



HAL
open science

Influence et rôle de deux facteurs biotiques (*Viscum album* L. et Scolytidae) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.)

Marion Gillmann

► To cite this version:

Marion Gillmann. Influence et rôle de deux facteurs biotiques (*Viscum album* L. et Scolytidae) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Sciences du Vivant [q-bio]. 2010. hal-02819636

HAL Id: hal-02819636

<https://hal.inrae.fr/hal-02819636>

Submitted on 6 Jun 2020

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

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

Master 2 Écologie Fonctionnelle, Comportementale et Évolutive

Année 2009-2010

Université de Rennes 1

U.F.R Sciences de la Vie et de l'Environnement

Campus de Beaulieu – Bâtiment 13

263 avenue Général Leclerc – 35042 Rennes cedex



Influence et rôle de deux facteurs biotiques (*Viscum album* L. et Scolytidae) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.)

Marion GILLMANN

Mémoire de Master 2 Recherche

Soutenu publiquement le : 14/06/2010
à l'Université de Rennes 1, UFR SVE

Stage effectué du 04/01/2010 au 02/07/2010

Sous la direction de :

Hendrik Davi, chargé de recherches & Maxime Cailleret, doctorant
INRA PACA

UR 629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

Domaine Saint-Paul, Site Agroparc

84914 Avignon cedex 9

Remerciements

Mes sincères remerciements vont à Hendrik Davi pour m'avoir encadré (pour la deuxième fois !!) lors de ce stage, pour ses remarques et discussions instructives et enrichissantes, et bien sûr pour sa bonne humeur. Mais aussi à Thomas Boivin qui a « éclairé » certains points entomo lors de la correction du rapport.

Je tiens particulièrement à remercier Maxime Cailleret, pour son aide, sa disponibilité et sa patience lorsque je lui demandai des explications. Mais aussi pour ses remarques pertinentes et constructives lors de l'écriture des scripts sous R (!!) et la correction de ce rapport de stage.

Merci également à Nicolas Mariotte et William Brunetto pour le travail effectué sur le terrain, et pour les bons moments partagés sur le transect en courbe de niveau au Ventoux, mais aussi dans les gîtes lors de nos 3 jours passés en Issole et Vésubie (avec le fameux canadien qu'on attendait plus !!).

Je tiens aussi à remercier Alain Chalon, pour ses remarques pertinentes et son aide lors de la mise en place de mon échantillonnage, et Henri Picot, pour la construction des pièges. Je remercie également Myriam Siegwart et Jean-Claude Martin pour leurs conseils et le prêt de matériel pour les scolytes.

Je remercie Louis-Michel Nageleisen, du département de santé des forêts, et Lilian Micas, de l'office national des forêts, d'avoir fait le déplacement pour me permettre d'avoir une formation solide sur la reconnaissance et l'identification des scolytes.

Un grand merci à l'ensemble du personnel de l'unité URFM sans exception (Chercheurs, techniciens et agents administratifs), pour leur aide, leur disponibilité et l'ambiance d'équipe inoubliable. Je remercie également tous les autres stagiaires de M2 (tous dans la même galère !!) et les thésards(es) pour leur gentillesse et leur convivialité.

Je remercie également mes encadrants de l'Université de Rennes 1 qui ont accepté que je puisse réaliser mon stage de Master 2 à l'INRA d'Avignon.

Enfin, je remercie tous mes proches de m'avoir entouré et de m'avoir aiguillé sur certains points du rapport qui ne leur était pas clair.

Table des matières

Remerciements

1 – Introduction	5
2 – Matériel et méthodes	
2.1. Le site d'étude	8
2.2 Les espèces étudiées	8
2.2.1 Le Sapin pectiné	8
2.2.2 Le gui	9
2.2.3 Les scolytes	9
2.3 Les méthodes d'échantillonnage	10
2.3.1 Analyse dendrochronologique	10
2.3.2 Échantillonnage et analyse des boules de gui	11
2.3.3 Échantillonnage et identification des différentes espèces de scolytes du Sapin pectiné	12
2.3.4 Mise en place de dispositif de piégeage pour l'étude des communautés d'insectes des peuplements déperissants du Mont-Ventoux	13
2.4 Analyse des données	14
2.4.1 Le gui	14
2.4.1.1 <i>Relation entre le diamètre et la biomasse de la boule de gui en lien avec sa classe d'âge</i>	14
2.4.1.2 <i>L'effet de la biomasse de gui sur la croissance de l'arbre</i>	14
2.4.2 Les scolytes	14
2.4.2.1 <i>Diversité et abondances</i>	14
2.4.2.2 <i>L'impact des scolytes sur la croissance des arbres</i>	15
2.4.2.3 <i>Le suivi temporel des communautés d'insectes par piégeage</i>	15
3 – Résultats	15
3.1 Le gui	15
3.1.1 Relation entre le diamètre et la biomasse de la boule de gui en lien avec sa classe d'âge	15
3.1.2 L'effet de la biomasse de gui sur la croissance de l'arbre	16
3.2 Les scolytes	17
3.2.1 Diversité et abondances	17
3.2.1.1 <i>Localisation spatiale le long du transect et sur l'arbre</i>	17
3.2.1.2 <i>Le sexe-ratio</i>	18
3.2.1.3 <i>Les organismes associés aux scolytes</i>	18
3.2.1.4 <i>Les différences entre le transect en courbe de niveau (1100m) et la placette Dvx5 (1340m)</i>	18
3.2.1.5 <i>Les cortèges d'espèces de scolytes selon le stade de déperissement de l'arbre</i>	19
3.2.2 L'impact des scolytes sur la croissance des arbres	19
3.2.3 Le suivi temporel des communautés d'insectes par piégeage	20
4 – Discussion	21
4.1 Le gui	21
4.2 Les scolytes : un indicateur de la mortalité des sapinières	23
4.3 Causes et conséquences du gui et des scolytes sur l'arbre	24
5 – Conclusion	24

6 – Bibliographie	25
7 – Liste des figures	29
8 – Liste des tableaux	29
9 – Liste des Annexes	29
Annexes	31
Résumé et Abstract	41

1. Introduction

En région méditerranéenne, les scénarios climatiques prévoient une augmentation des températures moyennes, associée à une diminution des précipitations annuelles de 4 à 27%, notamment pendant la période estivale (IPCC, 2007). Cette augmentation de la fréquence, de la durée et de l'intensité des sécheresses estivales, couplée à celle des températures extrêmes devraient directement impacter les écosystèmes forestiers; et indirectement par l'accroissement de perturbations naturelles comme les pullulations de pathogènes et les incendies (Rouault *et al.*, 2006). Ces changements globaux causent déjà des dépérissements forestiers, dont les causes sont mal connues. Le dépérissement peut être décrit par un complexe de causes agissant à trois niveaux (Manion, 1981; Landmann, 1994; Rachedi, 2008) : les facteurs prédisposants, déclenchants et aggravants. Les différents facteurs peuvent être d'origine abiotique (événements climatiques extrêmes, pollution atmosphérique ou gestion sylvicole inadaptée) et/ou biotique (virus, champignons, insectes, autres pathogènes...). La prise en compte de ces dépérissements est récente et préoccupent de plus en plus les chercheurs et les gestionnaires forestiers au niveau mondial (Sinclair, 1967; Landmann et Bonneau, 1994; Becker *et al.*, 1994; Hogg *et al.*, 2002; Auclair, 2005; Oliva et Colinas, 2007; Flot *et al.*, 2007; Fan *et al.*, 2008; Rehfeldt *et al.*, 2009). En ce qui concerne l'arrière pays méditerranéen, les gestionnaires se posent ce type d'interrogations notamment pour les espèces en limite d'aire de répartition et sensibles aux sécheresses estivales comme l'est le sapin pectiné, dont de forts niveaux de dépérissement sont observés depuis 2003 (URFM¹, 2007 ; Cailleret et Davi, soumis). Ces sécheresses sont souvent le déclencheur du processus de dépérissement, mais n'entraînent pas la mort de l'arbre. Celle-ci intervient lorsque des insectes ravageurs ou d'autres agents pathogènes profitent de la faiblesse des défenses de l'arbre, et provoquent la destruction ou la déformation de certains de leurs organes, qui sera irréversible et causera leur mort (Riou-Nivert, 2005). Parmi ces parasites, le gui et les scolytes semblent être les causes de dépérissement les plus importantes pour les sapinières.

Le gui, plante hémiparasite, affecte aussi bien les feuillus que les conifères, comme le sapin pectiné qui est parasité par *Viscum album* spp. *abietis*, pathogène le plus dangereux selon Barbu (2009). Il se disperse naturellement *via* les oiseaux, qui en consommant les baies, transmettent des graines à de nouveaux hôtes (Vallauri, 1998; Tsopeles *et al.*, 2004). Le gui utilise d'importantes ressources hydriques destinées à l'arbre, augmente son stress hydrique et réduit sa vigueur, ce qui en retour augmente sa susceptibilité aux attaques de scolytes (Lanier, 1976; Tsopeles *et al.* 2004). Le gui semble d'autant plus dommageable que les sapins sont âgés et moins bien alimentés en eau (sécheresse, sols filtrants ou superficiels) (Lanier, 1976). Néanmoins, Brossier (1969) a montré qu'au delà d'un certain degré d'attaque, le gui est capable d'affecter des arbres jeunes poussant dans

¹ INRA UR629 Écologie des Forêts Méditerranéennes

de bonnes conditions. Sur le plan économique, le gui provoque des dégâts considérables dans les forêts dominées par le Peuplier et le Sapin. Sur ces espèces, il peut provoquer une diminution d'accroissement sur le diamètre (par exemple : moins 42% pour les sapins du Val d'Aran dans les Pyrénées espagnoles ; Frochot et Sallé 1980) ; et une altération de la qualité du bois, occasionnant des pertes globales de production de l'ordre de 30% (Frochot et Sallé 1980; Tsopelas *et al.* 2004).

L'Ordre des Coléoptères regroupe différentes familles d'espèces xylophages (Cerambycidae, Buprestidae, Anobiidae, Curculionidae et Scolytidae). Parmi elles, la famille des Scolytidae, insectes xylophages cambioxylophages² primaires ou secondaires (Bouget *et al.*, 2005), est composée d'individus qui vivent sous l'écorce ou dans le bois de feuillus ou de résineux. De nombreuses espèces sont endémiques aux conifères (Pesson, 1974). Les scolytes forent des galeries de ponte dans le liber³ des arbres généralement affaiblis. Les attaques « réussies » de scolytes, c'est-à-dire autorisant la ponte et le développement des larves, aboutissent presque toujours à la mort des arbres, ce qui vaut à ces insectes d'être considérés comme les organismes les plus dangereux pour les forêts de conifères (Gilbert, 2000). En effet, ils sont l'une des principales causes de mortalité dans les peuplements résineux (Deconninck, 2008). Selon Chararas (1959), plusieurs phases successives peuvent être distinguées dans le processus d'attaque d'un arbre : d'abord l'arbre est vigoureux, puis, suite à un déséquilibre physiologique, des insectes primaires s'installent suivis par des insectes secondaires lorsque l'arbre a perdu sa vitalité. Par ailleurs, la dynamique des populations de scolytes est caractérisée par de fortes fluctuations d'effectifs (Gilbert, 2000). Elle alterne des phases de pullulations brutales et irrégulières, dues à la présence d'arbres affaiblis et/ou morts (par exemple suite à une tempête ou une sécheresse), et des périodes d'endémie plus ou moins longues. Pendant ces phases d'endémie, les scolytes, en effectif très réduit, passent souvent inaperçus, ne se manifestant que par les traces des galeries qu'ils laissent sur le tronc des arbres morts ou sur les bois abattus. Leur population est naturellement régulée par la présence de prédateurs (exemple : *Thanasimus formicarius* L., prédateur du scolyte typographe) (Warzée et Grégoire, 2003) mais aussi par des agents pathogènes (virus, bactéries, champignons entomopathogènes, nématodes...) (Nageleisen, 2006). L'augmentation des températures accélère le développement des scolytes, entraînant une augmentation du nombre de générations créées par année, et ainsi accroît la taille de la population et la pression d'infestation (Wermelinger et Seifert, 1999). En résumé, la réussite de l'attaque et les dégâts sur les peuplements forestiers résultent de facteurs complémentaires essentiels: l'existence d'arbres affaiblis sous l'effet d'un déséquilibre physiologique, la présence des scolytes inféodées aux essences affaiblies, un certain niveau de populations de ravageurs, les conditions climatiques et les actions synergiques de plusieurs espèces (Lieutier et Lévieux, 1985;

² Le terme de cambioxylophage correspond à un développement larvaire des insectes dans l'épaisseur du cambium, il est préféré aux termes sous-cortical ou sous-corticole (Bouget et al, 2005).

³ C'est la couche située entre l'écorce et l'aubier (xylème fonctionnel)

Riou-Nivert, 2005; Nageleisen, 2006). Ainsi, l'augmentation des températures printanières et estivales peut entraîner une augmentation de la probabilité d'apparition des insectes dans les zones semi-arides et tempérées (Dobbertin *et al.*, 2007). Actuellement, de nombreuses attaques de scolytes ont été notées en Alaska (Wittwer *et al.*, 1998), en Colombie britannique (Westfall, 2006), et sur de larges aires au sud des USA (Breshears *et al.*, 2005). La France, la Suisse et le sud de l'Allemagne, sont aussi touchés par ce phénomène (Grégoire et Evans, 2004). Pour les cas européens, l'apparition des scolytes fait suite aux dégâts de la tempête de 1999 et la sécheresse assez sévère de 2003.

Ce travail de Master 2 s'inscrit dans le cadre d'un projet national sur quatre années (2007-2010) nommé « Dryade: vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques : de l'arbre aux aires bioclimatiques » financé par l'Agence Nationale de la Recherche. Ce projet vise à étudier à différentes échelles spatiales les facteurs et les indicateurs de vulnérabilité aux changements climatiques de cinq essences forestières majeures et à modéliser les risques de dépérissements dus aux attaques d'insectes et aux sécheresses. L'URFM est en charge d'un volet portant sur le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans l'arrière pays méditerranéen. L'étude du Sapin pectiné, en climat méditerranéen, est intéressante car cette espèce est, sensible à la sécheresse et est située en limite sud de son aire de répartition. Elle devrait donc être fortement touchée par les changements climatiques qui s'y produiront. Selon le département de santé des forêts, le déficit foliaire du sapin a augmenté dans le réseau européen et une recrudescence d'insectes sous-corticaux a été signalée suite aux extrêmes climatiques de 2003, les sapinières de basse altitude étant fortement attaquées (Nageleisen, 2004).

Cette étude a été réalisée à l'aide d'un dispositif expérimental basé sur le versant nord du Mont-Ventoux, et a pour but d'établir une relation entre le niveau de dépérissement et de mortalité du sapin pectiné, et les facteurs biotiques. Elle permettra également de fournir des informations concernant les scolytes du sapin pectiné, peu connus à l'heure actuelle, et des indications aux gestionnaires forestiers pour faire face à ces pullulations d'insectes forestiers natifs, qui deviennent nuisibles quand la population « explose » (dépassement du seuil épidémique). De plus, ce travail étudiera un aspect méthodologique original, via l'étude de l'analyse temporelle de l'infection par *Viscum album* en estimant son âge et en le mettant en relation avec la croissance de l'arbre parasité grâce à son profil dendrochronologique. Seuls deux facteurs biotiques (gui et scolytes) ont été étudiés, car ce sont les deux pathogènes les plus présents sur notre site d'étude. A ce jour, il est très difficile de distinguer les causes réelles de la présence de ces pathogènes, des conséquences causées sur les sapinières : sont-ils présents parce que l'arbre est affaibli, ou bien l'arbre est affaibli par leur présence ?

La problématique de l'étude peut alors être formulée ainsi : quelle est l'influence et le rôle de certains facteurs biotiques (gui et scolytes) dans les processus de dépérissement et de mortalité des sapinières du Mont-Ventoux ?

2 - Matériel et méthodes

2.1. Le site d'étude

Le Mont-Ventoux est situé dans le département du Vaucluse en région Provence Alpes Côte d'Azur. Ce massif montagneux, culminant à 1909 m (Montenat *et al.*, 2004), est un anticlinal orienté Est-Ouest, situé au début des pré-Alpes sèches (Ladier, 2004). La biodiversité de ce massif est très riche, et il a été classé par l'UNESCO comme « réserve de biosphère » car il présente une flore d'une diversité rare due à un large gradient altitudinal. Son couvert végétal est issu en grande partie de restaurations anthropiques. En effet, dans les années 1860, une campagne de reboisement a été entreprise (Restauration des Terrains de Montagne) et a permis l'introduction d'espèces ligneuses comme le pin sylvestre, le pin noir d'Autriche et le cèdre de l'Atlas. Ce reboisement a accéléré la dynamique naturelle du peuplement végétal, avec une recolonisation par des espèces plus tardives dans la succession comme le Hêtre et le Sapin.

Dans le cadre du projet Dryade, l'étude a été réalisée sur des placettes d'observation du dépérissement du Sapin pectiné situées sur le versant Nord du Mont Ventoux (Annexe 1) :

- sur un gradient altitudinal : 5 placettes notées de Dvx1 à Dvx5 et situées entre 995 (Dvx1) et 1340 m (Dvx5),
- sur un transect en courbe de niveau : 16 placettes situées à 1130 m en moyenne.

En plus des placettes du Mont-Ventoux, deux autres sites (en Forêt Domaniale d'Issole et en Forêt Domaniale de Vésubie), comptant chacun, 5 placettes carrées (20m * 20m), ont également été échantillonnées. Ces trois sites réunis permettent d'avoir un gradient climatique à plus large échelle (du continent vers la mer).

Le climat

Au Mont-Ventoux, les précipitations annuelles moyennes sont de 1270 mm à la station du Mont-Serein à 1445 m d'altitude, versant Nord (données entre 1994 et 2007). Elles sont réparties de façon irrégulière suivant un régime de type APHE (pluies essentiellement automnales, sécheresses estivales); caractéristique du climat méditerranéen (Cailleret, 2007). La température moyenne annuelle est de 6,6 °C (Ladier, 2004).

2.2 Les espèces étudiées

2.2.1 Le Sapin pectiné

Abies alba Mill. est un conifère de la famille des Pinacées. Il peut atteindre 60 mètres de hauteur

avec une longévité de 600 ans (Wolf, 2003). Son port est pyramidal et son tronc est droit et cylindrique (Hénon, 2006). C'est la troisième espèce résineuse, en volume, exploitée en France, avec un peu moins de 20% de la production totale, dont 82 millions de m³ sont gérés en forêt publique et 74 millions de m³ en forêt privée (site Dryade⁴). Le Sapin est typique des étages montagnards moyens et supérieurs où le climat est très humide et frais. Ainsi, il se trouve à des altitudes variant de 400 à 1600 mètres dans les Vosges, le Jura, le Massif Central, les pré-Alpes du Nord (plus localisé dans les Alpes du Sud) et sur certains versants humides de Corse (Hénon, 2006). Le Sapin tolère moins les sécheresses estivales que le Hêtre, qui lui est généralement associé, mais il est moins vulnérable aux gelées tardives (Cailleret, 2007). C'est une espèce en fin de succession végétale, dite « dryade », qui tolère l'ombre, et s'installe donc dans les milieux en cours de fermeture.

2.2.2 Le gui

Du point de vue botanique, le gui est une plante supérieure dioïque, appartenant à la famille des



Figure 1: *Viscum album* L. sur une branche de Sapin pectiné

Loranthacées, et parasitant de très nombreuses essences forestières à travers le monde (Lanier, 1976). En France, l'hémiparasite le plus fréquent est *Viscum album* L. (Figure 1), dont trois sous-espèces sont identifiées (spp. *abietis* (Wiest.) Abrom., spp *album* et spp *austriacum* (Wiesb.) Vollm.). Ces sous-espèces sont respectivement considérées comme des parasites stricts, respectivement du sapin, des feuillus, des pins ou mélèzes (Vallauri, 1998). Le gui est caractérisé par des feuilles persistantes, une floraison printanière et la formation d'un fruit charnu, dont la consommation par divers oiseaux, parmi lesquels la grive draine

(*Turdus viscivorus*), permettent leur fixation et leur germination. Il est lié à son hôte, partiellement ou complètement, pour le carbone, les nutriments et l'eau, qu'il acquiert en adhérant aux racines ou aux branches de l'hôte, par des structures spécialisées connues sous le nom de suçoirs qui pénètrent dans le xylème de l'hôte et/ou forment des connections fermées avec le phloème (Press et Phoenix 2005). Sur le plan physiologique, les dégâts causés par le gui sont sérieux : réduction de la vigueur de l'hôte, diminution de ses capacités à fructifier, déformation des tissus ligneux, raréfaction du feuillage, prédisposition à des attaques par d'autres parasites ou ravageurs comme les scolytes (Lanier, 1976).

2.2.3 Les scolytes

Les scolytes sont des insectes cambioiphages, exclusivement diurnes appartenant à l'ordre des coléoptères et à la famille des Scolytidés, regroupée récemment avec la famille des Curculionidés

⁴ <http://www.inra.fr/dryade/>

(charançons) (Annexe 2). En France, sur environ 140 espèces, 90% se retrouvent sur des espèces ligneuses, mais seulement une dizaine d'espèces sont dommageables pour la forêt (Nageleisen, 2006). Ils vivent sous les écorces ou dans le bois des arbres feuillus ou résineux et creusent des galeries qui sont très caractéristiques et permettent souvent de reconnaître l'espèce en cause (Balachowsky 1949; Chararas 1959). Ces galeries peuvent être transversales, coupant ainsi beaucoup de canaux résinifères (responsable des écoulements de résine visibles à l'extérieur sur l'écorce), mais aussi longitudinales, évitant le flux de résine (Nageleisen, 2006). Les larves, quant à elle, s'alimentent en creusant d'autres galeries. Ces scolytes sont inféodés à des essences forestières (oligophagie) : sapins, épicéas, chênes.... De petite taille (moins de 10 mm), on observe parfois plusieurs générations par an, ce qui explique l'ampleur des pullulations en cas d'année favorable, mais les scolytes ont généralement une ou deux générations par an dans nos régions (Pesson, 1974). Au cours de leur développement, ponctué de métamorphoses (Annexe 2 Cycle biologique), les insectes prennent successivement des formes larvaires et adultes. Les adultes et/ou les larves peuvent cesser leur activité à certaines périodes de l'année, notamment l'hiver (diapause) (Riou-Nivert, 2005). La relation scolyte-hôte est particulière car l'individu va, soit attaquer l'arbre au hasard (tentative-échec jusqu'à la réussite), soit l'hôte va exercer un tropisme, visuel, auditif ou olfactif, vis à vis de l'insecte (Nageleisen, 2006). Les larves et les adultes peuvent causer des dégâts aux arbres. La durée du cycle biologique est très variable selon les espèces et dépend essentiellement des conditions climatiques, notamment de la température moyenne. En effet, la date d'initiation de l'essaimage après la diapause dépend principalement de paramètres climatiques (température, précipitations, pression atmosphérique, luminosité).

Certains scolytes (*Scolytus scolytus* F., *Scolytochelus multistriatus* Reitt.) sont associés à un autre organisme (champignons véhiculés sous forme de spores sur la cuticule), ce qui leur permet de contourner la réaction de défense de l'arbre (résine). Par exemple, le champignon se développe rapidement et rentre dans le cambium⁵, où il stimule la néoformation de composés qui affaiblissent l'arbre, entraînant un arrêt de l'alimentation en eau (perte de conductivité hydraulique) et la mort rapide des arbres après l'attaque de scolytes (Nageleisen, 2006).

2.3 Les méthodes d'échantillonnage

2.3.1 Analyse dendrochronologique

Cette analyse a permis de sélectionner des arbres avec des variations de croissance pertinentes pour une mise en relation avec la présence de gui et/ou de scolytes.

Les carottages ont été effectués et les carottes analysées sur 48 sapins des placettes Dvx2 et

⁵ Le cambium est la partie de l'arbre juste sous l'écorce, généralement tendre et blanchâtre. Elle correspond aux zones d'accroissement les plus récemment formées contenant des cellules vivantes. Il est sensible aux attaques de scolytes car plus riche en protéines.

Dvx5 du gradient altitudinal (effectué en 2009), et 227 sapins du transect en courbe de niveau (effectué en 2008), soit au total 275 sapins sur le Mont Ventoux. Une carotte par arbre a été prélevée à la tarière de Pressler, à 1.30 mètres du sol perpendiculairement à la pente pour éviter le bois de compression. Chaque trou est rebouché par un bout de bois stérilisé et du mastic afin d'éviter toute infestation par des virus, bactéries, champignons ou scolytes. Afin d'améliorer la visibilité des cernes, une découpe de la carotte a été réalisée afin d'obtenir une surface lisse. Je me suis focalisée sur l'analyse de 48 carottes en Dvx2 et Dvx5, le restant ayant été traité lors de la thèse de Maxime Cailleret.

Chronologie des cernes : Chaque carotte a été scannée à une résolution de 1200dpi puis les largeurs de cernes ont été pointées grâce au logiciel CooRecorder, ces coordonnées étant ensuite transcrites en largeur de cernes à une résolution de 0.01 mm par le logiciel CDendro (CDendro 5.3 & CooRecorder 5.3 ; Larsson L.A. *et al.* 2006. Cybis Elektronik & Data AB. Sweden). Une chronologie élémentaire brute par carotte est ainsi obtenue. Les données de largeur de cernes sont converties en surface de cernes, variable plus proche de l'accroissement en biomasse. Lorsqu'une carotte n'est pas à cœur, une estimation de la largeur totale des cernes manquants est réalisée. Les années manquantes ou erreurs éventuelles sont détectées par comparaison entre la chronologie élémentaire brute et une chronologie maîtresse moyenne de tous les sapins carottés sur le Mont-Ventoux (phase d'interdatation).

2.3.2 Échantillonnage et analyse des boules de gui

Grâce à l'analyse dendrochronologique, les arbres intéressants à étudier ont pu être sélectionnés. Pour cela, nous avons choisi l'indice de croissance de l'année 2003 à cause de l'âge du gui (plutôt jeune). Cet indice (IC4) a été calculé de la manière suivante :

$$IC_4 = \frac{(SC_n - (SC_{n-1} + SC_{n-2} + SC_{n-3} + SC_{n-4})) / 4}{SC_n}$$

SC_n = Surface de cernes de l'année n

Par rapport à la moyenne des années précédentes, nous avons choisi 10 arbres avec un indice de croissance positif (croissance de l'année 2003 supérieure à la moyenne des autres années) et 10 arbres avec un indice de croissance négatif. Dans le choix de ces arbres, nous avons également tenu compte du niveau d'infestation par le gui (3 catégories : peu, moyen, beaucoup) et du stade de dépérissement de l'arbre (sain, dépérissant, mort récent) grâce aux données d'état sanitaire de l'année 2008. Ces arbres ont été échantillonnés le long du transect en courbe de niveau, là où le niveau d'infestation par le gui est le plus important.

Dans cette étude, nous avons ciblé une série temporelle avec trois classes d'âges de gui : [2-5ans]; [6-10ans] et [> 10 ans]. Toutes les boules de gui sur chaque arbre ont été dénombrées par classe d'âge. Étant donné la difficulté de récolter tout le gui présent sur un arbre, et du fait des nombreuses petites boules de gui dont l'âge est inférieur à 5 ans, un sous-échantillon des boules de gui appartenant aux différentes classes d'âge a été récolté sur chaque arbre, de manière à en avoir une vingtaine par classe. Cette récolte a été ramenée au laboratoire avec deux objectifs : (1) l'estimation de la biomasse de gui est mise en relation avec le diamètre de la tige principale qui a été mesuré à l'aide d'un pied à coulisse (précision $0-200 * 0,02$ mm) et (2) l'estimation précise de l'âge du gui. Les boules de gui ont été pesées avant (poids frais) et après séchage dans une étuve à 60°C pendant 72 heures (poids sec) (Balance PRECISA 30100 DG-FR SCS). L'âge de la boule de gui est estimé en comptant le nombre de niveaux de bifurcation de ses rameaux, auquel on ajoute au moins une année, temps nécessaire à la germination jusqu'à l'apparition des premières feuilles (Figure 2).

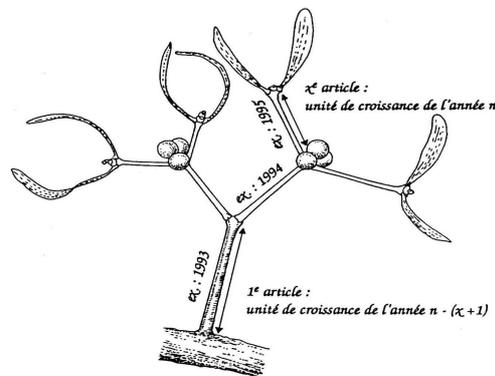


Figure 2 : Chronologie de la croissance du gui : un article est formé chaque année à partir du stade deux feuilles (stade c de Frochet et Sallé, 1980). Dessin N. Sardat

2.3.3 Échantillonnage et identification des différentes espèces de scolytes du Sapin

Sur le transect en courbe de niveau, où les attaques de scolytes sont importantes, le prélèvement d'écorces du tronc et de branches s'est déroulé du 02 mars 2010 au 02 avril 2010, en haut (13m en moyenne ; écorce fine) et en bas de l'arbre (3-4m en moyenne ; écorce plus épaisse) sur une totalité de 46 arbres. Pour réaliser l'échantillonnage, les surfaces de cernes mesurées et obtenues par l'analyse des carottes ont aussi été utilisées : nous avons réalisé des classes de pente de l'évolution de la croissance des cinq dernières années et des classes de circonférence afin de sélectionner des arbres représentant les différentes catégories. L'état sanitaire des arbres (sain, dépérissant et mort récent) a également été pris en compte. La taille, ainsi que le diamètre de chaque branche récoltée a été mesurée. Les morceaux de branches récoltés sont ensuite placés dans des boîtes transparentes qui laissent passer la lumière et l'air permettant l'émergence des insectes à température ambiante ($\sim 20^{\circ}\text{C}$). Chaque boîte est annotée de la référence de l'arbre auquel les branches appartiennent, les branches hautes et basses étant séparées. À la suite des émergences (en moyenne 3 jours après), les

boîtes sont placées au congélateur à -18°C pendant 24 heures, pour faciliter leur identification. Après cette période, les individus de chaque boîte ont été identifiés et dénombrés par espèce. Nous avons ainsi noté la présence de certaines espèces de scolytes sur les arbres échantillonnés et répertoriés, mais aussi la présence d'ennemis naturels (prédateurs).

Pour certaines identifications, une détermination à l'espèce a pu être effectuée rapidement. Pour d'autres, seule une détermination à l'ordre, à la famille ou au genre a été effectuée. Étant donné leur petite taille, une loupe binoculaire a été utilisée (grossissement : 6 à 50). Puis, à l'aide de la faune de France des coléoptères Scolytides (Balachowsky, 1949), l'identification a pu être effectuée.

2.3.4 Mise en place de dispositif de piégeage pour l'étude des communautés d'insectes des peuplements déperissants du Mont-Ventoux

Indépendamment de la récolte de branches et d'écorces, un dispositif de piégeage a été mis en place



Figure 3 : Piège d'interception multidirectionnel

pour préciser la composition et la dynamique temporelle des communautés d'insectes présentes sur le versant nord du Mont-Ventoux. Les communautés d'insectes peuvent, en effet, être fortement modifiées dans les peuplements déperissants. Un prototype de piège d'interception multidirectionnel a été réalisé au sein de l'URFM⁶ dans ce but (Figure 3). Il est composé de deux plaques de plexiglas transparentes (35 x 60 cm), un entonnoir (diam : 38 cm) et un réceptacle avec de l'eau qui assure la capture et la conservation

des individus. Ces pièges ont été placés dans des zones de mortalité faibles et fortes, afin d'observer d'éventuelles différences dans les communautés d'insectes forestiers entre ces zones.

De plus, afin d'observer un effet de l'altitude sur la distribution des espèces, les pièges ont été placés à deux niveaux altitudinaux: 4 sur Dvx5 (1340m) et 5 répartis sur le transect en courbe de niveau (altitude : 1100m en moyenne), distant d'au minimum 50 mètres les uns des autres dans des zones homogènes. Le piège est placé en hauteur (environ 2m), sur une branche basse, dans un milieu ouvert avec peu d'obstacles, sans attractif pour ne pas biaiser l'effet de l'altitude sur les espèces.

Les contenus des pièges sont prélevés et les liquides renouvelés toutes les semaines (du 23/03/2010 au 27/05/2010). Les insectes ont ensuite été identifiés. Chaque insecte ou groupe d'insectes capturés est référencé : lieu de piégeage, numéro du piège et date de relevé. Un premier tri par famille suivi d'un comptage a été effectué. Pour certaines familles, une détermination au niveau de l'espèce a pu être effectuée rapidement, pour d'autres, la détermination a été restreinte à l'ordre, la famille ou le genre.

⁶ Henri Picot, INRA Avignon

2.4 Analyse des données

2.4.1 Le gui

2.4.1.1 Relation entre le diamètre et la biomasse de la boule de gui en lien avec sa classe d'âge

Nous avons transformé les données diamètre et biomasse en logarithme afin de linéariser la relation (Pitt et Bell, 2004). Ensuite, la significativité de la diminution de la pente entre les classes d'âge a été testée grâce à un modèle linéaire sous le logiciel R.

2.4.1.2 L'effet de la biomasse de gui sur la croissance de l'arbre

Afin d'obtenir la biomasse totale par arbre, nous avons utilisé les données de biomasse obtenues grâce au sous-échantillon de boules de gui. Par classe d'âge de gui, nous avons calculé une biomasse de boule de gui moyenne. Puis cette relation entre la classe d'âge et la biomasse moyenne de gui a été réappliquée sur l'échantillonnage complet pour avoir des valeurs de biomasse de gui, pour toutes les boules de gui qui ont été uniquement dénombrées par classe d'âge sur tous les arbres échantillonnés. Enfin, la somme individuelle des biomasses de gui a été calculée pour avoir une estimation de la biomasse totale de gui par arbre.

Afin d'analyser le lien entre la biomasse de gui et les variables de croissance de l'arbre, nous avons d'abord calculé pour chaque arbre étudié :

- les pentes de la relation entre croissance moyenne et année (LocReg) : pente des 3,4,...,12 dernières années (LocReg3, LocReg4,..., LocReg12),
- le BAI moyen (Basal Area Increment = surface de cernes),
- les indices de croissance (IC) de 2008 à 2003 (différence par rapport à la moyenne des 4 années avant l'année en cours).

Puis, nous avons calculé les corrélations entre la biomasse de gui et ces variables de croissance citées précédemment par une régression linéaire.

De plus, une analyse de variance a été réalisée entre la note de gui et le statut social de l'arbre (dominé, codominant, dominant), ainsi qu'entre cette note de gui et des indices de compétition dépendant de la distance (indice de Martin-Ek et de Hegyi ; Stadt *et al.* 2007). Ces deux indices ont été calculés pour différentes distances autour de l'arbre étudié (2m, 4m et 8m).

2.4.2 Les scolytes

2.4.2.1 Diversité et abondances

Tout d'abord, une analyse globale des données d'émergences a été réalisée via les variables suivantes :

- le nombre d'arbres avec des scolytes et l'espèce la plus fréquemment trouvée,
- les différences inter et intra-sites d'étude (pour l'inter-site, la localisation des espèces sur le transect, la placette, l'arbre et les différences entre les deux niveaux altitudinaux),
- le lien entre les arbres échantillonnés et la quantité d'arbres morts calculés dans un rayon de 20m,
- le sexe-ratio,
- les organismes associés aux scolytes

De plus, nous avons différencié les arbres sains (S), dépérissants (D) et morts (M) grâce au notation du pourcentage de coloration anormale et au pourcentage de défoliation, et mis en relation avec la diversité et les effectifs de scolytes récoltés afin de caractériser différents cortèges d'espèces de scolytes selon le stade de dépérissement des sapins.

2.4.2.2 L'impact des scolytes sur la croissance des arbres

Afin d'apprécier l'effet de la présence de scolytes sur la croissance des arbres, les variables LocReg3 à LocReg12 ont été utilisées. L'effet de la présence de scolytes sur ces pentes de croissance a été testé par une analyse de variance (ANOVA à l'aide du logiciel R). Ensuite, les mesures dendrométriques (circonférence, hauteur, âge de l'arbre, taille et diamètre de la branche récoltée mesuré en 2010...) et les caractéristiques d'état sanitaire (% de coloration anormale et % de défoliation) ont été mises en relation avec la présence de scolytes. Pour cela, une analyse de variance a aussi été réalisée afin d'observer un éventuel effet de ces différents paramètres sur la présence ou non de scolytes.

2.4.2.3 Le suivi temporel des communautés d'insectes par piégeage

Pour chaque date de relevé des pièges, nous avons tracé des histogrammes permettant de caractériser la chronologie de capture des différentes espèces et ainsi voir les éventuels décalages temporels pouvant exister entre les diverses familles d'insectes. Les arrivées d'insectes ont été corrélées (tests de corrélation de Pearson) avec les conditions météorologiques (température moyenne, humidité relative et précipitations).

Pour les deux parties, le gui et les scolytes, le seuil de significativité choisi pour les analyses est de 5%.

3 - Résultats

3.1 Le gui

3.1.1 Relation entre le diamètre et la biomasse de la boule de gui en lien avec sa classe d'âge

L'âge moyen du gui, sur le transect en courbe de niveau est de 8 ans (Âge maximal = 18 ans). Une analyse des différents effets a été faite à l'aide du modèle linéaire non généralisé :

$$B_{gui} = a \times Diamètre_{Gui} + b \times classe \text{ âge} + c \times Diamètre_{Gui} \times classe \text{ âge} + \varepsilon$$

La relation entre le diamètre de la tige de la boule de gui et sa biomasse est forte ($r^2 = 0,91$; Figure 4 et Tableau 1) mais varie significativement en fonction des classes d'âge (ANOVA, ddl = 2 , F= 596,29 ; $p < 0,001$). Il existe aussi une bonne relation entre l'âge de la boule de gui et sa biomasse. Plus la boule de gui est âgée, plus la biomasse est importante (Figure 5). La relation est plus importante entre la biomasse et la classe d'âge qu'entre la biomasse et le diamètre (F plus élevé) mais fortement significatif pour les deux.

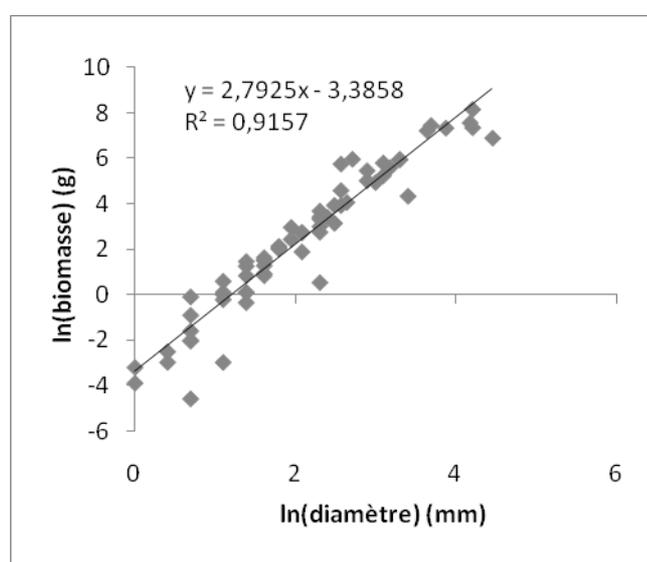


Figure 4 : Relation générale entre la biomasse et le diamètre (ces deux paramètres étant transformés en logarithme).

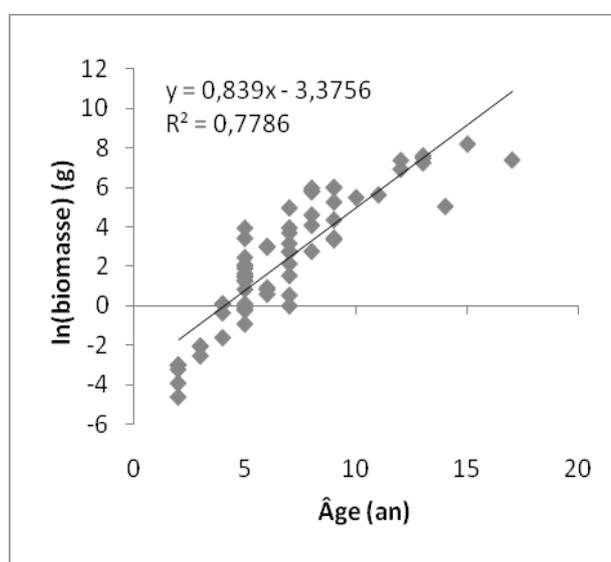


Figure 5 : Relation entre la biomasse et l'âge de la boule de gui

Tableau 1 : Valeur des pentes de la droite de régression par classe d'âge avec l'intervalle de confiance (95%) et le coefficient de détermination (R^2)

<i>Classe d'âge</i>	<i>2-5 ans</i>	<i>6-10 ans</i>	<i>> 10 ans</i>
Pente \pm IC 95%	3,14 \pm 0,02	2,62 \pm 0,02	1,57 \pm 0,04
R^2	0,83	0,78	0,66

3.1.2 L'effet de la biomasse de gui sur la croissance de l'arbre

La biomasse de gui est corrélée négativement à la pente de l'évolution de la croissance des dernières années, uniquement pour trois intervalles de temps (Tableau 2) : croissance entre 2004-2008, 2003-2008 et 2002-2008. Pour ces trois intervalles de temps, plus la biomasse de gui est forte, plus la croissance des sapins est faible.

Tableau 2 : Résultats de la régression linéaire entre la biomasse de gui et les pentes de croissance (mm²/an) de ces dernières années (NS : non significatif, *: significatif au seuil de 5%).

Intervalle	Pente de croissance	Pente de la régression	p-value	
2008-2007	213,69			NS
2008-2006	93,98			NS
2008-2005	86,72			NS
2008-2004	35,89	-0,01	0,05	*
2008-2003	-7,22	-0,01	0,03	*
2008-2002	-22,31	-0,01	0,05	*
2008-2001	-41,1			NS
2008-2000	-42,21			NS
2008-1999	-36,68			NS
2008-1998	-54,94			NS

Par contre, la biomasse de gui est positivement corrélée à la surface de cernes moyenne ou BAI moyen ($r = 0,16$). Cette relation est significative à partir de la période 2001-2008 ($p = 0,048$) jusqu'à 2007-2008 ($p = 0,003$).

Contrairement aux deux variables de croissance précédentes, les indices de croissance ne permettent pas de corréler la présence de gui avec l'indice de croissance d'aucune année particulière.

La présence de gui est aussi très dépendante du statut social de l'arbre (dominant, co-dominant et dominé); les arbres dominants étant les plus touchés (ANOVA, ddl = 2, $F = 12,16$; $p < 0,001$). Enfin, concernant les indices de compétition, c'est en considérant une distance de 4 mètres entre les arbres, qu'une corrélation négative (Martin-Ek4 : $r = -0,86$; Hegyi4 : $r = -0,81$), entre la présence de gui et le niveau de compétition est significative (indice de Martin-Ek : ANOVA, ddl = 1, $F = 12,42$; $p < 0,001$; indice de Hegyi : ANOVA, ddl = 1, $F = 25,62$; $p < 0,001$).

3.2 Les scolytes

3.2.1 Diversité et abondances

3.2.1.1 Localisation spatiale le long du transect et sur l'arbre

Sur les 46 arbres échantillonnés, il s'est avéré que seulement 15 arbres présentaient des scolytes après émergence. Au total, 1005 scolytes de 5 espèces différentes ont été identifiés. L'espèce la plus abondante est *Pityophthorus pityographus* Ratz. (82,2%), suivie de *Pityokteines vorontzovi* Jac. (11,2%), *Pityokteines spinidens* Reitt. (6,1%), *Cryphalus abietis* Ratz. (0,4%) et *Crypturgus cinereus* Herbst (0,1%) (Annexe 3). Quelque soit l'espèce, les arbres échantillonnés qui sont scolytés se répartissent sur des placettes présentant une forte mortalité.

La localisation sur le transect n'a pas d'incidence sur la distribution des espèces : elles sont toutes présentes là où le dépérissement et la mortalité sont importants. En revanche, chaque espèce est répartie différemment sur l'arbre. Certaines espèces (*P. spinidens*, *C. cinereus*, *P. vorontzovi*, *C. abietis*) sont situées préférentiellement en haut de l'arbre (Figure 6) préférant ainsi les écorces fines (branches), tandis que *P. spinidens* se retrouve dans les écorces plus épaisses (tronc).

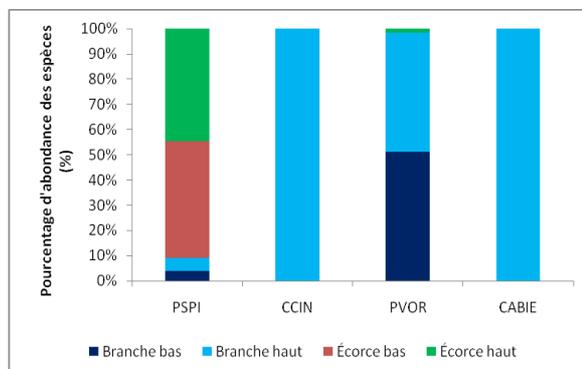


Figure 6 : Pourcentage d'abondance des espèces selon leur localisation dans l'arbre : écorce du tronc haute et basse, et branche du haut et du bas de l'arbre

3.2.1.2 Le sexe-ratio

Le sexe-ratio est le rapport entre le nombre de mâles et de femelles. Il varie entre les cinq espèces inféodées au Sapin du Mont-Ventoux (Tableau 3). *P. pityographus* et *P. vorontzovi* présentent un sexe-ratio équilibré (1:1), alors que *P. spinidens* présente un sexe-ratio de 0,5 (surplus de femelles). Pour *C. cinereus* et *C. abietis*, le faible nombre d'individus trouvés ne permet clairement d'interpréter ces résultats.

Tableau 3 : Calcul du sexe-ratio pour les cinq espèces de scolytes trouvées sur les sapins échantillonnés. Le sexe-ratio a été calculé pour les adultes (PSPI : *P. spinidens* ; CCIN : *C. cinereus* ; PPIT : *P. pityographus* ; PVOR : *P. vorontzovi* ; CABIE : *C. abietis*)

	Mâles	Femelles	Sexe-ratio
PSPI	20	41	0,49
CCIN	1	0	0
PPIT	417	409	1,02
PVOR	56	57	0,98
CABIE	4	0	0

3.2.1.3 Les organismes associés aux scolytes

Les émergences ont également permis d'observer des prédateurs de scolytes. Deux familles différentes de coléoptères ont été trouvées : les Salpingidae et les Rhizophagidae (Annexe 4). Elles se répartissent différemment dans l'arbre : les Salpingidae ont été principalement retrouvés dans les branches du haut de l'arbre (11 individus). D'après les observations, leur présence est aussi corrélée avec la présence de deux espèces majoritaires de scolytes (*P. pityographus* et *P. vorontzovi*). Les Rhizophagidae (2 individus) ont eux été retrouvés dans les écorces du tronc en bas de l'arbre.

3.2.1.4 Les différences entre le transect en courbe de niveau (1100m) et la placette Dvx5

(1340m)

Au départ, la placette Dvx5 était supposée moins dépérissante, or après avoir échantillonné deux arbres fortement dépérissant, *P. pityographus* a été retrouvée en effectif important (438 individus sur une partie de branche récoltée), et *P. vorontzovi* mais en effectif moindre (seulement 31 individus). En Vésubie et en forêt domaniale de l'Issole, des scolytes ont aussi été retrouvés. Ils appartiennent à deux espèces déjà observées sur le Mont-Ventoux : en Issole, *P. pityographus* (27 individus), *P. vorontzovi* (1 individu) et en Vésubie, *P. pityographus* (1 individu), *C. abietis* (1 individu).

3.2.1.5 Les cortèges d'espèces de scolytes selon le stade de dépérissement de l'arbre

Grâce aux données sur l'état sanitaire des arbres (% de coloration anormale et % de défoliation), nous avons pu classer les arbres comme sains, dépérissants ou morts, et mettre en relation leur état sanitaire avec la présence des scolytes via leurs effectifs.

Ainsi, nous avons distingués des cortèges de scolytes selon l'état sanitaire du Sapin :

- Sur un arbre sain : quelques individus (de 1 à 3) de *P. pityographus*, *P. vorontzovi* et *C. abietis*.
- Sur un arbre dépérissant : il y a en majorité des individus de *P. vorontzovi* (79%) suivi d'individus de *P. spinidens* (20%) (Figure 9).
- Sur un arbre mort : *P. pityographus* prédomine (89%), *P. vorontzovi* et *P. spinidens* sont présents (5% respectivement pour chaque espèce) (Figure 8).

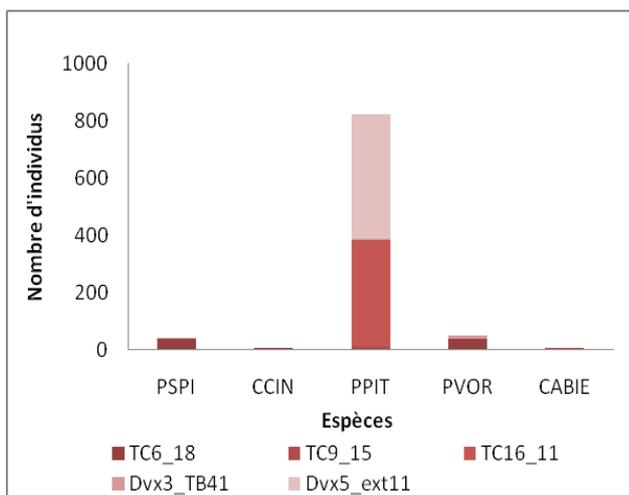


Figure 7: Le cortège de scolytes sur les arbres morts du transect en courbe de niveau (1100 m en moyenne) et de la placette Dvx5 (1340 m)

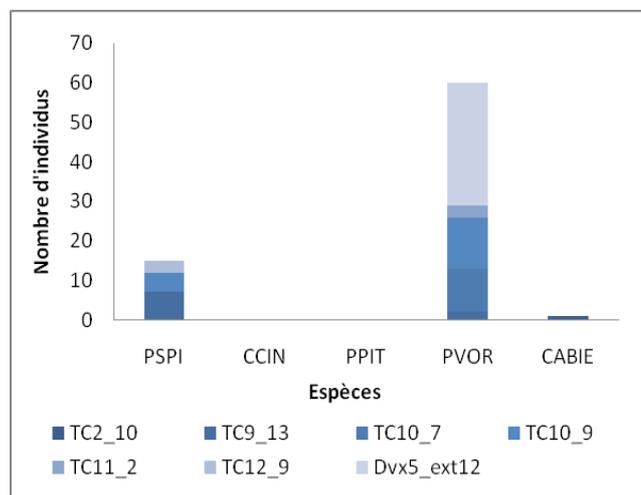


Figure 8: Le cortège de scolytes sur les arbres dépérissants du transect en courbe de niveau et de la placette Dvx5

3.2.2 L'impact des scolytes sur la croissance des arbres

L'analyse de variance a montré que la présence de scolytes est liée de manière significative à la croissance de l'arbre (ANOVA; ddl = 1, F = 7,55 ; p < 0,01). La présence de scolytes est corrélée avec une faible croissance de l'arbre. L'abondance des scolytes n'a, quant à elle, aucun effet sur la

croissance de l'arbre (ANOVA; ddl = 1, F = 1,06, p = 0,31).

D'après les analyses de variance, deux paramètres dendrométriques et deux caractéristiques sanitaires ont un lien significatif avec la présence de scolytes (Tableau 4). Parmi les caractéristiques sanitaires, pour les branches hautes et basses ainsi que pour l'écorce haute du tronc, la présence de scolytes est positivement liée avec la coloration anormale et le pourcentage de défoliation du houppier. Concernant la dendrométrie, une différence existe entre les branches basses et les branches hautes. En effet, il semble que pour les branches basses, il y ait un effet significatif de la taille de la branche qui est plus important que celui de son diamètre. Tandis que pour les branches hautes, c'est le diamètre de la branche qui est significativement plus important que sa taille.

Tableau 4 : Résultats des analyses de variance (F et p) ainsi que leur significativité (NS : non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001) pour les deux paramètres dendrométriques et d'état sanitaire de l'arbre (ddl = 1).

	Paramètres dendrométriques						Paramètres d'état sanitaire					
	Diamètre			Taille			Coloration anormale			% de défoliation		
	F	p		F	p		F	p		F	p	
Branche haute	8,49	0,005	**	-	-	NS	11,17	0,002	**	13,78	0,0005	***
Branche basse	-	-	NS	7,27	0,01	*	12,19	0,001	**	15,15	0	***
Ecorce haut							13,84	0,0005	***	11,24	0,002	**
Ecorce basse							-	-	NS	-	-	NS

3.2.3 Le suivi temporel des communautés d'insectes par piégeage

Au total, 103 scolytes appartenant à quinze espèces distinctes ont été récoltés sur les deux niveaux altitudinaux, ainsi que d'autres insectes (251 individus au total) appartenant à des ordres, familles ou espèces différentes (Annexe 5). Indépendamment des Scolytidae, les coléoptères (34%) et les diptères (31%) sont les ordres les plus fréquemment trouvés dans les pièges. Associés aux espèces de scolytes, 5 familles de prédateurs ont été identifiées (Cleridae, Rhizophagidae, Salpingidae, Staphylinidae, Formicidae...).

Des divergences entre les deux niveaux altitudinaux ont été notées. En effet, certaines familles de prédateurs ne sont pas localisées sur la placette Dvx5 (Rhizophagidae, Salpingidae, ...). De plus, seuls deux scolytes ont été retrouvés dans les pièges en Dvx5. Les 2 individus retrouvés ont émergés à partir du 30 avril 2010 tandis que sur le transect, des scolytes ont été retrouvés depuis le 08 avril 2010.

Ce suivi de la communauté d'insectes peut être associé aux conditions météorologiques. En effet, la présence de scolytes est liée de manière positive et significative à la température moyenne

($r = 0,49$; $p < 0,001$), et corrélée négativement aux précipitations ($r = - 0,18$; $p = 0,10$). De plus, la comparaison entre la présence de scolytes et la température moyenne montre une bonne correspondance (Figure 9) : il y a un pic de température et d'émergence fin avril (~ 30 avril) et mi-mai. Les émergences sont notées à des dates de relevés mais elles peuvent être un peu différées vis-à-vis de la température (avant ou après la date de relevé).

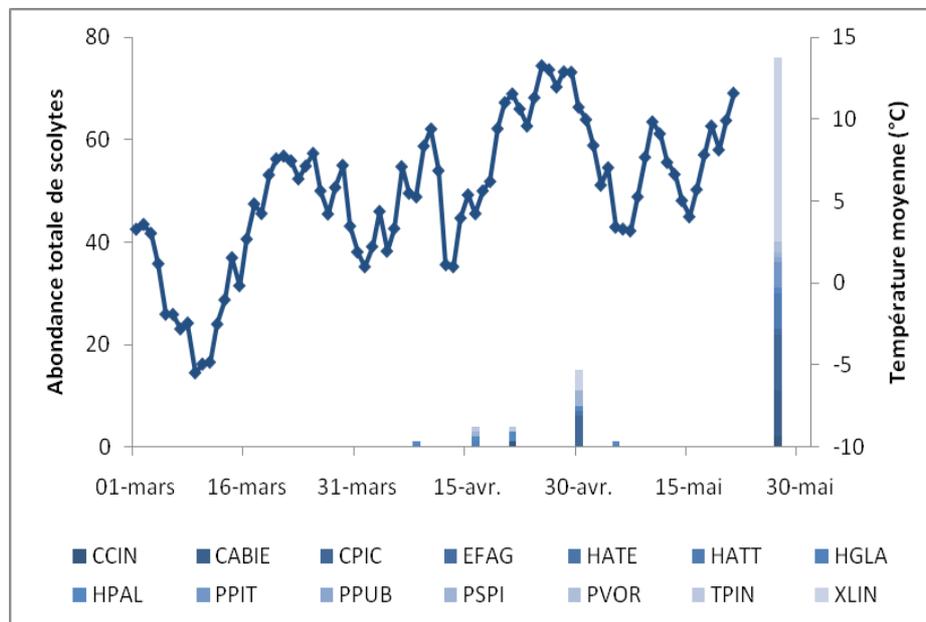


Figure 9 : Évolution de la température moyenne (°C) sur la période de suivi temporel par piégeage (courbe) corrélée avec l'abondance totale de scolytes dans les pièges selon les dates de relevés (XLIN : *X. lineatus*; TPIN : *T. piniperda*; PVOR : *P. vorontzovi*; PSPI : *P. spinidens*; PPUB : *P. pubescens* ; PPIT : *P. pityographus*; HPAL : *H. palliatus* ; HGLA : *H. glabratus* ; HATT : *H. attenuatus* ; HATE : *H. ater* ; EFAG : *E. fagi*)

4 - Discussion

4.1 Le gui, hémiparasite important dans le dépérissement du Sapin pectiné

Nous observons un lien entre le niveau de baisse de croissance des sapins et la biomasse de gui. Mais, les résultats obtenus avec ce premier facteur biotique, qu'est le gui, ne permettent pas d'obtenir une explication sûre. Tout d'abord, il est difficile de connaître le sens de la causalité. En effet, la corrélation négative entre la biomasse et la baisse de croissance peut avoir plusieurs explications : (1) l'arrivée de gui entraîne une baisse de croissance de l'arbre ou (2) l'affaiblissement de l'arbre va favoriser l'arrivée et le développement de *Viscum album*. La datation de l'âge de gui devrait permettre de répondre à cette question. Les années qui ressortent dans la corrélation entre la baisse de croissance et la présence de gui, sont compatibles avec l'arrivée potentielle du gui (sur notre site l'âge moyen du gui étant de 8 ans) : dans ce cas, la baisse de croissance semble être une conséquence de l'arrivée du gui. Mais les intervalles d'années qui ressortent des analyses regroupent des années de forte sécheresse (2003 et 2004), qui sont confondues avec les années d'infestation par le gui. Ces années de sécheresse pouvant influencer sur les

résultats des analyses, la présence de gui (via la biomasse) n'explique pas forcément la faible croissance des arbres voire leur mortalité. Par analyse des corrélations temporelles entre la croissance du sapin pectiné et celle de la population de *Viscum album* ssp. *abietis*, Noëtzli *et al.* (2003) ont montré que la croissance des arbres commence à décroître avec l'arrivée du gui, mais cette étude n'a pas montré si sa présence augmentait la mortalité des arbres infestés. Un suivi sur le long terme dans des conditions bien établies avec un contrôle des pratiques sylvicoles serait le seul moyen de répondre à cette question. Tsopeles *et al.* (2004) ont néanmoins trouvé, une forte corrélation entre les niveaux d'infection par le gui et le taux de mortalité des sapins au Mont-Parnis (Grèce). Cependant, il est généralement admis que le gui agisse en tant que facteur prédisposant, et que les mortalités de sapins sont déclenchées par des périodes de stress hydrique (Tsopeles *et al.* 2004, Idžojtic *et al.* 2008).

De nombreux auteurs s'accordent à dire que le gui du sapin est un parasite de vieillesse (Brossier 1969, Tsopeles *et al.* 2004). Néanmoins, dans notre étude, les arbres jeunes sont les plus touchés par le gui (Annexe 6 Figure 3). Ce résultat concorde avec des expérimentations menées par Frochet et Sallé en 1980 (implantation de gui sur sapin pectiné) qui montrent que les arbres jeunes sont susceptibles d'être contaminés au même titre que des adultes.

De plus, le gui a besoin de lumière pour se développer, c'est une espèce intolérante à l'ombre (Vallauri 1998, Zuber 2004, Dobbertin et Rigling 2006). Ainsi, le statut social de l'arbre peut jouer un rôle important dans le taux d'infestation par le gui. D'après nos résultats, le gui s'installe sur des arbres dominants et codominants. Ces résultats sont confirmés par les études de Barbu (2009), et de Tsopeles *et al.* (2004) où 97,3% des arbres prédominants et 79,4% des arbres dominants sont infestés contre 50,8% pour les arbres codominants. De la même manière, la relation négative entre l'indice de compétition subit par l'arbre et son niveau d'infestation par le gui indique que les arbres en peuplement dense sont moins guités. Il y a un effet de l'isolement et de la hauteur de l'arbre, où les arbres isolés et de grande taille attirent les oiseaux (vecteurs naturels du gui) et ont donc plus de chance d'être guités.

Toutefois, il ressort qu'un peuplement peut être atteint par le gui sans être dépérissant, de même qu'un peuplement dépérissant peut ne présenter aucun signe de gui. C'est le cas de nos deux autres sites d'étude, où les populations de sapins sont potentiellement différentes sur le plan génétique et écologique à celles du Mont-Ventoux. En Issole, le gui n'est pas présent et pourtant certains sapins dépérissent, alors qu'en Vésubie de nombreux arbres guités sont sains.

Le gui ne régule pas sa transpiration même lors d'une forte sécheresse, contrairement à son hôte. Cela lui permet de maintenir le gradient de pression osmotique pour absorber la sève de l'arbre, sauf en cas de forte sécheresse où ce phénomène n'est plus suffisant et les guis meurent avant leurs hôtes (Escher *et al.*, 2008). Le gui pourrait être considéré comme un bio-indicateur du déclin du sapin, et probablement un acteur important de ce déclin (Idžojtic *et al.* 2008).

4.2 Les scolytes : un indicateur de la mortalité des sapinières

Nos résultats ont confirmé la composition spécifique des communautés de scolytes inféodés au Sapin pectiné sur le Mont-Ventoux (5 espèces au total). Pour une espèce, nous avons constaté qu'elle avait un sexe-ratio déséquilibré. Or le sexe-ratio est un indice biologique important car la proportion de mâles et de femelles peut affecter le succès reproductif. Tout dépend du système de reproduction de l'espèce et de l'échantillonnage. En effet, il peut y avoir deux raisons au manque de mâles : (1) la protandrie, c'est-à-dire que les mâles émergent avant les femelles d'où une diminution de leur nombre dans l'échantillonnage, (2) la taille des effectifs récoltés, car le sexe-ratio est souvent fiable sur de larges effectifs, par exemple à l'échelle nationale pour *Megastigmus schimitscheki* (Novitzky) (Boivin *et al.* 2008).

Ces différentes espèces de scolytes présentent des préférences au niveau de la localisation sur l'arbre. En outre, selon le stade de dépérissement, le cortège de scolytes n'est pas le même. Ces résultats confirment que chaque espèce a ses propres exigences écologiques. En effet, Nierhaus-Wunderwald (1999) a déjà montré les différences de répartition sur l'arbre des espèces de scolytes du Sapin pectiné. Comme dans notre étude, *P. spinidens* et *P. vorontzovi* sont dans les régions sommitales du houppier. De même, les prédateurs des scolytes ont une localisation différente sur l'arbre, indiquant également des préférences pour une écorce plus fine ou plus épaisse, et pour une espèce de scolyte en particulier. Ces différences résultent probablement de la sélection pour le partage de la niche : chaque espèce possède au sein de l'arbre une niche particulière ; et de la diminution de la compétition inter-spécifique.

Notre étude a confirmé que la dynamique des populations de scolytes est fortement liée aux conditions météorologiques (températures, précipitations) qui impactent directement la phénologie de l'insecte mais aussi celle de son hôte (Bentz *et al.* 1991; Yildiz *et al.* 2007). Cette augmentation des températures favorise le développement des scolytes en augmentant le nombre de générations par an et ainsi accroît la taille de la population et la pression d'infestation (Dobbertin *et al.* 2007). En complément, le stress hydrique diminue la production de résine et change le contenu de la résine, rendant ainsi les arbres plus sensibles aux attaques de scolytes (Wermelinger 2008). Les scolytes sont généralement des ravageurs de faiblesse à l'état endémique, c'est-à-dire qu'ils ne réussissent leur installation que sur des arbres déficients (Lieutier et Lévieux 1985). Or dans notre étude, quelques arbres sains sont aussi touchés par des scolytes, qui appartiennent aux espèces les plus abondantes (*P. pityographus* et *P. vorontzovi*). Ceci semblerait indiquer que la population de scolytes est à un niveau élevé sur le Mont-Ventoux, du à un fort taux de mortalité à certains endroits (jusqu'à 70% de mortalité), et au fait que les arbres morts ne sont pas évacués par les gestionnaires forestiers car ils sont considérés comme une source de biodiversité (Pasinelli et Suter, 2000).

Elle confirme aussi que la présence de scolytes est corrélée à la baisse de croissance des arbres même si quelques contre-exemples existent (voir ci-dessus). En effet, la présence de scolytes

va entraîner une baisse de croissance de l'arbre, pour la plupart ce sont déjà des arbres faiblement ou fortement dépérissants. Contrairement au gui, ce ne sont pas les mêmes années qui ressortent dans les analyses. En effet, les années pour lesquelles la croissance et la présence du pathogène sont corrélées, sont plus récentes pour les scolytes. Par conséquent, on pourrait déterminer d'après ces résultats, une « succession » des facteurs biotiques avec tout d'abord le gui, puis plus tard, les scolytes. Manion (1981) avaient notamment décrit cette succession.

Le piégeage a permis de déterminer la diversité des communautés d'insectes forestiers sur le Mont-Ventoux. Pour aller plus loin, d'un point de vue méthodologique, il faudrait prévoir un double échantillonnage. De manière intensive au laboratoire en notant les émergences et en relevant l'existence de galeries sous l'écorce grâce à l'écorçage des branches récoltées. Puis, de manière extensive sur le terrain, afin d'observer le niveau de galeries pour chaque arbre référencé. L'examen sous-cortical renseigne, d'une part, sur le succès de l'attaque, d'autre part sur la nature précise de l'agresseur (Lieutier 1988), et c'est également un moyen plus rapide.

4.3 La baisse de croissance comme causes et conséquences des attaques de gui et de scolytes

Il existe un rapport cause-conséquence entre ces deux facteurs biotiques et la mortalité des arbres. Pour le gui, ce lien de causalité reste, d'un point de vue statistique, encore indéterminé car un arbre affaibli peut favoriser la présence de gui ou la présence de gui peut entraîner la baisse de croissance de l'arbre. Mais d'un point de vue biologique, comme les mécanismes d'un développement préférentiel du gui sur des arbres affaiblis demeurent inconnus, l'hypothèse la plus probable est celle d'une baisse de croissance causée par le gui.

Pour les scolytes, ce lien semble plus clair. Les scolytes arrivent sur des arbres déjà fortement dépérissants, ils ne provoquent pas la baisse de croissance de l'arbre mais causent sa mort. Le problème intervient lors des situations épidémiques où les populations de scolytes peuvent s'attaquer à des arbres vivants et en bonne santé. Généralement, ils sont considérés comme des parasites de faiblesse, dits « secondaires » (Lieutier et Lévieux, 1985; Riou-Nivert, 2005), mais d'après Pesson (1974), il existe dans cette famille des parasites primaires très nuisibles qui attaquent le bois vivant, comme *Ips typographus* L. qui est à l'origine de dégâts très importants sur les épicéas (Deconninck, 2008).

5- Conclusion

Cette étude a permis de quantifier plus précisément l'influence et le rôle de facteurs biotiques tels que le gui et les scolytes, dans les processus de dépérissement et de mortalité des sapinières du Mont-Ventoux. Ces facteurs biotiques se succèdent dans le temps. Le gui constitue peut-être un facteur prédisposant la mortalité du Sapin en diminuant la croissance de l'arbre. Puis, les scolytes

forment un facteur aggravant le dépérissement, car ils arrivent sur des arbres généralement déficients et affaiblis par un autre facteur (sécheresse, gui,...), causant ainsi une mortalité importante en cas de pullulation. Par conséquent, il est important de considérer ces facteurs biotiques dans les modèles de mortalité et de dépérissement du Sapin pectiné.

6 - Bibliographie

- AUCLAIR A. N. D., 2005.** Patterns and general characteristics of severe forest dieback from 1950 to 1995 in the northeastern United States. *Can. J. For. Res.* 35 : 1342-1355.
- BALACHOWSKY, 1949.** Faune de France des coléoptères Scolytides. 320 p.
- BARBU C., 2009.** Impact of mistletoe attack (*Viscum album* ssp. *abietis*) on the radial growth of silver fir. A case study in the North of Eastern Carpathians. *Ann. For. Res.* 52 : 89-96.
- BECKER M., BERT G.D., BOUCHON J., PICARD J.-F., ULRICH E, 1994.** Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du XIXe siècle. *Revue Forestière Française* XLVI : 335-341.
- BENTZ B. J., LOGAN J. A., AMMAN G. D., 1991.** Temperature-dependent development of the mountain pine beetle (Coleoptera : Scolytidae) and simulation of its phenology. *Can. Ent.* 123 : 1083-1094.
- BOIVIN T., ROUAULT G., CHALON A. & CANDAU J.-N., 2008.** Differences in life history strategies between an invasive and a competing resident seed predator. *Biological Invasions* 10: 1013-1025.
- BOUGET C., BRUSTEL H., NAGELEISEN L.-M., 2005.** Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois : synthèse et mise au point sémantique. *C. R. Biologies* 328 : 936-948.
- BRESHEARS, D., COBB, N.S., RICH, P.M., PRICE, K.P., ALLEN, C.D., BALICE, R.G., ROMME, W.H., KASTENS, J.H., FLOYD, M.L., BELNAP, J., ANDERSON, J.J., MYERS, O.J., et MEYER, C.W., 2005.** Regional vegetation shift die-off in response to global-change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102 : 15144–15148.
- BROSSIER J., 1969.** Réflexions sur le gui du sapin. *Revue Forestière Française* XXI : 558-561.
- CAILLERET M., 2007.** Dendroécologie comparée du sapin pectiné et du hêtre commun le long d'un gradient altitudinal. *Mémoire de Master 2 Systèmes Ecologiques : Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes terrestres*, 34 p.
- CHARARAS C., 1959.** Précisions sur l'efficacité des arbres-pièges en fonction des particularités biologiques des scolytides. *Revue Forestière Française* VIII et IX: 577-584.
- DECONNINCK M. C., 2008.** La santé des forêts en 2008. (Source : département de la santé des forêts - échelon technique Massif Central – Bourgogne) *C.R.P.F. de Bourgogne* . P 51-54.
- DOBBERTIN M., RIGLING A., 2006.** Pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland. *For. Path.* 36 : 309 –322.
- DOBBERTIN M., WERMELINGER B., BIGLER C., BÜRGH M., CARRON M., FORSTER B., GIMMI U. and RIGLING A., 2007.** Linking Increasing Drought Stress to Scots Pine Mortality and Bark Beetle Infestations. Short Communication Proceedings: Impacts of Air Pollution and Climate Change on Forest Ecosystems. *The Scientific World Journal* 7 : 231–239.

ESCHER P., PEUKE A. D., BANNISTER P., FINK S., HARTUNG W., JIANG F., RENNENBERG H., 2008. Transpiration, CO₂ assimilation, WUE, and stomatal aperture in leaves of *Viscum album* (L.): Effect of abscisic acid (ABA) in the xylem sap of its host (*Populus x euamericana*). *Plant Physiology and Biochemistry* 46 : 64-70.

FAN Z., KABRICK J. M., SPETICH M. A., SHIFLEY S. R., JENSEN R. G., 2008. Oak mortality associated with crown dieback and oak borer attack in the Ozark Highlands. *Forest Ecology and Management* 255 : 2297-2305 .

FLOT J-L., CAROULLE F., LUCAS S., 2007. Dépérissement et mortalité : un éclairage de la situation en France. *L'IF*, n°16, 3e trimestre.

FROCHOT H., SALLÉ G., 1980. Modalités de dissémination et d'implantation du gui. *Revue Forestière Française* XXXII : 505-519.

GILBERT M., 2000. Les tempêtes de décembre 1999 en forêt, conséquences phytosanitaires : risques de pullulation de scolytes sur résineux. *Document INRA Unité de Zoologie Forestière, Centre d'Orléans*, 4 p.

GRÉGOIRE J-C et EVANS H.F., 2004. Damage and control of BAWBILT organisms, an overview. In *Bark and Wood boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. Lieutier F., et al., Eds. Kluwer, Dordrecht. 569 p.

HENON J-M, 2006. Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill. ou *A. pectinata* Lam. DC). *Centre Régional de la Propriété Forestière d'Auvergne*, 4 p.

HOGG E. H., BRANDT J. P. & KOCHTUBAJDA B., 2002. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Can. J. For. Res.* 32 : 823-832.

IDŽOJTIĆ M., PERNAR R., GLAVAŠ M., ZEBEC M. & DIMINIĆ D., 2008. The incidence of mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on silver fir (*Abies alba*) in Croatia. *Biologia* 63 : 81-85.

LANDMANN G., 1994. Concepts, définitions et caractéristiques générales des dépérissements forestiers. *Revue Forestière Française* XLVI : 405-415.

LANDMANN G., BONNEAU M., 1994. Le dépérissement du sapin pectiné et de l'épicéa commun dans les montagnes françaises au cours des années 1980. *Revue Forestière Française* XLVI : 522-537.

LANIER L., JOLY P., BONDOUX P., BELLEMERE A., 1976. Mycologie et pathologie forestières Tome II Pathologie forestière p 228-232. Ed. Masson 478p.

LIEUTIER F., 1988. Diagnostic des attaques de scolytes. *Revue Forestière Française* XL : 124-130.

LIEUTIER F., LÉVIEUX J., 1985. Les relations conifères-scolytes : importance et perspectives de recherches. *Annales des Sciences forestières* 42, n° 4 : 359-370.

MANION P.D., 1981. Tree Disease Concepts. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 399 p.

MONTENAT C., JANIN M. C., BARRIER P., 2004. L'accident de toulourence : une limite tectonique entre la plate-forme provençale et le bassin vocontien à l'Alprien-Albien (SE France). *Comptes rendus Géoscience* 336 : 1301-1310.

NAGELEISEN L-M, 2004. Lutte contre les insectes sous-corticaux du sapin. Département de la santé des forêts, 4p.

NAGELEISEN L-M, 2006. Cours pour la formation des ingénieurs forestiers (biologie des scolytes, identification, les ennemis naturels et les moyens de lutte). Département de la Santé des Forêts, diaporama de 249 pages.

NIERHAUS-WUNDERWALD D. et LAWRENZ P., 1999. Biologie des insectes corticoles du sapin blanc. *Notice pour le praticien* 23 : 1-8.

NOETZLI K.P., MÜLLER B., SIEBER T.N., 2003. Impact of population dynamics of white mistletoe on European silver fir. *Annals of Forest Science* 60 : 773-779.

OLIVA J., COLINAS C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252 : 84-97.

PASINELLI K. S. & SUTER W., 2000. Le bois mort - Un habitat. Notice pour le praticien Institut fédéral de recherches WSL CH-8903 Birmensdorf, 6 p.

PESSON P., 1974. Ecologie forestière, la forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune. Formation permanente en écologie et biologie, collection dirigée par P.Pesson Institut National Agronomique. Ed. Gauthier-villars. 381 p.

PITT D.G. et BELL F.W., 2004. Effects of stand tending on the estimation of aboveground biomass of planted juvenile white spruce. *Can. J. For. Res.* 34 : 649-658.

PRESS M. C. et PHOENIX G. K., 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166 : 737-751.

RACHEDI S., 2008. Contribution à l'étude des mécanismes écologiques impliqués dans le dépérissement du Sapin pectiné (*Abies alba* Miller) et caractérisation sanitaire au Mont-Ventoux. *Mémoire de Master 2. AgroParisTech-Ecole Nationale du Génie Rural et Ecosystème Forestier (ENGREF) Centre de Montpellier* 59 p.

REHFELDT G. E., FERGUSON D. E., CROOKSTON N. L., 2009. Aspen, climate, and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management* 258 : 2353-2364.

RIOU-NIVERT P., 2005. Les résineux Tome II Écologie et pathologie. Institut pour le développement forestier. 447 p.

ROUAULT G., CANDAU J.N., LIEUTIER F., NAGELEISEN L.M., MARTIN J.C., WARZEE N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Ann. For. Sci.* 63 : 613-624.

SINCLAIR W.A., 1967. Decline of hardwoods : possible causes. *International shade tree conference proceedings* 42 : 17-32.

STADT K.J., HUSTIN C., COATES K.D., FENG Z., DALE M.R.T., LIEFFERS V.J., 2007. Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. *Ann. For. Sci.* 64 : 477-490.

TSOPELAS P., ANGELOPOULOS A., ECONOMOU A., SOULIOTI N., 2004. Mistletoe (*Viscum album*) in the fir forest of Mount Parnis, Greece. *Forest Ecology and Management* 202 : 59-65.

VALLAURI D., 1998. Dynamique parasitaire de *Viscum album* L. sur pin noir dans le bassin versant du Saignon (Préalpes françaises du sud). *Ann. Sci. For.* 55 : 823-835.

WARZÉE N., GRÉGOIRE J-C, 2003. Biodiversité forestière et ennemis naturels des scolytes : le cas exemplaire de *Thanasimus formicarius*. Forêt Wallonne n°66 : 1-5.

WERMELINGER B., RIGLING A., SCHNEIDER MATHIS D. et DOBBERTIN M., 2008. Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology* 33 : 239-249.

WERMELINGER B. et SEIFERT M., 1999. Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecol. Entomol.* 24 : 103-110.

WESTFALL J., 2006. Summary of Forest Health Conditions in British Columbia 2005. B.C. Forest Service, Ministry of Forests and Range, Forest Practices Branch. 45p.

WITWERT D., MATTHEWS K., ZOGAS K., TRUMMER L., HOLSTEN E., SCHULZ B., HENNON P., SCHULTZ M., RIGGS J. et BURNSIDE R., 1998. Forest insect and disease conditions in Alaska. *Gen. Tech. Rep. USDA For. Serv. R10-TP-74.* 57p.

WOLF H., 2003. Technical guidelines for genetic conservation and use for silver fir (*Abies alba*), EUFORGEN Network. 6p.

YILDIZ O., EŞEN D., AKBULUT S., 2007. Effects of different ecological and silvicultural factors on beetle catches in the Turkish fir (*Abies bornmülleriana* Mattf.) ecosystems. *J Pest Sci* 80: 145-150.

ZUBER D., 2004. Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. *Flora* 199 : 181–203.

7 - Liste des figures

Figure 1 : <i>Viscum album</i> ssp. <i>abietis</i> sur une branche de Sapin pectiné	9
Figure 2 : Chronologie de la croissance du gui : un article est formé chaque année à partir du stade deux feuilles	12
Figure 3 : Piège d'interception multidirectionnel	13
Figure 4 : Relation générale entre la biomasse et le diamètre (ces deux paramètres étant transformés en logarithme)	16
Figure 5 : Relation entre la biomasse et l'âge de la boule de gui	16
Figure 6 : Nombre d'individus selon leur localisation dans l'arbre : écorce du tronc haute et basse, et branche du haut et bas de l'arbre	18
Figure 7 : Le cortège de scolytes sur les arbres morts du transect en courbe de niveau (1100 m en moyenne) et de la placette Dvx5 (1340 m)	19
Figure 8 : Le cortège de scolytes sur les arbres dépérissants du transect en courbe de niveau et de la placette Dvx5	19
Figure 9 : Évolution de la température moyenne (°C) sur la période de suivi temporel par piégeage (courbe) corrélée avec l'abondance totale de scolytes dans les pièges selon les dates de relevés (XLIN : <i>X. lineatus</i> ; TPIN : <i>T. piniperda</i> ; PVOR : <i>P. vorontzovi</i> ; PSPI : <i>P. spinidens</i> ; PPUB : <i>P. pubescens</i> ; PPIT : <i>P. pityographus</i> ; HPAL : <i>H. palliatus</i> ; HGLA : <i>H. glabratus</i> ; HATT : <i>H. attenuatus</i> ; HATE : <i>H. ater</i> ; EFAG : <i>E. fagi</i>)	21

8 - Liste des tableaux

Tableau 1 : Valeur des pentes de la droite de régression par classe d'âge avec l'intervalle de confiance (95%) et le coefficient de détermination (R ²)	16
Tableau 2 : Résultats de la régression linéaire entre la biomasse de gui et les pentes de croissance de ces dernières années (NS : non significatif; *: significatif au seuil de 5%)	17
Tableau 3 : Calcul de la sex-ratio pour les cinq espèces de scolytes trouvées sur les sapins échantillonnés. La sex-ratio a été calculée pour les adultes (PSPI : <i>Pityokteines spinidens</i> ; CCIN : <i>Crypturgus cinereus</i> ; PPIT : <i>Pityophthorus pityographus</i> ; PVOR : <i>Pityokteines vorontzovi</i> ; CABIE : <i>Cryphalus abietis</i>)	18
Tableau 4 : Résultats des analyses de variance (F et p) ainsi que leur significativité (NS : non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001) pour les deux paramètres dendrométriques et d'état sanitaire de l'arbre (ddl = 1).	20

9 – Liste des Annexes

Annexe 1 : Les dispositifs sur le site d'étude, Mont-Ventoux, France	31
---	----

Annexe 2 : Un peu plus sur la vie des scolytes (systématique, morphologie, cycle biologique, les relations arbres-scolytes, la lutte)	32
Annexe 3 : Caractéristiques principales des différentes espèces de scolytes inféodées aux sapinières du Mont-Ventoux	36
Annexe 4 : Les Rhizophagidae (prédateurs et régulateurs naturels des populations de scolytes)	37
Annexe 5 : Tableau des différentes espèces récoltées grâce au piégeage	38
Annexe 6 : Comparaison avec l'échantillon total de tous les arbres du transect	39
<i>Figure 1</i> : Nombres d'arbres du transect en fonction de l'âge de ces arbres réparties en classe d'âge (années)	39
<i>Figure 2</i> : Nombres d'arbres par classe de pente de croissance des 5 dernières années avant la mort de l'arbre	39
<i>Figure 3</i> : Pente de la croissance en fonction des années avant la mort de l'arbre (en gris : les arbres morts ; en noir : les arbres vivants)	40
<i>Figure 4</i> : L'âge des arbres mis en relation avec la présence ou l'absence de gui	40
<i>Figure 5</i> : La circonférence des arbres (mm) mis en relation avec la présence ou l'absence de gui	40
<i>Figure 6</i> : Pente de la croissance des arbres sur les n dernières années en fonction de l'année et de la présence ou non de gui (noir = 0; gris foncé = 1; gris clair = 2; blanc = 3).	40

Annexe 1 : Les dispositifs sur le site d'étude, Mont-Ventoux, France

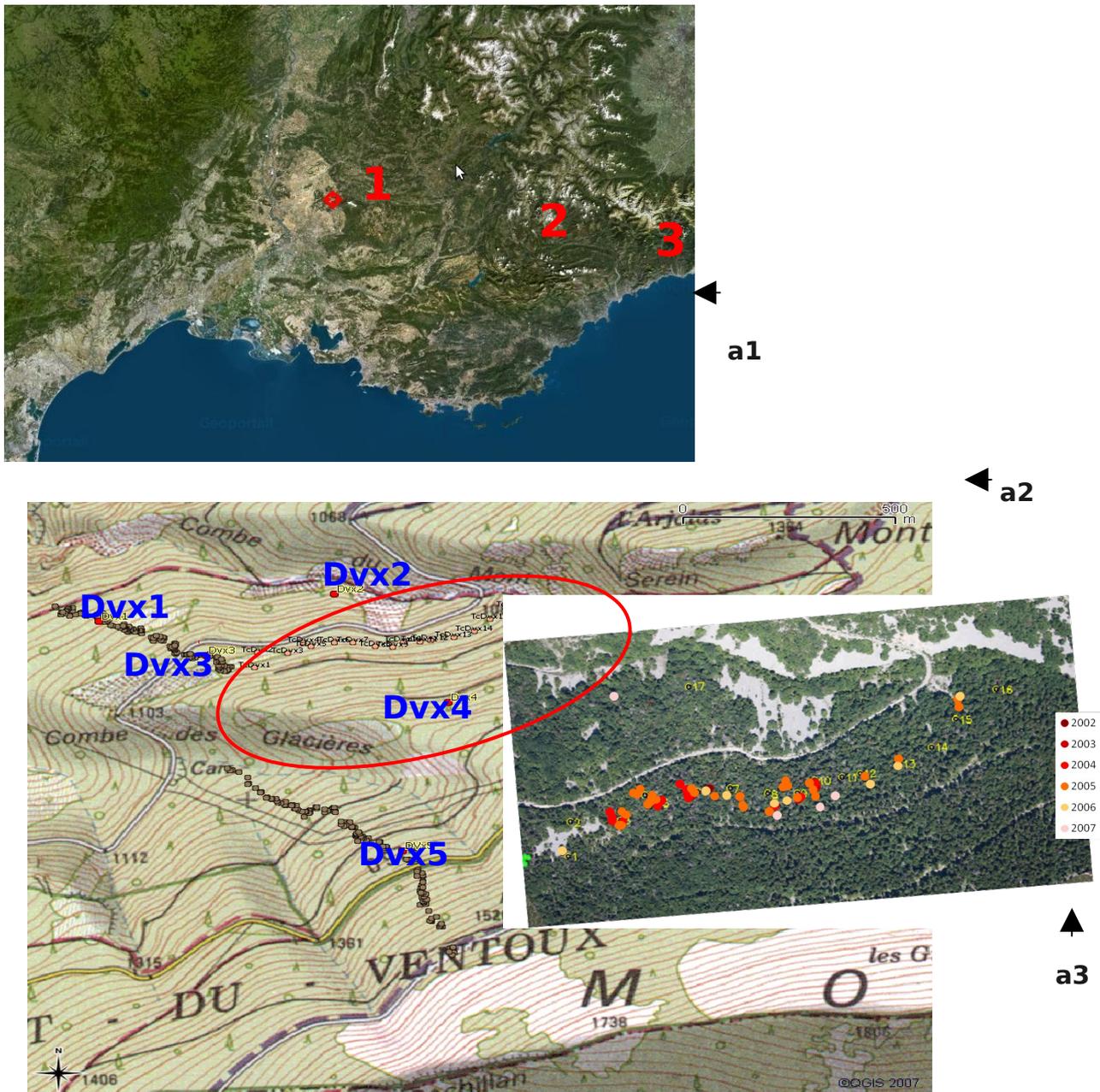


Figure a : **a1**. Localisation des 3 sites sur le gradient Est-Ouest (1 : Mont-Ventoux ; 2 : Forêt Domaniale de l'Issole ; 3 : Vésubie) ; **a2**. Localisation du gradient altitudinal (bleu) et du transect en courbe de niveau (rouge) sur le versant nord du Mont-Ventoux, celui-ci étant mis en photo aérienne et montrant les arbres morts depuis 2002 (**a3**).

Annexe 2 : Un peu plus sur la vie des scolytes

Les scolytes dans la systématique

Embranchement des **Arthropodes**

corps segmenté, pattes segmentées et articulées, exosquelette chitineux, ...

Sous-embranchement des **Mandibulates**

présence de mandibules

Classe des **Insectes**

thorax à 3 segments comportant 3 paires de pattes

Ordre des **Coléoptères**

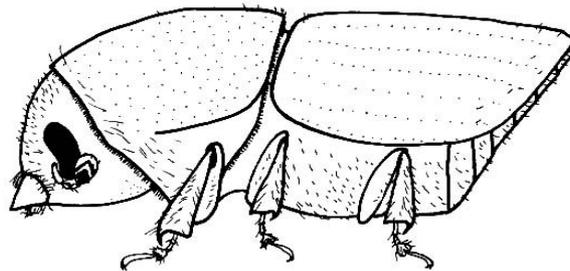
ailes antérieures en « étui » chitinisé protégeant les ailes postérieures membraneuses

Famille des **Scolytidés**

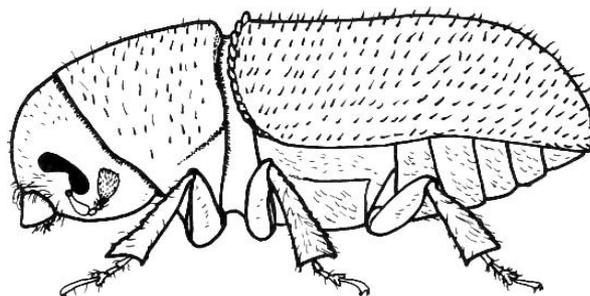
regroupée récemment avec la famille des Curculionidés

Trois sous-familles des Scolytidés distinctes par leur morphologie

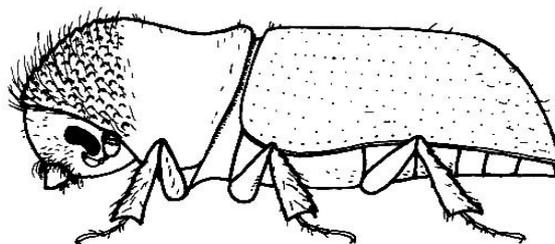
Scolytini



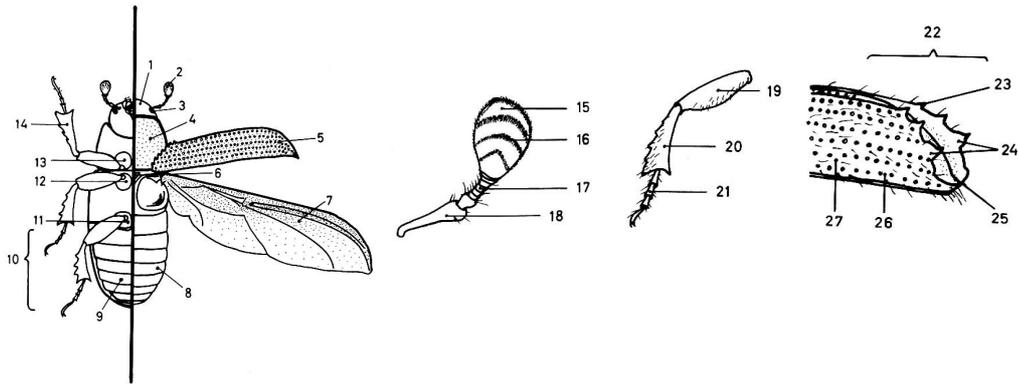
Hylesini



Ipini

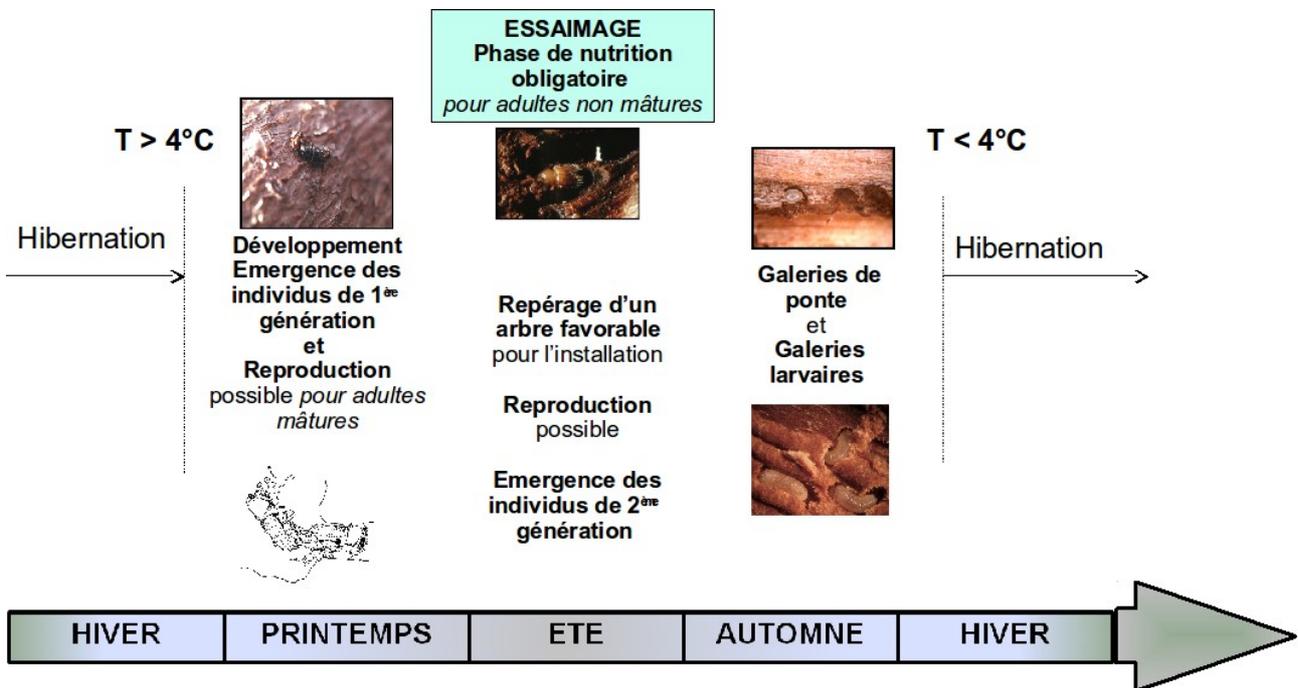


Morphologie d'un scolyte



1 Tête	8 Tergite abdominal	15 Massue antennaire	22 Déclivité élytrak
2 Antenne	9 Sternite abdominal	16 Suture	23 Dent suturak
3 Œil	10 Abdomen	17 Funicule antennaire	24 Dents de la déclivité
4 Pronotum	11 Coxa prothoracique	18 Scape	25 Suture élytrak
5 Elytre	12 Coxa mésothoracique	19 Fémur	26 Strie
6 Scutellum	13 Coxa métathoracique	20 Tibia	27 Interstrie
7 Aile	14 Patte	21 Tarse	

Cycle biologique d'un scolyte (général)



Les relations arbres-scolytes : les mécanismes de colonisation

Repérage d'un arbre favorable pour l'installation des coléoptères Scolytides

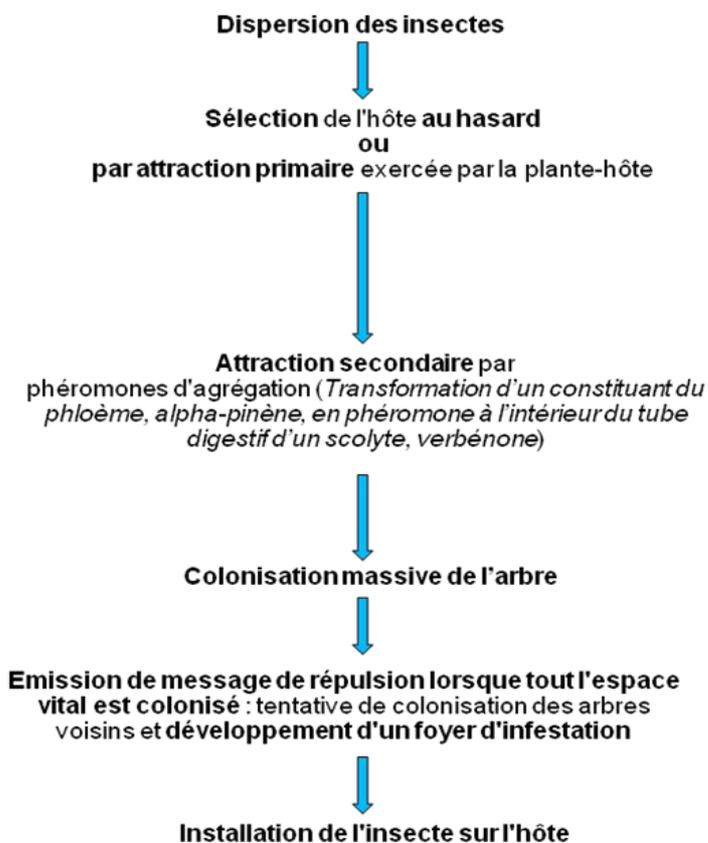
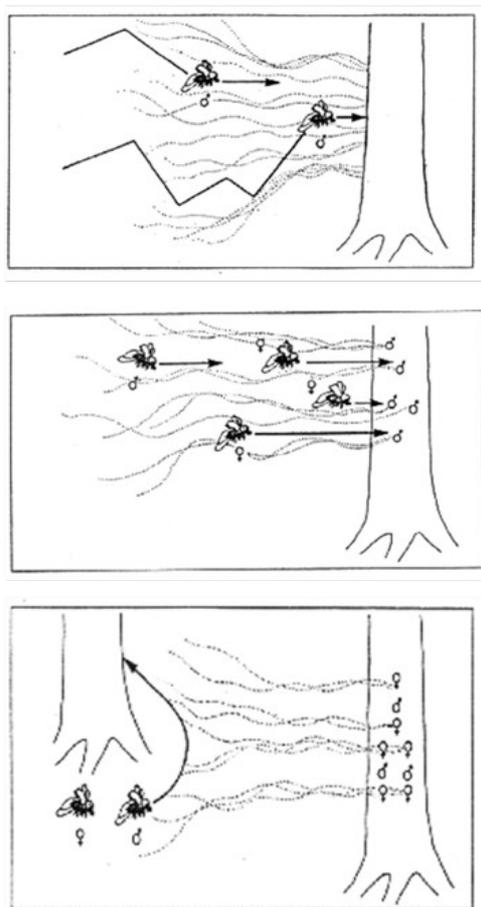


Tableau 1: Dynamique de la population de *Pityokteines curvidens* (Nageleisen, 2006)

Nb de femelles	Nb d'oeufs pondus par une femelle	Total d'oeufs pondus	Nb de mâles	Nb de femelles	Population totale	Génération
1	40	40	20	20	40	1ère
20	40	800	400	400	800	2ème
400	40	16 000	8 000	8 000	16 000	3ème
8 000	40	320 000	160 000	160 000	320 000	4ème
160 000	40	6 400 000	3 200 000	3 200 000	6 400 000	5ème

La lutte

- Les ennemis naturels

Ces ennemis peuvent être des prédateurs (invertébrés, oiseaux, mammifères) (Figure 1) ou des agents pathogènes (bactéries, virus, champignons entomopathogènes, protozoaires, nématodes) (Figure 2). Ils peuvent jouer sur la démographie de la population de scolytes.



Figure 1: *Ips typographus* (scolyte) attaqué par *Thanasimus formicarius*



Figure 2: Champignons entomopathogènes

- La lutte préventive

Favoriser la vigueur des arbres (adaptation de l'essence à la station, éclaircie), mélanger les essences (mélange pin-épicéa : favorise le cycle du prédateur *Thanasimus formicarius*).

- La lutte active

Limiter le nombre d'insectes et accélère le retour à l'endémie et donc limite les dommages.

- **en les détruisant** : détection précoce des arbres colonisés, résorption des foyers actifs par débardage, traitement ou écorçage et/ou incinération sur place, mise en place éventuelle d'un arbre piège par foyer purgé



- **en diminuant leurs sites de reproduction** : éviter le stockage de bois exploités frais en forêt entre mars et octobre : délai de sortir hors forêt de 4 semaines après abattage, ou écorçage, ou traitement insecticide.



Annexe 3 : Caractéristiques principales des différentes espèces de scolytes inféodées aux sapinières du Mont-Ventoux (Illustrations faites par Schott C.)



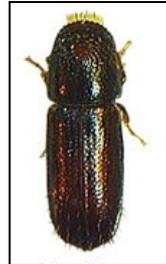
1. *Pityokteines spinidens* (Reitt.)



2. *Pityokteines vorontzovi* (Jacobs.)



3. *Crypturgus cinereus* (Hbst.)



4. *Pityophthorus pityographus* (Ratz.)



5. *Cryphalus abietis* (Ratz.)

Espèces	Taille (mm)	Galerie (photos)
1. <i>Pityokteines spinidens</i>	2.5 à 3 mm	Forme de H couché
2. <i>Pityokteines vorontzovi</i>	1.6 à 2.4 mm	Étoilée à bras transversaux
3. <i>Crypturgus cinereus</i>	1 à 1.5 mm	Divisée avec réseau persillé
4. <i>Pityophthorus pityographus</i>	1 à 1.6 mm	Étoilée de 4 à 6 longs bras
5. <i>Cryphalus abietis</i>	1.1 à 1.8 mm	Irrégulière en fausse étoile

Annexe 4 : Les Rhizophagidae (prédateurs et régulateurs naturels des populations de scolytes)

Les Rhizophagidae

C'est un genre renfermant 14 espèces en Europe. Ils ont la particularité d'avoir une forte capacité de dispersion et de recherche de leurs proies. Ils jouent un rôle important dans la régulation naturelle des populations de scolytes, car larves et adultes sont prédateurs des scolytes.



Figure 4 : *Rhizophagus dispar* (3 mm) : prédateur peu spécifique d'*Ips typographus*, *Hylurgops palliatus*, *Pityokteines curvidens*. Il est utilisé en lutte biologique en Europe, Seychelles...



Figure 5 : *Rhizophagus grandis* (5 mm) : prédateur spécifique du Dendroctone de l'épicéa

Annexe 5 : Tableau des différentes espèces récoltées grâce au piégeage

<i>Ordre</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre et/ou espèce</i>	<i>Nb</i>	<i>Inféodé à</i>	<i>Lieu</i>
Coléoptères	Cerambycidae	-	43	Bois mort	Transect et Dvx5
	Coccinellidae	-	4	+	Transect et Dvx5
	Curculionidae	-	10	+	Transect et Dvx5
	Cleridae	<i>Thanasimus formicarius</i>	2	Prédateur	Transect
	Rhizophagidae	<i>Rhizophagus sp.</i>	24	Prédateur	Transect
	Salpingidae	<i>Rhinosimus viridipennis</i>	2	Prédateur	Transect
		Autres Salpingidae	16	-	Transect et Dvx5
	Scolytidae	<i>Crypturgus cinereus</i> L.	3	<i>Abies, Picea, Pinus</i>	Transect
		<i>Cryphalus abietis</i>	9	<i>Abies</i>	Transect
		<i>Cryphalus piceae</i>	18	<i>Picea, Abies</i>	Transect et Dvx5
		<i>Ernopocerus fagi</i>	1	<i>Fagus, Quercus</i>	Transect
		<i>Hylastes ater</i>	1	<i>Pinus</i>	Transect
		<i>Hylastes attenuatus</i>	7	<i>Pinus</i>	Transect
		<i>Hylurgops glabratus</i>	1	<i>Pinus, Picea</i>	Transect
		<i>Hylurgops palliatus</i>	7	<i>Abies, Picea, Pinus, Cedrus</i>	Transect
<i>Pityophthorus pityographus</i>		5	<i>Picea, Abies, Pinus</i>	Transect	
<i>Pityophthorus pubescens</i>		1	<i>Pinus</i>	Transect	
<i>Pityokteines spinidens</i>		5	<i>Abies</i>	Transect	
<i>Pityokteines vorontzovi</i>		2	<i>Abies</i>	Transect	
<i>Tomicus minor</i>		1	<i>Pinus, Abies, Picea</i>	Dvx5	
<i>Tomicus piniperda</i>	2	<i>Pinus, Abies</i>	Transect		
<i>Xyloterus lineatus</i>	40	<i>Abies, Picea, Pinus</i>	Transect		
Staphylinidae	<i>Placusa tachyporoides</i>	17	Prédateur	Transect et Dvx5	
	<i>Phloeopora testacea</i>	2	Prédateur	Transect	
Diptères	-	-	108	+	Transect et Dvx5
Hyménoptères	Formicidae	-	5	Prédateur	Transect et Dvx5
	Autres	-	12	-	Transect
Lépidoptères	-	-	6	+	Transect et Dvx5

+: inféodé à de nombreuses espèces

Annexe 6 : Analyse avec les 227 sapins du transect en courbe de niveau

Tout d'abord, sur le transect, il existe deux générations d'arbres : [40 – 100 ans] et [120 – 180 ans] (Figure 1).

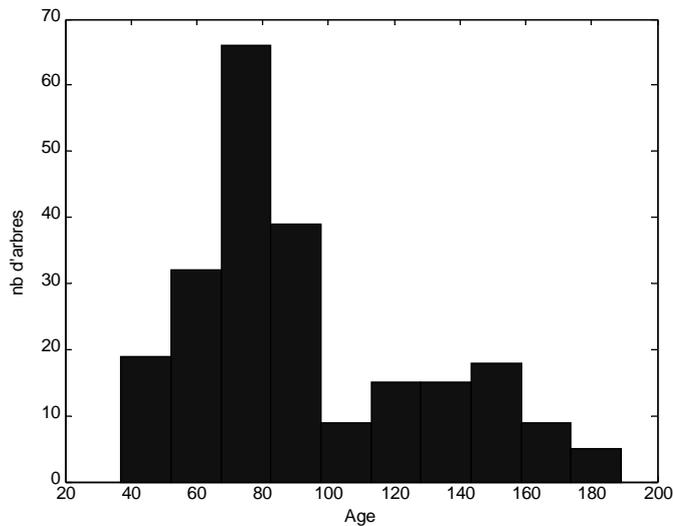


Figure 1 : Nombres d'arbres du transect en fonction de l'âge de ces arbres réparties en classe d'âge (années)

Les arbres morts ont eu une baisse de leur croissance de 6,35% par an en moyenne sur les 5 dernières années avant leur mort (Figure 2).

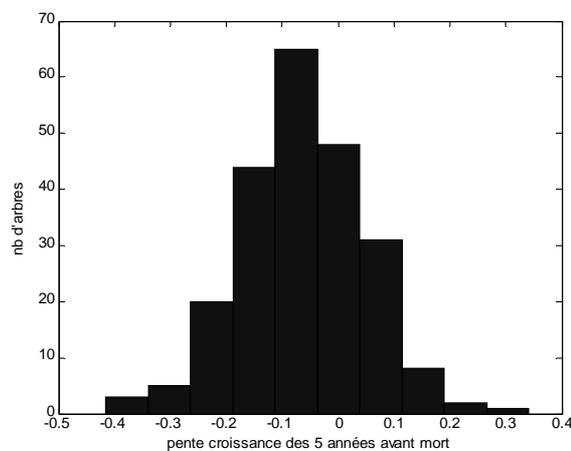


Figure 2 : Nombres d'arbres par classe de pente de croissance des 5 dernières années

Concernant la présence de gui, les arbres guités sont en moyenne plus jeunes que les arbres non-guités ($p = 0,04$; Figure 3), mais semblent, en moyenne, être plus gros en diamètre ($p = 0,008$; Figure 4).

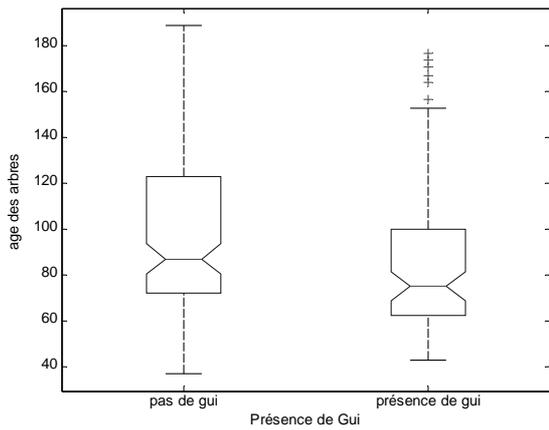


Figure 3 : L'âge des arbres mis en relation avec la présence ou l'absence de gui

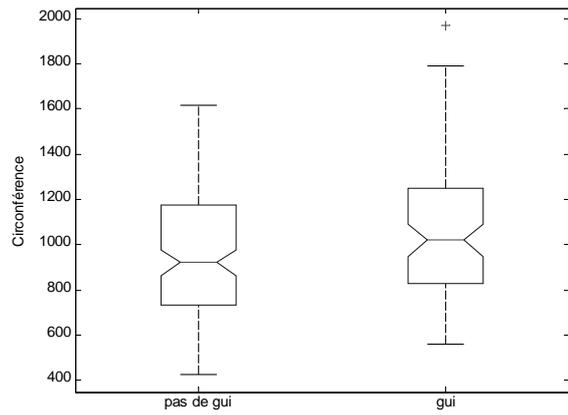


Figure 4 : La circonférence des arbres (mm) mis en relation avec la présence ou l'absence de gui

Il n'existe aucun lien significatif entre la pente de la croissance de ces dernières années et l'abondance de gui ($p > 0,2$). Par contre, il semblerait que la même tendance, observée avec mon sous-échantillon, se retrouve dans l'échantillon global avec 3 années principales qui ressortent (2002, 2003 et 2004). Le problème c'est que sur l'échantillon global, notamment sur les arbres vivants, il y a très peu d'arbres avec un houppier très guité, et la présence de gui est moins détectable sur les arbres morts (Figure 5 et 6).

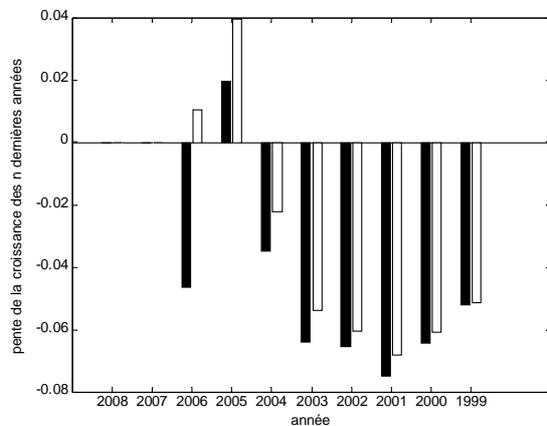


Figure 5 : Pente de la croissance des arbres sur les n dernières années en fonction de l'année et de la présence ou non de gui (en noir : sans gui ; en blanc : avec gui)

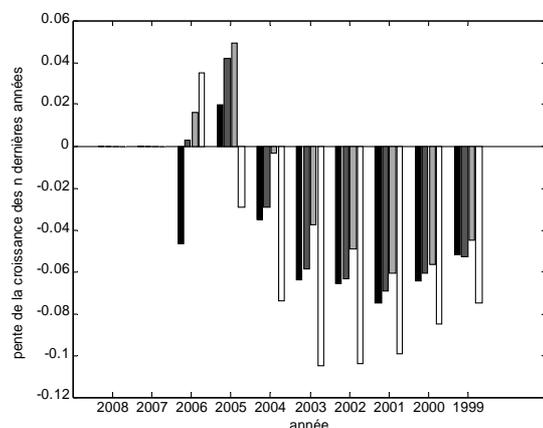


Figure 6 : Pente de la croissance des arbres sur les n dernières années en fonction de l'année et de l'abondance de gui (noir = pas de gui; gris foncé = houppier peu infesté; gris clair = présence de quelques « grosses boules » de gui; blanc = houppier très infesté).

Lorsque l'on compare la croissance moyenne de la décennie 1989-1998 avec celle de 1999-2008, les arbres non guités ou faiblement guités ont eu une baisse de croissance de $-133 \text{ mm}^2/\text{an}$ alors que ceux fortement guités ont vu leur croissance chuter de $-240 \text{ mm}^2/\text{an}$.

Résumé

Influence et rôle de deux facteurs biotiques impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.)

Les écosystèmes forestiers méditerranéens devraient directement être impacté par les changements climatiques (amplification des sécheresses estivales, multiplication des incendies et des pathogènes). Ces changements entraînent déjà des dépérissements forestiers, surtout pour les espèces situées en limite d'aire de répartition, comme l'est le Sapin pectiné. La mortalité des arbres intervient quand, des agents pathogènes profitent d'arbres affaiblis par les sécheresses successives pour les attaquer et entraîner inéluctablement leur mort. Parmi ces pathogènes, le gui et les scolytes semblent jouer un rôle important dans le dépérissement des sapinières. Notamment, sur le Mont-Ventoux, où nous avons trouvé une corrélation négative entre la baisse de croissance des arbres et la présence du gui (via la biomasse) et des scolytes. Avec la datation de l'âge du gui, nous avons émis l'hypothèse que la baisse de croissance était une conséquence de l'arrivée du gui. Il semble également que les arbres isolés et de grande taille soient plus susceptibles d'être gûtés. Entre les espèces de scolytes, nous avons observées des exigences différentes concernant la localisation sur l'arbre et le niveau de dépérissement, indiquant un partage de la niche et une diminution de la compétition inter-spécifique. La dynamique des populations de scolytes est fortement liée aux conditions météorologiques : la hausse des températures moyennes et la baisse des précipitations augmente et favorise leur émergence. Dans cette étude, le niveau de population de scolytes semble être élevé car des arbres sains sont touchés, indiquant que les scolytes sont passés du stade de parasite secondaire à celui de primaire. Ce travail confirme que le gui semble former un facteur prédisposant la mortalité du sapin alors que les scolytes forment un facteur aggravant.

Mots-clés : *Viscum album* L., scolytes, sapinières, pathogènes, croissance

Abstract

Impact of two biotic factors involved in the decay and mortality of Silver fir (*Abies alba* Mill.)

Mediterranean forest ecosystems should be directly impacted by climate change (increasing summer droughts, fires and pathogens). These changes already lead to forest decline, especially for individuals at the edges of their species distribution, such as Silver fir on Mont Ventoux. Mortality due to pathogens occurs particularly when trees are weakened by successive droughts. Pathogens such as mistletoe and bark beetles seem to play an important role in the decline of fir plantations. In particular, on Mont-Ventoux we found a negative correlation between the growth of trees and the presence of mistletoe and bark beetles. Based on the age of the mistletoe plants, we suggest that the decline in growth was a consequence of the arrival of mistletoe. It also seems that isolated and large trees may be more affected by mistletoe. For different species of bark beetles we observed various requirements in the location of the tree and the decay level, indicating niche division and reduced interspecific competition. The dynamics of bark beetles populations is strongly related to weather conditions: the increase in average temperature and decline in precipitation increases the presence of bark beetles and their emergence. In this study, the bark beetle population seems to be relatively high because healthy trees are infected, indicating that bark beetles have changed from a position as secondary parasites to become primary parasites. This work confirms that mistletoe seems to be a predisposing factor in the mortality of silver fir trees while bark beetles are an aggravating factor.

Keywords : *Viscum album* L., bark beetles, fir plantations, pathogens, growth

