

LES MÉCANISMES DE RÉSISTANCE DES ARBRES AUX AGRESSIONS D'AGENTS BIOTIQUES :

leur utilisation dans l'optique du
maintien de la qualité des
écosystèmes forestiers

Le forestier sait depuis toujours le rôle néfaste joué dans certaines conditions par divers agents biotiques, dont les champignons inférieurs et les insectes, sur les arbres qu'il affectionne. Rappelons seulement que ces organismes effectuent là leur travail bénéfique de transformateurs de la matière vivante ou de décomposeurs dans les écosystèmes où ils participent à l'indispensable recyclage de la matière organique. La plupart du temps, ils y remplissent leur fonction sans que leur présence soit notée. Dans quelques cas seulement, et en particulier lorsque l'on veut atteindre des objectifs de production ou de protection, l'explosion des populations de ces hôtes devenus indésirables peut conduire à des situations dommageables. Les forêts perdent alors en valeur et, pour des raisons économiques, le forestier s'interroge. En gardant présent à l'esprit la notion de qualité, propriété intrinsèque du système indépendante des conditions économiques du moment, plusieurs approches sont possibles en protection forestière.

Pour tenter d'éclaircir la situation en se plaçant délibérément aux deux extrémités du spectre actuel des travaux, posons les questions suivantes ayant trait l'une au fonctionnement du végétal, l'autre à celui de l'écosystème :

- Quels sont les mécanismes de défense propres au végétal lui permettant de freiner l'invasion d'un ravageur ou d'un pathogène ? L'analyse correspondante se situera au niveau cellulaire et moléculaire.
- Quels exemples de gestion forestière a-t-on tenté de mettre en œuvre pour réduire les attaques et renforcer la résistance des arbres survivants aux agressions ? On examinera alors une tentative de stratégie sylvicole.

(Photo : A. Delvaux)

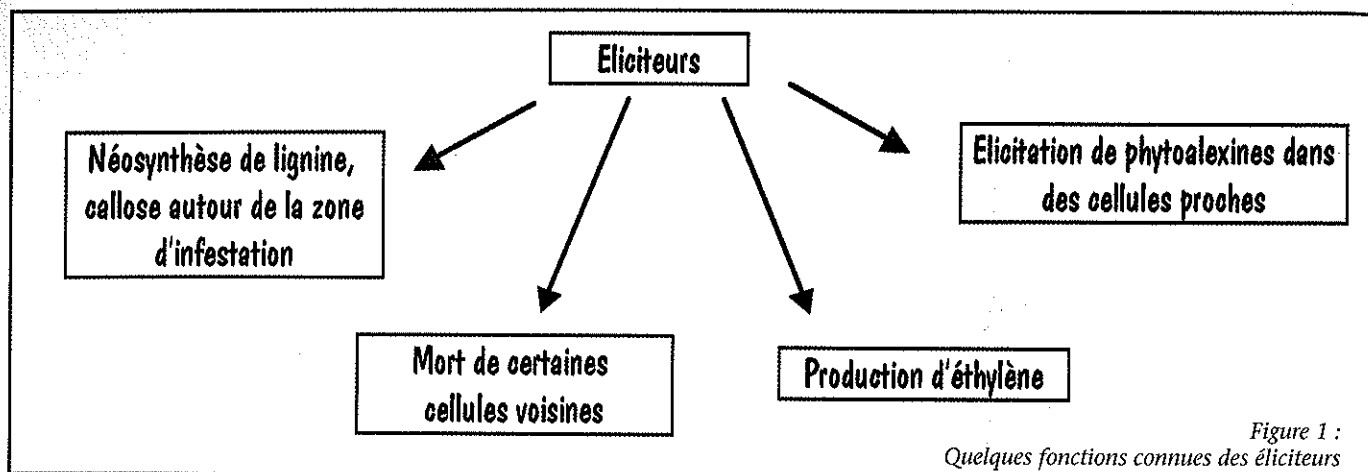
A PROPOS DES MÉCANISMES DE DÉFENSE DES VÉGÉTAUX

L'intrusion d'un agent pathogène dans un végétal déclenche chez ce dernier l'entrée en jeu de procédés défensifs. Plusieurs types de barrières physiques (poils, trichomes, papilles, liège, lignines...) peuvent intervenir

avec succès. Cependant, les mécanismes chimiques de défense paraissent jouer le rôle le plus important. On distingue deux types de *défenses chimiques*, la défense constitutive et la défense induite.

La *défense constitutive* est basée sur une présence permanente de composés du métabolisme secondaire non prévus à cet effet et ayant une action générale

non spécifique contre un agresseur. Cette action peut être due à divers types moléculaires comme les polyphénols, par exemple des tanins. La *défense induite* (« short term induced defense ») consiste en une élaboration de molécules spécifiques en réponse à l'attaque. Elle peut elle-même être *systémique*, c'est à dire contrôlée et agir à distance sans provoquer de mortalité de cellules sécrétrices ou *hypersensible*.



Elle est alors incontrôlée, d'action locale et provoque des mortalités cellulaires.

Un exemple d'entrée en jeu de défense constitutive est constaté chez les résineux lors d'attaques de scolytes. Le forage de galeries par l'insecte sectionne des canaux résinifères. Cette blessure mécanique provoque un écoulement de résines préexistantes sous pression. L'expérience montre vite que cette réaction passive a une efficacité douteuse dans le rejet de l'agresseur. Les divers tanins et polyphénols inclus dans la résine paraissent surtout exercer leurs actions plus ou moins toxiques contre les champignons phytopathogènes dont l'insecte est éventuellement vecteur. Dans les feuilles de Peupliers consommées par des chrysomèles, plusieurs molécules comme la deltoïdine et la tremulacine exercent leurs fonctions répulsives contre l'insecte. Si ce système s'avère en partie efficace contre les chrysomèles ou les oiseaux, il ne l'est plus contre les hémiptères. Tout dépend donc de la nature de l'agresseur...

Ces approches correspondent aux travaux désormais classiques de RAFFA [1-2], BERRYMAN, NEF [3-4], ROWEL-RAHIER, AUGUSTIN etc... Plus généralement, leur mise en œuvre était destinée à trouver des facteurs sensés traduire, en l'état actuel de nos connaissances, des sensibilités différentielles des arbres aux attaques, sans négliger d'ailleurs d'examiner simultanément l'influence de stress hydriques ou salins sur l'expression de cette sensibilité, dans l'espoir de remonter jusqu'aux facteurs génétiques permettant le contrôle et l'expression de ces sensibilités relatives.

NATURE DES MÉCANISMES DE DÉFENSE

En examinant une coupe dans les tissus d'un pin ayant subi une attaque de scolytes infestés par des champignons, on constate, en plus de la manifestation quasi immédiate de la défense constitutive, une imprégnation tissulaire supplémentaire progressive correspondant à une coûteuse néosynthèse de résine dans diverses cellules dont des cellules parenchymateuses ne

déployant habituellement pas cette fonction lorsque les tissus ne sont pas lésés.

Des travaux récents ont contribué à mieux connaître les détails intimes des fonctionnements cellulaires en analysant les mécanismes sous jacents. Dans un premier temps, ils s'adressent surtout, pour des raisons évidentes de facilité d'expérimentation, à des plantes herbacées attaquées par des champignons plutôt qu'à des arbres.



Ils ont permis de commencer à décrypter les premiers signaux biochimiques et les premiers contrôles génétiques.

Lorsqu'un champignon pathogène se fixe sur une cellule, ses enzymes attaquent la paroi cellulaire : des hydrolases fongiques (endopolygalacturonases par exemple) découpent celle-ci en fragments d'oligogalacturonides.

Simultanément, des glucanases et des chitinases végétales stimulées par l'agression parasitaire libèrent des glucanes et des oligomères de chitine en dégradant la paroi fongique. Ces débris moléculaires sont appelés *éliciteurs* (to elicit = provoquer). Ces exoéliciteurs d'origine fongique et endoéliciteurs d'origine végétale coopèrent pour provoquer une réponse défensive locale. L'apparition de chaque type

d'élécuteur résulte de l'action d'une enzyme différente. Ils vont accomplir simultanément plusieurs fonctions : certains tuent des cellules voisines pour limiter rapidement le champ de l'infestation, d'autres provoquent une synthèse accélérée de lignine ou de callose pour renforcer les barrières mécaniques formant cal autour de la zone nécrotique (Fig. 1). Diverses chitinases peuvent être synthétisées pour dégrader la chitine des parois fongiques. Une synthèse d'éthylène, hormone végétale de croissance, peut

des lipoconjugués, des protéinases, des glycopeptides, des acides gras, etc. Chez les champignons de genre *Phytophthora*, des protéines de taille modeste (98 acides aminés.) appelées élicitines sont synthétisées. Elles pénètrent dans la plante par les racines, transitent via les flux de sève et s'accumulent dans les feuilles.

On peut comparer la fonction des phytoalexines à celles des antibiotiques. Elles s'accumulent en forte concentration autour de la zone lésée

leur spectre d'activité est large, incluant bactéries et champignons. Un point important est à noter : les plantes ne stockent pas ces substances de défense ; elles sont synthétisées chaque fois que nécessaire. Leur nature chimique est des plus variées : composés phénoliques (isoflavonoïdes, coumarines, stilbènes...), des terpénoïdes etc. Un autre mécanisme enfin consiste en la production de substances inhibant les enzymes protéolytiques de l'agresseur, protégeant ainsi la plante de la consommation.



aussi avoir lieu mais, surtout, ils envoient des signaux aux noyaux des cellules avoisinantes restées vivantes pour déclencher, via l'apparition d'ARN messagers, la synthèse de métabolites secondaires appelés *phytoalexines*.

Au plan chimique, les éliciteurs ne sont pas exclusivement constitués par des oligosaccharides. Ils incluent aussi

et bloquent l'expansion de l'envahisseur. Les phytoalexines constituent un « défi analytique ». En effet, avant l'infestation, elles sont indétectables dans la plante. Ces molécules sont synthétisées en quelques heures (il ne faut que de 1 à 8 heures pour obtenir dans le soja une concentration inhibant la croissance fongique). Leurs zones de formation sont localisées autour des points d'infection. Enfin,

Les blessures de cet hêtre ne le tueront peut-être pas mais entacheront certainement sa valeur marchande : la progression des champignons au sein du tronc sera limitée au prix de disgracieuses colorations...
(Photo : B. Stassen)



Les scolytes et les ips, des bestioles de quelques millimètres à peine, capables de tuer en quelques semaines un arbre presque centenaire ; se développant généralement au sein même des tissus conducteurs situés juste sous l'écorce, ils privent l'arbre de ses ressources alimentaires.

(Photo : L. Nef)

non infestés et peut persister plusieurs mois après l'infestation initiale. Chez le tabac par exemple, cette résistance est coordonnée à l'expression de 9 familles de gènes codant pour de protéines de pathogénicité dites P.R. ou « Pathogenesis Related ». Leurs fonctions métaboliques sont inconnues et leur présence est concomitante à un état de stress, le rapport causal entre les deux phénomènes restant mystérieux. Elles ont comme caractéristiques, outre leur faibles P.M. (8 à 50 Kd), d'être stables en pH acide, restant solubles alors que la plupart des autres protéines végétales sont dénaturées. Enfin, elles sont résistantes aux enzymes protéolytiques endo ou exogènes et manifestent une grande spécificité de substrat. On en connaît actuellement 5 familles (PR 1 à PR 5). Par exemple, les PR 3 sont des 1-3 glucanases catalysant la dégradation de polysaccharides des parois cellulaires fongiques en oligomères de 2 à 6 résidus de glucose.

L'EMPLOI DE TECHNIQUES SYLVICOLES DANS LE MAINTIEN DE LA QUALITÉ DES FORÊTS

L'un des problèmes posés au gestionnaire de l'écosystème forestier consiste à réduire les pertes dues aux attaques d'insectes et de leurs champignons associés. Le forestier doit en effet conserver une valeur optimale au stock sur pied. Parmi les techniques à

Pour certains auteurs, les phytoalexines seraient des métabolites secondaires généraux engendrés par des stress affectant les plantes, stress aussi divers que des blessures mécaniques, le gel, de hautes teneurs en U.V., l'application de fongicides, de sels de métaux lourds, la présence d'éthylène ou d'acide salicylique etc. Il reste que, malgré la synthèse de phytoalexines, diverses plantes sont encore sensibles aux attaques. Ceci peut résulter soit d'une concentration insuffisante en phytoalexine pour contenir l'invasion, soit de la présence de pathogènes

capables de détoxifier ces molécules en les dégradant.

Notion de résistance acquise

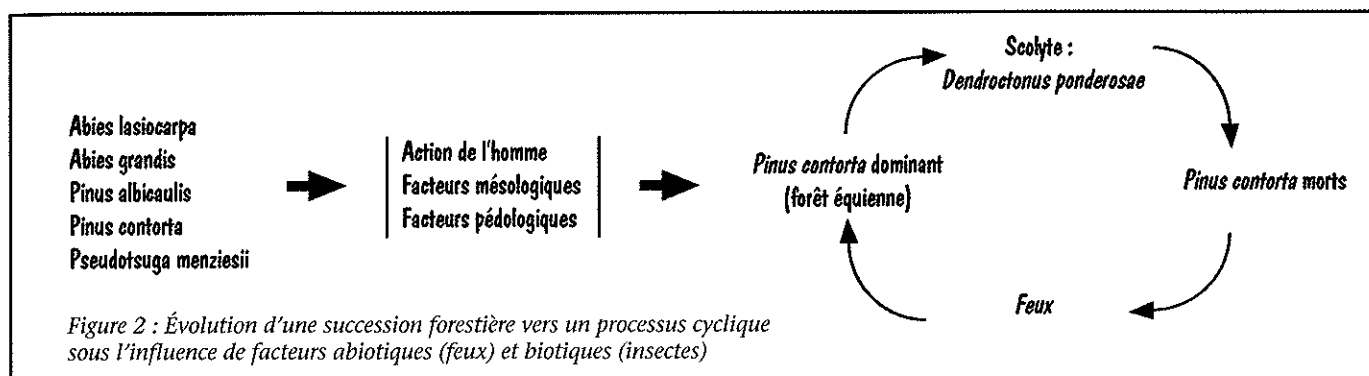
Des plantes infestées par un agent nécrosant développent un état de résistance à des infections ultérieures par divers micro organismes tels que virus, bactéries, champignons. Ce phénomène d'immunisation non spécifique est appelé S.A.R. (« Systemic Acquired Resistance »). Cette résistance s'étend aux tissus

1 Phloème : Le phloème est un tissu situé juste sous l'écorce des arbres. Responsable du transport de la sève élaborée, il regorge de substances nutritives.

sa disposition, l'éclaircie est l'une de celles pouvant éventuellement être employée pour limiter les dégâts. Intéressons nous à certaines forêts naturelles de l'ouest américain dont la conservation pose problème. Ainsi, dans le nord de l'Utah, le Montana ou l'Idaho, d'immenses forêts de *Pinus contorta* (« lodgepole pine ») couvrant 8,6 millions d'hectares sont attaquées par *Dendroctonus ponderosae*, le « Mountain pine beetle », auquel l'essence est très sensible. Cette essence

D. ponderosae attaque préférentiellement les pins aux troncs épais âgés d'environ 80 ans. Ils ont souvent un phloème¹ épais et des canaux résinifères de diamètre réduit. Ces facteurs favorisent le développement larvaire de l'insecte en offrant de bonnes conditions nutritionnelles et d'habitat. Dans la pratique, bien des paramètres interviennent dans le choix des tiges attaquées. Par exemple, les scolytes sélectionnent de préférence les arbres de 60 à 80 ans au phloème

l'altitude, en relation avec les froids plus intenses ralentissant le développement larvaire. Dans les peuplements favorables, lorsque le diamètre des tiges dépasse 25 cm à 1,50 mètre de hauteur, le nombre d'attaques augmente considérablement. Il en résulte une croissance rapide des populations de scolytes. Les descendants ainsi produits tueront eux même de nouveaux arbres et l'on augmente rapidement les stocks de bois morts sur pied. Les feux détruisent alors ces stocks, créant

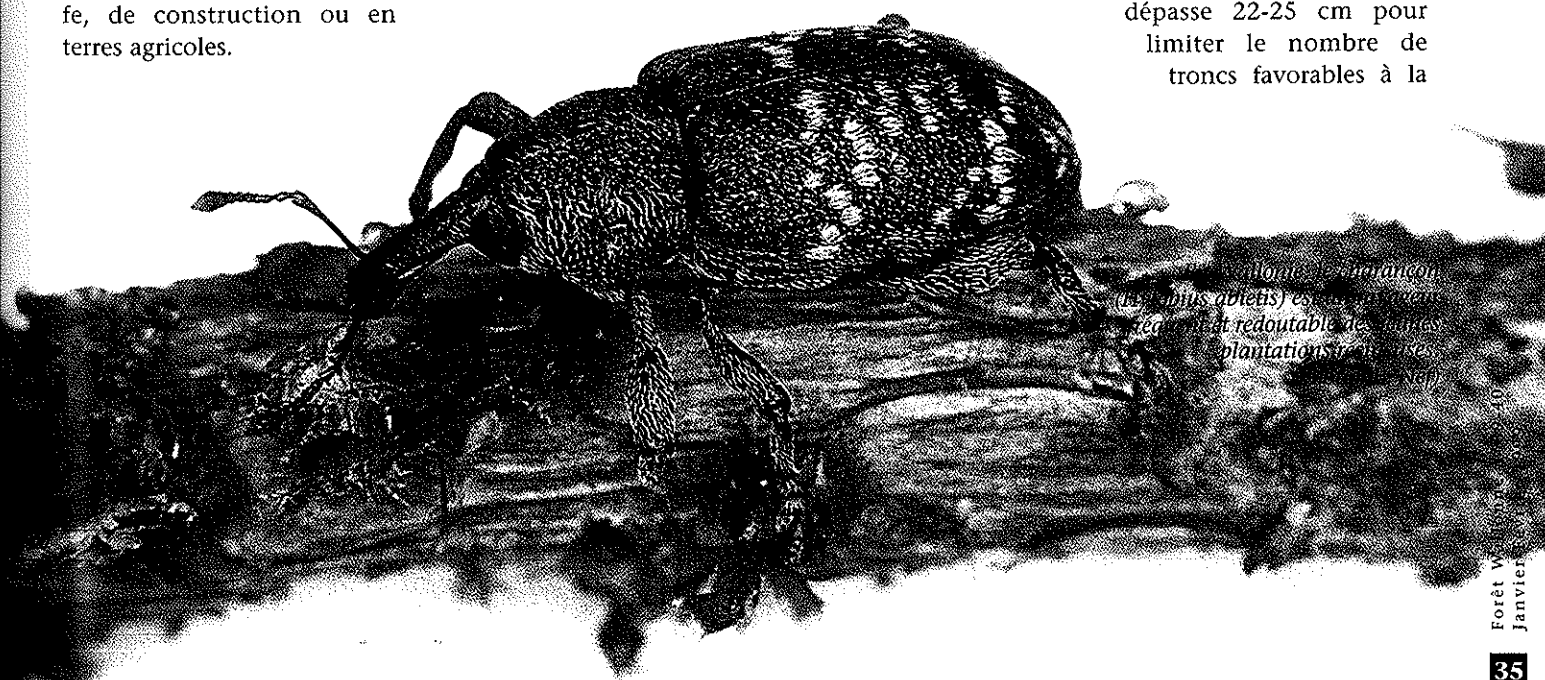


possède une croissance rapide, survit facilement sur sols pauvres et supporte de fortes intensités lumineuses. Au plan phytosociologique, dans les séries où elle domine, elle vit en association avec d'autres résineux coexistant d'abord en sous étage comme *Abies lasiocarpa*, *A. grandis* ou le sapin de Douglas (fig.2). Ceux ci remplaceront progressivement le *contorta* en 150 ou 200 ans. Dans de nombreuses forêts, l'homme a favorisé la domination de ce dernier en défrichant des surfaces étendues favorables à la croissance du lodgepole pine pour assurer ses besoins en bois de chauffage, de construction ou en terres agricoles.

nutritif d'environ 3 mm d'épaisseur. Ces conditions sont souvent rencontrées pour des densités de peuplement allant de 100 à 250 tiges à l'hectare. Si, dans des parcelles de sol et d'exposition analogues, la densité atteint ou dépasse 1250 tiges à l'hectare, l'épaisseur du phloème s'abaisse à 2 mm, valeur moins favorable à la croissance des larves. Par suite, le nombre de descendants produits diminue et les attaques ultérieures en sont d'autant réduites. Les probabilités d'attaques diminuent aussi

des éclaircies favorables à la croissance des jeunes *contorta*. Le scolyte modifie donc l'évolution floristique normale de l'association végétale en orientant une succession linéaire destinée à aboutir avec le temps au stade climax vers une succession cyclique dans laquelle le feu et l'insecte jouent des rôles prépondérants.

Pour tenter de résoudre ce problème, des essais d'éclaircies sélectives ont par suite été conduits par G. AMMAN et ses collaborateurs [5-6]. Ils consistent à couper sélectivement les tiges dont le diamètre à 1,50 m dépasse 22-25 cm pour limiter le nombre de troncs favorables à la



Alors que le charron (le pinus abietis) est un arbre qui est redoutable des autres plantations (greenhouse).

reproduction de l'insecte. Les scolytes sont alors obligés de reporter leurs attaques sur des arbres chétifs à faible croissance, au phloème mince à qualité nutritionnelle réduite. Leur mortalité larvaire devient élevée. Par ailleurs, les arbres coupés de gros diamètre ont une valeur commerciale et peuvent, dans certains cas, être vendus. La coupe favorise la croissance ultérieure des tiges restantes en diminuant la compétition entre tiges peuplant une même parcelle. Dans un premier temps, l'éclaircie favorise l'efficacité d'expression des mécanismes naturels de résistance des arbres. Il existerait d'ailleurs une aire basale minimale ($34\text{m}^2/\text{ha}$) en dessous de laquelle la mortalité des arbres dues au scolyte diminuerait. Dans un second temps, par suite de l'augmentation ultérieure de diamètre des tiges, se posera alors la question de savoir quand renouveler l'éclaircie.

On pense ainsi gagner sur deux tableaux : augmenter la probabilité de survie des arbres et diminuer la croissance des populations du ravageur. Les calculs économiques, tous facteurs pris en compte, indiquent que la valeur du bois coupé ne couvre pas forcément tous les frais engagés dans ces régions à faible densité d'habitants. Il n'en reste pas moins que, à valeur égale du bois restant, la qualité forestière s'améliore, en évitant l'accumulation de bois morts et en conservant les tiges de potentiel. L'esthétique du paysage y gagne comme la santé de la forêt.

Pour être généralisables, de telles approches méritent réflexion avant développement. Elles doivent inclure une analyse détaillée des poids respectifs des divers paramètres, stationnels, climatiques, sylvicoles, biologiques, économiques... Par suite, en leur état actuel, ces tentatives ne sont pas directement transposable à l'Europe pour des raisons variées (densités importantes de populations sur ce continent, étendues relativement réduites des surfaces forestières, gestion soutenue de nos forêts). Elles invitent cependant à réfléchir à la mise en œuvre de méthodes globales de gestion de l'écosystème en vue de diminuer l'ampleur de l'impact de certains ravageurs.

Jean LÉVIEUX

Bibliographie

- [1] RAFFA (K.F.), 1994 - Induced defense reactions in conifer-bark beetle systems. pp.246 - 275 in « Phytochemical inductions by herbivores », D.W. TALLAMY et M.J. RAUPP eds. Wiley and Sons, Inc., N.Y.
- [2] RAFFA (K.F.) et KLEPZIG (K.D.), 1992 - Tree defense mechanisms against fungi associated with insects, pp.355 - 389. in « Defense mechanisms of woody plants against fungi », R.A. BLANCHETTE et A.R. BIGGS eds., Springer Verlag, N.Y.
- [3] NEF (L.), 1989 - Recherches récentes sur la résistance des arbres envers les insectes phytophages. C.R. du symp. « Invertébrés de Belgique », pp.227-232
- [4] NEF (L.), 1994 - Estimation de la vulnérabilité des pessières aux attaques d'*Ips typographus* L. à partir des caractéristiques stationnelles. Silva Belgica, 101 (4) : 7-14
- [5] AMMAN G.D. et BAKER B.H., 1972 - Mountain pine beetle influence on lodgepole pine stand and structure. J. Forestry, 70 : 204-209.
- [6] AMMAN G.D., MCGREGOR M.D., CAHILL D.B. et KLEIN W.H. 1977 - Guidelines for reducing losses of lodgepole pine to the mountain pine beetle in unmanaged stands in the Rocky Mountains. USDA Forest Service, Gen. tech. Rep., INT 36, 19 pp.

Quelques références à consulter...

- BARTHOD (C.), 1994 - Sylviculture et risques sanitaires dans les forêts tempérées. 1ère partie. Revue Forestière Française, XLVI (6) : 609-628
- BARTHOD (C.), 1995 - Sylviculture et risque sanitaires dans les forêts tempérées. 2ème partie. Revue Forestière Française, XLVII (1) : 39-53
- BARZ (W.), DANIEL (S.), HINDERER (W.), JAKES (U.), KESSMANN (M.), KÖSTER (J.), OTTO (C.) et TIEMANN (K.), 1988 - Elicitation and metabolism of phytoalexins in plant cell cultures, pp. 178-198 in « Applications of plant cell and tissue culture. Y. TAMADA edit., Wiley, Chichester.
- COTE (F.) et HAHN (M.G.), 1995 - Oligosaccharins : Structure and signal transductions (Review). Plant molecular Biology, sous presse.
- DRON (M.), GEFROY (V.), ADAM-BLONDON (A.F.), 1995 - Chez les plantes aussi des gènes font de la résistance. La Recherche, 26 : 462-463
- HEYMANS (P.), DELIGNE (J.) et NEF (L.), 1983 - Influence des facteurs génétiques et environnementaux sur la résistance des peupliers aux attaques de *Gypsonoma aceriana* Dup. Med. Fac. Landbouw. Rijksuniv. Gent, 48 (2) : 293-302
- LAMB (C.J.), 1994 - Plant diseases resistance genes in signal perception and transduction. Cell, 76 : 419-422
- LAMB (C.J.), LAWTON (M.A.), DRON (M.) et DIXON (R.A.), 1989 - Signals and transduction mechanisms for activation of plant defenses against microbial attack. (Review). Cell, 56 : 215-224
- Mc GREGOR (M.D.) et COLE (D.M.), 1985 - Integrating management strategies for the

Mountain pine beetle with multiple-resource management of Lodgepole Pine forests. U.S.D.A. Forest Service, Intermountain Forest and Range exp. Stn., Gen. Rep. INT-174, 68 pp.

MELLER (Y.), 1994 - Des protéines qui défendent les plantes. La Recherche, 25 : 334-335

PERNOLLET (J.C.), 1994 - Les élicites, alliées des plantes contre les parasites. La Recherche, 25 : 82-84

RAJNCHAPPEL - MESSAI (J.), 1988 - La stimulation des défenses des plantes. Biofutur, avril 1988, 21-29

RICCI (P.), 1989 - L'induction de la réaction de défense chez les plantes. C.R. Acad. Agr. France, 75 : 65-72

SARTWELL C. et STEVENS R.E., 1975 - Mountain pine beetle in ponderosa pine, prospects for silvicultural control in second-growth stands. J. Forestry, 73 : 136-140.

STINTZI (A.), HEITZ (T.), PRASAD (V.), WIEDEMANN-MERDINOGLU (S.), KAUFFMANN (S.), GEOFFROY (P.), LEGRAND (M.) et FRITIG (B.), 1993 - Plant « pathogenesis-related » proteins and their role in defense against pathogens. Biochimie, 75 : 687-706

WARING (G.L.) et COBB (N.S.), 199 ? ? ? - The impact of plant stress on herbivore population dynamics. pp. 167-226 in « Insect plant Interactions » ; vol. IV, à compléter

WATERS (W.E.), STARK (R.W.) et WOOD (D.L.), 1985 - Integrated pest management in pine-bark beetle ecosystems, John Wilmeys and Sons, N.Y., 256 pp.

YOSHIKAWA M. et TAKEUCHI Y., 1991 - Molecular aspects of elicitation of host defense reactions, pp. 165-177 in « Molecular strategies of pathogens and host plants ». S. PATIL, S. OUCHI, D. MILLS et C. VANCE eds., Springer Verlag, N.Y.

