

# Capacité invasive d'*Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae) et effet Allee

Mémoire de fin d'études réalisé au Laboratoire de Lutte Biologique et Ecologie Spatiale (LUBIES) de  
l'Université Libre de Bruxelles  
Promoteur : Professeur Jean-Claude Grégoire  
Année académique 2007-2008

Justine JACQUEMIN  
(Justine.Jacquemin@naturalsciences.be)

## Résumé

L'importante capacité de dispersion d'*Ips typographus* est une adaptation essentielle à la découverte de ressources potentielles, disséminées dans le temps et l'espace. A l'émergence, les insectes vont alimenter un réservoir de population formé au-dessus du paysage par l'apport de multiples sources.

Ce travail vise à mieux comprendre deux aspects complémentaires de la migration :

- La dispersion à longue distance, grâce à l'analyse de la structure spatiale du réservoir, qui diminue progressivement avec la distance aux sources. L'approche expérimentale est l'établissement d'un transect de 150 km entre la zone endémique, Bouillon, et une zone dépourvue d'épicéas, la Champagne. Les captures réalisées le long de ce transect montrent que le réservoir est capable de s'avancer bien au-delà de la zone endémique, et de se concentrer localement au niveau de peuplements isolés.
- La dispersion à courte distance, en l'absence de réservoir local. A cette fin, une expérience de lâcher-recapture d'individus marqués a été réalisée dans une zone dépourvue d'épicéas : la Forêt Domaniale de la Perthe, en Champagne-Ardenne. Les résultats de recapture montrent que la dilution des individus émergeant d'une source unique est très rapide, et qu'en l'absence de réservoir, la colonisation de nouvelles ressources est certainement impossible.

**Mots-clés :** dispersion, *Ips typographus*, scolyte, pièges à phéromone, lâcher-recapture

## Abstract

For *Ips typographus*, wide-range dispersal is an important adaptation for finding scattered and unpredictable resources. The dispersing beetles constitute a "reservoir", fed by multiple sources and spread out over the whole landscape.

This study aims to better understand two complementary aspects of migration:

- Wide-range dispersal, through the analysis of the spatial structure of the reservoir, progressively thinning with the distance from main sources of beetles (infested areas). The experimental approach is a 150 km transect between an area of endemicity (Bouillon and the Belgian Ardenne) and a spruce-free area (Champagne). The catches along the transect show that the reservoir spreads out over the landscape, up to 100 km, and that this reservoir is able to re-concentrate locally over isolated spruce stands.
- Local dispersal in the absence of any pre-established reservoir, through a mark-release-recapture experiment in a spruce-free (and beetle-free) area (Forêt Domaniale de la Perthe, Champagne-Ardenne). The recapture rates show that the released population is rapidly thinned out by dispersal: in the absence of any pre-established reservoir, colonization of new resources seems difficult in many instances.

**Keywords :** dispersal, *Ips typographus*, bark beetle, pheromone traps, release-recapture

## Introduction

*Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) est le ravageur le plus important des forêts européennes. Son hôte

principal est l'épicéa (*Picea abies*), et en conditions endémiques il s'attaque à des arbres affaiblis ou des chablis. A la suite d'une catastrophe naturelle, comme une tempête ou une sécheresse prolongée, l'abondance de ressources

peut mener à une explosion démographique, qui dépasse alors le seuil épidémique. Les attaques sont alors tellement nombreuses que les scolytes viennent à bout des défenses des arbres sains, et les tuent (BAKKE, 1983).

L'importante capacité de dispersion de cet insecte est une adaptation essentielle à la découverte de ressources potentielles, particulièrement disséminées et imprévisibles (FORSSE & SOLBRECK, 1985). Les individus émergent de multiples sources, par exemple des épicéas attaqués disséminés dans un massif, constituent un réservoir de population capable de s'étaler au dessus du paysage et qui s'amenuise avec la distance aux foyers. A l'émergence, une fraction des typographes reste à proximité de leur foyer d'origine, ce qui explique l'apparition, d'années en années, de nouveaux foyers à proximité des anciens. D'autres individus en revanche se dispersent très largement et s'attaquent à des nouvelles ressources en recrutant des congénères dans le réservoir. FRANKLIN & GRÉGOIRE (1999) ont montré, par une expérience de lâcher-recapture d'un nombre connu de typographes marqués, que 0,3% des insectes lâchés étaient recapturés dans des pièges sans phéromones et 6% lorsque les pièges étaient munis de phéromones, ce qui confirme le comportement de dispersion de ces insectes. WESLIEN & LINDELÖW (1989) ont également procédé à un lâcher-recapture et ont montré que la majorité (> 99%) des insectes capturés n'étaient pas marqués et venaient donc de sources extérieures. Il y a donc un brassage des populations de scolytes à l'émergence, et formation d'un réservoir peuplé et étendu indispensable à la colonisation de nouvelles ressources disséminées dans le paysage.

L'objectif de cette étude est d'améliorer la compréhension des mécanismes de dispersion d'*Ips typographus*, à deux échelles différentes : d'une part à longue distance, en étudiant la diminution du réservoir de population sur plusieurs dizaines de kilomètres, d'autre part à courte distance, en étudiant la dispersion d'une population lâchée en l'absence de réservoir local.

## Matériel et méthode

### Décroissance du réservoir

Dans la première partie de ce travail, la décroissance du réservoir de population avec la distance aux zones de pessières attaquées a été étudiée grâce à la mise en place d'un transect de 150 km entre Bouillon (les principaux massifs

attaqués en Belgique se trouvent en Ardennes), et la Champagne, quasiment dépourvue d'épicéas. La diminution rapide de la couverture en épicéas en début de transect permet d'observer jusqu'où le réservoir est capable de s'étendre au-delà des principaux massifs, et si celui-ci est capable de se concentrer localement au niveau de ressources disséminées dans le paysage.

Le transect est constitué d'une succession de 19 sites distants d'environ 10 km, situés pour la plupart le long de la départementale 977. En chaque site, 10 pièges-bouteilles distants de 10 à 50 m sont placés sur des arbres, des poteaux d'éclairage ou des pylônes électriques. Les pièges utilisés pour capturer *Ips typographus* sont constitués d'une bouteille en PET découpée et fixée à l'envers sur un support (arbre, poteau,...). Le piège est muni d'un diffuseur de phéromones, constitué d'un sachet en polyéthylène basse densité contenant un morceau de tissu absorbant imbibé de 2 ml d'un mélange de 2-méthyl-3-buten-2-ol (98%, Aldrich®) et de (S)-*cis*-verbenol (95%, Aldrich®). Les proportions du mélange sont de 25 ml de méthylbutenol pour 1 g de *cis*-verbenol. Chaque piège est muni d'un

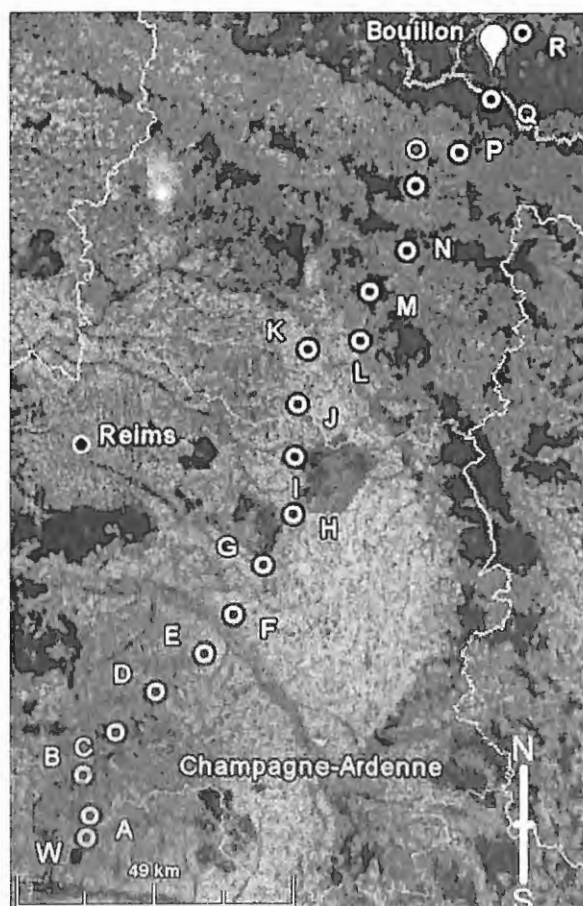


Fig. 1. Sites le long du transect Champagne-Ardenne (image GoogleEarth).

flacon récolteur rempli de liquide de refroidissement à base de monoéthylène glycol. Cette approche expérimentale a été mise en place en juin 2007 par LUBIES (ULB, J.-C. Grégoire, J.-M. Molenberg, J. Flament, S. Puyo) afin d'étudier la structure spatiale du réservoir. Une seconde opération de piégeage a été initiée en 2008, et ce sont ces derniers résultats qui sont développés ici.

La première opération de piégeage de 2008 fut lancée le 20 mars, et renouvelée chaque mois jusqu'au 23 juillet 2008. Les flacons récolteurs sont relevés et remplacés à chaque nouvelle opération de piégeage, et le sachet de phéromones de chaque piège est renouvelé. Des données de piégeages réalisés en Région Wallonne selon le même protocole ont également été utilisées. Ces 5 paires de sites étaient localisées au cœur de la zone endémique et ont permis d'acquérir une connaissance plus fine de la structure interne du réservoir.

Des données complémentaires comme la couverture locale en conifères et épicéas dans des zones tampons de 5 et 10 km autour de chaque site, ont été intégrées afin d'étudier la spécificité de la relation typographe – épicéa.

### Lâcher-recapture

La seconde partie du travail, réalisée en Champagne-Ardenne, visait à analyser la dispersion d'*Ips typographus* en l'absence de réservoir local, et analyser la dilution des effectifs avec la distance à une source unique. Cette mesure de dispersion à courte distance a été réalisée au moyen d'un lâcher-recapture d'un nombre connu (entre 1959 et 2311) de scolytes marqués à la poudre fluorescente, dans une zone exempte d'épicéas et de typographes, et en réalisant une série de piégeages le long de 4 transects (N, S, E, O) de 400 m s'éloignant du point de lâcher. Les pièges utilisés sont identiques à ceux utilisés le long du transect Bouillon-Champagne. Les insectes ont été libérés en 9 lâchers successifs, les 22 et 23 mai 2008. Les pièges ont été relevés le 23 mai en début de soirée, et une seconde fois le 30 mai, afin d'établir le taux de recapture endéans un jour (captures du 23 mai) et endéans une semaine (captures du 23 et du 30 mai cumulées).

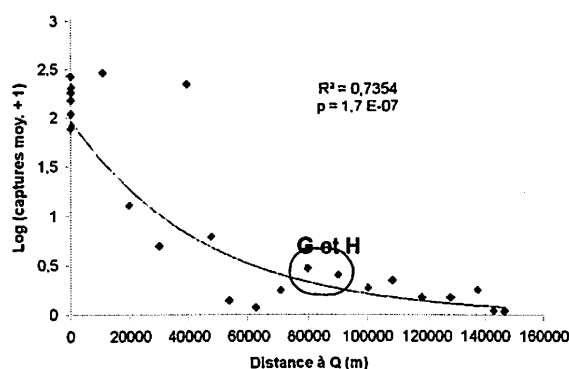
Le long du transect Sud étaient disposées 32 m<sup>3</sup> de grumes fraîches d'épicéas bâchées, pour une expérience ultérieure qui ne sera pas détaillée ici.

## Résultats et discussion

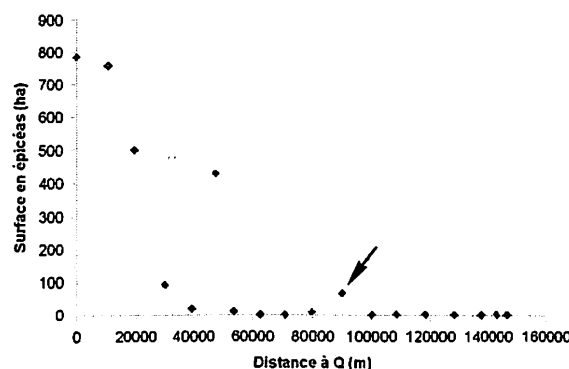
### Décroissance du réservoir

Les données utilisées sont les captures moyennes par site (en valeurs transformées) effectuées du 20 mars au 23 juillet et la distance au site Q (extrémité nord du transect). Les 5 paires de sites de Région Wallonne et les sites Q à W (extrémité sud du transect) sont utilisés. La distance à Q assignée aux sites du réseau wallon est de 0 mètre, car ils sont situés à l'intérieur du réservoir, au même titre que le site Q.

Les données utilisées pour mettre en évidence la diminution de la couverture en épicéas avec l'éloignement au site Q, sont la superficie en épicéas interceptée par une zone tampon de 10 km autour de chaque site, et la distance à Q.



Graph 1. Captures le long du transect Bouillon-Champagne



Graph 2. Superficie en épicéas dans un rayon de 10 km autour de chaque site, en fonction de la distance à Q. La parcelle isolée d'épicéas est indiquée par la flèche.

Le graph 1 montre le large étalement du réservoir le long du transect Bouillon-Champagne, bien au-delà des principaux massifs qui s'avancent seulement sur les 50 premiers kilomètres (graph 2).

Les sites G et H sont situés dans la moitié sud du transect, et jouxtent une parcelle isolée d'épicéas d'environ 70 ha (indiquée par la

flèche). Les derniers massifs importants se situent à plus de 30 km en amont. Les captures effectuées aux sites G et H sont suffisamment importantes pour suggérer que le réservoir, formé en amont, a été capable de se concentrer localement, assez pour qu'une recrudescence locale des effectifs soit décelée par nos pièges.

Un autre résultat intéressant est la mise en évidence d'une corrélation positive entre l'importance des captures réalisées le long du transect et la surface en épicéas interceptée autour de chaque site par une zone tampon de 5 km ( $R^2 = 0,418$  ;  $p = 0,004$ ) et de 10 km ( $R^2 = 0,584$  ;  $p = 0,0002$ ), tandis qu'il n'apparaît pas de corrélation entre l'importance des captures et la surface en conifères (épicéas inclus) interceptée par une zone tampon de 5 km ( $R^2 = 0,168$  ;  $p = 0,091$ ) et de 10 km de rayon ( $R^2 = 0,066$  ;  $p = 0,303$ ) autour de chaque site. Ces résultats posent la question de la capacité de discrimination des essences par *Ips typographus*, que ce soit sur base d'indices visuels comme la silhouette des arbres (BORDEN *et al.*, 1986) ou d'indices olfactifs.

### Lâcher-recapture

#### Taux de recapture

Le taux de recapture endéans un jour est de 4 à 4,8%. Il est de 5,6 à 6,6% endéans une semaine. Ce résultat rejoint le taux de recapture de 6% obtenu par FRANKLIN & GRÉGOIRE (1999), et souligne l'importante dispersion d'une population de typographes à l'émergence et la rapide dilution des effectifs à partir d'une source unique. En l'absence de réservoir local, il sera difficile à un inoculum de s'établir dans son nouveau milieu.

Par ailleurs, 55% des individus marqués recapturés endéans un jour (et 53,5% des individus marqués recapturés endéans une semaine) l'ont été le long du transect Sud. La vitesse du vent, vérifiée à l'aide d'un anémomètre, était quasi nulle et n'explique donc pas ce biais. Le couvert végétal était plus dense au-dessus de ce transect, ce qui a peut-être empêché les insectes de se disperser uniformément au-dessus du paysage. La présence des grumes d'épicéas le long du transect Sud explique peut-être ce biais dans la dispersion : il est probable que des composés volatils émis par les grumes aient été concentrés sous la bâche et aient joué le rôle de stimuli olfactifs pour les insectes, qui auraient alors dirigé préférentiellement leur vol dans cette direction.

### Sex-ratio

Le sex-ratio observé à l'émergence était de 66,1% de femelles, ce qui rejoint la proportion de 66% de femelles déterminée par BOTTERWEG (1982). Nos recaptures montrent en revanche un déséquilibre marqué du sex-ratio, puisque 92,8% des individus marqués recapturés étaient des femelles.

SCHLYTER (1985) a montré une différence selon le sexe dans la réponse aux phéromones chez *Ips typographus* : il semblerait que les mâles ne se posent pas autant que les femelles sur les pièges à phéromones, bien que les deux sexes soient attirés de façon égale. SCHLYTER avance que le *cis*-verbenol jouerait ce rôle inhibiteur (une augmentation de la proportion de *cis*-verbenol dans les pièges à phéromones diminue drastiquement la proportion de mâles capturés). SCHLYTER *et al.*, (1987) ont montré que les femelles se dirigent directement vers les plus hautes concentrations en phéromones, émises par des mâles pionniers dans les chablis, tandis que les mâles ont tendance à atterrir sur les zones voisines non colonisées. Cela permet de réguler la densité de colonisation et de limiter la compétition intraspécifique. Le déséquilibre du sex-ratio observé dans nos recaptures reflète probablement ce phénomène. Un artefact dû à la composition du mélange de phéromones utilisé dans nos pièges est également envisageable.

### Conclusions

L'étude de la dispersion à longue distance est tout à fait complémentaire à l'analyse de la dispersion à plus fine échelle.

Une proportion des insectes se disperse largement à l'émergence, et explore le territoire à la recherche de ressources potentielles, bien au-delà des zones occupées par les massifs attaqués. Ce comportement d'exploration est indispensable à la découverte d'hôtes susceptibles d'être colonisés (arbres affaiblis, chablis...) disséminés dans le paysage et dans le temps. L'analyse des captures effectuées le long d'un transect de 150 km montre que le réservoir de population multi-sources formé dans les principaux massifs attaqués s'étend au-dessus du paysage en s'amenuisant avec la distance aux sources, mais présente une caractéristique indispensable à la colonisation d'une ressource : il est capable de se concentrer localement, afin d'atteindre un effectif suffisant pour venir à bout des défenses de l'hôte. Cette plasticité du réservoir est peut-être due à la perception de stimuli olfactifs émis par les épicéas. Il ressort de notre étude que les arbres isolés, éloignés d'une centaine de

kilomètres des sources du réservoir, ne sont pas attaqués, probablement parce qu'ils n'émettent pas suffisamment de stimuli à eux seuls pour stimuler une concentration locale des effectifs, particulièrement disséminés à une telle distance. En revanche, un peuplement isolé émet assez de stimuli pour générer une recrudescence locale des effectifs. Une perspective intéressante pour cette étude serait de disposer des ressources (grumes fraîches d'épicéas) le long du transect, c'est-à-dire le long du gradient de réservoir de population, et d'observer en dessous de quelle densité de réservoir ces ressources ne sont plus colonisées.

L'étude de la dispersion à courte distance à partir d'une source localisée et en l'absence de réservoir local, montre quant à elle que la dilution des effectifs émergeant d'une source unique est très rapide. L'expérience de lâcher-recapture réalisée en Champagne-Ardenne a permis d'obtenir un taux de recapture de 6%, ce qui montre qu'une partie de la population se disperse largement : ceci rejoint nos observations effectuées dans la première étude. La fraction recapturée répond aux phéromones dès l'émergence : les individus sortant d'hivernation sont donc capables de répondre très rapidement aux phéromones d'agrégation émises par des congénères pionniers, et de coloniser rapidement une ressource. Ceci permet également de coloniser des arbres affaiblis ou des chablis à proximité immédiate des anciens foyers, et d'exploiter au maximum les ressources locales. C'est une adaptation importante pour cet insecte inféodé à des hôtes rares et disséminés dans le temps et l'espace.

La diminution des captures avec la distance au foyer est une observation capitale pour ses implications dans la capacité de colonisation de cette espèce. En effet, en absence de réservoir, la population se dilue à l'émergence à tel point qu'il serait tout à fait impossible pour un individu qui trouve un hôte potentiel de concentrer à nouveau ses congénères dispersés vers celui-ci, même en émettant des phéromones agrégatives. Il s'agit typiquement d'un effet Allee : une population inoculée dans un milieu où l'espèce est inexistante n'est pas capable de s'installer car la densité d'individus est trop basse et ils ont une probabilité faible de se rencontrer. L'inoculum péri-clite alors rapidement et la colonisation du nouveau milieu est impossible (LIEBHOLD & TOBIN, 2008, JOHNSON *et al.*, 2006).

Cette étude à fine échelle de la dispersion suggère également que les scolytes sont capables d'orienter leur vol vers un substrat poten-

tiellement colonisable : le transect Sud, le long duquel des grumes fraîches bâchées étaient disposées, a le plus de captures à son actif. Les scolytes pourraient donc être capables d'identifier les stimuli olfactifs émis par un hôte potentiel, et de diriger leur dispersion dans sa direction.

#### Références

- ANDERBRANT O., SCHLYTER F., LÖFQVIST J. 1988. Dynamics of Tree Attack in The Bark Beetle *Ips typographus* under Semi-Epidemic Conditions, 35-49 In : Payne T.L. and Saarenmaa H. (Eds.), Proceedings of the IUFRO Working Party and XVII International Congress of Entomology Symposium, "Integrated Control of Scolytid Bark Beetles", Vancouver, B.C., Canada
- BAKKE A., 1983. Host tree and bark beetle interaction during a mass outbreak of *Ips typographus* in Norway. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 96: 118-125
- BORDEN J.H., HUNT D.W.A., MILLER D.R., Slessor K.N., 1986. Orientation in forest Coleoptera: an uncertain outcome of responses by individual beetles to variable stimuli, 97-109. In: T.L. Payne, M.C. Birch, J.S. Kennedy, Eds. *Mechanisms in Insect Olfaction*. Clarendon Press, Oxford
- BOTTERWEG P.F., 1982. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 94: 466-489
- BYERS J.A., 1996. An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecological Modelling*, 91: 57-66
- FORSSE E. & SOLBRECK C., 1985. Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 100: 47-57
- FRANKLIN A., GRÉGOIRE J.-C., 1999. Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones. *Annals of Forest Science*, 56: 591-598
- JOHNSON D.M., LIEBHOLD A.M., TOBIN P.C., BJØRNSTAD O.N., 2006. Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature*, 444: 361-363
- LIEBHOLD A.M., TOBIN P.C., 2008. Population Ecology of Insect Invasions and Their Management. *Annual Review of Entomology*, 53: 387-408
- SCHLYTER F., 1985. Aggregation pheromone system in the bark beetle *Ips typographus*. Dissertation, University of Lund, Sweden
- SCHLYTER F., BYERS J.A., LÖFQVIST J., 1987. Attraction to pheromone sources of different quantity, quality, and spacing: density-regulation mechanisms in bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology*, 13(6): 1503-1523
- WESLIEN J. & LINDELÖW Å., 1989. Trapping a local population of spruce bark beetles *Ips typographus* (L.): Population size and origin of trapped beetles. *Holarctic Ecology*, 12: 511-514