

Rôle des agents biotiques dans les crises sanitaires forestières

Valentin Queloz^{1*}, Hervé Jactel², Benoit Marçais³, Eckehard G. Brockerhoff⁴, Marco Pautasso⁵

1. Institut fédéral de recherches WSL, Santé des forêts et interactions biotiques, Protection de la forêt suisse, 8903, Birmensdorf, Suisse
2. Université de Bordeaux, INRAE, UMR Biodiversité Gènes & Communautés, 33610, Cestas, France
3. Université de Lorraine, INRAE, UMR Interactions arbres/microorganismes, 54000, Nancy, France
4. Institut fédéral de recherches WSL, Santé des forêts et interactions biotiques, 8903, Birmensdorf, Suisse
5. Autorité européenne de sécurité des aliments, Santé des plantes, 43126, Parme, Italie

*Auteur pour la correspondance : valentin.queloz@wsl.ch

ORCID : 0000-0002-1888-4882

Rôle des agents biotiques dans les crises sanitaires forestières

Les changements globaux, combinant réchauffement climatique et invasions biologiques, menacent de plus en plus les écosystèmes forestiers. Différentes essences forestières ont été victimes de crises sanitaires ces dernières années en Europe. Les agents biotiques (champignons pathogènes, insectes ravageurs, bactéries, nématodes,...) peuvent jouer différents rôles dans ces crises, que ce soit en tant que facteurs prédisposants, déclenchants (primaires) ou aggravants (secondaires) selon le concept de Manion (1981). À la lumière des crises passées et actuelles impliquant des agents biotiques, nous passons en revue les outils et mesures de gestion disponibles afin de prévenir, éradiquer, enrayer ces crises sanitaires ou alors limiter leur impact.

Role of biotic agents in forest sanitary crises

Global changes combining climate warming and biological invasions are threatening forest ecosystems more and more severely. Different forest species have been hit by sanitary crises in Europe these last years. Biotic agents (pathogenic fungi, pest insects, bacteria, nematodes) can play different roles in these crises as predisposing, inciting (primary) or contributing (secondary) factors, following Manion's concept (1981). In view of the past and ongoing crises involving biotic agents, we reviewed the tools and management measures currently available to prevent, stop or limit the impact of these crises and their consequences.

Messages clés :

- Les changements climatiques menacent les écosystèmes forestiers.
- Les agents biotiques jouent souvent un rôle déclenchant ou aggravant dans les crises sanitaires.
- Des mesures de gestion peuvent être prises pour limiter l'impact des crises sanitaires.

Mots clés : spirale de Manion, crises sanitaires, dépérissements, bioagresseurs, mesures de gestion

Highlights:

- Climate changes threaten forest ecosystems.
- Biotic agents often play an inciting or a contributing role in crises.
- Management measures can be taken to limit crises.

Keywords: Manion's spiral, sanitary crises, decline, bioaggressors, management measures

Citation de l'article : Queloz, V., Jactel, H., Marçais, B., Brockerhoff, E.G., & Pautasso, M. (2023). Rôle des agents biotiques dans les crises sanitaires forestières. *Revue forestière française*, 74(2 « Ateliers ReGeFor 2020. Forêts en crise : relevons le défi ! »), 133-143. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7587>



Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

L'écosystème forestier abrite et profite de la présence de nombreux organismes vivants : insectes, animaux, champignons, nématodes, bactéries, virus, phytoplasmes et autres. Dans un écosystème forestier en santé, ces différents organismes vivent en équilibre (Zhang *et al.*, 2011). Toutefois, des perturbations extérieures peuvent mettre en péril cet équilibre. Les écosystèmes forestiers, selon leur forme, leur composition, leur adaptation aux conditions environnantes et leur gestion peuvent plus ou moins bien résister à ces perturbations, manifestant un certain niveau de résistance ou de vulnérabilité. L'effet et la durée d'une perturbation sur un écosystème forestier dépend d'une part de sa résistance, de sa résilience et d'autre part de la nature et de l'intensité de la perturbation (Haiming *et al.*, 2011 ; Trumbore *et al.*, 2015). Rappelons ici brièvement les termes de résistance et de résilience qui ont deux significations bien différentes. La résistance d'un écosystème est sa capacité à rester inchangé lorsqu'il est confronté à des perturbations (Grimm & Wissel, 1997). La résilience d'un écosystème est sa capacité à absorber les perturbations et à changer tout en continuant à fournir les mêmes fonctions et services écosystémiques (Holling, 1973). Prenons pour exemple le scolyte typographe et l'Épicéa. Un épicéa dans un peuplement sain est capable de bloquer (résistance) environ 200 tentatives de forage de scolytes mâles. Toutefois, si la population locale de scolytes augmente, le nombre de tentatives de forage par arbre peut dépasser ce seuil (Fahse & Heurich, 2011) et vaincre les défenses des épicéas. Les arbres ainsi colonisés par les scolytes dépérissent rapidement. Dans ce cas simple, l'issue de la perturbation sur l'écosystème forestier dépend de la démographie des populations de scolytes et du niveau de vitalité des arbres ou des peuplements. Cependant, pour des raisons essentiellement économiques, l'Épicéa a été très intensément planté en monoculture, en plaine, donc en dehors de son aire de répartition naturelle. Avec les changements climatiques, les épicéas sont de plus en plus soumis à d'intenses déficits hydriques au printemps et en été, réduisant leurs capacités de résistance face aux attaques de scolytes (Jactel *et al.*, 2012). De plus, les étés chauds et secs accélèrent le développement des scolytes, qui passent, dans les zones de basse altitude, de deux à trois générations par an (Saintonge *et al.*, 2021), conduisant à une forte augmentation des populations. La faible résistance des plantations d'épicéas et l'explosion des populations de scolytes se traduisent par des crises sanitaires à répétition pour l'Épicéa ces dernières années en Europe (Hlásny *et al.*, 2021).

Certaines maladies et ravageurs ne nécessitent toutefois pas d'interaction avec d'autres facteurs biotiques ou abiotiques pour induire des crises sanitaires importantes. Il s'agit surtout des organismes exotiques envahissants. La graphiose de l'orme, la chalarose du frêne et la pyrale du

buis en sont des exemples frappants. Nos essences indigènes n'ont pas pu développer de résistances suffisantes face à ces pathogènes ou ces ravageurs introduits (Pautasso *et al.*, 2015 ; Wingfield *et al.*, 2017). Leur développement provoque généralement des dégâts importants dans les peuplements forestiers sans nécessité préalable de facteurs abiotiques ou biotiques additionnels.

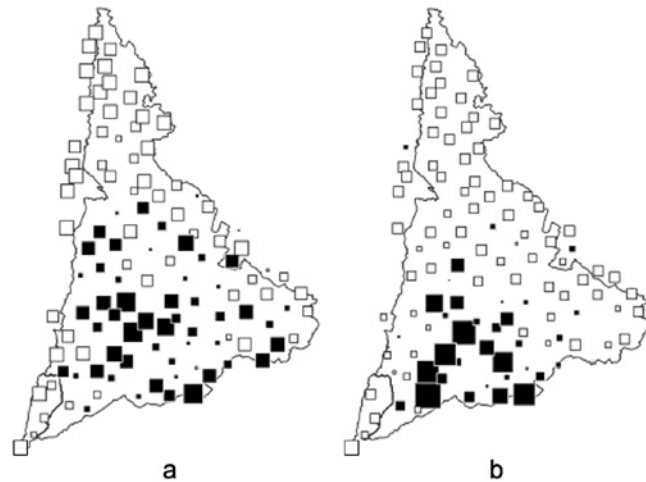
Les dommages aux peuplements forestiers peuvent avoir différentes origines et certaines peuvent être assez complexes, qualifiant un syndrome de dépérissement. Manion (1981) a développé sa célèbre spirale (figure 3, p. 136) afin d'expliquer ces phénomènes. Les dépérissements seraient ainsi causés par différents facteurs biotiques et abiotiques qui agissent en parallèle ou en succession. Ces facteurs sont classés en trois grands groupes : les **facteurs prédisposants** (p. ex. potentiel génétique, compaction du sol, changements climatiques, gestion des forêts), les **facteurs déclenchants** (p. ex. tempêtes, sécheresse, gel) et les **facteurs aggravants** (p. ex. scolytes, chancres, maladies du collet). À la lumière du concept de Manion (1981), nous allons définir le rôle des agents biotiques dans différentes crises sanitaires et leur place dans la spirale du dépérissement. Finalement, nous explorerons quelques pistes afin de mieux prévenir et gérer les crises sanitaires forestières liées aux risques biotiques.

CHABLIS, PROCESSIONNAIRES ET SCOLYTES EN AQUITAINE

Les dégâts subis par la forêt des Landes de Gascogne en 2009 illustrent l'effet des interactions entre aléas biotiques et abiotiques (Seidl *et al.*, 2017), que formalise bien la spirale de Manion. Quand la tempête Klaus atteint les côtes de l'Aquitaine le 24 janvier avec des rafales à plus de 170 km/h, elle s'apprête à dévaster la plus grande forêt de plantation d'Europe avec près de 1 million d'ha de peuplements purs de Pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton). Cette configuration constitue un facteur prédisposant aux dommages forestiers car les monocultures d'arbres sont plus vulnérables aux perturbations naturelles (Jactel *et al.*, 2017). Le massif subit les plus lourdes pertes jamais enregistrées en France avec une estimation par l'Inventaire forestier national d'environ 40 millions de m³ de chablis (Inventaire forestier national, 2009). Cet événement constitue le facteur déclenchant d'une vaste pululation du scolyte sténographe (*Ips sexdentatus* Boern.), les chablis représentant le substrat de développement idéal pour ce coléoptère sous-corticole. Les arbres casés ou déracinés n'offrent en effet aucune résistance aux attaques des insectes adultes par défaut d'émission de terpènes réactionnels (Lieutier, 2004) tout en fournissant un volume considérable de ressources alimentaires pour les larves. Le suivi réalisé par le Département de la santé

Figure 1 | Répartition des principales zones de chablis (a) et de pullulations de scolyte sténographe (b) en 2010 dans le massif forestier des Landes de Gascogne

La taille des carrés noirs est proportionnelle au volume de bois touché. Les deux répartitions sont spatialement corrélées (test de Moran, $P < 0,0001$, Jactel *et al.*, 2011).

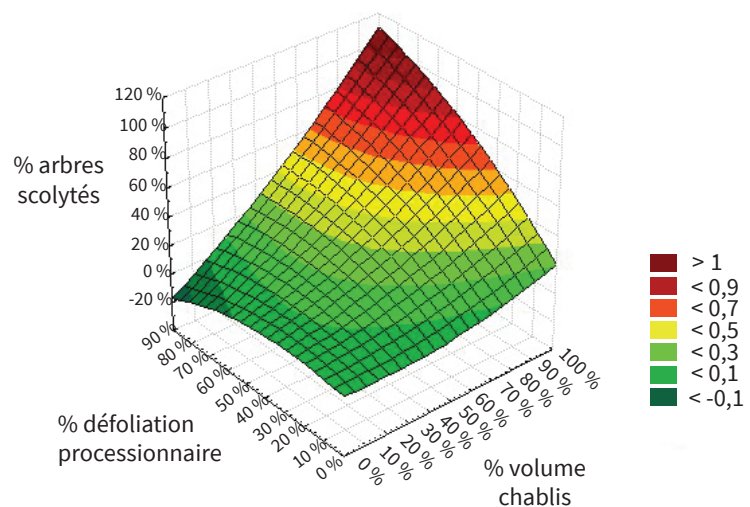


des forêts (DSF) a ainsi permis de montrer une corrélation spatiale positive entre la localisation des principaux chablis et des plus gros dégâts de scolytes (Jactel *et al.*, 2011) (figure 1, ci-dessus).

Or il se trouve qu'en lien avec la dynamique cyclique propre à l'espèce (Li *et al.*, 2015), la processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffermüller) se trouvait cette année-là (2009) au point de culmination de ses infestations. Les défoliations infligées aux pins maritimes par cet insecte ravageur ont un fort effet négatif à court terme sur la croissance des arbres (Jacquet *et al.*, 2014), qui s'explique par une perte des capacités de photosynthèse et une réduction des ressources carbonées (Jacquet *et al.*, 2014). Cette diminution des capacités éner-

gétiques de l'arbre le rend incapable de synthétiser les composés métaboliques secondaires impliqués dans la résistance aux attaques de scolytes (Lieutier, 2004). Ces défoliations ont donc constitué un autre facteur prédisposant, rendant les arbres épargnés par la tempête, mais attaqués par la processionnaire, particulièrement sensibles aux attaques en masse du scolyte sténographe. Ainsi, sur les 1 948 peuplements de pin échantillonnés par le DSF en 2010, le pourcentage d'arbres debout attaqués par les scolytes s'est en effet révélé significativement corrélé avec le taux de chablis ($P < 0,001$) mais aussi avec le pourcentage de défoliation par la processionnaire du pin ($P = 0,003$, Jactel *et al.*, 2011) (figure 2, ci-dessous).

Figure 2 | Effets du volume de chablis de pin maritime et du pourcentage de défoliation par la processionnaire du pin sur le niveau d'infestation par le scolyte sténographe à l'échelle du peuplement ($n = 1 948$), après la tempête Klaus de 2009, dans le massif forestier des Landes de Gascogne (Jactel *et al.*, 2011)



Au final, l'enchaînement de facteurs prédisposants (une monoculture de pin sur une grande surface et des arbres préalablement défoliés) et déclenchants (une forte tempête) aura donc favorisé l'émergence d'une forte pullulation de scolytes (facteur aggravant), provoquant la perte d'environ 4 millions de m³ de bois supplémentaires (figure 3, ci-dessous).

CHABLIS, SÉCHERESSE ET TYPOGRAPHE

Le typographe (*Ips typographus* L.) est généralement considéré comme le ravageur forestier le plus important d'Europe centrale. Il s'attaque surtout aux épicéas (*Picea abies* (L.) H. Karst). Les pullulations de typographe, qui entraînent une forte mortalité, ont sensiblement augmenté au cours des dernières décennies (Hlásny *et al.*, 2021 ; Senf *et al.*, 2018). En temps normal, les typographes se trouvent dans une phase endémique, dans laquelle ils n'attaquent que les arbres récemment morts ou fortement affaiblis (Hlásny *et al.*, 2021). La surabondance de substrat de développement, par exemple lorsque des tempêtes ont provoqué d'importants chablis, permet une forte mul-

tiplication des individus, de sorte que les typographes entrent dans une phase épidémique et peuvent alors attaquer en masse, infester puis tuer des épicéas sains (Hlásny *et al.*, 2021). Trois facteurs susceptibles de favoriser directement ou indirectement les pullulations de typographes sont exacerbés par le changement climatique (figures 4 et 5, p. 137) :

- une augmentation de la fréquence des vents forts (tempêtes, facteur déclenchant),
- des températures moyennes plus élevées qui entraînent un taux de reproduction plus élevé et une augmentation du nombre de générations et donc des populations plus importantes,
- ainsi que des précipitations plus faibles et la sécheresse qui affaiblit les arbres et réduit ainsi leurs défenses contre les scolytes (Biedermann *et al.*, 2019 ; Jakoby *et al.*, 2019 ; Netherer *et al.*, 2021).

Les forêts d'épicéas plantées à basse altitude en Europe centrale, c'est-à-dire en dehors de leur aire de répartition naturelle (facteur prédisposant), sont particulièrement menacées par les typographes.

Figure 3 | Le cas des pins de l'Aquitaine dans la Spirale de Manion

Les éléments encadrés en vert sont les facteurs impliqués. Les facteurs déclenchants sont ici le régime de monoculture et les défoliations par la processionnaire du pin. La tempête Klaus est le facteur déclenchant. On termine par le scolyte sténographe comme facteur aggravant. Traduit et adapté de Teale *et al.* (2011).

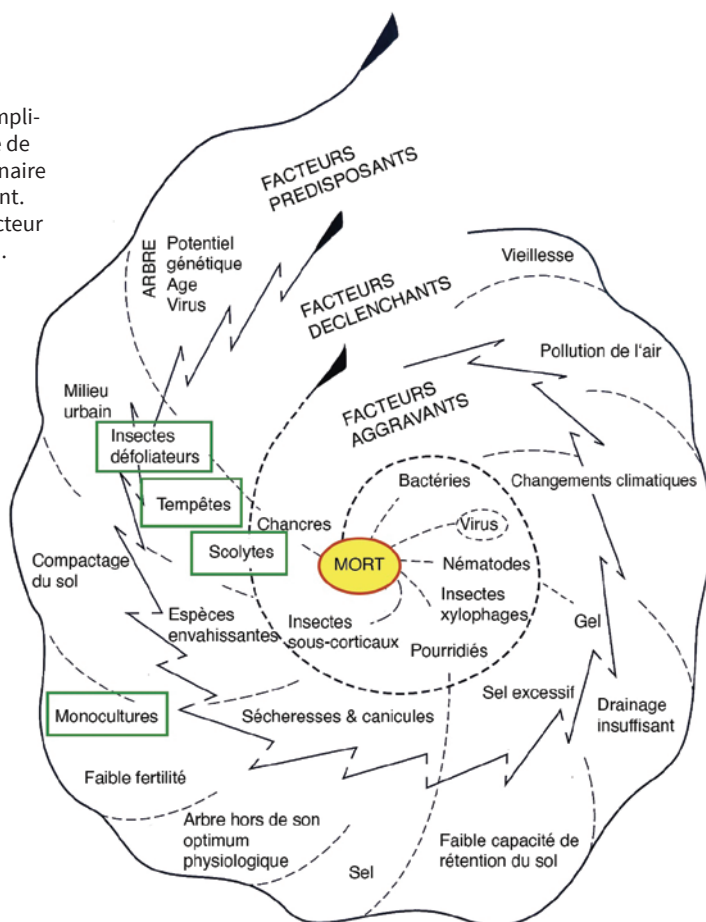


Figure 4 | Évolution temporelle du volume de bois (épicéa) infesté par le typographe en Suisse de 1984 à 2021

Les exploitations forcées hivernales 2021 et le bois infesté laissé sur pied 2021 sont des estimations adaptées de Stroheker *et al.* (2022).

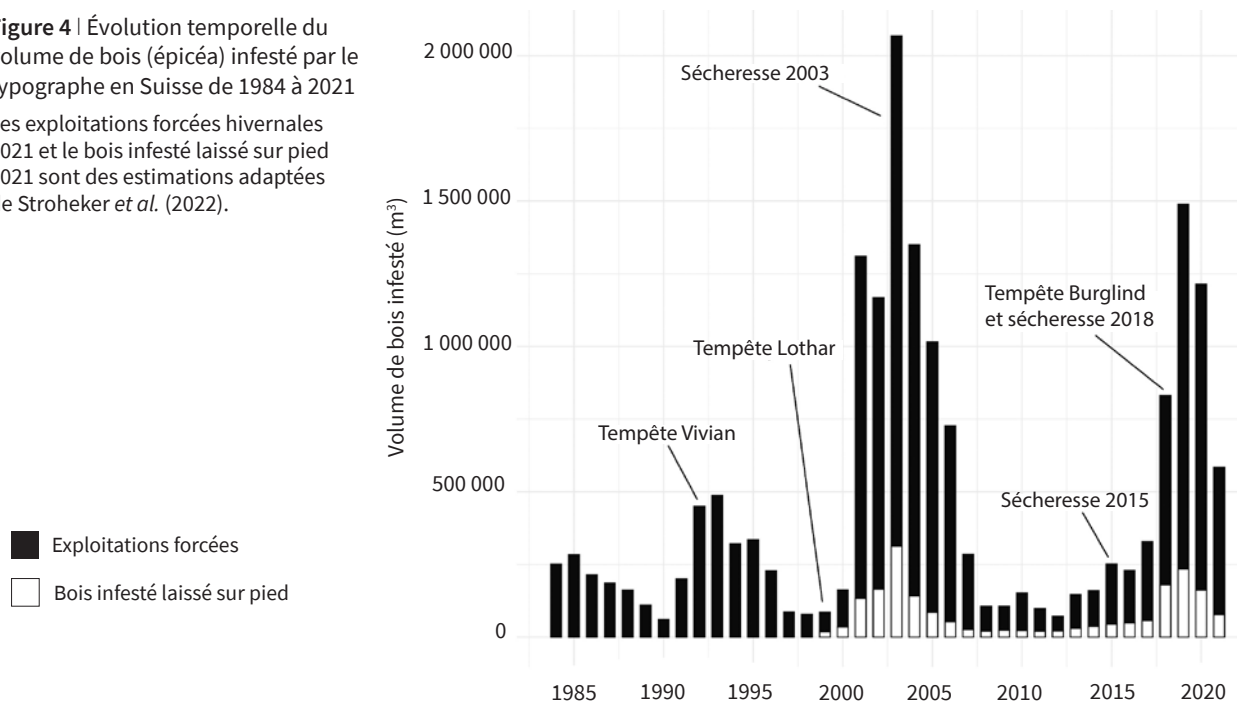
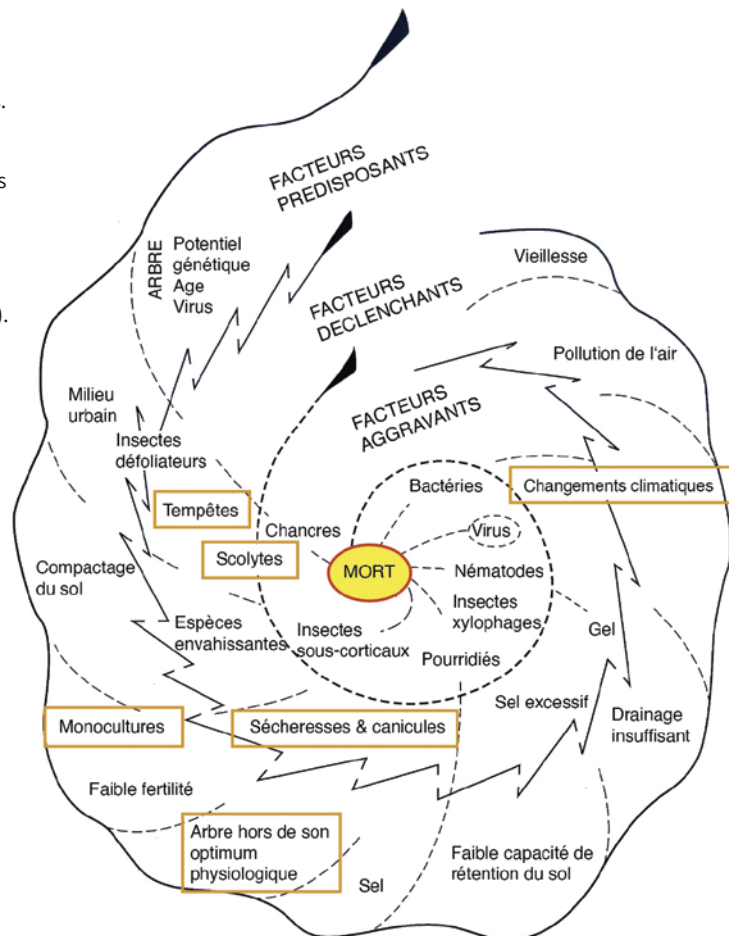


Figure 5 | Le cas du typographe dans la Spirale de Manion

Les éléments encadrés sont les facteurs impliqués. Les facteurs prédisposants sont le régime de monoculture ainsi que des plantations hors de l'optimum physiologique de l'essence. Les facteurs déclenchants sont les tempêtes, les changements climatiques ainsi que les sécheresses et canicules. Dans cet exemple, les scolytes peuvent être déclenchants ou aggravants, selon la taille de leur population. Traduit et adapté de Teale *et al.* (2011).



D'une part, les épicéas sont souvent plantés en monoculture (facteur prédisposant) avec une forte concentration de la ressource alimentaire pour les scolytes et un faible niveau de régulation naturelle qui favorise les épidémies. D'autre part, les températures y sont généralement plus élevées et les sécheresses (facteur déclenchant) plus fréquentes, ce qui affaiblit davantage les épicéas et augmente simultanément les populations du scolyte typographe (facteur déclenchant / aggravant) (Jakoby et al., 2019). Il est donc probable que les pullulations et la mortalité des épicéas continuent d'augmenter à l'avenir, notamment dans les zones de basse altitude (Jakoby et al., 2019). Le cas du scolyte typographe est cependant difficile à positionner dans la spirale de Manion (1981), car de nombreux facteurs entrent en jeu. En temps normal, ce scolyte est un facteur aggravant. Toutefois, en période de pullulation, celui-ci peut être considéré comme un facteur déclenchant, étant capable d'attaquer des épicéas sains.

Afin de remédier aux pullulations récurrentes du typographe en plaine, il serait judicieux d'éviter la plantation d'épicéas dans des sites inadaptés et de diversifier autant que possible les monocultures d'épicéas existantes en favorisant l'association avec des feuillus, car les forêts mixtes ont tendance à être moins sensibles aux attaques de typographes et autres ravageurs (Brockerhoff et al., 2017 ; Jactel & Brockerhoff, 2007).

LA CHALAROSE DU FRÊNE : UN CHAMPIGNON ENVAHISSANT

La chalarose du frêne est une maladie envahissante apparue pour la première fois dans les années 1990 au nord-est de la Pologne. Originaire d'Asie, l'agent pathogène responsable de la chalarose est un champignon microscopique nommé *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya. Depuis la Pologne, il s'est rapidement propagé (50-75 km/an) en Europe, colonisant les frênes européens (*Fraxinus excelsior* L.) dans presque toute leur aire de répartition (Gross et al., 2014).

La chalarose se caractérise tout d'abord par des nécroses foliaires en été. Le champignon progresse dans les pétioles et atteint les rameaux de l'année qui sont tués durant l'automne. Ceci provoque parfois un flétrissement rapide des nouvelles feuilles au printemps. L'arbre est toutefois capable de bloquer (compartimenter) la plupart des infections avant le printemps (Gross et al., 2014). Dans des conditions assez humides, le champignon peut aussi coloniser directement le frêne sans passer par les feuilles. Ce phénomène a lieu dans les racines et au pied de l'arbre (collet). On parle alors de nécroses du collet (Enderle et al., 2017 ; Marçais et al., 2016).

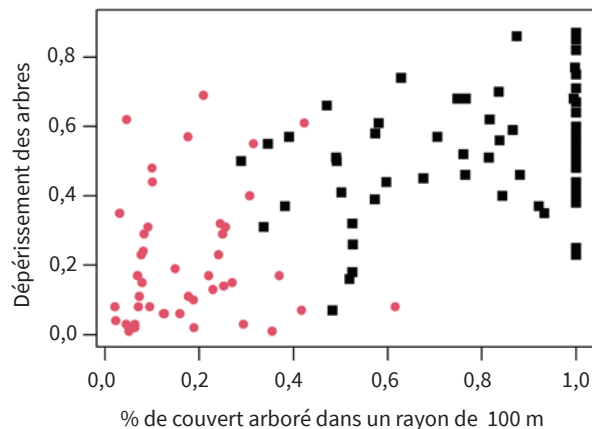
Les régénérations de Frêne (du stade du semis au fourré) sont particulièrement sensibles à la chalarose. Les jeunes arbres peuvent être tués en l'espace d'une ou deux saisons. Les arbres de plus grande dimension dépérissent progressivement, mais survivent en règle générale pendant plusieurs années. Certains sont même très résistants à la chalarose, ne présentant que très peu d'infections foliaires et de mortalité de rameaux, même dans des conditions très favorables à la maladie (Klesse et al., 2021 ; Marçais et al., 2017 ; Queloz, 2016).

Aucune prédisposition et aucun stress de l'arbre ne sont nécessaires à une infection par la chalarose. Ceci s'explique par l'absence de coévolution de ce pathogène avec le Frêne commun. Dans son aire d'origine (Asie), le champignon *H. fraxineus* ne provoque pas de mortalité de rameaux sur le Frêne de Mandchourie (*F. mandshurica* Rupr) (Mckinney et al., 2014). À l'instar de la chalarose, les agents pathogènes exotiques envahissants sont souvent très peu dommageables dans leur aire d'origine et, de ce fait, n'ont souvent même pas été décrits. Ceci complique singulièrement la gestion des maladies émergentes qu'ils causent. Dans le cas de la chalarose, aucune mesure phytosanitaire ne permet aujourd'hui de réguler ce pathogène. Sachant que le dépérissement des frênes et leur mortalité sont plus prononcés sur des sites particulièrement humides et à forte densité de frênes (figure 6, p. 139) (Grosdidier et al., 2020 ; Klesse et al., 2021), un aménagement forestier ainsi qu'une sylviculture adaptés peuvent permettre de limiter les dégâts tout en conservant le Frêne. En effet, les frênes ont de plus fortes chances de survie à faible densité sur des sites peu humides. Ne pouvant pas lutter directement contre ce pathogène, on limite ainsi les dégâts qu'il peut causer aux écosystèmes forestiers et les conséquences qui en découlent. C'est ce qu'on appelle la « conciliation biologique » (Carroll, 2011).

L'exemple de la chalarose et son invasion fulgurante en Europe montrent l'importance de réglementations strictes aux frontières. De plus, le fait que ce champignon n'ait figuré sur aucune liste d'organismes de quarantaine avant sa détection en Pologne souligne l'intérêt de la reconnaissance précoce des organismes nuisibles pour les forêts. La chalarose apparaît *in fine* comme un bon exemple pour illustrer le fait que la plupart des maladies et ravageurs exotiques envahissants n'ont pas besoin de l'implication d'autres facteurs prédisposants ou aggravants pour provoquer de graves crises sanitaires. Toutefois, on peut se demander s'il ne serait pas judicieux de considérer les facteurs pouvant accélérer ou accentuer le dépérissement des frênes dans la spirale de Manion. On pense en particulier à l'humidité des sites et à la densité des frênes dans le cadre de la chalarose.

Figure 6 | Sévérité de la chalarose après 7 années de présence dans des sites de Lorraine situés en forêt (carrés noirs) ou hors forêt (arbres isolés ou dans des haies, ronds rouges)

Le dépérissement des arbres représente la proportion moyenne de houppier mort sur les placettes (données de Grosdidier *et al.*, 2020). Le dépérissement est multiplié par 1,2 pour chaque augmentation de 10 % de couvert arboré ($P < 0,001$).



FAUT-IL ADAPTER LA SPIRALE DE MANION AUX CAS DES CRISES SANITAIRES ?

Il est tout d'abord utile de rappeler que la spirale de Manion (1981) a été développée pour expliquer les phénomènes souvent complexes de dépérissement forestier. Elle a été adaptée plusieurs fois (Castello *et al.*, 1995), par exemple pour les arbres en milieu urbain (Esperon-Rodriguez *et al.*, 2022 ; Hilbert *et al.*, 2019), les forêts de Pins en Méditerranée (Rubio-Cuadrado *et al.*, 2021) ou dans les Montagnes Rocheuses aux États-Unis (Wong & Daniels, 2017) ainsi que pour les forêts d'*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje et *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser en Patagonie (Amoroso *et al.*, 2017), d'Épicéa en République Tchèque (Holusa, 2004) et de *Quercus stellata* Wang. et *Quercus marilandica* Muenchh. au Texas (Bendixsen *et al.*, 2015) et dans l'Oklahoma (Castello *et al.*, 1995).

L'idée d'adapter la spirale de Manion n'est donc pas nouvelle en soi. Nous avons, pour cet article, modifié légèrement la position des insectes défoliateurs (facteur prédisposant ou déclenchant selon les cas) et des scolytes (facteur déclenchant ou aggravant selon les cas). On pourrait aussi imaginer intégrer à la spirale des facteurs environnementaux aggravants (station, sylviculture,...) comme mentionné pour le cas de la chalarose. En effet, Manion n'intègre que des agents biotiques dans les facteurs aggravants. Cependant, intégrer des facteurs environnementaux aggravants permettrait une utilisation plus large de la spirale.

De plus, on pourrait imaginer d'intégrer des flèches qui n'amènent pas nécessairement à la mort des arbres, mais tenant compte des différents mécanismes de résistance et de récupération après attaque.

Une autre façon d'adapter la spirale serait de mieux marquer sa tridimensionnalité avec un effet temporel. Positionner la mort de l'arbre au sommet d'une spirale pointant vers le haut pourrait ainsi rappeler que, en milieu naturel et sans intervention humaine, il faut beaucoup de temps et différents facteurs pour aboutir à la mort d'un arbre. Par contre, placer la mort de l'arbre en bas de la spirale permettrait de montrer qu'elle est l'aboutissement naturel (Franklin *et al.*, 1987 ; Holdenrieder & Pautasso, 2014) de l'effet de nombreux facteurs amenant progressivement les arbres vers le dépérissement.

Le rôle des changements climatiques et plus généralement celui des effets anthropiques devraient aussi être accentués, en précisant sur quels facteurs de la spirale ils peuvent agir, au lieu de les considérer comme des facteurs parmi les autres. La spirale pourrait ainsi être utilisée pour comparer les effets potentiels des changements climatiques sur différentes essences forestières (Cleavitt *et al.*, 2021), ou mettre en évidence les principaux effets de l'action humaine (Kneeshaw *et al.*, 2021).

La spirale de Manion pourrait également être utilisée pour mieux expliquer comment les caractéristiques des paysages forestiers, par exemple leur hétérogénéité ou leur fragmentation, influent sur les facteurs prédisposants, déclenchant ou aggravants (Cobb & Metz, 2017 ; Klesse *et al.*, 2021 ; Kneeshaw *et al.*, 2021).

Il serait enfin avisé de tester ou valider de façon statistique l'approche de Manion en mobilisant des méthodes modernes d'analyses de données comme les équations structurales (Haynes *et al.*, 2022) ou les réseaux bayésiens (Radl *et al.*, 2017).

PISTES POUR LA PRÉVENTION ET LA GESTION DES RAVAGEURS ET PATHOGÈNES FORESTIERS

La prévention et la gestion des organismes nuisibles pour les forêts peuvent être sensiblement différentes si on compare les organismes endémiques des organismes envahissants (tableau 1, p. 140), (Nivet, 2018 ; Robin & Desprez-Loustau, 2018 ; Saintonge *et al.*, 2020).

Bien entendu, les mesures de gestion des bioagresseurs endémiques peuvent, à long terme aussi, être utiles contre les envahisseurs devenus endémiques.

Tableau 1 | Inventaire non exhaustif des mesures de gestion s'appliquant aux organismes envahissants et endémiques

Organismes envahissants	Organismes endémiques
Reconnaissance précoce et prévention (listes mondiales de pathogènes et ravageurs, listes EPPO, plantations sentinelles, veille médiatique) (Paap <i>et al.</i> , 2017)	Prévention – éviter les facteurs prédisposants ! Sylviculture de prévention (Marini <i>et al.</i> , 2021)
Mesures phytosanitaires aux frontières (empêcher le transport, contrôle des marchandises avec une histoire d'interceptions de ravageurs exotiques, favoriser la production locale de plantes (Delport, 2018)	
Diversification - minimiser les risques [répartition du risque sur plusieurs essences et provenances (Telford <i>et al.</i> , 2015)] Résistance par association (Jactel <i>et al.</i> , 2020)	
Détection précoce (Ioos, 2018)	Surveillance régulière
Mesures phytosanitaires : éradication, enraiment (Petter & Suffert, 2021)	Mesures phytosanitaires courantes : exploitations sanitaires, piégeages, enlèvement des hôtes alternatifs (Butin, 2019 ; Heydeck <i>et al.</i> , 2016)
Antagonistes et contrôle biologique (Prospero <i>et al.</i> , 2021)	
Conciliation biologique = minimiser les dégâts et conséquences si aucune mesure phytosanitaire n'est efficace (Carroll, 2011)	

CONCLUSIONS

Les agents biotiques jouent un rôle de plus en plus important dans les crises sanitaires forestières, notamment en réponse aux changements globaux. À la lumière de la spirale de Manion, ils font surtout partie des facteurs déclenchants ou aggravants. Toutefois, hors des exemples cités, il n'est pas impossible que quelques agents biotiques puissent aussi être considérés comme des agents prédisposants, encore sous-étudiés, comme par exemple les défoliateurs chroniques (« background herbivory » ; Kozlov & Zvereva, 2017) ou les champignons et bactéries endophytes (Buřkamp *et al.*, 2020). Il faut enfin rappeler que la place des différents agents biotiques dans la spirale de Manion ne doit pas être considérée comme fixe ou immuable mais changeante en fonction des causes et des circonstances des dépérissements. Les pistes d'améliorations que nous proposons pour ce concept et son application pourraient permettre d'aboutir à un cadre plus opérationnel pour comprendre et prévenir les crises sanitaires. Le triangle des maladies ainsi que la spirale de Manion sont des concepts utilisés principalement par les pathologistes forestiers. Comme démontré dans cet ar-

ticle, ils peuvent toutefois aussi être utiles pour expliquer des dépérissements impliquant des insectes. Une refonte majeure et coordonnée de la spirale de Manion pourrait permettre de réconcilier les approches des pathologistes et entomologistes forestiers (Jactel *et al.*, 2020). ■

RÉFÉRENCES

- Amoroso, M.M., Daniels, L.D., Baker, P.J., & Camarero, J.J. (2017). *Dendroecology, Tree-Ring Analyses Applied to Ecological Studies*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61669-8_14
- Bendixsen, D.P., Hallgren, S.W., & Frazier, A.E. (2015). Stress factors associated with forest decline in xeric oak forests of south-central United States. *Forest Ecology and Management*, 347, 40-48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.015>
- Biedermann, P.H.W., Müller, J., Grégoire, J.-C., Gruppe, A., Hagge, J., Hammerbacher, A., Hofstetter, R.W., Kandasamy, D., Kolarik, M., Kostovcik, M., Krokene, P., Sallé, A., Six, D.L., Turrini, T., Vanderpool, D., Wingfield, M.J., & Bässler, C. (2019). Bark Beetle Population Dynamics in the Anthropocene: Chal-

- lenges and Solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(10), 914-924. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.002>
- Brockerhoff, E.G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P.O., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I. D., van der Plas, F., & Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3005-3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- Buřkamp, J., Langer, G.J., & Langer, E.J. (2020). Sphaeropsis sapinea and fungal endophyte diversity in twigs of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in Germany. *Mycological Progress*, 19(9), 985-999. <https://doi.org/10.1007/s11557-020-01617-0>
- Butin, H. (2019). *Krankheiten der Wald- und Parkbäume* (vol. 3). Georg Thieme Verlag. 303 p.
- Carroll, S.P. (2011). Conciliation biology: the eco-evolutionary management of permanently invaded biotic systems. *Evolutionary Applications*, 4(2), 184-199. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00180.x>
- Castello, J.D., Leopold, D.J., & Smallidge, P.J. (1995). Pathogens, Patterns, and Processes in Forest Ecosystems. *BioScience*, 45(1), 16-24. <https://doi.org/10.2307/1312531>
- Cleavitt, N.L., Battles, J.J., Fahey, T.J., & Doorn, N.S. (2021). Disruption of the competitive balance between foundational tree species by interacting stressors in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 109(7), 2754-2768. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13687>
- Cobb, R.C., & Metz, M.R. (2017). Tree Diseases as a Cause and Consequence of Interacting Forest Disturbances. *Forests*, 8(5), 147. <https://doi.org/10.3390/f8050147>
- Delpont, F. (2018). Stratégie et organisation du Département de la santé des forêts pour la surveillance des bioagresseurs émergents en forêt. *Revue forestière française*, 70(6), 669. <https://doi.org/10.4267/2042/70320>
- Enderle, R., Sander, F., & Metzler, B. (2017). Temporal development of collar necroses and butt rot in association with ash dieback. *IForest*, 10(3), 529-536. <https://doi.org/10.3832/ifer2407-010>
- Esperon-Rodriguez, M., Rymer, P.D., Power, S.A., Barton, D.N., Cariñanos, P., Dobbs, C., Eleuterio, A.A., Escobedo, F. J., Hauer, R., Hermy, M., Jahani, A., Onyekwelu, J.C., Östberg, J., Pataki, D., Randrup, T.B., Rasmussen, T., Roman, L. A., Russo, A., Shackleton, C., ... & Tjoelker, M.G. (2022). Assessing climate risk to support urban forests in a changing climate. *Plants, People, Planet*. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10240>
- Fahse, L., & Heurich, M. (2011). Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level. *Ecological Modelling*, 222(11), 1833-1846. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.014>
- Franklin, J.F., Shugart, H.H., & Harmon, M.E. (1987). Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*, 37(8), 550-556. <https://doi.org/10.2307/1310665>
- Grimm, V., & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109(3), 323-334. <https://doi.org/10.1007/s004420050090>
- Grosdidier, M., Scordia, T., Ios, R., & Marçais, B. (2020). Landscape epidemiology of ash dieback. *Journal of Ecology*, 108(5), 1789-1799. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13383>
- Gross, A., Holdenrieder, O., Pautasso, M., Queloz, V., & Sieber, T.N. (2014). *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback. *Molecular Plant Pathology*, 15(1), 5-21. <https://doi.org/10.1111/mpp.12073>
- Haiming, Y., Jinyan, Z., & Tao, Z. (2011). Resilience of Forest Ecosystems and its Influencing Factors. *2011 3rd International Conference on Environmental Science and Information Application Technology ESIAT 2011*, 10, 2201. <https://doi.org/10.1016/j.proenv.2011.09.345>
- Haynes, K.J., Liebhold, A.M., Lefcheck, J.S., Morin, R.S., & Wang, G. (2022). Climate affects the outbreaks of a forest defoliator indirectly through its tree hosts. *Oecologia*, 198(2), 407-418. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05123-w>
- Heydeck, P., Kost, F., Möller, K., Müller, M., Otto, L.-F., & Reike, H.-P. (2016). *Ökologischer Waldschutz: Für eine biozidfreie Waldwirtschaft* (edited by S. Prien). Eugen Ulmer Verlag.
- Hilbert, D., Roman, L., Koeser, A., Vogt, J., & van Doorn, N. (2019). Urban Tree Mortality: A Literature Review. *Arboriculture & Urban Forestry*, 45(5). <https://doi.org/10.48044/jauf.2019.015>
- Hlásny, T., König, L., Krokene, P., Lindner, M., Montagné-Huck, C., Müller, J., Qin, H., Raffa, K. F., Schelhaas, M.-J., Svoboda, M., Viiri, H., & Seidl, R. (2021). Bark Beetle Outbreaks in Europe: State of Knowledge and Ways Forward for Management. *Current Forestry Reports*, 7(3), 138-165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
- Holdenrieder, O., & Pautasso, M. (2014). Wieviel Krankheit braucht der Wald? *Bündner Wald*, (3), 5-10.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1-23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Holusa, J. (2004). Health condition of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. stands in the Beskid Mts. *Dendrobiology*, 51, 11-15.
- Inventaire forestier national (2009). Tempête Klaus du 24 janvier 2009. *L'IF*, 21, 1-12.
- Ios, R. (2018). Les principales méthodes de détection des bioagresseurs de quarantaine (Résumé). *Revue forestière française*, 70(6), 677. <https://doi.org/10.4267/2042/70322>
- Jacquet, J.-S., Bosc, A., O'Grady, A., & Jactel, H. (2014). Combined effects of defoliation and water stress on pine growth and non-structural carbohydrates. *Tree Physiology*, 34(4), 367-376. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu018>
- Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Koricheva, J., Meurisse, N. & Brockerhoff, E.G. (2017). Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports*, 3(3), 223-243. <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0064-1>
- Jactel, H., & Brockerhoff, E.G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10(9), 835-848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x>
- Jactel, H., Desprez-Loustau, M.-L., Battisti, A., Brockerhoff, E., Santini, A., Stenlid, J., Björkman, C., Branco, M., Dehnen-

- Schmutz, K., Douma, J.C., Drakulic, J., Drizou, F., Eschen, R., Franco, J.C., Gossner, M.M., Green, S., Kenis, M., Klapwijk, M.J., Liebhold, A.M., ... & Zalucki, M.P. (2020). Pathologists and entomologists must join forces against forest pest and pathogen invasions. *NeoBiota*, 58, 107-127. <https://doi.org/10.3897/neobiota.58.54389>
- Jactel, H., Jaquet, J.S., Salamens, J.C., & Piou, D. (2011). *Between Scylla and Charybdis, abiotic and biotic drivers of bark beetle infestation*. Proceedings of IUFRO Conference “Novel risks with bark and wood boring insects in broadleaved and conifer forests”, Sopron, Hungary.
- Jactel, H., Moreira, X., & Castagnyrol, B. (2020). Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms and Prospects. *Annual Review of Entomology*, 66(1), 1-20. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041720-075234>
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., & Koricheva, J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(1), 267-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x>
- Jakoby, O., Lischke, H., & Wermelinger, B. (2019). Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle (*Ips typographus*). *Global Change Biology*, 25(12), 4048-4063. <https://doi.org/10.1111/gcb.14766>
- Klesse, S., Abegg, M., Hopf, S.E., Gossner, M.M., Rigling, A., & Queloz, V. (2021). Spread and Severity of Ash Dieback in Switzerland – Tree Characteristics and Landscape Features Explain Varying Mortality Probability. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 645920. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.645920>
- Kneeshaw, D.D., Sturtevant, B.R., De Grandpé, L., Doblaser-Miranda, E., James, P.M.A., Tardif, D., & Burton, P.J. (2021). The Vision of Managing for Pest-Resistant Landscapes: Realistic or Utopian? *Current Forestry Reports*, 7(2), 97-113. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00140-z>
- Kozlov, M.V., & Zvereva, E.L. (2017). Background Insect Herbivory : Impacts, Patterns and Methodology. In: Cánovas, F., Lüttge, V., Mattysek, R. (eds). *Progress in Botany*. Vol. 79, 313-355. Springer. https://doi.org/10.1007/124_2017_4
- Lieutier, F. (2004). Host Resistance to Bark Beetles and Its Variations. 135-180. 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: Springer Science. 569 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2241-8_9
- Manion, P.D. (1981). *Tree Disease Concepts* (edited by Z. de Schauensee). Prentice-Hall. XV + 399 p.
- Marçais, B., Husson, C., Godart, L., & Caël, O. (2016). Influence of site and stand factors on *Hymenoscyphus fraxineus*-induced basal lesions. *Plant Pathology*, 65(9), 1452-1461. <https://doi.org/10.1111/ppa.12542>
- Marçais, B., Husson, C., Caël, O., Dowkiw, A., Saintonge, F.X., Delahaye, L., Collet, C., & Chanderlier, A. (2017). Estimation of ash mortality induced by *Hymenoscyphus fraxineus* in France and Belgium. *Baltic Forestry*, 23(1), 159-167.
- Marini, L., Ayres, M.P., & Jactel, H. (2021). Impact of Stand and Landscape Management on Forest Pest Damage. *Annual Review of Entomology*, 67(1), 1-19. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-062321-065511>
- Mckinney, L.V., Nielsen, L.R., Collinge, D.B., Thomsen, I.M., Hansen, J.K., & Kjær, E.D. (2014). The ash dieback crisis: Genetic variation in resistance can prove a long-term solution. *Plant Pathology*, 63(3), 485-499. <https://doi.org/10.1111/ppa.12196>
- Netherer, S., Kandasamy, D., Jirosová, A., Kalinová, B., Schebeck, M., & Schlyter, F. (2021). Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought. *Journal of Pest Science*, 94(3), 591-614. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01341-y>
- Nivet, C. (2018). Ateliers REGEFOR 2017 « Émergence de bio-agresseurs en forêt : comment identifier et atténuer les risques ? ». *Revue forestière française*, 70(6), 557. <https://doi.org/10.4267/2042/70304>
- Paap, T., Burgess, T.I., & Wingfield, M.J. (2017). Urban trees: bridge-heads for forest pest invasions and sentinels for early detection. *Biological Invasions*, 19(12), 3515-3526. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1595-x>
- Pautasso, M., Schlegel, M., & Holdenrieder, O. (2015). Forest Health in a Changing World. *Microbial Ecology*, 69(4), 826-842. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0545-8>
- Petter, F., & Suffert, M. (2021). Risques de maladies et ravageurs émergents et rôle d’une organisation régionale de protection des végétaux. *A3 - Magazine - Rayonnement du CNRS*, (76), 46-51.
- Prospero, S., Botella, L., Santini, A., & Robin, C. (2021). Biological control of emerging forest diseases: How can we move from dreams to reality? *Forest Ecology and Management*, 496, 119377. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119377>
- Queloz, V. (2016). Les frênes adultes vont-ils aussi mourir? *La Forêt*, 20-22.
- Radl, A., Lexer, M.J., & Vacik, H. (2017). A Bayesian Belief Network Approach to Predict Damages Caused by Disturbance Agents. *Forests*, 9(1), 15. <https://doi.org/10.3390/f9010015>
- Robin, C., & Desprez-Loustau, M.-L. (2018). Émergences de maladies chez les arbres forestiers : Définitions, concepts et recommandations. *Revue forestière française*, 70(6), 569. <https://doi.org/10.4267/2042/70305>
- Rubio-Cuadrado, Á., López, R., Rodríguez-Calcerrada, J., & Gil, L. (2021). Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin. *Managing Forest Ecosystems*, 141-181. https://doi.org/10.1007/978-3-030-63625-8_9
- Saintonge, F.-X., Gillette, M., Blaser, S., Queloz, V., & Leroy, Q. (2021). Situation et gestion de la crise liée aux scolytes de l’Épicéa commun fin 2021 dans l’Est de la France, en Suisse et en Wallonie. *Revue forestière française*, 73(6), 619-641. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.7201>
- Saintonge, F.-X., Husson, C., Goudet, M., Auger-Rozenberg, M.-A., & Marçais, B. (2020). Les bio-agresseurs invasifs dans les forêts françaises : passé, présent et avenir. *Revue forestière française*, 72(2), 119-135. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2020.5314>
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M.,

- Nagel, T.A., & Reyer, C.P.O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature climate change*, 7(6), 395-402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Senf, C., Pflugmacher, D., Zhiqiang, Y., Sebold, J., Knorn, J., Neumann, M., Hostert, P., & Seidl, R. (2018). Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. *Nature Communications*, 9(1), 4978. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07539-6>
- Stroheker, S., Blaser, S., & Queloz, V. (2022). Buchdrucker - Eine Beruhigung der Situation. *Waldschutz Aktuell*, (1/22), 1-3.
- Teale, S.A., Castello, J.D., Stadie, N., & Schröder, A. (2011). Regulators and terminators: the importance of biotic factors to a healthy forest. pp. 81-114. In: J.D. Castello and S.A. Teale (dir.). *Forest Health: an integrated perspective*. Cambridge University Press.
- Telford, A., Cavers, S., Ennos, R. A., & Cottrell, J.E. (2015). Can we protect forests by harnessing variation in resistance to pests and pathogens? *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 88(1), 3-12. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu012>
- Trumbore, S., Brando, P., & Hartmann, H. (2015). Forest health and global change. *Science*, 349(6250), 814-818. <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>
- Wingfield, M.J., Slippers, B., Wingfield, B.D. & Barnes, I. (2017). The unified framework for biological invasions: a forest fungal pathogen perspective. *Biological Invasions*, 19(11), 3201-3214. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1450-0>
- Wong, C.M., & Daniels, L.D. (2017). Novel forest decline triggered by multiple interactions among climate, an introduced pathogen and bark beetles. *Global Change Biology*, 23(5), 1926-1941. <https://doi.org/10.1111/gcb.13554>
- Zhang, L., Rubin, B.D., & Manion P.D. (2011). Mortality: the essence of a healthy forest. pp. 17-49. In: J.D. Castello and S.A. Teale (dir.). *Forest Health: An Integrated Perspective*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974977.003>