

UNE VIE DE TYPOGRAPHE : POINT DES CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE D'*IPS TYPOGRAPHUS* (LINNAEUS 1758)

LOUIS-MICHEL NAGELEISEN – JEAN-CLAUDE GRÉGOIRE

Le typographe (*Ips typographus* (Linnaeus 1758)) est un coléoptère appartenant à la famille des Curculionidae et à la sous-famille des Scolytinae (photo 1, ci-dessous). Malgré sa petite taille (4,5 à 6 mm au stade adulte), il s'agit du principal « tueur » d'arbres dans les forêts d'Europe et, depuis plusieurs siècles, son impact économique dans les forêts de production est considérable. Depuis le début du XX^e siècle, plusieurs phases épidémiques se sont développées, en particulier dans les années qui suivent des épisodes de grandes tempêtes comme par exemple celles de 1902 dans l'Est de la France, de 1982 dans le Massif central, de 1990 (ouragans Vivian et Wiebcke) en Europe centrale, ou de 1999 (ouragans Lothar et Martin) en Europe de l'Ouest... (Lieutier *et al.*, 2004 ; Marini *et al.*, 2017). Plus récemment, depuis 2018, à la suite d'une succession de sécheresses et canicules d'une intensité jamais enregistrée jusqu'alors, des centaines de millions de mètres cubes d'épicéas sont tués par cet insecte dans toute l'Europe (Saintonge *et al.*, 2022) (photo 2, p. 480). La compréhension de cette situation passe par la connaissance de la biologie de cette espèce, de sa stratégie de colonisation de ses hôtes, du contexte sylvicole qui va moduler son impact sur les peuplements...



Photo 1 Adulte de typographe. Vues de dessus et de côté. Les dents de la bordure de déclivité élytrale sont caractéristiques de l'espèce

Photo © Louis-Michel Nageleisen



Photo 2 Pessière détruite par les attaques de typographe dans le Massif des Vosges en été 2020

Photo © Louis-Michel Nageleisen

Nous évoquerons enfin s'il est possible et utile d'intervenir efficacement pour limiter les dommages futurs aux peuplements forestiers.

Le typographe fait l'objet d'études scientifiques depuis plus de deux siècles et le nombre de publications à son sujet est imposant (plus de 13 000 références d'articles issus d'une recherche sur les mots clés « *Ips typographus* » avec le site de recherche bibliographique Google Scholar, dont plus de 750 rien qu'en 2020). Plusieurs synthèses ont été réalisées (Escherisch, 1923 ; Schwenke, 1974 ; Chararas, 1962 ; Wermelinger, 2004). Aussi, il ne serait pas raisonnable dans le cadre de cet article de citer toutes les références concernant les différents points abordés. Seront retenues juste quelques références clés afin de guider le lecteur dans ses éventuelles recherches bibliographiques pour approfondir le sujet.

UN CYCLE DE VIE RAPIDE

Le cycle de vie du typographe (développement de l'œuf à l'adulte capable de se reproduire) est parfaitement connu et décrit dans le détail depuis plusieurs siècles. Nous ne ferons que le résumer ici.

À la sortie de l'hiver, à la faveur des premières journées ensoleillées, les adultes, qui ont hiverné dans la litière ou sous l'écorce d'un tronc colonisé l'année précédente, s'envolent à la recherche d'un hôte pour s'y reproduire (voir plus loin pour les modalités de choix de cet hôte). Cet hôte trouvé, en général un épicéa commun ou de Sitka dans nos contrées, les typographes se posent et commencent le forage d'une galerie qui s'enfonce sous l'écorce. C'est un mâle qui entame le dispositif de galerie en creusant une « chambre » élargie où deux à trois femelles le rejoignent. Après accouplement, chaque femelle creuse alors une galerie dans le sens des fibres du bois (verticalement si l'arbre est encore debout), ce qui donne au dispositif de ponte sa forme générale caractéristique de l'espèce sur épicéa : longitudinal double (système à deux femelles) ou en forme

de diapason (système à trois femelles). Au cours de cette phase de creusement de la galerie maternelle, la femelle dépose ses œufs latéralement de part et d'autre de la galerie, un par un, dans une encoche, en les protégeant du côté galerie par un « bouchon » de fins copeaux de bois (photo 3, p. 483). La vitesse de creusement dépend largement de la température sous écorce qui peut varier énormément selon la température ambiante, l'exposition de l'arbre au soleil, la face du tronc où se situe la galerie... (voir plus loin pour le rôle de la température dans le développement du typographe). Dans de bonnes conditions (température ambiante journalière dépassant les 20 °C), elle atteint 5 à 10 mm par jour. Une galerie maternelle fait une longueur de 8 à 15 cm et comprend 20 à 80 œufs, déposés en une vingtaine de jours. Ce travail de creusement est effectué par la femelle à l'aide de ses mandibules, dans l'épaisseur de l'écorce (liber) sans atteindre le bois sous-jacent (aubier), sauf exception d'une écorce trop fine pour la taille de l'espèce. La vermoulure engendrée par ce travail de forage est évacuée à l'extérieur au niveau des orifices initiaux de pénétration dans l'arbre (en partie par le mâle resté présent dans la galerie) et trahit la présence discrète de l'insecte sous écorce d'un arbre qui ne manifeste à ce stade aucun symptôme extérieur d'attaque d'un parasite⁽¹⁾.

Après quelques jours, les œufs éclosent pour donner naissance à une larve apode, blanche (photo 4, p. 483) qui, pour se nourrir, va creuser une fine galerie sinueuse, perpendiculairement à la galerie maternelle (photo 5, p. 483). Comme classiquement chez les insectes, au cours de sa croissance en longueur et en épaisseur, la larve passe par plusieurs stades (cinq chez le typographe). La galerie s'élargit donc progressivement pour se terminer par un élargissement dans lequel la larve au dernier stade s'immobilise pour se transformer en nymphe (nue, sans enveloppe nymphale) (photo 6, p. 484). Après quelques jours, la nymphe se transforme en jeune adulte dont la couleur blanche à la sortie de la cuticule nymphale (photo 7, p. 484) devient rapidement jaune paille (photo 8, p. 484). La cuticule de l'adulte prendra une couleur noir brillant (photo 9, p. 484) après une phase de maturation, réalisée en s'alimentant sous l'écorce directement à proximité de l'emplacement du développement larvaire ou à un autre emplacement sur le même arbre ou, après un déplacement par vol, sur un autre arbre. Ce n'est qu'à l'issue de cette phase de maturation, de plusieurs jours, que le jeune adulte sera en mesure de se reproduire avec un congénère de l'autre sexe.

Le typographe est une espèce plurivoltine qui peut avoir plusieurs générations dans l'année tant que les conditions climatiques sont favorables, en particulier pour se déplacer. Sous nos latitudes en plaine et moyenne montagne, une première génération est observée au printemps (entre avril et début juillet) suivie d'une deuxième génération estivale (juillet-août) (figure 1, p. 482). À la fin de l'été, le typographe devient sensible au rythme circadien (photopériode) qui annonce les froids hivernaux et, malgré des conditions favorables, les adultes qui ont fini leur développement recherchent des lieux d'hibernation (en général la litière, emplacement qui leur assure une protection optimale contre les grands froids hivernaux, surtout lorsqu'une couverture neigeuse est présente). En plaine, sous nos latitudes, une partie de la population arrivée au stade adulte en début d'automne peut cependant hiverner sur place sous l'écorce de l'arbre support du développement de l'insecte. Une autre partie peut rejoindre la litière au niveau du collet de l'arbre colonisé avec la chute de lambeaux d'écorce déhiscente. De ce fait, il y a peu de colonisation de nouveaux hôtes en automne.

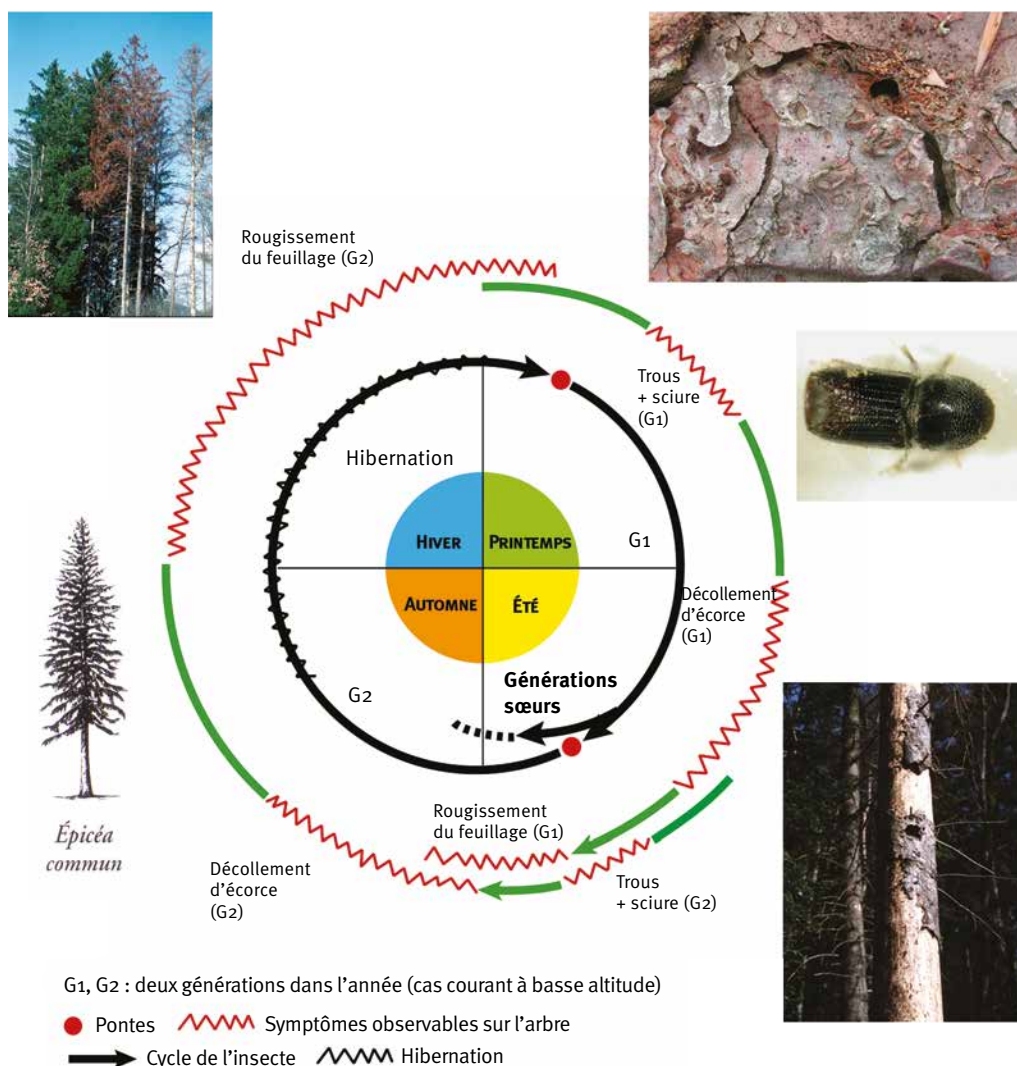
Le suivi du nombre de générations du typographe dans le milieu naturel est très complexe du fait :
— de l'existence de générations sœurs liées à la faculté des adultes, qui ont effectué une première phase de ponte sur un arbre hôte, de réessaimer pour entamer une deuxième phase de ponte sur un autre arbre ;

(1) Le terme « parasite » est utilisé ici dans le sens retenu par Nageleisen *et al.* (2010). Il correspond à un organisme fixé (ici le typographe) qui se développe aux dépens d'une autre espèce (ici l'hôte du typographe qu'est l'épicéa).

— de l'étalement des envols printaniers des hivernants du fait de la multiplicité des conditions microclimatiques à l'échelle de l'arbre selon les peuplements forestiers, la topographie... Cet étalement décale donc d'autant les émergences des générations suivantes. Un suivi des générations par simple suivi des vols dans l'écosystème (à l'aide de pièges phéromonaux par exemple) est alors impossible.

FIGURE 1 CYCLE BIOLOGIQUE DU TYPOGRAPHE À DEUX GÉNÉRATIONS COMPLÈTES DANS L'ANNÉE (CAS LE PLUS FRÉQUEMMENT RENCONTRÉ EN PLAINE ET MOYENNE MONTAGNE JUSQU'À PRÉSENT)

(figure tirée de Nageleisen *et al.*, *La santé des forêts*, 2010, CNPF-IDF)





◀ Photo 3 Œuf

Photo © Louis-Michel Nageleisen

▼ Photo 4 Larve

Photo © Louis-Michel Nageleisen



◀ Photo 5 Système de galeries de typographe en fin de développement ; les galeries de ponte maternelles sont verticales, les galeries larvaires sont horizontales et sinueuses

Photo © Louis-Michel Nageleisen



Photo 6 Nymphe nue dans sa logette
Photo © Louis-Michel Nageleisen



Photo 7 Adulte encore blanc juste après la sortie
de nymphose

Photo © Louis-Michel Nageleisen



Photo 8 Adulte jaune paille encore immature
Photo © Louis-Michel Nageleisen



Photo 9 Adulte noir mature

Photo © Louis-Michel Nageleisen

LA TEMPÉRATURE, FACTEUR CLÉ DU DÉVELOPPEMENT DU TYPOGRAPHE

Comme évoqué précédemment, la température du lieu de vie du typographe est un élément fondamental dans ses diverses phases de développement.

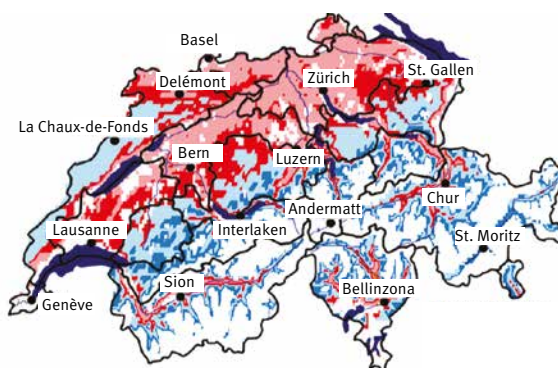
Comme pour tout être vivant, le typographe connaît des seuils et des plafonds de température létaux. Les adultes sont cependant très résistants au froid (température létale $< -20^{\circ}\text{C}$). Les larves et nymphes sont plus sensibles aux températures basses et la mortalité est importante à partir de -10°C . De plus, espèce paléarctique parfaitement adaptée à son environnement jusqu'au cercle polaire et à l'étage alpin en montagne, le typographe a développé, au cours de l'évolution, des stratégies pour passer les plus grands froids hivernaux, notamment en hivernant dans la litière sous une couverture de neige isolante. Il est donc erroné de dire pour cette espèce comme on l'entend souvent qu'un hiver rigoureux aura raison des parasites des arbres.

À l'opposé, les températures hautes sont rapidement mortelles. À partir de 40°C , on constate une torpeur par la chaleur (immobilisation, absence d'activité donc de dispersion). À partir de 50°C , la mort intervient rapidement. Ces températures sont observées en particulier dans les zones bien exposées (lisières, versant exposé au sud, coupe rase...) en milieu de journée au cours de l'été, notamment depuis quelques années où des jours de canicules sont plus fréquents. Des mortalités sont alors observées sur des troncs colonisés au printemps (chablis, grumes), exposés au cours de l'été au soleil.

FIGURE 2

SIMULATION DE LA PHÉNOLOGIE DU TYPOGRAPHE POUR LA SUISSE, SITUATION AU 15 JUILLET 2020

(Institut fédéral de recherche WSL, <http://www.bostryche.ch/>)



- Envol après hibernation
- 2^e envol après hibernation
- Envol de la 1^{re} génération
- 2^e envol de la 1^{re} génération
- Envol de la 2^e génération
- 2^e envol de la 2^e génération

Entre ces extrêmes, se situe la zone de viabilité thermique. Les travaux en laboratoire (Annala, 1969 ; Wermelinger & Seifert, 1998) ont permis de préciser certains traits de vie du typographe. L'activité physiologique (larves, adultes) commence à partir de 6 à 8 °C. L'optimum de développement se situe entre 25 et 30 °C. Le seuil minimal de température permettant le vol est de 16,5 °C mais l'optimum pour l'essaimage se situe entre 22° et 26 °C.

En laboratoire (à température constante), le développement complet, de l'œuf à l'adulte capable de se reproduire c'est-à-dire en incluant la période de maturation, est obtenu en cumulant 600 degrés-jours au-dessus de la température seuil d'activité de 7 °C (Wermelinger & Seifert, 1998). Ces informations permettent de modéliser la phénologie du typographe spatiotemporellement et d'évaluer le nombre de générations potentielles chaque année (figure 2, p. 485) (Baier *et al.*, 2007 ; Netherer & Pennerstorfer, 2001).

Ainsi, en 2003 et 2019, trois générations ont pu se développer complètement dans la plupart des zones de plaines et de moyennes montagnes d'Europe alors qu'en année normale ce sont seulement deux générations qui arrivent à terme. En altitude ou dans les zones septentrionales, on passe d'une à deux générations au cours de ces années exceptionnellement chaudes (qui vont peut-être devenir la norme dans les prochaines décennies ?).

UNE STRATÉGIE DE COLONISATION DE SON HÔTE TRÈS ÉLABORÉE

Résultantes d'une lente coévolution au cours des millénaires, les relations entre l'insecte et son arbre-hôte sont complexes (figure 3, p. 487). Elles font intervenir de multiples processus parmi lesquels les messages chimiques (olfactifs) sont primordiaux.

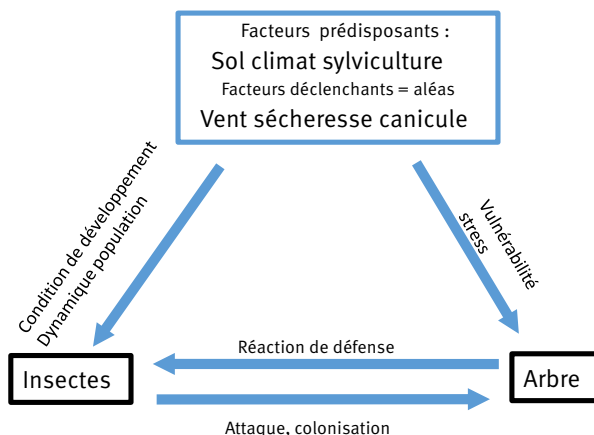
En premier lieu, s'il est vraisemblable que des émanations terpéniques des résineux peuvent orienter globalement un essaim de typographe vers des bouquets résineux sur des distances de quelques centaines de mètres, l'atterrissage des scolytes essaimage se fait essentiellement au hasard, ce qui peut conduire dans un peuplement mélangé à des arrivées de typographes sur des essences très diverses comme des feuillus [Moeck *et al.* (1981) ont étudié ce phénomène sur *Dendroctonus brevicornis*]. Ce n'est alors qu'au contact de l'écorce d'un hôte potentiel que la composition chimique des composés volatils émis par l'écorce va indiquer à l'insecte la possibilité d'installation. En effet, chaque essence forestière a son propre bouquet d'odeur lié à des composés chimiques très volatils excrétés par l'arbre, ce qui permet au typographe de reconnaître un hôte potentiel. Des essais de forage complètent le choix de l'hôte par des tests « gustatifs ». Les résineux du genre *Picea* sont les hôtes préférentiels du typographe et il est remarquable de constater que, dans un peuplement de résineux mélangés, un typographe préférera un épicéa non autochtone (par exemple un épicéa de Sitka nord-américain) à un sapin pectiné autochtone. Les composés chimiques d'autres espèces sont même parfois répulsifs comme cela a pu être démontré pour les composés volatils issus de l'écorce de bouleau.

Le typographe n'est pas un insecte saproxylophage qui se nourrit d'arbres morts. C'est un vrai tueur d'arbre. Il se développe au détriment d'arbres vivants ou fraîchement abattus, du moment qu'ils conservent des tissus vivants comme avec les grumes fraîchement coupées ou les chablis récents. Par ailleurs, en tout cas lorsqu'il est sur pied, l'arbre attaqué n'est pas inerte face à une tentative de colonisation. Il va déployer une batterie de processus physiologiques (émission de résine primaire ou secondaire, synthèse de composés phénoliques...) pour repousser l'attaque. Sauf en cas de populations très élevées, un arbre sain n'est en général pas colonisé. Son état physiologique, sa vigueur... vont être prépondérants dans l'efficacité de cette réponse de défense, conditionnée par un ensemble de facteurs environnementaux qui déterminent sur le long terme la vulnérabilité de l'arbre à un aléa (= facteur prédisposant de type stationnel : qualité du sol et de l'enracinement, ressources hydriques..., ou sylvicole : concurrence de voisins, accès à la lumière,...)

ou qui, sur une courte période, peuvent altérer directement la vigueur (= aléa ou facteur déclenchant : déracinement par le vent, sécheresse ou canicule intense, ...).

FIGURE 3

RELATIONS ENTRE L'ARBRE HÔTE, L'INSECTE ET L'ENVIRONNEMENT



Les scolytes sont pour la plupart des espèces « parasites de faiblesse », c'est-à-dire que la colonisation d'une tige ne réussit que lorsque les défenses de cette tige sont amoindries et ne sont pas suffisamment efficaces pour repousser l'attaque.

Mais un autre élément rentre alors en jeu dans le processus de colonisation pour contourner les réactions de l'hôte. Les scolytes transportent sur leur cuticule ou dans des réceptacles spécialisés (mycétanges) des spores de champignons héritées de leur début de vie sous l'écorce d'un autre arbre. Au cours du début du travail de forage, ces spores germent rapidement et se propagent au niveau des tissus de l'arbre. Des réactions physiologiques de défense sont observées sur le front de progression du champignon. Ces réactions épuisent localement les réactions de l'hôte et l'insecte peut progresser alors dans un milieu peu réactif (Lieutier *et al.*, 2004). Ces champignons sont essentiellement des Ophiostomatoïdes (Ceratocystis, Graphium, Ophiostoma...) (Lieutier *et al.*, 2009 ; Kirisits, 2004 ; Sallé *et al.*, 2005) bien connus des forestiers et des exploitants par le « bleuissement » de l'aubier qu'ils provoquent en progressant dans le système vasculaire. À noter qu'il s'agit d'une coloration physique liée au mycelium qui se déploie entre les cellules du bois. Il n'y a pas de dégradation du bois à ce stade du fait de l'absence du cortège enzymatique approprié chez ces espèces. Cette symbiose entre l'insecte et le champignon permet quand elle existe (elle n'est pas obligatoire : très fréquente chez les *Ips* comme le typographe, elle peut être absente chez d'autres espèces) de coloniser des tiges encore peu affaiblies et augmente le caractère agressif de l'espèce de scolytes (cas du typographe) alors que pour d'autres espèces un stress très intense de l'hôte est obligatoire (cas du curvidenté sur sapin) (Nageleisen, 2009).

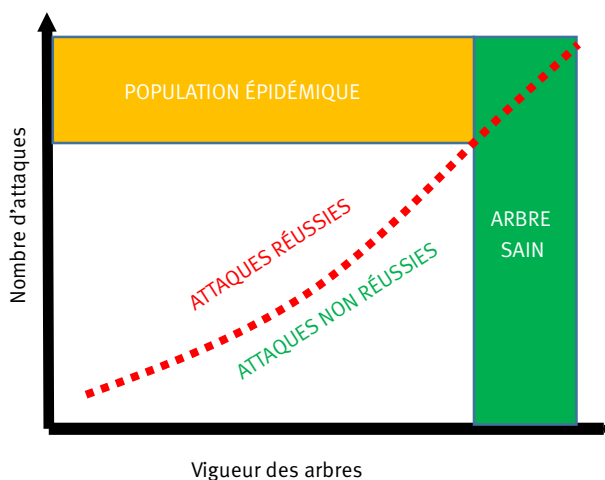
Une fois les premières barrières de défense passées, le scolyte ingère des tissus libériens riches en nutriments. Des réactions chimiques au cours du transit intestinal transforment alors certains

composés volatils comme l'alpha-pinène (un terpène qui rentre dans la composition naturelle de la résine) en phéromone d'agrégation qui s'échappent de la vermoulure rejetée par l'insecte et qui attirent d'autres individus de l'espèce. L'attaque devient alors massive et condamne inéluctablement l'hôte colonisé à très brève échéance (quelques semaines).

À ce stade de la colonisation de la tige, l'arrivée massive d'adultes pourrait saturer l'espace dans lequel se développera la future génération par la suite après la ponte. Aussi, la compétition intra-spécifique est réduite par la mise en place de processus de régulation de la densité d'attaques comprenant à la fois la concentration locale en phéromones d'agrégation qui devient répulsive au-dessus d'un certain seuil et l'émission de composés répulsifs comme la verbénone. À partir d'un certain seuil de densité de colonisation, les nouveaux arrivants se reportent alors sur des arbres voisins qui ont encore des capacités d'accueil. Ce processus explique le développement de foyers de colonisation comprenant plusieurs arbres (d'une dizaine à plusieurs centaines).

À l'échelle de l'écosystème, un dernier élément intervient dans les capacités de colonisation des arbres par le scolyte : le niveau de population de l'insecte. Pour donner un ordre de grandeur, les dénombrements réalisés après les tempêtes de 1999 ont révélé qu'un mètre cube d'épicéa colonisé pouvait se traduire par l'émergence de 20 000 à 30 000 typographes adultes (Gonzalez *et al.*, 1996 ; Nageleisen, 2001). Avec environ 21 millions de m³ de chablis d'épicéa (certes pas totalement colonisés), ce sont donc des dizaines de milliards de typographes qui ont essaimés !

FIGURE 4 **SCHÉMA CONCEPTUEL DE RÉUSSITE DE COLONISATIONS DES ARBRES**
EN FONCTION DE LA VIGUEUR DE L'HÔTE ET DE LA DENSITÉ DE POPULATION DU TYPOGRAPHE
(d'après Forster et Meyer, 2008, modifié)



Il a pu être observé qu'au-delà d'un certain seuil de densité d'attaques par unité de surface d'écorce [seuil critique : de l'ordre de 300 à 500 attaques par m² d'écorce pour le typographe (Guérard *et al.*, 2000)], les défenses de l'arbre étaient débordées et que les nouvelles attaques réussissaient (Lieutier *et al.*, 2004). Ainsi, en période épidémique où, du fait de l'importance de la population de l'insecte ravageur, la ressource disponible [des arbres affaiblis sur pied ou couchés (grumes

fraîches ou chablis récents]) devient faible ou inexistante, les adultes recherchent des sites de reproduction à tout prix et attaquent des arbres sains. Ces attaques sont repoussées par l'hôte dans un premier temps. Mais ces mécanismes de défense sont très énergivores pour l'arbre et si la pression d'attaque persiste, l'arbre s'affaiblit progressivement pour finalement être colonisé par son agresseur comme un boxeur qui encaisse les coups jusqu'à finalement être « KO » par épuisement. En Europe, le typographe est une des rares espèces qui en période épidémique devient « primaire » et cause d'importants dommages dans les peuplements sains (figure 4, p. 488). C'est un des cas classiques après une tempête où une ressource très importante pour la reproduction de l'insecte (les chablis) est mise à disposition l'année qui suit le coup de vent. Les années suivantes s'installent une pullulation épidémique dans les peuplements sur pied épargnés par le vent initialement (Marini *et al.*, 2017).

COLONISATION D'UN ARBRE ET SYMPTÔMES

Les différentes phases de colonisation d'un épicéa par le typographe se traduisent par différents symptômes sur l'arbre.

La première phase de début d'attaque par des adultes est très discrète. Les tentatives qui avortent du fait de la réaction vive de l'hôte agressé se traduisent par de petites cavités superficielles de l'écorce (= morsure de l'insecte) souvent remplies de résine qui peut s'écouler un peu plus bas. Si l'attaque réussit, l'insecte pénètre sous l'écorce et commence à forer dans le liber. On voit alors les trous de pénétration circulaires, suivis d'une courte galerie oblique (photo 10, p. 490). Ces trous sont souvent cachés par les écailles de l'écorce et il faut gratter le tronc avec une lame pour les observer. De la sciure rousse rejetée à l'extérieur témoigne alors du travail de forage des adultes (photo 11, p. 490).

Après la ponte, au cours du développement larvaire, le liber est consommé sans symptôme extérieur. Le rejet de sciure s'arrête lorsque les adultes ont fini leurs galeries de ponte. Éventuellement, des prédateurs sont effectués par des pics qui font sauter des lambeaux d'écorce à différents niveaux, bien visibles depuis le sol (photo 12, p. 490).

En fin de développement, après nymphose et mue imaginale, les nouveaux adultes s'envolent en forant des trous de sortie circulaires à l'issue d'une courte galerie perpendiculaire à la surface de l'écorce (photo 13, p. 491). La densité des trous (plusieurs dizaines par dm²) indique aussi qu'il s'agit d'une émergence.

À ce stade, l'écorce est la plupart du temps adhérente (sauf si écorçage par les pics). Le développement de l'insecte n'ayant détruit que les assises secondaires (liber) de l'arbre qui véhiculent la sève élaborée descendante, la cime bien alimentée en sève brute montante dans l'aubier reste verte, sauf en conditions de sécheresse prononcée (photo 14, p. 491). Cependant, les champignons symbiotiques véhiculés par l'insecte au moment de la phase initiale vont progressivement coloniser l'aubier en provoquant le bleuissement du bois comme indiqué plus haut. Cette colonisation fongique finit par tuer l'arbre qui a épuisé ses défenses. La mort de l'arbre et le blocage mécanique de la sève brute montante par le champignon privent la cime de son alimentation hydraulique. Les aiguilles changent alors de couleur pour passer d'un vert plus clair à un vert jaune puis à un brunissement-rougissement (photo 15, p. 491). Ces symptômes bien visibles depuis le sol n'interviennent qu'au cours de l'été pour les attaques de printemps et qu'en fin d'automne voire au cours de l'hiver pour les attaques estivales, et dans tous les cas (sauf rares exceptions) après le départ des typographes à l'origine de la mort de l'arbre (figure 1, p. 482 et tableau I, p. 495).



◀ Photo 10 Trou de pénétration. La présence de vermoulure rousse dans la résine indique que la colonisation a réussi

Photo © Louis-Michel Nageleisen

▶ Photo 11 Sciure rousse au collet d'un épicéa révélant une attaque de scolytes en cours sur le tronc

Photo © Louis-Michel Nageleisen



◀ Photo 12 Écorçage du tronc par un pic recherchant les scolytes sous l'écorce

Photo © Louis-Michel Nageleisen



◀ Photo 13 Nombreux trous de sortie révélant le départ des scolytes du tronc

Photo © Louis-Michel Nageleisen

▶ Photo 14 Chute d'écorce d'un épicéa à la suite des attaques de pic et de l'envol des scolytes. À noter que la cime reste verte alors que les scolytes sont déjà partis

Photo © Louis-Michel Nageleisen



◀ Photo 15 Rougissement de fin d'été (septembre) après envol des scolytes (début août)

Photo © Louis-Michel Nageleisen

CAPACITÉ DE DISPERSION ET COLONISATION SPATIALE

Au moment de l'essaimage, une très petite partie (1-2 %) des typographes émergents se posent spontanément sur les arbres à proximité (Franklin & Grégoire, 1999), et 10 % sont susceptibles de répondre localement à des phéromones (Franklin *et al.*, 2000). L'essentiel des émergents se disperse dans l'écosystème avant de coloniser de nouvelles tiges (Franklin *et al.*, 2000).

Les capacités de dispersion des typographes adultes par le vol peuvent être de plusieurs dizaines de kilomètres. Ainsi, diverses expériences de piégeage à l'aide de phéromones le long de transects ont révélé la présence de typographes dans des écosystèmes non forestiers (zones de grandes cultures ou zones urbaines) à plus de 50 km de peuplements d'épicéas attaqués (Piel *et al.*, 2005). Les études génétiques de phylogéographie révèlent deux blocs distincts de populations génétiquement homogènes, l'un au nord de l'Europe (Scandinavie, pays baltes et Russie d'Europe), l'autre dans tout le reste du continent, en conformité avec ces importantes capacités de dispersion (Mayer *et al.*, 2015).

En France, le typographe a suivi au cours du XX^e siècle les reboisements en épicéa, à partir des zones de l'aire naturelle de cette essence (Jura, Alpes). Il est présent sur presque tout le territoire national où son hôte est présent. Son implantation en Bretagne est cependant encore limitée, ce qui correspond à l'époque plus récente des enrésinements locaux et au temps nécessaire pour que l'insecte se propage à partir de zones plus anciennement colonisées.

UNE RÉGULATION NATURELLE DE L'ÉPIDÉMIE EST-ELLE POSSIBLE ?

Depuis plus de deux siècles, des pullulations de typographe sont documentées en Europe à la suite de divers événements déclenchants : tempêtes, sécheresses... (Marini *et al.*, 2017). Aucune d'entre elles n'a perduré indéfiniment (en général moins de 10 ans après l'événement déclenchant), même dans les zones où aucune gestion n'est réalisée (réserves intégrales, parcs nationaux...). De multiples mécanismes de régulation naturelle de la population de scolytes se mettent en place. Le premier facteur est bien entendu la ressource alimentaire, représentée par des épicéas. Ainsi, dans les zones de présence limitée de l'épicéa, la disparition d'hôte à un stade permettant le développement du typographe (tige d'épicéa d'un diamètre supérieur à 20 cm) à la suite d'attaque de scolytes ou d'exploitation volontaire signera la fin de la pullulation.

Le deuxième facteur est d'ordre climatique. Il est fréquent qu'une pullulation épidémique prenne fin après une ou plusieurs années très pluvieuses et froides qui limitent le développement des générations et les essaimages ainsi que favorisent la vigueur de l'hôte.

La mise en place progressive d'un cortège de prédateurs et de parasitoïdes⁽²⁾ concourt également à l'arrêt de la phase épidémique.

Les prédateurs et parasites du typographe sont multiples (Kenis *et al.*, 2004 ; Wermelinger & Schneider-Mathis, 2021) depuis les oiseaux (pic noir, pic tridactyle...), jusqu'aux insectes de différents ordres (Coléoptères cléridés, staphylinidés, histéridés..., Hyménoptères ichneumonidés, braconidés..., Diptères) (photo 16, p. 493), aux champignons (*Beauveria bassiana*), aux nématodes et bactéries.

Si, après une phase endémique, le démarrage d'une pullulation ne permet en général pas aux antagonistes (prédateurs et parasitoïdes) de contrer immédiatement la montée épidémique du scolyte, après quelques années le taux de prédation et de parasitisme peut dépasser 60 % (Grégoire

(2) Insectes dont les larves vivent sur ou dans leur hôte mais qui, à la différence des parasites vrais, tuent cet hôte à la fin de leur développement.

et al., 2009) (photo 17, ci-dessous). Le clairon formicaire (*Thanasimus formicarius*), en particulier, est un prédateur efficace. Il jouit d'une haute fécondité (> 100 œufs/femelle), les adultes (photo 18, ci-dessous) sont très voraces (3 typographes adultes/jour), et les larves (photo 19, p. 494) consomment 40-60 larves de typographe pendant leur développement (Kenis *et al.*, 2004). Des piégeages du prédateur (le clairon) et de sa proie (le typographe) révèlent que deux à trois ans après une renversée de chablis le rapport prédateur — proie peut être de 1/200 lorsque les circonstances locales de développement du prédateur sont favorables (peuplement mélangés Pin/Épicéa où le prédateur peut se nymphosier dans le rhytidome plus épais des pins) (Warzée *et al.*, 2006).

L'étude de la biologie des prédateurs et parasitoïdes du typographe révèle par ailleurs que, selon les espèces, l'essaimage de ces antagonistes est décalé de un à trois mois par rapport à l'essaimage du scolyte. Aussi, une exploitation et une sortie des tiges scolytées juste après l'essaimage du typographe contribuent à limiter la dispersion locale des antagonistes voire à les éliminer (Wermelinger & Schneider-Mathis, 2021).



▲ Photo 16 Adulte de *Coeloides bostrichorum* (Hyménoptère braconidé), parasitoïde du typographe, en cours de ponte à travers l'écorce

Photo © E. Hougarty



▲ Photo 17 Système de galeries de typographe fortement parasitées ; les cocons blancs sont les nymphes de typographe parasitées par un hyménoptère braconidé

Photo © Louis-Michel Nageleisen



◀ Photo 18 Adulte de clairon formicaire (Coléoptère cléridé)

Photo © N. Warzée



◀ Photo 19 Larve de clairon
formicaire (Coléoptère cléridé)
Photo © Louis-Michel Nageleisen

EN GUISE DE CONCLUSION POUR LE FORESTIER

Ce tour d'horizon rapide de la biologie du typographe révèle toute la complexité des interactions entre un insecte ravageur des arbres, son hôte et l'environnement.

C'est pourtant en comprenant toutes ces interactions que le forestier pourra mieux appréhender la situation actuelle à laquelle il est confronté avec des changements climatiques qui interagissent sur le scolyte, sur son hôte et sur ses antagonistes.

Le choix d'une intervention, ou de s'abstenir d'intervenir, doit être fait en connaissance de cause. Toute intervention, pour être utile, devra impérativement se caler sur la biologie du scolyte (tableau I, p. 495).



Photo 20 Pessière totalement écorcée à la suite d'une attaque massive de typographes (Massif des Vosges, été 2020)

Photo © Louis-Michel Nageleisen

TABLEAU I

Tableau synoptique résumant la phénologie du typographe, les symptômes observés sur les arbres colonisés et les périodes où les interventions du forestier sont utiles pour avoir une action efficace sur la population de scolytes, dans une configuration d'une année climatique à deux générations du scolyte (les générations sœurs ne sont pas représentées)

vert : première phase d'attaque ; jaune : deuxième phase d'attaque ; bleu : phase d'hibernation

		Hiver	Printemps	Été	Automne
Biologie	adultes en hibernation				
	essaimage				
	œuf				
	larve				
	nymphes				
	adultes sous écorce				
Symptômes	trou de pénétration				
	émission de sciure				
	galerie sous écorce				
	trou de sortie				
	chute écorce				
	rougissement aiguilles				
	présence insectes sur tronc		G1	G2	
	intervention utile				

Ainsi, il ressort de ce qui précède que les interventions doivent concourir à ramener la population du scolyte en dessous du seuil épidémique. Pour ce faire, deux actions sont nécessaires :

- limiter les sites de reproduction en particulier en ne laissant aucune tige fraîche exploitée (grume, billons, chablis...) au cours de la saison de végétation dans des sites qui permettraient un essaimage de scolytes en forêt ;

- détruire directement des scolytes en détectant les arbres porteurs avant leur essaimage. Par ailleurs, il est inutile de couper systématiquement une ceinture d'arbres « verts » lorsqu'on exploite un foyer de typographes, en raison des modalités de dispersion de l'insecte. Enfin, après détection d'un foyer, si les scolytes sont déjà partis, il faut laisser un délai permettant aux antagonistes d'essaimer localement dans l'écosystème.

Cependant, l'ampleur des dommages depuis trois années (photo 20, p. 494), les difficultés de la détection des arbres porteurs des scolytes, l'arrêt pour des raisons de coût ou réglementaires des mesures traditionnelles comme l'écorçage sur place des arbres scolytés suivi d'incinération, les évolutions des méthodes d'exploitation (abatteuse ne permettant plus une réactivité suffisante en cas de détection...), la limitation d'usage des insecticides... sont autant de raisons pour que la situation actuelle soit totalement inédite depuis plusieurs siècles et malheureusement pour que des dommages importants aux pessières pures ou mélangées perdurent, en particulier en dehors de l'aire naturelle de l'Épicéa qui correspond à l'étage montagnard supérieur.

Louis-Michel NAGELEISEN
Retraité du Département de la santé des forêts
4 route du pré du four
F-88530 LE THOLY
(louis.michel.nageleisen@gmail.com)

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

RÉFÉRENCES

- Annala, E. (1969). Influence of temperature upon development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 6, 161-298.
- Baier, P., Pennerstorfer, J., & Schopf, A. (2007). PHENIPS – a comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *For. Ecol. Manage.*, 249, 171-186.
- Chararas, C. (1962). *Les scolytidés des conifères*. Encyclopédie Entomologique, 38. Paris : Lechevallier Edit. 556 p.
- Escherich, K. (1923). *Die Forstinsekten Mitteleuropas*, vol. 2. Berlin : Parey. 633 p.
- Forster, B., & Meyer, F. (2008). Tempêtes, conditions météorologiques et scolytes. Gestion des risques en protection des forêts. *WSL, Note pour le praticien*, (44), 8 p.
- Franklin, A., & Grégoire, J.C. (1999). Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones. *Annales des Sciences forestières*, 56(7), 591-598.
- Franklin, A., Debruyne, C., & Grégoire, J.C. (2000). Recapture of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agricultural and Forest Entomology*, 2, 259-270.
- Gonzalez, R., Grégoire, J.C., Drumont, A., & De Windt, N. (1996). A sampling technique to estimate within-tree populations of preemergent *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 120, 569-576.
- Grégoire, J.C., Hougardy, H., Molenberg, J.M., & Warzée, N. (2009). Épidémiologie des scolytes de l'épicéa et de leurs ennemis naturels. pp. 111-120. In : Birot, Y., Landmann, G., & Bonhème, I. (Eds.). *La forêt face aux tempêtes*. Versailles : Quæ éditions. 433 p.
- Guérard, N., Dreyer, E., & Lieutier, F. (2000). Interactions between Scots pine, *Ips acuminatus* (Gyll.) and *Ophiostoma brunneo-ciliatum* (Math.): estimation of critical thresholds of attack and inoculation densities and effect on hydraulic properties of the stem. *Ann. For. Sci.*, 57, 681-690.
- Kenis, M., Wermelinger, B., & Grégoire, J.C. (2004). Research on parasitoids and predators of Scolytidae in living trees in Europe – a review. pp. 237-290. In: Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.C., & Evans, H. (Eds.). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Dordrecht : Kluwer.

- Kiritsits, T. (2004). Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the Ophiostomatoid fungi. pp. 181-235. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.C., & Evans, H.F. (Eds.). *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Dordrecht : Kluwer.
- Lévieux, J., Lieutier, F., & Delplanque, A. (1985). Les scolytes ravageurs de l'Épicéa. *Revue forestière française*, XXXVII(5), 347-358.
- Lieutier, F., Day, K., Battisti, A., Grégoire, J.C., & Evans, H. (2004). *Bark and Wood Boring Insects In Living Trees in Europe, a Synthesis*. Dordrecht, Pays-Bas : Kluwer Academic Publishers. 569 p.
- Lieutier, F., Yart, A., & Sallé, A. (2009). *Stimulation of tree defenses by Ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers*. INRA, EDP Sciences, *Ann. For. Sci.*, 66, 801. doi: <https://doi.org/10.1051/forest/2009066>
- Marini L., Økland B., Jönsson, A.M., Bentz, B., Carroll, A., Forster, B., Grégoire, J.C., Hurling, R., Nageleisen, L.M., Netherer, S., Ravn, H.P., Weed, A., & Schroeder, M. (2017). Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40, 001-010. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.02769>
- Mayer, F., Piel, F.B., Cassel-Lundhagen, A., Kirichenko, N., Grumiau, L., Økland, B., Bertheau, C., Grégoire, J.C., & Mardulyn, P. (2015). Comparative multilocus phylogeography of two Palaearctic spruce bark beetles: influence of contrasting ecological strategies on genetic variation. *Molecular Ecology*, 24(6), 1292-1310. doi: <https://doi.org/10.1111/mec.13104>
- Moeck, H.A., Wood, D.L., & Lindahl, K.Q. (1981). Host selection behavior of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*, with special emphasis on the western pine beetle, *Dendroctonus brevicornis*. *Journal of Chemical Ecology*, 7(1), 49-83.
- Nageleisen, L.M., Piou, D., Saintonge, F.X., & Riou-Nivert, P. (2010). *La santé des forêts*. Paris : IDF. 608 p.
- Nageleisen, L.M. (2009). L'estimation des dégâts liés aux scolytes après les tempêtes de 1999. Chapitre 5, 69-75. In : Birot, Y., Landmann, G., & Bonhême, I. eds. *La forêt face aux tempêtes*. Versailles : Ed. Quæ.
- Nageleisen, L.M. (2001). Monitoring of bark and wood-boring beetles in France after the December 1999 storms. Special Issue Bark Beetles and Reforestation Pests: Facing a Crisis. *Integrated Pest Management Reviews*, 6(3-4), 159-162.
- Netherer, S., & Pennerstorfer, S. (2001). Parameters relevant for modelling the potential development of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Integrated Pest Management Reviews*, 6, 177-184.
- Piel, F., Gilbert, M., Franklin, A., & Grégoire, J.C. (2005). Occurrence of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) along an urbanization gradient in Brussels, Belgium. *Agricultural and Forest Entomology*, 7, 161-167.
- Sallé, A., Monclus, R., Yart, A., Garcia, J., Romary, P., & Lieutier, F. (2005). Fungal flora associated with *Ips typographus*: Frequency, virulence and ability to stimulate the host defence reaction in relation to insect population levels. *Can. J. For. Res.*, 35, 365-373.
- Saintonge, F.X., Gillette, M., Blaser, S., Queloz, V. & Leroy, Q. (2022). Situation et gestion de la crise scolytes de l'Épicéa commun fin 2021 dans l'Est de la France, en Suisse et en Wallonie. *Revue forestière française*, à paraître.
- Schwenke, W. (1974). *Die Forstschädlinge Europas. Band 2: Käfer*. Hamburg und Berlin : Paul Parey. 607 p.
- 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. *Annals of Forest Sciences*, 63, 301-308.
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *For. Ecol. Manage.* 202, 67-82.
- Wermelinger, B., & Seifert, M. (1998). Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *J. Appl. Entomol.*, 122, 185-191.
- Wermelinger, B., & Schneider-Mathis, D. (2021). Les ennemis naturels des scolytes. *WSL Notice pour le praticien*, (67), 12 p.

UNE VIE DE TYPOGRAPHE : POINT DES CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE D'*IPS TYPOGRAPHUS* (LINNAEUS 1758) [Résumé]

Le typographe (*Ips typographus*) est un scolyte (Coléoptère *Scolytinae*) dont l'hôte principal en Europe est l'Épicéa commun. Capable de développer plusieurs générations dans l'année en fonction des conditions climatiques, des pullulations sont régulièrement observées après des événements lui offrant d'innombrables sites de reproduction comme les chablis après tempête ou des peuplements affaiblis par des sécheresses. À la suite d'une lente coévolution entre l'insecte et son hôte, le typographe a développé une stratégie de colonisation lui permettant de dépasser les réactions de défense de l'arbre et de coloniser des arbres sains en période de pullulation. Cette caractéristique en fait le plus important tueur d'arbres parmi les insectes en Europe. À la suite de canicules et sécheresses inédites au cours des dernières années, le forestier est confronté à des dommages très importants dans les pessières, dans un contexte socioéconomique tel, qu'il est difficile d'intervenir efficacement pour contrer l'épidémie en cours.

THE LIFE OF A BARK BEETLE: CURRENT STATE OF KNOWLEDGE ON THE BIOLOGY OF *IPS TYPOGRAPHUS* (LINNAEUS 1758) [Abstract]

The bark beetle (*Ips typographus*) is a coleopteran (Coleoptera, *Scolytinae*) whose main host in Europe is common spruce. Several generations can develop throughout the year depending on climate conditions. Proliferations are regularly observed after events that provide large numbers of reproduction sites, e.g., uprooted trees following storms or stands weakened by droughts. A slow co-evolution between the insect and its host has resulted in bark beetles developing a colonisation strategy that allows them to bypass the defence reactions of the trees and colonise healthy trees during proliferation periods. This characteristic makes it the greatest tree killer among insects in Europe. Following unprecedented heat waves and droughts these last years, foresters are faced with severe damage in spruce forests, in such a tense socioeconomic context that it is hard to take efficient measures to counter the ongoing epidemic.

Citation de l'article :

Nageleisen, L.M., & Grégoire, J.C. (2021). Une vie de typographe : point des connaissances sur la biologie d'*Ips typographus* (Linnaeus 1758). *Revue forestière française*, 73(4), 479-498. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5565>



Licence Creative Commons

Attribution + Pas de Modification + Pas d'Utilisation Commerciale (BY ND NC)