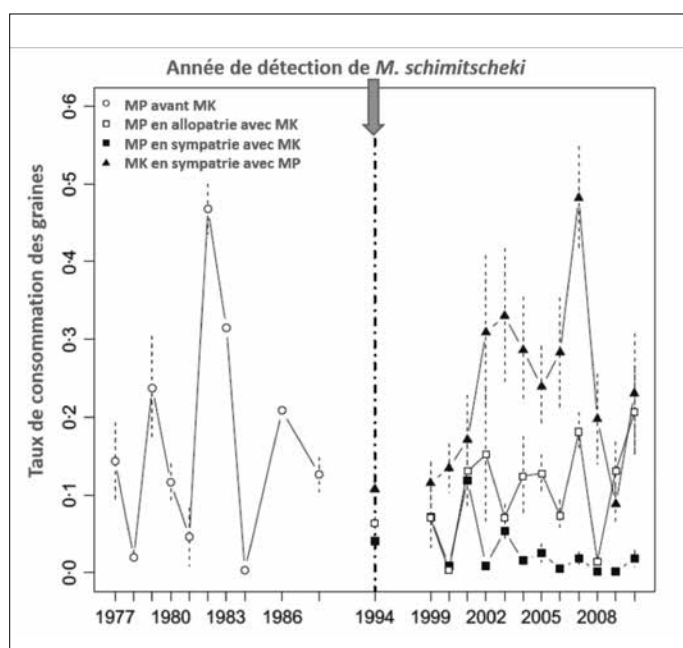


Figure 6.3. Dynamique temporelle des taux moyens d'attaque des graines de cèdre de l'Atlas par *Megastigmus pinsapinis* et *M. schimitscheki* en région PACA, dont le mont Ventoux (taux estimés sur 10 à 27 peuplements selon les années).

M. schimitscheki (MK) a été détectée pour la première fois en 1994 au mont Ventoux, et son expansion locale et régionale dans les zones déjà occupées par *M. pinsapinis* (MP en sympatrie) s'est traduite par une exclusion progressive de celle-ci, suggérant un avantage compétitif de MK dans les cédraies. Avant l'introduction de MK (avant les années 90) et dans les zones exemptes de MK (MP en allopatrie), les taux de MP montrent une dynamique fluctuante, en raison des variations de production de graines par le cèdre, mais globalement stable. Les taux présentés sont des moyennes de peuplements pour une année ; individuellement certains peuplements peuvent présenter presque 90% de taux d'attaque des graines.

Messages pour les gestionnaires

- Les peuplements français de cèdres classés pour la récolte de matériels forestiers de reproduction (MFR) sont tous attaqués par *Megastigmus*. S'il n'est pas encore prouvé que ces attaques représentent un danger pour la régénération des peuplements, la difficulté de détecter les insectes à l'intérieur des MFR collectés augmente très fortement le risque de dissémination de *Megastigmus* en France (dans le Sud-Ouest par exemple) et à l'étranger (en Afrique du Nord) via les échanges de graines non contrôlées. Près de 20% des graines de lots commercialisés contiennent des insectes en grande partie vivants.
- Cela pose la question de savoir comment agir auprès des instances concernées pour faire évoluer la législation en matière de contrôle du commerce des graines, à l'échelle nationale et internationale. Cela pose aussi la question des méthodes qui pourraient être mises en œuvre dans le contexte de la gestion des graines pour détecter les lots attaqués par les insectes.
- Cette problématique implique également directement les pépiniéristes, qui peuvent par méconnaissance contribuer à la dissémination et l'implantation de nouvelles populations d'insectes à l'échelle nationale.
- Comment prévenir de futures invasions d'insectes séminiphages : un pôle d'épidémio-surveillance multi partenaires ?



© Nathalie Petrel, ONF

Pour en savoir plus...

Auger-Rozenberg M.-A., Boivin T., 2016. Invasive fruit, cone and seed insects in the Mediterranean Basin. In: T.D. Paine, & F. Lieutier (Eds.), *Insects and diseases in Mediterranean Forest Systems* (pp. 239-259), Springer, The Netherlands

Auger-Rozenberg M. A., Boivin T., Magnoux E., Courtin C., Roques A., Kerdelhué C., 2012. Inferences on population history of a seed chalcid wasp: invasion success despite a severe founder effect from an unexpected source population. *Molecular Ecology*, 21 (24), 6086-6103

Boivin T., Rouault G., Chalon A., Candau J. N., 2008. Differences in life history strategies between an invasive and a competing resident seed predator. *Biological Invasions*, 10(7), 1013-1025

Candau J.-N., Boivin T., Chalon A., 2009. L'impact des insectes parasites des graines sur les capacités de régénération naturelle des peuplements de cèdre de l'Atlas et de sapin pectiné en Languedoc-Roussillon. *Forêt Méditerranéenne XXX-3*, 239-244

Gidoïn C., Roques L., Boivin T., 2015. Linking niche theory to ecological impacts of successful invaders: insights from resource fluctuation-specialist herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 396-406

Kenis M., Auger-Rozenberg M. A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M. J., Lopez-Vaamonde C., 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21-45

Lander T. A., Klein E. K., Oddou-Muratorio S., Candau J. N., Gidoïn C., Chalon A., Boivin T., 2014. Reconstruction of a windborne insect invasion using a particle dispersal model, historical wind data, and Bayesian analysis of genetic data. *Ecology and evolution*, 4(24), 4609-4625

Parizat M., Chalon A., 2017. Utilisation de la radiographie à rayons X numérique pour la caractérisation des dégâts des insectes sur les graines de conifères. *Cahiers des Techniques de l'INRA, Innovations entomologiques : du laboratoire au champ !*, 196-204

Suez M., Gidoïn C., Lefèvre F., Candau J. N., Chalon A., Boivin T., 2013. Temporal population genetics of time travelling insects: a long term study in a seed-specialized wasp. *PLoS one*, 8(8), e70818